

REGISTRO DE LA RELACIÓN ISOTÓPICA DE CARBONO EN LA PALEOFLORA DE LA FORMACIÓN ISCHIGUALASTO (TRIÁSICO SUPERIOR), NOROESTE ARGENTINO: IMPLICACIONES PALEOATMOSFÉRICAS

CARINA E. COLOMBI

Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan, CONICET, España 400 (Norte) San Juan, Argentina. *ccolombi@unsj.edu.ar*

ISABEL P. MONTAÑEZ

Department of Geology, University of California, Davis, CA 95616, USA. *ipmontanez@geology.ucdavis.edu*

JUDITH T. PARRISH

Department of Geological Sciences, University of Idaho, ID 83844-3022, USA. *jparrish@uidaho.edu*

ABSTRACT – FLORAL CARBON ISOTOPIC RECORD, ISCHIGUALASTO FORMATION (UPPER TRIASSIC), NORTHWEST OF ARGENTINA: PALEOATMOSPHERIC IMPLICATIONS. The Upper Triassic Ischigualasto Formation carries a well-preserved flora in the mid-upper portion (~225 Ma Carnian). This contribution is the first detailed study of the isotopic ratios (*i.e.* 13 Carbon vs. Carbon 12 $\delta^{13}\text{C}$) and the ratio of carbon and nitrogen (C/N) applied to Argentinean Triassic flora. The aim of this study is to chemically characterize this Triassic flora and provide data for this portion of the Pangea to be used in chemostratigraphic correlation as well as to analyze changes in the global carbon cycle. A total of 97 samples were analyzed, mainly of cuticle. The isotopic values of the samples indicate minimal diagenetic or taphonomic alteration, validating the interpretations reached. A detailed analysis of the isotopic values of this paleoflora documents minor variation in $\delta^{13}\text{C}$ characteristic of differences in levels of local water-stress and of floral composition variations. Discarding minor variations, a mean value of the carbon isotope ratio of paleoflora Ischigualasto Formation of -25.4‰ was obtained within a range from -27.4 to -23.7‰, according to the average values of C3 plants. This value is consistent with the $\delta^{13}\text{C}$ values reported for terrestrial plant fossils from other Upper Triassic successions worldwide, however is enriched by about 3 ‰ with respect to the Middle Triassic plants. This migration towards more positive values of $\delta^{13}\text{C}$ coincide with those observed in marine carbonates and paleosols during the same time-interval, indicating a possible disturbance in the carbon cycle during Early Mesozoic. Finally, a paleo-atmosphere isotopic composition of -6.1‰ was estimated, which differs by ~ 0.5 ‰ from that inferred using the marine carbonate proxy for the ocean-reservoir. This difference can be the response of the oxygen to carbon dioxide ratio in the paleo-atmosphere, which produces differences in the plant isotopic fractionation, diagenesis in the marine carbonates or hydric-stress alteration of the Ischigualasto flora.

Key words: carbon, isotopes, Ischigualasto Formation, paleoatmosphere, paleoflora, Triassic.

RESUMO – A Formação Ischigualasto (Triássico Superior) é portadora de uma paleoflora muito bem preservada na sua porção médio-superior (~225 Ma.). No presente trabalho são detalhados os primeiros estudos isotópicos (*i.e.* carbono 13 vs. Carbono 12 = $\delta^{13}\text{C}$) e a relação entre carbono e nitrogênio (C/N) aplicados à flora triássica argentina. Estes estudos foram direcionados para caracterizar quimicamente esta flora e fornecer dados para esta área do Pangea, a fim de permitir a correlação quimioestratigráfica e a análise das variações no ciclo do carbono. Foram estudadas 97 amostras, principalmente de cutículas. Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ dessas amostras não apresentam sinais de alteração diagenética nem tafonômica, fatos que validam as interpretações alcançadas. A análise detalhada dos valores das relações isotópicas desta paleoflora permitiu encontrar variações menores de $\delta^{13}\text{C}$ segundo diferentes condições de estresse de água e segundo o tipo de matéria vegetal analisadas. Descartando as variações menores, obteve-se um valor médio de $\delta^{13}\text{C}$ para a paleoflora da Formação Ischigualasto de -25,4‰, com intervalo de -27,4‰ a -23,7‰, de acordo com os valores médios das plantas C3 atuais. Este valor coincide com o de outras plantas terrestres do Neotriássico no resto do mundo, embora com enriquecimento de aproximadamente 3‰ em relação às do Mesotriássico. Esta variação encontra valores mais positivos de $\delta^{13}\text{C}$ coincidentes com os observados em carbonatos marinhos e nos paleossolos no mesmo intervalo temporal, indicando uma possível perturbação no ciclo do carbono durante o Eomesozóico. Finalmente, determinou-se a composição isotópica do carbono paleoatmosférico de -6,1‰, que difere em ~0,5‰ dos valores estimados para o reservatório oceânico. Esta diferença pode corresponder à relação entre o oxigênio e o dióxido de carbono paleoatmosférico, que gera diferentes fracionamentos isotópicos nas plantas, a ligeira diagênese nos carbonatos ou uma ligeira alteração dos valores da flora por estresse hídrico.

Palavras-chave: carbono, isótopos, Formación Ischigualasto, paleoatmosfera, paleoflora, Triássico.

INTRODUCCIÓN

El ciclo del carbono depende de la abundancia y composición isotópica (relación entre el carbono 13 y 12 = $\delta^{13}\text{C}$) del mismo en los diferentes reservorios y de la interacción entre ellos. Los principales reservorios de carbón son el carbono disuelto en el agua de los océanos, el carbono presente en las plantas terrestres y el dióxido de carbono atmosférico. Debido a que los reservorios interactúan unos con otros globalmente, el análisis de la relación isotópica de carbono en cada uno de ellos puede ser útil para encontrar perturbaciones del ciclo generadas por procesos geológicos o cambios paleoclimáticos y utilizarse como herramienta de correlación (quimioestratigrafía) entre cuencas marinas y continentales desde el Paleozoico hasta la actualidad (e.g. Koch *et al.*, 1992; Grocke, 1998; Tanner *et al.*, 2001; Beerling & Berner, 2002; Hesselbo *et al.*, 2003).

La composición isotópica del reservorio de carbón oceánico puede determinarse en el registro geológico a partir de los carbonatos marinos (e.g. Veizer *et al.*, 1999). En el caso de las plantas terrestres puede determinarse analizando las cutículas fósiles (e.g. Bocherens *et al.*, 1993). La composición de la paleoatmósfera en cambio puede determinarse siguiendo diferentes caminos. Por un lado, se puede determinar utilizando los carbonatos marinos, considerando que existe un fraccionamiento de 9‰ entre la atmósfera y los carbonatos precipitados en la superficie

del océano. Este fraccionamiento es la suma del fraccionamiento isotópico de $\sim 8,1$ ‰ entre la CID del agua de mar y el CO_2 atmosférico (Zhang *et al.*, 1995) y el fraccionamiento de $\sim 0,9$ ‰ que se produce entre las conchas carbonáticas y el CID del agua de mar a ~ 25 °C (Zhang *et al.*, 1995; Jimenez-López *et al.*, 2006). Por otro lado, la composición isotópica de la atmósfera también puede determinarse a partir de la paleoflora partiendo de la premisa de que la composición isotópica de las plantas depende principalmente de la de la atmósfera bajo la cual se desarrollaron (e.g. Arens *et al.*, 2000; Grocke, 2002; Strauss & Peters-Kottig, 2003; Jahren & Arens, 2009).

Los análisis de las relaciones isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) focalizados en la paleoflora se están aplicando masivamente en diferentes cuencas alrededor del mundo no solo para analizar la composición de la atmósfera, sino también para determinar factores paleoecológicos, ya que existen variaciones de hasta 4‰ en función de la irradiación, altitud, estrés de agua y salinidad (Bocherens *et al.*, 1993; Grocke, 1998; Nguyen Tu *et al.*, 1999, 2002).

En Argentina, pese a la gran cantidad de yacimientos de plantas fósiles no se han realizado aun este tipo de estudios. Esta contribución es el primer estudio de isótopos estables de carbono y de la proporción de C/N aplicados en flora argentina del periodo Triásico. Los estudios se realizaron en la paleoflora de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior) de la cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, en el noroeste argentino (Figura 1).

