

**Reconstrucción paleoambiental del paleoecuador occidental
de Pangea (Colombia) durante el Noriano y evaluación de la
variación paleolatitudinal en cuencas de la margen
suroccidental**

**Disertación presentada a la
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la
Universidad Nacional de San Juan
como candidato a optar el grado de
Doctor en Ciencias Geológicas**

Por

Carlos Mario Alarcón Gómez

Director: Dra. Carina E. Colombi

Codirectores: Dr. Juan M. Drovandi

Dr. Mateo D. Monferran



San Juan, Argentina

2026

Prefacio

El estudio de la estratigrafía y la paleontología en Colombia ha tenido una larga tradición vinculada desde sus inicios a los registros sedimentarios cretácicos. Su amplia distribución en las zonas montañosas del país y la abundante fauna marina asociada atrajeron tempranamente a exploradores y naturalistas de la época. Entre ellos destaca Alexander von Humboldt, quien durante su expedición al Virreinato de la Nueva Granada (1799–1804) colectó algunos de los primeros fósiles del país, materiales que posteriormente estudió Leopold von Buch en Europa. A esta historia se suman figuras como Carl Degenhardt, Hermann Karsten y Alfred Hettner, pioneros en los estudios estratigráficos y paleontológicos del país, así como los grandes estratígrafos de inicios del siglo XX, Orby C. Wheeler y Hollis D. Hedberg, quienes, en el contexto del auge petrolero de las décadas de 1920 y 1930, establecieron gran parte del marco estratigráfico cretácico y cenozoico que aún sigue vigente.

Tras más de dos siglos de historia geológica, no sorprende que una parte considerable del conocimiento estratigráfico y paleontológico colombiano haya estado orientado hacia intervalos con potencial económico. La demanda de información aplicada a la industria extractivista, junto con el limitado financiamiento para investigaciones fuera de este ámbito, ha conducido a una modesta tradición científica y una formación de recursos humanos que históricamente ha estado condicionada por las necesidades del sector industrial.

Como consecuencia, amplias porciones del registro geológico han permanecido prácticamente sin estudiar, lo que ha llevado al abandono sistemático de diversos intervalos estratigráficos y ha dado lugar a aquello que he denominado como “*unidades huérfanas*” definidas de la siguiente manera: *unidades litoestratigráficas que han recibido poca o ninguna atención debido a su falta de interés económico y/o su escaso contenido paleontológico evidente, lo que genera la percepción de que son insignificantes dentro del contexto geológico más amplio.*

Es probable que una o varias de estas características definan a un gran número de unidades litoestratigráficas colombianas, y las formaciones Bocas y Montebel no son la excepción: cumplen con todos los criterios que las sitúan dentro de este grupo de *unidades huérfanas*. Los escasos estudios disponibles de estas formaciones evidencian que los aportes más significativos fueron realizados por investigadores extranjeros como P. Dickey, D. Trumphy, W. Bock, J. Langenheim, W. Remy, E. Rabe y O. Geyer entre las décadas de 1940 y 1970. Desde entonces, los avances han sido mínimos, permaneciendo casi intactas desde el punto de vista del análisis moderno.

Las formaciones Bocas y Montebel corresponden a registros sedimentarios del Triásico Superior que se ubicaron próximos al paleoecuador de Pangea. Su litología, caracterizada por capas carbonosas y fangolitas oscuras de origen lacustre, sugiere condiciones húmedas en su ambiente de sedimentación. Esto resulta particularmente llamativo si se considera que el clima triásico ha sido caracterizado por amplios interiores continentales cálidos y secos. La aparente humedad registrada en estas unidades colombianas motivó el desarrollo de esta investigación, ya que pueden aportar datos clave para comprender las condiciones paleoambientales de las áreas paleoecuatoriales de Pangea y, en un sentido más amplio, el funcionamiento del clima global durante el Triásico Tardío.

Este trabajo es solo un minúsculo aporte al conocimiento de la estratigrafía y paleontología de Colombia y Sudamérica, de estos innumerables intervalos estratigráficos que aún ignoramos y desconocemos a profundidad. Estos registros aguardan pacientemente su oportunidad para ser leídos y revelar sus increíbles historias sobre el pasado de nuestro planeta. En esencia, un intento que busca devolverles la voz, y demostrar que, incluso en los estratos más discretos, se preservan testimonios capaces de enriquecer nuestra comprensión del tiempo profundo. Espero que este estudio pueda inspirar nuevas miradas, nuevas preguntas y nuevos investigadores dispuestos a seguir explorando esas páginas geológicas que Colombia aún no ha terminado de leer.

Carlos M. Alarcón

Agradecimientos

En primer lugar, deseo expresar mi agradecimiento a la Dra. Carina E. Colombi y a los doctores Oscar F. Gallego, Juan Martín Drovandi y Mateo D. Monferran, quienes supervisaron este trabajo doctoral. Su orientación constante, junto con las valiosas y enriquecedoras discusiones sostenidas a lo largo de estos años, resultaron fundamentales para el desarrollo de esta investigación. En particular, quiero agradecer especialmente a Carina E. Colombi por su amistad, su apoyo incondicional y por transmitirme sus enseñanzas sobre el fascinante mundo del Triásico.

Esta investigación se benefició de manera significativa de los aportes de Martín Ezcurra y Guillermina Giordano en el análisis de los vertebrados fósiles, así como de la colaboración de Silvia Césari en el estudio de los palinomorfos, a quienes expreso mi más sincero agradecimiento. Asimismo, agradezco especialmente a Petrochac S.A.S. y al profesor Medardo Chacón Valderrama por el valioso respaldo logístico brindado durante los estudios sedimentológicos. Finalmente, agradezco a German David Patarroyo y Julián Gómez por facilitar el acceso al material paleobotánico de la Formación Bocas colectado en la zona de Guaca.

El estímulo, las sugerencias y el acompañamiento de numerosos colegas y amistades fueron esenciales para concretar este trabajo. Entre ellos deseo mencionar a Osvaldo Conde, Fernando López, Yasmin Díaz, Ricardo Martínez, Oscar Limarino, Steven Díaz, Sebastián Gómez y Gustavo Correa. Asimismo, expreso un agradecimiento muy especial a Claire Peyre de Fabrègues por su apoyo incondicional y su permanente motivación, que me permitió seguir adelante en el camino de la investigación.

Manifiesto también un agradecimiento a Oscar Alcober, director del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan, por haberme brindado la oportunidad de integrarme a la institución y desarrollar mis actividades con el equipamiento y las herramientas disponibles. Esta investigación pudo concretarse gracias al otorgamiento de una Beca Doctoral por parte del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Extiendo un agradecimiento especial a Heriberto Alarcón y a Steven Díaz por su inagotable energía, dedicación y compañerismo durante las extensas campañas de campo en las localidades de Palermo, Páramo de la Rusia, Bocas, Rionegro y Cuesta Rica. Del mismo modo, reconozco la calidez, hospitalidad y colaboración de las comunidades de Palermo y Bocas.

Finalmente, quiero expresar mi más profundo agradecimiento a mis padres y hermanos, por su apoyo incondicional, su paciencia y su comprensión durante todos estos años marcados por extensas ausencias.

Resumen

Las formaciones Bocas y Montebel, en la Cordillera Oriental de Colombia (Andes del Norte), preservan un registro sedimentario lacustre del Triásico Tardío (Noriano medio), depositado a bajas paleolatitudes cercanas al ecuador. En este trabajo se presenta un estudio detallado de ambas unidades, junto con nuevos datos sobre las afinidades paleobiogeográficas y las condiciones paleoambientales del cinturón paleoequatorial occidental de Pangea. El análisis integrado bioestratigráfico, sedimentológico y paleontológico revela ciclos de expansión y contracción lacustre. Sobre la base del análisis de facies se reconocen subambientes de lago profundo, lago somero de aguas abiertas, deltas litorales de pequeña escala, ciénagas/pantanos y ambientes lacustres marginales. Estas características sedimentarias son comparables con el complejo lacustre *Richmond-type*, definido para registros de baja paleolatitud de las cuencas de los márgenes del Atlántico central y norte. Estas características sedimentológicas sumado a la asociación de flora, sugiere un entorno bajo condiciones húmedas y cálidas, posiblemente un clima tropical húmedo.

En las formaciones Bocas y Montebel se identificó una asociación paleoflorística compuesta por cf. *Cynepteris* sp., cf. *Wingatea* sp., *Onychiopsis* cf. *psilotoides*; *Piazopteris branneri*, *Coniopteris* sp., *Pecopteris* sp. *Dictyophyllidites* sp., *Zamites* sp., *Otozamites* sp. *Laurozamites* sp. *Podozamites* sp., *Pagiophyllum* sp., *Brachyphyllum* sp., *Brachyphyllum hegewaldia* y ?*Classopollis* sp. Asimismo, se reconocen fósiles de camarones almeja (*Howellisaura colombianus*, *Shipingia hebaozhaiensis*, *S. olseni*, *Euestheria winterpockensis* y *Gregoriusella* sp.), ostrácodos (Darwinulocopina), bivalvos (Unionida) y de vertebrados (peces actinoptergios y posibles fitosaurios). La presencia conjunta de esta flora y fauna constituye una clara evidencia de fuertes afinidades paleobiogeográficas, lo que sugiere una marcada influencia de Laurasia en el noroeste de Gondwana, junto con la ausencia de elementos faunísticos y florísticos típicos del sur de Gondwana en esta región paleoequatorial de Pangea.

La comparación paleolatitudinal a lo largo de la margen suroccidental de Pangea durante el Noriano revela una zonación climática: condiciones cálidas y húmedas cerca del paleoecuador (~6° S; Cordillera Oriental de Colombia); condiciones predominantemente áridas entre ~20°–28° S (Grupo Mítu); condiciones estacionales subhúmedas a semiáridas hacia ~48° S (Formación Los Colorados); y climas templado-cálidos y húmedos entre ~50° y ~61° S (cuencas de Malargüe, Paso Flores y El Tranquilo). Este patrón latitudinal sugiere un arreglo zonal, con franjas climáticas aproximadamente delimitadas a lo largo de la margen suroccidental de Pangea.

Considerando los datos y resultados obtenidos para la margen suroccidental de Pangea, junto con la evidencia sedimentológica e interpretaciones paleoambientales publicadas para otras áreas del supercontinente durante el Noriano, se propone que el modelo climático para este intervalo, se alinea a un sistema zonal. Esta propuesta se sustenta por la presencia de un cinturón húmedo paleoequatorial muy estrecho que pudo establecerse desde el ecuador occidental (Cordillera Oriental de Colombia y Cuneca de Chinle) hasta zonas internas de Pangea (facies lacustres húmedas de las cuencas de Richmond, Dan River y Deep River).

Abstract

The Bocas and Montebel formations, located in the Eastern Cordillera of Colombia (Northern Andes), preserve a Late Triassic (middle Norian) lacustrine sedimentary record deposited at low paleolatitudes near the equator. This study presents a detailed analysis of both units, together with new data on the paleobiogeographic affinities and paleoenvironmental conditions of the western paleo-equatorial belt of Pangea. An integrated biostratigraphic, sedimentological, and paleontological analysis reveals cycles of lacustrine expansion and contraction. Facies analysis allows the recognition of deep-lake, shallow open-water lake, small-scale littoral deltas, marsh/swamp, and marginal lacustrine subenvironments. These sedimentary characteristics are comparable to the Richmond-type lacustrine complex, defined for low-paleolatitude lacustrine records of the central and northern Atlantic margin basins. These sedimentological features, together with the associated flora, suggest deposition under warm and humid conditions, possibly corresponding to a tropical humid climate.

A paleofloristic association was identified in the Bocas and Montebel formations, composed of cf. *Cynepteris* sp., cf. *Wingatea* sp., *Onychiopsis* cf. *psilotoides*, *Piazopteris branneri*, *Coniopteris* sp., *Pecopteris* sp., *Dictyophyllidites* sp., *Zamites* sp., *Otozamites* sp., *Laurozamites* sp., *Podozamites* sp., *Pagiophyllum* sp., *Brachyphyllum* sp., *Brachyphyllum hegewaldia*, and ?*Classopollis* sp. In addition, fossils of clam shrimps (*Howellisaura colombianus*, *Shipingia hebaozhaiensis*, *S. olseni*, *Euestheria winterpockensis*, and *Gregoriusella* sp.), ostracods (Darwinulocopina), bivalves (Unionida), and vertebrates (actinopterygian fishes and possible phytosaurs) were recorded. The combined presence of this flora and fauna provides clear evidence of strong paleobiogeographic affinities, suggesting a marked Laurasian influence in northwestern Gondwana, together with the absence of faunal and floral elements typical of southern Gondwana in this paleo-equatorial region of Pangea.

The paleolatitudinal comparison along the southwestern margin of Pangea during the Norian reveals a climatic zonation: warm and humid conditions near the paleo-equator (~6° S; Eastern Cordillera of Colombia); predominantly arid conditions between ~20°–28° S (Mitu Group); seasonally subhumid to semi-arid conditions toward ~48° S (Los Colorados Formation); and warm-temperate to humid climates between ~50° and ~61° S (Malargüe, Paso Flores, and El Tranquilo basins). This latitudinal pattern suggests a zonal arrangement, with approximately delimited climatic belts along the southwestern margin of Pangea.

Considering the data and results obtained for the southwestern margin of Pangea, together with sedimentological evidence and published paleoenvironmental interpretations for other areas of the supercontinent during the Norian, a zonal climatic system is proposed for this interval. This interpretation is supported by the presence of a very narrow humid paleo-equatorial belt that may have extended from the western equatorial region (Eastern Cordillera of Colombia and the Chinle Basin) to inner areas of Pangea (humid lacustrine facies of the Richmond, Dan River, and Deep River basins).

Contenido

Introducción	1
Objetivos	5
Objetivo general	5
Objetivos específicos del trabajo	5
Capítulo I: Áreas de Estudio y Marco Geológico	7
1. Áreas de estudio	8
1.1. Cordillera Oriental de Colombia.....	8
1.1.1. Norte de Bucaramanga.....	8
1.1.2. Anticlinal de Arcabuco	10
2. Antecedentes y Marco Geológico.....	12
2.1. Triásico del norte de Sudamérica.....	12
2.1.1 Cordillera Oriental de Colombia: Paleolatitudes bajas ecuatoriales	13
2.1.1.1 Triásico del norte de Bucaramanga.....	14
Formación Tiburón (Ward et al., 1973)	14
Formación Bocas (Alvarado y Del Río, 1944)	15
2.1.1.2 Triásico del Anticlinal de Arcabuco	17
Formación Palermo (Renzoni, 1967).....	17
Formación Montebel (Hubach, 1957).....	18
2.2 Áreas de comparación a diferentes paleolatitudes de la margen suroccidental de Pangea	20
2.2.1 Grupo Mitu, Perú: Paleolatitudes bajas (~20°-28° S)	20
2.2.2 Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, Argentina: Paleolatitudes medias (~44°-48°S) ..	22
Formación Talampaya (Romer y Jensen, 1966)	23
Formación Tarjados (Romer y Jensen, 1966)	24
2.2.2.1 Grupo Agua de la Peña (Bossi, 1971)	24
Formación Chañares (Romer y Jensen, 1966).....	24
Formación Los Rastros (Frenguelli, 1944).....	25
Formación Ischigualasto (Frenguelli, 1944).....	26
Formación Los Colorados (Groeber y Stipanovic, 1953).....	27
2.2.3 Cuenca de Malargüe, Argentina: Paleolatitudes medias (~50° S)	27
2.2.3.1 Grupo Tronquimalal (Stipanovic, 1979)	28
Formación Chihuido (Stipanovic, 1949)	28
Formación Llantenes (Stipanovic, 1949).....	29
2.2.4 Cuenca Paso Flores, Argentina: Paleolatitudes medias (~54° S).....	29

Formación Paso Flores (Frenguelli, 1948)	30
2.2.5 Cuenca El Tranquilo, Argentina: Paleolatitudes altas (~61° S)	31
2.2.5.1 Grupo El Tranquilo (Jalfin y Herbst, 1995)	32
Formación Cañadón Largo (Jalfin y Herbst, 1995)	32
Bibliografía	32

Capítulo II: Sedimentología y Reconstrucción Paleoambiental

45

1. Introducción	46
2. Metodología de trabajo	47
3. Resultados	47
3.1 Paleolatitudes bajas ecuatoriales: Cordillera Oriental, Colombia	47
3.1.1 Columnas estratigráficas	48
3.1.1.1 Formación Bocas	48
3.1.1.2 Formación Montebel	55
3.1.2 Análisis de facies	62
3.1.2.1 Facies conglomerádicas	64
Facies Gmm: Conglomerados finos matriz-soportados.....	64
3.1.2.2 Facies areniscosas	65
Facies Smm: Areniscas finas-medias masivas con clastos arcillosos.....	65
Facies Sm-Sh: Areniscas finas-medias masivas y laminadas	67
Facies Sfr: Areniscas finas con ondulitas escalantes y laminación sinusoidal	67
Facies Srw: Areniscas finas-medias con ondulitas simétricas	69
Facies Sfd: Areniscas finas con estructuras de deformación blanda (estructuras en flama y convoluta).....	70
Facies Smb: Areniscas masivas de grano fino-medio bioturbadas	70
Facies HFS: Heterolitas con estratificación ondulítica-lenticular	71
3.1.2.4 Facies fangolíticas.....	74
Facies Fm-l: Fangolitas oscuras con microestructuras	74
Facies FSm: Limolitas y limolitas arenosas gris oscuro y gris verdoso	77
Facies Fho: Fangolitas carbonosas	80
Facies F(S)pg: Fangolitas y areniscas gris verdosas con marcas de raíces	81
Facies F(S)pr: Fangolitas y areniscas beige rojizas con marcas de raíces.....	84
3.1.2.5 Facies carbonáticas	85
Facies L: Biomicrita de ostrácodos	85
3.1.2.6 Facies volcánicas	85

