

Caracterización de las provincias fitogeográficas triásicas del Gondwana extratropical

Analia E. ARTABE^{1,2} Eduardo M. MOREL^{1,3}, y Luis A. SPALLETTI^{2,4}

Abstract. CHARACTERIZATION OF THE PHYTOGEOGRAPHIC TRIASSIC PROVINCES FROM THE EXTRATROPICAL GONDWANA. The Triassic distribution of plants in Gondwanaland is analyzed and the major biogeographic units -realm, areas and provinces- are defined using a taxonomic criterion. The Triassic Gondwana Realm with the "Dicroidium Flora" is characterized by Corystospermaceae and typical endemic genera; the endemism also appear in pan-global genera with species restricted to Gondwanaland. This first-rank unit may be divided into two second-rank units: the Tropical and Extratropical areas, characterized respectively by the Onslow and Ipswich Microfloras. Also, the Extratropical area shows a significant proportion of endemic genera and species. Within the Extratropical area, the phytogeographic distribution of distinctive suites of taxa allows to recognize two (Southwestern and Southeastern) provinces. These provinces are defined on the basis of heterogeneous and disjunct distribution of species as well as variations in biodiversity of some groups of plants. Provincialism is the result of interrelated factors, among which environmental/climatic patterns played an essential role. Thus, the Southwestern Gondwana province is related mostly with dry subtropical climate, whilst the Southeastern province developed under warm temperate and humid conditions.

Resumen. En este trabajo se analizan las distribuciones de las plantas triásicas gondwánicas y se definen las unidades fitogeográficas de mayor rango -reino, áreas y provincias-, usando un criterio taxonómico. El Reino Triásico de Gondwana, con la "Flora de *Dicroidium*", está caracterizado por las Corystospermaceae y géneros endémicos típicos; el endemismo también aparece en géneros de distribución cosmopolita con especies restringidas al Gondwana. Esta unidad de primer rango puede ser dividida en dos unidades de segundo rango: las áreas Tropical y Extratropical, caracterizadas respectivamente por las Microfloras de Onslow e Ipswich. A su vez, el área Extratropical muestra megaflores con una significativa proporción géneros y especies endémicas. Dentro del área Extratropical, la distribución fitogeográfica de diferentes grupos de taxones permite reconocer dos provincias en el Sudoeste y Sudeste del Gondwana. Estas provincias están definidas sobre la base de la distribución heterogénea y disyunta de especies así como por variaciones en la biodiversidad de algunos grupos de plantas. El provincialismo es la resultante de factores interrelacionados, entre los cuales los patrones ambientales/climáticos juegan un papel esencial. Así, la provincia del Sudoeste del Gondwana se relaciona principalmente con un clima subtropical seco, mientras que la del Sudeste se desarrolla bajo condiciones templado/cálidas y húmedas.

Key words. Triassic. Gondwanaland. Phytogeography. Floristic provincialism.

Palabras clave. Triásico. Gondwana. Fitogeografía. Provincialismo florístico.

Introducción

La diferenciación de regiones florísticas con floras relativamente uniformes en lugares determinados de la geósfera se relaciona con las historias evolutivas de los grupos a través del tiempo geológico, y es el resultado del desarrollo espacio-temporal de diferen-

tes estirpes de taxones. En este sentido, la distribución paleofitogeográfica mesozoica se correlaciona con la evolución más o menos independiente de los elencos florísticos que caracterizaron a cada una de las grandes unidades fitogeográficas individualizadas en la Pangea a partir del Paleozoico Tardío. Así, las diferencias existentes entre la flora triásica del Reino Gondwánico respecto del Reino Laurásico se corresponden con la historia evolutiva particular de los grupos que las integraron (Meyen, 1982, 1987; Dobruskina, 1993). Teniendo en cuenta que cada región florística expresaría el territorio ocupado por diferentes grupos de taxones y que el total de estirpes vegetales de un área determinada representaría a la "Flora" de tal territorio (von Denffler *et al.*, 1986), se ha utilizado tradicionalmente el concepto de "Flora

¹Departamento de Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. aartabe@museo.fcnym.unlp.edu.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

³ Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC). emorel@museo.fcnym.unlp.edu.ar

⁴ Centro de Investigaciones Geológicas, Facultad de Ciencias Naturales y Museo-CONICET. Calle 1 N° 664, 1900 La Plata, Argentina. spalle@cig.museo.unlp.edu.ar

de *Dicroidium*" *sensu lato* para designar el registro florístico triásico correspondiente al continente de Gondwana.

En el presente estudio, y sobre la base de la distribución florística triásica en el Gondwana se reconocen las unidades fitogeográficas de mayor rango taxonómico como reino, áreas y provincias. Se define el Reino Triásico Gondwánico, las áreas Tropical y Extratropical, y sobre la base de las particularidades florísticas observadas en el sudeste y sudoeste del Gondwana Extratropical se delimitan dos provincias fitogeográficas.

Teniendo en cuenta que las reconstrucciones paleofitogeográficas son el resultado de los datos utilizados, el aumento artificial de la biodiversidad provocado por la nomenclatura paleobotánica -disociación de taxones en sus partes constitutivas como raíces, tallos, hojas, etc.- se contrarrestó utilizando -en cada grupo- tallos u hojas exclusivamente. Esto a su vez minimizó las diferencias de criterio en la delimitación genérica y específica de algunas hojas, ya que cuando estuvieron disponibles, se utilizaron tallos, porque por ser órganos conservativos ejemplifican mejor la variabilidad de los grupos. Por otro lado, y considerando que no se pretende en esta primera aproximación realizar un estudio exhaustivo de la biodiversidad, se trataron los géneros más representativos del Triásico Gondwánico que hacen a la diferenciación fitogeográfica cualitativa. En cuanto a la elección de las unidades biogeográficas, se utilizó el esquema propuesto por Meyen (1987) y Dobruskina (1993) ya que facilita la comparación con las floras nórdicas.

Reinos florísticos de la Pangea permo-triásica

Para el Paleozoico Tardío se reconocen cuatro unidades fitogeográficas de máximo rango taxonómico (reinos o provincias) caracterizados por sus respectivas "Floras" (Archangelsky, 1970, 1990, 1996; Meyen, 1987; Di Michele y Hook, 1992; Anderson, 1999; Anderson *et al.*, 1999; figura 1). El Reino Euroamericano (= Atlántico) se extiende desde el Ecuador hasta los 30° N y se subdivide en dos áreas o provincias; la del oeste de Norte América y la del este de Norte América y Europa (Meyen, 1982, 1987; Archangelsky, 1990; Di Michele y Hook, 1992; Wagner, 1993; Kerp, 1996). El Reino Cathaysico se desarrolla en el sudeste de Asia y en él se reconocen dos áreas al norte y al sur de China (Meyen, 1987; Li Xingxue, 1996). Aunque comparte géneros y especies con el Reino Euroamericano, durante el Pérmico se produjo un gradual incremento de los taxones endémicos. El Reino de Angará (Meyen, 1982, 1987; Naugolnykh y Kerp, 1996) se extiende por Siberia, el te-

rritorio de los Urales y Mongolia, y para el Pérmico se subdivide en dos áreas -Angará y Subangará- definidas, respectivamente, por la presencia de las floras de Angará y floras mixtas (caracterizadas por elementos típicos de Angará con formas euroamericanas y cathaysicas). Según Wang Zi-Qiang (1996), durante el Pérmico, elementos del Reino Euroamericano (Este de Europa) y del Cathaysico (Norte de China) avanzó sobre el territorio de Angará (Siberia), produciendo una migración marcadamente asimétrica. Por último el Reino Gondwánico se subdivide en cuatro provincias (Archangelsky, 1990). La Paleoequatorial en el norte de Sudamérica y África posee gran cantidad de taxones euroamericanos. La Paleontártica, en altas latitudes (entre 60° y 90° S), está caracterizada por la presencia de floras puras de *Glossopteris* Brongniart. Entre los 30° y 60° S se definen dos provincias: la del Oeste del Gondwana (Nothoafroamericana) con floras de mezcla integradas por taxones panecuatorial y subantárticos y la del Este del Gondwana (Australia y áreas vecinas) donde los taxones panecuatorial son raros o están ausentes (Archangelsky y Arrondo, 1969, 1975; Archangelsky, 1990, 1996; McLoughlin, 1994; Pant, 1996).

A fines del Pérmico y principios del Triásico se produjeron grandes cambios en los elencos florísticos determinados por la aparición simultánea, en diferentes linajes de plantas, de tipos adaptativos nuevos (*sensu* Dobruskina, 1993), distintos de los presentes en sus antepasados paleozoicos. Así, las floras paleofíticas (tipo adaptativo generalizado en las plantas paleozoicas) dieron lugar a las floras mesofíticas (tipo adaptativo generalizado en las plantas mesozoicas). Según Dobruskina (1993) el aspecto mesofítico de las floras depende principalmente de la ausencia de los elementos dominantes de las floras paleofíticas como las lycofitas-esfenofitas arborescentes, y helechos del Reino Euroamericano, las gigantopterideas y tingias del Reino Cathaysico, las cordaitales del Reino Angárico y las Glossopteridales del Reino Gondwánico. El proceso evolutivo de reemplazo por morfotipos diferentes ocurrió en todos los clados paleozoicos y así las lycofitas, esfenofitas, filicofitas, pteridospermas, cycadofitas y coniferofitas dieron lugar a las Isoetaceae (= Pleuromeiaceae, *Pleuromeia* Corda), Apocalamitaceae (*Neocalamites* Halle), Osmundaceae (*Cladophlebis* Brongniart *emend.* Frenguelli), Peltaspermeaceae [*Lepidopteris* (Schimper) Townrow], Corystospermeaceae (*Zuberia* Frenguelli, *Dicroidium* Gothan *emend.* Townrow), Cycadales (*Nilssonia* Brongniart, *Pseudoctenis* Seward) y Voltziaceae. Tanto en el Hemisferio Norte como en el Hemisferio Sur, el reemplazo de elementos paleofíticos por los mesofíticos en las asociaciones de plantas parece ser un proceso gradual en las zonas pantropicales (Meyen, 1987; Dobruskina, 1993; McLoughlin *et al.*, 1997) y

abrupto en las regiones extratropicales (Retallack, 1995; Retallack *et al.*, 1996). No obstante, debe señalarse que los registros fósiles en las regiones tropicales triásicas gondwánicas son pobres y las sucesiones están frecuentemente compuestas por facies de capas rojas.

En el Hemisferio Norte, las diferencias paleofitogeográficas triásicas son menos marcadas que durante el Pérmico (figura 2). Según Meyen (1987) y Dobruskina (1993), durante el Triásico se reconoce un solo Reino, el Laurásico; así, el Reino extraecuatorial de Angará se preserva en el Triásico como un área (Área de Angará = Área Siberiano-Canadiense) mientras que los Reinos ecuatoriales (Euroamericano y Cathaysico) se sintetizan en el Área Europeo-Sínica. El área de Angará está caracterizada por esfenofitas, helechos (*Cladophlebis*, *Todites* Seward), Peltaspermaceae (*Lepidopteris*, *Dellephyllum* Doweld (= *Scytophyllum* Bornemann), *Glossophyllum* Kräusel y Ginkgoales [*Sphenobaiera* (Florin) Harris y Millington]). Las Czekanowskiales y las Caytoniales (*Sagenopteris* Presl) son raras mientras que las cycadofitas y Dipteridaceae están ausentes (Ash y Basinger, 1991). El área Europeo-Sínica se define por la presencia de las Peltaspermaceae, además de Bennettitales

(*Pterophyllum* Brongniart, *Sturiella* Kräusel), Caytoniales (*Sagenopteris*), Czekanowskiales (*Czekanowskia* Heer), Ginkgoales (*Ginkgoites* Seward, *Sphenobaiera*), Cycadales (*Nilssonia*, *Ctenis* Lindley & Hutton), Marattiales (*Asterotheca* Presl in Corda), helechos (*Cladophlebis*, *Clathropteris* Brongniart, *Camptopteris* Presl, *Phlebopteris* Brongniart, *Danaeopsis* Herr), esfenofitas (*Equisetites* Sternberg, *Neocalamites*), Voltziaceae (*Cycadocarpidium* Nathorst, *Tricranolepis* Roselt, *Swedenborgia* Nathorst, *Podozamites* Braun) y posiblemente Pinaceae y Podocarpaceae. Durante el Triásico Medio-Superior, las Peltaspermaceae laurásicas fueron componentes principales de las floras (Lemoigne, 1988; Dobruskina, 1993, 1995) y tanto en el área Siberiano-Canadiense como en la Europea-Sínica, la "Flora de *Dellephyllum* (= *Scytophyllum*)" caracteriza el Ladiniano-Carniano, mientras que la "Flora de *Lepidopteris*" define al Noriano-Retiano. Con orientación Oeste-Este, en el Área Europeo-Sínica se reconocen tres provincias: la Europea, la del Centro de Asia y la del Este de Asia. Norte América podría corresponder a otra provincia de esta área. Aunque presenta numerosos géneros en común con Eurasia (*Selaginellites* Zeiller, *Neocalamites*, *Equisetites*, *Todites*, *Phlebopteris*, *Clathropteris*, *Pseudoctenis*, *Zamites*

Reinos Florísticos del Pérmico

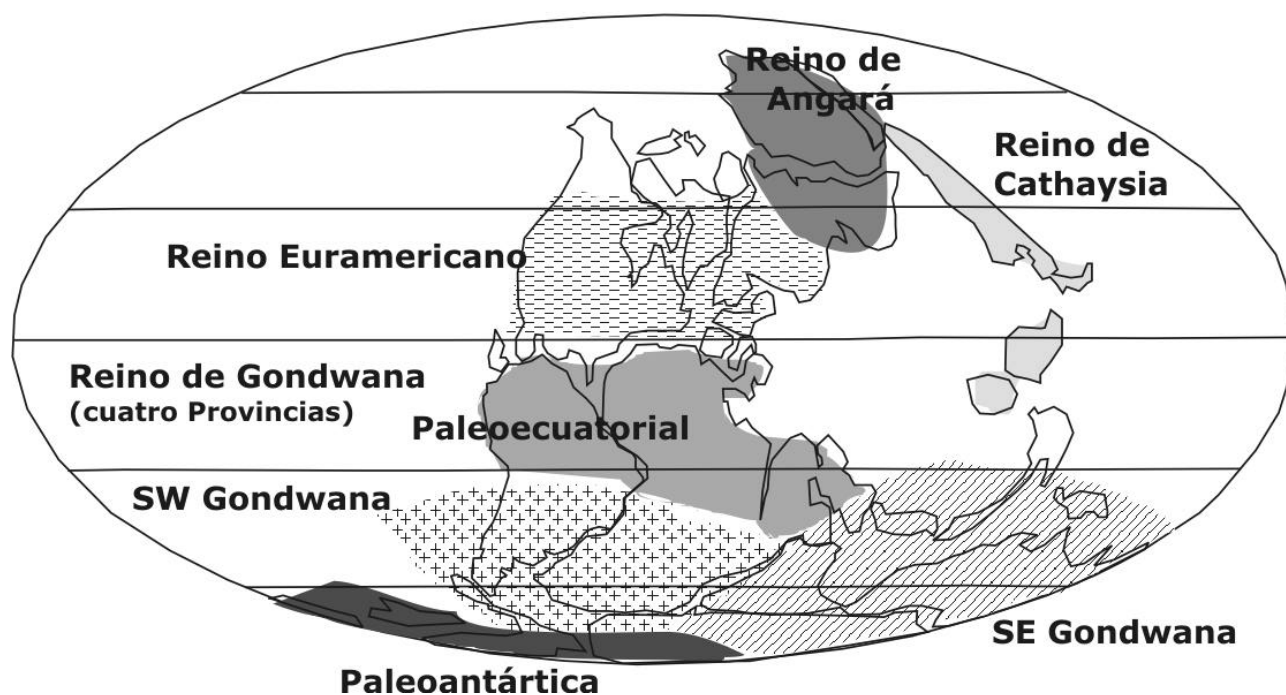


Figura 1. Distribución de los Reinos Paleoflorísticos durante el Pérmico (*sensu* Meyen, 1987; Archangelsky, 1990). / *Distribution of Permian Paleofloristic Realms* (*sensu* Meyen, 1987; Archangelsky, 1990).

