

José F. Bonaparte, Federico Agnolin, Josefina Bodnar,
César L. Schultz y Luis A. Spalletti

TETRÁPODOS, PLANTAS Y PALEOAMBIENTES DEL TRIÁSICO CONTINENTAL DE LA ARGENTINA Y BRASIL

*TETRAPODS, PLANTS AND PALEOENVIRONMENTS FROM THE
CONTINENTAL TRIASSIC OF ARGENTINA AND BRAZIL*



**TETRÁPODOS, PLANTAS y
PALEOAMBIENTES del
TRIÁSICO CONTINENTAL
de la ARGENTINA y BRASIL**

**TETRAPODS, PLANTS and
PALEOENVIRONMENTS from the
CONTINENTAL TRIASSIC
of ARGENTINA and BRAZIL**

José F. Bonaparte - Federico Agnolin - Josefina Bodnar - César L. Schultz - Luis A. Spalletti

TETRÁPODOS, PLANTAS y PALEOAMBIENTES del TRIÁSICO CONTINENTAL de la ARGENTINA y BRASIL

TETRAPODS, PLANTS and
PALEOENVIRONMENTS from the
CONTINENTAL TRIASSIC
of ARGENTINA and BRAZIL

 VAZQUEZ
MAZZINI
EDITORES

 **umai**
Universidad
Maimónides

 **AZARA**
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

Fundación de Historia Natural Félix de Azara

Centro de Ciencias Naturales, Ambientales y Antropológicas
Universidad Maimónides

Hidalgo 775 - 7° piso (1405BDB) Ciudad Autónoma de Buenos Aires - República Argentina

Teléfonos: 011-4905-1100 (int. 1228)

E-mail: secretaria@fundacionazara.org.ar

Página web: www.fundacionazara.org.ar

Ilustraciones de tapa: Gustavo Encina.

Las opiniones vertidas en el presente libro son exclusiva responsabilidad de sus autores y no reflejan opiniones institucionales de los editores o auspiciantes.

Reservados los derechos para todos los países. Ninguna parte de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, puede ser reproducida, almacenada o transmitida de ninguna forma, ni por ningún medio, sea este electrónico, químico, mecánico, electro-óptico, grabación, fotocopia, CD Rom, Internet o cualquier otro, sin la previa autorización escrita por parte de la editorial.

Primera Edición: 2020

Impreso en la Argentina.

Se terminó de imprimir en el mes de Julio de 2020, en la Ciudad de Buenos Aires.

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES

Tel. (54-11) 4905-1232

info@vmeditores.com.ar

www.vmeditores.com.ar

Tetrápodos, plantas y paleoambientes del triásico continental de la Argentina y Brasil : Tetrapods, plants and paleoenvironments from the continental triassic of Argentina and Brazil / José Fernando Bonaparte ... [et al.].- 1a ed.- Ciudad Autónoma de Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2020.
184 p. ; 24 x 17 cm.

ISBN 978-987-3781-52-0

1. Paleontología. 2. Argentina. 3. Brasil. I. Bonaparte, José Fernando.
CDD 560.9

Libro en honor a:

Hermann Burmeister (1807-1896)

Friedrich von Huene (1875-1969)

Wolfgang Volkheimer (1928-2018)

AGRADECIMIENTOS

Instituto-Fundación M. Lillo, Universidad Nacional de Tucumán; CONICET, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires; National Geographic Society, Committee for Research and Exploration, Washington D.C., USA; Guggenheim Memorial Foundation, New York, USA; M.C.Z., Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge Mass, USA; HUMBOLDT Foundation, Bonn, Alemania; M.A.C.N., Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires; University of Tübingen, Tübingen, Alemania; Society of Vertebrate Paleontology, Denver, USA; Dr. Osvaldo Reig, Dr. Abraham Willink, Dr. Giancarlo Ligabue, Profesor Dr. Alfred S. Romer, Dr. Rosendo Pascual, Dra. Zulma Gasparini, Dr. Alfred W. Crompton, Dr. Alan J. Charig, Dr. Z. Kielan-Jaworowska, Dr. Rodolfo Casamiquela, Dr. Don Lessem, Marcelo Massarutto, Natalia Clementi, Micaela Mora, Macarena Bori, Dr. Sebastián Apesteguía. Finalmente, queremos agradecer a Silvia Pietrokovsky por las correcciones efectuadas sobre los resúmenes en inglés.

ÍNDICE

Agradecimientos	7
Justificativo	11
Prólogo	13
Capítulo I. Introducción	15
Capítulo II. El patrón geocronológico adoptado	19
Capítulo III. Plantas y tetrápodos en la transición permo-triásica	23
Capítulo IV. Comentarios sobre paleoambientes de Argentina y Brasil	31
Capítulo V. Triásico Inferior o Temprano	41
Capítulo VI. Triásico Medio	47
Capítulo VII. Triásico Tardío	73
Capítulo VIII. Observaciones y discusión	111
Capítulo IX. Evolución morfo-funcional en las plantas	117
Capítulo X. Evolución morfo-funcional en los tetrápodos	123
Capítulo XI. Conclusiones	137
Capítulo XII. Glosario	141
Capítulo XIII. Comentarios sobre la bibliografía del tema	155

JUSTIFICATIVO

Esta breve nota justificatoria puede servir para demostrar al lector de este libro que el mismo posee varios errores formales que el autor Senior no ha podido superar, ya que son producto de una condición pecuniaria muy limitada y de la filosofía propia del citado autor, que ya hace tiempo que entró al club de los adultos muy mayores.

Muchas críticas recibió el autor principal por parte de los restantes autores, las que han sido incorporadas en un alto porcentaje. Pero otras, como la falta parcial de una escala, y la falta de una indicación directa de la procedencia de cada figura, autor, año y publicación, lo hemos realizado muy parcialmente, pero conservamos el autor y año de cada taxón reproducido.

En un libro de esta naturaleza, con un limitado número de usuarios, nos pareció aceptable prescindir de algunas normas en amplio uso por las limitaciones en que lo llevamos adelante, con la seguridad de que futuros textos multidisciplinarios de mejor tenor que este lo harán cumpliendo con todas las reglas vigentes.

José F. Bonaparte

PRÓLOGO

Las primeras e importantes colecciones de tetrápodos continentales triásicas de América del Sur, fueron las realizadas por Friedrich von Huene, Ned Colbert, y Llewellyn Price, en la localidad de Rio Grande do Sul, y las colecciones se depositaron en los museos organizadores, durante la primera mitad del siglo XIX.

Posteriormente, el Profesor Alfred S. Romer realizó expediciones a la región triásica de San Juan, La Rioja y Mendoza. Los materiales logrados, fueron depositados en primera instancia en el Museo de la Universidad de Harvard. Estos valiosos ejemplos de los investigadores citados estimularon fuertemente a algunos paleontólogos argentinos y brasileros, los que paulatinamente siguieron los ejemplos e iniciaron amplias colecciones de tetrápodos triásicos que poseían una amplísima información científica solo apreciada en largos trechos de exploración y estudio.

En este libro tratamos de abordar la temática en amplitud, intentando estudiar los diversos temas específicos en sus probables relaciones y las consecuencias de tales relaciones en un nivel aproximativo básico, reconociendo que se puede hacer mucho más. Se analizan climas variantes dentro de un patrón, tetrápodos varios dependientes de sus cualidades morfo-genéticas y plantas tremendamente variadas respondiendo al unísono con los tetrápodos y demostrando su inigualable variedad.

El mensaje de estas entidades para el paleontólogo de vertebrados es tremendamente positivo y así hemos tratado de interpelarlo en su conjunto, con algunas interpretaciones novedosas pero aparentemente ciertas: que la evolución de los arcosaurios se centró en la locomoción, en tanto que la ídem de los sinápsidos lo hizo en cualidades propias, como el desarrollo de la homeotermia, la lactancia y de diversos aspectos de los sentidos, como visión-olfato, comportamiento de posibles hábitos gregarios en defensa de las comunidades de especies no tanto carnívoras como sólo insectívoras, y preferencia por la persistente pequeña o muy pequeña talla.

Capítulo I

INTRODUCCIÓN

Abstract. Introduction. The numerous discoveries of the Triassic terrestrial biota made in Argentina and Brazil since 1920 has opened new avenues for a better understanding of the evolutionary history in the region. The Triassic (~50 my) appears as an important period for biotic evolution, as it is characterized by the emergence of new large clades of plants and vertebrates and high species richness and diversity. Indeed, most of the living tetrapod clades arose in the Triassic. In this essay we attempt to explain the possible main causes involved in the survival of the Paleozoic flora and fauna after the massive Late Permian extinction. Despite the incompleteness of the fossil record, the present study contributes to improve the knowledge on this topic and stimulates the development of new interpretations.

¿Qué factores ambientales y de otro tipo se conjugaron en el Periodo Triásico para originar una serie de clados muy derivados y exitosos que aún persisten en la actualidad?

Tanto en la Flora como en la Fauna los nuevos clados se diferenciaron abismalmente de los grupos paleozoicos que conservaron con variantes persistentes morfotipos conservadores, como es el caso de los equisetales, cicadales, urodelos y reptiles lacertiformes.

Si bien en este ensayo no responderemos a ese gran interrogante por la falta de conocimiento de los mecanismos internos y externos que condicionan los cambios morfofuncionales de las diferentes especies, indicaremos algunos de los mecanismos que pudieron influir en esos notables cambios. Tampoco sabemos por qué ciertos clados adquieren una gran cantidad de novedades adaptativas y morfológicas, mientras que otros mantienen su bauplan corporal constante o sólo con leves cambios a lo largo del tiempo.

Los variados descubrimientos y estudios sobre la flora y fauna triásicas de Argentina y Brasil

abren interesantes perspectivas de interpretaciones sobre fenómenos y características generales de la cenogénesis operada en esta región de Pangea tras la gran tragedia biológica que afectó al planeta en el Pérmico Superior (Benedetto, 2010). Nuestro Triásico ofrece valiosa información sobre la historia evolutiva de la flora y fauna continentales que sobrevivieron a la gran extinción permotriásica. En ese período de recuperación se definieron, entre los tetrápodos, los clados que aún hoy cuentan con representantes vivientes, incluyendo los anuros, tortugas, cocodrilos, dinosaurios (aves) y mamíferos (Rage y Rocék, 1989; Rougier *et al.* 1995; Benedetto, 2010; Bonaparte *et al.* 2003, 2010; Ezcurrena, 2010). Del mismo modo, las floras triásicas de esta región muestran un aspecto de tipo relativamente moderno, las llamadas floras mesofíticas. Éstas se encuentran compuestas por una diversidad de taxones extintos, pero también por grupos que han subsistido hasta nuestros días, como ser variados helechos, y gimnospermas, como los cicadales, ginkgoales y coniferales (Delevoryas y Hope, 1973; Stanislavsky, 1973; Cornet, 1986;

Axsmith *et al.* 1998; Morel *et al.*, 2003; Hochuli y Feist-Burkhardt, 2004; Clarke *et al.* 2011).

El conocimiento de la biota de nuestro Triásico nos muestra la estrecha relación que existió, y que aún existe, entre la evolución de los vertebrados y la de las plantas, que se manifiesta en diversos episodios de magnitud biológica-evolutiva comparable, como por ejemplo, la aparición de la Flora de *Dicroidium* y el surgimiento de los arcosauriformes y cinodontes Ictidosauria premamalianos, o la extinción de esa Flora en el Triásico Tardío al mismo tiempo que la extinción de la mayor parte de las familias de arcosaurios y terápsidos que se habían diversificado tras la gran extinción del Pérmico Tardío.

Por otro lado pero en estrecha relación, el registro estratigráfico y bioestratigráfico, especialmente de Argentina (Frenguelli, 1946; García Castellanos, 1979; Caminos, 1999; Morel *et al.*, 2001) y de Brasil (Cordani, 1984; Price, 1946; Lavina, 1985; Paula Couto, 1979; Formoso, 1972; Frantz,

1985; Leinz, *et al.*, 1945) muestra con notable elocuencia las adversas condiciones climático-ambientales que se prolongaron por largo tiempo en Gondwana tras las erupciones volcánicas del Pérmico Superior que contaminaron profundamente la atmósfera terrestre (Benedetto, 2010). Por esa abundante y variada información disponible (Bonaparte, 1997; Bonaparte *et al.*, 2010; Zavattieri, 2010; Artabe y Morel, 2010), hemos creído oportuno tratar de interpretar la significativa relación Flora-Fauna, lo cual parece demostrarnos que han existido y existen estrechas relaciones entre la historia evolutiva de los diversos componentes de la Biota, no sólo entre los componentes paleobotánicos y paleovertebradológicos.

También intentamos reconocer distintas etapas de adaptaciones biofuncionales en ambos grupos, pensando que situaciones desconocidas de estrés o de abundancia habrían favorecido esos cambios, conjuntamente con factores genéticos también poco conocidos.

Materiales y métodos

Materials and methods. Abstract: The authors of this essay have personal experience in handling and research of the fossil material from the Triassic of Argentina and Brazil. Plants and vertebrates from collections of Buenos Aires, La Plata and Tucumán Museums of Argentina and from universities and museums of Porto Alegre, Brazil were used. Traditional comparative research was made on the components of each faunal assemblage or geological subperiod. General evolutionary concepts followed the traditional concepts of Darwin and Simpson, than new partial interpretations by Gauthier, Rowe, Mckenna, Luo, etc.

En este ensayo sobre las vinculaciones entre la evolución de la Flora, Fauna y Paleoambientes triásicos de Argentina y Brasil, se han usado dos procedimientos: uno con la flora basado estrictamente en la información que nos han legado colegas paleobotánicos (Artabe, Morel, Zamuner, Zavattieri, Archangelsky, Herbst y especialmente el geopaleontólogo Spalletti), en gran parte resumida en un sólido Tratado sobre nuestro Triásico (Artabe *et al.*, 2001). En cuanto a los tetrápodos triásicos y sus localidades fosilíferas en los dos países, hemos tenido la suerte de manejarlos, conocerlos y estudiarlos en gran parte de los casos. El más que valioso ítem de los paleoambientes, una especialidad muy reciente para nuestro Triásico, quedó en manos del más experimentado paleoambientalista de los países tratados (Luis A. Spalletti). El valioso tratado de Paleontología de Rio Grande do Sul (editores

Holz y De Ros, 2000), ha sido de invaluable y continúa consulta. El numeroso material de tetrápodos triásicos de Argentina y Brasil posee amplia información de anatomía evolutiva, de paleocomunidades, y paleogeografía, entre otras de las que aún estamos en una etapa inicial de conocimientos.

La limitación de estudiar sólo material de Argentina y Brasil obedece a nuestra experiencia sobre las evidencias de estos dos países, los cuales representan muy bien a América del Sur.

Asimismo, reconocemos la integración física y estrechas relaciones con el Triásico continental de África, India, Australia y Antártida que definen al supercontinente de Gondwana.

En el presente trabajo somos conscientes que el registro de floras y faunas del pasado es esencialmente parcial. Esta evidente parcialidad en un ensayo interpretativo como el presente puede con-

ducir a conclusiones poco fundamentadas. No obstante el intento puede abrir puertas para mejorar lo presentado o inducir a planteos diferentes. Una desventaja es la falta, especialmente en el caso de los vertebrados fósiles, de una mayor definición estratigráfica de los acontecimientos reseñados, los cuales corresponden a biocrones tan extensos que permiten una aproximación interpretativa básica, generalmente exenta de detalles anatómicos y biocronológicos que permitirían alcanzar interpretaciones más ajustadas.

Asimismo, debemos recordar que la aparición de diversos nuevos linajes o clados en un determinado nivel estratigráfico representa, generalmente, el momento de cierto éxito distribucional, y no el momento de origen del grupo. Esto último puede ser bastante anterior, tal vez uno o varios millones de años, o simplemente puede ser el resultado de procesos migratorios ocurridos en el supercontinente de Pangea.

De hecho, el fenómeno de la dispersión de la flora y fauna, que debe haber jugado un importan-

te rol en la historia de su composición, suele ser difícil de percibir cuando se trata de migraciones que involucran a pocos taxones, sean emigrantes o inmigrantes, y más fácilmente cuando se trata de asociaciones mayores que se han desplazado por cambios climáticos reconocidos o por acontecimientos paleogeográficos de magnitud.

Del mismo modo, las limitaciones informativas del registro fósil surgen de los escasos paleoambientes reconocidos en muchos niveles del Triásico en América del Sur, generalmente correspondientes a localidades fosilíferas de las llamadas “tierras bajas”, en tanto que aquellas de las “tierras altas” y relieves positivos son prácticamente desconocidos en cuanto a los restos paleoflorísticos o paleofaunísticos se refiere (véase Bakker, 1977). Asimismo, otra limitación de importancia, también correlacionada con la parcialidad en el registro fósil, es el casi total desconocimiento de la microfauna que seguramente habitaba las distintas comunidades boscosas de la Flora de *Dicroidium*.



Lámina 1. *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig 1963, un símbolo de la iniciación de las exploraciones y estudios paleontológicos del Triásico de Argentina.

Capítulo II

EL PATRÓN GEOCRONOLÓGICO ADOPTADO

Abstract. Biochronology of the Triassic basins. The relative age of the Triassic basins of Argentina and Brazil determined by Bodenbender in 1895 was subject to changes as new geological and paleontological evidence became available. The biochronology of the Early Triassic is uncertain. The faunal assemblage of the Middle Triassic is similar to that from the *Cynognathus* Zone of South Africa, and a very rich fossil record dating from the Ladinian Stage is distinguished, suggesting that these time intervals had favorable conditions for the existence of life. A climatic fluctuation occurring during the Late Triassic led to three main turnovers in tetrapod composition and a progressive change in the flora, which ranged from Triassic crustosperms to Jurassic conifers. The Triassic shows biostratigraphic and paleontological hiatuses, with the largest one probably taking place between Early Anisian and Latest Ladinian. Another large-scale hiatus spans from Early Carnian (Ischigualastian) to Early Norian (Caturrita Formation). In Brazil, the Late Norian has not been recorded and this gap may represent an additional significant hiatus.

Basados en diversos estudios de las cuencas triásicas de Argentina y especialmente en su variado contenido paleoflorístico, Spalletti *et al.* (1999) propusieron reconocer tres pisos florísticos que abarcan la totalidad del Triásico de nuestro Gondwana. Son ellos: el Barrealiano que se extiende desde el Induano en la base del Triásico Temprano hasta el Triásico Medio temprano (incluido); el Cortaderitano incluye desde el Triásico Medio temprano hasta Triásico Tardío temprano, y finalmente el Florianiano, que abarca el Triásico Tardío tardío (ver lámina 2). Por su parte el estudio de la sucesión evolutiva de los variados tetrápodos de Argentina y sur de Brasil, ha permitido reconocer 5 pisos faunísticos: Quebradense (ex Puestoviejense Inferior; Bonaparte; 1973) limitado al Induano; Formación Río Mendoza referida al Olenekiano; el Puestoviejense referido a la base del Triásico Medio; el Chañareño, sección cuspidal del Triá-

sico Medio; el Ischigualastense correspondiente al sector basal del Triásico Superior; y el Coloradense correspondiendo mayormente al Noriano. Los límites de estas edades/reptil son imprecisos pues están basadas principalmente en niveles fosilíferos de limitada extensión temporal. En el caso del Coloradense se ha reconocido una etapa inferior con una asociación de reptiles muy distinta a la del Sector Superior de la Formación Los Colorados, distinguiendo así un Coloradense Inferior y Coloradense Superior.

Es importante señalar que tanto las interpretaciones biocronológicas basadas en evidencias paleobotánicas como de paleovertebrados tienen amplios y valiosos antecedentes en estudios previos de correlación estratigráfica, tectónica de las cuencas y diversos estudios específicos previos de paleobotánica y paleovertebrados, además de la información provista por diversas dataciones radimétricas. Bo-

denbender, Archangelsky, Bonetti, Borrello, Cabrera, Frenguelli, Groeber, von Huene, Petriella, Polanski, Casamiquela, Rolleri, Romer, Rusconi, Stipanovic, Valencio, Volkheimer, Yrigoyen, Zamuner y otros legaron mucha información.

El patrón que hemos adoptado para este trabajo se basa en gran medida en los resultados obtenidos por los notables estudios en el “Sistema Triásico en la Argentina” (Morel *et al.*, 2001), y publicaciones subsiguientes, realizadas por el equipo de paleobotánicos y bioestratígrafos de la Universidad y del Museo de La Plata.

En cuanto a las interpretaciones biocronológicas del sur de Brasil, hemos tomado los comentarios y estudios realizados por el grupo de geopaleontólogos, integrantes o relacionados al Departamento de Paleontología y Estratigrafía del Instituto de Geología de la Universidad Federal de Rio Grande do Sul, liderados por el Dr. C. L. Schultz.

Otros investigadores de plantas, vertebrados y tectónica han contribuido con sus interpretaciones y dataciones radiométricas (Rogers *et al.*, 1993; Spalletti *et al.*, 2008; Barredo *et al.*, 2012), a fundamentar mejor la antigüedad relativa de numerosas unidades estratigráficas y su variado contenido fosilífero. Si bien el patrón geocronológico está íntimamente ligado a las interpretaciones biocronológicas de Europa, reconocemos que mientras la secuencia europea está basada en una sucesión de organismos marinos, el Triásico de Argentina y Brasil es de estricto origen continental, con floras y faunas continentales. Tan importante diferencia se atenúa marcadamente por la creciente y a veces contradictoria información radiométrica (Ezcurra, 2010).

En este último aspecto, dataciones absolutas recientes han arribado a conclusiones que contradicen la evidencia brindada por fuentes paleontológicas y geológicas tradicionales, por lo que merecen ser revisadas.

Ottone *et al.* (2014), sobre la base de dataciones de circones U-Pb han propuesto que la Formación Río Seco de la Quebrada (=Formación Puesto Viejo), tradicionalmente adscripta al Triásico Medio (Anisiano) sea transferida al Triásico Superior (Carniano temprano). Sin embargo, vale la pena remarcar que dicha datación fue realizada a más de 4 kilómetros de distancia de las localidades que han brindado los restos de vertebrados descriptos en varios trabajos por Bonaparte (1966, 1967, 1969, 1981). Esto, sumado a que la zona se encuentra fuertemente afectada por diversos plegamientos y otros efectos geológicos, hace que la contemporaneidad de la datación con respecto a los yacimientos de vertebrados y plantas fósiles resulte dudosa. En esta línea de pensamiento, Caturel *et al.* (2016), en la descripción de los restos vegetales procedentes de la Formación Quebrada de los Fósiles, indican, indudablemente, que esta unidad se ha depositado previamente a la Edad Ladiniana sugerida por Ottone *et al.* (2014), lo cual se encontraría sustentado por las afinidades pérmicas y anisianas de su contenido paleoflorístico. En la presente contribución preferimos continuar con el esquema tradicional que considera a las Formaciones Quebrada de los Fósiles y Río Seco de la Quebrada como de edades induana y anisiana, respectivamente. Más recientemente, sobre la base de estudios de circones U-Pb, Marsicano *et al.* (2015) han datado la Formación “Chañares” como del Triásico Tardío, más específicamente como Carniano temprano. A pesar de este interesante resultado, creemos que es necesaria una mayor cantidad de datos que avalen los resultados novedosos obtenidos por Marsicano y colaboradores. En la presente contribución preferimos seguir el criterio más conservador de considerar a la Formación Chañares como de edad ladiniana (Triásico Medio) de acuerdo a los estudios geológicos y paleontológicos tradicionales.

Edades Paleoflorísticas			Edades Paleotetrápodos		
Tr. Sup.	NOR.	FLORA DE DICROIDIUM	FLORIANO	COLORADENSE SUP.	Tr. Sup.
	CAR.			COLORADENSE INF.	
Tr. Med.	LADI.		CORTADERITIANO	CHAÑARENSE	Tr. Med.
	ANISIAN.			PUESTOVIEJENSE	
Tr. Inf.	OLENEK.	FLORA DE PLEUROMEIA	BARREALIANO	QUEBRADENSE	Tr. Inf.
	INDUAN.				

Lámina 2. Edades paleoflorísticas triásicas basadas en Artabe *et al.* (2001).
Edades paleotetrápodos triásicos basadas en trabajos de Reig, Romer, Bonaparte, etc.

Capítulo III

PLANTAS Y TETRÁPODOS EN LA TRANSICIÓN PERMO-TRIÁSICA

Abstract. Plants and tetrapods during the Permian-Triassic transition. The mass extinction in the Late Permian is a major event in the history of life that should be borne in mind by most students of evolution. The volcanic stage observed in Siberia also occurred in South America, as revealed by the presence of the magmatic Choiyoi Group in western Argentina. The Siberian volcanism severally affected the assemblages of plants and tetrapods flourishing in the Late Permian. However, the fact that the tetrapods from the Late Permian showed a significant diversity during the Early Triassic suggests that the impact was less widespread than previously thought, with large regions showing contamination-free atmosphere. This was probably due to the regional influence of topography, climate, and other abiotic factors, which created oases of life. Such oases may have provided the setting for the emergence of new species adapted to harsh and stressful environmental conditions. Indeed, the large number of Late Permian survivors suggests that new adaptive types of tetrapods and plants developed after the major extinction events. For example, the *Dicroidium* flora may have resulted from the long-term stress suffered by the plant communities during late stages of the Siberian volcanism.

La gran extinción de la Biota de nuestro planeta, en el límite Permo-Triásico, ha sido y es uno de los capítulos paleobiológicos más visitados por los estudiantes de la evolución biológica. Aquí trataremos de comprender algunos ítems de ese enorme fenómeno paleobiológico que ocurrió hace unos 250 m.a. a partir de un ciclo volcánico inusualmente intenso ocurrido en la región siberiana, y que afectó la totalidad del planeta.

Estudios en el Grupo Choiyoi (Polanski, 1958), han demostrado la enorme magnitud geográfica y volumétrica de la Provincia Ígnea del límite Permo-Triásico, en el Oeste de Argentina, que habría contribuido al envenenamiento de la atmósfera terrestre (Spalletti y Limarino, 2017).

Benedetto (2010) en su libro sobre el Continente de Gondwana señala que: “En síntesis, el exceso de CO₂ explica la extinción selectiva de los organismos marinos y también de las plantas y animales en los continentes debido al calentamiento global por un efecto invernadero inusualmente intenso. En ese sentido, el papel jugado por el anhídrido carbónico en esta extinción parece haber sido más importante que el de otros factores...”.

Las plantas y los tetrápodos que tratamos aquí representan sólo una parte de la Biota marina y continental afectada por la extinción del límite Permo-Triásico, pero da lugar a interpretaciones y argumentos complejos, no tanto por la extinción en si misma sino por los fenómenos de surgimiento de una Flora y

Fauna decididamente distinta y más derivada que las afectadas por la extinción. Esta situación da lugar y estimula diversas interpretaciones sobre las motivaciones del gran cambio evolutivo de la Flora y Fauna Permo-Triásica. Recientemente se ha sugerido que los ecosistemas terrestres fueron menos afectados por la extinción masiva que los ecosistemas marinos (Gastaldo, 2019).

En relación a la vegetación pérmica, compuesta por la Flora de *Glossopteris*, se caracterizó por la dominancia de Lycophyta, Sphenophyta, helechos, pteridospermas (estos con *Glossopteris* y *Gangamopteris*) y Cordaitales, entre otros. En este escenario de plantas previo a la extinción, probablemente *Glossopteris* ha sido y es el taxón más significativo por sus caracteres morfoanatómicos, que incluso han generado la hipótesis de posibles relaciones con las angiospermas (Mehrlle, 1971). En Sudamérica, el Pérmico Superior no cuenta aún con un conocimiento satisfactorio, en lo que a la flora y fauna se refiere. Al igual de lo que ocurre en todo Gondwana, las floras del Pérmico en Argentina se encuentran principalmente dominadas por componentes de la denominada “Flora de *Glossopteris*”, especialmente por el género *Glossopteris* (Archangel'sky, 1987, 1996). Un importante proceso de aridificación habría afectado a esta parte del continente hacia el límite Pérmico Temprano-Tardío, lo cual se vería reflejado en la escasez de microfloras, en donde se observa una notable disminución en cantidad y diversidad de esporas y algas (Césari y Gutiérrez, 2001).

En el límite Pérmico-Triásico se produce un importante cambio a nivel mundial entre el pasaje de las floras paleofíticas del Paleozoico y las mesofíticas del Mesozoico. Este cambio abrupto en las regiones extratropicales del Gondwana se revela mediante el reemplazo de las Flora de *Glossopteris* por la Flora de *Dicroidium* (Retallack, 1995; 1997; Retallack *et al.*, 1996, 1998; Anderson *et al.* 2007). Dicho pasaje se ve reflejado en la extinción de la mayor parte de las licofitas y esfenofitas arbo-

rescentes, cordaitales, glossopteridales, mientras que las corystospermales, osmundales, peltaspermales y cycadales adquieren una inusual importancia en las composiciones florísticas (Helby *et al.*, 1987; Artabe *et al.*, 2003; Benedetto, 2010). Algunos taxones presentes en la Flora de *Glossopteris* sobrevivieron a la extinción masiva y son frecuentes en la Flora de *Dicroidium* como las Apocalamitaceae y Phyllotheceaceae (Equisetales), Asterothecaaceae (Marattiales, helechos) y las Ginkgoales. Otros grupos presentes en el Pérmico de otras regiones migraron durante el Triásico y arribaron a Gondwana (*e.g.*, Osmundales, Peltaspermales, Cycadales, Gnetales, Voltziaceae) (Artabe *et al.*, 2003).

Para poco tiempo después de la catastrófica erupción volcánica de Siberia de unos 252 m.a. (Benedetto, 2010), se ha registrado en Mendoza, en la Formación Quebrada de los Fósiles (Stipanovic *et al.* 2001), la presencia de plantas y tetrápodos que sugieren el inicio del proceso local de recuperación de la Flora y Fauna. La llamada “Flora de *Pleuromeia*” (Morel y Artabe, 1994), se ha considerado como parte del desarrollo inicial de la Flora de *Dicroidium* que caracterizó la totalidad del Triásico de Gondwana. Esta flora se compone casi exclusivamente de licópsidas del género *Pleuromeia* que se encontraban asociadas a hábitats palustres y fluviales que habrían servido como refugio en un ambiente general de profundo vulcanismo (Stipanovic, 1969; Polanski, 1970; Spalletti y Limarino, 2017). Estas licofitas eran plantas herbáceas, de 1-2 metros de altura, con un tallo principal sin ramificar, de hasta 10 centímetros de diámetro. Paleofloras dominadas por *Pleuromeia* se conocen de varias localidades en Europa, Asia y Australia, lo que confirma su condición de cosmopolitas (Coturel *et al.*, 2016).

Aparentemente, la dominancia en la mayoría de los ambientes y la distribución prácticamente cosmopolita de los pleuromeiales en el Triásico Temprano se encontraría relacionada a la capacidad de estos vegetales de tolerar condiciones de alto estrés ambiental, siendo

vegetales pioneros a la hora de colonizar ambientes oligotróficos (Retallack, 1997). Es así, que su amplia distribución es usualmente relacionada con la recuperación florística luego de la gran extinción permo-triásica. Se trata de linajes conocidos como “Grupos Catástrofe” (Ezcurra y Butler, 2018), que han tenido una corta extensión temporal pero una amplia distribución geográfica comparable al concepto de taxones colonizadores en cualquier sucesión ecológica.

Junto a *Pleuromeia* se han registrado algunas especies sobrevivientes de la Flora de *Glossopteris*, especialmente del grupo de las esfenofitas (Coturel *et al.*, 2016).

Aunque se ha puesto en duda, todo indicaría que en el Pérmico Tardío ya estaban presentes las pteridospermas de la familia *Corystospermaceae* (también conocida como *Umkomasiaceae*), quienes sobreviven el límite Permico-Triásico y luego se convertirán en las plantas dominantes de las floras triásicas gondwánicas (Blumenkemper *et al.*, 2018). Se ha sugerido que el éxito de este grupo se debe a que eran plantas mesoxemórficas con adaptaciones a climas marcadamente estacionales, como los que caracterizaron al período Triásico (Petriella, 1985).

En relación a los tetrápodos de la transición permo-triásica, tenemos un panorama básicamente similar al de la Flora, con abundantes taxones antes de la gran erupción volcánica de Siberia que sobrevivieron, y una etapa posterior de surgimiento de tipos adaptativos más derivados, algunos notablemente novedosos. Benton *et al.* (2004) indican que luego de la extinción, varios nichos ecológicos (*e.g.*, comedores de peces, pequeños insectívoros) permanecieron vacantes durante varios millones de años.

Los tetrápodos pre-extinción conocidos de Gondwana provienen mayormente de África. Allá se ha reconocido la Biozona de *Cistecephalus*, caracterizada por laberintodontes, anomodontos, variado sinápsidos como *Procynosuquios*, *escaloposaurios*, *gorgonopsios*, *pareiasaurios*, etc. Esta biozona previa a la

gran erupción volcánica y a la Biozona de *Lystrosaurus* del Triásico Basal, poseía una diversa asociación de tetrápodos, que como en el caso de los anomodontes habría estado representada por unas 150 especies (Keyser, 1971). También otros sinápsidos, muy bien representados por taxones primitivos que habrían sufrido una extinción parcial por cuanto algunos de ellos, como *Procynosuchus* y *Galesaurus*, habrían sido probables ancestros que dieron lugar a los variados cinodontes del Triásico. Esta continuidad evolutiva parece haber ocurrido también entre los arcosauromorfos, por cuanto el género *Archosaurus* del Pérmico Superior de Rusia cumpliría esa condición (Carroll, 1988). En este sentido, es especialmente notable el ejemplar tipo de *Teyujagua paradoxa* del Triásico Temprano de Brasil, Pinheiro *et al.* (2016) así como formas problemáticas del Pérmico tardío de Europa y África (Ezcurra *et al.*, 2014).

Hasta aquí hemos reseñado, muy brevemente detalles generales de la Flora y Fauna muy cercanas, temporalmente a la gran crisis volcánica, y que a partir de allí sufrieron un desarrollo notable, dando lugar a capítulos evolutivos novedosos con notables innovaciones en la anatomía de plantas y animales. Una explicación parcial de ese fenómeno la encontramos en algunos grupos supervivientes, como por ejemplo en las *Corystospermales* (ver Capítulo 9: “Evolución Morfo-funcional en las Plantas”), o las *Glossopteridales*, que podrían haber sobrevivido durante la primera etapa del período Triásico en Antártida (Collinson *et al.*, 2006). En el caso de las *Glossopteridales*, ellas poseían caracteres derivados en la venación foliar y en sus estructuras reproductivas, que han permitido hipotetizar que se trataría de un grupo relacionado a las angiospermas. También se las han vinculado con ciertas pteridospermas mesozoicas como las *Caytoniales*, por lo que es probable que en vez de constituir un linaje totalmente extinto, hayan dado origen, por medio de las *Caytoniales*, al grupo vegetal más exitoso del Cenozoico.

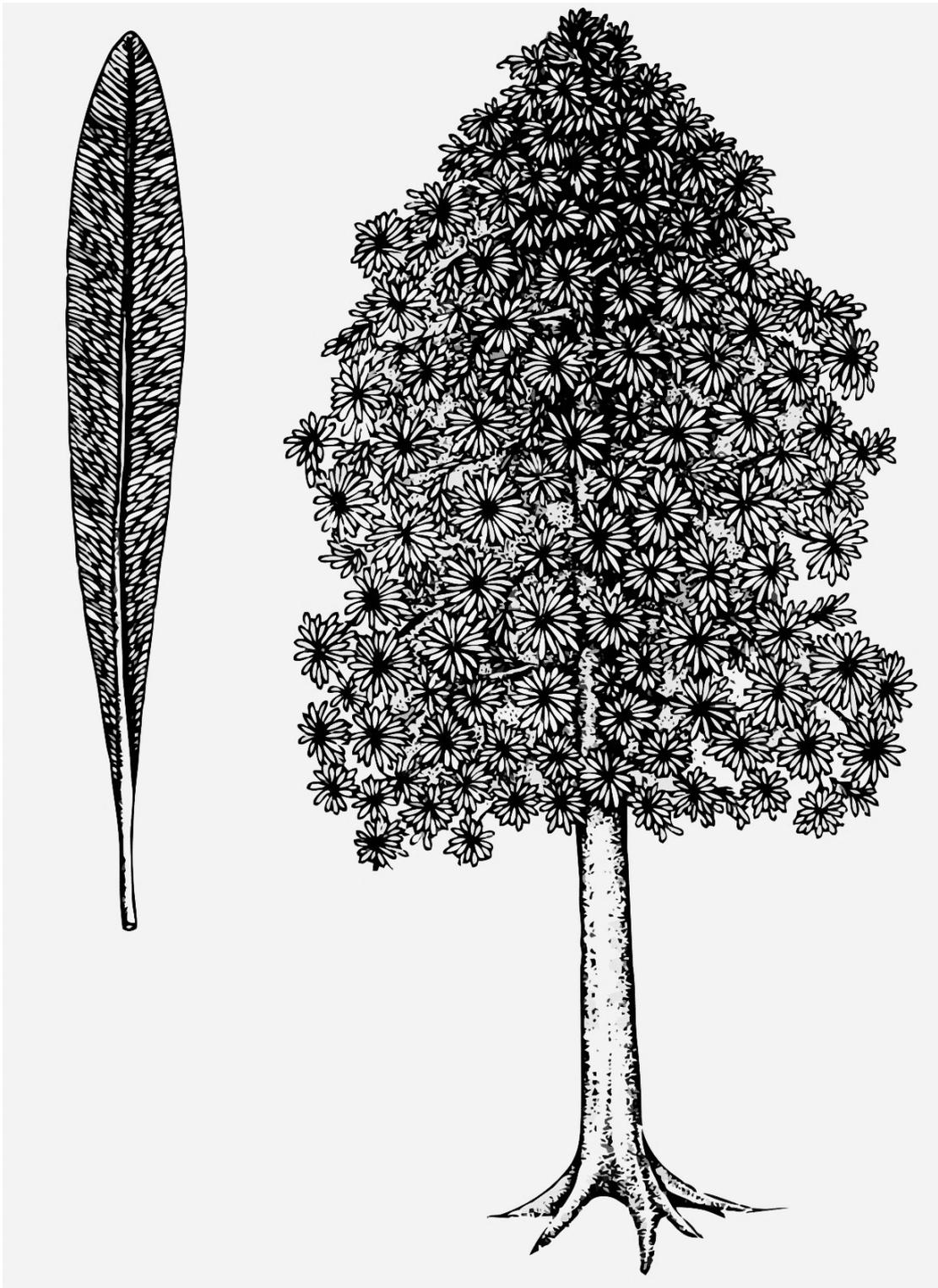


Lámina 3. Glossopteridales: izquierda, hoja del género *Glossopteris* Brongniart 1828 ex Brongniart 1831; derecha, reconstrucción tentativa de la planta. La Flora de *Glossopteris* fue dominante en Gondwana durante el Pérmico. Modificado de Stewart y Rothwell (1993).

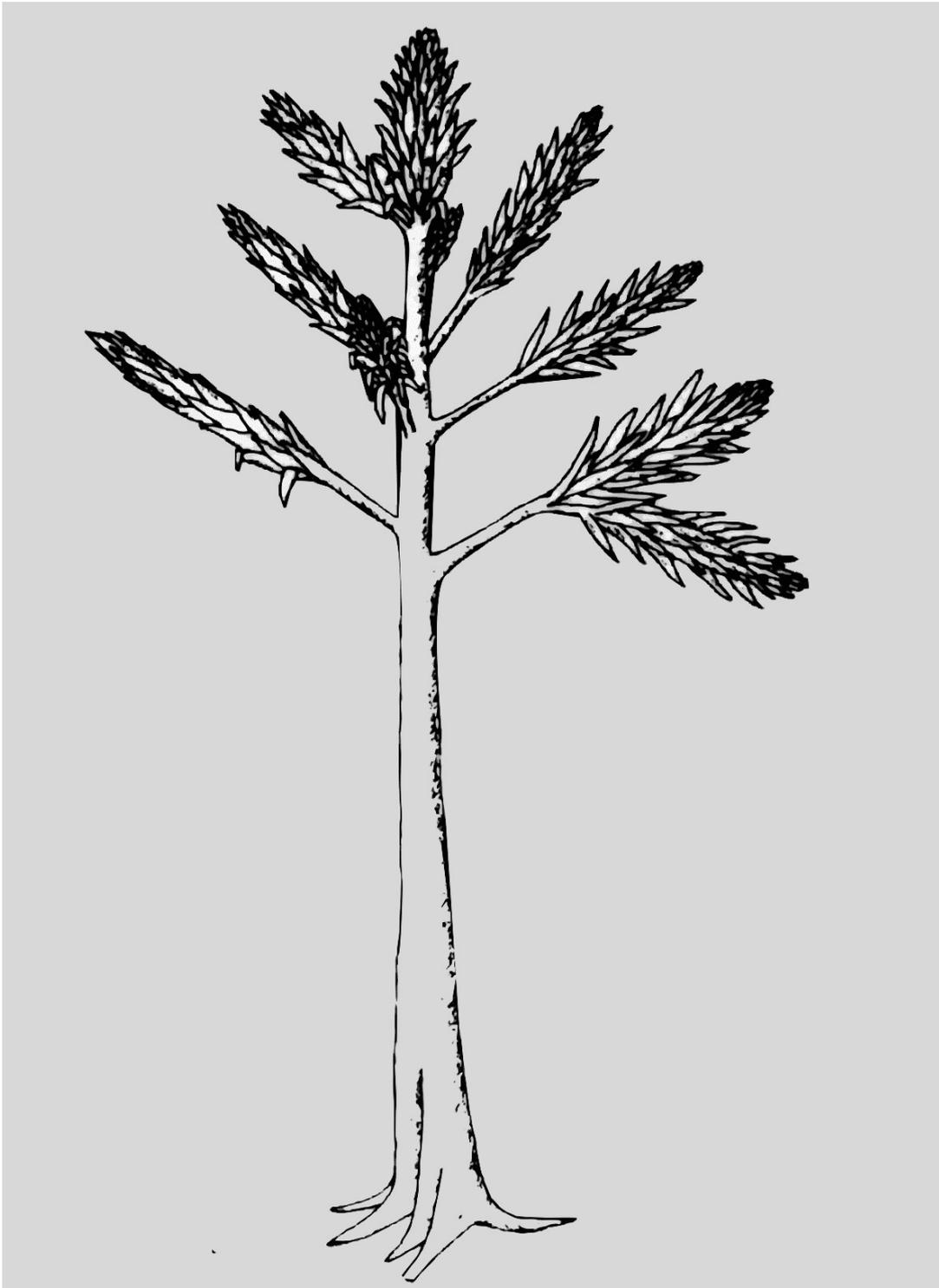


Lámina 4. Cordaitales: una de las reconstrucciones propuestas para *Cordaites* Unger 1850. Las cordaitales conformaron un grupo cosmopolita, muy importante durante el Carbonífero Tardío, pero también presente en el Pérmico en la Flora de *Glossopteris*. Modificado de Thomas y Spicer (1987).

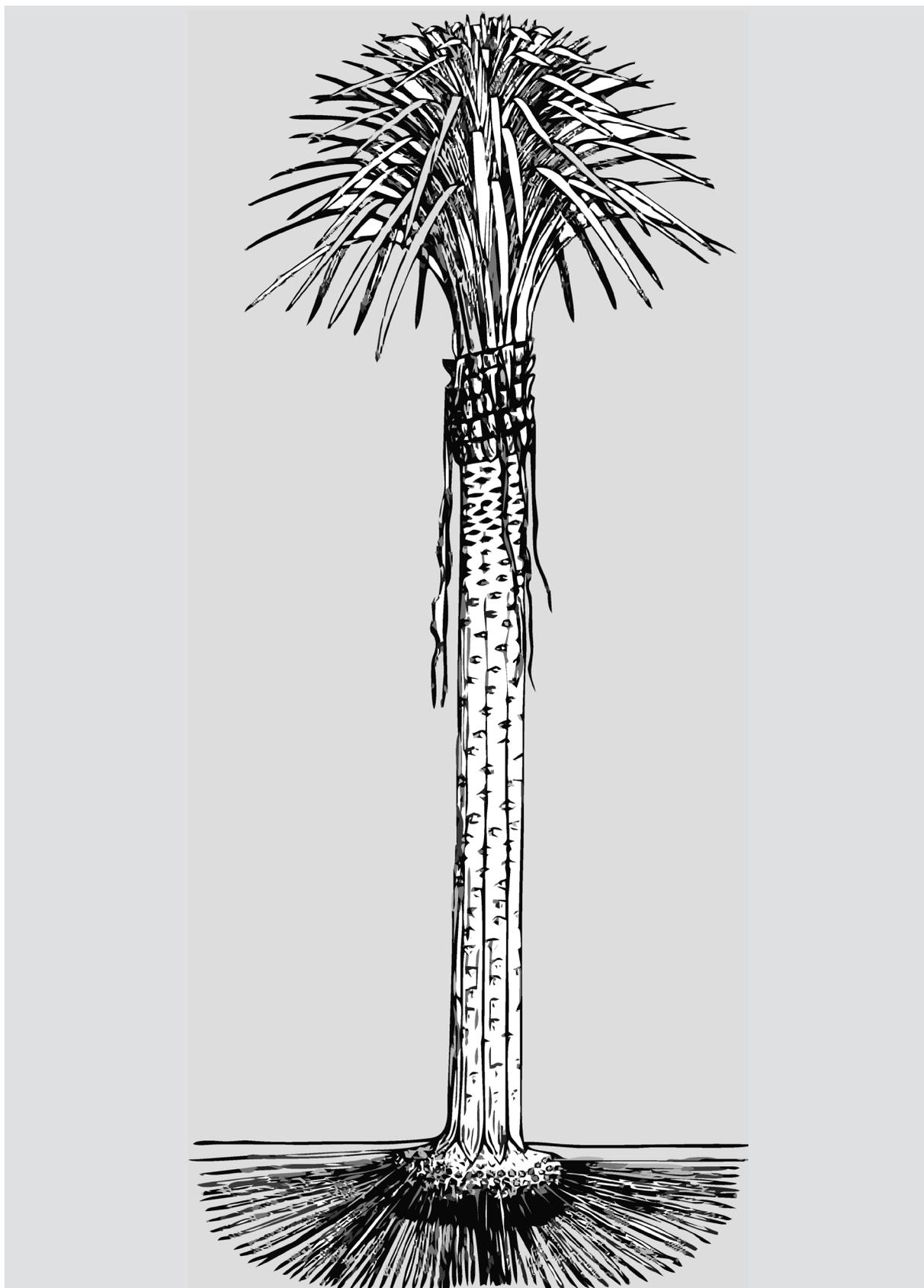


Lámina 5. Pleuromeiales: reconstrucción de *Pleuromeia longicaulis* (Bourges) Retallack 1975. Las Pleuromeiales componen la Flora de *Pleuromeia* que caracteriza el Triásico Temprano. Modificado de Retallack (1997).

Los tetrápodos de la transición permo-triásica

Se ilustran sólo unas pocas especies de las muchas que lograron superar la difícil etapa transicional permo-triásica, que habría producido grandes bajas en las asociaciones de tetrápodos durante esa extinción frecuentemente citada.

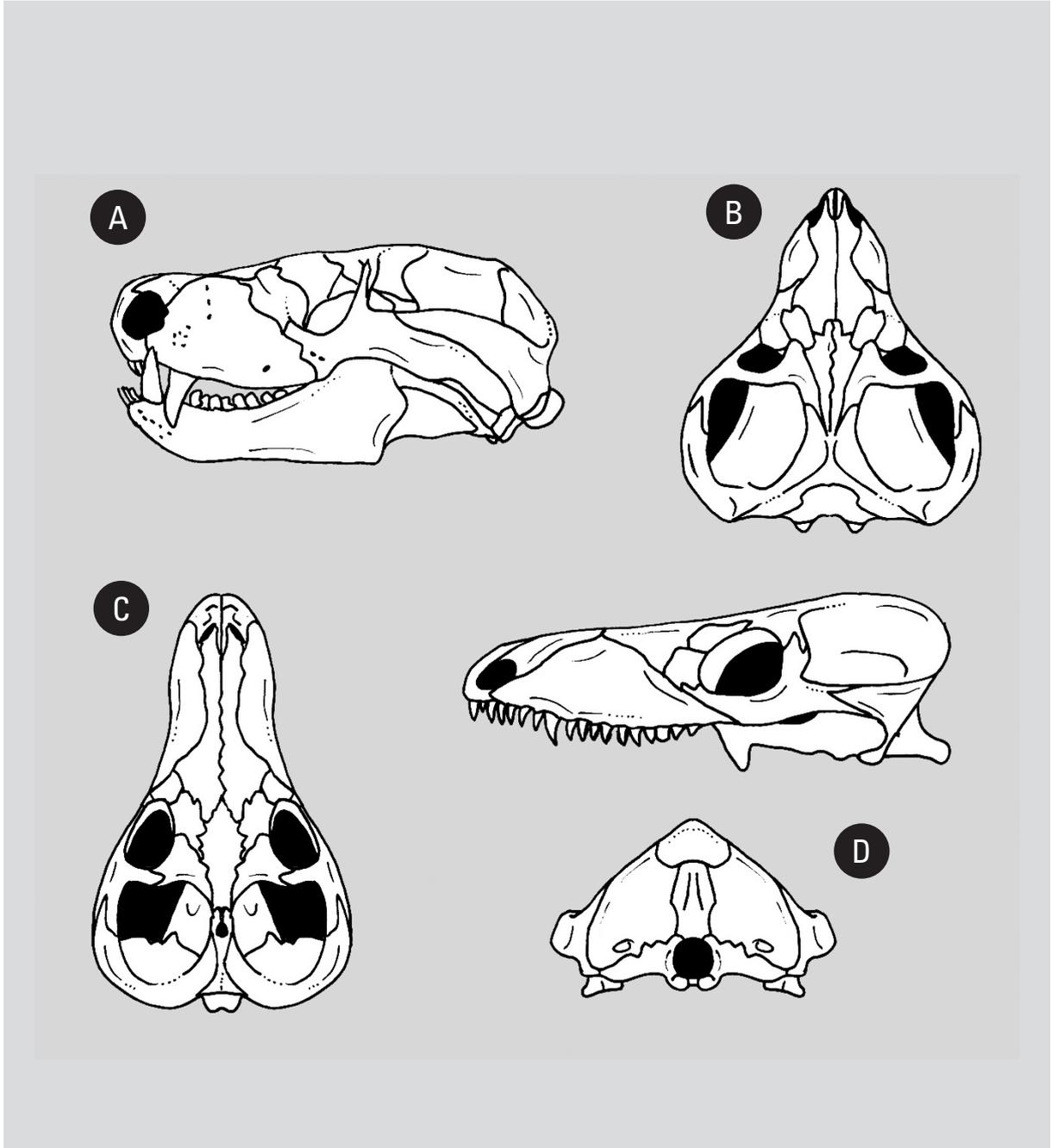


Lámina 6. *Progalesaurus lootsnergensis*, Sidor and Smith, 2004; A y B, vista lateral y dorsal de cráneo y mandíbula del primitivo cinodonte carnívoro, procedente del Triásico de África del Sur. *Procynosuchus delaharpeae*, Broom, 1937; C y D, cráneo en vista dorsal, lateral y occipital del primitivo therocephalia carnívoro ancestral del Pérmico Tardío de África Oriental. Estas especies del Pérmico Tardío podrían ser ancestrales a los cinodontes del Triásico.

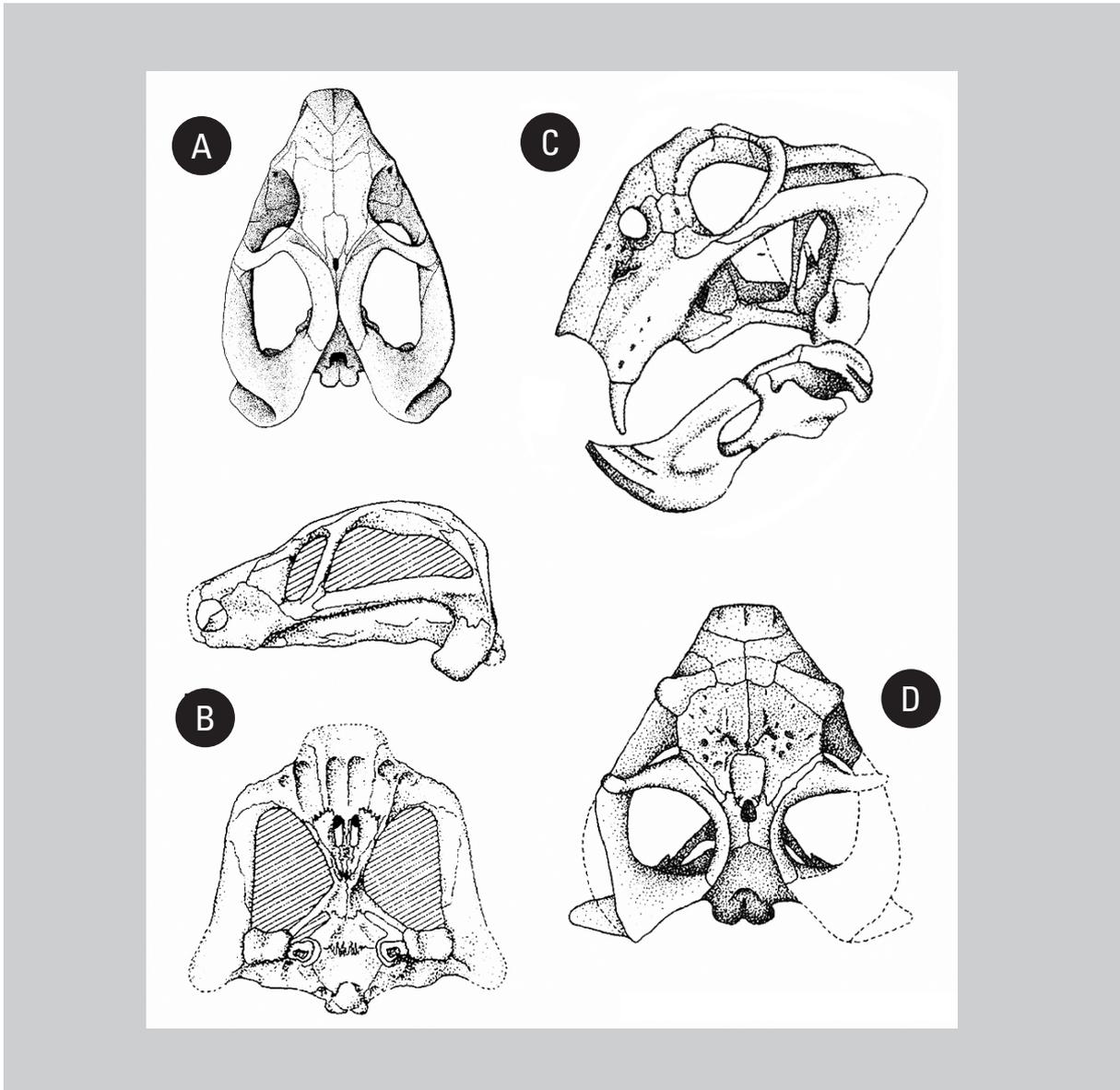


Lámina 7. A, *Dicynodon* sp. (Owen, 1845), cráneo en vista dorsal, dicinodonte de la transición permo-triásica; B, *Cistecephalus* sp. (Owen, 1876), cráneo en vistas lateral y palatina. Este género dio el nombre a una importante biozona del Permo-Triásico de África del Sur; C y D, *Lystrosaurus* sp. (Cope, 1870), cráneo en vistas lateral y dorsal del famoso dicinodonte acuático, del Triásico Temprano de varios continentes, excepto, por ahora, América del Sur.

Capítulo IV

COMENTARIOS SOBRE PALEOAMBIENTES DE LA ARGENTINA Y BRASIL

Abstract. Paleoenvironments. The large number of studies conducted in recent years on the biostratigraphy of the continental Triassic of Gondwana has greatly contributed to the knowledge and understanding of the complex sequence of climate change throughout the Triassic Period. Such information allows the interpretation of the particular and distinctive features of the continental Biota from Gondwana. The continental Triassic shows remarkable sedimentological similarities between Argentina and Brazil, suggesting that most of the period was characterized by a monsonic climate, with long-lasting arid periods. As a result, the biota was basically similar, in particular plants and tetrapods. However, there were some differences in the structural pattern of the basins, thickness of sediments and geographical extension between the Argentine and Brazilian outcrops. The Argentine basins, most of which were located on the western coast of Gondwana, exhibit a larger proportion of volcanic sediments than does the cratonic area of southern Brazil, where the Triassic basin was located. Paleobotanical remains are more frequently found in the Argentine basins, possibly because the sedimentary column is thicker in Argentina, thus preventing the destructive action of oxygen. Tetrapod remains appear to be similarly preserved and even more frequent in the Brazilian Triassic. The near-Pacific coasts in most of the Triassic regions of Argentina show numerous effects of tectonic processes, which were more intense than in southern Brazil. However, these had no clear influence on biodiversity. Paleoenvironmental studies should pay special attention to the components of sediments, as well as to the type of volcanic beds, type of concretions, pluvial effects, and quality of preservation of fossil material. The Triassic continental climate of Gondwana is recognized to have played a key role in the differentiation of continental clades of plants and tetrapods.

Introducción

Por José. F. Bonaparte

Los paleoambientes del Periodo Triásico han sido muy variados a lo largo de sus casi 50 millones de años de duración debido a la variada y especial configuración del supercontinente Pangea.

En nuestro medio, los estudios sobre paleoambientes triásicos no son muy frecuentes, excepto

en los casos vinculados a cuencas petrolíferas, o sea, en atención a fines económicos. En cambio, para el conocimiento de especialidades puramente científicas, la realidad es otra. Un caso de especial significado lo han protagonizado geólogos con vocación paleobotánica como Bruno Petriella (1943-1984) y más recientemente Luis Spalletti (1944), quienes echaron las bases de esta especialidad en nuestro medio y que han generado un

especial cultivo y valoración del tema en nuestro Triásico.

La infinidad de paleoambientes triásicos ha generado amplios conceptos sobre las fluctuaciones del clima durante el Triásico gondwánico y ha permitido generar hipótesis sobre su efecto en la notable evolución de este Período.

Este capítulo es de distinta edición a los restantes de este libro por cuanto fue desarrollado por dos autores por separado, uno de ellos sobre los paleoambientes de las cuencas triásicas de Argentina, y el restante sobre el tema de las cuencas triásicas del Estado de Río Grande do Sul, que es parte de la gran cuenca sedimentaria del Paraná, Brasil.

Paleoambientes del Triásico Continental de la Argentina y Sur de Brasil

Triásico Continental de la Argentina

Por Luis Spalletti

Después de la crisis de finales del Pérmico, motivada por el notable incremento de los fenómenos eruptivos y los consecuentes cambios climáticos; la recomposición de los sistemas de acumulación sedimentaria en el Triásico, así como el desarrollo de las floras mesofíticas, no se produjeron en forma súbita sino que fueron desarrollándose de un modo progresivo.

Los sistemas de acumulación sedimentaria estuvieron controlados por tres factores fundamentales: la tectónica, los fenómenos volcánicos (vulcanismo post-Choioi) y los cambios climáticos.

La mayor parte de las cuencas triásicas de nuestro país, tanto las de larga duración como las de corto desarrollo, se formaron como resultado de una tectónica de carácter extensional (sistemas de rift, y con frecuencia con la geometría de hemigrábenes), en las que se reconocen dos principales estados evolutivos: sinrift y postrift (Spalletti, 1999, 2001). Los sistemas de acumulación fueron singularmente diferentes en estos dos estados. En el primero prevalecieron condiciones de importante subsidencia mecánica, particularmente en los sectores de las cuencas relacionados con el fallamiento activo del sistema de rift, en tanto que en la etapa de postrift el fenómeno de subsidencia tuvo un carácter termal y sus efectos fueron más uniformes y generalizados.

En la etapa de sinrift, los relieves circundantes a las cuencas fueron importantes, en especial en los hombros de los sistemas de fallas, el fenómeno de hundimiento del zócalo fue muy activo y como consecuencia se generaron fuertes gradientes. Ello favoreció el aporte de importantes contribuciones clásticas, el desarrollo de sistemas sedimentarios de alta energía y también fuertes cambios de facies entre los sectores marginales y los depocentrales. En cambio, durante las etapas de postrift las cuencas encontraron equilibrio entre el aporte y el relleno sedimentario, se produjo una singular expansión de la superficie ocupada por las áreas de acumulación (muy comunes relaciones de onlap con respecto a los sectores marginales) y los gradientes estuvieron más atenuados; en dicho marco, los sistemas sedimentarios cambiaron su configuración con el dominio de ambientes fluviales de menor energía, desarrollo de cuerpos lacustres y en algunos casos la aparición de sistemas deltaicos.

En comparación con los eventos del Magmatismo Choioi (Sato *et al.*, 2015) que estuvieron caracterizados por un amplio desarrollo de eventos magmáticos de carácter ácido a intermedio y acaecidos a fines del Pérmico y comienzos del Triásico (Induano), las intrusiones magmáticas así como las rocas lávicas, durante la mayor parte del Triásico, aparecen comparativamente muy atenuadas. Los fenómenos volcánicos son (con todo) importantes, en especial durante algunas de las etapas del relleno sedimentario de las cuencas y los procesos más comunes son los de carácter piroclástico. Si bien,

en algunas de las cuencas se registran depósitos de flujos piroclásticos (*e.g.* depocentros de Los Menucos, Puesto Viejo, Uspallata), lo más importante es el aporte debido a los fenómenos de caída piroclástica. Aun cuando estos eventos no pueden ser considerados como fenómenos generalizados en las cuencas del oeste de Gondwana, fueron importantes por la frecuencia de los procesos explosivos. De este modo, el aporte de cenizas y polvos volcánicos tuvo influencia en el desarrollo de los suelos y también en la generación de sucesiones con registros de tobas y chonitas, tanto en ambientes de planicies vinculadas a los sistemas fluviales como en los sistemas lacustres.

En cuanto al clima en general, debe señalarse que durante el Triásico, en las cuencas del oeste de Gondwana se produjo la desaparición de las condiciones de extrema aridez que caracterizaron a los tiempos en los que se produjo la gran extinción en masa del Pérmico Tardío. La amalgamación continental que llevó a la formación de la Pangea, favoreció un cambio climático hacia condiciones megamonzónicas (Parrish, 1993; Scotese *et al.*, 1999). Se produjo así, la expansión desde el ecuador de las regiones subtropicales, que alcanzaron inclusive a los sectores de altas latitudes y en las que se desarrolló una zona subtropical seca a latitudes bajas a intermedias y húmedas en latitudes intermedias a altas (Artabe *et al.*, 2003). Con todo, a medida que transcurrió el tiempo triásico hubo lapsos en los que prevalecieron los climas semiáridos y otros en los que las condiciones fueron de mayor humedad. Asimismo, en los registros donde se dio la coexistencia de diversas cuencas sedimentarias, se pudieron definir tendencias a cambios del clima en relación con la posición latitudinal, así como de margen e interior continental. Tanto la biota como los sistemas de sedimentación reflejan claramente estas variaciones climáticas.

El Triásico Inferior-Medio (Anisiano-Ladiniano temprano)

Se produce la generación de las principales cuencas del oeste de Gondwana y éstas se caracterizan por la presencia de la fase de sinrift dominada por fenómenos de subsidencia mecánica y por depósitos clásticos de ambiente continental. El registro corresponde a los términos más antiguos del Piso que denomináramos Barrealiano (Spalletti, *et al.*, 1999; Spalletti, 1999).

Los depósitos sedimentarios de la fase de sinrift son en general de textura gruesa: aglomerados y conglomerados con escasa participación de sedimentitas más finas. Las características texturales de los depósitos y la geometría de los cuerpos de roca permiten interpretar a estas facies clásticas proximales como generadas esencialmente por flujos densos (flujos de detritos) por lo que es dable asignarlas a sistemas de abanicos aluviales desarrollados bajo condiciones semiáridas. Son ejemplos de estos registros los depósitos de las formaciones Esquina Colorada, Río Mendoza, Ciénaga Redonda y Cerro Amarillo, y la sección inferior de la Formación Quebrada de los Fósiles (Bossi, 1976; Spalletti 2005; Barredo y Ramos, 2010; Barredo *et al.*, 2012; Monti, 2016). También en estas etapas de desarrollo se han identificado depósitos sedimentarios de sistemas fluviales efímeros e inclusive con facies eólicas que reflejan la presencia de un clima semiárido (*e.g.* Formaciones Tarjados y Cerro Amarillo; López Gamundi *et al.*, 1989; Barredo y Ramos, 2010).

La presencia de todos estos depósitos de ambientes semiáridos parecen haber sido los dominantes en el inicio de la sedimentación correspondiente al Triásico en las cuencas del oeste de Gondwana, se generaron con posterioridad a los grandes eventos volcánicos correspondientes al Magmatismo Choiyoi y muestran un muy lento pero progresivo mejoramiento de las condiciones climáticas en comparación con las etapas de fuerte aridez que caracterizaron a la finalización del Pérmico.

Durante el Barrealiano tardío, se produce el pasaje de sinrift a postrift temprano, aunque en algunas cuencas se registra una importante reactivación de los sistemas de fallas, por lo que se identifican dos fases de sinrift separadas por una fase de postrift (*e.g.* Cuenca Cuyana, Formación Río Mendoza sinrift I, base de la Formación Potrerillos sinrift II; Spalletti *et al.*, 2005). En las cuencas con depósitos del sinrift II las asociaciones correspondientes a abanicos aluviales, muestran una mayor participación de depósitos fluviales (fanglomerados) en comparación con los de flujos de detritos (cenoglomerados). También se manifiesta una lenta pero progresiva mejora en las condiciones climáticas, ya que aparecen sistemas fluviales con desarrollo de redes de canales, tanto de carga traccional (entrelazados gravosos y arenosos) como de carga mixta (Bellosi *et al.*, 2001), estos últimos con buen desarrollo de áreas correspondientes a planicies de inundación y pantanos po-

brememente drenados (Bellosi *et al.*, 2001), y suelos de tipo inceptisol y vertisol (Spalletti *et al.*, 2003). También se cuenta con registros en los que se identifican sucesiones lacustres, algunos de condición efímera (Formación Cerro de Las Cabras) y otros perennes de carácter meromítico (sin mezcla de aguas y fondo anóxico), estos últimos con episodios de progradación deltaica (*e.g.* Barreal, Spalletti, 2001; Formaciones Ischichuca y Los Rastros, Bellosi *et al.*, 2001). Una de las características salientes de los registros sedimentarios durante el Barrealiano más joven y que se extiende hasta las primeras etapas del Cortaderitano, es la intensificación de los fenómenos volcánicos, manifestados por la aparición de depósitos de caída de cenizas y polvos volcánicos (Formaciones Cerro de Las Cabras, Barreal, Potrerillos inferior; Spalletti, 2001; Spalletti *et al.*, 2005) e incluso facies producidas por flujos piroclásticos incandescentes (Formación Quebrada de los Fósiles; Spalletti, 1994; Monti, 2016) y de surge (Formación Paramillos; Brea *et al.*, 2008).

Ladiniano-Carniano

Corresponde al que denomináramos Piso Cortaderitano, en el que las cuencas de rift triásicas alcanzan su mayor desarrollo. Las condiciones climáticas generales fueron subtropicales secas y con régimen estacional. Los sistemas sedimentarios responden a esos rasgos climáticos y también al estado de postrift en las cuencas, con dominio de subsidencia termal y desarrollo de regiones de moderado a bajo gradiente. A ello se suma un notable decaimiento de los procesos volcánicos explosivos. Las unidades geológicas más conspicuas de este lapso fueron las formaciones Ischigualasto (Cuenca Ischigualasto – Villa Unión), Cortaderita y El Alcázar (Cuenca de Barreal – Calingasta), Potrerillos y Cacheuta (Cuenca Cuyana), Mollar y Montaña (Cuenca Cuyana septentrional), Paramillos y Agua de la Zorra (sector occidental de la Cuenca Cuyana), Carrizal (Cuenca de Marayes), y los registros de los depocentros de Los Menucos (formaciones Vera y Nahuel Hual) y El Tranquilo (formaciones Cerro Largo y Laguna Colorada) en la región patagónica (*cf.* Morel *et al.*, 2003). Los principales ambientes sedimentarios fueron fluviales, desde entrelazados de carga gravosa arenosa en las regiones con mayores pendientes y/o descargas, a sistemas de carga mixta, esencialmente de ca-

rácter meandriforme y con amplio desarrollo de sectores de albardón y de cuenca de inundación en las regiones más llanas (áreas de sabanas y llanuras) (Spalletti, 1994, 2001; Bellosi *et al.* 2001; Spalletti *et al.*, 2005; 2012). También alcanzaron muy importante desarrollo los sistemas lacustres, tanto meromíticos como holomíticos (sin mezcla y con mezcla de aguas, respectivamente), así como los cuerpos deltaicos en las áreas de interacción fluvial-lacustre (Bellosi *et al.* 2001; Spalletti, 1994, 2001; Spalletti *et al.*, 2005; Spalletti y Zavattieri, 2009). Las condiciones para la vegetación fueron muy favorables, alcanzándose la máxima diversificación de la Flora de *Dicroidium* (Morel *et al.* 2003; Spalletti *et al.*, 2003), sobre todo en las vecindades de los cursos fluviales y en los márgenes de los cuerpos de agua permanentes, aunque siempre con un discreto aporte de humedad a los suelos (los de tipo andisol, vertisol y mollisol fueron los más comunes; Spalletti *et al.* 2003). La flora de este lapso geológico ha sido caracterizada por Brea *et al.* (2008) como de bosques mixtos siempreverdes de regiones subtropicales estacionales.

Parte alta del Triásico Tardío

Corresponde a las unidades que han permitido definir el Piso Floriano (Spalletti *et al.*, 1999; Morel *et al.*, 2003). En las cuencas de rift de mayor desarrollo regional y temporal se identifican las formaciones Los Colorados (Cuenca de Ischigualasto – Villa Unión), Río Blanco (Cuenca Cuyana), Cepeda (Cuenca de Barreal – Calingasta), Quebrada del Barro (Cuenca de Marayes).

La región adyacente al margen proto-Pacífico de Gondwana, entre 30° y 40° LS, estuvo sujeta a un nuevo proceso de extensión que se inició en el Triásico Tardío y perduró hasta el Jurásico Temprano (Franzese y Spalletti, 2001); como resultado se abrieron una serie de rifts en los que la sedimentación estuvo fuertemente asociada a procesos volcánicos (Mercedario, Atuel, Malargüe, Cara Cura - Reyes, Andacollo, Entre Lomas, Engolfamiento Neuquino, Aluminé, Chachil - Chacaico, Paso Flores). Estos rifts fueron depocentros elongados y angostos con relleno de material volcanoclástico y piroclástico. En las regiones del interior continental el relleno fue enteramente de ambientes continentales (en los depocentros de nuestro país, sólo se registran facies marinas en el rift del Atuel; Riccardi *et al.* 1999,

Lanés, 2005; Spalletti *et al.*, 2005), en tanto que en el oeste (depocentros chilenos de Alta Cordillera, Los Vilos, Cordillera de la Costa, Curepto, Lonquimay) tienen importante participación las sedimentitas de origen marino (cf. Franzese y Spalletti, 2001),

Los sistemas sedimentarios también estuvieron fuertemente influenciados por la circulación atmosférica y el clima resultante, siempre en el marco de condiciones generales megamonzónicas. Hacia el interior continental prevalecieron los climas característicos de regiones subtropicales secas que favorecieron el desarrollo de sucesiones de capas rojas (Bellosi *et al.* 2001, Artabe *et al.*, 2001). Asimismo, la tendencia general a la desecación en estas cuencas del interior continental (Ischigualasto – Villa Unión, Cuyo, Calingasta – Barreal, Marayes) y el incremento del volcanismo explosivo fueron posiblemente los responsables de la declinación de la Flora de *Dicrodium* en el Floriano (cf. Morel *et al.*, 2003, Spalletti *et al.*, 2003). Algunos depocentros se caracterizan por sistemas de abanicos aluviales con dominio de flujos de detritos y fluviales efímeros (*e.g.* Formación Cepeda; Spalletti, 2001) incluso de interacción con facies eólicas (Formación Los Colorados, Milana y Alcober, 1995; Bellosi *et al.*, 2001) y suelos pobremente evolucionados del tipo de inceptisoles y vertisoles (Spalletti *et al.*, 2003). Otros, reflejan controles climáticos algo más atenuados, de carácter templado cálido con desarrollo de una marcada estación seca en los que se identifican sistemas fluviales de carga mixta, lacustres perennes holomícticos asociados con cuerpos deltaicos de tipo Gilbert e importantes registros de planicies loésicas (*e.g.* Formación Río Blanco; Spalletti *et al.*, 1995).

En los sistemas de rift triásicos tardíos a jurásicos tempranos, ubicados entre las latitudes de 30° y 40° S y cercanos al margen occidental de megacontinente de Gondwana, las facies sedimentarias así como el registro paleontológico, muestran un cambio en las condiciones ambientales, definiéndose un clima subtropical húmedo y templado que recibió influencia de la circulación oceánica (Spalletti *et al.*, 2003). Así por ejemplo, en el depocentro de Malargüe, se registran depósitos de abanicos aluviales de región húmeda y sistemas fluviales entrelazados (Formación Chihuido) sucedidos por facies de sistemas lacustres meromícticos, barras de desembocadura y planicies deltaicas con suelos con fuertes evidencias

de iluviación (údicos, ácuicos) hasta interzonales de tipo gley que sugieren condiciones húmedas a subhúmedas (Formación Llantenes) (Spalletti y Morel, 1992; Spalletti, 1997; Artabe *et al.*, 1998). Más al sur, particularmente, en el depocentro de Paso Flores, la sucesión homónima consiste en importantes depósitos gruesos (conglomerados y areniscas) a los que se asocian intervalos ricos en sedimentitas de grano fino. Los ambientes de acumulación varían desde abanicos aluviales desarrollados en condiciones húmedas y de orientación transversal al eje del depocentro a sistemas fluviales entrelazados gravosos y arenosos longitudinales y lagos perennes hacia los que programaron sistemas deltaicos (canales distributarios con carga de lecho y barras de desembocadura) (Spalletti, 1994).

El Triásico continental en Brasil

Por Cesar L. Schultz

Como ocurre en Argentina, la sedimentación continental del Triásico en el sur de Brasil está relacionada con eventos tectónicos en el margen activo de Gondwánides. El Triásico brasileño se caracteriza por amplias cuencas aluviales durante el Triásico Inferior y cuencas extensionales restringidas durante el Triásico Medio y Superior (Zerfass *et al.*, 2004).

Triásico Temprano

Según Zerfass *et al.* (2004), los principales depósitos del Triásico Inferior de la región sur de Brasil y Uruguay pertenecen a una unidad aloestratigráfica de segundo orden llamada Supersecuencia Sanga do Cabral, representada por ríos entrelazados pobremente canalizados con áreas fuente en las unidades de Gondwánides bajo un escenario tectónico de compresión. Estos estratos fueron originalmente llamados "Formación Sanga do Cabral" por Andreis *et al.* (1980) y reciben en Uruguay el nombre de Formación Buena Vista. Esta unidad, que tiene menos de 100 m de espesor, está compuesta por conglomerados intraformacionales masivos con estratificación cruzada y areniscas con laminación horizontal que fueron interpretadas por Zerfass *et al.* (2003) como depósi-

tos de canales no confinados, desarrollados en una planicie aluvial de bajo gradiente sometida a un clima árido o semiárido. La tasa de creación de espacio de acomodación fue baja, como lo sugiere la abundancia de características erosivas y elementos arquitectónicos finos. Tanto el estilo fluvial como la uniformidad de las facies nos permiten interpretar la unidad como remaneciente de un amplio entorno deposicional intracratónico. La dirección de las paleocorrientes sugiere una tendencia de transporte fluvial hacia el norte y al este-noreste. El estudio de procedencia presentado por Zerfass *et al.* (2000) indicó que las áreas fuentes eran terrenos sedimentarios elevados hacia el sur y el suroeste.

Triásico Medio-Tardío

Contexto geológico

De acuerdo con Horn *et al.* (2014) los estratos del Triásico Medio y Tardío del extremo sur de Brasil, se han definido como una serie de capas rojas fluviales y lacustres de hasta 200 m de espesor con una rica fauna de vertebrados. El nombre “capas de Santa María” fue utilizado por primera vez por los estratígrafos pioneros de la cuenca del Paraná (*e.g.* White, 1908, Oliveira, 1918) para designar informalmente estas capas ricas en palaeotetrápodos. Tiempo después Gordon (1947) propuso el nombre de Formación Santa María. Sobrepuesta a esta unidad, capas de areniscas y lutitas fueran llamadas “Miembro Caturrita de la Formación Botucatu” (Bortoluzzi, 1974), con edad jurásica. Más tarde, Andreis *et al.* (1980) reconocieron esas capas como triásicas, basado en su contenido fósil, y llamaron a esta unidad Formación Caturrita.

Además, Andreis *et al.* (1980) describieron la Formación Santa María como compuesta en su porción inferior por el Miembro Passo das Tropas, con areniscas de grano grueso a conglomerádicas con abundantes clastos de lutita y restos de plantas e insectos, y la parte superior (el Miembro Alemoa) está compuesto por lutitas masivas de color rojo con esporádica estratificación y abundantes restos fósiles de vertebrados.

Zerfass *et al.* (2003; 2004) demostraron que este paquete corresponde a una sucesión de secuencias rift, formadas por ríos de baja sinuosidad seguidos por transgresiones de lagos.

La progradación de los sistemas deltaico y fluvial marca la fase *sag*. Entonces, en realidad, no habría un solo paquete “Passo das Tropas/Alemoa” en la “Formación Santa María”, sino una sucesión de ellos, cada uno de los cuales comenzaría con depósitos de conglomerados que serían seguidos por capas de grano fino.

El conjunto del paquete del Triásico Medio-Tardío fue considerado una unidad aloestratigráfica de segundo orden y se denominó Supersecuencia Santa María (siendo equivalente a la Supersecuencia de Gondwana II de Milani y Ramos, 1998) dividida en tres secuencias de tercer orden (llamadas Santa María I, II y III). Recientemente, Horn *et al.* (2014) incluyeron una cuarta secuencia (la Secuencia Santa Cruz, Ladiniano) entre las secuencias Santa María I y II de Zerfass (2003) y cambiaron los nombres de las secuencias de tercer orden previamente establecidas para Pinheiros-Chiniquá (Anisiano-Ladiniano), Candelaria (Carniano) y Mata (Raetiano) respectivamente (Horn *et al.*, 2018a). Litoestratigráficamente, el conjunto de las secuencias Pinheiros-Chiniquá/Santa Cruz y Candelária corresponden a las formaciones Santa María + Caturrita, y la secuencia Mata corresponde a la Formación Mata (Zerfass *et al.*, 2003). Las secuencias basales de Pinheiros-Chiniquá y Santa Cruz comprenden conglomerados elasto-soportados y areniscas con estratificación cruzadas, cubiertos por lutitas masivas y laminadas. Esta asociación de facies se interpretó como depósitos fluviales que pasan a depósitos lacustres poco profundos por Zerfass *et al.* (2003). La secuencia superpuesta (Candelária) se compone de areniscas de grano medio a fino, capas con estratificación cruzada y lentes de lutitas en la base, gradando a lutitas masivas en la parte media. Fueron interpretados como depósitos fluviales de alta sinuosidad y de desbordamiento (*overbank*) (Zerfass *et al.*, 2003). Según Horn *et al.* (2018a), la porción superior de la secuencia Candelaria registra un buen ejemplo de sistema aluvial fuertemente efímero, que se divide en cuatro asociaciones de facies: (1) pobre relleno de canales (*wanning fill*); caracterizada por una baja relación ancho/espesor, con cuerpos tabulares, estructuras de socavación y relleno y formas de lecho con capacidad de flujo superior e inferior; (2) canales con depósitos masivos; caracterizada por baja relación ancho/espesor, cuerpos tabulares, estructuras de socavación y relleno con

areniscas masivas; (3) inundación en llanuras proximales (*proximal sheetfloods*); caracterizada por una relación ancho/espesor moderada, con cuerpos planares, y formas de lecho con capacidad de flujo superior e inferior y (4) inundación en llanuras distales (*distal sheetfloods*), caracterizadas por alta relación ancho/espesura, cuerpos tabulares y formas de lecho con capacidad de flujo inferior (Horn *et al.*, 2018a). La secuencia de Mata consiste en areniscas conglomerádicas con estratificaciones cruzadas con abundantes troncos silicificados.

Zerfass *et al.* (2004, 2005) propusieron que la deposición de la Supersecuencia Santa María fue controlada tectónicamente, debido a la reactivación de las estructuras de la cuenca del Paraná relacionadas con la convergencia en la cadena montañosa del Proto-Andes. En el modelo propuesto, los autores relacionaron los esfuerzos transpresionales de los Andes como responsables de la creación de una extensa zona de cizallamiento dextral asociada con el cinturón plegado de la Sierra de la Ventana-Cabo. Los esfuerzos transtensionales y subsidiarios fueron los responsables por la apertura de un grupo de cuencas, alineadas al NE-SW (noreste-sudoeste) en África y América del Sur (*e.g.* las cuencas Paraná, Waterberg, Cabora-Bassa y Mid Zambezi). Los datos estructurales y geocronológicos colectados recientemente muestran que esta reactivación posiblemente ocurrió como varios pulsos durante el Triásico, controlando la preservación, o incluso la deposición de los estratos. Philipp *et al.* (2013a), con base en la geocronología U-Pb en granos de circón detríticos y datos estructurales, sugieren que la formación del alto estructural del Arco de Río Grande confinó la deposición del Triásico Medio–Tardío a un área al norte del mismo. Las edades U-Pb obtenidas proporcionaron una edad mínima de deposición de 236 ± 1.5 Ma para el paquete (Philipp *et al.*, 2013b). El área de exposición de las rocas del Triásico en la cuenca del Paraná, en el sur de Brasil, está delimitada por dos zonas principales de falla, la zona de falla de Jaguari-Mata (JMFZ) al oeste y la zona de falla de Vigia-Roque (VRFZ), al este. Este sistema de fallas parece haber controlado la deposición y/o preservación de las unidades del Triásico, así como la formación del levantamiento regional que generó el Arco del Río Grande (Philipp *et al.*, 2013a, b).