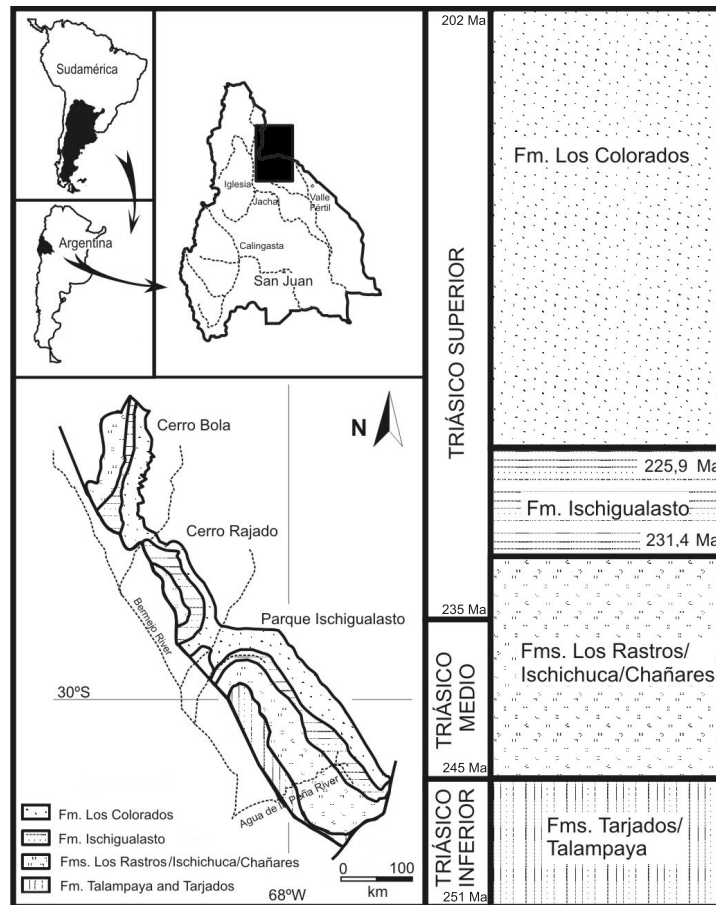


Figura 1. Mapa de ubicación y geológico de la cuenca de Ischigualasto-Villa Unión. A la derecha columna estratigráfica de la cuenca con la posición de la Formación Ischigualasto y edades absolutas.

Figure 1. Location and geological map of the Ischigualasto-Villa Union Basin. On the right a stratigraphic section of the basin with the position of the Ischigualasto Formation and the absolute ages.

La mayor parte de la flora preservada en esta formación está concentrada en bolsones dentro de canales fluviales y en un pantano dentro de la llanura de inundación en el tercio superior de la secuencia, dentro del Miembro Valle de la Luna (Figura 2). El propósito de este estudio es caracterizar la composición isotópica de carbono y la relación carbono-nitrógeno de la flora de la Formación Ischigualasto aportando datos que podrán ser utilizados en correlaciones y análisis globales del ciclo de carbono a través del tiempo. Dicha caracterización se hará de la siguiente manera: (i) corroborando variaciones menores en los valores isotópicos con los factores paleoecológicos locales y con las partes de la planta analizada; (ii) determinando la composición isotópica de las plantas terrestres en esta porción de Pangea y en forma secundaria la composición atmosférica durante el Triásico Superior.

CONTEXTO GEOLÓGICO

La cuenca de Ischigualasto-Villa Unión es una de la serie de cuencas continentales extensionales desarrolladas en el borde occidental de Pangea durante el Mesozoico (Milana & Alcober, 1994). La Formación Ischigualasto, es una de las últimas unidades que conforman el relleno de esta cuenca, datada en su base y en su techo en 231,4 (Rogers *et al.*, 1993; Renne *et al.*, 2010) y 225 Ma, respectivamente (Martínez *et al.*, 2011).

Esta unidad está formada por 700 m de areniscas de canal y pelitas de llanura de inundación, con desarrollo de paleosuelos acumuladas bajo un clima fuertemente estacional que varió de árido y semiárido (Miembros La Peña y Cancha de Bochas) a semihúmedo (Miembro Valle de la Luna), retornando nuevamente a las condiciones de aridez hacia el techo de la secuencia (Miembro Quebrada de la Sal) (Tabor *et al.*, 2006; Colombi, 2007; Colombi & Parrish, 2008; Currie *et al.*, 2009). Esta formación es ampliamente conocida por ser uno de los yacimientos más importantes del mundo de vertebrados del Triásico Superior, incluidos los mejor conocidos dinosaurios primitivos. Sin embargo, esta unidad no sólo es portadora de esta exquisita paleofauna (Bonaparte, 1982; Rogers *et al.*, 1993; Marsicano *et al.*, 2001; Alcober *et al.*, 2008), sino también de un completo espectro de flora fósil, entre la que se encuentran impresiones de raíces; troncos, ramas y raíces petrificadas; y palinomorfos y cutículas momificadas (Herbst, 1970a,b; Spalletti, *et al.*, 1999; Zamuner *et al.*, 2001). Controles tectónicos y climáticos durante la depositación de esta formación concentraron los niveles con fósiles de plantas entre los 350 y los 550 m de la base de la formación, dentro del Miembro Valle de la Luna (Colombi & Parrish, 2008; Currie *et al.*, 2009) (Figura 2). La edad de las asociaciones paleoflorísticas se ha determinado aproximadamente entre los 228,5 y 227,2 Ma. Esta determinación se realizó teniendo en cuenta que 700 m de espesor de sedimento se depositaron en cinco millones de años de acuerdo a las dataciones de la base y del techo, lo que da una velocidad de depositación de aproximadamente un metro cada 7000 años. Por consiguiente 350 m se habrían depositado en 2,5 Ma y 550 m en 3,8 Ma, los que restados a la datación de la base de la formación acotan temporalmente esta asociación en este rango de edad.

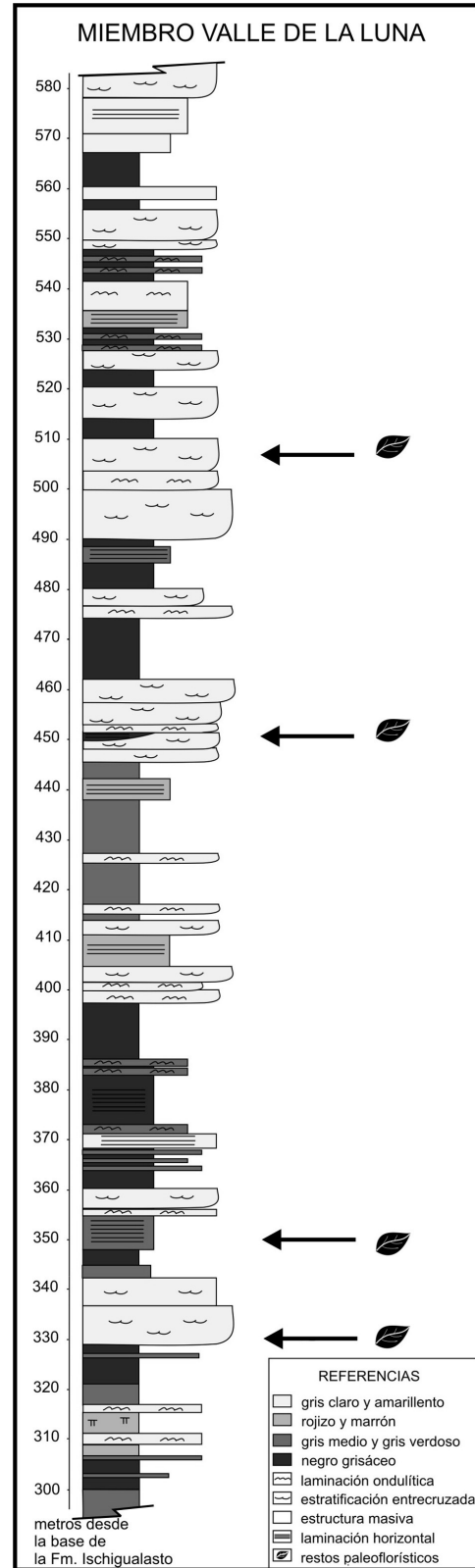


Figura 2. Columna litoestratigráfica del Miembro Valle de la Luna. El mismo va de los 300 a los 580 m desde la base de la Formación Ischigualasto. Se han incluido además la posición estratigráfica exacta de los niveles con fósiles de flora.

Figure 2. Lithostratigraphic section of the Valle de la Luna Member, approximately 300 to 580 m from the base of the Ischigualasto Formation. It also includes the exact stratigraphic position of the paleo-floristic layers.