Reinos Florísticos del Triásico

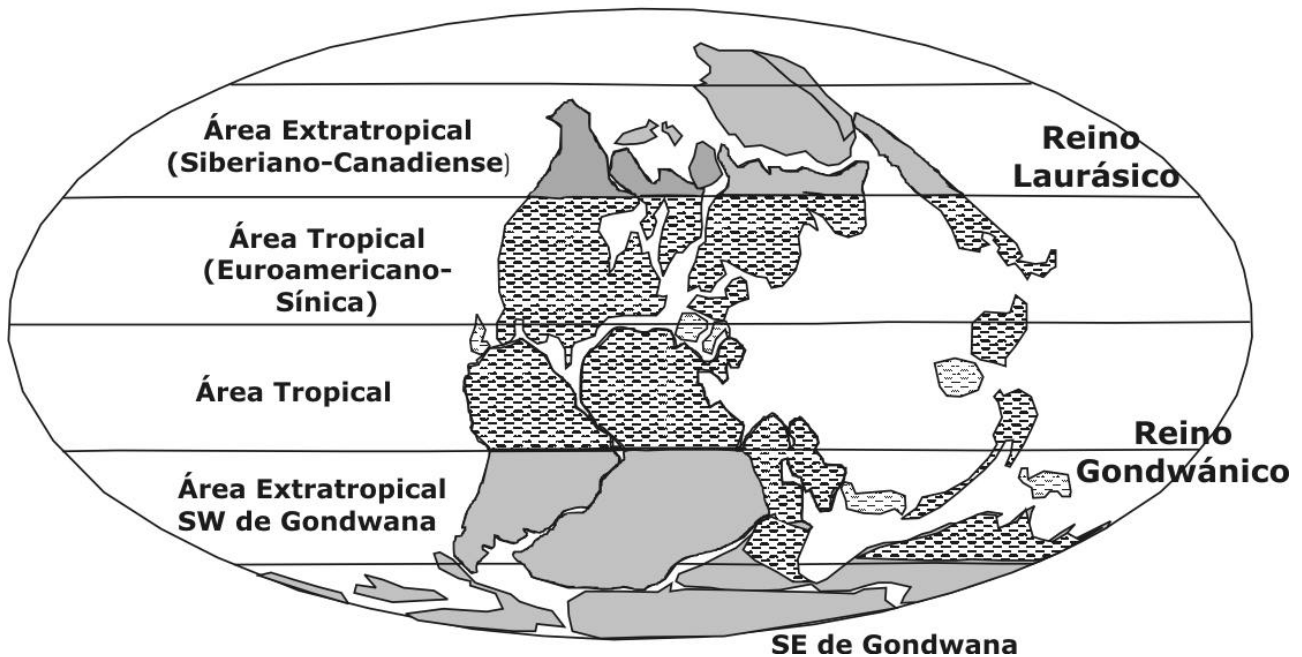


Figura 2. Distribución de los Reinos Paleoflorísticos durante el Triásico (modificado de Meyen, 1987; Dobruskina, 1993). / *Distribution of Triassic Paleofloristic Realms (modified from Meyen, 1987; Dobruskina, 1993).*

Brongniart, *Otozamites* Braun, *Brachyphyllum* Brongniart, *Voltzia* Brongniart) se diferencia por la presencia de taxones endémicos como *Dinophyton* Ash, *Marcouia* Ash, *Eoginkgoites* Bock y la notoria ausencia de Peltaspermeaceae, Ginkgoales y Czekanowskiales (Ash, 1980, 1985, 1991, 2001; Ash y Morales, 1993; Ash y Litwin, 1996; Weber, 1993; Weber y Zamudio-Varela, 1995; Wing y Sues, 1992; Axsmith *et al.*, 1995, 1998a).

En el Reino Gondwánico, caracterizado por las "Floras de *Dicroidium*", se reconocieron dos unidades fitogeográficas. La primera, tropical (< 30° S) y que puede alcanzar latitudes mayores por la influencia del corredor cálido húmedo de Tethys (figura 3), está definida por las Microfloras de Onslow, con asociaciones dominadas por gimnospermas, con muchos taxones en común con las palinofloras europeas. La segunda, extratropical (> 30° S), determinada por las Microfloras de Ipswich, se caracteriza por bisacados simples, granos monosulcados y esporas de pteridofitas con distribución restringida. Estas unidades fitogeográficas fueron definidas como provincias para Australasia (Dolby y Balme, 1976; de Jersey y McKellar, 1981; de Jersey y Raine, 1990; Foster *et al.*, 1994), pero al ser reconocidas en Sudamérica, Sudáfrica y Antártida (Anderson y Anderson, 1993; Zavattieri y Batten, 1996; Ottone y Azcuy, 1998;

Zamuner *et al.*, 2001) se demuestra que tienen un alcance territorial mayor, y son tratadas aquí como áreas.

Factores causales del recambio florístico permo-triásico

En el Gondwana el recambio florístico de fines del Pérmico y principios del Triásico se establece a través de una importante modificación de grupos con alta categoría taxonómica e implica la sustitución temporal de diferentes clados de pteridospermas -Glossopteridaceae en el Pérmico y *Corystospermaceae* en el Triásico-. La desaparición de las *Glossopteridaceae* pérmicas se podría justificar por el establecimiento de un clima megamonzónico a escala global (Parrish, 1993). Esto provocó el desarrollo simétrico, a ambos lados del Ecuador, de zonas subtropicales que se extendieron hasta altas latitudes concomitantemente con la desaparición del cinturón intertropical húmedo y las zonas templado-frías (Ziegler *et al.*, 1993; Scotese *et al.*, 1999; Rees, 2002). Aunque este grupo tuvo suficiente plasticidad ecológica como para vivir en áreas periglaciales como elementos dominantes y en regiones templado-cálidas como elementos subordinados (Archangelsky, 1990), su declinación pudo estar relacionada con la desecación general provoca-

Cuadro 1. Géneros registrados en el Gondwana, agrupados de acuerdo con su distribución temporal. En negrita los géneros endémicos del Reino Gondwánico. / *Genera registered in Gondwanaland, grouped according to their temporal distribution. In bold the endemic genera of Gondwana Realm.*

1º Grupo	géneros que alcanzan su máxima distribución durante el Pérmico y se extienden al Triásico como elementos relictuales	<i>Phyllothea</i> , <i>Asterothea</i> , <i>Chansitheca</i> , <i>Glossopteris</i> , <i>Saportaea</i> , <i>Rhipidopsis</i> , <i>Chiropteris</i> y <i>Voltziopsis</i> .
2º Grupo	géneros que aparecen en el Pérmico y se diversifican en el Triásico	<i>Lepidopteris</i> , <i>Sphenobaiera</i> y <i>Ginkgoites</i> .
3º Grupo	géneros que aparecen, se diversifican y extinguen durante el Triásico	<i>Pleuromeia</i> , <i>Rienitsia</i> , <i>Tranquilla</i> , <i>Dicroidium</i> , <i>Zuberia</i> , <i>Diplasiophyllum</i> , <i>Johnstonia</i> , <i>Xylopteris</i> , <i>Pteruchus</i> , <i>Umkomasia</i> , <i>Rhexoxylon</i> , <i>Tranquiloxyton</i> , <i>Linguifolium</i> y <i>Rissikia</i> .
4º Grupo	géneros triásicos que persisten durante el Jurásico	<i>Neocalamites</i> , <i>Cladophlebis</i> , <i>Dictyophyllum</i> , <i>Pseudoctenis</i> , <i>Kurtziana</i> , <i>Baiera</i> , <i>Sphenobaiera</i> y <i>Heidiphyllum</i> .
5º Grupo	géneros que aparecen en el Triásico y alcanzan su acmé durante el Jurásico	<i>Marattia</i> , <i>Millerocalis</i> , <i>Ashicaulis</i> , <i>Goepfertella</i> , <i>Scleropteris</i> , <i>Nilssonia</i> , <i>Ctenis</i> , <i>Pterophyllum</i> y <i>Pagiophyllum</i> .

da por el cambio climático global que, como se indicara, determinó la extensión de las zonas subtropicales secas hasta altas latitudes y la desaparición de áreas templado-frías-húmedas. No obstante, las floras del Área Tropical del Gondwana, extendidas también a lo largo del margen del Thetys bajo la influencia de un clima cálido húmedo (figura 3), no sólo se caracterizan por las microfioras de Onslow, sino también por floras de *Dicroidium* con *Glossopteris*. La aparición en la India de floras relictuales, con gran cantidad de Glossopteridales asociadas a Peltaspermeaceae y Corystospermeaceae (Pal, 1984; Maheshwari, 1991; Pal y Ghosh, 1997), podría entonces explicarse por la presencia de condiciones paleoclimáticas mucho más cálidas y húmedas en comparación con las del Gondwana extratropical.

Uno de los principales componentes biológicos del recambio florístico gondwánico relacionado con las extinciones permo-triásicas fueron las migraciones o la introducción de elementos alopatricas. Teniendo en cuenta que los conceptos de extinción y migración son complementarios y de influencia mutua, Margalef (1986) considera que los organismos utilizan a la migración como estrategia para eludir las alteraciones ambientales; si dichas variaciones son demasiado rápidas para ser seguidas por los procesos normales de migración y evolución, los organismos se extinguen. De esta manera, las extinciones provocan la liberación de recursos que pueden ser utilizados como sostén de formas nuevas (inmigrantes), mientras que la introducción de alopatricas (entrada de especies exóticas) provoca la desaparición de grupos endémicos (extinción de las formas indígenas). Hacia fines del Pérmico y principios del Triásico, algunas especies del cinturón ecuatorial preadaptadas a las nuevas condiciones ambientales (elementos mesofíticos), ampliaron su rango de distribución conjuntamente con la expansión de las zonas subtropicales hacia altas latitudes.

Las extinciones de fines del Paleozoico y la introducción de linajes alopatricas, conjuntamente con la

diversificación de grupos endémicos, sintetizan los constituyentes biológicos del recambio florístico triásico gondwánico. Aunque hasta el momento no se han realizado trabajos de detalle el patrón de las migraciones parece ser fuertemente asimétrico. Así, algunas Apocalamitaceae, Peltaspermeaceae, Cycadales y Voltziales parecen haber migrado al Gondwana desde zonas pantropicales (área Europeo-Sínica). Las Isoetaceae (= Pleuromeiaceae), en cambio, alcanzaron una distribución cosmopolita, migrando desde zonas extratropicales -Angará y/o Gondwana- (Wang Zi-Qiang, 1991; Retallack, 1997). El ingreso de elementos provenientes del cinturón ecuatorial se establece ya desde el Paleozoico Tardío con el pasaje de *Asterothea*, *Alloiopteris* Potonié, *Pecopteris* (Brongniart) Sternberg, *Sphenophyllum* Koenig, *Diplothemma* Stur, *Eusphenopteris* (Weiss) Novik, *Annularia* Sternberg, *Rhipidopsis* Schmalhausen y *Chiropteris* Kurr ex Bronn (Archangelsky y Arrondo, 1975; Archangelsky, 1990, 1996) y continuó durante el Triásico con *Neocalamites*, *Cladophlebis*, *Lepidopteris*, *Dellephyllum* (= *Scytophyllum*) y *Saportaea* Fontaine & White. Townrow (1956, 1960, 1966) describe una serie filética que enlaza formas nórdicas (*Lepidopteris martinsii* (Kurtze) Townrow del Pérmico Superior de Alemania) con especies ampliamente distribuidas en el Triásico del Gondwana (*Lepidopteris madagascariensis*, *Lepidopteris stormbergensis*) y sostiene que las plantas australes podrían haber derivado de las nórdicas y éstas a su vez del grupo carbonífero-pérmico *Alethopteris-Callipteris*. El hallazgo de formas como *Glossopteris* en áreas marginales del Gondwana o entre las floras nórdicas indica la existencia de migraciones florales inversas durante el Pérmico (Archangelsky, 1990, 1996). En el Triásico, las Isoetace de probable origen Gondwánico, alcanzaron una distribución cosmopolita durante el Triásico Temprano debido a su capacidad pionera para colonizar ambientes oligotróficos, luego de la extinción catastrófica permo-triásica (Retallack, 1997).

Reino Gondwánico Triásico

El Reino Triásico Gondwánico se define por las "Floras de *Dicroidium*". Las megaflores se distinguen porque gran parte de sus componentes florísticos presentan una distribución endémica. De la correlación de los patrones de distribución espacio/tiempo con las categorías taxonómicas del elenco florístico, surge que las Corystospermaceae corresponden a la única familia que caracteriza al Gondwana. Algunos géneros de Isoetaceae (*Cylostrobus* Helby & Martin), Asterothecaceae (*Rienitsia* Walkom), pteridospermas *incertae sedis* (*Dejerseya* Herbst), Cycadales (*Kurtziana*

Frenguelli emend. Petriella y Arrondo), Voltziaceae (*Voltziopsis* Potonié, *Heidiphyllum* Retallack, *Telemachus* Anderson), Podocarpaceae (*Rissikia* Townrow) y gimnospermas *incertae sedis* como *Linguifolium* Arber y *Yabeiella* Ôishi están restringidos al Gondwana. El endemismo también se certifica en muchas especies de géneros que tuvieron una distribución geográfica muy amplia o ecuménica; tal es el caso de *Pleuromeia*, *Phyllothea* Brongniart, *Equisetites* Sternberg, *Neocalamites*, *Cladophlebis*, *Asterotheca*, *Chansithea* Rege, *Gleichenites* Goepfert, *Coniopteris* Brongniart, *Lepidopteris*, *Dellephyllum* (= *Scytophyllum*), *Pachydermophyllum* Thomas & Bose, *Saportaea*, *Ginkgoites*, *Baiera*