Condiciones paleoambientales

El clima global en el Triásico Medio hasta el Tardío se consideró árido a semiárido en el interior de Gondwana, con intensa evaporación durante la mayor parte del año (Sellwood y Valdes, 2006). Bajo tales condiciones, donde más del 80-90% de la precipitación cae durante el verano, las lluvias intensas causan inundaciones de gran magnitud (Fielding *et al.*, 2009; Plink-Björklund, 2015). La alta fluctuación en la precipitación durante el año incide en la formación de ríos efímeros que están sujetos a variaciones en la descarga, y consecuentemente en los procesos de deposición. De acuerdo con Horn *et al.* (2018a, b), climas como estos favorecen la deposición de sedimentos fluviales efímeros y eólicos. A lo largo de la Supersecuencia de Santa María, el índice de alteración químico indica un clima semiárido, en concordancia con las condiciones paleoclimáticas a escala mundial. Sin embargo, durante el Carniano la abundancia de calcretes disminuyó y la presencia de fauna acuática y semi-acuática aumentó, lo que implica un aumento de la humedad en este intervalo. Otras cuencas fosilíferas en Gondwana reportan eventos de condiciones húmedas de corta duración. Algunos autores han atribuido esta variación sedimentar -y un correspondiente cambio paleontológico- en varias cuencas del Triásico en el mundo a un intervalo húmedo inusual que ocurrió alrededor de 233–227 Ma, debido a la erupción de la gran Provincia Ígnea (LIP) de Wrangellia, al oeste de América del Norte (Greene *et al.*, 2010; Ogg, 2015).

El análisis de facies ha demostrado que las secuencias Pinheiros-Chiniquá y Santa Cruz (Supersecuencia Santa María inferior) comienzan con la deposición de sedimentos por ríos entrelazados. Este sistema fluvial es reemplazado abruptamente por una gran planicie de inundación seca con una contribución significativa de polvo eólico. A pesar de la contribución dominante del *loess*, la aparición de marcas onduladas y pequeños canales llenos de lutitas en algunas capas, indican cierto grado de retrabajo fluvial. Los depósitos de *loess* son sistemas peri-desérticos comunes (Pye, 1987; Tsoar y Pye, 1987) y varios autores (Blakey *et al.*, 1988; Sellwood y Valdes, 2006; Boucot *et al.*, 2013) han propuesto la existencia de un gran cinturón climático árido en la porción central de Gondwana. Por lo tanto, la formación de depósitos de *loess* es consistente con

la ubicación geográfica del sur de Brasil durante el Triásico Medio-Tardío, al margen de esta gran área desértica.

Por su vez, estos sedimentos sensibles al clima no ocurren en la secuencia de Candelária, cuya sedimentación tuvo lugar en un ambiente más húmedo. Las extensas planicies de inundación secas que caracterizaron a las secuencias Pinheiros-Chiniquá y Santa Cruz fueron reemplazadas por una superficie de inundación deltaica formada en un entorno lacustre. La producción de sedimentos clásticos también aumenta, interrumpiendo la deposición del *loess* retrabajado (Horn *et al.*, 2018b). La evidencia de la reactivación estacional del sistema ribereño incluye la escasez de macroformas bien desarrolladas y la presencia de lutitas en el canal. Gruesos conglomerados intraformacionales y la presencia de huesos de vertebrados en las mismas capas son observados. Las areniscas predominantemente masivas indican la deposición de un flujo hiperconcentrado durante los cambios abruptos en la velocidad de flujo, causados por el confinamiento o la avulsión del canal, mientras que porciones turbulentas del flujo formaron las formas de lecho de régimen de flujo superior e inferior después de la deposición de las capas masivas (Horn *et al.*, 2018a).

Según Horn *et al.* (2018b) la datación reciente en la Formación Ischigualasto en Argentina, asignó una edad que oscila entre 231,4 a

225,9 Ma (Martínez *et al.*, 2013), colocándola en la etapa del Carniano. En esta unidad estratigráfica existen variaciones climáticas documentadas entre sus miembros, basadas en una variedad de observaciones, como la arquitectura fluvial y los paleosuelos (Colombi y Parrish, 2008). En general, las evidencias sugieren un paleoclima estacional con respecto a la lluvia. Los dos miembros basales (La Peña y Cancha de Bochas) muestran un clima semiárido, pero hay un aumento en la disponibilidad de agua desde el Miembro Cancha de Bochas hasta el Miembro Valle de la Luna, indicado por el cambio de paleosuelos cálcicos a arcillosos y una flora relacionada a condiciones más húmedas (Tabor *et al.*, 2006; Césari y Colombi, 2016). El intervalo de tiempo del Miembro Valle de la Luna está correlacionado bioestratigráficamente con la porción basal de la Secuencia Candelaria (Zona de Asamblea - ZA - de *Hyperodapedon*) por la presencia del rincosaurio '*Scaphonyx*' (*Hyperodapedon*) y del cinodonte *Exaeretodon*. Como en la Secuencia Candelaria, los depósitos húmedos de la Formación Ischigualasto vuelven a condiciones más áridas hacia la base de la Formación Los Colorados, cuyos niveles fueran correlacionados, por su contenido faunístico (la presencia del dicinodonte *Jachaleria*), con la parte superior de la Secuencia Candelária (ZA de *Riogradia*).

PERÍODO	ÉPOCA	PISO	TETRÁPODOS		LITOESTRATIGRAFÍA		FLORAS	
			ARGENTINA	BRASIL	ARGENTINA	BRASIL		
TRIÁSICO	SUPERIOR	RÉTICO				Formación MATA	FLORIANO	
		NORIANO	COLORADENSE	Superior		Formación LOS COLORADOS		
				Inferior	Biozona de <i>Riograndia</i>			Formación CATURRITA
			CARNIANO	ISCHIGUALASTENSE	SUP	Biozona de <i>Hyperodapedon</i>		Formación ISCHIGUALASTO
		INF			Biozona de <i>Santacruzodon</i>	Fm. Los Rastros		
	MEDIO	LADINIANO	CHANARENSE	SUP	Biozona de <i>Dinodontosaurus</i>	Formación ISCHICHUCA	Santa María 1	
				INF				
		ANISIANO	PUESTO-VIEJENSE		Fm. Puesto Viejo / Fm. Cerro Las Cabras		BARREALIANO	
		INF					Flora de <i>Pleuromeia</i>	
	PÉRMICO				Fm. Tarjados / Fm. Talampaya	SANGA DO CABRAL		

Lámina 8. Cuadro tentativo comparando sucesiones faunísticas y florísticas, así como estratigrafía y edades del Triásico de Argentina y Brasil.

Capítulo V

TRIÁSICO INFERIOR O TEMPRANO

Abstract. Early Triassic. In Argentina this sub-period is represented by a small region of Mendoza province, where the age was established by the presence of *Pleuromeia* sp. remains from the Quebrada de los Fósiles Formation. A second area of this age was also recognized in Mendoza, but with some doubts. Sediments and fossils of this age can provide valuable information on the transitional biological stages following the great extinction events in the Late Permian. The study of the fossils from Quebrada de los Fósiles strongly suggests the presence of a biological oasis, as mentioned above. In Brazil, the Early Triassic outcrops extensively on the well-known fossiliferous region of Santa Maria, through Sanga do Cabral Formation, with abundant and varied tetrapod remains. If the estimated age is correct, Early Triassic sediments are regarded as exceptional in bearing temnospondyls, archosaurs and synapsids, which survived to the great extinction or arose during the post-Permian cenogenesis. Despite the poor knowledge of the South American Early Triassic, there is evidence highlighting its importance for the evolution of the Permian-Triassic communities.

La extinción biótica global del Pérmico Tardío, muestra sus sobrevivientes, como así incipientes clados nuevos, a principios del Triásico, período que marca una nueva y extraordinaria etapa de la variada y cada vez más compleja organización de vegetales y animales.

El Triásico Temprano, de una duración aproximada de seis a ocho millones de años, con sus pisos, Induano abajo y Olenekiano arriba, está representado en Argentina y sur de Brasil por dos etapas diferentes, sedimentológicamente distintas. La primera, posiblemente olenekiana, es la Formación Quebrada de los Fósiles (Stipanovic *et al.*, 2002) depositada en ambientes reductores. La segunda etapa, depositada en ambientes oxidantes, referida al Olenekiano, la integran las formaciones Río Mendoza, (Borrelo, 1962) de la región cuyana, las Formaciones Talampaya y Tarjados de La Rioja, y la Formación Sanga do Cabral, (Andreis *et al.*, 1980), en el Estado de Rio Grande do Sul, Brasil

(Langer y Lavina, 2000; Dias-da-Silva *et al.*, 2016).

El registro fósil del Triásico Temprano continental de Argentina es relativamente pobre, posiblemente por las escasas exploraciones paleontológicas efectuadas, a pesar de ser una época crucial para comprender mejor el importante cambio florístico y faunístico tras la transición permo-triásica.

En cambio en el sur de Brasil, R.G.S., los hallazgos que se vienen realizando en años recientes son realmente alentadores para lograr un conocimiento más amplio de los tetrápodos del Triásico Inferior o Temprano (Langer y Lavina, 2000; Abdala *et al.*, 2002; Días da Silva *et al.*, 2006; Langer *et al.*, 2007; Dias da Silva *et al.*, 2016; Pinheiro *et al.*, 2016).

La Formación Talampaya (Romer y Jensen, 1966), que conforma casi la totalidad de ambos paredones del Cañón de Talampaya, en la provincia de La Rioja, integrada por una sucesión “ho-

mogénea” de areniscas rojas friables, depositadas en ambiente oxidante, cuenta con huellas fósiles referidas a *Chirotherium* (Bonaparte 1997; Melchor y De Valais, 2009) y de un reptiliomorfo *Rhynchosauroides* (Melchor y De Valais, 2009). Parte de esta formación parece remitirse al Pérmico Tardío (Gulbranson *et al.*, 2015) y en consecuencia, la edad de las huellas es aún incierta. Superpuesta a la anterior se encuentra la Formación Tarjados (Romer y Jensen, 1966); fue también depositada en ambientes oxidantes, pero posiblemente menos intensos. La edad estimada para la Formación Tarjados es Anisiano temprano. En ella se ha registrado la presencia de un posible dicinodonte (Romer y Jensen, 1966) y un arcosauromorfo (Ezcurra *et al.*, 2015), así como huellas aisladas del arcosauriformes *Brachychirotherium* y del reptiliomorfo *Rhynchosauroides* (Melchor y De Valais, 2009). En las formaciones Talampaya y Tarjados, no se han registrado restos paleoflorísticos de importancia (Krapovickas *et al.*, 2012).

En la región de Potrerillos-Cacheuta, (Mendoza), se expone la Formación Río Mendoza (Borrello, 1962), caracterizada por una secuencia alternante de gruesas capas de conglomerados y limolitas marrones, resultantes de corrientes de alta energía y de ambientes de sedimentación lenta respectivamente, en ambos casos en ambientes oxidantes. En la Formación Río Mendoza no se han registrado restos florísticos, pero sí abundantes materiales de dicinodontes y cinodontes traversodóntidos muy primitivos (Bonaparte, 1967; Goñi y Goin, 1990; Liu y Powell, 2009), y una mandíbula completa de un pequeño cinodonte referido con dudas a la familia Thrinaxodontidae (Bonaparte, 1972). La mayor parte de estas especies poseían un limitado rango de tallas corporales, siempre menor a los 2 metros, un patrón observado en otras localidades del Triásico Temprano alrededor del globo (Wing y Sues, 1992).

En San Rafael (Mendoza), el Triásico Temprano está representado en la zona de Tesoro Misterioso (González Díaz, 1966), por la Formación Quebrada de los Fósiles, (Stipanovic *et al.*, 2007; Bonaparte, 1981, 2000). Se caracteriza por una sucesión de sedimentitas varicolores y de distinta granulometría. Esta formación muestra características ambientales muy distintas a las de la región de Talampaya y Potrerillos-Cacheuta, pues posee sedimentos depositados en ambientes reductores y con cierta abundancia de restos florísticos y de tetrápodos. Tanto el espesor de la Formación

Quebrada de los Fósiles como sus diversas facies sedimentarias, sugieren que sus condiciones paleoambientales de humedad permanente serían una muestra de condiciones fisiográficas extensas, en tiempo como en espacio.

De esta unidad se han comunicado buenas evidencias de la Flora de *Pleuromeia* (Ottone y Garcia, 1991; Coturel *et al.*, 2016), la presencia de grandes y medianos dicinodontes, y de un primitivo reptil archosauromorfo (Bonaparte, 1981; De Farw, 1993; Domnanovich y Marsicano, 2011; Ezcurra *et al.*, 2010). Por esto consideramos que su probable edad sea induana.

En el sur de Brasil, R.G.S., se expone la Formación Sanga do Cabral (Andreis *et al.*, 1980; Lavina y Scherer, 1997), compuesta de areniscas rojizas fluviales que han brindado restos de tetrápodos. Entre ellos un laberintodonte (Barberena *et al.*, 1985; Langer *et al.*, 2007), anomodontes cf. *Lystrosaurus* sp. (Langer y Lavina, 2000), fragmentos de cinodontes no mamalianos (Abdala *et al.*, 2002) y de reptiles procolophonoideos (Días da Silva *et al.*, 2006; Langer *et al.*, 2007). Más recientemente, Días da Silva y Da Rosa (2001), han registrado para la misma formación una variada, aunque fragmentaria fauna de tetrápodos, incluyendo anfibios temnospóndilos, reptiles procolophonoideos, arcosauromorfos basales, y cinodontes, (Días da Silva *et al.*, al 2010). Esta fauna de la Formación Sanga do Cabral da lugar a suponer que su antigüedad podría ser también anisiana (Pinheiro *et al.*, 2016).

Recientemente se comunicó el notable hallazgo de un cráneo muy bien preservado de un arcosaurio que aporta gran información filogenética para el clado de los arcosauromorfos (Pinheiro *et al.*, 2016). Se trata de la especie *Teyujagua paradoxa*, representada por un cráneo, mandíbulas y algunos huesos postcraneos. De confirmarse su antigüedad su valor científico sería de la mayor significación.

En relación a la presencia paleoflorística en la citada formación, no hemos logrado información concreta de restos referidos al Triásico Temprano (en tal sentido ver cuadro de Figura 3 en M. Guerra Sommer, 2000). No obstante, la relativa abundancia de taxones reptilianos habla a favor de una paleoflora capaz de sostener el ecosistema necesario para la existencia de esos tetrápodos.

Desde el punto de vista paleoflorístico, el Triásico Temprano de Argentina, muestra la aparición de elementos mesofíticos conviviendo con especies paleozoicas, constituyendo el paso inicial de la notable diversidad de la Flora de *Dicroidium*

que se habría originado en el sector más antiguo del llamado Piso Barrealiano (Artabe *et al.* 2003; Morel *et al.*, 2003). El Barrealiano, con su particular flora, se habría extendido hasta el Triásico Medio temprano (Spalletti *et al.*, 1999).

Aunque las evidencias bióticas del Triásico Temprano del Sudoeste de Gondwana tienen sus limitaciones, es evidente que tanto plantas como tetrápodos tenían una variada representación (Barberena *et al.*, 1985; Langer *et al.*, 2007). Esta situación permite suponer que las condiciones de aridez que muestran las distintas formaciones de conglomerados y areniscas rojas, y que se extienden también en parte del sur y oeste de Argentina, habrían dado lugar para que en estas amplias regiones existieran condiciones localizadas de mayor humedad permanente, como ser oasis en ambientes áridos.

Probablemente, las condiciones de alta contaminación atmosférica a principios del Triásico no habrían sido tan generales como se ha supuesto (Conaghan *et al.*, 1994) y debieron existir zonas propicias para el desarrollo, aunque limitado, de la Flora y Fauna.

La escasa diversidad taxonómica registrada en la mayoría de las unidades estratigráficas atribuidas al Triásico Temprano (excepto Sanga do Cabral) pueden ser las consecuencias de la gran extinción del Pérmico Tardío, las que lograrían su amplia recuperación, sólo a mediados del Triásico Medio (Sidor *et al.* 2013; Spalletti *et al.*, 2003). En este aspecto, los detallados estudios de Wang (1989) sobre la sucesión de floras permo-triásicas en China son coincidentes en señalar que la recuperación total habría recién acontecido para finales del Triásico Medio.

La casi totalidad de los tetrápodos del Triásico Temprano corresponden a linajes sobrevivientes del Pérmico Tardío o a grupos que recién iniciaban sus procesos de especialización, como es el caso de los Traversodontidae. En condiciones similares, consideramos a los cinodontes insectívoros y carnívoros como los Therioherpétidos, Galesaurios y Thrinaxodontes, linajes ancestrales que se diversificaron más ampliamente en el Triásico Medio (von Huene, 1942; Crompton, 1958; Fourie, 1974 y otros), con especies más derivadas en su organización craneo-dental en dirección a la condición mamaliana.

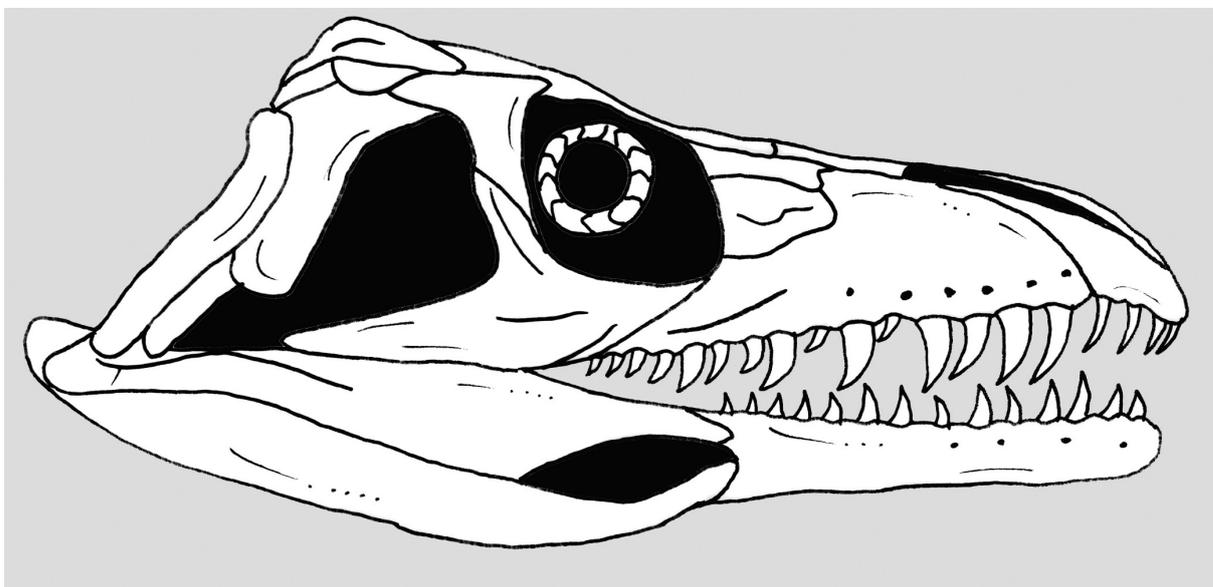


Lámina 9. *Teyujagua paradoxa* Pinheiro *et al.* 2016, del Triásico Inferior de Sanga do Cabral. El cráneo de *Teyujagua* está excepcionalmente preservado, y cuenta con una longitud total de 11,5 centímetros.

Estos pocos tetrápodos tienen una antigüedad segura sólo para la Formación Quebrada de los Fósiles, que se han encontrado asociados a *Pleu-*

romeia sp. En cambio la edad atribuida a la Formación Río Mendoza - Olenekiano-, tiene pocos referentes cronológicos seguros.

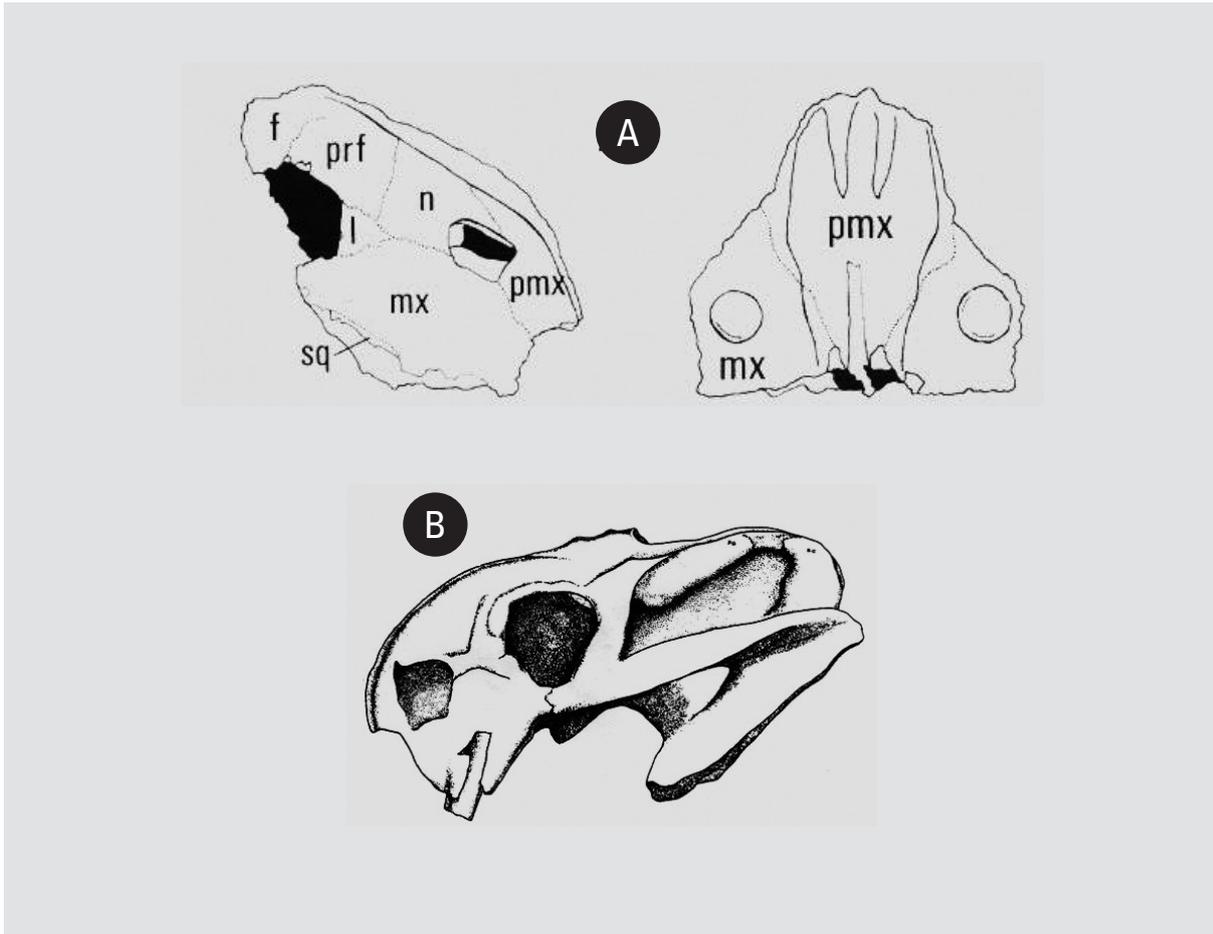


Lámina 10. A, *Rechinisaurus* sp. Roy-Chowdhury, 1970, cráneo muy incompleto de la Formación Quebrada de los Fósiles. Esta identificación taxonómica es de la Dra. De Fauw (1993); B, vista lateral del cráneo del primitivo dicinodonte *Vinceria andina* Bonaparte, 1966, en vista lateral, procede de la misma formación.

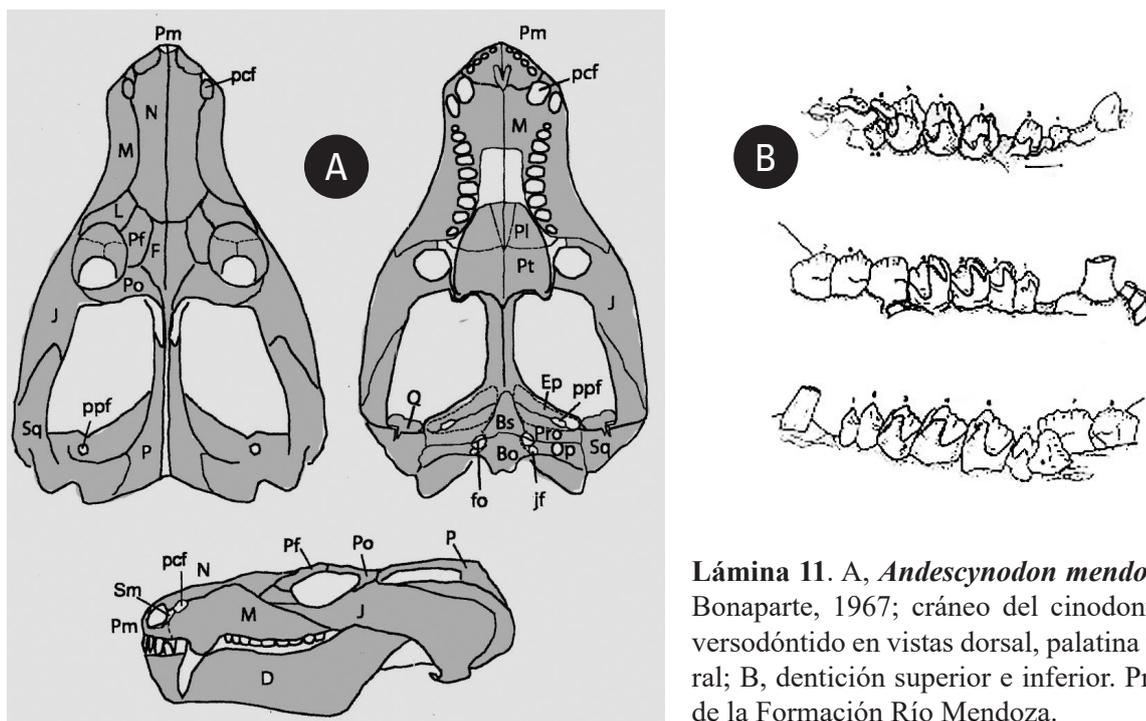


Lámina 11. A, *Andescynodon mendozensis* Bonaparte, 1967; cráneo del cinodonte transversodóntido en vistas dorsal, palatina y lateral; B, dentición superior e inferior. Procede de la Formación Río Mendoza.

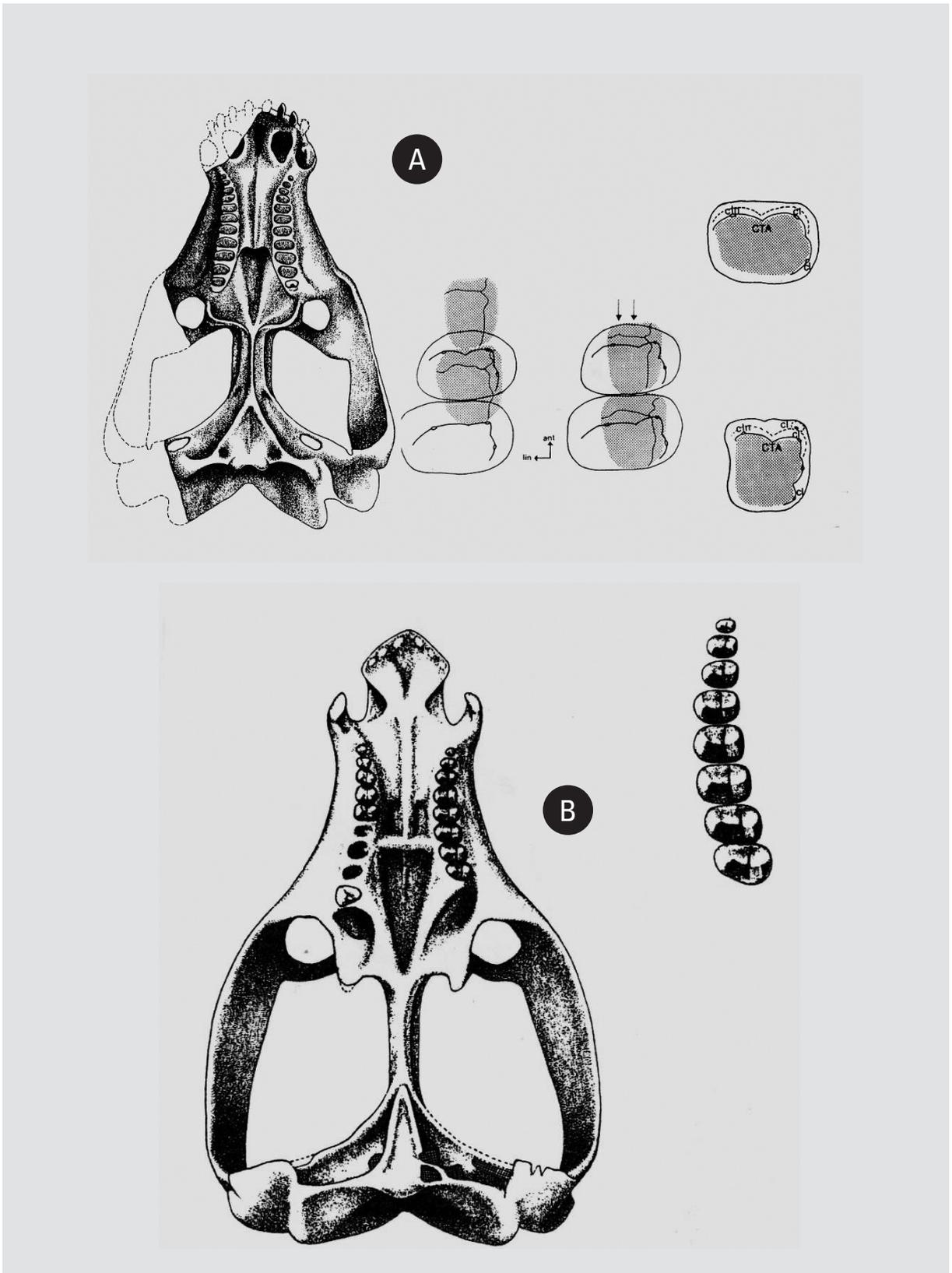


Lámina 12. A, *Andescynodon mendozensis* Bonaparte, 1967; ejemplar tipo y detalle de post-caninos superiores e inferiores; cráneo en vista palatina y dentición inferior; B, *Rusconiodon mignonei* Bonaparte, 1970; cráneo en vista palatina y dentición superior. Ambos proceden de la Formación Río Mendoza, al oeste del Cerro Bayo de Potrerillo.

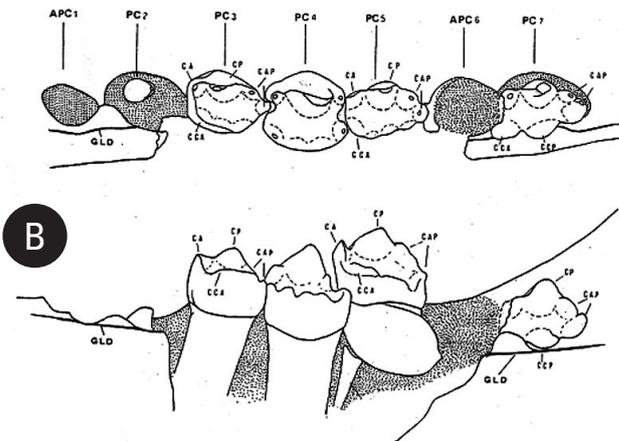
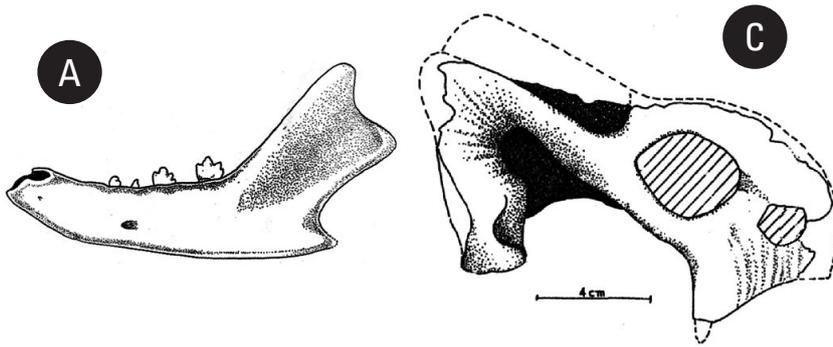


Lámina 13. A, *Cromptodon mamiferoides* Bonaparte, 1972; vista lateral de la pequeña mandíbula inferior del primitivo cinodonte galesáurido; B, detalle de la dentición inferior de la misma especie; C, *Vinceria vieja* Domnanovich y Marsicano, 2011; vista lateral derecha del cráneo del dicinodonte. Ambos proceden de la Formación Río Mendoza, al oeste del Cerro Bayo de Potrerillos.

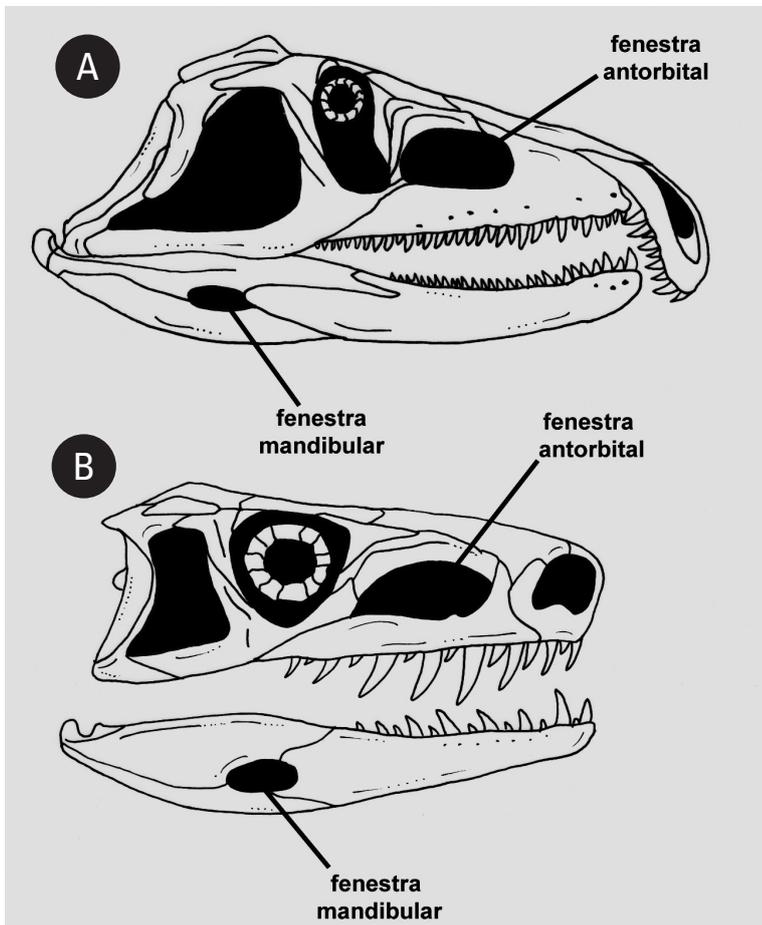


Lámina 14. A, *Proterosuchus fergusi* Broom, 1903; B, *Euparkeria capensis* Broom, 1913. Clásicas especies de arcosauriformes consideradas en la actualidad como de antigüedad Triásico Medio-Temprano, pero que tradicionalmente se los consideró como del Triásico Inferior. Estas especies sirvieron para hacer las comparaciones iniciales con los primeros hallazgos de arcosauriformes Triásicos de América del Sur. Proceden de África del Sur.

Capítulo VI

TRIÁSICO MEDIO

Abstract. Middle Triassic. Paleontological data indicate that the assemblage of the basal Anisian age of the Puesto Viejo Group from Mendoza Province resembles that of the South African *Cynognathus* Zone. This is supported by the finding of common genera, such as *Cynognathus*, *Diademodon* and *Kannemeyeria*. Plants have been recorded in beds slightly younger than *Cynognathus-Diademodon* beds. A large faunal hiatus is present from Early-Middle to Late-Middle Triassic. The age of late Middle Triassic of Argentina and Brazil remains controversial. The paleontologically rich beds of Los Chañares and basal beds of Brazilian Santa Maria Sequence are of late Middle Triassic age (Ladinian). At this time, the biota of Argentina and Brazil accomplished a complete recovery after the Late Permian extinction, with most of the species being more derived than those from the Early Triassic. Diverse archosauromorphs, cynodonts, dicynodonts and primitive rhynchosaurs are frequent. The *Dicrodium* Flora flourished along with tetrapods. Climatic fluctuations were frequent and exerted an important influence on the development of derived characters in both plants and tetrapods. Archosaurs showed a tendency to improve locomotion and food processing through specialized dentition, had body hair and cynodonts possibly developed lactation.

Generalidades

Este subperíodo tuvo una duración aproximada de 17 m.a., integrado por los pisos Anisiano y Ladiniano. Tanto en Argentina como en Brasil tiene una representación estratigráfica limitada, con un gran hiato faunístico que separa registros biocronológicos del Anisiano temprano (ex- Formación Puesto Viejo), de las unidades estratigráficas del Ladiniano tardío (formaciones Ischichuca-Los Chañares en Ar-

gentina y la Secuencia Pinheiros-Chiniquá en el sur de Brasil) (Horn *et al.*, 2014).

Este hiato del orden de 8 m.a. o más, conserva, para nuestro registro, los variados y complejos cambios evolutivos que han acontecido entre el Puestoviejense y el Chañarensis (Bonaparte, 1973), que se conocen muy parcialmente en África Oriental (Sidor *et al.*, 2013).

Triásico Medio	CHAÑARENSE SUPERIOR e INFERIOR
	HIATUS FAUNÍSTICO Aprox. 10 m.a.
	PUESTOVIEJENSE

Lámina 15. Cuadro biocronológico del Triásico Medio en Argentina y Brasil. Para mostrar el gran hiatus faunístico entre el Puestoviejense (Anisiano Temprano) y el Chañarense (Ladiniano Tardío).

Triásico Medio temprano

Las características sedimentarias, bióticas y climáticas de este intervalo se asemejan más a las del Triásico Tardío, que a las del Triásico Temprano, distinción observada en el registro paleobotánico (Morel *et al.*, 2001), como en el de paleovertebrados (Bonaparte, 1973).

Las unidades sedimentarias referidas a este intervalo son: Formación Río Seco de la Quebrada (ex Formación Puesto Viejo; González Díaz, 1966; Stipanovic *et al.*, 2007), la Formación Cerro de Las Cabras (Frenguelli, 1944; Cariglino *et al.*, 2016), y la Formación Barreal (Stipanovic y Menéndez, 1949; Bonetti, 1963; Bodnar *et al.*, 2018, 2019; Beltrán *et al.*, 2018). Excepto por la Formación Barreal, las paleofloras de esas formaciones son poco abundantes, presentan las primeras evidencias de la Flora de *Dicroidium* (Morel *et al.*, 2001), y algunos representantes de linajes pérmicos.

Las evidencias de los tetrápodos provienen mayormente de la Formación Río Seco de la Quebrada, en donde se han registrado materiales muy elocuentes de *Cynognathus*, *Diademodon*, *Kannemeyeria* y *Pascualgnathus* (Bonaparte 1966, 1967, 1969; Martinelli *et al.* 2009), de claras afinidades con la Biozona de *Cynognathus* de África del Sur. Esta asociación de tetrápodos muestra la presencia de la familia endémica del sudoeste de Gondwana: los Traversodontidae. Esta familia de cinodontes muestra el comienzo de una larga historia de especialización dentaria constituida por un modelo único de oclusión dentaria, para cortar y triturar sus alimentos, que culminó a principios del Jurásico con la derivada familia Tritylodontidae. Las relaciones filogenéticas entre Traversodontidae y Tritylodontidae, han sido ampliamente demostradas desde Crompton y Ellenberger (1967), por la presencia del género *Ischignathus* de la Formación

Ischigualasto (Bonaparte, 1963) y recientemente por Bonaparte y Crompton (2017).

Naturalmente que esta especialización dentaria estuvo acompañada de reformas en el sistema muscular del cráneo y mandíbulas, y adaptaciones del sistema digestivo.

Con respecto a la Flora del Triásico Medio temprano, es evidente, según veremos más adelante, que ha brindado más información sobre el ambiente de la época que el registro de los tetrápodos. Se han reconocido numerosas evidencias florísticas, que han sido interpretadas como representantes de una “Flora de Transición” entre la Flora de *Pleuromeia* (Ottone y García, 1991) y la Flora de *Dicroidium* en sentido estricto. En esta Flora de Transición del Triásico Medio temprano aparecen por primera vez en la región las dipteridáceas, las corystospermáceas comienzan a ser elementos comunes en las asociaciones florísticas, y se registran los últimos remanentes de las floras paleofíticas, como ser las ginkgoales del género *Saportaea* (Artabe *et al.*, 2001; Morel *et al.*, 2003). Esta última etapa del Barrealiano constituye una etapa gradual de cambio entre las floras barrealianas y aquellas cortaderitanas (Spalletti *et al.*, 2003). Por ahora no se han reconocido capas de esta edad en Brasil (Schultz com. pers.).

En el centro-oeste de Argentina se ha inferido un clima subtropical seco marcadamente estacional para el Triásico Medio temprano (Spalletti *et al.* 2003). El pobre desarrollo de paleosuelos y los frecuentes depósitos típicos de ambientes áridos sugiere que este grupo de factores abióticos habría resultado en condiciones de alto estrés ambiental para el desarrollo de la flora (Spalletti, *et al.*, 1999; Spalletti, 2001; Artabe *et al.*, 2003).

Particularmente, el desarrollo de paleosuelos de tipo vertisol en la Formación Barreal indicaría una estacionalidad en las precipitaciones (Bodnar *et al.* 2019). La existencia de numerosos caracteres xeromórficos en las corystospermáceas (Petriella,

1985; Artabe *et al.*, 2001; Artabe y Brea, 2003), sugiere condiciones secas pero con episodios húmedos como lo indica el hallazgo de licofitas herbáceas y helechos en la parte superior de la Formación Barreal (Stipanovic y Menéndez, 1949; Beltrán *et al.*, 2018). La presencia de la familia Dipteridaceae, hoy en día restringida a ambientes con importante estacionalidad climática (Cantrill, 1995), refuerza la idea de la persistencia de un clima megamonzónico, con marcada estacionalidad (Spalletti *et al.*, 2003). Las dipteridáceas presen-

tes en el Triásico Medio temprano de la Argentina tienen hojas relativamente pequeñas, lo que puede sugerir que la humedad no habría sido óptima para el desarrollo de las grandes hojas típicas del género actual *Dipteris* (Bodnar *et al.*, 2018). La presencia de *Hausmannia* en la Formación Barreal, una dipteridácea adaptada a ambientes más estresantes y condiciones más áridas (Van Konijnenburg-van Cittert 2002; Stockey *et al.* 2006), apoya la idea de climas semi-áridos o sub-húmedos para el Triásico Medio temprano (Bodnar *et al.* 2018).

Los tetrápodos mejor representados del sector Inferior de la Formación Río Seco de la Quebrada, ex Formación Puesto Viejo, “Puestoviejense”, Anisiano

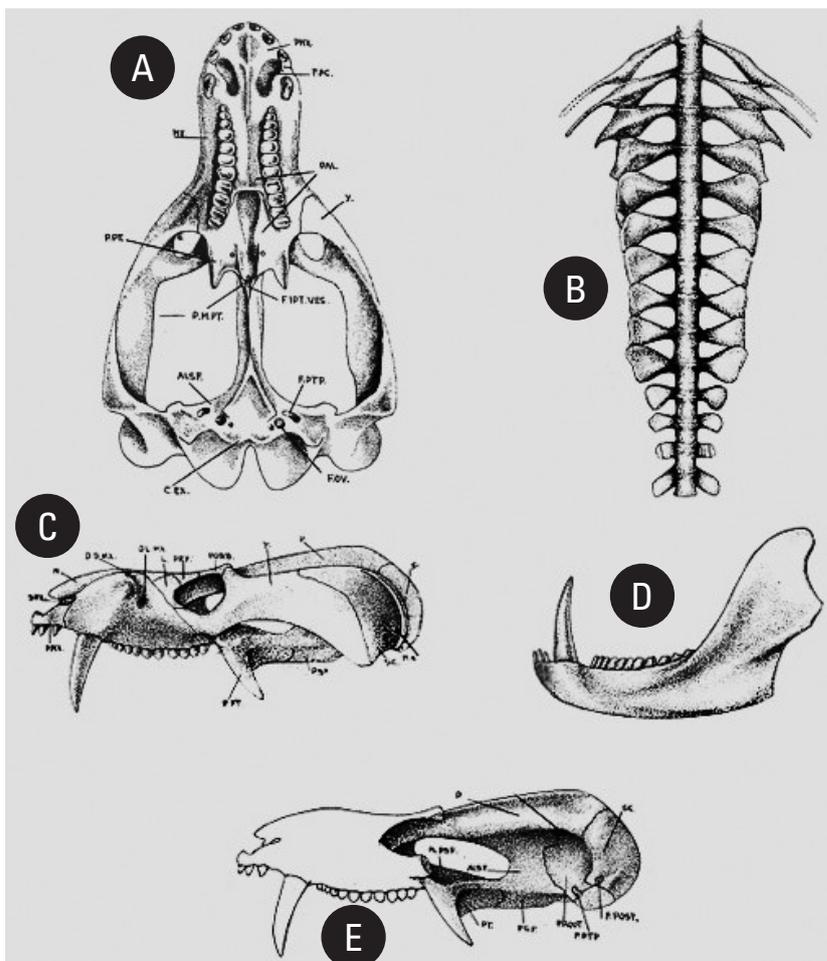


Lámina 16. A–E *Pascualgnathus polanskii* Bonaparte, 1966. A, vista palatina del cráneo holotipo del cinodonte traversodontido; B, sector dorso-lumbar de la columna vertebral; C, cráneo del holotipo en vista lateral izquierda; D, vista medial de la mandíbula holotipo; E, vista lateral del mismo cráneo enfatizando caracteres de la región temporal. Proceden de la ex-Formación Puesto Viejo.

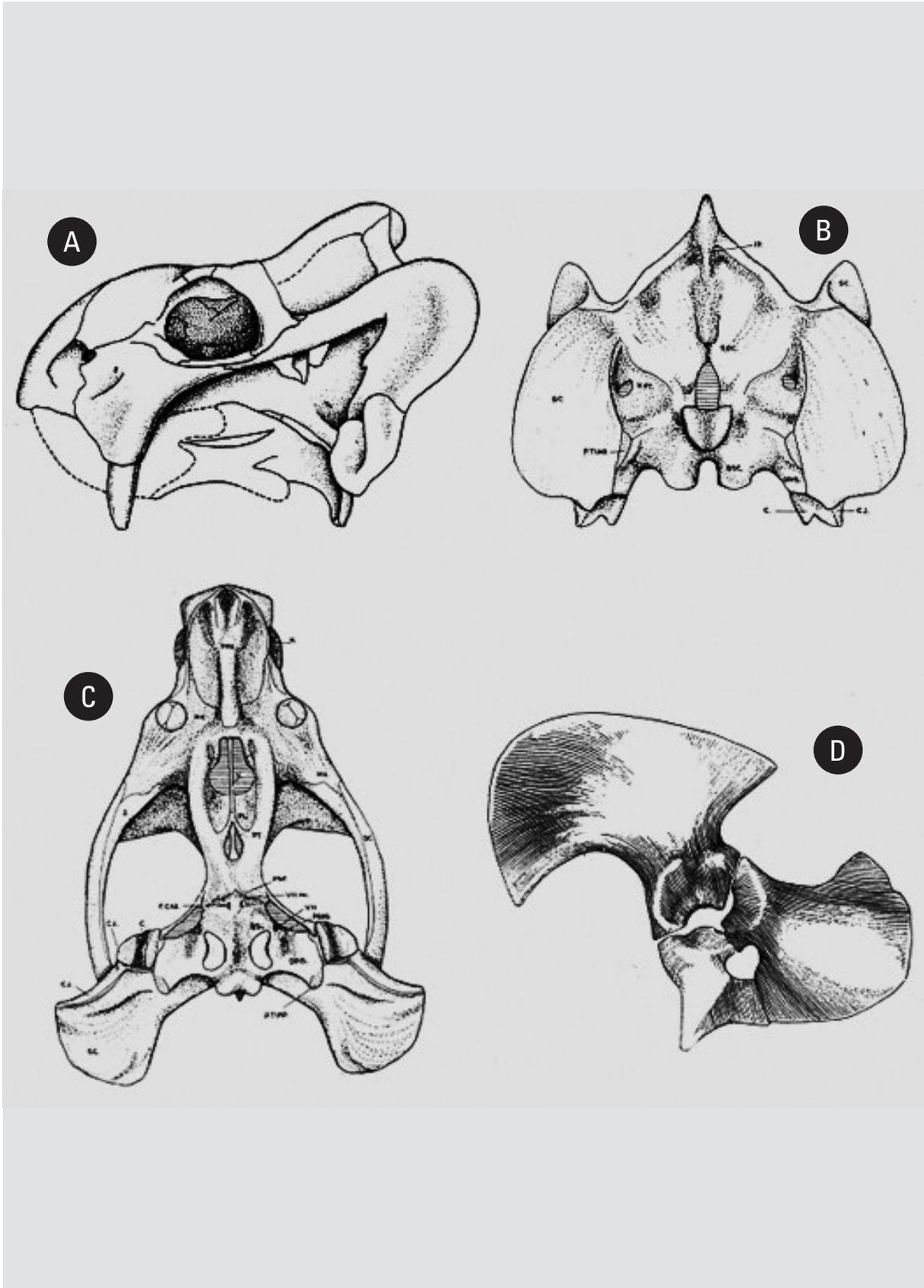


Lámina 17. A–D, *Kannemeyeria argentinensis* Bonaparte, 1965. A, cráneo y mandíbula en vista lateral; B, vista occipital; C, vista palatina del cráneo; D, vista lateral de la pelvis izquierda. Proceden de la ex Formación Puesto Viejo.

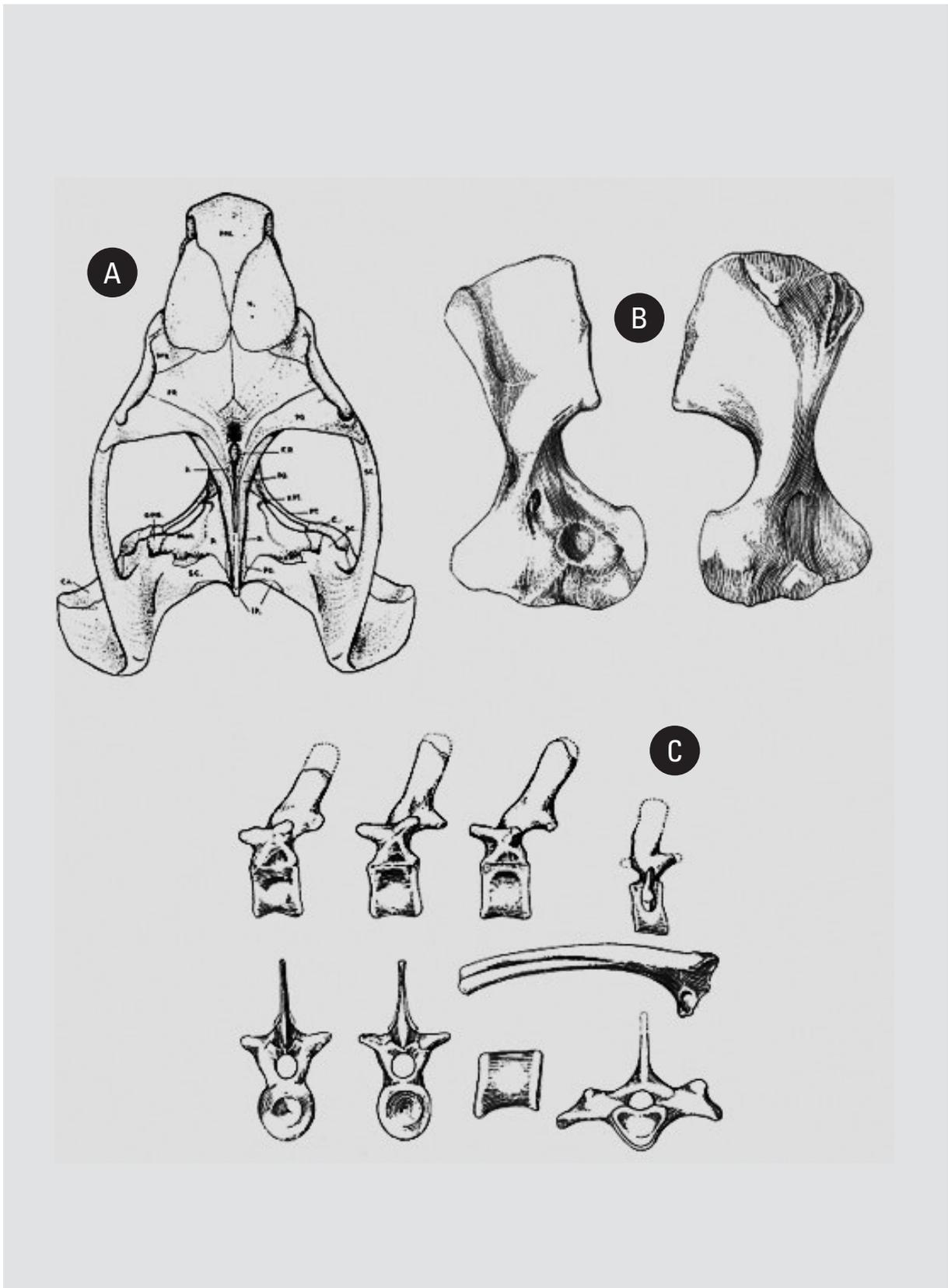


Lámina 18. *Kannemeyeria argentinensis* Bopanarte, 1965; A, vista dorsal del cráneo holotipo; B, húmero derecho en vistas ventral y dorsal del ejemplar holotipo; C, conjunto de vertebras dorsales y una costilla del mismo ejemplar. Este es el primer registro del género *Kannemeyeria* fuera de África. Proceden de la ex Formación Puesto Viejo.

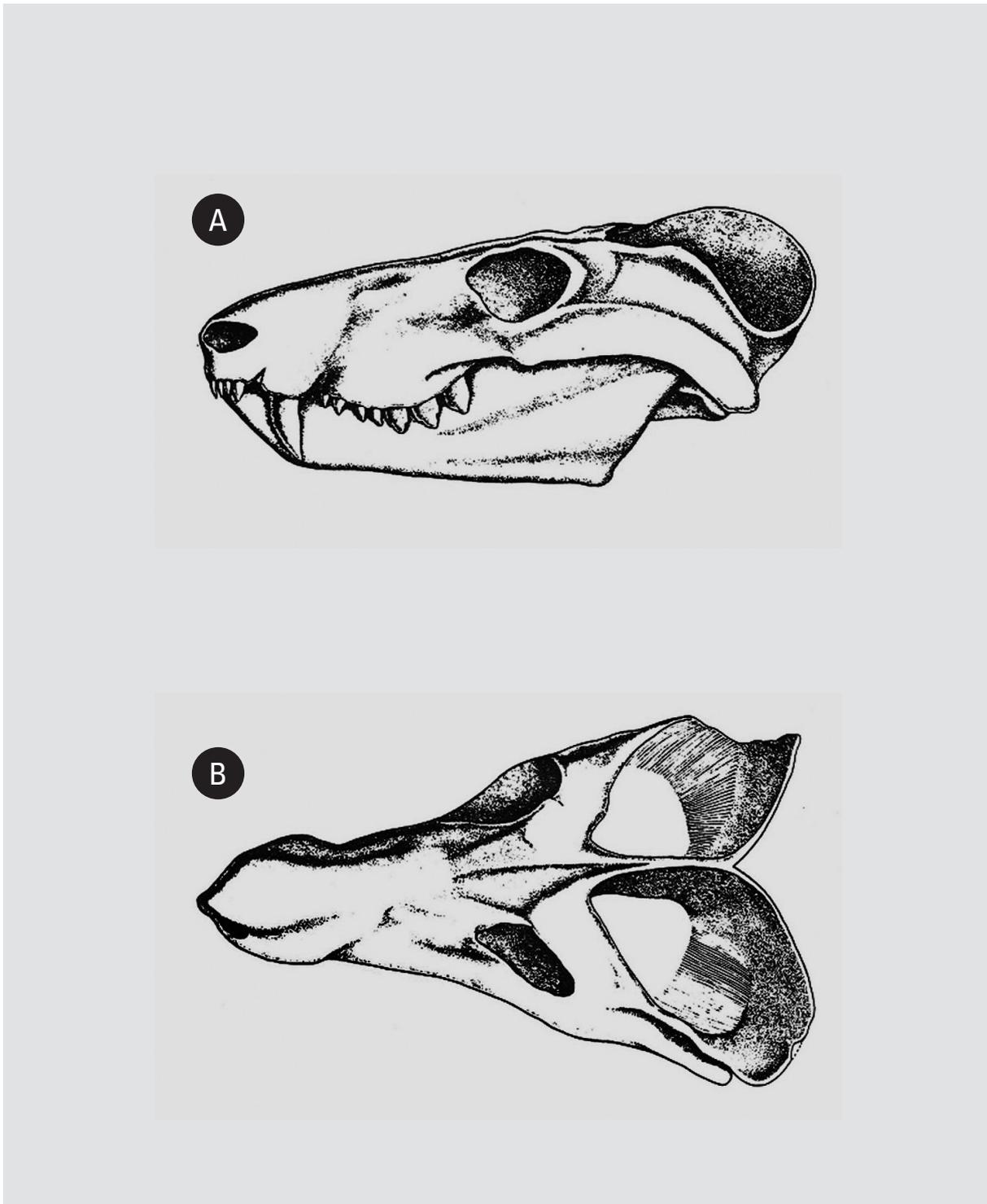


Lámina 19. *Cynognathus minor* Bonaparte, 1969. A, cráneo y mandíbula del ejemplar holotipo en vista lateral izquierda; B, vista dorsal del cráneo del mismo ejemplar. Esta especie fue sinonimizada con *C. crateronotus* pero sin fundamentos sólidos que certifiquen esa sinonimia. Este ejemplar fue, en su momento, presentado como una prueba de la relación física y faunística entre África y América del Sur.

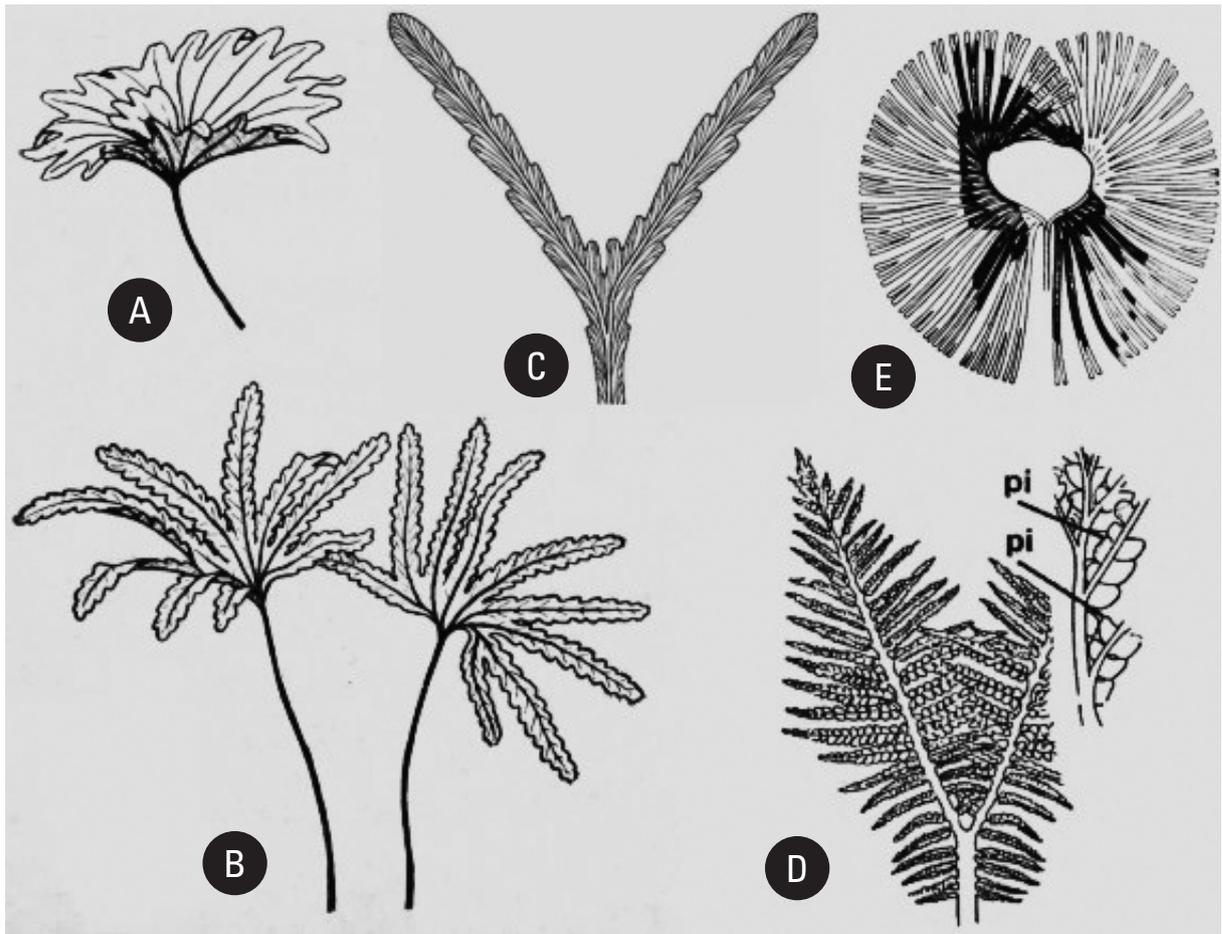


Lámina 20. Flora representativa del Triásico Medio temprano de la Argentina. A. *Hausmannia fal-tissiana* Stipanovic y Menéndez 1949 (Dipteridaceae); B. *Dictyophyllum castellanosii* Stipanovic y Menéndez 1949 (Dipteridaceae); C. *Johnstonia stelzneriana* (Geinitz) Frenguelli 1943 (Corystospermaceae=Umkomasiaceae); D. *Zuberia zuberi* (Szajnocha) Frenguelli 1943 (Corystospermaceae=Umkomasiaceae); pi=interpinnulas, E. *Saportaea dichotoma* (Frenguelli) Stipanovic y Bonetti 1965 (Ginkgoales). A, B. Modificado de Stipanovic y Menéndez 1949; C. Modificado de Pattemore *et al.* (2015); D, E. Modificado de Zamuner *et al.* (2001).

Triásico Medio tardío

Este subperiodo del Triásico en Argentina y Brasil marca claramente la época de recuperación “completa” (probablemente lograda desde tiempo atrás), después de la catastrófica extinción de finales del Pérmico (Morel *et al.*, 2001; Spalletti, 2001). La exuberancia de las regiones subtropicales de Gondwana, con su variadísima vegetación y fauna de tetrápodos caracteriza a este subperiodo como uno de los más prolíficos en el desarrollo de nuevos y más especializados tipos adaptativos de la Biota, al menos según el registro fósil de Argentina y Brasil.

Las próximas formaciones son Los Rastros (Frenguelli, 1944), Potrerillos (Rolleri y Criado Roqué, 1968), con su notable fauna de insectos, y

Cortaderita (Groeber y Stipanovic, 1953), con una muy diversa flora de *Dicroidium* que representa una etapa paleoflorística particular: el Cortaderitiano, y otras unidades equivalentes. Otras unidades estratigráficas referidas a este intervalo en Argentina incluyen la Formación Ischichuca, (Frenguelli, 1944), y su sinónimo la Formación Chañares (Romer y Jensen, 1966; Bonaparte, 1967).

Esta unidad (que prefiero nominarla Formación Ischichuca, según mis propias observaciones en el campo, 1967) ha sido recientemente (Ezcurra *et al.*, 2017) diferenciada en un sector basal que posee una asociación de reptiles muy distinta a la clásica “Fauna de Los Chañares”, mayormente

descrita por Romer (1966–1972). La nueva fauna, de los niveles inferiores de Los Chañares se caracteriza por la presencia del primitivo arcosaurio *Tarjadia*, un rincosaurio similar a *Stenaulorhynchus*, primitivos traversodontes comparables a *Scalenodon* y también abundantes individuos de los géneros *Massetognathus* y *Dinodontosaurus*.

Para el sur de Brasil se han definido las Secuencias Pinheiros-Chiniquá y Santa Cruz, más o menos equivalentes (Horn *et al.*, 2014), a las Formaciones Ischichuca-Los Chañares y Los Rastros, las que están presente en las localidades de Santa Cruz, Candelária y Sao Pedro do Sul, (Langer *et al.*; 2007). La Formación Santa María que se expone en Passo das Tropas, a unos pocos kilómetros al sur de la ciudad de Santa María posee una variada asociación florística (anisiana-ladiniana *sensu* Stock Da Rosa *et al.*, 2013), que la consideramos aquí más probablemente ladiniana.

La clásica bioestratigrafía de la localidad de Los Chañares (Romer y Jensen, 1966), como así la sucesión estratigráfica de Santa María I (Pinheiros-Chiniquá), han sido substancialmente mejoradas por el descubrimiento de niveles y asociaciones de tetrápodos algo más antiguos. Para Los Chañares la nueva Asociación de *Tarjadia*, (Ezcurra *et al.*, 2017), y para Santa María I los primitivos cinodontes *Aleodon* y *Scalenodon* (Martinelli *et al.*, 2017; Melo *et al.*, 2017).

En general, los tetrápodos y las plantas registradas en Santa María I son notablemente similares a aquellas conocidas de Argentina. Como en Los Chañares Superior la fauna de tetrápodos se compone de diversos dicinodontes basales (los cuales representan aproximadamente el 60% de los especímenes conocidos; Schultz *et al.* 2000) y abundantes cinodontes chiniquodóntidos y traversodóntidos (Abdala y Giannini, 2002; Abdala *et al.*, 2006, 2008; Langer *et al.*, 2007), así como escasos raiisúquios (Huene, 1942; Lacerda *et al.*, 2016) y proterochámpsidos (véase Machado y Kischlat *et al.*, 2003).

Los niveles más antiguos reconocidos de Santa María I recientemente (Martinelli *et al.*, 2017), poseen taxones de cinodontes y arcosauromorfos algo más primitivos que los reconocidos hasta ahora (ver Lacerda *et al.* 2015., Schultz *et al.*, 2015).

La Flora de este intervalo biocronológico tanto en el sur de Brasil como en Argentina es extremadamente variada e informativa, tanto en micro como en macrofósiles (Morel *et al.*, 2001), y se enmarca en la edad florística Cortaderitana inferior (Artabe *et al.*, 2001). En esta edad aparecen por primera vez en la región las Coniferales, las

Corystospermaceae se vuelven elementos dominantes en las asociaciones florísticas, y se diversifican las Peltaspermales y las Cycadales (Artabe *et al.*, 2001; Morel *et al.*, 2003).

Un amplio análisis de la Flora de este período ha sido tratado en especial amplitud por Morel *et al.* (2001). La diversidad de nuevos tipos adaptativos desarrollados por las plantas y los tetrápodos del Mesotriásico Tardío, serán brevemente tratados a continuación y más adelante en los capítulos finales de este trabajo. Durante el Mesotriásico Tardío, en la cuenca Cuyana (San Juan y Mendoza, Formaciones Cortaderita y Paramillo, y parte inferior de la Formación Potrerillos) se desarrollaron bosques mayormente siempreverdes subtropicales estacionales y bosques subtropicales esclerófilos. Durante este tiempo se produjo una diversificación de los representantes arbóreos de las Corystospermaceae, que se organizaron según dos líneas filéticas (cuneumxyloide y rhexoxyloide). Respecto de la organización caulinar, las corystospermas alcanzaron un alto grado de especialización al combinar diferentes tipos de variantes cambiales (cámbiumes, supernumerarios, sucesivos, remanentes, inverso, diferencial) (Bodnar, 2012). Esta organización caulinar les otorgó a las corystospermas arborescentes una mayor capacidad para sobrevivir en los ambientes del Triásico, con climas fuertemente estacionales, con inviernos secos y una actividad volcánica persistentes, ya que varios ciclos de floema activos les permitía una regeneración rápida y vigorosa de los tejidos luego de las heridas, y una mayor flexibilidad en sus troncos (Bodnar y Coturel, 2012).

Asociados a sistemas fluviales se desarrollaron bosques mayormente siempreverdes subtropicales, estacionales, donde las corystospermas conformaron el primer estrato arbóreo, por encima de las coníferas, con un sotobosque compuesto de helechos, y arbustos de corystospermas, peltaspermas y cycadales (Brea *et al.*, 2008; Bodnar, 2010; Bodnar *et al.*, 2019). Algo más alejados de los cuerpos de agua se emplazaban bosques esclerófilos compuestos casi exclusivamente por corystosperma achaparradas (Artabe *et al.*, 2001).

Vale la pena remarcar que, de acuerdo con un incremento constante en la aridez, a lo largo del Triásico Medio tardío los tipos foliares de las Coystospermaceae, como por ejemplo *Dicroidium* y *Johnstonia*, presentan una marcada tendencia a la reducción foliar, lo cual estaría indicando una mayor adaptación a las prevalecientes condiciones de aridez, siendo las especies monopinadas o de lámina entera abundantes

y dominantes hacia el Cortaderitano tardío-Floriano (Retallack, 1977), una característica que hoy en día se observa en comunidades vegetales xerofíticas. Un patrón semejante parecen también haber seguido las Peltaspermeaceae (Zamuner *et al.*, 2001).

En relación a los vertebrados del Triásico Medio tardío, edad Reptil Chañarensis Tardía, (Bonaparte, 1973), es importante recordar que a partir del descubrimiento de la localidad fosilífera de Los Chañares en la provincia de La Rioja hecha por el Profesor A.S. Romer y asistentes, en 1964, (Romer y Jensen, 1966), el registro fósil de tetrápodos de este subperiodo tuvo un incremento muy grande, no sólo en nuestro país sino también en el Sur de Brasil. La localidad de Los Chañares fue explorada y estudiada en los últimos 40 años en repetidas oportunidades por comisiones conjuntas de la Universidad de La Rioja y el Instituto Lillo de Tucumán, como así por parte de investigadores del Museo Argentino de Ciencia Naturales, lo que ha generado la formación de amplias colecciones locales que superan la registrada inicialmente por la comisión del Museum of Comparative Zoology de la Universidad de Harvard. El material fósil publicado y/o interpretado de Los Chañares incluye cinodontes traversodóntidos, probainognátidos, chiniquodóntidos y therioherpétidos, y dicinodontes. Los arcosauromorfos están bien representados por “rauisuquios”, proterochámpsidos, largerpétidos, lagosúquidos, doswéllidos y aetosaurios. Además se ha registrado un pequeño rincosaurio (Ezcurra *et al.*, 2015) y un pequeño y primitivo dinosauromorfo saurisquio (Novas, com.pers.).

Es remarcable que los cinodontes son muy frecuentes (en el caso de *Massetognathus*, este taxón representa más del 40% de toda la fauna de vertebrados del sector superior), pero poco diversos (representados solo por 4 especies), mientras que los arcosauriformes son relativamente escasos (representan menos del 18% del total de la fauna), pero notablemente diversos (se cuentan al menos unas 8 especies). Esto no representa un fenómeno aislado, puesto que un patrón semejante se ha indicado para otras localidades gondwánicas, incluyendo la Formación Río Mendoza, del Triásico Temprano (Mancuso *et al.*, 2014), y la Zona-Asociación de *Santacruzodon* (Secuencia Santa Cruz), en Brasil, en donde los cinodontes (especialmente los traversodóntidos), representan alrededor de 80% de la fauna.

El estudio de nuevos especímenes muestra que la dentición de los cinodontes traversodóntidos de Los Chañares se ha perfeccionado logrando una

oclusión alternada y un desplazamiento palinal, triturante hacia atrás.

Según estudios recientes de Crompton *et al.* (2017), estos cinodontes desarrollaron un sistema especial de la osificación de los huesos turbinales, capaces de humedecer el aire seco aspirado y también de reducir el contenido de agua de los aires muy húmedos. Es probable que esta especialización de la cavidad nasal de los traversodóntidos, que habría estado presente también en los taxones de la Zona-Asociación de *Dinodontosaurus* (Secuencia Pinheiros-Chiniquá de R.G.S), como así en cinodontes insectívoros y carnívoros del Triásico Medio, haya sido una adaptación para superar las fluctuaciones climáticas inferidas por estudios paleobotánicos (Petriella, 1979; Spalletti *et al.*, 1999). Otras especializaciones observadas en tetrápodos de Los Chañares se refieren al logro del bipedalismo en ciertos arcosaurios, un recurso para desplazarse a mayor velocidad y ver a mayor distancia, que ha comprometido a gran parte del esqueleto postcraniano, según lo indicamos a continuación:

a) modificación de las vértebras cervicales y las primeras dorsales y de sus sistemas muscular para conformar un cuello en forma de S, manteniendo el cráneo en posición horizontal;

b) modificación de los huesos pélvicos, con el sacro más firmemente unido a los iliones, una mayor lámina anterior del ilion para ampliar la musculatura con las extremidades posteriores;

c) profundización del acetábulo para fijar más firmemente la cabeza femoral a la pelvis;

d) desarrollo del digitigradismo en la extremidad posterior con fuertes modificaciones en las estructuras del astrágalo, calcáneo y extremos distales de la tibia y fibula, dando lugar a que la primitiva condición crurotarsal se modifique a la condición mesotarsal. Estos cambios y otros no citados aquí de los miembros anteriores, fueron el complejo fundamento del éxito de los arcosaurios posteriores del Triásico Superior y los del Jurásico que dieron lugar al surgimiento de las aves (Ostrom, 1978; Bakker, 1986; Agnolin y Novas, 2013).

La variada asociación de tetrápodos del Triásico Medio tardío también posee especies con gran importancia evolutiva, especialmente entre los Cynodontia y los Therocephalia, como los más antiguos representantes del linaje conducente a los Mammalia, se trata de *Protheriodon estudianti*, conocido por un cráneo y mandíbulas completos, perteneciente a la familia Therioherpetidae (Bonaparte *et al.*, 2006), en estratos pertenecientes a la Zona-Asocia-

ción de *Dinodontosaurus* (Secuencia Pinheiros-Chiniquá) de la localidad de Doña Francisca, del Estado del Río Grande do Sul, en el sur de Brasil.

Igualmente esta variada Fauna de tetrápodos, de Argentina y Brasil, con notables especializaciones anatómicas no registradas en asociaciones de tetrápodos del Triásico Medio temprano, indica un importante hiatus faunístico local pero que puede ser más extenso de lo interpretado hasta ahora, por cuanto los tetrápodos del Triásico Medio de Tanzania y Zambia (Sidor *et al.*, 2013), como así las nue-

vas asociaciones de tetrápodos del sector inferior de Los Chañares y de Santa María I (Ezcurra *et al.*, 2017; Martinelli *et al.*, 2017) siguen mostrando un gran hiatus entre el Triásico Medio temprano (Puestoviejense), Anisiano, y el Triásico Medio tardío (Chañarensis; Ladiniano), con grandes diferencias en el grado evolutivo de sus componentes, y también en la diversidad taxonómica que podría ser resultado de migraciones, o más probablemente de cenogénesis regionales desconocidas.

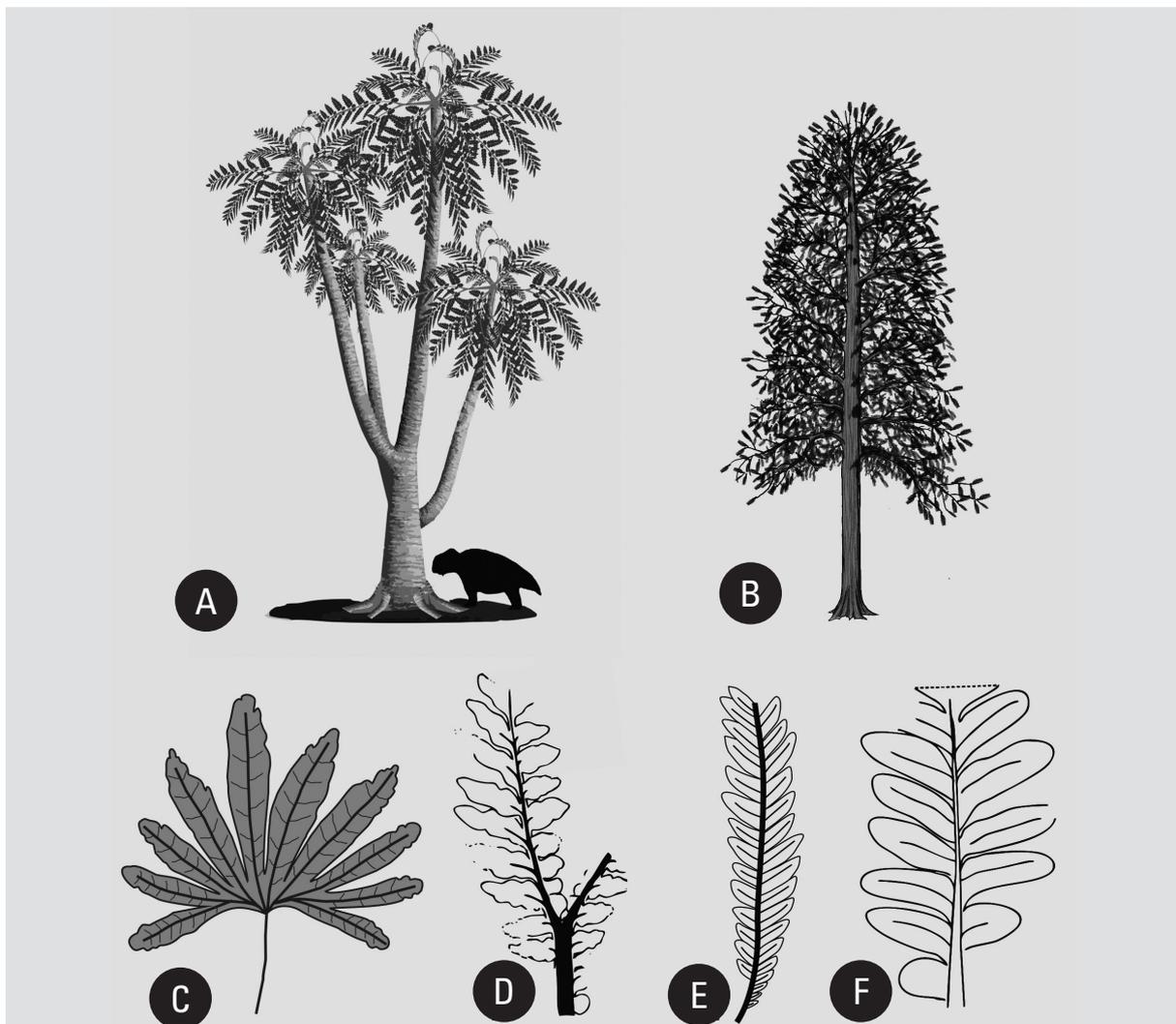


Lámina 21. Especies representativas de las floras del Triásico Medio tardío de la Argentina. A-B, elementos del estrato arbóreo; C-F, elementos arbustivos y del sotobosque. A. Reconstrucción de una corystosperma arbórea basada en la asociación de hojas de *Zuberia feistmantelii* Frenguelli 1943 y troncos de *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) Bodnar 2008. B. Reconstrucción de una conífera cupressácea basada en la asociación de hojas de *Elatocladus planus* (Feistmantel) Seward, 1919 y leño de *Juniperoxylon zamunerae* (Bodnar *et al.*) Ruiz y Bodnar 2019. C. *Dictyophyllum menendezii* Bodnar *et al.* 2018 (helecho dipteridáceo); D. *Dicroidium dubium* (Feistmantel) Gothan 1912 (corystosperma), E. *Scytophyllum bonettiae* Zamuner *et al.* 1999 (peltasperma); F. *Kurtziana cacheutensis* (Kurtz) Frenguelli 1942 (cycadal). A. Tomado de Bodnar *et al.* (2016); B. Tomado de Bodnar *et al.* (2015); C. Tomado de Bodnar *et al.* (2018); D. Modificado de Gnaedinger y Herbst (1998a); E. Dibujado por J. Bodnar para este libro; F. Modificado de Lutz *et al.* (2011).

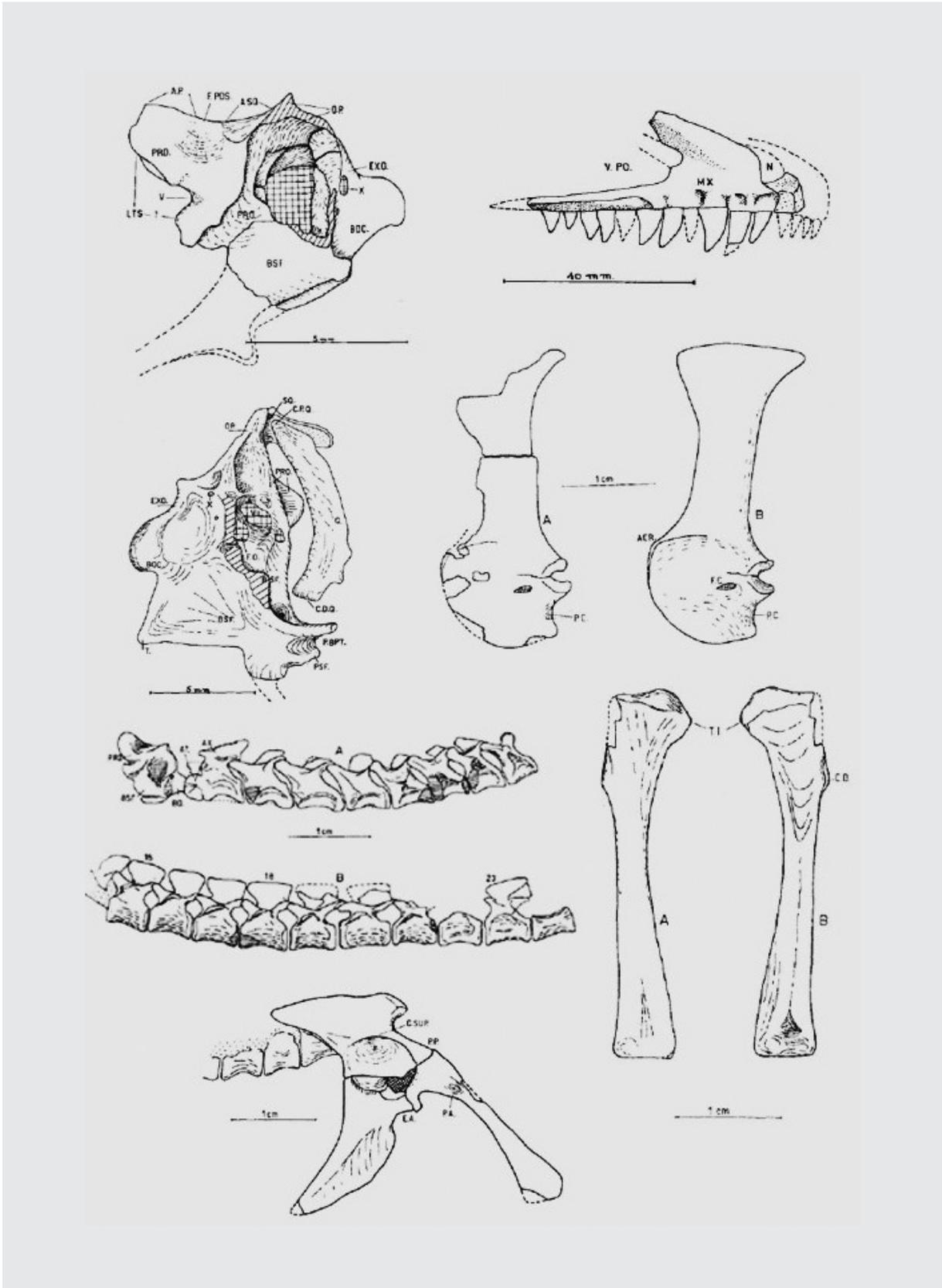


Lámina 22. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. A, vista lateral izquierda de la caja craneana; B, vista medial del maxilar y premaxilar del mismo; C, vista ventrolateral de la región posterior del cráneo; D, vista lateral de escapulo-coracoide; E, vista lateral de nueve vertebras anteriores y diez dorsales en vista lateral; F, vistas dorsal y ventral del húmero; G, vista lateral de la pelvis. Tomado de Bonaparte (1975).

