

El Sistema Triásico en la Argentina

Editores

Analía E. Artabe, Eduardo M. Morel y Alba B. Zamuner



Fundación Museo de La Plata
"Francisco Pascasio Moreno"



Fundación Museo de La Plata
"Francisco Pascasio Moreno"

El Sistema Triásico en la Argentina

Editores

**Analía E. Artabe
Eduardo M. Morel
Alba B. Zamuner**

La Plata - 2001

8

Paleobotánica

Alba B. Zamuner^{1, 2}, *Ana M. Zavattieri*^{2, 3},
Analía E. Artabe^{1, 2} y *Eduardo M. Morel*^{1, 4}

INTRODUCCIÓN

LA FLORA TRIÁSICA DE LA ARGENTINA

División Bryophyta

División Tracheophyta (Plantas vasculares)

Clase *Lycopsida*

Clase *Sphenopsida*

Clase *Filicopsida*

Clase *Gymnospermopsida*

Provincialismo microflorístico: implicancias paleoclimáticas

CONCLUSIONES

Megafloras

Microfloras

INTRODUCCIÓN

Durante el Triásico se produjo un recambio florístico global de los elencos neopaleozoicos, y en la mayoría de los grupos vegetales terrestres se observa la extinción de algunas líneas y el desarrollo de otras más modernas y competitivas.

En el Gondwana, la "Flora de *Dicroidium*" sustituye a la "Flora de *Glossopteris*" (Balme y

Helby, 1973), y durante la transición permotriásica se produce una fase de rápida reorganización y cambio, especialmente a nivel genérico y familiar (Wing y Suess, 1992) estableciéndose un nuevo tipo de vegetación.

Aunque las floras triásicas gondwánicas presentan elementos ecuménicos (*Neocalamites*, *Equisetites*, *Pleuromeia*, *Lepidopteris*, *Scytophyllum*, *Pterophyllum*, *Anomozamites*, *Ginkgoites*, *Baiera*, *Sphenobaiera*), se distinguen por la presencia de grupos endémicos, como las *Corystospermeaceae*, con una distribución temporal casi restringida a este período. Estos "helechos con semilla" (pteridospermas) aparecen en el Eotriásico, se diversifican durante el Mesotriásico y declinan abruptamente a fines del Neotriásico. Sólo unos pocos taxones sobrevi-

¹ Departamento de Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.

² CONICET.

³ IANIGLA-CRICYT, Departamento de Geología y Paleontología. C.C. 131, 5500 Mendoza, Argentina.

⁴ CIC.

vieron durante el resto del Mesozoico como *Pachypteris*, *Pteroma*, *Nidiostrobus*, *Nidia*, *Kachchbia* y *Ktalenia*; estos cuatro últimos asignados al grupo con algún margen de duda.

El cambio global en la vegetación que muestran los megafósiles, también se refleja en los datos palinológicos. El límite permo-triásico atestiguó un innovador cambio evolutivo en los linajes morfológicos de los palinomorfos y está caracterizado por una marcada brecha palinológica en la que casi todas las formas pérmicas se extinguen, seguidas por un reemplazo de los taxones del Triásico Inferior. Así, los grupos de monosacados de Cordaitales como *Potonieisporites* (Fig. 8: 11), *Plicatipollenites* y *Parasaccites* (Fig. 8: 8) se desvanecieron presentándose sólo en escasa proporción en palinofloras triásicas. Los bisacados estriados como *Striatoabietes* y *Protobaloxypinus* (Fig. 8: 21) entre otros géneros, son sustituidos por un aumento en el registro de bisacados no estriados como: *Falcisporites*-*Alisporites* (Fig. 8: 6, 25), *Klausipollenites* (Fig. 8: 15), *Pityosporites*, *Playfordiaspora* (Fig. 4: 11) y *Platysaccus* (en lugar de *Goubinispora* que es menos frecuente en el Triásico de la Argentina) (Fig. 8: 22); algunos granos bisacados teniados como *Lunatisporites* (Fig. 8: 2) sobrepasan el límite y penetran en el Triásico. Entre las esporas triletes, las formas típicamente pérmicas como *Microbaculispora* y *Microfaveolatispora*, desaparecen y son reemplazadas, entre otras, por *Osmundacidites* (Fig. 4: 13), *Cyathidites* y tipos cavados como *Lundbladispota* y *Densoisporites*, con definida representación desde el comienzo del Triásico. Asimismo, el límite con el Jurásico plantea relaciones de discontinuidad por la extinción de casi todos los palinomorfos propios del Triásico.

Dado que este período es un lapso temporal clave en la evolución del reino vegetal y que la paleobotánica tiene como objetivo principal el estudio de las plantas fósiles y su evolución a través del tiempo geológico, se han analizado numerosas contribuciones de carácter geológico y paleobotánico (macro y microfloras) que han permitido mejorar el conocimiento de los

grupos que conformaron las floras triásicas (véase Cap. 1).

Con este fin, se integró la información paleobotánica (palinología y estudios de megafósiles vegetales) y se adicionaron las afinidades botánicas conocidas para esporas y granos de polen (miosporas) dispersos, teniendo en cuenta que algunos taxones pueden ser asignados (con variable grado de certeza) a categorías naturales de plantas.

Las dos líneas de evidencia (megaflora y microflora) muestran una estrecha correspondencia en la determinación de los grupos presentes en la flora triásica de la Argentina. Sin embargo, es notoria la ausencia en las megafloras de Lycopodiales-Selaginellales, Polypodiales-Hymenophyllales, pteridospermas caytoniáceas y Gnetales, restos de algas clorofíceas Chlorococcales [como *Botryococcus* y *Plaesiodyctyon* (Fig. 8: 16, 19)], comúnmente presentes a través de microfósiles vegetales. Puesto que los niveles estratigráficos de donde proviene la megaflora y la palinoflora son ligeramente diferentes, las discrepancias cualitativas encontradas entre los grupos representados pueden explicarse por la preservación diferencial de los restos considerados (megascópicos y palinomorfos). En este sentido, las esporas y granos de polen por su naturaleza resistente a la oxidación y su mayor capacidad de dispersión, muestran un mayor rango de diversidad en la vegetación.

LA FLORA TRIÁSICA DE LA ARGENTINA

La clasificación sistemática adoptada para el tratamiento de la megaflora sigue el esquema de Stewart (1983), y Stewart y Rothwell (1993). De acuerdo con el criterio adoptado por de Jersey y Raine (1990), se consideró que la mayor parte de los palinomorfos puede ser atribuida, en forma relativamente confiable, a nivel de Clase (Fig. 3). Las asignaciones más dudosas están denotadas por un "?". Morfogéneros equivalentes, considerados por distintos autores como sín-

nimos y ampliamente usados o conocidos indistintamente, se indican entre paréntesis con el signo (=). Con el objeto de agilizar la lectura del texto, las autorías de los géneros y las especies presentes en la flora triásica argentina se citan exclusivamente en las figuras 1, 3, 4, 5, 8 y 11. El elenco megaflorestico del Triásico de la Argentina consta de 236 especies. Las asignaciones sistemáticas de los géneros son tratadas en las figuras 1 y 5. Los registros se sintetizan en la figura 11 y se consignan las principales fuentes bibliográficas a las que el lector puede remitirse. Respecto de los palinomorfo, se han reconocido aproximadamente unas 650 especies para el Triásico de la Argentina (la confección de la lista excede las posibilidades de la presente entrega). En la figura 3 se observan las afinidades botánicas conocidas de palinomorfo dispersos hallados en el Triásico argentino. Estas relaciones botánicas fueron elaboradas a partir de una extensa lista de trabajos dedicados a las relaciones naturales de las microsporas.

División Bryophyta

El único registro megaflorestico de este grupo en la Argentina corresponde a *Muscites guescelini* (Morel, 1991, 1994), especie también presente en Sudáfrica (Townrow, 1959; Anderson, 1976). Una situación diferente se presenta en la microflora. Esporas atribuidas a *Stereisporites* (= *Sphagnumsporites*) (Fig. 4: 8), *Annulispora*, *Distalanulisporites*, *Polycingulatisporites*, *Antulsporites*, *Rogalskaisporites* y *Retusotriletes* (Fig. 4: 7) tienen afinidad briofítica, posiblemente con Sphagnales o con Anthocerotales, por similitud con esporas de *Sphagnum* y *Phaeoceros* (de Jersey y Raine, 1990). Los géneros mencionados, están presentes en varias microfloras triásicas de la Argentina con variable grado de representatividad, siendo *Stereisporites* el género más frecuente. Filatoff (1975) incluyó a *Foveosporites moretonensis* en las esporas de tipo Sphagnaceae y la comparó con especies caracterizadas por estructura foveoreticulada. *Foveosporites moretonensis*

(Fig. 4: 5) es conocida para el Triásico Superior y Jurásico Inferior de Australia y Nueva Zelanda (Reiser y William, 1969; de Jersey y Raine, 1990). En la Argentina, ha sido recientemente registrada en el Neotriásico Tardío de la Formación Paso Flores (Zavattieri, 1997a).

División Tracheophyta (Plantas vasculares)

Clase Lycopsidea

Las lycópsidas conformaron un grupo sumamente exitoso y diverso durante el Paleozoico. En la transición permo-triásica existe un drástico cambio, extinguiéndose la mayor parte de las formas arborescentes del clado de las Isoetales. No obstante, persisten algunos miembros de la línea con rizomas reducidos, las Pleuromeiaceae, características para el Triásico. Distinto fue el destino de las formas herbáceas del grupo, representadas por las Lycopodiaceae y Selaginellaceae, que lograron traspasar con éxito esta transición.

En palinofloras del Triásico Inferior, un grupo de géneros de miosporas (= microsporas), con rasgos morfológicos comunes de afinidad lycópsida, incluyen *Aratrisporites* (monolete) (Fig. 4: 21, 28), *Densoisporites* (= *Discisporites*) (Fig. 4: 12), *Lundbladispota* y *Kraeuselisporites* (triletos).

Los estudios paleobotánicos y palinológicos indican que existen dos grandes grupos dentro de las Pleuromeiaceae en el Triásico Inferior. Uno, con microsporas tipo *Densoisporites*, correspondientes al género *Pleuromeia sensu stricto*, y otro, con microsporas tipo *Aratrisporites*, relacionados con los géneros *Annalepis* y *Tomiostrabus* en el hemisferio norte, y *Cylostrobus* y *Skillostrobus* en el hemisferio sur. En Eurasia, estos grupos han coexistido o se han sustituido en el tiempo. En Australia, aunque lycópsidas con miosporas de naturaleza cavada y pared externa esponjosa tipo *Aratrisporites* y *Densoisporites* coexisten en ambientes marinos costeros, lacustres y fluviales, se ha sugerido un

División Tracheophyta (Plantas vasculares)				
Clase	Orden	Familia	Géneros y número de especies	Nº spp.
Lycopsidea	Isoetales	Pleuromeiaceae ✓	<i>Cylostrobus</i> Helby y Martin (1 sp.) <i>Pleuromeia</i> Corda (1 sp.)	2
Sphenopsida	Equisetales	Apocalamitaceae ✓	<i>Neocalamites</i> Halle (4 sp.) <i>Neocalamastachys</i> Kon'no (1 sp.) <i>Nododendron</i> Artabe y Zamuner (2 sp.)	7
		Equisetaceae ✓	<i>Equisetites</i> Sternberg (3 sp.)	3
		Phyllotheceae ✓	<i>Phyllothea</i> Brongniart <i>emend.</i> Townrow (3 sp.)	3
Filicopsida	Marattiales	Asterothecaceae	<i>Asterotheca</i> Presl (5 sp.) <i>Rienisia</i> Walkom (2 sp.)	7
		Marattiaceae	<i>Marattia</i> Schwartz (1 sp.)	1
	Marattiales <i>incertae sedis</i>		<i>Danaeopsis</i> Heer (1 sp.) <i>Tranquiha</i> Herbst (1 sp.)	2
	Filicales	Dicksoniaceae ✓	<i>Coniopsis</i> Brongniart (2 sp.) <i>Lobifolia</i> Lebedev y Rasskazova (1 sp.)	3
		Dipteridaceae	<i>Dictyophyllum</i> Lindley y Hutton (8 sp.) <i>Goepfertella</i> Oishi y Yamasita <i>emend.</i> Arrondo y Petriella (1 sp.) <i>Hausmannia</i> Dunker (2 sp.)	11
		Gleicheniaceae	<i>Chansibeca</i> Regé (1 sp.) <i>Gleichenites</i> Seward (2 sp.)	3
		Osmundaceae ✓	<i>Cladophlebis</i> Brongniart <i>emend.</i> Frenguelli (10 sp.) <i>Todites</i> Seward (2 sp.) <i>Asbicaulis</i> Tidwell (1 sp.) <i>Marayea</i> Herbst (1 sp.) <i>Millerocaulis</i> Erasmus <i>ex</i> Tidwell (1 sp.)	15
	4 órdenes	10 familias	24 géneros	57 spp.

Figura 1. Biodiversidad de las pteridofitas en la megafloora triásica argentina. Porcentajes indicativos de la presencia de: filicópsidas, 74%; esfenópsidas, 23% y lycópsidas, sólo 3%. Respecto del total de la flora (considerando las gimnospermas): filicópsidas, 18%; esfenópsidas y lycópsidas, 5% y 1%, respectivamente.

episodio de esporas tipo *Densoisporites* durante el Triásico Inferior, seguido por otro de *Aratrisporites*, con sus plantas madres *Cylostrobus* y *Skillostrobus* en el Triásico Medio (Fuchs *et al.*, 1991). Tanto Balme (1970) como de Jersey (1979) han discutido el significado estratigráfico de *Aratrisporites* en Australia. Helby *et al.* (1987) indican que el rango de *Aratrisporites* se extiende desde el límite permo-triásico al Cretácico Inferior, pero su acmé se ubica en el Triásico Medio a Superior. Ambos géneros están presentes con relativa frecuencia en sedimentitas del Meso y Neotriásico de la Argentina. *Aratrisporites*, ha sido registrado en especies de *Cylostrobus* (= *Austrostrobus*) de Australia y la Argentina (Morbelli y Petriella, 1973; Retallack, 1975) y también en otras fructificaciones de lycópsidas como *Lycostrobus*.

El registro de la "Flora de *Pleuromeia*" *sensu*

lato en la Argentina corresponde a impresiones de tallos y estructuras reproductivas (Stipanovic, 1969; Morbelli y Petriella, 1973; Retallack, 1975; Labudía *et al.*, 1992) halladas en ambientes fluviales y lacustres. Debe resaltarse que, a pesar de poseer un registro amplio, se ha encontrado una asociación pura de *Pleuromeia* (Formación Puesto Viejo) con pulvínulos y micrófilos persistentes, diferentes de las especies descritas para Europa y Australia (Morel y Artabe, 1994). Esta unidad ha sido asignada al Eotriásico sobre la base de su microflora (Ottone y García, 1991).

Las Lycopodiaceae son homosporicas y producen miosporas triletes con exinas de diversas esculturas. Las Selaginellaceae son heterosporicas y sus microsporas presentan esculturas variables que incluyen prominentes proyecciones (*Neoraistrickia*) y cíngulos bien desarrollados, se-

mejantes a *Densoisporites* (Fig. 4: 12). Esporas con estrecha semejanza a *Acanthotriletes*, *Neorais-trickia* (Fig. 4: 6), *Lophotriletes*, *Clavatisporites* (Fig. 4: 23), *Leptolepidites*, *Uvaesporites* (Fig. 4: 19), *Ceratosporites*, *Lycopodiumsporites*, *Craterisporites* (Fig. 4: 22) y *Pustulatisporites* (Fig. 4: 26) se encuentran en especies de *Selaginella*. Todos los géneros mencionados son comunes componentes de asociaciones del Triásico de la Argentina.

Clase Sphenopsida

Orden Equisetales

Las esfenópsidas son pteridofitas articuladas, ecuménicas, cuyos primeros registros comienzan en el Devónico y llegan hasta nuestros días con un único género, *Equisetum*.

Las Equisetales son particularmente abundantes en el dominio gondwánico desde el Pérmico Superior (Anderson y Anderson, 1993b). El género *Calamospora* ha sido asignado a las Equisetales, y existe suficiente evidencia basada en fructificaciones con esporas *in situ* para establecer esta afinidad botánica (Good, 1975; Good y Taylor, 1975). Así, *Calamospora* ha sido identificado junto con ejemplares de *Equisetites* y *Neocalamites*, géneros ampliamente distribuidos en sedimentitas del Mesozoico Inferior (Triásico y Jurásico). *Calamospora tener* (Fig. 4: 2), es común en estratos triásicos del este de Australia y en el Jurásico Inferior del oeste de ese continente, mientras que en Europa tiene amplia distribución en sedimentitas desde el Triásico Superior al Cretácico Inferior. En la Argentina, es hallada frecuentemente junto con otras especies del género en estratos triásicos aunque, debido a su delicada naturaleza, su presencia en las microfloras está condicionada al estado de preservación de las mismas y, por lo tanto, es difícil establecer su real distribución y abundancia.

Entre las familias de este orden, las Phyllotheceae (*Phyllothea*) y las Equisetaceae (*Equisetites*) están representadas en las floras triásicas argentinas a través de seis especies (tres

en cada género). Las características del material argentino de *Equisetites* indican que estas plantas crecieron en lugares cercanos a su sitio de depositación, conformando matorrales densos sobre *levees* a lo largo de canales de arroyos o en planicies de inundación.

Buena parte de las Equisetales del Triásico argentino se asignan a las Apocalamitaceae. Esta familia fue definida para el hemisferio norte sobre la base de impresiones de tallos, hojas y estructuras reproductivas. El hallazgo de tallos de *Neocalamites* y diafragmas nodales de *Nododendron*, en asociación estrecha con estructuras reproductivas de *Neocalamostachys*, permitió certificar la presencia de esta familia en la Argentina y la existencia de crecimiento secundario en grosor en las Apocalamitaceae (Artabe y Zamuner, 1991; Brea y Artabe, 1999). De las especies de *Neocalamites* reconocidas para el Triásico de la Argentina, *N. carrerei* es la de mayor distribución. El hallazgo de tafocenosis autóctonas, conformadas por poblaciones monotípicas de esta especie, permite determinar su vinculación tanto a ambientes lacustres como fluviales (Ganuza *et al.*, 1998; Brea y Artabe, 1999).

El recambio de algunas familias de las Equisetales en la Argentina se certifica con la extinción de las Calamitaceae y la proliferación de las Apocalamitaceae que pasan a ser las sphenofitas más abundantes con especies que llegan al Eojurásico como *Neocalamites carrerei*. Las Phyllotheceae, constituyen un grupo relictual que, aparentemente, desaparece en el Neotriásico Temprano, mientras que las Equisetaceae corresponden a la única familia que llega hasta la actualidad.

Clase Filicopsida

Las filicópsidas (helechos) tienen un registro relativamente escaso y saltuario durante el Eotriásico, el cual recién se hace más conspicuo promediando el período.

Durante el Triásico se pueden discriminar dos grupos bien definidos de filicofitas: el primero, in-

tegrado por familias primitivas, relacionadas con linajes paleozoicos o de stirpe paleozoica, y el segundo, formado por familias modernas que se diversifican durante el Neotriásico.

Orden Marattiales

Las Marattiales triásicas argentinas, están mayormente representadas por géneros *incertae sedis* e integrantes de su plexo más primitivo: las Asterothecaceae, que se extinguen a fines del período. Las Marattiaceae, que reúnen las formas modernas de apariencia similar a los taxones actuales, recién comienzan su registro en el Neotriásico de la provincia del Neuquén (Morel *et al.*, 2000) e Islas Shetland (Barale *et al.*, 1995).

Familia Asterothecaceae

En la Argentina se registran dos géneros de Asterothecaceae: *Asterotheca* y *Rienitsia* como elementos poco frecuentes en las asociaciones paleoflorísticas. Hasta el momento, el género *Rienitsia* se reconoce solamente en la Formación Cañadón Largo donde se determinaron dos especies: *R. arrondiana* y *R. colliveri* (Fig. 2: 6, 7) (Herbst, 1979b, 1989; Jalfin y Herbst, 1995).

También ha sido hallado en otras regiones del Gondwana como Australia y Chile en sedimentos asignables al Mesotriásico-Neotriásico (Walkom, 1932; Herbst, 1979b; Herbst *et al.*, 1998). *Rienitsia* se diferencia de *Asterotheca* por la presencia de pinnulas confluentes y la posición altamente variable de los sinangios. Frondes de morfología similar a *Rienitsia*, pero con cutícula preservada, han sido segregadas en los géneros pteridospérmicos *Dejerseya* (Fig. 7: 11) (Herbst, 1979b; Anderson y Anderson, 1989) o *Pachydermophyllum* (Retallack, 1981).