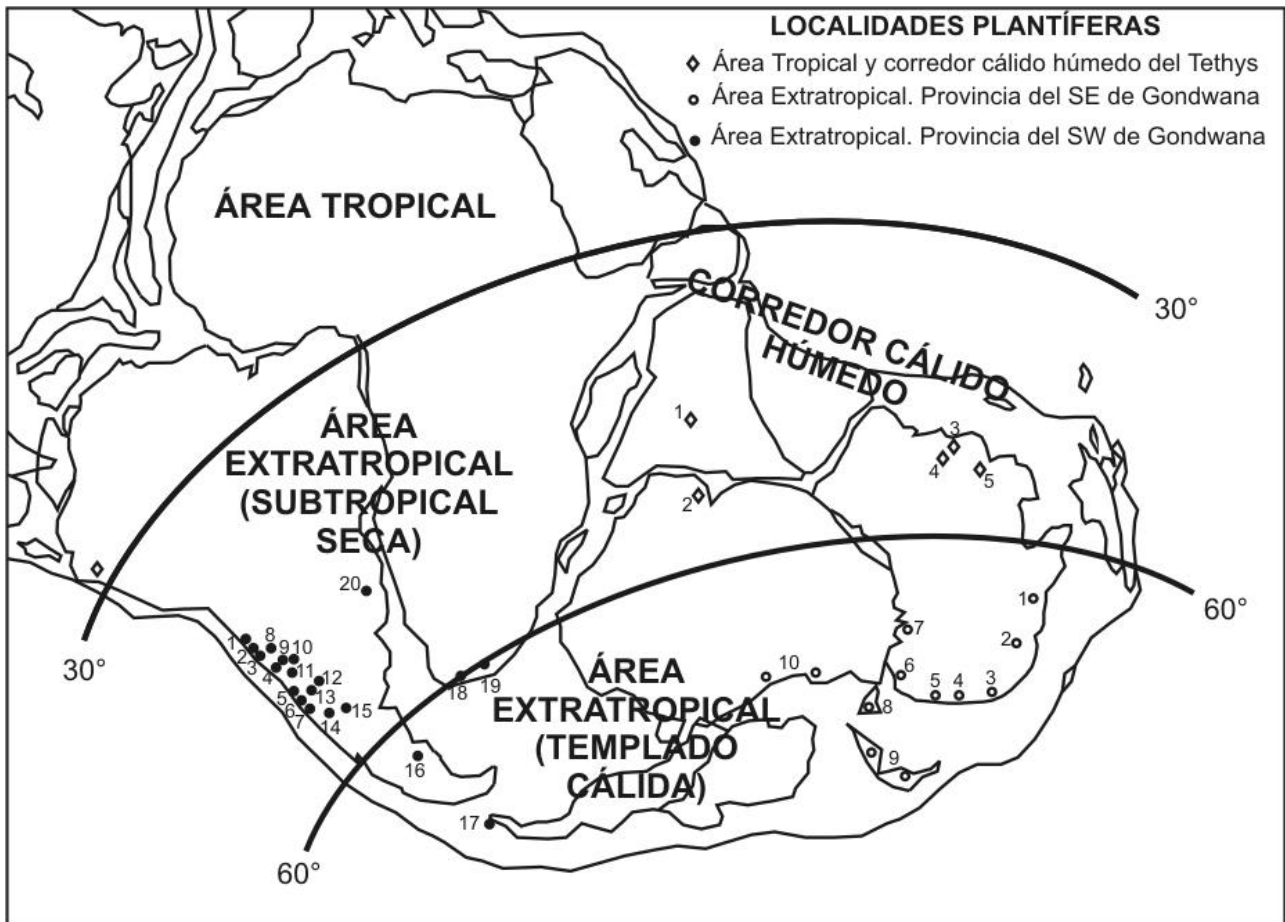


Figura 3. Unidades fitogeográficas del Reino Triásico Gondwánico: áreas y provincias, ubicación de las principales localidades plantíferas triásicas y su relación con las fajas climáticas (modificado de Scotese *et al.*, 1999 y Spalletti *et al.*, 2002). Área Tropical y corredor cálido húmedo del Tethys: 1. South Rewa; 2. Este de Antártida; 3. Yarradia Hill; 4. Lake Jones - Bishop Range; 5. Canning Basin. Área Extratropical. Provincia del SE del Gondwana: 1. Galilee Basin; 2. Bowen Basin; 3. Clarence/Moreton Basin; 4. New England; 5. Sydney Basin; 6. Victoria; 7. South Australia; 8. Tasmania; 9. Nueva Zelandia; 10. Montes Transantárticos. Área Extratropical. Provincia del SW del Gondwana: 1. Sierra de Argomedo; 2. Copiapó-La Ternera; 3. Alto del Carmen; 4. Los Vilos; 5. Curepto-Talca; 6. Concepción; 7. Temuco-Panguipulli; 8. Ischigualasto-Villa Unión; 9. Barreal-Calingasta; 10. Marayes; 11. Cuenca Cuyana del Norte de Mendoza; 12. San Rafael; 13. Malargüe; 14. Paso Flores; 15. Los Menucos; 16. El Tranquilo; 17. Isla Livingston; 18. Karoo Basin; 19. Zambezi Basin; 20. Cuenca de Parana. / *Phytogeographic units of the Gondwana Triassic Realm: areas and provinces, location of the main Triassic plant localities and relationship with palaeoclimatic belts (modified from Scotese et al., 1999 and Spalletti et al., 2002). Tropical Area and circum-Tethys warm wet belt: 1. South Rewa; 2. East of Antártida; 3. Yarradia Hill; 4. Lake Jones - Bishop Range; 5. Canning Basin. Extratropical Area. SE Province of Gondwana: 1. Galilee Basin; 2. Bowen Basin; 3. Clarence/Moreton Basin; 4. New England; 5. Sydney Basin; 6. Victoria; 7. South Australia; 8. Tasmania; 9. New Zeland; 10. Transantarctic Mountains. Extratropical Area. SW Province of Gondwana: 1. Sierra de Argomedo; 2. Copiapó-La Ternera; 3. Alto del Carmen; 4. Los Vilos; 5. Curepto-Talca; 6. Concepción; 7. Temuco-Panguipulli; 8. Ischigualasto-Villa Unión; 9. Barreal-Calingasta; 10. Marayes; 11. Cuyana Basin of North Mendoza; 12. San Rafael; 13. Malargüe; 14. Paso Flores; 15. Los Menucos; 16. El Tranquilo; 17. Livingston Island; 18. Karoo Basin; 19. Zambezi Basin; 20. Parana Basin.*

Braun y *Sphenobaiera* (Anderson y Anderson, 1985, 1989; Anderson *et al.*, 1998; Spalletti *et al.*, 1999; Zamuner *et al.*, 2001).

Desde una perspectiva temporal, la flora gondwánica muestra que los géneros endémicos están prácticamente restringidos al Triásico (Cuadro 1) mientras que los no endémicos parecen haber migrado al Gondwana desde otras áreas en algún momento del Pérmico o a principios del Triásico.

Área extratropical

Esta unidad fitogeográfica, caracterizada por las microfloras de Ipswich, se extiende entre las franjas climáticas subtropical seca y templado cálida desarrolladas a partir de los 30° S (figura 3). A nivel de las megaflores estaría definida por cinco géneros endémicos -*Rienitsia*, *Dejerseya*, *Kurtziana*, *Voltziopsis* y *Linguifolium*- y por 35 especies endémicas -*Rienitsia coliveri*, *Asterotheca menendezii*, *A. fuchsi*, *Dictyophyllum davidii* (= *D. ellenbergii*), *Lepidopteris africana*, *Pachydermophyllum dubium*, *P. pinnatum*, *P. praecordillerae*, *Moltenia feistmantelii*, *Pseudoctenis fissa*, *P. harringtoniana*, *P. longipinnata*, *P. sanipassiensis*, *P. spatulata*, *Baiera africana*, *B. bidens*, *Sphenobaiera argentinae*, *S. helvetica*, *S. schenkii*, *S. robusta*, *S. stormbergensis*, *S. pontifolia*, *Ginkgoites antarctica*, *G. matatiensis*, *R. eskenensis*, *R. media*, *Y. mareyesiaca*, *Y. brackebuschiana*, *Y. dutoitii*, *Y. spathulata*, *Y. wielandii*, *L. arctum*, *L. lilleanum*, *L. steinmannii*, *L. tenison-woodsii*-. El área extratropical del Gondwana comparte con el área tropical a las *Corystospermaceae* (*Dicroidium*, *Johnstonia* y *Xylopteris*), a las *Peltaspermeaceae* (*Lepidopteris madagascariensis* y *L. stormbergensis*), a las *Voltziaceae* (*Heidiphyllum elongatum*) y a los géneros *Cylostrobus* (*Cylostrobus indica* en el área tropical; *C. sydneyensis* y *C. ornatus* en el área extratropical), *Pleuromeia* (*Pleuromeia sternbergii* y *P. dubia* en el área tropical; *P. dubia* y *P. reniformis* en el área extratropical) y *Yabeiella* (*Y. indica* en el área tropical; *Y. mareyesiaca*, *Y. brackebuschiana*, *Y. dutoitii*, *Y. spathulata*, *Y. wielandii*, en el área extratropical).

Aunque no se pretende realizar un análisis por menorizado del área Tropical del Gondwana las diferencias más importantes observadas en el corredor cálido y húmedo circun-Tethys corresponden a que *Glossopteris* sobrevive en estas floras con gran cantidad de especies (Pal, 1984; Maheshwari, 1991; Pal y Ghosh, 1997). Los *Glossopteris* reconocidos en el Gondwana extratropical, en cambio, fueron asignados por Anderson y Anderson (1989) al género *Gontriglossa*. Las floras de la India muestran otras *Peltaspermeaceae* diferentes de las presentes en el área extratropical, y *Pachydermophyllum*, de distribución generalizada en el Gondwana extratropical, está ausente. Las *Asterothecaceae* y *Dipteridaceae* no se han re-

gistrado. Las *Cycadales* y *Ginkgoales* están pobremente representadas y *Linguifolium* está ausente.

Provincias fitogeográficas del Gondwana extratropical

Las diferencias florísticas encontradas en el área extratropical del Gondwana permiten reconocer dos provincias fitogeográficas: sudoccidental y sudoriental (figura 3), determinadas sobre la base del registro diferencial de las *Isoetaceae*, *Marattiales*, *Osmundaceae*, *Dipteridaceae*, *Corystospermaceae*, *Peltaspermeaceae*, *Zamiaceae-Encephalartaeas*, *Stangeriaceae*, *Ginkgoales*, *Voltziales*, *Protopinaceae*, *Coniferales* y géneros *Incertae sedis* (Cuadro 2).

Las *Isoetaceae* triásicas -ampliamente distribuidas en ambos hemisferios desde principios del período (*Isoetes* Linnaeus, *Pleuromeia*, *Lepacyclotes* Emmons *emend.* Retallack, *Lycomeia* Dobruskina, *Cylostrobus*, *Lycostrobus* Nathorst y *Tomiostrobus* Neuburg *emend.* Retallack; *sensu* Retallack, 1997)- están representadas en el SE del Gondwana por *Isoetes* (*I. beestonii*), *Pleuromeia* (*P. dubia* y *P. reniformis*), *Tomiostrobus* (*T. australis*) y *Cylostrobus* (*C. clavatus*, *C. sydneyensis*), mientras que en el SW del Gondwana se ha determinado *Pleuromia dubia* (como *Gregicaulis dubius* (Seward) Anderson & Anderson) en Sudáfrica y *Cylostrobus ornatus* (= *Austrostrobus ornatum* Morbelli y Petriella) en la Argentina (Morbelli y Petriella, 1973; Anderson y Anderson, 1985; Retallack, 1997; Cantrill y Webb, 1998). *Lepidanthium sporiferum* Frenguelli, 1944a sería comparable con *Nathorstiana* Richter, según Retallack (1997). La presencia de otras *Isoetaceae* en el área tropical de el Gondwana (Australia) -*Pleuromeia sternbergii* (Münster) Corda, *Cylostrobus indicus* (Lele) Retallack- permitió sugerir un origen extratropical gondwánico para las lycópsidas subarborescentes del Triásico (Retallack, 1997) a partir de formas herbáceas como *Isoetes beestonii*.

Las *Marattiales* triásicas gondwánicas están representadas fundamentalmente por las *Asterothecaceae*, que se extinguen a fines del período, por géneros *incertae sedis*, y por las *Marattiaceae*, que comienzan su registro en el Neotriásico (Herbst, 1977a, 1977b; Morel *et al.*, 2000; Barale *et al.*, 1995). Entre las *Asterothecaceae* se encuentran los géneros *Asterotheca* (cosmopolita) y *Rienitsia* (endémica) como elementos poco frecuentes y con distribución casi endémica para ambas provincias gondwánicas (Cuadro 2). Así, en el sudoeste se reconocen tres especies del género *Rienitsia* y siete especies de *Asterotheca*, en cambio en el sudeste se citan tres especies distintas de *Rienitsia* y ocho del género *Asterotheca* (Cuadro 2). En las Islas Livingston -Williams Point- (SW del Gondwana) se describe una especie de *Asterotheca* (*A. crassa* Orlando) asociada a ráquises (Orlando, 1967, 1968; Lacey y

Cuadro 2. Distribución de especies en el Gondwana. Especies endémicas del área extratropical del Gondwana y especies endémicas de las provincias aquí reconocidas. / *Species distribution in Gondwanaland. Endemic species of the extratropical area of Gondwanaland and endemic species of the provinces here defined.*

	SE	Comparten	SW
Isoetaceae	1. <i>Isoetes beestonii</i> Retallack 2. <i>P. reniformis</i> Cantrill & Webb 3. <i>Tomiostrubus australis</i> (Ash) Sadovnikov 4. <i>Cylostrobos clavatus</i> Cantrill & Webb 5. <i>C. sydneyensis</i> (Walkom) Helby & Martin	1. <i>Pleuromeia dubia</i> (Seward) Retallack	1. <i>Cylostrobos ornatus</i> (Morbelli & Petriella) Retallack 2. <i>Lepidanthium sporiferum</i> Frenguelli
Asterothecaceae Marattiaceae Incertae Sedis	6. <i>Rienitsia spathulata</i> Walkom 7. <i>R. whitehousei</i> Herbst 8. <i>Asterotheca hillae</i> Walkom 9. <i>A. chevronervia</i> Holmes 10. <i>A. diamson</i> Holmes 11. <i>A. nymboidensis</i> Holmes 12. <i>A. trullensis</i> Holmes 13. <i>Asterotheca</i> sp. 14. <i>Marrattiopsis</i> sp. 15. <i>Marantoidea</i> (=Danaeopsis) acara Webb 16. <i>Ogmos adinus</i> Webb 17. <i>Eboracia herbstii</i> Rigby 18. <i>Rhinipteris walkomii</i> Holmes	2. <i>Rienitsia colliveri</i> Herbst 3. <i>Asterotheca menendezii</i> de la Sota & Archangelsky 4. <i>A. fuchsi</i> (Zeiller) Herbst	3. <i>Rienitsia arrondiana</i> Herbst 4. <i>R. ternerae</i> Herbst & Troncoso 5. <i>Asterotheca falcata</i> de la Sota & Archangelsky 6. <i>A. hilariensis</i> Menéndez 7. <i>A. rigbyana</i> Herbst 8. <i>A. truempy</i> Frenguelli 9. <i>Asterotheca</i> sp. A 10. <i>Marattia münsteri</i> Goeppert 11. <i>Tranquillia jalfinii</i> Herbst 12. <i>Danaeopsis fecunda</i> Halle
Osmundaceae	19. <i>Millerocalis indentata</i> (Hill, Forsyth & Green) Tidwell 20. <i>M. beardmorensis</i> (Schopf) Tidwell 21. <i>Ashicaulis woolfei</i> Rothwell, Taylor & Taylor		13. <i>Marayea lutzii</i> Herbst 14. <i>Millerocalis stipabonetti</i> Herbst 15. <i>Ashicaulis herbstii</i> (Archangelsky & de la Sota) Tidwell
Dipteridaceae	22. <i>Dictyophyllum bremerense</i> Shirley 23. <i>D. shirleyi</i> (Herbst) Webb 24. <i>Hausmannia reticulata</i> Holmes	5. <i>Dictyophyllum davidii</i> Walkom (=D. ellenbergii)	16. <i>Dictyophyllum</i> (D.) castellanosii Stipanovic & Menéndez 17. <i>D.</i> (D.) tenuifolium Stipanovic & Menéndez 18. <i>D.</i> (D.) fuenzalidai Herbst 19. <i>D.</i> (T.) barrealsensis (Stipanovic & Menéndez) Herbst 20. <i>D.</i> (T.) chihuihuensis (Menéndez) Herbst 21. <i>D.</i> (T.) tenuiserratum (Menéndez) Herbst 22. <i>D.</i> (T.) rothi Frenguelli 23. <i>D.</i> (<i>Clathropteroides</i>) 24. <i>Hausmania</i> (P.) faltisiana Stipanovic & Menéndez 25. <i>Goeppertella stipanicicii</i> Herbst 26. <i>G. taverai</i> Herbst 27. <i>Dictyophyllum</i> sp.
Corystospermaceae	25. <i>Kykloxydon fremouwensis</i> Meyer-Berthaud, Taylor & Taylor	6. <i>Rhexoxylon</i> sp.	28. <i>Rhexoxylon africanum</i> Bancroft emend. Walton 29. <i>R. tetrapteridoides</i> Walton emend. Archangelsky & Brett 30. <i>R. piatnitzkyi</i> Archangelsky & Brett emend. Brett 31. <i>R. brasiliensis</i> Herbst & Lutz 32. <i>R.</i> sp. (<i>R. krauselii</i> ?) 33. <i>R. brunoi</i> Artabe, Brea & Zamuner 34. <i>Tranquiloxydon petriellai</i> Herbst & Lutz 35. <i>Tranquiloxydon</i> sp. 36. <i>Cuneumxydon spallettii</i> Artabe & Brea
Peltaspermeaceae	26. <i>Lepidopteris callipteroides</i> (Carpentier) Retallack 27. <i>L. indica</i> Bose & Srivastava 28. <i>L. langlohsensis</i> Anderson & Anderson	7. <i>Lepidopteris africana</i> (Du Toit) Holmes 8. <i>L. stormbergensis</i> (Seward) Townrow 9. <i>L. madagascariensis</i> Carpentier 10. <i>Pachydemophyllum dubium</i> (Burges) Retallack 11. <i>P. pinnatum</i> (Walkom) Retallack 12. <i>P. praecordillerae</i> (Frenguelli) Retallack	37. <i>Lepidopteris brownii</i> (Seward) Anderson & Anderson 38. <i>Pachydemophyllum papillosum</i> Thomas & Bose 39. <i>Dellephyllum</i> (= <i>Scytophyllum</i>) <i>neuburgianum</i> Dobruskina 40. <i>Dellephyllum</i> (= <i>Scytophyllum</i>) <i>bonettiae</i> Zamuner, Artabe & Ganuza