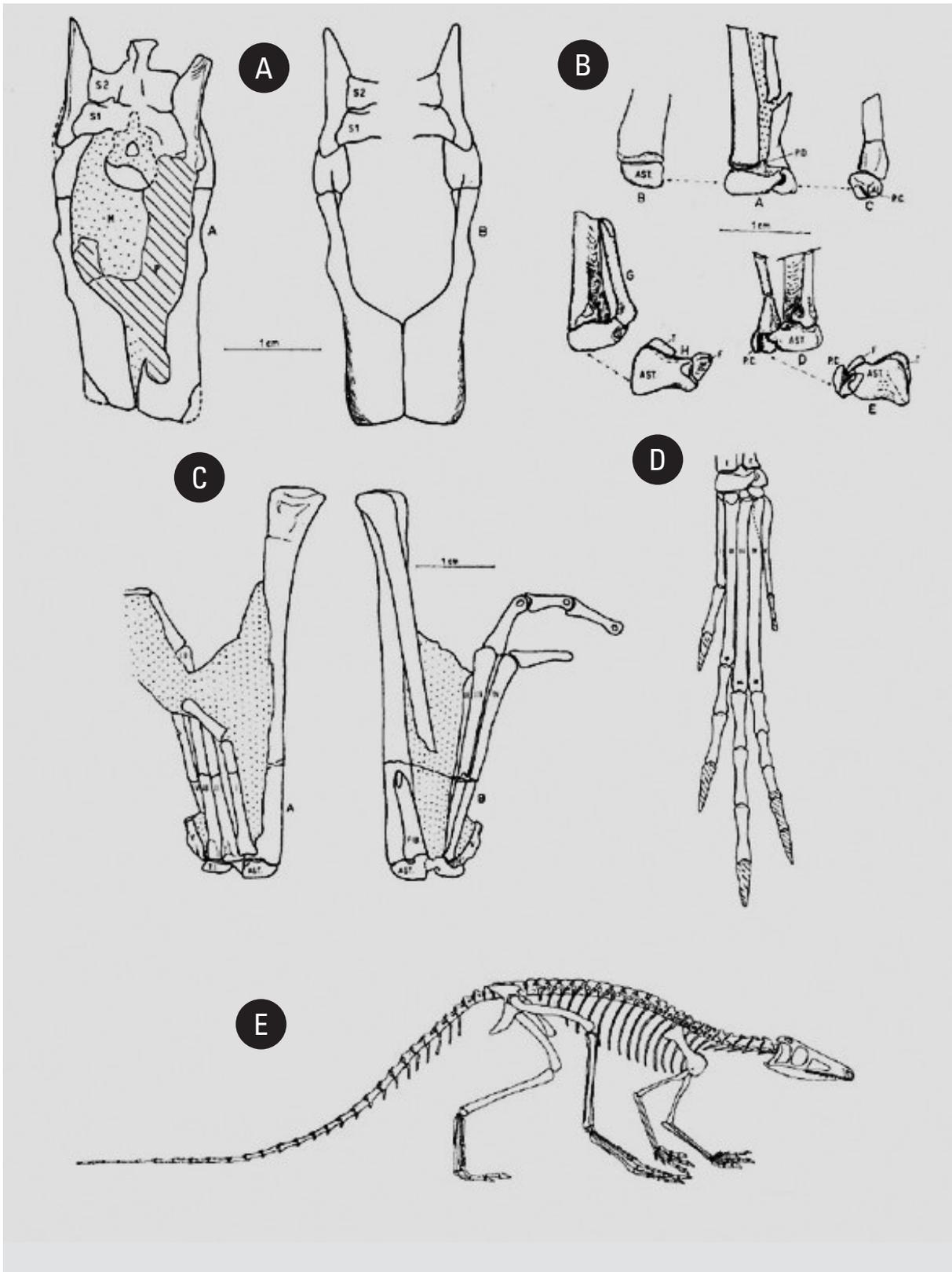


Lámina 23. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. A, vista anterior de la pelvis; B, tibia y fibula incompleta junto a los huesos tarsales; C, extremidad posterior; D, pie izquierdo en vista dorsal; E, reconstrucción del esqueleto en vista lateral. Esta especie fue originalmente estudiada por Romer (1971, 1972), y luego ampliamente estudiada por Bonaparte (1975), y se la consideró como un tipo ancestral a los dinosaurios saurisquios.

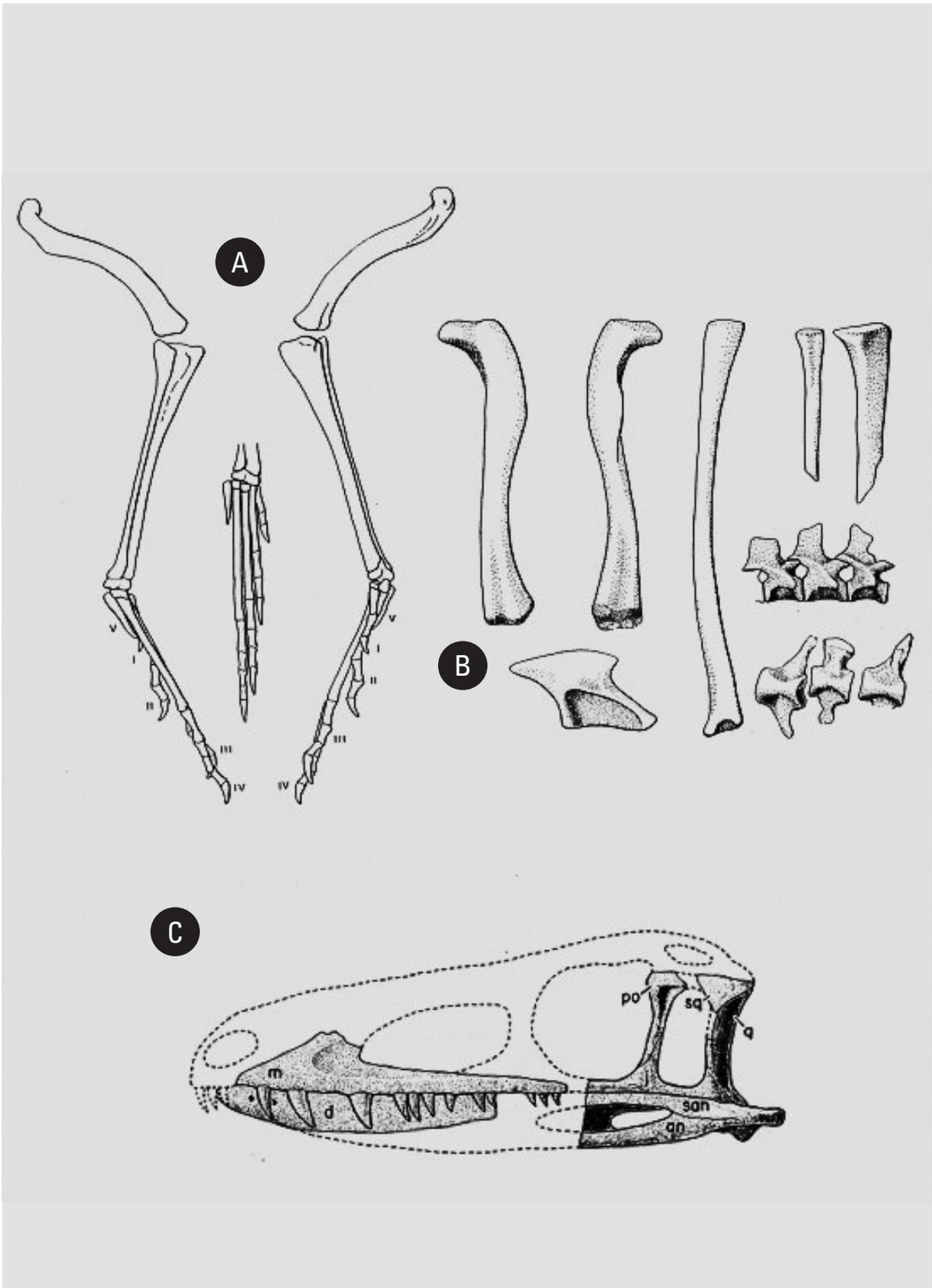


Lámina 24. *Lagerpeton chanarensis* Romer, 1972. A, miembro posterior derecho en tres vistas; B, vértebras y huesos apendiculares; C, vista lateral del cráneo incompleto de este dinosauriforme Chañarens superior.

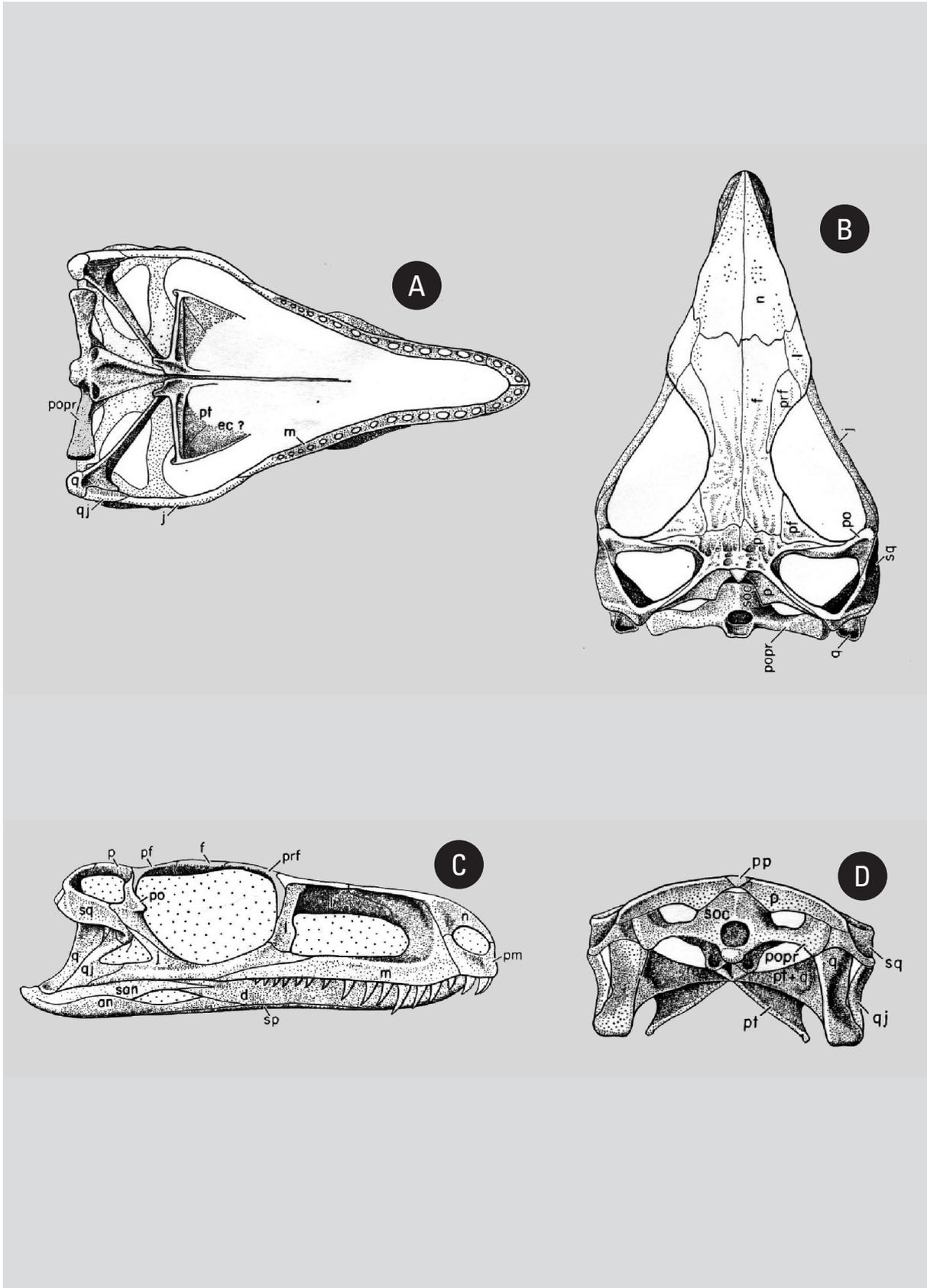


Lámina 25. *Gracilisuchus stipanicorum*, Romer, 1972, un arcosauomorfo basal. A-D, diversas vistas del cráneo y mandíbulas: A, vista palatina; B, vista dorsal; C, vista lateral derecha; D vista de la región occipital. Chañarensis superior.

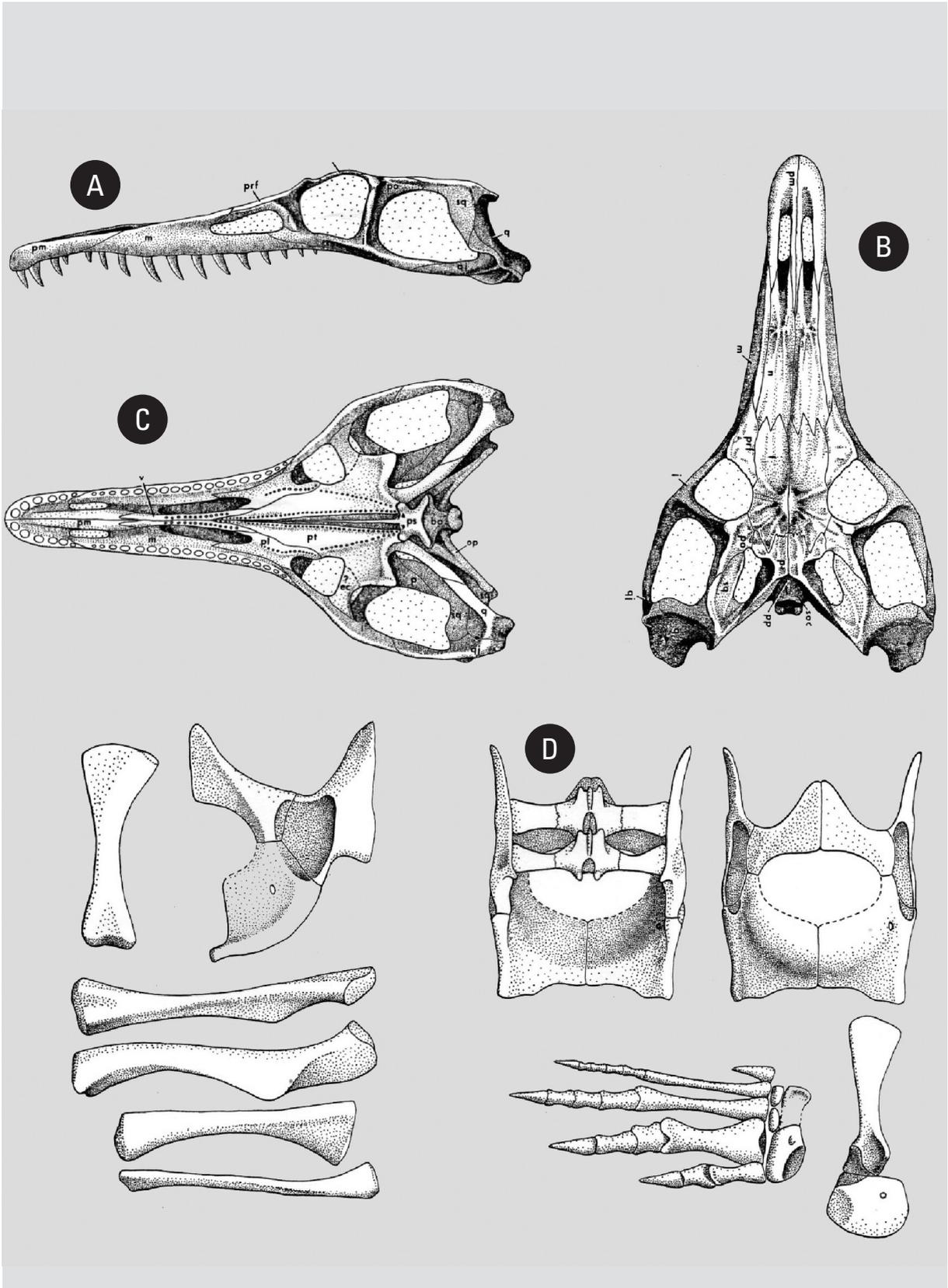


Lámina 26. *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971, un arcosauomorfo proterochámpsido. A, B y C, cráneo en vistas lateral, palatina y dorsal respectivamente; D, restos postcraneos: húmero y pelvis en vista lateral, pelvis en vista ventral y dorsal, fémur en dos vistas tibia y fibula según Romer (1972). Chañarenses Tardío.

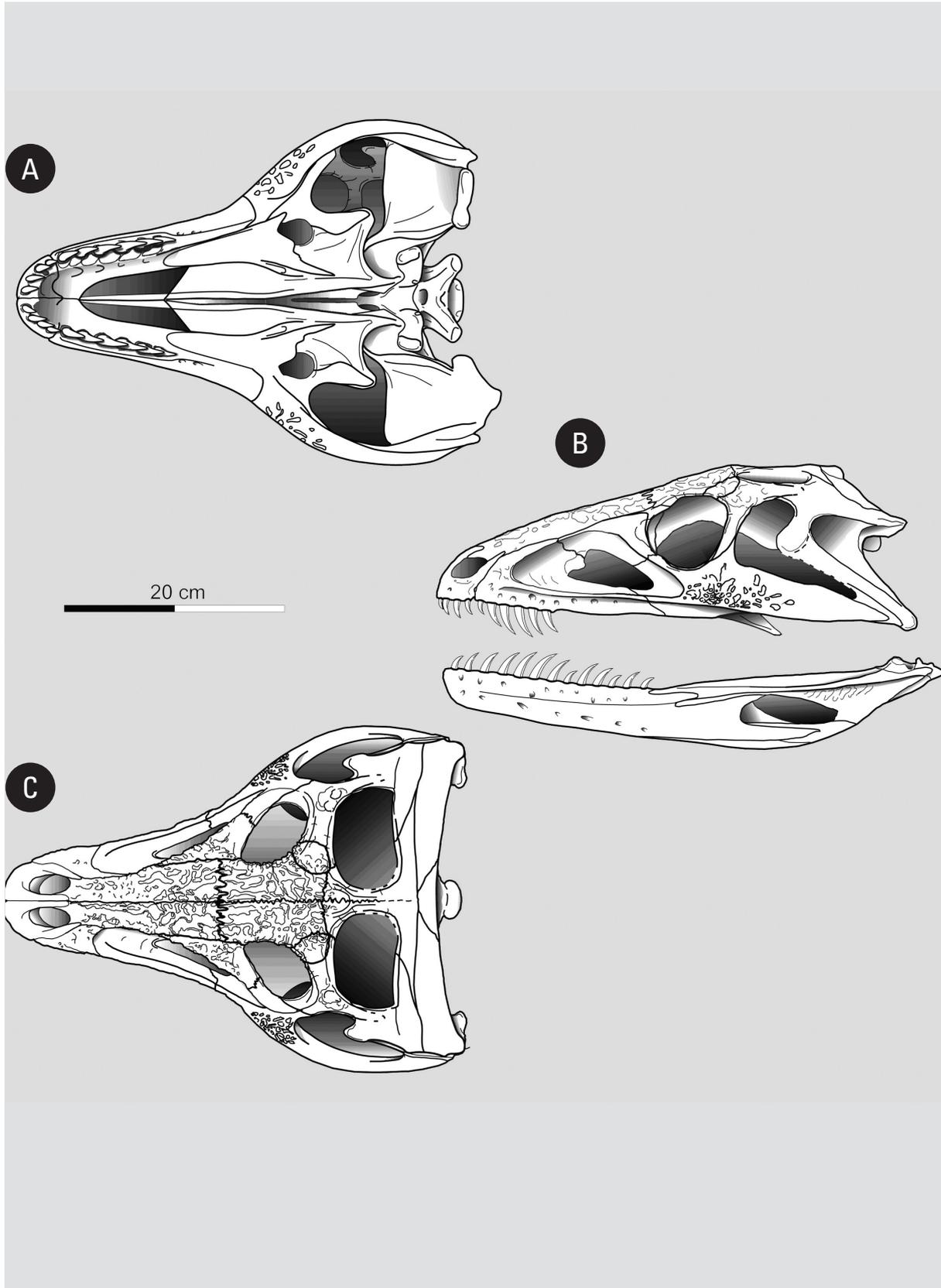


Lámina 27. *Tarjadia ruthae* Arcucci y Marsicano, 1998. A-C, cráneo del arcosaurio que caracteriza la zona inferior de la Formación Ischichuca “Chañares”. A, vista dorsal del cráneo; B, vista lateral del mismo; C, vista palatina del mismo. Esta biozona de *Tarjadia* es unos 3 millones de años más antigua que los clásicos niveles fosilíferos de la localidad de Los “Chañares”. Tomado de Ezcurra *et al.* (2017).

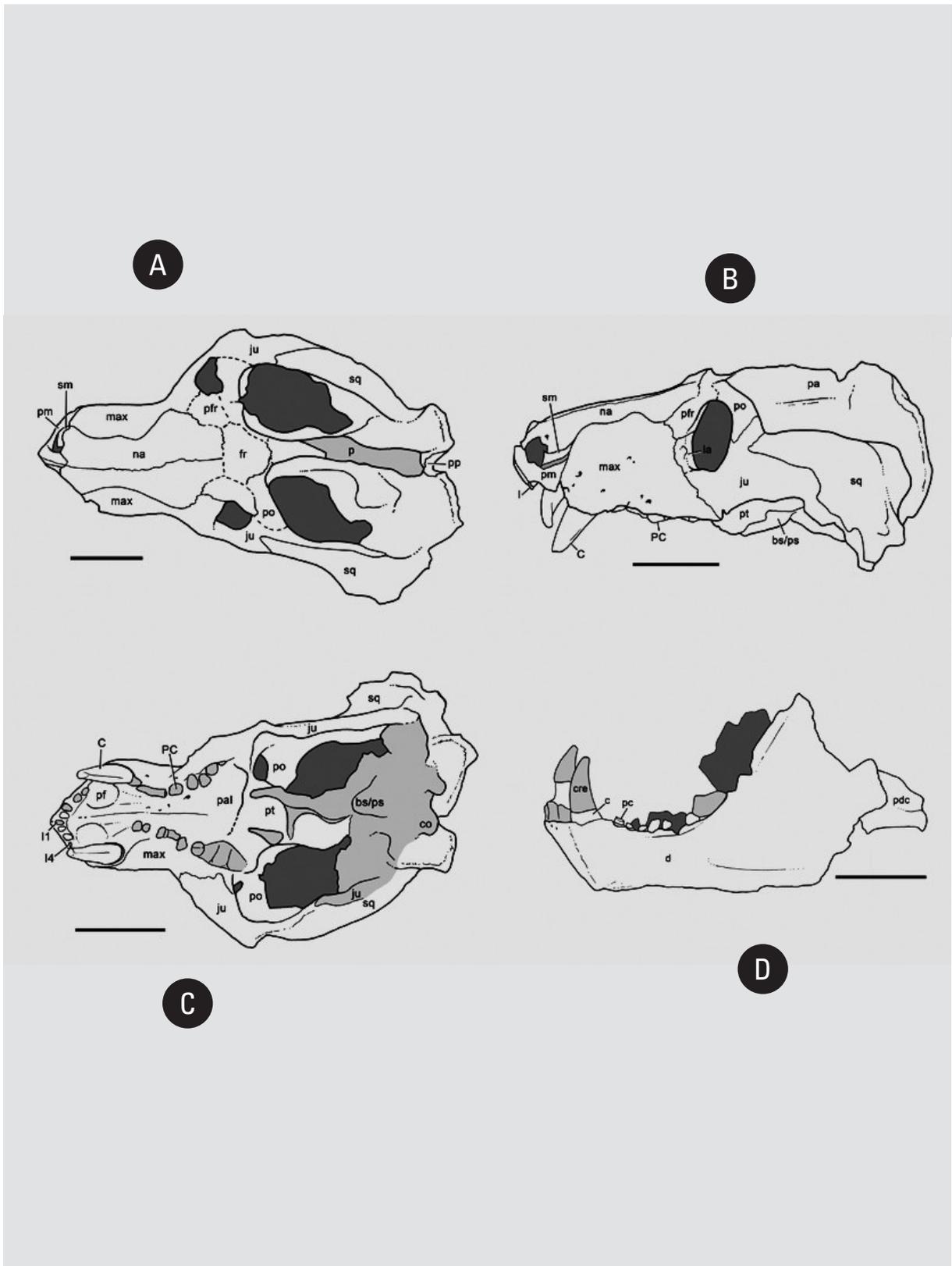


Lámina 28. *Aleodon cromptoni* Martinelli *et al.*, 2017. A, cráneo en vista dorsal; B, cráneo en vista lateral izquierda; C, cráneo en vista palatina; D, mandíbula izquierda en vista lateral. Procedente de los niveles basales de la Formación Santa María I (Secuencia Pinheiros-Chiniquá), edad correlacionable con el Chañarenses Temprano. Se trata del primer registro de *Aleodon* fuera de África. Tomado de Martinelli *et al.* (2017).

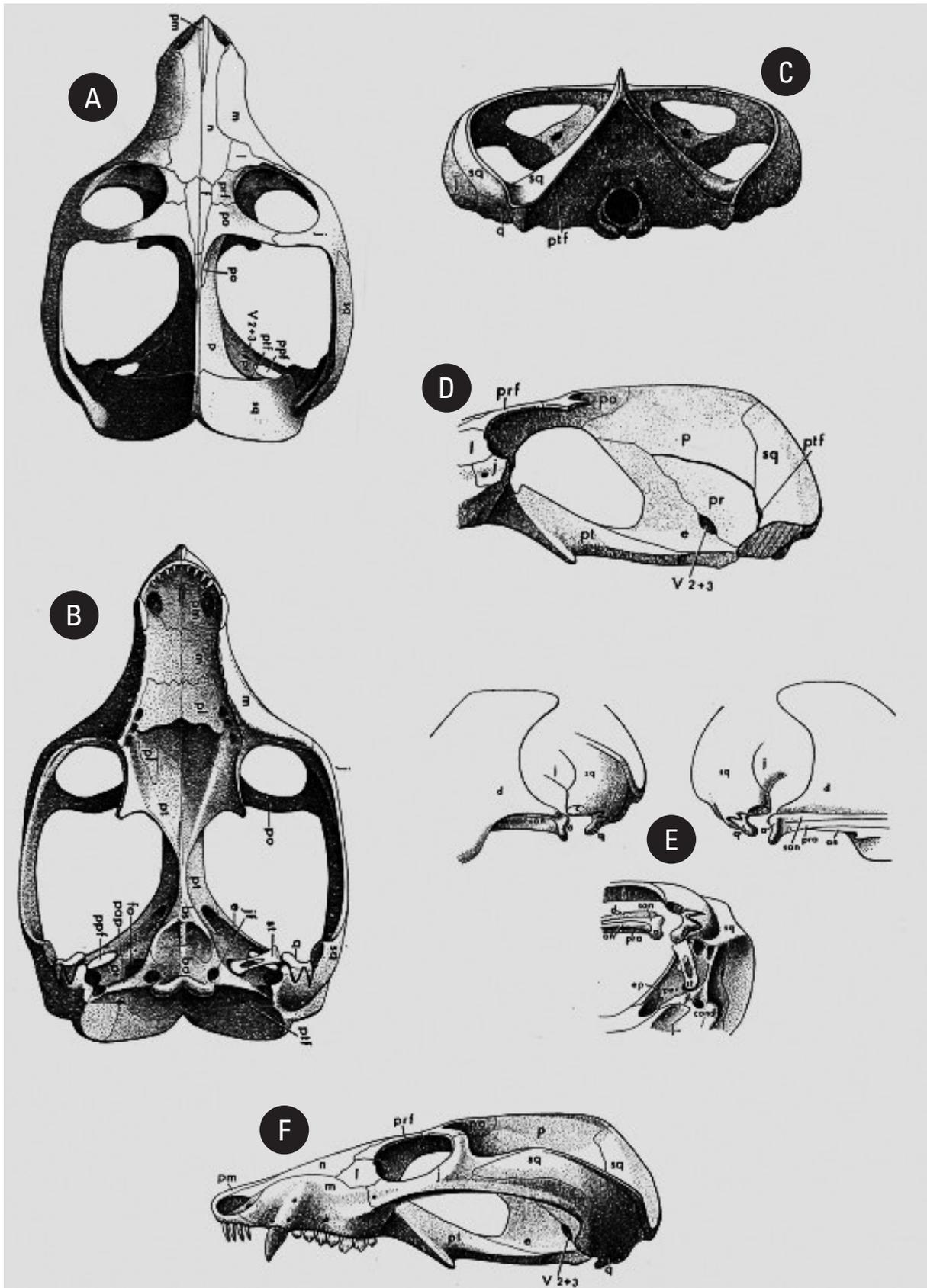


Lámina 29. *Probainognathus jenseni*, descrito originalmente por Romer (1970). Diversas vistas del cráneo: A, dorsal; B, vista palatina; C, vista occipital; D, detalle de la región temporal; E, detalles de la articulación mandibular; F, vista lateral del cráneo. Proceden del Chañarensis Tardío.

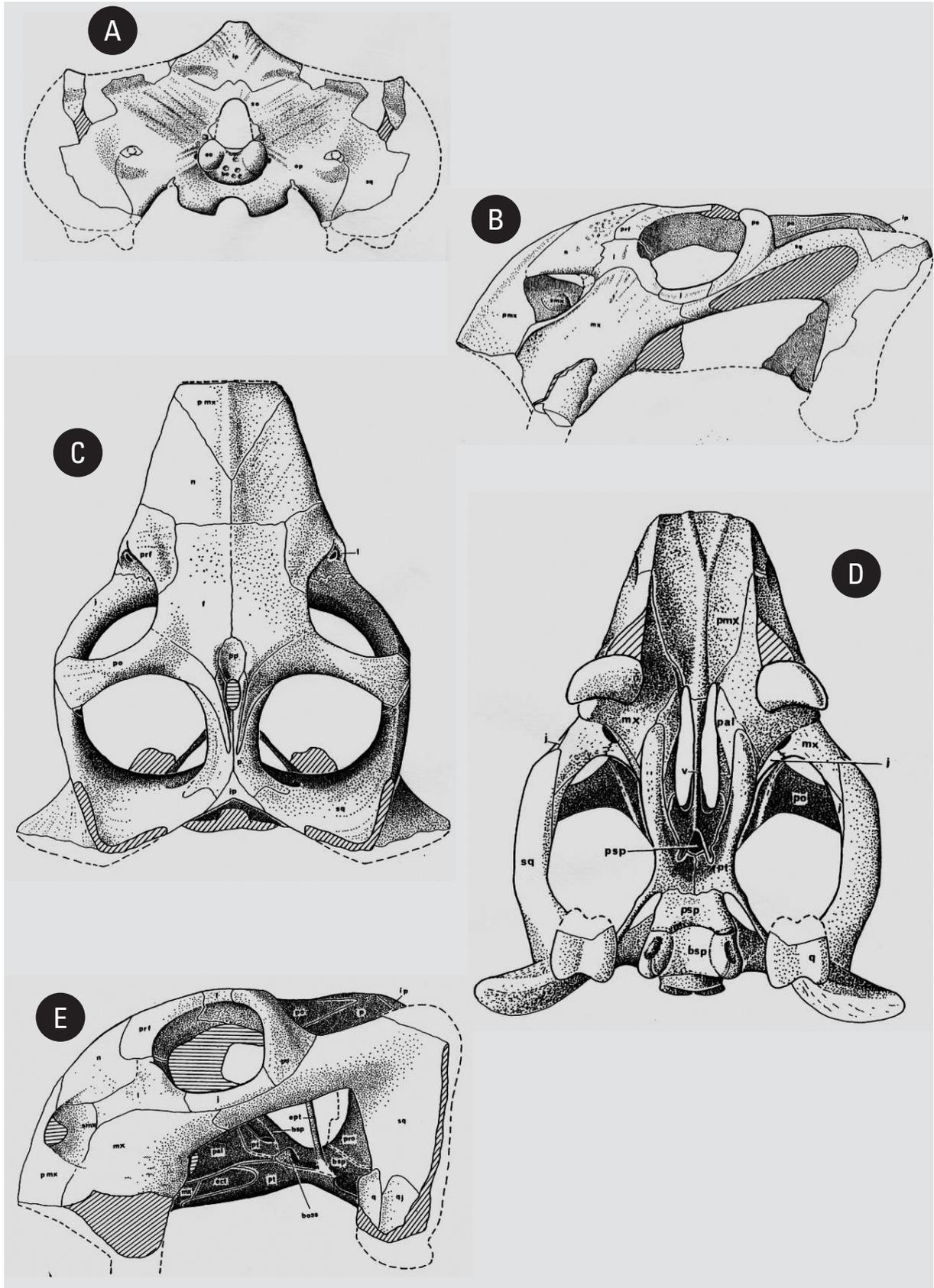


Lámina 30. *Chanaria platyceps* Cox, 1968. Vistas del cráneo holotipo. A, vista occipital; B, vista lateral izquierda. *Dinodontosaurus brevirostris* Cox, 1968, cráneo en vistas: C, dorsal; D, palatina; E, lateral izquierda. Proceden del Chañarensis Tardío.

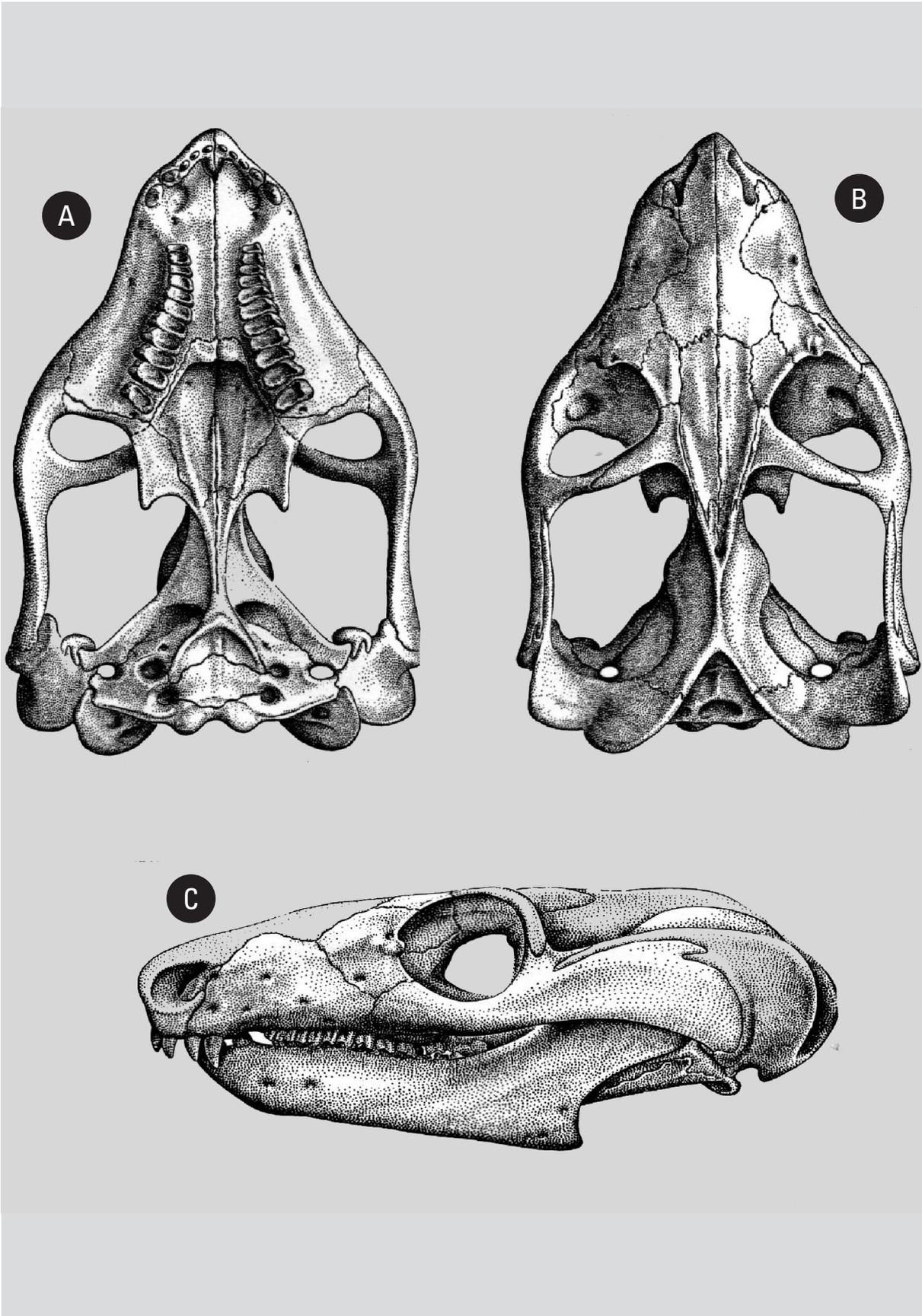


Lámina 31. *Massetognathus pascuali* Romer, 1967. A, vista palatina; B, dorsal y C, cráneo y mandíbula en vista lateral izquierda. Es el cinodonte más frecuente en los niveles superiores de Los Chañares.

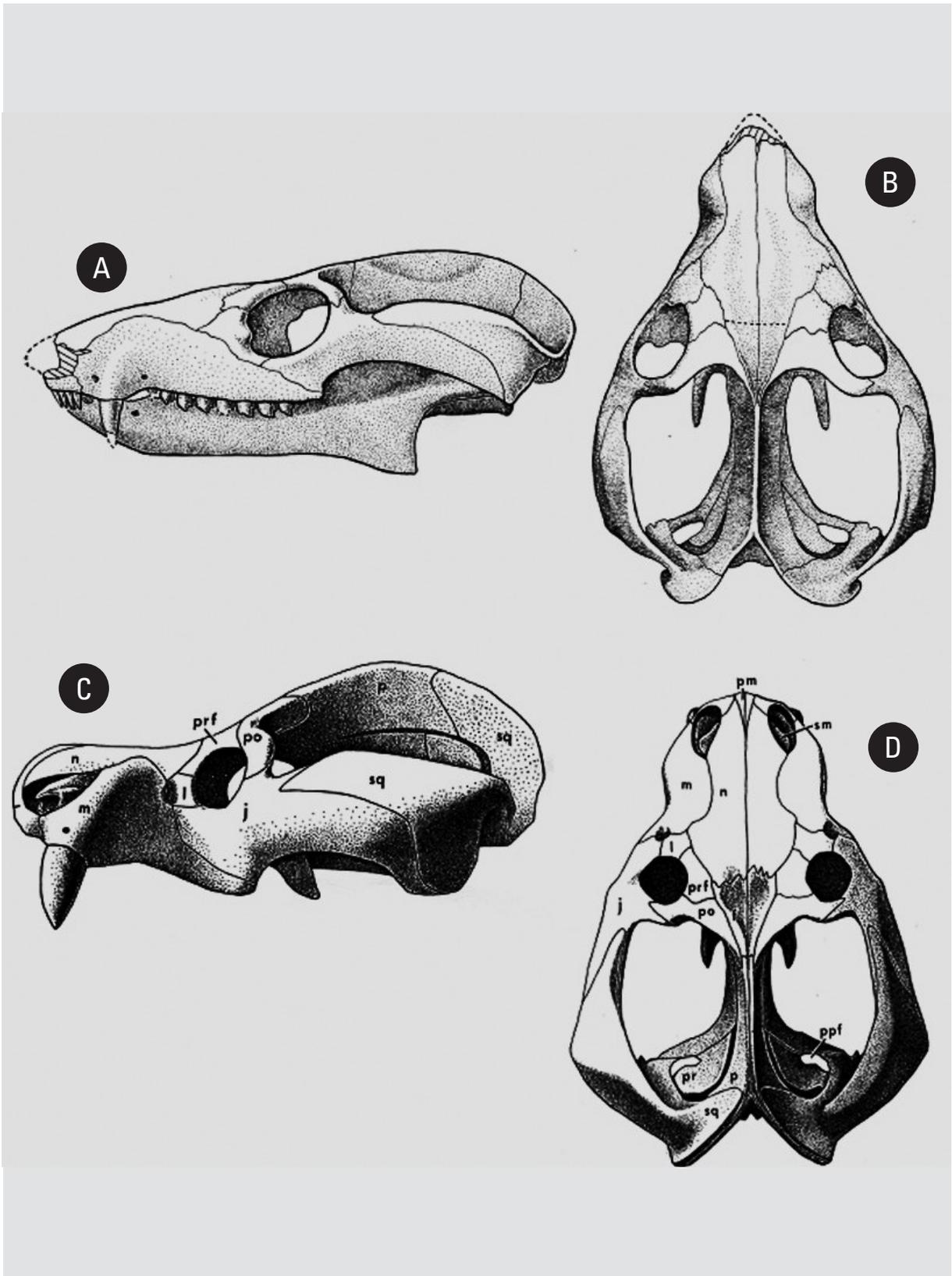


Lámina 32. *Probelesodon minor* Romer, 1973. Figs. A-B, vistas lateral del cráneo y mandíbula y dorsal del cráneo, de este cinodonte carnívoro. Figs. C y D, *Belesodon magnificus* von Huene, 1936, vista lateral y dorsal del cráneo del cinodonte carnívoro gigantesco. Material procedente de la Formación Santa María (Secuencia Pinheiros-Chiniquá), en la localidad de Chiniquá, R.G.S. Brasil. Según algunos autores sería sinónimo de *Chiniquodon theotonicus*.

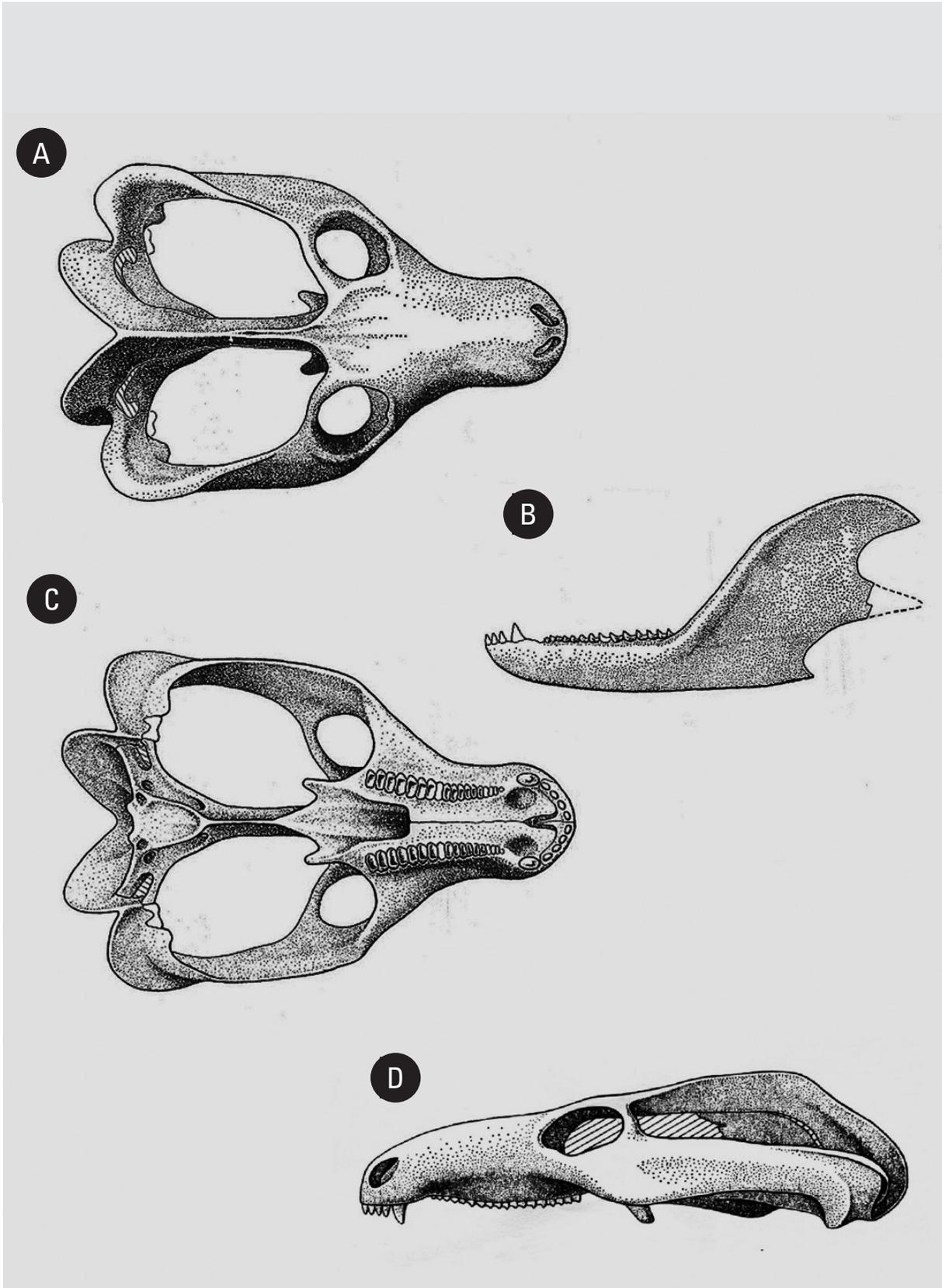


Lámina 33. *Megagomphodon oligodens* Romer, 1972. Vistas del cráneo y mandíbula: A, vistas dorsal del cráneo; B, mandíbula izquierda; C, vista palatina del cráneo; D, vista lateral izquierda del cráneo de la misma especie. La validez de este género ha sido objetada por estudios de desarrollo ontogenético, pero la gran experiencia del profesor Romer pone en dudas las objeciones. Chañarensense Superior.

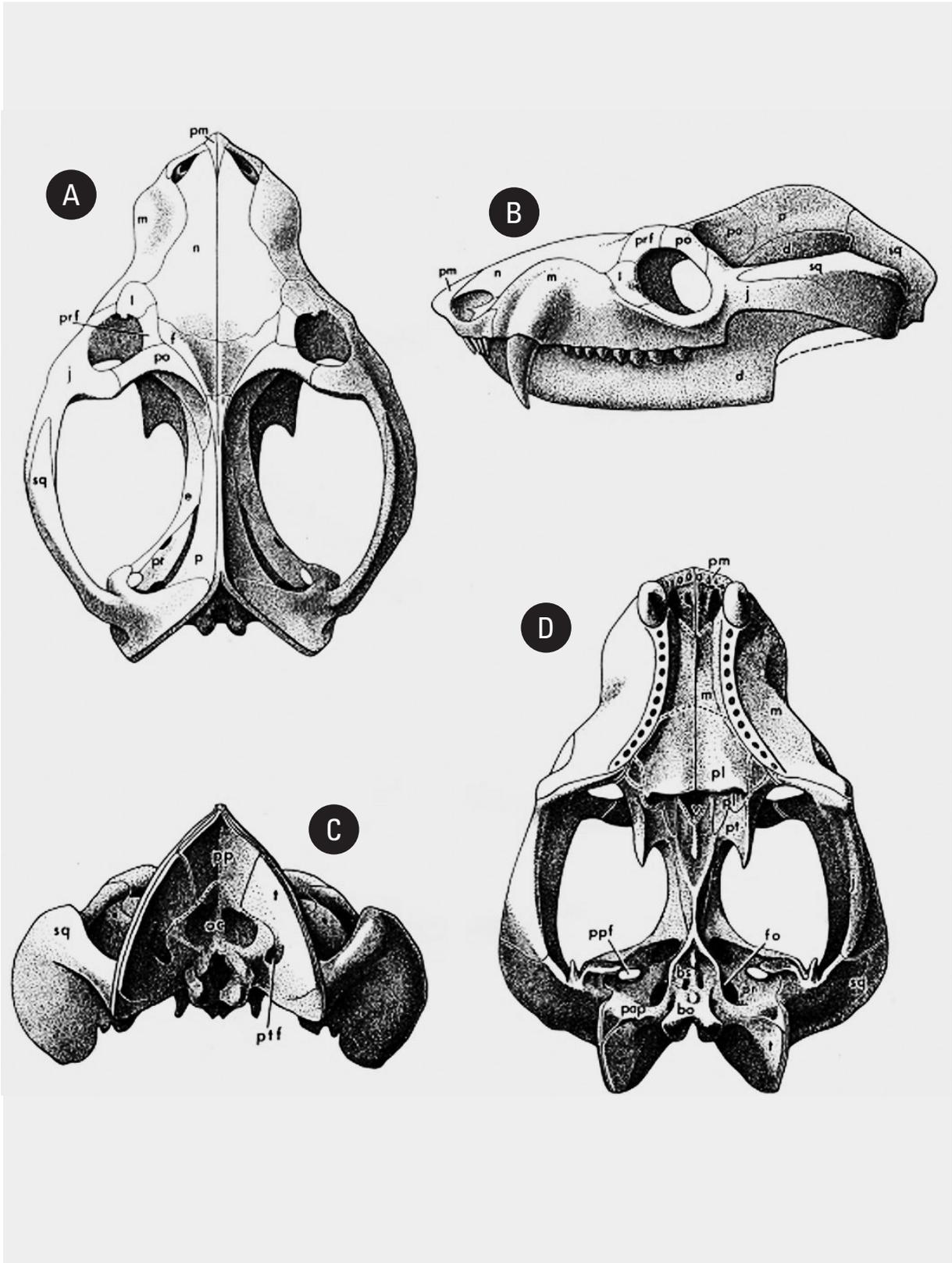


Lámina 34. *Chiniquodon theotonicus* von Huene, 1936. Vistas del cráneo y mandíbula del cinodonte carnívoro: A, vistas dorsal del cráneo; B, vista lateral del cráneo y mandibular. C y D, *Belesodon magnificus* von Huene, 1936, C, reconstrucción de la vista occipital; D, vista palatina del cráneo. Procedentes de Formación Santa María, Chiniquá, R.G.S., Brasil. Este es el ejemplar más gigantesco que se conoce de un cinodonte carnívoro de Gondwana.

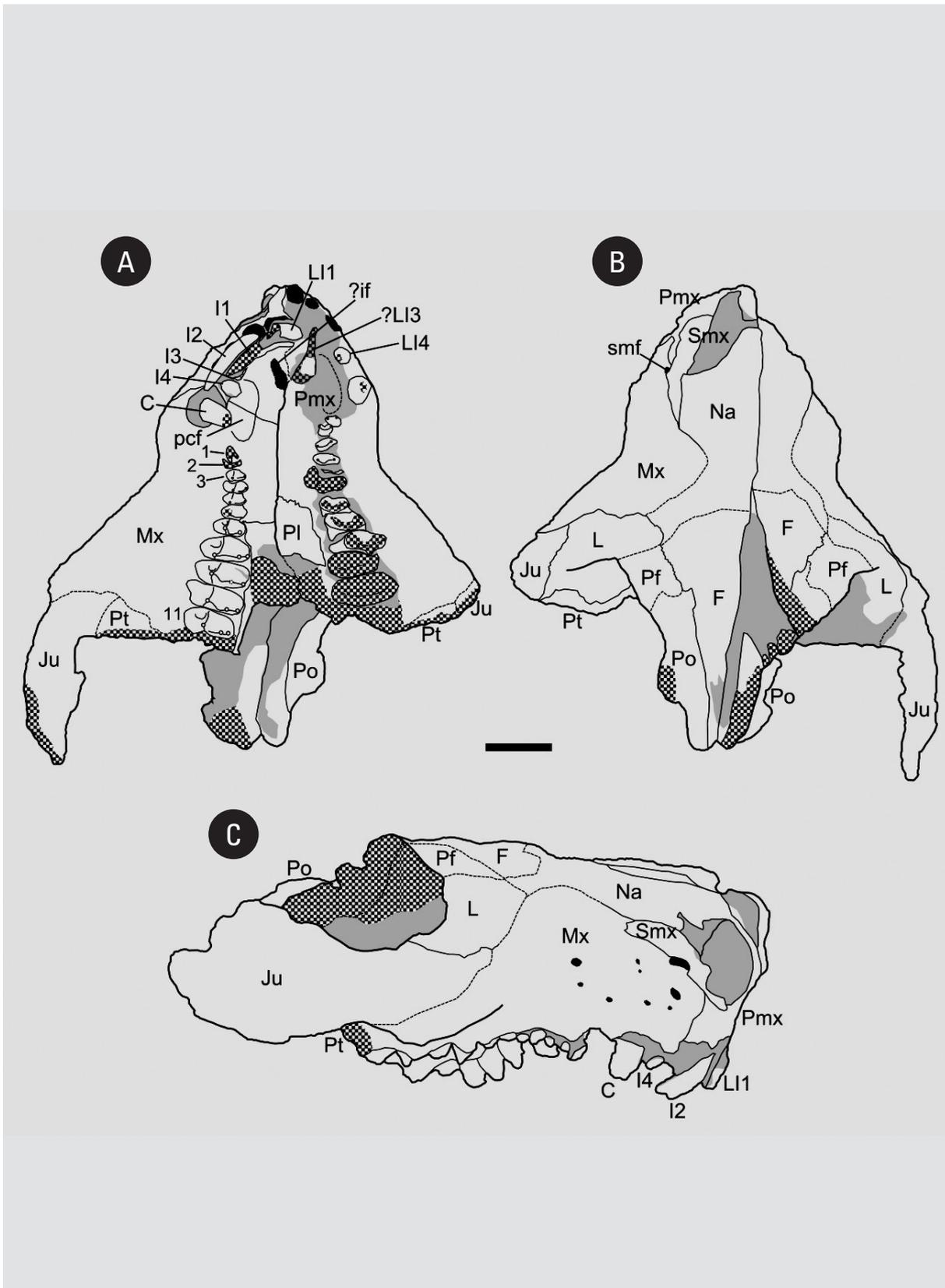


Lámina 35. *Scalenodon ribeiroae* Melo *et al.*, 2017. Fragmento anterior del cráneo en vistas: A, dorsal; B, palatina; C, lateral derecho. Proveniente del sector más inferior de la Secuencia Santa María I. El género *Scalenodon*, citado por primera vez fuera de África, proviene de niveles equivalentes al sector inferior de la Formación “Chañares”. Tomado de Melo *et al.* (2017).

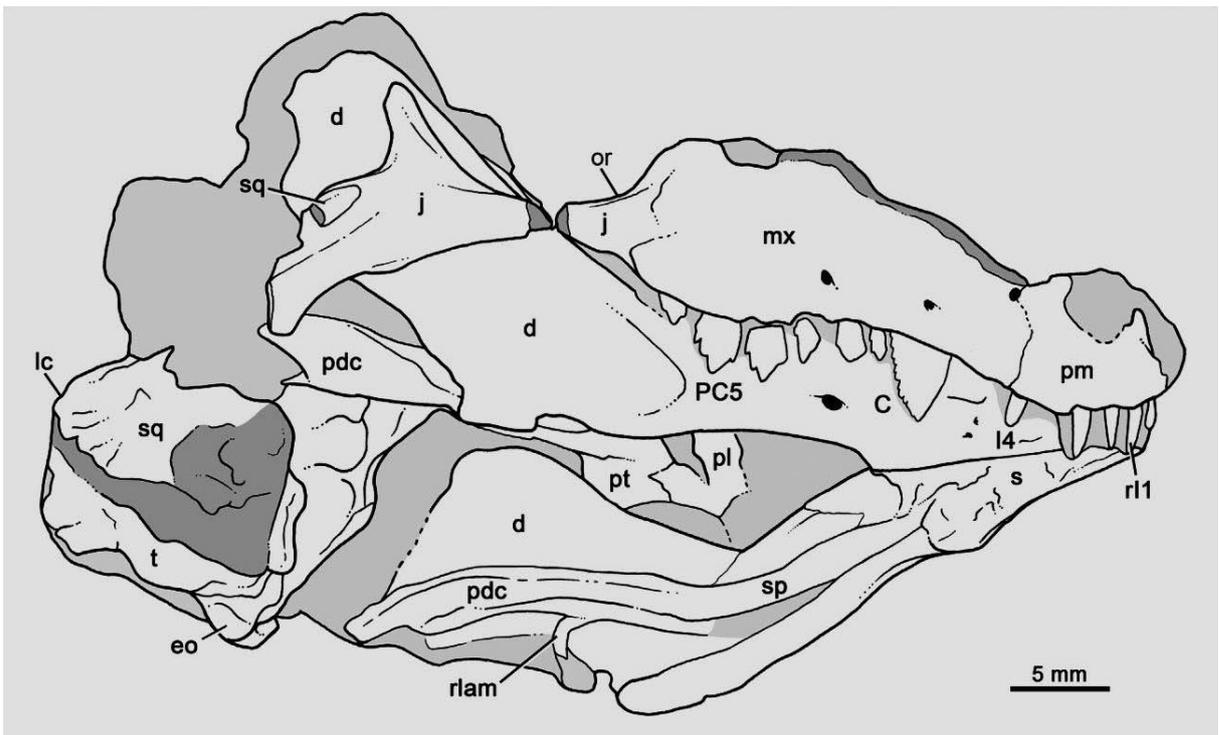
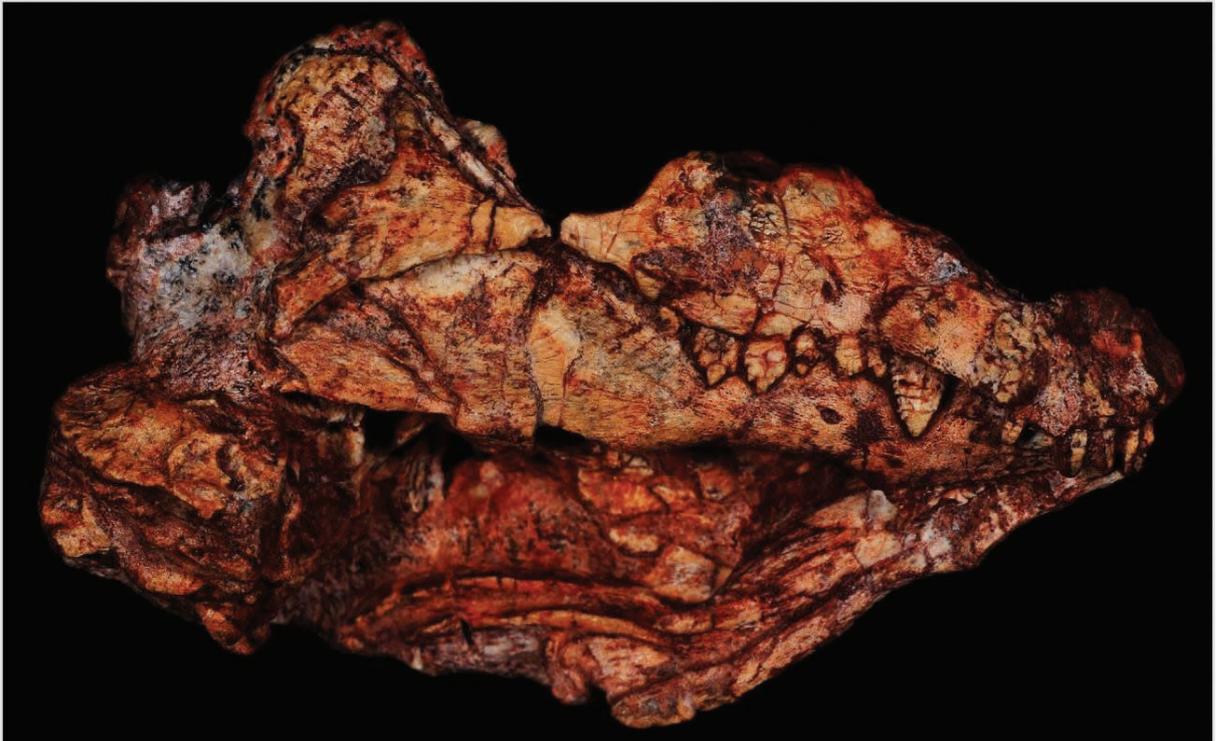


Lámina 36. *Bonacynodon schultzi* Martinelli *et al.*, 2017. Vista ventrolateral del cráneo de un pequeño y nuevo cinodonte carnívoro de los niveles basales de la Formación Santa María I, correlacionable con los niveles del Chañarenses Temprano. Tomado de Martinelli *et al.* (2017)

Capítulo VII

EL TRIÁSICO TARDÍO

Abstract. Late Triassic. In this sub-period, which is the longest of the period, plants (i.e., conifers) and tetrapods (i.e., mammals and dinosaurs) began their extended and significant history and underwent several fundamental evolutionary steps. A variety of pre-dinosaurs inhabited Brazil and Argentina during the early Late Triassic, which were misinterpreted by most authors as true Saurischians and Ornithischians. Large basal sauropodomorphs from the late Middle Triassic survived through the whole Late Triassic, despite their quadrupedal and crurotarsal conditions. The assemblages from Early Coloradian in Argentina and Riograndia Zone in Brazil allow us to reconstruct the first evolutionary steps of the saurischian dinosaurs (*Guaibasaurus*) and the Therioherpetidae, which had mammaliaform skulls (exceptionally complete and well-preserved) and postcranial skeletons. This family provides new insight on the origin of mammals and a better understanding of the morpho-functional relationship among the non-mammaliaform Cynodontia and Therocephalia of the Late Triassic. In Argentina, such assemblage is represented in the uppermost levels of Los Colorados Formation (Late Coloradian) and includes primitive plantigrade archosauromorphs, basal crocodyliforms, Ornithosuchidae, and small and giant “prosauropods” (with {up to // about} 80-cm long femurs). The study of giant sauropod species revealed a relationship between body size and complexity and height of dorsal vertebrae. It is likely that the “prosauropods” from Los Colorados were not the ancestors of the Jurassic sauropods.

Generalidades

El Triásico Tardío o Superior es el más extenso temporalmente de los subperíodos triásicos, con una duración del orden de más de 30 millones de años (Ezcurra, 2010), razón por la que abarca una gran cantidad de acontecimientos paleobiológicos, como extinciones, recambio de faunas y floras, y fuertes variaciones climáticas (*e.g.* Morel *et al.*,

2001; Spalletti *et al.*, 2003). Por ello hemos creído útil dividir el tratamiento del Triásico Tardío en tres secciones, según la sucesión y caracteres de sus asociaciones de tetrápodos: Ischigualestense, Coloradense Inferior y Coloradense Superior (véase Bonaparte, 1973).

Triásico Tardío temprano



Lamina 37. *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte *et al.*, 1999. Uno de los dinosaurios saurisquios más primitivos, con muchos caracteres anatómicos de terópodos. Aún se desconocen sus afinidades filogenéticas. Formación Caturrita, R.G.S., Brasil. Ilustración por Jorge Blanco.

Esta sección basal del Triásico Tardío está integrada por diversas unidades estratigráficas de Argentina y Brasil que han aportado variados restos de plantas y tetrápodos que han servido de base para el reconocimiento de edades locales (Bonaparte, 1973; Morel *et al.*, 2001; Langer y Schultz, 2007; Bonaparte *et al.*, 2007).

Las unidades sedimentarias referidas a este intervalo en Argentina y Brasil se caracterizan por un variado contenido fósil de plantas y tetrápodos menos diversos que en El Chañarensis. Son ellas las Formaciones Ischigualasto (Frenguelli, 1944), Potrerillos, Cacheuta (Truempy y Lehz, 1937), y otras equivalentes.

En el Sur de Brasil los depósitos del Triásico Tardío temprano se limitan a los niveles inferiores de la Secuencia Candelaria e integran a la biozona de Asociación de *Hyperodapedon* (Horn *et al.*, 2014).

Las diversas plantas registradas en la sección inferior del Triásico Tardío son parte de la Flora de *Dicroidium*.

Entre las unidades estratigráficas de relevancia que han brindado evidencias vegetales se cuentan las Formaciones Potrerillos (provincia de Mendoza) e Ischigualasto (provincia de San Juan) (Artabe *et al.*, 2001). Este lapso temporal se caracteriza por la reducción en número de especies de las corys-

tospermáceas arborescentes, y comienza aquí el apogeo de las corystospermas herbáceo-arbustivas (Morel, 1991, 1994). En concomitancia con la reducción de Corystospermaceae arbóreas, las coníferas (*i.e.* Voltziaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae y Curpressaceae) y ginkgoales se convierten en las especies de porte arbóreo dominantes en los bosques (Spalletti *et al.*, 2003).

La mayoría de los tetrápodos de este subperíodo de Argentina provienen de las Formaciones Cacheuta e Ischigualasto, los que permitieron reconocer la Edad Reptil Ischigualastense (Bonaparte, 1973). Se compone de los laberintodontes *Pelorocephalus* (Cabrera, 1944; Bonaparte, 1975) y *Promastodontosaurus* (Bonaparte, 1963). De la Formación Ischigualasto y mayormente del tercio inferior de esa unidad, se han registrado excelentes materiales de primitivos dinosaurios Herrerasauridae: *Herrerasaurus* Reig 1963, *Ischisaurus* Reig, 1963, *Sanjuansaurus* Alcober y Martínez, 2010, *Freguellisaurus* Novas, 1986, y Guaibasauridae: *Eoraptor* Sereno *et al.*, 1993, *Chromogisaurus* Ezcurra, 2010, *Eodromaeus* Martínez *et al.*, 2013 y *Panphagia* Martínez y Alcober, 2010. Todos ellos notablemente más derivados que los arcosaurios de Los Chañares, indicando la presencia de un considerable hiatus morfológico entre unos y otros, eventualmente representado por el espacio temporal de la Formación Los Rastros.

Los trabajos de exploración y recolección de vertebrados en la Formación Ischigualasto, en la Hoyada homónima, hoy Valle de la Luna, se iniciaron en forma continuada a partir de 1959, desde el Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, con la iniciativa de los Dres. O. A. Reig y S. Archangelsky, y la participación activa de G. Scaglia y J. F. Bonaparte, alentados por la exitosa expedición dirigida por el Profesor A. S. Romer, del Museum of Comparative Zoology, en 1958. Este episodio inicial en la investigación paleontológica de nuestro Triásico, marcó el inicio de una fructífera etapa de estudios mesozoicos para nuestro país, centrado hasta entonces al estudio paleontológico del Cenozoico, encabezado por figuras tales como Ameghino, Kraglievich, Simpson, Pascual, etc. Los nuevos clados descubiertos en esos años en Ischigualasto han generado, en más de 50 años, un aluvión de nuevos profesionales dedicados al estudio de la evolución de diversos tetrápodos mesozoicos, y variados y amplios trabajos de análisis de las especies nuevas descubiertas, lo que dio lugar a integrar exhibiciones ex-

cepcionales de tetrápodos mesozoicos de América del Sur en países del hemisferio norte.

Los tetrápodos de este intervalo se caracterizaron por presentar varias especies de dinosaurios de clados primitivos como ser Herrerasauridae, Guaibasauridae, o Pisanosauridae, ninguno de ellos relacionados de manera directa con los dinosaurios Sauropodomorpha, Theropoda u Ornithischia post-carnianos (Bonaparte, 2007; Novas, 2009; Agnolin y Rozadilla, 2010). Formas tales como *Eoraptor*, *Panphagia*, *Saturnalia*, y *Chromogisaurus*, propuestas como ancestros de Sauropodomorpha, parecen no encontrarse relacionados de manera directa con dicho clado. Así, trabajos en preparación por los autores resultan en el reconocimiento que durante el Carniano no existieron registros ciertos de Theropoda, Sauropodomorpha u Ornithischia, idea sostenida por diversos autores previos (Bonaparte *et al.*, 1999; 2006; Thulborn, 2006; Bonaparte, 2007; Novas, 2009). Vale la pena aclarar que registros de supuestos terópodos carnianos en Europa y Estados Unidos han sido re-fechaos y resultaron ser de edad Noriana (véase Brusatte *et al.*, 2010; Rauhut y Hungerbühler, 2000). Al igual de lo que ocurre con Theropoda, verdaderos Sauropodomorpha se reconocen exclusivamente sólo para el Noriano.

Otros arcosaurios ischigualastenses incluyen los proterocámpsidos (*Proterochampsia*, *Pseudochampsia*; Reig, 1959; Trotteyn y Ezcurra, 2014), aetosaurios (*Aetosauroides*; Casamiquela, 1960, 1961, 1967), los “rauisuquios” (*Prestosuchus*, *Saurosuchus*, Reig, 1959), lagerpétidos (Martínez *et al.*, 2013), silesáuridos (representados por *Pisanosaurus* e *Ignotosaurus*. Martínez *et al.*, 2013; Agnolin y Rozadilla, 2017) y poposaurios (*Sillosuchus*, Alcober y Parrish, 1997). También rincosaurios del género *Hyperodapedon* son muy frecuentes (Martínez *et al.*, 2011, 2013). Entre los cinodontes traversodóntidos, *Exaeretodon* es muy abundante junto a los rincosaurios, en tanto que de *Ischignathus* se han registrado pocos ejemplares. Los cinodontes insectívoros y carnívoros como *Chiniquodon*, *Ecteninion*, *Diegocanis* y cf. *Probainognathus*, son poco frecuentes (Martínez *et al.*, 2011, 2013).

En cuanto a los dicinodontes (Pretto *et al.*, 2015; Cabreira *et al.*, 2011; 2016), se han registrado con cierta frecuencia restos de *Ischigualastia* (Cox, 1964), aparentemente el único taxón sobreviviente de este grupo de especializados terápsidos.

Recientemente, Martínez *et al.* (2011, 2013) han analizado en detalle la fauna ischigualastense

y la variación en la diversidad y abundancia de los diferentes linajes de vertebrados a lo largo de la secuencia de la Formación Ischigualasto. Estos autores concluyeron de manera lógica, que a lo largo de esta secuencia pueden reconocerse diferentes asociaciones faunísticas, especialmente distinguibles por las distintas proporciones de vertebrados registrados.

En el Sur de Brasil, los tetrápodos de la Biozona de *Hyperodapedon* de la Formación Santa María de RGS., se conocen a partir de la obra de F. von Huene (1936-42). Este autor estudió una variada asociación de tetrápodos similares a la Fauna de edad Ischigualastense de Argentina.

Recientemente, de estos estratos se extrajo gran parte del esqueleto del lagerpétido *Ixalerpeton polesinensis* (Cabreira *et al.*, 2016). Esta especie incluye materiales de los miembros y el cráneo que demuestran que los lagerpétidos constituyeron un grupo muy particular, y posiblemente no relacionados cercanamente a los dinosaurios. De hecho, el material craneano muestra rasgos marcadamente más primitivos cuando *Ixalerpeton* es comparado con dinosaurios basales como *Eoraptor* y *Herre-rasaurus*. *Ixalerpeton* demuestra que los lagerpétidos constituyeron un linaje muy especializado de arcosaurios con una conformación anatómica inédita. En este sentido, Novas y Agnolin (2016) han propuesto que este linaje tal vez no estuviera cercanamente relacionado a los Dinosauriformes.

Los dinosaurios de la Biozona de *Hyperodapedon*, al igual de lo que ocurre en el Ischigualastense argentino, se encuentran representados por varias formas basales, como ser *Buriolestes schultzi*, *Pampadromaeus barberenai*, *Bagualosaurus agudoensis*, todos ellos relacionados al origen de los Sauropodomorpha (Cabreira *et al.*, 2011, 2016; Pretto *et al.*, 2018). Sin embargo, como hemos indicado más arriba, estas formas posiblemente no se encuentren relacionados a linajes dinosaurianos más derivados como Theropoda, Sauropodomorpha u Ornithischia. Por otro lado, estas formas plesiomórficas parecen encontrarse más relacionadas entre sí e incluso con formas de Ischigualasto como ser *Eoraptor* o *Panphagia*. Estos taxones constituirían grupos troncales sucesivos hacia los linajes dinosaurianos “verdaderos” o Eudinosauria.

En la Biozona de *Hyperodapedon* se ha registrado el gigantesco *Belesodon* (Huene, 1942), que es el más grande entre los cinodontes carnívoros. También de esa procedencia se conocen restos

muy completos de *Trucydocynodon* (Oliveira *et al.*, 2010). Una variedad de restos fragmentarios de cinodontes de la Biozona de Asociación de *Hyperodapedon* ha sido registrada (Abdala y Ribeiro, 2000, 2003, 2010, etc.), lo que indica la frecuente presencia y gran diversidad de cinodontes en este periodo. Recientemente fueron comunicados diversos nuevos géneros de cinodontes insectívoros probainognátidos como *Bonacynodon*, *Santacruzgnathus*, además de *Botucaratherium*, y *Candelariodon*, este último reinterpretado (Soares *et al.*, 2014; Martinelli *et al.*, 2015, 2016, 2017).

En un enfoque interpretativo general de las asociaciones de tetrápodos triásicos de Gondwana se puede reconocer que la mayor dominancia y diversidad de los cinodontes había ocurrido a principios del Triásico Superior.

A finales del piso Cortaderitano (coincidente también con el límite Carniano inferior-Carniano superior) se registra un importante aumento en las precipitaciones y la humedad ambiental, que representa un pico en la humedad de gran importancia y de influencia aparentemente cosmopolita, pero escasa extensión temporal (Carey, 1984; Simms y Ruffell, 1989, 1990; Wing y Sues, 1992; Colombi y Parrish, 2008). Este evento, llamado “Evento Pluvial Carniano” (Visscher *et al.* 1994) o “Episodio Húmedo Carniano” (Ruffel *et al.* 2016), constituiría el pico máximo del megamonzón de Pangea (Pretto *et al.* 2010). El amplio registro de indicadores de climas húmedos en sedimentos carnianos evidencia este pico (Parrish 1993; Colombi y Parrish 2008). Aunque el clima general durante el Triásico Tardío en Argentina habría sido semi-árido, el evento húmedo del Carniano está documentado como un episodio de corta duración en la Formación Ischigualato, provincia de San Juan (Colombi y Parrish 2008; Césari y Colombi, 2016). Las palinofloras muestran un incremento de plantas higrofitas en dicha unidad (Césari y Colombi 2016). En otro depocentro de la Argentina (en la sección superior de la Formación Potrerillos, provincia de Mendoza), la presencia de musgos y la abundancia de helechos con grandes frondes, como las Marattiales y Osmundales, son indicadores de condiciones más húmedas (Morel 1994; Artabe *et al.* 2001; Coturel *et al.*, 2018). El comienzo y final de este episodio parece ser sincrónico con cambios bióticos significativos, que incluyen tanto extinciones como diversificaciones (Simms y Ruffell 1989, 1990).

Los tetrápodos mejor representados del sector inferior de la Formación Ishigualasto (y equivalentes), Ischigualastense o Triásico Tardío temprano



Lámina 38. *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963. Esqueleto semi-completo, histórico, del primer dinosaurio descubierto en el Triásico de Argentino, de los niveles inferiores de la Formación Ischigualasto. Este ejemplar, depositado en el Museo de la Universidad Nacional de Tucumán, fue una de las primeras evidencias de este clado en el Triásico de América del Sur.

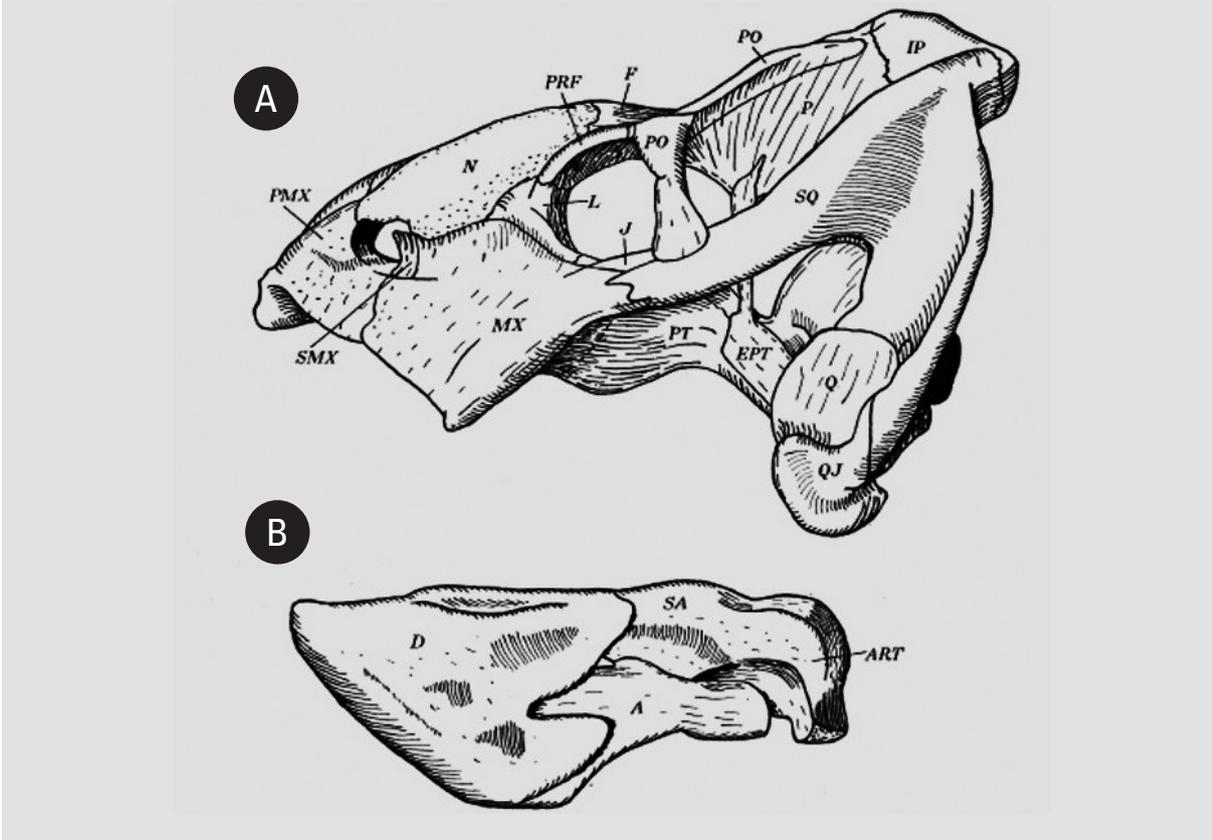
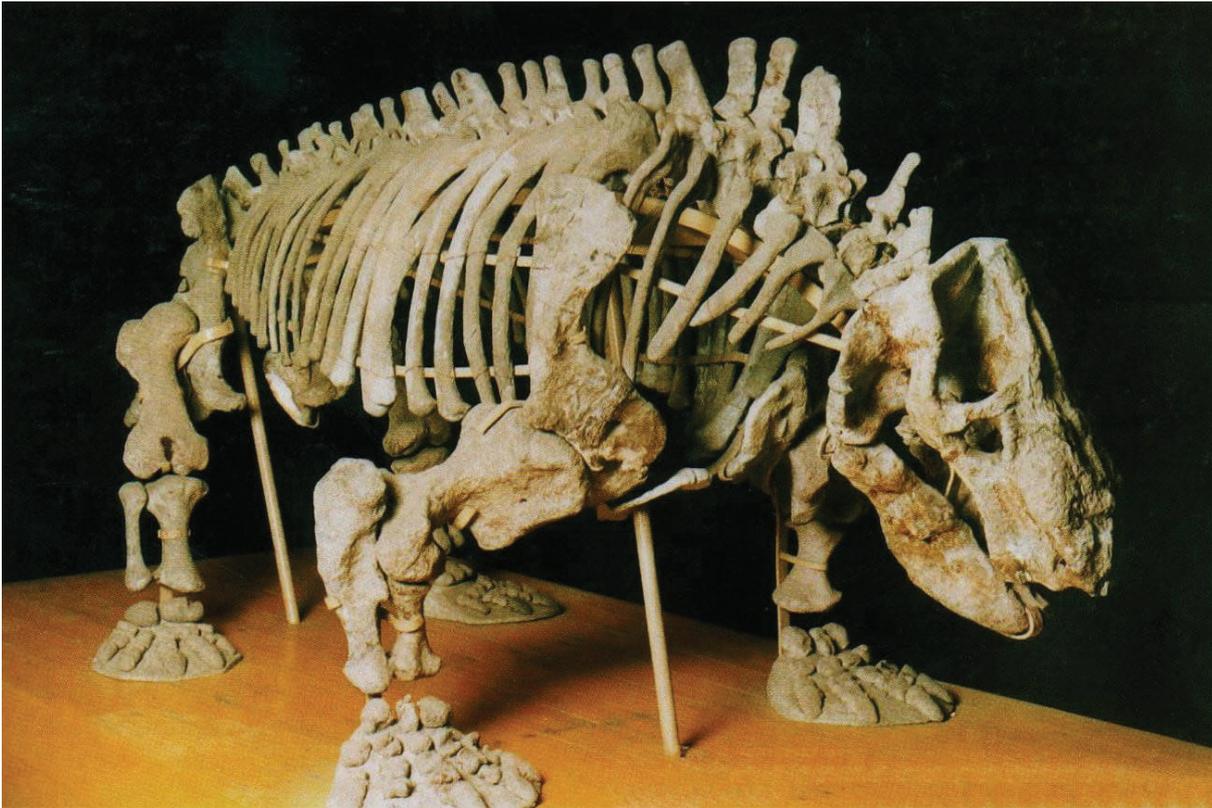


Lámina 39. *Ischigualastia jenseni* Cox, 1962. Arriba, esqueleto completo descubierto en las cercanías de la “Cancha de Bochas” en la Formación Ischigualasto; en exhibición en el Museo de la Universidad Nacional de Tucumán. Abajo, *Ischigualastia jenseni* Cox, 1962; cráneo y mandíbula del holotipo en vista lateral proveniente de la misma Formación.



Lámina 40. *Perolocephalus ischigualastensis* Bonaparte, 1975. Reconstrucción en vivo de este laberintodonte de los niveles basales de la Formación Ischigualasto. Ilustración por Bernardo González-Riga. Debajo, *Proterochampsia barrionuevoi* Reig, 1958, un primitivo arcosauomorfo del sector inferior de la misma Formación.