Facies B: Basaltos almohadillados mezclados con sedimentos.....	85
3.1.3 Asociaciones de facies y ambientes depositacionales.....	86
3.1.3.1 Asociación de Facies 1: Lago Profundo.....	86
3.1.3.2 Asociación de Facies 2: Lacustre somero de aguas abiertas (Open-water shallow lake)	90
3.1.3.3 Asociación de Facies 3: Deltas litorales de pequeña escala	91
3.1.3.4 Asociación de Facies 4: Pantanos/ciénagas	92
3.1.3.5 Asociación de Facies 5: Lacustre marginal.....	93
3.1.3.6 Asociación de Facies 6: Vulcanismo Subacuático	93
3.1.4 Reconstrucción paleoambiental	93
3.1.5 Paleolatitud e implicaciones climáticas	99
3.1.5.1 Secuencias lacustres influenciadas por franjas climáticas latitudinales.....	99
4. Interpretaciones paleoambientales del Triásico Superior a diferentes paleolatitudes en la margen suroccidental de Pangea	103
4.1 Paleolatitudes bajas.....	103
4.1.1 Grupo Mítu (~20°-28° S).....	103
4.2 Paleolatitudes medias.....	104
4.2.1 Cuenca Ischigualasto Villa Unión (~44°-48° S).....	104
4.2.1.1 Formación Chañares	104
4.2.1.2 Formación Los Rastros	104
4.2.1.3 Formación Ischigualasto	105
4.2.1.4 Formación Los Colorados.....	106
4.2.2 Cuenca de Malargüe (~50° S).....	107
4.2.2.1 Formación Chihuido	107
4.2.2.2 Formación Llantenes.....	108
4.2.3 Cuenca de Paso Flores (~54° S).....	108
4.2.3.1 Formación Paso Flores.....	108
4.3 Paleolatitudes altas.....	109
4.3.1 Cuenca El Tranquilo (~61° S).....	109
4.3.1.1 Formación Cañadón Largo.....	109
Bibliografía	109
Capítulo III: Paleontología Sistemática.....	120
1. Introducción	121
2. Metodología de trabajo.....	123
3. Resultados.....	127

3.1 Paleontología sistemática.....	127
3.1.1 Paleoinvertebrados.....	127
3.1.1.1 Bivalvia.....	127
3.1.1.2 Ostracoda.....	129
3.1.1.3 Spinicaudata (camarones almeja/conchostracos).....	129
3.1.2 Paleovertebrados.....	143
3.1.2.1 Actinopterygii.....	143
3.1.2.2 Archosauria.....	143
3.1.3 Macroflora.....	145
3.1.3.1 Sphenopsida (equisetales).....	145
3.1.3.2 Filicopsida (helechos).....	146
3.1.3.3 Cycadeoidales (Bennettitales).....	151
3.1.3.3 Coniferales (coníferas).....	153
3.1.4 Microflora.....	161
3.1.4.1 Esporas.....	161
3.1.4.2 Polen.....	161
4. Registros paleontológicos del Triásico Superior a diferentes paleolatitudes en la margen suroccidental de Pangea.....	163
4.1 Paleolatitudes bajas.....	163
4.1.1 Grupo Mitu (~20°-28° S).....	163
4.2 Paleolatitudes medias.....	163
4.2.1 Cuenca Ischigualasto Villa Unión (~44°-48° S).....	163
4.2.1.1 Formación Chañares (Carniano inferior).....	163
4.2.1.2 Formación Los Rastros (Carniano medio).....	165
4.2.1.3 Formación Ischigualasto (Carniano superior-Noriano inferior).....	168
4.2.1.4 Formación Los Colorados (Noriano inferior-superior).....	171
4.2.2 Cuenca de Malargüe (~50° S).....	173
4.2.2.1 Formación Chihuido (Noriano- ?Rhaetiano).....	173
4.2.2.2 Formación Llantenes (Noriano- ?Rhaetiano).....	174
4.2.3 Cuenca Paso Flores (~54° S).....	176
4.2.3.1 Formación Paso Flores (Noriano-Rhaetiano).....	176
4.3 Paleolatitudes Altas.....	179
4.3.1 Cuenca El Tranquilo (~61° S).....	179
4.3.1.1 Formación Cañadón Largo (Noriano).....	179
Bibliografía.....	181
Anexos.....	193

Capítulo IV: Tafonomía de las Asociaciones Fosilíferas 210

1. Introducción	211
2. Metodología de trabajo.....	212
3. Resultados.....	216
3.1 Facies sedimentarias	216
3.2 Tipos de fosilización	218
3.3 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel	219
3.2.1 Paleoflora	219
3.2.2 Paleovertebrados	224
3.2.3 Paleoinvertebrados	225
3.3. Historia tafonómica.....	228
3.3.1 Tafofacies de la Formación Bocas	228
3.3.2 Tafofacies de la Formación Montebel.....	232
3.4. Análisis tafofacial	234
Bibliografía	235

Capítulo V: Bioestratigrafía 237

1. Introducción	238
2. Metodología de trabajo.....	239
3. Resultados.....	240
3.1. Bioestratigrafía.....	240
3.1.1 Paleoflora	240
3.1.2. Paleovertebrados	241
3.1.3. Camarones almeja (conchostracos).....	243
3.1.3.1. Asociación de camarones almeja	244
3.2. Implicancias bioestratigráficas.....	246
Bibliografía	246

Capítulo VI: Paleobiogeografía de camarones almeja y su dispersión a través de los valles de rift de Pangea Central.. 251

1. Introducción	252
2. Resultados.....	253
2.1 Paleobiogeografía	253
2.2 Distribución y dispersión de camarones almeja a través de los valles del rift durante el Triásico Tardío.....	254
Bibliografía	256

Capítulo VII: Variaciones paleoambientales en la margen suroccidental de Pangea durante el Triásico Tardío (Noriano)

.....	259
1. Introducción	260
2. Resultados	261
2.1. Correlación de registros sedimentarios del Noriano (Triásico Superior) a lo largo de la márgen suroccidental de Pangea	261
2.1.1 Comparación paleoambiental latitudinal.....	261
2.1.1.1 Paleolatitudes ecuatoriales húmedas: Cordillera Oriental de Colombia (~6° S)	261
2.1.1.2 Paleolatitudes bajas áridas: Grupo Mitu (~20°-28° S).....	262
2.1.1.3 Paleolatitudes medias semiáridas: Formación Los Colorados (~48° S)	262
2.1.1.4 Paleolatitudes medias templado-cálidas húmedas-subhúmedas: formaciones Chihuido, Llantenes y Paso Flores (~50°-54° S).....	263
2.1.1.5 Paleolatitudes altas templado-cálidas húmedas: Formación Cañadón Largo (~61° S).....	263
2.1.1.6 Modelo climático	265
2.1.2 Comparación paleontológica y afinidades	268
2.1.2.1 Paleoflora	268
2.1.2.1 Provincialismo paleoflorístico	269
Bibliografía	270

Capítulo VIII: Conclusiones, recomendaciones y consideraciones finales

.....	275
Conclusiones	276
Recomendaciones y consideraciones finales	279

Introducción

El Triásico (251-201 Ma) se caracteriza por un periodo de recuperación y un importante recambio de la biota en el planeta tras la mayor extinción conocida en la historia de la Tierra, ocurrida a finales del Pérmico (e.g., Erwin, 1990; Jin et al., 2000; Mundil et al., 2004; Delfino, 2020). La recuperación de los ecosistemas marinos y continentales dio lugar a una revolución que decantó en la diversificación de faunas marinas y continentales modernas, dejando atrás el mundo paleozoico (e.g., Vermeij, 2008; Dal Corso et al., 2020; Benton y Wu, 2022). En los ecosistemas continentales, los tetrápodos experimentaron una notable diversificación, con la aparición de grupos como Testudinata, Pseudosuchia, Pterosauria y Dinosauria (e.g., Langer et al., 2010; Benton et al., 2013; Dunne et al., 2021; Benton y Wu, 2022). Además, se intensificó la competencia entre sinápsidos y arcosaurios, que estuvo marcada por un cambio de postura de extendido a erguido y un cambio en la fisiología hacia la sangre caliente (endotermia), con cubiertas de piel aislantes de pelo y plumas (e.g., Benton, 2021). Por su parte, las comunidades paleoflorísticas estuvieron dominadas principalmente por helechos, coníferas, cícadas, bennettitales, ginkgoales, pteridospermas y sphenopsidas, los cuales mostraron una notable capacidad de adaptación a los diversos entornos y condiciones climáticas que caracterizaron el planeta (e.g., Dobruskina, 1993; McAllister Rees, 2002; Kustatscher et al., 2018; Bodnar et al., 2021). Para finales del Triásico, los ecosistemas marinos y continentales ya se habían recuperado de la extinción pérmica y se transformaron progresivamente en comunidades más complejas que moldearon el mundo mesozoico.

La disposición paleogeográfica del Triásico estuvo regida por la existencia del supercontinente Pangea, una vasta masa continental rodeada por el Océano Panthalassa y el Mar de Tetis (**ver Fig 1**; Blakey, 2008; Müller et al., 2016). Esta disposición continental, que abarcaba una amplia franja del paleoecuador y se extendía hasta altas latitudes en ambos hemisferios, controló profundamente la circulación atmosférica y oceánica. Sumado a los niveles elevados de dióxido de carbono atmosférico, esta configuración generó un sistema climático mayormente azonal, con una estacionalidad climática muy acentuada (e.g., Parrish y Peterson, 1988; Parrish, 1993; Tanner, 2018). Las precipitaciones estacionales tendían a concentrarse en áreas costeras, mientras que las regiones continentales interiores permanecían bajo condiciones predominantemente semiáridas o áridas (e.g., Parrish y Peterson, 1988; Kutzbach y Gallimore, 1989; Parrish, 1993; Sellwood y Valdes 2006; Preto et al. 2010). Estas condiciones han llevado a la interpretación de que el clima del Triásico se caracterizó por un gran sistema de circulación tipo “megamonzón” (Parrish y Peterson, 1988; Parrish, 1993).

No obstante, el modelo climático azonal de “megamonzón” ha sido discutido para el Triásico Tardío. Diferentes autores han propuesto que el supercontinente Pangea pudo instaurar un patrón

climático zonal, caracterizado por cinturones latitudinales aproximadamente definidos (e.g., Kent y Olsen, 2000; Olsen y Kent, 2000; Ziegler et al., 2003; Kent et al., 2017). Bajo este esquema, durante el Triásico Tardío, amplias franjas predominantemente áridas se extendieron a más de $\pm 30^\circ$, mientras que las áreas de paleolatitudes medias a altas, junto con las zonas ecuatoriales ($\pm 5^\circ$), habrían mantenido climas relativamente más húmedos (Kent y Tauxe, 2005; Whiteside et al., 2011, 2015; Kent et al., 2017).

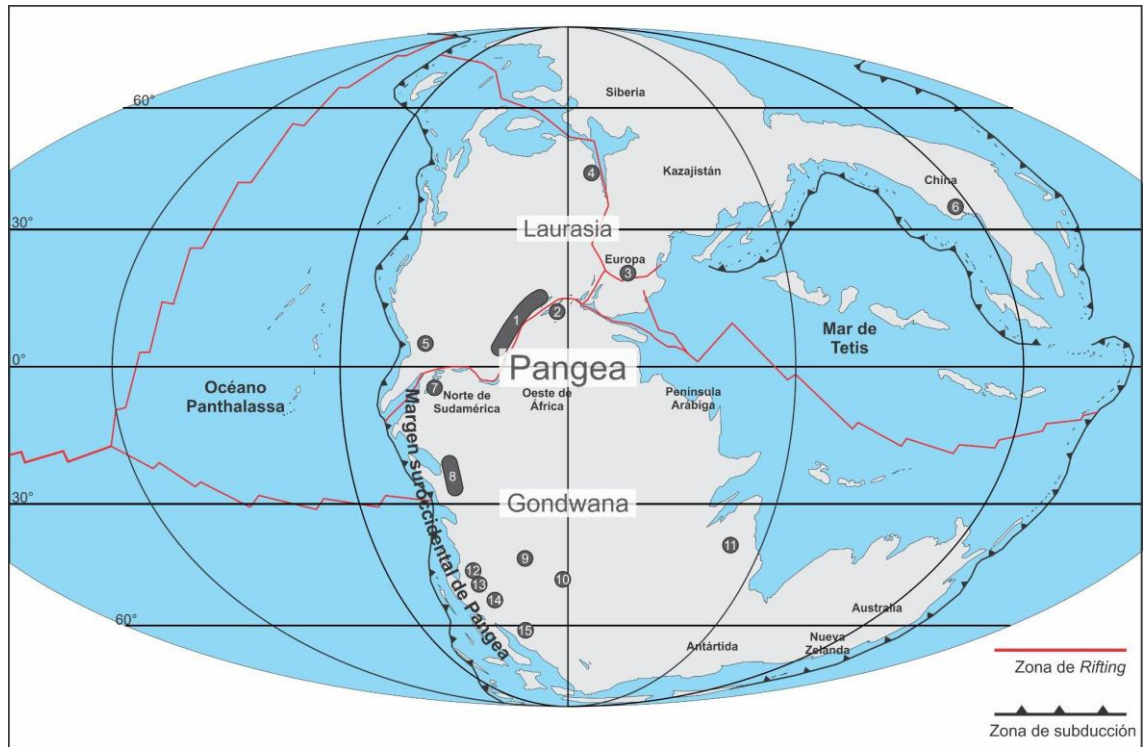


Figura 1 Reconstrucción paleogeográfica de Pangea para el Triásico Tardío y la ubicación de las principales cuencas sedimentarias en el mundo. (1) cuencas del Supergrupo Newark; (2) Cuenca Argana; (3) Cuenca Germánica; (4) Cuenca Jameson Land; (5) Cuenca Chinle-Colorado Plateau; (6) Cuenca Sichuan; (7) cuencas de la Cordillera Oriental de Colombia (este trabajo); (8) cuencas del Grupo Mitu; (9) Cuenca Paraná; (10) Cuenca Karoo; (11) Cuenca Pranhita-Godavari; (12) Cuenca Ischigualasto–Villa Unión; (13) Cuenca de Malargüe; (14) Cuenca Paso Flores; (15) Cuenca El Tranquilo. Reconstrucción paleogeográfica del Triásico Tardío (modificada de <https://deeptimemaps.com/> y Scotese, 2014).

Las reconstrucciones paleoambientales del Triásico Tardío se han basado, en gran medida, en el análisis de registros sedimentológicos y paleontológicos del hemisferio norte, particularmente de cuencas de Lurasia ubicadas en Estados Unidos y Canadá (Supergrupo Newark, Chinle/Colorado Plateau), Alemania (Cuenca Germánica), Groenlandia (Cuenca Jameson Land), así como en diversas áreas de Europa, Kazajistán, Siberia y China. Estos registros se distribuyeron ampliamente desde bajas (0° – 30° N) hasta medias (30° – 60° N) y altas paleolatitudes (60° – 90° N) (e.g., Olsen y Kent, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Kent et al., 2017; Tanner, 2018; Kustatscher et al., 2018). Esta extensa cobertura paleolatitudinal de los registros sedimentarios y paleontológicos

ha contribuido de manera significativa a la caracterización paleoambiental detallada del hemisferio norte de Pangea (**Fig 1**).

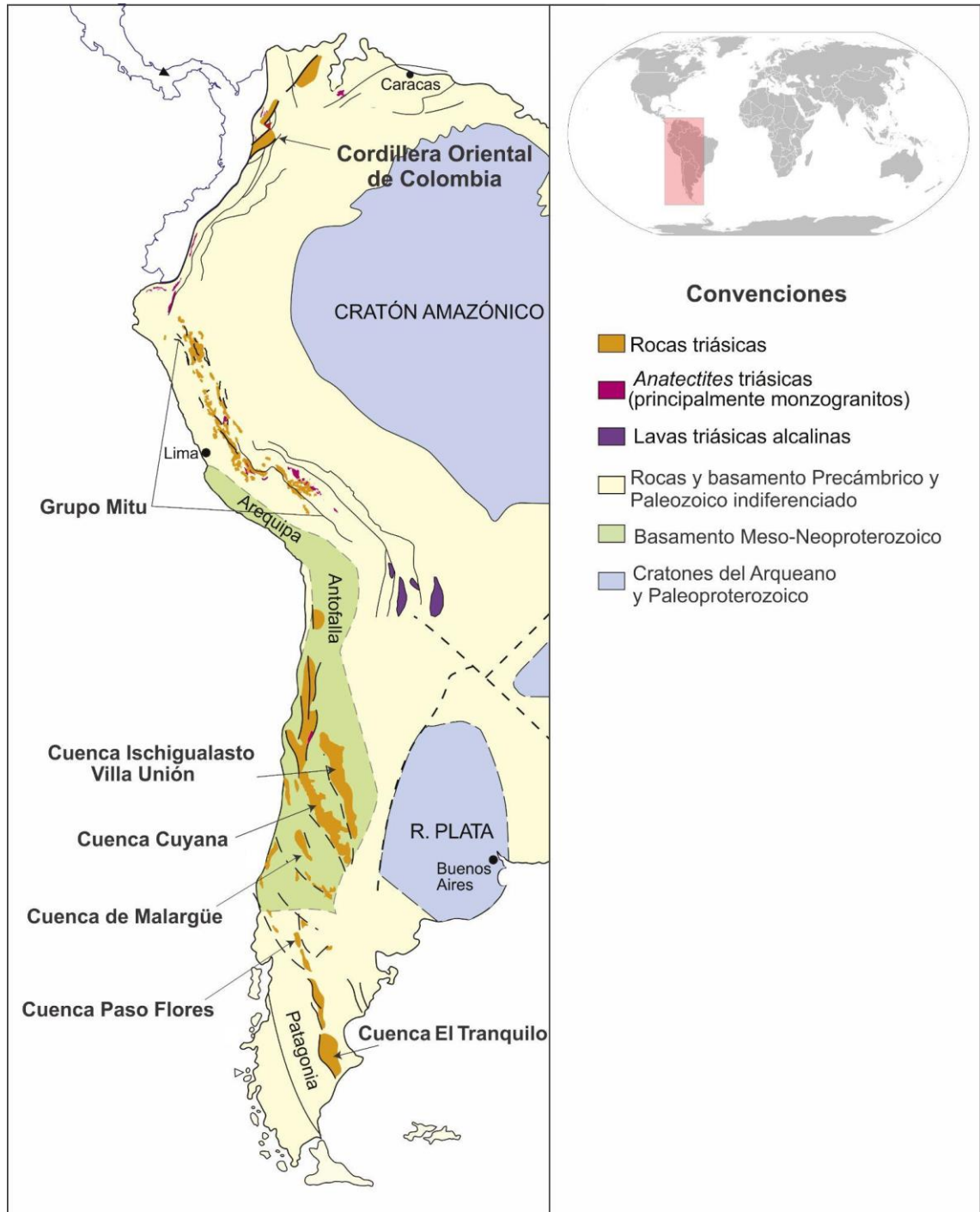


Figura 2 Distribución de registros sedimentarios del Triásico Medio-Superior a lo largo de la margen occidental de Sudamérica. Tomado y modificado de Spikings et al. (2016).