Zamiaceae- Encephalartoideae		13. <i>Moltenia feistmantelii</i> (Johnston) Anderson & Anderson	41. <i>Moltenia dentata</i> du Toit 42. <i>M. gracilidentata</i> Anderson & Anderson 43. <i>M. paucidentata</i> Anderson & Anderson 44. <i>Kurtziana brandmayri</i> Frenguelli 45. <i>K. cacheutensis</i> (Kurtz) Frenguelli <i>emend.</i> Petriella & Arrondo 46. <i>Michelilloa waltonii</i> Archangelsky & Brett
Stangeriaceae	29. <i>P. strahani</i> (Johnston) Anderson & Anderson 30. <i>Antarcticycas schopfii</i> Smoot, Taylor & Delevoryas	14. <i>Pseudoctenis fissa</i> du Toit 15. <i>P. harringtoniana</i> Bonetti 16. <i>P. longipinnata</i> Anderson & Anderson 17. <i>P. sanipassiensis</i> Anderson & Anderson 18. <i>P. spatulata</i> du Toit	47. <i>Pseudoctenis anomozamoides</i> Bonetti 48. <i>P. barrealensis</i> (Frenguelli <i>emend.</i> Bonetti) Artabe 49. <i>P. brownii</i> (du Toit) Anderson & Anderson 50. <i>P. capensis</i> du Toit 51. <i>P. carteriana</i> (Oldham) du Toit 52. <i>P. ctenophylloides</i> Bonetti 53. <i>P. falconeriana</i> (Morris) Bonetti 54. <i>P. gracipinnata</i> Anderson & Anderson 55. <i>P. grandifolia</i> (Fontaine) Artabe 56. <i>P. groeberiana</i> Bonetti 57. <i>P. lanciformis</i> du Toit 58. <i>P. megaspathulata</i> Herbst & Troncoso 59. <i>P. multilineata</i> (Shirley) Herbst & Troncoso 60. <i>P. spectabilis</i> Harris 61. <i>P. wardii</i> (Fontaine) Artabe
Ginkgoales	31. <i>Ginkgo denmarkensis</i> Anderson & Anderson 32. <i>G. palmata</i> (Ratte) Anderson & Anderson	19. <i>Baiera africana</i> Baldoni 20. <i>B. bidens</i> (Tenison Woods) Feistmantel 21. <i>Sphenobaiera argentinae</i> (Kurtz) Frenguelli 22. <i>S. helvetica</i> Anderson & Anderson 23. <i>S. pontifolia</i> Anderson & Anderson 24. <i>S. robusta</i> (Arber) Florin 25. <i>S. stormbergensis</i> (Seward) Frenguelli 26. <i>S. schenkii</i> (Feistmantel) Florin 27. <i>Ginkgoites antarctica</i> (Saporta) Seward 28. <i>G. matatiensis</i> (Anderson & Anderson) Troncoso & Herbst	62. <i>Saportaea dichotoma</i> (Frenguelli) Stipanovic & Bonetti 63. <i>S. flabellata</i> (Frenguelli) Stipanovic & Bonetti 64. <i>S. intermedia</i> Stipanovic & Bonetti 65. <i>S. magnifolia</i> Anderson & Anderson 66. <i>Ginkgoites covacevicii</i> Troncoso & Herbst 67. <i>G. dutoitii</i> Anderson & Anderson 68. <i>G. truncata</i> Frenguelli 69. <i>G. palmata</i> (Ratte) Gnaedinger & Herbst 70. <i>G. waldeckensis</i> (Anderson & Anderson) Gnaedinger & Herbst 71. <i>Baiera cuyana</i> Frenguelli 72. <i>B. furcata</i> (Lindley & Hutton) Braun 73. <i>B. rollerii</i> Frenguelli 74. <i>B. ginkgoides</i> Shirley 75. <i>Ginkgoidium nathorsti</i> Yokoyama 76. <i>Sphenobaiera bifida</i> (Frenguelli) Troncoso & Herbst 77. <i>S. browniana</i> Anderson & Anderson 78. <i>S. coronata</i> Anderson & Anderson 79. <i>S. calensis</i> Anderson & Anderson 80. <i>S. insecta</i> Anderson & Anderson 81. <i>S. sectina</i> Anderson & Anderson 82. <i>S. taeniata</i> (Geinitz) Morel, Ganuza & Zúñiga 83. <i>Ginkgo aviannica</i> Anderson & Anderson 84. <i>G. digitata</i> (Brongniart) Heer 85. <i>G. koningensis</i> Anderson & Anderson 86. <i>G. muriselmata</i> Anderson & Anderson 87. <i>G. telemachus</i> Anderson & Anderson
Voltziales	33. <i>Voltziopsis angusta</i> (Walkom) Townrow 34. <i>V. townrovii</i> Holmes & Ash	29. <i>Heidiphyllum elongatum</i> (Morris) Retallack	88. <i>Voltziopsis laxa</i> (Seward) Anderson & Anderson
Protopinaceae	35. <i>Protopodocarpxylon triassicum</i> Kräusel 36. <i>Cupressinoxylon nova-valesiae</i> Burges 37. <i>Planoxylon brisbanense</i> (Sahni) Kräusel		89. <i>Xenoxylon canoasense</i> (Rau) Kräusel 90. <i>Protocircoporoxydon cortaderitaensis</i> (Menéndez) Vogellehner 91. <i>P. marianaensis</i> Zamuner & Artabe 92. <i>Protjuniperoxydon ischigualastensis</i> Bonetti 93. <i>Mesembrioxylon</i> cf. <i>M. rajmahalense</i> Jain 94. <i>Araucarioxydon</i> sp.

Coniferales	38. <i>Notophytum krauselii</i> Meyer-Berthaud & Taylor		95. <i>Araucarioxylon protoaraucana</i> Brea
	39. <i>Jeffersonioxylon gordonense</i> Del Fueyo, Taylor, Taylor & Cúneo	30. <i>R. eskensis</i> Anderson & Anderson	96. <i>Araucarioxylon</i> sp.
	40. <i>Parasciadopitys aequata</i> Yao, Taylor & Taylor	31. <i>R. media</i> (Tenison Woods) Townrow	97. <i>Protochamaecyparixylon klitzchii</i> Giraud
			98. <i>Taxaceoxylon</i> sp.
			99. <i>Prototaxoxylon intertrapeum</i> Prakash & Srivastava
			100. <i>Lobatoxylon kamthiensis</i> (Prasad) Lutz, Crisafulli y Herbst
			101. <i>Lobatoxylon raniganjense</i> (Maheshwari) Lutz, Crisafulli y Herbst
			102. <i>Araucarioxylon semibiseriatum</i> Pant y Singh
		32. <i>Y. mareysiaca</i> (Geinitz) Ôishi	
		33. <i>Y. brackebuschiana</i> (Kurtz) Ôishi	
		34. <i>Y. du-toiti</i> Ôishi	
		35. <i>Y. spatulata</i> Ôishi	
		36. <i>Y. wielandii</i> Ôishi	103. <i>Linguifolium gracile</i> Anderson & Anderson
		37. <i>L. arctum</i> Menéndez	104. <i>L. patagonicum</i> Gnaedinger & Herbst
		38. <i>L. lilleanum</i> Arber	
		39. <i>L. steinmannii</i> (Solms-Laubach) Frenguelli	
		40. <i>L. tenison-woodsii</i> (Etheridge) Retallack	

Lucas, 1981; Barale *et al.*, 1995). Aunque la edad de este yacimiento está en discusión por el hallazgo de una flora de Angiospermas (Rees y Smellie, 1989; Poole y Cantrill, 2001), Torres y Lemoigne (1989) consideran como probable la existencia de dos episodios con floras fósiles, uno de edad Triásica y el otro del Cretácico Superior. La presencia documentada de *Dicroidium* prueba en forma irrefutable la existencia de Triásico en esta localidad. De *Marattia* se reconoce una sola especie, *Marattia münsteri*, en el SW del Gondwana, mientras que en el SE se ha determinado una *Marattiopsis* sp. (Playford *et al.*, 1982). El género *incertae sedis* *Tranquilia* Herbst, durante el Triásico Medio y Tardío, tiene una distribución fitogeográfica amplia que abarca el área euroamericana (México) y el sudoeste del Gondwana (Herbst, 1988). *Danaeopsis* registra una sola especie en la Argentina, *Danaeopsis fecunda* (Herbst 1977b, 1988). Webb (2001) considera que *Danaeopsis* es homónimo posterior de *Marantoides* Jaeger; este autor, así como Holmes (2001) describen a *M. acara* para Australia. En el Sudeste se han reconocido otros géneros (*Ogmos* Webb: *O. adinus*, *Eboracia* Thomas: *E. herbstii* y *Rhinopteris* Harris: *R. walkomii*) algunos de ellos asignados al grupo con algún margen de duda (Webb, 1983; Playford *et al.*, 1982; Holmes, 2001).

Teniendo en cuenta que las *Marattiales* actuales son un grupo exclusivamente tropical y subtropical (megatermal-mesotermal, *sensu* Nix en: Webb, 2001), con una distribución fitogeográfica que llega hasta los 30° de latitud, Webb (2001) considera que las formas triásicas gondwánicas alcanzaron altas paleolatitudes (60° S) debido a las particularidades climáticas del período. Este autor asigna a las zonas con *Marattiales* del E de Australia, un clima cálido y húmedo. Es importante destacar que en el SW del Gondwana las *Marattiales* repiten el patrón de distribu-

ción del Pérmico Medio - Superior, y solamente están bien representadas (cuatro géneros y siete especies) en el Sur de la Argentina (Herbst, 1988).

La presencia de *Osmundaceae* triásicas en el Gondwana está confirmada por el registro de tallos petrificados asignados a los géneros *Marayea* Herbst, *Millerocaulis* Erasmus ex Tidwell y *Ashicaulis* Tidwell. Estos géneros presentan estrechas relaciones morfoanatómicas ya que *Marayea* (Herbst, 1994) corresponde a una thamnopteroidea avanzada que se vincula a osmundoideas primitivas como *Millerocaulis* y *Ashicaulis*. Los registros triásicos del SE del Gondwana corresponden a *Millerocaulis indentata* (= *Australosmunda indentata*) en Australia (Hill *et al.* 1989; Tidwell y Ash, 1994), a *M. beardmorensis* y *Ashicaulis woolfei* de los Montes Transantárticos (Schopf, 1978; Tidwell, 1994; Rothwell *et al.*, 2002). En la Argentina fue hallada *Marayea lutzi* Herbst, 1994, *Millerocaulis stipabonetti* Herbst 1995 y *Ashicaulis herbstii* (Archangelsky y de la Sota) Tidwell, 1994. El origen y radiación de las *Osmundaceae* ha sido discutido por Tidwell y Ash (1994), Herbst (1994) y Rothwell *et al.* (2002). De acuerdo con los registros de tallos permineralizados y compresiones del Paleozoico Tardío-Mesozoico asignadas a las *Osmundaceae*, la mayor parte corresponden al Reino Gondwánico. Esto, sumado a que en el Hemisferio Norte aparecen géneros primitivos protostélicos, mientras que en el Hemisferio Sur se desarrollaron formas más avanzadas sifonostélicas (*Paleosmunda* Gould), sugiere una historia evolutiva más prolongada en el Hemisferio Sur y un origen Gondwánico para la familia.

Las *Dipteridaceae* aparecen en el Mesotriásico, alcanzan su acmé en el Neotriásico-EoJurásico y comienzan a declinar a mediados del Jurásico; a partir del Cretácico Superior representan un componente relictual que llega a la actualidad con el género *Dip-*

teris Reinwardt. Aunque se la considera una familia cosmopolita, su distribución y abundancia no fue uniforme (Herbst, 1975, 1992, 1993), y ha sido atribuida a causas climáticas, considerándose las como indicadoras de condiciones monzónicas (Cantrill, 1995).

En el SE del Gondwana se reconocen tres especies de *Dictyophyllum* (Lindley & Hutton) Webb (cuadro 2), en sedimentitas asignables al Anisiano-Carniano (Webb, 1982; Colmes, 2002) y una del género *Hausmannia* Dunker (cuadro 2) en el Triásico Medio (Holmes, 2002).

En el SW del Gondwana se han identificado tres géneros: *Dictyophyllum*, *Goepertella* Ôishi y *Yamasita emend.* Arrondo y Petriella y *Hausmannia* Dunker, con 13 especies de las cuales nueve (9) se describen para Argentina (Spalletti *et al.*, 1999), cinco para Chile y una (1) para Sudáfrica. De acuerdo con su distribución bioestratigráfica se organizan fundamentalmente en tres grupos: el primero restringido al Mesotriásico Temprano con *Dictyophyllum* (D.) *castellanosii* (Argentina), *D. (T.) barrealensis* (Argentina) y *Hausmannia* (P.) *faltisiana* (Argentina); el segundo aparece en el Mesotriásico Temprano y se extiende hasta el Neotriásico Tardío caracterizado por *Dictyophyllum* (D.) *tenuifolium* (Argentina y Chile) y *Dictyophyllum davidii* (= *D. ellenbergii*, Sudáfrica). Por último, el tercero se identifica en el Neotriásico Tardío y está integrado por *Dictyophyllum* (T.) *chihuihuensis* (Argentina), *D. (T.) tenuiserratum* (Argentina), *D. (T.) rothi* (Argentina y Chile), *D. (D.) fuenzalidai* (Chile), *D. (Clathropteroides)* (Argentina), *Dictyophyllum* sp. (Chile), *Goepertella stipanicicii* (Argentina) y *G. taverai* (Chile). Los taxones reconocidos en Chile (Tavera, 1960; Mohor y Schöner, 1985; Herbst, 2000) se asignan complejivamente al Neotriásico. Hallazgos dispersos de dipteridáceas en las Islas Shetland del Sur (Orlando, 1967, 1968; Barale *et al.*, 1995) corroboran que la distribución fue más amplia.