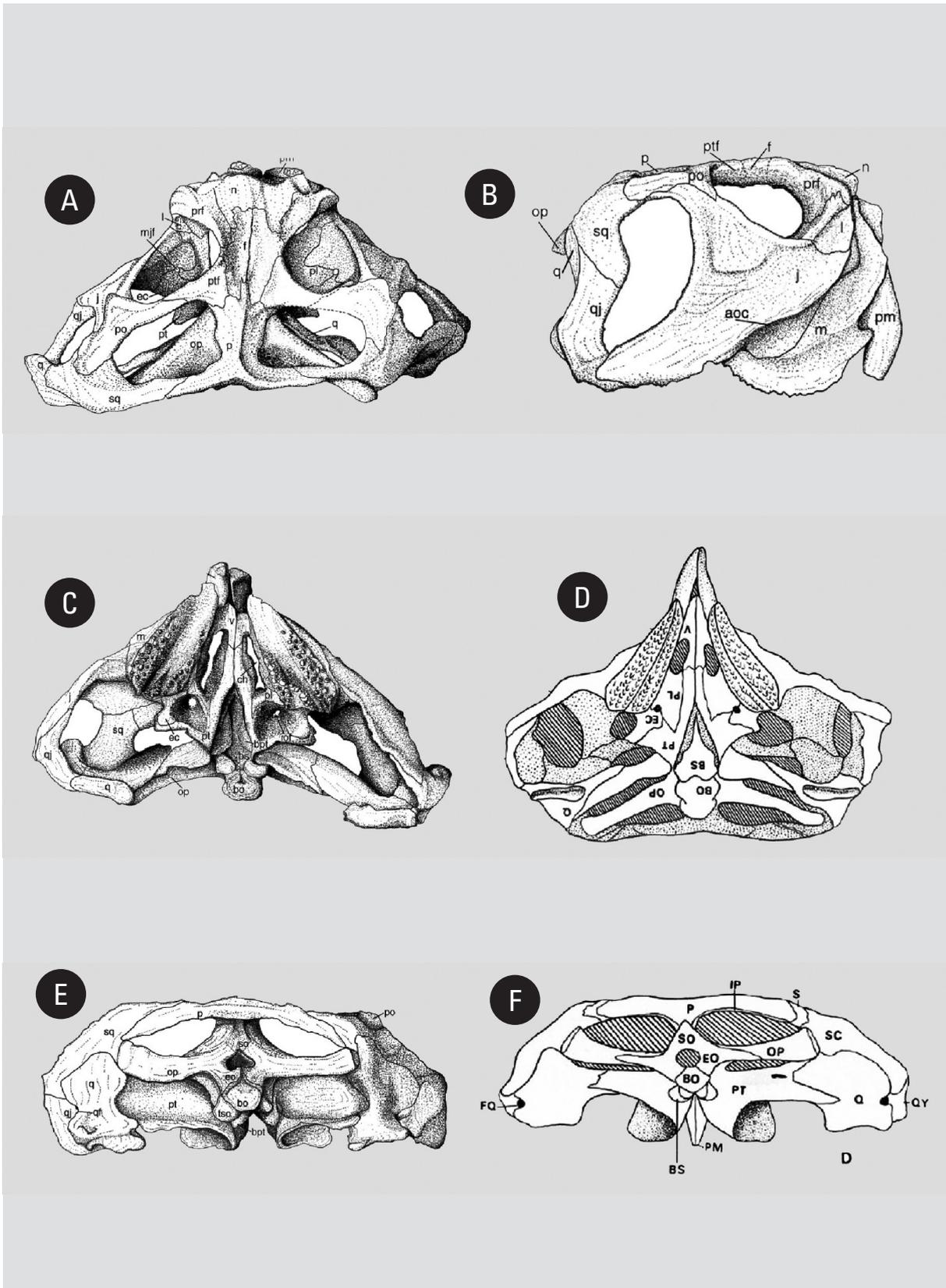


Lámina 41. Rincosaurios de antigüedad Ischigualastense. A, B, C y E, *Hyperodapedon huenei* Langer y Schultz, 2000. A, vista dorsal, B, vista lateral de la misma especie, C, ventral, y E, occipital; D y F, *Hyperodapedon sanjuanensis* Sill 1970, en vistas ventral y occipital. A-C, E tomado de Langer y Schultz (2000); D, F tomado de Sill (1970).

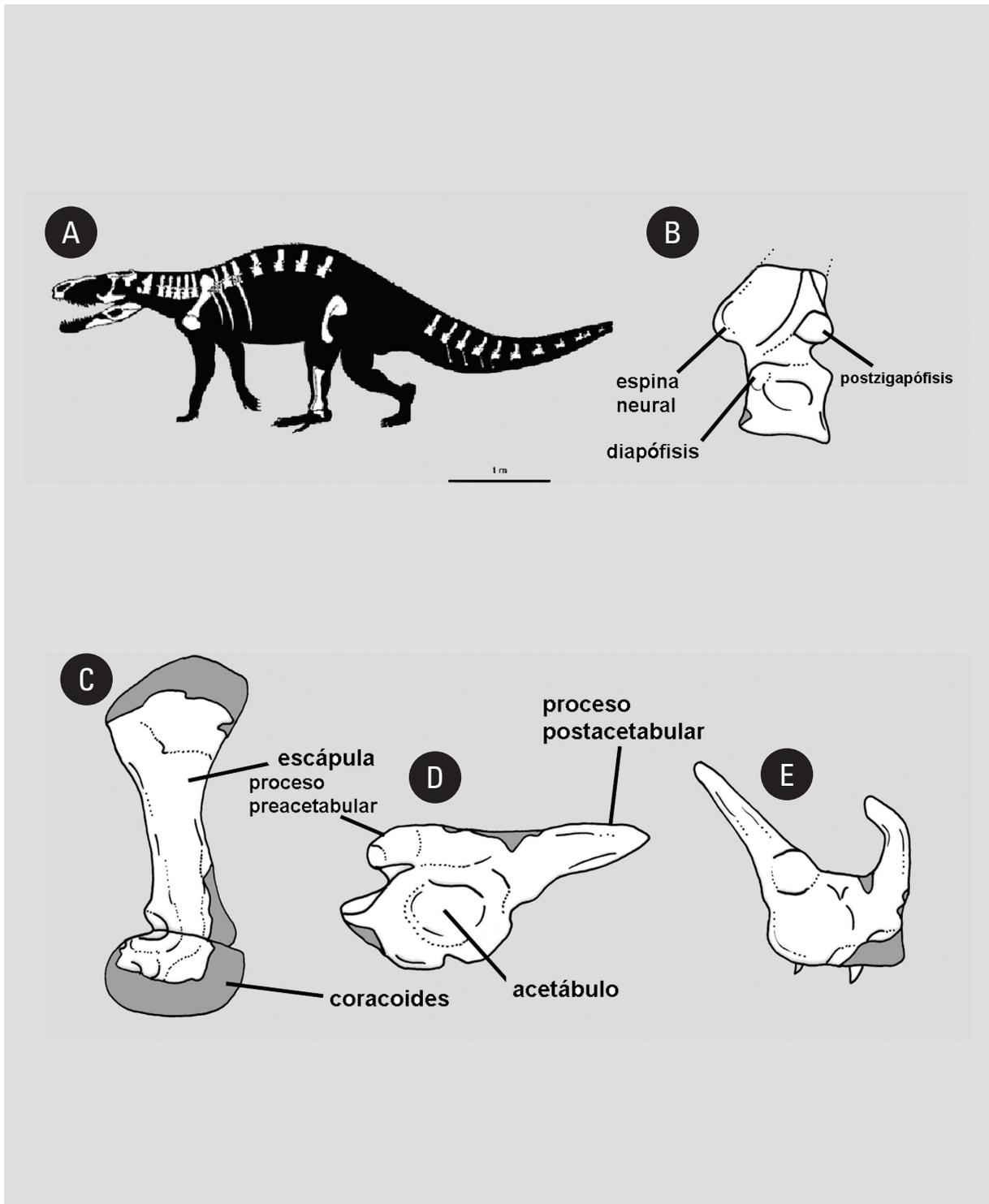


Lámina 42. *Rauisuchus tiradentes* von Huene, 1942. A, reconstrucción esquelética; B, elemento cervical; C, escápulo-coracoides derecho en vista lateral; D, ilion izquierdo en vista lateral; y E, premaxilar derecho en vista lateral. Procedencia: ZA de *Hyperodapedon* (base de la Secuencia Candelaria) de R. G. S.

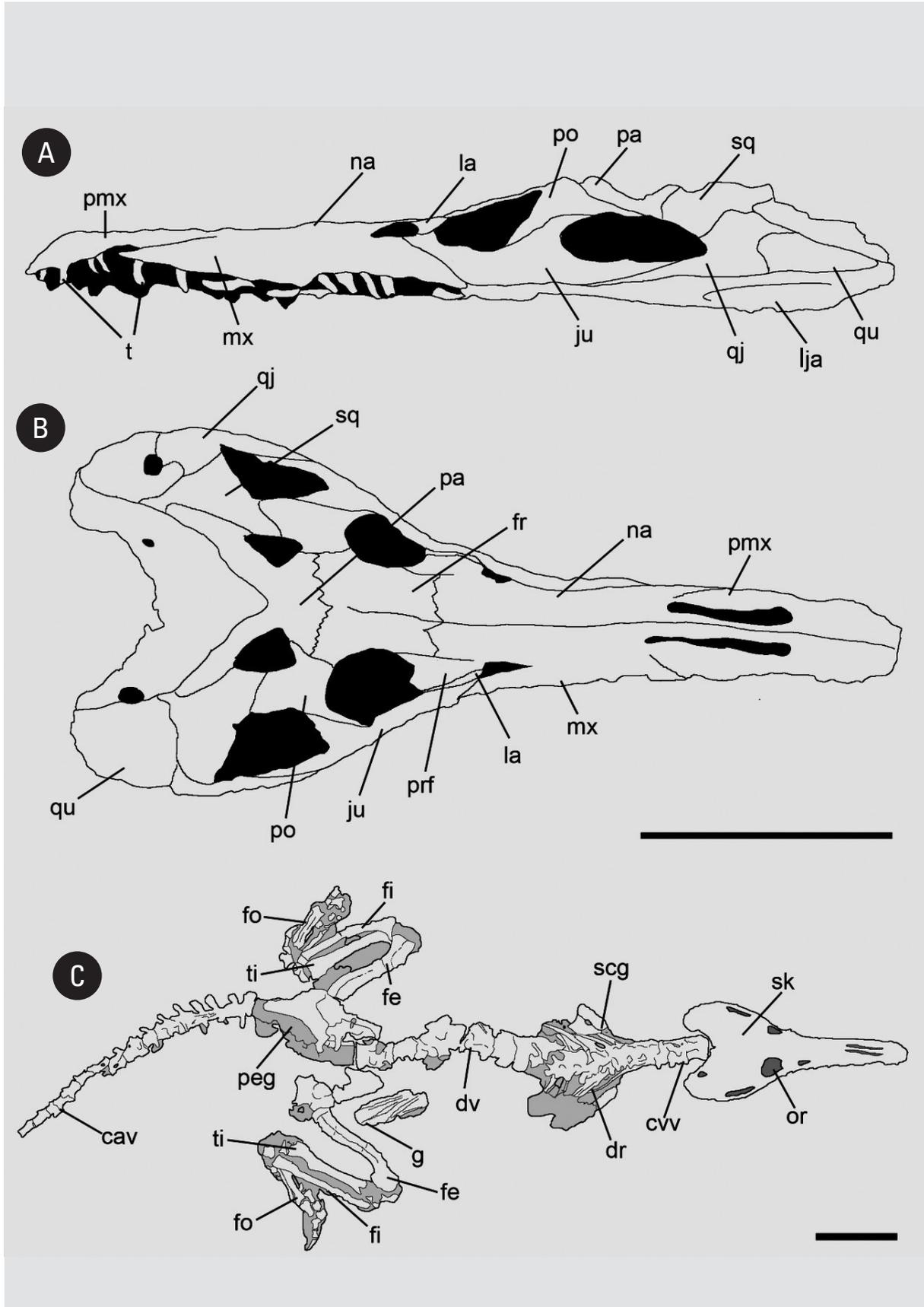


Lámina 43. *Pseudochampsia ischigualastensis* (Trotteyn *et al.*, 2012), cráneo en vistas A, lateral, B, dorsal; y C, vista dorsal del esqueleto. Modificado de Trotteyn y Ezcurra (2014).

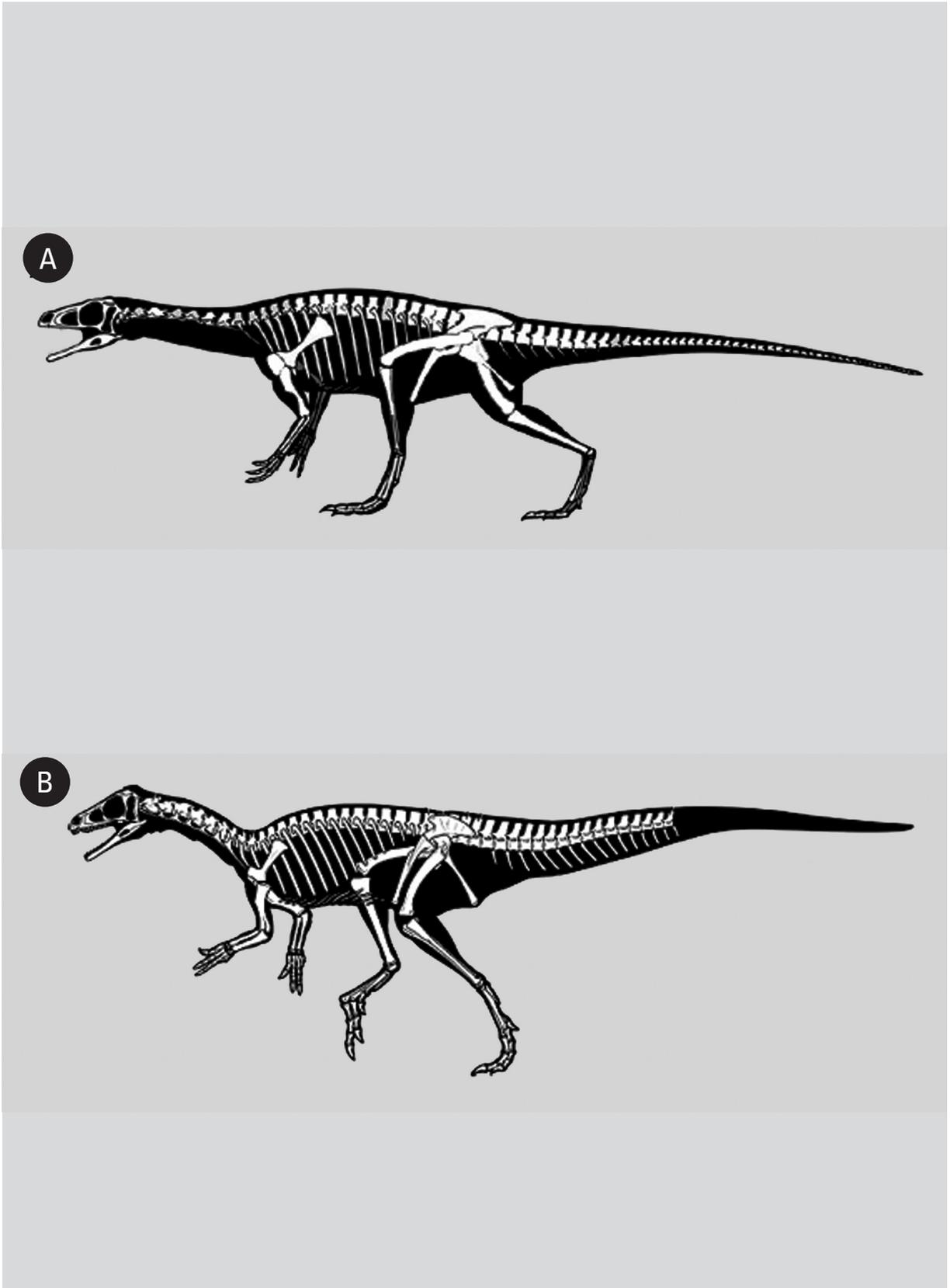


Lámina 44. Reconstrucción esquelética de dos dinosauriomorfos de Ischigualasto. A, *Panphagia protos* Martínez y Alcober 2009; B, *Eoraptor lunensis*, Sereno *et al.* 2013. Ambos ejemplares depositados en el museo de la Universidad Nacional de San Juan. A, modificado de Martínez y Alcober (2009); B, tomado de Sereno *et al.* (2013).

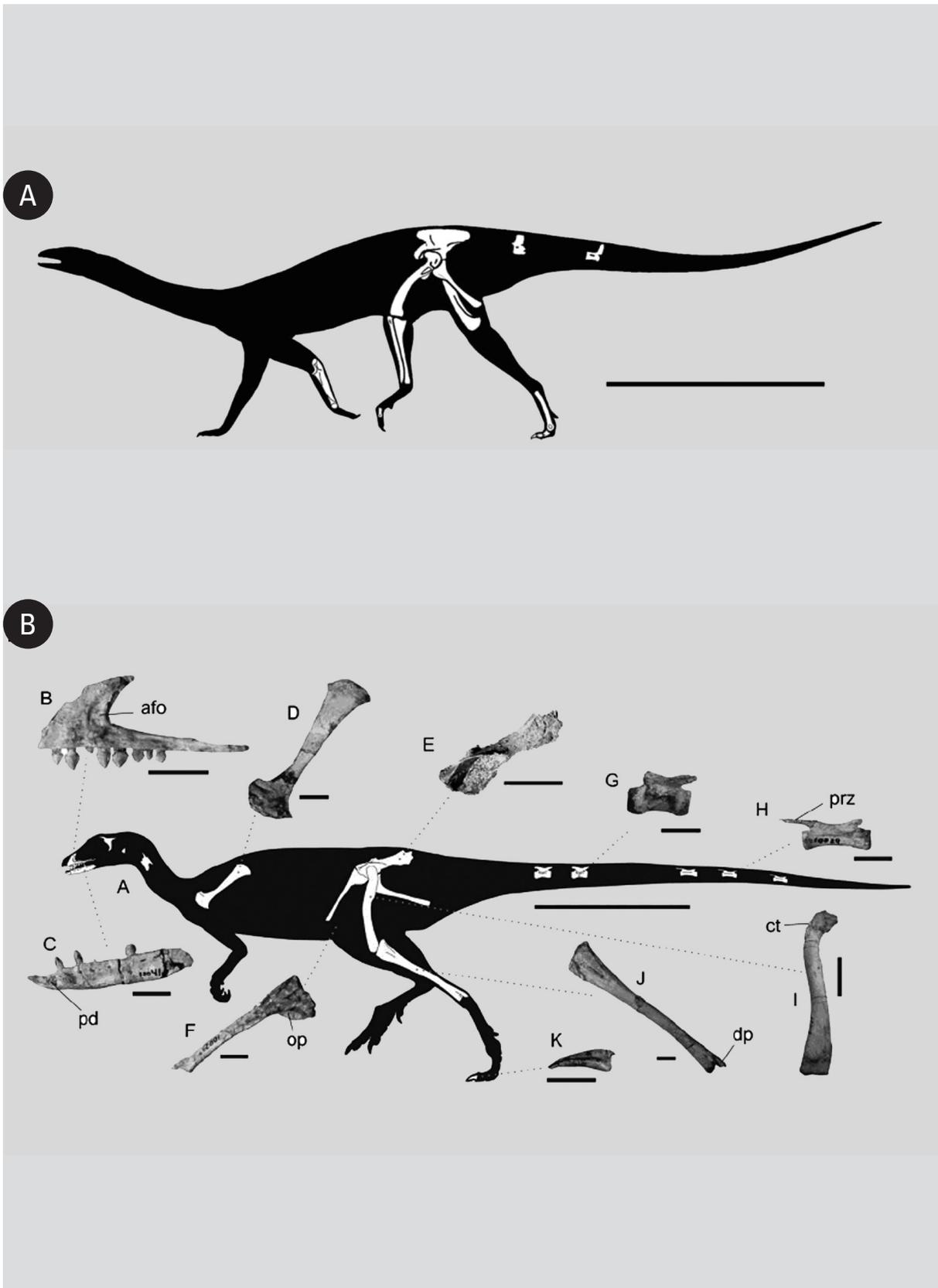


Lámina 45. A, *Chromogisaurus novasi*, Ezcurra, 2010. Un posible guaibasáurido de la Sección inferior de la Formación Ischigualasto. B, *Sacisaurus agudoensis* Ferigolo y Langer, 2013. Un dinosauriforme Silesauridae de la Formación Santa María de R.G.S. Distintas piezas aisladas de ambos ejemplares. A, tomado de Ezcurra (2010); B, tomado de Ferigolo y Langer (2013).

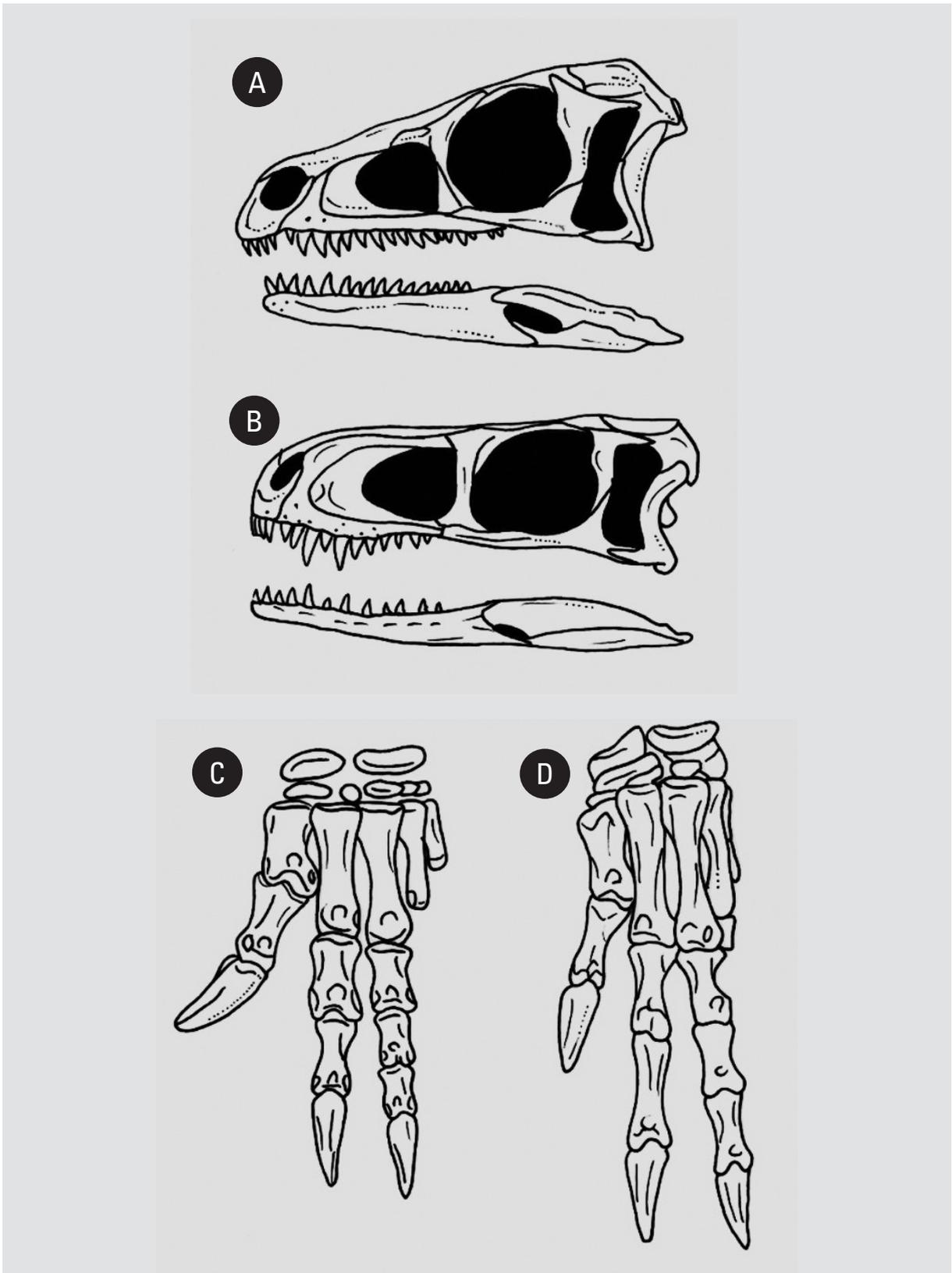


Lámina 46. A, D, *Eoraptor lunensis* Sereno *et al.*, 1993, A, cráneo en vista lateral izquierda; C, mano en vista dorsal; B, D, *Eodromeus murphi* Martínez *et al.*, 2011, B, cráneo en vista lateral izquierda; C, mano en vista dorsal. Ambos considerados en descripciones previas como ancestrales a Sauropodomorpha o Theropoda. Es probable que se trate de dinosaurios basales, posiblemente emparentados a Guaibasauridae.

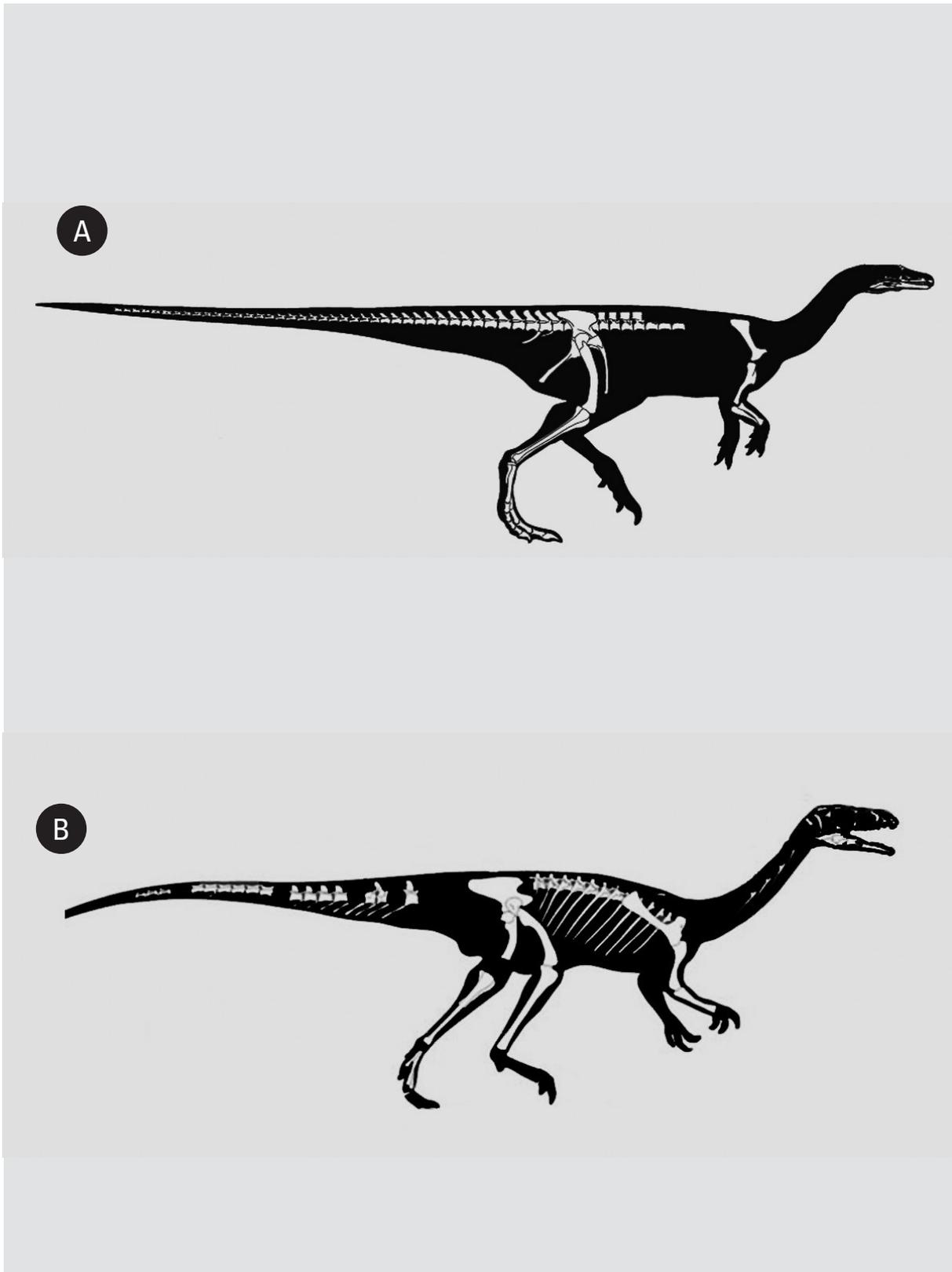


Lámina 47. A, *Buriolestes schultzi* Cabreira *et al.*, 2016; reconstrucción tentativa del esqueleto, Formación Santa María R. G. S. B, reconstrucción del esqueleto de *Pampadromaeus barberenai* Cabreira *et al.*, 2011, Formación Santa María. Se trata de dinosaurios saurisquios primitivos de relaciones filogenéticas inciertas.

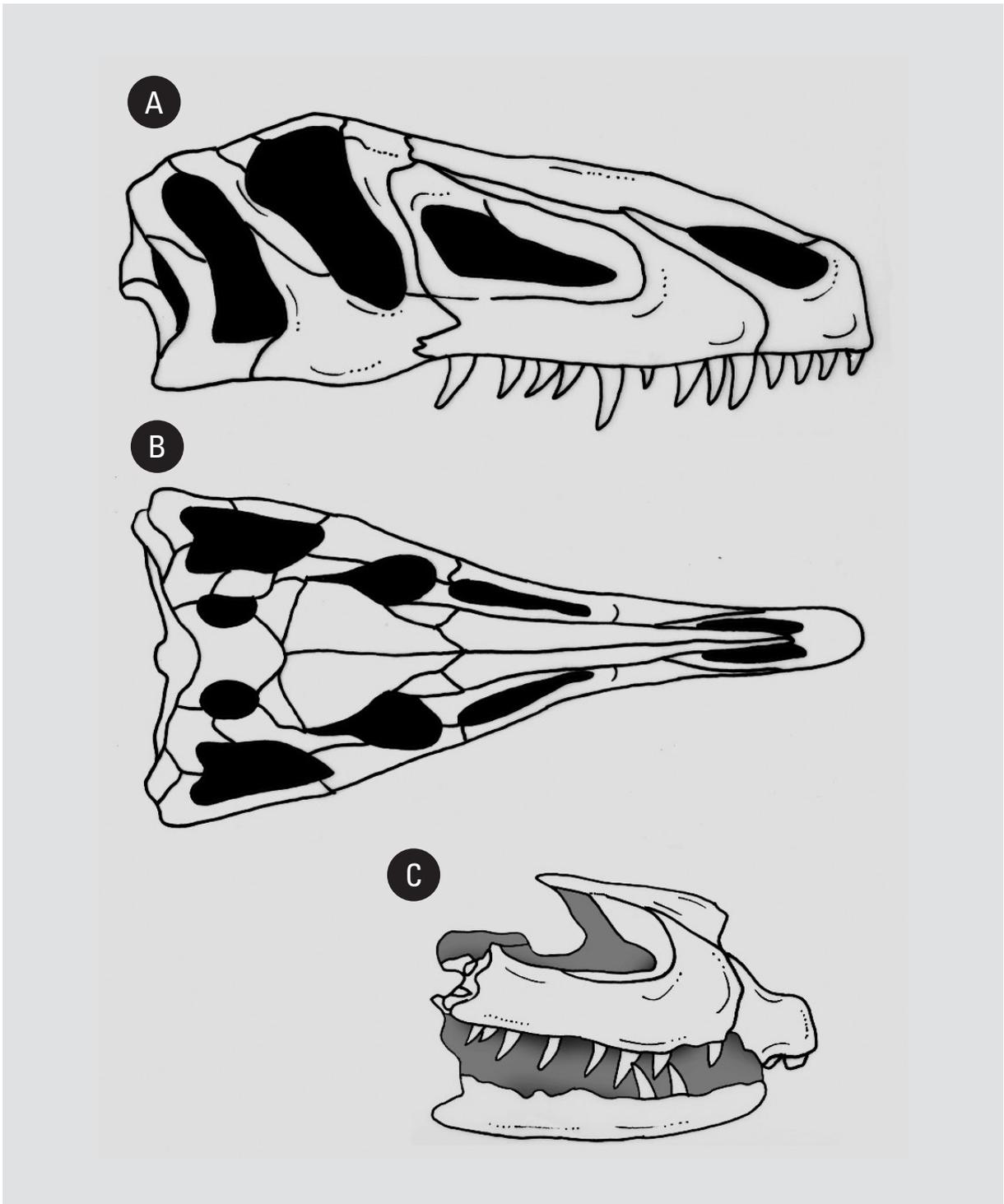


Lámina 48. A, B, *Saurosuchus galilei* Reig, 1958, cráneo en vistas lateral y dorsal del rauisuquio del Sector Medio Superior de la Formación Ischigualasto; C, *Prestosuchus chiniquensis* von Huene, 1942, vista lateral del cráneo y mandíbula del rauisuquio, de la Formación Santa María. Se trata de dos grandes carnívoros plantígrados y crurotarsales.

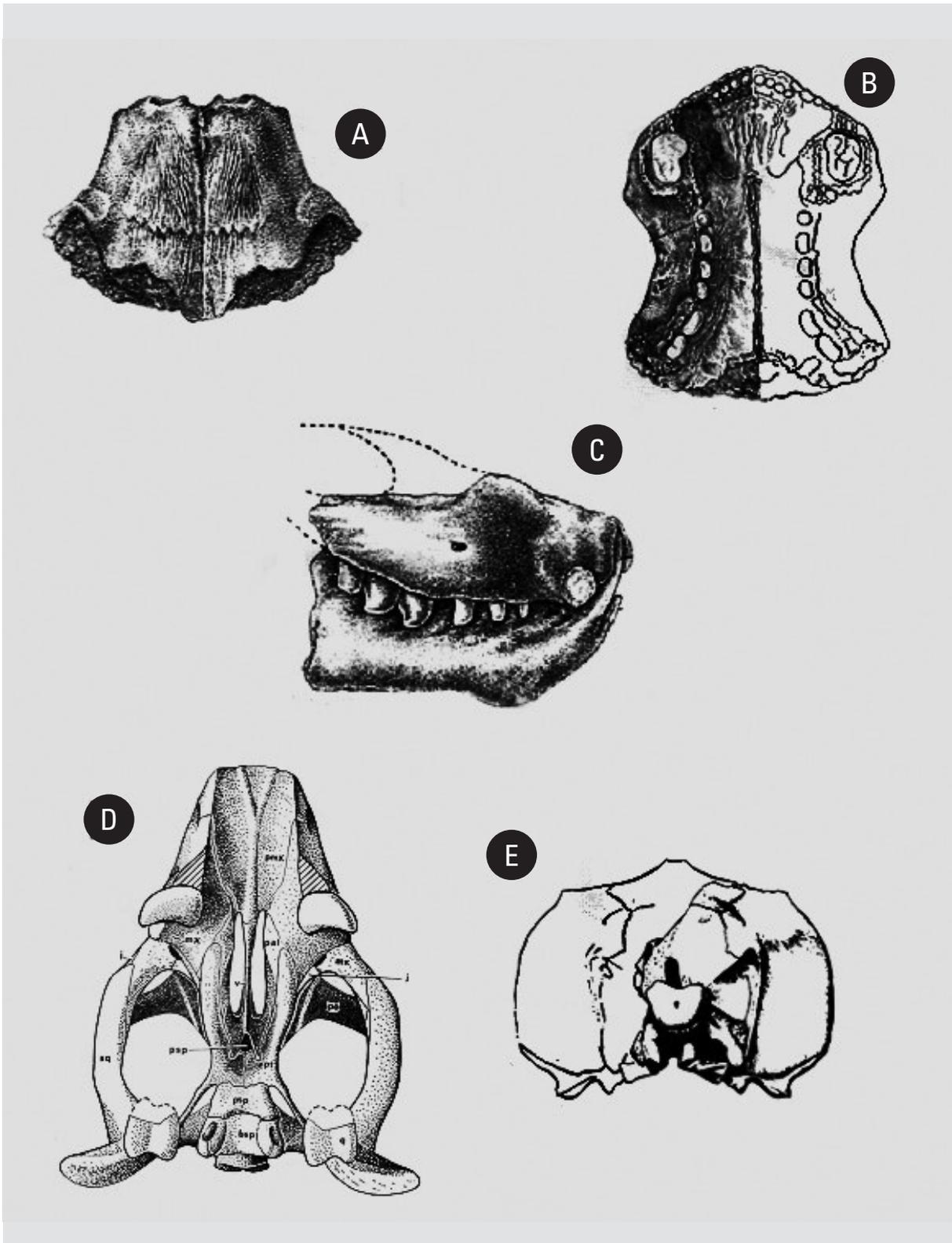


Lámina 49. A, B, C *Chiniquodon cf. theotonicus*, tres vistas del fragmento anterior del cráneo del cinodonte carnívoro en vistas dorsal, palatina y lateral (tomado de Bonaparte, 1966); Formación Ischigualasto; D, *Dinodontosaurus brevirostris* Cox, 1968, vista palatina del cráneo procedente de la Formación “Chañares” Superior; frecuentemente se han encontrado especies similares en Santa María e Ischigualasto; E, vista occipital del cráneo del dicinodonte *Barysoma lenzii* Romer y Price, 1944, Formación Santa María.

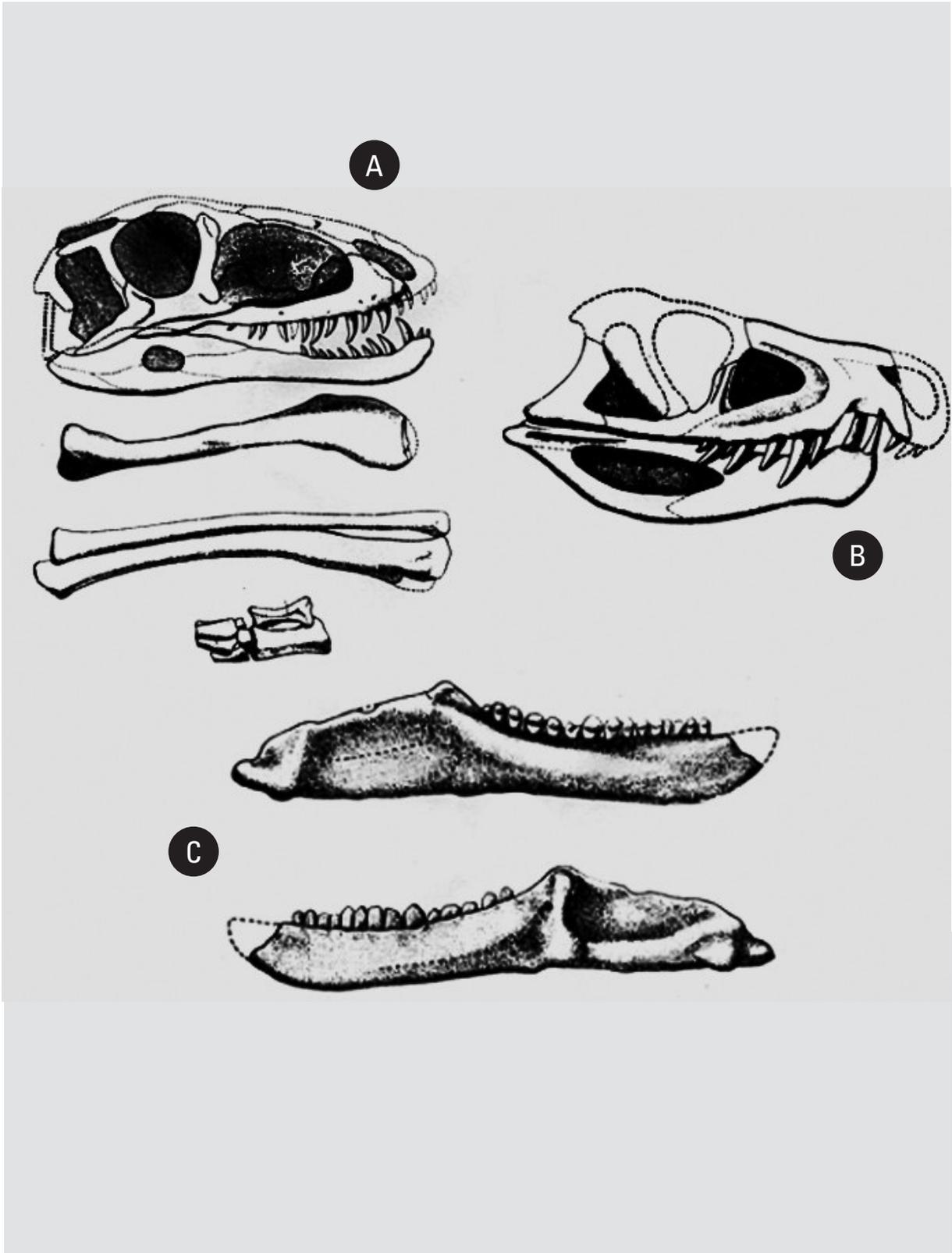


Lámina 50. A, *Trialestes romeri* Reig, 1963, Crocodylomorpha, cráneo y huesos apendiculares; B, *Venaticosuchus rusconii* Bonaparte 1971, reconstrucción del cráneo y mandíbula procedente del sector Superior de la Formación Ischigualasto; C, *Pisanosaurus mertii* Casamiquela, 1967, hemimandíbula derecha en vistas lateral y medial, procedente del sector Superior de la Formación Ischigualasto en Cerro “Las Lajas”, La Rioja.

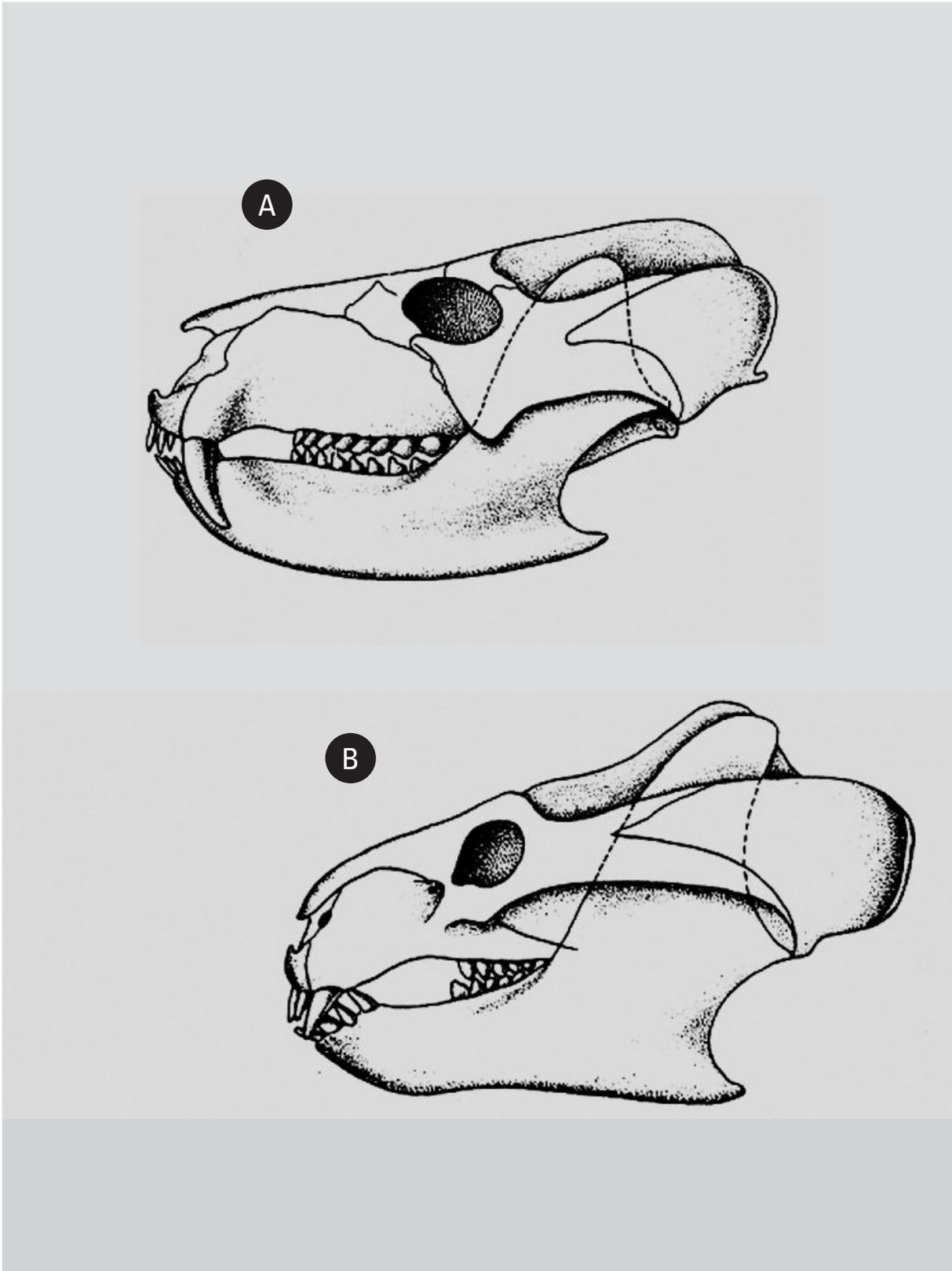


Lámina 51. A, *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, 1943 cinodonte traversodóntido, reconstrucción del cráneo y mandíbula en vista lateral izquierda, sector Superior de la Formación Ischigualasto; B, *Ischnathus sudamericanus* Bonaparte, 1967, cinodonte traversodóntido, vista lateral del cráneo y mandíbula, sector medio de la Formación Ischigualasto. Este cinodonte se lo considera relacionado al origen de los Tritylodontidae.

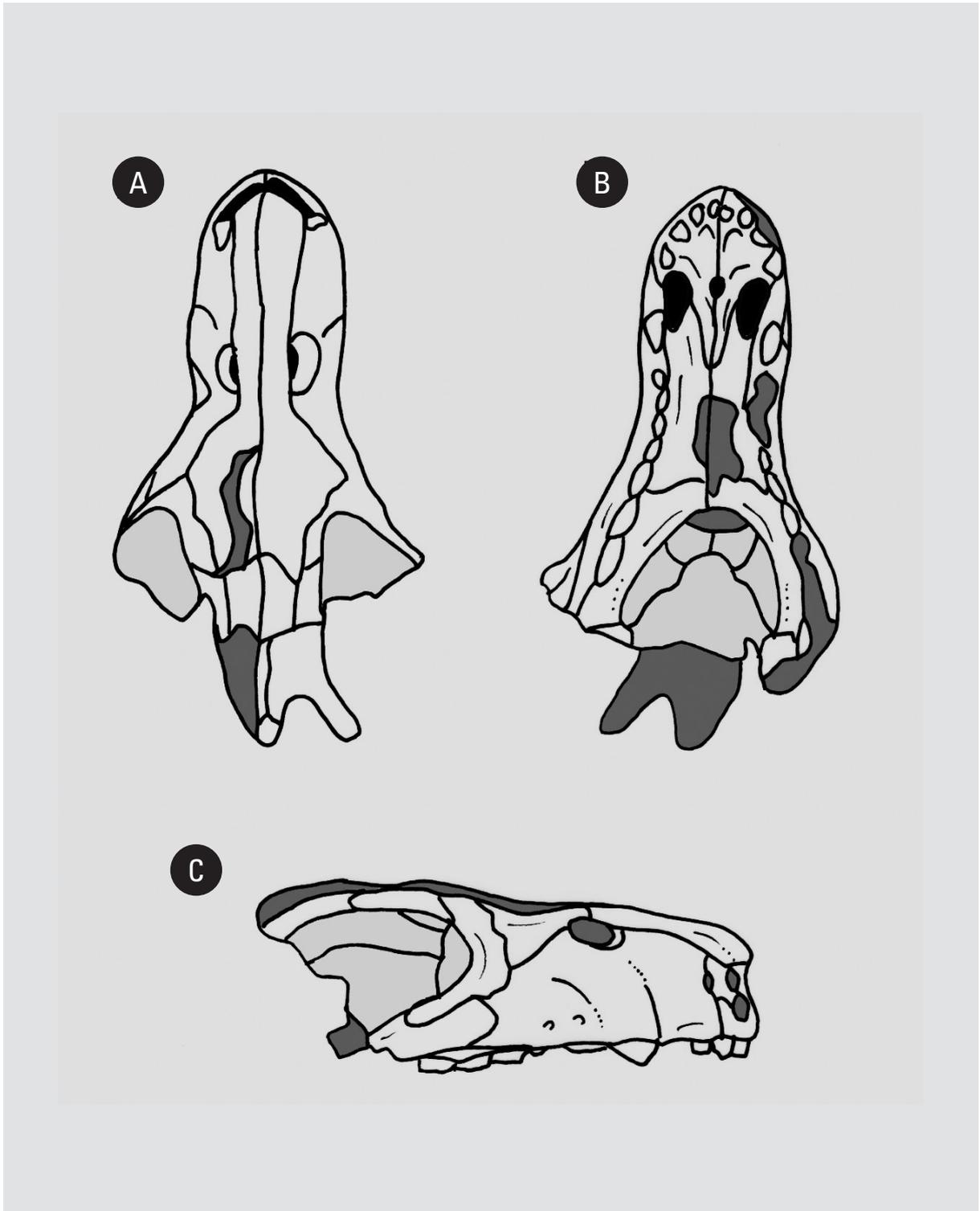


Lámina 52. *Diegocanis elegans* Martínez *et al.*, 2013. Diversas vistas del cráneo incompleto del cinodonte carnívoro, en vistas A, dorsal; B, palatina, y C, lateral derecho. Proviene del sector inferior de la Formación Ischigualasto. Se trata de una especie con grandes implicancias en los estudios filogenéticos del origen de los mamíferos. Modificado de Martínez *et al.* (2013).

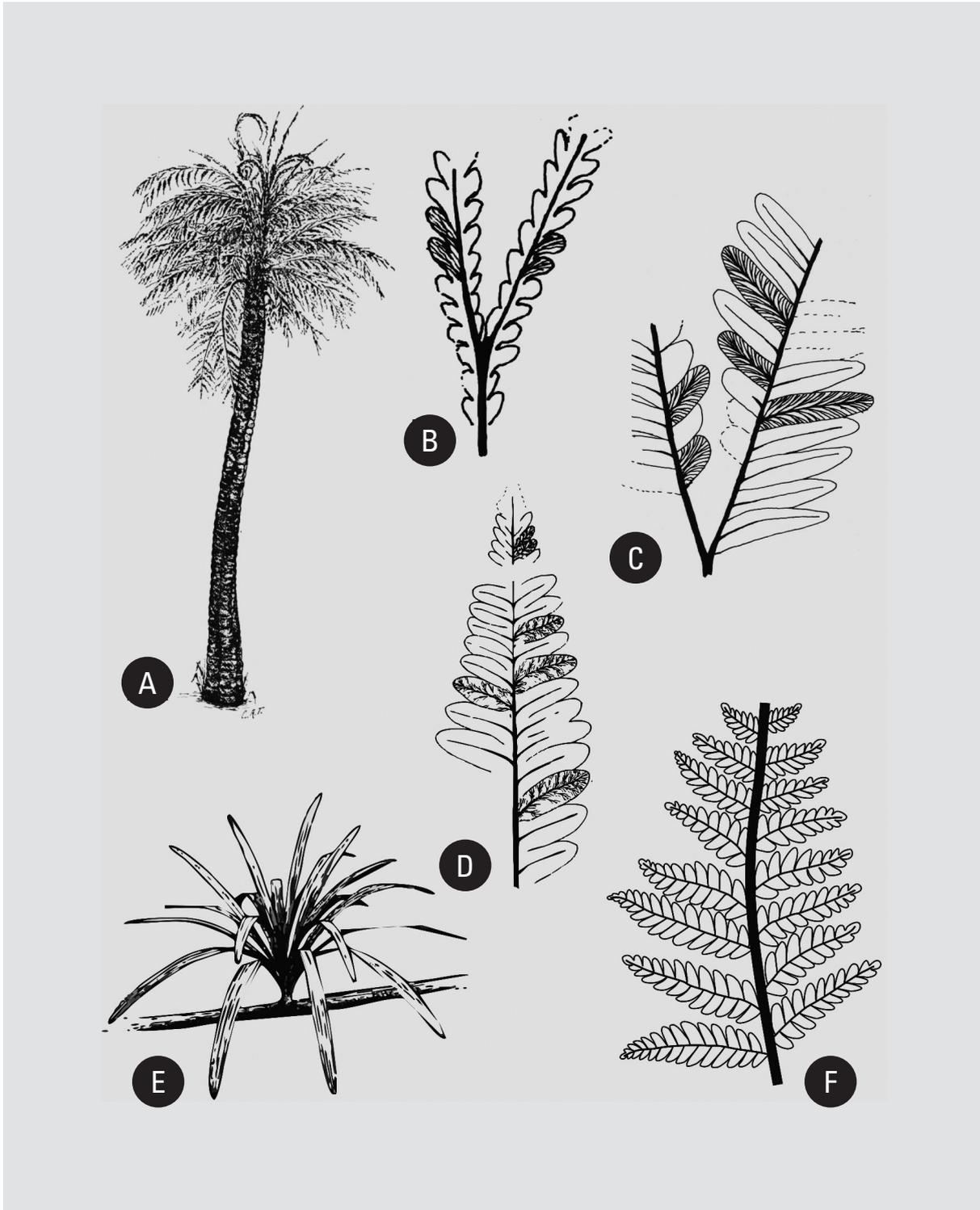


Lámina 53. Flora representativa del Triásico Tardío temprano de Argentina. A. Reconstrucción de la planta completa de la corystosperma arborescente del bosque permineralizado de la Formación Ischigualasto, basada en la asociación de hojas de *Zuberia zuberi* (Szajnocha) Frenguelli 1943; y troncos de *Rhexoxylon pianitzkyi* Archangelsky y Brett 1961 emend. Brett 1968. B. *Dicroidium odontopteroides* (Morris) Gothan 1912 (corystosperma herbáceo-arbustiva). C. *Dicroidium lancifolium* (Morris) Gothan 1912 (corystosperma herbáceo-arbustiva). D. *Scytophyllum neuburgianum* Dobruskina 1969 (peltasperma). E. *Heidiphyllum elongatum* (Morris) Retallack 1981 (conífera voltziácea). F. *Cladophlebis kurtzii* Frenguelli 1947 (helecho osmundal). A. Modificado de Petriella (1978); B-D. Modificados de Gnaedinger y Herbst (1998a); E. Modificado de Bomfleur *et al.* (2013); F. Tomado de Coturel *et al.* (2018).

La Sección Media del Triásico Tardío

Esta sección del Triásico Tardío la reconocemos como Coloradense Temprano. Corresponde a la edad paleobotánica Floriana (Spalletti *et al.*, 2003). Se trata de sedimentos fundamentalmente oxidantes, tanto en la Formación Los Colorados como en los niveles superiores de la Secuencia Candelária (“Formación Caturrita” *sensu* Andreis *et al.*, 1980) de Río Grande do Sul, en Brasil, en donde se ha definido la Zona-Asociación de *Riograndia*, de posible edad Noriano inferior.

Las evidencias florísticas posteriormente a la frontera carniano-noriana, muestran las condiciones de aridez que imperaron a lo largo de casi todo el Triásico Tardío; se registran amplias capas de areniscas rojizas fluviales y episodios de vulcanismo que evidenciarían el clima semiárido o árido que habría predominado en la región (Spalletti *et al.*, 2003). En efecto, las paleocomunidades vegetales durante el Floriano parecen haberse desarrollado bajo condiciones climáticas con fuerte estacionalidad hídrica y térmica, con una larga e importante estación seca (Spalletti *et al.*, 1995; 2003).

En el límite Cortaderitano-Floriano se produjo un notable detrimento de numerosos grupos de Ginkgoales, Peltaspermeaceae y Corystospermeaceae, produciéndose la extinción de aproximadamente el 67% de las especies vegetales a nivel mundial y local (Anderson y Anderson, 1993; Anderson *et al.*, 1999; Spalletti *et al.*, 1999; Artabe *et al.*, 2007a.). Más aún, entre las pteridospermas, algunas formas que antes eran abundantes (*e.g.*, *Johnstonia*, *Pachydermophyllum*), quedan relegadas y subordinadas, mientras que otras que eran registradas sólo de manera esporádica durante el Cortaderitano Tardío (*e.g.*, *Dicroidium crassum*) son ahora extremadamente abundantes (Morel *et al.*, 2003). En las floras florianas ocurre una marcada dominancia de taxones jurásicos, como ser *Goepfertella*, *Cladophlebis* y *Marattia*, así como también aparecen por primera vez representantes de las coníferas Cheirolepidiaceae (Zamuner *et al.*, 2001; Morel *et al.*, 2003).

En relación a tetrápodos, en la sección inferior y media de Los Colorados se han registrado restos de un dicinodonte, *Jachaleria* (Bonaparte, 1998), del saurisquio cf. *Guaibasaurus* (Bonaparte, 2007) y sauropodomorfos indeterminados (Martínez *et al.*, 1998).

Los restos de tetrápodos son más numerosos y variados en la Zona-Asociación de *Riograndia*, de los niveles superiores de la Secuencia Candelária que en Argentina. En el sur de Brasil, además de *Jachaleria* (Araujo y Gonzaga, 1980), *Proterochampsia* (Barberena, 1982), se conoce una notable variedad de pequeños tetrápodos. Son ellos *Guaibasaurus* Bonaparte *et al.* (1999); *Faxinalipterus* Bonaparte *et al.*, (2010) y también el sauropodomorfo *Unaysaurus* (Leal *et al.*, 2004); el pequeño reptil *Carginia*, (Bonaparte *et al.*, 2010), el esfenodonte *Clevosaurus* (Bonaparte y Sues, 2006). y los cinodontes *Brasilodon* (Bonaparte *et al.*, 2003), *Brasilitherium* (Bonaparte *et al.*, 2003), *Minicynodon* (Bonaparte *et al.*, 2010), *Riograndia* (Bonaparte *et al.* 2001) e *Irajatherium* (Martinelli *et al.* 2005).

Es interesante comentar que la pobre variedad de tetrápodos registrada en este subperíodo en Argentina ha dado lugar a interpretar que las rígidas condiciones ambientales serían las responsables de esa escasez o bien por un registro incompleto. No obstante la notable variedad de tetrápodos de la Formación Caturrita en un área de pocos kilómetros, nos indica lo contrario, lo que podría llamar la atención sobre interpretaciones basadas en registros poco numerosos.

Los tetrápodos de este subperíodo proveen de valiosa información evolutiva de los variados grupos registrados. Una es la presencia del más antiguo pterosaurio, *Faxinalipterus* (ver Dalla Vecchia, 2013) registrado en sedimentos continentales que indicarían el probable origen de este linaje, de hábitos mayormente marinos, en ambientes continentales, para después colonizar el litoral marítimo.

Otra información trascendente surge del estudio de los tres géneros de ictiosaurios registrados en esta sección del Triásico Tardío medio, que indican una notable proximidad morfo-anatómica con los primitivos mamíferos Morganucodonta, con lo que se completaría la tan esperada evidencia de la transición Cynodontia-Mammalia (Luo, 2007; Liu y Olsen, 2010; Rodrigues *et al.*, 2012, 2013; Ruf *et al.* 2014; Bonaparte, 2014; Bonaparte y Crompton, 2017). Los últimos autores indican que el origen de los mamíferos no sería a partir de los Cynodontia sino de los Ictiosauria, más relacionados con los Therocephalia.

Por cierto que estos avances evolutivos representan el inicio de la cenogénesis que se desarrolló ampliamente en el Jurásico. Para el paleontólogo

de vertebrados continentales con intereses evolucionistas, los tetrápodos del Coloradense Temprano son tantos o más interesantes que los del Ischigualastense.

Los tetrápodos mejor representados del Sector Medio de la Formación Los Colorados y Caturrita, “Coloradense Tardío Medio”

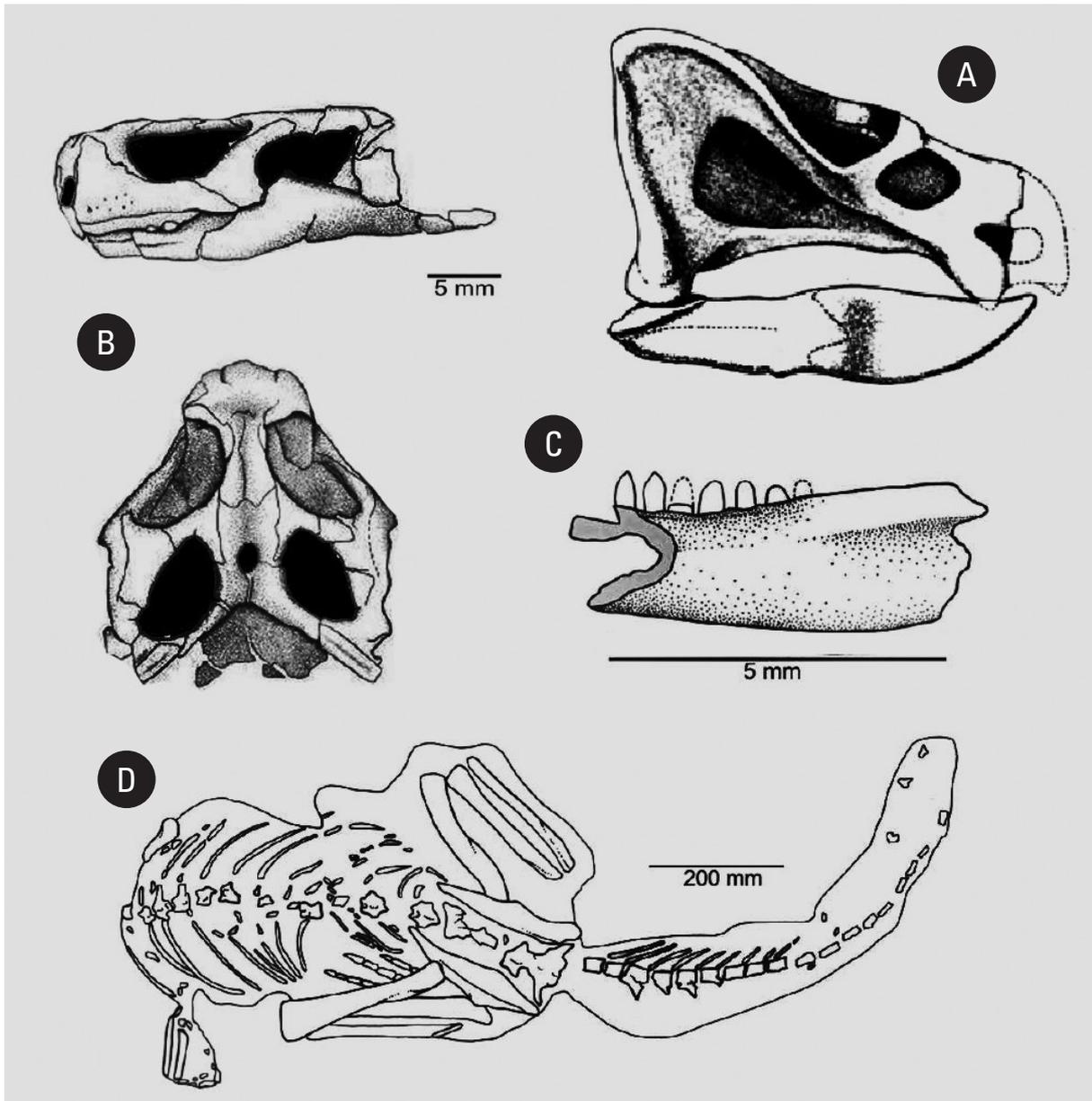


Lámina 54. A, *Jachaleria colorata* Bonaparte, 1971, vista lateral derecha del cráneo y mandíbula, procedente de la Sección Inferior de la Formación Los Colorados; *Jachaleria* es un taxón guía para los estudios bioestratigráficos en R.G.S.; B, *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte y Sues, 2006, vista lateral y dorsal del cráneo y mandíbula, procede de la Formación Caturrita R.G.S.; C, *Carginia enigmatica* Bonaparte *et al.*, 2010, fragmento de mandíbula incompleta, de la Formación Caturrita; D, *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte *et al.*, 1999, 2006; esqueleto incompleto de un dinosauromorfo vinculado al origen de los Sauropodomorpha. Procede de la Formación Caturrita R.G.S.

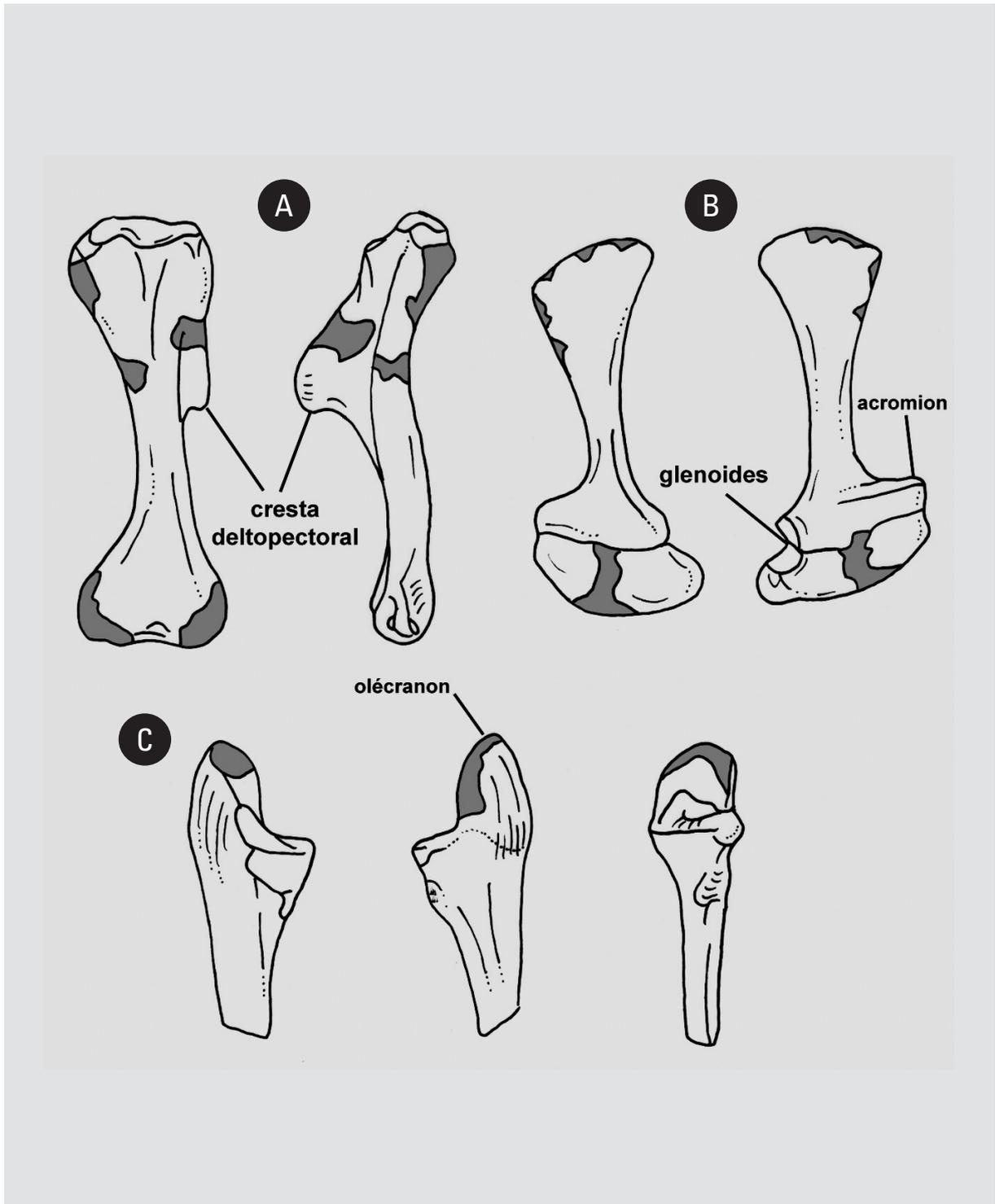


Lámina 55. *Saturnalia tupiniquim* Langer *et al.*, 1999. Elementos del miembro anterior. A, húmero en dos vistas; B, escápula coracoides; C, fragmentos proximales de ulna. Procede de la Formación Caturrita. Tomado de Langer *et al.* (2007).

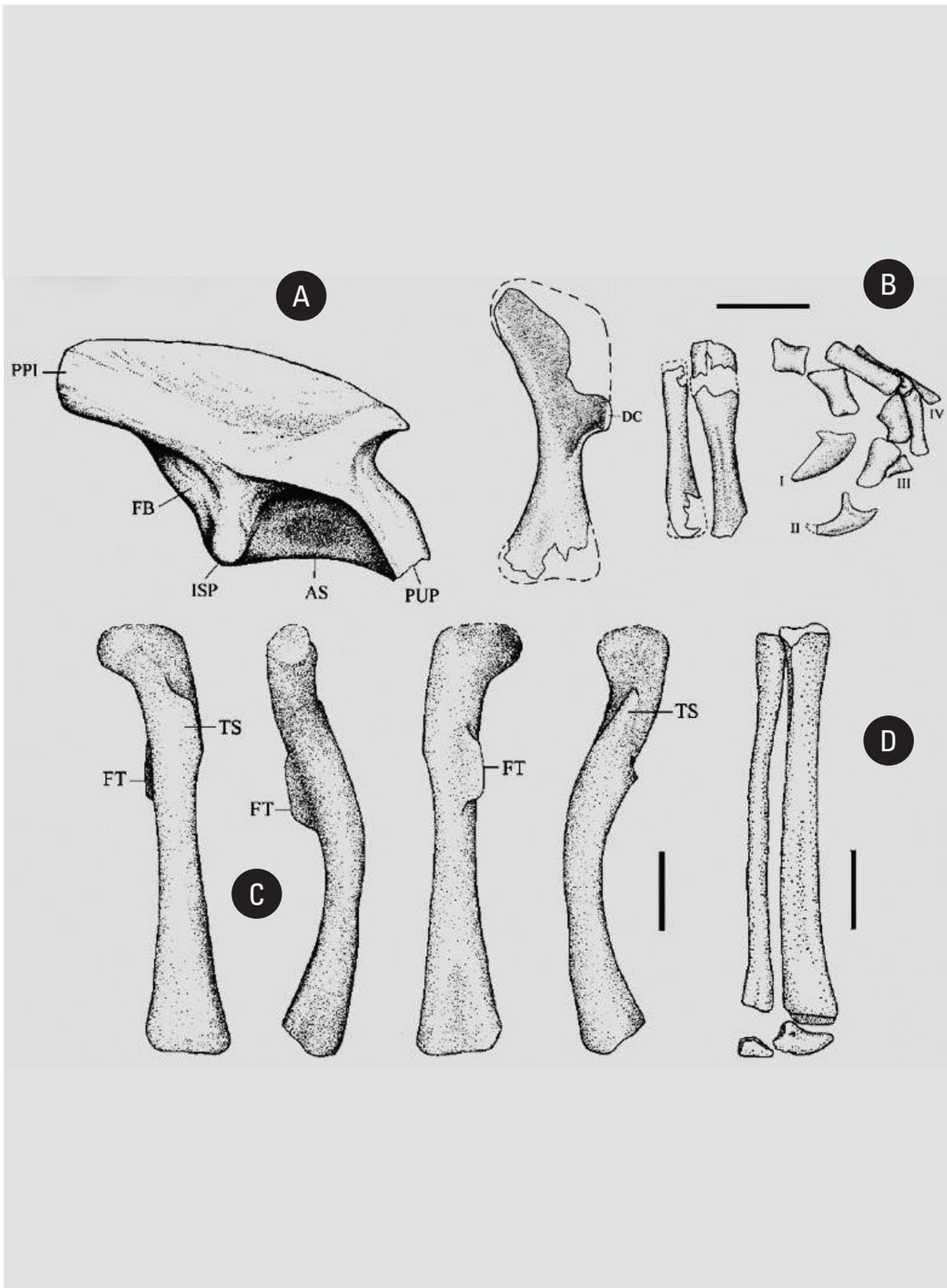


Lámina 56. *Guaiibasaurus candelariensis* Bonaparte *et al.*, 1999. Diversas piezas del esqueleto pos craneano: A, ilion izquierdo; B, húmero, radio y ulna izquierdos; C, fémur derecho en diversas vistas; D, tibia y fibula, todos del mismo ejemplar. Procedencia, Formación Caturrita R. G. S. De Bonaparte (2006). Se trata de un Dinosauria basal, no relacionado directamente a sauropodomorfos ni terópodos.

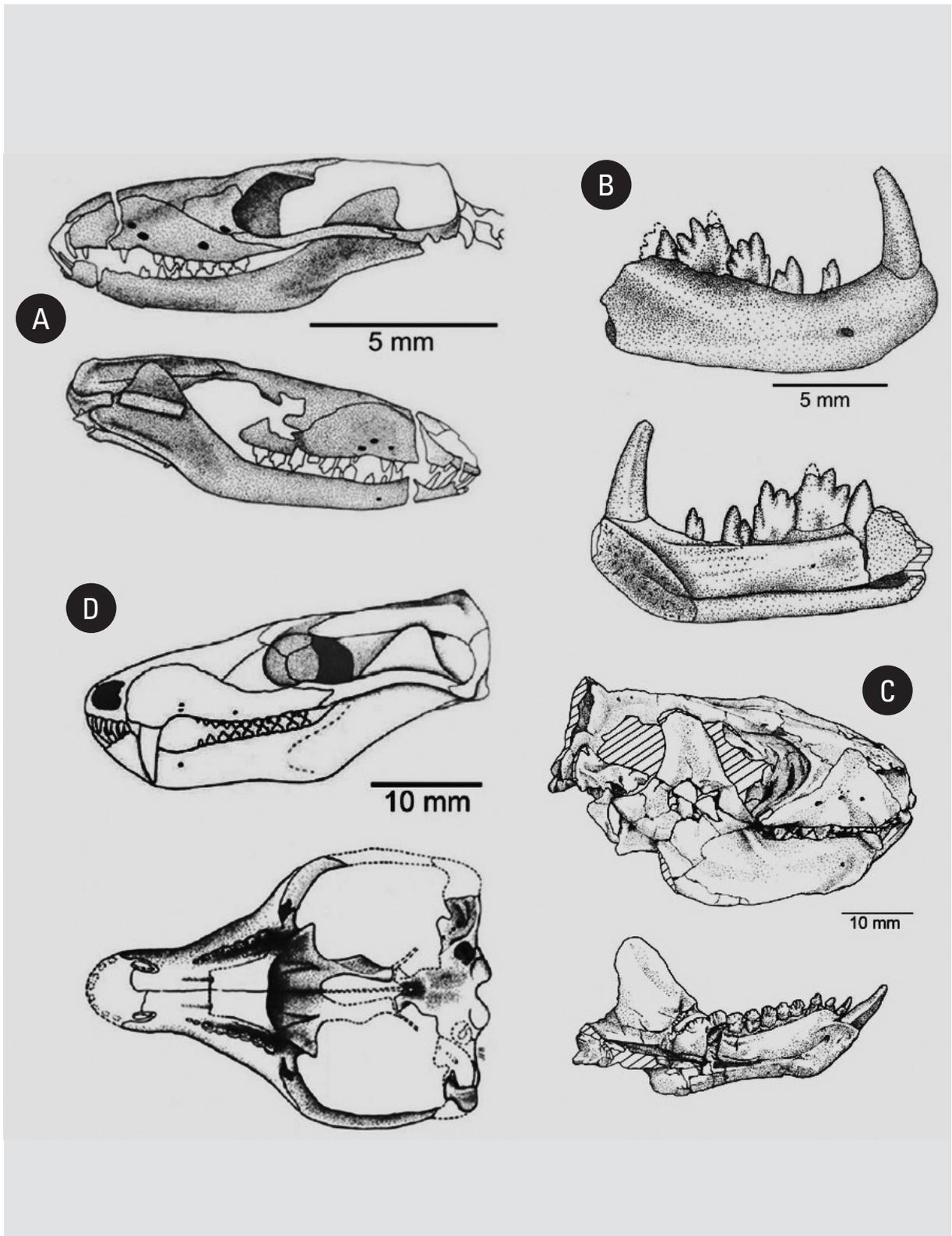


Lámina 57. A, *Minicynodon maieri* Bonaparte *et al.*, 2010, cráneo y mandíbula en vistas lateral izquierda y derecha; B, *Irajatherium hernandezii* Martinelli *et al.*, 2005, rama mandibular incompleta de este tritelodóntido; C, *Riograndia guuibensis* Bonaparte *et al.*, 2001, cráneo y mandíbula en vista lateral derecha y mandíbula izquierda en vista medial; D, *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte *et al.*, 2003, cráneo en vista lateral y palatina, cinodonte terioherpétido. Todas estas especies provienen de la Formación Caturrita de RGS.

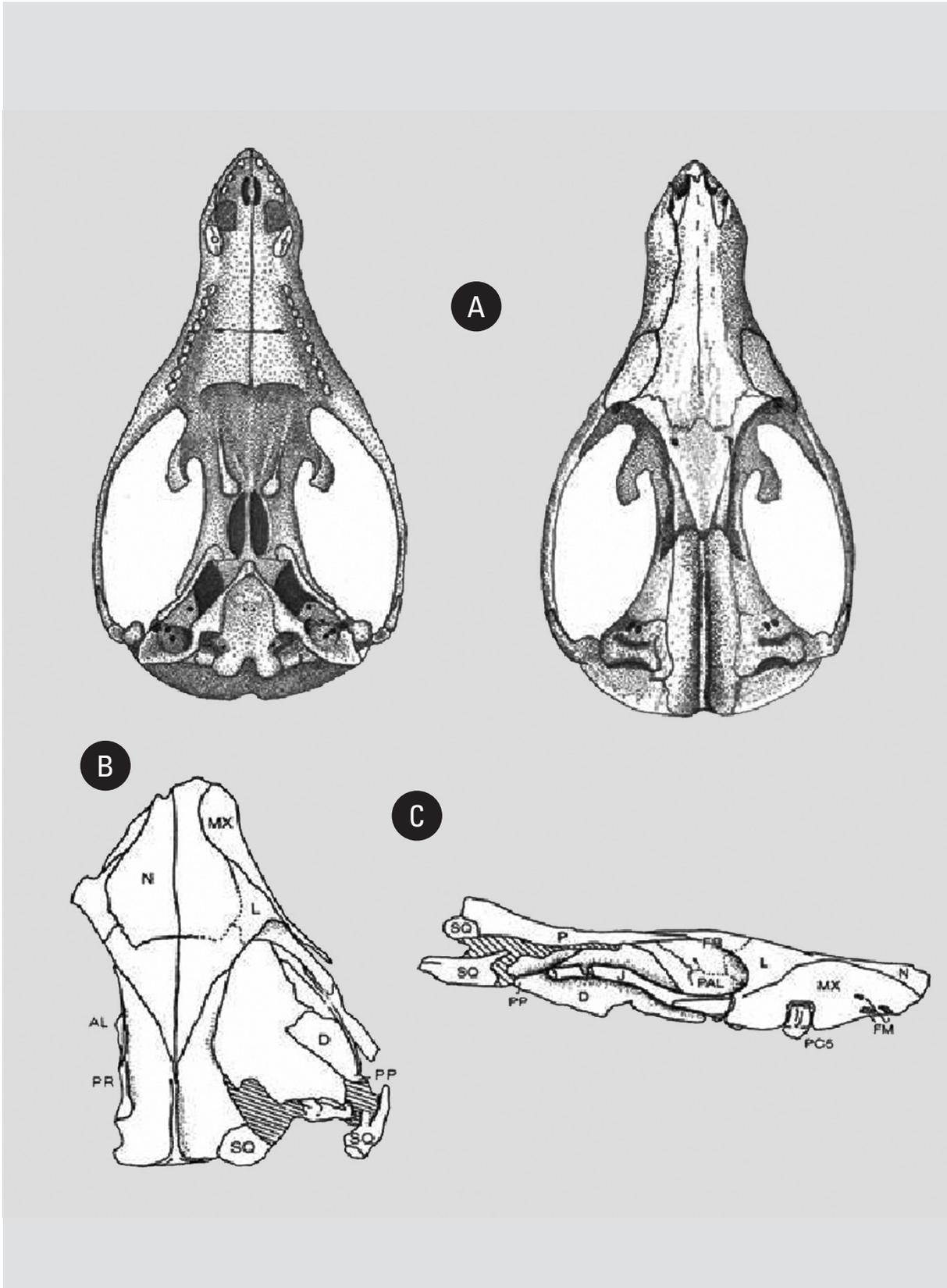


Lámina 58. A, *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte *et al.*, 2003, vistas dorsal y palatina del cráneo n° 1043, procede de la Formación Caturrita; B y C, *Therioherpeton cargini* Bonaparte y Barberena, 1975, cráneo como se ha preservado en vistas dorsal y lateral del holotipo. Proceden de la biozona de *Hyperodapedon*, R. S. G.

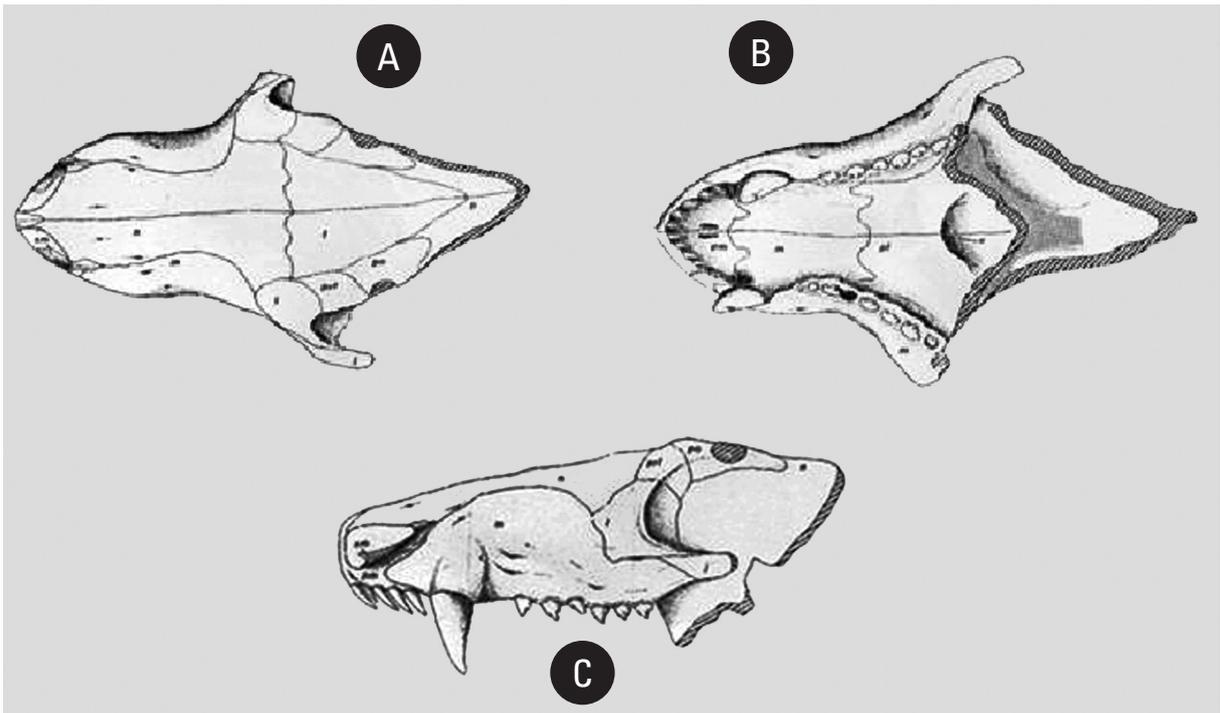


Lámina 59. *Prozostrodon brasiliensis* Bonaparte y Barberena, 2001; cráneo incompleto en vistas: A, dorsal; B, palatina y C, lateral. Se trata de un cinodonte con notables caracteres mamiferioides al cual le faltan diversos caracteres diagnósticos mamalianos. Procede de la Formación Santa María de R. S. G. Algunos autores le han conferido especial importancia filogenética.