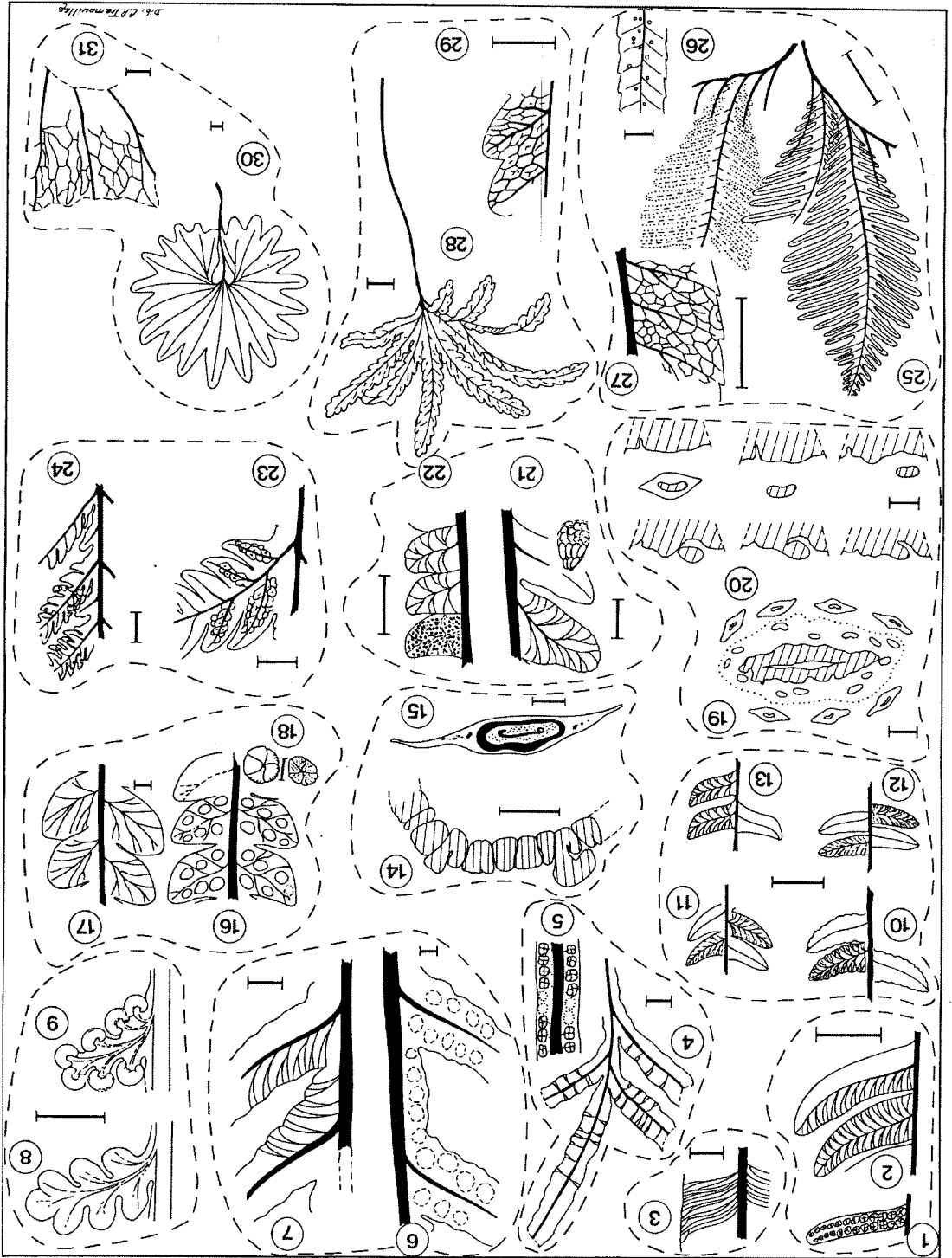
El género *Asterotheca* tiene una distribución cosmopolita y una larga historia que se remonta al Carbonífero y culmina en el Neotriásico. En nuestro país, el género tiene abundante registro durante el Pérmico. Para el Triásico se reconocen cinco especies propias de este período [*Asterotheca falcata*, *A. bilariensis*, *A. menendezii* (Fig. 2: 1, 2), *A. rigbyana* y *A. truempyi*]. Según Herbst (1979a) los taxones argentinos muestran un marcado endemismo, ya que solamente dos de ellos se registran fuera de nuestro territorio (*A. rigbyana* en Chile y *A. menendezii* en Australia).

Géneros *incertae sedis*

Tranquilia y *Danaeopsis* son considerados

Figura 2. Principales representantes de pteridofitas de la megafloora triásica argentina. 1, 2, *Asterotheca menendezii*; 1, detalle de pinnula fértil; 2, pinnulas estériles; detalle de morfología y venación (tomadas de Herbst, 1979a); 3, *Danaeopsis fecunda*: detalle de venación (de Herbst, 1979b); 4, 5, *Tranquilia jalfinii*; 4, morfología general de la fronde y la venación; 5, detalle de una pinnula fértil (de Herbst, 1989); 6, 7, *Rienitsia colliveri*; 6, ubicación de sinangios en pinnulas fértiles; 7, morfología y venación de frondes estériles (de Herbst, 1989); 8, 9, *Coniopteris walkomi*; 8, morfología de una pinnula estéril; 9, morfología y ubicación de soros en pinnulas fértiles (de Frenguelli, 1950); 10-13, morfología pinnular y venación en diferentes especies de *Cladophlebis*; 10, *Cladophlebis mendozaensis*; 11, *C. kurtzi*; 12, *C. mesozoica*; 13, *C. grabami* (de Herbst, 1971); 14, 15, *Asbicaulis herbstii*; 14, corte transversal (CT) del cilindro vascular dictioestélico, con detalle de emisión de traza foliar; 15, detalle del CT de la traza peciolar (de Archangelsky y de la Sota, 1963); 16-18, *Gleichenites gallegoi*; 16, distribución de soros y morfología de frondes fértiles; 17, venación y morfología de frondes estériles; 18, detalle de soros (de Herbst, 1996); 19, 20, *Marayea lutzii*; 19, CT del tallo; 20, forma de emisión de trazas foliares (de Herbst, 1994); 21, 22, *Todites baldonii*; 21, morfología y venación en frondes estériles (abajo izquierda: detalle de un esporangio); 22, morfología y distribución de esporangios en frondes fértiles (de Herbst, 1989); 23, 24, *Goepfertella stipanicicii*; 23, morfología y venación pinnular; 24, porción de tres pinnas, alternando con elementos intercalares unicuspidales (de Herbst, 1993); 25-27, *Dictyophyllum (T.) tenuiserratum*; 25, reconstrucción general de la fronde; 26, posición de esporangios; 27, detalle de venación (de Herbst, 1993); 28, 29, *Dictyophyllum (D.) castellanosisii*; 28, morfología general de la fronde; 29, detalle de venación (de Stipanovic y Menéndez, 1949); 30, 31, *Hausmannia (P.) faltisiana*; 30, aspecto general de la fronde; 31, detalle de venación (de Stipanovic y Menéndez, 1949). Escalas gráficas de las figuras 1, 2, 7-9, 21, 22, 29, 31 = 5 mm; 3-6, 10-13, 23, 24, 26-28, 30 = 1 cm; 14-17, 19 = 1 mm; 18, 20 = 0,5 mm; 25 = 20 cm.

Figura 2. Veanse referencias en página anterior.



Marattiales *incertae sedis* porque presentan una arquitectura foliar moderna, pero no tienen los sinangios típicos de las Marattiaceae.

Tranquilia agrupa formas con un claro dimorfismo foliar, pinnulas largamente lanceoladas y sinangios circulares típicamente tetrasporangios, registradas en el Triásico Medio y Superior de América del Sur y Méjico. En la Argentina sólo se reconoce una especie: *T. jalfinii* (Fig. 2: 4, 5) en la Formación Cañadón Largo (Herbst, 1989).

Danaeopsis es un taxón cosmopolita que vivió desde el Pérmico Superior al Triásico Superior y registra una sola especie en la Argentina, *Danaeopsis fecunda* (Fig. 2: 3) en la Formación Cañadón Largo (Herbst, 1979b, 1989). Este género se vincula con formas de tipo *Angiopteris*; se caracteriza por sus grandes pinnas lanceoladas, la producción de esporas triletes y la disposición de sus esporangios en soros conformando largas filas compactas a lo largo de las venas secundarias (Herbst, 1979b). Un ejemplar fértil incluido inicialmente en *Danaeopsis* (Frenguelli, 1937) ha sido recientemente combinado a *Marattia* por presentar sinangios alargados en el tercio distal de fragmentos de pinnulas taeniopterídeas (Morel *et al.*, 2000), representando la primera referencia para el Triásico de la Argentina de este género en particular, y de la familia Marattiaceae, en general.

Es importante destacar que, a diferencia de lo que ocurre en las restantes asociaciones argentinas, las Marattiales son uno de los grupos más diversificados entre las filices de la Formación Cañadón Largo, las que están representadas por cuatro géneros y siete especies (Herbst, 1989).

En general, las Marattiales fósiles poseen esporas triletes y monoletes. Sin embargo, se han registrado esporas aletas (= inaperturadas) en esporangios de Marattiales descritos para el Triásico Medio de Antártida (Delevoryas *et al.*, 1992). Filatoff (1975) establece que el género *Marattisporites* es usado para describir esporas mesozoicas y que el género paleozoico equiva-

lente es *Punctatosporites* (algunos autores utilizan uno u otro género como sinónimos). Filatoff (1975) asigna una afinidad Marattiaceae a *Punctatosporites walkomii* (Fig. 4: 16), especie común en secuencias del Mesozoico Inferior y, en particular, en estratos triásicos gondwánicos y de nuestro país.

Generalmente se afirma que es difícil trazar la historia evolutiva de las Marattiales por la ausencia de elementos transicionales entre el Paleozoico Superior y el Eomesozoico. Sin embargo, la presencia en la Argentina de géneros como *Dixengetheca* en el Pérmico (el cual llega a ser un elemento dominante en algunas paleofloras patagónicas y define una superzona, Archangelsky *et al.*, 1996) y *Rienitsia*, *Tranquilia* y *Danaeopsis* en el Mesotriásico Tardío-Neotriásico Temprano, representarían algunas de estas formas intermedias, reemplazadas a partir del Neotriásico por el advenimiento de *Marattia*.

Estas evidencias, sumadas a la presencia de otros géneros con caracteres intermedios tales como *Ogmos* en el Mesotriásico australiano (Webb, 1983) y *Qasimia* en el Pérmico Superior de Arabia Saudita (Hill *et al.*, 1985), demuestran un pasaje transicional entre ambas familias.

Orden Filicales

Las Filicales, que constituyen la mayor parte de los helechos actuales, sufren una notoria radiación durante el Triásico. Las formas más ancestrales están representadas por las Osmundaceae y Gleicheniaceae.

Familia Osmundaceae

Las Osmundaceae, originadas en el Pérmico, reúnen las formas más primitivas, longevas y relictuales del orden. El estudio de sus tallos permitió interpretar el origen de la médula, las lagunas foliares y la evolución del xilema. La diversidad estructural de los ejes caulinares dividió las Osmundaceae en dos subfamilias: las Thamnopteridoideas, que agrupan las formas más simples, protostélicas a

sifonostélicas, y las Osmundoideas, con grados crecientes de segmentación vascular (dictiostelas), representando los elementos más avanzados.

Las Osmundaceae argentinas se asignan a los géneros *Ashicaulis*, *Millerocaulis*, *Marayea* y *Todites*. Los tres primeros corresponden a estípites petrificados y conforman un grupo con estrechas relaciones morfo-anatómicas. Aunque *Millerocaulis* y *Ashicaulis* muestran una clara dominancia en el Gondwana, en la Argentina ambos géneros registran sólo una especie durante el Neotriásico: *A. herbstii* (Fig. 2: 14, 15) (Archangelsky y de la Sota, 1963; Tidwell, 1994; Jalfin y Herbst, 1995) y *M. stipabonettii* (Herbst, 1995). El género *Marayea* (Fig. 2: 19, 20) fue descrito para el Neotriásico de la Argentina (Herbst, 1994); es monotípico y corresponde a una thamnopteroida avanzada vinculada a osmundoideas primitivas como *Millerocaulis* y *Ashicaulis*.

Las características de los géneros *Millerocaulis* y *Ashicaulis*, la aparente ausencia de los grandes estípites de *Osmundacaulis* con amplias dictiostelas anfifloicas (*sensu* Tidwell y Ash, 1994) y la presencia relictual de formas avanzadas de clados paleozoicos (*Marayea*), sustentan la hipótesis de Herbst (1994), que sugiere una historia evolutiva diferente para este orden en el Gondwana.

Todites es el único género fértil presente en el Triásico argentino a través de dos especies (*T. baldonii* y *Todites* sp.), descritas para la Formación Cañadón Largo (Herbst, 1989) y fácilmente reconocibles por presentar pinnulas pequeñas, pecopterídeas o ligeramente falcadas, con esporangios dispuestos en la superficie abaxial, en forma acrosticoide (Fig. 2: 21, 22). Recientemente se ha descrito una nueva especie afín a *T. baldonii* en el Triásico chileno (Herbst *et al.*, 1998).

En un sentido amplio, las Osmundaceae también incluirían al morfogénero *Cladophlebis*, considerando que algunas de sus especies se han encontrado en reiterada asociación con estípites y pecíolos de este grupo.

Cladophlebis es un género de frondes estériles

generalmente bipinnadas, con pinnulas libres, falcadas, insertas por toda su base y vena media marcada que llega cerca del ápice. Se trata de un taxón cosmopolita cuyo biocrón abarca prácticamente todo el Mesozoico y que en la Argentina se registra en la mayor parte de los yacimientos triásicos.

Los criterios sistemáticos para establecer los límites del género y la validez de las especies presentes en nuestro país, fueron detalladamente planteados por Frenguelli (1947) y Herbst (1971). Así se reconocen nueve especies: *C. antarctica*, *C. copiosa*, *C. denticulata*, *C. grabami*, *C. indica*, *C. kurtzi*, *C. mendozaensis*, *C. mesozoica* y *C. oblonga*.

Las especies más abundantes a lo largo del período son, *C. kurtzi*, *C. mendozaensis* y *C. mesozoica* (Fig. 2: 10-12). La mayor diversidad específica en la Argentina se observa en el Triásico Superior con ocho especies, siete de las cuales pasan al Jurásico. Desde un punto de vista bioestratigráfico pueden diferenciarse tres grupos dentro del género, el primero, con especies exclusivas del Triásico (*C. copiosa* y *C. mesozoica*); el segundo integrado por especies triásicas que alcanzan el Jurásico Inferior (Liásico) como *C. kurtzi* y *C. mendozaensis* y el tercero, compuesto por especies triásicas que llegan hasta el Jurásico Medio-Jurásico Superior: *C. antarctica*, *C. denticulata*, *C. grabami* (Fig. 2: 13), *C. indica* y *C. oblonga*.

Esporas dispersas asignadas a las Osmundaceae tienen exinas variablemente esculturadas y la determinación genérica depende de la dominancia de uno u otro tipo de ornamentación. Así, esporas predominantemente granuladas están agrupadas en el género *Osmundacidites* (Fig. 4: 13), las baculadas en *Baculatisporites*, verrucadas en *Verrucosisporites* (Fig. 4: 27), ruguladas en *Rugulatisporites* (Fig. 4: 9), equinadas en *Apiculatisporis* (Fig. 4: 24) y aquellas con exinas lisas en *Todisporites* (Fig. 4: 1, 14). *Osmundacidites* es un morfogénero característico y ampliamente distribuido en sedimentitas mesozoicas. Su equivalente paleozoico es *Cyclogranisporites* e inclusive algunos autores proponen sus sinonimias. Todos los géneros antes mencionados se presentan en altas frecuencias en las

REINO PLANTAE**División Chlorophyta**Orden Chlorococcales*Botryococcus* sp.*Plaeiodictyon mosellanum* Brenner y Foster**División Bryophyta***Familia Sphagnaceae**Annulispورا folliculosa* (Rogalska) de Jersey*Annulispورا microannulata* de Jersey*Antulsporites**Distalanulsporites*? *Foveosporites moretonensis* de Jersey*Polycingulatisporites crenulatus* Playford y Dettmann*Polycingulatisporites mooniensis* de Jersey y Paten*Retusotriletes mesozoicus* Klaus*Rogalskaisporites cicatricosus* (Rogalska) Danzé-Corsin y Laveine*Stereisporites antiquasporites* (Wilson y Webster) Dettmann*Stereisporites psilatus* (Ross) Pflug*Stereisporites*? *Cingutriletes*? *Polycingulatisporites*? *Granulatisporites* (pars)**División Tracheophyta****Clase Lycopsidea**Orden Isoetales*Familia Pleuromeiaceae**Aratrisporites compositus* Volkheimer y Zavattieri*Aratrisporites**Densoisporites playfordii* (Balme) Dettmann*Densoisporites psilatus* (de Jersey) Raine y de Jersey*Densoisporites**Lundbladispóra*? *Cirratriradites*? *Kraeuselisporites*Orden Lycopodiales? *Foveosporites moretonensis* de Jersey? *Lundbladispóra**Lycopodiumsporites**Rugulatisporites* (pars)Orden Selaginellales*Clavatisporites hammenii* (Herbst) de Jersey*Craterisporites rotundus* de Jersey*Neoraistrickia taylorii* Playford y Dettmann? *Neoraistrickia ramosus* (Balme y Hennelly) Hart*Pustulatisporites blackstonensis* de Jersey*Uvaesporites glomeratus* (Döring) Hiltmann*Uvaesporites verrucosus* (de Jersey) Helby*Acanthotriletes**Densoisporites**Lycopodiumsporites**Lophotriletes**Lundbladispóra* (= *Densoisporites*)? *Ceratospórites*? *Clavatisporites*? *Leptolepidites***Lycopsidas Indiferenciadas**? *Anapiculatisporites pristidentatus* Reiser y Williams*Densoisporites nejburgii* (Schulz) Balme*Punctatosporites walkomii* de Jersey? *Clavatisporites* (pars)? *Leptolepidites* (pars)**Clase Sphenopsida**Orden Equisetales*Calamospora tener* (Leschik) de Jersey*Pilasporites calculus* (Balme y Hennelly) Jain? *Pilasporites*?*Inaperturopollenites* (pars)**Clase Filicopsida**Orden Marattiales*Punctatosporites walkomii* de Jersey? *Inaperturopollenites*Orden Filicales*Familia Gleicheniaceae**Gleicheniidites senonicus* Ross*Gleicheniidites**Concavisporites**Auritulinasporites**Foveogleicheniidites atavus* Raine? *Dictyophyllidites**Familia Osmundaceae**Apiculatisporis bulliensis* Helby ex de Jersey*Osmundacidites fissus* (Leschik) Playford*Osmundacidites wellmanii* Couper*Cadargasporites cuyanensis* Azcuy y Longobucco*Baculatisporites**Verrucosisporites**Rugulatisporites permixtus* Playford*Rugulatisporites**Todisporites auctus* (Maliavkina) Orłowska-Zwolinska*Todisporites major* Couper*Todisporites**Cyclogranisporites*? *Clavatisporites**Familias Matoniaceae, Dipteridaceae y Cheiroleuriaceae**Convrrucosisporites cameronii* (de Jersey) Playford y Dettmann*Dictyophyllidites**Dictyophyllidites harrisii* Couper*Dictyophyllidites mortoni* (de Jersey) Playford y

Dettmann

Foveoglecheniidites atavus Raine*Foveoglecheniidites* sp. cf. *Concavisporites infirmus* Balme? *Leiotriletes* (= *Deltoidospora*)? *Todisporites*? *Punctatisporites**Matonisporites*? *Auritulinasporites*? *Toroisporites*? *Laevigatisporites*? *Concavisporites**Familias Dicksoniaceae y Cyatheaceae**Cibotiumspóra**Cyathidites**Deltoidospora minor* (Couper) Pocock*Deltoidospora* (= *Leiotriletes*)*Laevigatisporites**Todisporites*? *Dictyophyllidites**Matonisporites*

Figura 3. Afinidades botánicas de los principales palinomorfos del Triásico de la Argentina. Clasificación adaptada de Stewart (1983), modificada de Jersey y Raine (1990).