CONTEXTO PALEOFLORESTICO

La paleoflora preservada en la Formación Ischigualasto comparte las características generales del resto de la flora triásica gondwánica (Flora de *Dicroidium*). Esta flora se establece luego de un importante recambio respecto a los elencos neopaleozoicos. La misma se caracteriza por la existencia de grupos endémicos de distribución temporal acotada al Triásico (*e.g.* *Corystospermaceae*) y algunos pocos elementos cosmopolitas (*e.g.* *Neocalamites*).

En la Formación Ischigualasto se han reconocido 21 especies, la mayoría de tipo *Corystospermaceae* (Zamuner *et al.*, 2001) (Tabla 1). En estas plantas pueden observarse diferentes tipos de adaptaciones morfológicas a áreas subtropicales con estrés hídrico (*i.e.* anillos de crecimiento, esclerófila, cutículas gruesas), típicas de plantas mesoxeromórficas desarrolladas bajo climas fuertemente estacionales (Petriella, 1985).

La flora bajo estudio consiste principalmente en cutículas momificadas de los géneros *Dicroidium*, *Jhonstonia* y

Xylopteris y tallos del género *Neocalamites*. Esta paleoflora ha sido preservada dentro del relleno de canales abandonados (diferentes grados de abandono del canal activo) y un depósito de pantano dentro de la llanura de inundación.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se colectaron más de 300 muestras de cutículas, tallos y carbón vegetal proveniente de depósitos de paleocanales abandonados y un paleo-pantano ubicados en el Miembro Valle de la Luna, en el tercio medio-superior de la Formación Ischigualasto. En el laboratorio del Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan, se identificaron los géneros de las cutículas extraídas en forma aislada o en las muestras de roca. Las muestras fueron luego etiquetadas y enviadas a los laboratorios de la Universidad de California, Davis, para ser preparadas para los análisis geoquímicos. En los laboratorios, las muestras fueron pre-tratadas con ácido clorhídrico (HCl) al 10% por 24 horas para eliminar la ganga de carbonato. Los residuos orgánicos fueron

Tabla 1. Paleoflora de la Formación Ischigualasto (Zamuner *et al.*, 2001). En la tabla se especifica especie, familia, orden, clase y división.

Table 1. Ischigualasto Formation paleoflora (Zamuner *et al.*, 2001). The table specifies the species, family, order, class and division.

GÉNERO Y ESPECIE	FAMILIA	ORDEN	CLASE	DIVISION
<i>Neocalamites carrerei</i> (Seiller) Halle	Apocalamitaceae	Equisetales	Sphenopsida	
<i>Cladophlebis mendonzaensis</i> (Geinitz) Frenguelli	Osmundaceae	Filicales	Filicopsida	
<i>Dicroidium lancifolium</i> (Morris) Gothan <i>Dicroidium odontopteroides</i> (Morris) Gothan <i>Zuberia papillata</i> (Thownrow) Artabe <i>Zuberia zuberi</i> (Szajnocha) Frenguelli <i>Johnstonia coriacea</i> (Johnston) Walkom <i>Johnstonia stelzneriana</i> (Geinitz) Frenguelli <i>Xylopteris argentina</i> (Kurtz) Frenguelli <i>Xylopteris elongata</i> (Carruthers) Frenguelli <i>Rhexoxylon piatnitzkyi</i> Archangelsky & Brett <i>emend.</i> Brett	Corystospermaceae	Caytoniales (Pteridospermas)		Tracheophyta
<i>Lepidopteris stombergensis</i> (Seward) Townrow <i>Scytophyllum neuburgianum</i> Dobruskina	Peltaspermaceae		Gymnospermopsida	
<i>Michellioa waltonii</i> Archangelsky & Brett	Zamiaceae	Cycadales		
<i>Yabiella</i> sp. <i>Yabiella brackebuschiana</i> <i>Yabiella mareyesiacca</i>		Cycadales <i>insertae sedis</i>		
<i>Pterophyllum</i> sp. <i>Taeniopteris</i> sp.		Cycadoideales Cycadophytas <i>insertae sedis</i>		
<i>Ginkgoites</i> sp. <i>Heidiphyllum elongatum</i> (Morris) Retallack	Voltziaceae	Voltziales		
<i>Araucarioxylon</i> sp. <i>Protojuniperoxylon ischigualastensis</i> Bonetti	Araucariaceae Protopinaceae	Coniferales		

luego filtrados en filtros de vidrio y secados al aire. La determinación del contenido de carbono, nitrógeno y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron llevados a cabo en un régimen de flujo continuo usando un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas marca Isoprime, en interfaz con un analizador elemental automático marca Carlo Erba. La precisión de $\delta^{13}\text{C}$ fue de 0,1‰. Estos datos fueron tabulados en hojas de cálculo y luego realizados los cálculos estadísticos elementales utilizando el mismo programa.

Del total de muestras extraídas se consideraron para este estudio sólo 97, aquellas cuyo contenido de nitrógeno superó los 2 microgramos, considerando que a partir de esta línea de corte la variación de los datos geoquímicos no estaba alterada por razones de muestreo o errores en los análisis.

RESULTADOS

La relación entre el carbono y el nitrógeno (C/N) preservada en las cutículas y tallos fósiles de la Formación Ischigualasto muestra un valor promedio de 62,5 con una desviación standard de 21,3. Mientras que el valor promedio de la relación isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) es de -25,3‰ con una desviación standard de 1 (Tabla 2).

Las proporciones C/N presentan valores apreciablemente diferentes en plantas preservadas en depósitos de canales parcialmente abandonados (los cuales tienen un aporte periódico de agua y sedimentos desde el canal activo) respecto a aquellas preservadas en depósitos de pantanos (aquellos donde ya no se reconoce dependencia con el canal activo e incluso hay desarrollo de flora y fauna autóctona) (Figura 3). La paleoflora de los depósitos de canales presenta valores promedio más positivos (84,6) que la de los pantanos (46,1). Sin embargo, esta diferenciación no se refleja en la relación isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de ninguno de los dos subambientes ($R^2 \leq 0,1$) (Figura 3).

El análisis de paralelo de las relaciones isotópicas de carbono en las cutículas de las taxas analizadas arroja los siguientes valores promedio: *Xylopteris*: -25,8‰, *Dicroidium*: -25,4‰,

Jhonstonia: -25,8‰ y *Neocalamites*: -23,8‰ (Tabla 2; Figura 4). El análisis de la varianza entre estos valores no presenta desigualdad entre el $\delta^{13}\text{C}$ de las cutículas. Sin embargo, sí mostró una varianza desigual al comparar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las cutículas (*Xylopteris*, *Dicroidium* y *Jhonstonia*) con el de los tallos de *Neocalamites* ($F = 3.541$; $df = 35.85$; $p < 0.05$).

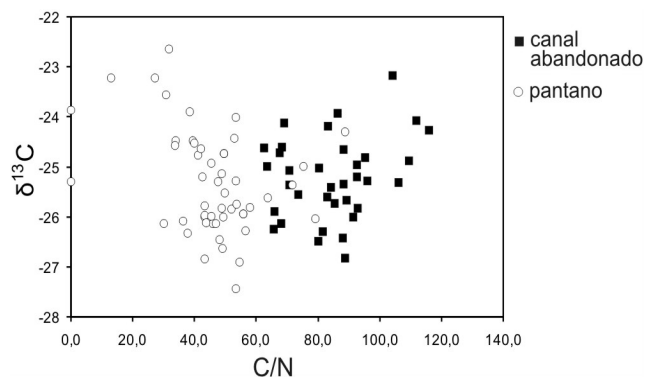


Figura 3. Diferentes valores de $\delta^{13}\text{C}$ (escala vertical) respecto a C/N (escala horizontal) de la paleoflora de la Formación Ischigualasto en función del subambiente donde se han preservado los restos. En el diagrama se diferencian los restos vegetales preservados en ambientes de paleocanal (cuadrados cerrados) con valores de C/N más altos (promedio 84,6), de aquellos restos preservados en el paleo-pantano (círculos abiertos) con valores de C/N más bajos (promedio 46,1). Estas dos nubes de puntos representan diferentes tipos de decaimiento de acuerdo a las condiciones del ambiente de preservación (oxígeno). También se observa en la figura, la falta de correlación entre $\delta^{13}\text{C}$ y C/N en ambos subambientes.