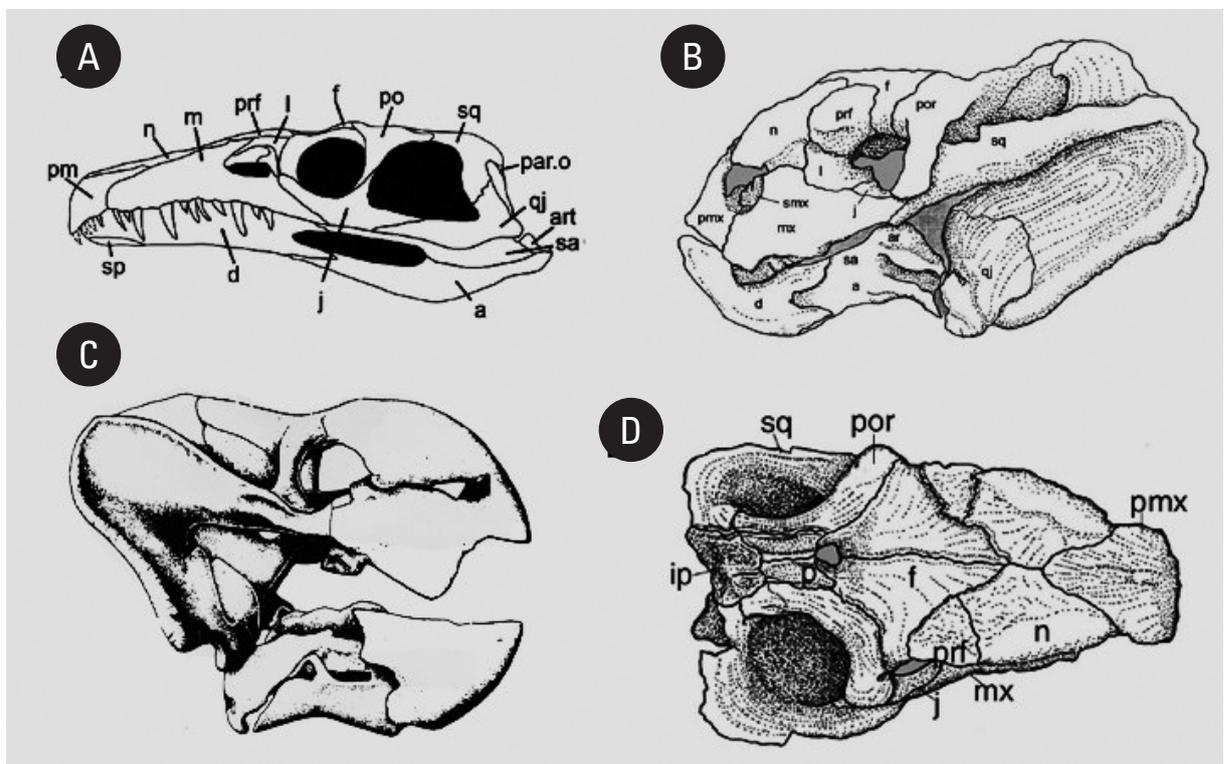


Lámina 60. A, *Cerritosaurus binsfeldi* Price, 1946, vista lateral derecha del cráneo del primitivo arco-saurio de la Formación Santa María. B, C y D, *Stahleckeria potens* von Huene, 1942, cráneo del enorme dicinodonte en vistas lateral izquierda, lateral derecha y dorsal de la misma especie, procedentes de la Formación Santa María de R. G. S. Estudiado recientemente por Vega y Maisch (2005).

Triásico Tardío tardío

La asociación faunística mejor conocida del fin del Triásico Tardío, es la del sector superior de la Formación Los Colorados (Bonaparte, 1971), en la provincia de La Rioja. Recientemente se ha comunicado la existencia de una nueva asociación de tetrápodos de la Formación Quebrada del Barro, en el depocentro de Marayes-Carrizal, que podría ser coetánea a la de Los Colorados (Martínez *et al.*, 2015, 2017), en ambos casos con una asociación de tetrápodos previos a la gran extinción del límite Triásico-Jurásico, y también con especies que anuncian la transición al Jurásico Temprano.

Las formaciones Río Blanco (Mendoza) y Paso Flores (Neuquén) han brindado importantes restos paleoflorísticos de similar antigüedad. La Formación Los Colorados, por su parte, sólo es excesivamente pobre en restos vegetales, y ha provisto hasta el día de la fecha sólo escasos restos de Coniferales y Corystospermales (Arcucci *et al.*, 2004).

Si bien el régimen subtropical estacional persiste durante el Floriano tardío, en algunas localidades con influencia oceánica se desarrolló un clima subtropical húmedo (Spalletti *et al.* 2003). Los helechos de la familia Dipteridaceae incrementan su importancia durante este intervalo, con el desarrollo de individuos de hojas muy amplias (Bodnar *et al.*, 2018). Las evidencias paleoflorísticas más elocuentes corresponden al Floriano Tardío, edad basada en los restos brindados por la Formación Paso Flores (Morel *et al.*, 2001; Artabe *et al.*, 2001). Se observa allí, el detrimento de las corystospermas, que condujo a un cambio total de las paleocomunidades arbóreas, en donde comienzan a predominar los bosques mixtos de coníferas y *Linguifolium* (Iglesias *et al.*, 2011). Este último género sería abundante en bosques caducifolios de tierras bajas, relacionados a cuerpos de agua dulce e importante humedad permanente, incluyendo costas marítimas, por lo cual es un taxón indicativo de condiciones climáticas con mayor disponibilidad hídrica (Retallack, 1979).

Sólo hay registros de corystospermas arbóreas en la parte inferior de la Formación Río Blanco en la provincia de Mendoza (Artabe *et al.*, 2007b), representados por las especies *Rhexoxylon brunoi* en la localidad de Paramillo de Uspallata y *Elchaxylon*

zavattierae en la Mina La Elcha, cerca del Cerro Cacheuta (Artabe *et al.*, 1999, 2007b). Estos taxones presentan dimensiones y patrones caulinares muy diferentes, ya que *R. brunoi* alcanzaba un diámetro mayor a 70 cm y la anatomía más compleja dentro de las corystospermas argentinas, mientras que *E. zavattierae* no superaba los 40 cm de diámetro y poseía un organización vascular bastante simple con un único tipo de variante cambial (ver Capítulo 9). *Rhexoxylon brunoi* y *Elchaxylon zavattierae* constituían bosque monotípicos.

Además de las corystospermas, las ginkgoales y peltaspermas declinan y algunos taxones que hacen su aparición luego se harán dominantes en el Jurásico Temprano, como los géneros *Goeppertella*, *Clathropteris*, *Marattia*, *Scleropteris*, la especie *Cladophlebis grahami* y la familia Cheirolepidiaceae (Morel *et al.*, 2003).

De esta manera, y al igual de lo que acontece con la fauna de tetrápodos, las floras del Noriano poseen una estrecha relación con aquellas del Jurásico. La extinción triásico-jurásica se encuentra entre una de las que mayormente afectó la composición florística de los ecosistemas terrestres (Anderson *et al.*, 2007). En Argentina, este cambio florístico se ve reflejado por la desaparición de las pteridospermas, incluyendo Peltaspermales y Corystospermales, sobreviviendo a dicha extinción apenas unas 28 especies vegetales (Artabe *et al.*, 2007a). Sin embargo, tal como fuera indicado más arriba, algunos géneros (*e.g.*, *Goeppertella*, *Cladophlebis* y *Marattia*), no sólo sobrevivieron, sino que se tornaron relativamente abundantes en tiempos post-triásicos (Iglesias *et al.* 2011).

Las evidencias del acercamiento composicional de la fauna y flora de finales del Triásico Tardío con aquellas del Jurásico Temprano son evidentes y han sido ampliamente documentadas y evaluadas por estudios paleobotánicos (Morel *et al.*, 2001); y paleofaunísticos (Bonaparte, 1982, Benton, 1994).

Los registros y estudios de los tetrápodos del “Retico” también han aportado evidencias de transición, pero en menor profundidad (Bonaparte, 1961, 1999; Bonaparte *et al.* 2003; Rougier *et al.*, 2002; Martinelli *et al.*, 2015).

Para el Grupo El Tranquilo, en la provincia de Santa Cruz -generalmente considerado Triásico

Tardío tardío (Bonaparte y Vince, 1973) pero actualmente interpretado como Jurásico Temprano (Pol y Powell, 2005)- se han registrado abundantes materiales pertenecientes al Sauropodomorpha *Mussaurus patagonicus* (Bonaparte y Vince, 1979; Pol y Powell, 2005; 2007) y un ornitisquio Heterodontosauridae (Báez y Marsicano, 2001).

El conjunto de tetrápodos registrados en el sector más superior de Los Colorados, unos 100 metros de espesor de areniscas rojas, incluye una amplia variedad de taxones tanto de diápsidos como de sinápsidos, pero de dudosa asociación real. Excepto en un lugar en que fueron hallados restos de varias especies juntas, conocido como “Fauna de La Esquina”, no se ha logrado determinar si todo el conjunto de tetrápodos reconocidos, integraron una única y coetánea asociación o más de una, en el intervalo temporal representados por los de los citados 100 metros de sedimento del sector superior de Los Colorados, que bien podrían representar medio millón de años o más. Algo similar ocurre con los variados macrotaxones comunicados por Martínez *et al.* (2015), procedentes de dos localidades distintas de la Formación Quebrada del Barro (Bossi *et al.*, 1975).

Los géneros del conjunto de tetrápodos de Los Colorados incluyen una primitiva tortuga *Palaeochersis* (Rougier *et al.*, 2002), el pequeño Ictidosaurio *Chalimonia* (Bonaparte, 1980; Martinelli y Rougier, 2007); los pseudosuquios *Riojasuchus*, *Pseudhesperosuchus*, el aetosaurio *Neoaetosauroides*, el crocodyliformes *Hemiprotosuchus*, los prosaurópodos *Riojasaurus* (Bonaparte, 1971) y *Colaradisaurus* (Bonaparte, 1978), el saurópodo basal *Lessensaurus* Bonaparte (1999; Pol y Powell, 2007) y los terópodos *Zupaysaurus* (Arcucci y Coria, 2003) y *Powellvenator* (Ezcurra, 2017). Además se han registrado huellas atribuidas a crocodilomorfos (Bonaparte, 1997; Arcucci *et al.*, 2004; Melchor y De Valais, 2006).

En este subperiodo los dinosaurios se tornan en componentes numéricamente dominantes en todos los yacimientos (Ezcurra, 2010; Langer *et al.* 2010; Martínez *et al.* 2011), en contraposición con las asociaciones faunísticas previas, en las cuales los dinosaurios nunca superaban el 6% de la totalidad de la asociación de tetrápodos (Rogers *et al.* 1993).

Es así que aquí hacen su aparición los Theropoda y Sauropodomorpha en sentido estricto. De hecho, estos últimos tienen uno de los mejores registros en lo que a diversidad y abundancia de es-

pecímenes se refiere, un hecho notado por Bakker (1977) y Bonaparte (1982). Más de 25 taxones se han reconocido a lo largo de Sudamérica, Eurasia y África (Weishampel *et al.*, 2004; Brusatte *et al.*, 2010; Otero *et al.*, 2016) y es frecuente encontrar entre 3 y 6 especies penecontemporáneas (Brusatte *et al.*, 2010).

Vale la pena remarcar que los Theropoda del Noriano son poco frecuentes y exhiben una baja diversidad taxonómica y un rango morfológico relativamente reducido, cuando son comparados con miembros del mismo grupo registrados para el Jurásico Temprano (Brusatte *et al.*, 2010). En lo que respecta a Ornithischia, tal como fuera adelantado por Olsen *et al.* (2011), aún se desconocen registros triásicos fehacientes para este clado (con la excepción de *Pisanosaurus*, cuyas afinidades con los ornitisquios fueron puestas en duda por Thulborn, 2006; Novas, 2009; Agnolin y Rozadilla, 2017).

Los sedimentos rojos de la Formación Quebrada del Barro (Martínez *et al.*, 2015) han brindado abundantes restos de tetrápodos, que representan, según Martínez *et al.* (2007), a Cynodontia, Chelonia, Sphenodontia, Pseudosuchia, Pterosauria y Dinosauromorpha, con un conjunto de 12 nuevos taxones (Martínez *et al.*, 2013, 2017; Martínez y Apaldetti, 2017). En esta interesante noticia, Martínez *et al.* (2013) incluyen comparaciones taxonómicas con otras asociaciones de tetrápodos del Triásico Tardío. Lamentablemente, la falta de información limita posibles correlaciones con otras asociaciones del Triásico. Por ello la interpretación de Martínez *et al.* (2015) de que esa asociación sería más reciente que la bien conocida asociación del sector superior de Los Colorados, debe ser tomada con cautela. Sin embargo, la descripción reciente de un nuevo terópodo Coelophysoidea relativamente derivado, *Lucianovenator* (Martínez y Apaldetti, 2017) y el enorme Lessemsauridae *Ingentia prima* (Apaldetti *et al.*, 2018) indican que podría ser parcialmente equivalente de la parte superior de Los Colorados. Lo cierto es que se trata de una asociación de tetrápodos que sería útil poder comparar en mayor detalle con la fauna de Formación Caturrita de RGS y con la del sector superior de la Formación Los Colorados. En conjunto, estas asociaciones revelan la existencia de una notable variedad de tetrápodos para un período considerado por mostrar muy rígidas condiciones climáticas de aridez y afectado por fuertes extinciones.

Los tetrápodos mejor representados del sector superior de la Formación Los Colorados y equivalentes “Coloradense Superior” o “Tardío”

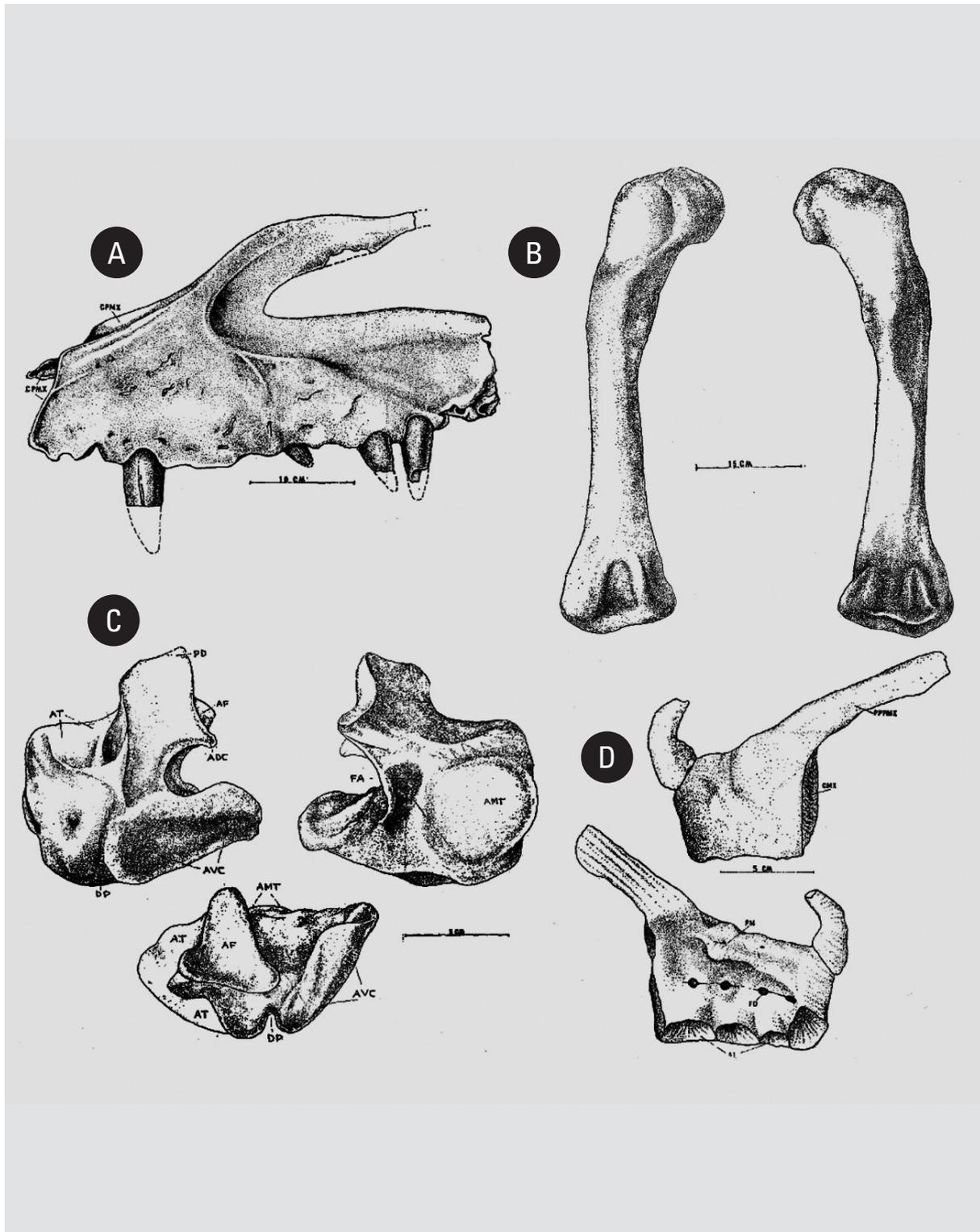


Lámina 61. *Fasolasuchus tenax* Bonaparte, 1981. Elementos esqueléticos del Arcosauromorfo “Rauisuchia”; A, vista lateral del maxilar izquierdo; B, fémur izquierdo en dos vistas; C, astrágalo derecho en vistas posterior, anterior y dorsal; D, premaxilar izquierdo en vista medial y lateral. Esta especie fue un gigantesco tecodonte que habría predado sobre juveniles de dinosaurios “prosaurópodos”.

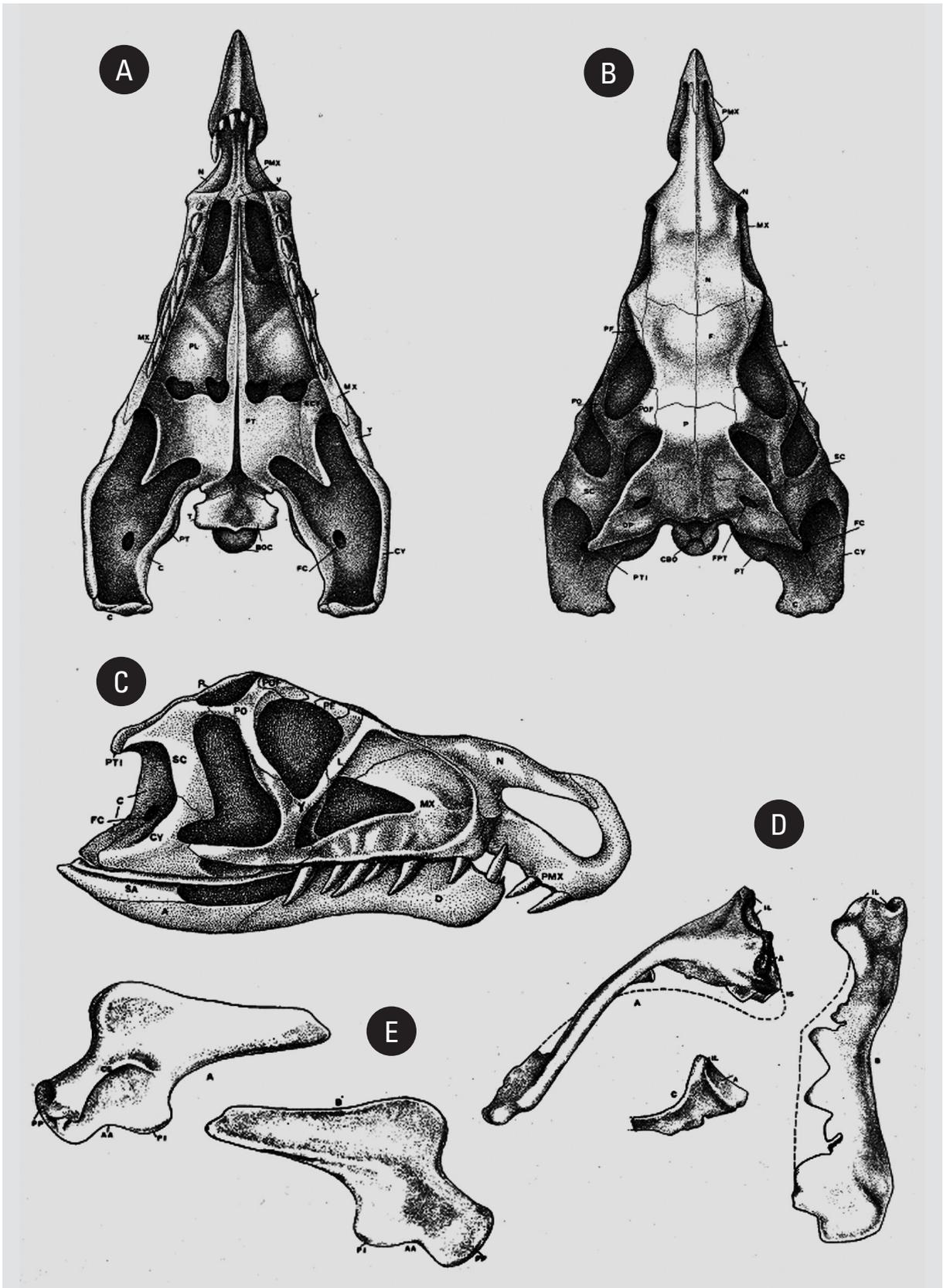


Lámina 62. *Riojasuchus tenuisiceps* Bonaparte, 1969. Arcosauromorpha Ornithosuchidae; A y B, cráneo completo en vistas palatina y dorsal; C, cráneo y mandíbula en vista lateral derecha; D, pubis en vista lateral y dorsal de la misma especie; E, ilion izquierdo en vista lateral y medial de la misma especie. Proceden del sector superior la Formación Los Colorados, provincia de La Rioja.

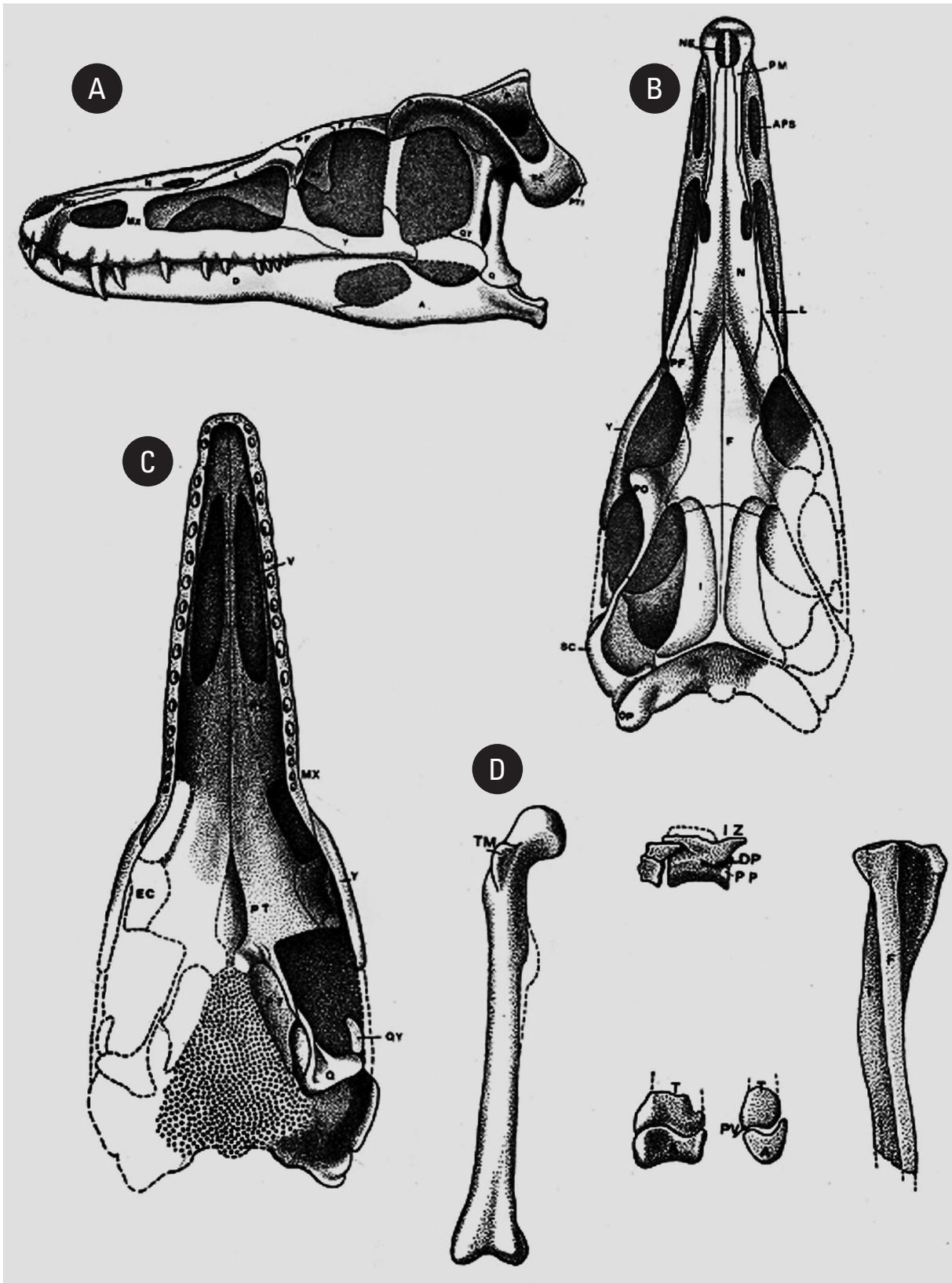


Lámina 63. *Pseudheperosuchus jachaleri* Bonaparte, 1969. Crocodylomorpha Sphenosuchia. A, B, y C, cráneo y mandibular en vista lateral izquierda, dorsal y palatina respectivamente; D, *Powellvenator podocitus* Ezcurra, 2017, fémur izquierdo, vértebras, extremo de tibia y astrágalo en vista anterior y lateral, tibia y fibula incompletas, de un Theropoda Coelophysoidea. Proviene del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja.

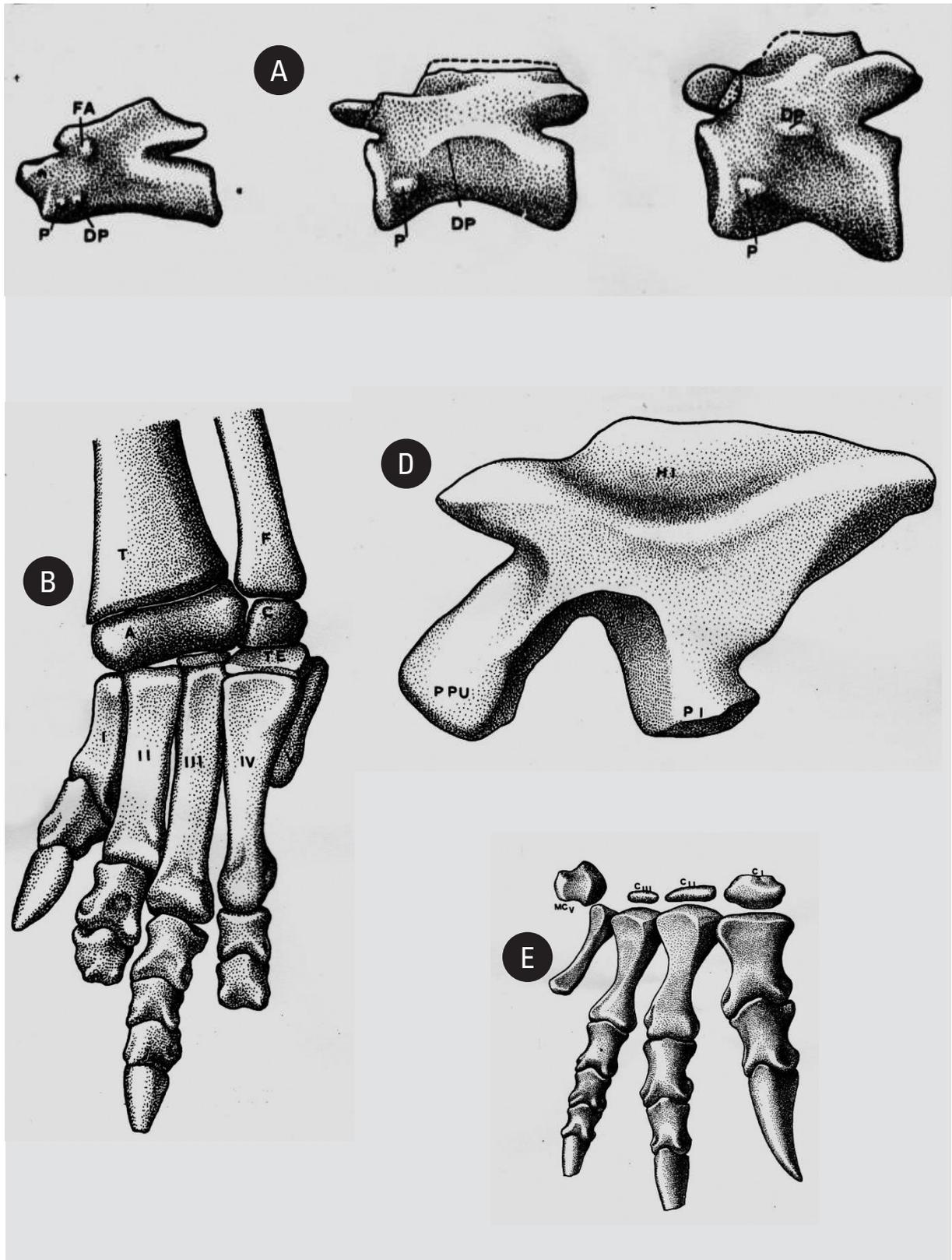


Lámina 64. *Riojasaurus incertus* Bonaparte, 1969; “prosaurópodo” derivado. A, vértebras cervicales; B, extremo distal de tibia y fibula, astrágalo y calcáneo y pie izquierdo completo; D, ilion izquierdo en vista lateral; E, mano derecha en vista dorsal de la misma especie. Los materiales de este grupo están excepcionalmente bien conservados, proceden del sector superior de la Formación Los Colorados, provincia de La Rioja.

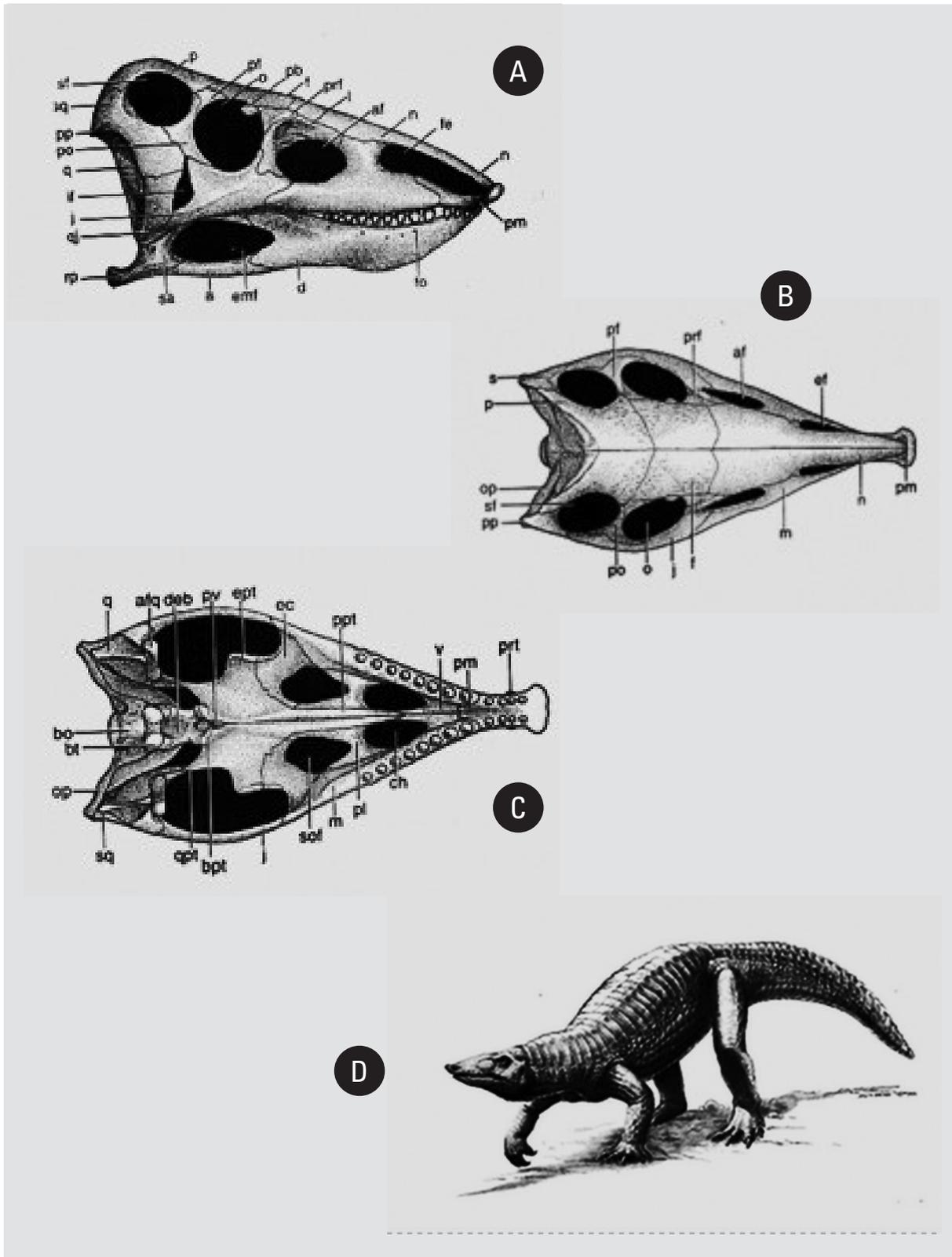


Lámina 65. *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte, 1969. Aetosauria, abundantes reptiles acorazados en su totalidad. Fueron muy frecuentes en la asociación de dinosaurios “prosaurópodos” de la Formación Los Colorados, en La Rioja. Cráneo en vistas A, lateral; B, dorsal y C, palatina. D, reconstrucción en vida del esqueleto en una supuesta actitud de traslado. Ilustración por Jorge González. El linaje de estos reptiles acorazados ha tenido un largo biocrón en Sudamérica. Esta especie fue ampliamente estudiada por la doctora Julia Desojo, desde su tesis doctoral a la actualidad.

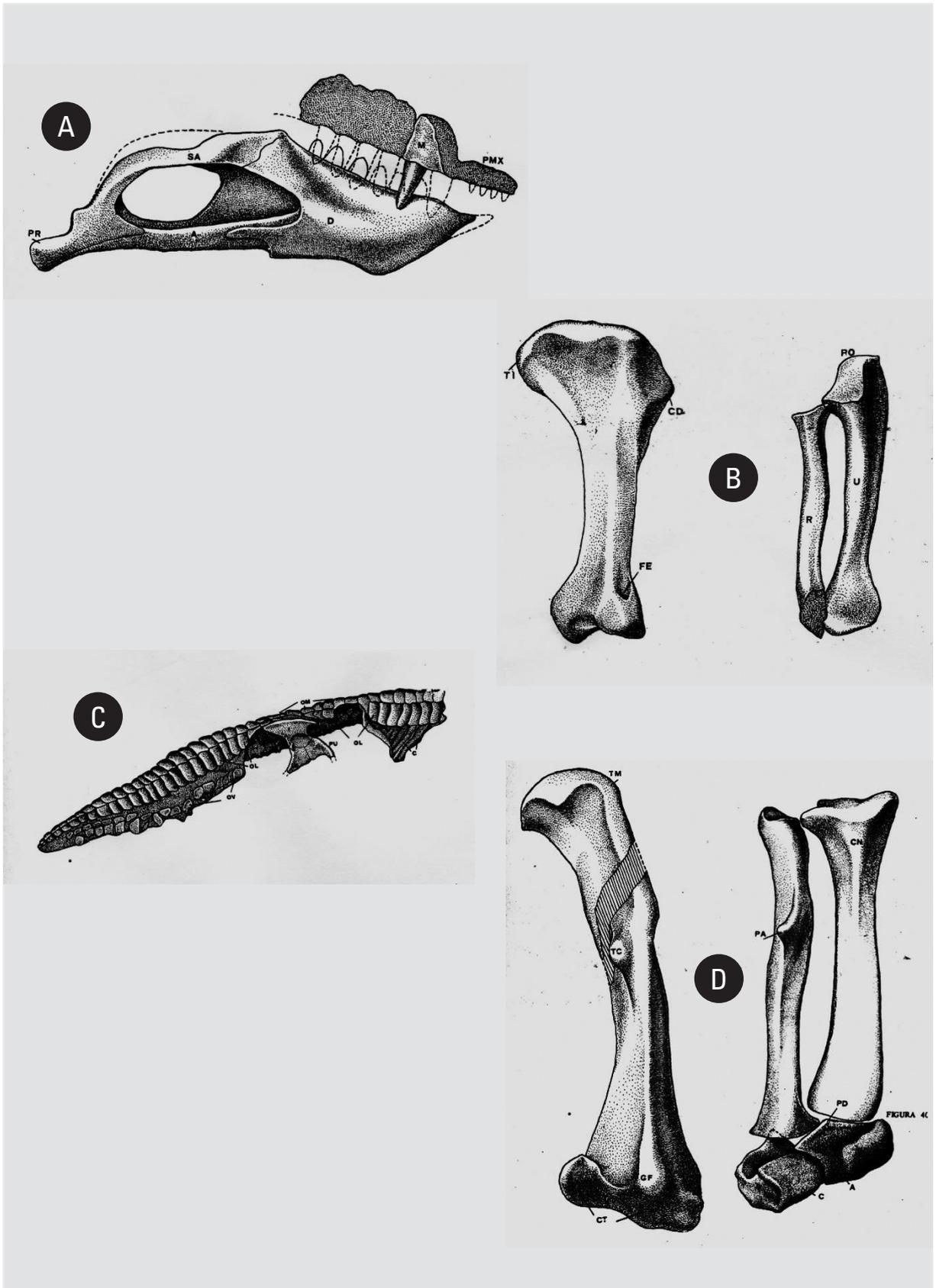


Lámina 66. *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte, 1969; A, mandíbula y maxilar derechos en vista lateral; B, húmero derecho, radio y ulna derechos de la misma especie; C, fémur derecho, tibia, fibula y tarso derechos; D, vista parcial de la región pélvica y caudal en vista lateral del esqueleto dérmico.

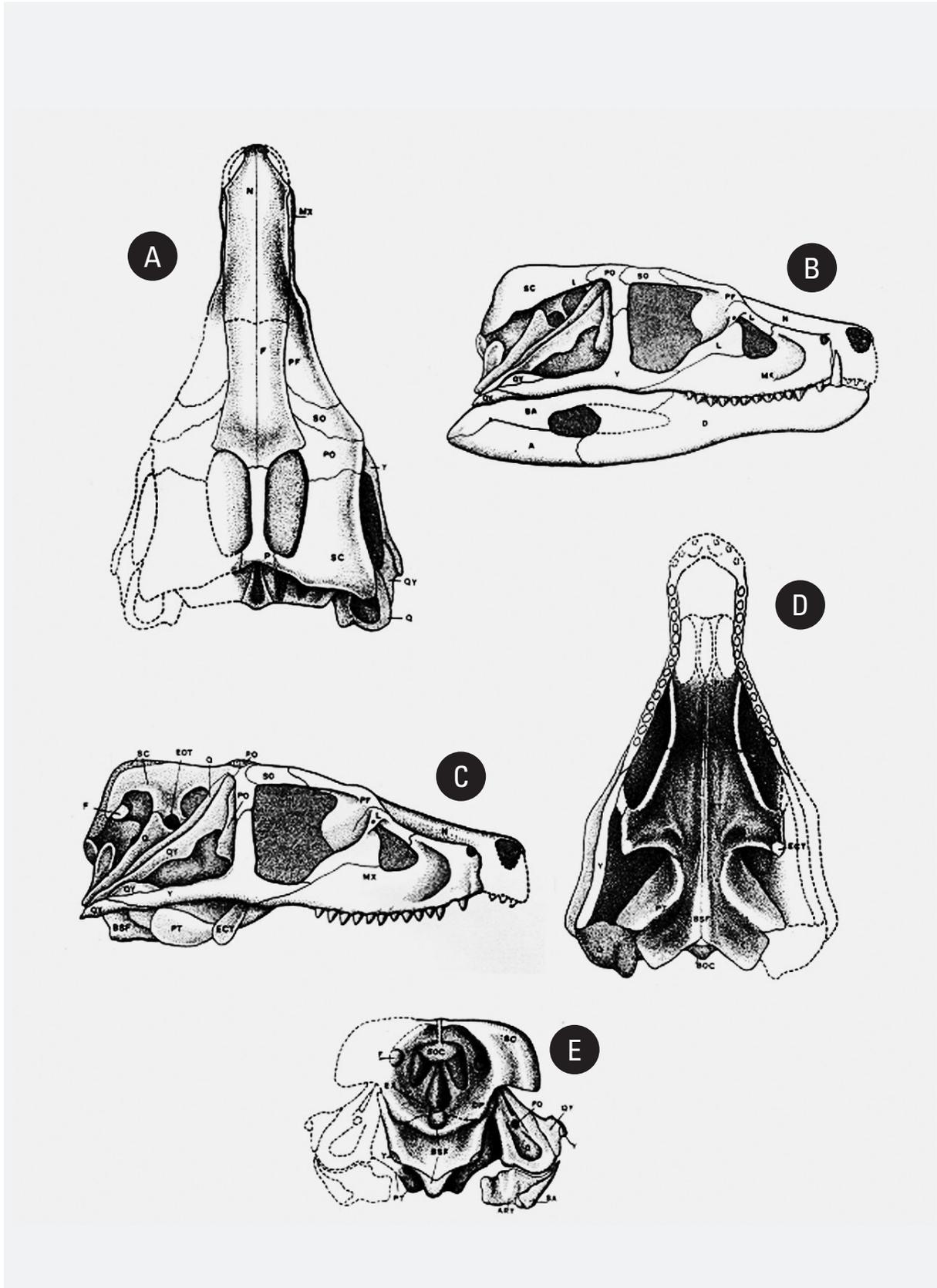


Lámina 67. *Hemiprotosuchus leali*, Bonaparte, 1971; A, cráneo en vista dorsal; B, vista lateral derecha del mismo; C, vista parcial lateral derecha; D, vista palatina; E, vista occipital. Este y otros protosuquios de Pangea iniciaron la larga y variada historia filogenética de los cocodrilos.

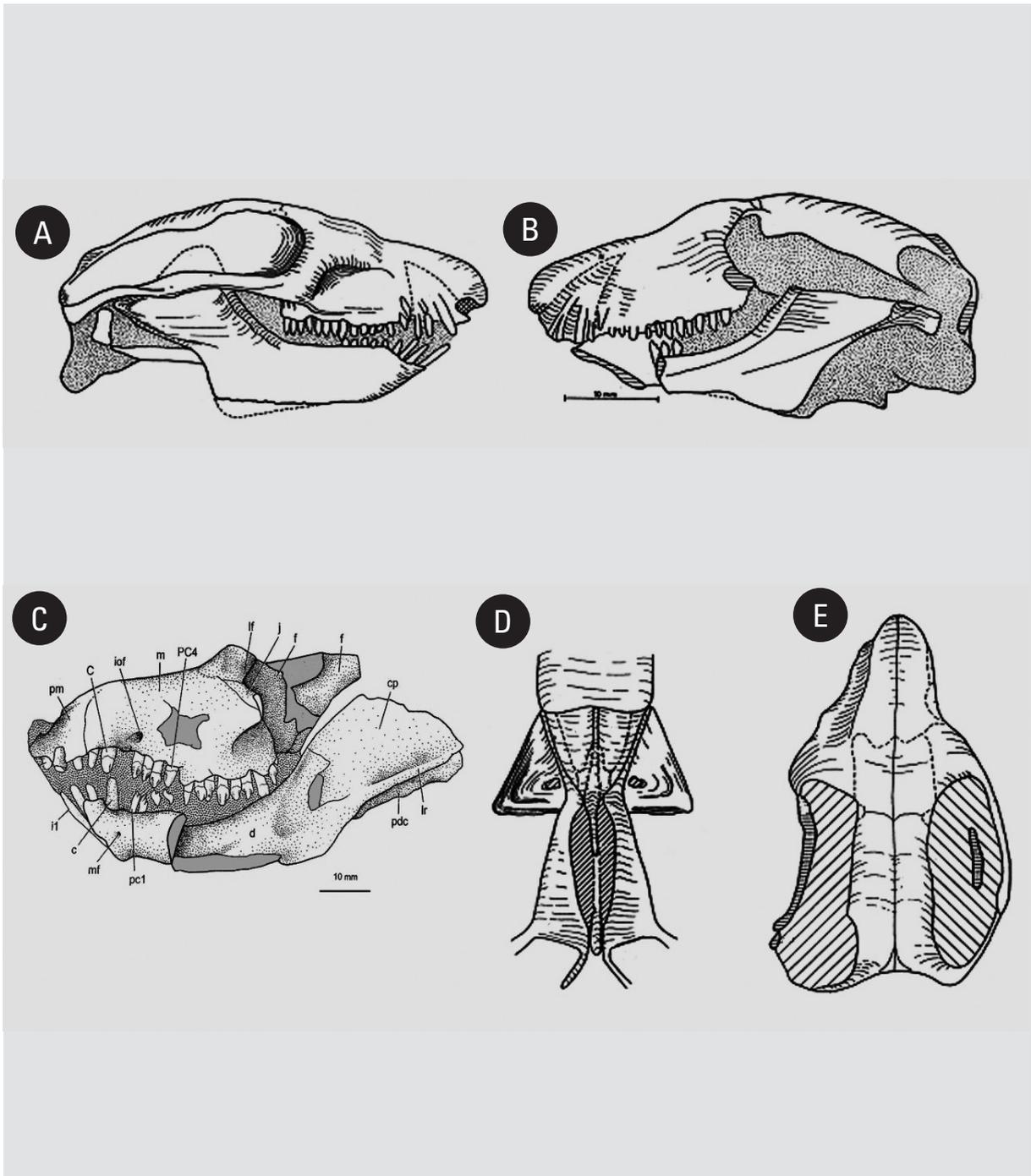


Lámina 68. *Chaliminia musteloides* Bonaparte, 1980. Un Ictidosaurio del sector más superior de la Formación Los Colorados, La Rioja. A, vistas lateral derecha del cráneo y mandíbula; B, vista lateral izquierda; C, un segundo ejemplar de esta especie hallado recientemente, muestra buenos detalles de la dentición y huesos postdentarios; D, sección palatina que muestra las aberturas pterigoideas; E, vista dorsal del mismo ejemplar. Según Bonaparte (1980) y Martinelli y Rougier (2007)

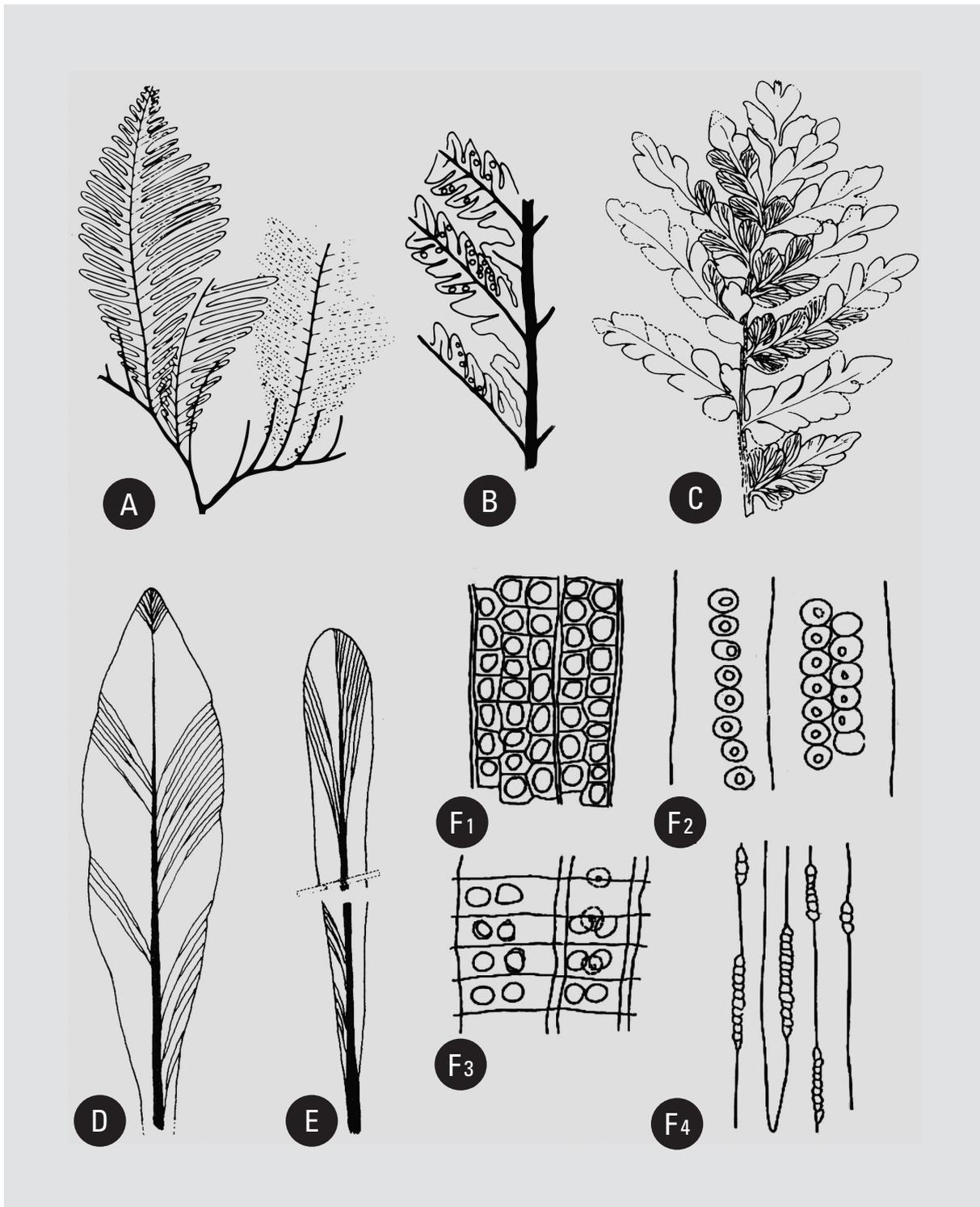


Lámina 69. Flora representativa del Triásico Tardío de la Argentina. A. *Thaumatopteris tenuiserratum* Menéndez 1951 (helecho dipteridáceo). B. *Goepfertella stipanicicii* Herbst 1993 (helecho dipteridáceo). C. *Scleropteris grandis* Artabe, Morel y Zamuner 1994 (pteridosperma, petriellal). D. *Linguifolium lilleanum* Arber 1913 (gimnosperma *incertae sedis*). E. *L. arctum* Menéndez 1951 (gimnosperma *incertae sedis*). F. *Protocircoporoxylon marianaensis* Zamuner y Artabe 1994 (coniferal); F₁, corte transversal del leño; F₂, corte longitudinal radial mostrando las punteaduras de las traqueidas; F₃, campos de cruzamiento; F₄, corte longitudinal tangencial mostrando los radios. A-B. Modificado de Zamuner *et al.* (2001); C. Modificado de Artabe *et al.* (1994); D-E. Gnaedinger y Herbst (1998b); F. Modificado de Zamuner y Artabe (1994).

Capítulo VIII

OBSERVACIONES Y DISCUSIÓN

Abstract. Observations and discussion. Previous chapters presented available information on Triassic plants and tetrapods, while here we provide a more detailed analysis of some biological aspects in an attempt to widen the scope of the discussion. One hypothesis addresses the great Late Permian extinction and subsequent recovery. It is assumed that during the highest level of atmospheric contamination, the survival of some species was {favored//enhanced} by the presence of flora and fauna sparsely distributed {in Pangea//in regions of Pangea}, which possibly gave rise to new taxa better adapted to the stressful conditions. This would be supported at the generic level in Synapsida and Archosauromorpha. Plants may have solved this problem in a similar way. We postulate that the *Pleuromeia* flora is the precursor of the *Dicroidium* flora, together with immigrant components. The more extensive and detailed Triassic fossil record comes from the Late Triassic beds of Argentina and Brazil, with rich faunal assemblages from three different fossiliferous levels. The two large hiatuses between them (~20 my each) lack information on most of the clades of plants and tetrapods from the Late Triassic. At present, the richest paleontological information on the Early Norian comes from the Caturrita Formation of Southern Brazil, and from the Late Norian Los Colorados Formation (upper sector). Discoveries in the Caturrita Formation suggest that the evolution of pre-mammaliaforms and mammaliaforms was characterized by the retention of many plesiomorphic characters together with new apomorphies that define this new anatomical level. In this regard, the articulation of the lower jaw with the skull is represented by several progressive stages in the four different species of Therioherpetidae arising from the late Middle Triassic. The persistence of primitive characters is documented in the postcanine incipient bifurcation of their roots, as observed in *Panchetocynodon* of the Early Triassic and *Brasilitherium* of the Early Norian. Fully bifurcated roots are found in the Late Triassic mammal *Morganucodon*.

La notable actividad de planes e investigaciones brasileras es una de las importantes observaciones que hemos verificado a lo largo de este trabajo. Su rápido desarrollo (1990-2018) contrasta con lo acontecido en Argentina donde paulatinamente se fue incrementando esa actividad a partir de 1960.

Creemos que el Triásico fue un periodo de gran fertilidad biológica, con excelentes oportunidades

para indagar sobre el desarrollo de aspectos muy valiosos para el estudiante de la evolución biológica. Entre esos grandes temas se encuentra la notable recuperación de la Biota afectada por la gran crisis ambiental del Pérmico Tardío que se logró con el surgimiento de nuevos tipos adaptativos, más derivados que sus ancestros y con un gran potencial evolutivo demostrado en los tiempos post-triásicos. Este ensayo preliminar trata, tam-

bién, de comentar los fenómenos básicos de correlación evolutiva entre Flora y Fauna, aunque no será más que reconocer esos episodios, ya que no se intentará interpretarlos en sus variadas causas, sean climáticas, de adaptación, competencias, cualidades genéticas y tantas otras que habrían motivado los cambios, ya que para ello no se dispone de la información necesaria. No obstante, las complejas cualidades ambientales (clima, radiación solar, tectónica) en que se desarrollaron la fauna y flora triásica habrían sido el factor principal de ese paralelismo. Ambas comunidades (florísticas y faunísticas) estaban inmersas en el mismo clima. El supuesto paralelismo entre los acontecimientos evolutivos mayores de la flora y fauna triásica de "Gondwana" occidental se aprecia desde la sección inferior del Triásico en que flora y fauna son básicamente diferentes a las del Pérmico Superior, y poseen, ambas, una modesta densidad y escasa diversidad.

Tal como fuera indicado más arriba, la Flora de *Glossopteris* fue severamente afectada por la extinción del Pérmico Superior (Anderson *et al.* 2007). Los fuertes efectos tóxicos que habrían causado la extinción de dicha flora, y sus efectos secundarios, se supone que se habrían extendido por tiempos muy largos (hasta varios millones de años), como para impedir un resurgimiento de esa flora, tiempo que sí parece haber sido aprovechado por los primeros vestigios de la Flora de *Dicroidium* (Retallack, 1995). Estos últimos se encuentran representados por la Flora de *Pleuromeia* (Ottone y García, 1991), la cual constituiría una Flora de recuperación, que por sus especiales cualidades adaptativas, habría permitido instalarse en ambientes suficientemente húmedos y generar condiciones propicias para el establecimiento y desarrollo de nuevos taxones. Estos habrían originado, en el límite Olenekiano-Anisiano, la llamada Flora de *Dicroidium*. Interpretamos que estas nuevas especies se habrían originado en refugios ecológicos que sólo pudieron aprovechar algunas especies de la Flora y Fauna del Pérmico Tardío, en donde se habrían diferenciado las nuevas especies que generaron la Biozona *Lystrosaurus* y equivalentes, y la Flora del *Pleuromeia* y sus descendientes, la Flora de *Dicroidium*.

En este sentido, Grauvogel Stamm y Ash (2005) indican que la Flora de *Pleuromeia* es reemplazada por plantas superiores que sobrevivieron en refugios y que colonizaron el ambiente luego de que este se estabilizara. Luego de la

extinción permo-triásica, grandes superficies de la tierra estaban representadas por páramos desprovistos de vegetación. Pequeñas depresiones efímeras formadas en los alrededores de esos desiertos habrían sido capaces de alojar algunos elementos florísticos. Estos primeros representantes habrían colonizado luego gran parte del paisaje, constituyendo los primeros componentes de la Flora de *Dicroidium*.

Es posible que la recuperación de la flora (y la fauna) haya seguido un patrón semejante a la "Teoría de los Refugios" planteada para el Pleistoceno por Haffer (1969; véase también Behling, 1998). Al igual que en este caso, en el límite permo-triásico los bosques húmedos desaparecieron de gran parte de la superficie, quedando limitados únicamente a parches geográficos a modo de oasis, los que lograron conservar poblaciones relictuales de flora y fauna. Estos refugios se encontraban aislados entre sí, y consecuentemente fueron centros de divergencia biótica y consecuente especiación mediante procesos de vicarianza. Luego, la recuperación ambiental habría permitido que estas forestas reconquistaran los territorios de los que habían desaparecido. Posiblemente, estos refugios habrían sido los responsables del desarrollo y protección de la Flora de *Dicroidium* durante los primeros tiempos luego de la crisis permo-triásica.

Esta flora habría estado provista de una serie de caracteres anatómicos adaptativos que le habrían permitido superar las condiciones climáticas presentes a lo largo del Triásico. Asimismo, es posible que diferentes clados de la Flora de *Dicroidium* estuvieran provistos de cualidades genéticas capaces de generar una variedad de nuevas líneas evolutivas, tal como se observa en la gran diversidad de las corystospermáceas, dipteridáceas o peltaspermáceas. También es posible, tal como fuera indicado por algunos autores (Archangelsky, 1996), que algunos integrantes de la Flora de *Dicroidium* (e.g., Peltaspermeaceae, Cycadales, Voltziales), en el sur de América del Sur, se hayan visto enriquecidas por aportes migratorios procedentes de otras latitudes de Pangea.

La gran diversidad vegetal, que se observa desde las etapas iniciales de la Flora de *Dicroidium*, habría tenido un fuerte protagonismo en la diversificación de los tetrápodos de Gondwana, por cuanto proveería de una variada y rica fuente de novedosos nichos ecológicos e ítems alimentarios.

Con respecto al Triásico Medio, los vertebrados

de Argentina y Brasil presentan dos etapas evolutivas: una más antigua con formas poco derivadas (Puestoviejense con *Pascualgnathus*, *Cynognathus*, *Diademodon* y *Kannemeyeria*) y otra muy especializada y muy diversificada, compuesta por dos faunas sucesivas de edad Chañarensis: la bien conocida asociación de Los Chañares comunicada en variados artículos del profesor A. S. Romer (1966, 1973), que podría denominarse “Biozona de *Massetognathus*”, proveniente del sector superior de la formación Ischichuca (Formación Los Chañares, *sensu* Romer y Jensen 1966) muy bien documentada también en el sur de Brasil (Langer *et al.*, 2007). Recientemente se ha comunicado la presencia de niveles fosilíferos infrapuestos a los clásicos comunicados por Romer y otros, con aproximadamente unos tres millones de años más antiguos (Ezcurra *et al.*, 2007), con una variada asociación de dicinodontes, cinodontes, primitivos rincosaurios y arcosauromorfos, caracterizados por la frecuente presencia de *Tarjadia*, Erpetosuchidae cercano a formas de África del Sur. Esta fauna de *Tarjadia* muestra diversos taxones más primitivos que los clásicos de Los Chañares, y aunque no está definitivamente estudiada aún aporta buena información filogenética sobre la evolución de tetrápodos en el Triásico Medio tardío.

La asociación de Los Chañares representa una verdadera asociación en la que se observan tipos adaptativos novedosos con una diversidad de caracteres no registrados previamente entre los tetrápodos de Argentina y Brasil. El “grado evolutivo” de esta asociación se diferencia marcadamente con el nivel de especialización logrado por los tetrápodos más antiguos de Puesto Viejo y Río Mendoza. Probablemente hubo un fuerte hiatus temporal que separa a la asociación de Los Chañares con las faunas previas de Argentina y Brasil.

Como se ha señalado más arriba, este hiatus es de valor regional solamente ya que en el Este de África (Tanzania, Zambia), se ha registrado una variada asociación de tetrápodos anisianos, que cubrirían gran parte del hiatus morfo funcional de los tetrápodos de Argentina y Brasil citados más arriba.

En este subperíodo del Triásico se observa por primera vez una Flora de *Dicroidium* altamente diversificada, con nuevos tipos adaptativos, siendo tan distinta de la flora pérmica como los vertebrados señalados más arriba. Es evidente la magnitud comparable de estos cambios en la flora y fauna que comentamos.

En el Sudoeste de Gondwana, la máxima diversificación de la Flora de *Dicroidium* tuvo lugar en el intervalo Triásico Medio tardío-Triásico Tardío temprano, más específicamente entre el Ladiniano tardío y el Carniano (Morel *et al.*, 2003; Spalletti *et al.*, 2003). Cabe destacar que los helechos de la familia Dipteridaceae no están presentes en las floras del Ladiniano tardío y Carniano de la Argentina (*i.e.*, formaciones Paramillo, Potrerillos, Cacheuta, Ischigualasto, y Carrizal, y parte superior de Formación Cortaderita), mientras que otras familias (*e.g.*, Osmundaceae) son abundantes y tienen una amplia distribución (Zamuner *et al.* 2001; Morel *et al.* 2010, 2011, 2015). Estos helechos vivían en ambientes muy similares a los que habitaban las Dipteridaceae, *i.e.*, barras y planicies de inundación de ríos meandrosos y entrelazados (Artabe *et al.* 2001). Recientemente Bodnar *et al.* (2018) han sugerido que, si bien las Dipteridaceae caracterizan el Triásico de Argentina, presentan una distribución temporal restringida a dos intervalos: Anisiano tardío-Ladiniano y Noriano tardío-Retiano. Su diversificación parece estar relacionada a episodios de establecimiento de las comunidades vegetales luego de una perturbación ecológica, mientras que su disminución ocurre en un momento de estabilidad de las comunidades representado en el apogeo de la Flora de *Dicroidium* (Bodnar *et al.*, 2018).

Asimismo, tanto las Dipteridaceae como las Marattiales tuvieron durante el Triásico una distribución geográfica diferencial. En las paleolatitudes mayores a los 60° (Grupo El Tranquilo), las Marattiales son abundantes en los yacimientos, siendo escasas o pobremente representadas las Dipteridaceae, que por otro lado son abundantes en paleolatitudes menores (Webb, 2001; Artabe *et al.*, 2003). Esta diferencia vegetacional posiblemente se deba a las condiciones favorables, de mayor humedad y temperatura templada, que aparentemente predominaron en las altas paleolatitudes durante gran parte del Floriano, y que se contraponen al clima riguroso que imperaba en el resto del Gondwana Sudoccidental (Webb, 2001; Artabe *et al.*, 2003).

Una de las tafofloras emblemáticas de la máxima diversificación de la Flora de *Dicroidium*, es la preservada en la Formación Ischigualasto. Si bien ha sido estudiada desde hace 70 años (*e.g.* Frenguelli, 1948; Archangelsky, 1961, 1968; Archangelsky y Brett, 1963; Bonetti, 1966; Zamuner y Artabe, 1990; Zamuner, 1992; Césari y Colombi, 2016), el conocimiento no ha crecido en las últimas décadas

al mismo ritmo que el de la fauna de vertebrados, dado que los paleobotánicos han focalizado sus investigaciones en otras unidades triásicas de la Argentina. Se ha interpretado al bosque permneralizado presente en la Hoyada de Ischigualasto, como un bosque esclerófilo ribereño de baja diversidad dominado por corystospermas (*Rhexoxylon pianitzkyi-Zuberia papillata*), y como sotobosque se desarrolló una vegetación herbáceo-arbustiva de corystospermas (*Xylopteris elongata*) y peltaspermas (*Scytophyllum neuburgianum*, *Lepidopteris stormbergensis*) (Artabe *et al.*, 2001).

En el Triásico Superior tenemos registros de vertebrados que indican tres etapas evolutivas diferentes. Una, en la sección inferior, se observa la aparición de una diversidad notable de arcosaurios, proterochámpsidos, aetosaurios, variados dinosaurios (tres o cuatro géneros), abundantes rincosaurios de respetable tamaño, dicinodontes como *Ischigualastia* (Cox, 1964), cinodontes de gran talla como *Exaeretodon frenguelli*, con el cráneo de 60 cm de largo junto a una variedad de especies de cinodontes carnívoros, insectívoros y traversodóntidos (Reig, 1963, Casamiquela 1962; Bonaparte, 1963, 1964, etc, Alcober y Parrish, 1997; Martínez y Alcober, 2010).

Una marcada extinción de tetrápodos habría ocurrido hacia el final de esta primer etapa del Triásico Superior o Tardío, coincidente posiblemente con un cambio ambiental que en el NO de Argentina condicionó la depositación de las espesas formaciones rojas de Los Colorados y Río Blanco, un patrón que se observa también en otras localidades de Gondwana. En concordancia, las paleofloras en este espacio temporal sufrieron un notable cambio, con un importante detrimento de las grandes corystospermáceas arborescentes, las cuales fueron remplazadas por coníferas. Asimismo aumentó la abundancia de bosques esclerófilos. Se trata de episodios aparentemente sucesivos de proliferación, decadencia, y reemplazos por especies más derivadas.

Otra bien definida etapa evolutiva se observa en la mitad inferior de la Formación Los Colorados más ampliamente documentada en la Formación Caturrita de Brasil, en las que se han registrado un novedoso conjunto de especies que generaron clados que prosperaron en el Jurásico. Entre ellos se destacan los pequeños Ictidosaurios de la familia Therioherpetidae con notables cualidades anatómicas propias de los primeros mamíferos Morganucodonta (Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004), representa-

dos por tres géneros y diversos individuos con gran información anatómica y evolutiva. También en este intervalo se han registrado muy pequeños Pterosauria (puestos en duda por Bento Soares *et al.* 2013). Este pequeño pterosaurio da lugar a nuevas interpretaciones sobre el origen ambiental de este clado que prosperó en el Jurásico y Cretácico. También fueron registrados los primeros sauropodomorfos, lepidosaurios y esfenodontes, los cuales representan una fauna diferente de aquella observada para el Ischigualastense o así mismo el sector superior de la Formación Los Colorados. En esta etapa ocurren también importantes cambios faunísticos, como extinciones (o migraciones), previas a las acaecidas hacia fines del Triásico. Desapareciendo del registro sudamericano entre otros, los supuestos primitivos saurisquios sauropodomorfos Guaibasauridae, los predinosaurios Silesauridae y los esfenodontes Clevosauridae. Esta extinción, posiblemente coincidente con el Noriano Medio, ha sido considerada por algunos autores (Bakker, 1977; Benton, 1983, 1994) como de importancia cabal, inclusive de una magnitud mayor a la ocurrida hacia fines del Triásico (Benton, 1994).

Estudios en marcha sostienen que los supuestos ornitisquios, sauropodomorfos y terópodos eo-carnianos no resultan más que linajes tempranos que sufren una gran extinción en el límite Carniano. Posteriormente, durante el Noriano, harían su aparición los Theropoda y Sauropodomorpha en sentido estricto. Estos clados serían numéricamente dominantes durante tiempos post-carnianos.

En este sentido, durante el Carniano no existen registros ciertos de Theropoda, Sauropodomorpha u Ornithischia. En efecto, taxones previamente considerados como terópodos o sauropodomorfos resultaron ser incluidos dentro de clados de saurisquios plesiomórficos que no están relacionados directamente a ninguno de estos grupos (*e.g.*, Herrerasauria, Guaibasauridae). Por otro lado, el único registro de supuesto Ornithischia triásico (véase Olsen *et al.*, 2011) *Pisanosaurus*, es aquí propuesto como el grupo hermano de Dinosauria. Vale la pena aclarar que registros de supuestos terópodos carnianos en Europa y Estados Unidos han sido re-fechaos y resultaron ser de edad noriana (véase Brusatte *et al.*, 2010; Rauhut y Hungerbühler, 2000). Al igual de lo que ocurre con Theropoda, verdaderos Sauropodomorpha se reconocen exclusivamente solo para el Noriano (debido a la exclusión de *Eoraptor*, *Panphagia*, *Saturnalia* y *Chromogisaurus* de dicho clado).

Recientemente, Martínez *et al.* (2011) indican

que para el Carniano medio (Ischigualastense) ya estaban definidos los principales linajes de Dinosauria (Sauropodomorpha, Theropoda, Ornithischia) y los caracteres anatómicos, funcionales y tróficos que los caracterizarían durante el resto del Mesozoico (véase Sereno, 1997, 1999). Sobre la base de esta hipótesis cada linaje de Dinosauria habría sobrevivido el límite Carniano-Noriano y luego dominado los nichos correspondientes por sobre otros taxones menos exitosos.

Sin embargo, bajo el nuevo arreglo taxonómico, los supuestos ornitisquios, sauropodomorfos y terópodos resultan más ser linajes tempranos que efectivamente sufren una gran extinción en el límite Carniano-Noriano (Figura 70).

Una extinción masiva para el límite Carniano-Noriano, es decir entre las edades Ischigualastense-Coloradense, fue notado por Bonaparte (1982) quien describió un importante recambio faunístico asociado a grandes cambios climático-ambientales. Con anterioridad Bakker (1977) en un trabajo general acerca de las extinciones masivas en Tetrapoda, indicó un importante cambio en la composición de las faunas durante dicho límite temporal. Posteriormente, Benton (1983, 1986, 1989, 1994) sustentó que el cambio en las faunas terrestres ocurrido durante el límite Carniano-Noriano fue de gran importancia, incluso mayor que en el lapso Triásico-Jurásico. En este respecto, Brusatte *et al.* (2010) indican que el principal salto en la ocupación del morfoespacio en Dinosauria ocurre entre el Carniano y Noriano.

En efecto, representantes de Herrerasauria y Guaibasauridae, bien diversificados en tiempos carnianos, son notablemente escasos hacia el Noriano, contando sólo con *Chindesaurus* como único sobreviviente. Del mismo modo, Dinosauriformes basales del notablemente diverso clado Silesauridae o taxones como *Lewisuchus* y *Lagosuchus* se encuentran representados en tiempos norianos únicamente por algunos pocos sobrevivientes (Ezcurra, 2006; Irmis *et al.*, 2007).

Posteriormente, durante el Noriano, hacen su aparición los Theropoda y Sauropodomorpha en sentido estricto. De hecho, estos últimos tienen uno de los mejores registros en lo que a diversidad y abundancia de especímenes se refiere, un hecho notado por Bakker (1977) y Bonaparte (1982). Más de 25 taxones se han reconocido a lo largo de Sudamérica, Eurasia y África (Weishampel *et al.*, 2004; Brusatte *et al.*, 2010; Otero *et al.*, 2016) y es frecuente encontrar entre 3 y 6 especies penecon-

temporáneas (Brusatte *et al.*, 2010).

Vale la pena remarcar que los Theropoda del Noriano son poco frecuentes y exhiben una baja diversidad taxonómica y un rango morfológico relativamente reducido, cuando son comparados con miembros del mismo grupo registrados para el Jurásico temprano (Brusatte *et al.*, 2010). En lo que respecta a Ornithischia, tal como fuera adelantado por Olsen *et al.* (2011), aún se desconocen registros Triásicos fehacientes para este clado.

Por otro lado, Bonaparte (1982) reconoce que en contraste con capas Carnianas, los Dinosauria fueron numéricamente más abundante en asociaciones Norianas (Bonaparte, 1982). De hecho, los dinosaurios representan entre el 25 y el 60% del número total de tetrápodos en asociaciones de esa edad (Benton, 1983, 1994). Sobre esta base, Ezcurra (2010) propone que el incremento en diversidad taxonómica por un lado, y la dominancia numérica por otro fueron procesos diacrónicos en Dinosauria.

Lamentablemente, en lo que a paleofloras respecta, esta etapa temporal, el Noriano temprano, se encuentra aún pobremente conocida. Sin embargo, puede observarse una flora notablemente empobrecida, posiblemente afectada por dicho evento de extinción.

La tercera etapa evolutiva que nos indica el Triásico Tardío de nuestra región incluye ítems evolutivos diversos, uno de ellos se refiere a la persistencia regional del linaje de los pequeños cinodontes premamalianos, los Ictidosauria, como el género *Chalimonia* (Bonaparte, 1980; Martinelli y Rougier 2007), correspondiente a la familia Trithelodontidae, familia hermana de los Therioherpetidae, verdaderos ancestros de los Mammalia.

En la órbita de los Archosauromorpha, el gigantesco *Fasolasuchus* parece marcar el final de este linaje de grandes predadores plantígrados-crurotarsales, registrados a partir del Ladiniano tardío en Argentina y Brasil.

En el linaje o clado de los crocodylomorpha, esta etapa evolutiva muestra al más antiguo Protosuchia, el género *Hemiprotosuchus* (Bonaparte, 1971), junto a crocodylomorphos como *Pseudohesperosuchus* (Bonaparte, 1971), y Ornithosuchidae derivados como *Riojasuchus* (Bonaparte, 1971).

Un hito evolutivo significativo entre los terópodos es la presencia de primitivos Neotheropoda, incluyendo *Zupaysarurus* (Arcucci y Coria, 2003; Novas y Ezcurra, 2005) y *Powellvenator* (Ezcurra, 2017), que parecen iniciar el reinado de esos

predadores que dominaron durante todo el lapso Jurásico-Cretácico.

En el ámbito de los Sauropodomorpha, el Triásico Tardío del sector superior de la Formación Los Colorados posee un variado e informativo registro sobre la etapa evolutiva inicial de este notable clado de saurisquios herbívoros. Las especies más frecuentes entre los primitivos “Prosauropoda” muestran su condición primitiva especialmente por el modelo de estructura vertebral, presacra, particularmente por las dorsales que son dorsoventralmente bajas, sin láminas neurales, que caracterizan a niveles más derivados del Jurásico (Bonaparte, 1999). Otros caracteres morfofuncionales en las vértebras cervicales, la cintura pélvica y pecto-

ral coinciden en mostrar su osteología plesiomórfica, en los géneros *Riojasaurus* y *Coloradisaurus* (Bonaparte, 1971, 1978) mientras que el género *Lessemsaurus*, un gigantesco “prosauropoda” muy derivado, muestra diversos caracteres que indican proximidad con el morfotipo característico de los Sauropoda jurásicos, con vértebras presacras más derivadas, especialmente las dorsales provistas de una extensa espina neural que define un tipo vertebral alto y proporcionalmente breve en sentido anteroposterior.

La información evolutiva de los tetrápodos de este intervalo es muy ilustrativa en cuanto a la proximidad que muestra con los morfotipos del Jurásico.

Capítulo IX

EVOLUCIÓN MORFO-FUNCIONAL EN LAS PLANTAS

Abstract. Evolution of plants. In the Triassic, species richness was higher for plants than for vertebrates. Indeed, palynological studies revealed a great diversity and complexity of plant types adapted to climate conditions. It is worthwhile to highlight the specialization of the corystosperms from the continental Triassic of Argentina and Brazil, which were subjected to long-lasting periods of extreme aridity interspersed with humid environmental conditions caused by the mega-monsoon climate. Corystosperms showed derived characters such as the presence of polyxyly, sclerophylly and secretory canals, among others, probably due to a complex genetic system. In contrast to the Late Permian vegetation, evidence strongly suggests that the *Dicroidium* flora played an important role in modifying the environment. The new taxa induced the appearance of different components in the paleocommunities, determining the creation of new niches and favoring the diversification of new vertebrate clades that arose in the Triassic.

El escenario paleoflorístico del Triásico continental de Gondwana es claramente de mayor diversidad adaptativa que los tetrápodos y con una historia evolutiva mucho más prolongada. Zavattieri (en Zamuner *et al.*, 2001) ha registrado al menos unas 500 especies de palinomorfos para el Triásico de Argentina. Por ello, en este breve capítulo reseñaremos sólo algunas de las adaptaciones más notables de ciertos componentes de la Flora de *Dicroidium*.

Luego de la extinción permo-triásica, se desarrolla la Flora de *Pleuromeia*. Esta flora cosmopolita se componía de géneros tales como *Pleuromeia*, *Neocalamites* y *Equisetostachys*, considerados como elementos pioneros, oportunistas que frecuentaron desde costas halófitas hasta ambientes xéricos, aunque las últimas dos serían de afiliación más hidrofí-

tica, capaces de colonizar áreas deforestadas y márgenes de lagos y zonas inundables (Coturel *et al.*, 2016). Esta flora, poco diversa estaba dominada por lycópsidas y otros vegetales de tamaño pequeño, estrategias r, y de reproducción vegetativa, una combinación de caracteres que les permite colonizar rápida y efectivamente diferentes ambientes (Tong *et al.*, 2007). La Flora de *Pleuromeia* dio paso a la Flora de *Dicroidium* propiamente dicha (Zamuner *et al.*, 2001).

Este cambio florístico es un ejemplo claro de la influencia del ambiente físico sobre las comunidades vegetales. La existencia de un clima cálido de tipo megamonzónico, benefició la proliferación de grupos de plantas con caracteres xeromórficas y adaptadas a climas estacionales (Spalletti *et al.*, 2003). El clima megamonzónico del Triásico es-

tuvo caracterizado por la extensión de climas templados y cálidos hacia latitudes relativamente altas y una marcada estacionalidad de las precipitaciones (Wing y Sues, 1992; Parrish, 1993; Scotese *et al.*, 1999). Este notable cambio climático resultó en la fusión de numerosos anillos latitudinales climáticos y consecuentemente en una relativa uniformidad florística (Artabe *et al.*, 2003). Numerosos linajes registrados y restringidos en su distribución en áreas pantropicales durante el Pérmico (*e.g.*, Apocalamitaceae, Peltaspermeae, Cycadales, Voltziales) hacen su aparición en los territorios de Gondwana durante el Triásico (Archangelsky, 1990, 1996).

Aparentemente, un avance en el proceso de aumento en la aridez sería el responsable principal de los cambios observados en las paleofloras, proceso que tiene su pico máximo hacia el Triásico Tardío, a comienzo del Piso florístico Florianiano (lo que correspondería al Noriano (Colombi y Parrish, 2008)). Esta propuesta encuentra también sustento en la distribución de las floras modernas. Diversos autores acuerdan que las especies más plesiomórficas de cada linaje se encuentran restringidas a las regiones tropicales, especialmente boscosas o selváticas de los trópicos (véase Wiens y Donoghue, 2004; Hawkins *et al.*, 2006), desde donde luego se dispersan hacia otras latitudes (Wiens y Donoghue, 2004; Brown, 2013). A mayores latitudes (en correlación a climas más adversos) los clados y especies son más modernos y de clados derivados, debido a las mayores presiones ambientales, que resultan en altas tasas de extinción, las cuales son mucho menores en las zonas tropicales (Jablonski *et al.*, 2006). Novedosos caracteres adaptativos son requeridos para tolerar el estrés ambiental de las especies y linajes que se alejan de los trópicos y se desplazan hacia regiones de mayor aridez.

El clima subtropical seco que caracteriza al Triásico de Argentina se vio interrumpido por tres episodios de mayor humedad y de corta duración: uno entre el final del piso Barrealiano y principios de Cortaderitiano (correspondiente al intervalo Anisiano–Ladiniano temprano), otro a finales del piso Cortaderitiano (representado por el evento húmedo del Carniano medio, y otro a mediados y finales del piso Florianiano (en el Noriano tardío y Retiano) (Bodnar *et al.*, 2018)). En estos intervalos de mayor humedad proliferaron ciertos grupos de plantas hidrófitas como las briofitas, licofitas herbáceas y helechos, la diversidad específica fue mayor y los bosques eran del tipo mixto (Spalletti *et*

al., 2003; Bodnar *et al.*, 2018, 2019). En cambio, en los períodos de mayor aridez, *i.e.* la parte inferior del Piso Barrealiano (desde el Induano hasta la parte media del Anisiano), la sección media del Cortaderitiano (equivalente al Ladiniano tardío) y el límite entre el Cortaderitiano y el Florianiano (Carniano tardío–Noriano), las plantas hidrófitas declinan, la diversidad específica es menor y los bosques estaban dominados casi exclusivamente por corystospermas (Spalletti *et al.*, 2003; Bodnar *et al.*, 2018, 2019). Las corystospermeas, que se manifiestan ampliamente desde el Triásico Medio temprano (Artabe *et al.*, 2001; Morel *et al.*, 2003), desarrollaron numerosos caracteres de especialización que les permitieron sobrevivir y expandirse en un clima con una estación seca muy prolongada (*e.g.*, polixilia o cámbiumes sucesivos y supernumerarios, anillos de crecimiento, esclerofilia, canales secretores, cutículas gruesas, estomas hundidos) (Petriella, 1985; Artabe *et al.*, 2001; Artabe y Brea, 2003). Los últimos dos rasgos foliares son fundamentales para evitar la evapotranspiración excesiva, y también estaban presentes en otros grupos importantes en las floras gondwánicas, triásicas como las peltaspermas y las cycadales.

El patrón anatómico más complejo de los troncos de corystospermas lo presenta el género *Rhexoxylon* y consiste en (Lámina 66): un sistema vascular cilíndrico constituido por cuñas de tejidos secundarios centrífugos separados por radios parenquimatosos, con varios ciclos de floema y xilema secundarios, y un sistema vascular medular, separado del cilíndrico por parénquima de dilatación, que comprende uno o más ciclos de haces perimedulares dobles (*i.e.* tejidos centripetos + tejidos centrífugos) (Bodnar, 2012). Estos tallos también se caracterizan porque el xilema secundario es picnoxílico y desarrolla anillos de crecimiento o estructuras homólogas. A continuación se analizan en detalle cada uno de estos rasgos anatómicos y su posible ventaja adaptativa.