?*Granulatisporites*
 ?*Verrucosisporites*
 ?*Leptolepidites verrucatus* Couper
Ischyosporites sp. cf. *I. volkheimeri* Filatoff

Familia *Pteridaceae* y *Schizaceae*

Striatella seebergensis Mädlar

Familia *Polypodiaceae-Hymenophyllaceae*

Laevigatosporites ovalis Wilson y Webster
Polypodiisporites ipsviciensis (= *Thymospora ipsviciensis*)
 (de Jersey) Playford y Dettmann
 ?*Laevigatosporites*
 ?*Anapiculatisporites*

Filicopsidas Indiferenciadas

Acanthotriletes sp. cf. *A. tereteangulatus* Balme y Hennelly
Apiculatisporis clematisi de Jersey
Apiculatisporis sp. cf. *A. globosus* (Leschik) Playford
 y Dettmann
Apiculatisporis otapirensis de Jersey y Raine
Apiculatisporis
Biretisporites sp. A
Brevitriletes bulliensis (Helby ex de Jersey) de Jersey
 y Raine
Cingutriletes cestus Stevens
Clavatisporites conspicuus Playford
Clavatisporites
Conbaculatisporites
Convrrucosisporites rewanensis de Jersey
Convrrucosisporites
 ?*Craterisporites rotundus* de Jersey
Deltoidospora directa (Balme y Hennelly) Norris
Lophotriletes baubiniiae (de Jersey y Hamilton) Playford
 ?*Neoraisrickia ramosus* (Balme y Hennelly) Hart
Pustulatisporites blackstonensis de Jersey
Rugulatisporites nelsonensis Raine
Rugulatisporites
Toricingulatisporites umbonatus (Bolkhovitina) de
 Jersey y Raine

Clase Gymnospermopsida

Orden Pteridospermales

Playfordiaspora cancellosa (Playford y Dettmann)
 Maheshwari y Banerji emend. Vijaya

Orden Caytoniales

Familia *Caytoniaceae*

Vitreisporites (= *Caytonipollenites*)
Vitreisporites pallidus (= *V. signatus*) (Reissinger)
 Nilsson
 ?*Klausipollenites*
 ?*Minutosaccus*

Familia *Corystospermaceae*

Alisporites australis de Jersey
Alisporites lowoodensis de Jersey
Alisporites warepanus Raine
Alisporites
Falcisporites nuthallensis (Clark) Balme
 ?*Chordasporites australiensis* de Jersey
 ?*Indusiisporites* sp. cf. *I. parvisaccatus* (de Jersey) de Jersey
Sulcosaccispora alaticonformis (Malyavkina) de Jersey

Órdenes Cycadales, Ginkgoales, Pentoxylales,

Cycadoideales, ?Czekanowskiales y Familia

Peltaspermaceae

?*Cycadopites follicularis* Wilson y Webster

?*Cycadopites granulatus* (de Jersey) de Jersey
 ?*Cycadopites*
Monosulcites schizocolpatus (Jain) Herbst
 ?*Monosulcites*

Órdenes Glossopteridales y Voltziales

(Voltziaceae)

Lueckisporites
Lunatisporites noviaulensis (Leschik) de Jersey
Lunatisporites pellucidus (Goubin) Helby
Lunatisporites (= *Taeniaesporites*)
Protobaploxypinus amplus (Balme y Hennelly) Hart
Protobaploxypinus limpidus (Balme y Hennelly)
 Balme y Playford
Protobaploxypinus samoilovichii (Jansonius) Hart
Protobaploxypinus
Striatoabieites multistriatus (Balme y Hennelly) Hart
Striatoabieites
Triadispora crassa Klaus
Triadispora
 ?*Illinites*
Voltziaceasporites heteromorpha Klaus

Órdenes Cordaitales y Voltziales

(Lebachiaceae)

Potonieisporites novicus Bharadawaj
Scheuringipollenites ovatus (Balme y Hennelly) Foster
Parasaccites sp.

Orden Coniferales

Familia *Araucariaceae*

Araucariacites australis Cookson
Araucariacites fissus Reiser y Williams
Araucariacites
Inaperturopollenites reidi de Jersey
 ?*Inaperturopollenites* (pars)

Familia *Cheirolepidiaceae*

Classopollis (= *Corollina*) *simplex* (Danzé-Corsin y
 Laveine) Reiser y Williams
Classopollis (= *Corollina*)
 ?*Discisporites psilatus* de Jersey

Familia *Taxodiaceae*

Perinopollenites elatoides Couper

Familia *Pinaceae* y *Podocarpaceae*

?*Pityosporites* (pars)
 ?*Alisporites* (pars)
Podosporites
Podocarpidites
 ?*Inaperturopollenites* (pars)
Platysaccus queenslandii de Jersey
 ?*Platysaccus*

Gymnospermopsidas Indiferenciadas

?*Inaperturopollenites*
Klausipollenites
Minutosaccus
 ?*Spheripollenites*

Orden Gnetales

Equisetosporites (= *Ephedripites*; = *Gnetaceapollenites*)
Equisetosporites steevesii (Jansonius) de Jersey
Steevesipollenites claviger de Jersey y Raine

microfloras triásicas argentinas, en particular, en asociaciones del Meso y Neotriásico.

Familia Gleicheniaceae

Las Gleicheniaceae tienen un origen aparentemente neopaleozoico y nórdico a través de los géneros *Chansitheca*, *Oligocarpia* y *Sizya* (Abbott, 1954; Andrews y Boureau, 1970; Yao y Taylor, 1988; Wang *et al.*, 1999). Durante el Eomesozoico son escasas las referencias de este grupo y recién alcanzan su acmé en el Cretácico Inferior donde se hacen cosmopolitas. Sus frondes desarrollan un patrón de ramificación muy característico, con falsas dicotomías producto de yemas durmientes apicales; llevan pínulas pecopterídeas o levemente cladofleboides de talla reducida que, en estado fértil, producen esporangios piriformes con un anillo casi completo oblicuo o transverso y esporas monoletes o triletes. Las esporas triletes de *Gleichenia* son características y al estado fósil se las designa como *Gleicheniidites* (Fig. 4: 10).

En la Argentina se conocen tres géneros de esta familia: *Oligocarpia*, *Gleichenites* y *Chansitheca*. *Oligocarpia* fue recientemente encontrado en secuencias neopaleozoicas de la Patagonia (Césari *et al.*, 1998), mientras que los otros dos géneros se registran durante el Triásico. *Gleichenites* está representado a través de *G. potrerillensis* (Herbst, 1972b) y *G. gallegoi* (Herbst, 1996) (Fig. 2: 16-18); estos taxones han sido considerados entre los más primitivos del género (Herbst, 1996). *Chansitheca* es un género neopaleozoico relacionado con *Oligocarpia* y *Gleichenites*; en nuestro país se registra tardíamente con una sola especie: *C. argentina* (Herbst, 1963, 1989) en sedimentitas neotriásicas de la Formación Laguna Colorada.

En el resto del Gondwana se han reconocido rizomas permineralizados de posibles Gleicheniaceae (*Antarctipteris*) provenientes del Mesotriásico Temprano de Antártida (Millay y Taylor, 1990) y frondes en Australia y Chile asignadas a *Gleichenites wivenhoensis* (Herbst, 1974), *G. cachivaritensis* y *Gleichenites* sp. (Herbst, 1996; Herbst *et al.*, 1998). Todas las formas

triásicas y la mayoría de las jurásicas reconocidas para el Gondwana, por ser multisoradas, pertenecen al primitivo y algo aislado "grupo" *Dyplopterygium* (Herbst, 1996). Las características de estos representantes eomesozoicos y su relativa diversidad en sedimentitas precretácicas, contrastan con el escaso registro nórdico.

Trabajos recientes cuestionan la naturaleza de ciertas Gleicheniaceae fósiles. Así, Cantrill (1998) considera que algunos miembros gondwánicos con frondes sin falsas dicotomías, podrían representar a otras filicales afines, como las Lophosoriaceae.

Esporas dispersas de tipo Gleicheniaceae, asignadas a los géneros *Gleicheniidites*, *Concavisporites* y *Auritulinasporites* pertenecen a esta familia. *Gleicheniidites senonicus* (Fig. 4: 10) y *Foveogleicheniidites atavus* (Fig. 4: 25) tienen posible afinidad con gleicheniaceas por su semejanza morfológica con esporas del morfogénero *Dicthyophyllidites*. *Gleicheniidites senonicus* y *F. atavus* han sido recientemente registradas en la Formación Paso Flores, asignada por Zavattieri (1997a) al Neotriásico Tardío. Los géneros *Gleicheniidites*, *Concavisporites* y *Auritulinasporites* están presentes en algunas microfloras del Triásico de la Argentina con variable grado de frecuencia relativa.

Familia Dicksoniaceae

Las Dicksoniaceae son formas, en su mayoría, arborescentes que presentan frondes con soros marginales. El registro fósil sugiere que la familia puede haberse originado en el Triásico Inferior (Ouyang y Li, 1980) haciéndose muy abundante en ciertos horizontes jurásicos y cretácicos.

Coniopteris es el género mejor conocido de la familia; está ampliamente distribuido en el hemisferio norte y sólo es esporádico en el hemisferio sur. En territorio argentino, registra dos especies (*C. harringtoni* y *C. walkomi*) (Fig. 2: 8, 9) definidas por Frenguelli (1950) en la Formación Barreal. Aunque ambas formas están basadas sobre material algo fragmentario, posteriores hallazgos registrados en la misma forma-

ción (Bonetti, 1963; Stipanovic, 1979), y en secuencias neotriásicas de la Argentina (Arrondo *et al.*, 1991; Morel *et al.*, 1992), así como la presencia de frondes estériles asignadas a la familia (*Lobifolia dejerseyi*) en las Formaciones Potrerillos (Morel, 1991, 1994) y Barreal (Artabe *et al.*, 1995a) permiten confirmar este grupo dentro del elenco paleoflorístico desde el Mesotriásico Temprano.

En las microfloras, las esporas dispersas (triletes lisas o esculturadas) semejantes a las que presentan las Cyatheaceae y Dicksoniaceae son: *Laevigatisporites*, *Todisporites* (Fig. 4: 1, 14), *Cyathidites*, *Deltoidospora* (= *Leiotriletes*) (Fig. 4: 4), *Dictyophyllidites* (*Matonisporites* de algunos autores), *Granulatisporites* (*pars*), *Verrucosisporites* (*pars*) (Fig. 4: 27) y *Cibotiumspora*. Si se aceptan como válidas las comparaciones con esporas del género viviente *Cibotium*, *Duplexysporites* (= *Asseretospora*) (Fig. 4: 18), podría tener afinidad cyateácea (Dolby y Balme, 1976).

Las esporas de tipo Cyatheaceae-Dicksoniaceae presentan altos porcentajes de frecuencias relativas en la mayoría de las palinofloras triásicas de la Argentina.

Familia Dipteridaceae

Las Dipteridaceae aparecen en el Mesotriásico, alcanzan su acmé en el Neotriásico-EoJurásico y comienzan a declinar a mediados del Jurásico; a partir del Cretácico Superior representan un componente relictual que llega a la actualidad con el género *Dipteris*. Este grupo se reconoce fácilmente por la morfología de sus frondes y su venación anastomosado-reticulada. Si bien se considera que esta familia fue cosmopolita, su distribución y abundancia no fue uniforme (Herbst, 1975; Cantrill, 1995).

En el Triásico de la Argentina el grupo se registra en diferentes depocentros de las cuencas Cuyana (Barreal) y Neuquina (Malargüe y Paso Flores). Hallazgos dispersos de dipteridáceas en las Islas Shetland (Orlando, 1968; Barale *et al.*, 1995) permiten suponer que su distribución fue más amplia.

La sistemática del grupo fue definida principalmente por Oishi y Yamasita (1936) y revisada en

tre otros por Harris (1956, 1961). Herbst (1992) propuso una nueva clasificación, que involucra el reconocimiento de cinco géneros (cuatro totalmente fósiles) y la redefinición de los mismos de acuerdo con criterios morfológicos y de arquitectura foliar. La revisión crítica del material permitió identificar tres géneros en el Triásico de la Argentina: *Dictyophyllum* (subgéneros *Dictyophyllum*, *Thaumatopteris* y *Clathropteroides*), con formas monopinnadas de láminas foliares muy disectas; *Hausmannia* (subgénero *Protorbipis*), con láminas enteras o con cierto grado de incisión en sus márgenes; y *Goepfertella*, con frondes bipinnadas, elementos intercalares bien desarrollados (interpinnulas) y venación lateral ordenada generalmente en tres series de areolas de diámetro decreciente hacia los márgenes pinnulares.

Prácticamente, todas las especies de esta familia presentan un biocrón reducido y por ello son excelentes indicadores bioestratigráficos. De las dos especies de *Dictyophyllum* (*Dictyophyllum*), *D. (D.) castellanosii* es un elemento diagnóstico del Mesotriásico Temprano (Fig. 2: 28, 29), mientras que *D. (D.) tenuifolium* aparece en el Mesotriásico Temprano pero se extiende hasta el Neotriásico Tardío (Stipanovic y Menéndez, 1949; Bonetti y Herbst, 1964; Spalletti *et al.*, 1999). Estas especies, afines con las del Meso-Neotriásico del norte de Europa y de otras regiones del Gondwana, se caracterizan porque presentan caracteres primitivos como coalescencia, y venación secundaria sinuosa, emitida en ángulo agudo, formando areolas poligonales alargadas.

El subgénero *D. (Thaumatopteris)* es el más diverso del Triásico de la Argentina, contando con cuatro especies; aparece durante el Mesotriásico con *D. (T.) barrealensis* y se diversifica en el Neotriásico con *D. (T.) chihuauensis*, *D. (T.) tenuiseratum* (Fig. 2: 25-27) y *D. (T.) rothi*. Merece destacarse que las dos primeras especies tienen un porte pequeño y presentan similitudes con el género *Goepfertella* (Herbst, 1992, 1993). Las dos últimas, de gran tamaño, forman un grupo muy relacionado, que pasa al Neotriásico Tardío (Bonetti y Herbst, 1964; Spalletti *et al.*, 1988;

Morel *et al.*, 1992) y al Liásico (Frenguelli, 1941; Herbst, 1964, 1992).

El subgénero *D. (Clathropteroides)* en la Argentina sólo fue mencionado en secuencias marinas del sur de Mendoza, en la Formación Arroyo Malo, asignadas al Neotriásico Tardío (Riccardi *et al.*, 1997).

En el Triásico de la Argentina se conocen dos especies del subgénero *Hausmannia (Proto-rhipis)*, presentes exclusivamente en la Formación Barreal, *H. (P.) faltisiana* (Fig. 2: 30, 31) y *H. (P.) dentata*, muy afines entre sí y la última, de amplia distribución en el Rético del Japón (Stipanovic y Menéndez, 1949; Herbst, 1992). Estas formas triásicas presentan una clara diferencia con las más jóvenes en su venación secundaria, la cual crea un retículo de areolas regulares poligonales, alargadas radialmente.

El género *Goeppertella*, si bien tiene sus orígenes en el Triásico, es un elemento dominante en el Jurásico Inferior. De las tres especies triásicas reconocidas: *G. varida*, *G. microloba* y *G. stipanicicii*, sólo la última es propia del Neotriásico argentino (Fig. 2: 23, 24), como un componente ocasional en la cuenca Neuquina (Herbst, 1992, 1993; Spalletti *et al.*, 1999; Morel *et al.*, 2000). *Goeppertella stipanicicii* se asocia, por su morfología, al grupo jurásico formado por *G. microloba*, *G. macroloba* y *G. neuqueniana* (Arrondo y Petriella, 1982; Herbst, 1993). Las vinculaciones quedan evidenciadas por el hallazgo de estadios ontogenéticos en *G. macroloba* (Morel *et al.*, 1994) donde frondes juveniles muestran elementos axilares en

la base de las pinnas, rasgo característico de *G. varida*.

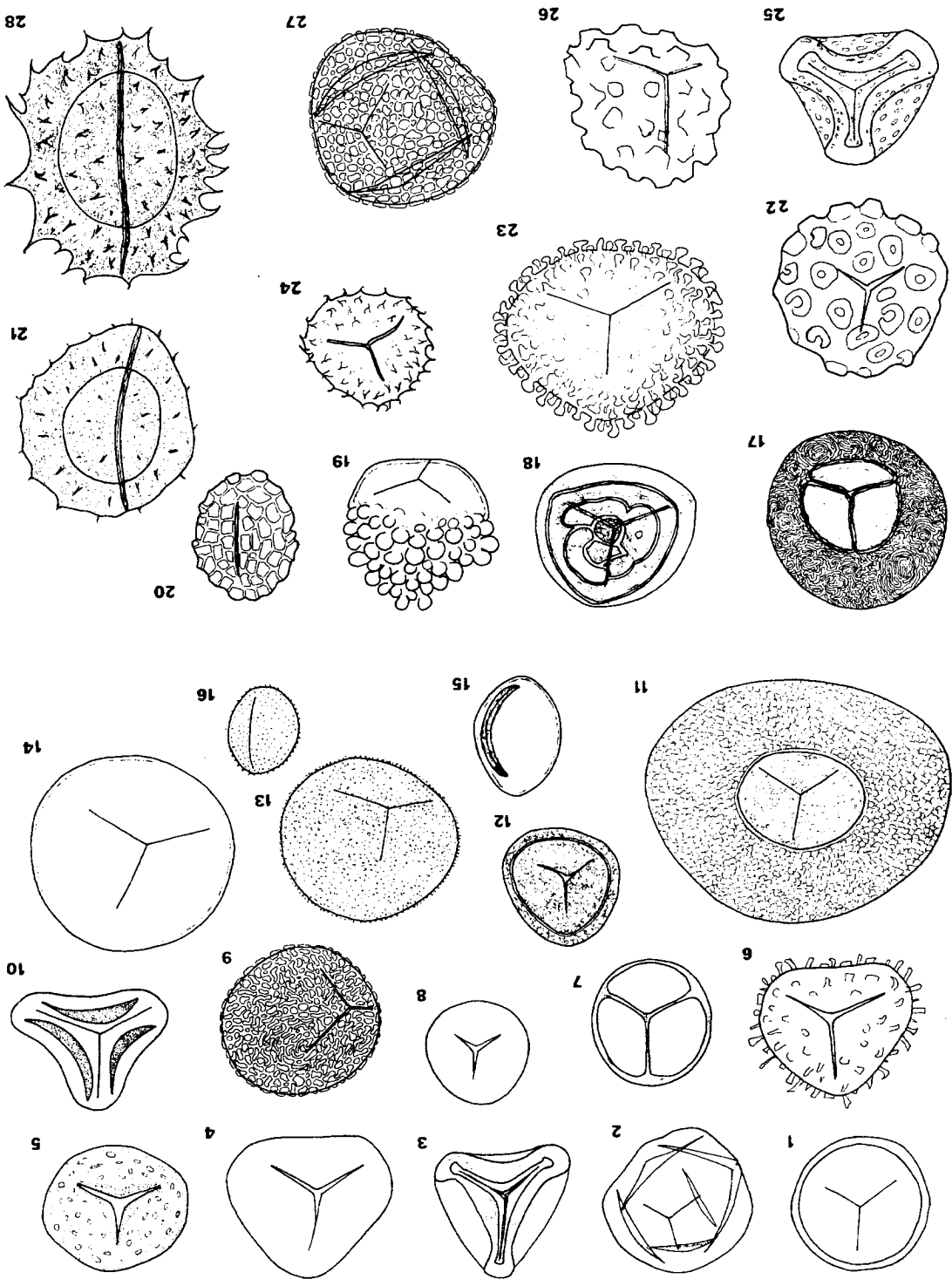
El origen de las dipteridáceas sigue siendo problemático, ya que no se conocen formas neopaleozoicas de las que puedan haber derivado. Su amplia y explosiva distribución mundial a partir del Mesotriásico, cuando aparecen súbitamente sus primeros registros, hace difícil intentar establecer centros de origen.

Hay un acuerdo generalizado en considerar a *Dictyophyllum*, *Thaumatopteris* y *Clathropteris* (independientemente de su rango taxonómico) por sus características morfológicas, como muy cercanos entre sí. Estos taxa son los más abundantes en el Triásico y este hecho induciría a pensar que las formas más primitivas deberían pertenecer a este grupo. Herbst (1992) sugirió que por su aparición temprana y su morfología "generalizada" *Dictyophyllum (Dictyophyllum)* debe ser el primer eslabón a partir del cual derivaron los restantes miembros de esta familia. De allí, y siempre desde un punto de vista morfológico, pueden postularse dos tendencias. Una línea evoluciona hacia la mayor división de la fronde y, por estadios intermedios en ciertas especies del subgénero *Thaumatopteris*, culmina en *Goeppertella*, con láminas compuestas. En este sentido *D. (T.) barrealensis* y *D. (T.) chihuiensis* presentan similitudes con el género *Goeppertella* (Herbst, 1992, 1993). La otra línea, por reducción, culmina en hojas entero-lobuladas típicas de *Hausmannia*.