En el hemisferio sur, representado por el bloque continental de Gondwana, se reconocen registros igualmente significativos en cuencas de Argentina (Ischigualasto–Villa Unión, Cuyana, Marayes, Malargüe, Paso Flores, El Tranquilo), Brasil (Cuenca Paraná), Perú (Grupo Mitu), Sudáfrica (Cuenca Karoo), India (Pranhita–Godavari), Australia, Nueva Zelanda y la Antártida. No

obstante, a diferencia del hemisferio norte, la mayoría de estas cuencas se distribuyeron en latitudes medias a altas, lo que ha generado un marcado vacío de información, particularmente en la franja paleoequatorial (**Fig 1**). Esta última abarcaba porciones septentrionales de Gondwana, actualmente representadas por el norte de Sudamérica, oeste de África y la península arábiga, donde los registros sedimentológicos y paleontológicos disponibles son escasos.

Recientes estudios paleomagnéticos sobre las sucesiones del Triásico Superior-Jurásico Inferior de la Cordillera Oriental de Colombia (norte de Sudamérica) sugieren que estas rocas se acumularon en paleolatitudes bajas, cercanas al paleoecuador, en la esquina noroccidental de Gondwana (Jiménez et al., 2022) (**ver Fig 1**). El Triásico Superior de esta cordillera está representado por las formaciones Bocas y Montebel (Bock, 1953a; Langenheim, 1960; Geyer, 1973; Alarcón et al., 2020). Estas unidades, compuestas principalmente por fangolitas oscuras y areniscas finas, contienen un abundante registro fósil de invertebrados de agua dulce, restos de paleoflora y escasos fragmentos de paleovertebrados, los cuales sugieren posibles ambientes lacustres (Bock, 1953a; Langenheim, 1960; Geyer, 1973; Remy et al., 1975; Rabe, 1977; Kammer y Sánchez, 2006; Alarcón et al., 2020).

La actual margen occidental de Sudamérica conserva un extenso registro sedimentario y paleontológico del Triásico Superior en cuencas de origen continental, las cuales se extienden desde Perú hasta Argentina (e.g., Milana y Alcober, 1994; Jalfin y Herbst, 1995; Spalletti, 1994, 1997, 2001; Spikings et al., 2016; Panca et al., 2024). Los recientes reportes de registros sedimentarios aún poco conocidos de las formaciones Bocas y Montebel, indican que el Triásico Superior continental ahora se reconoce a lo largo de toda la margen occidental de Sudamérica, desde los Andes colombianos, pasando por Perú y llegando hasta la región patagónica en Argentina (**ver Fig 2**).

Para el Triásico Tardío, la margen occidental de Sudamérica representaba toda la margen suroccidental del supercontinente Pangea (**ver Fig 1**). Dada la rareza de los registros sedimentarios continentales de baja paleolatitud para este intervalo, las formaciones Bocas y Montebel adquieren un valor excepcional para abordar los vacíos existentes en la comprensión de las condiciones paleoambientales dentro de la franja paleoequatorial gondwánica. Su incorporación al marco regional no solo amplía el registro disponible, sino que también completa un gradiente paleolatitudinal que antes se interrumpía en la región de Perú.

Esta continuidad paleolatitudinal del Triásico Superior, permitirá desarrollar la primera comparación de los registros sedimentarios y paleontológicos coetáneos desde bajas hasta altas paleolatitudes para la margen suroccidental de Pangea en el hemisferio sur. A partir de esta comparación, será posible generar nuevos datos que contribuyan a evaluar si esta margen se ajusta

a un patrón climático zonal o azonal, modelos que han sido propuestos para el Triásico Tardío y actualmente siguen en debate.

Objetivos

Objetivo general

Este trabajo tiene como objetivo desarrollar un estudio integral de las condiciones paleoambientales que prevalecieron en la margen suroccidental de Pangea durante el Triásico Tardío (Norian). Para ello, se realizará una caracterización detallada de los registros sedimentarios y paleontológicos de la Cordillera Oriental de Colombia (Andes Septentrionales), ubicada en paleolatitudes ecuatoriales, y su posterior comparación con unidades sincrónicas del Grupo Mitu (Perú) paleolatitudes bajas; Cuenca de Ischigualasto–Villa Unión (Argentina), Cuenca de Malargüe (Argentina), Cuenca Paso Flores (Argentina), situadas en paleolatitudes medias; y Cuenca El Tranquilo (Argentina) en paleolatitudes altas. El estudio incluirá análisis sedimentológicos, paleontológicos y tafonómicos detallados, con un énfasis particular en la cuenca colombiana dada la escasa información publicada sobre la misma. A partir de esta comparación, será posible generar nuevos datos que permitan evaluar si esta margen responde a un patrón climático zonal o azonal, modelos propuestos para el Triásico Tardío que aún se encuentran en debate.

Objetivos específicos del trabajo

- 1) Llevar a cabo la reconstrucción paleoambiental de los registros sedimentarios del Triásico Superior en los Andes Colombianos (Cordillera Oriental) incluyendo las formaciones Bocas y Montebel, teniendo en consideración la base bibliográfica previa de las unidades y nuevos estudios sedimentológicos, tafonómicos, paleontológicos y bioestratigráficos (Capítulos I, II, III, IV y V).
- 2) Definir la afinidad taxonómica de las asociaciones de paleoflora, paleovertebrados y conchostracos (invertebrados) de las formaciones Bocas y Montebel, Colombia (Capítulo VI y VII). Posteriormente comparar con las asociaciones fósiles del Grupo Mitu (Perú), Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión (Argentina), Cuenca de Malargüe (Argentina), Cuenca Paso Flores (Argentina) y Cuenca El Tranquilo (Argentina). De esta manera, se correlacionarán bioestratigráficamente las diferentes regiones permitiendo establecer una cronología y principalmente acotando una edad relativa para las unidades colombianas (Capítulo V). De ser posible, estas edades relativas se complementarán con al menos una datación absoluta que permita ajustar la edad de ambas sucesiones.

3) Caracterizar las asociaciones fosilíferas de las formaciones Bocas y Montebel desde un punto de vista tafonómico, para el cual se definirán modos preservacionales, tafofacies y las historias tafonómicas de cada unidad. (Capítulo IV).

4) Correlacionar desde un punto de vista paleoambiental, y paleontológico las formaciones Bocas y Montebel con las unidades sincrónicas que se depositaron en otras paleolatitudes: Grupo Mitu (paleolatitudes bajas); Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, Cuenca de Malargüe, Cuenca Paso Flores (paleolatitudes medias) y Cuenca El Tranquilo en (paleolatitudes altas). (Capítulo VII).

5) Determinar un modelo paleoclimático de la margen suroccidental de Pangea mediante la correlación y comparación paleoambiental la Cordillera Oriental Colombiana (paleolatitudes ecuatoriales), Grupo Mitu (paleolatitudes bajas), Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, Cuenca de Malargüe, Cuenca Paso Flores (paleolatitudes medias) y Cuenca El Tranquilo (paleolatitudes altas). (Capítulo VII).

Capítulo I: Áreas de Estudio y Marco Geológico

“El primer paso hacia el conocimiento es reconocer que no sabemos algo.”

Yuval Noah Harari

1. Áreas de estudio

El área de estudio de esta investigación corresponde al segmento central de la Cordillera Oriental de Colombia (Fig 1.1).

En la Cordillera Oriental de Colombia se seleccionaron dos localidades principales:

- 1) Norte de Bucaramanga, para el estudio de la Formación Bocas.
- 2) Anticlinal de Arcabuco, para el estudio de la Formación Montebel.

1.1. Cordillera Oriental de Colombia

1.1.1. Norte de Bucaramanga

Esta área se encuentra ubicada en el segmento central de la Cordillera Oriental de Colombia, al oeste del Macizo de Santander. El norte de la ciudad de Bucaramanga es una zona tectónicamente activa por transpresión y compresión, afectada conjuntamente por los sistemas de fallas de Bucaramanga, Suárez y el Río Surata (Ward et al., 1973; Jiménez et al., 2015; Velandia, 2017; Velandia y Bermúdez, 2018; Diederix et al., 2020). Esta dinámica tectónica expone rocas metamórficas precámbricas y coberturas sedimentarias del Paleozoico, Triásico (formaciones Tiburón? y Bocas) y Jurásico (**para más detalles, ver sección 2.1.1.1**). Las mejores exposiciones de la Formación Bocas se localizan en su localidad tipo, sobre la Ruta Nacional 45A, que comunica Bucaramanga con Rionegro y en los alrededores del Corregimiento de Bocas, de donde deriva el nombre de la formación (Fig 1.2).

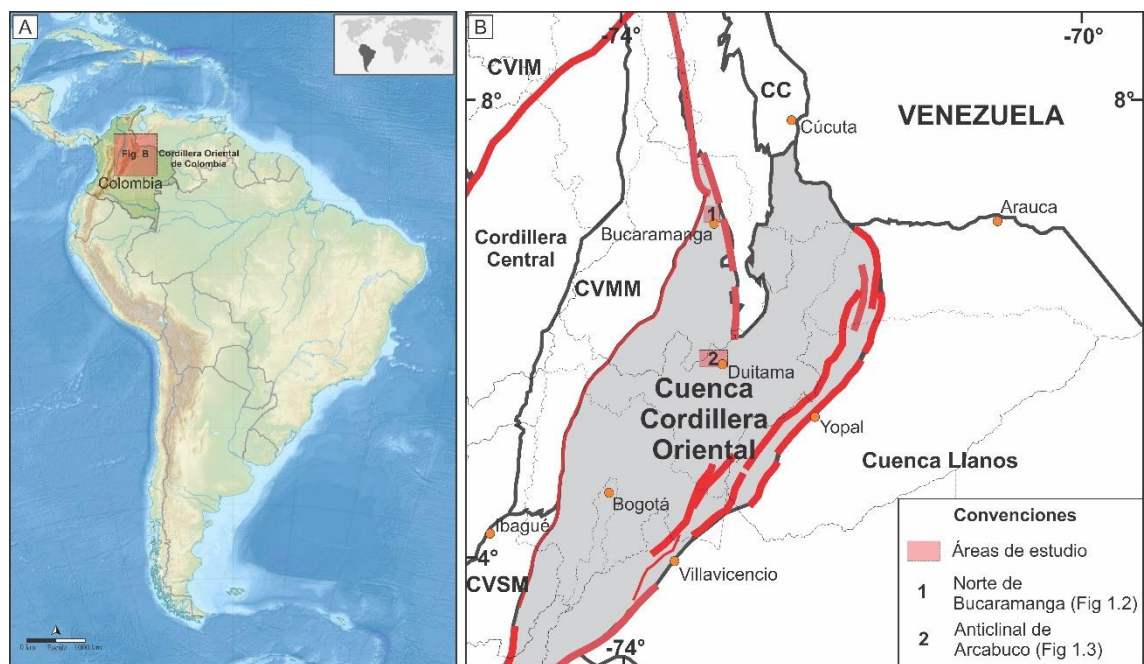


Figura 1.1 (A) Localización de la Cordillera Oriental de Colombia en Sudamérica. (B) Localización del norte de

Bucaramanga y el Anticlinal de Arcabuco en la Cordillera Oriental. CVSM: Cuenca del Valle Superior del Magdalena; CVMM: Cuenca del Valle Medio del Magdalena; CVIM: Cuenca del Valle Inferior del Magdalena; CC: Cuenca del Catatumbo.

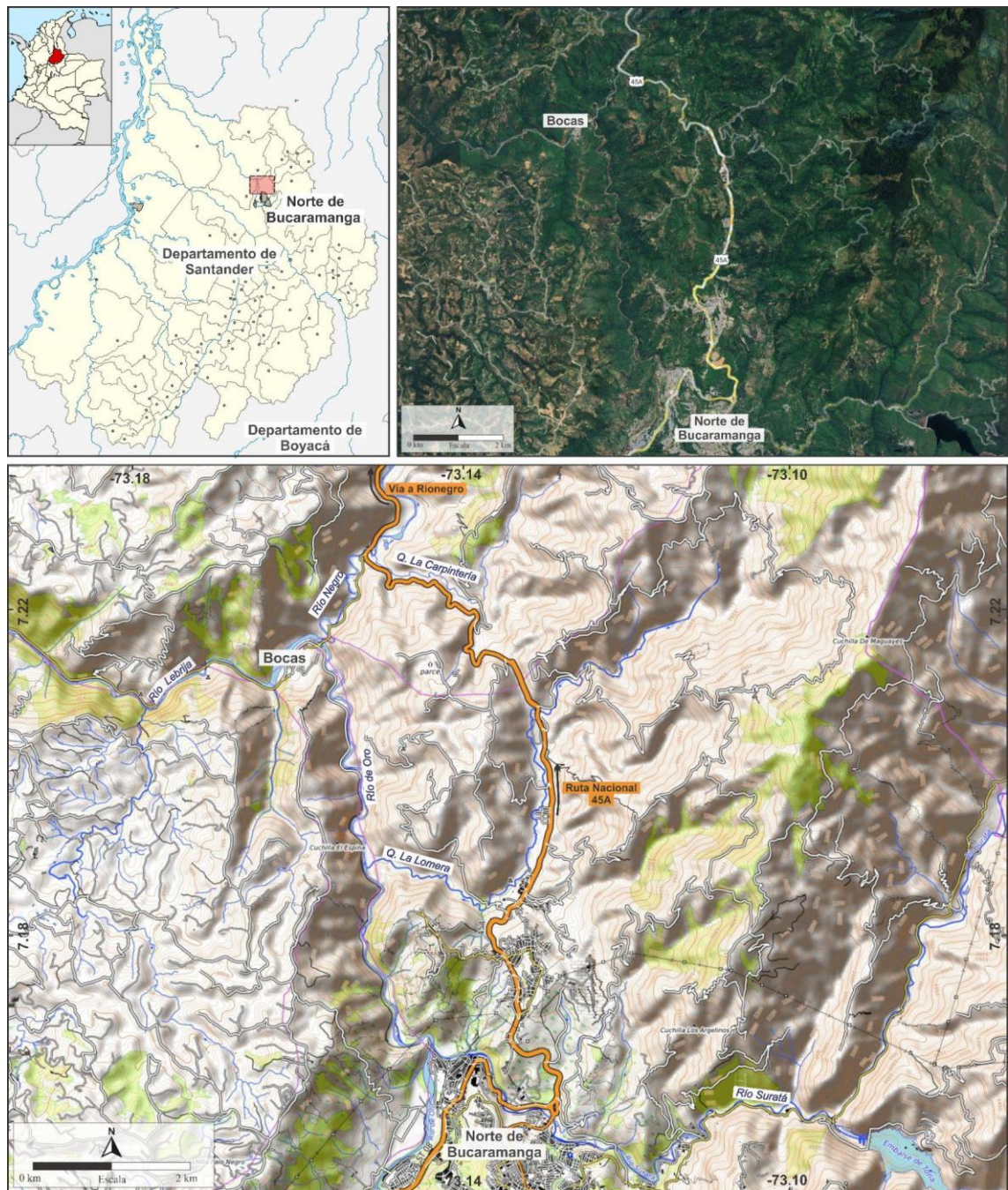


Figura 1.2 Ubicación geográfica del norte de Bucaramanga. Se presentan la imagen satelital y el mapa topográfico con la localización de los principales lugares, vías, ríos y quebradas de la zona. Imagen satelital tomada y modificada de *Google Earth Pro* (2025).

Desde el punto de vista climático, el área presenta un clima tropical de montaña, con una temperatura media anual que oscila entre los 20 °C y 27 °C, y una estacionalidad en las precipitaciones, con máximos entre abril–mayo y octubre–noviembre. La pluviosidad anual promedio varía entre 1.200 y 2.000 mm, lo cual favorece una vegetación densa.

En términos de hidrografía, la zona está drenada por una red de quebradas de origen montañoso que desembocan principalmente en los ríos Lebrija, Rionegro, Suratá y Río de Oro. Entre los cuerpos de agua más representativos se encuentran las quebradas La Carpintería, Paul y La Lomera, que actúan como colectores locales y exponen pequeños afloramientos de la Formación Bocas a lo largo de sus cauces (**Fig 1.2**).