La fragmentación radial del cilindro vascular secundario, presente en los géneros *Rhexoxylon*, *Cuneumxylon* y *Tranquiloxylo*, ocurre porque el cámbium interfascicular forma un tejido de relleno, conocido como parenquimatoso, en vez de generar tejidos conductores (Bodnar, 2012). Este patrón se ha registrado en otros grupos de gimnospermas mesozoicas extintas como las Hermanophytales (Arnold, 1962) y en gimnospermas modernas como las Gnetales. En las angiospermas, se ha registrado en varios órdenes, como las Piperales, Chlorantales,

centrípetos. De acuerdo a Artabe y Brea (2003), las especies argentinas de *Rhexoxylon* se ajustan a una serie evolutiva (*R. cortaderitaense*, *R. piatnit-zkyi* y *R. brunoi*) que presenta un incremento en el número de ciclos de xilema y floema centrípetos, y la adquisición progresiva de tallos de mayor tamaño. *Elchaxylon* representaría una rama que se inicia con *R. cortaderitaense* (Artabe y Zamuner, 2007), ya que ambos poseen un xilema secundario centrípeto que no forma verdaderos haces perimedulares. Un nuevo género aún en estudio (Bodnar, 2014; Beltrán *et al.*, en prep.) hallado en la Formación Barreal podría ser el precursor de ambas líneas, mostrando un patrón caulinar bastante simple, con tallos poco fragmentados radialmente. Si se analizan los registros de troncos de corystospermas en la Argentina de acuerdo a su distribución temporal, se evidencia que la mayor diversidad de taxones ocurre durante la edad florística cortaderitiana. Asimismo, la línea *cuneumxyloide* está restringida a dicha edad. La línea *rhexoxyloide*, que manifiesta la mayor cantidad de variantes cambiales, sobrevive hasta la parte más alta del Triásico.

Además del clima, otro importante motor en el cambio de las paleofloras, posiblemente fue su interacción con los nuevos elementos faunísticos. Las glossopteridales pérmicas y las coníferas triásicas poseían semillas y óvulos relativamente pequeños y en muchos casos alados, que sugerían que su dispersión no estaba relacionada a la fauna y por el contrario serían mayormente dispersadas por el viento (anemocóricas) o el agua (hidrocóricas) (véase Wing y Sues, 1992; Souza e Iannuzzi, 2012).

Por otro lado, formas especialmente triásicas como las Corystospermales, Caytoniales y Peltaspermales presentan rasgos en sus órganos portadores de óvulos que sugieren su consumo por parte de vertebrados. Los Corystospermales presentan estructuras ovuladas conocidas como *Umkomasia*. Estas estructuras consisten en una rama fértil con numerosas cúpulas carnosas en forma de “casco”

(Thomas, 1933; Taylor *et al.*, 2009). En el caso de los Caytoniales, sus órganos ovulados consistían en cúpulas carnosas que portaban semillas (Taylor *et al.*, 2009). Incluso fueron consideradas como el ancestro de un carpelo angiospérmico con numerosas semillas (Gausson, 1946). Es posible que estas estructuras reproductivas suculentas fueran atractivas para los reptiles y constituyeran posiblemente una importante fuente de alimento para los diversos vertebrados triásicos. Del mismo modo, durante el Triásico los ginkgoales aumentaron de tamaño, una tendencia acompañada por grandes semillas, en muchos casos rodeadas por tejidos carnosos y de olor muy fuerte se encontraría asociada a la dispersión per reptiles terrestres (o sauricoria; Wing y Sues, 1992). Algo semejante habría ocurrido con los frutos y semillas de cycadales, cuyo follaje es tóxico para los mamíferos (Chamberlain, 1935) pero no para aves y reptiles. La morfología de las semillas consistente con dispersión vía animal o coprolitos conteniendo semillas han sido registrados para Ginkgoales, Cycadales, Caytoniaceae, Bennetitales y Gnetales (Weishampel, 1984).

De esta manera, la dispersión por medio de la fauna (zoocoria) de semillas de las paleofloras del Triásico parece haber constituido también en un factor de suma importancia en la proliferación de la Flora de *Dicroidium*, a la vez que esta habría constituido una nueva fuente de alimentos y proteínas para la fauna contemporánea.

Además de los caracteres de especializaciones adaptativas que hemos señalado, y que progresivamente han brindado mayores posibilidades de supervivencia, también existe otro nivel de adaptaciones, tal vez menos visible, que han permitido el recambio de flora o simplemente cambios de componentes en el estrato arbóreo o el sotobosque. Esto como resultado de un cambio climático o simplemente un cambio adaptativo que comienza a manifestarse, pero son unos y otros parte del lento cambio de las floras.

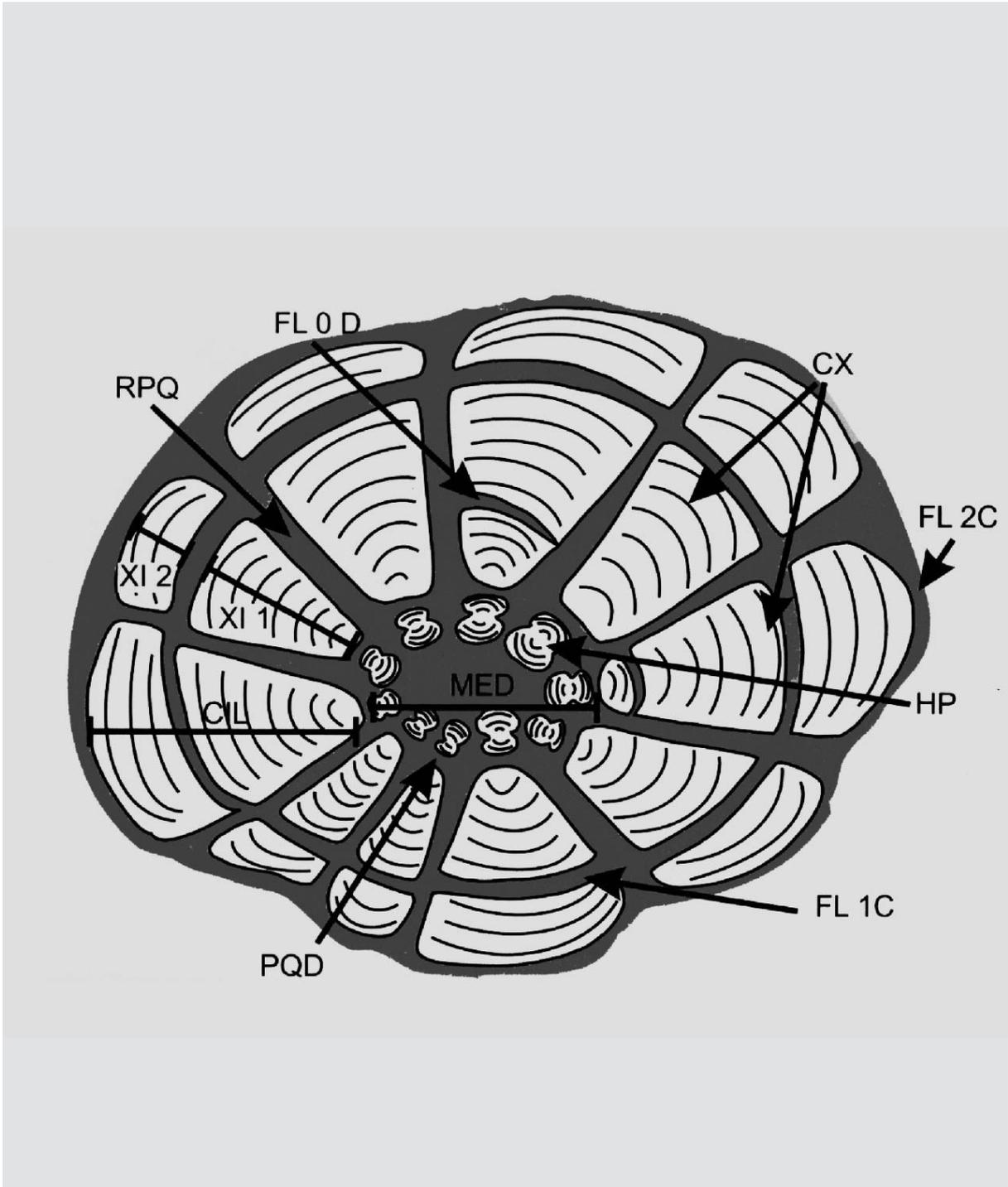


Lámina 70. Patrón anatómico generalizado de un tronco de corystosperma. CIL, sistema vascular cilíndrico. MED, sistema vascular medular. RPQ, radios parenquimatosos, producto de la actividad cambial diferencial y que separan las cuñas centrífugas (CX). Los arcos negros en el interior de las cuñas representan el crecimiento tipo anillos de crecimiento. PQD, parénquima de dilatación, resultado de la actividad cambial remanente, que separa el sistema medular del cilíndrico. HP, haces perimedulares dobles, originado por cámbiumes supernumerarios. FL 0D, primer ciclo de floema secundario, que se presenta en algunas cuñas, y que sólo está formado por células parenquimáticas. FL 1C, primer ciclo de floema secundario continuo en todas las cuñas. FL 2C, segundo ciclo de floema secundario continuo. Estos ciclos de floema, intercalados por xilema, son el resultado de la actividad de tres cámbiumes sucesivos. En gris: floema secundario, parénquima y tejidos parenquimatosos, en blanco: xilema secundario. Tomado de Bodnar (2012).

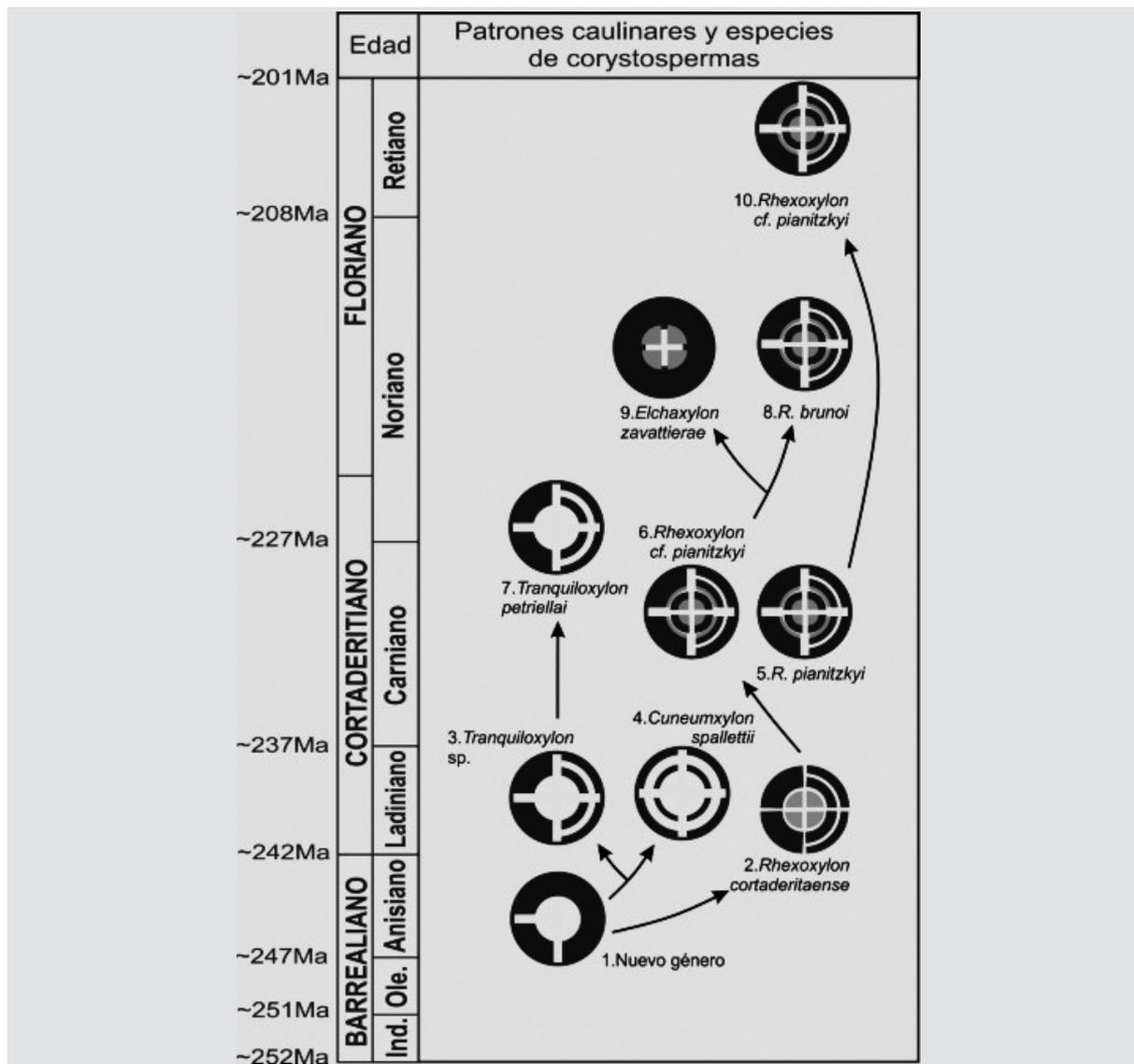


Lámina 71. Distribución temporal y diferentes patrones caulinares presentes en las coníferas arborescentes de la Argentina. Ind.: Induano; Ole.: Olenekiano. En blanco: floema secundario, parénquima y tejidos parenquimatosos, en negro: xilema secundario centrífugo, en gris: xilema secundario centrípeto. Las flechas indican las posibles relaciones evolutivas entre los taxones. 1. Nuevo género, con fragmentación radial parcial (Formación Barreal, Bodnar, 2014; Beltrán *et al.*, en prep.); 2. *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) Bodnar 2008, con fragmentación radial total, polixilia centrífuga irregular, sistema medular incompleto (Formación Cortaderita); 3. *Tranquiloxyylon sp.* con fragmentación radial total y polixilia centrífuga irregular (Formación El Alcázar, Ganuza *et al.*, 1998; Drovandi *et al.*, 2016); 4. *Cuneumxylon spallettii* Artabe y Brea 2003, con fragmentación radial total y polixilia centrífuga regular (Formación Paramillo); 5. *R. pianitzkyi* Archangelsky y Brett 1961 *emend.* Brett 1968, con fragmentación radial total, polixilia centrífuga irregular, sistema medular completo (Formación Ischigualasto); 6. *Rhexoxylon cf. pianitzkyi*, con fragmentación radial total, polixilia centrífuga irregular, sistema medular desconocido (Formación Carrizal, Morel *et al.*, 2015); 7. *Tranquiloxyylon petriellai* Herbst y Lutz 1995 con fragmentación radial total y polixilia centrífuga irregular (Formación Laguna Colorada); 8. *R. brunoi* Artabe, Brea y Zamuner 1999 con fragmentación radial total, polixilia centrífuga irregular, sistema medular completo (Formación Río Blanco); 9. *Elchaxylon zavattierae* Artabe y Zamuner 2007 con sistema medular incompleto (Formación Río Blanco); 10. *Rhexoxylon cf. pianitzkyi*, con fragmentación radial total, polixilia centrífuga irregular, sistema medular incompleto (Formación Santo Domingo, Caminos *et al.*, 1995). Dibujado por J. Bodnar para este libro.

Capítulo X

EVOLUCIÓN MORFO-FUNCIONAL EN LOS TETRÁPODOS

Abstract. Evolution of tetrapods. Several authors agree in that important clades of tetrapods with different adaptive characters emerged in the Triassic. These clades and morpho-functional stages of their ancestors are represented in the fossil records in Argentina and Brazil. This is the case for archosauromorphs and mammaliaforms. Since the first descriptions of *Lagosuchus talampayensis* by Professor Romer and Bonaparte, material collected during the last 50 years provides unique information on the anatomy of a pre-saurischian skull and post-cranial skeleton, showing the relative sequence of appearance of the different characters. By late Middle Triassic times the bipedalism appeared before the sacral vertebrae increased in number, the pubis became longer and the body size smaller. A small body size was probably the ancestral condition for both archosauromorphs and mammaliaforms. In cynodonts, the derived dentition of the herbivorous traversodontids was preceded by a sectorial dentition, which also occurred during the ontogeny. However, the morpho-functional origin of the specialized traversodontid dentition remains poorly understood. The therocephalian family Therioherpetidae provides valuable information on the transitional stage between Triassic tetrapods and mammals, in terms of dentition and anatomy of the whole skull and lower jaw.

La notable evolución de los tetrápodos triásicos ha sido motivo de intento de evaluar y comprender, al menos en parte, su desarrollo multivariado. En ellos podemos reconocer dos patrones evolutivos de muy diferente origen y objetivos. El de la locomoción, manifiesta en anuros y dinosauromorfos, y del creciente metabolismo a partir de sistemas alimentarios complejos y un sistema nervioso también más complejo y eficiente, manifiesto en los sinápsidos.

En el caso de los anuros disponemos de las más antiguas muestras de su notable organización ósea, lograda durante el Triásico. A partir de principios del Jurásico de la provincia de Santa Cruz,

Formación Roca Blanca (Di Persia y Di Giusto, 1965; Herbst, 1965) se ha registrado la presencia de *Vieraella herbsti* Reig (1961), el anuro más basal conocido, con sus variadas condiciones adaptativas tanto en sus largas extremidades posteriores, la especializada pelvis-sacro, y la extrema reducción del número de vértebras presacras. El más lejano ancestro de estos primitivos anuros es *Triadobatrachus*, del Triásico Temprano de Madagascar (Estes y Reig, 1973). Diversos rasgos de *Triadobatrachus* indican su clara condición ancestral a los Anura, que a lo largo del Triásico se convirtieron en verdaderos anuros, materializando un tipo adaptativo característico de este orden que

les permite desplazarse rápidamente por medio de muy ágiles saltos, con lo cual habrían logrado un biocrón excepcionalmente prolongado.

El caso de los dinosauriformes y su prolongación en las aves, tiene un potencial ancestro, en lo que a las características funcionales respecta, en *Euparkeria capensis* una pequeña especie bien conocida del Triásico Medio temprano de África del Sur (Ewer, 1965).

Esta especie ha sido frecuentemente ilustrada en posición bípeda, posiblemente con razón, ya que posee numerosos caracteres para esta interpretación, aunque apreciamos una fuerte diferencia pleiomórfica en su organización esquelética con los dinosauriformes de Los Chañares como *Lagosuchus* (Romer, 1971; Bonaparte, 1975), *Marasuchus* (Arcucci y Sereno, 1994), y más aún con primitivos saurisquios como *Eoraptor* y *Herrerosaurus* (Reig, 1963; Sereno y Novas, 1996; Novas, 1996).

De tal modo puede admitirse un “cambio” evolutivo que se habría desarrollado entre el Anisiano y el Ladiniano tardío, durante unos 10 m.a. *Euparkeria* representa el nivel inicial de esa gran tendencia al bipedalismo, que culminó con las aves actuales, dejando atrás una continua e incesante cantidad de tipos intermedios de terópodos y aves.

Un aspecto muy notable de esos cambios morfofuncionales pro-bipedalismo se ha verificado en la cintura escapular y el miembro anterior, que a partir de ser un órgano de prensión se convirtió gradualmente en un muy especializado órgano de locomoción aérea. Esto implica funcionalmente numerosos cambios en la arquitectura muscular y nerviosa que requiere la acción de volar, lo que implica también un gran cambio en el comportamiento social y la captura del alimento.

Posiblemente dentro de este contexto de evolución morfofuncional, debemos citar al notable y prematuro caso de los Pterosauria presentes ya en la Formación Caturrita (Noriano temprano) del sur de Brasil (Bonaparte *et al.*, 2010). Este hallazgo abrió las puertas para inferir que los pterosaurios, ligados en la mayor parte de su historia evolutiva al litoral marítimo (Wellnhfer, 1991), se habrían iniciado en áreas continentales de “tierras bajas”, con amplios cuerpos de agua, en las proximidades de la costa. El vuelo de los pterosaurios triásicos habría sido inicialmente más primitivo que en *Archaeopteryx*, pero sus descendientes cretácicos muestran especializaciones comparables (Bonaparte, 2007), logradas funcionalmente por medio

de modificaciones diferentes en las piezas que integran la cintura pectoral y el miembro anterior.

El Triásico continental de Argentina y Brasil figura entre las áreas que más y mejor información está brindando para reconocer la filogenia de los ancestros de los Mammalia, en particular de los Morganucodonta (Kielan Jaworowska *et al.*, 2004).

El variado y amplio registro comienza a principios del Triásico Medio y eventualmente a fines del Triásico Temprano (Olenekiano), con especies de primitivos traversodóntidos que se diversificaron durante los 45 m.a del Triásico. Después de la dicotomía evolutiva de los Therocephalia, surgieron las primeras especies del gran grupo de los Probainognathia (Hopson y Kitching, 2001), considerados durante largo tiempo como estrechamente vinculados al origen de los mamíferos, ideas hoy superadas por los notables hallazgos del Triásico Medio y Superior del Sur de Brasil (Bonaparte *et al.*, 2003, 2005, 2012, etc.).

Pequeñas especies del sur de Brasil del linaje de los Ictidosauria, incluyen un amplio cuadro de afinidades mamalianas tanto en el morfotipo craneano-mandibular como en la totalidad de la dentición. La gran diferencia con los Probainognathia consiste en la gran especialización que muestran estos últimos en el morfotipo del paladar primario, con los pterigoides fuertemente unidos al parasphenoides, formando un fuerte proceso óseo que refuerza la relación entre la región rostral y el basicráneo, que representa una notable adaptación para fines predadores. Estos caracteres no existieron en los primeros mamíferos ni tampoco en sus ancestros Ictidosauria.

Hasta 2003, cuando se publicaron los primeros descubrimientos del Triásico Tardío del Sur de Brasil (Formación Caturrita; Bonaparte *et al.*, 2003, 2005, 2012), los únicos y variados hallazgos de posibles ancestros de los mamíferos eran Probainognathia de Sudamérica y África, y sobre ellos se elaboraron las hipótesis de las relaciones ancestrales de los primeros mamíferos (Rowe, 1993; Kemp, 1982, 2005; Hopson y Kitching, 2001; Crompton y Jenkins, 2012).

Los Probainognathia y Gomphodontia dominaron ampliamente el escenario de los Therapsida de la mayor parte del Triásico, con morfotipos carnívoros y herbívoros, con cráneos medianos (12 cm) a gigantesco (60 cm) como en el carnívoro *Belesodon magnificus* (Hueve, 1942) y el traversodóntido *Exaeretodon* sp. (Bonaparte, 1962).

Pero finalmente los pequeños Ictidosaurios como *Therioherpeton*, *Protheriodon*, *Brasilitherium* y *Minicynodon*, a pesar de la diversidad de caracteres plesiomórficos que conservaron de los Therocephalia del Pérmico Superior, desarrollaron lentamente diversos caracteres derivados, siempre conservando tallas muy pequeñas (cráneos de 3 a 6 cm de largo), rasgo propio de su condición de insectívoros.

Estos ictidosaurios poseían el paladar primario con los pterigoides formando amplias aberturas pterigoideas, dientes post-caninos con incipiente bifurcación de la raíz, coronas dentarias con 3 o 4 cúspides en línea, y una lingual de la cúspide posteroexterna; cresta parietal reducida dorso ventralmente, mandibular gráciles con sínfisis no fusionada y una incipiente articulación dentario-escamozal.

Los Ictidosaurios se diferenciaron en Therioherpetidae (pre-mamalianos) y los Tritheledontidae, que se han registrado ampliamente en la Formación Caturrita (Noriano temprano) del Sur de Brasil, y en menor número y calidad de preservación en Los Colorados de Argentina.

Según fechados recientes (Langer *et al.*, 2007), los Ictidosaurios citados serían, eventualmente unos 7 a 10 millones de años más antiguos que el Mammaliaformes basal *Morganucodon*, de los rellenos de fisuras de piedra caliza de Gales (Kermack *et al.*, 1981; Crompton y Luo, 1993).

La dentición de los Traversodontidae

Estos cinodontes herbívoros poblaron el Triásico desde sus comienzos hasta finalizar el periodo y luego sus descendientes hasta mediados del Jurásico, siendo probablemente más abundantes en el sur de Pangea que en la región de Laurasia.

Muestran una dentición que en sus inicios habría sido de tipo sectorial y era reemplazada por los típicos postcaninos transversalmente anchos que caracterizan el grupo (Goin y Goñi, 1988). Es evidente que el nuevo y novedoso tipo dentario ya presente en individuos adultos de *Andescynodon* favoreció ampliamente su distribución regional, especialmente en las regiones gondwánicas de India, África y América del Sur, probablemente por las notables estructuras de corte y trituración de sus alimentos, mayormente vegetales.

Crompton y Ellenberger (1957) reconocieron que el morfotipo dentario de *Scalenodon* del Triásico Medio tardío de África y Brasil reúne todos los caracteres morfoestructurales para originar la dentición de *Oligokyphus* y por consiguiente de los restantes Tritylodontidae, hipótesis que habría desvirtuado las ideas de Kemp (1980, 2005) y otros autores sobre la condición ancestral de esa familia respecto de los mamíferos (véase Kemp, 2005).

Si bien es cierto que la filogenia de los dinosauriomorfos muestra capítulos fascinantes en el Triásico de nuestros países, no es menos evidente una situación similar con respecto a la filogenia de los variados Therocephalia-Morganucodonta. Así, podemos especular que el factor clima favoreció la evolución diversificada, pero probablemente el background morfo-anatómico funcional, orientado por un activísimo sistema genético también jugó un papel vital. Esto favoreció el futuro camino evolutivo de la locomoción en los dinosauriomorfos y de la alimentación y sus consecuencias en los Cynodontia.

Por tratarse de episodios tal vez menos cultivados por los paleobiólogos, aunque de gran importancia biológica, no hemos considerado aquí a los Crocodyliformes y Chelonia, también originados en el periodo analizado.

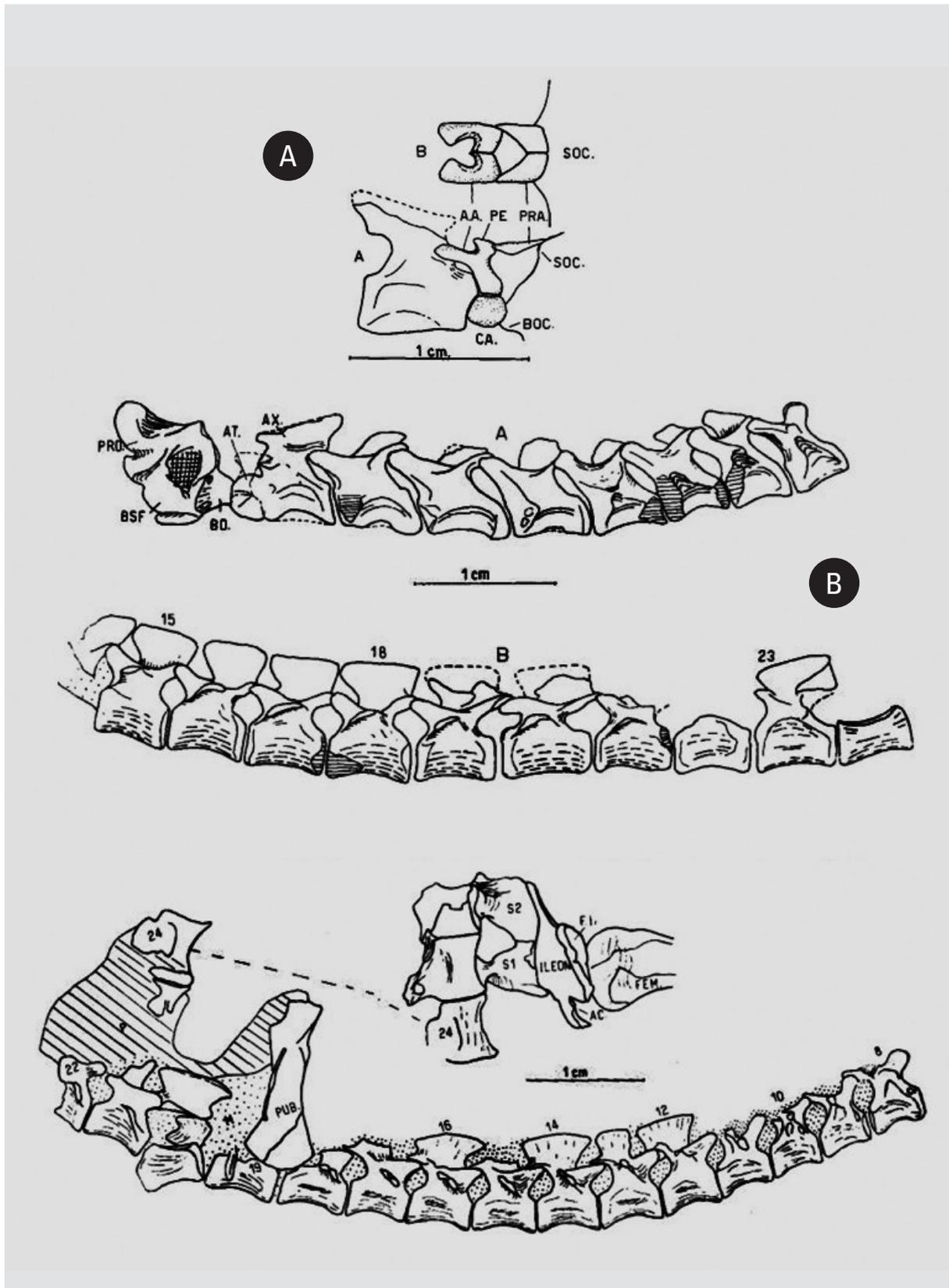


Lámina 72. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. A, vista dorsal y lateral del arco del atlas y preatlas articulados al axis y al cráneo; B, sectores cervical, dorsal y pélvico-caudal, mostrando las marcadas diferencias morfo-funcionales de cada sector cuando lo comparamos con otros arcosauromorfos con la columna vertebral sin especializaciones para la locomoción bípeda. Tomado de Bonaparte (1975).

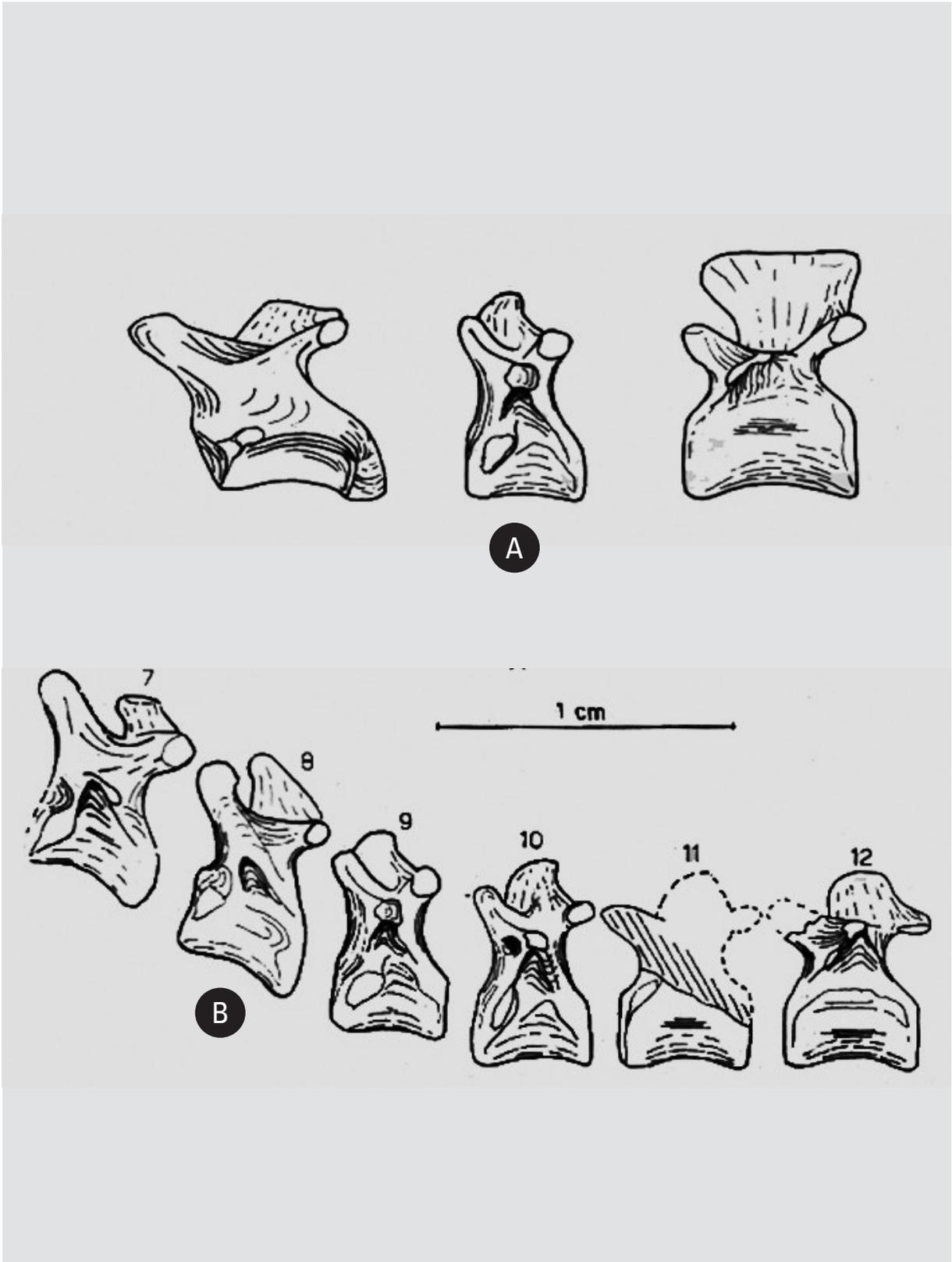


Lámina 73. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. Vértebras cervicales mostrando tres etapas morfológicas diferentes que indican una temprana función especializada, desarrollada más tardíamente en los saurisquios. Esto es muy evidente en los saurópodos jurásicos con vértebras cervicales muy largas que cumplían funciones relacionadas con la obtención de alimentos, así como en los terópodos de cuellos cortos y fuertes para su función predatoria. Ver Bonaparte (1975).

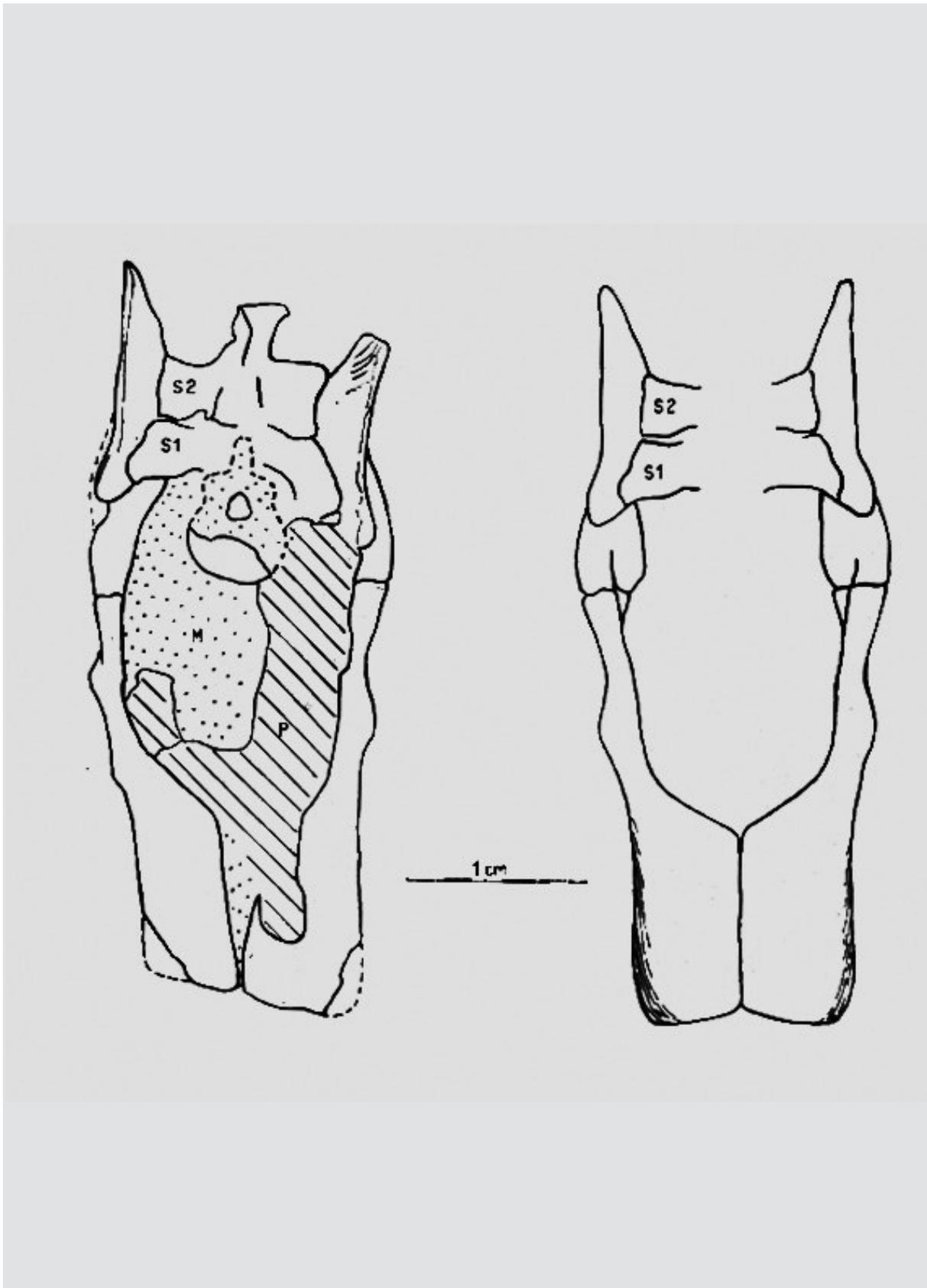


Lámina 74. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. Vista anterior de la pelvis: A, según se conservó, y B, su restauración. La misma indica que la cualidad funcional de los púbis de “sentarse” (como en las aves), ya habría sido posible en este dinosauromorfo del Triásico Medio. Ver Bonaparte (1975).

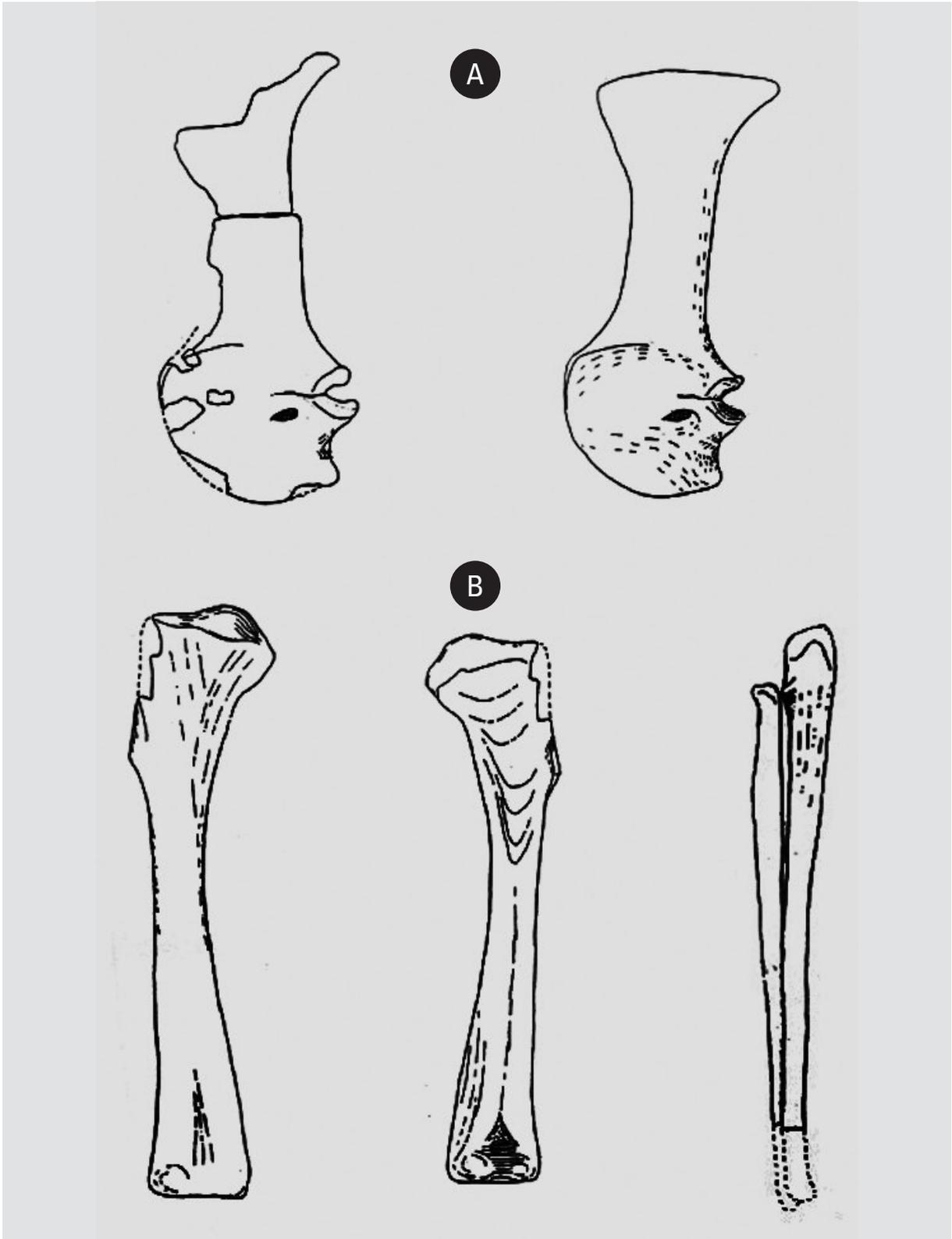


Lámina 75. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. A, escápulo-coracoides según se ha preservado y su reconstrucción. Sus caracteres morfo-funcionales no parecen coherentes con la gran especialización del miembro anterior; B, vista dorsal y ventral del húmero izquierdo; C, vistas de radio y ulna izquierdos del mismo ejemplar. Es posible que la poca especialización de la escápula coracoides esté relacionada con la disminución proporcional del miembro anterior manifiesta en los Theropoda del Triásico Tardío. Ver Bonaparte (1975).

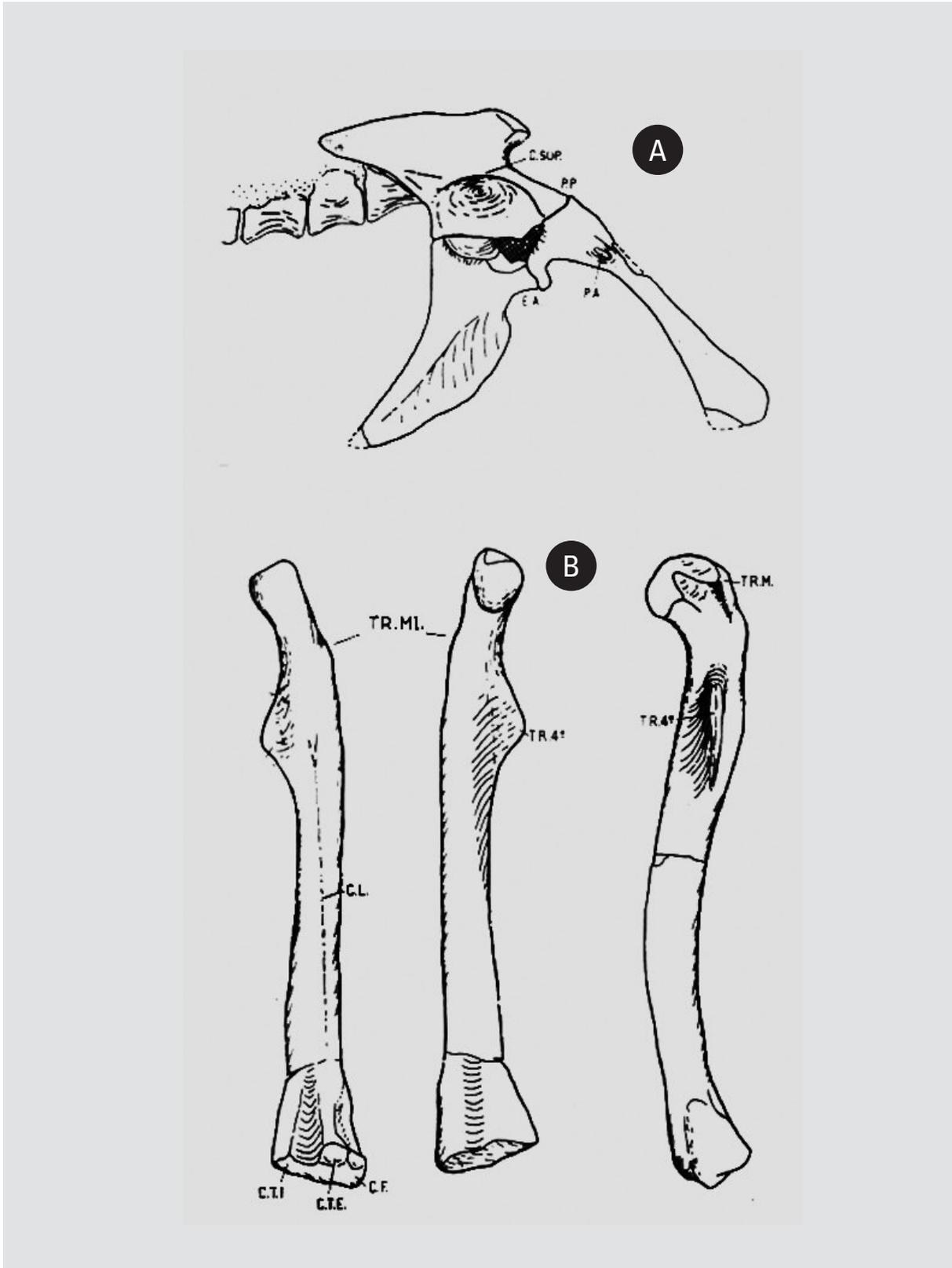


Lámina 76. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. A, vista lateral derecha de la pelvis, en la que se advierte cierto contraste morfo-funcional entre el primitivo isquion laminar que indica una extremidad posterior larga, adaptada para correr y pubis derivado relacionado a la capacidad de poder sentarse en el sustrato; B, vistas posterior, anterior y lateral del fémur derecho, exhibiendo una notable gracilidad (Bonaparte, 1975).

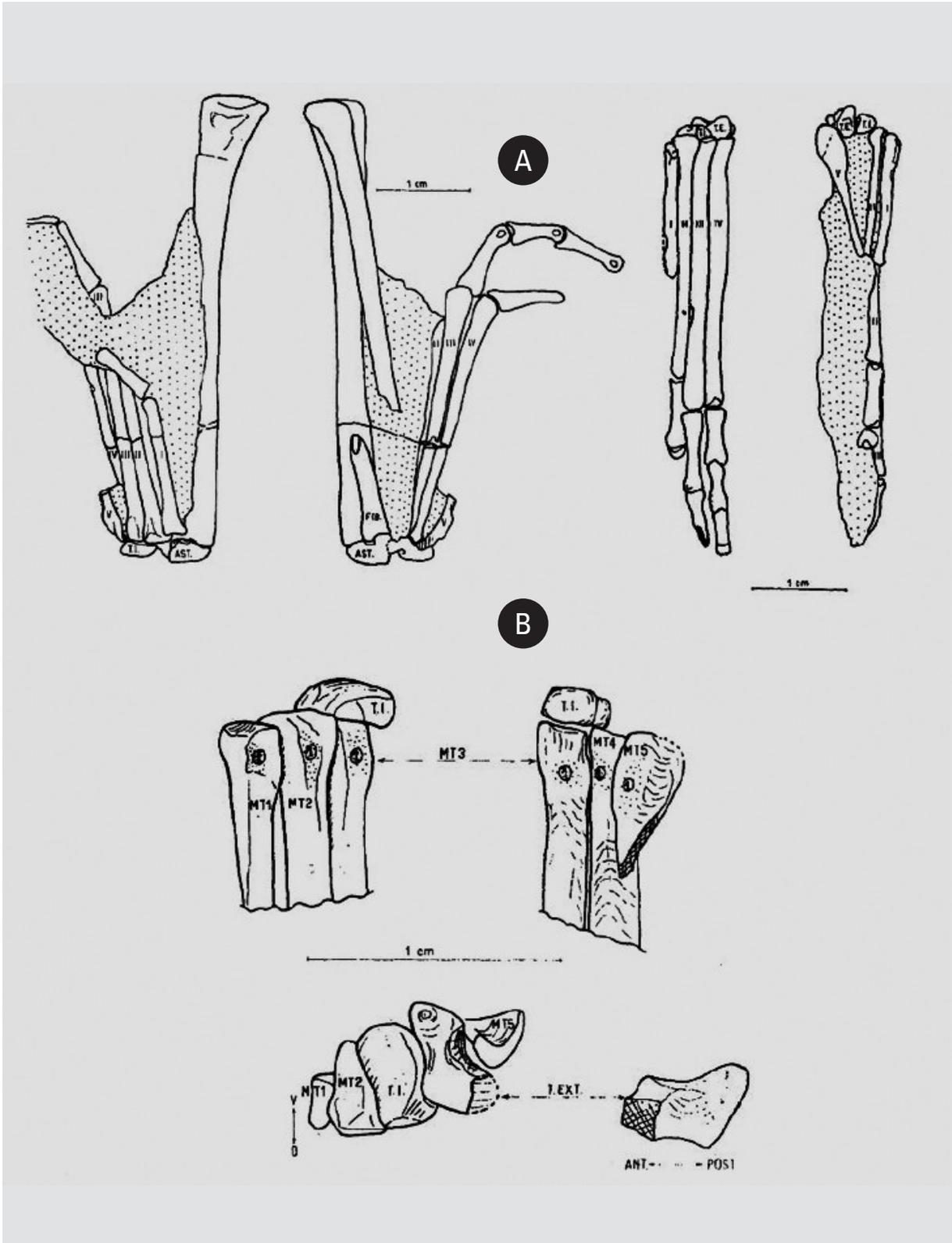


Lámina 77. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. A, vistas de la tibia, fíbula y pie del lado derecho en vistas medial y lateral, y del pie izquierdo en vistas dorsal y ventral; B, vista de tibia y fíbula derechas unidas al sector proximal del tarso, y dos vistas del tarsal externo del pie izquierdo. Los metatarsales y falanges notablemente elongados y amuchados se relacionan a una profunda adaptación hacia la carrera, rasgos que luego serán heredados por los dinosaurios saurisquios, especialmente los terópodos. Ver Bonaparte (1975).

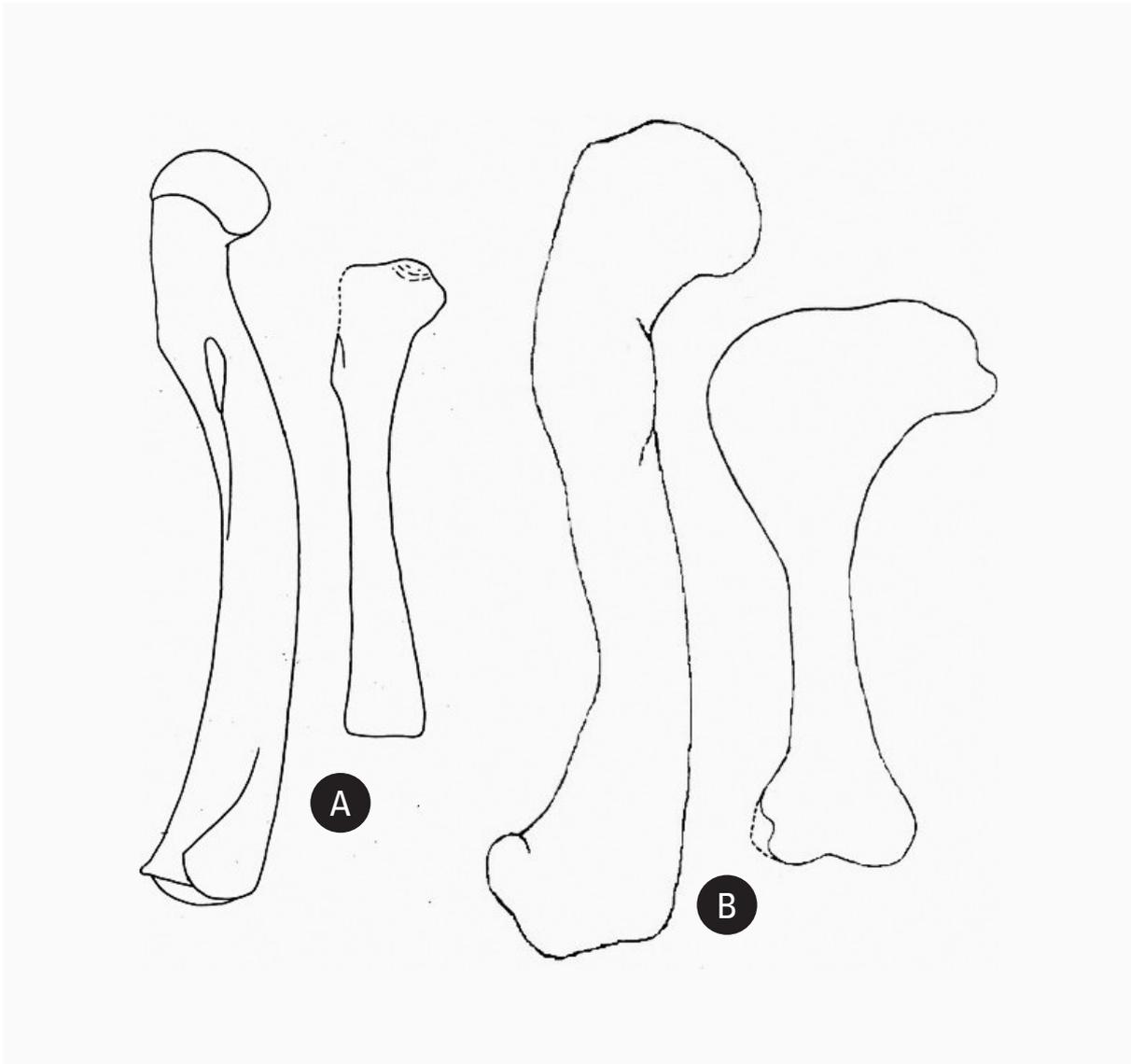


Lámina 78. A, *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. Fémur y húmero izquierdos que muestran la gran disparidad de tamaños resultantes del hábito bípedo y digitígrado, que a su vez se correlaciona con diversas modificaciones del resto del esqueleto para mejorar la locomoción y los diversos hábitos de esa antigua especie en la que probablemente son las manifestaciones más antiguas de esa especialidad. B, *Riojasuchus tenuisiceps* Bonaparte, 1971. Fémur izquierdo y húmero derecho que muestran la persistente disparidad de tamaño resultante de hábitos bipedales y condición digitígrada, caracteres que dominaron el escenario de los dinosaurios theropoideos del Jurásico y Cretácico; de antigüedad Noriano superior, Coloradense Tardío. Según se muestra en esta lámina, la condición morfofuncional de *Lagosuchus* fue extremadamente grácil y de pequeño tamaño, en tanto que en *Riojasuchus*, sus extremidades y el esqueleto en general eran visiblemente más robustos. Según Bonaparte (1975, 1971).

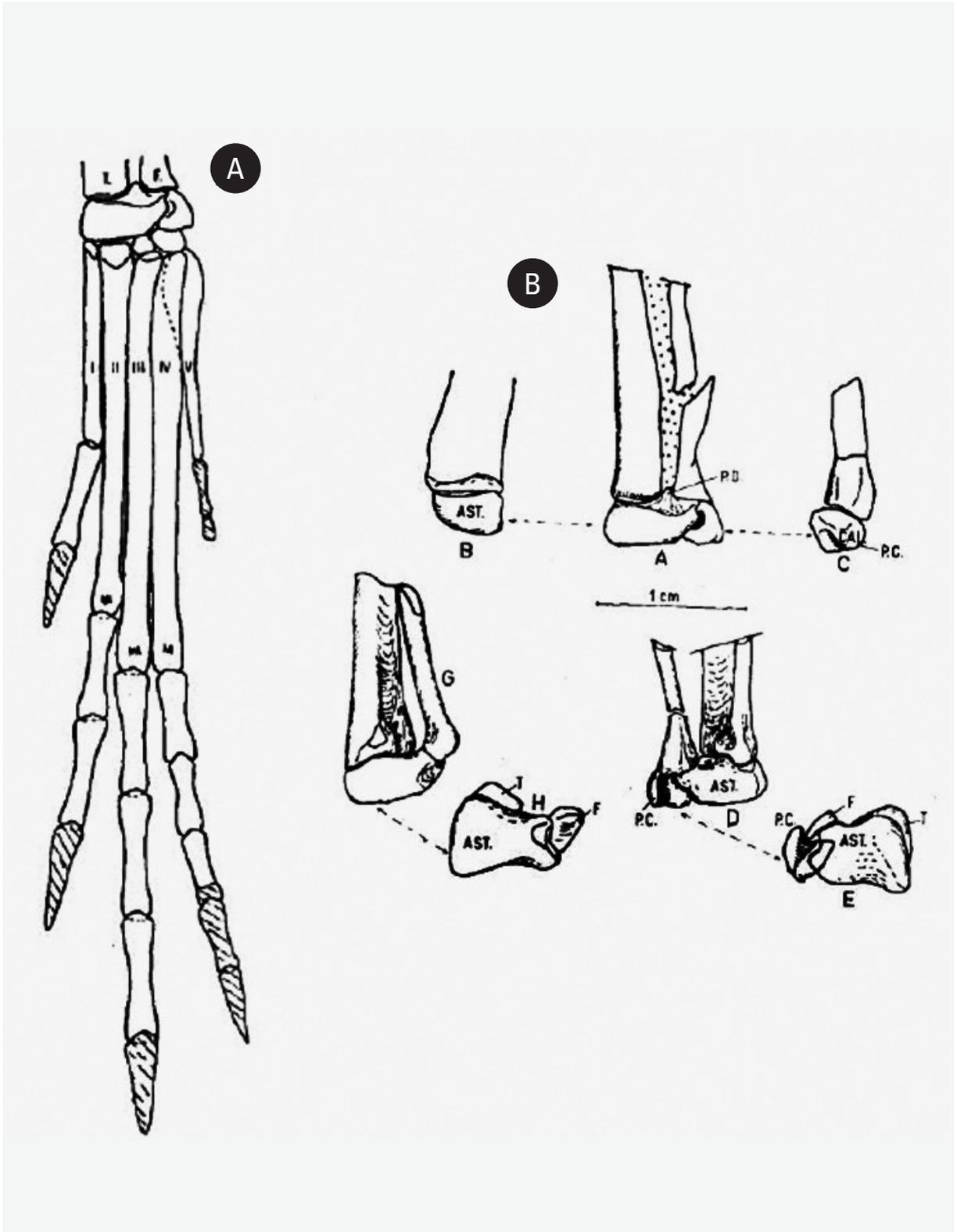


Lámina 79. *Lagosuchus talampayensis* Romer, 1971. A, reconstrucción del pie completo en vista dorsal; B, diversas vistas de los extremos distal de ambas tibias y fibulas unidas a los huesos tarsales. Muestran una marcada especialización hacia la condición mesotarsal de los dinosaurios. Nótese el alargamiento de los dedos I, III y IV (Bonaparte, 1975).

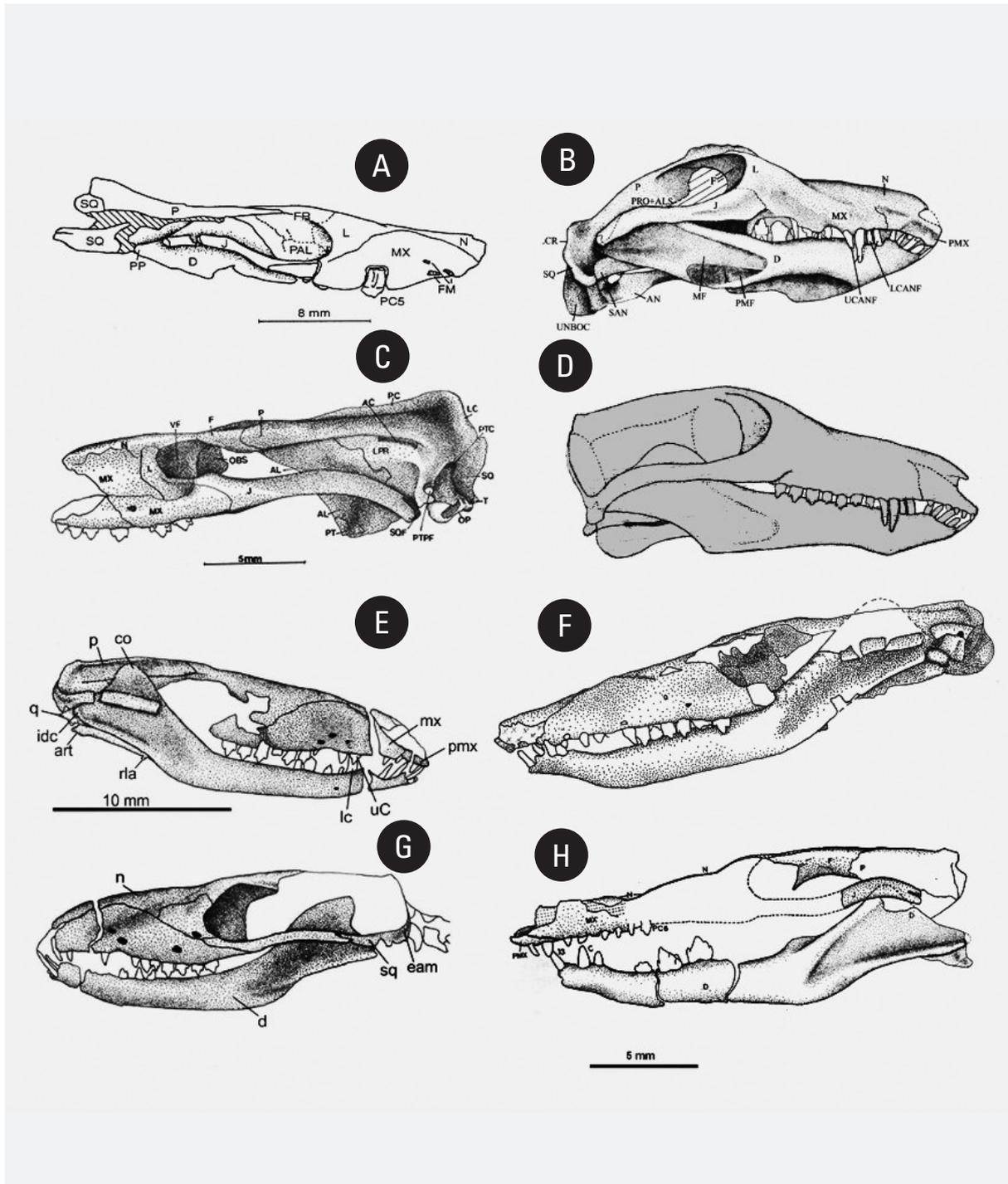


Lámina 80. Cráneos de diversos Ictidosaurios Thereoherpetidae: A, *Therioherpeton cargnini* Bonaparte y Barberena, 1975; B, *Protheriodon estudianti* Bonaparte et al., 2006; C, *Brasilodon quadrangularis* Bonaparte et al., 2006; D, reconstrucción del cráneo que se muestra en B; E,G, *Minicynodon maieri* Bonaparte et al., 2010; F,H, dos ejemplares de *Brasilitherium riograndensis* Bonaparte et al., 2006. Proceden de distintos niveles de la Formación Santa María (Bonaparte et al., 2006, 2010, 2012, 2015).

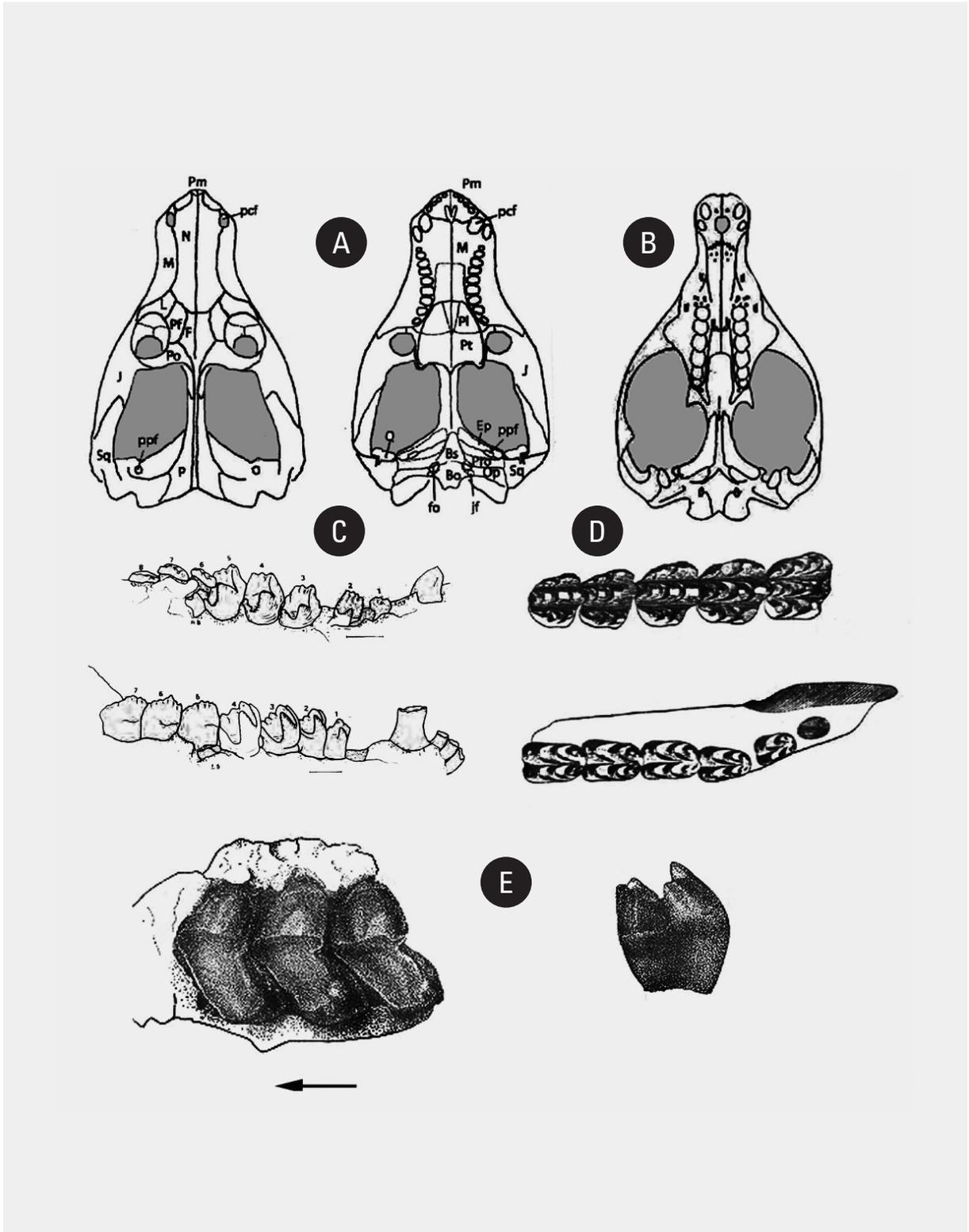


Lámina 81. Restos de cinodontes Gomphodontia. A, C, *Andescynodon mendozensis* Bonaparte, 1967; vistas dorsal y ventral del cráneo y dentición; B, D, *Oligokyphus triserialis* Hennig, 1922; vista ventral del cráneo y dentición. E, *Exaeretodon frenguelli* Cabrera, 1943, vista del diente postcanino. A, modificado de Liu y Peters; B, D, toado de Kune (1946); C, tomado de Goñi y Goin (1988); E, tomado de Bonaparte (1962).

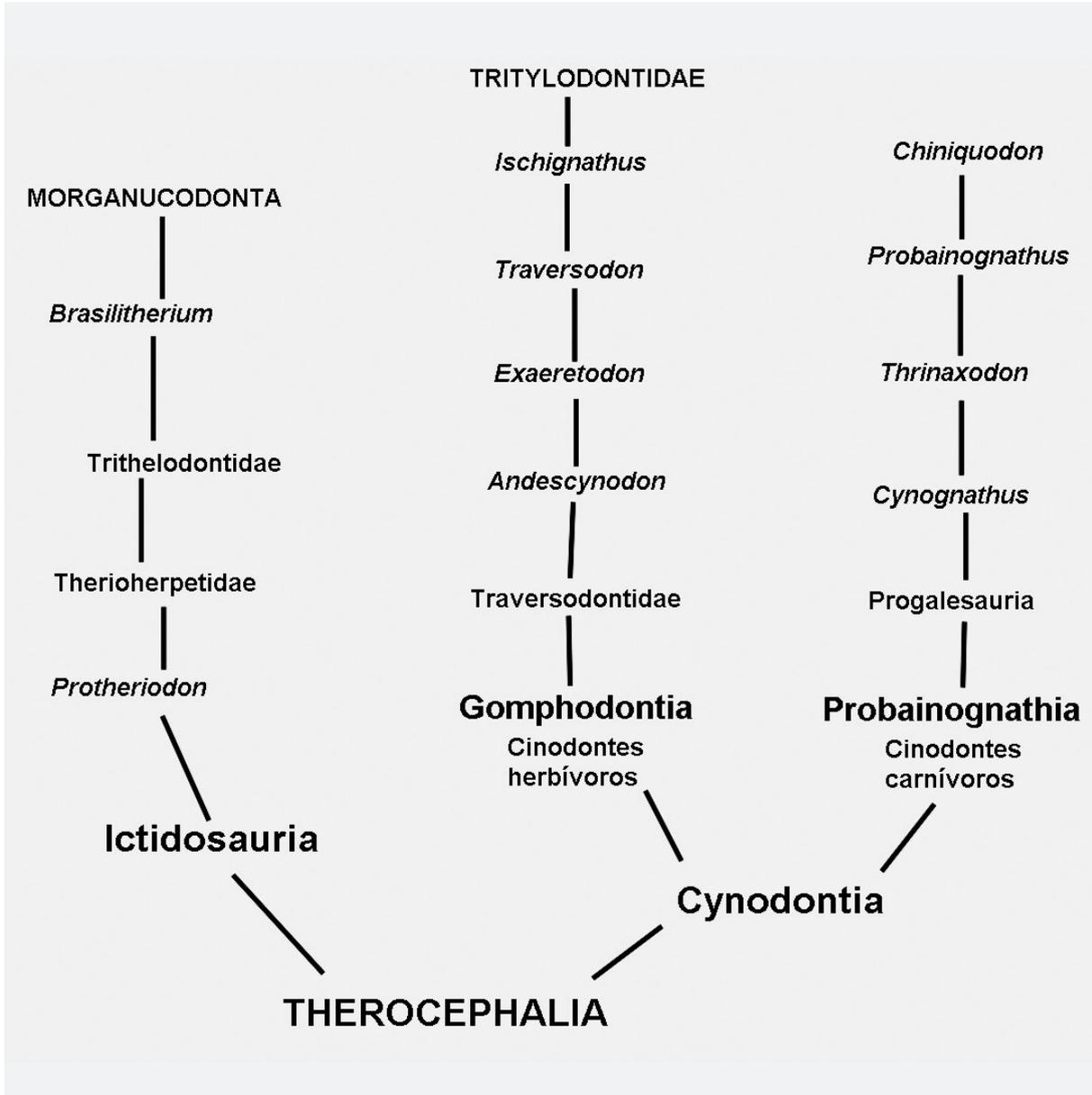


Lámina 82. Relaciones filogenéticas entre los principales grupos de sinápsidos derivados Permotriásicos. El sector filogenéticamente muy trascendente, los Ictidosauria, que resultarían en los Therioherpetidae y luego en los Mammaliaformes, retuvieron una conformación del paladar primario muy semejante a la de los primitivos Protherocephalia (Scaloposauria), preservando un tamaño corporal pequeño y hábitos primariamente insectívoros. Por el otro lado se disponía de numeroso grupo de los Cynodontia, de probable origen en un grupo particular de Therocephalia caracterizados por tallas progresivamente mayores, resultantes de hábitos carnívoros predadores, con un paladar primario muy fuerte en la región interpterigoidea, resultando en una fuerte conexión morfofuncional entre la región anterior y posterior del cráneo.

Capítulo XI

CONCLUSIONES

Después de esta síntesis muy parcial de los cambios morfofuncionales en sólo una parte de la Biota Triásica retornamos al cuestionario inicial de la Introducción de este ensayo, sobre el porqué de los cambios que han modificado tan fuertemente las características de la Flora y Fauna triásica continental de Gondwana, tan distintas a las del Pérmico Tardío. Una condición básica, común a todas las especies es la de tratar de sobrevivir a todas las contingencias del medio ambiente, sean climáticas y/o epidémicas. En esa crítica situación se habrían perdido, durante la gran crisis del Pérmico Tardío, poblaciones enteras durante muchas generaciones, pero felizmente algunas especies sobrevivieron y pudieron haber desarrollado caracteres adaptativos que les permitieron subsistir, con rasgos específicos algo diferentes. En otros casos la extinción pudo ser más general y afectar a clados enteros como Gorgonopsia, Bauriamorpha, Scaloposauria, etc.

La Evolución

En este ítem nos hemos animado a decir algo sobre los caminos (o las características), de la evolución en plantas y tetrápodos, pensando que la condición estática de la vida de las plantas y el dinamismo que caracteriza a los tetrápodos habría dado lugar a diferencias importantes que merecen comentarse, aun cuando es fácilmente reconocible que el fenómeno evolutivo con su perfeccionamiento morfo-funcional controlado genéticamente es universal en toda la Biota.

En los tetrápodos, con distinta intensidad en sus variados clados, se supone una evolución activa ínfima durante la vida individual, perfeccionando las relaciones funcionales de los conjuntos óseos estrechamente ligados por su funcionalidad, como ser el tarso y carpo, que se componen de numerosas piezas con sus complejas carillas articulares, cartílagos, líquido sinovial y especialmente un

sistema muscular complejo; o también las piezas óseas y dentarias involucradas en la masticación. Así apreciamos que a nivel de los individuos se ponían a prueba continuamente los caracteres adquiridos y podían alentar sus modificaciones, que de ser efectivas serían a largo tiempo, y llegarían al nivel de especie. Estos procesos evolutivos tendrían buena manifestación entre los cinodontes (masticación) y los arcosauromorfos (locomoción) del Triásico de la región tratada y de otras regiones de Pangea, en el periodo citado.

De tal modo puede interpretarse que la evolución morfo-funcional de los tetrápodos estuvo condicionada o alentada por la actividad individual, condicionada a las cambiantes condiciones ambientales de este notable Periodo geológico.

En las plantas triásicas se han citado con frecuencia las complejidades morfo-funcionales de diversos clados, que le han conferido ventajas adaptativas frente a los frecuentes cambios ambientales.

Ya que las plantas están fijadas al substrato, la única manera de sobrevivir a los cambios ambien-

tales es mediante respuestas fisiológicas o morfológicas. Los paleobotánicos tienen una ventaja para el estudio de los patrones evolutivos y es que la mayoría de las plantas fósiles preservan algunos detalles celulares, porque el esqueleto vegetal se encuentra a ese nivel (en la forma de la pared celular) en vez de a nivel orgánico como en la mayoría de los animales (Rothwell *et al.*, 2008). Prácticamente todos los tipos de células vegetales quedan preservadas en el registro fósil (Taylor *et al.*, 2009); de este modo los especímenes fosilizados de células, tejidos y órganos maduros vegetales, revelan información histológica sobre los patrones celulares y la regulación del desarrollo que sólo en condiciones excepcionales puede ser obtenida de animales fósiles (Sanders *et al.*, 2007). Así es que podemos saber cuáles fueron las adaptaciones en todos los órganos de los vegetales. Los órganos que sufren mayor presión selectiva son las hojas y los tallos, y esto se ve reflejado en las características presentes en las plantas triásicas gondwánicas. Es en las hojas donde se sintetizan las hormonas que regulan el crecimiento del cámbium vascular, por lo que aquellos disturbios que ocurren en la copa de un árbol van a tener un efecto en la anatomía caular. A diferencia de la imagen inmutable que parecen tener los grandes árboles, se pueden adaptar a casi cualquier cambio ambiental o catástrofe. El cámbium y sus tejidos derivados tienen una alta plasticidad, y demuestran tener infinitas variables para compensar el estrés provocado tanto por factores abióticos como bióticos. Aunque no se puede estudiar la genética de plantas extintas, y no es aún posible identificar un gen específico que regule un patrón morfológico determinado, es plausible relacionar vías regulatorias, controladas por genes, con una consecuencia morfológica particular. Cuando se sabe que un carácter morfológico o anatómico es resultado de una vía regulatoria mediada por genes, ese rasgo puede ser visto como una “huella digital”, de la que se puede inferir inequívocamente el patrón regulatorio subyacente de una estructura madura, tanto de plantas vivientes como fósiles (Rothwell y Lev-Yadun, 2005). Por todo esto, los tallos de corystospermas, preservados anatómicamente, ofrecen un campo de investigación fructífero acerca de los patrones y procesos evolutivos.

El análisis que efectuamos sobre las relaciones entre la Flora, los tetrápodos y paleoambientes nos muestra de manera concluyente que la diversificación de las plantas triásicas, ha sido más intensa y

exitosa que en los tetrápodos. Consideramos que el número de especies de un clado en particular es un buen indicador de sus cualidades adaptativas y evolutivas. En tal sentido el número de especies vegetales del Triásico es muy superior al de los tetrápodos, fenómeno que también se observa en la actualidad.

Si tratamos de interpretar los episodios señalados de la flora y fauna del Triásico de nuestra región podríamos concluir que los procesos de extinción fueron más o menos sincrónicos porque obedecerían a fenómenos globales de cambios en la atmósfera. Pero aún dudamos de los acontecimientos biológicos, climáticos o geológicos que hayan conducido a la aparición de tipos adaptativos novedosos (*e.g.*, Flora de *Dicroidium*, la diversificación de los arcosauriformes, la especialización de los protomamíferos). La observación de estos fenómenos de aparente paralelismo evolutivo puede indicar posiblemente, que las interrelaciones de la Biota son obviamente de gran magnitud. La reacción de la Biota Triásica ante los frecuentes cambios climáticos de ese período habría sido una de las más importantes razones de las notables innovaciones adaptativas de gran parte de dicha Biota, particularmente en la Flora de *Dicroidium* y en los tetrápodos.

Las evidencias de tales cambios han sido ampliamente reconocidas desde la transición Permo-Triásica hasta el límite Triásico-Jurásico, con numerosas etapas de marcada aridez, períodos de clima monzónico, y diferencias climáticas latitudinales.

Los procesos de supervivencia de especies de la Flora y Fauna Permo-Triásica, se desarrollaron en “refugios” ambientales que habrían tenido una contaminación ambiental menor que en la mayor parte de Pangea. De tal modo las especies nuevas registradas en el Induano (Triásico Temprano basal), habrían sido originadas por la existencia de esos “refugios” y también por las cualidades fisiológicas de algunos taxones de diápsidos y sinápsidos como *Lystrosaurus*, galesaurios y gomphodontes como el género *Dvinia*. En las plantas, la supervivencia de *Glossopteris* y otras plantas parece confirmar el origen mixto de la Flora y Fauna inicial del Triásico, con taxones heredados del Pérmico Tardío y otros originados durante la gran crisis volcánica que se habría mantenido durante unos 60.000 años (Benedetto, 2010). Lo extraordinario es que esta asociación mixta inicial habría estado provista de un formidable potencial evolu-

tivo capaz de generar la diversidad de la Flora de *Dicrodium* y el variado complejo evolutivo de arcosauromorfos, sinápsidos y otros clados triásicos.

Sidor *et al.* (2013) en un detallado trabajo sobre la fauna continental de tetrápodos del límite Permo-Triásico y de su recuperación post-extinción, han interpretado que los sobrevivientes del fatal evento volcánico se habrían favorecido por la extinción masiva de los grupos pérmicos dominantes que dejaron diversos nichos ecológicos libres. Sin dudas es una hipótesis importante, aunque llama la atención que no se considera un potencial evolutivo especial de los grupos post-extinción.

En la misma obra Sidor *et al.* (2013) se refieren brevemente a las similitudes básicas de la extinción y recuperación operadas entre el Cretácico Tardío y el Paleoceno. No obstante hay una diferencia fundamental ya que la floreciente y novedosa radiación adaptativa de los mamíferos paleocenos ha tenido ancestros muy derivados en los mamíferos campaniano-maastrichtianos (McKenna y Bell, 1997; Kielan Jaworowska *et al.*, 2004), dentro del clado Mammalia, en tanto que la recuperación de la gran extinción Permo-Triásica dio lugar a la generación de los clados de origen casi estrictamente Triásico, como Anura, Chelonia, Crocodylia, Pseudosuchia, Pterosauria, Saurischia, Ornithischia y Mammalia.

En este trabajo reconocemos la riqueza evolutiva excepcional de Triásico Tardío con tres etapas faunísticas radicalmente diferentes. Una de ellas, el Ischigualastense, con la más antigua asociación de grandes gomfodontes, dinosaurios saurisquios, “pseudosuquios” y laberintodontes.

La siguiente asociación es Coloradense inferior, correlacionable con la Asociación Faunística de *Riograndia*, en el sur de Brasil, con esfenodontes, pterosaurios, ictidosaurios, terioherpétidos, y trithelodontes, sauropodomorfos, lepidosauriformes y dicinodontes.

La tercera asociación de tetrápodos del Triásico Tardío, el Coloradense Superior, posee dinosaurios terópodos, y “prosaurópodos”, “pseudosuquios”, cocodrilos, esfenodontes, tortugas y cinodontes ictidosaurios.

En relación a lo observado en la sucesión evolutiva de los tetrápodos durante todo el Triásico, consideramos que se han desarrollado dos líneas fundamentales: el continuo perfeccionamiento de la locomoción verificado en anuros y archosauromorfos que alcanzó su máxima expresión en las aves; y en el perfeccionamiento del sistema masticatorio-digestivo y del sistema nervioso y auditivo, que culminó entre los Mammalia con la aparición de la lactancia.

Estos procesos evolutivos habrían alcanzado el inicio de su máxima manifestación en el Triásico Superior Tardío, con el vuelo de los pterosaurios, en los arcosauromorfos, y el supuesto logro de la homeotermia y la lactancia en los cinodontes.

Es posible que los diversos aspectos de paralelismo evolutivo entre diápsidos y sinápsidos pueden considerarse como una prueba de su común origen en un indeterminado clado del Pensilvaniano que poseería cualidades genéticas parcialmente comparables.

Otra interpretación significativa de esta reseña sobre el Triásico continental de Argentina y Brasil, se refiere al reconocimiento de un extenso hiatus faunístico, de aproximadamente la totalidad del Ladiniano, que se observa claramente entre el Anisiano, representado por el Puestoviejence Tardío, y el Chañareense, que correspondería al límite con el inicio del Ischigualastense (Bonaparte, 1973; Ezcurra, 2010). Este enorme hiatus faunístico está bien representado en Africa Oriental, especialmente en Tanzania y Zambia (Sidor *et al.*, 2013), donde se ha documentado una variedad de taxones de Synapsida y Archosauria más primitivos que los registrados en el Chañareense de Argentina y Brasil.