Las corystospermas representan el elemento diagnóstico de las floras triásicas gondwánicas e integraron las comunidades vegetales como formas dominantes, codominantes o subordinadas. Aunque el hallazgo de conexiones orgánicas entre hojas y estructuras reproductivas es reciente (Axsmith *et al.*, 2000), fueron tratadas como un grupo natural desde que Thomas (1933) demostrara la similitud epidérmica existente entre diferentes organogéneros encontrados en repetida asociación.

No existe acuerdo en la delimitación genérica de los órganos foliares (Townrow, 1957; Bonetti, 1966a; Archangelsky, 1968; Anderson y Anderson, 1970, 1983; Holmes y Ash, 1979; Frenguelli, 1943, 1944b; Retallack, 1977; Petriella, 1979; Artabe, 1985, 1990; Morel, 1994; Gnaedinger y Herbst, 1998a), pero la existencia de cuatro géneros de troncos asignados al

grupo, apoyaría la idea de más de un género de hojas en las Corystospermaceae. Esta aseveración está certificada por el hallazgo en asociación de diferentes tallos con distintos tipos foliares (Archangelsky, 1968; Retallack y Dilcher, 1988; Meyer Berthaud *et al.*, 1993; Taylor, 1996; Yao *et al.*, 1995).

Aunque el valor bioestratigráfico de las hojas se ha puesto recientemente en duda (Axsmith *et al.*, 2000), en general éstas siguen patrones de distribución estratigráficos levemente diferentes en las distintas regiones del Gondwana (Retallack, 1977; Retallack *et al.*, 1993; Spalletti *et al.*, 1999).

Los tallos de corystospermas muestran una organización que permite agruparlos en dos tipos de ejes morfoestructuralmente distintos: uno representado por *Kykloxylo*n Meyer-Berthaud, Taylor & Taylor, con un cilindro leñoso compacto y normal, producido por la presencia de un único anillo cambial periférico; el otro, ejemplificado por *Rhexoxylo*n Bancroft *emend.* Archangelsky & Brett, *Tranquiloxylo*n Herbst & Lutz y *Cuneumxylo*n Artabe & Brea, con cilindros leñosos polixílicos y fraccionados en cuñas, productos de la actividad anormal del cambium (Artabe y Brea, en prensa).

En el SE del Gondwana (Montes Transantárticos) se ha hallado *Kykloxylo*n (*K. fremouwensis*), *Rhexoxylo*n sp. (Meyer-Berthaud *et al.*, 1992, 1993; Taylor, 1992), y grandes troncos tipo *Dadoxyl*on (Del Fueyo *et al.*, 1995) considerados como asignables a plantas de *Dicroidium* (Taylor, 1996).

En el SW del Gondwana *Rhexoxylo*n (seis especies) corresponde al género más extendido del grupo con una distribución que abarca Argentina, Brasil, Sudáfrica y Zambia (Bancroft, 1913; Walton, 1923; Archangelsky y Brett, 1961; Brett, 1968; Herbst y Lutz, 1988; Zamuner, 1992; Lutz y Herbst, 1992; Artabe *et al.*, 1999a). *Tranquiloxylo*n (dos especies) está presente en Argentina y Chile (Herbst y Lutz, 1995; Chong Díaz *et al.*, 1997), mientras que a *Cuneumxylo*n (monotípico) sólo se lo ha encontrado en Argentina (Artabe y Brea, en prensa). Archangelsky (1996) considera que esta distribución particular de las corystospermas podría vincularse con el clima y tener valor paleofitogeográfico. En este sentido la polixilia y su consecuencia -el floema incluido- corresponde a una estrategia de las plantas subtropicales -como cycadales, algunas lianas, y las Chenopodiaceae- para sobrevivir en ambientes muy desecantes, aún desérticos (Fahn, 1990). Por comparación con las formas actuales mencionadas, se infiere que las corystospermas del SW del Gondwana vivieron en un clima subtropical mucho más seco que el que imperó en el SE del Gondwana.

Las Peltaspermeae de origen boreal y pérmico alcanzan una distribución cosmopolita en el Triásico, declinando fuertemente a finales del mismo. En el

Gondwana extratropical, el grupo está representado por tres géneros de hojas: *Lepidopteris*, *Dellephyllum* (= *Scytophyllum*) y *Pachydermophyllum*, así como órganos reproductivos referidos a *Peltaspermum* y *Antevsia*.

En el SE del Gondwana se citan cinco especies de *Lepidopteris*: *L. callipteroides* y *L. stormbergensis* (transferido a *Mayenopteris natalensis* por Poort y Kerp, 1990) en Australia (Townrow, 1956, 1960; Flint y Gould, 1975; Holmes, 1982; Retallack, 2001). *Lepidopteris madagascariensis* fue registrada en Australia y Nueva Zelanda (Townrow, 1966; Holmes 1982; Retallack, 1983; Flint y Gould, 1975). Por último *Lepidopteris langlohsensis* y *L. africana* (= *L. murtonii*) fueron descritas para Tasmania y Australia (Townrow, 1965; Holmes, 1982; Anderson y Anderson 1989). Del género *Pachydermophyllum* se reconocen tres especies para Australia y Nueva Zelanda (*P. praecordillerae*, *P. dubium*, *P. pinnatum*) y una para Tasmania (*P. dubium*) (Retallack, 1981, 1983).

En el SW del Gondwana se han descrito cuatro especies del género *Lepidopteris* para Sudáfrica (*L. africana*, *L. brownii*, *L. madagascariensis* y <) (Anderson y Anderson, 1985, 1989) y dos para Argentina (Baldoni, 1972; Spalletti *et al.*, 1999; Zamuner *et al.*, 2001). Los géneros *Dellephyllum* (= *Scytophyllum*) (Zamuner y Artabe, 1990; Zamuner *et al.*, 1999) y *Pachydermophyllum* (Zamuner *et al.*, 2001) fueron hallados exclusivamente en Argentina (cuadro 2). Sin embargo, aunque hasta el momento *Dellephyllum* (= *Scytophyllum*) no se ha reconocido en Australia ni en Sudáfrica, algunas de las especies de *Lepidopteris* -como *L. africana* (Holmes, 1982; Anderson y Anderson, 1989)- podrían corresponder a este taxón. Según Retallack (1981) *Pachypteris* sp. de Islas Livingston (Orlando, 1967, 1968) corresponde a *Pachydermophyllum praecordillerae*.

La historia evolutiva de las cycadales comienza en Laurasia en el Paleozoico Tardío (Mamay, 1969; 1976; Taylor, 1969; Zhu y Du, 1981). Este orden, propio de zonas pantropicales, llega a la actualidad como un grupo bien individualizado e integrado por tres familias: las Cycadaceae con *Cycas*, las Stangeriaceae con *Stangeria* Moore y *Bowenia* Hooker ex Hooker y las Zamiaceae con dos clados principales: las Encephalartoideae con *Dioon* Lindley, *Encephalartos* Lehmann, *Macrozamia* Miquel y *Lepidozamia* Regel y las Zamioideae con *Ceratozamia* Brongniart, *Chigua* Stevenson, *Microcycas* (Miquel) de Candolle y *Zamia* Linnaeus (Johnson, 1959; Stevenson, 1990; 1992; Jones, 1993; Norstog y Nicholls, 1997).

Mientras que en el SE del Gondwana no se ha registrado la presencia de Zamiaceae-Encephalartoideae, en el Mesotriásico Tardío del SW del Gondwana esta subfamilia está representada por hojas asignadas a *Kurtziana* (*K. brandmayri*, *K. cacheutensis*) (Frenguelli, 1942; Artabe *et al.*, 1991; Artabe y Steven-

son, 1999). La asignación sistemática de *Kurtziana* tuvo en cuenta sinapormorfias del grupo (*Dioon*, *Encephalartos*, *Lepidozamia* y *Macrozamia*) como las perforaciones localizadas en las esquinas de las paredes anticlinales y células subsidiarias localizadas sobre las oclusivas. *Kurtziana* también ha sido encontrada en la flora sudafricana de Molteno pero como un elemento raro (Anderson y Anderson, 1985). El hallazgo de *Michelilloa* Archangelsky & Brett -*M. waltonii*- en Argentina (Archangelsky y Brett, 1963) y de *Lyssoxylon* Gould -*L. grigsbyi*- en Estados Unidos (Gould, 1971) ambas en capas del Neotriásico Temprano, confirmarían que la distribución de una de sus tribus, las Diooeae, se extendió en las zonas subtropicales de ambos hemisferios. La presencia de *Kurtziana* y *Michelilloa* en el SW del Gondwana permite reconocer a la subfamilia Encephalartoideae desde este momento geológico y marcar una diferencia florística importante con el sudeste del Gondwana. Por su parte el género *Moltenia* Du Toit -muy semejante a *Encephalartos*- se presenta en Sudáfrica con tres especies exclusivas: *M. dentata*, *M. gracilidentata*, *M. paucidentata* (Anderson y Anderson, 1989).

Las Stangeriaceae, parecerían tener una distribución más extensa de acuerdo con los hallazgos de *Pseudoctenis* (*P. fissa*, *P. harringtoniana*, *P. longipinnata*, *P. sanipassiensis*, *P. spatulata*) en todo el Gondwana (Bonetti, 1968; Anderson y Anderson, 1989; Gnaedinger, 1999; Spalletti *et al.*, 1999; Herbst y Troncoso, 2000). El SW del Gondwana, sin embargo, presenta gran cantidad de especies endémicas (catorce; cuadro 2). En cambio, en el SE solo se cita en forma exclusiva a *P. strahani*. El único registro de troncos preservados *Antarcticycas schopfii* (comparada con *Bowenia*) en el Mesotriásico de los Montes Transantárticos (Smoot *et al.*, 1985) permite sugerir la diferenciación fitogeográfica temprana de la subfamilia Bowenioideae, y la posible vinculación de esta región con el SE del Gondwana. La otra subfamilia -Stangerioideae- en cambio, recién se reconoce sólo en el sudeste del Gondwana (Argentina) en el Cretácico Inferior con el género *Mesodescolea* Archangelsky *emend.* Archangelsky & Petriella (comparada con *Stangeria*).

Las historias evolutivas de las diferentes subfamilias Zamiaceae-Encephalartoideae, Stangeriaceae-Bowenioideae y Stangeriaceae-Stangerioideae parecen preanunciar los endemismos actuales (*Dioon* en Centroamérica, *Bowenia* en Australia, y *Stangeria* en Sudáfrica).

Algunas Ginkgoales primitivas de origen paleozoico tales como *Rhipidopsis* y *Saportaea*, llegan al Triásico en forma relictual y endémica. *Saportaea* durante este período restringe su distribución geográfica al SW de Gondwana. Se han determinado tres especies para la Argentina (*S. dichotoma*, *S. flabellata* y *S. intermedia*) (Stipanovic y Bonetti, 1965; Spalletti *et al.*,

1999) y una para Sudáfrica (*S. magnifolia*) (Anderson y Anderson, 1989). Respecto de otras ginkgoales (Retallack, 1979; Holmes, 1982; Anderson y Anderson, 1989; Spalletti *et al.*, 1999; Gnaedinger y Herbst, 1999; Troncoso y Herbst, 1999), se han reconocido para el SW de Gondwana 7 (siete) especies de *Ginkgoites* (cuadro 2), 6 (seis) de *Baiera* (cuadro 2), una de *Ginkgoidium* Yokoyama (cuadro 2), 14 (catorce) de *Sphenobaiera* (cuadro 2) y 5 (cinco) de *Ginkgo* Linnaeus (cuadro 2). El SW del Gondwana comparte con el SE únicamente dos especies de *Baiera* (cuadro 2), cinco de *Sphenobaiera* (cuadro 2) y dos de *Ginkgoites* (cuadro 2). Como formas exclusivas del SE del Gondwana, se reconocen sólo dos especies de *Ginkgo* (cuadro 2). La máxima biodiversidad de ginkgophytas se registra en altas paleolatitudes del SW del Gondwana (Sudáfrica y Patagonia, figura 3).

Las coniferofitas del Triásico gondwánico corresponden principalmente a Voltziales (Voltziaceae), formas precursoras de las Coniferales -como las Protopinaceae- y Coniferales asignadas a las familias Podocarpaceae, Araucariaceae, Cupressaceae y Taxaceae.

Las Voltziaceae *sensu lato* (Miller, 1977, 1988) están representadas por *Voltziopsis* y *Heidiphyllum*. *Voltziopsis* es un género de estirpe pérmica, poco diversificado, que llega al Triásico gondwánico a través de dos especies (*V. angusta*, *V. townrowii*) en el SE y una (*V. laxa*) en el SW (Townrow, 1967a; Holmes y Ash, 1979; Anderson y Anderson, 1989). *Heidiphyllum* es el género más frecuente de este grupo en el Triásico del Gondwana (Anderson y Anderson, 1989). Sobre la base del hallazgo de diferentes organógenos en asociación estrecha, existe acuerdo en considerar como correspondiente a una misma planta a *Heidiphyllum* (hojas), *Telemachus* (conos femeninos) y posiblemente *Dordrechtites* Anderson (escamas) (Anderson, 1978; Retallack, 1981; Morel, 1994; Zamuner *et al.*, 1998).

Las Protopinaceae están representadas en el SW del Gondwana con seis especies: *Xenoxylon canoasense* (Rau, 1933; Kräusel, 1949), *Protocircoporoxylon cortaderitaensis*, *P. marianaensis*, *Protojuniperoxylon ischigualastensis*, una nueva especie de *Araucarioxylon* sp. y *Mesembrioxylon* cf. *M. rajmahalense* (Kräusel, 1949; Menéndez, 1956; Bonetti, 1966b; Zamuner, 1992; Zamuner y Artabe, 1994; Spalletti *et al.*, 1999; Lutz *et al.*, 1997, 1999; Bamford, 1999), mientras que en el SE (Australia), se han asignado a este grupo, tres especies: *Protopodocarpoxyton triassicum*, *Cupressinoxylon nova-valesiae* y *Planoxylon brisbanense* (Burgess, 1935; Kräusel, 1949). De las Coniferales se han registrado Podocarpaceae, Taxodiaceae, Araucariaceae, Cupressaceae y Taxaceae. Las Podocarpaceae fueron encontradas en todo el Gondwana a través de *Rissikia* (*R. eskensis* y *R. media*) (Townrow, 1967b; Anderson y

Anderson, 1989; Gnaedinger y Herbst, 1997; Troncoso *et al.*, 2000). En los Montes Transantárticos, se han encontrado troncos y hojas permineralizadas -*Notophytum krauseli*-, semejantes a *Heidiphyllum elongatum*, que han sido asignados a las Podocarpaceae (Meyer-Berthaud y Taylor, 1991; Axsmith *et al.*, 1998b), y grandes troncos -*Jeffersonioxylon gordonense*- asignados a las Podocarpaceae (Del Fueyo *et al.*, 1995). Las Taxodiaceae se registran sólo en el SE del Gondwana (Montes Transantárticos) a través del género *Parasciadopitys* (Yao *et al.*, 1997).

En el SW del Gondwana, se han encontrado maderas asignadas a las familias Araucariaceae [*Araucarioxylon protoarucana* -semejante a *Araucaria araucana*- y *Araucarioxylon* sp. (Menéndez, 1951; Brea, 1997)], Cupressaceae (*Protochamaecyparixylon klitzchii*; Lutz *et al.*, 1999) y Taxaceae (*Taxaceoxylon* sp., *Prototaxoxylon intertrappeum*; Caminos *et al.*, 1995; Lutz *et al.*, 1999); como Coniferales Incertae Sedis Lutz *et al.* (2001) reconocen a *Lobatoxylon kamthiensis*, *L. raniganjense* y *Araucarioxylon semibiseriatum*.