La fauna del área está compuesta por especies propias del bosque subandino y áreas de transición entre bosque húmedo tropical. Se han reportado mamíferos como armadillos, zarigüeyas y pequeños roedores, así como una alta diversidad de aves. También es común encontrar reptiles como lagartijas y serpientes, además de una rica fauna de invertebrados.

El acceso al área de estudio es posible principalmente por la Ruta Nacional 45A, una vía pavimentada que conecta Bucaramanga con el Municipio de Rionegro (**Fig 1.2**). Desde esta vía principal se desprenden caminos terciarios y trochas con exposiciones de rocas, especialmente en las inmediaciones del Corregimiento de Bocas (**Fig 1.2**). El acceso peatonal a varios afloramientos se realiza a través de senderos y lechos de quebradas, especialmente durante la temporada seca, cuando las condiciones son más favorables.

1.1.2. Anticlinal de Arcabuco

El anticlinal de Arcabuco es una estructura geológica con dirección noreste-suroeste que se desarrolla en la parte central de la Cordillera Oriental de Colombia, entre los departamentos de Santander y Boyacá (**Fig 1.3**; Renzoni, 1967). Las unidades más antiguas expuestas en el núcleo del anticlinal corresponden a sucesiones triásicas de las formaciones Palermo y Montebel, y sus flancos están constituidos por rocas jurásicas y cretácicas (**para más detalles, ver sección 2.1.1.2**).

El área presenta un clima de montaña, con características propias de pisos térmicos fríos y de páramo. Las temperaturas medias anuales oscilan entre los 6 °C y 22 °C, con marcadas variaciones térmicas y una alta humedad relativa. Las precipitaciones son frecuentes a lo largo del año, siendo más intensas entre abril–mayo y octubre–noviembre. En cuanto a la hidrografía, existen numerosos nacimientos de ríos y quebradas en los páramos, entre los que se destacan los ríos Cuestano, Chontal, Palermo y Huertas (**Fig 1.3**). Estos afluentes juegan un papel fundamental en la recarga hídrica regional y exponen afloramientos clave de las formaciones presentes en la zona. La fauna del área refleja su carácter de ecosistema de alta montaña. En las zonas de páramo y subpáramo se encuentran especies como el venado cola blanca, el zorro andino, la comadreja, así como numerosas especies de aves. También se han registrado varias especies de anfibios y reptiles adaptados a las bajas temperaturas y elevada humedad del ecosistema.

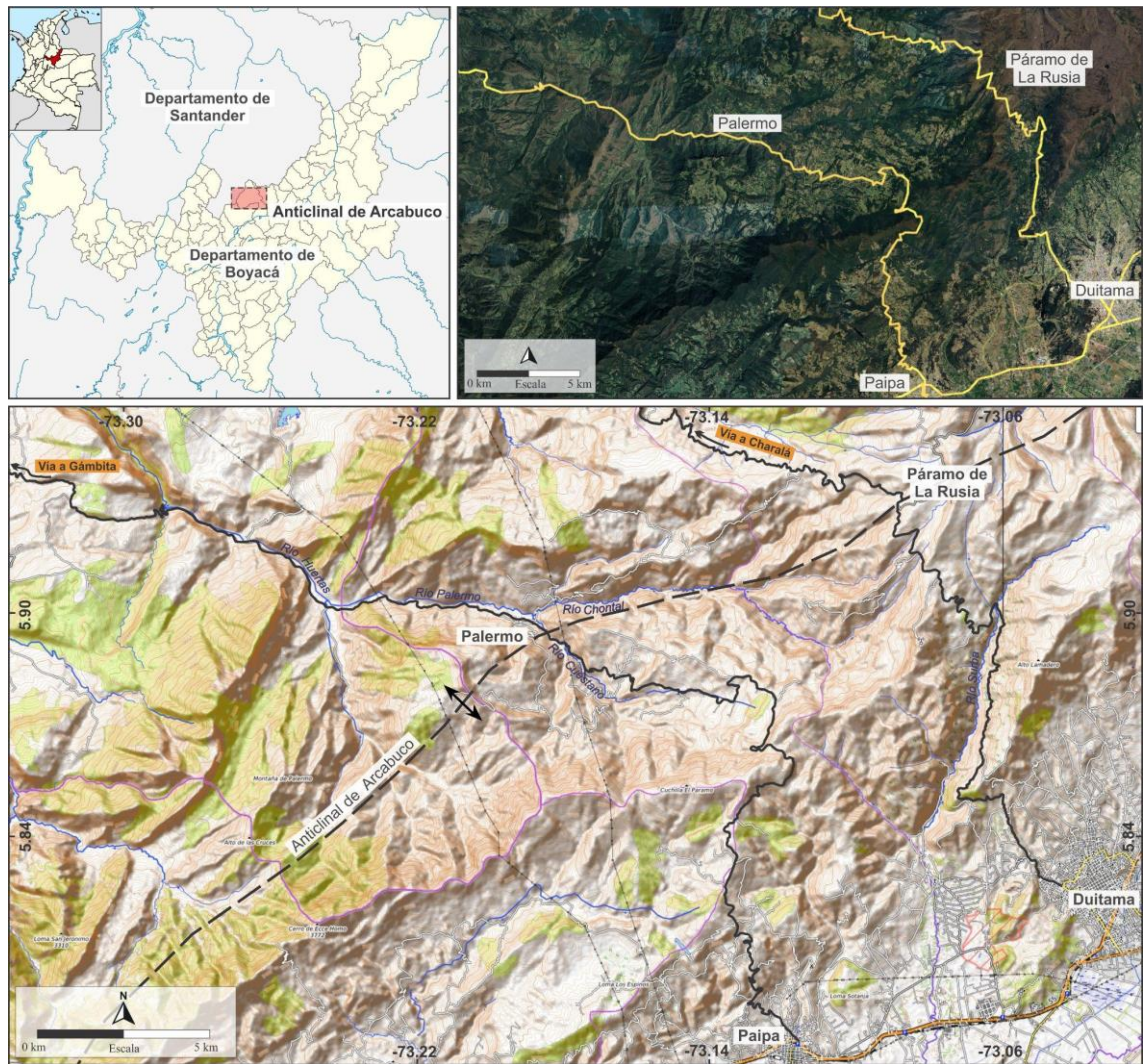


Figura 1.3 Ubicación geográfica del Anticinal de Arcabuco. Se presentan la imagen satelital y el mapa topográfico con la localización de los principales lugares, vías, ríos y quebradas de la zona. Imagen satelital tomada y modificada de *Google Earth Pro* (2025).

El acceso a los afloramientos de la Formación Montebel en el Anticinal de Arcabuco se realiza principalmente a través de vías secundarias y terciarias. Las más relevantes son las carreteras que conectan los municipios de Charalá con Duitama y de Paipa con el Corregimiento de Palermo, las cuales atraviesan zonas donde aflora esta unidad, especialmente en el Páramo de La Rusia y en las inmediaciones del Corregimiento de Palermo (**Fig 1.3**). Desde estas rutas principales, caminos veredales y senderos peatonales permiten el acceso a afloramientos en cortes de carretera y quebradas. Durante la temporada seca, el tránsito es más seguro y permite una mejor observación de los afloramientos en ríos y quebradas.

2. Antecedentes y Marco Geológico

2.1. Triásico del norte de Sudamérica

Los primeros registros sedimentarios atribuidos al Triásico en el norte de Sudamérica fueron reportados en los trabajos pioneros de Jaworski (1922), sobre “*Die Marine Trias von Südamerika*”, y Trumphy (1943) en “*The Pre-Cretaceous of Colombia*”. Estas publicaciones mencionan las localidades de: 1) Chaparral y Payandé, en el Valle Superior del Magdalena (VSM); 2) Quebrada Los Indios, en las estribaciones occidentales de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM); y 3) alrededores de la villa de Montebel, en la sección central de la Cordillera Oriental de Colombia (**Fig 1.4**). En estas sucesiones se identificaron fósiles de amonites, bivalvos y camarones almeja (conchostracos) con afinidad al Triásico Superior. Posteriores investigaciones han ampliado el registro fósil en estas localidades y han documentado nuevas áreas con afloramientos triásicos tanto en Colombia como en Venezuela (e.g., Bock, 1953a,b; Nelson, 1957; Langenheim, 1960; Geyer, 1973; van der Lelij et al., 2016; Alarcón y Rodríguez, 2019; Alarcón et al., 2020; Gómez et al., 2021).

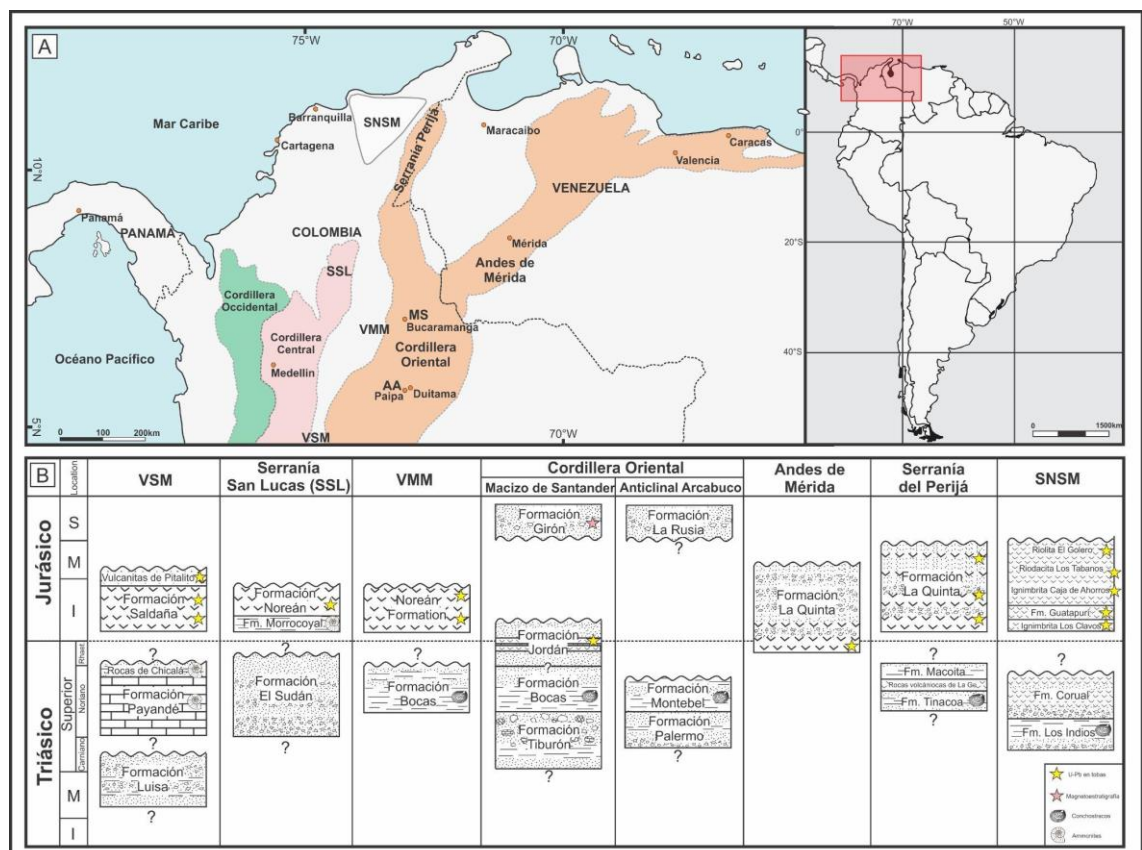


Figura 1.4 (A) Localización de las principales áreas con sucesiones triásicas del norte de Sudamérica. (B) Correlación estratigráfica esquemática de las principales unidades del Triásico y el Jurásico en el norte de Sudamérica. (Basado en los trabajos de Geyer, 1967, 1973, 1976; Clavijo et al., 2008; Leal-Mejía, 2011; van der Lelij et al., 2016; Rodríguez-García et al., 2016; Quandt et al., 2018; Correa-Martínez et al., 2019; Nova et al., 2019; Alarcón et al., 2020; Rodríguez-García y Obando, 2020; Jiménez et al., 2021; Gómez et al., 2021). VSM: Valle Superior del Magdalena; VMM: Valle

Medio del Magdalena; MS: Macizo de Santander; AA: Anticlinal de Arcabuco; SSL: Serranía de San Lucas; SNSM: Sierra Nevada de Santa Marta.

Las cuencas triásicas del norte de Sudamérica han sido interpretadas según dos principales modelos tectónicos: 1) rifting intracontinental (Mojica y Kammer, 1995; Cediél et al., 2003), y 2) *back-arc* rifting a lo largo de un margen de subducción activo (Cochrane et al., 2014; Spikings et al., 2015, 2016; van der Lelij et al., 2016; Spikings y Paul, 2019; Gómez et al., 2021; Toro-Toro et al., 2021; Bustamante et al., 2023). El relleno de estas cuencas comprende depósitos de ambientes tanto continentales como marinos, cuyos remanentes afloran actualmente en distintas áreas como la Sierra Nevada de Santa Marta (formaciones Los Indios y Corual), la Serranía del Perijá (formaciones Tinacoa y Macoita), la Cordillera Oriental de Colombia (formaciones Tiburón?, Bocas, Palermo y Montebel), Serranía de San Lucas (Formación El Sudán?), los Andes de Mérida (parte inferior de la Formación La Quinta) y el Valle Superior del Magdalena (formaciones Luisa?, Payandé y las “Rocas de Chicalá”; **Fig 1.4**).

2.1.1 Cordillera Oriental de Colombia: Paleolatitudes bajas ecuatoriales

La Cordillera Oriental de Colombia se extiende como una continuación de los Andes del Norte (**Fig 1.5**). Esta cordillera se originó a partir de procesos de subducción que afectaron el noroeste de Sudamérica desde el Cenozoico (e.g., Pennington, 1981; Lonsdale, 2005; Mora et al., 2006; Bayona et al., 2013; Horton et al., 2020). El registro sedimentario de la Cordillera Oriental comprende predominantemente extensas sucesiones mesozoicas (Jurásico y Cretácico) y cenozoicas, con exposiciones limitadas de afloramientos sedimentarios triásicos y paleozoicos (e.g., Hettner, 1892; Dickey, 1941; Trumpy, 1943; Bürgl, 1967; Julivert, 1970; Etayo-Serna et al., 1976; Mojica y Villarroel, 1984; Berry et al., 2000; Morzadec et al., 2015; Botella et al., 2020; Moreno-Sánchez et al., 2020). Además, el basamento se caracteriza por intrusivos del Triásico Tardío - Jurásico Temprano y rocas metamórficas del Mesoproterozoico - Neoproterozoico y Paleozoico inferior, presentes en los macizos de Garzón, Quetame, Floresta y Santander (Cordani et al., 2005; Cardona et al., 2010; Ibañez-Mejía et al., 2011; van der Lelij et al., 2016; Mantilla Figueroa et al., 2016; Zuluaga y López, 2019).

El Triásico Superior de la Cordillera Oriental está representado por sucesiones de origen continental, que afloran en la zona norte de la ciudad de Bucaramanga, representadas por las formaciones Tiburón? y Bocas (**Fig 1.6**). Así mismo, existen exposiciones en los límites de los departamentos de Santander y Boyacá, a lo largo del núcleo del Anticlinal de Arcabuco, representadas por las formaciones Palermo y Montebel (**Fig 1.8**).

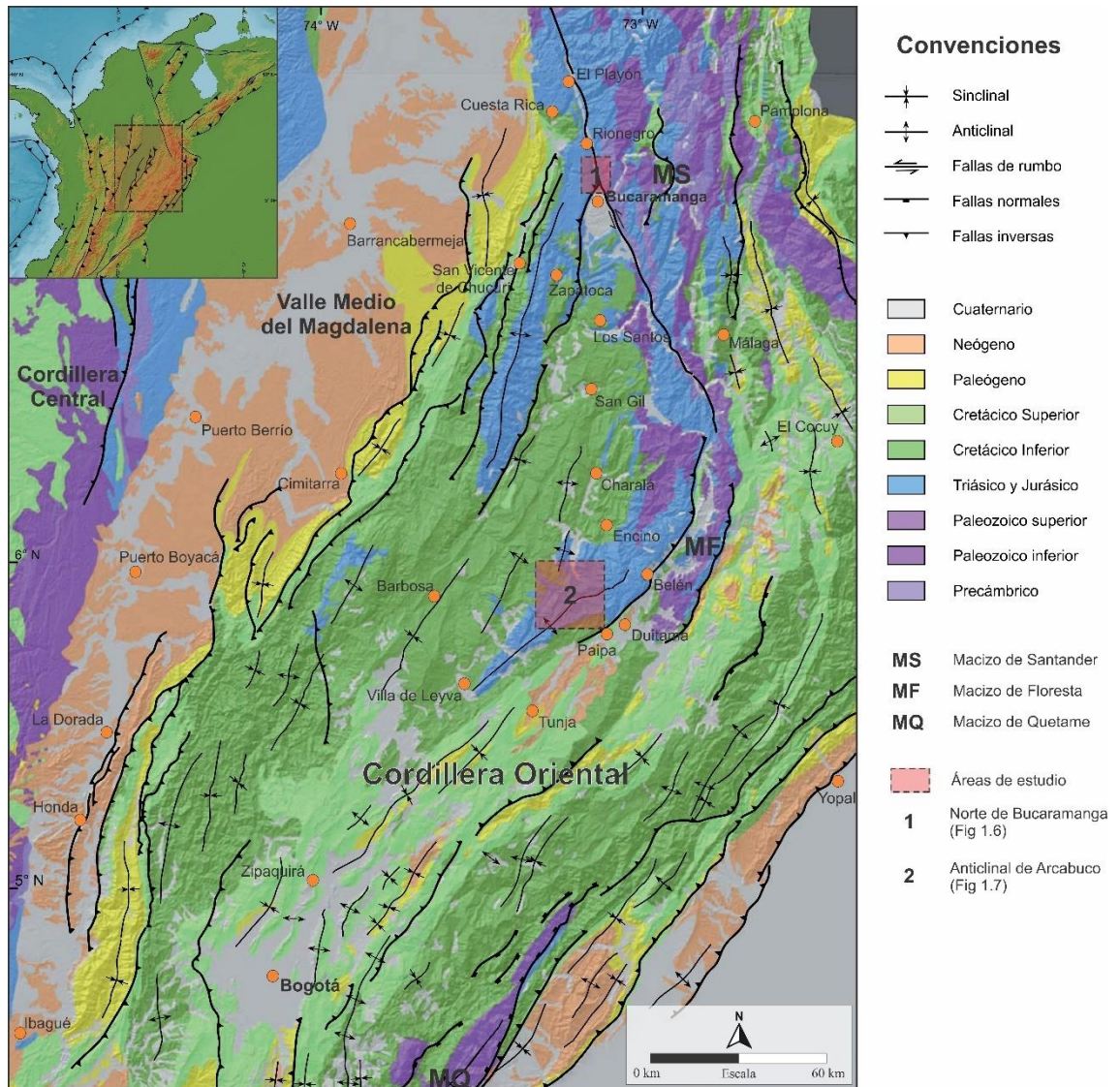


Figura 1.5 Geología de la Cordillera Oriental de Colombia y ubicación de las zonas de estudio: 1) norte de Bucaramanga y 2) Anticlinal de Arcabuco. Figura tomada y modificada de Horton et al. (2020).