Entre los tetrápodos triásicos, dos clados que han mostrado un variado potencial evolutivo que se ha proyectado en periodos post-triásicos, son los arcosaurios saurisquios, pterosaurios y cocodrilos, como así los terápsidos cinodontes y mamíferos. Esta notable evolución en grupos tan distantes hace suponer que las variaciones climáticas habrían jugado un papel fundamental en la evolución de todos estos linajes.

Capítulo XII

GLOSARIO

A

Aleodon. Género de cinodonte herbívoro del Triásico Medio inferior de África, recientemente documentado en la Formación Santa María I de Brasil. Esta forma común a África y América del Sur confirma la interpretación de que en ambos continentes prosperó una fauna terrestre común en el Permo-Triásico, o sea, durante la existencia del supercontinente de Pangea.

Andescynodon. Primitivo género de la familia Traversodontidae de la Formación Río Mendoza, Argentina. De los mismos niveles se ha documentado otro cinodonte traversodontido muy similar pero con fuertes diferencias en la región anterior del cráneo, que presenta amplias escotaduras para acomodar al canino mandibular. Algunos autores han objetado el carácter genérico diferencial atribuido a este pequeño cinodonte, pero creemos que las diferencias encontradas son suficientemente pronunciadas para diferenciar genéricamente a *Andescynodon* y *Rusconiodon*.

Andisol. Tipo de suelos que se desarrollan a partir de cenizas y otros materiales volcánicos ricos en elementos vítreos.

Anisiano. Edad que incluye la sección inferior del Triásico Medio, que se ha diferenciado con la Edad/Reptil Puestoviejense y la Edad paleobotánica Barrealiana. Ambas edades son consideradas una aproximación a la Edad Internacional usada globalmente.

Anomodontos. Se refiere al grupo de terápsidos especializados para el régimen herbívoro, los que conservaron un par de caninos (por ejemplo, los dicinodontes). Fueron muy frecuentes durante el Permo-Triásico en la región suroccidental de Gondwana, aunque se han registrado también en casi la totalidad de Pangea.

Anuros. Vertebrados anfibios caracterizados por sus extremidades posteriores largas y la gran reducción en el número de sus vértebras, especialmente las caudales. El éxito ecológico de esta subclase de anfibios es enorme, ya que desde sus orígenes en el Triásico Inferior de Madagascar se han expandido en forma muy continua en los diversos periodos geológicos, y en la actualidad están muy bien representados en regiones tropicales y subtropicales. Su talla ha sido siempre reducida pero han alcanzado hasta unos 30 centímetros de largo.

Apocalamitaceae. Se trata de una familia de vegetales fósiles de hábito arbustivo-arborescente, basada en moldes medulares, estructuras reproductivas y hojas. Su biocrón incluye formas paleozoicas y mesozoicas. Según algunos autores sería sinónimo de la familia Equisetaceae, parientes cercanos de los helechos que incluyen a los vegetales conocidos como “colas de caballo”.

Archaeopteryx. Famosa ave del Jurásico Superior de Solnhofen, Alemania, usada inevitablemente en estudios de aves mesozoicas. Desde su descubrimiento en 1861 *Archaeopteryx* fue considerado desde su descubrimiento como el “eslabón

perdido” entre las aves y los reptiles, debido a su combinación única de rasgos anatómicos. Desde entonces *Archaeopteryx* ha jugado un rol principal en la interpretación de las aves como descendientes de los dinosaurios.

Arcosaurios. División de los reptiles caracterizados por la presencia de dos aberturas temporales, generalmente de hábitos carnívoros, de pequeño tamaño en sus comienzos en el Pérmico Tardío, aunque posteriormente lograron tamaños gigantes en algunos de sus representantes herbívoros como los saurópodos. El grupo se ha diversificado notablemente a lo largo del Mesozoico y son muchos los especialistas que han estudiado a sus integrantes.

B

Barrealiano. Edad/Piso paleoflorístico del Sistema Triásico de la Argentina que abarca el intervalo comprendido entre el Triásico Inferior y el Triásico Medio bajo (Anisiano).

Bauplan. Expresión germánica que se refiere a la arquitectura de un determinado objeto, y que es frecuentemente usado en discusiones sobre relaciones filogenéticas.

Bauriamorphia. Que tiene similitudes y posibles relaciones taxonómicas con el género *Bauria*, registrado en el Permo-Triásico de África del Sur. Sus especializaciones anatómicas han sido evaluadas indicando un linaje evolutivo lateral a la línea conducente a la condición mamaliana, y en muchos casos muestra caracteres más derivados que estos.

Bennettitales. Orden de plantas con semillas cuyo biocrón se extiende desde el Triásico hasta el final del Cretácico, y se caracterizaba por troncos con médula y corteza amplias, y hojas pinnadas compuestas con una semejanza superficial a las de las cicadas, distinguiéndose principalmente por las características de la epidermis.

Biota. Viene a ser el conjunto de los organismos vivos. En su uso más habitual, mediante el término biótico, se designa al conjunto de especies de plantas, animales y otros organismos que ocupan un área dada, por ejemplo, *biota europea*, para referirse a la lista de especies que habitan en ese territorio. El término puede desglosarse en flora y en fauna, según los límites establecidos en botánica y en zoología.

Brachychirotherium. Huellas fósiles (ignitas) muy afines a las de *Chirotherium*, registradas en la Formación Talampaya, Pérmico Tardío-Triásico Temprano, de la provincia de La Rioja.

C

Calcretes. Duricostras calcáreas características, también llamadas caliche o hardpan. Pueden tener origen pedogenético y su origen se relaciona con oscilaciones climáticas en regiones áridas y semiáridas.

Carniano. Edad del sector más inferior del Triásico Tardío, representado en Argentina y Brasil por los variados depósitos de Edad/Reptil Ischigualastense.

Caytoniales. Familia de helechos con semillas cuyo biocrón se extiende desde el Triásico hasta el final del Cretácico, y se caracterizaban por su hábito herbáceo o trepador, hojas palmatisectas con venación reticulada y semillas rodeadas por cúpulas carnosas.

Cenogénesis. Se refiere a los fenómenos biológicos que resultaron en la formación de un determinado grupo biológico, en un determinado periodo de tiempo.

Cenoglomerado. Sedimento – roca sedimentaria clástica de grano grueso (psefita) caracterizada por mala selección de sus componentes y ausencia de estratificación interna. Es el producto de transporte y depositación por flujos densos de alta energía (por ejemplo flujos de barro).

Chañarenses. Edad/Reptil del Triásico Medio tardío, basada en la asociación de reptiles registrados en la localidad de Los Chañares (Formación Ischichuca). El “Chañarenses” limitado a la región citada en la Provincia de La Rioja está reconocido también en el sur de Brasil, en niveles de la Formación Santa María I.

Cheirolepidiaceae. Familia de plantas coníferas extintas, importante durante la Era Mesozoica. Son consideradas transicionales entre las Voltziaceae y las Cupressaceae. Presentaban hojas reducidas, cutículas gruesas y estomas hundidos, rasgos adaptados a climas secos. Su grano de polen es distintivo: esférico, con una marca trilete vestigial y criptoporo distal, y una pared tectado-columelada semejante a la del polen de angiospermas.

Chelonia. Subclase de reptiles, caracterizados por poseer caparazón dorsal y ventral.

Chirotherium. Se trata de una típica ignita o rastro, dejado por reptiles del Triásico Inferior de distintas áreas triásicas de Pangea.

Chonitas. Roca piroclástica de grano fino (sus componentes, denominados pulvículas, son menores de 62 micrones), producto de la acumulación a partir de polvo volcánico. Las chonitas son ricas en vidrio volcánico.

Cicadales/ Cycadales. Orden de plantas con semilla cuyo origen se remonta probablemente al Carbonífero y llega a la actualidad de manera relictual. Son fácilmente reconocibles por su tronco ancho, sin ramas, su corona apical de hojas pinnadas, y sus semillas grandes y de colores llamativos.

Cinodontes. Orden de terápsidos avanzados relacionados al origen de los mamíferos. Están muy bien representados en el Triásico del sur de Brasil y Argentina. Su presencia se ha registrado en todo Pangea, incluso en la Antártida.

Circones U-Pb. El circonio es un mineral altamente resistente cuya composición es silicato de circonio ($ZrSiO_4$). Este mineral posee isótopos radiactivos en su red cristalina, los que son aptos para efectuar dataciones (estudios geocronológicos) sobre la edad de las rocas que los contienen. El método U-Pb es uno de los más precisos y refinados en estudios de esta índole.

Cistecephalus. Género de reptiles anómodontos frecuentes en el Pérmico Superior de África del Sur. Su frecuencia dio lugar a reconocer una biozona particular con ese nombre. La fauna de tetrápodos de la biozona de *Cistecephalus* es notablemente variada según los registros de África del Sur.

Clados. Agrupación natural de organismos caracterizada por rasgos derivados comunes.

Clástico. Término para designar a sedimentos y sedimentitas constituidas por materiales (clastos) que provienen de la desintegración de otras rocas.

Cleosauridae. Familia de reptiles diápsidos abundantes en el Triásico Tardío de Argentina y Brasil. La especie del sur de Brasil, *Cleosaurus Brasiliensis*, procede de la Formación Caturrita.

Coelophysoidea. Grupo de terópodos primitivos de tamaño pequeño a mediano que incluyen a la familia Coelophysidae. Incluye formas gráciles y delgadas que se caracterizan por sus cuellos con vértebras elongadas y tarso primitivo, y una articulación especial entre el maxilar y el premaxilar,

posiblemente móvil. Se distribuyeron en todo el globo desde el Triásico Tardío (Noriano) hasta el Jurásico Temprano.

Coprolitos. Estiércol fósil de consistencias pétreas. Puede contener valiosos restos orgánicos de la alimentación de su autor.

Cordaitales. Orden extinto de plantas con semillas, considerado el ancestro de los ginkgos, las gnetales y las coníferas, de porte arbóreo, leñoso, con presencia de conos compuestos, que aparecieron en el Carbonífero Inferior, y fueron muy abundantes en el Pérmico. Desaparecieron con la extinción masiva del Permo-Triásico.

Cortaderitano. Edad/Piso basado en restos paleobotánicos que cubre gran parte del Triásico Medio y el sector inferior del Triásico Tardío, bien documentada en la Formación La Cortaderita, en el oeste de San Juan.

Corystospermales. Un orden monotípico de helechos con semillas que aparecieron en el Pérmico Superior y se extinguieron a comienzos del Jurásico, aunque algunas formas relacionadas podrían haber llegado hasta el Cretácico. Fueron las plantas dominantes del hemisferio sur durante el Triásico, y se utilizan en la bioestratigrafía y paleoecología de ese periodo. Se caracterizan por ser arbustivas o arbóreas, con hojas con raquis principal bifurcado, tallos con variantes cambiales, semillas rodeadas de una cúpula, y los sacos polínicos dispuestos en microsporofilos laminares alargados.

Crocodylia. Orden de reptiles con dos aberturas temporales, generalmente acorazados, que se originaron a fines del Triásico Tardío. Al respecto, existe buena documentación en el registro fósil de Argentina y Brasil.

Crocodylomorpha. Reptiles mesozoicos con diversos rasgos característicos de Crocodylia, pero que pueden no ser integrantes del orden, sino de una línea evolutiva marginal.

Cuneumxyloide. Línea evolutiva propuesta para los tallos de Corystospermales, constituida por los géneros *Cuneumxylon* y *Tranquiloxylo*.

Cynodontia. Orden de terápsidos muy derivados hacia la condición mamaliana, característicos del Permo-Triásico de Argentina y Brasil. Se cuenta entre ellos a componentes herbívoros y carnívoros, diferenciados en muy numerosos géneros.

Cynognathus. Clásico género de Cinodontes carnívoros que caracteriza un nivel bioestratigráfico del Triásico Medio de África del Sur, con equivalentes en el Puestoviejense de Argentina.

D

Depocentro. Se refiere a la zona de mayor acumulación de sedimentos en una cuenca sedimentaria determinada. Por ejemplo, para la Formación Los Colorados de La Rioja, su depocentro mayor estaría en la región de la Quebrada de los Jachalleros, con sedimentos de más de mil metros de espesor.

Diademodon. Reptil terápsido, cinodonte, de hábitos herbívoros, registrado mayormente en el Triásico Inferior y Medio de África y América del Sur. Recientemente se lo ha registrado en la ex Formación Puesto Viejo, en el sur de Mendoza, lo cual confirma la notable identidad faunística con niveles comparables de África del Sur.

Dicinodonte. Reptil herbívoro desprovisto de dientes postcaninos, generalmente con dos grandes caninos, frecuente en las asociaciones de reptiles continentales del Triásico Temprano y Medio.

Dinodontosaurus. Género de reptiles dicinodontes que caracteriza a niveles de la Formación Santa María de Brasil, equivalente a Los Chañares de Argentina.

Dinosauromorpha. Es el grupo que incluye a los todos los dinosaurios, incluyendo saurisquios, ornitisquios, herrerasaurios y otros dinosaurios primitivos. Asimismo se incluyen formas primitivas como *Lagosuchus* y los Lagerpetidae.

Dipteridaceae. Familia de helechos, que en la actualidad cuenta con 2 géneros que viven en el sudeste asiático, pero en el Mesozoico fueron muy abundantes y cosmopolitas. Se caracterizan por tener rizomas rastreros, hojas pecioladas cuya lámina está dividida en dos hemiláminas, y venas altamente reticuladas, con venillas inclusas.

Doswellidae. Familia de reptiles acorazados, arcosaurios, registrados en el Triásico Medio temprano de Argentina. Han sido ampliamente estudiados por la paleontóloga argentina Julia Desojo, quien ha reconocido su afinidad con los reptiles acorazados del orden Aetosauria.

Dwinia. Cinodonte de posibles hábitos herbívoros, del Triásico Temprano de Rusia, considerado en la actualidad como una forma ancestral de los

Cinodontes Gomfodontes, entre ellos Traversodontidae, Diademodontidae y Trirachodontidae. Aunque sea de difícil confirmación, en la actualidad es una hipótesis tentativa del origen de esos Cinodontes Gomfodontes.

E

Equisetales. Orden de esfenofitas (plantas articuladas) que aparecieron en el Devónico, pero de las que actualmente sobrevive únicamente el género *Equisetum*. Reúne varias familias, como las Calamitaceae, Phyllothecaceae, Apocalamitaceae y Equisetaceae, y se caracterizan por sus hojas uninervias dispuestas en nudos, tallos carenados, cilindro vascular formado por simpodios, crecimiento secundario en varios taxones, y esporas con eláteres.

Equisetostachys. Género fósil que comprende conos aislados de equisetales mesozoicas, caracterizados por los esporangióforos peltados.

Escaloposaurios. Sinápsidos del orden Thercephalia, con diversos caracteres mamalianos que han permitido interpretarlo como el grupo ancestral a los más primitivos mamíferos. El Dr. Robert Broom ha alentado muy decididamente la posible relación sistemática entre escaloposaurios y los primeros mamíferos del Triásico Tardío.

Esclerófilos. Es un tipo de vegetación cuyas especies arbóreas y arbustivas están adaptadas a largos períodos de sequía y calor, que posee hojas coriáceas y reducidas.

Esfenodonte. Orden de pequeños reptiles diápsidos, frecuentes en depósitos del Paleozoico Superior y Mesozoico. En el Cretácico Superior de Neuquén, el Dr. S. Apesteguía ha realizado amplios estudios sobre este grupo.

Esfenofitas. Plantas con tallos articulados, con nudos, entrenudos y disposición verticilada de los diferentes órganos. Reúne a los órdenes Sphenophyllales y Equisetales.

Exaeretodon. Género de cinodontes traversodontidos de hábitos herbívoros, frecuentemente registrado en la Formación Ischigualasto y en algunas localidades de África del Sur e India.

F

Facies. Depósitos sedimentarios que se diferencian de sus vecinos por su granulometría, compo-

nentes y color, indicando un ambiente sedimentario particular.

Fanglomerados. Rocas sedimentaria clástica de grano grueso (psefita) que se deposita en un cono o abanico aluvial (alluvial fan). Constituye el depósito más marginal de una cuenca sedimentaria continental limitada por cadenas de montañas.

Fase sag. En cuencas de carácter extensional (como los grabens o half grabens) ésta es una fase evolutiva tardía que está dominada por subsidencia termal. Si bien este fenómeno de subsidencia (hundimiento) es más lento, tiene un carácter generalizado, de modo que los procesos sedimentarios ocupan áreas cada vez más amplias de la cuenca de acumulación.

Filicales. Orden utilizado en clasificaciones en desuso, que reúne a los helechos leptosporangios terrestres. Hoy en día se dividen en diferentes órdenes. Osmundales, Hymenophyllales, Gleicheniales, Schizaeales, Cyatheales y Polypodiales.

Flora de *Dicroidium*. Flora distribuida que caracteriza a la región de Gondwana, durante el período Triásico. Se distingue por la presencia de diversos géneros de la familia de pteridospermas Corystospermaceae, siendo el más conocido de ellos el de *Dicroidium*. El nombre de Flora de *Dicroidium* caracteriza una etapa y una región florística muy particular del Mesozoico Temprano, durante el cual las plantas desarrollaron notables especializaciones para superar las fuertes variaciones climáticas, especialmente estacionales y secas, del Triásico.

Flora de *Glossopteris*. Vegetación que caracteriza a la región de Gondwana durante el período Pérmico y se distingue por la presencia del orden de pteridospermas Glossopteridales, plantas adaptadas a climas fríos. *Glossopteris*, el género que le da nombre a la flora, era un árbol caducifolio, con hojas de venación reticulada y raíces que se desarrollaron en condiciones pantanosas.

Flora de *Pleuromeia*. Esta Flora está muy limitada en tiempo por su presencia sólo en el Triásico Temprano, inmediatamente después de la gran crisis volcánica del Permo-Triásico, por lo cual su diversidad es limitada. En Argentina, se la ha documentado en la Formación Quebrada de los Fósiles, del grupo geológico Puesto Viejo, y ha brindado una información muy clara sobre la Edad del Triásico Temprano de esa unidad estratigráfica y sus fósiles.

Floriano. Edad /Piso florístico, que caracteriza a la mitad superior del Triásico Tardío. El Floriano de Argentina muestra claramente diversos aspectos de la transición florística entre Triásico y Jurásico, con el surgimiento de numerosas coníferas modernas y otros elementos característicos del Jurásico.

Flujo piroclástico. Consiste en una masa de gases calientes y materiales piroclásticos incandescentes expelidos durante un episodio de volcanismo explosivo, que se desplaza sobre la superficie del terreno con alta velocidad, de modo que posee un gran poder destructivo. Los depósitos resultantes se conocen como ignimbritas.

G

***Galesaurus*.** Primitivo género de cinodonte registrado en el límite Permo-Triásico de África del Sur y en el Triásico Temprano. Su anatomía muestra las primeras etapas de evolución de los Probainognathia, especialmente en la reducción de la abertura interpterigoidea. Esto fue comunicado recientemente y representa un buen aporte para entender el proceso de reducción de la abertura mencionada.

***Gangamopteris*.** Género de plantas gimnospermas del Pérmico, generalmente asociado a *Glossopteris*, integrante de la característica Flora Pérmica de este último género. Es más abundante en el Pérmico Inferior. Se diferencia de *Glossopteris* porque sus hojas tienen una anastomosis de venas más irregular y no presentan “vena media”.

Ginkgoales. Grupo de plantas gimnospermas en la que se encuentra el actual género *Ginkgo*. Su origen se remonta al Pérmico Inferior o Carbonífero Superior. Fueron muy diversas en el Mesozoico. Se distingue por sus hojas en forma triangular o de abanico con venación dicotómica abierta.

Gnetales. Orden de gimnospermas, cuyo origen se remonta al Pérmico. Sólo 3 géneros llegan a la actualidad. Son plantas arbustivas o trepadoras, de climas cálidos o templado-cálidos, húmedos, semi-desérticos o desérticos. Se distinguen por tener vasos en su cilindro vascular, hojas opuestas, conos bisexuales y granos de polen con muchos pliegues en su pared.

Gomfodontes. Sinápsidos terápsidos avanzados, provistos de postcaninos transversalmente anchos. Han sido muy frecuentes en prácticamente todo el Triásico de Gondwana y están muy bien representados en Argentina y Brasil hasta mediados de

Triásico Tardío. Los géneros más ampliamente estudiados son *Diademodon* de África del Sur y *Exaeretodon* de Argentina.

Gondwana. Subcontinente de Pangea, que comenzó a diferenciarse a principios del Jurásico, integrado por América del Sur, África, India, Australia y la Antártida. Han existido ciertas diferencias en la Fauna y la Flora de la región sur de Pangea, lo cual ha dado lugar a diferenciar un tanto informalmente a Laurasia en el norte y Gondwana en el sur.

Gorgonopsia. Orden de sinápsidos terápsidos muy frecuentes en el Pérmico Superior, generalmente carnívoros, más antiguos y primitivos que los Therocephalia y restantes terápsidos. Se trata de un grupo muy variado registrado en diversas localidades de Pangea y los paleontólogos no le han prestado tanta atención para estudiarlos como en el caso de los terápsidos más derivados, como Therocephalia y Cynodontia.

Gradiente geotérmico. Variación de temperatura que aumenta con la profundidad en la corteza terrestre.

Guaibasauridae. Familia de probables ancestros de saurisquios del Noriano Temprano de la Formación Ischigualasto (Argentina) y de la Formación Caturrita (Brasil). Hasta la actualidad, la diversidad taxonómica de esta familia es pobre, por lo que su importancia filogenética es limitada.

H

Herrerasauridae. Familia de dinosauromorfos primitivos registrados en las Formaciones Ischigualasto y Santa María II. Inicialmente y durante muchos años fueron considerados como verdaderos dinosaurios saurisquios primitivos, ideas que actualmente han sido superadas.

Heterodontosauridae. Familia de probables primitivos dinosaurios ornitisquios registrados en el Jurásico inferior de África del sur y posiblemente en la Formación Laguna Colorada de Santa Cruz. La posición filogenética de esta familia no ha sido confirmada por nuevos hallazgos, por lo que su diversidad es muy limitada. Posiblemente representen una radiación de ornitisquios primitivos no relacionados de manera directa a linajes más derivados.

Holomíctico. una calificación que se aplica a los lagos que tienen la característica de que las aguas se mezclan completamente al menos una vez al año; a diferencia de un lago meromíctico en el cual la capa profunda (hipolimnion) nunca se mezcla con la capa superficial (epilimnion). En general, la mayor parte de los lagos mundiales son holomícticos.

Hyperodapedon. Género de rincosaurio (primitivos arcosaurios), registrado en las Formaciones Ischigualasto de Argentina, y Santa María II de Brasil. Son arcosaurios muy especializados, formando un verdadero pico para captar su alimento. El profesor Romer ha interpretado que se alimentarían principalmente de los frutos de cycadales y que la forma de su cráneo estaría perfectamente adaptado para ingresar al centro del follaje de la cica.

I

Itidosauria. Orden de pequeños terápsidos muy derivados hacia la condición mamaliana, registrados a lo largo de gran parte del Triásico Tardío, especialmente en la Formación Caturrita (Norian Inferior) del sur de Brasil, en los Red Beds de África del Sur y también en el Triásico Tardío de Argentina.

Inceptisol. Es un suelo poco desarrollado o de formación incipiente, pero que posee horizontes diagnósticos. Pueden ser suelos de zonas planas y muy húmedas asociadas a capa freática subsuperficial, o bien formarse sobre depósitos residuales en regiones tropicales húmedas de topografía inclinada.

Induano. Edad correspondiente al sector más antiguo del Triásico Temprano, de presencia muy dudosa en el grupo Puesto Viejo de Argentina.

Ischignathus. Género de la familia Traversodontidae que muestra una etapa evolutiva intermedia entre traversodontidos y la familia Tritylodontidae. El género se conoce del sector medio inferior de la Formación Ischigualasto de Argentina. Se trata de una especie representada sólo por un cráneo y mandíbula de tamaño considerable.

Ischigualastense. Edad/Reptil que involucra tentativamente la totalidad de la Formación Ischigualasto y gran parte de la Formación Santa María II. Probablemente corresponde al sector más antiguo de la Edad Internacional Carniano.

J

Jachaleria. Género de dicinodontes provenientes del sector transicional entre las Formaciones Ischigualasto y Los Colorados en Argentina, y en el Noriano Temprano de la Formación Caturrita de Brasil. Se trata de uno de los últimos géneros de los dicinodontes triásicos caracterizados por su especialización hacia el régimen herbívoro y, en este caso, desprovisto de caninos.

Johnstonia. Un género de hojas de *Corystospermaceae*, ampliamente distribuido en el Triásico de Gondwana. En Argentina, se han citado 2 especies. Se distinguen por el raquis bifurcado y la lámina entera o incipientemente dividida.

K

Kannemeyeria. Género de dicinodontes de gran tamaño, registrados en África del Sur, Argentina y otras localidades del Triásico Medio temprano. Los ejemplares de Argentina proceden de las secciones basales del grupo Puesto Viejo, los que confirman la identidad de la Biozona de *Cynognathus* de África del Sur integrada, además de *Kannemeyeria*, por *Diademodon* y *Cynognathus*.

L

Laberintodontes. Tetrápodos anfibios de pequeño y gran tamaño caracterizados por su cráneo parabólico, chato, frecuentes en distintas regiones de Pangea durante el Permo- Triásico. En Sudamérica, se los ha registrado con frecuencia en la Formación Cacheuta (Mendoza), y en la Formación Sanga do Cabral (sur de Brasil).

Lacertiformes. Pequeños reptiles diápsidos aparentemente similares a los lagartos actuales. Su registro en Sudamérica es muy limitado.

Ladiniano. Edad Internacional de uso frecuente, correspondiendo a la mitad superior del Triásico Medio. El equivalente en Argentina y Brasil está basado en los vertebrados continentales de la Formación Ischichuca (“Los Chañares”), y parte inferior de la Formación Santa María I de Brasil. En esa época fueron muy abundantes los Cinodontes herbívoros de la familia *Traversodontidae* y los Cinodontes carnívoros de las familias *Chiniquodontidae* y *Probainognatidae*, además de una variedad de arcosauriomorfos que apuntan a la condición dinosauriana.

Lagerpétidos. Familia extinta de dinosauromorfos primitivos aún pobremente conocida. La conformación de los dedos y el tarso indica relaciones cercanas con los dinosaurios, mientras que otros elementos del esqueleto son marcadamente primitivos. Los restos descriptos muestran que se trataba de animales ágiles y estilizados, todos ellos de pequeño tamaño. Se distribuyeron durante el Triásico Tardío en lo que hoy es Argentina, Brasil y América del Norte.

Lessemsauridae. Esta familia incluye formas gigantescas de saurópodos herbívoros de la Formación Los Colorados y equivalentes de la provincia de San Juan y La Rioja. El género tipo, *Lessem-saurus*, proviene del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja.

Lycophyta. Grupo de plantas vasculares caracterizadas por tener hojas de tipo micrófilo, cilindros vasculares sin interrupción, esporangios en forma arriñonada asociados a las hojas, y no poseer verdaderas raíces, sino que su función la desempeñan tallos modificados. Su origen se remonta al Silúrico Superior y fueron muy abundantes en el Carbonífero-Pérmico Inferior constituyendo los elementos arbóreos dominantes de los bosques de ese intervalo. En la actualidad, sólo persisten formas pequeñas, herbáceas.

Limolita. Es una sedimentita clástica compuesta esencialmente por partículas de tamaño limo (con granulometría entre 4 y 62 micrones). En ambiente continental constituyen depósitos muy finos de origen fluvial o lacustre.

Linguifolium. Género de gimnosperma, de familia y orden desconocidos, que comprende hojas linear-ovadas con margen entero y vena media prominente. Su biocrón se extiende desde el Triásico Medio al Jurásico Inferior, y si bien es más abundante en Gondwana, también se registra en Laurasia. Se lo interpreta como árboles caducifolios, que dominan en ambientes cercanos a la costa marítima o de influencia oceánica.

Loéssicas. Pertenecientes al loess. El loess es un depósito sedimentario homogéneo, sin estratificación, compuesto esencialmente por materiales limosos a los que se asocian arcillas y arenas finas, y que constituye cuerpos sedimentarios extensos pero de poco espesor. Genéticamente es considerado un depósito eólico desarrollado en regiones periglaciales o peridesérticas.

Lutitas. Sedimentitas clásticas de granulometría pelítica (menor a 62 micrones) y que se caracterizan por la presencia de fisilidad (capacidad de hendirse en planos paralelos) y/o laminación. Son rocas muy abundantes y representan la consolidación de depósitos de fangos o limos acumulados en ambiente subácueo en condiciones de muy baja energía (lacustres, marinos).

Lystrosaurus. Se trata de un género de amplia distribución en Pangea, del grupo de los sinápsidos terápsidos Dicinodontia, aun no registrado en Argentina y Brasil, pero conocido en el resto de Pangea, caracterizando a la Edad/Reptil *Zona de Lystrosaurus*. Se los considera de hábitos acuáticos, correspondiendo a un periodo muy húmedo del Triásico Temprano.

M

Mammalia. Subclase de vertebrados caracterizados por la presencia de glándulas mamarias, pelos que cubren gran parte de su cuerpo, regulación de la temperatura corporal interna; con los primeros representantes registrados en el límite Triásico-Jurásico en diversos lugares de Pangea. Aunque preservando aún muchos caracteres primitivos, tal vez sea *Morganucodon* el género mejor conocido, registrado en Inglaterra, China y África del Sur. En Brasil se han registrado formas muy próximas a la condición de *Morganucodon*.

Massetognathus. Terápsidos de la familia Traversodontidae, muy frecuente en el sector superior de la Formación Ischichuca ("Los Chañares"), y en el sector inferior de la Formación Santa María I, de Argentina y Brasil respectivamente. El tamaño conocido de este género no supera los 15 cm de largo del cráneo, aunque su frecuente presencia demuestra su éxito ecológico.

Melanorosauridae. Se trata de la más primitiva familia de los dinosaurios "prosaurópodos" registrada en los depósitos de África del Sur, en la Formación Los Colorados de La Rioja, y en niveles equivalentes de otras latitudes. Su distribución ha sido principalmente gondwánica.

Meromíctico. es una calificación que se aplica a los lagos que tienen la característica que las aguas de las capas profundas no se mezclan con las capas superficiales. Este fenómeno suele ser debido a un gradiente permanente de densidad en el cual la capa inferior, llamada hipolimnion, es más densa que la capa superior, llamada epilimnion.

Mesofítico. Era florística comparable a la Era Mesozoica. Comienza a finales del Pérmico y culmina en el Cretácico Temprano.

Molisol. Es un suelo con horizonte superficial mólico (grueso, oscuro, rico en humus). Entran en esta categoría suelos del tipo de los brunizems (o de pradera), chernozems, de regiones húmedas, subtropicales a frías.

Monzónicos. Se refiere al régimen de precipitaciones, con oscilaciones temporales y geográficas, que se estableció a lo largo del Triásico. El monzón es característico de regiones donde las masas continentales son grandes, y la tierra se enfría y se calienta más rápido que el agua oceánica. Esto produce un modelo de circulación atmosférica muy particular, con cambios estacionales en la dirección del viento. húmedo (lluvias monzónicas) desde el océano al continente en verano.

Morganucodonta. Suborden propuesto en Z. Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) para agrupar a diversos géneros de mamíferos primitivos con afinidades morfológicas a *Morganucodon*. El término agrupa géneros de Inglaterra, China, África del Sur y posiblemente a Ictidosaurios muy derivados de Brasil, Argentina y África del Sur.

N

Neocalamites. Género cosmopolita de la familia Apocalamitaceae, que se registra desde el Pérmico al Jurásico. Se caracteriza por los tallos articulados, carenados, de mediano porte, con hojas alargadas, lanceoladas, uninervadas.

Neotheropoda. Grupo de dinosaurios carnívoros que incluye a los terópodos propiamente dichos, excluyendo Herrerasauridae, *Eoraptor* y otras formas basales. Se caracterizan por la reducción del cuarto dedo de la mano y del primer dedo del pie, grandes y curvadas garras en las manos y adaptaciones craneanas relacionadas a la carnivoría. Se distribuyeron en todo el mundo a partir del Piso Noriano.

Noriano. Edad Internacional que caracteriza a la mitad superior del Triásico Tardío. Biológicamente, son muy importantes los acontecimientos que han ocurrido durante esta edad por los notables cambios de la Flora y Fauna durante la transición Triásico-Jurásico que han sucedido en todo Pangea. Tanto la flora como los tetrápodos cambiaron sustancialmente la dominancia de sus grupos: las

araucariáceas por un lado, y los saurópodos por otro, fueron los principales grupos en la transición Triásico-Jurásico.

O

Olenekiano. Es la Edad que caracteriza la mitad superior del Triásico temprano, caracterizada por la predominancia de la Flora de *Pleuromeia*. Esta primitiva Flora registrada también en el oeste de Argentina se la considera intermedia entre la Flora de *Glossopteris* (Pérmica) y la Flora de *Dicroidium* (Triásica).

Oligokyphus. Es un género de cinodonte del Jurásico Temprano de Inglaterra estudiado detalladamente por el paleontólogo alemán W. Kuhne. Los estudios de Crompton y Ellenberger definieron el origen de su particular dentición en los transversodontidos del tipo de *Scalenodon*.

Onlap. Concepto de la estratigrafía secuencial en el que un conjunto de estratos se apoya sobre una superficie más inclinada. La relación de onlap aparece característicamente cuando se acumulan sucesiones sedimentarias retrogradantes.

Ornithischia. Uno de los principales linajes de los verdaderos dinosaurios. Fueron formas herbívoras entre las que se cuentan los ornitópodos, ceratopsios y estegosaurios. Se caracterizaron por una cadera con cuatro ejes, con el pubis y el isquion fuertemente tirados hacia atrás. Su biocrón incluye todo el Jurásico y Cretácico, sin registros seguros para el Triásico.

Ornithosuchidae. Se trata de una familia tradicional en los estudios de arcosaurios avanzados hacia la condición dinosauriana. El género mejor conocido es *Ornithosuchus*, de Inglaterra. En el Triásico Tardío de Los Colorados se han registrado varios ejemplares muy bien conservados que se han comparado de cerca con el género inglés. Se trata de cráneos de construcción muy grácil pero con caracteres muy definidos de sus hábitos carnívoros, por la forma del pre maxilar algo curvado ventralmente.

P

Palaeochersis. Es uno de los quelonios más antiguos y completos conocidos. Se conocen varios ejemplares y todos ellos proceden del Triásico Superior (Noriano) de la Formación Los Colorados, provincia de la Rioja. Su anatomía es muy seme-

jante a la de las tortugas vivientes, incluyendo la presencia de un caparazón firme y compuesto por plastrón y espaldar, falta de dientes y presencia de pico. Sin embargo, varios rasgos craneanos indican que se trataba de una forma primitiva.

Palinomorfos. Microfósiles cuyas paredes están compuestas de materia orgánica como la quitina (o pseudoquitina) y la esporopolenina. Incluyen formas continentales (esporas, granos de polen) y marinas (acritarcos, dinoflagelados).

Parasphenoides. Hueso impar de la región palatina, originado en el basiesfenoides y que se prolonga anteriormente en forma de espina hasta conectarse con el vómer.

Pareiasaurios. Grupo extinto de reptiles anápsidos de posición incierta. Eran formas de tamaño pequeño a grande, muy robustas, con cuerpo cubierto por placas y espinas (no en todas las especies) y un cráneo con rasgos que recuerdan a las tortugas. Algunos autores los consideran el grupo ancestral de los quelonios. Presentaron una amplia distribución geográfica a lo largo del período Pérmico.

Pascualgnathus. Primitivo género de cinodonte Traversodontidae que evoca al geopaleontólogo Dr. Rosendo Pascual, de la Universidad de La Plata. El género muestra su condición primitiva por la presencia de láminas costales en la región abdominal, aunque sus cualidades dentarias indican un grado evolutivo mayor por sus características morfo funcionales de corte y trituración. Se lo ha registrado en la ex Formación Puesto Viejo del sur de Mendoza.

Peltaspermaeae. Pteridospermas herbáceo-arbustivas de origen boreal y paleozoico, que alcanzan una distribución cosmopolita en el Triásico, declinando fuertemente a finales del mismo. Los géneros atribuidos a este grupo se han hallado en asociación repetida y presentan un patrón epidérmico y cuticular común caracterizado por la presencia de verrugas y estomas hundidos con papilas obturantes.

Picnoxilia. Cualidad de la madera en la que hay mayor porcentaje de traqueidas que de células parenquimáticas.

Piroclasto. Clasto (fragmento de minerales, rocas o vidrio volcánico) de cualquier tamaño, forma o composición originado por una explosión volcánica. Son los componentes de las rocas piroclásticas.

Pisanosauridae. Familia de dinosauriformes primitivos, representados por el género *Pisano-saurus*, del cual sólo se conservan restos mandibulares y del postcráneo, lo cual impide realizar comparaciones más precisas. Fue estudiado por Casamiquela y posteriormente por Bonaparte, quienes reconocieron afinidades dentarias con *Heterodontosaurus* de África del Sur. Más recientemente, Agnolin y Rozadilla lo propusieron como un Dinosauriformes primitivo, posiblemente cercano a *Silesaurus*. Procede del sector superior de la Formación Ischigualasto, en la provincia de La Rioja.

Plantígrados-crurotarsales. Define a los tetrápodos cuya extremidad posterior (el pie) apoya en toda su extensión distal, caracterizados por el calcáneo articulando fuertemente con la fíbula y el astrágalo con la tibia. La principal bisagra de movimiento ocurre así en el plano vertical. En Argentina tenemos buenos ejemplos de esa condición en el género *Saurosuchus* de Ischigualasto.

Poposaurios. Grupo de arcosaurios pseudosauquios antes incluidos en “Rauisuchia”. Se caracterizaron por un esqueleto relativamente liviano y las vértebras complejas con numerosas láminas y fosas, postura posiblemente bípeda y seguramente caminata erguida, de manera semejante a los dinosaurios. Incluyó formas acuáticas, con vela, predatorias, e incluso especies portadoras de pico sin dientes. Se los registra en el Triásico superior en gran parte del globo.

Probainognathia. Este término fue propuesto por Hopson y Kitching (2001), para incluir a todos los Cinodontes, herbívoros o carnívoros, registrados a lo largo de todo el Triásico en Argentina y Brasil. Estudios posteriores han demostrado que un grupo de “cinodontes”, llamado Ictidosaurios, es morfo-funcionalmente distinto a los restantes Cinodontes. Esa nueva interpretación sugiere que los Probainognathia no habrían originado a los mamíferos, sino que estos tuvieron su origen en un grupo diferente originado en los Therocephalia. En tal sentido, los Therocephalia habrían originado a Ictidosauria- Mammalia y en forma separada a los Probainognathia.

Procolophonoideos. Se refiere a los Procolophonoidea y a grupos cercanamente relacionados. Incluye a reptiles de pequeño tamaño provistos de dos aberturas temporales que generalmente integraron una pequeña porción de la diversidad de tetrápodos permo-triásicos.

Procynosuchia. El término se refiere a un nivel evolutivo básico que ostentaron los más primitivos Cinodontes del Pérmico Tardío de África del Sur. Originalmente, Kemp incluyó al género *Procynosuchus* entre los ancestros de los Cinodontes, pero estudios posteriores habrían demostrado su vinculación con los Therocephalia e Ictidosauria.

Prosauropoda. En su momento, este término fue abandonado por falta de una definición correcta, aunque su uso actual tiende a demostrar su validez taxonómica, pues incluye a dinosauriomorfos muy vinculados a los primeros saurópodos, y caracterizados por la mano con el dedo uno hipertrofiado que disminuyen paulatinamente su tamaño hasta el dedo cinco. En Argentina, se registraron muy buenos ejemplares completos, en la Formación Los Colorados y en la Formación Caturrita de Rio Grande do Sul.

Proterochampsidae. El término está integrado por un par de géneros del sector inferior del Triásico Tardío, con *Proterochampsia* y *Pseudochampsia* de Ischigualasto y *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus* y *Gualosuchus* de Los Chañares. Se trata de géneros de aspecto cocodriloide, con las órbitas de posición dorsal, relativamente frecuentes en Los Chañares y en el sector inferior de Santa María I.

Provincia Ígnea. región caracterizada por la presencia de rocas ígneas (plutónicas y/ o volcánicas) que se caracteriza por sus características composicionales, la edad y/o por los mecanismos de emplazamiento.

Pseudosuchia. Es un término actualmente en desuso que involucraba a una diversidad de arcosauriomorfos del Triásico. Con los descubrimientos realizados recientemente en Los Chañares de Argentina, y Santa María de Brasil, se ha logrado diferenciar a distintos grupos taxonómicos que antes se integraban en Pseudosuchia.

Pteridospermas. Grupo artificial de gimnospermas extintas, también conocido como “helechos con semilla”, de hábito leñoso, con hojas enteras o pinnadas y estructuras reproductivas con diversos tipos de organización.

Pterigoides. Es un hueso par en la región palatina central del cráneo de vertebrados superiores, vinculado a funciones particulares de la garganta para cerrar o abrir el paso a las vías respiratorias y de alimentación. Su estudio en los variados Cinodontes del Pérmico superior y Triásico inferior

ha permitido reconocer su importante valor diagnóstico que separa a *Therocephalia* por un lado y a *Cynodontia* por otro.

Pterosauria. Orden de reptiles arcosaurios caracterizados por sus notables adaptaciones para el vuelo. Han precedido al vuelo de las aves que se inició en el Jurásico Superior aprox. En cambio, los Pterosauria se originaron mucho antes de finalizar el Triásico. Los ejemplares completos más antiguos provienen de las capas marinas Norianas del norte de Italia. Estos se encuentran completamente desarrollados y adaptados en sus caracteres para el vuelo, en tanto que los registros más antiguos del Noriano Temprano de Brasil nos muestran especies de ambiente continental, lo que da lugar a interpretar que los variados pterosaurios se habrían originado en ambientes continentales y que a posteriori se habrían adaptado a ambientes del litoral marítimo. El ejemplar del Noriano temprano de Brasil se ha denominado *Faxinalipterus*, y es de tamaño muy reducido. El ejemplar está representado por muy pocas piezas diagnósticas, entre ellas el tipo de fémur y la cintura escapular. Algunos autores brasileños han negado la condición de Pterosauria de este material, pero no han propuesto ningún otro taxón para reconocer al mismo.

Puestoviejense. Edad/Reptil representada por los tetrápodos de la ex Formación “Puesto Viejo” correspondiente al sector inferior del Triásico Medio, o sea, Ladiniano Temprano. De esta edad se han reconocido al género *Pascualgnathus*, un cinodonte traversodontido junto a *Cynognathus*, *Kannemeyeria* y *Diademodon*, conjunto que realmente reproduce la fauna de *Cynognathus* de África del sur, lo cual es una manifiesta prueba de contemporaneidad.

Q

Quebradense. Edad/Reptil correspondiente al Olenekiense temprano o eventualmente Induano, representado por escasos restos de vertebrados pero abundantes evidencias paleobotánicas con el género *Pleuromeia*. Esta edad Quebradense ha sido observada como improbable por la conjunción de diversos factores tectónicos y sedimentarios, la cual sería algo más reciente que lo interpretado en este libro.

R

Rauisuchia. Es un término abarcativo que incluye diversas formas fósiles de arcosaurios carnívoros

de gran tamaño registrados en depósitos del Triásico Medio y Tardío de Argentina y Brasil. *Rauisucus tiradentes* es una especie reconocida por F. von Huene en la Formación Santa María de Brasil.

Rético. Edad escasamente usada por los estratígrafos que representa a la etapa final del Triásico, tal vez como parte más reciente del Noriano.

Rhexoxyloide. Línea evolutiva propuesta para los tallos de *Corystospermales*, constituida por los géneros *Rhexoxylon* y *Elchaxylon*.

Rhynchosauroides. Se refiere a pisadas de reptiles de afinidades dudosas, similares a los de *Rhynchosauria*. Se los registra especialmente en el Triásico Medio y Tardío.

Rifts. Son regiones caracterizadas por fenómenos de extensión cortical. Constituyen fosas (cuencas) lineales limitadas por fallas en ambos márgenes (grábenes) o en uno de sus márgenes (medios grábenes). A los procesos sedimentarios, constituidos por facies sedimentarias fluviales, lacustres y marinas, pueden asociarse fenómenos volcánicos. En su fase inicial el rift está dominado por procesos de subsidencia mecánica relacionados con la actividad de las fallas, y en su fase final por fenómenos de subsidencia térmica debidos a un proceso de enfriamiento cortical. Los rifts pueden tener dimensiones de centenares a miles de kilómetros de longitud.

Rincosaurios. Constituyen un grupo de arcosauriomorfos primitivos que se distribuyeron en todos los continentes durante el Triásico, entre el Anisiano y el Noriano. Eran formas herbívoras de cuerpo bajo y rostro terminado en un pico agudo. Muchos de ellos poseyeron importantes parches dentarios con los cuales trituraban los vegetales que les servían de alimento.

Riograndia. Pequeño tritelodóntido de la Formación Caturrita, Noriano Temprano de RGS. Se caracteriza por poseer postcaninos planos transversalmente, con una cantidad de pequeñas cúspides sobre el borde redondeado de sus postcaninos. Originalmente Bonaparte *et al.* (1999) propusieron la familia Riograndiidae para este género por sus peculiares postcaninos, diferentes de los restantes Trithelodontidae. Esa propuesta ha merecido algunas críticas pero se están observando otras particularidades distintivas de este taxón en ejemplares recientemente descubiertos.

Rocas Clásticas o Detríticas. son rocas sedimentarias que pueden tener distinta granulometría,

desde gruesa (pséfitica) hasta muy fina (arcillosa) y que están compuestas por fragmentos (clastos) de rocas y/o minerales que proceden de rocas pre-existentes. Estos componentes han sido transportados y acumulados mecánicamente, y se han consolidado en mayor o menor grado. Cuando los materiales se encuentran inconsolidados se prefiere emplear el término sedimento.

S

Saportaea. Género foliar, asignado al orden Ginkgoales, que comprende hojas bilobadas, algo arriñonadas con una fuerte incisión medial, el pecíolo se bifurca en dos brazos, de los que parten las venas que inervan las hemiláminas en forma paralela con 2 o 3 dicotomías. Las hemiláminas pueden ser enteras hasta profusamente escotadas. Hay registro en el Pérmico de Norteamérica y China, y en el Triásico de India y Sudamérica.

Saurisquios. El término abarca a la totalidad de los dinosaurios caracterizados por una pelvis trirradiada, sean de hábitos carnívoros u omnívoros. Saurisquios y ornitisquios integraron este superorden o subclase de Dinosauria.

Sauropodomorpha. Este término define a dinosaurios basales con afinidades a los saurópodos. De esa manera, el término no es de alcance riguroso, ya que incluye especies de distinta aproximación anatómica a los verdaderos saurópoda.

Scalenodon. Pequeño cinodonte traversodóntido de las areniscas del Triásico Medio de los llamados Manda Beds de África Oriental. Muy trabajado por el equipo del profesor F. R. Parrington de Cambridge, en la década de 1950. Este género fue considerado por Crompton y Ellenberger como el morfotipo directo ancestral a la condición dentaria presente en *Oligokyphus*.

Scaloposauria. Muy derivado suborden del orden Theropcephalia, oportunamente considerado como un morfotipo con muchas posibilidades de ser un ancestro de los primeros Ictidosaurios y Morganucodonta.

Silesauridae. Grupo de dinosauriformes primitivos de tamaño pequeño a mediano que habitaron Norteamérica, África, Europa y América del Sur. Eran mayormente cuadrúpedos, herbívoros y con quijadas que terminaban en un pico sin dientes. Debido a sus rasgos particulares, los silesáuridos cuestionan en gran medida las ideas previas que

los investigadores tenían con respecto al origen de los dinosaurios.

Sinápsidos. El término define a todos los tetrápodos que poseen solamente una abertura temporal.

Sin-rift (Syn-rift). Fase inicial del desarrollo de un rift caracterizada por una fuerte subsidencia mecánica debida a la actividad de las fallas que lo limitan.

Sphenodontia. Término que incluye a los reptiles diápsidos con numerosos representantes durante gran parte del Mesozoico y una forma actual, el Tuatara (*Sphenodon punctatus*) de Nueva Zelanda. En años recientes se ha documentado cierta diversidad de ellos en el cretácico superior del norte de Patagonia, mayormente estudiados por S. Apesteguía.

Sphenophyta. Nombre formal de las esfenofitas.

T

Tarjadia. Un género recientemente descubierto en los niveles inferiores de la Formación Ischichuca = Formación “Los Chañares”, en la típica localidad de Los Chañares. Se trata de un arcosauriomorfo primitivo vinculado a la familia Proterochampsidae. Su nombre deriva de las sierras de Tarjados, en la Provincia de La Rioja. El grupo de investigadores que dio a conocer este notable taxón está encabezado por M. Ezcurra.

Tecodonte. El término se refiere a una condición especial de inserción dentaria en alvéolos cerrados y frecuentemente se ha usado para referirse en general a los arcosaurios mayormente Triásicos de Argentina y Brasil.

Temnospondilos. El término define una condición de los centros vertebrales de ciertos laberintodontes Permo-Triásicos que han sido muy usados para diferenciar el Triásico Temprano del triásico Medio, especialmente por autores rusos.

Terápsidos. Incluye un gran grupo de sinápsidos paleozoicos y mesozoicos caracterizados por una sola abertura temporal, un fuerte arco temporal y cráneo relativamente alargado, incluyendo una variedad de formas carnívoras y herbívoras de las cuales la evolución morfo anatómica dio lugar a la aparición de grupos muy similares a mamíferos, sean extinguidos o más recientes

Terópodos. Se refiere a los taxones del clado Theropoda, mayormente los dinosaurios carnívoros.

Tetrápodos. Como el término lo indica, se trata de vertebrados con cuatro extremidades, que lograron a lo largo de su evolución ser órganos para correr, nadar o volar. Su aparición en el Devónico ha dado lugar a largos entredichos sobre qué grupo de peces crossopterigios habría sido el ancestro potencial de los vertebrados dotados con cuatro extremidades.

Therioherpetidae. Se trata de una familia de Cinodontes muy avanzados del orden de los Ictidosauria caracterizados por su gran proximidad morfo-funcional con los más primitivos mamíferos, tanto por su dentición, paladar secundario, región interpterigoidea, ausencia de arco post-orbitario, mandíbulas no fusionadas, etc., junto a una persistente pequeña talla y muy probables hábitos insectívoros. Este nivel evolutivo pudo haber poseído muy primitivos estados de lactancia, presencia de pelos y homeotermia. El género *Therioherpeton* ocurre en la ZA de *Hyperodapedon* de Brasil.

Therocephalia. Orden de sinápsidos con notables avances morfo-funcionales que hacen admitir su posible condición ancestral a Cynodontia y a Ictidosauria a fines del Pérmico tal vez durante el famoso episodio volcánico que arrasó a un porcentaje muy alto de seres vivos del límite Permo-Triásico.

Theropoda. Los Theropoda son uno de los dos Subórdenes de dinosaurios saurisquios. Fueron mayormente bípedos y carnívoros (aunque existen muchas formas secundariamente herbívoras) e incluyen géneros famosos como *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*, o *Carnotaurus*. Se distribuyeron en todos los continentes desde el Noriano hasta la actualidad. A partir de la extinción Cretácico-Terciaria los únicos terópodos sobrevivientes son las aves.

Thrinaxodontidae. Familia de Cinodontes avanzados hacia la condición mamaliana con *Thrinaxodon* como el representante típico de esta familia. Este género ha sido muy bien estudiado por diversos investigadores, especialmente por su dentición y el tipo de remplazo dentario que muestra. Sus restos han sido hallados en África del Sur, Antártida Europa y Asia, posiblemente haya sido de distribución pangeica durante su apogeo en el Triásico Medio basal.

Toba. Es una roca piroclástica producida por fenómenos de volcanismo explosivo, cuyos componentes tienen tamaño arena (entre 62 micrones y 2 milímetros). La toba es el producto de consoli-

dación de la ceniza volcánica y puede estar constituida por fragmentos de rocas, de minerales y de vidrio volcánico. Este tipo de roca sedimentaria es muy común en la Patagonia porque se trata de una región de mucha actividad volcánica durante gran parte del Cenozoico.

Traversodontidae. El nombre de esta familia de cinodontes se refiere a la condición transversalmente ancha de su superficie de oclusión en los postcaninos superiores y, en menor grado, en los inferiores, con estructuras morfo-funcionales especiales para cortar y triturar mayormente vegetales. Su registro es notablemente frecuente en Gondwana suroccidental. Los estudios realizados en el Triásico de Argentina y Brasil han demostrado sus principales desarrollos evolutivos que han culminado en la familia *Tritylodontidae* del Triásico y Jurásico.

Trithelodontidae. Esta familia es característica de los niveles más recientes del Triásico Tardío y principios del Jurásico. Están muy bien representados en la Formación Caturrita de RGS, pero también se los ha descubierto en la Formación Los Colorados y en los Red Beds de África del Sur. Su abundancia en la región gondwánica con los pocos ejemplos de la zona laurásica. Morfo-anatómicamente se lo considera grupo hermano de los *Therioherpetidae*, mostrando fuertes diferencias en toda la morfología de la región anterior del hocico, indicando hábitos alimenticios muy especializados con los incisivos inferiores dirigidos hacia adelante y hacia arriba.

Tritylodontes. Se refiere a los taxones de la familia *Tritylodontidae*.

Tritylodontidae. Se trata de una familia muy derivada de Cinodontes herbívoros caracterizados por tres filas de cúspides en sus postcaninos superiores y dos filas de cúspides en los inferiores, poseen un amplio diastema entre los caninos y los incisivos que son muy especializados. Esta familia, integrada por variados taxones y con numerosos caracteres mamalianos, ha sido repetidamente considerada como grupo hermano de los Mammalia, especialmente por Kemp (1982), pero muy poco aceptada en la actualidad ante la presencia de grupos con mayores evidencias mamalianas que aquellos.

U

Urodelos. Anfibios vinculados a los batracios y cecilias que juntos forman el grupo de los neoba-

tracios. También conocidos como caudados, los urodelos hoy en día se distribuyen en el Hemisferio Norte, con algunas pocas especies en el norte de Sudamérica. Su registro fósil es escaso, se remonta al Jurásico Temprano-Medio.

V

Vertisol. Es un tipo de suelo de regiones áridas y semiáridas tropicales hasta subtropicales que se caracteriza por una composición preferencialmente esmectítica (arcillas expandibles) de sus argilominerales en el horizonte superficial que suele tener tonalidades oscuras. Los vertisoles carecen de horizonte subsuperficial (B).

Vicarianza. Este término se refiere a que el aislamiento de una población, animal o vegetal, debido a grandes barreras geográficas o ambientales puede dar lugar a la aparición de dos o más grupos diferentes. Se trata de un concepto íntimamente ligado a la deriva continental. En este sentido, la separación entre los continentes de África y América del Sur en el Cretácico ha resultado en varios grupos vicariantes en ambos continentes, incluyendo peces pulmonados, reptiles, anfibios pípidos, y aves.

Vulcanismo post-Choiyoi. También conocido como Grupo Choiyoi, es un paquete Pérmico y Triásico de formaciones volcánico-sedimenta-

rias en Argentina y Chile. El grupo tiene evidencia de vulcanismo de estilo bimodal relacionado con una antigua zona de subducción que existió a lo largo del margen occidental del supercontinente Gondwana. El Grupo Choiyoi tiene una gran área de distribución a través del oeste de Argentina y partes de Chile, cubriendo al menos 200.000 km² pero probablemente alrededor de 500.000 km². Mientras que la extensión subsuperficial del grupo es grande, las exposiciones en Argentina son más comunes en la Cordillera Frontal, el Macizo de San Rafael y la Cordillera Principal del sur de Mendoza y el norte de Neuquén. En partes, el grupo alcanza espesores de 2 a 4 km.

Voltziales. Taxón artificial de coníferas extintas que agrupa formas con caracteres transicionales entre el orden Cordaitales y el orden Coniferales o coníferas modernas. Se las interpreta como plantas arbóreas, con hojas simples, desde uninervias escuamiformes a plurinervias lanceoladas. Vivieron desde el Carbonífero Superior hasta el Jurásico.

Z

Zona de Asociación (ZA) = Cenozona. es un tipo de biozona caracterizada por la asociación de más de dos taxones que sean abundantes en su composición.

Capítulo XIII

BIBLIOGRAFÍA

La complejidad del tema abordado en este limitado trabajo nos ha demostrado que las referencias bibliográficas son de una menor complejidad y heterogeneidad que los temas específicos (tratados brevemente). En nuestra concepción global no existió una Gondwana Suroriental, ni aún tenuemente, independiente del resto de Pangea. La interrelación de los organismos insistentemente citada y revisada por Kemp (2005) bien puede ser aplicada a Pangea en su enormidad geobiótica, y así lo han comprendido desde Darwin o aún mucho antes, cuando ni siquiera citan a Gondwana, pero lo vamos adivinando cada vez más rápidamente cuando nos sumergimos en cualquier área de esta. ¿Qué Gondwana Sudoccidental puede haber sido la cuna de varios linajes de Synapsida? Es muy probable, pero gracias a los fuertes aportes de una variadísima e inquieta biota, que nunca para en su producción biofuncional y cenogenética.

Así, la historia bioclimática nos enfrenta con miles de fascinantes trabajos de investigación, tal vez primero árabes y griegos, europeos, americanos, y progresivamente de cien latitudes más que, si están lejanamente relacionadas a Gondwana Suroriental, hoy percibimos conexiones y resemblanzas de distinta magnitud, tan numerosas y amplias que nos impone una fuerte falencia en las referencias bibliográficas. La veracidad del tema es tal que nos impone sólo un reconocimiento del fallo, y la fuerte esperanza que la tecnología informática impida repeticiones en futuros trabajos. JFB

Bibliografía citada y consultada

- Abdala, F., 1996. Los chiniquodontoideos (Synapsida, Cynodonti) sudamericanos. Unpublished Doctoral Thesis, Universidad Nacional de Tucumán.
- Abdala, F., 2001. Fósseis e Transicao: Sinápsidos, um Longo Caminho até o Surgimiento dos Mamíferos. Divul. Mus. Cienc. Tecnolo.- UBEA/PUCRS, Porto Alegre, nº 6, p. 1-151
- Abdala, F., Barberena, M. C. y Dornelles, J., 2002. A new species of the traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 313-325
- Abdala, F. y Giannini, N., 2000. Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: The analysis of an ontogenetic sequence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (3): 501-506.
- Abdala, F. y Giannini, N., 2002. Chiniquodontid Cynodonts: systematic and morphometric considerations. *Paleontology* 45: 1151-1170.
- Abdala, F., Neveling, J. y Welman, J., 2006. A new trirachodontid cynodont from the lower levels of the Burgersdorp Formation (Lower Triassic) of the Beaufort Group, South Africa and the cladistic relationship of Gondwanan gomphodonts. *Zoological Journal of the Linnean Society* 147: 383-413

- Abdala, F. y Ribeiro, AM., 2000. A new therioherpetid cynodont from the Santa Maria Formation (middle Late Triassic), southern Brazil. *Geodiversitas* 22 (4)
- Abdala, F., Ribeiro, AM. y Schultz, C. L., 2001. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 2001: 669-687.
- Abdala, F. y Ribeiro, AM., 2003. A new traversodontid cynodont from the Santa Maria Formation (Ladinian-Carnian) of southern Brazil, with a phylogenetic analysis of Gondwanan traversodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 139: 529-545.
- Abdala, F. y Teixeira, A.M.S., 2004. A traversodontid cynodont of African affinity in the South American Triassic. *Paleontología Africana* 40: 11-22.
- Agnolin, F. y Martinelli, A., 2012. Guaibasaurus candelariensis (Dinosauria, Saurischia) and the early origin of avian-like resting posture. Association of Australasian Paleontologists.
- Agnolin, F. y Novas, F., 2013. A Review of the Phylogenetic Relationships of the Theropods Unenlagiidae, Microraptorina, Anchiornis and Scansoriopterygidae. SpringerBriefs in Earth System Sciences.
- Agnolin, F. y Rozadilla, S., 2017. *Phylogenetic reassessment of Pisanosaurus mertii Casamiquela, 1967*, a basal dinosauriform from the Late Triassic of Argentina. *Journal of Systematic Paleontology*. At: 06:22.
- Ameghino, F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1-1027.
- Ameghino, F., 1890. Los plagiulácidos Argentinos y sus relaciones zoológicas, geológicas y geográficas. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 11: 143-208.
- Ameghino, F., 1894. Enumeration synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba* 13: 259-452.
- Ameghino, F., 1896. Notas sobre cuestiones de Geología y Paleontología Argentina. *Boletín Instituto Geográfico Argentino* 17: 87-119.
- Ameghino, F., 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. Segundo Censo de la República Argentina. Pp. 112-255.
- Ameghino, F., 1899. Nota preliminar sobre el *Loncosaurus argentinus*, un representante de la familia Megalosauridae de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 49: 61-62.
- Andreis, RR., 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part I-Stratigraphy and paleoenvironment. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Paleontología 3: 103-110.
- Andreis, RR., Bossi, GE., Montardo, DK., 1980. O Grupo Rosario do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Anais 31 Congresso Brasil. Geologia* 2: 659-673.
- Andreis, RR., Bossi, GE. y Montardo, DK., 1980. *Mapa Geológico da folha Rio Pardo 1:50000*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Mapa nº 11.
- Araújo, DC. y Gonzaga, TD., 1980. Uma nova especie de *Jachaleria* do Triássico.
- Archangelsky, S., 1968. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. IV. The leaf genus *Dicroidium* and its possible relation to *Rhexoxylon* stems. *Palaeontology* 11: 500-512.
- Archangelsky, S., 1996. Aspects of Gondwana paleobotany: gymnosperms of the Paleozoic – Mesozoic transition. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 287-302.
- Archangelsky, S. y Brett, D. W., 1961. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. 1. *Rhexoxylon* from the Ischigualasto Formation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 706: 1-19.
- Archer, M., Flannery TF. *et al.*, 1985. - First Mesozoic mammal from Australia - an early Cretaceous monotreme. *Nature* 318: 363-366.
- Arcucci, A., 1987. Un nuevo Lagosuchidae (Thecodontia-Pseudosuchia) de la Fauna de Los Chañares (Edad/Reptil Chañarense, Triásico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 24: 95-108.
- Arcucci, A. y Coria, R., 2003. A new Triassic carnivorous dinosaur from Argentina. *Ameghiniana* 40: 217-228.

- Ardolino, A. y Delpino, D., 1987. Senoniano (Continentalmarino), Comarca Nordpatagónica, Prov. del Chubut, Argentina. In Congreso Geológico Argentino, N° 10, Actas 3: 193-196. Tucumán Argentina.
- Arid, FM. y Vizzotto, L. D., 1971. *Antarctosaurus brasiliensis, um novo sauropode do Cretaceo Superior do Sul de Brasil. Anais do XXV Congresso Brasileiro de Geologia*, pp. 297-305.
- Arnold, CA., 1962. A Rhenoxylon-like stem from the Morrison Formation of Utah. *American Journal of Botany*, 49: 883-886.
- Artabe, AE., Morel EM. y Zamuner AB. (eds.), 2001. El Sistema Triásico en la Argentina. Fundación Museo de La Plata "Francisco P. Moreno", La Plata, 358 pp.
- Artabe, AE. y Brea, M., 2003. A New Approach to Corystospermales based on petrified stems from the Triassic of Argentina. *Alcheringa* 27: 209-229.
- Artabe, AE. y Zamuner, AB., 1991. Una nueva Equisetal del Triásico de Cacheuta, Argentina, con estructura interna preservada. *Ameghiniana*, 28 (3-4): 287-294.
- Artabe, AE. y Zamuner, AB., 1998. Paleobiogeografía de las Cycadales del Gondwana suroccidental. 7° Congreso Latinoamericano de Botánica y 14° Congreso Mexicano de Botánica, Resúmenes: 265. México.
- Artabe, AE. y Zamuner, AB., 2007. *Elchaxylon*, a new corystosperm based on permineralized stems of the Late Triassic of Argentina. *Alcheringa* 31: 85-96.
- Artabe, AE., Brea, M. y Zamuner, AB. 1999b. *Rhexoxylon brunoi* n. sp., a new Triassic Corystosperm from the Paramillo Uspallata, Mendoza, Argentina. *Review of Paleobotany and Palynology* 105: 63-74.
- Artabe, AE., Morel, E. y Zamuner, A., 1994a. Estudio paleobotánico y tafonómico de la Formación Paso Flores (Triásico Superior), en el Cañadón de Pancho, provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 31: 153-160.
- Artabe, AE., Morel, EM. y Ganuza, DG., 2007a. Las floras triásicas de la Argentina. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 11, Ameghiniana 50° aniversario: 75-86.
- Artabe, AE., Morel, EM. y Spalletti, LA., 2003. Caracterización de las provincias fitogeográficas triásicas del Gondwana Extratropical. *Ameghiniana* 40: 387-405.
- Artabe, AE., Spalletti, LA., Brea, M., Iglesias, A., Morel, E. M. y Ganuza, DG., 2007b. Structure of a corystosperm fossil forest from the Late Triassic of Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243: 451-470.
- Averianov, AO., 2002. Early Cretaceous "symmetrodont" mammal *Gobiotheriodon* from Mongolia and the classification of "Symmetrodonta" *Acta Paleontologica Polonica* 47: 705-716.
- Barberena, MC., 1977. Bioestratigrafía preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas, Porto Alegre* 111-127.
- Barberena, MC., Bonaparte, JF. y Sá Teixeira, AM., 1987. *Thrinaxodon Brasiliensis* Sp. Nov., A primeira ocorrência de cinodontes galesauros para o triássico do Rio Grande do Sul. *Anais do X congresso brasileiro de paleontologia*. Rio de Janeiro, 19-25.
- Barberena, MC., Faccini, UF. y Scherer, C.M.S., 1993. Situação atual e perspectivas da bioestratigrafía da Formação Santa Maria. In: Simpósio sobre cronoestratigrafía da bacia do Paraná, 1, Rio Claro.
- Barghusen, H., 1986. On the evolutionary origin of the therian tensor veli palatini and tensor tympani muscles. In N. Hotton, PD. MacLean, JJ. Roth and EC. Roth (Eds.), *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*, 253-262. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Barredo, SP., Chemale, F.; Ávila, J.N., Marsicano, C., Ottone, G., Ramos V.A. 2012. Tectono-sequence stratigraphy and U-Pb zircon ages of the Rincón Blanco Depocenter, northern Cuyo Rift, Argentina. *Gondwana Research* 21: 624-636.
- Beltrán, M., Bodnar, J. y Coturel, EP. 2018. *Lycopodites* (Lycopodiidae, Lycopodiales): un nuevo integrante de las floras triásicas de la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 20 (2): 205-216.
- Beltrán, M., Bodnar, J. y Pipo, ML. (en prep.) A new corystosperm trunk with preserved bark from the Middle Triassic of San Juan Province, West-Central Argentina.

- Benedetto, J.L., 1973. *Herrerasauridae*, nueva familia de saurisquios triásicos. *Ameghiniana* 10: 89-102.
- Benedetto, J.L., 2010. El continente de Gondwana a través del tiempo, una introducción a la Geología Histórica. Academia Nacional de Ciencias (Córdoba, Argentina), pp. 1-384.
- Bento Soares, M., 2004. Novos materiais de *Riograndia guaibensis* (Cynodontia, Trithelodontidae) do Triássico Superior de Rio Grande do Sul, Brazil: análise osteológica e implicações filogenéticas. Doctoral tesis Universidad Federal de Rio Grande do Sul Instituto de Geociencias, pp. 1-347.
- Benton, M.J., 1983. Dinosaur success in the Triassic: a noncompetitive ecological model. *The Quart. Review of Biology* 58: 29-55.
- Bigarella, J.J. y Salamuni, R., 1967. Some paleogeographic and paleotectonic features of the Paraná Basin. Bigarella, J.J., Becker, R.D., and Pinto, I.D., (eds.) *Problems in Brazilian Gondwana Geology*, pp. 235-301.
- Blakey, R.C., Peterson, F., Kocurek, G., 1988. Late Paleozoic and mesozoic eolian deposits of the western interior of the United States. *Sedimentary Geology*, 56: 3-125.
- Blumenkemper, P., Kerp, H., Abu Hamad, A. y DiMichele, W., Bomfleur, B. 2018. A hidden cradle of plant evolution in Permian tropical lowlands. *Science* 362: 1414-1416.
- Bodnar, J. 2008. *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) comb. nov., a species of permianized stems newly assigned to the Corystospermaceae, from the Triassic of Argentina *Alcheringa* 32: 171-190.
- Bodnar, J. 2010. La paleoflora triásica de la Formación Cortaderita en la quebrada homónima, cuenca de Barreal-Calingasta, provincia de San Juan, Argentina. 283 pp. Tesis Doctoral Inédita, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- Bodnar, J. 2012. Los estudios evolutivos-del desarrollo en Paleobotánica y su aplicación en tallos de pteridospermas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 14: 143-166.
- Bodnar, J., 2014. A new corystosperm trunk with preserved bark from the Middle Triassic of San Juan Province, West-Central Argentina. 4th International Palaeontological Congress (Mendoza), Abstract Volume: 654.
- Bodnar, J., Drovandi, J.M., Morel, E. y Ganuza, D.G., 2018. Middle Triassic dipterid ferns from west-central Argentina and their relationship to palaeoclimatic changes. *Acta Palaeontologica Polonica* 63: 397-416.
- Bodnar, J., Iglesias, A., Colombi, C.E. y Drovandi, J.M., 2019. Stratigraphical, sedimentological and paleofloristic characterization of Sorocayense Group (Triassic) in Barreal Area, San Juan Province, Argentina. *Andean Geology* 46: 526-555.
- Bodnar, J., Lutz, A.I., Pipo, M.L., Beltrán, M., Drovandi, J.M., Iglesias, A. y Colombi, C.E., 2016. Recent advances into whole-plant reconstruction of South American corystosperms. XIV International Palynological Congress - X International Organisation of Palaeobotany Conference (Salvador, Brasil) *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología* 16: 214.
- Bodnar, J., Ruiz, D., Artabe, A.E., Morel, E.M. y Ganuza, D.G., 2015. Voltziales y Pinales (=Coniferales) de la Formación Cortaderita (Triásico Medio), Argentina, y su implicancia en la reconstrucción de las coníferas triásicas. *Revista Brasileira de Paleontologia* 18: 141-160.
- Bomfleur, B., Decombeix, A.L., Escapa, I.H., Schwendemann, A.B., Axsmith, B., 2013. Whole-plant concept and environment reconstruction of a *Telemachus* conifer (Voltziales) from the Triassic of Antarctica. *International Journal of Plant Science*, 174: 425-444.
- Bonaparte, J.F., (en prensa). Los tetrápodos cretácicos de Argentina. *Revista Chilena de Geología*.
- Bonaparte, J.F., 1966. Una nueva "fauna" triásica de Argentina, (Therapsida: Cynodontia y Dicynodontia). Consideraciones filogenéticas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 4 (8): 243-296.
- Bonaparte, J.F., 1972. Los tetrápodos del sector superior de la formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). *Opera Lilloana* 22: 1-180.
- Bonaparte, J.F., 1973. Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. *Quinto Congreso Geológico Argentino*, Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires 3: 93-129.

- Bonaparte, JF., 1975. Nuevos materiales de *Lagosuchus Talampayensis* Romer (Thecodontia, Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. Chañarensis inferior, Triásico Medio de Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 13: 5-90.
- Bonaparte, JF., 1976. Pisanosaurus mertii *Casamiquela and the origin of the Ornithischia*. *Paleontology* 50: 808-820.
- Bonaparte, JF., 1978a. *El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrápodos*. *Opera Lilloana* 26: 1-596.
- Bonaparte, JF., 1978b. *Coloradia brevis* (Saurischia, Prosauropoda) dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 15: 327-332.
- Bonaparte, JF., 1979. Dinosaurs: A Jurassic assemblage from Patagonia. *Science* 205: 1377-1379.
- Bonaparte, JF., 1980. El primer ictidosaurio (Reptilia, Therapsida) de América del sur, *Chalimnia musteloides*, *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* I: 123-133
- Bonaparte, JF., 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journ. Vertebrate Paleontology* 2: 362-371.
- Bonaparte, JF., 1983. El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre América del Sur y del Norte a fines del Cretácico. III Congreso Latinoamericano de paleontología.
- Bonaparte, JF., 1984a. Nuevas pruebas de la conexión física entre Sudamérica y Norteamérica en el Cretácico Tardío (Campaniano). *Actas III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, pp. 141-149.
- Bonaparte, JF., 1984b. El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre América del Sur y del Norte a fines del Cretácico. *Memorias II Congreso Latinoamericano de Paleontología*, pp. 438-450.
- Bonaparte, JF., 1985. A horned Cretaceous carnivorous dinosaur from Patagonia. *National Geographic Research* 1: 149-151.
- Bonaparte, JF., 1986a. Les dinosaures (Carnosauridae, Allosauridae, Sauropodes, Cetiosauridae) du Jurassique Moyen de Cerro Cándor (Chubut, Argentina). *Annales de Paleontologie* 72 (3): 247-289 y (4): 325-386.
- Bonaparte, JF., 1986b. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana, *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 63-95.
- Bonaparte, JF., 1986c. Sobre *Mesungulatum housayi* y nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 48-61.
- Bonaparte, JF., 1986d. The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. En: Padian, K. (ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs*. Cambridge University Press pp. 247-258.
- Bonaparte, JF., 1986e. A new and unusual late cretaceous mammal from Patagonia. *J. Vertebrate Paleontology* 6 (3): 264-270.
- Bonaparte JF., 1991a. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Paleontología* 4: 17-123.
- Bonaparte, JF., 1991b. The Gondwanian theropod families Abelisauridae and Noosauridae. *Historical Biology* 5: 1-25.
- Bonaparte, JF., 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaft. Abh.* 30: 73-130.
- Bonaparte, JF., 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana* 36: 115-187.
- Bonaparte, JF., 2012. Miniaturisation and the origin of Mammals. *Historical Biology* 24 (1): 43-48.
- Bonaparte JF. et al., 1987. The Late Cretaceous Fauna Of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Museo Arg. De Ciencias Naturales. Paleont., tomo III, (3).
- Bonaparte, JF., Barberena MC., 1975. A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). *Journal of Paleontology* 49: 931-936.
- Bonaparte, JF, Barberena, MC., 2001. On two carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 156: 59-80.
- Bonaparte, JF, Barberena, MC., 2001. On two carnivorous cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 156: 59-80.

- Bonaparte, JF., Bento Soares, M., Schultz, CL., 2006. A new non-mammalian Cynodont from the Middle Triassic of southern Brazil and its implications for the ancestry of mammals.
- Bonaparte, JF., Bento Soares, M. y Martinelli, A., 2012. Discoveries in the late triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural*, volumen 2.
- Bonaparte, JF. y Bossi, GE., 1967. Sobre la presencia de dinosaurios en la Formación Pirgúa del Grupo Salta y su significado cronológico. *Acta Geológica Lilloana* 9: 25-44.
- Bonaparte, JF., Brea, G., Schultz, CL. y Martinelli A., 2006. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Historical Biology*, pp. 1-10.
- Bonaparte, JF. y Coria, RA., 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la prov. De Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30: 271-283.
- Bonaparte, JF., Crompton, AW., 1994. A juvenile probainognathid cynodont skull from the Ischigualasto Formation and the origin of mammals. *Rev. Mus. Arg. Ciencias Naturales "B. Rivadavia"* 5 (1): 1-12.
- Bonaparte, J. F., & Crompton, A. W. (2018). Origin and relationships of the Ictidosauria to non-mammalian cynodonts and mammals. *Historical Biology* 30 (1-2): 174-182.
- Bonaparte, JF., Ferigolo, J. y Ribeiro, AM., 1999. In *Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. (eds. Tomida, Y., Rich, T. y Vickers Rich, P.) 89-109, (*National Science Museum Monographs* 15, Tokyo).
- Bonaparte, JF., Ferigolo, J. y Ribeiro, AM., 1999. A new early Late Triassic saurischian dinosaur from the Rio Grande do Sul State, Brazil. *Proceeding of the Second Dinosaur Symposium. National Sciences Museum Monographs, Tokyo* 15: 89-109.
- Bonaparte, JF., Ferigolo, J. y Ribeiro, AM., 2001. A primitive Late Triassic 'Ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. *Paleontology* 44: 623-635.
- Bonaparte, JF., Franchi, MR., Powell, JE. y Sepúlveda, EG., 1984. La Formación Los Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano) del sudeste de Río Negro, con descripción de *Kritosaurus australis* sp. nov. (Hadrosauridae). Significado Paleogeográfico de los vertebrados. *Revista de la Asoc. Geol. Arg.* 39: 284-299.
- Bonaparte, JF. y Gasparini, ZB., 1980. Los saurópodos de los Grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. *Actas V Congreso Geológico Argentino* 2: 393-406.
- Bonaparte JF., González Riga B. y Apesteguía S., 2006. *Ligabuesaurus leanzai* (Dinosauria, Sauropoda) a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Early Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 364-376.
- Bonaparte, JF. y Kielan-Jaworowska., 1987. Late Cretaceous dinosaur and mammal faunas of Laurasia and Gondwana. Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems pp. 24-28.
- Bonaparte, JF., Martinelli, AG., Schultz CL., Rubert R., 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Rev. Brasil. Paleont.* 5: 5-27.
- Bonaparte, JF., Martinelli, AG., Schultz CL. y Rubert R., 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 5: 5-27.
- Bonaparte, JF., Martinelli, AG y Schultz CL., 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Rev. Brasil. Paleont.* 8: 25-46.
- Bonaparte JF, Migale LA., 2010. Protomamíferos y Mamíferos Mesozoicos de América del Sur. Museo Municipal de Ciencias Naturales Carlos Ameghino. Mercedes, Buenos Aires. Argentina. Pp. 1-441.
- Bonaparte, JF. y Novas, FE., 1985. *Abelisaurus comahuensis* gen. et sp. nov., Carnosauria del Cretácico Tardío de Patagonia. *Ameghiniana*, 21: 259-265.
- Bonaparte, JF., Novas FE. y Coria RA., 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. *Contributions in Science* 416: 1-42.
- Bonaparte, JF. y Pascual, R., 1987. Los mamíferos (Eotheria, allotheria y theria) de la Formación los alamitos, campaniano de Patagonia, Argen-

- tina). IV Congreso latinoamericano de paleontología, Bolivia 1: 361-378.
- Bonaparte, JF. y Powell, JE., 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina. *Memoire Société Geologique France*, N.S. 139: 19-28.
- Bonaparte, JF. y Rougier, GW., 1987. Mamíferos del Cretácico Inferior de Patagonia. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología 1: 343-359.
- Bonaparte, JF., Salfity, JA., Bossi, GE. y Powell, JE., 1977. Hallazgo de dinosaurios y aves cretácicas en la formación Lecho de El Brete (Salta), próximo al límite con Tucumán. *Acta Geológica Lilloana* 14: 5-17.
- Bonaparte, JF y Sánchez, T., 1974. Restos de un pterosaurio *Puntanipterus globosus* de la formación de La Cruz, prov. de San Luis, Argentina. Actas I Congreso Arg. de Paleont. y Bioestratigrafía, pp. 105-114
- Bonaparte, JF., Schultz, CL., B. Soares M., Martinelli AG., 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío, Rio Grande do Sul, Brazil. *Rev. Brás.paleont.* 13 (3): 233-246.
- Bonaparte, JF. y Soria, MF., 1985. Nota sobre el primer mamífero del Cretácico Argentino, Campaniano- Maastrichtiano (Condylarthra). *Ameghiniana* 21: 178-183.
- Bonaparte, JF. y Sues, H.-D., 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 49: 917-923
- Bonaparte, JF. y Vince, M., 1979. El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos (Saurischia, Prosauropoda), Triásico Superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 16: 173-182.
- Bonetti, M.I.R. 1963. Contribución al conocimiento de la flora fósil de Barreal, departamento de Calingasta (provincia de San Juan). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 260 pp. Inédito.
- Bortoluzzi, CA., 1974. Contribuição à geologia da Região de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas* 4: 1-101.
- Boucot, AJ., Xu, C., Scotese, CR., Morley, RJ., 2013. Phanerozoic climate: an atlas of lithologic indicators of climate. *SEPM Concepts in Sedimentology and Paleontology* 11.
- Brea, M., Artabe, AE. y Spalletti, LA. 2008. Ecological reconstruction of a mixed Middle Triassic forest from Argentina. *Alcheringa* 32: 365-393
- Brett, DW. 1968. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. III. The trunk of *Rhexoxylon*. *Palaeontology* 11: 236-245.
- Brett-Surman, MK., 1972. The appendicular anatomy of Hadrosaurian dinosaurs. Unpublished thesis, University of California, Berkeley, pp. 1-101.
- Brett-Surman, MK., 1979. Phylogeny and paleobiogeography of hadrosaurian dinosaurs. *Nature* 277: 560-562.
- Brink, AS., 1965. On two new specimens of *Lystrosaurus*-Zone cynodonts. *Palaeont. Africana* 9: 107-122.
- Brinkman, D. y Sues, HD., 1987. A staurikosaurid dinosaur from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina and the relationships of the Staurikosauridae. *Paleontology* 30: 493-503.
- Broili, F. y Schroeder, J., 1935. Über den Schadel von *Gomphognathus* Seeley Sitzungsber. bayer. Akad. Eiss. München 9: 115-182.
- Broom, R., 1912. On a new type of Cynodont from the Stormberg. *Annals of the South African Museum* 7: 334-336.
- Buissonjé, PH., 1980. *Santanadactylus brasiliensis* a long necked, large pterosaur from the Aptian of Brazil. *Proc. Koninkl. Akad. Wetensch.* 83: 145-172.
- Butler, PM., 1939. The teeth of the Jurassic mammals. *Proceedings of the Zoological Society of London* 109: 329-356.
- Cabrera, A., 1943. El primer hallazgo de Terápsidos en la Argentina". *Not. Del Mus. de la Plata Paleont.* 55.
- Cabrera, A., 1947. Un saurópodo nuevo del Jurásico de Patagonia. *Notas del Museo de La Plata* 12 (95): 1-17.
- Cabreira, SF., Schultz, CL., Bittencourt, JS., Soares, MB., Fortier, DC., Silva LR. Y Langer, MC. 2011. New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil. Springer.