Figure 3. Different values of $\delta^{13}\text{C}$ (vertical scale) in respect to C/N (horizontal scale) preserved in the Ischigualasto Formation paleoflora related to the preserved sub-environment. It is possible to differentiate (refer to diagram) the plant remains preserved in paleo-channel (closed square) with higher values of C/N (average 84.6) to those remains preserved in the marsh (open circles) with lower values of C/N (average 46.1). These two clouds of points represent different forms of decaying, according to the environmental conditions during preservation (oxygen). In the figure, it is also possible to see the lack of correlation between $\delta^{13}\text{C}$ and C/N in both sub-environments.

Tabla 2. Resumen de los principales resultados (media, rango, desviación standard) obtenidos en el análisis de los valores de las relaciones isotópicas de carbono, $\delta^{13}\text{C}$, y de la relación carbono-nitrógeno, C/N. En la tabla se especifican valores generales, valores para los diferentes géneros y valores para las diferentes secciones a lo largo del paleo-pantano.

Table 2. Summary table of the main results (mean, range, standard deviation) obtained in the analysis of the values of carbon isotope ratios, $\delta^{13}\text{C}$, and the carbon-nitrogen ratio, C/N. The table specifies general values, as well as different values of the analyzed genus and different values corresponding to the sections along the marsh.

Parámetros estadísticos		Media (N)	Rango	Desviación standard
C:N		62.5 (97)	27.1 – 115.9	21.3
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		-25.3 (97)	-27.4 – -22.7	1.0
Taxas y componentes	$\delta^{13}\text{C}$ <i>Xylopteris</i> (‰)	-25.8 (26)	-27.4 – -23.7	0.8
	$\delta^{13}\text{C}$ <i>Dicroidium</i> (‰)	-25.4 (30)	-26.8 – -23.9	0.8
	$\delta^{13}\text{C}$ <i>Jhonstonia</i> (‰)	-25.8 (11)	-26.5 – -25.0	0.5
	$\delta^{13}\text{C}$ <i>Neocalamites</i> (‰)	-23.8 (6)	-26.4 – -23.2	0.5
Paleo-pantano (factores paleoecológicos locales)	$\delta^{13}\text{C}$ Sección 1 (‰)	-24.3 (4)	-25.9 – -23.2	1.2
	$\delta^{13}\text{C}$ Sección 2 (‰)	-24.5 (8)	-25.3 – -23.9	0.5
	$\delta^{13}\text{C}$ Sección 3 (‰)	-25.2 (6)	-26.6 – -22.7	1.6
	$\delta^{13}\text{C}$ Sección 4 (‰)	-25.2 (2)	-25.8 – -24.5	1

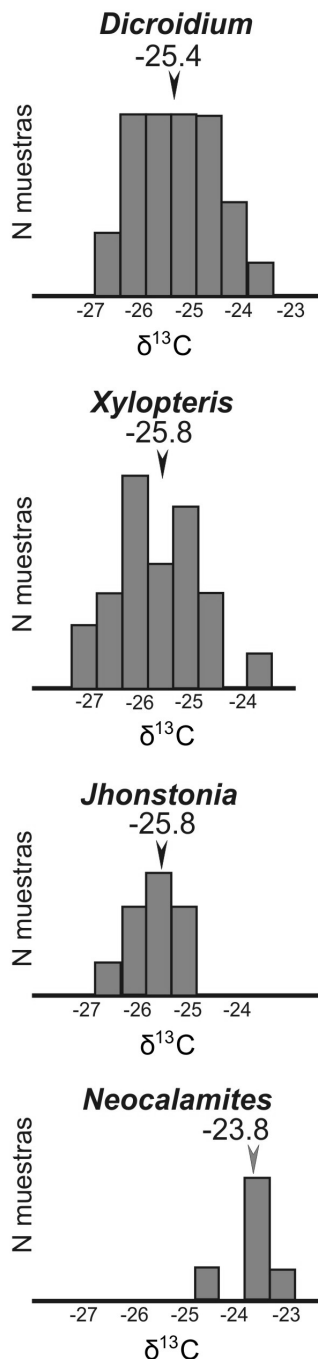


Figura 4. Histogramas comparativos donde se muestra por cada género analizado el número de muestras (vertical) según la relación isotópica de carbono, $\delta^{13}C$ y el valor promedio de esta relación. Véanse los valores similares que presentan las muestras de los diferentes géneros de cutículas (*Dicroidium*, *Xylopteris*, *Jhonstonia*, variación de 0,4‰). Mientras que el valor para las muestras de tallos de *Neocalamites* analizadas es muy diferente (variación de ~2‰ respecto a las cutículas). Este análisis representa la variación de $\delta^{13}C$ con las diferentes partes analizadas de las plantas.

Figure 4. Comparative histograms showing the number of samples analyzed (vertical) with different carbon isotope ratio, $\delta^{13}C$ and its average value for each genus. It is possible to note the similar values among the different genus of cuticles (*Dicroidium*, *Xylopteris*, *Jhonstonia*, variation of 0.4 ‰). While the average value for the stems of *Neocalamites* is very different (~2 ‰ variation respect to the cuticles sampled). This analysis represents the change in $\delta^{13}C$ with the different parts of the plant analyzed.

Por otro lado, se analizó en particular las relaciones isotópicas de carbono de la paleoflora preservada en un depósito de pantano ubicado a aproximadamente 350 m sobre la base de la Formación Ischigualasto (coordenadas 19J0603942 / 6672346). Este paleo-pantano consiste en un depósito de más de 300 m de ancho y hasta 7 m de profundidad. El mismo está compuesto de limolitas laminadas negras y pardas (Fsl), interestratificadas con escasos niveles de areniscas finas con laminación ondulítica (Sr) y numerosos horizontes de acumulaciones de cutículas horizontales y tallos de *Neocalamites* en diferentes posiciones. En este depósito predominan cutículas de *Xylopteris* y *Jhonstonia* sobre las de *Dicroidium*, más comunes en los depósitos de canales. También se han preservado conchostracos milimétricos, evidenciando el desarrollo de fauna acuática. El contacto inferior de este depósito es un banco arenoso de paleocanal con abundantes trazas de raíces carbonizadas. Para este estudio se realizaron cuatro secciones litoestratigráficas y se analizó la paleoflora preservada en cada una de ellas. La sección 1 (1,5 m de espesor) representa el área más marginal del depósito, con un promedio de $\delta^{13}C$ de -24,3‰. La sección 3 (~7 m de espesor) representa la porción más profunda del paleo-pantano, promedio de $\delta^{13}C$ de -25,2‰. Las secciones 2 (2,5 m de espesor) y la 4 (2,8 m de espesor) representan las porciones intermedias del cuerpo del pantano y los valores de $\delta^{13}C$ son -24,5‰ y -25,2‰ respectivamente (Tabla 2; Figura 5).

DISCUSIÓN

Alteración diagenética

La alteración diagenética según algunos autores comienza en el momento en el que el ser vivo muere (e.g. Müller, 1979; Graham & Kay, 1988). Sin embargo, otros autores proponen que la diagénesis sólo comienza cuando el mismo es enterrado (e.g. Lyman, 1994; Fernández-López & Fernández-Jalvo, 2002). Independientemente de cuándo comienza la diagénesis propiamente dicha, en esta contribución consideramos como alteración diagenética a todo proceso que cambia la composición química original de una planta luego de la muerte de la misma. De este modo, la primera alteración de la composición comienza con el decaimiento de la planta.