2.1.1.1 Triásico del norte de Bucaramanga

Formación Tiburón (Ward et al., 1973)

La Formación Tiburón fue definida por Ward et al. (1973) y corresponde a la parte media-superior de la *Suratá Series* descrita previamente por Phillip Merritt en Dickey (1941), así como a los conglomerados calcáreos reconocidos por Navas (1962) en el norte de Bucaramanga. Este cuerpo litológico también ha sido denominado como “*Kalk-Konglomerat*” por Rabe (1977). Su nombre proviene del Club Los Tiburones en el norte de Bucaramanga, ubicado cerca de los mejores afloramientos de la unidad (**Fig 1.6**). Esta formación está compuesta principalmente por capas masivas de conglomerados con guijas de caliza incluidas en una matriz calcárea gris de grano fino. Su espesor se estima entre 400 y 450 metros (Ward et al., 1973; Barajas y Jaimes, 2019).

La Formación Tiburón descansa en discordancia sobre la Formación Diamante (Pérmico), mientras que su contacto superior con la Formación Bocas no está claramente definido debido a que se encuentra cubierto y afectado por fallas (Ward et al., 1973; Barajas y Jaimes, 2019). Su distribución geográfica se restringe a la parte norte de la ciudad de Bucaramanga, en las inmediaciones del Río Suratá y la Quebrada Ceylán (**Fig 1.6**; Ward et al., 1973; Barajas y Jaimes, 2019). Aunque la unidad presenta clastos fosilíferos, los restos identificados corresponden a la fauna de la Formación Diamante, lo que indica una erosión y aporte directo de esta unidad. Por su posición estratigráfica, inmediatamente suprayacente a depósitos pérmicos e infrayacente a la Formación Bocas del Triásico Superior, se sugiere que la Formación Tiburón tiene una posible edad triásica.

Formación Bocas (Alvarado y Del Río, 1944)

La primera descripción de rocas asociadas a la Formación Bocas fue mencionada en un informe interno en 1937 por Phillip Merritt, citado en Dickey (1941), en el que se propuso la *Suratá Series* correspondiente a las actuales formaciones Diamante y Tiburón, y la *Bocas Series*, posteriormente denominada Formación Bocas. La localidad tipo donde se extienden las rocas de la *Bocas Series* fue definida por Merritt desde la zona de Puentetierra hasta el Corregimiento de Bocas (**Fig 1.6**). Más adelante, Alvarado y Del Río (1944) propusieron formalmente el rango litoestratigráfico de formación.

Litológicamente, la Formación Bocas se compone de fangolitas negras y gris verdosas intercaladas con areniscas finas, calizas y niveles carbonosos (Dickey, 1941; Ward et al., 1973; Rabe, 1977; Alarcón y Rodríguez, 2019; Alarcón et al., 2020). Su espesor no fue determinado con precisión inicialmente, pero se estimó entre 500 y 1000 metros (Dickey, 1941). El estudio realizado por Ward et al. (1973) en la localidad tipo permitió describir una columna compuesta con un espesor acumulado de 590 metros. La Formación Bocas se apoya en discordancia sobre la Formación Diamante, aunque se considera la posibilidad de un contacto fallado, y se encuentra en contacto transicional con la Formación Jordán en su parte superior.

La Formación Bocas ha sido cartografiada fuera de su localidad tipo, con afloramientos reconocidos hacia Rionegro y el sector de Cuesta Rica (**Fig 1.5**). En este último, Ward et al. (1973) describieron un cuerpo alargado con orientación NW-SE compuesto por rocas volcánicas ácidas, al que denominaron informalmente “Riolita de la Formación Bocas”. Adicionalmente, se han reportado más rocas volcánicas de composiciones máficas y félsicas al norte de Bucaramanga y en zonas cercanas al municipio de Rionegro (Cediel, 1968; Bogotá y Mendoza, 1976; Rabe, 1977; Alarcón et al., 2020; Toro-Toro et al., 2021).

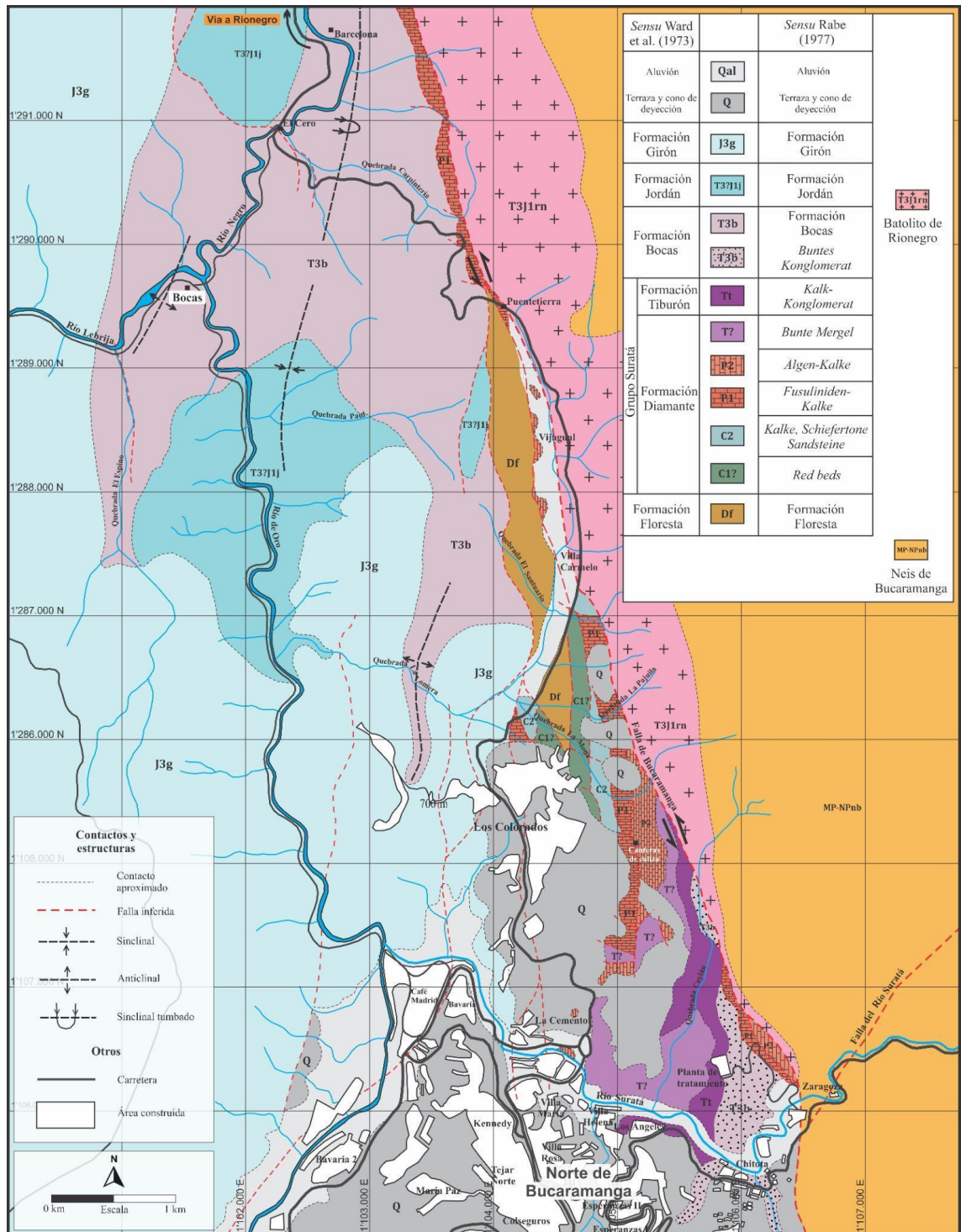


Figura 1.6 Mapa geológico del norte de Bucaramanga. Mapa base tomado y modificado de Rabe (1977). Coordenadas planas, Datum Magna-Sirgas origen Bogotá.

En afloramientos del norte de Bucaramanga, Rabe (1977) también identificó parches aislados que denominó informalmente “*Buntes Konglomerat*”, constituidos por areniscas calcáreas oscuras, limolitas, lodolitas con restos vegetales y conglomerados con clastos volcánicos y sedimentarios. Estas rocas presentan similitudes con la Formación Bocas en su localidad tipo, lo que ha permitido considerarlas parte de la misma unidad (Rabe, 1977).

Desde el punto de vista paleontológico, los primeros fósiles reportados fueron invertebrados y restos vegetales mal preservados (Dickey, 1941). En décadas posteriores, se identificaron plantas como *Mesocalamites* y *Cordaites?*, así como camarones almeja (conchostracos) y moluscos de agua dulce, lo que indicaba un ambiente no marino (Langenheim, 1960). Diferentes autores como Trumpy (1943), Alvarado y Del Río (1944) y Trapp (1968) asociaron la Formación Bocas al Carbonífero; Cediell (1968) desde el Devónico Medio al Pérmico medio. Sin embargo, en los posteriores estudios detallados de cartografía y bioestratigrafía de Ward et al. (1973) y Rabe (1977) en el norte de Bucaramanga, demostraron que gran parte de la fauna colectada y citada que indica una edad paleozoica, no corresponde a afloramientos de la Formación Bocas y fue asociada erróneamente.

Los fósiles más abundantes de la Formación Bocas incluyen invertebrados como gasterópodos, ostrácodos del género *Darwinulla*, camarones almeja (conchostracos), restos de macroflora y microflora, entre los que se destaca *Phlebopteris branneri* y una asociación de palinomorfos que incluye *Classopollis*, *Cycadopites*, *Vitreisporites*, *Podocarpidites* y *Gleicheniidites*, entre otros (Remy et al., 1975). Esta paleoflora fue interpretada por Remy et al. (1975) como indicativa del Jurásico Temprano. Por su parte, Tasch (1987) identificó camarones almeja del género *Estheriella?* sp., sugiriendo una edad que podría abarcar desde el Triásico Tardío hasta el Jurásico Temprano.

Estudios recientes de Alarcón et al. (2020) aportaron nueva información bioestratigráfica a partir de identificaciones preliminares de camarones almeja en la localidad tipo. Entre las especies sugeridas se encuentran *Shipingia hebaozhaiensis*, *Euestheria buravasi?* y *Laxitextella multireticulata?*, cuyas distribuciones indican una edad de Triásico Tardío. Complementariamente, Toro-Toro et al. (2021) realizaron un estudio petrográfico y geoquímico de las secuencias volcánicas y volcano-sedimentarias en la parte superior de la unidad, describiendo lavas máficas e intermedias y rocas piroclásticas félsicas interestratificadas con fangolitas, areniscas y niveles tobáceos. Los datos geoquímicos sugieren que estas rocas se originaron en un ambiente extensional intracontinental con influencia de subducción (Toro-Toro et al., 2021). En conjunto, la evidencia fósil y litológica sugiere que la Formación Bocas se desarrolló en un ambiente continental, bajo condiciones predominantemente reductoras, posiblemente relacionado con ambientes lacustres (Remy et al., 1975; Alarcón et al., 2020).

2.1.1.2 Triásico del Anticlinal de Arcabuco

Formación Palermo (Renzoni, 1967)

Esta unidad fue originalmente asociada al “*Lower sandy member*” de la Formación Girón en la Serranía de Arcabuco por Langenheim Jr. (1959). Posteriormente, el trabajo cartográfico del

cuadrángulo J12 por Renzoni (1967) define formalmente esta unidad como Formación Palermo. Esta unidad fue descrita en los alrededores del Corregimiento de Palermo, de donde derivó su nombre. Las mejores exposiciones de la unidad se encuentran en el núcleo del Anticlinal de Arcabuco, sobre los ríos Palermo y Huertas (**Fig 1.7**).

La unidad está constituida por conglomerados y areniscas rojizas en la base, y fangolitas grises y areniscas finas rojizas y verdosas hacia la parte media y superior. Su espesor es de aproximadamente 530 metros (Renzoni, 1967). Su contacto infrayacente no aflora, mientras que su contacto suprayacente es transicional con la Formación Montebel. Históricamente no se han reportado fósiles en esta formación. No obstante, en las labores de cartografía y estudio de la zona llevadas a cabo en esta investigación, se han recuperado fragmentos de plantas e invertebrados de la parte media de la unidad, que están siendo estudiados para futuras publicaciones. Preliminarmente son formas asociadas al Triásico.

Formación Montebel (Hubach, 1957)

Las primeras descripciones publicadas de la unidad, aunque muy generales y sin darse denominación alguna, se deben a Trumphy (1943), quien describe sobre la carretera Charalá-Duitama una sucesión de fangolitas oscuras parcialmente masivas de varios cientos de metros de espesor, las cuales contienen remanentes de plantas, conchostracos y pequeños gasterópodos (**Fig 1.7**). Hubach (1957) fue el primero en dar una descripción más precisa de esta formación, la cual se encuentra bien expuesta en el flanco oeste de la Serranía de Arcabuco, en las inmediaciones del caserío de Montebel (localidad tipo), de donde recibe su nombre.

Langenheim Jr. (1959) realiza un estudio estratigráfico en las regiones de Santander y Boyacá. Para la zona de la Serranía de Arcabuco, describe y define sobre las transectas de la carretera Charalá-Duitama y el Río Palermo, el “*Lower sandy member*” y “*Middle shaly member*” que asocia a la Formación Girón. Posteriormente, en el trabajo cartográfico de Renzoni (1967) en el cuadrángulo J12, se realiza la cartografía de la Serranía de Arcabuco, la cual presenta una estructura anticlinal alineada en dirección NE-SW denominada Anticlinal de Arcabuco. Sobre el núcleo de esta estructura regional se mapean las formaciones Palermo y Montebel, que corresponden al *Lower sandy member* y *Middle shaly member*, respectivamente (Renzoni, 1967).

La Formación Montebel se caracteriza litológicamente por capas de fangolitas oscuras y gris verdosas, que se intercalan con areniscas finas grises y limolitas pardas a rojizas. Su espesor aproximado es de 400 metros. Respecto a sus contactos, la Formación Montebel suprayace a la Formación Palermo e infrayace a la Formación La Rusia (Renzoni, 1967).