- Cabreira *et al.*, 2016. A Unique Late Triassic Dinosauromorph Assemblage Reveals Dinosaur Ancestral Anatomy and Diet. *Current Biology* 26: 1-6.
- Calvo, JO., 1991. Huellas de dinosaurios en la formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), de Picún Leufú, Provincia del Neuquén, República Argentina (Ornithischia-Saurischia). *Ameghiniana* 28: 241-258.
- Calvo, JO. y Bonaparte, JF., 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 303-310.
- Calvo, JO. y Salgado, L., 1995. *Rebbachisaurus tessonei* a new sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina: new evidence on the origin of the Diplodocidae. *GAIÁ* 11: 13-33.
- Calvo, JO., Rogers, R. y Moreno, K., 2004. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana* 41: 555-563.
- Caminos, R., Zamuner, A., Limarino, C. y Fauqué, L., 1995. Triásico superior fosilífero en la Precordillera riojana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 50 (1-4): 262-265.
- Campos, D. y Kellner, A., 1985. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. *Anais Acad. Brasiliol. Cienc.* 57: 453-466.
- Cantrill, D.J. 1995. The occurrence of the fern *Hausmannia* Dunker (Dipteridaceae) in the Cretaceous of Alexander Island, Antarctica. *Alcheringa* 19: 243-254.
- Carey, S.P., 1984, Conodont biofacies of the Triassic of northwestern Nevada, in Clark, D.L., ed., Conodont Biofacies and Provincialism: Geological Society of America, Special Papers, v. 196, p. 295-305.
- Cariglino B., Zavattieri A.M., Gutiérrez P.R. y Balarino M.L. 2016. The paleobotanical record of the Triassic Cerro de Las Cabras Formation at its type locality, Potrerillos, Mendoza (Uspallata Group): an historical account and first record of fossil flora. *Ameghiniana* 53: 184-204.
- Carlini AA., Pascual R., Reguero MA., Scillato-Yané GJ., Tonni EP. y Vizcaíno SF., 1990. The first Paleogene land placental mammal from Antarctica: Its paleoclimate and paleobiogeographical bearings. ICSEB IV (Fourth International Congress of Systematics and Evolutionary Biology), Abstracts: 325, Maryland, USA.
- Carvalho, IS., Avilla, SL. y Salgado, L., 2003. *Amazonsaurus maranhensis* (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil. *Cretaceous Research* 24: 697-713.
- Casamiquela, RM., 1962. Sobre la pisada de un presunto "Sauria" aberrante en el Liásico de Neuquén (Patagonia). *Ameghiniana* 2 (10): 183-186.
- Casamiquela, RM., 1963. Consideraciones acerca de *Amygdalodon* Cabrera (Sauropoda, Cetiosauridae) del Jurásico Medio de la Patagonia. *Ameghiniana* 3 (3): 79-95.
- Casamiquela, RM., 1964a. *Estudios Icnológicos. Problemas y Métodos de la Icnología*. Gobierno de la Provincia de Río Negro, Ministerio de Asuntos Sociales, pp. 1-229.
- Casamiquela, RM., 1964b. Sobre un dinosaurio hadrosaurio de la Argentina. *Ameghiniana* 3: 285-312.
- Casamiquela, RM., 1967. Un nuevo dinosaurio ornitisquio triásico (*Pisanosaurus mertii*) de la formación Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana* 5: 47-64.
- Casamiquela, RM., 1974. *Herbstosaurus pigmaeus* (Coeluria, Compsognathidae) del Jurásico Medio del Neuquén (Patagonia Septentrional). Uno de los más pequeños dinosaurios conocidos. *Actas 1er. Congr. Argent. Paleont. y Bioestrat.* 2: 87-101.
- Casamiquela, RM., 1978. La zona litoral de la transgresión maastrichtiense en el norte de la Patagonia. Aspectos ecológicos. *Ameghiniana*, 15 (1-2): 137-148.
- Casamiquela, RM., 1980. La presencia del género *Plateosaurus* (Prosauropoda) en el Triásico Superior de la Formación El Tranquilo. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* I: 143-158.
- Casamiquela, RM., Corbalán, J. y Franquesa, F., 1969. Hallazgo de dinosaurios en el Cretácico Superior de Chile. *Boletín del Instit. de Invest. Geológicas* 25: 1-31.

- Césari, SN. y Colombi, C. 2016. Palynology of the Late Triassic Ischigualasto Formation, Argentina: Paleoeological and paleogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 449: 365-384.
- Chamberlain, CJ. 1935. Gymnosperms: Structure and evolution. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Chiappe, LM., 1988. A new trematochampsid crocodile from the Early Cretaceous of northwestern Patagonia, Argentina, and its paleobiogeographical and phylogenetic implications. *Cretaceous Research* 9: 379-389.
- Chimento, NR., Agnolín FL. y Novas FE., 2012. The patagonian fossil mammal *Necrolestes*: a Neogene survivor of Dryolestoidea. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, n.s 14 (2): 261-306.
- Chow, M. y Rich, TH., 1982. *Shuotherium dongi*, n.gen. and sp., a therian with pseudo-tribosphenic molars from the Jurassic of Sichuan, China. *Australian Mammalogy* 5: 127-142.
- Cifelli, RL. y Madsen, SK., 1986. An Upper Cretaceous symetrodont (Mammalia) from southern Utah. *Journal of vertebrate Paleontology* 6: 258-263.
- Cifelli, RL. y Madsen, SK., 1998. Triconodont mammals from the medial Cretaceous of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 403-411.
- Cifelli, RL., Wible, JR. y Jenkins, FA., Jr. 1998. Triconodont mammals from the Cloverly Formation (Lower Cretaceous), Montana and Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 237-241.
- Cifelli, RL. y Madsen, SK., 1999. Spalacotheriid symetrodons (Mammalia) from the medial Cretaceous (upper Albian or lower Cenomanian) Mussentuchit local fauna, Cedar Mountain Formation, Utah, USA. *Geodiversitas* 21: 167-214.
- Cisneros, JC. y Schultz, CL., 2003. *Soturnia cailiodon* a procolophonid reptiles from the Upper Triassic of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie un Paläontologie* 227: 365-380.
- Clemens, WA., 1968. Origin and evolution of marsupials. *Evolution* 22: 1-18.
- Clemens, WA., 1979. Marsupialia. In J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, and W.A. Clemens (eds.), *Mesozoic Mammals: The First Two-thirds of Mammalian History*, 192-220. University of California Press, Berkeley.
- Colbert, EH. y Mook, CC., 1951. The ancestral crocodylian *Protosuchus*. *Bull American Mus. Nat. Hist.* 97: 147-182.
- Colbert, EH., 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates* 2405: 1-39.
- Colbert, EH., 1977. Triassic cynodont reptiles from Antarctica. *American Museum Novitates* 2611: 1-30.
- Colbert, EH., 1989. The Triassic dinosaur *Coeleophysis*. *Bulletin of the Museum of Northern Arizona* 57: 1-160.
- Collinson, JW., Hammer, W.R., Askin, R.A. y Elliot, D. H. 2006. Permian-Triassic boundary in the central Transantarctic Mountains, Antarctica. *Geol. Soc. Am. Bull.* 118: 747-763
- Colombi, CE. y Parrish, JT., 2008. Late Triassic environmental evolution in Southwestern Pangea. Plant taphonomy of the Ischigualasto Formation. *Palaaios* 23: 778-795.
- Coria, RA., 1994. On a monospecific assemblage of sauropod dinosaurs from Patagonia: implications for gregarious behavior. *GAIA* 10: 209-213.
- Coria, RA., 2001. New theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Mesozoic Vertebrate Life. Indiana University Press.* Pp. 3-9.
- Coria, RA. y Calvo, JO., 2002. A new iguanodontian ornithopod from Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Jour. Vert. Paleont.* 22: 503-509.
- Coria, RA. y Carabajal, AP., 2004. Nuevas huellas de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) del Jurásico de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 41: 393-398.
- Coria, RA., Chiappe, L. y Dingus, L., 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda, Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journ. Vert. Paleont.* 22: 460-465.
- Coria, RA. y Currie, PJ., 2002. The braincase of *Giganotosaurus carolinii* (Dinosauria:Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journ. Vert. Paleont.* 22: 802-811.

- Coria, RA. y Currie, PJ., 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas* 28: 71-112.
- Coria, RA. y Salgado, L., 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 377: 224-226.
- Coria, RA. y Salgado, L., 1996. A basal iguanodontian (Ornithischia, Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South América. *Journ. Vert. Paleont.* 16: 445-457.
- Coria, R. y Salgado, L., 1996. "Loncosaurus argentinus" Ameghino, 1899 (Ornithischia, Ornithopoda): a revised description with comments on its phylogenetic relationships. *Ameghiniana* 33 (4): 373-376.
- Coria, R. y Salgado, L., 1998. A basal Abelisauria Novas, 1992 (Theropoda-Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *GAI*A 15: 89-102.
- Cope, ED., 1884. The Tertiary y Marsupialia. *American Naturalist* 18: 686-697.
- Coturel, E.P., E.M. Morel y D. Ganuza. 2016. Lycopodiopsids and equisetopsids from the Triassic of Quebrada de los Fósiles Formation, San Rafael Basin, Argentina. *Geobios* 49 (3): 167-176.
- Coturel, E.P., Bodnar, J., Morel, E.M., Ganuza, D.G., Sagasti, A.J. y Beltrán, M. 2018. A new species of osmundaceous fertile leaves from the Upper Triassic of Argentina. *Acta Palaeobotanica* 58 (2): 107-119.
- Cox, CB., 1968. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna IV. The Dicynodont fauna. *Breviora, Mus. Comp. Zoology* 295: 1-27.
- Crompton, AW., 1958. The cranial morphology of a new genus and species of ictidosaurian. *Proc. Zool. Soc. London* 130: 183-216.
- Crompton, AW., 1963. Tooth replacement in the cynodont *Thrinaxodon liorhinus* Seeley. *Annals South African Museum* 46: 479-521.
- Crompton, AW., 1964. On the skull of *Oligokyphus* Bulletin Of The British Museum (Natural History) Geology. Vol. 9 no.4.
- Crompton, AW., 1971. The origin of the tribosphenic molar. In: Kermack DM, Kermack KA. (Eds). Early Mammals. Zoological Jour. Linnean Soc. 50: 65-87.
- Crompton, AW., 1974. The dentitions and relationships of the southern african Triassic mammals *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*. *Bull. British Museum (Nat. Hist.)*, Geology 24: 399-437.
- Crompton, AW. y Charig, AJ., 1962. A new ornithischian from the Upper Triassic of South Africa. *Nature*, 196: 1074-1077.
- Crompton, AW, Jenkins, SF., 1968. Molar occlusion in Late Triassic Mammals. *Biological Reviews* 43: 427-458
- Crompton, AW. y Jenkins FA., 1973. Mammals from reptiles: a review of mammalian origins. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 1: 131-155.
- Crompton, AW. y Jenkins, FA., 1979. In *Mesozoic mammals, the first two-thirds of mammalian history*. (eds. Lillegraven, JA., Kielan-Jaworowska, Z. y Clemens, W) 59-73 (University of California Press).
- Crompton AW. y Luo, ZL., 1993. Relationships of the liassic mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri* and *Dinnetherium*. In: Szalay, F., Novacek, M and Mckenna, M. *Mammal Phylogenetic I*. pp 30-44. Springer- Verlag.
- Crompton, AW., Sun, AL., 1985. Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 85: 99-119.
- Dalla Vecchia, FM., 1998. Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous (Upper Hauterivian) limestones of SW Istria (Croatia). *Geol. Croat.* 51/2: 105-134.
- Das, DP. y Gupta A., 2012. A New Cynodont Recorded from the Lower Triassic Panchet Formation, Damodar Valley. *Journal Geolog. Soc. of India*. 79: pp. 175-180.
- Dashzeveg D., 1975. New primitive therian from the Early Cretaceous of Mongolia. *Nature* 256: 402-403.
- Datta PM. y Das DP., 1996. Discovery of the oldest fossil mammal from India. *India Minerals* 50: 217-222.
- Desojo J. y Baez A. M., 2005. El esqueleto postcraniano de *Neaoaetosauroides* (Archosauria: Aetosauria) del Triásico Superior del centro-oeste de Argentina. *Ameghiniana* 42 (1): 115-126.

- Desojo J. y Baez A. M., 2007. Cranial morphology of the late Triassic south american Archosaur *Neoaetosauroides engaeus*: Evidence for Aetosaurian diversity. *Palaeontology* 50 (1): 267-276.
- Desojo, J. y Vizcaíno, S. F., 2009. Jaw biomechanics in the South American aetosaur *Neoaetosauroides engaeus*. *Paläontol Z* 16 julio 2009
- Desojo, J. y Ezcurra, M., 2011. A reappraisal of the taxonomic status of aetosauroides (Archosauria, aetosauria) specimens from the late triassic of south America and their proposed synonymy with stagonolepis. *Jour. Vert. Paleontology* 31 (3): 396-609.
- Desojo, J., Ezcurra, M. y Schultz CL., 2011. An unusual new archosauriform from the Middle-Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zool. Jour. Linnean Society* 161: 839-871.
- Desui, M., 1991. On the Origins of Mammals. Comstock Publishing Associates.
- Dias Da Silvia S., Pinheiro L., Da-Rosa A., Martinelli A., Schultz L., Silva-Neves E. y Modesto S. P., 2017. Biostratigraphic reappraisal of the Lower Triassic Sanga do Cabral Supersequence from South America, with a description of new material attributable to the parareptile genus *Procolophon*. *Journal of South American Earth Sciences*.
- Dietrich WO., 1927. *Brancatherulum* n. g., ein Proplacentalier aus dem obersten Jura des Tendaguru in Deutsch-Ostafrika. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 1927: 423-426.
- Dong Zhiming, 1983. The dinosaurian remains from Sichuan Basin, China. *Paleontología Sinica* 162, N.S., C., (23): 1-145.
- Drovandi, JM.; Bodnar, J.; Ganuza, D.G.; Colombi, C.E.; Morel, E.M. y Spalletti L.A. 2016. Una nueva especie de *Tranquiloxydon* (Clase Gymnospermopsida; Familia Corystospermaeae) en el Triasico Medio de Cuenca Cuyana, San Juan, Argentina. II Reunión Argentina de Jóvenes Botánicos (San Juan), Libro de Resúmenes: 174.
- Estes, R., 1961. Cranial Anatomy of the Cynodont Reptile *Thrinaxodon Liorhinus*. Bulletin of the Mus. Of Comp. Zoology 125 (6).
- Ezcurra, MD., 2006. The cranial anatomy of the coelophysoid theropod *Zupaysaurus rougieri* from the Upper Triassic of Argentina. *Historical Biology*, pp 1-18.
- Ezcurra, MD., 2009. Theropod remains from the uppermost Cretaceous of Colombia and their implications for the palaeozoogeography of wetern Gondwana. 2009
- Ezcurra, MD., 2010. Biography of Triassic tetrapods evidence for provincialism and driven sympatric cladogenesis in the early evolution of modern tetrapod lineages. *Proc. R. Soc. B*.
- Ezcurra, MD., 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* 8: 371-425
- Ezcurra, MD., 2016. The phylogenetic relationship of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematic of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ* 4: e1778.
- Ezcurra, MD. y Agnolin, F., 2012. A new global Palaeobiogeographical Model for the Late Mesozoic and Early Tertiary. *Systematic Biology Advance Access* 30 enero 2012
- Ezcurra, MD., Agnolin, F. y Novas, F., 2010. An abelisauroid dinosaur with a non-atrophied manus from the Late Cretaceous Pari Aike Farmation of southern Patagonia. *Zootaxa* 2450: 1-25
- Ezcurra, MD. y Butler, RJ., 2015. Post-hatchling cranial ontogeny in the Early Triassic deapsid reptile *Proterosuchus fergusi*. *Jour. Anatomy* 2015.
- Ezcurra, MD. y Méndez, AH., 2009. First report of a derived abelisaurid theropod from the Bajo de la Carpa Formation (Late Cretaceous), Patagonia Argentina. *Bulletin of Geosciences* 84. Czech Geological Survey, Prague. ISSN 1214-1119.
- Ezcurra, MD. y 9 autores más. 2017. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology and Evolution* 2017.
- Ferigolo, J., 1999. Late Pleistocene South-American land-mammal extinctions. The infection hypothesis. *Cuatern. S. America and Antarct. Peninsula. Balkema, Rotterdam*. Pp. 279-310.

- Ferigolo, J., 2000. Esfenodontídeos do Neo-Triásico/Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. En: M. Holz and L.F. De Ros (eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, CIGO/UFRGS Porto Alegre, pp. 236-245.
- Ferigolo, J. y Langer, MC., 2007. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. *Taylor y Francis* 19 (1): 23-33.
- Fernández, M., 1997. A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin, Northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 71: 479-484.
- Fernández, M., 1998. Nuevo material de *Caypullisaurus bonapartei* Fernández (Reptilia: Ichthyosauridae) del Jurásico Superior de la cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* 35 (1): 21-24.
- Fielding, CR., Allen, JP., Alexander, J. y Gibling, MR., 2009. A facies model for fluvial systems in the seasonal tropics and subtropics. *Geology* 37: 623-626.
- Flynn, JJ., Parrish, JM., Rakotosaminana, B., Simpson, WF., Whatley, RL. y Wyss, AR., 1999. A Triassic Fauna from Madagascar, Including Early Dinosaurs. *American Assoc. for the Advanc. Of Science* 286: 763-765.
- Flynn, JJ., Parrish JM., Rakotosaminana B., Simpson WF. y Wyss AR., 1999. A Middle Jurassic mammal from Madagascar. *Nature* 401: 57-60.
- Forasiepi, AM., Martinelli, AG. y Rougier, GW., 2004. Un nuevo mamífero del Jurásico de Patagonia, Formación Cañadón Asfalto, Provincia del Chubut. *Ameghiniana* 41: 46R.
- Forasiepi, AM., Coria, RA., Hurum, J., (y otros), 2012. First dryolestoid (Mammalia, Dryolestoida, Meridiolestida) from the Coniacian of Patagonia and new evidence on their early radiation in South America. *Ameghiniana* 49 (4): 497-504.
- Fourie, S., 1974. The cranial morphology of *Thrinaxodon liorhinus* seeley. *Annals of the South African Museum*. 65 (10): 337-400.
- Franchi MR. and Sepúlveda EG., 1983. Descripción geológica de la Hoja 41h, Cona Niyeu, Provincia de Río Negro. Servicio Geológico Nacional. Informe inédito. Buenos Aires.
- Frenguelli, J. 1948. Estratigrafía y edad del llamado Rético en la Argentina. *Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos, GAEA* 8: 159-309.
- Gallina, PA. y Apesteguía, S., 2005. *Cathartesauria anaerobica*, a new rebbachisaurid (Dinosauria, Saurópoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Rio Negro, Argentina. *Rev. Mus. Argent. C. Naturales* 7: 153-166.
- Galton, PM., 1977. *Staurikosaurus pricei*, an early saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil, with notes on the Herrerasauridae and Poposauridae. *Palaeontologische Zeitschrift* 51: 234-245.
- Galton, PM. y Cluver, MA., 1976. *Anchisaurus capensis* (Broom) and a revision of the Anchisauridae (Reptilia, Saurischia). *Annals South African Museum* 69: 121-159.
- Ganuza, DG., Zamuner, AB., Artabe, AE. y Spalletti, LA., 1998. Sistemática y Paleocología de la Flora Triásica de Hilario-Agua de Los Pajaritos (Formación El Alcázar), Provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 35: 271-283.
- Gasparini, Z., Vignaud, P., Chong, G., 2000. The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach. *Bulletin Société Géologique de France* 171 (6): 657-664.
- Gasparini, Z., 2007. Plesiosauria. En: Gasparini, Z., Salgado, L. y Coria, R., *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press. pp. 292-313.
- Gastaldo, R. A. 2019. Ancient plants escaped the end-Permian mass extinction. *Nature* 567: 38-39.
- Gaussen, H., 1946. Les Gymnospermes, actuelles et fossiles. Tray. Lab. For. Toulouse, Tome II Etud. Dendrol., sect. 1, 1 (3): 1-26.
- Gauthier, JA., Estes, R. y K. de Queiroz., 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. En: R. Estes y G. Pregill (eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford University Press, pp. 15-81.
- Gnaedinger, S. y Herbst, R. 1998a. La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia). Parte IV. Pteridospermae. *Ameghiniana* 35: 33-52.

- Gnaedinger, S. y Herbst, R. 1998b. La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia). Parte V. Pteridophylla. *Ameghiniana* 35: 53-65.
- Goin, FJ., Reguero, MA., Pascual, R. y otros., 2006. First gondwanatherian mammal from Antarctica. In: Francis JE., Pirrie D., Crame JA. (eds) Cretaceous-tertiary high-latitude palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica, vol 258. Geological Society, London, Special Publications, pp. 135-144.
- Gonzalez Diaz EF., 1967. El hallazgo de Infra?-Mesotriásico continental en el sur del área pedemontana mendocina. *Acta Geológica Lilloana* 8: 101-134.
- Gow, CE., 1980. The dentitions of the Tritheledontidae (Therapsida: Cynodontia). *Proceedings of the Royal Society of London, B* 208: 461-481.
- Gow, CE., 1985. A new skull of megazostrodon (mammalia, triconodonta) from the elliot formation (lower jurassic) of southern Africa. *Palaeontologia Africana Volumen 26, number 2*.
- Gow, CE., 1986. The side wall of the braincase in cynodont therapsids, and a note on the homology of the mammalian promontorium. *South African Journal of Zoology* 21 (2): 136-148.
- Gow, CE., 2001. A partial skeleton of the *Thitheidontid Pachygenelus* (Therapsida, Cynodontia). *Palaeontologia Africana* 37: 93-97.
- Gordon Jr., M., 1947. Classificação das formações gondwânicas do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos*. 38: 1-20.
- Greene, A.R., Scoates, J.S., Weis, D., 2010. The Architecture of Oceanic Plateaus Revealed by the Volcanic Stratigraphy of the Accreted Wrangellia Oceanic Plateau. *Geosphere* 6: 47-73.
- Gurovich Y. y Beck R., 2009. The Phylogenetic Affinities of the Enigmatic Mammalian Clade Gondwanatheria. *J. Mammal Evol* 16: 25-49.
- Hahn G., 1977. Neue Schädel-Reste von Multituberculaten (Mamm) aus dem Malm Portugals. *Geologica et Paleontologica* 11: 161-186.
- Hahn, G., Lepage, JC y Wouters, G., 1984. Cynodontier-Zähne aus der Ober-Trias von Medernach, Großherzogtum Luxemburg. *Bull Soc. Belg. Géol.* 93: 357-373.
- Hahn, G., Wild, R. y Wouters, G., 1987. Cynodontier Zähne aus der Ober Trias von Gaume (S. Belgien). *Memoirs pour Explication Cartes Géologiques et Minières de la Belgique* 25: 1-33.
- Hallam, A., 1983. Early and Mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishment of the Central Atlantic seaway. *Palaeoeco., Palaeoclimat., etc.*, 43: 181-193.
- Haughton, SH., 1924. A bibliographic list of Pre-S-tormberg Karroo Reptilia, with a table of horizons. *Ibid.* 12: 51-104.
- Heinrich WD., 1998. Late Jurassic mammals from Tendaguru, Tanzania East Africa. *J Mamm Evol* 5: 269-290
- Heinrich WD., 1999. First Haramiyid (Mammalia, Allotheria) from the Mesozoic of Gondwana. *Mitt Mus Naturk Berl Geowiss* 2: 159-170.
- Heinrich WD., 2001. New records of *Staffia aenigmatica* (Mammalia, Allotheria, Haramiyida) from the Upper Jurassic of Tendaguru in southeastern Tanzania, East Africa. *Mitteliungen aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe* 4: 239-255.
- Henkel S. und Krebs B., 1969. Zwe Säugetier-Unterkiefer aus der Unteren Kreide von Uña (Prov. Cuenca, Spanien). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh. H.* 8: 449-463.
- Henkel S. and Krebs B., 1977. Der erste Fund eines Säugetier Skelettes aus der Jura-Zeit. *Umschu in Wissenschaft und Technik* 77: 217-218.
- Herbst, R. 1993. Dipteridaceae (Filicales) del Triásico del Arroyo Llantenes (Provincia de Mendoza) y de Paso Flores (Provincia del Neuquén), Argentina. *Ameghiniana* 30: 155-162.
- Hillenius WJ., 1994. Turbinates in therapsids: evidence for Late Permian origins of mammalian endothermy. *Evolution* 48 (2): 207-229.
- Hopson JA. Personal Communication.
- Hopson JA., and Crompton AW., 1969. Origin of mammals. In T. Dobzhansky, M.K. Hecht, and W.C Steere (eds.), *Evolutionary Biology*, Vol. 3, 15-72. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Hopson JA. and Kitching JW., 1972. A revised classification of cynodonts. *Paleontologia Africana* 14: 71-85.

- Hopson JA., 1991. Systematics of the non-mammalian Synapsida and implications for pattern of evolution in Synapsida . In: H.-P. Schultz and L. Traub (eds) Origin of the higher groups of tetrapods. Pag. 635-693. Comstock Publication Association. Cornell University Press.
- Hopson JA., Barghusen HR., 1986. In: The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles (eds. Hotton N, MacLean PD, Roth JJ, Roth EC.) 83-106. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Hopson JA., and Rougier GW., 1993. Braincase structure in the oldest known skull of a therian mammal: implications for mammalian systematics and cranial evolution. *American Journal of Science* 293: 268-299.
- Hopson JA., 1994. Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals. In: RS. Spencer (ed). Major features of vertebrate evolution. 190-219. The Palaeontological Society Knoxville.
- Hopson JA., Personal communication, (2002).
- Hopson JA., Kitching J., 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian Cynodonts. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 156: 5-35.
- Horn, B.L.D., Melo, T.P., Schultz, C.L., Phillip, R.P., Kloss, H.P., Goldberg, K., 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences* 55: 123-132.
- Horn, B.L.D., Goldberg, K., Schultz, C.L., 2018a. Interpretation of massive sandstones in ephemeral fluvial settings: A case study from the Upper Candelaria Sequence (Upper Triassic, Paraná Basin, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences* 81 (2018): 189-203.
- Horn, B.L.D., Goldberg, K., Schultz, C.L., 2018b. A loess deposit in the Late Triassic of southern Gondwana, and its significance to global paleoclimate. *Journal of South American Earth Sciences* 81 (2018): 108-121.
- Huene, F. Von., 1929. Los saurisquios y ornitisquios del Cretácico Argentino. *Anales del Museo de La Plata*, 3, S2, pp. 1-194.
- Huene, F. Von., 1931. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Südamerika. *Neues Jahrbuch Mineralogie und Geologie*, B 66: 181-198.
- Huene, F., 1935-1942. Die Fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. München.
- Iglesias, A., Artabe, A. E., Morel, E. M. 2011. The evolution of Patagonian climate and vegetation from the Mesozoic to the present. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 409-422.
- Ihering, R. Von., 1911. Fossiles de Sao José do Rio Preto. *Revista do Museu Paulista* 8: 141-146.
- Jain, SL., et al., 1977. Some characteristics of *Barapasaurus tagorei*, a sauropod dinosaur from the Lower Jurassic of Deccan, India. *Fourth Gondwanian Symposium*, Calcutta, pp. 204-220.
- Janensch, W., 1929. Die Wirbelseule der Gattung *Dicraeosaurus*. *Palaeontographica*, suppl. 7: 41-133.
- Janensch, W., 1936. Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica*, suppl. 7: 147-198.
- Jensen, JA., 2001. The Road to Chilecito. Queen Victoria Museum and Art Gallery, pp. 1-183.
- Jenkins, FA., 1971. The postcranial skeleton of african Cynodonts. Peabody Museum of Natural History Yale University. Bulletin 36. pp. 1-236.
- Jenkins, FA., Parrington, FR., 1976. The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. Philosophical Transactions of The Royal Society of London.
- Jenkins, FA., Jr. y Schaff, CR., 1988. The Early Cretaceous mammal Gobiconodon (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 1-24.
- Jenkins, FA., Gatezy, FM., Shubin, NH., Amaral, WW., 1997. Haramiyids and Triassic mammalian evolution. *Nature* 385: 715-718.
- Kellner, A., 1989. A new edentate Pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, Northeast Brazil. *Anais Acad. Brasil. Ciénc.* 61: 439-446.

- Kellner, A., 1996. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *Neues Jahrb. Paläont. Abh.*, 199: 151-166.
- Kellner, A., 1999. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geología* 49: 1-8.
- Kellner, A., 2006. Pterossauros : Os Senhores do Céu do Brasil. Vieira y Lent Editorial, Rio de Janeiro, Brasil. Pp. 1-175.
- Kellner, A. y Azevedo, S., 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *Proc. 2nd. Gondwan. Dinos. Symp. National Science Mus. Monographs* 15: 111-142.
- Kellner, A. y Campos, D., 1988. Sobre um novo Pterossauro con crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasil. Ciênc.* 60: 459-469.
- Kellner, A. y Campos, AD., 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science* 297: 389-392.
- Kemp, T., 1979. The primitive cynodont *Procyonosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 285: 73-122.
- Kemp, T., 1982. Mammal-like Reptiles and the origin of mammals. Academic Press, London. 1-363.
- Kemp, T., 1983. The interrelationships of mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 77: 353-384
- Kemp, T., 2005. The Origin y Evolution of Mammal. Oxford University Press. pp.1- 331.
- Kermack, DM., Kermack, KA., Mussett, F., 1968. The welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. *Journal of the Linnean (Zool.)*. 47 (312): 407-423.
- Kermarck, KA. y Kielan-Jaworowska, Z., 1971. Therian and non-therian mammals. In: D.M. Kermarck y K.A. Kermarck (eds.), *Early Mammals*, 103-116. *Zoological Journal of the Linnean Society* 50, supplement, 1, London.
- Kermack, KA., Mussett, F., 1973. The lower jaw of *Morganucodon*. *Zool. Journ. Linnean Soc.* 53: 87-175.
- Kermack, KA., Mussett, F., Rigney, HW., 1981. The skull of *Morganucodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 71: 1-158.
- Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, CL., Luo, ZX., 2004. Mammals from the age of dinosaurs. 1-630. (Columbia University Press, New York).
- Kielan-Jaworowska, Z., Ortiz-Jaureguizar, E. y otros, 2007. First ?cimolodontan multituberculate mammal from South America. *Acta Paleontologica Polonica* 52: 257-262.
- Krause, DW., Kielan-Jaworowska Z. and Bonaparte JF., 1992. Ferugliotherium Bonaparte, the first known multituberculate from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 351-376.
- Krause, DW. y Bonaparte, JF., 1993. Superfamily Gondwanatherioidea: A previously unrecognized radiation of multituberculate mammals in South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 9379-9383.
- Krause, DW., Hartman, JH. y otros, 1994. Late Cretaceous mammals. *Nature* 368: 298.
- Krause, DW., Hoffmann, S. y Groenken, JR., 2012. The first cranial remains of a gondwanatherian mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology, Program with Abstracts*: 123
- Krebs, B., 1985. Theria (Mammalia) aus der Unterkreide von Galve (Provinz Teruel, Spanien). *Berliner geowissenschaftliche, Abhandlungen A* 60: 29-48.
- Krebs, B., 1991. Das Skelett von Henkelotherium guimarotae gen. et. sp. nov. (Eupantotheria, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Berliner geowiss. Abh. A* 133.
- Krebs, B., 1993. Das GebiB von Crusafontia (Eupantotheria, Mammalia)- Funde aus der Unter-Kreide von Galve und Uña (Spanien). *Berliner geowiss. Abh. E*: 9: 233-252
- Krebs, B., 1998. Drescheratherium acutum gen. et. sp. Nov., ein neuer Eupantotherier (Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Berliner geowiss. Anh. E*: 28: 91-111
- Kuehne, WG., 1956. The liassic therapsid oligokyphus. *British Museum (Natural History)*, London.

- Krusat, G., 1991. Functional morphology of *Haldanodon exspectatus* (Mammalia, Docodonta) from the Upper Jurassic of Portugal. In Z. Kielan-Jaworowska, N. Heintz, y H.A Nakrem (eds.), Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, 37-38. Contributions from the Paleontological Museum, University of Oslo, 363, Oslo.
- Lacerda, MB., Schultz CL. y Bertoni-Machando, C., 2015. Firt 'Rauisuchian' archosaur (Pseudosuchia, Loricata) for the Middle Triassic *Santacruzodon* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence), Rio Grande do Sul State, Brazil. *Plos One*, 2015.
- Langer MC., 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios* 23: 1-40.
- Langer, MC., 2004. Basal Saurischia. En: Weisshampel, DB., et al. (eds), The Dinosauria, 2nd ed., Berkeley: University of California Press, pp. 25-46.
- Langer, MC., 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 19: 205-218.
- Langer, MC., Abdala, F., Richter, M. y Benton, MJ., 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *C. R. Academie Sciences, Paris* 329: 511-517.
- Langer, MC., Ribeiro, AM., Schultz, CL. y Ferggolo, 2007. The continental tetrapod-bearing triassic of south Brazil. *New Mexico Museum of Nat. Hist y Science Bulletin* 41.
- Lavocat, R., 1954. Sur les dinosauriens du continental intercalaire des Kem Kem de la Daoura. *C.R. 19^e. Intern. Geol. Cong. Alger* 3: 65-68.
- Leal, LA., Azevedo, S., Kellner, A. y Da Rosa, A., en prensa. A new early dinosaur from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. Pp. 1-30.
- Leanza, H., 1999. The Jurassic and Cretaceous terrestrial beds from southern Neuquén Basin, Argentina. *Intern. Symp. Mesoz. Terrest. Ecosystems. Field Guide*. Pp.1-23..
- Leanza, H., Apesteguía, S., Novas, FE. y de la Fuentes, MS., 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquina Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25 (1): 61-87.
- Leonardi, G., 1984. Le impronti fossili di dinosauri. En: Bonaparte, J.F., Colbert, E.H., Currie, P.J. et al. (Eds.) *Sulle orme dei dinosauri*, Erizzo, Venezia, pp. 165-186
- Leonardi, G. y Borgomanero, G., 1985. *Cearadactylus atrox*, novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Coletânea Trabalhos Paleontológicos; Geologia*: 75-80.
- Leonardi, G. y Duszczac, SC., 1977. Ocorrência de Titanosauridae (Sauropoda, Atlantosauridae) na Formacao Baurú (Cretáceo Superior) em Guararapes, Sao Paulo. *Actas 1er. Simposio Geologia Regional, Sociedade Brasileira de Geologia, Nucleo Sao Paulo*, pp. 396-403.
- Leonardi, G. y Oliveira, FH., 1990. A revision of the Triassic and Jurassic tetrapod footprints of Argentina and a new approach on the age and meaning, etc. *Revista Brasileira de Geociencias* 20: 216-229.
- Lillegraven, JA., Kielan-Jaworowska, Z. y Clemens, WA., 1979. Mesozoic mammals the first two-thirds of mammalian history. University of California Press pp: 1-311.
- Lillegraven, AJ, y Krusat, G., 1991. Cranio-mandibular anatomy of *haldanodon exspectatus* (Docodonta; Mammalia) from the late Jurassic of Portugal and its implications to the evolution of mammalian characters.
- Liu, J. y Powell, J., 2009. Osteology of *Andescynodon* (Cynodontia: Traversodontidae) from the Middle Triassic of Argentina. *American Museum Novitates* 3674: 1-19.
- Liu, J. y Olsen, P., 2010. The Phylogenetic Relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution*.
- Lucas, SG. y Oakes, W., 1988. A Late Triassic cynodont from the American southwest. *Palaeontology* 31: 445-449.
- Lucas, SG., Hunt, A., 1990. The oldest mammal. *New Mexico Journal of Science* 30: 41-49.
- Lucas, SG. y Luo, ZX., 1993. *Adelobasileus* from the Upper Triassic of West Texas: the oldest mammal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 309-334.

- Luo, ZX., 1994. Sister-group relationships of mammals and transformations of diagnostic mammalian character. In NC. Fraser and H-D Sues (Eds.), in the shadow of the dinosaur-Early Mesozoic tetrapods 98-128. Cambridge University Press, Cambridge.
- Luo, ZX., 2004. Personal Communication.
- Luo, ZX., 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature. Reviews* 450: 1011-1019
- Luo, ZX, Cifelli, RL, y Kielan-Jaworowska, Z., 2001. Dual origin of tribosphenic mammals. *Nature* 409: 53-57.
- Luo, ZX., Crompton, AW., 1994. Transformation of the quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. *Journ Vertebrate Paleont.* 14: 341-374.
- Luo, ZX, Crompton, AW, y Sun, A-L., 2001. A new mammal from the Early Jurassic and evolution of mammalian characteristics. *Science* 292: 1535-1540.
- Luo, ZX., Ji, Q. y Yuan, CX., 2007. Convergent dental evolution in pseudotribosphenic and tribosphenic mammals. *Nature* 450: 93-97.
- Luo, ZX, Kielan-Jaworowska, Z, y Cifelli, RL., 2002. In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Palaentologica Polonica* 47: 1-78.
- Lutz, A., Gnaedinger, S., Mancuso, A. y Crisafulli, A. (2012). Paleoflora de la Formación Los Rastros (Triásico Medio), provincia de San Juan, Argentina. Consideraciones taxonómicas y tafonómicas. *Ameghiniana* 48: 568-588.
- Lydekker, R., 1877. Notices of new and other vertebrata from Indian Tertiary and Secondary rocks. *Rec. Geological Survey of India* 10: 30-43.
- Lydekker, R., 1893. The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata* 2: 1-14.
- Madsen, JH., 1976. *Allosaurus fragilis*, a revised osteology. *Utah Geological and Mineralogical Survey Bulletin* 109: 1-163.
- Maier, W., 1993. Cranial morphology of the therian common ancestor, as suggested by the adaptations of neonate marsupials. In: F.S. Szalay, M.J. Novacek y M. McKenna (eds.) *Mammal Phylogeny. Mesozoic Differentiation, Multituberculates*,... Springer Verlag, p. 165-181.
- Maier, W., 2006. Personal Communication.
- Marsh, OC., 1887. American Jurassic mammals. *American Journal of Science* 33: 326-348.
- Makovicky, PJ., Apesteguía, S. y Agnolín, FL., 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437: 1007-1011.
- Martill, DM., Cruickshank, AR., Frey, F.,...etc., 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. *Journal Geolog. Society London* 153: 5-8.
- Martin, T., 1998. The premolars of *Crusafontia cuencana* (Dryolestidae, Mammalia) from the Early Cretaceous (Barremian) of Spain. *Berliner geowissenschaftliche, Abhandlungen* E 28: 119-126.
- Martin, T., 1999. Dryolestidae (Dryolestidae, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Abhand. Der Senckenberg. Natur. Gesellsch.* vol. 550: 1-119.
- Martinelli, AG, Bonaparte JF, Schultz CL, Rubert R., 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana* 42 (1): 191-208.
- Martinelli, AG. y Forasiepi, A., (en prensa). Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro Province, Patagonia, Argentina. Pp. 1-46 y figs.
- Martinelli, AG., Francischini H, Dentzien-Dias PC., Soares MB. y Schultz CL., 2016. The oldest archosauromorph from South America: portcranial remains from the Guadalupian (mid-Permian) Rio do Pasto Formation (Parana Basin) southern Brazil. *Hist. Biol.*
- Martinelli, AG., Kammerer, CF., Melo, TP., Neto Paes Voltaire D., Ribeiro, AM., Da-Rosa Atila A.S., Schultz, CL. y Soares, MB., 2017. The African cynodont Aleodon (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. *PLOS ONE*.
- Martinelli, AG. y Rougier, GW., 2007. On *Chalimnia musteloides* (Eucynodontia: Tritheledontidae) from the Late Triassic of Argentina. *Journ. Vertebrate Paleontology* 27 (2): 442-460.

- Martinelli AG., Soares, MB. y Rougier, GW., 2011. *Brasilitherium* and the origin of mammalian features. On line. X Paleontological Congress, San Juan. September 2011.
- Martinelli, AG., Soares, MB. y Schwanke, C., 2016. Two New Cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and Comments on South American Probainognathians. *Plos One*.
- Martinelli, AG., Soares, MB., Oliveira, TV., Rodrigues, PG. y Schultz, CL., 2017. The Triassic eucynodont *Candelariodon barberenai* revisited and the early diversity of stem prozostrodontians. *Acta Paleontologica Polonica* 62 (X).
- Martínez, R., 2001. Anatomía of *Massospondylus mognai* (Dinosauria-Sauropodomorpha) y filogenia de Sauropodomorpha basal. Geología y tafonomía de la Formación Cañón del Colorado (Jurásico Inferior), San Juan, Argentina. Tesis Doctoral inédita. Univ. Nac. de San Juan. Pp. 1-254 y atlas.
- Martínez, R, Fernández, E, y Alcober, O., 2011. A new advanced eucynodont (Synapsida, Cynodontia), from the Carnian-Norian Ischigualasto Formation, Northwestern Argentina. X Paleontological Congress, San Juan. Sept. 2011.
- Martínez, R., Giménez, O., Rodríguez, J. y Bochaty, G., 1986. *Xenotarsosaurus bonapartei* gen. et sp. nov. (Carnosauria-Abelisauridae), un nuevo Theropoda de la Formación Bajo Barreal, Chubut, Argentina. *Actas IV Cong. Arg. de Paleont. y Bioestratigrafía* 2: 23-31.
- Martínez, R., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M., 2004. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journ. Verteb. Paleont.* 24: 107-120.
- Martinez, RN., Apeldetti, C., Alcober, O., Colombi, C.E., Sereno, P.C., Fernandez, E., Santi-Malnis, P., Correa, G. y Abelin, D., 2013. Vertebrate Succession on Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 10-30.
- Martínez, RN., May, CL. y Forster, CA., 1996. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina) with comments on eucynodont phylogeny. *J. Vert. Paleontol.* 16: 271-284.
- Mastrantonio, BM., Schultz, CL., Desojo, JB. y Garcia, JB., 2013. The braincase of *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria: Suchia). *Geological Society, London, Special Publications*.
- McIntosh, JS., 1990. Sauropoda. En: Weishampell, D.B., Dodson, P., and Osmolska, H., (Eds.) *The Dinosauria*. University of California Press, pp. 345-407.
- McKenna, M. y Bell, S., 1997. Classification of Mammals. Above the Species Level. Col. Univ. Press. NY. Pp. 1-631.
- Mendrez, CH., 1972. Revision du genre *Protocynodon* Broom 1949 et discussion de sa position taxonomique. *Palaeont. Africana* 14: 19-50.
- Menéndez, CA. 1951. La flora mesozoica de la Formación Llantenes (provincia de Mendoza). *Revista del Instituto Nacional de Investigaciones en Ciencias Naturales (Botánica)* 2: 147-261.
- Milani, E.J., Ramos, V.A., 1998. Orogenias paleozoicas no domínio sul-ocidental do Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências* 28: 527-544.
- Molnar, R., Kurzanov, S. y Dong Zhiming, 1990. Carnosauria. En: Weishampell, D.B., Dodson, P., and Osmolska, H., (Eds.), *The Dinosauria*. Univ. of California Press, pp. 169-209.
- Mones, A., 1987. Gondwanatheria, un nuevo orden de mamíferos sudamericanos (Mammalia: Edentata: Xenarthra). *Com. Paleont. Mus. Hist. Nat. Montevideo* 1 (18): 237-240.
- Montanelli, SB., 1987. Presencia de Pterosauria (Reptilia) en la Formación La Amarga (hauteriviano-Barremiano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 24: 109-113.
- Morel, EM, 1991. Estudio paleoflorístico y paleoambiental de la secuencia triásica en el área de Cacheuta, provincia de Mendoza. Tesis Doctoral. Fac. de Cs. Naturales y Museo, Univ. Nac. de La Plata, 575, 368 pp. (inédito).
- Morel, EM, 1994. El Triásico del Cerro Cacheuta, Mendoza (Argentina). Parte 1: Geología, contenido paleoflorístico y cronoestratigrafía. *Ameghiniana* 31 (2): 161-176.
- Morel, EM y Artabe, AE, 1993. Floras Mesozoicas. En: Ramos, V. A. (Edd): Geología y Recursos Naturales de Mendoza. 12° Congreso Geo-

- lógico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Relatorio 2 (10): 317-324. Mendoza.
- Morel, EM y Artabe, AE, 1994. La “Flora de *Pleuroromeia*” en la Formación Puesto Viejo (Triásico), de la Provincia de Mendoza, Arg. 6º Congreso Arg. De Paleotología y Bioestratigrafía, Resúmenes: 8. Trelew.
- Morel, EM, Artabe, AE, Ganuza, DG y Brea, M, 1994. Las plantas fósiles de la Formación Monte Flora, en Bahía Botánica, Península Antártica, Argentina 1. Dipteridaceae. *Ameghiniana* 31 (1): 23-31.
- Morel, EM., Artabe, AE. y Spalletti, LA. 2003. The Triassic floras of Argentina: Biostratigraphy, Floristic events and comparison with other areas of Gondwana and Laurasia. *Alcheringa* 27: 231-243.
- Morel, EM., Artabe, AE., Ganuza, DG., Bodnar, J., Correa, G. y Spalletti, LA. 2015. El Triásico de la Formación Carrizal, en el depocentro de Marayes (San Juan, Argentina): paleoambientes y paleobotánica. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 72: 456-469.
- Morel, EM. Artabe, AE., Zavattieri, AM. y Bonaparte, JF. 2001. Cronología del Triásico de Argentina. En: Artabe, A.E., Morel, E.M. y Zamuner, A.B. (eds). El Sistema Triásico de Argentina. Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno”, La Plata, pp. 227-253.
- Morel, EM, Ganuza, DG y Zuñiga A, 2000. Revisión paleoflorística de la Formación Paso Flores, Triásico superior de Río Negro y del Neuquén, Arg. *Revista de la Asoc. Geológica Argentina*, 54 (4): 389-406 (1999).
- Morel, EM, Spalletti, LA, Arrondo, OG y Ganuza, DG, 1992. Los estratos plantíferos de la Formación Paso Flores, Triásico superior de las Lomas y Cañadón de Raquel Huao, Provincia de Neuquén, Arg. *Revista del Museo de La Plata (n. s.), Paleontología* 9 (58): 199-222.
- Musachio, EA., 1971. Hallazgos del género *Cypridea* (Ostracoda) en Argentina y consideraciones estratigráficas sobre la Formación La Amarga (Cretácico Inferior) en la Prov. de Neuquén. *Ameghiniana* 8: 105-125.
- Naish, D., Martill, DM. y Frey, E., 2004. Ecology, systematics and biogeographical relationships of dinosaurs, including a new theropod from the Santana Formation (?Albian, Early Cretaceous) of Brazil. *Historical Biology* 2004: 1-14.
- Nessov, LA., 1985. New mammals from the Cretaceous of Kyzylykum. *Vestnik Leningradskogo Universiteta* 35: 228-243.
- Nessov, LA., Sigogneau-Russell, D. y Russell, DE., 1994. A survey of Cretaceous tribosphenic mammals from middle Asia (Uzbekistan, Kazakhstan and Tajikistan), of their geological setting, age and faunal environment. *Palaeo-vertebrata* 23: 51-92.
- Nesbitt, S. y Desojo, J., 2017. The oteology and phylogenetic position of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: loricata) from the latest Middle Triassic or earliest late Triassic of Argentina. *Ameghiniana* 54 (3): 261-282
- Novas, FE., 1986. Un probable terópodo (Saurischia) de la formación Ischigualasto (Triásico Superior), San Juan, Argentina. *IV Congreso Arg. de Paleont. y Estratigrafía* 2: 1-6.
- Novas, FE., 1989. Los dinosaurios carnívoros de la Argentina. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales, Univ. Nac. de La Plata.
- Novas, FE., 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Palaentology* 35: 51-62.
- Novas, FE., 1997. Anatomy of *Patagonykus puer-tai* (Theropoda, Avialae, Alvarezsauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journ. Vert. Paleont.* 137-166.
- Novas, FE., 1998. *Megaraptor namunhuaiquii*, a large clawed, Late Cretaceous Theropod from Patagonia. *Journ. Verteb. Paleont.* 18: 4-9.
- Novas, FE., Cambiaso, A. y Ambrosio, A., 2004. A new basal iguanodontian (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana* 41: 75-82.
- Novas, FE. y Puerta, P., 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387: 390-392.
- Novas FE., Salgado, L., Calvo, J. y Agnolín, F., 2005. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Rev. Mus. Argent. C. Naturales* 7: 37-41.
- Ochev, VG. y Shiskin, MA., 1989. On the principles of global correlation of the continental

- Triassic on the tetrapods. *Acta Paleontologica Polonica* 34 (2): 149-173.
- Ogg, J.G., 2015. The mysterious Mid-Carnian “wet intermezzo” global event. *Journal of Earth Sciences* 26: 181-191.
- Oliveira, EP, 1918. *Regiões Carboníferas dos Estados do Sul*, 125p.
- Oliveira, VT, Soares, BM. y Schultz, CL., 2010. *Trucidocynodon riograndensis* gen. nov. et sp. nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa* 2382: 1-71.
- Oliveira, VT., Schultz, CL., Soares, BM. y Rodrigues, CN., 2011. A new carnivorous cynodont (Synapsida, Therapsida) from the Brazilian Middle Triassic (Santa Maria Formation): *Candelariodon Barberenai* gen. et sp.nov. *Zootaxa* 3027: 19-28.
- Osborn, HF., 1888. On the structure and classification of the Mesozoic Mammalia. *Journal of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 9: 186-265.
- Osborn, HF. y Mook, CC., 1921. *Camarasaurus, Amphicoelias* and other sauropods of Cope. *Memories of the American Museum of Natural History*, N.S. 3: 251-387.
- Osborn, JW., 1886. A new mammal from the American Triassic. *Science* 8: 540.
- Osborn, JW. y Crompton, AW., 1973. The evolution of mammalian from reptilian dentitions. *Breviora* 399: 1-18.
- Owen, R., 1861. *Palaentology, or a Systematic Summary of Extinct Animals and Their Geological Relations*, second edition. Edinburgh: Adam and Black, xvi + 463 Pp.
- Padian, K. y Wild, R., 1992. Studies on Liassic pterosaurs, I. the holotype and referred specimens of the Liassic pterosaur *Dorygnathus bauthensis* (Theodori) in the Petrefaktensammlung Bauz, northern Bavaria. *Palaeontographica A*. 225: 59-77.
- Parrington, F R., 1971. On the Upper Triassic mammals. *Phil. Trans. R. Soc.* B261: 231-272.
- Parrish, J.T. 1993. Climate of the Supercontinent Pangea. *Journal of Geology* 101: 215-233.
- Pascual, R., Goin, FJ., Krause, DW., Ortiz-Jaureguizar E.y Carlini AA., 1999. The first gnathic remains of Sudamerica: implications for gondwanathere relationships, *J. Vertebr Paleontol* 12: 373-382.
- Pascua, R., Goin, FJ., González, P., Ardolino A. y Puerto PF., 2000. A highly derived docodont from the Patagonian Late Cretaceous: Evolutionary implications for Gondwanan mammals. *Geodiversitas* 22: 395-414.
- Pattemore, GA., Rigby, JF. y Playford, G., 2015. Triassic-Jurassic pteridosperms of Australasia: speciation, diversity and decline. *Boletín Geológico y Minero* 126 (4): 689-722.
- Petriella, B.T. 1978. La reconstrucción de *Dicroidium* (Pteridospermopsida, Corystospermaeae). *Obra del Centenario del Museo La Plata* 5: 107-110.
- Phillips, J., 1871. *Geology of the Oxford and the Valley of Thames*. Clarendon Press, Oxford, pp. 1-523.
- Philipp, R.P., Zvirtes, G., Bruckmann, M., Faccini, U.F., Viana, A.R., Lavina, E., Scherer, C., 2013b. Estruturas tectônicas na seção geológica Santana do Livramento-Rosário do Sul-Jaguari: evidências do Arco de Rio Grande, Bacia do Paraná. In: RS. *XIV SNET, Expanded Abstracts*.
- Phillipp, RP., Kloss, HP., Schultz, CL., Horn, BLD., Soares, M.B. y Basei, M., 2017a. U/Pb Zircon Provenance and Depositional Ages of the Triassic Santa Maria Formation, Rosário do Sul Group: evidences of Choyoi volcanism and origin of the Rio Grande Arch structure on Paraná Basin, RS, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*.
- Pinheiro, F., França, MAG., Lacerda, MB., Butler, R. y Schultz, CL., 2016. An exceptional fossil skull from South America and the origins of the archosauriform radiation. *Scientific Reports* 6: 22817.
- Plink-Björklund, P., 2015. Morphodynamics of rivers strongly affected by monsoon precipitation: Review of depositional style and forcing factors. *Sedimentary Geology* 323: 110-147.
- Polanski, J. 1970. *Carbónico y pérmico de la Argentina*. EUDEBA, 216 p., Buenos Aires.

- Powell, JE., 1979. Sobre una asociación de dinosaurios y otras evidencias de vertebrados del Cretácico Superior de la región de La Candelaria, Provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 16: 191-204.
- Powell, JE., 1980. Sobre la presencia de una armadura dérmica en algunos dinosaurios titanosáuridos. *Acta Geológica Lilloana* 15: 41-47.
- Powell, JE., 1986. Revisión de los Titanosauridae de América del Sur. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina. Pp. 1-340 y atlas.
- Powell, JE., 1987. Hallazgo de un dinosaurio hadrosaurio (Ornithischia-Ornithopoda) en la formación Allen (Cretácico Superior) de Salitral Moreno, Provincia de Río Negro, Argentina. *Actas X Congreso Geológico Argentino* 3: 149-152.
- Presley, R., 1981. Alisphenoid equivalents in placentals marsupials, monotremes and fossils. *Nature* 294: 668-670.
- Preto, N., Kustatscher, E. y Wignall, PB. 2010. Triassic climates State of the art and perspectives. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 290: 1-10.
- Preto, FA., Schultz, CL. y Langer M., 2015. New dinosaur remains from the Late Triassic of southern Brazil (Candelária Sequence, Hyperosapedon Assemblage Zone). *Alcheringa* 9:17.
- Price, L.I., 1951. Um ovo de dinosaurio na Formação Baurú do Cretáceo de Estado de Minas Gerais. *Notas Departamento Produção Mineral, DGM* 53: 1-15.
- Price, L.I., 1953. A presença de Pterosauria no Cretáceo Superior do Estado da Paraíba. *Notas Prelim., Estudos. Div. Geol. Miner., Brasil* 71: 1-10.
- Price, L.I., 1960. Dentes de Theropoda num testemunho de sonda no Estado do Amazonas. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 32: 79-84.
- Price, L.I., 1971. A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe. *An. Acad. Brasil. Ciénc.* 43: 451-461.
- Prothero, DR., 1981. New Jurassic mammals from Como Bluff, Wyoming and the interrelationships of the non-tribosphenic Theria. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 167 (5): 281-325.
- Pye, K., 1987. *Aeolian Dust and Dust Deposits*. Academic Press, London, 334 pp.
- Quiroga, JC., 1979. Sobre un molde endocraneano del cinodonte *Probainognathus jenseni* Romer, 1970 (Reptilia, Therapsida) de la Formación Ischichuca (Trasico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 17: 181-190.
- Rauhut, O., 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology* 48: 87-110.
- Rauhut, O., Martin, T. y Ortiz-Jaureguizar, EO., 2002. The first Jurassic mammal from South America. *Nature* 416: 165-168.
- Rauhut, O., Remes, K., Fechner, R., Cladera, G. y Puerta, P., 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. *Nature* 435: 670-672.
- Reig, OA., 1958. Primeros datos descriptivos sobre nuevos arcosaurios del Triásico de Ischigualasto (San Juan, Argentina) *Revista de la Asociación Geológica Argentina* (4).
- Reig, OA., 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los "Estratos de Ischigualasto" (Mesotriásico Superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana* 3: 3-20.
- Retallack, GJ. 1997. Earliest Triassic origin of Isoetes and quillwort evolutionary radiation. *Journal of Paleontology* 71: 500-521.
- Reyes, F. y Salfity, JA., 1973. Consideraciones sobre la estratigrafía del Cretácico (Subgrupo Pirgua) del Noroeste Argentino. V. Cong. Geol. Argent., vol. 3.
- Rich, TH, Vickers-Rich, P., Giménez, O., ...etc., 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *Gondwana Dinosaur Symposium; National Science Museum Monographs* 15: 61-84.
- Rich TH., Vickers-Rich P., Constantine A. y otros, 1997. A tribosphenic mammal from the Mesozoic of Australia. *Science* 278: 1438-42.
- Rich TH., Vickers-Rich P., Constantine A., Flannery FT. y otros, 1999. Early Cretaceous Mammals from Flat Rocks, Victoria, Australia. Records Queen Victoria Museum, vol. 106.
- Rich TH., Vickers-Rich P., Flannery TF. y otros., 2009. An Australian multituberculata and its palaeobiogeographic implications. *Acta Palaeontol. Pol.* 54 (1): 1-6.

- Rieppel O., 1994. The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. En: N.C. Frazer and H.D. Sues (eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs. Early Mesozoic tetrapods*, Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, pp. 23-37.
- Rodrigues, PG., Ruf, I., Schultz, C., 2013. Study of digital cranial endocast of the non-mammaliaform cynodont *Brasilitherium riograndensis* (Later Triassic, Brazil) and its relevance to the evolution of the mammalian brain. *Paläontol. Z.*
- Romer AS., 1943. Recent mounts of fossil reptiles in the Museum of Comparative Zoology. Bull. Museum Comp. Zoology. 42: 331-338.
- Romer AS., 1967. The Chañares (Argentina) Triassic Reptile Fauna III. Two new gomphodonts, *Massetognathus pascuali* and *M. teruggi*. *Breviora*, Mus. Comp. Zoology. 264: 1-25.
- Romer AS., 1969. The Brazilian Triassic cynodont reptiles *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Breviora* 332: 1-16.
- Romer AS., 1970. The Chañares Triassic Reptile Fauna. VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. *Breviora* 344: 1-18.
- Romer AS., 1971. *The Chañares Triassic Reptile Fauna*. X. Two new but incompletely known long limbed Pseudosuchians. *Breviora* 378: 1-10.
- Romer AS., 1972. *The Chañares Triassic Reptile Fauna*. XV. Further remains of the thecodonts *Lagerpeton* and *Lagosuchus*. *Breviora* 394: 1-7.
- Rothwell, GW. y Lev-Yadun, S. 2005. Evidence of polar auxin flow in 375 million-year-old fossil wood. *Amer. J. Bot.* 92 (6): 903-906.
- Rothwell, GW., H. Sanders, SE. Wyatt y S. Lev-Yadun. 2008. A fossil record for growth regulation: the role of auxin in wood evolution. *Ann. Miss. Bot. Garden* 95 (1): 121-134.
- Rougier GW., Wible RJ. y Hopson JA., 1992. Reconstruction of cranial vessels in the Early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: implications for the evolution of the mammals cranial vascular system. *Jour. of Vert. Paleont.* 12 (2): 188-216
- Rougier GW., 1993. *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte (Mammalia, Theria) un primitivo mamífero del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina. Unpublished Doctoral Dissertation, University of Buenos Aires, 720 p.
- Rougier GW., Wible RJ. y Hopson JA., 1996. Basicranial anatomy of *Priacodon fuitaensis* (Triconodontidae, Mammalia) from the Late Jurassic of Colorado, and a reappraisal of mammaliaform interrelationships. *American Museum Novitates* 3183: 1-38.
- Rougier GW., Novacek MJ., Pol D. y otros, 2002. The South American mammalian Mesozoic record: a biogeographic reevaluation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 136A.
- Rougier GW., Novacek MJ. y otros., 2002. La fauna mamaliana de la formación La Colonia (Cretácico Superior), Chubut: afinidades y diversidad. *Ameghiniana* 39: 16R.
- Rougier GW., Páez Arnango N., 2007. *Peligrotherium tropicalis*: craniomandibular morphology of the South American dryolestoids. SVP meeting Austin Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (3): 136A.
- Rougier GW., Garrindo A., Gaetano L. y otros, 2007. First Jurassic Triconodont from South America. *American Museum Novitates*. Number 3580.
- Rougier GW., Martinelli AG., Forasiepi AM. and Novacek MJ., 2007. New Jurassic Mammals from Patagonia, Argentina: A Reappraisal of Australosphenidan Morphology and Interrelationships. *American Museum Novitates*. Number 3566.
- Rougier GW., Paez N., and Gaetano L., 2008. The South American mammalian Mesozoic record: a biogeographic reevaluation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 136A
- Rougier GW., Chornogubsky L. y otros., 2009. Mammals from the Allen Formation, Late Cretaceous, Argentina. *Cretaceous Research* 30: 223-238.
- Rougier GW., Forasiepi AM, Hill RV. y Novacek M., 2009. New mammalian remains from the Late Cretaceous La Colonia Formation, Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontol. Pol.* 54 (2): 195-212.
- Rougier GW., Apesteguía S. y Gaetano LC., 2011. Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America. *Nature* 479 (con informacion suplementaria).

- Rougier GW., Wible JR., Beck RM. y Apesteguía S., 2012. The Miocene mammal *Necrolestes* demonstrates the survival of Mesozoic non-therian lineage into the late Cenozoic of South America.
- Rowe T., 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 241-264.
- Rowe T., 1993. Philogenetic, sistematics and the early history of mammals. In: Szalay F, Novacek MJ, Mckena M. Mammal Phylogeny. 1: 129-145.
- Rubert RR. y Schultz CL., 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências* 31: 71-88.
- Ruffell, A., Simms, M. y Wignall, P. 2016. The Carnian Humid Episode of the late Triassic: a review. *Geological Magazine* 153: 271-284.
- Ruiz, D. y Bodnar, J. 2019. The oldest record of *Juniperoxylon*, a cupressaceous fossil wood from the Middle Triassic of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 64: 481-488.
- Russell DE., Rivas OO., Battail B. y Russell DA., 1992. Découverte de vertébrés fossiles dans la Formation de La Quinta, Jurassique du Venezuela Occidental. *Compte Rendus Académie des Sciences*, 314, S II, pp. 1247-1252.
- Sá Teixeira AM., 1995. A família Traversodontidae (Therapsida, Cynodontia) no sul do Brasil e sua caracterização taxonômica no Gondwana. Tesis Doctoral. Universidade federal do Rio Grande dosul curso de pós-graduação em geociências: 1-110.
- Salgado L. y Bonaparte JF., 1991. Un nuevo saurópodo Dicraosauridae, *Amargasaurus cazau* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 333-346.
- Salgado L. y Calvo J., 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazau* Salgado y Bonaparte (Sauropoda, Dicraosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana* 29: 337-346.
- Salgado L., Carvalho I. y Garrido A., 2006. *Zapalasaurus bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios*: 1-13.
- Santa Luca AP., 1980. The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* from the Stormberg of South Africa. *Annals South African Museum* 79: 159-211.
- Scillato-Yané, GR., y Pascual R., 1984. Un peculiar Paratheria, Edentata (Mammalia) del Paleoceno de Patagonia. Primeras Jornadas Argentinas de Paleontología Vertebrados, Resúmenes: 15. La Plata.
- Schmidt-Effing R., 1979. Alter und Genese des Nicoya-complexes, eine ozeanischen Paläokruste im Südlichen Zentralamerika. *Geolog. Rundsch.* 68: 457-494.
- Schultz CL., CM. Scherer y MC. Barberena., 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle - Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociencias* 30 (3): 495-498.
- Schultz CL., 2001. A tetrapod-based Late Permian/Triassic biostratigraphy for Southern Brazil. XVII Congresso Brasileiro De Paleontologia, Boletim de Resumos, 1: 160, Rio Branco, AC, Sociedade Brasileira de Paleontologia.
- Schultz CL., Langer Max C. y Montefletro Felipe C..2016.A new Rhynchosaur from south Brazil (Santa Maria Formation) and rhynchosaur diversity patterns across the Middle-Late Triassic boundary. *Palaontol Z.*
- Scotese CR., 1987. Atlas of Mesozoic plate tectonic reconstructions. *Global Geology Section, Bellaire Research Center, Shell Development Co. Houston.* Pp. 1-22.
- Seeley HG., 1894. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia. Pt. 9. Section 1. On the Therosuchia. *Phil. Trans. R. Soc., (B)* 185: 987-1018.
- Sellwood, B.W., Valdes, P.J., 2006. Mesozoic climates: general circulation models and the rock record. *Sedimentary Geology* 190: 269-287.
- Sereno P., Forster CA. y Rogers RR., and Monetta AM., 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. *Nature* 361: 64-66.
- Sereno P. y Novas FE., 1994. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 451-476.

- Sereno PC., 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137-2147.
- Shubin NH., Crompton AW., Sues HD., and Olsen PE., 1991. *Science* Vol. 251: 1603-1605.
- Sidor CA. y Smith RM., 2004. A new galesaurid (Therapsida-Cynodontia) from the Lower Triassic of South África. *Paleontology* 47: 535-556.
- Sidor CA. y Hancox PJ., 2006. *Elliotherium kersenti*, a new tritheledontid from the Lower Elliot Formation (Upper Triassic) of South África. *Journal of Paleontology* 80 (2): 333-342.
- Sigogneau-Russell D., 1983. Nouveau taxons de mamifères rhétiens. *Acta Palaeontol. Pol.* 28: 233-249.
- Sigogneau-Russell D., Monbaron M. y De Kaenel E., 1990. Nouvelles Données sur le gisement á mamifères Mésozoïques du Haut-Atlas Marocain. *Geobios* 23: 461-483.
- Sigogneau-Russell D., 1991. Early Cretaceous Moroccan Theria (Mammalia)- considerations on therian dental evolution. In Z. Kielan-Jaworowska, N. Heintz, and H.A. Nakrem (eds.), Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, 61-62. Paleontological Museum, University of Oslo, Oslo.
- Sigogneau-Russell D., 2003. Diversity of triconodont Mammals from the early cretaceous of North Africa- Affinities of the Amphilestids. *Palaeovertebrate, Montpellier* 32 (1): 27-55.
- Simms, M.J. y Ruffell, A.H. 1989. Synchronicity of climatic change in the late Triassic. *Geology* 17: 265-268.
- Simms, M.J. and Ruffell, A.H. 1990. Climatic and biotic change in the Late Triassic. *Journal of the Geological Society, London* 147: 321-327.
- Simpson GG., 1925. Mesozoic Mammalia. III. Preliminary comparison of Jurassic mammals except multituberculates. *American Journal of Science* 10: 559-569.
- Simpson GG., 1927. Mesozoic Mammalia. VI. Genera of Morison pantotheres. *American Journal of Science* 13: 409-416.
- Simpson GG., 1947. *Haramiya*, new name, replacing *Microcleptes* Simpson, 1928. *Journ. of Paleontology* 21: 497.
- Sloan RE. y Van Valen L., 1965. Cretaceous mammals from Montana. *Science* 148: 220-227.
- Soares MB., 2004. Novos materiais de Riograndia guaibensis (Cynodontia, Tritheledontia) do Triássico Superior do Río Grande do Sul, Brasil: análise osteológica e implicacoes filogenéticas. Ph.D. Thesis, Geociências, Universidade Federal do Río Grande do Sul. Pp. 1-347.
- Souza, J. y Iannuzzi, R., 2012. Dispersal Syndromes of fossil Seeds from the Lower Permian of Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84 (1): 43-67.
- Spalletti, LA, 1994a. Facies y arquitectura de depósitos fluviales y lacustres del Triásico Superior, Formación Paso Flores, Patagonia Noroccidental, Argentina. 5ª Reunión Argentina de Sedimentología, Actas: 41-46. San Miguel de Tucumán.
- Spalletti, LA, 1994b. Alociclos controlados por variaciones tectónicas y climáticas en depósitos fluviales de la Formación Paso Flores (Triásico), noroeste de la Patagonia, República Argentina. 5ª Reunión Argentina de Sedimentología, Actas: 53-57. San Miguel de Tucumán.
- Spalletti, LA, 1994c. Evolución de los ambientes fluviales en el Triásico de la Sierra Pintada (Mendoza, Argentina): análisis sobre la influencia de controles intrínsecos y extrínsecos al sistema depositacional. *Asoc. Arg. De Sedimentología, Revista* 1 (2): 125-142.
- Spalletti, LA, 1995a. Los sistemas de acumulación fluviales y lacustres del Triásico en la región occidental de la Precordillera sanjuanina, República Argentina. 2ª Reunión sobre el Triásico del Cono Sur, Actas: 27-28. Bahía Blanca.
- Spalletti, LA, 1995b. Controles sobre el desarrollo y evolución de los sistemas fluviales en el Triásico de la Sierra Pintada, provincia de Mendoza, República Argentina. Taller de trabajo controles en la sedimentación aluvial, Resumen: 20-22. Buenos Aires.
- Spalletti, LA, 1997. Sistemas deposicionales fluvio-lacustres en el rift triásico de Malargüe (Sur de Mendoza, República Argentina). Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Anales 49: 109-124. Buenos Aires.

- Spalletti, LA, 1998. Evolución de las cuencas triásicas del oeste argentino y de la región patagónica. 10º Congreso Latinoamericano de Geología y 6º Congreso Nacional de la Geología Económica, Resúmenes 1: 3. Buenos Aires.
- Spalletti, LA, 1999. Cuencas triásicas del oeste argentino: origen y evolución. *Acta Geológica Hispánica* 32 (1-2): 29-50 (1997).
- Spalletti, LA, 2001. Modelo de sedimentación fluvial y lacustre en el margen pasivo de un hemigraben: El Triásico de la Precordillera occidental de San Juan, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56 (2): 189-210.
- Spalletti, LA y Barrio, CA, 1999. Arquitectura y Secuencias de los sistemas fluviales triásicos (Formación Río Blanco) en la Cuenca Cuyana, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 53 (3): 388-400 (1998).
- Spalletti, LA y Morel EM, 1992. L sedimentación fluvial en la etapa inicial de evolución de una cuenca vinculada con fallas activas y vulcanismo explosivo: la Formación Chihúiu (Triásico), sur de Mendoza (Argentina). 4ª Reunión Argentina de Sedimentología, Actas 1: 159-166. La Plata.
- Spalletti, LA, Iñiguez Rodriguez, AM y Maggi, J, 1996^a. Asociaciones de minerales de las arcillas y diagénesis de soterramiento en pelitas lacustres triásicas del sur de Mendoza, República Argentina. 13º Congreso Geológico Argentino y 3º Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas 2: 65-72. Buenos Aires.
- Spalletti, LA, Arrondo, OG, Morel, EM y Ganuza, DG, 1988. Estudio sedimentológico y paleoflorístico de la Formación Paso Flores (Triásico superior) en el sector occidental del Macizo Nordpatagónico, Argentina. 5º Congreso Geológico Chileno, Actas 2: c395-c413. Santiago de Chile.
- Spalletti, LA, Arrondo, OG, Morel, EM y Ganuza, DG, 1990. Los depósitos fluviales de la cuenca triásica superior en el sector noroeste del Macizo Norpatagónico. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 43 (4): 544-557 (1988).
- Spalletti, LA, Arrondo, OG, Morel, EM y Ganuza, DG, 1992. Evidencias sobre la edad triásica de la Formación Lapa en la región de Chacaico, Prov. de Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 46 (3-4): 167-172 (1991).
- Spalletti, LA, Artabe, AE, Brea, M y Ganuza, DG, 1995. Ambientes de acumulación y paleoflora en capas rojas triásicas de la Cuenca Cuyana, Mendoza. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 50 (1-4): 175-188.
- Spalletti, LA, Artabe, AE, Morel, EM y Brea, M, 1999. Biozonación paleoflorística y cronostratigrafía del Triásico Argentino. *Ameghiniana* 36 (4): 419-451.
- Spalletti, LA., Artabe, AE. y Morel, EM. 2003. Geological factors and evolution of southwestern Gondwana Triassic plants. *Gondwana Research* 6: 119-134.
- Spalletti, LA., Fanning, CM. y Rapela, CW. 2008. Dating the Triassic continental rift in the Southern Andes: the Potrerillos Formation, Cuyo Basin, Argentina. *Geologica Acta* 6: 267-283.
- Spalletti, LA., Merodio, JC., Matheos, SD. e Iñiguez Rodriguez, AM., 1996b. Petrología y geoquímica de sedimentitas silicoclásticas triásicas de la Sierra Pintada, provincia de Mendoza. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 51 (1): 51-60.
- Spalletti, L.A. y Limarino, C.O. 2017. The Choiyoi magmatism in south western Gondwana: implications for the end-permian mass extinction - a review. *Andean Geology* 44 (3): 328-338.
- Stewart, WR. y Rothwell, GW. 1993. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge University Press, Cambridge, 521 pp.
- Stipanovic, PN. 1969. Las sucesiones triásicas argentinas. *Gondwana Stratigraphy, Proceedings of the 1st International Union of Geological Sciences (UNESCO, París), Gondwana Symposium*: 1121-1149.
- Stipanovic, PN. y Menéndez, CA. 1949. Contribución al conocimiento de la flora fósil de Barreal (provincia de San Juan). I. Dipteridaceae. *Boletín de Informaciones Petroleras, Buenos Aires* 24: 44-73.
- Stockey RA., Rothwell GW. y Little SA. 2006. Relationships among fossil and living dipteridaceae: anatomically preserved *Hausmannia* from the Lower Cretaceous of Vancouver Island. *International Journal of Plant Sciences* 167: 649-663.

- Sues HD., 1986. The skull and dentition of two tritylodontid Synapsids from the Lower Jurassic of western North America. *Bull. Mus. Comparative Zoology* 151: 217-268.
- Sues HD., 2001. On *Microconodon*, a Late Triassic cynodont from the Newark Supergroup of eastern North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 156: 37-48.
- Sues HD. y Jenkins F., 2005. The Postcranial Skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and the Phylogenetic Significance of Postcranial Features in Tritylodontid Cynodonts. Pre-Print attention of Dr. Sues. Pp. 114-142.
- Sun A. L., 1984. Skull morphology of the tritylodont genus *Bienotheroides* of Sichuan. *Scientia Sinica, Series B* 27: 270-284.
- Tabor, N.J., Montañez, I.P., Kelso, K.A., Currie, B., Shipman y T., Colombi, C.E., 2006. A Late Triassic soil catena: landscape and climate controls on paleosol morphology and chemistry across the Carnian-Age Ischigualasto-Villa Union Basin, Northwestern Argentina. *Geological Society of America Bulletin* 416: 17-42.
- Tapia A., 1918. Una mandíbula de dinosaurio precedente de Patagonia. *Physis* 4: 369-370.
- Taquet P. and Welles SP., 1977. Redescription du crane de dinosaure theropode de Dives (Normandie). *Annales de Paleontologie* 63: 191-206.
- Taylor, EL., Taylor, T.N. y Krings, M. 2009. Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants. 1088 pp. Academic Press, Amsterdam.
- Thomas, BA. y Spicer, RA. 1987. *The Evolution and Palaeobiology of Land Plants*. Croom Helm, Londres, 309 pp.
- Thomas, HH. 1933. On some Pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 222: 193-254.
- Tsoar, H., Pye, K., 1987. Dust transport and the question of desert loess formation. *Sedimentology*, 34:139-153.
- Van Konijnenburg-van Cittert, JHA. 2002. Ecology of some Jurassic ferns in Eurasia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 199: 113-124.
- Van Valen L., 1969. What was the largest dinosaur? *Copeia* 3: 624-626.
- Visscher, H., Van Houte, M., Brugman, WA. y Poort, PR. 1994. Rejection of a Carnian (Late Triassic) "pluvial event" in Europe. *Review of Palaeobotany y Palynology* 83: 217-26.
- Volkheimer W., Caccavari M. y otros., 1977. Datos palinológicos de la Formación Ortiz (Grupo La Amarga), Cretácico inferior de la Cuenca Neuquina (República Argentina). *Ameghiniana* XIV (1-4): 59-74
- Young, CC., 1947. Mammal-like reptiles from Lufeng, Yunnan, China. *Proceedings of the Zoological Society of London* 117: 537-597.
- Walker, CA., 1981. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. *Nature* 292: 51-53.
- Watson, DM., 1913. "Further Notes on the Skull, Brain and Organs of Special Sense of *Diademodon*". *Ann. and Mag. Nat hist., Serie 8, Vol. XII.*
- Welles, SP., 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda). Osteology and comparisons. *Palaeontographica* Abt.A 185: 85-180.
- Wellnhofer, P., 1991. *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. Salamander Books, London, pp. 1-192.
- White, I.C., 1908. *Relatório final da comissão de estudo das minas de carvão de pedra no Brasil: Relatório sobre as "coal measures" e rochas associadas do sul do Brasil*, 300p.
- Wible, JR., 1991. Origin of Mammalia: the craniodental evidence reexamined. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11: 1-28.
- Wible, JR. y Hopson, J., 1993. Basicranial evidence for early mammal phylogeny. In FS. Szalay, MJ. Novacek, y MC. McKenna (eds) *Mammal Phylogeny: Mesozoic Differentiation, Multituberculates, Monotremes, Early therians, and Marsupials*, 45-62. Springer-Verlag, NY.
- Wible, JR. y Hopson, JA., 1995. Homologies of the prootic canal in mammals and non-mammalian cynodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 331-336.
- Wild, R., 1978. Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosauria) aus der oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. *Bolletino Società Paleontologica Italiana* 17: 176-256.
- Wild, R., 1983. A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the upper Triassic (Norian) of

- Friuli, Italy. *Gortania-Atti del Museo Friulano di Storia Naturale*, 5: 45-62.
- Wing, S. y Sues, HD. 1992. Mesozoic and Early Cenozoic Terrestrial Ecosystems. En: Behrensmeyer, A., Damuth, J., DiMichele, W., Potts, R., Sues, H.D. y Wing, S. (eds) *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. The University of Chicago Press, pp. 327-416.
- Woodward, AS., 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolania*, *Dinilyisia* and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society, London* 1: 169-184.
- Zambelli, R., 1973. *Eudimorphodon rauzii* gen. nov. sp. nov., un pterosaurio Triassico. *Rend. Sci. Ist. Lombardo*, B107: 27-32.
- Zamuner, AB. y Artabe, AE. 1994. Estudio de un leño fósil, *Protocircoporoylon marianaensis* n.sp., proveniente de las sedimentitas triásicas de la Formación Paso Flores, Provincia del Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 31: 203-207.
- Zamuner, AB., Artabe, AE. y Ganuza, DG., 1999. A new Peltasperm (Gymnospermopsida) from de Middle Triassic of Argentina. *Alcheringa*, 23: 185-191.
- Zamuner, AB., Morel, EM. y Melchor, RN., 1998. Nuevos elementos florísticos de la Formación Ischichuca en su localidad tipo, Prov. de La Rioja. 7º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes: 11. Bahía Blanca.
- Zamuner, AB., Zavattieri, AM., Artabe, AE. y Morel, EM. 2001. Paleobotánica. En: A.E. Artabe, E.M. Morel y A.B. Zamuner (eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina*, Fundación Museo de La Plata "Francisco Pascasio Moreno", La Plata, pp. 143-184.
- Zerfass, H., Chemale Jr., F., Lavina, EL., 2005. Tectonic control of the Triassic Santa Maria Supersequence of the Paraná Basin, Southernmost Brazil, and it's correlation with the Waterberg Basin, Namibia. *Gondwana Research*, 8 (2): 163-176.
- Zerfass, H., Garcia, AJV., Susczynski, AM., Lavina, EL., 2000. Análise de proveniência nos arenitos neopermianos e triássicos da Bacia do Paraná na região de São Pedro do Sul (RS): uma contribuição para arquitetura estratigráfica e evolução tectono-sedimentar. *Acta Geologica Leopoldensia*, 51: 61-84.
- Zerfass, H., Lavina, EL., Schultz, CL., Garcia, AJV., Faccini, UF., Chemale Jr. F., 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, 161: 85-105.
- Zerfass, H., Chemale Jr, F., Schultz, C.L. y Lavina, EL. 2004. Tectonics and sedimentation in South America during Triassic. *Sedimentary Geology*, 166: 265-292.

AZARA

FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

La Fundación Azara, creada el 13 de noviembre del año 2000, es una institución no gubernamental y sin fines de lucro dedicada a las ciencias naturales y antropológicas. Tiene por misión contribuir al estudio y la conservación del patrimonio natural y cultural del país, y también desarrolla actividades en otros países como Paraguay, Bolivia, Chile, Brasil, Colombia, Cuba y España.

Desde el ámbito de la Fundación Azara un grupo de investigadores y naturalistas sigue aún hoy en el siglo XXI descubriendo especies –tanto fósiles como vivientes– nuevas para la ciencia, y en otros casos especies cuya existencia se desconocía para nuestro país.

Desde su creación la Fundación Azara contribuyó con más de cien proyectos de investigación y conservación; participó como editora o auspiciante en más de doscientos libros sobre ciencia y naturaleza; produjo ciclos documentales; promovió la creación de reservas naturales y la implementación de otras; trabajó en el rescate y manejo de la vida silvestre; promovió la investigación y la divulgación de la ciencia en el marco de las universidades argentinas de gestión privada; asesoró en la confección de distintas normativas ambientales; organizó congresos, cursos y casi un centenar de conferencias.

En el año 2004 creó los Congresos Nacionales de Conservación de la Biodiversidad, que desde entonces se realizan cada dos años. Desde el año 2005 comaneja el Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Silvestre “Güirá Oga”, vecino al Parque Nacional Iguazú, en la provincia de Misiones. En sus colecciones científicas –abiertas a la consulta de investigadores nacionales y extranjeros que lo deseen– se atesoran más de 200.000 piezas. Actualmente tiene actividad en varias provincias argentinas: Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Chaco, Catamarca, San Juan, La Pampa, Buenos Aires, Río Negro, Neuquén y Santa Cruz. La importante producción científica de la institución es el reflejo del trabajo de más de setenta científicos y naturalistas de campo nucleados en ella, algunos de los cuales son referentes de su especialidad.

La Fundación recibió apoyo y distinciones de instituciones tales como: Field Museum de Chicago, National Geographic Society, Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España, Fundación Atapuerca, Museo de la Evolución de Burgos, The Rufford Foundation, entre muchas otras.

www.fundacionazara.org.ar
www.facebook.com/fundacionazara

 VAZQUEZ
MAZZINI
EDITORES

DELIVERY de LIBROS:

Ingresá a **www.vmeditores.com.ar**

Comprá online el libro que quieras y recibilo comodamente en tu domicilio. Envíos a todo el mundo.

www.facebook.com/vazquez.mazzini.editores

El período Triásico es uno de los más importantes segmentos en la historia de la vida sobre la Tierra. Es en este espacio temporal, y luego de la devastadora extinción de finales del Pérmico (que acabó con el 90% de la vida sobre el planeta), en que hicieron su aparición los grupos de vertebrados vivientes como los anfibios, las tortugas, los mamíferos y los dinosaurios (hoy en día representados por las aves).

Desde la década de 1950, con el esfuerzo pionero de un grupo de investigadores argentinos establecidos en Tucumán, los paleontólogos sudamericanos dieron inicio a más de medio siglo de investigaciones ininterrumpidas en capas triásicas de la Argentina y Brasil. El enorme conocimiento acumulado ha tenido como resultado que varias localidades de América del Sur sean consideradas hoy en día como sitios de referencia ineludible en los estudios del Triásico.

Este libro intenta abordar la evolución de la flora, la fauna y los ambientes triásicos de la Argentina y Brasil en amplitud, incluyendo diversas temáticas en un nivel aproximativo básico. A lo largo de los capítulos se podrá recorrer la evolución conjunta de vegetales y animales, sus modificaciones y adaptaciones a un ambiente cambiante durante millones de años. De forma amena y alcanzable para gran parte de los lectores, se aborda a grandes rasgos el origen y evolución temprana de muchos de los linajes vegetales y animales que nos rodean aún hoy en día.



AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

umai Universidad
Maimónides