La relación entre el carbono y nitrógeno preservada en una planta deja registrado diferentes caminos de decaimiento (Grocke, 1998). La gran variabilidad observada en los valores de C/N en la paleoflora de la Formación Ischigualasto (Figura 3) responde a dos diferentes caminos de decaimiento, dependientes del subambiente de preservación. Los altos valores observados en la paleoflora preservada en depósitos de canales (84,6) se corresponden con un decaimiento aeróbico con baja actividad bacteriana (Grocke, 1998). Esto se debe a que este tipo de decaimiento produce una disminución en el contenido total de nitrógeno (Rice & Tenore, 1981; Lancelot & Billon, 1985; Benner *et al.*, 1990). La vinculación entre el decaimiento aeróbico y estos subambientes puede ser explicada por las periódicas entradas de agua con oxígeno proveniente del canal activo a los

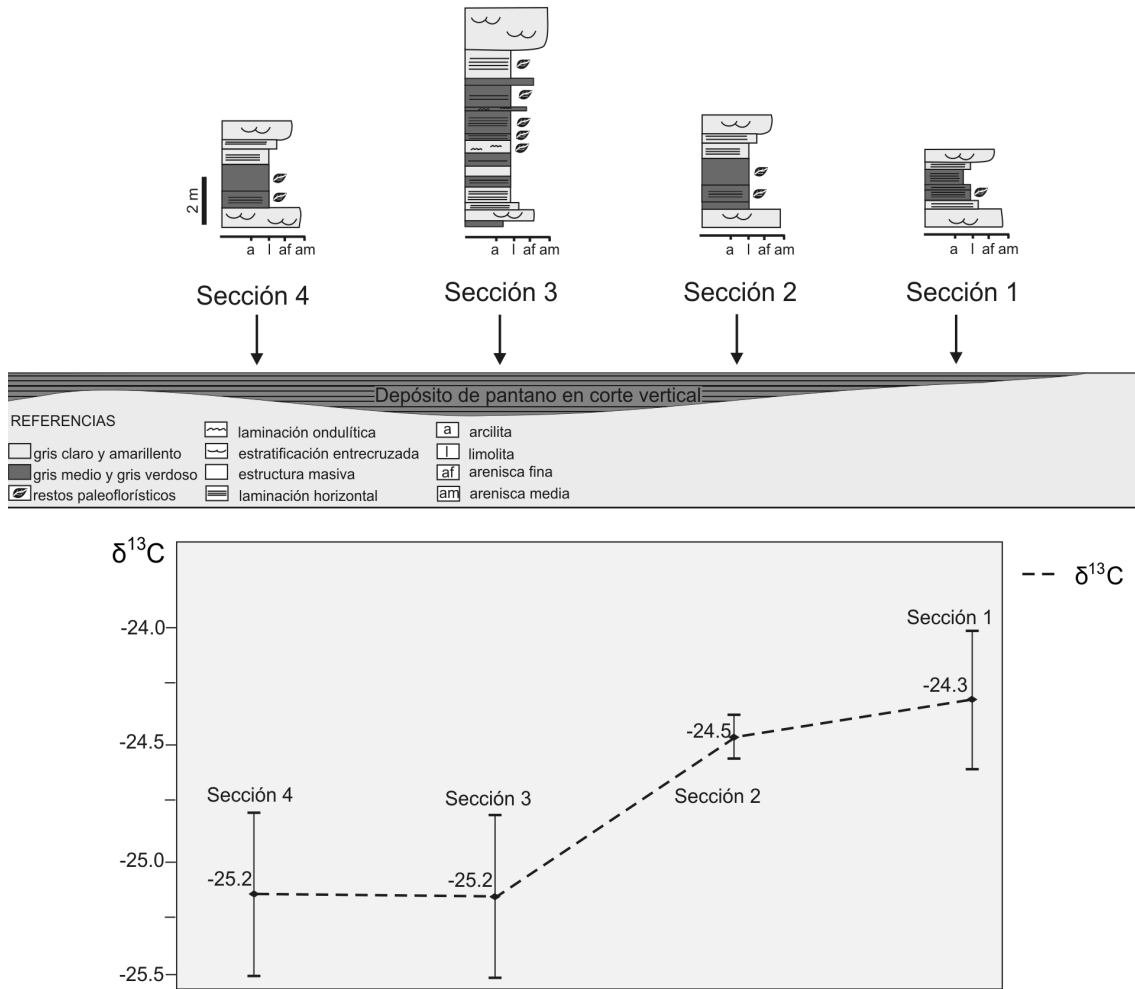


Figura 5. Análisis de los valores de la relación isotópica de carbono, $\delta^{13}C$, preservada en los restos vegetales a lo largo de un paleo-pantano. En la parte superior del gráfico pueden observarse cuatro secciones litoestratigráficas de detalle realizadas desde la zona más profunda (Sección 3) al margen (Sección 1) del cuerpo de agua y en las zonas intermedias. La Sección 4 fue realizada en una región de profundidad intermedia cercana a un alto dentro del pantano y la Sección 2 entre las secciones 3 y 1. La posición de cada sección se refleja en un perfil esquemático del paleo-pantano ubicado bajo las secciones. En la parte inferior de la figura se observa un diagrama de variación de $\delta^{13}C$ promedio para cada una de las secciones a lo largo del perfil del paleo-pantano, observándose valores más positivos hacia el margen del mismo.

Figure 5. Analysis of the values of carbon isotope ratio, $\delta^{13}C$, in plant remains preserved along a marsh deposit. At the top of the figure four detailed stratigraphic sections made from the deepest part of the water body (Section 3) to the margin can be seen (Section 1) and in the intermediate zones. Section 4 was performed in a region of intermediate depth near a high inside the marsh, while Section 2 is in between sections 3 and 1. The position of each section is reflected in a schematic profile drawing of the marsh. The bottom of the figure shows a diagram of variation of $\delta^{13}C$ averages for each of the sections along the marsh, showing higher values to the margin of the deposit.

cuerpos de agua donde las plantas sufrían el decaimiento. La participación del canal activo en el relleno de estos cuerpos de agua queda manifestado además por los numerosos niveles de areniscas con laminación ondulítica que se interestratifican con las laminas de pelitas y cutículas. Por otro lado, la posición oblicua o curvada que presentan las cutículas respecto al plano de estratificación, también indica que la depositación de las mismas estuvo relacionada con una corriente de agua.

Al mismo tiempo, la baja proporción C/N (46,1) observada en la paleoflora preservada en el paleo-pantano, refleja condiciones anaeróbicas durante el decaimiento y/o una alta actividad bacteriana (Grocke, 1998). Estos ambientes recibían el agua desde el subsuelo o de las precipitaciones,

generándose el relleno por la acreción vertical de sedimentos finos y cutículas, completamente independiente del canal activo. En estos subambientes el relleno también se produce por la acumulación de plantas autóctonas, donde la consumición y la descomposición dejan el agua desprovista de oxígeno, sin la existencia de una fuente de renovación periódica.

Es interesante destacar que la diferenciación en los valores de C/N en los diferentes subambientes resulta de esta manera una herramienta más en la diferenciación del grado de abandono de los cuerpos de agua respecto al canal activo. Muchos pantanos se desarrollan a partir de canales abandonados y es difícil reconocer en el registro geológico el grado de independencia de estos cuerpos de agua respecto al canal.

Similares resultados fueron proporcionados por un estudio comparativo entre el decaimiento aeróbico y anaeróbico en una secuencia areniscosa y pelítica del Cretácico de Australia (Grocke, 1998). Sin embargo, a diferencia de ese estudio, nosotros no observamos correlación entre la relación de C/N y la relación isotópica $\delta^{13}\text{C}$, demostrando que ninguno de los dos tipos de decaimiento afectó la relación isotópica del carbono presente en los fósiles.

La baja desviación standard de los valores obtenidos de $\delta^{13}\text{C}$ entre todas las muestras analizadas (1,0‰) comparada con la desviación standard de la flora actual (1,6‰) es otra evidencia de la falta de alteración diagenética de los restos de Ischigualasto (Bocherens *et al.*, 1993). Esta falta de alteración diagenética en las relaciones isotópicas de la Formación Ischigualasto fue detectada previamente por Moore (2002) basándose en el análisis de los nódulos carbonáticos pedogenéticos desarrollados en los niveles basales de esta formación y la materia orgánica preservada en ellos. En estos análisis se observó el fraccionamiento isotópico esperado (entre 14 y 17‰) entre los nódulos carbonáticos y la materia orgánica, que representa el dióxido de carbono de la respiración del suelo, descartando posibles alteraciones diagenéticas. Éstos valores son el producto normal por el efecto combinado de la difusión del dióxido de carbono de la respiración del suelo y el fraccionamiento isotópico entre el dióxido de carbono concentrado en el suelo y los carbonatos (Cerling, 1991).

La falta de alteración diagenética de la relación entre el carbono 13 y 12 presente en la paleoflora de Ischigualasto es fundamental para validar las discusiones en los siguientes apartados.

Variaciones de los parámetros isotópicos

La composición isotópica de carbono que una planta conserva en su estructura depende principalmente de la proporción isotópica de carbono que tenía la atmósfera donde la planta creció (*e.g.* Arens *et al.*, 2000; Grocke, 2002). Sin embargo, la forma mediante la cual la planta consume y fija en su estructura el carbono depende del tipo de camino metabólico para fijación del carbono, del tejido de la plantas (Rimmer *et al.*, 2006) y de las condiciones paleoecológicas locales del ambiente en el que la planta creció (*e.g.* Nguyen Tu *et al.*, 1999, 2002). Consecuentemente, cada uno de estos factores puede generar variaciones en mayor o en menor medida en la relación isotópica de carbono de la planta (*i.e.* la cantidad de carbono 13 que la planta consume y fija, en relación al carbono 12).