Esporas triletes lisas a finamente escultura-

Figura 4. Especies más representativas de esporas de briofitas y pteridofitas triásicas argentinas (excepto Fig. 4: 11). 1, *Todisporites cinctus* (Maliavkina) Orłowska-Zwolinska; 2, *Calamospora tener* (Leschik) de Jersey; 3, *Dictyophyllidites mortonii* (de Jersey) Playford y Dettmann; 4, *Deltoidospora minor* (Couper) Pocock; 5, *Foveosporites moretonensis* de Jersey; 6, *Neoraistrickia taylorii* Playford y Dettmann; 7, *Retusotriletes mesozoicus* Klaus; 8, *Stereisporites psilatus* (Ross) Pflug; 9, *Rugulatisporites permixtus* Playford; 10, *Gleichenidites senonicus* Ross; 11, *Playfordiaspora cancellosa* (Playford y Dettmann) Maheshwari y Banerji; 12, *Densoisporites neburgii* (Schulz) Balme; 13, *Osmundacidites wellmanii* Couper; 14, *Todisporites major* Couper; 15, *Laevigatosporites* sp.; 16, *Punctatosporites walkomii* de Jersey; 17, *Cadargosporites cuyanensis* Azcuy y Longobucco; 18, *Striatella seebergensis* Mädlar (= *Duplexysporites problematicus*); 19, *Uvaeosporites glomeratus* (Döring) Hiltmann; 20, *Polypodiisporites ipsviensis* (de Jersey) Playford y Dettmann; 21, *Aratrisporites* sp.; 22, *Craterisporites rotundus* de Jersey; 23, *Clavatisporites hammenii* (Herbst) de Jersey; 24, *Apiculatisporis bulliensis* Helby ex de Jersey; 25, *Foveogleicheniidites atavus* Raine; 26, *Pustulatisporites blackstonensis* de Jersey; 27, *Verrucosporites* sp.; 28, *Aratrisporites compositus* Volkheimer y Zavattieri.

Figura 4. Véanse referencias en página anterior.



das provienen de las familias Dipteridaceae-Matoniaceae y están asignadas a los géneros *Leiotriletes* (= *Deltoidospora*) (Fig. 4: 4), *Todisporites* (Fig. 4: 1, 14) y *Punctatisporites*. Otras esporas triásicas estrechamente similares a las de *Pheleopteris*, *Clathropteris* y *Matonia* también contienen esporas semejantes a los morfogéneros dispersos: *Dictyophyllidites*, *Auritulinasporites*, *Toroisporites*, *Laevigatisporites* y *Concavisporites*.

Entre los géneros de esporas tipo Dipteridaceae-Matoniaceae mencionados, *Dictyophyllidites* (Fig. 4: 3) y *Deltoidospora* (Fig. 4: 4), son particularmente abundantes en secuencias triásicas argentinas.

Las microsporas presentes en el grupo Polypodiaceae-Hymenophyllaceae pueden ser monoletes o triletes, lisas u ornamentadas. Las Polypodiaceae producen esporas monoletes con las características morfológicas de *Laevigatisporites* (Fig. 4: 15), escasamente representada en estratos triásicos de la Argentina. Esporas derivadas de Hymenophyllaceae, incluyen los géneros triletes *Anapiculatisporites* y afines. Este último grupo de esporas apiculadas son frecuentes componentes de las microfloras argentinas.

Esporas tipo Schizaceae pueden ser triletes o monoletes con variable ornamento. Esporas con la morfología de *Duplexysporites problematicus* (Fig. 4: 18) han sido ampliamente identificadas en sedimentitas del Mesozoico Inferior australiano, recientemente fueron referidas a *Striatella seebergensis* y a *Asseretospora gyrata* Schuurman (cf. de Jersey y Raine, 1990).

Clase *Gymnospermopsida*

Orden *Glossopteridales*

Las Glossopteridales fueron pteridospermas (helechos con semilla) dominantes durante el Pérmico en el Gondwana, fácilmente reconocibles por sus hojas (*Glossopteris*) simples,

lingüiformes, con una notoria vena media y venación secundaria reticulada. Existen evidencias para suponer que las Glossopteridales traspasaron el límite permo-triásico, perdurando como relictos durante el Triásico (Pant y Pant, 1987; Lemoigne, 1988; Maheshwari, 1992).

Para el período, en la Argentina, se han determinado dos especies: *Glossopteris longicaulis* y *G. moribunda* (Artabe, 1985; Artabe *et al.*, 1995a); otros autores consideran que podrían tratarse de Caytoniales y las asignan a *Sagenopteris* (du Toit, 1927a; Morel, 1994; Stipanovic *et al.*, 1996). Un criterio diferente adoptaron Anderson y Anderson (1989) y Anderson *et al.* (1998), los que reúnen en el género *Gontriglossa* (Gnetales) aquellas formas similares a *Glossopteris* del Triásico gondwánico.

Hay limitada información sobre el polen producido por Glossopteridales, con pocos ejemplos de polen *in situ* (Lindström *et al.*, 1997). La mayoría de los datos provienen de granos dispersos encontrados en asociación con megafósiles. Los granos reconocidos, en general, son relativamente grandes y, en su mayoría, sacados y tienen conspicuas estriaciones (tenias y estrías); de Jersey y Raine (1990) han asignado a las Glossopteridales-Voltziales polen teniado similar a *Lunatisporites* (Fig. 8: 2) encontrado en asociación con Voltziales (*Voltziopsis*). Estos autores incluyen en este grupo otras especies de granos bisacados estriados tales como *Lueckisporites*, *Striatoabieites* y *Protobaploxypinus* (Fig. 8: 21). Este último taxón es abundante en las asociaciones gondwánicas del Pérmico al Triásico Medio, y ha sido recientemente encontrado *in situ* en sacos polínicos de tipo *Arberrella* (de Jersey y Raine, 1990; Lindström *et al.*, 1997).

Orden *Caytoniales*

Familia Corystospermaceae

Figura 5. Biodiversidad de las gimnospermas (179 spp.). Porcentajes indicativos de la presencia de: pteridospermas, 30%; cycadofitas, 30%; ginkgoales y czekanowskiales, 19%; coniferofitas, 12% y géneros *incertae sedis*, 9%. Respecto del total de la flora (considerando las pteridofitas): pteridospermas, 23%; cycadofitas, 23%; ginkgoales y czekanowskiales, 14%; coniferofitas, 9% y gimnospermas *incertae sedis*, 7%.

División Tracheophyta				
Clase	Orden	Familia	Género	Nº spp.
Gymnospermopsida	Glossopteridales (Pteridospermas)	Glossopteridaceae	<i>Glossopteris</i> Brongniart (2 sp)	2
	Caytoniales (Pteridospermas)	Corytospermaceae	✓ <i>Dicroidium</i> Gothan <i>emend.</i> Townrow (9 sp) 4	36
			✓ <i>Diplasiophyllum</i> Frenguelli (1 sp)	
	Peltaspermeaceae	✓ <i>Jobnstonia</i> Walkom <i>emend.</i> Frenguelli (2 sp) 2	11	
		✓ <i>Xylopteris</i> Frenguelli (4 sp) 2		
	Pteridospermoformas <i>incertae sedis</i>	Nilsoniaceae	✓ <i>Zuberia</i> Frenguelli <i>emend.</i> Artabe (6 sp) 1	6
			✓ <i>Pteruchus</i> Thomas <i>emend.</i> Townrow (3 sp) 2	
	Cycadales	Stangeriaceae	✓ <i>Umkomasia</i> Thomas (4 sp) 2	3
			✓ <i>Cuneoxylon</i> Brea (1 sp)	
			✓ <i>Rhexoxylon</i> Bancroft <i>emend.</i> Archangelsky y Brett (4 sp)	
	Cycadales <i>incertae sedis</i>	Zamiaceae	✓ <i>Tranquiloxydon</i> Herbst y Lutz (2 sp)	3
			✓ <i>Lepidopteris</i> Schimper <i>emend.</i> Townrow (3 sp). 1	
			✓ <i>Pachydermophyllum</i> Thomas y Bose (4 sp)	
	Cycadeoideales	Zamiaceae	✓ <i>Scytophyllum</i> Bornemann (2 sp)	17
			✓ <i>Antevia</i> Harris (1 sp) 1	
			✓ <i>Peltaspermum</i> Harris (1 sp)	
	Cycadofitas <i>incertae sedis</i>	Zamiaceae	✓ <i>Djerseya</i> Herbst (1 sp)	6
✓ <i>Fanerotheca</i> Frenguelli (1 sp) 1				
✓ <i>Scleropteris</i> Saporta (1 sp)				
Cycadofitas <i>incertae sedis</i>	Zamiaceae	✓ <i>Sphenopteris</i> Brongniart (3 sp)	3	
		✓ <i>Nilsonia</i> Brongniart (3 sp)		
		✓ <i>Clemis</i> Lindley y Hutton (2 sp)		
Cycadofitas <i>incertae sedis</i>	Zamiaceae	✓ <i>Pseudoclemis</i> Seward (15 sp)	17	
		✓ <i>Kurtzia</i> Frenguelli <i>emend.</i> Petriella y Arrendo (2 sp) 1		
		✓ <i>Michellioa</i> Archangelsky y Brett (1 sp)		
Cycadofitas <i>incertae sedis</i>	Zamiaceae	✓ <i>Yabeiella</i> Oishi (6 sp) 5	6	
		✓ <i>Anomozamites</i> Schimper (2 sp)		
		✓ <i>Pterophyllum</i> Brongniart (5 sp)		
Ginkgoales	Zamiaceae	✓ <i>Santaeruzia</i> Gnaedinger y Herbst (2 sp)	17	
		✓ <i>Taeniopteris</i> Brongniart (15 sp)		
		✓ <i>Baiera</i> Braun <i>emend.</i> Florin (7 sp) 2		
Ginkgoales	Zamiaceae	✓ <i>Chiropteris</i> Kurr (2 sp)	30	
		✓ <i>Ginkgo</i> Linneo (2 sp)		
		✓ <i>Ginkgoidium</i> Yokohama (3 sp) 1		
Ginkgoales	Zamiaceae	✓ <i>Ginkgoites</i> Seward (5 sp) 2	30	
		✓ <i>Rhipidopsis</i> Schmalhausen (1 sp)		
		✓ <i>Saportaea</i> Fontaine y White (3 sp)		
Ginkgoales	Zamiaceae	✓ <i>Sphenobaiera</i> Florin <i>emend.</i> Harris y Millington (7 sp)	30	
		✓ <i>Czekanowskia</i> Heer <i>emend.</i> Harris y Müller (2 sp)		
		✓ <i>Solenites</i> (Lindley y Hutton) Harris (1 sp)		
Ginkgoales	Zamiaceae	✓ <i>Heidiophyllum</i> Retallack (1 sp) 1	10	
		✓ <i>Podozamites</i> (Brongniart) Braun (1 sp)		
		✓ <i>Telemachus</i> Anderson (3 sp) 2		
Ginkgoales	Zamiaceae	✓ <i>Gycadocarpidium</i> Nathorst (3 sp) 2	10	
		✓ <i>Dordrechtites</i> Anderson (1 sp)		
		✓ <i>Walckonia</i> Florin (1 sp)		
Coniferales	Araucariaceae	✓ <i>Araucarioxylon</i> Kraus (2 sp)	2	
		✓ <i>Araucarioxylon</i> Kraus (1 sp)		
		✓ <i>Protoguniperoxylon</i> Eckhold (1 sp)		
Coniferales	Protopinaceae	✓ <i>Protocrotoperoxylon</i> Vogelchener (2 sp)	4	
		✓ <i>Pagiophyllum</i> Heer (1 sp)		
		✓ <i>Elatocladus</i> Halle <i>emend.</i> Harris (3 sp) 1		
Coniferales	Podocarpaceae	✓ <i>Risikia</i> Townrow (1 sp)	4	
		✓ <i>Taxacoxylon</i> Krausel y Jain (1 sp)		
		✓ <i>Taxacoxylon</i> Krausel y Jain (1 sp)		
Gymnospermopsidas <i>incertae sedis</i>	Taxaceae	✓ <i>Cardiophyllum</i> Walton (1 sp)	16	
		✓ <i>Carpolithus</i> Linneo <i>emend.</i> Seward (1 sp)		
		✓ <i>Cordacarpus</i> Geinitz (1 sp)		
Gymnospermopsidas <i>incertae sedis</i>	Taxaceae	✓ <i>Ferugifera</i> Frenguelli (1 sp)	16	
		✓ <i>Ginkgophytopsis</i> (Hoeg) <i>emend.</i> Retallack (2 sp)		
		✓ <i>Lepidanthium</i> Schimper (1 sp)		
Gymnospermopsidas <i>incertae sedis</i>	Taxaceae	✓ <i>Linguisolium</i> Arber <i>emend.</i> Retallack (5 sp)	16	
		✓ <i>Pelourdea</i> (1 sp)		
		✓ <i>Phacolepis</i> Frenguelli (1 sp) 1		
Gymnospermopsidas <i>incertae sedis</i>	Taxaceae	✓ <i>Pterorrachis</i> Frenguelli (2 sp)	16	
		✓ <i>Pterorrachis</i> Frenguelli (2 sp)		
		✓ <i>Pterorrachis</i> Frenguelli (2 sp)		
8 órdenes	10 familias	63 géneros	179 spp.	

Figura 5. Veáanse referencias en página anterior.

Las *Corystospermaceae* representan el elemento diagnóstico de las floras triásicas gondwánicas. Estas pteridospermas son gimnospermas primitivas totalmente extinguidas, de hábito arbustivo o arborescente. Se conocen a través de diferentes organógenos encontrados en repetida asociación, y la existencia de un patrón cuticular común en sus hojas y estructuras reproductivas permitió a Thomas (1933) definir las como un grupo natural. Esta hipótesis fue recientemente confirmada por el hallazgo, en conexión orgánica, de cúpulas de *Umkomasia* con elementos foliares pertenecientes a *Dicroidium* (Axsmith *et al.*, 2000).

Las hojas son fácilmente reconocibles por su característico raquis bifurcado, que puede llevar una lámina foliar entera, partida, mono o bipinnada. Aunque se han preservado como petrificaciones (Pigg, 1990), en la Argentina han fosilizado como impresiones y/o compresiones (momificaciones).

No existe total acuerdo en la delimitación de los géneros foliares. Petriella (1979) reconoció dos posturas: - la primera, encabezada por Townrow (1957) y seguida por Bonetti (1966b), Archangelsky (1968), Anderson y Anderson

(1970, 1983) y Holmes y Ash (1979), nuclea en el género *Dicroidium* todas las formas foliares basándose en la similitud de sus cutículas; - la segunda, preconizada por Frenguelli (1943, 1944b) y seguida con variaciones por Retallack (1977), Petriella (1979), Artabe (1985, 1990), Morel (1994) y Gnaedinger y Herbst (1998a), reconoce diferentes géneros como *Dicroidium*, *Diplasiophyllum*, *Johnstonia*, *Xylopteris* y *Zuberia* basándose en la arquitectura foliar, morfología de la lámina y tipos de venación.

La diferencia entre estos criterios radica en el mayor peso que se otorga a los caracteres cuticulares respecto de otros atributos morfológicos o anatómicos. Sin embargo, la existencia de cuatro géneros de troncos asignados al grupo apoya la idea de la presencia de más de un género de hojas en las *Corystospermaceae* ya que, desde un punto de vista evolutivo, los tallos son órganos conservativos. Esta aseveración está certificada por el hallazgo en asociación de diferentes tallos con distintos tipos foliares (Archangelsky, 1968; Meyer-Berthaud *et al.*, 1993; Yao *et al.*, 1995).

Así considerados, *Dicroidium* agruparía aquellas formas de lámina monopinnada, con pinnas de

Figura 6. Principales representantes de *Corystospermaceae* en el Triásico argentino. 1-3, *Zuberia zuberi*; 1, reconstrucción de la planta completa, realizada por Petriella (1978), a partir de la asociación repetida de troncos (*Rhexoxylon piatnitzkyi*), frondes (*Zuberia zuberi*) y estructuras reproductivas (*Pteruchus/Umkomasia*); 2, reconstrucción de una fronde de *Z. zuberi* (tomada de Petriella, 1978); 3, presencia de pínulas intercalares en *Z. zuberi* (de Artabe, 1990); 4-9, diferentes tipos pinnulares en el género *Zuberia*; 4, *Z. papillata*; 5, *Z. feistmanteli*; 6, *Z. zuberi*; 7, *Z. barrealensis*; 8, *Z. brownii*; 9, *Z. sabnii* (de Artabe, 1990); 10, 11, estructuras reproductivas de *Corystospermaceae*; 10, detalle de un microsporofilo en *Pteruchus barrealensis* (de Petriella, 1980); 11, detalle de rama ovulífera y cúpula trilobada en *Umkomasia speciosa* (de Frenguelli, 1944b); 12, morfología y venación en *Dicroidium dubium* (de Gnaedinger y Herbst, 1998a); 13, morfología de frondes de *Xylopteris elongata* (de Petriella, 1979); 14a, b, morfología y venación en *Johnstonia*; 14a, *J. coriacea*; 14b, *J. stelzneriana* (de Frenguelli, 1943); 15-17, morfología y venación en *Dicroidium* (de Gnaedinger y Herbst, 1998a); 15, *D. lancifolium*; 16, *D. odontopteroides*; 17, *D. crassum*; 18a, b, *Cuneumxylon spallettii*; 18a, corte transversal (CT) general del tronco mostrando su patrón de crecimiento; 18b, detalle del CT de la región central del tronco, sin presencia de haces perimedulares (de Brea, 1995a, en prensa); 19, 20, etapas de desarrollo en *Tranquiloxylopetriellai*; 19, CT de la región central en un tallo juvenil; 20, CT de un tallo adulto (de Herbst y Lutz, 1995); 21-27, *Rhexoxylon*; 21a, b, *Rhexoxylon* sp. A (= *R. krauseli*?); 21a, CT del tallo; 21b, detalle de bases foliares romboidales (de Lutz y Herbst, 1992); 22-24, etapas de desarrollo en tallos de *R. piatnitzkyi*; 22, CT de la región superior de un tallo juvenil; 23, CT de la base de un tallo juvenil; 24, CT de un ejemplar adulto (de Zamuner, 1992); 25-27, *R. brunoi*; 25, aspecto general del CT de un ejemplar adulto; 26, campos de cruzamiento; 27, detalle del punteado intervascular radial (de Artabe *et al.*, 1999a). Escalas: 1 = 50 cm; 2 = 10 cm; 3-17, 18b, 20-23 = 1 cm; 18a, 24, 25 = 5 cm; 19 = 5 mm; 26, 27 = 50 micrones.



Dib. C.R. Tamouillo

Figura 6. Veáanse referencias en página anterior.

base ancha, a veces contraída, y venación odontopteroides o aletopteroides. En la Argentina, este género está representado por ocho especies: *D. crassum* (Fig. 6: 17), *D. dubium* (Fig. 6: 12), *D. incisum*, *D. lancifolium* (Fig. 6: 15), *D. narrabeense*, *D. odontopteroides* (Fig. 6: 16), *D. pinnis-distantibus* y *D. townrovi*.

Jobnstonia, distinguible por su lámina entera o pinnatífida y su venación taeniopteriforme, registra dos especies: *J. coriacea* (Fig. 6: 14a) y *J. stelzneriana* (Fig. 6: 14b).

Xylopteris, caracterizado por la presencia de pinnulas muy angostas, simples e invadidas por una sola vena (venación cenopteroides), presenta tres especies: *X. argentina*, *X. elongata* (Fig. 6: 13) y *X. spinifolia*.

Diplasiophyllum, reúne aquellas formas monopinnadas de gran tamaño con largas pinnas de venación aletopterídea y pinnas raquidiales constrictas; se reconoce una sola forma, *D. hughesi*.

Zuberia presenta un carácter diferencial bien típico: las pinnulas intercalares (Fig. 6: 3) e incluye formas tripinnatífidas y bipinnadas, con pinnulas normales de venación odontopteroides (Frenguelli, 1944b; Archangelsky, 1968; Petriella, 1978; Artabe 1990); en la Argentina se han reconocido seis especies: *Z. barrealensis* (Fig. 6: 7), *Z. brownii* (Fig. 6: 8), *Z. feistmanteli* (Fig. 6: 5), *Z. papillata* (Fig. 6: 4), *Z. sabnii* (Fig. 6: 9) y *Z. zuberi* (Fig. 6: 2, 6).

En general, la distribución estratigráfica de las distintas frondes de corystospermas sigue patrones levemente diferentes en las distintas regiones del Gondwana.

Todos los tipos foliares correspondientes a corystospermas triásicas manifiestan, en general, una tendencia a la reducción foliar (Retallack, 1977). La serie filética en *Dicroidium* comenzaría con hojas bipinnatífidas como las de *D. dubium* (Fig. 6: 12) que se reducen a formas monopinnadas con pinnulas de margen entero como las de *D. lancifolium*, *D. odontopteroides* y *D. crassum* (Fig. 6: 15-17). En la Argentina *D. dubium* sólo se ha reconocido como elemento florístico subordinado durante el Mesotriásico

Temprano-Neotriásico Temprano, mientras que las tres últimas especies, se establecen como elementos dominantes en el Neotriásico Tardío.

En *Jobnstonia* también se manifiesta una tendencia reductiva desde *J. stelzneriana* (Fig. 6: 14b) con hojas pinnatífidas, a formas de lámina entera en *J. coriacea* (Fig. 6: 14a); *J. stelzneriana* aparece como elemento dominante en el Mesotriásico Temprano, mientras que en el Neotriásico Temprano prevalece *J. coriacea*.