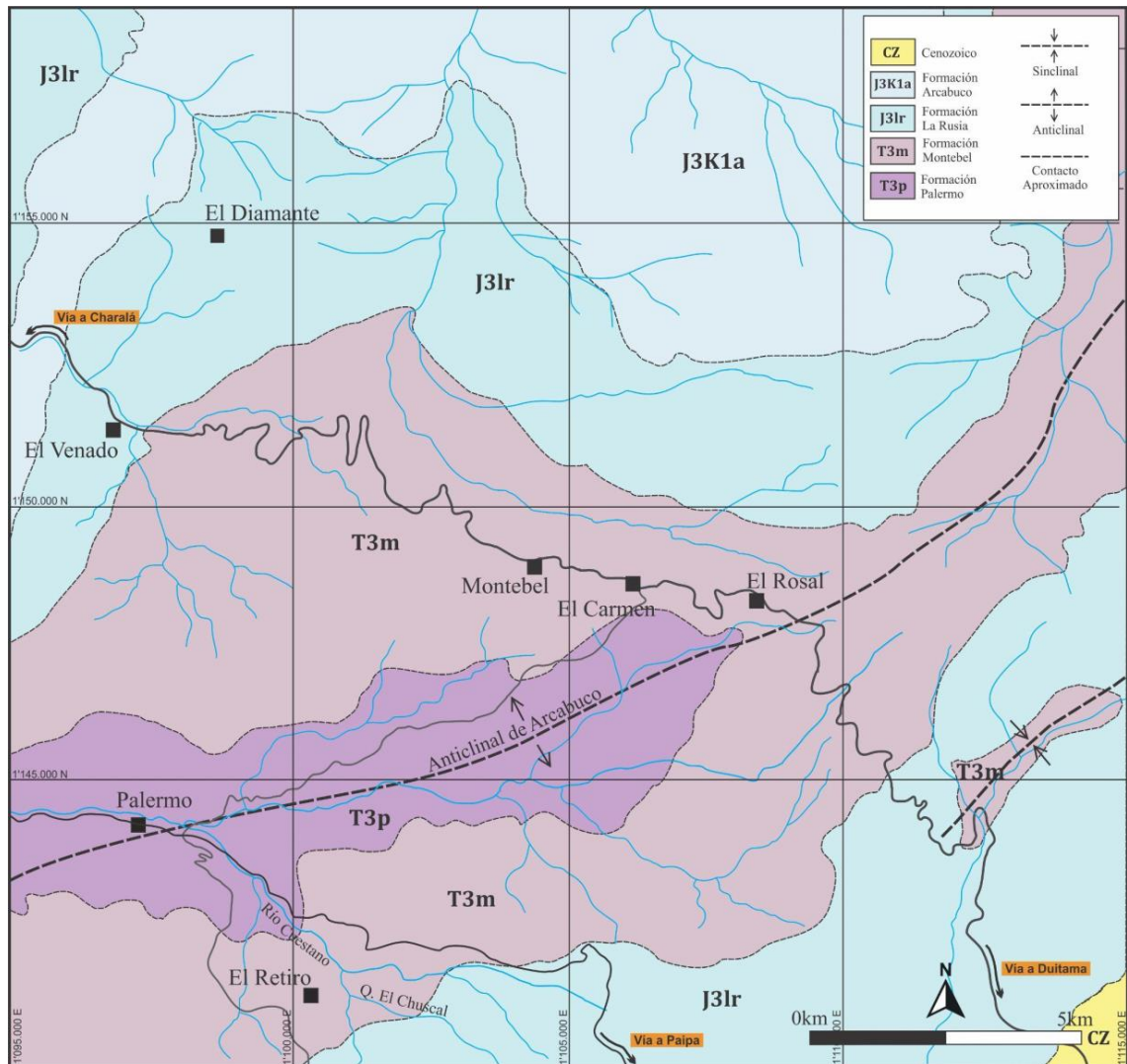


Figura 1.7 Mapa geológico del Anticlinal de Arcabuco. Mapa base tomado y modificado de Renzoni (1967). Coordenadas planas, Datum Magna-Sirgas origen Bogotá.

En relación a la paleontología y edad, Olsson en Trumpy (1943) estudió material fósil de invertebrados (camarones almeja) que sugiere una edad Triásico Tardío. Bock (1953a,b) define la especie de camarón almeja *Howellites colombianus* en muestras colectadas por geólogos de la *Imperial Oil Company* en fangolitas de color oscuro cerca de Montebel. La edad sugerida por Bock (1953a,b) para los camarones almeja es del Rético o ligeramente superior.

Respecto a la paleoflora, Langenheim (1960) identificó restos de plantas dentro de la Formación Montebel en dos puntos sobre la carretera Charalá-Duitama. El primero se encuentra localizado a 250 m al oeste de la Villa de Montebel, donde identifica: *Sagenopteris* cf. *nilssoniana*, *Elatocladus* sp., *Elatocladus (Brachyphyllum)* sp., *Zamites* sp., *Ginkgophytes*, *Cladophlebis (Coniopteris)* sp., *Cycadolepis* sp. y *Sphenopterid*. La segunda localidad fosilífera se encuentra a 2,5 km al oeste de Montebel, sobre el lugar conocido como “Infiernito”; allí se identificaron *Sagenopteris* cf. *nilssoniana*, *Elatocladus* sp., *Elatocladus (Brachyphyllum)* sp., *Elatocladus (Pagiophyllum)* sp., *Otozamites* sp., *Zamites* sp., *Podozamites* sp., *Asterotheca* sp. y *Coniopterid*.

La flora identificada sugiere una edad que podría abarcar desde el Triásico Tardío (Rético)-Jurásico Temprano.

Por su parte, el trabajo de Geyer (1973) enfatiza el estudio de material fósil de invertebrados donde recolecta restos de gasterópodos indiferenciados, bivalvos, ostrácodos y numerosos camarones almeja (conchostracos). Los bivalvos examinados son clasificados como *Unionites* sp. ex gr. *muensteri* Wissman, 1841. Los ostrácodos permanecen indeterminables; H.J. Oertli en Geyer (1973) comunica al autor lo siguiente: “...*ich kann mit bestem Gewissen nichts Bestimmbares - und erst recht nicht Datierbares - herausfinden. Wohl sind ein paar Formen einigermaßen erhalten, und mit Vorbehalt der Gattung Darwinula zuzuschreiben...*”. Respecto a los camarones almeja, Geyer (1973) realizó un estudio detallado de la especie *Howellites colombianus* previamente definida por Bock (1953a,b), en la que describe dos morfotipos asociados a un posible dimorfismo sexual. Otro aporte relevante de Geyer (1973) es el hallazgo de un diente dentro de la unidad, asociado a Sauropterygia con duda.

Los estudios más recientes sobre esta unidad fueron llevados a cabo por Báez y Sánchez (2003), así como por Kammer y Sánchez (2006). En sus investigaciones, estos autores presentan descripciones litológicas de la Formación Montebel, destacando el predominio de facies limosas y arcillosas, con niveles areniscosos ocasionales. Estas características se interpretan como posibles ambientes fluviales y lacustres (Báez y Sánchez, 2003; Kammer y Sánchez, 2006).

2.2 Áreas de comparación a diferentes paleolatitudes de la margen suroccidental de Pangea

2.2.1 Grupo Mitu, Perú: Paleolatitudes bajas (~20°-28° S)

El Grupo Mitu constituye una sucesión continental de edad Permo-Triásica que aflora extensamente en los Andes peruanos, a lo largo de la Cordillera Oriental y el Altiplano del Perú (Fig 1.8). En particular, esta unidad se distribuye desde la parte norte, centro y el sur del país, con afloramientos muy representativos en la región de Abancay-Cusco-Sicuani (e.g., McLaughlin, 1924; Newell et al., 1953; Noble et al., 1978; Dalmayrac et al., 1980; Panca et al., 2024). Sus afloramientos se concentran en valles estructurales controlados por fallas normales, y son particularmente notorios en las áreas de Abancay, Cusco y Sicuani. También se identifican exposiciones en las hojas geológicas de Tocache, Uchiza y Tayabamba, asociadas a las cuencas de los ríos Huallaga, Pampas y Apurímac. Las relaciones estratigráficas muestran que el Grupo Mitu descansa en discordancia sobre rocas paleozoicas y está cubierto por unidades del Triásico Superior-Jurásico Inferior (e.g., Grupo Pucará).

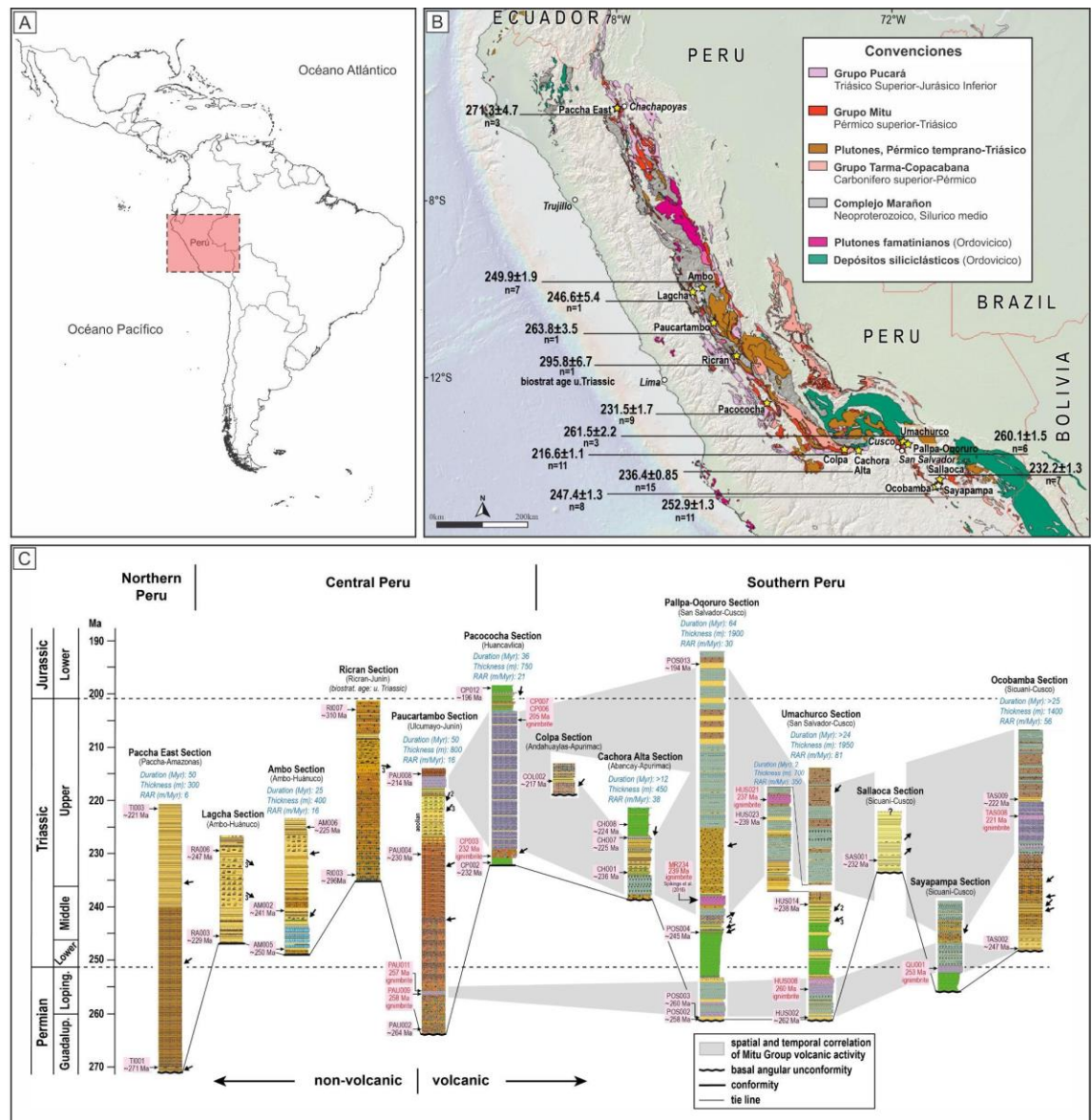


Figura 1.8 (A) Localización geográfica del Grupo Mito en Sudamérica. (B) Mapa geológico y distribución del Grupo Mito en Perú. (C) Distribución, edades y variaciones litológicas del Grupo Mito. Figuras tomadas y modificadas de Panca et al. (2024).

La litología del Grupo Mito es heterogénea y está compuesta principalmente por conglomerados, brechas, areniscas, pelitas de tonalidad rojo-morada y calizas. Estas litologías se interpretan predominantemente como depósitos continentales asociados a abanicos aluviales, sistemas fluviales, llanuras de inundación, ambientes eólicos y lacustres de menor extensión, con una participación subordinada de facies marinas someras (**Fig 1.8 C**). Todo ello se desarrolla en un contexto tectónico de rift. (Noble et al., 1978; Sempere et al., 2002; Spikings et al., 2016; Panca et al., 2024). Además, en muchas secciones se encuentran intercaladas rocas volcánicas y volcanoclásticas (incluyendo ignimbritas, lavas de composición máfica, félsica y tobas), lo que evidencia una notable actividad volcánica coetánea con el relleno sedimentario (**Fig 1.8 C**; Noble et al., 1978; Panca et al., 2024). De acuerdo a las reconstrucciones paleogeográficas, las

paleolatitudes aproximadas en las cuales se acumuló el Grupo Mitu fueron de $\sim 20^\circ$ a 28°S durante el Triásico Tardío (van Hinsbergen et al., 2015).

En cuanto a las edades, estudios geocronológicos con U–Pb en circones detríticos y en ignimbritas del Grupo Mitu han permitido acotar su rango temporal entre aproximadamente ~ 270 Ma y ~ 194 Ma (Guadalupiense inferior hasta el Sinemuriano) con pulsos volcánicos datados en torno a 260–250 Ma y 245–217 Ma (**Fig 1.8 C**). Estos resultados refinan las edades previamente estimadas y evidencian una prolongada actividad magmática sincrónica con la acumulación sedimentaria (Panca et al., 2024).

El contexto tectónico de la cuenca del Grupo Mitu corresponde a un sistema de rift intracontinental o transtensional desarrollado durante la fragmentación inicial del margen occidental de Gondwana (Sempere et al., 2002; Spikings et al., 2016; Panca et al., 2024). La sedimentación ocurrió en subcuencas controladas por fallas normales de rumbo NW–SE, con subsidencia local y aporte de sedimentos procedentes de bloques paleozoicos elevados. Panca et al. (2024) proponen que el Grupo Mitu se formó en un contexto de rift transformante, anterior al desarrollo de la margen activa andina.

2.2.2 Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, Argentina: Paleolatitudes medias ($\sim 44^\circ$ - 48°S)

La Cuenca Ischigualasto-Villa Unión está representada por una sucesión continental triásica expuesta entre los límites de las provincias de San Juan y La Rioja (Argentina; **Fig 1.9**). Se encuentra ubicada dentro de la provincia geológica de las Sierras Pampeanas Occidentales. Morfológicamente es una depresión elongada en sentido NW-SE que se extiende por aproximadamente 130 km en forma paralela a la falla de Valle Fértil y aproximadamente 50 km en forma perpendicular.

La tectónica de esta cuenca es de tipo extensional, con una geometría de hemigraben, donde el valle del Bermejo constituyó el bloque basal y el área positiva durante los intervalos de subsidencia tectónica (Milana y Alcober, 1994). El margen activo del hemigraben lo constituyó el lineamiento de la Sierra de Valle Fértil; por el contrario, el margen pasivo lo constituyeron las zonas de Zanja de la Viuda, Agua de Los Burros y la Torre-El Chiflón (Stipanovic y Bonaparte, 1979; Milana y Alcober, 1994). De acuerdo a datos paleomagnéticos y reconstrucciones paleogeográficas, esta cuenca se ubicó entre los $\sim 44^\circ$ - 48°S durante el Triásico Tardío (Kent et al., 2014; van Hinsbergen et al., 2015).

Los estudios pioneros de esta cuenca comenzaron a realizarse por Stelzner en 1873, quien reconoció los depósitos paleozoicos y mesozoicos de la región. La sucesión estratigráfica triásica

está constituida por dos conjuntos litológicos bien diferenciados entre sí, la primera representada por las formaciones Talampaya y Tarjados (Romer, 1966), y la segunda el Grupo Agua de la Peña, compuesto por las formaciones Chañares, Los Rastros, Ischigualasto y Los Colorados (Fig 1.9; Bossi, 1971; Mancuso, 2005a).

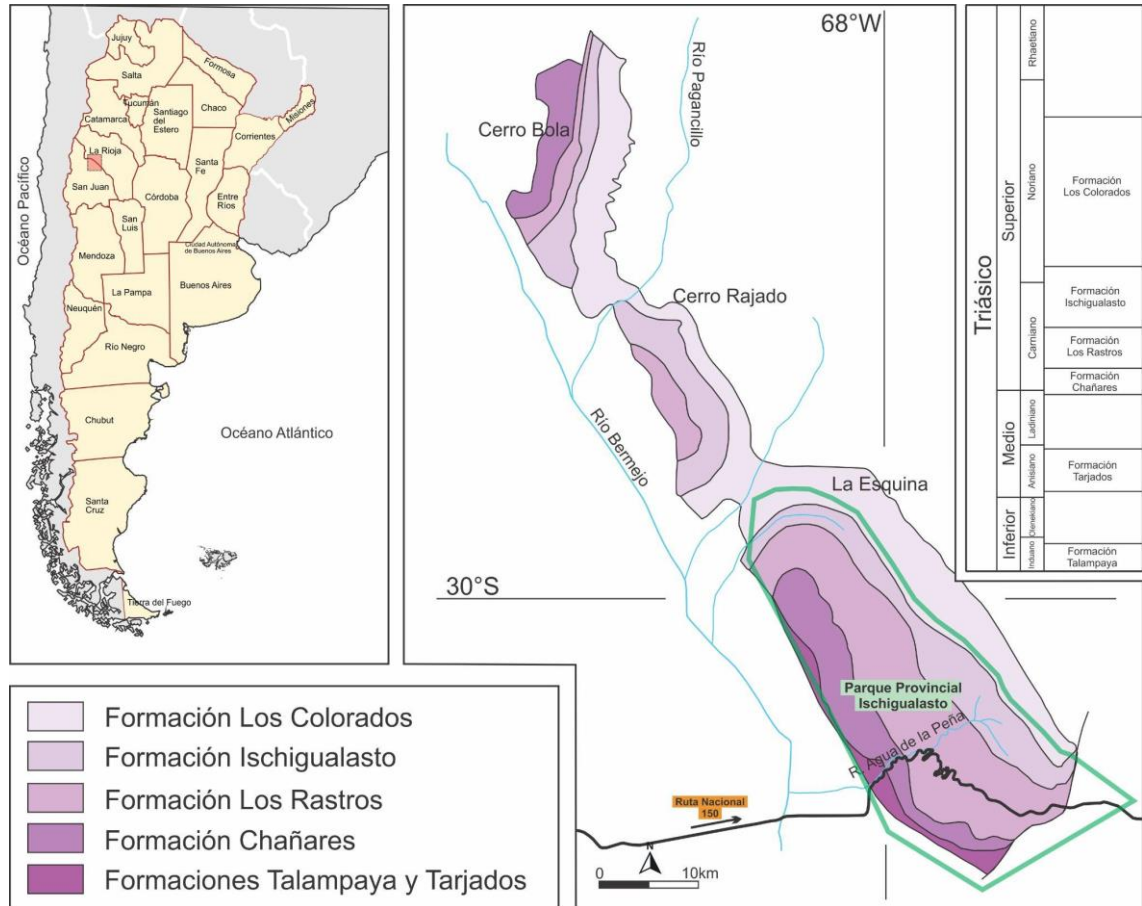


Figura 1.9 Localización y mapa geológico de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión en las provincias de San Juan y La Rioja, Argentina.