Entre los géneros *incertae sedis*, *Yabeiella* es un taxón gondwánico, eminentemente triásico con apariciones ocasionales en el resto del Mesozoico (Pal, 1984). La filiación sistemática del género ha sido objeto de controversia y se lo ha asignado tanto a las Cycadales (Ganuza *et al.*, 1998) como a las Bennettiales (Jain y Delevoryas, 1967; Taylor y Hickey, 1992). Basándose en la asociación repetida de *Yabeiella* con *Fraxinopsis* Wieland en Australia, Sudáfrica y Argentina, en los caracteres de arquitectura foliar -presentan patrones semejantes a los de las angiospermas basales-, y en análisis filogenéticos recientes (Nixon *et al.*, 1994), Axsmith *et al.* (1997) consideran al género como posiblemente vinculado con el clado de las antophytas. En diferentes revisiones del género Anderson y Anderson (1989) y Stipanovic *et al.* (1996) reconocen la existencia de dos especies (*Y. mareyesiac*, *Y. brackebuschiana*) y cinco especies (*Y. mareyesiac*, *Y. brackebuschiana*, *Y. du-toiti*, *Y. spathulata* y *Y. wielandii*), proponiéndose incluso variedades de ellas) respectivamente. Aunque el género está ampliamente distribuido en todo el Gondwana, las formas más abundantes corresponden a *Y. mareyesiac* y a *Y. brackebuschiana* (Spalletti *et al.*, 1999).

Linguifolium (Retallack, 1980) corresponde a otro género gondwánico *incertae sedis* eminentemente Triásico. Se reconocen seis especies: *L. arctum*, *L. gracile*, *L. lilleanum*, *L. patagonicum*, *L. steinmannii* y *L. tenison-woodsii* (Retallack, 1977, 1979, 1980; Anderson y Anderson, 1989; Gnaedinger y Herbst, 1998b; Artabe *et al.*, 1999b; Spalletti *et al.*, 1999). En el SW se reconocen a todas las antes mencionadas mientras que en el SE se registra a *L. arctum*, *L. lilleanum*, *L. steinmannii* y *L. tenison-woodsii*. La distribución es disyunta ya que la mayoría de las especies están presentes en los már-

genes continentales de Sudamérica y Australasia, mientras que en Sudáfrica se ha encontrado una sola especie endémica. Según Retallack (1979) las paleocomunidades donde domina *Linguifolium*, corresponden a bosques deciduos de tierras bajas, aparentemente relacionados con cuerpos de agua dulce, y desarrollados cerca de la costa marina.

Discusión

Como surge con claridad de lo anteriormente expuesto y se ilustra en la Tabla 2, los grupos representados en el continente de Gondwana poseen singular valor paleofitogeográfico. A modo de síntesis, puede indicarse que:

Las Isoetaceae están ampliamente distribuidas en el SE del Gondwana a través de los géneros *Isoetes*, *Pleuromeia*, *Tomioctobus* y *Cylostobus*, mientras que en el SW del Gondwana sólo se reconoce a *Pleuromeia* en Sudáfrica y *Cylostobus* en Argentina. La pobreza en el registro de Pleuromeiales en el SW del Gondwana puede deberse a deficiencias en el registro o al estado incipiente de los estudios específicos.

Las Marattiales son prácticamente endémicas para ambas provincias y en el SW del Gondwana están solamente bien representadas en paleolatitudes cercanas a los 60° (cuenca patagónica de El Tranquilo).

Las Osmundales son endémicas para ambas provincias.

Las Dipteridaceae presentan distribución diferencial y caracterizan el SW del Gondwana.

En los tallos de las Corystospermaceae gondwánicas las diferencias morfoestructurales podrían tener implicancias fitogeográficas. En este sentido, Archangelsky (1990) propuso que *Kykloxylon* caracterizaría al este del Gondwana, mientras que *Rhexoxylon* al oeste.

Aunque las Peltaspermeae están ampliamente distribuidas en todo el Gondwana a través de *Lepidopteris* y *Pachydermophyllum*, el SW se caracteriza por la presencia diferencial de *Dellephyllum* (= *Scytohyllum*).

El registro de Zamiaceae-Encephalartoideae caracterizan al SW del Gondwana. Una de sus tribus: las Diooeae, se extendió - durante el Triásico- en las zonas subtropicales americanas en ambos hemisferios. Por su parte, el género *Moltenia* (semejante a *Encephalartos*) es más dominante en el SW que en el SE del Gondwana.

En la familia Stangeriaceae la aparición de *Antarcticycas* en los Montes Transantárticos (comparada con *Bowenia* de Australia) permite sugerir la posible vinculación de aquella región con el SE del Gondwana. El género *Pseudoctenis* tiene una representación diferencial en el SW del Gondwana.

Aunque las Ginkgoales se registran en todo el

Gondwana, el SW presenta gran cantidad de formas endémicas. Algunas formas primitivas como *Saportaea*, con amplia distribución en el Pérmico, durante el Triásico se restringen al SW del Gondwana. Asimismo se debe resaltar que la mayor biodiversidad del grupo se registra en altas paleolatitudes (alrededor de los 60° de paleolatitud Sur), en la cuenca de Karoo (Sudáfrica) y en El Tranquilo (Patagonia argentina).

Las Protopinaceae son endémicas para ambas provincias.

Respecto de las Coniferales se han hallado registros de Podocarpaceae en todo el Gondwana. Las Taxodiaceae se citan exclusivamente para el SE, mientras que en el SW se han hallado Araucariaceae, Cupressaceae y Taxodiaceae.

La distribución endémica, diferencial y disyunta de distintos grupos de plantas triásicas permite hacer algunas consideraciones de carácter paleoclimático. En el Hemisferio Norte, las floras triásicas muestran un patrón diferencial en la distribución de Marattiales y Dipteridaceae. Así, las floras del Norte de China están caracterizadas por Marattiales (*Danaeopsis-Bernoullia*), mientras que las del Sur de China por Dipteridaceae (*Dictyophyllum-Clathropteris*). En el Hemisferio Sur se ha encontrado una distribución equivalente y especular, ya que las Marattiales dominan en altas paleolatitudes y las Dipteridaceae lo hacen a paleolatitudes más bajas. Teniendo en cuenta que las Marattiales y Dipteridaceae actuales viven -respectivamente- en condiciones templado-cálidas húmedas (Webb, 2001) y climas estacionales (Cantrill, 1995), se interpreta que los patrones de distribución de las formas fósiles son congruentes con los de las formas actuales. Así, las Marattiales triásicas indicarían climas templado-cálidos, típicos de paleolatitudes relativamente elevadas (SE del Gondwana y cuenca patagónica de El Tranquilo), mientras que las Dipteridaceae se relacionan con climas subtropicales fuertemente estacionales y están solamente bien representadas en el SW del Gondwana (Argentina y Chile).

Asimismo en el SW, se observa la máxima biodiversidad de Dipteridaceae, Corystospermaceae, Cycadales y Ginkgoales. La mayor biodiversidad de Dipteridaceae se registra en paleolatitudes intermedias (40-50° S); las Corystospermaceae y Cycadales se extienden por todo el SW del Gondwana, mientras que la máxima biodiversidad de Ginkgoales se encuentra en altas latitudes (60° S).

Estas interpretaciones son consistentes con las reconstrucciones paleoclimáticas globales presentadas por Scotese *et al.* (1999), ya que la provincia del Gondwana sudoccidental se encuentra mayormente ubicada en el área subtropical seca, de régimen megamonzónico. La zona más austral del SW del

Gondwana (El Tranquilo y Karoo) entraría en la franja templado-cálida, posiblemente más húmeda, que es la que predomina netamente en la provincia del SE del Gondwana (figura 3).

La Tabla 2 muestra que la diversificación a nivel de géneros y especies en los grupos considerados es sustancialmente mayor en el SW del Gondwana. Nótese que mientras en el SE del Gondwana se registran sólo 40 taxones endémicos, y 40 son comunes a ambas provincias, en el SW del Gondwana los endémicos ascienden a 104 especies. Además, en esta última provincia hay grupos como las Dipteridaceae, Corystospermaceae y Cycadales que muestran una gran asimetría en la diversificación (Tabla 2). Se infiere al respecto que los ambientes desecantes del régimen megamonzónico en el SW del Gondwana constituyeron el factor determinante en la radiación de los grupos estacionales y xeromorfos antes mencionados.

Agradecimientos

El trabajo se financió con fondos procedentes la Universidad Nacional de La Plata, del CONICET, y de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. Las tareas se realizaron en el marco de los Proyectos PIP 0912/98 (CONICET) y PICT 07-08467 (AGENCIA).

Bibliografía

- Anderson, H. M., 1978. Podozamites and associated cones and scales from the Upper Triassic Molteno Formation, Karoo Basin, South Africa. *Paleontologia Africana* 21: 57-77.
- Anderson, H. M. y Anderson, J. M., 1970. A preliminary review of the biostratigraphy of the uppermost Permian, Triassic and lowermost Jurassic of Gondwanaland. *Palaeontologia Africana* 13: 1-22. Charts 1-22.
- Anderson, J. M. (ed.), 1999. *Towards Gondwana Alive* (Assoc. eds: Berger, L., de Wit, M., Fatti, L.P., Holm, E., Rubidge, B., Smith, G., Thackeray, F. and van Wyk, B.). Gondwana Alive Society, Pretoria, 140 pp.
- Anderson, J. M. y Anderson, H. M., 1983. *Palaeoflora of Southern Africa Molteno Formation (Triassic)*. Volume I, Parts 1-2. Introduction: *Dicroidium*. A. A. Balkema, 227pp. Rotterdam.
- Anderson, J. M. y Anderson, H. M., 1985. *Palaeoflora of Southern Africa. Prodrum of South Africa Megafloras Devonian to Lower Cretaceous*. A. A. Balkema. Rotterdam. 423pp.
- Anderson, J.M. y Anderson, H.M., 1989. *Palaeoflora of Southern Africa. Molteno Formation (Triassic)*. Volume 2 Gymnosperms (excluding *Dicroidium*). A.A. Balkema, Rotterdam. 567 pp.
- Anderson, J.M. y Anderson, H.M., 1993. Terrestrial flora and fauna of the Gondwana Triassic: Part 2. Co-evolution. In: Lucas, S.G. and Morales, M. (Eds.): *The Nonmarine Triassic*. Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Sciences, v. 3, pp. 13-25.
- Anderson, J. M., Anderson, H. M. y Cruickshank, A. R. I., 1998. Late Triassic ecosystems of the Molteno/Lower Elliot Biome of Southern Africa. *Palaeontology* 41 (3): 387-421.
- Anderson, J. M., Anderson, H. M., Archangelsky, S., Bamford, H., Chandra, S., Dettmann, M., Hill, R., McLoughlin, S. y Rosler, O., 1999. Patterns of Gondwana Plant colonization and diversification. *Journal of African Earth Sciences* 28: 145-167.
- Archangelsky, S., 1968. Studies on Triassic fossil plants from Argentina IV. The leaf genus *Dicroidium* and its possible relation to *Rhexoxylon* stems. *Palaeontology*, 11 (4): 500-512.
- Archangelsky, S., 1970. *Fundamentos de Paleobotánica*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Serie Técnica y Didáctica, v. 10, 347 pp. La Plata.
- Archangelsky, S., 1990. Plant distribution in Gondwana during the Late Paleozoic. In: Taylor, T. N. y Taylor, E. L. (eds.). *Antarctic Paleobiology. Its Role in the Reconstruction of Gondwana*, v. 9, pp. 102-117. Springer-Verlag.
- Archangelsky, S., 1996. Aspects of Gondwana paleobotany: gymnosperms of the Paleozoic - Mesozoic transition. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 90, pp. 287-302.
- Archangelsky, S. y Arrondo, O.G., 1969. The Permian Taphofloras of Argentina with some considerations about the presence of "northern" elements and their possible significance. En: Amos, A. J. (Ed.): *1st Simposio Internacional sobre Estratigrafía y Paleontología del Gondwana*, Mar del Plata. UNESCO, Ciencias de La Tierra, v. 2, pp. 71-84. París.
- Archangelsky, S. y Arrondo, O.G., 1975. Paleogeografía y plantas fósiles en el Pérmico Inferior Austrosudamericano. *1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía Actas*, v. 1, pp. 479-496. S.M. de Tucumán.
- Archangelsky, S. y Brett, D., 1961. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. 1. *Rhexoxylon* from the Ischigualasto Formation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*, B. 706 (244): 1-19.
- Archangelsky, S. y Brett, D., 1963. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. II. *Michelilloa waltonii* nov. gen. et sp. from the Ischigualasto Formation. *Annals of Botany* 27: 147-154. London.
- Artabe, A. E., 1985. Estudio sistemático de la tafoflora triásica de Los Menucos, Provincia de Río Negro, Argentina. Parte I. Sphenophyta, Filicophyta, Pteridospermophyta. *Ameghiniana*, 22 (1-2): 3-22.
- Artabe, A. E., 1990. Revalidación del género triásico *Zuberia* Frenguelli 1943, Familia Corystospermaceae. *Revista del Museo de La Plata (n.s)*, Paleontología 9 (55): 145-157.
- Artabe, A. E. y Brea, M., en prensa. A new approach to Corystospermales based on petrified stems from the Triassic of Argentina. *Alcheringa*
- Artabe, A. y Stevenson, D. W., 1999. Fossil Cycads of Argentina. *The Botanical Review* 65 (3): 219- 238.
- Artabe, A. E., Brea, M. y Zamuner, A. B., 1999a. *Rhexoxylon brunoi* Artabe, Brea et Zamuner, sp. nov., a new Triassic Corystosperm from the Paramillo de Uspallata, Mendoza, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 105: 63-74.
- Artabe, A.E., Morel, E.M., Spalletti, L. A. y Brea, M., 1999b. Paleoaambientes sedimentarios y paleoflora asociada en el Triásico superior de Malargüe (Sur de Mendoza, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 53(4): 526-548.
- Artabe, A. E., Zamuner, A. B. y Archangelsky, S., 1991. Estudios cuticulares en Cycadópsidas fósiles. El género *Kurtziana* Frenguelli 1942. *Ameghiniana* 28(3-4): 365-374.
- Ash, S. R., 1980. Upper triassic Floral Zones of North America. In: *Biostratigraphy of Fossil Plants, Successional and paleoecological Analyses*. Dilcher, D. L y Taylor, T. N. (Eds.), Dowden Hutchinson and Ross, Stroudsburg, 5: 153-170. Pennsylvania.
- Ash, S. R., 1985. A short thick cycad stem from the Upper Triassic of Petrified Forest National Park, Arizona, and vicinity. *Museum of Northern Arizona Bulletin* 54: 17-32.
- Ash, S. R., 1991. A new pinnate cycad leaf from the Upper Triassic Chinle Formation of Arizona. *Botanical Gazette*, 152 (1): 123-131.
- Ash, S. R., 2001. New cycadophytes from the Upper Triassic Chinle Formation of the southwestern United States. *PaleoBios* 21 (1): 15-28.
- Ash, S. R. y Basinger, J. F., 1991. A high latitude Upper Triassic Flora from the Heiberg Formation, Sverdrup Basin, Arctic Archipelago. *Canadian Paleontology*, Geological Survey of Canada, Bulletin 412: 101-131.
- Ash, S. R. y Litwin, R. J. 1996. Two new species of the pinnate mi-