En *Zuberia* y *Xylopteris* las semofilesis parten de formas tripinnadas o tripinnatífidas hacia frondes bi o monopinnadas (Retallack, 1977; Artabe, 1990). La presencia de pinnulas intercalares en *Zuberia* es un atributo de importancia evolutiva que permite inferir formas ancestrales más ramificadas. Las especies más primitivas corresponden a *Z. brownii* y *Z. barrealensis* (Fig. 6: 7, 8), taxones típicos del Mesotriásico, caracterizados por sus hojas tripinnatífidas o bipinnadas con varias pinnulas intercalares. Las restantes especies de *Zuberia*, derivadas de las anteriores, presentan una distribución diferencial. *Zuberia feistmanteli* (Fig. 6: 5) es abundante en el Mesotriásico Tardío; *Z. papillata* (Fig. 6: 4) es dominante en el Mesotriásico Tardío-Neotriásico Temprano; *Z. sabnii* (Fig. 6: 9) sólo abunda en el Neotriásico Temprano y *Z. zuberi* (Fig. 6: 2) es un elemento frecuente en el Neotriásico Temprano y persiste como forma subordinada u ocasional hasta el Neotriásico Tardío.

Los géneros de tallos de corystospermas presentan similitudes a nivel histológico, pero los estudios anatómicos muestran una organización diferente en cuanto al sistema vascular, observándose la presencia de dos tipos de ejes morfoestructuralmente distintos: uno, grácil, arbustivo, ejemplificado por el género *Kyckloxylon* del Mesotriásico Temprano de Antártida, con un cilindro leñoso compacto, normal, producido por la presencia de un único anillo cambial periférico (Meyer-Berthaud *et al.*, 1993); el otro tipo, más corpulento y con actividad cambial anormal, está ejemplificado por *Rhexoxylon*, *Tranquiloxylo*n y *Cuneumxylo*n. Estos últimos,

son formas arborescentes de distinto porte que presentan un cilindro leñoso, generalmente disecto, cuyo plan de desarrollo es similar al de ciertas lianas actuales, con un tejido vascular sucesivamente fraccionado por una gran producción de parénquima (Obaton, 1960). Esta organización y estructura secundaria del leño se alcanzarían por la acción simultánea del cambium en regiones diferentes del tallo (Brett, 1968; Zamuner, 1992). *Rhexoxylon* es el género más extendido del grupo con un registro que abarca la Argentina, Brasil, Sudáfrica, Rodesia y Antártida y seis especies reconocidas, tres de ellas en la Argentina: *R. brunoi* (Fig. 6: 25-27), *R. piatnizkyi* (Fig. 6: 22-24) y *Rhexoxylon* sp. A (= *R. krauselii?*) (Fig. 6: 21a, b). *Tranquiloxyton*, con dos especies: *T. petriellai* (Fig. 6: 19, 20) y *Tranquiloxyton* sp., está presente en la Argentina y en el norte de Chile. *Cuneumxyton* (Fig. 6: 18a, b), en cambio, es monotípico y sólo se lo ha encontrado en la Formación Paramillo (Mendoza).

En la Argentina, durante el Mesotriásico Tardío se observa que los troncos corystospermoides tienen una gran diversidad, reconociéndose dos líneas filéticas; la primera, rhexoxyloide, con desarrollo de haces perimedulares y representada por *Rhexoxylon* (Fig. 6: 21-27); la otra, cuneumxyloide, sin haces perimedulares y desarrollo de protoxilema endarco, representada por *Cuneumxyton* y *Tranquiloxyton* (Fig. 6: 18-20) (Herbst y Lutz, 1995; Spalletti *et al.*, 1999; Brea, 1995a). La semofilesis en *Rhexoxylon* comienza en el Mesotriásico Tardío con formas arbóreas de mediano porte como *Rhexoxylon* sp. A (*R. krauselii?*) (Fig. 6: 21a, b). Durante el Neotriásico, las especies de este género (*R. brunoi* y *R. piatnizkyi*) adquieren un mayor tamaño por un aumento tanto en la producción de xilema secundario como en la actividad anómala, provocada por el cambium supernumerario y remanente (Fig. 6: 22-25) (Lutz y Herbst, 1992; Artabe *et al.*, 1999a; Spalletti *et al.*, 1999). La línea cuneumxyloide, representada durante el Mesotriásico Tardío por elementos de gran tamaño (*Cuneumxyton*, Fig. 6: 18a, b) y por árboles de menores dimensiones (*Tranquiloxyton*, Fig. 6: 19, 20), declina en el Neotriásico Temprano.

Los últimos registros de troncos rhexoxyloides corresponden a las Formaciones Santo Domingo,

provincia de La Rioja (Caminos *et al.*, 1995) y Los Colorados (Fig. 6: 25-27), provincia de Mendoza (Artabe *et al.*, 1999a); esto, sumado al hallazgo de hojas de *Zuberia* en las Formaciones Río Blanco (Morel, 1991) y Arroyo Malo (Riccardi *et al.*, 1997), confirmaría que el biocrón de estos taxones se extiende en la Argentina hasta el Neotriásico Tardío.

Las estructuras reproductivas femeninas consistían en "inflorescencias" ramificadas con megasporofilos productores de óvulos invertidos protegidos por cúpulas, reconociéndose los géneros *Karibacarpon*, *Pilophorosperma*, *Spermatocodon* y *Umkomasia*. En la Argentina la presencia de estos géneros es ocasional [*Umkomasia cachentensis*, *U. macleani*, *U. speciosa* (Fig. 6: 11) y *Umkomasia* sp.] y ha sido analizada por Petriella (1980). Con un criterio sistemático diferente, Holmes (1987) consideró a *Karibacarpon* y *Pilophorosperma* como sinónimos de *Umkomasia*.

Las estructuras reproductivas masculinas agrupadas en los géneros *Pteruchus* y *Pteroma* corresponderían a sistemas ramificados, cuyos microsporofilos tenían una lámina esporangífera distal de longitud variable. Recientes hallazgos de especímenes permineralizados de *Pteruchus* (Yao *et al.*, 1995) reinterpretan estos órganos polínicos como sistemas de ramas con microsporofilos de distribución helicoidal. En la Argentina se han reconocido tres especies: *Pteruchus barrealensis* (Fig. 6: 10), *P. simmondsi* y *Pteruchus* sp.

Presumiblemente, las corystospermas fueron la principal fuente de dispersión de los granos de polen bisacados no estriados que dominan las asociaciones microflorísticas asignadas a "Ipswich" (Dolby y Balme, 1976) junto con los granos monosulcados simples. Los granos de polen dispersos más frecuentes con posibles afinidades corystospermicas son aquellos asignados a *Alisporites* (Fig. 8: 25), *Falcisporites* (Fig. 8: 6), *Pityosporites (pars)* y *Pteruchipollenites*. Estos géneros son morfológicamente similares y fueron comparados con granos *in situ* encontrados en compresiones de tipo *Pteruchus* (Townrow, 1962).

Las floras del Triásico argentino son casi exclusivamente de carácter continental, asociadas a

ambientes fluviales o lacustres. Las corystospermas representan el elemento diagnóstico e integraron las comunidades vegetales como formas dominantes, codominantes o subordinadas, conformando bosques monoespecíficos o mixtos adaptados a un ambiente netamente estacional (véase Cap. 10).

Se han sugerido diferentes reconstrucciones para las corystospermas, que varían según los taxones involucrados. Así, la interpretación de Petriella (1978), basada en la estrecha asociación de material argentino de "*Dicroidium zuberi*"-*Rhexoxylon piatnitzkyi*-*Umkomasia*-*Pteruchus*, sería válida para el caso de frondes bipinnadas (*Zuberia*) (Fig. 6: 2-9), que frecuentemente superan los 0,50 m de largo y se desarrollaban en árboles de hábito palmiforme de 8-10 m de altura (Fig. 6: 1). Tal reconstrucción parecería no ser válida para las formas monopinnadas. En este sentido, Retallack y Dilcher (1988) definen a *Umkomasia granulata* como un árbol decíduo de ramificación irregular de acuerdo con hallazgos dispersos de Sudáfrica y Sudamérica (*Dicroidium odontopteroides*-*Rhexoxylon tetrapteroides*-*Umkomasia granulata*-*Pteruchus johnstonii*-*Alisporites australis*). A su vez, Yao *et al.* (1995) proponen la existencia de plantas corystospermoides con tallos tipo *Dadoxylon* basándose en las similitudes anatómicas encontradas en distintos organógenos hallados en asociación estrecha (*Dicroidium fremouwensis*-*Kykloxylon fremouwensis*-*Pteruchus fremouwensis*).

El origen de las corystospermáceas se remonta, probablemente, al Neopaleozoico cuando aparecen, tanto en la Argentina (Artabe *et al.*, 1987) como en Sudáfrica (Anderson y Anderson, 1985) tipos foliares frondiformes asociados a fructificaciones masculinas pteridomoides, con organización similar a *Pteruchus*. En ambos casos, las frondes fueron asignadas a *Botrychiopsis*, género gondwánico de amplia distribución, cuya continuidad bioestratigráfica durante el Carbonífero y Pérmico, y similitud morfológica, permitiría reconocerlo como una probable protocorystosperma (Archangelsky, 1996). Se han planteado dos linajes de evolu-

ción foliar que, a partir de *Botrychiopsis*, darían origen a los géneros *Zuberia* y *Dicroidium* (Artabe, 1990), basándose en fenómenos de aceleración raquidiana y retardación descriptos por Asama (1962) y Laveine *et al.* (1977) para otras pteridospermas paleozoicas. La presencia de pínulas intercalares en *Zuberia* (Fig. 6: 3) y su ausencia en *Dicroidium* (Fig. 6: 15-17) demuestra que estos taxa corresponden a dos líneas filéticas distintas aunque, de hecho, emparentadas.

Otra fronde pteridospérmica considerada ancestral a las corystospermas, con un registro en el límite permo-triásico, es "*Thinnfeldia*" *callipteroides* (Retallack, 1977, 1980a). A partir de este tipo de frondes varias veces furcadas, Retallack (1977) perfila a los tipos foliares correspondientes a corystospermas triásicas por una tendencia paulatina a la reducción foliar.

Se han sugerido diversas hipótesis relacionadas con la evolución de los tallos de las corystospermas de tipo *Rhexoxylon*. Petriella (1982) postuló dos posibles orígenes, utilizando como ancestros tallos pteridospérmicos paleozoicos con actividad cambial anómala como Medullosales y Cycadaxylaceae. Si bien el género *Rhexoxylon*, por su organización, ha sido comparado reiteradamente con miembros de las medullosales carboníferas y pérmicas (Archangelsky y Brett, 1961; Petriella, 1982; Zamuner, 1992), el único registro sudamericano (Brasil) de tallos pteridospérmicos neopaleozoicos -aparentemente vinculado con las Lyginopteridaceae-, corresponde al género *Cycadoxylon* (Mussa y Coimbra, 1987). Recientemente se han encontrado caules con una mayor similitud con Corystospermáceas en el Carbonífero Superior de San Juan (Césari *et al.*, 2001).

Familia Caytoniaceae

La presencia de esta familia mesozoica y cosmopolita durante el Triásico se certifica a través de hojas palmatipartidas asignadas a *Sagenopteris*, y escasas estructuras reproductivas correspondientes a *Caytonia* (Barale *et al.*, 1995). El hallazgo de folíolos aislados pone en duda

la asignación de algunos registros; esto ocurre en la Argentina donde segmentos foliares han sido asignados tanto a *Sagenopteris* como a *Glossopteris* (véase Glossopteridales).

Los granos de polen bisacados producidos por las Caytoniaceae, son similares al polen disperso asignado a *Vitreisporites* (= *Caytonipollenites*). *Vitreisporites pallidus* (= *V. signatus*) (Fig. 8: 13) tiene morfología similar al polen producido por fructificaciones masculinas de *Caytonanthus*, aunque, indudablemente, representa el polen de otras gimnospermas extintas (de Jersey y Raïne, 1990, p. 49). El morfogénero *Vitreisporites* no es común antes del Jurásico Inferior cuando tuvo una amplia distribución geográfica. En el Triásico de la Argentina, su participación se hace más frecuente en asociaciones del Neotriásico Tardío.

Familia Peltaspermeaceae

Las Peltaspermeaceae, pteridospermas arbustivas de origen boreal y pérmico, alcanzan una distribución cosmopolita en el Triásico, declinando fuertemente a fines de este período. Los géneros atribuidos a este grupo presentan un patrón cuticular común. Durante el Triásico, las peltaspermeáceas desarrollaron frondes monopinnadas a tripinnatífidas con un raquis recto, indiviso. Las estructuras reproductivas femeninas dan el nombre al grupo y consisten en sistemas de ramas que llevan discos peltados portadores de óvulos. Las masculinas son estructuras laminares frondiformes productoras de polen monocolpado.

En Laurasia, durante el Triásico Medio-Superior fueron componentes principales de las floras (Lemoigne, 1988; Dobruskina, 1995). En el Gondwana se han reconocido hojas asignadas a tres géneros: *Lepidopteris* (Fig. 7: 3-5), *Pachydermophyllum* y *Scytophyllum* (Fig. 7: 1, 2), así como órganos reproductivos referidos a *Peltaspermum* y *Antevsia*.

Lepidopteris y *Scytophyllum* son taxones muy cercanos y relacionados filogenéticamente (Dobruskina, 1969; Zamuner y Artabe, 1990). *Scytophyllum* presenta hojas monopinnadas a

bipinnatífidas con un patrón de venación complejo compuesto por venas secundarias y terciarias pinnadas. *Lepidopteris* se diferencia por poseer frondes bipinnadas a tripinnatífidas con pínulas bien diferenciadas, un sistema de venación pecopteroide e interpínulas o pinnas intercalares bien desarrolladas. Ambos géneros forman parte de una línea filética que comienza en el Pérmico Superior con formas tripinnadas y pinnas intercalares (*Lepidopteris*) durante el Triásico Medio-Superior, por procesos de morfogénesis foliar, se da paso tanto a frondes bipinnadas con interpínulas (*Lepidopteris*) (Fig. 7: 3) como a formas bipinnatífidas (*Scytophyllum*) y culminaría en el Triásico Superior en frondes monopinnadas, caracterizadas por la coalescencia de sistemas más complejos (*Scytophyllum*) (Fig. 7: 1, 2).

En la Argentina se reconocen dos especies para cada uno de estos géneros. *Lepidopteris* (Fig. 7: 3-5) está ampliamente distribuido durante el Mesotriásico Tardío-Neotriásico Temprano con dos especies, *L. madagascariensis* (Fig. 7: 3, 4) y *L. stormbergensis* (Fig. 7: 5) (Arrondo, 1972; Baldoni, 1972; Artabe, 1985; Zamuner, 1992; Morel, 1994; Gnaedinger y Herbst, 1998a), aunque integra las tafocenosis como un elemento ocasional o subordinado.

Scytophyllum tiene una distribución específica diferencial con *S. bonettiae* (Zamuner *et al.*, 1999) muy abundante durante el Mesotriásico Tardío, sustituida por *S. neuburgianum* (Fig. 7: 1, 2) en el Neotriásico Temprano (Zamuner y Artabe, 1990; Gnaedinger y Herbst, 1998a; Spalletti *et al.*, 1999); hasta el momento este género no se ha reconocido en Australia ni en Sudáfrica.

El único registro argentino de estructuras reproductivas femeninas corresponde a ramas de *Peltaspermum* encontradas en asociación estrecha con *Scytophyllum bonettiae* (Zamuner *et al.*, 1999). Asimismo, en otras secuencias argentinas, se han hallado estructuras reproductivas masculinas dispersas asignadas a *Antevsia* (Frenguelli, 1944c; Morel, 1991, 1994).

El género *Pachydermophyllum*, asignado a este grupo por Retallack (1981), se distingue por

tener frondes monopinnadas con pínulas enteras, ovadas o lanceoladas, margen acroscópico constricto y basiscópico decurrente. Este género cosmopolita presenta una distribución cronoestratigráfica más amplia (Triásico Inferior-Cretácico Inferior), aunque su presencia en la Argentina está restringida al Triásico, con cuatro especies (*P. dubium*, *P. papillosum*, *P. pinnatum* y *P. praecordillerae*). La especie más común es *P. praecordillerae* y registra su mayor abundancia durante el Mesotriásico Tardío-Neotriásico Temprano (Spalletti *et al.*, 1999).

Orden Cycadales

Las Cycadales son el grupo más primitivo de gimnospermas con representantes actuales. La historia evolutiva del grupo comienza en el Neopaleozoico, se diversifica alcanzando su máxima distribución durante el Mesozoico y comienza a declinar a fines del Cretácico. Este orden, llega al presente como un grupo relictual, propio de zonas pantropicales, bien individualizado e integrado por tres familias: Cycadaceae, Stangeriaceae y Zamiaceae.

Los estudios comparados entre las formas fósiles y actuales prueban la presencia de las familias Stangeriaceae y Zamiaceae en el Triásico de la Argentina (Artabe y Zamuner,

1998; Artabe y Stevenson, 1999) y de géneros *incertae sedis* como *Yabeiella*.

Familia Stangeriaceae

Las Stangeriaceae fósiles representadas por *Ctenis* y *Pseudoctenis*, se vinculan con el género actual *Stangeria* por la arquitectura foliar y caracteres cuticulares únicos dentro de las gimnospermas. Los géneros *Ctenis* y *Pseudoctenis* corresponden a tipos foliares que tuvieron una amplia distribución durante el Mesozoico. En el Triásico de la Argentina, *Pseudoctenis* (Fig. 7: 10) corresponde a la forma más conspicua y diversificada. Este taxón se registra con gran cantidad de especies en las Formaciones Barreal y Vera (Bonetti, 1963, 1968; Stipanovic, 1979; Artabe, 1986).

Familia Zamiaceae

Este grupo durante el Triásico argentino, está representado por hojas de morfología y estructura cuticular bastante generalizada (*Kurtziana*), y pequeños tallos vinculados con la tribu Diooeae (*Michelilloa*).

Kurtziana es un género típicamente triásico de frondes monopinnadas, creado por Frenguelli (1942), con dos especies en la Argentina: *K. cachentensis* y *K. brandmayri* (Fig. 7: 6) las que se sustituyen en el tiempo. El análisis de los

Figura 7. Principales representantes de gimnospermas en la megaflora triásica argentina (excl. *Corytospermaceae*). 1-5, Peltaspermeae. 1, 2, morfología uniualescente y venación compleja en frondes adulta y juvenil de *Scytosphyllum neuburgianum*; 3, 4, arquitectura foliar y detalle de venación pinnular en *Lepidopteris madagascariensis* (i, interpínulas); 5, detalle de morfología y venación en una zona apical de la fronde de *L. stormbergensis* (tomadas de Gnaedinger y Herbst, 1998a); 6-9, Cycadales. 6, Reconstrucción de la fronde de *Kurtziana brandmayri* (de Artabe *et al.*, 1991); 7, aspecto general y venación en *Yabeiella mareyesiacae* (de Gnaedinger y Herbst, 1998b); 8, detalle de venación y morfología pinnular en *K. cachentensis* (de Frenguelli, 1942); 9, aspecto general del CT del tallo en *Michelilloa waltonii* (m, médula; cm, conductos mucilaginosos; x2, xilema secundario; tf, traça foliar; f2, floema secundario) (de Archangelsky y Brett, 1963); 10, morfología foliar y detalle de venación en *Pseudoctenis fissa* (de Anderson y Anderson, 1989); 11, morfología y venación en frondes de *Dejerseya lobata* (de Gnaedinger y Herbst, 1998b); 12-15, Ginkgoales. 12, Morfología foliar en *Saportaea dichotoma* (de Frenguelli, 1942), 13, morfología foliar y detalle de venación en *Ginkgoidium bifidum* (de Frenguelli, 1946); 14, 15, morfología foliar y detalle de venación en *Baiera rollerii* (de Frenguelli, 1946); 16, detalle del complejo bráctea-escama en *Cycadocarpidium andium* (de Archangelsky, 1970); 17, morfología foliar en *Elatocladus plana* (de Petriella y Arrondo, 1984); 18, detalle del punteado intervascular radial y campos de cruzamiento en *Protocircoporoxyylon marianaensis* (de Zamuner y Artabe, 1994); 19, detalle del punteado intervascular radial, engrosamientos espiralados y campos de cruzamiento en *Taxaceoxyylon* sp. (de Caminos *et al.*, 1995). Escalas: 1-17. = 1 cm; 18 = 20 micrones; 19a = 10 micrones; 19b = 15 micrones.