Formación Talampaya (Romer y Jensen, 1966)

La Formación Talampaya fue definida por Romer y Jensen (1966), que consideraron esta unidad como parte de los estratos de Paganzo III de Bodenbender (1924). Su nombre deriva del cañón del Río Talampaya, donde existen importantes afloramientos de la unidad. Bossi (1971) la consideró como la unidad basal de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión (Fig 1.9).

La Formación Talampaya se distribuye a lo largo de la Sierra de Los Tarjados, con buenas exposiciones en los ríos Talampaya, La Caída y Gualo. También se pueden observar buenas exposiciones en la Sierra de Vilgo y sobre la Ruta Nacional 150 (Candiani et al., 2022). La unidad se compone de areniscas, limolitas, brechas y conglomerados con un distintivo color rojizo. El espesor de la unidad se estima en 400 metros (Candiani et al., 2022). La Formación Talampaya apoya en inconformidad estratigráfica sobre basamento granítico y en discordancia angular sobre rocas carboníferas (Caselli, 1998; Astini y Candiani, 2016).

El ambiente sedimentario interpretado corresponde a sistemas fluviales entrelazados y de baja sinuosidad y abanicos aluviales en condiciones áridas-semiáridas (Candiani et al., 2022). En la unidad solo se han reportado huellas de vertebrados, que corresponden a terápsidos no mamíferoides (Bonaparte, 1997; Melchor y De Valais, 2006). La edad de la formación ha sido interpretada Lopingiano?-Triásico Temprano de acuerdo a su posición estratigráfica y dataciones radiométricas U-Pb (Aceñolaza y Buatois, 1991; Milana y Alcober, 1994; Gulbranson et al., 2015).

Formación Tarjados (Romer y Jensen, 1966)

Esta unidad fue introducida como Formación Tarjados por Romer y Jensen (1966), que reconocieron un paquete litológico constituido por areniscas gruesas que suprayace a la Formación Talampaya (**Fig 1.9**). Esta unidad aflora sobre la Sierra de Los Tarjados y en el Cerro Bola (Caselli, 1998; Melchor, 2007; Benavente et al., 2021; Candiani et al., 2022).

La Formación Tarjados se caracteriza litológicamente por areniscas rojizas a blanquecinas con intercalaciones de pelitas y bancos de conglomerados (Candiani et al., 2022). El espesor total de la unidad oscila entre los 250 y 380 metros (Romer y Jensen, 1966; Krapovickas et al., 2013). La Formación Tarjados suprayace en discordancia erosiva a la Formación Talampaya y su contacto suprayacente es discordante con la Formación Chañares (Milana y Alcober, 1994; Candiani et al., 2022). La edad de la unidad es asignada al Triásico Temprano y al Triásico Medio de acuerdo a su posición estratigráfica y fauna de vertebrados (Morel et al., 2001; Mancuso y Caselli, 2012; Ezcurra et al., 2015).

En la Formación Tarjados se han reportado escasos restos de vertebrados pertenecientes a dicinodontes (Romer y Jensen, 1966), arcosaurios, terápsidos y arcosauromorfos (Ezcurra et al., 2015). De acuerdo a las interpretaciones sedimentológicas, la Formación Tarjados tiene un origen fluvial en condiciones semiáridas (Krapovickas et al., 2013).

2.2.2.1 Grupo Agua de la Peña (Bossi, 1971)

Formación Chañares (Romer y Jensen, 1966)

Estas rocas fueron inicialmente descritas por Frenguelli (1948), quien las denominó “Estratos de Ischichuca”. Posteriormente, Romer (1966) y Romer y Jensen (1966) la definieron como Formación Chañares. Esta unidad se caracteriza litológicamente por una sucesión de pelitas y areniscas de colores claros o grises azulados, con intercalaciones de tobas y material volcániclastico retrabajado (Rogers et al., 2001; Mancuso y Caselli, 2012; Candiani et al., 2022). Si bien los espesores son variables, se ha estimado que puede alcanzar unos 75 m (Romer y Jensen, 1966; Rogers et al., 2001; Candiani et al., 2022). Su contacto infrayacente es discordante

con la Formación Tarjados y la parte superior es concordante con la Formación Los Rastros (Candiani et al., 2022).

La Formación Chañares presenta una asociación diversa y bien preservada de tetrápodos continentales, compuesta por dicinodontes, cinodontes, arcosauriformes (proterochámpsidos, pseudosuquios y ornitodiros) y precursores de los dinosaurios (Romer, 1966; Rogers et al., 2001; Mancuso et al., 2014; Ezcurra et al., 2017). Las diferentes características sedimentológicas de esta unidad han sugerido un ambiente fluvial en la base que pasa a un paleoambiente lacustre hacia el techo (Rogers et al., 2001; Mancuso y Caselli, 2012; Mancuso et al., 2014). Recientes dataciones de U/Pb en circones de niveles tobáceos (236 y 233,7 Ma) indican una edad de Carniano temprano (Marsicano et al., 2016; Ezcurra et al., 2017).

Formación Los Rastros (Frenguelli, 1944)

Estas rocas fueron llamadas inicialmente “Estratos de Los Rastros” por Frenguelli (1944). Asimismo, Frenguelli (1944, 1948), describió un paquete litológico ubicado entre el techo de la Formación Chañares y la parte inferior de la Formación Los Rastros, al que denominó Formación Ischichuca. La validez de la Formación Ischichuca ha sido discutida ampliamente por diferentes autores como Mancuso (2005a). Algunos autores como Romer (1966, 1971) y Romer y Jensen (1966) integraron la Formación Ischichuca dentro de la Formación Los Rastros. Por otra parte, otros autores propusieron definir a la Formación Ischichuca como un equivalente lateral de la Formación Chañares (Bonaparte 1967, 1969; Stipanovic y Bonaparte 1979). En esta contribución se sigue el criterio de Mancuso (2005a) de integrar la Formación Ischichuca con la Formación Los Rastros.

La Formación Los Rastros aflora a lo largo de las estribaciones occidentales de Sierra de Los Tarjados. Los mejores afloramientos pueden observarse al sur del Parque Nacional Talampaya y en el Parque Provincial Ischigualasto (**Fig 1.9**; Romer y Jensen, 1996; Mancuso, 2005b; Mancuso y Marsicano, 2008; Mancuso y Caselli, 2012). La Formación Los Rastros suprayace a la Formación Chañares e infrayace a la Formación Ischigualasto (Colombi, 2007; Milana y Alcober, 1994; Currie et al., 2009). La formación está caracterizada por ciclos grano y estrato-crecientes, dominados por una alternancia de pelitas carbonosas y areniscas finas a gruesas (Milana y Alcober, 1994; Milana, 1998; Melchor, 2007; Mancuso y Marsicano, 2008; Mancuso y Caselli, 2012; Mancuso et al., 2020; Benavente et al., 2021).

El contenido paleontológico principalmente está constituido por plantas, con numerosos reportes de la Flora de *Dicroidium* y la microflora de tipo Ipswich (e.g., Pedernera et al., 2020). Entre los invertebrados se destacan diferentes grupos de camarones almeja (Gallego, 1999; Mancuso, 2005b), insectos (Gallego, 1997; Gallego y Martins-Neto, 1999) y bivalvos (Frenguelli, 1945). El contenido en vertebrados es escaso, dominado por restos de peces (Frenguelli, 1944, 1948;

Mancuso y Marsicano, 2008), un anfibio temnospóndilo (Contreras et al., 1997; Mancuso, 2002) y huellas de dicinodontes, cinodontes, arcosaurios y dinosauriformes (Marsicano et al., 2010; Mancuso et al., 2021).

El ambiente depositacional de la Formación Los Rastros ha sido interpretado como sistemas deltaicos en ambientes lacustres (Milana, 1998; Melchor, 2007; Mancuso y Marsicano, 2008; Mancuso et al., 2020; Benavente et al., 2021). Las dataciones radiométricas realizadas en la unidad han arrojado edades U-Pb en circones de 234.47 ± 0.44 Ma en niveles tobáceos de la parte inferior de la formación (Mancuso et al., 2020).

Formación Ischigualasto (Frenguelli, 1944)

Las primeras descripciones sobre los estratos de la Formación Ischigualasto fueron realizadas por Frenguelli (1944). Las mejores exposiciones de esta formación se encuentran en el Parque Provincial Ischigualasto, provincia de San Juan (**Fig 1.9**). En esta área, la Formación Ischigualasto fue estudiada en detalle y dividida en cuatro miembros, de base a techo: La Peña, Cancha de Bochas, Valle de la Luna y Quebrada la Sal (Currie et al., 2009). Litológicamente, esta unidad está constituida por conglomerados, areniscas conglomeráticas, areniscas, niveles carbonosos y pelitas tobáceas varicolores con abundante desarrollo de paleosuelos (e.g., Tabor et al., 2006; Currie et al., 2009; Colombi et al., 2017, 2021; Candiani et al., 2022). El contacto infrayacente de la Formación Ischigualasto está representado por una superficie de incisión sobre la Formación Los Rastros, que inicia con el Miembro Conglomerado de la Peña, que corresponde a la base de la unidad (Milana y Alcober, 1994; Currie et al., 2009; Colombi et al., 2017). El contacto suprayacente con la Formación Los Colorados es transicional (Milana y Alcober, 1994; Colombi et al., 2017).

La Formación Ischigualasto es ampliamente conocida por ser uno de los yacimientos de vertebrados del Triásico Superior (Carniano) más importantes del mundo, en el que se encuentran los primeros dinosaurios (e.g., Rogers et al., 1993; Martínez et al., 2011; 2013). Por su parte, también existen numerosos registros de paleoflora, con numerosos ejemplares de la Flora de *Dicroidium*, entre ellos troncos, hojas y palinomorfos con representantes de la microflora de Ispwich y Onslow (e.g., Zamuner et al., 2001; Colombi y Parrish, 2008; Césari y Colombi, 2013, 2016; Bodnar et al., 2022).

El ambiente depositacional de la Formación Ischigualasto ha sido interpretado como un sistema fluvial con variaciones en el grado de sinuosidad (Currie et al., 2009; Colombi et al., 2017, 2021). Esta unidad presenta gran número de estudios geocronológicos con dos dataciones por el método $40\text{Ar}/39\text{Ar}$ en tobas, una ubicada cerca de la base de la unidad (231,4 Ma; Rogers et al., 1993, Martínez et al., 2011) y la otra cerca del techo de la misma (225,9 Ma; Martínez et al., 2011). Así mismo, Colombi et al. (2021) obtuvieron una edad U-Pb en circones de 228.91 ± 0.14 Ma en la

parte media. Por su parte, recientes estudios geocronológicos en nódulos carbonáticos pedogenéticos arrojan edades de 230.5 y 228.4 Ma en la parte inferior y media de la unidad, respectivamente (Aguirre Palafox et al., 2024).

Formación Los Colorados (Groeber y Stipanivic, 1953)

Esta unidad fue definida como Formación Los Colorados por Groeber y Stipanivic (1953). Esta formación se extiende desde el Cerro Las Lajas, al SW de Villa Unión, hasta Cerro Plateado, al sur de la cuenca. También aflora en el área de Talampaya-Gualo. Litológicamente, la Formación Los Colorados se caracteriza por una sucesión de areniscas, conglomerados y fangolitas con un distintivo color rojizo. El contacto infrayacente es transicional con la Formación Ischigualasto en la parte central de la cuenca (Milana y Alcober, 1994). Sin embargo, es discordante en algunos sectores marginales (Stipanivic y Bonaparte, 1979). El contacto suprayacente es discordante con la Formación Cerro Rajado de posible edad jurásica o cretácica.

La formación contiene dos asociaciones distintas de paleovertebrados: una en la base y otra en la parte superior de la sucesión (Bonaparte, 1973; Martínez et al., 2011). La inferior está compuesta principalmente por dicinodontes. En cambio, la asociación superior fue denominada como la "Fauna local de la Esquina", notable por su alta diversidad y abundancia, por la presencia de dinosaurios como prosaurópodos y terópodos acompañados de cinodontes, testudines y arcosaurios. Además, representa el registro de vertebrados triásicos más jóvenes dentro de la cuenca (Bonaparte 1973, 1997; Arcucci et al., 2004; Ezcurra y Apaldetti, 2012).

De acuerdo a las facies descritas, el paleoambiente de la Formación Los Colorados es interpretado como sistemas fluviales de moderada a baja sinuosidad (Caselli et al., 2001; Santi Malnis et al., 2020). La edad de esta unidad ha sido establecida a partir de estudios magnetoestratigráficos, los cuales indican que su acumulación se extendió por un intervalo de aproximadamente 14 millones de años, iniciándose alrededor de los 227 Ma y finalizando hacia los 213 Ma (Kent et al., 2014).

2.2.3 Cuenca de Malargüe, Argentina: Paleolatitudes medias (~50° S)

La Cuenca de Malargüe se ubica en la Provincia de Mendoza (Argentina). Esta cuenca de tipo extensional y geometría de hemigraben se desarrolla en dirección NW-SW y se encuentra rellena por sucesiones triásicas de origen continental. Los afloramientos más representativos de esta cuenca se encuentran aproximadamente a 20 km al sur de Malargüe y están representados por el Grupo Tronquimalal, constituido por las formaciones Chihuido y Llantenes del Triásico Superior (Fig 1.10; Stipanivic, 1949, 1979; Menéndez, 1951). De acuerdo a las reconstrucciones paleogeográficas, las paleolatitudes aproximadas en las cuales se acumuló el Grupo Tronquimalal fueron de ~50°S (van Hinsbergen et al., 2015).

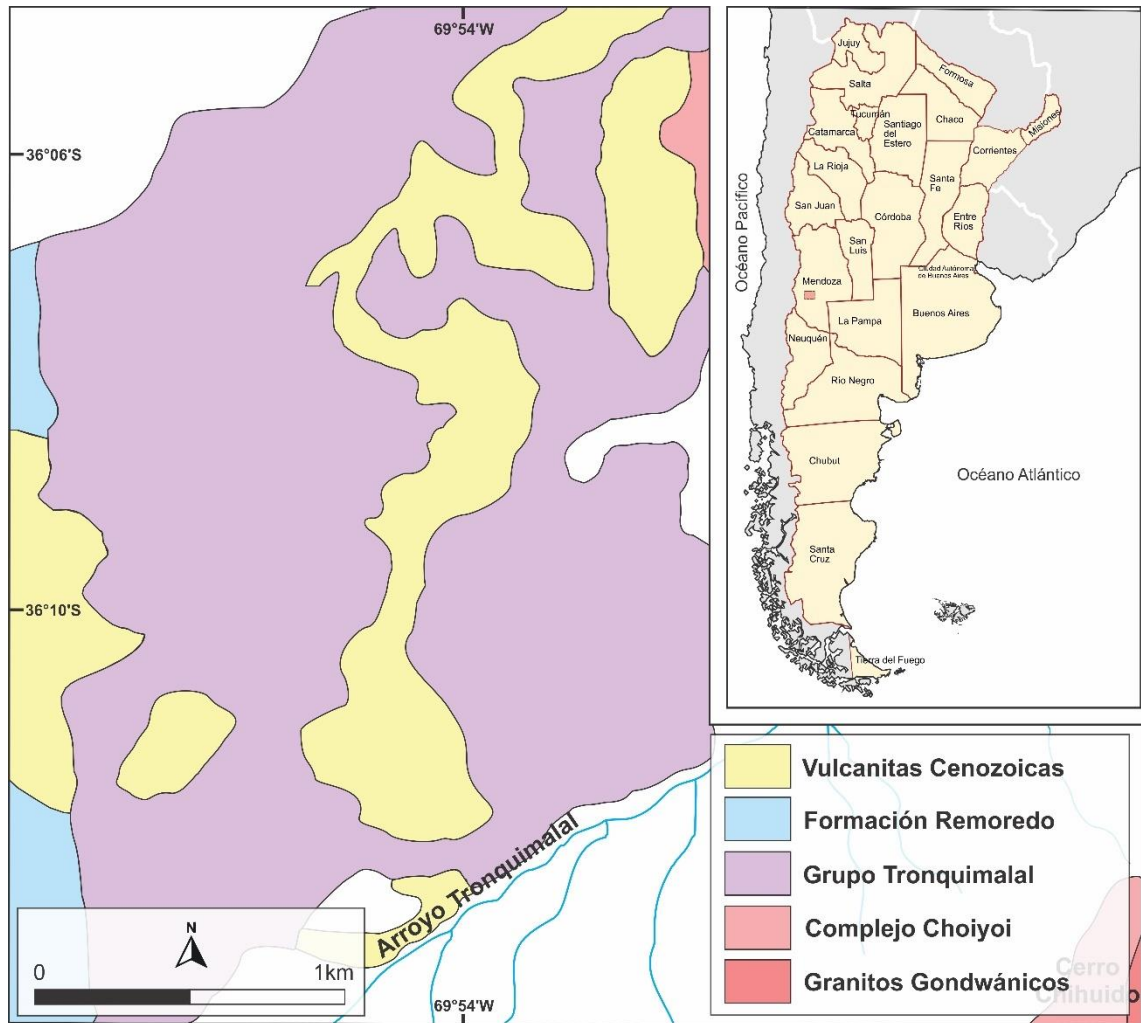


Figura 1.10 Localización y mapa geológico de la Cuenca de Malargüe en la Provincia de Mendoza, Argentina.