- crosporophyll *Pramelreutya* from the Upper Triassic of the southwestern United States. *American Journal of Botany*, 83 (8): 1091-1099.
- Ash, S. R. y Morales, M., 1993. Anisian plants from Arizona: the oldest Mesozoic megafloora in North America. In: Lucas, S.G. y Morales, M. (Eds.) *The Nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, v. 3, pp. 27-29.
- Axsmith, B. J., Taylor, T. N., Delevoryas, T. y Hope, R., 1995. A new Species of *Eoginkgoites* from the Upper Triassic of North Carolina, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 85: 189-198.
- Axsmith, B. J., Taylor, T. N. y Taylor, E., 1998a. A new fossil conifer from the Triassic of North America: Implications for models of ovulate cone scale evolution. *International Journal of Plant Sciences*, 159 (2): 358-366.
- Axsmith, B. J., Taylor, T. N. y Taylor, E., 1998b. Anatomically preserved leaves of the conifer *Notophyton krauselii* (Podocarpaceae) from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 85 (5): 704-713.
- Axsmith, B. J., Taylor, T. N., Fraser, N. C. y Olse, P. E., 1997. An occurrence of the gondwanan plant *Fraxinopsis* in the Upper Triassic of Eastern North America. *Modern Geology* 21: 299-308.
- Axsmith, B. J., Taylor, E. L., Taylor, T. N. y Cúneo, R. N., 2000. New perspectives on the Mesozoic seed fern Order Corystospermales based on attached organs from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 87 (6): 757-768.
- Baldoni, A. M., 1972. El género *Lepidopteris* (Pteridosperma) en el Triásico de Argentina. *Ameghiniana* 9 (1):1-16.
- Bamford, M., 1999. Permo-Triassic fossil woods from the South African Karoo Basin. *Palaeontologia Africana* 35: 25-40.
- Bancroft, N., 1913. *Rhexoxylon africanum*, a new Medullosean stem. *Transactions of the Linnean Society of London (Ser. 2 Botany)* 8: 87-103.
- Barale, G., Phillippe, M., Torres, T. y Thevernard, F., 1995. Reappraisal of the Triassic flora from Williams Point, Livingston Island (South Shetland Islands, Antarctica): systematic, biostratigraphical and paleogeographical implications. *Serie Científica INACH* 45: 9-38.
- Bonetti, M. I. R., 1966a. Consideraciones sobre algunos representantes de la Familia Corystospermaceae. *Ameghiniana* 4 (10): 389-395.
- Bonetti, M. I. R., 1966b. *Protojuniperoxylon ischigualastensis* sp. nov. del Triásico de Ischigualasto (San Juan). *Ameghiniana* 4 (7): 211-218.
- Bonetti, M. I. R., 1968. Las especies del género *Pseudoctenis* en la flora triásica de Barreal (San Juan). *Ameghiniana* 5 (10): 433-446.
- Brea, M., 1997. Una nueva especie fósil del género *Araucarioxylon* Kraus 1870, emend. Maheshwari 1972 del Triásico de Agua de la Zorra, Uspallata, Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 34(4): 485-496.
- Brett, D.W. 1968. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. III The trunk of *Rhexoxylon*. *Palaeontology* 11: 236-245.
- Burges, N. A., 1935. Additions to our knowledge of the flora of the Narrabeen Stage of Hawkesbury Series in New South Wales. *Proceedings of Linnean Society of New South Wales* 60: 257-264.
- Caminos, R., Zamuner, A., Limarino, C. y Fauqué, L., 1995. Hallazgo de Triásico superior en la Precordillera riojana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 50 (1-4): 262 - 265.
- Cantrill, D., 1995. The occurrence of the fern *Hausmannia* Dunker (Dipteridaceae) in the Cretaceous of Alexander Island, Antarctica. *Alcheringa*, 19: 243-254.
- Cantrill, D. J. y Webb, J. A., 1998. Permineralized pleuromeid lycopsid remains from the Early Triassic Arcadia Formation, Queensland, Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 102: 189-211.
- Chong Diaz, G., Zamuner, A. B. y Lamelli Herrera, C., 1997. Primer hallazgo de flora triásica en Quebrada Guanaqueros, Sierra de Almeida, Alta Cordillera de la Segunda Región de Antofagasta, Chile. *X Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Resúmenes*: 17. Mendoza.
- De Jersey, N.J. y McKellar, J. L., 1981. Triassic palynology of the Warang Sandstone (northern Galilee Basin) and its phyto-geographic implications. In: Cresswell, M.M. y Vella, P. (Eds.) *5th. International Gondwana Symposium* (Wellington) , pp. 31-37. A.A. Balkema, Rotterdam.
- De Jersey, N.J. y Raine, J.I., 1990. Triassic and earliest Jurassic miospores from the Murihiku Supergroup, New Zealand. *New Zealand Geological Survey, Palaeontological Bulletin*, v. 62, pp. 1-64.
- Del Fueyo, Taylor, E. L., Taylor, T. N. y Cúneo, N. R., 1995. Triassic wood from the Gordon Valley, central Transantarctic Mountains, Antarctica. *IAWA Journal* 16 (2): 111-126.
- DiMichele, W.A. y Hook, R.W., 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems. In: Behrensmeyer, A.K.; Damuth, J.D., DiMichele, W.A.; Potts, R.; Sues, H.D. y Wing, S.L. (Eds.) *Terrestrial Ecosystems through Time*. Chicago University Press, pp. 205-325, Chicago.
- Dobruskina, I., 1993. Relationships of floral and faunal evolution during the transition from the Paleozoic to the Mesozoic. In: Lucas, S.G. y Morales, M. (Eds.) *The Nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, v. 3, pp. 107-112.
- Dobruskina, I., 1995. Triassic Plants and Pangea. *The Palaeobotanist* 44: 116-127.
- Dolby, J.H. y Balme, B.E., 1976. Triassic palynology of the Carnarvon Basin, Western Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 22, pp. 105-168.
- Fahn, A., 1990. *Plant anatomy*. Pergamon Press. 588 pp.
- Flint, J. C. E. y Gould, R. E., 1975. A note on the Fossil Megafloras of the Nymboida and Red Cliff Coal Measures, Southern Clarence-Moreton Basins, N. S. W. *Journal and Proceedings, Royal Society of New South Wales* 108: 70-74.
- Foster, C. B., Balme, B. E. y Helby, R., 1994. First record of Tethyan palynomorphs from the Late Triassic of East Antarctica. *Australian Geological Survey Organisation, Journal of Geology and Geophysics*, v. 15, pp. 239-246.
- Frenguelli, J., 1942. Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana superior en la Argentina. IX. *Kurtziana cacheutensis* Kurtz sp., n. gen. et n. comb. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología* 7 (50): 331-339.
- Frenguelli, J., 1943. Reseña crítica de los géneros atribuidos a la "Serie de *Thinnfeldia*". *Revista del Museo de La Plata (n.s.)* 2 Paleontología 12: 225-342.
- Frenguelli, J., 1944a. Contribuciones al conocimiento de la flora del Gondwana Superior en la Argentina. 27. *Lepidanthium sporiferum* Feistmantel sp. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología* 9 (76): 531-537.
- Frenguelli, J., 1944b. Las especie del género *Zuberia* en la Argentina. *Anales del Museo de La Plata. Paleontología: sección B; Paleobotánica* 1:1-30, 13 láms.
- Ganuza, D.A., Zamuner, A.B., Artabe, A.E. y Spalletti, L.A., 1998. Sistemática y Paleoecología de la Flora Triásica de Hilario-Agua de Los Pajaritos (Formación El Alcázar), Provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 35 (3): 271-283.
- Gnaedinger, S., 1999. La flora triásica del Grupo El Tranquilo, Provincia de Santa Cruz (Patagonia). Parte VII: Cycadophyta. *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina*, Publicación Especial N° 6 (10° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología): 28-33. Mendoza (1997).
- Gnaedinger, S. y Herbst, R., 1997. La flora triásica del Grupo El Tranquilo, Provincia de Santa Cruz (Patagonia). Parte VII. Cycadophyta y Coniferophyta. *10° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Resúmenes*: 23. Mendoza.
- Gnaedinger, S. y Herbst, R., 1998a. La Flora Triásica del Grupo El Tranquilo, Provincia de Santa Cruz (Patagonia), parte IV: Pteridospermae. *Ameghiniana* 35 (1): 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 (1): 53-65.

- Gnaedinger, S. y Herbst, R., 1999. La flora triásica del Grupo El Tranquilo, Provincia de Santa Cruz (Patagonia). Parte VI: Ginkgoales. *Ameghiniana* 36 (3): 281-296.
- Gould, R.E., 1971. *Lysoxylon grigsbyi*, a cycad trunk from the Upper Triassic of Arizona and New Mexico. *American Journal of Botany* 58: 239-248. Miami.
- Herbst, R., 1975. Consideraciones sobre las *Dipteridaceae* (*Filices*) del Gondwana. *Actas 1° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 1: 525-535. San Miguel de Tucumán.
- Herbst, R., 1977a. Sobre Marattiales (Filicopsidae) Triásicas de Argentina y Australia. Parte I. El género *Asterotheca*. *Ameghiniana* 14 (1-4): 1-18.
- Herbst, R., 1977b. Sobre Marattiales (Filicopsidae) triásicas de Argentina y Australia. Parte II. Los géneros *Danaeopsis* y *Rienitsia*. *Ameghiniana* 14 (1-4): 19-32.
- Herbst, R., 1988. La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz. Parte II. Filicopsida. *Ameghiniana* 25(4): 365-379.
- Herbst, R., 1992. Propuesta de clasificación de Dipteridaceae (Filicales) con un atlas de las especies de Argentina. *D'Orbignyana* 6: 1-71.
- Herbst, R., 1993. Dipteridaceae (Filicales) del Triásico del Arroyo Llantenes (Provincia de Mendoza) y de Paso Flores (Provincia del Neuquén), Argentina. *Ameghiniana* 30 (2): 155-162.
- Herbst, R., 1994. A new genus of Thamnopteroid ferns (Osmundaceae, Filicales) from the Upper Triassic Carrizal Formation of Marayes, Province San Juan, Argentina. *Acta Geológica Leopoldiana* 17(39/1): 93-107.
- Herbst, R., 1995. *Millerocaulis stipabonetti* nov. sp. (Osmundaceae, Filices) from the Late Triassic Cepeda Formation of San Juan Province, Argentina. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 53: 13-19.
- Herbst, R., 2000. Dipteridaceae (Filicales) del Triásico Superior de Chile. *Revista Geológica de Chile* 27 (1): 65-81.
- Herbst, R. y Lutz, A. I. 1988. *Rhexoxylon brasiliensis* n. sp. (Corystospermaceae, Pteridospermales) from the upper Triassic Caturrita Formation, Brazil, with comments on biology and environment. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst* 42: 21-28.
- Herbst, R. y Lutz, A. I. 1995. *Tranquiloxylopetriellai* nov. gen. et sp. (Pteridospermales) from the Upper Triassic Laguna Colorada Formation, Santa Cruz province, Argentina. *Ameghiniana* 32: 231-236.
- Herbst, R. y Troncoso, A., 2000. Las Cycadophyta del Triásico de las Formaciones La Ternera y el Puquén (Chile). *Ameghiniana* 37 (3): 283-292.
- Hill, R. S., Forsyth, S. M. y Green, F., 1989. A new genus of osmundaceous stem from the Upper Triassic of Tasmania. *Palaeontology* 32: 287-296.
- Holmes, W. B. K., 1982. The Middle Triassic flora from Benolong, near Dubbo, central-western New South Wales. *Alcheringa* 6: 1-33.
- Holmes, W. B. K. y Ash, S. R., 1979. An early Triassic megafossil flora from the Lorne Basin, New South Wales. *Proceedings Linnean Society of New South Wales* 103 (1): 48-70.
- Holmes, W. B. K., 2001. The middle Triassic megafossil flora of the Basin Creek Formation, Nymboidea Coal Measures, New South Wales, Australia. Part 2: Filicophyta. *Proceedings Linnean Society of New South Wales* 123: 39-87.
- Jain, R. K. y Delevoryas, T., 1967. A Middle Triassic Flora from the Cacheuta Formation. Minas de Petróleo, Argentina. *Palaeontology* 19: 564-589.
- Johnson, L.A.S., 1959. The families of cycads and the Zamiaceae of Australia. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 84: 64-117. Sydney.
- Jones, D.L., 1993. *Cycads of the world*. Smithsonian Institution Press. 312 pp. Washington, D.C.
- Kerp, H., 1996. Post-Variscan Late Palaeozoic northern hemisphere gymnosperms: the onset to the Mesozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 90, pp. 263-285.
- Kräusel, R., 1949. Die fossilen Koniferen-Hölzer (unter Ausschluss von *Araucarioxylon* Kraus). II. Kritische Untersuchungen zur Diagnostik lebender und fossiler Koniferen-Hölzer. *Palaeontographica* 89B: 83-203.
- Lacey, W. S. y Lucas, R., 1981. The Triassic flora of Livingston Island, South Shetland Islands. *Bulletin of the British Antarctic Survey* 53: 157-173.
- Lemoigne, Y., 1988. La Flore au cours des temps Géologiques. Tome 2. *Geobios*, Memoire spécial N° 10. 384pp. Edition de l'Université Claude-Bernard, Lyon.
- Li Xingxue, 1996. Late Paleozoic phytogeographic provinces in China and its adjacent regions. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 41-62.
- Lutz, A. I. y Herbst, R. 1992. Una nueva especie de *Rhexoxylon* del Triásico de Barreal, San Juan, Argentina. 7° *Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (Corrientes 1991), Publicación Especial 2 Asociación Paleontológica Argentina: 73-76.
- Lutz, A., Crisafulli, A. y Herbst, R., 1997. Maderas gimnospermi-cas del Triásico Superior del norte de Chile. 10° *Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Resúmenes*: 30. Mendoza.
- Lutz, A., Crisafulli, A. y Herbst, R., 1999. Gymnospermous woods from the Upper Triassic of northern Chile. *The Palaeobotanist* 48: 31-38.
- Maheshwari, H. K., 1991. Provincialism in Gondwana Floras. *The Palaeobotanist* 46: 101-127.
- Mamay, S. H., 1969. Cycads-fossil evidence of Late Paleozoic origin. *Science* 164 (3877): 295-296.
- Mamay, S. H., 1976. Paleozoic origin of the Cycads. United States *Geological Survey Professional Paper* 934: 1-48. Washington.
- Margalef, R. (1986). *Ecología*. Ediciones Omega S.A., 951 pp. Barcelona.
- McLoughlin, S., 1994. Late Permian Plant Megafossils from the Bowen Basin, Queensland, Australia: Part 3. *Palaeontographica* B 231: 31-62.
- McLoughlin, S., Lindström, S. y Drinnan, A. N., 1997. Gondwanan floristic and sedimentological trends during the Permian-Triassic transition: new evidence from the Amery Group, northern Prince Charles Mountains, East Antarctica. *Antarctic Science*, v. 9, pp. 281-298.
- Menéndez, C. A., 1951. La flora mesozoica de la Formación Llantenes (provincia de Mendoza). *Revista Instituto Nacional de Investigaciones en Ciencias Naturales* (Botánica) 2 (3): 147-261. Buenos Aires.
- Menéndez, C. A., 1956. *Protophyllcladoxylon cortaderitaensis* sp. nov. tronco fósil del Triásico de Barreal, provincia de San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 11 (4): 273-280.
- Meyen, S. V., 1982. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland. (A synthesis). *Biological Memoirs* 7 (1): 1-109.
- Meyen, S. V., 1987. *Fundamentals of Palaeobotany*. Chapman and Hall, 432 pp. London.
- Meyer-Berthaud, B. y Taylor, T. N. 1991. A probable conifer with podocarpacean affinities from the Triassic of Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 67: 179-198.
- Meyer-Berthaud, B., Taylor, E. L. y Taylor, T. N. 1992. Reconstructing the Gondwana seed fern *Dicroidium*: evidence from the Triassic of Antarctica. *Geobios* 25: 341-344.
- Meyer-Berthaud, B., Taylor, T. N. y Taylor, E. L. 1993. Petrified stems bearing *Dicroidium* leaves from the Triassic of Antarctica. *Palaeontology* 36: 337-356.
- Miller, Ch. N., 1977. Mesozoic Conifers. *Botanical Review* 43: 218-280.
- Miller, Ch. N., 1988. The origin of Modern Conifer Families. En: Ch. Beck (Ed.): *Origin and Evolution of Gymnosperms*: 448-486. Columbia University Press.
- Mohr, B. y Schöner, F., 1985. Eine obertriassische *Dicroidium*-Flora südöstlich Alto del Carmen, Región de Atacama (Chile). *Neues Jahrbuch für Geologie, Paläontologie Monatshefte* 6: 368-379.
- Morbelli, M. A. y Petriella, B., 1973. "*Austrostrobus ornatus*" nov. gen. et sp., cono petrificado de Lycopsida del Triásico de