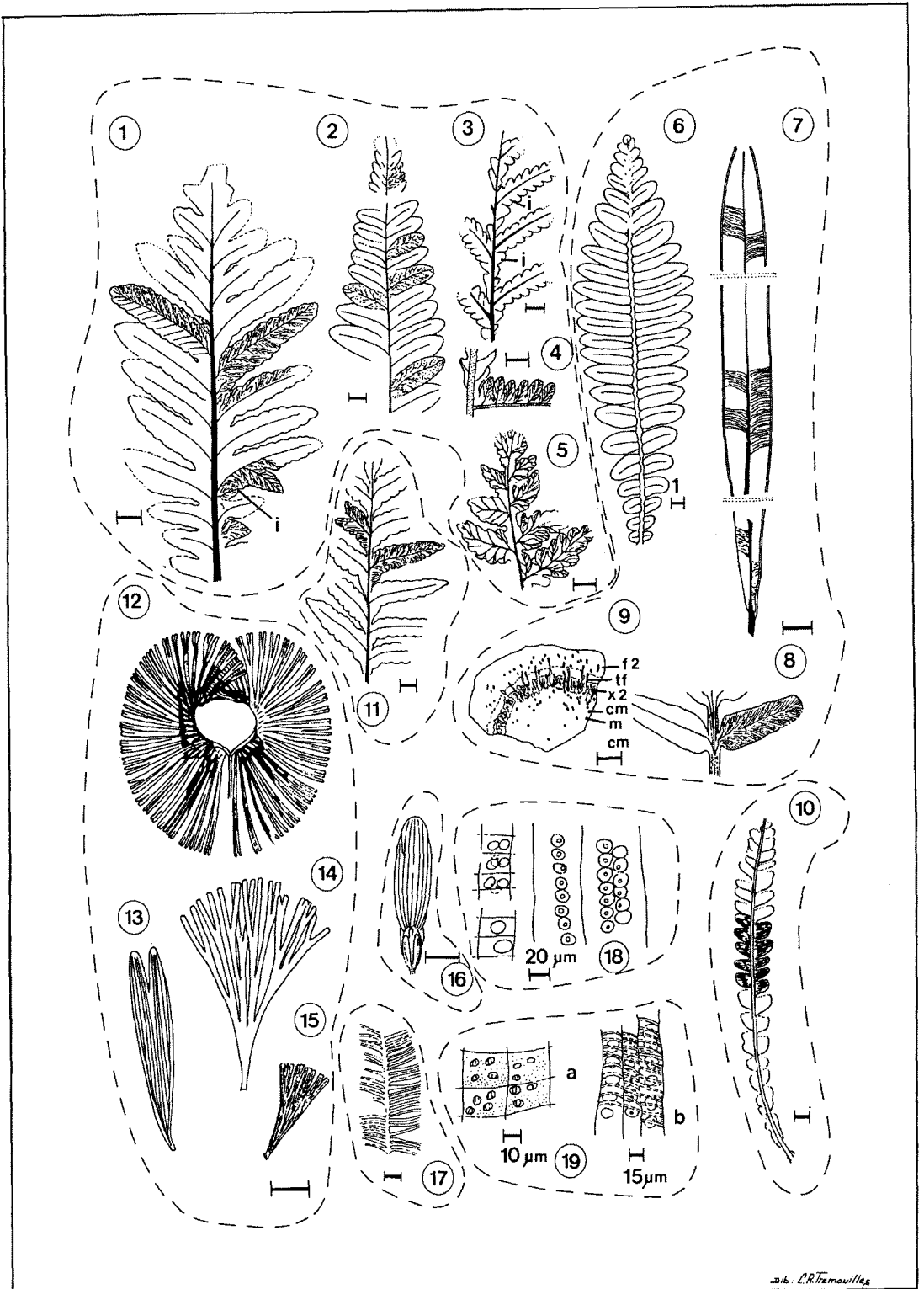


Figura 7. Veáanse referencias en página anterior.

caracteres epidérmicos en esta última especie, permitió sugerir su filiación a las Zamiaceae-Encephalartoideae (Artabe *et al.*, 1991; Artabe y Stevenson, 1999). *Kurtziana cachentensis*, elemento dominante del Mesotriásico Tardío y ocasional durante el Neotriásico, se caracteriza por sus pínulas subpeciadas o peciadas insertas a los lados del raquis, sin superposición (Fig. 7: 8). Por su parte, el registro de *K. brandmayri* es raro en el Triásico, situación que se revierte en el Jurásico Inferior. *Kurtziana* también ha sido encontrada en la flora sudafricana de Molteno pero como un elemento raro (Anderson *et al.*, 1998).

Uno de los registros más antiguos de tallos anatómicamente preservados de Cycadales corresponde a *Michelilloa* (Fig. 7: 9), género neotriásico relacionado con las Diooeae (Archangel'sky y Brett, 1963). Esta vinculación reafirma la hipótesis acerca de un origen diferente para el género *Dioon* respecto de las restantes Zamiaceae centroamericanas (Moretti, 1990). Los caracteres morfológicos y cariotípicos de este taxón son similares a los que poseen las Zamiaceae-Encephalartoideae, por lo que Stevenson (1992) las considera como una tribu dentro de esta subfamilia. El registro de *Michelilloa* certifica la existencia de las Diooeae en nuestro país desde el Triásico, sugiere un origen gondwánico para este grupo y avala su vinculación con las Zamiaceae-Encephalartoideae.

Géneros *incertae sedis*

Yabeiella es un género gondwánico eminentemente triásico (Fig. 7: 7) con apariciones ocasionales en el resto del Mesozoico. Ganuza *et al.* (1998) reinterpretan este taxón considerando que sus hojas taeniopterídeas corresponden a los folíolos articulados de una hoja monopinnada decidua. La asignación a las Cycadales *sensu lato* se realizó teniendo en cuenta las semejanzas con *Encephalartos*, *Stangeria* y *Mesodescolea*. Los caracteres cuticulares de *Y. hirsuta* (Cretácico Inferior) y *Y. indica* (Triásico Superior), estudiados por Sukh-Dev (1980) y Pal (1984) en

material de la India, parecerían reafirmar la asignación realizada por medio de los atributos megascópicos. Se han descrito cinco especies para secuencias triásicas argentinas: *Y. brackebuschiana*, *Y. dutoiti*, *Y. mareyesiaca*, *Y. spatulata* y *Y. wielandi*, proponiéndose incluso variedades de estos taxones (Stipanovic *et al.*, 1996). El género tiene importancia bioestratigráfica. Así, *Y. mareyesiaca* (Fig. 7: 7) es un elemento diagnóstico para el Mesotriásico Tardío, mientras que *Y. brackebuschiana* caracteriza el Neotriásico (Spalletti *et al.*, 1999). Ambas especies eran importantes constituyentes de las comunidades arbustivas (véase Cap. 10).

Orden Cycadoideales (= Bennettitales)

Las Cycadoideales son gimnospermas primitivas, cosmopolitas, de aspecto cycadofítico, que aparecen en el Triásico y se extinguen a fines del Cretácico. Al estudiar las cutículas de las hojas, Harris (1969) demostró que corresponden a un grupo natural con estomas sindetocélicos.

En el Triásico, están representadas a través de integrantes de la familia Williamsoniaceae y de tipos foliares que se asignan al Orden como *incertae sedis*.

En la Argentina el registro está basado en impresiones de hojas consideradas primitivas como *Anomozamites* y *Pterophyllum* (Frenguelli, 1950; Bonetti, 1972; Stipanovic, 1979; Artabe, 1986). Estos taxa son muy cercanos entre sí y diferenciables por la forma y el ancho relativo de los segmentos foliares.

Anderson y Anderson (1989) reasignaron impresiones de material sudafricano, australiano y argentino determinado originalmente como *Anomozamites* y *Pterophyllum*, a *Pseudoctenis* y a *Halleyctenis*. Estos autores plantean que en el Gondwana, las Bennettitales se registran sólo ocasionalmente en Australia a través de los géneros *Ptilophyllum* y *Zamites*.

En presencia de impresiones, el carácter cuticular, definitorio para separar las Bennettitales de las Cycadales, no se puede utilizar. Esta dificultad se allana siguiendo el criterio de du

Toit (1927a) que permite distinguir entre morfotipos afines. El mismo consiste en que *Pseudoctenis* presenta segmentos confluentes entre sí, margen basiscópico decurrente y venas de los mismos curvadas sobre el raquis. De acuerdo con este criterio, Artabe (1986) combinó *Anomozamites inconstans* a *Pterophyllum* y ubicó *Pterophyllum barrealense* en *Pseudoctenis*.

Aunque las Bennettitales de la Argentina deberían ser objeto de revisión, hasta el momento *Anomozamites*, con dos especies (*A. gracilis* y *A. aff. nilssoni*), está restringido al Mesotriásico Temprano, mientras que *Pterophyllum* con tres especies (*P. cf. angustum*, *P. inconstans* y *P. propinquum*), se extiende desde el Mesotriásico Temprano hasta el Neotriásico Temprano.

Ordenes Ginkgoales y Czekanowskiales

La determinación del material del Triásico argentino correspondiente a Ginkgoales y Czekanowskiales, recurre a la utilización de morfogéneros debido a que no se han encontrado estructuras reproductivas asociadas o en conexión orgánica, y a la carencia de cutículas en los restos.

Las Ginkgoales representan un grupo muy longevo, cuya única especie viviente, presenta hábito arbóreo, hojas simples insertas sobre braquiblastos, deciduas, flabeliformes, de venación dicotómica abierta, altamente polimórficas, pudiendo presentar desde un limbo indiviso hasta profunda y repetidamente disecto.

Tomadas con un criterio sistemático amplio, las Ginkgoales en la Argentina ya están presentes desde el Paleozoico Superior, extendiéndose hasta el Cenozoico. Durante el Triásico, hay una importante diversificación del grupo con el advenimiento de géneros, en su mayor parte, cosmopolitas. Probablemente se trataba de formas arborescentes y caducifolias.

Aunque Anderson y Anderson (1989) reúnen en *Ginkgo* y *Sphenobaiera* diferentes tipos morfológicos sobre la base de similitudes cuticulares, otros autores como Harris y Millington

(1974) y Taylor y Taylor (1993), consideran que durante el pasado geológico las Ginkgoales tuvieron una diversidad mucho mayor que la actual. Prueba de ello son las fructificaciones asignadas al grupo con una organización estructural que indicaría la existencia de diferentes linajes de Ginkgoales (Archangelsky, 1965b; Del Fueyo, 1997; Del Fueyo y Archangelsky, 1999). Recientemente, Gnaedinger y Herbst (1999) adoptaron un criterio de definición genérica para el tratamiento de las hojas, en el que se enfatizan caracteres morfológicos diagnósticos como la presencia de peciolo, forma de la hoja, grado de división de la lámina, ángulo basal y venación.

Algunas Ginkgoales primitivas de origen paleozoico, tales como *Chiropteris*, *Rhipidopsis* y *Saportaea*, llegan al Triásico argentino en forma relictual y endémica. *Saportaea* (Fig. 7: 12), durante este período restringe su distribución geográfica al Gondwana occidental, resulta ser un importante marcador bioestratigráfico, caracterizando en la Argentina al Mesotriásico Temprano (Stipanovic, 1957; Bonetti, 1963; Stipanovic y Bonetti, 1965; Spalletti *et al.*, 1999) y se extingue en Sudáfrica en el Neotriásico Temprano (Anderson y Anderson, 1989).

Otros géneros, como *Baiera* (cinco especies) (Fig. 7: 14, 15), *Ginkgoidium* (dos especies) (Fig. 7: 13), *Ginkgoites* (seis especies) y *Sphenobaiera* (siete especies, dos con algún margen de duda) son componentes frecuentes de las diferentes taofloras triásicas, vinculados a facies fluviales y lacustres (véase Cap. 10), llegando en algunos casos a ser muy abundantes (Formaciones Potrerillos, Cortaderita, Llantenes y Cañadón Largo).

Tanto *Baiera* como *Sphenobaiera* tienen una distribución generalizada en las cuencas triásicas argentinas, mientras que *Ginkgoites* está mayormente presente en depocentros patagónicos. La mayor diversidad genérica y específica de este grupo se presenta en la Formación Cañadón Largo.

El orden Czekanowskiales es un pequeño grupo de gimnospermas mesozoicas cercanas a

las Ginkgoales con hojas filiformes, dispuestas en grupos sobre braquiblastos. En la Argentina el registro está limitado al Triásico; se reconoce el género *Czekanowskia* con una especie, y recientemente se ha determinado la presencia de *Solenites* con una especie, en la Formación Paso Flores (Morel *et al.*, 2000).

Afinidad botánica de granos de polen monocarpado-monosulcados

Desde un punto de vista palinológico, el grupo conformado por Peltaspermales, Cycadales, Bennettitales y Ginkgoales ha producido granos de polen ovales, simples, monocarpado-monosulcados asignados en su mayoría a los géneros *Cycadopites* (Fig. 8: 18, 20) y *Monosulcites* (Fig. 8: 24), respectivamente. Según de Jersey y Raine (1990) también las Pentoxylales y (?)Czekanowskiales han producido polen de tal morfología. Ambos géneros acompañan en dominancia, a los granos bisacados de corystospermas y son comunes en asociaciones triásicas gondwánicas de tipo "Ipswich" (Dolby y Balme, 1976). En estas microfloras, *Cycadopites* y *Monosulcites* (y, posiblemente, su variante morfológica *Megamonoporites*, Fig. 8: 23) son virtualmente los únicos granos de polen no sacados de origen polifilético (Balme, 1970). Granos monosulcado-monocarpados simples se hallan en asociaciones desde el Carbonífero Superior al Reciente. Se han hallado órganos reproductivos masculinos de Bennettitales jurásicas con granos de polen monosulcados *in situ*, aunque este tipo de polen también se presenta en Cycadales y Ginkgoales.

Entre otras miosporas de pteridospermas *sensu lato*, con importancia estratigráfica, se destaca *Playfordiaspora cancellosa* (= *Guthoerlisporites cancellosus*) (Fig. 4: 11) cuyo registro abarca desde el Pérmico Superior al Triásico Superior, y tiene una amplia distribución paleogeográfica en el dominio gondwánico (Vijaya, 1995). Aunque la afinidad de *Playfordiaspora* es difícil de establecer porque no hay registros *in situ* de polen con

restos megascópicos, su relación pteridospérmica parece probable sobre la base de los rasgos morfológicos descritos por Vijaya (1995). El género aparece por primera vez y esporádicamente en varias cuencas del Pérmico Superior de la India (con *P. cancellosa*), y el registro de esta especie constituye un marcador de asociaciones del Triásico Inferior. En secuencias triásicas más jóvenes, el género incrementa los porcentajes relativos y la diversidad de especies en casi todas las cuencas gondwánicas. *Playfordiaspora cancellosa*, estuvo confinada al hemisferio sur, particularmente en asociaciones del este de Gondwana. La distribución paleogeográfica del género parece haber estado climáticamente controlada; su registro se extingue a fines del Triásico (Vijaya, 1995). En la Argentina no es abundante, pero se trata de un elemento diagnóstico por hallarse en la mayoría de las cuencas triásicas (*cf.* Zavattieri y Batten, 1996).

Las coníferas durante el Mesozoico Inferior reconocen principalmente formas precursoras de las familias actuales de coníferas. En la Argentina existen registros que podrían asignarse a las Voltziales (Voltziaceae), Coniferales (Cheirolepidiaceae, Protopinaceae, posibles Podocarpaceae, Araucariaceae y Taxaceae). Algunos de estos grupos compartieron el dosel de los bosques triásicos con las corystospermas y ginkgoales, mientras que otros sólo fueron componentes ocasionales. En el devenir del período se fueron delineando algunas familias modernas que, a partir del Jurásico, constituyeron conspicuos representantes de nuestras floras.

Orden Voltziales

Familia Voltziaceae

Coníferas primitivas con caracteres transicionales entre las Coniferales y las Cordaitales son referidas a las Voltziales (Miller, 1977, 1988); este grupo, eminentemente paleozoico (Carbonífero Superior-Pérmico), tuvo un menor desarrollo durante el Triásico y declinó en el Jurásico.

En el Gondwana, durante el Triásico, las Voltziaceae *sensu lato*, con granos de polen bisacados, están representadas en la megafiora, principalmente, por *Heidiphyllum* y *Voltziopsis*. *Voltziopsis* es un género de estirpe pérmica, poco diversificado, que llega al Triásico Inferior en forma muy restringida, a través de tres especies reconocidas en el este del Gondwana, no contándose con registros en la Argentina.

Heidiphyllum es el género más frecuente de este grupo en el Triásico de Gondwana (Anderson y Anderson, 1989). Sobre la base del hallazgo de diferentes organogéneros en asociación estrecha, existe acuerdo en considerar como correspondiente a una misma planta a *Heidiphyllum* (hojas), *Telemachus* (conos femeninos) y posiblemente *Dordrechtites* (escamas) (Anderson, 1978; Retallack, 1981; Morel y Artabe, 1993; Morel, 1994; Zamuner *et al.*, 1998).

Heidiphyllum representa a plantas arbóreas caducifolias. Sus hojas son simples, relativamente largas, lineares a oblanceoladas, de ápice romo, de venación paralela y coalescente en el ápice. Los conos femeninos, algo laxos, presentan complejos bráctea-escama con características que sugieren vinculaciones con algunas coníferas modernas: las Taxodiaceae.

A pesar de su baja diversidad específica, *Heidiphyllum* es un conspicuo componente de las floras triásicas argentinas, con un amplio registro que va desde el Mesotriásico Temprano (Spalletti *et al.*, 1999) al Jurásico Inferior (Artabe, 1982; Arrondo *et al.*, 1991). Formó bosques mixtos con corystospermáceas o ginkgoales en ambientes fluviales y lacustres (véase Cap. 10).

Además de granos estriados atribuidos a este grupo, polen *in situ* correspondiente a *Triadispora* (Fig. 8: 10) ha sido encontrado en conos coniferofíticos que podrían pertenecer a Voltziaceae. El morfogénero *Triadispora* está confinado al Triásico y, frecuentemente, domina en asociaciones del Triásico Medio de Europa. Varios autores interpretan que su presencia indica ambientes de planicies fluviales, de playa, o regularmente ocurre en tafofloras empobrecidas de cuerpos arenosos fluviales depositados bajo

condiciones húmedas.

Desde un punto de vista estratigráfico, es de particular interés el descubrimiento de *Triadispora* en el Triásico de Australia y más recientemente en la Argentina (Zavattieri y Batten, 1996). La presencia de dos especies europeas (*T. crassa*, Fig. 8: 10 y *T. falcata*) en el Triásico Inferior a Triásico Medio Temprano de Australia, indica una distribución más amplia de este género triásico. Aunque en Australia y la Argentina *Triadispora* es menos común que en Europa, esta característica reflejaría distintas condiciones ambientales durante la depositación de las sedimentitas portadoras.

El género *Cycadocarpidium* asignado a las Voltziaceae (Miller, 1988) reconoce en la Argentina tres especies registradas durante el Mesotriásico Tardío-Neotriásico Tardío (Fig. 7: 16).

Orden Coniferales

Las Cheirolepidiaceae y las Protopinaceae corresponden a grupos primitivos vinculados a través de algunos caracteres con familias de coníferas modernas.

Familia Cheirolepidiaceae

El concepto de las Cheirolepidiaceae se elaboró teniendo en cuenta la uniformidad polínica dentro del grupo y la conexión de estructuras vegetativas y reproductivas (Watson, 1988). Algunos autores las consideran como una familia de las Coniferales y otros, como un grupo separado aliado a las coníferas.

Esta familia presenta granos de polen de tipo *Classopollis* (= *Corollina*) (Fig. 8: 4). Este tipo polínico, único dentro de las gimnospermas, es abundante y ampliamente distribuido a través del mundo en la mayoría de las asociaciones réticas, jurásicas y en estratos del Cretácico Temprano. Comúnmente dominan las palinofloras del Triásico Superior Tardío y, en particular, del Jurásico. La preponderancia de *Classopollis* en el Jurásico Inferior se evidencia en las asociaciones del Gondwana (Volkheimer, 1972b).

En la Argentina, *Classopollis* aparece en esca-

sas proporciones y poca diversidad, en secuencias neotriásicas de la Formación Chihuido y en la Formación Comallo (Volkheimer y Papú, 1993; Zavattieri *et al.*, 1994).

Respecto de los tipos de hojas asignados a las Cheirolepidiaceae, algunas especies de *Pagiophyllum* fueron vinculadas a este grupo (Watson, 1988; Taylor y Taylor, 1993) aunque el género es considerado una coniferal *incertae sedis*. En la Argentina, durante el Triásico, *Pagiophyllum* sólo se registra como elemento ocasional en la Formación Lapa (Spalletti *et al.*, 1992). Este taxón, también está presente como elemento poco frecuente en el Triásico Medio-Superior de otras regiones gondwánicas como Antártida, India y Sudáfrica (Pal, 1984; Anderson y Anderson, 1989; Barale *et al.*, 1995; Cantrill *et al.*, 1995).

Familia Protopinaceae

Algunos troncos que combinan caracteres anatómicos de las familias de las coníferas actuales, con planes leñosos intermedios entre los araucarioide y abietinoide que aparecen excepcionalmente en las formas modernas, fueron asignadas por Kräusel (1949) a las Protopinaceae. Hasta el momento se han descrito en la Argentina cuatro especies que pueden ser asignadas a este grupo: *Protocircoporoxylon cortaderitaensis* (Formación Cortaderita), *P. marianaensis* (Fig. 7: 18) (Formación Paso Flores), *Protojumiperoxylon ischigualastensis* (Formación Ischigualasto), y una nueva especie de *Araucarioxylon* que Zamuner (1992) refiere con dudas a esta familia (Formación Ischigualasto). Recientemente se han registrado en el Triásico del norte de Chile leños de características similares (Lutz *et al.*, 1997, 1999), pro-

bablemente estos géneros representen formas precursoras de las Podocarpaceae, Cupressaceae, Araucariaceae y Taxaceae, respectivamente.