Tipo de vegetación

Sobre la base del camino metabólico mediante el cual las plantas fijan el carbono durante la fotosíntesis pueden distinguirse tres tipos de plantas. Las plantas C3 (ciclo de Calvin-Bensen), son arbustos, árboles y algunos pastos de climas templados, que si bien fijan ambos tipos de carbono tienen una marcada preferencia a fijar el carbono 12; las plantas C4 (ciclo de Hatch-Slack) son algunas plantas herbáceas de climas tropicales y pastos adaptados al clima árido, en

ellas el sistema metabólico es más eficiente en el consumo de carbono, dejando entrar en la estructura mayor cantidad de carbono 13 que las anteriores; y las plantas CAM (Crassulacean Acid Metabolism) son las plantas suculentas que alternan el tipo C3 y C4 de acuerdo a las condiciones ambientales.

Debido a la distinta eficiencia en el consumo de carbono de cada tipo de vegetación, la relación isotópica de carbono varía notablemente. Las plantas C3 tienen un rango de variación de $\delta^{13}\text{C}$ entre -23‰ y -34‰, con un valor promedio de -27‰. En cambio, la mayor eficiencia en el consumo de carbono de las plantas C4 las posiciona dentro de un rango de variaciones mucho más positivo, entre -8‰ y -16‰, con un valor medio de -13‰. Finalmente, las plantas CAM cubren todo el espectro de variación de las C3 y C4 (*e.g.* Park & Epstein, 1961; Deines, 1980; Bocherens *et al.*, 1993; Vogel, 1993).

El rango de valores de la relación isotópica de carbono de la paleoflora de la Formación Ischigualasto (-27,4‰ a -22,7‰) así como el valor medio (-25,3‰) obtenido, corresponde a los valores isotópicos de las plantas C3. Estos valores son los esperables ya que es este tipo de plantas el único que habría existido durante el Triásico. Los primeros registros seguros de la existencia de plantas C4 corresponden al Neógeno (Ehleringer *et al.*, 1991; Cerling *et al.*, 1993; Morgan *et al.*, 1994).

Variaciones según el constituyente de la planta

Las plantas están formadas por diferentes compuestos químicos entre los que se encuentran lignina, lípidos, celulosa, proteínas, azúcares y ceras. Entre estos componentes químicos existen variaciones de las relaciones isotópicas de carbono, ya que algunos están enriquecidos en ^{13}C , mientras que otros están empobrecidos (Park & Epstein, 1961; Benner *et al.*, 1987; Grocke, 1998). Las diferentes partes de las plantas están formadas por proporciones variables de estos compuestos. Así por ejemplo, los tallos están compuestos principalmente por lignina y celulosa, mientras las cutículas de las hojas por lípidos y ceras, consecuentemente las diferentes partes de la planta analizadas tendrán una relación isotópica distinta. En los estudios de carbones, dicha variación en la relación isotópica es utilizada para determinar el origen de los mismos en función de los diferentes macerales, permitiendo distinguir por sus valores más altos la vitrinita (proveniente de tallos y troncos) de la liptinita (proveniente de hojas, polen y esporas, etc.) (Rimmer *et al.*, 2006).

El análisis de los géneros más comunes preservados en la Formación Ischigualasto ha mostrado la existencia de esta variación (Figura 4). Si bien entre las cutículas no se han encontrado variaciones importantes tal como lo muestra el análisis de la varianza, existe un enriquecimiento de aproximadamente 2‰ de los valores obtenidos de los tallos de *Neocalamites* respecto a las cutículas. Este punto es importante a tener en cuenta sobre todo cuando se hacen análisis para modelos globales del ciclo de carbono y correlaciones quimioestratigráficas. El enriquecimiento observado en tallos

respecto a las cutículas y a la planta en general podría llevar a conclusiones erróneas si se tienen en cuenta estos tipos de material vegetal. Del mismo modo, es importante destacar que el valor de las relaciones isotópicas de carbono es independiente del género analizado, al menos entre las cutículas preservadas en la Formación Ischigualasto.

Variaciones con los parámetros paleoecológicos locales

Los factores paleoambientales (salinidad, stress de agua, iluminación y altitud, entre otros) causan variaciones en la absorción de carbono por parte de la planta y por lo tanto generan variaciones menores en la composición isotópica de las mismas (Bocherens *et al.*, 1993; Grocke 1998; Arens *et al.*, 2000; Nguyen Tu *et al.*, 2002). A escala local, la vinculación entre los factores paleoecológicos y la relación isotópica de carbono de la flora de la Formación Ischigualasto pudo ser observada a lo largo de un paleo-pantano (Figura 5). En este depósito se observó un incremento gradual de $\delta^{13}\text{C}$ de casi un 1‰ en menos de 100 m de extensión lateral, desde el sector más profundo del depósito de pantano (Sección 4) a los márgenes del mismo (Sección 1). El incremento en la relación isotópica de carbono observado hacia los márgenes del pantano, podría responder al stress de agua generado por la sequía estacional de los márgenes del mismo. En un clima marcadamente estacional, tal como el que se ha interpretado para la Formación Ischigualasto (Tabor *et al.*, 2006; Colombi & Parrish, 2008; Currie *et al.*, 2009), es esperable que los márgenes de cualquier cuerpo de agua se sequen estacionalmente generando estrés hídrico para las plantas que habitan este sector.

De este apartado, surgen dos importantes conclusiones. La primera de ellas es que al igual que en el caso anterior, se deben tener en cuenta los lugares de donde provienen los restos vegetales analizados y deben tratar de descartarse aquellos que provengan de zonas sometidas a estrés hídrico que pueden generar un anormal enriquecimiento en el carbono 13 respecto a las plantas que crecen bajo condiciones normales. La segunda, es el potencial que brindan los análisis isotópicos en estudios paleoecológicos, aun en una escala tan detallada como es la del presente estudio.

Composición isotópica de la paleoflora triásica e implicancias paleoatmosféricas

El valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de la paleoflora de la Formación Ischigualasto, descartando las muestras de *Neocalamites* así como también las provenientes de los sectores marginales del paleo-pantano, es de -25,4‰. Este valor es coincidente con los valores observados en la flora Triásica luego de los 230 Ma (Beerling *et al.*, 2002; Strauss & Peters-Kottig, 2003). Con anterioridad a esta edad los valores observados son más negativos (~-27‰) (Strauss y Peters-Kottig, 2003). Esta variación observada en el $\delta^{13}\text{C}$ de la paleoflora, llamativamente coincide con una variación, también hacia valores más positivos, en el $\delta^{13}\text{C}$ observado en los nódulos carbonáticos de los paleosuelos (Ekart *et al.*, 1999; Tanner *et al.*, 2001) y en el de los carbonatos marinos (Veizer *et al.*, 1999) (Tabla 3). Esta variación simultánea en los carbonatos marinos, en los paleosuelos y en la materia orgánica no puede indicar más que una perturbación en el ciclo del carbono ya sea por un evento geológico o un cambio paleoclimático acontecido alrededor de los 230 Ma, casi en el límite entre el Triásico Medio y Superior. Si bien no se pueden determinar aun con precisión las causas de dicha perturbación, cabe destacar que podría también ser la responsable de la conocida extinción durante este lapso temporal.

Finalmente, como se dijo anteriormente, la mayor parte de las variaciones observadas en $\delta^{13}\text{C}$ de la flora analizada se debe a cambios en la composición isotópica de la paleoatmósfera a lo largo del tiempo (*e.g.* Arens *et al.*, 2000). Estos autores propusieron una ecuación para obtener la relación isotópica de carbono de la paleoatmósfera a partir de la de las plantas C3. La aplicación del valor promedio obtenido en la flora de la Formación Ischigualasto, luego de descartar las muestras con anómalos enriquecimientos en carbono 13 (*Neocalamites* y áreas sometidas a estrés hídrico), a la fórmula propuesta por Arens *et al.* (2000) ($\delta^{13}\text{C}_{\text{atmCO}_2} = (\delta^{13}\text{C}_{\text{org}} + 18.67)/1.10$), permitió concluir que la relación isotópica de carbono de la atmósfera durante el Triásico Superior fue de -6,1‰. Este valor resulta ligeramente inferior (-0,5‰) al estimado para la atmósfera del Triásico Superior utilizando el $\delta^{13}\text{C}$ de los carbonatos marinos (Veizer *et al.*,

Tabla 3. Variaciones de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en carbonatos de paleosuelos, carbonatos marinos y materia orgánica a lo largo del Triásico. El asterisco indica que es un valor promedio de los datos por el autor para esa edad. Nótese la variación hacia valores más positivos a aproximadamente los 230 Ma.