- Santa Cruz. *Revista del Museo de La Plata* (n.s.) 7 Paleontología 46: 199-221.
- Morel, E.M., 1994. El Triásico del Cerro Cacheuta, Mendoza (Argentina). Parte I. Geología, contenido paleoflorístico y cronoestratigrafía. *Ameghiniana*, 31 (2): 161-176.
- Morel, E.M., Ganuza, D.G. y Zúñiga, A., 2000. Revisión paleoflorística de la Formación Paso Flores, Triásico superior de Río Negro y del Neuquén, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54 (4): 389-406.
- Naugolnykh, S. V. y Kerp, H., 1996. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XV. On the oldest known peltasperms with radially symmetrical ovuliferous discs from the Kungurian (uppermost Lower Permian) of the Fore-Urals (Russia). *Review of Palaeobotany and Palynology* 91: 35-62.
- Nixon, K. C., Crepet, W. L., Stevenson, D. y Friis, E. M., 1994. A re-evaluation of seed plant phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 484-533.
- Norstog, K. J. y Nicholls, T.J., 1997. *The Biology of the Cycads*. Cornell University Press. 363 pp.
- Orlando, H. A., 1967. Primera flora triásica de la Antártida occidental. *Contribuciones del Instituto Antártico Argentino* 118: 1-16. Buenos Aires.
- Orlando, H. A., 1968. A new Triassic Flora from Livingston Island, South Shetland Islands. *British Antarctic Survey, Bulletin* 16(6): 1-13.
- Ottone, E.G. y Azcuy, C.L., 1998. Late Triassic palynomorphs from northwestern Perú. *Ameghiniana* 35: 349-351.
- Pal, P. K., 1984. Triassic plant megafossil from the Tiki Formation, South Rewa, Gondwana Basin, India. *The Palaeobotanist* 32(3): 253-309.
- Pal, P. K. y Ghosh, A. K., 1997. Megafloral zonation of Permian-Triassic sequence in the Kamthi Formation, Talcher Coalfield, Orissa. *The Palaeobotanist* 46 (1-2): 81-87.
- Pant, D. D., 1996. The biogeography of the late Paleozoic floras of India. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 79-98.
- Parrish, J. T. 1993. Climate of the Supercontinent Pangea. *Journal of Geology*, 101: 215-233.
- Petriella, B., 1979. Sinopsis de las Corystospermaceae (Corystospermales, Pteridospermophyta) de Argentina. I. Hojas. *Ameghiniana* 16(1-2): 81-102.
- Playford, G., Rigby, J. F. y Archibald, D. C., 1982. A Middle Triassic Flora from the Moolayember Formation, Bowen Basin, Queensland. *Geological Survey of Queensland* 380: 1-52.
- Poole, I y Cantrill, D., 2001. Fossil woods from Williams Point Beds, Livingston Island, Antarctica: a Late Cretaceous Southern high latitude Flora. *Palaeontology* 44:1081-1112.
- Poort, R. J. y Kerp, J. H. F., 1990. Aspects of Permian paleobotany and palynology. XI. On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europa and a re-classification of species formerly included in *Peltaspernum* Harris. *Review of Palaeobotany and Palynology* 63: 197-225.
- Rau, W., 1933. *Cedroxylon canoasense*, una madera fósil nueva del Río Grande del Sur. *Revista Sulamericana de Botanica* 1 (1/6): 169-172.
- Rees, P. M. y Smellie, J. L., 1989. Cretaceous Angiosperms from an allegedly Triassic Flora at William Point, Livingston Island, South Shetland Islands. *Antarctic Science* 1: 239-248.
- Rees, W., 2002. Land-plant diversity and the end-Permian extinction. *Geology* 30: 827-830.
- Retallack, G. J., 1977. Reconstructing Triassic vegetation of eastern Australasia: a new approach for the biostratigraphy of Gondwanaland. *Alcheringa* 1: 247-277. *Alcheringa* - fiche I, G1 - J17.
- Retallack, G.J., 1979. Middle Triassic Coastal Outwash Plain Deposits in Tank Gully, Canterbury, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 9 (4): 397-414.
- Retallack, G. J., 1980. Middle Triassic megafossil plants and trace fossils of Tank Gully, Canterbury, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 10: 36-63.
- Retallack, G. J., 1981. Middle Triassic megafossil plants from Long Gully, near Otematata, north Otago, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 11(3): 167-200.
- Retallack, G. J., 1983. Middle Triassic megafossil marine algae and land plants from near Benmore Dam, southern Canterbury, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 13 (3): 129-154.
- Retallack, G. J., 1995. Permian - Triassic life crisis on land. *Science* 267: 77-80.
- Retallack, G. J., 1997. Earliest Triassic origin of Isoetes and quillwort evolutionary radiation. *Journal of Paleontology* 71: 500-521.
- Retallack, G. J., 2001. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles. *Nature* 411: 287-290.
- Retallack, G. J. y Dilcher, D. L., 1988. Reconstructions of selected seed ferns. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75 (3): 1010-1057.
- Retallack, G. J., Renne, P. R. y Kimbrough, D. L., 1993. New radiometric ages for Triassic Floras of Southeast Gondwana. En: Lucas, S. G. y Morales, M. (Eds): *The Nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin N° 3: 415-418. Albuquerque.
- Retallack, G. J., Veevers, J. J. y Morante, R., 1996. Global coal gap between Permian-Triassic extinction and Middle Triassic recovery of peat-forming plants. *Geological Society of America Bulletin* 108: 195-207.
- Rothwell, G. W., Taylor, E. L. y Taylor, T. N., 2002. *Ashicaulis wolfei* n. sp.: additional evidence for the antiquity of osmundaceous ferns from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 89 (2):352-361.
- Schopf, J. M., 1978. An unusual osmundaceous specimen from Antarctica. *Canadian Journal of Botany* 56: 3083-3095.
- Scotese, C.R., Boucot, A.J. y McKerrow, W.S. (1999). Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *Journal of African Earth Sciences* 28: 99-114.
- Smoot, E.L., Taylor, T.N. y Delevoryas, T., 1985. Structurally preserved fossil plants from Antarctica. I. *Antarcticycas*, gen. nov., a triassic cycad stem from the Beardmore Glacier Area. *American Journal of Botany* 72(9): 1410-1423.
- Spalletti, L. A., Artabe, A., Morel, E. M. y Brea, M., 1999. Biozonación paleoflorística y cronoestratigrafía del Triásico Argentino. *Ameghiniana* 36 (4): 419 -451.
- Spalletti, L. A., Artabe, A. y Morel, E. M., 2002. Geological factors and evolution of southwestern Gondwana Triassic plants. *Gondwana Research* (enviado).
- Stevenson, D.W., 1990. Morphology and Systematics of Cycadales. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 57: 8-55. New York.
- Stevenson, D. W., 1992. A formal classification of the extant Cycads. *Brittonia* 44: 220-223.
- Stipanovic, P. N. y Bonetti, M. I. R., 1965. Las especies del género "*Saportaea*" del Triásico de Barreal (San Juan). *Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Revista Paleontología* I (4): 81-114.
- Stipanovic, P. N., Herbst, R. y Bonetti, M. I. R., 1996. Floras Triásicas. En: Stipanovic, P. N. y Hünicken, M. A. (Eds): Revisión y actualización de la obra paleobotánica de Kurtz en la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias* 11(1-4): 127-184. Córdoba.
- Tavera, J., 1960. El Triásico del Valle inferior del río Biobío. *Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas. Anales* 17: 321-349.
- Taylor, D. W. y Hickey, L. J., 1992. Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 180: 137-156.
- Taylor, E. L. 1992. The occurrence of a Rhoxoxylon-like stem in Antarctica. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg* 147: 183-189.
- Taylor, E. L., 1996. Enigmatic gymnospermous? Structurally preserved Permian and Triassic seed ferns from Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90: 303-318.
- Taylor, T. N., 1969. Cycads: Fossil evidence of Upper Pennsylvanian. *Science* 164:294-295.

- Thomas, H. H. 1933. On some Pteridospermous plants from the mesozoic rocks of South Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 222: 193-254.
- Tidwell, W. D., 1994. *Ashcaulis*, a new genus for some species of *Millerocaulis* (Osmundaceae). *SIDA* 16 (2): 253-261.
- Tidwell, W. D. y Ash, S., 1994. A review of selected Triassic to Early Cretaceous Ferns. *Journal of Plant Research* 107: 417-442.
- Torres, T y Lemoigne, Y., 1989. Hallazgos de maderas fósiles de Angiospermas y Gimnospermas del Cretácico Superior en punta Williams, isla Livingston, islas Shetland del Sur, Antártica. *Servicio Científico INACH* 39: 9-29.
- Townrow, J. A., 1956. The genus *Lepidopteris* and its Southern Hemisphere species. *Avhandlingar Utgitt av Det Norske Videnskaps Akademi*. 1. Mat.-Naturv. Klasse 2: 1-28.
- Townrow, J. A., 1957. On *Dicroidium* probably a Pteridospermous leaf, and other leaves now removed from this genus. *Transactions Geological Society South Africa* 60: 21-56.
- Townrow, J. A., 1960. The Peltaspermaeae, a Pteridosperm Family of Permian and Triassic age. *Palaeontology* 3 (3): 333-361.
- Townrow, J. A., 1965. A new member of the Crystospermaceae. *Annals of Botany* 29: 495-511.
- Townrow, J. A., 1966. On *Lepidopteris madagascariensis* Carpentier (Peltaspermaeae). *Journal Proceedings Royal Society of New South Wales* 98: 203-214.
- Townrow, J. A., 1967a. On *Voltziopsis* a southern conifer of Lower Triassic age. *Proceedings Royal Society of Tasmania* 101: 173-188.
- Townrow, J. A., 1967b. On *Rissikia* and *Mataia* podocarpaceous conifers from the Lower Mesozoic of southern lands. *Proceedings Royal Society of Tasmania* 101: 173-188.
- Troncoso, A. y Herbst, R., 1999. Ginkgoales del Triásico del norte de Chile. *Revista Geológica de Chile* 26 (2): 255-273.
- Troncoso, A., Gnaedinger, S. y Herbst, R., 2000. *Heidiphyllum*, *Rissikia* y *Desmiophyllum* (Pinophyta, Coniferales) en el Triásico del norte chico de Chile y sur de Argentina. *Ameghiniana* 37 (1): 119-125.
- Von Denffler, D., Ziegler, H., Ehrendorfer, F. y Bresinsky, A., 1986. *Strasburger. Tratado de Botánica*. 32 a edición. Ed. Marín. 1098 pp.
- Wagner, R. H., 1993. Climatic significance of the major chronostratigraphic units of the Upper Paleozoic. *XII International Congress on Carboniferous and Permian Geology and Stratigraphy* 1: 83-108. Buenos Aires.
- Walton, J. 1923. On *Rhexoxylon* Bancroft, a Triassic genus of plants exhibiting a liane-type of vascular organisation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 212: 79-109.
- Wang Zi-Qiang, 1991. Advances on the Permo-Triassic Lycopods in North China. I. An *Isoetes* from the Mid-Triassic in Northern Shaanxi Province. *Palaeontographica B* 222: 1-30.
- Wang Zi-Qiang, 1996. Past global floristic changes: the Permian great Eurasian floral interchange. *Palaeontology* 39 (1): 189-217.
- Webb, J. A., 1982. Triassic species of *Dictyophyllum* from Eastern Australia. *Alcheringa* 6 (1-2): 79-91.
- Webb, J. A., 1983. A new plant genus, possibly a marattialeean fern, from the Middle Triassic of eastern Australia. *Memoirs Association Australasian Palaeontologists* 1: 363-371.
- Webb, J. A., 2001. A new marattialeean fern from the Middle Triassic of Eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of New South Wales* 123: 215-224.
- Weber, R., 1993. Geobotanical significance of the Late Triassic Flora of the Santa Clara Formation, Sonora, Mexico. In: Lucas, S.G. y Morales, M. (Eds.): *The Nonmarine Triassic*. Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Sciences, v. 3: 146.
- Weber, R. y Zamudio-Varela, G., 1995. *Laurozamites*, a new genus and new species of Bennettitalean leaves from the Late Triassic of North America. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 12 (1): 68-93.
- Wing, S. L. y Sues, H.D., 1992. Mesozoic and Early Cenozoic terrestrial ecosystems. In: Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues, H. y Wing, S.L. (Eds.): *Terrestrial Ecosystems through time. Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press, Chicago, 568 pp.
- Yao, X., Taylor, T. N. y Taylor, E. L., 1995. The corystosperm pollen organ *Pteruchus* from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 82 (4): 535-546.
- Yao, X., Taylor, T. N. y Taylor, E. L., 1997. A taxodiaceous seed cone from the Triassic of Antarctica. *American Journal of Botany* 84 (3): 343-354.
- Zamuner, A. B. 1992. [Estudio de una taflora de la localidad tipo de la Formación Ischigualasto (Neotriás), Provincia de San Juan. Tesis Doctoral N° 583 Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 97 pp. Inédita].
- Zamuner, A. B. y Artabe, A. E., 1990. El género *Scytophyllum* Bornemann 1856 (Familia Peltaspermaeae), un nuevo representante de la flora triásica en la Argentina. *Revista del Museo de La Plata (n.s.) Paleontología* 9 (54): 131-141.
- Zamuner, A.B. y Artabe, A.E., 1994. Estudio de un leño fósil, *Protocircoporoxylon marianaensis* n. sp., de la Formación Paso Flores (Neotriásico), provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 31 (3): 203-207.
- Zamuner, A. B., Morel, E. M. y Melchor, R., 1998. Nuevos elementos florísticos en la localidad tipo de la Formación Ischichuca, Provincia de La Rioja. 7° Congreso argentino de Paleontología y Biostratigrafía. Resúmenes. 11. Bahía Blanca.
- Zamuner, A.B., Artabe, A.E. y Ganuza, D.G., 1999. A new Peltasperm (Gymnospermopsida) from the Middle Triassic of Argentina. *Alcheringa*, 23: 185-191.
- Zamuner, A. B., Zavattieri, A. M., Artabe, A. E. y Morel, E. M., 2001. Paleobotánica. En: Artabe, A. E., Morel, E. M. y Zamuner, A. B. (Eds): *El Sistema Triásico en la Argentina*. Fundación Museo de La Plata "Francisco Pascasio Moreno". 8: 143-184.
- Zavattieri, A. M. y Batten, D. J. (1996). Miospores from Argentinian Triassic deposits and their potential for intercontinental correlation. En: Jansonius, J. y McGregor, D.C. (Eds): *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Chapter 20B, 2, pp. 767-778. Salt Lake City.
- Ziegler, A. M., Parrish, J. M., Jiping, Y., Gyllenhall, E. D., Rowley, D. B., Parrish, J. T., Shangyou, N., Bekker, A. y Hulver, M. L., 1993. Early Mesozoic phytogeography and climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, B* 341: 297-305.
- Zhu, Jia-Nan y Du Xian-Ming, 1981. A new Cycad Primocycas chinensis gen. et sp. nov. from the Lower Permian in Shanxi, China and its significance. *Acta Botanica Sinica* 23: 401-404.

Recibido: 14 de junio de 2002.

Aceptado: 12 de diciembre de 2002.