Familias Podocarpaceae, Araucariaceae, Taxaceae y Pinaceae

Durante el Triásico comenzaron a delinarse en el Gondwana algunas familias de coníferas como las Podocarpaceae y Araucariaceae, las cuales tuvieron su mayor diversificación durante el Jurásico y el Cretácico. En algunos casos, los taxones se asignan a estos grupos con cierto grado de duda por corresponder a formas primitivas (Meyer-Berthaud y Taylor, 1991; del Fueyo *et al.*, 1995; Brea, 1997).

Uno de los primeros representantes de las Podocarpaceae es *Rissikia* (Townrow, 1967) encontrado frecuentemente en el Triásico Medio y Superior de Australia, Antártida y Sudáfrica. En la Argentina *Rissikia* sólo ha sido citada para el Grupo El Tranquilo (Gnaedinger y Herbst, 1997). Ramas foliosas con una morfología similar a *Rissikia* han sido asignadas al género *incertae sedis* *Elatocladus* (dos especies, Frenguelli, 1944d; Morel, 1991, 1994) (Fig. 7: 17) ya que la ausencia de materiales fértiles y/o cutículas sólo permite especular acerca de su pertenencia a las podocarpáceas (Archangelsky, 1970).

De acuerdo con sus caracteres xilológicos, algunas maderas triásicas argentinas han sido asignadas a las familias Araucariaceae y Taxaceae. Tal es el caso de *Araucarioxylon protoaraucana*, semejante a *Araucaria araucana* (Brea, 1997) de la Formación Paramillo, de *Araucarioxylon* sp. de la Formación Chihuido (Menéndez, 1951) y

Figura 8. Especies más representativas de granos de polen de gimnospermas (excepto Fig. 8: 17), y algas clorofíceas triásicas argentinas. 1, *Araucariacites australis* Cookson; 2, *Lunatisporites pellicidus* (Goubin) Helby; 3, *Equisetosporites steevesii* (Jansonius) de Jersey; 4, *Classopollis* sp.; 5, *Podocarpidites* sp.; 6, *Falcisporites nuthallensis* (Clark) Balme; 7, *Steevesipollenites claviger* de Jersey y Raine; 8, *Parasaccites* sp.; 9, *Bascanisporites undosus* Balme y Hennelly; 10, *Triadispora crassa* Klaus; 11, *Potonieisporites novicus* Bharadawaj; 12, *Minutosaccus acutus* Mädlar; 13, *Vitreisporites pallidus* (Reissinger) Nilsson; 14, *Inaperturopollenites reidi* de Jersey; 15, *Klausipollenites* sp.; 16, *Botryococcus* sp.; 17, *Pilasporites calculus* (Balme y Hennelly) Jain; 18, *Cycadopites follicularis* Wilson y Webster; 19, *Plaesiodyctyon mosellanum* Brenner y Foster; 20, *Cycadopites* sp.; 21, *Protobaploxylinus samoilovichii* (Jansonius) Hart; 22, *Platysaccus queenslandii* de Jersey; 23, *Megamonoporites cacheutensis* Jain; 24, *Monosulcites schizocolpatus* (Jain) Herbst; 25, *Alisporites australis* de Jersey.

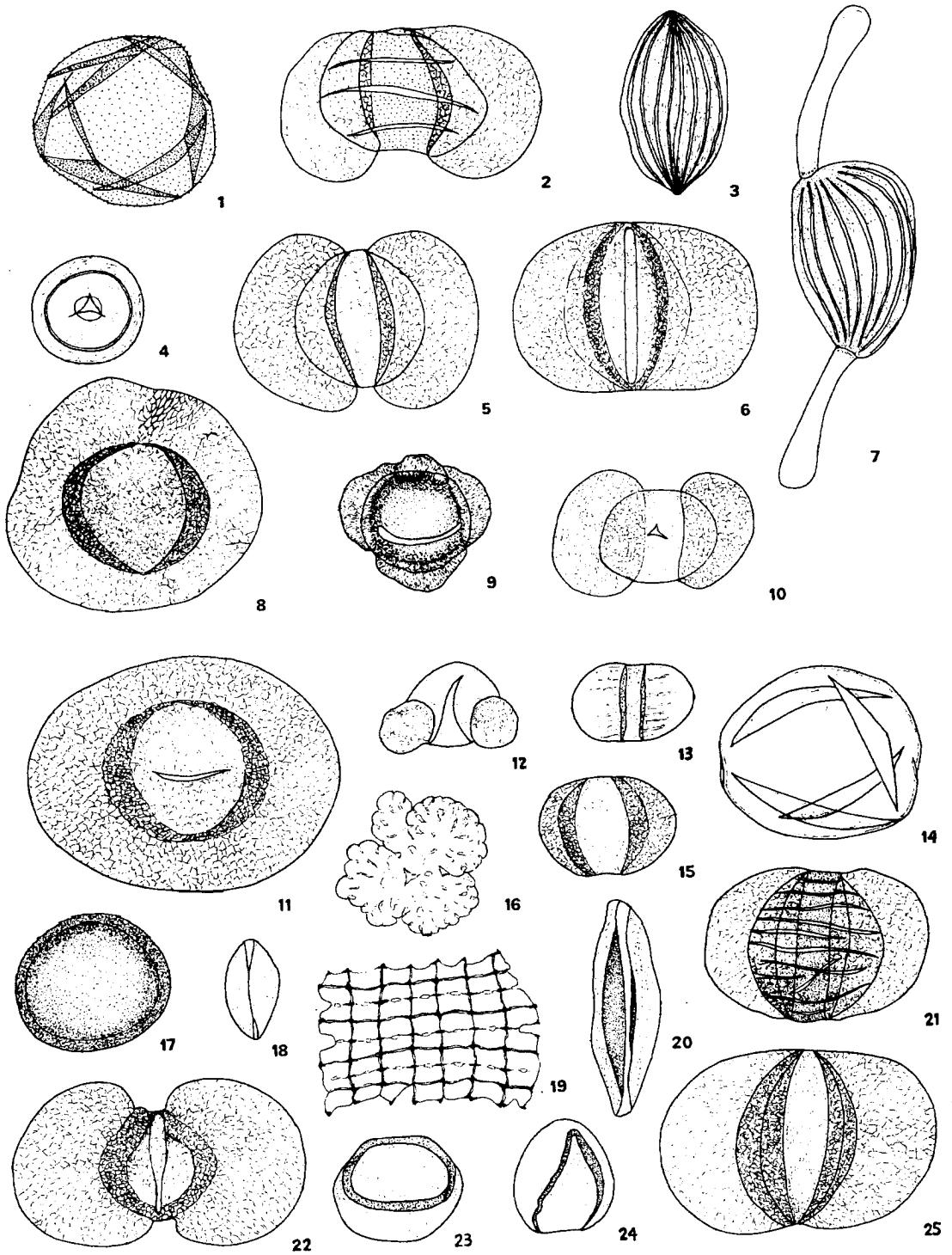


Figura 8. Veáanse referencias en página anterior.

Taxaceoxylon sp. (Fig. 7: 19), asimilable a la familia Taxaceae, presente en secuencias triásicas tardías de la Formación Santo Domingo (Caminos *et al.*, 1995).

Tanto los leños de protopináceas como los de coníferas se presentan frecuentemente asociados a los de corystospermas, conformando bosques mixtos. Este hecho ha sido observado en las formaciones Santo Domingo (*Rhexoxylon-Taxaceoxylon*), Cortaderita (*Rhexoxylon-Tranquiloxylo-Protocircoporoxylon*) y Paramillo (*Cuneumxylo-Araucarioxylo*) (véase Cap. 10).

Los granos de polen de Araucariaceae son subsféricos, inaperturados, no tienen sacos o vesículas aeríferas y muestran esculturas discretas. En las microfloras, *Araucariacites* (Fig. 8: 1), *Inaperturopollenites* (Fig. 8: 14) y *Callialasporites* (= *Zonallasporites*) tienen posible afinidad Araucariaceae. El rango stratigráfico de los dos primeros géneros se extiende desde el Triásico al Terciario, aunque son prominentes elementos del Jurásico Inferior Tardío al Cretácico Inferior. *Araucariacites australis* (Fig. 8: 1), común en microfloras mesozoicas gondwánicas, se parece a ciertas especies actuales de *Tsuga*. Formas inaperturadas más pequeñas pueden ser comparadas con esporas de *Equisetum* (Balme, 1957), incluyendo granos de polen asignados a *Pilasporites* (Fig. 8: 17) (morfológicamente semejante a *Inaperturopollenites* pero de menor tamaño).

Los granos de polen de Pinaceae y Podocarpaceae son en general bisacados, con sacos más grandes que el cuerpo central; otros tienen tres y hasta cuatro vesículas aeríferas. Los granos de polen de pináceas también pueden ser inaperturados. Balme (1957) y de Jersey (1959) consideran a *Pityosporites* (*pars Alisporites*) como similares al polen de *Abietineous*. Balme (1957) considera que estas formas pueden estar relacionadas con las Podocarpaceae. Otros géneros triásicos de probable afinidad pinácea-podocarpácea son: *Inaperturopollenites* (*pars*) (Fig. 8: 14), *Platysaccus* (Fig. 8: 22), *Podocarpidites* (Fig. 8: 5) y *Podosporites*. Todos ellos son elementos particularmente frecuentes en las microfloras mesotriásicas tardías y neotriásicas de

la Argentina.

Orden Gnetales

Comprende tres géneros actuales: *Ephedra*, *Gnetum* y *Welwitschia*, muy diferentes pero aparentemente relacionados entre sí. Algunos taxones como *Equisetosporites* (= *Gnetaceapollenites*) (Fig. 8: 3), tienen afinidad Ephedraceae por comparación con el género moderno *Ephedra*. Granos de este tipo, fueron previamente asignados a *Ephedripites*. Polen disperso poliplicado, semejante a *Ephedra*, es común desde el Triásico al Cretácico, pero son formas raras durante el Jurásico (Volkheimer, 1972a). *Equisetosporites* fue erróneamente asignado a las equisetáceas, ya que la estructura y morfología de *E. steevesii* (Fig. 8: 3) indican afinidad con las Gnetales (de Jersey, 1968); esta especie está ampliamente distribuida en sedimentitas del Triásico Medio y Superior de Australia y Nueva Zelanda. En la Argentina, ha sido hallada también en secuencias neotriásicas.

Por su parte, *Steevesipollenites* tiene similitud morfológica, excluyendo los procesos, con granos de *Equisetosporites*, lo que indicaría afinidad ephedroidea. De particular interés biostratigráfico es *Steevesipollenites claviger* (Fig. 8: 7), hallada en el Triásico Superior (Carniano) de Ipswich Coal Measures (de Jersey, 1970); en Nueva Zelanda se encuentra en el Neotriásico Tardío (Noriano y Retiano) hasta el Hettangiano basal (de Jersey y Raine, 1990). En la Argentina ha sido registrada en las Formaciones Ischichuca (Zavattieri y Melchor, 1999) y Los Rastros (Zavattieri, com. pers.) de la cuenca de Ischigualasto-Villa Unión.

Provincialismo microflorístico: implicancias paleoclimáticas

Dos tipos principales de palinofloras han sido reconocidas en depósitos del Triásico Medio y Superior de Australia (Dolby y Balme, 1976; de Jersey y McKellar, 1981; de Jersey y Raine,

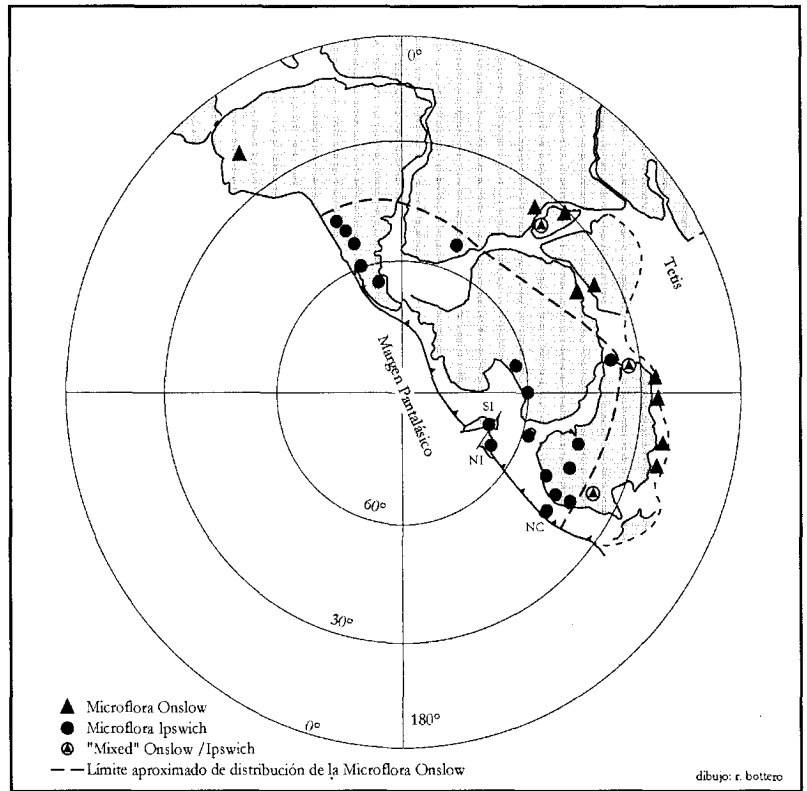


Figura 9. Distribución de las microfloras de Ipswich, de Onslow y mixtas.

1990): una, templado-cálida, la “Microflora Onslow” y otra templado-cálida a algo más fría, la “Microflora Ipswich” (Fig. 9), cuyas plantas parentales han sido recientemente asignadas por Foster *et al.* (1994) a las “Provincias Florísticas Onslow e Ipswich”, respectivamente. La “Microflora Onslow” difiere de la “Microflora de Ipswich” en que comprende asociaciones dominadas por granos de polen de gimnospermas morfológicamente muy diversos y tienen muchos taxa en común con palinofloras europeas de bajas latitudes de la Región del “Tethys”. La “Microflora Ipswich”, por el contrario, está caracterizada por la abundancia de granos de polen bisacados simples (con menor diversidad morfológica que en asociaciones tipo Onslow), granos monosulcados y gran diversidad de esporas pteridofíticas con distribuciones gondwánicas restringidas. La composición de las asociaciones microflorísticas de la Argentina es comparable con la

“Microflora Ipswich” definida para la porción gondwánica de Australasia por Dolby y Balme (1976). La asignación a la “Microflora Ipswich” de las palinofloras de la Argentina es congruente con la posición de Sudamérica en el Gondwana (de Jersey y Grant-Mackie, 1989; de Jersey y Raine, 1990; Foster *et al.*, 1994) (Fig. 9).

La alta frecuencia y variedad de esporas triletes en casi todas las asociaciones microflorísticas gondwánicas, permiten inferir un clima relativamente húmedo y moderado-cálido durante la depositación de los estratos portadores. La megaflora registrada en la Argentina durante el Meso y Neotriásico presenta también similitudes con las secuencias cronológicamente equivalentes del este de Australia, Sudáfrica, Antártida y otras regiones del Gondwana (Anderson y Anderson, 1989, 1993a; Zavattieri y Batten, 1996). Todas ellas han sido reconocidas como pertenecientes a la típica “Flora de *Dicroidium*”. Dichas similitudes proveen eviden-

cias adicionales para la correlación intercontinental dentro del supercontinente de Gondwana.

Recientemente, Ottone y Azcuy (1998) estudiaron una microflora del Triásico Tardío proveniente del Grupo Pucará, cuenca de Marañón, noroeste del Perú. Dicha asociación microflorística, de escasa diversidad, incluye taxones de afinidades tético-laurásicas, mostrando, consecuentemente, estrecha semejanza composicional con las microfloras Onslow y Circum-Mediterránea. Los autores mencionados atribuyeron la ubicación paleolatitudinal (de 25° S aproximadamente) como el factor de control responsable de la distribución de elementos nórdicos a través de la parte gondwánica del Triásico de Pangea.

En el segmento gondwánico de Pangea durante el Triásico Medio y Superior, los dos "tipos" de asociaciones palinológicas antes mencionadas abarcaron dos amplias regiones paleoflorísticas, la "Provincia Ipswich", extendida al oeste de Gondwana entre las paleolatitudes aproximadas de 50°-70° S y la "Provincia Onslow", extendida hacia el norte dentro de un cinturón paleolatitudinal ubicado entre los 30° y 40° S aproximadamente (Fig. 9). Foster *et al.* (1994) consideraron que las asociaciones del Triásico Superior de la región Circum-Mediterránea son "mixtas", con características composicionales comunes con las de Ipswich y Onslow y distintas de aquellas tético-laurásicas, no pudiendo determinar un límite norte preciso para la "Provincia Onslow". La diferenciación fitogeográfica en las provincias microflorísticas triásicas de Ipswich y Onslow estuvo determinada primariamente en función de la latitud y del clima, como lo muestra la figura 9 de reconstrucción del Gondwana (*sensu* de Jersey y Raine, modificado de Smith *et al.*, 1981). Diferentes regímenes tectónicos contribuyeron también en la diferenciación fitogeográfica. La "Microflora Onslow" ocurre en estratos que fueron depositados en cuencas marinas abiertas a marinas marginales, desarrolladas a lo largo del margen pasivo del sur del "Tethys" (oeste y algunas

partes del este de Australia, este de Antártida, Madagascar, Tanzania e India peninsular, a las que se suma ahora la parte norte de Sudamérica -Perú-) y representan comunidades de plantas costeras. Sedimentos conteniendo la "Microflora Ipswich" (Sudáfrica, Antártida, Nueva Caledonia, Islas de Nueva Zelanda del Norte y del Sur y sur de Sudamérica -Argentina y Chile-), por el contrario, representan una variedad de facies sedimentarias controladas por actividad orogénica a lo largo del margen pantalásico convergente (Fig. 9). La "Microflora Ipswich" refleja principalmente sedimentos continentales, involucrando variados y complejos regímenes sedimentarios, influenciados por variaciones climáticas estacionales y locales, tal como lo reflejan las microfloras argentinas.

El objetivo futuro de las investigaciones palinológicas en Sudamérica y, en particular, en la Argentina, será demostrar si hay alguna evidencia palinológica para la subdivisión dentro del amplio concepto de la "Microflora Ipswich" tal como ha sido expresado por de Jersey y Raine (1990).

CONCLUSIONES

Megafloras

1. Las floras gondwánicas del Triásico se caracterizan por presentar grupos endémicos con una distribución temporal casi restringida al mismo.
 - 1.1. La calificación de endémica está directamente relacionada con la distribución paleogeográfica de los componentes florísticos y con la categoría taxonómica utilizada.
 - a) Las *Corystospermaceae* corresponden a la única familia que caracteriza al Gondwana.
 - b) Algunos géneros de *Pleuromeiaceae*, *Asterothecaceae*, *Voltziaceae*, *Podocarpaceae* (*Cylostrobus*, *Rienitsia*, *Voltziopsis*, *Heidiphyllum*, *Telemachus*, *Rissikia*), pteridospermas *incertae sedis* (*Dejerseya*), Cycadales (*Kurtziana*, *Yabeiella*) y gimnospermas *incertae sedis* como *Lingui-*

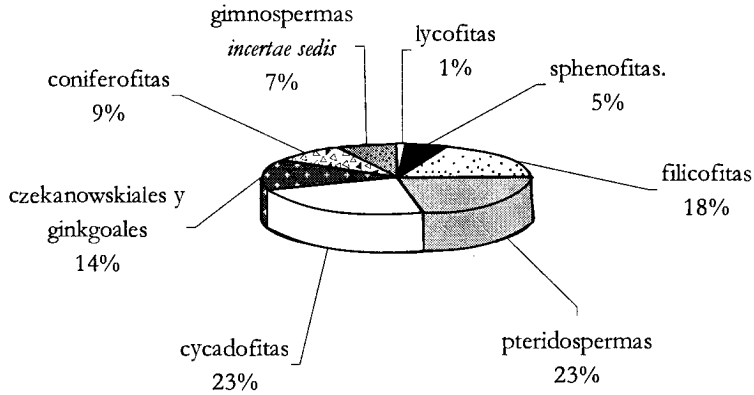


Figura 10. Biodiversidad de la megafloora triásica de la Argentina. Los porcentajes relativos de los grupos están relacionados con la cantidad total de especies registradas.

folium, están restringidos al Gondwana.

c) El endemismo también se certifica en muchas especies de géneros que tuvieron una distribución geográfica muy amplia o ecuménica; tal es el caso de *Pleuromeia*, *Phyllothea*, *Equisetites*, *Neocalamites*, *Cladophlebis*, *Asterotheca*, *Chansithecra*, *Gleichenites*, *Coniopteris*, *Lepidopteris*, *Scytophyllum*, *Pachydermophyllum*, *Saportaea*, *Ginkgoites*, *Baiera* y *Sphenobaiera*.