Table 3. Variations of the $\delta^{13}\text{C}$ values observed in paleosols carbonates, marine limestones and organic material throughout the Triassic. The asterisk indicates an average value given by the author for the same age. Note the variation to more positive values to approximately 230 My.

Edad (Ma.)	Tanner <i>et al.</i> , 2001	Ekart <i>et al.</i> , 1999	Veizer <i>et al.</i> , 1999	Strauss & Peters-Kottig, 2003	Berling <i>et al.</i> , 2002	Esta contribución
Fuente	$\delta^{13}\text{C CO}_3$ paleosuelos	$\delta^{13}\text{C CO}_3$ paleosuelos	$\delta^{13}\text{C CO}_3$ marinos	$\delta^{13}\text{C org.}$	$\delta^{13}\text{C org.}$	
240			0,7			
235		-8,9	1,9	-27,1		
230			3,1	-27,7		
225	-7,3	-5,9	3,2	-24,4	-23,6	
220		-6,8	3,5			
215	-7,4					
210		-5,6	1,7	-25,4		
205		-5,9		-25,5	-23,9	

1999). El valor paleoatmosférico obtenido a partir de los carbonatos marinos (-5,6‰) se obtuvo utilizando el $\delta^{13}\text{C}$ de más de 15 muestras de caliza entre los 227 y los 229 Ma (3,3‰), al que se le restó un fraccionamiento isotópico de 9‰. Este fraccionamiento isotópico se calculó sumando el ~8,1‰ del fraccionamiento isotópico entre la CID del agua de mar y el CO_2 atmosférico (Zhang *et al.*, 1995) y el fraccionamiento de ~0,9‰ que se produce entre las conchas carbonáticas y el CID del agua de mar a ~25 °C (Zhang *et al.*, 1995; Jimenez-López *et al.*, 2006).

La diferencia entre ambas estimaciones para el valor de $\delta^{13}\text{C}$ de la paleoatmósfera podría deberse a que las plantas podrían absorber el carbono de la atmósfera con un fraccionamiento isotópico diferente al actual por variaciones en la fotorespiración frente a una relación entre el oxígeno y el dióxido de carbono (O_2/CO_2) atmosférico distinta (*e.g.* Berner *et al.*, 2000; Beerling *et al.*, 2002; Strauss & Peters-Kottig, 2003). Aunque también puede deberse a que los datos provenientes de los carbonatos marinos estén ligeramente afectados por diagénesis, difícil de corroborar en estas rocas (Moore, 2002), o bien que el $\delta^{13}\text{C}$ de la paleoflora de la Formación Ischigualasto esté afectado en forma general por estrés hídrico. Numerosas evidencias indican que la Formación Ischigualasto se depositó bajo un clima estacional extremo (Tabor *et al.*, 2006; Colombi & Parrish, 2008).

CONCLUSIONES

Las señales isotópicas preservadas en la asociación paleoflorística de la Formación Ischigualasto no han sido alteradas diagenéticamente, pese a que se pueden observar diferentes caminos de decaimiento de la vegetación. Los valores de la relación isotópica de carbono obtenidos de esta asociación son coincidentes con los de las plantas tipo C3, acorde con lo esperado en asociaciones triásicas.

Los valores de la relación isotópica de carbono presentan variaciones menores que deben tenerse en cuenta para la realización de estimaciones para modelos globales. Estas variaciones están relacionadas con la parte de la planta analizada y con factores paleoecológicos locales (estrés hídrico).

Descartando las variaciones menores, el valor promedio de las relaciones isotópicas de carbono es de 25,4‰. Este valor coincide con el de la paleoflora del Triásico Superior y difiere en casi 3‰ de la del Triásico Medio. Esta variación es coincidente con variaciones observadas en el mismo lapso de tiempo en los carbonatos marinos y en los paleosuelos lo que indicaría una perturbación en el ciclo del carbono producida en el Mesozoico Inferior hacia valores más positivos de $\delta^{13}\text{C}$. Esta perturbación podría indicar un proceso geológico o cambio climático de alcance global, el cual probablemente sea la causa de la conocida extinción ocurrida en este mismo lapso temporal.

En función de los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de la paleoflora analizada se estimó la $\delta^{13}\text{C}$ de la paleoatmósfera como -6,1‰. Este valor es ligeramente más negativo que el estimado utilizando carbonatos marinos y podría deberse a una diferencia en el fraccionamiento isotópico de las plantas por una

variación del contenido O_2/CO_2 de la atmósfera, a una ligera diagénesis de los carbonatos marinos o bien a alteraciones generales de $\delta^{13}\text{C}$ por estrés hídrico de la flora bajo estudio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente a los revisores T.L. Dutra y J.B.D. Ferrer por sus valiosos comentarios que mejoraron notablemente este manuscrito. Asimismo, agradecemos a los laboratorios de la Universidad de California por los análisis geoquímicos. Nuestro más sincero agradecimiento a O. Alcober y R. Martínez por su apoyo en las tareas de campaña. Este trabajo fue financiado por el programa "Faculty for the Future" de la Fundación Schlumberger.

REFERENCIAS

- Alcober, O.; Martínez, R. & Colombi, C. 2008. *Parque Provincial Natural Ischigualasto. La cuna de los dinosaurios. Sitios de Interés Geológico de la República Argentina*. Buenos Aires, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, p. 145-162 (Anales 46-I).
- Arens, N.C.; Jahren, A.H. & Amundson, R. 2000. Can C3 plants faithfully record the carbon isotopic composition of atmospheric carbon dioxide? *Paleobiology*, **26**:137-164.
- Beerling, D.J. & Berner, R.A. 2002. Biogeochemical constraints on the Triassic-Jurassic boundary carbon cycle event. *Global Biogeochemical Cycles*, **16**:101-113.
- Beerling, D.J.; Lake, J.A.; Berner, R.A.; Hickey, L.J.; Taylor, D.W. & Royer, D.L. 2002. Carbon isotope evidence implying high O_2/CO_2 ratios in the permo-carboniferous atmosphere. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **66**:3757-3767.
- Berner, R.; Fogel, M.L.; Sprague, E.K. & Hudson, R.E. 1987. Depletion of $\delta^{13}\text{C}$ in lignin and its implications for stable carbon isotopes studies. *Nature*, **329**:708-710.
- Benner, R.; Hatcher, P.G. & Hedges, J.I. 1990. Early diagenesis of mangrove leaves in a tropical estuary: Bulk chemical characterization using solid-state ^{13}C NMR and elemental analyses. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **54**:2003-2013.
- Berner, R.A.; Petsch, S.T.; Lake, J.A.; Beerling, D.J.; Popp, B.N.; Lane, R.S.; Laws, E.A.; Westley, M.B.; Cassar, N.; Woodward, F.I. & Quick, W.P. 2000. Isotope fractionation and atmospheric oxygen: implications for Phanerozoic O_2 evolution. *Science*, **287**:1630-1633.
- Bocherens, H.; Friis, E.M.; Mariotti, A. & Pedersen, K.R. 1993. Carbon isotopic abundances in Mesozoic and Cenozoic fossil plants: paleoecological implications. *Lethaia*, **26**:347-358.
- Bonaparte, J. F. 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **2**:362-71.
- Cerling, T.E. 1991. Carbon dioxide in the atmosphere: evidence from Cenozoic and Mesozoic paleosols. *American Journal of Science*, **291**:377-400.
- Cerling, T.E.; Wang, Y. & Quade, J. 1993. Expansion of C4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature*, **361**:344-345.
- Colombi, C.E., 2007. Historia tafonómica de las comunidades fósiles de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior, Carniense), San Juan, Argentina. Departamento de Geología, Universidad Nacional de San Juan, Tesis Doctoral, 333 p.
- Colombi, C.E. & Parrish, J.T. 2008. Late Triassic environmental