1.2. Si se tiene en cuenta la distribución temporal de los taxones, se pueden diferenciar cinco grupos principales:

a) Géneros que alcanzan su máxima distribución durante el Pérmico y se extienden al Triásico como elementos relictuales (*Phyllothea*, *Asterotheca*, *Chansithecra*, *Glossopteris*, *Saportaea*, *Rhipidopsis*, *Chiropteris* y *Voltziopsis*).

b) Géneros que aparecen en el Pérmico y se diversifican en el Triásico (*Lepidopteris*, *Sphenobaiera* y *Ginkgoites*).

c) Géneros que aparecen, se diversifican y extinguen durante el Triásico (*Pleuromeia*, *Rienitsia*, *Tranquilia*, *Dicroidium*, *Zuberia*, *Diplasiophyllum*, *Johnstonia*, *Xylopteris*, *Pteruchus*, *Umkomasia*, *Rhexoxylon*, *Tranquiloxydon*, *Linguifolium* y *Rissikia*).

d) Géneros triásicos que persisten durante el Jurásico (*Neocalamites*, *Cladophlebis*, *Dictyophyllum*, *Pseudoctenis*, *Kurtziana*, *Baiera*, *Sphenobaiera* y *Heidiphyllum*).

e) Géneros que aparecen en el Triásico y alcanzan su acmé durante el Jurásico (*Marattia*, *Millerocaulis*, *Ashicaulis*, *Goeppertella*, *Scleropteris*, *Nilssonia*, *Ctenis*, *Pterophyllum* y *Pagiophyllum*).

2. La megafloora triásica de la Argentina es característica de ambientes continentales y está integrada por pteridofitas correspondientes a las clases Lycopsida (Isoetales: *Pleuromeiaceae*), Sphenopsida (Equisetales: *Apocalamitaceae*, *Phyllotheaceae* y *Equisetaceae*), Filicopsida (Marattiales: *Marattiaceae* y *Asterothecaceae*; Filicales: *Gleicheniaceae*, *Osmundaceae*, *Dipteridaceae* y *Dicksoniaceae*) y Gymnospermopsida como las *Glossopteridales*, *Caytoniales* (*Corystospermaceae* y *Peltaspermeaceae*), *Cycadales* (*Nilssoniaceae*, *Stangeriaceae* y *Zamiaceae*), *Bennettitales*, *Ginkgoales*, *Czekanowskiales*, *Voltziales*, *Coniferales* (*Cheileropidiaceae*, *Protopinaceae*, *Podocarpaceae*, *Araucariaceae* y *Taxaceae*) y géneros de vinculación sistemática incierta como *Linguifolium* (Fig. 10).

a) Las pteridofitas se asignaron a 24 géneros (*Pleuromeia*, *Cylostrobos*, *Equisetites*, *Neocalamites*, *Neocalamostachys*, *Nododendron*, *Phyllothea*, *Marattia*, *Danaeopsis*, *Asterotheca*, *Rienitsia*, *Tranquilia*, *Gleichenites*, *Chansithecra*, *Marayea*, *Ashicaulis*, *Millerocaulis*, *Todites*, *Cladophlebis*, *Lobifolia*, *Coniopteris*, *Dictyophyllum*, *Goeppertella* y *Hausmannia*). El grupo más

diversificado corresponde a las filicofitas con un total de 42 especies (10 de Marattiales y 32 de Filicales), mientras que las lycofitas y esfenofitas están sólo representadas a través de 2 y 13 especies, respectivamente.

- b) Entre las gimnospermas se determinaron 63 géneros (*Glossopteris*, *Dicroidium*, *Zuberia*, *Diplasiophyllum*, *Johnstonia*, *Xylopteris*, *Pteruchus*, *Umkomasia*, *Rhexoxylon*, *Tranquiloxydon*, *Cuneumoxylon*, *Lepidopteris*, *Pachydermophyllum*, *Scytohyllum*, *Peltaspermum*, *Antevsia*, *Dejerseyia*, *Scleropteris*, *Sphenopteris*, *Fanerotheca*, *Nilssonia*, *Pseudoctenis*, *Ctenis*, *Kurtziana*, *Yabeiella*, *Michelilloa*, *Pterophyllum*, *Anomozamites*, *Taeniopteris*, *Santaecruzia*, *Czekanowskia*, *Solenites*, *Rhipidopsis*, *Chiropteris*, *Saportaea*, *Sphenobaiera*, *Baiera*, *Ginkgoites*, *Ginkgo*, *Ginkgoidium*, *Heidiphyllum*, *Podozamites*, *Rissikia*, *Elatocladus*, *Pagiophyllum*, *Cycadocarpidium*, *Telemachus*, *Dordrechtites*, *Protojuniperoxylon*, *Protocircoporoxylon*, *Araucarioxylon*, *Taxaceoxylon*, *Walckonia*, *Linguifolium*, *Ginkgophytopsis*, *Feruglia*, *Phacolepis*, *Pterorrachis*, *Carpolithus*, *Cardiopteridium*, *Pelourdea*, *Lepidanthium* y *Cordaicarpus*) y 179 especies.
- c) Las pteridospermas están presentes a través de las Glossopteridales (2 especies), las Caytoniales (47 especies) y taxones *incertae sedis* (6 especies); las cycadofitas están representadas por Cycadales (29 especies), Bennettitales (7 especies) y formas *incertae sedis* (17 especies); las Czekanowskiales y Ginkgoales tienen 3 y 30 especies respectivamente, mientras que las coniferofitas registran 10 especies de Voltziales y 12 de Coniferales; 16 especies correspondientes a formas *incertae sedis*.
3. Durante el Triásico se produjo un gran recambio florístico global de los elencos neopaleozoicos, y en la mayoría de los grupos vegetales terrestres se observa la extinción de algunas líneas y el desarrollo de otras más modernas y competitivas.
- a) El recambio florístico permo-triásico en la Argentina es drástico. De los siete géneros de estirpe paleozoica, representados en el Triásico sólo dos, *Phyllotheca* y *Rhipidopsis*, presentan especies con un registro continuo desde el Pérmico (*Phyllotheca australis*, *P. griesbachii* y *Rhipidopsis densinervis*). Los cinco géneros restantes alcanzan el Triásico como relictuales con pocas especies nuevas: cinco de *Asterotheca* (*A. falcata*, *A. bilariensis*, *A. menendezii*, *A. rigbyana* y *A. truempyi*), una de *Chansitbeca* (*C. argentina*), dos de *Glossopteris* (*G. longicaulis* y *G. moribunda*), tres de *Saportaea* (*S. dichotoma*, *S. flabellata* y *S. intermedia*) y dos de *Chiropteris* (*C. barrealensis* y *C. zeilleri*).
4. La "Flora de *Dicroidium*" declina abruptamente a fines del Neotriásico, dando paso a una vegetación más cosmopolita en el Jurásico, dominada por filicales y gimnospermas más avanzadas (Cycadales, Bennettitales y Coniferales). Durante la transición triásico-jurásica en la Argentina se observa que:
- a) Se extingue un 80% del elenco florístico triásico; desaparecen fundamentalmente las especies correspondientes a los grupos 1.2.a), 1.2.c), *Lepidopteris* y las especies exclusivamente triásicas de géneros mesozoicos.
- b) Durante el Jurásico persiste un 17% de la flora triásica; dos especies de géneros triásicos, relictuales durante el Jurásico: *Kurtziana* (*K. cachentensis*) y *Heidiphyllum* (*H. elongatum*); 35 especies triásicas correspondientes a 17 géneros mesozoicos: *Neocalamites* (*N. carrerei*), *Marattia* (*M. münsteri*), *Cladophlebis* (*C. antarctica*, *C. denticulata*, *C. grabami*, *C. indica*, *C. kurtzi*, *C. mendozaensis* y *C. oblonga*), *Dictyophyllum* [*D. (T.) rothi*], *Sphenopteris* (*S. membranosa*), *Pseudoctenis* (*P. carteriana*, *P. falconeriana*, *P. barrealensis* y *P. wardii*), *Nilssonia* (*N. taeniopteroides* y *N. princeps*), *Ctenis* (*C. japonica*), *Anomozamites* (*A. aff. nilsoni* y *A. gracilis*), *Pterophyllum* (*P. cf. angustum* y *P. propinquum*), *Taeniopteris* (*T. arctica*?, *T. crassinervis*, *T. lata*, *T. magnifolia*, *T. stenophylla*, *T. vittata* y *T. mc'clellandi*), *Baiera* (*B. furcata*), *Ginkgo* (*G. digitata*), *Ginkgoidium* (*G. nathorsti*), *Solenites* (*S. vimineus*), *Podozamites* (*P. lanceolatus*) y

Elatocladus (*E. plana*); y dos géneros que aparecen en el Triásico y alcanzan su acmé durante el Jurásico (*Goeppertella* y *Scleropteris*).

Microfloras

1. En un sentido cuantitativo, las asociaciones microflorísticas triásicas, reflejan su derivación de floras dominadas por diversos grupos de gimnospermas, mayormente de afinidad corystospermica. Las pteridofitas fueron también prominentes, en particular en ciertos habitats locales, y las briofitas ocuparon, aparentemente, una menor parte en la flora total.
2. Las microfloras argentinas se asignan a la Superzona de *Falcisporites* (Helby *et al.*, 1987; véase Cap. 11). Aunque resta establecer un esquema de zonación palinoestratigráfica de uso local, puede decirse que entre los taxones que la integran se registran:
 - 2.1. Formas presentes en el Pérmico Superior y que se extienden en el Triásico: la mayoría de los granos de polen bisacados estriados y gran parte de los monosacados (estriados y no estriados) que dominan las microfloras pérmicas, se desvanecieron hacia el límite permo-triásico. Entre los representantes pérmicos de Glossopteridales y Voltziales que continúan con relativa participación en microfloras al comienzo del Triásico están: *Protobaploxypinus*, *Lunatisporites* y *Striatoabieites*. Granos monosacados de Cordaitales como *Potonieisporites*, *Plicatipollenites* y *Parasaccites* se presentan en escasa proporción en palinofloras triásicas.
 - 2.2. Formas que aparecen en el Pérmico Superior Tardío y se diversifican en el Triásico: varios linajes de granos de polen bisacados no estriados de gimnospermas hacen su aparición al final del Pérmico y tienen máxima representación a partir del Mesotriásico, dominando en asociaciones neotriásicas: las corystospermas (*Alisporites*-*Falcisporites* domi-

nantes), las peltaspermás (*Cycadopites*-*Monosulcites* formas codominantes) y las caytoniales (*Vitreisporites*-*Klausipollenites* y afines) son los grupos más representativos. En este límite, las pteridospermas aparecen representadas por *Playfordiaspora* que caracteriza las microfloras triásicas gondwánicas. Entre las esporas, las formas cavadas de lycópsidas (*Densoisporites*, *Lundbladisporea*, *Kraeuselisporites*), dominan ampliamente en asociaciones del Triásico Inferior, acompañadas por esporas de briofitas representadas mayormente por los géneros *Retusotriletes* y *Stereisporites*. Las pteridofitas no cavadas, están dominadas por las Filicales, entre las cuales las Osmundaceae (*Osmundacidites*, *Apiculatisporites* y formas afines) tienen importante representación en asociaciones eotriásicas y altas proporciones en microfloras meso y neotriásicas. Aparecen en escena en este límite, esporas de lycópsidas Isoetales, representadas por el morfogénero *Aratrisporites* que luego tiene importante participación en asociaciones meso y neotriásicas gondwánicas.

- 2.3. Formas características del Triásico Medio y Superior: a comienzos del Mesotriásico se produce el establecimiento de las Corystospermaceae que dominan el espectro microflorístico hasta finales del período (Microflora de *Falcisporites*-*Alisporites*). Paralelamente, las Cycadales, Bennettitales, Ginkgoales y pteridospermas peltaspermás que produjeron granos de polen monosulcados asignables a los géneros *Cycadopites* y *Monosulcites* son las formas más comunes que acompañan las microfloras de esta edad. Entre las pteridofitas, se observan diferentes líneas evolutivas con diversificación de algunos grupos. Las esporas de filicales corresponden a los grupos más diversos y codominan las asociaciones, mientras que los representantes de las lycópsidas, esfenópsidas y restantes filicópsidas están presentes como formas acompañantes. Estos rasgos composicionales caracterizan y definen las

asociaciones de tipo "Ipswich".

2.4. Formas triásicas que terminan al final del período: el pasaje triásico-jurásico, está marcado por la extinción de muchos palinotaxa característicos del Triásico. Los granos de polen sacados estriados (mencionados en 2.1) se extinguen en este límite. Representantes de varios grupos de gimnospermas (*Klausipollenites*, *Platysaccus*, *Goubinispora*, *Minutosaccus*, *Chordasporites*, entre otros) declinan al finalizar el período. Se extinguen *Playfordiaspora* (pteridosperma) y *Aratrisporites* spp. (lycópida) y las demás esporas cavadas de Isoetales que aparecieron a comienzos del Triásico. Los estadios finales de la Microflora Ipswich (y la "Flora de *Dicroidium*") están marcados por la declinación de *Falcisporites*-*Alisporites* junto a un gran número de esporas de pteridofitas con larga ocurrencia triásica.

2.5. Formas que aparecen en el Triásico y alcanzan su acmé durante el Jurásico: en palinofloras neotriásicas gondwánicas (y en la Argentina), aparecen esporádicamente granos de polen de gimnospermas Cheirolepidiaceae, representadas por el género *Classopollis*, cuya participación se hace prominente en asociaciones gondwánicas a partir del Liásico Temprano. El registro palinológico de pteridospermas Caytoniales (*Vitreisporites*) y coníferas de las familias Araucariaceae (*Araucariacites* y *Tsugaepollenites*) y de Podocarpaceae (*Podocarpidites*) están presentes en palinofloras triásicas, pero su participación se

acentúa en asociaciones a partir del Liásico. Entre las pteridofitas, varios géneros de Filicales correspondientes a las familias Osmundaceae (*Osmundacidites*, *Verrucosiporites*, *Baculatisporites*, *Rugulatisporites*), Gleicheniaceae (*Gleicheniidites*), Matoniaceae y Dipteridaceae (*Dictyophyllidites*, *Concavisporites* y formas afines) y Dicksoniaceae-Cyatheaceae (*Deltoidospora*, *Cyathidites*) son importantes componentes de asociaciones triásicas y continúan su ocurrencia en sedimentitas jurásicas.

3. Desde un punto de vista fitogeográfico, en el segmento gondwánico de Pangea, durante el Triásico Medio y Triásico Superior, se reconocen dos "tipos" de asociaciones palinológicas asignadas a dos provincias microflorísticas (ver Fig. 9):

- la "Provincia Onslow" extendida hacia el norte, dentro de un cinturón paleolatitudinal ubicado entre los 30° y 40° S aproximadamente, y

- la "Provincia Ipswich", extendida al oeste de Gondwana, entre las paleolatitudes aproximadas de 50°-70° S.

Las microfloras argentinas pueden caracterizarse como de tipo "Ipswich" (con dominancia de corystospermas), ya que comparten similares espectros composicionales, semejantes condiciones ecoambientales y los mismos rangos paleolatitudinales que las asociaciones coetáneas del E y SE de Australia. Localmente, resta determinar el grado de endemismo de las asociaciones microflorísticas de la Argentina.

Nº	Taxones	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W
1	<i>Muscites guescelini</i> Townrow		x																					
2	<i>Pleuromeia</i> sp.	x	x							x		x												
3	<i>Cylastrobus ornatum</i> (Morbelli y Petriella) Retallack								x															
4	<i>Phyllothea australis</i> Brongniart		x							x			x							x				
5	<i>P. gracilis</i> Frenguelli		x																					
6	<i>P. griesbachii</i> Zeiller <i>emend.</i> Surange									x														
7	<i>Equisetites fertilis</i> (Frenguelli) Frenguelli		x							x		x		x						x				
8	<i>E. quindecimdentata</i> Menéndez															x								
9	<i>Equisetites</i> sp.	x						x											x					
10	<i>Neocalamites carreri</i> (Zeiller) Halle	x	x	x				x				x	x	x	x	x	x		x					
11	<i>N. isbignyalasti</i> Frenguelli												x											
12	<i>N. ramacionii</i> Frenguelli												x											
13	<i>Neocalamites</i> sp.														x	x	x	x	x				x	
14	<i>Neocalamostachys arundoi</i> Brea y Artabe		x																					
15	<i>Nododendron suberosum</i> Artabe y Zamuner		x																					
16	<i>Nododendron</i> sp.		x									x												
17	<i>Asterotheca falcata</i> de la Sota y Archangelsky							x																
18	<i>A. hiliariensis</i> Menéndez															x								
19	<i>A. menendezii</i> de la Sota y Archangelsky							x																
20	<i>A. rigbyana</i> Herbst							x			x													
21	<i>A. truempyi</i> Frenguelli		x																					
22	<i>Rienitsia arrodiana</i> Herbst							x																
23	<i>R. colliveri</i> Herbst							x																
24	<i>Marattia münsteri</i> Goepfert											x												
25	<i>Danaeopsis fecunda</i> Halle							x																
26	<i>Tranquilitia jalfinii</i> Herbst							x																
27	<i>Ashcaulis herbstii</i> (Archangelsky y de la Sota) Tidwell								x															
28	<i>Margaya lutzii</i> Herbst																							x
29	<i>Millerocaulis stipabonetii</i> Herbst																				x			
30	<i>Todites baldonii</i> Herbst							x																
31	<i>Todites</i> sp.							x																
32	<i>Cladophlebis antarctica</i> (Nathorst) Halle					x													x					
33	<i>C. copiosa</i> Frenguelli		x																					
34	<i>C. denticulata</i> (Brongniart) Fontaine					x																		
35	<i>C. grabami</i> Frenguelli				x							x												
36	<i>C. indica</i> (Oldham y Morris) Feistmantel									x		x												
37	<i>C. kurtzi</i> Frenguelli		x	x		?	x		x		x		x		x									
38	<i>C. mendozaensis</i> (Geinitz) Frenguelli		x	x		x		x	x	x	x		x	x		x		*	x				x	
39	<i>C. mesozoica</i> Kurtz		x	x				x	x				x			X								
40	<i>C. oblonga</i> Halle						x	x	x															
41	<i>Cladophlebis</i> sp.		x	x				x								x		x	x					X
42	<i>Gleichenites gallegoi</i> Herbst								x															
43	<i>G. potrerillensis</i> Herbst		x																					
44	<i>Chansithea argentina</i> Herbst								x															
45	<i>Coniopteris barringtoni</i> Frenguelli											x								x				
46	<i>C. walkomi</i> Frenguelli																							x
47	<i>Lobifolia dejerseyi</i> Retallack		x																					x
48	<i>Dictyophyllum</i> (<i>D.</i>) <i>castellanosii</i> Stipanovic y Menéndez																							x
49	<i>D.</i> (<i>D.</i>) <i>tenuifolium</i> Stipanovic y Menéndez																							*
50	<i>D.</i> (<i>T.</i>) <i>barrealensis</i> (Stipanovic y Menéndez) Herbst											x												x
51	<i>D.</i> (<i>T.</i>) <i>chibuiensis</i> (Menéndez) Herbst						x																	
52	<i>D.</i> (<i>T.</i>) <i>ratbi</i> Frenguelli											x												
53	<i>D.</i> (<i>T.</i>) <i>tenuiserratum</i> (Menéndez) Herbst						x	x																
54	<i>Dictyophyllum</i> (<i>C.</i>) sp. (= <i>Clathropteroides</i>)																							x
55	<i>Dictyophyllum</i> sp.																x							
56	<i>Goepfertella stipanovicii</i> Herbst											x												
57	<i>Hausmannia</i> (<i>Protorhipis</i>) <i>dentata</i> Oishi																							x
58	<i>H.</i> (<i>P.</i>) <i>faltriana</i> Stipanovic y Menéndez																							x
59	<i>Glossopteris longicaulis</i> (du Toit) Thomas		x																					x
60	<i>G. moribunda</i> Johnston											x												
61	<i>Dicrodium crassum</i> (Menéndez) Petriella		x		x	x	x	x		x		x	x											x
62	<i>D. dubium</i> (Feistmantel) Gothan		x							x		x	x				x							
63	<i>D. incium</i> (Frenguelli) Anderson y Anderson						x					x	x											
64	<i>D. lancifolium</i> (Morris) Gothan		x	x			x	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x				x	x
65	<i>D. narraeenense</i> (Dun in Walkom) Jacob y Jacob																							?
66	<i>D. odontopteroides</i> (Morris) Gothan		x	x			x	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x					x

Figura 11. Veáanse referencias en página 184.