- evolution in Southwestern Pangea. Plant taphonomy of the Ischigualasto Formation. *Palaios*, **23**:778-795.
- Currie, B.S.; Colombi, C.E.; Tabor, N.A.; Shipman, T.C. & Montañez, I.P. 2009. Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, **27**:74-87.
- Deines, P. 1980. The isotopic composition of reduced carbon. In: A. Fritz & P. Fontes (eds.) *The Terrestrial Environment. Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*, Elsevier Scientific Press, p. 329-434.
- Ehleringer, J.R.; Klasse, S.; Clayton, C.; Sherrill, D.; Fuller-Holbrook, M.; Fu, Q. & Cooper, A. 1991. Carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in common bean. *Crop Science*, **31**:1611-1615.
- Ekart, D.; Cerling, T.E.; Montanez, I.P. & Tabor, N.J. 1999. A 400 million year carbon isotope record of pedogenic carbonate: implications for paleoatmospheric carbon dioxide. *American Journal of Science*, **299**:805-827.
- Fernández-López, S.R. & Fernández -Jalvo, Y. 2002. The limits between biostratigraphy and fossilization. In: M. De Renzi; M.V. Pardo Alonso; M. Belichón; E. Peñalver; P. Montoya & A. Márquez-Aliaga (eds.) *Current topics on taphonomy and fossilization*. Valencia Press, p. 27-36.
- Graham, R.W. & Kay, M. 1988. Taphonomic comparison of cultural and non-cultural faunal deposits at the Kimmswick and Barnhart sites, Jefferson County, Missouri. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences*, **33**:227-240.
- Grocke, D.R. 1998. Carbon-isotope analyses of fossil plants as a chemostratigraphic and paleoenvironmental tool. *Lethaia*, **31**:1-13.
- Grocke, D.R. 2002. The carbon isotopic composition of ancient CO₂ based on higher plant organic matter. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series A*, **360**:633-658.
- Herbst, R. 1970a. Estudio palinológico de la cuenca de Ischigualasto-Villa Unión (Triásico), provincias de San Juan-La Rioja. 1. Introducción, 2. Monoaperturados. *Ameghiniana*, **7**:83-97.
- Herbst, R. 1970b. Estudio palinológico de la cuenca de Ischigualasto-Villa Unión (Triásico), provincias de San Juan-La Rioja. 3. Esporas triletes. *Ameghiniana*, **9**:280-288.
- Hesselbo, S.P.; Morgans-Bell, H.S.; McElwain, J.; McAllister Rees, P.; Robinson, S.A. & Ross, E. 2003. Carbon cycle perturbation in the Middle Jurassic and accompanying changes in the terrestrial paleoenvironments. *The Journal of Geology*, **111**:259-276.
- Jahren, A.H. & Arens, N.C. 2009. Prediction of atmospheric $\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2}$ using plant cuticle isolated from fluvial sediment: tests across a gradient in salt content. *Palaios*, **24**:394-401.
- Jimenez-López, C.; Romanek, C.S. & Caballero, E. 2006. Carbon isotope fractionation in synthetic magnesian calcite. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **70**:1163-1171.
- Koch, P.; Zachos, J. & Gingerich, P. 1992. Correlation between isotope records in marine and continental carbon reservoirs near the Paleocene-Eocene boundary. *Nature*, **358**:319-322.
- Lancelot, C. & Billen, G. 1985. Carbon- nitrogen relationships in nutrient metabolism of coastal marine ecosystems. In: H.W. Jannasch & P.J. Williams (eds.) *Advances in aquatic Microbiology* 3. Academic Press, p. 263-321.
- Lyman, R.L. 1994. *Vertebrate taphonomy*. 1c ed. Cambridge Manuals in Archaeology. Cambridge University Press, 524 p.
- Marsicano, C.; Gallego, O. & Arcucci, A., 2001. Faunas del Triásico: relaciones, patrones de distribución y sucesión temporal. In: A.E. Artabe; E.M. Morel & A.B. Zamuner (eds.) *El Sistema Triásico en la Argentina*, Fundación Museo de La Plata Francisco Pascasio Moreno, p. 131-141.
- Martínez, R.N.; Sereno, P.C.; Alcober, O.A.; Colombi, C.E.; Renne, P.R.; Montañez, I.P. & Currie, B.S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the Dinosaur Era in southwestern Pangea. *Science*, **331**:206-210.
- Milana, J.P. & Alcober, O.A. 1994. Modelo tectosedimentario de la Cuenca triásica de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **24**:217-235.
- Moore, K.A. 2002. Coupled organic and carbonate isotope analysis of Late Triassic paleosols, Ischigualasto Basin, NW Argentina. Department of Geology, University of California, M. Sc. thesis, 105 p.
- Morgan, M.E.; Kingston, J.D. & Marino, B.D. 1994. Carbon isotopic evidence for the emergence of C₄ plants in the Neogene from Pakistan and Kenya. *Nature*, **367**:162-165.
- Müller, A.H. 1979. Fossilization (Taphonomy). In: R.A. Roinson & C. Teichert (eds.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A, Introduction*, Geological Society of America & University of Kansas Press, p. A2-A78.
- Nguyen Tu, T.T.; Bocherens, H.; Mariotti, A.; Pons, B.F.; Broutin, J.; Derenne, S. & Largeau, C. 1999. Ecological distribution of Cenomanian terrestrial plants based on ¹³C/¹²C ratios. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **145**:79-93.
- Nguyen Tu T.T.; Kvacek, J.; Ulicny, D.; Bocherens, H.; Mariotti, A. & Broutin, J. 2002. Isotope reconstruction of plant palaeoecology: case study of Cenomanian floras from Bohemia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **183**:43-70.
- Park, R. & Epstein, S. 1961. Metabolic fractionation of C¹³ and C¹² in plants. *Plant Physiology*, **36**:133-138.
- Petriella, B.T. 1985. Caracteres adaptativos y autoecología de las Crystospermaceae. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA, 3, 1984. *Memorias*, Ciudad de Mexico, p. 53-57.
- Renne, P.R.; Mundil, R.; Balco, G. Min, K. & Ludwig, K.R. 2010. Joint determination of 40K decay constants and 40Ar*/40K for the Fish Canyon sanidine standard: a leap in accuracy for 40Ar/39Ar geochronology. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **74**:5349-5367.
- Rice, D.L. & Tenore, K.R. 1981. Dynamics of carbon and nitrogen during the decomposition of detritus derived from estuarine macrophytes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **13**:681-690.
- Rimmer, S.M.; Rowe, H.D.; Taulbee, D.N. & Hower, J.C. 2006. Influence of maceral content on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in a Middle Pennsylvanian coal. *Chemical Geology*, **225**:77-90.
- Rogers, R.R.; Swisher, C.C.; Sereno, P.C.; Monetta, A.M.; Foster, C.A. & Martínez, R.N. 1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of dinosaur origins. *Science*, **260**:794-797.
- Spalletti, L.; Artabe, A.; Morel E. & Brea, M. 1999. Biozonación paleoflorística y cronoestratigráfica del Triásico argentino. *Ameghiniana*, **36**:419-451.
- Strauss, H. & Peters-Kottig, W. 2003. The Paleozoic to Mesozoic carbon cycle revisited: the carbon isotopic composition of terrestrial organic matter. *Geochimica, Geophysics, Geosystems*, **4**:1083-1098.
- Tabor, N.J.; Montañez, I.P.; Kelso, K.A.; Currie, B.; Shipman, 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, Special Paper*, **416**:17-42.
- Tanner, L.H.; Hubert, J.F. & Coffey, B.P. 2001. Stability of atmospheric CO₂ across the Triassic-Jurassic boundary. *Nature*, **411**:675-677.
- Veizer, J.; Ala, D.; Azmy, K.; Bruckschen, P.; Buhl, D.; Bruhn, F.; Carden, G.; Diener, A.; Ebner, S.; Godderis, Y.; Jasper, T.; Korte, C.; Pawellek, F.; Podlaha, O. & Strauss, H. 1999. ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr and δ¹⁸O evolution of Phanerozoic seawater. *Chemical Geology*, **161**:59-88.
- Vogel, J.C. 1993. Variability of carbon isotopic fractionation during photosynthesis. In: J.R. Ehleringer; A.E. Hall & G.D. Farquhar (eds.) *Stable isotopes and plant carbon-water relations*, Academic Press, p. 29-46.
- Zamuner, A.B.; Zavattieri, A.M.; Artabe, A.E. & Morel, E.M. 2001. Paleobotánica. In: A.E. Artabe; E.M. Morel & A.B. Zamuner (eds.) *El Sistema Triásico en la Argentina*, Fundación Museo de La Plata Francisco Pascasio Moreno, p. 143-184.
- Zhang, J.; Quay, P.D. & Wilbur, D.O. 1995. Carbon isotope fractionation during gas-water exchange and dissolution of CO₂. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **59**(1): 107-114.

Received in June, 2010; accepted in March, 2011.