2.2.3.1 Grupo Tronquimalal (Stipanovic, 1979)

Formación Chihuido (Stipanovic, 1949)

Esta unidad fue descrita por primera vez por Stipanovic (1949) en el Cerro Chihuido y el Arroyo Llantenes al sur de Malargüe (Provincia de Mendoza). Sus mejores afloramientos se distribuyen en el Cerro Chihuido y los arroyos Llantenes y Tronquimalal, a la altura del km 437 de la Ruta Nacional 40 al suroeste de Mendoza (Stipanovic, 1949; Menéndez, 1951). Esta unidad se compone fundamentalmente por capas de conglomerados y areniscas que se intercalan con rocas volcánicas y pelitas (Stipanovic, 1949, 1979; Menéndez, 1951; Spalletti y Morel, 1992; Spalletti, 1997; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). El contacto infrayacente es discordante con el Grupo Choiyoi, mientras que hacia el techo es concordante con la Formación Llantenes (Stipanovic, 1949; Menéndez, 1951). Según Spalletti (1997), el contacto superior está definido por una superficie sin evidencia de erosión, interpretada como resultado de una inundación lacustre.

Esta unidad contiene numerosos restos fósiles de plantas, incluyendo troncos, impresiones de hojas y palinomorfos. Los estudios más relevantes sobre la macroflora fueron realizados por

Stipanovic (1949), Menéndez (1951), Artabe et al. (1999) y Gnaedinger y Zavattieri (2020). La asociación paleobotánica se distingue por la presencia de representantes característicos de la denominada Flora de *Dicroidium*. Respecto a su paleoambiente, la Formación Chihuido es interpretada como un sistema de abanico aluvial desarrollado en condiciones húmedas (Spalletti, 1997; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). De acuerdo al contenido paleontológico, su edad se asigna al Triásico Tardío (Noriano- ?Rhaetiano; Gnaedinger y Zavattieri, 2020).

Formación Llantenes (Stipanovic, 1949)

La Formación Llantenes fue definida por Stipanovic (1949) al sur de Malargüe, sobre el Arroyo Llantenes, de donde proviene su nombre. Esta unidad se encuentra limitada geográficamente a la zona del Cerro Chihuido y a los cursos de los arroyos Llantenes y Tronquimalal, en proximidades del kilómetro 347 de la Ruta Nacional 40, en el sector suroeste de la Provincia de Mendoza (Stipanovic, 1949; Menéndez, 1951). Esta formación se caracteriza por una sucesión clástica de grano más fino que la subyacente Formación Chihuido. Se compone de areniscas finas a medias grises y amarillentas y fangolitas gris oscuro y negras (Stipanovic, 1949; Menéndez, 1951; Spalletti, 1997; Artabe et al., 1999; Gnaedinger y Zavattieri, 2020).

Esta unidad contiene una gran cantidad de restos fósiles de plantas. Los estudios más relevantes fueron realizados por Stipanovic (1949), Menéndez (1951), Artabe et al. (1999) y Gnaedinger y Zavattieri (2020). La flora fósil presente se distingue por incluir representantes característicos de la denominada Flora de *Dicroidium*. Respecto a su ambiente de sedimentación, se ha interpretado un origen lacustre-deltaico para la Formación Llantenes (Spalletti, 1997; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). La paleoflora presente en esta unidad sugiere una edad Triásico Tardío (Noriano- ?Rhaetiano; Gnaedinger y Zavattieri, 2020).

2.2.4 Cuenca Paso Flores, Argentina: Paleolatitudes medias (~54° S)

La Cuenca de Paso Flores constituye un depocentro de origen extensional situado en la región limítrofe entre las provincias de Neuquén y Río Negro, Argentina. Sus registros sedimentarios afloran de manera discontinua en ambas provincias, principalmente a lo largo de las márgenes de los ríos Limay y Collón Curá (**Fig 1.11**; Frenguelli, 1948; Stipanovic, 2001; Stipanovic y Marsicano, 2002). Las rocas que conforman esta cuenca corresponden al período Triásico y han sido formalmente asignadas a la Formación Paso Flores (Frenguelli, 1948; Stipanovic y Marsicano, 2002). Según reconstrucciones paleogeográficas, esta formación se habría depositado en paleolatitudes cercanas a los ~54°S durante el Triásico Tardío (van Hinsbergen et al., 2015).

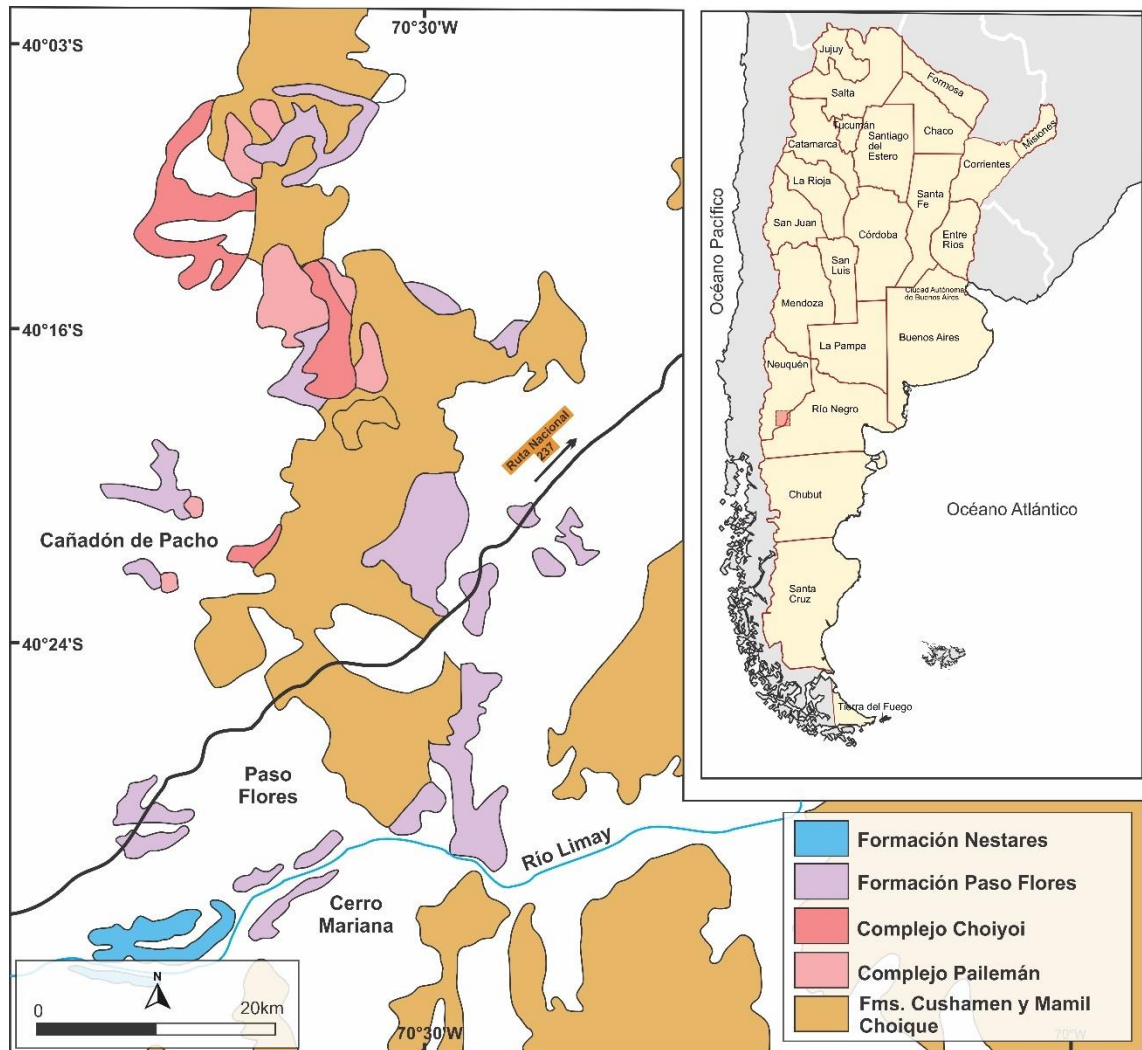


Figura 1.11 Localización y mapa geológico de la Cuenca Paso Flores en las provincias de Río Negro y Neuquén, Argentina.

Formación Paso Flores (Frenguelli, 1948)

La Formación Paso Flores constituye la única unidad estratigráfica del Triásico reconocida en la Cuenca Paso Flores. Fue definida por Frenguelli (1948) y su extensión geográfica se localiza al SW de la Provincia de Neuquén y NW de la Provincia de Río Negro. Los mejores afloramientos se localizan en la localidad de la Estancia Manantiales de Paso Flores, en el margen sureste del Río Limay y sobre el Cañadón de Ranquel Huao y Cañadón de Pacho. Estratigráficamente, la formación se apoya en discordancia sobre el basamento metamórfico, Grupo Choiyoi y unidades paleozoicas. Su contacto suprayacente es discordante con la Formación Nestares del Jurásico (e.g., Stipanovic y Marsicano, 2002). La Formación Paso Flores se caracteriza por una sucesión de conglomerados y areniscas que se intercalan en menor proporción con pelitas y rocas volcánicas (e.g., Spalletti, 1994a,b; Stipanovic, 2001; Kokogian et al., 2001).

El registro paleontológico destaca por su abundante contenido paleoflorístico, con presencia de taxones típicos de la denominada Flora de *Dicroidium* (e.g., Artabe et al. 1994; Zamuner y Artabe

1994; Gnaedinger y Zavattieri, 2021). De acuerdo a los análisis de facies, esta unidad se depositó en ambientes dominados por abanicos aluviales, sistemas fluviales y lacustres (e.g., Spalletti et al., 1990; Spalletti, 1994a,b; Stipanovic, 2001; Gnaedinger y Zavattieri, 2021). En función de su contenido paleobotánico, la Formación Paso Flores ha sido asignada al Triásico Tardío (Noriano-Rhaetiano; Gnaedinger y Zavattieri, 2021).

2.2.5 Cuenca El Tranquilo, Argentina: Paleolatitudes altas (~61° S)

La Cuenca El Tranquilo es un depocentro de origen extensional ubicado en el norte de la Provincia de Santa Cruz, en el sur de Argentina (**Fig 1.12**). Con una orientación predominante noroeste-sureste (NW-SE), forma parte del conjunto de cuencas triásicas extensionales desarrolladas en el territorio argentino. Las rocas triásicas de esta cuenca fueron reconocidas por primera vez por Stipanovic (1957) y denominadas como “Serie El Tranquilo” por Archangelsky (1959). Jalfin y Herbst (1995) definen formalmente para esta cuenca el Grupo El Tranquilo, constituido por las formaciones Cañadón Largo (Triásico Superior) y Laguna Colorada (Jurásico Inferior; Jalfin y Herbst, 1995; Pol et al., 2021). Según reconstrucciones paleogeográficas, el Grupo El Tranquilo se habría depositado en paleolatitudes cercanas a los ~61°S (van Hinsbergen et al., 2015).

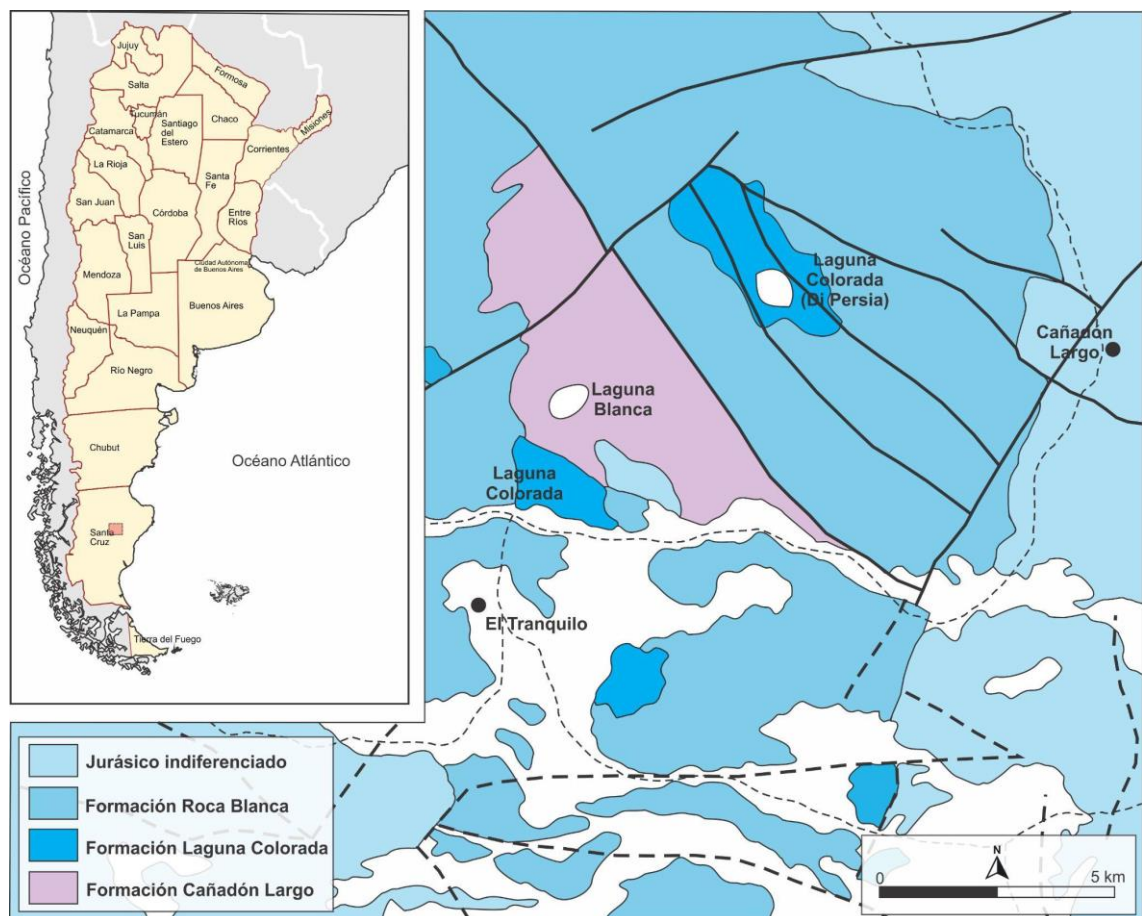


Figura 1.12 Localización y mapa geológico de la Cuenca El Tranquilo en la Provincia de Santa Cruz, Argentina.

2.2.5.1 Grupo El Tranquilo (Jalfin y Herbst, 1995)

Formación Cañadón Largo (Jalfin y Herbst, 1995)

Esta unidad fue definida por Jalfin y Herbst (1995) y toma su nombre de la estancia Cañadón Largo, en la Provincia de Santa Cruz (Argentina). La distribución de esta unidad está restringida a un *horst* flanqueado por fallas de rumbo en dirección NW-SE hacia el occidente de la estancia Cañadón Largo (Jalfin y Herbst, 1995; Stipanovic, 2001). El contacto inferior de la formación no se encuentra expuesto en superficie, mientras que el límite superior es fallado con la Formación Laguna Colorada. Litológicamente, la Formación Cañadón Largo se compone de areniscas tobáceas, conglomerados finos y pelitas oscuras, en ocasiones carbonosas (Jalfin y Herbst, 1995).

La Formación Cañadón Largo presenta un abundante registro paleobotánico, destacando la presencia de taxones característicos de la Flora de *Dicroidium* (e.g., Jalfin y Herbst, 1995; Zamuner et al., 2001). Los estudios sedimentológicos y el análisis de facies indican que esta unidad se originó en ambientes fluviales (Jalfin y Herbst, 1995). La edad de la unidad ha sido determinada a partir de su contenido paleobotánico, ubicándola en el Triásico Tardío (Noriano; Pedernera et al., 2022).

Bibliografía

- Aceñolaza, F. G., y Buatois, L. A. (1991). Trazas fósiles del Paleozoico superior continental argentino. *Ameghiniana*, 28(1–2), 89–108.
- Aguirre Palafox, L. E., Möller, A., McLean, N. M., Ludvigson, G. A., Colombi, C. E., y Montañez, I. P. (2024). U-Pb Geochronology of Paleosol Carbonate Cements by LA-ICP-MS: A Proof of Concept and Strategy for Dating the Terrestrial Record. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 25(6). <https://doi.org/10.1029/2024GC011488>
- Alarcón, C. M., Clavijo-Torres, J., Mantilla-Figueroa, L. C., y Rodríguez, J. G. (2020). Nueva propuesta de edades para el registro sedimentario de las formaciones Bocas y Jordán y su relación con el desarrollo de la actividad magmática del Grupo Plutónico de Santander (Cordillera Oriental, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(173), 1137–1151. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1208>
- Alarcón, C. M., y Rodríguez, J. (2019). Estratigrafía, facies y paleoambiente de sedimentación de la Formación Jordán: un registro fluvio-lacustre con incidencia de actividad volcánica [Tesis de pregrado]. Universidad industrial de Santander.
- Alvarado, B., y Del Río, A. (1944). Informe geológico Central Hidroeléctrica del Río Lebrija Departamento de Santander. *Servicio Geológico Nacional, Informe 33*, 1–36.
- Archangelsky, S. (1959). Estudio geológico y paleontológico del bajo La Leona (Santa Cruz). *Acta Geologica Lilloana*, 2, 5–133.

- Arcucci, A. B., Marsicano, C. A., y Caselli, A. T. (2004). Tetrapod association and palaeoenvironment of the Los Colorados Formation (Argentina): a significant sample from Western Gondwana at the end of the Triassic. *Geobios*, 37(5), 557–568. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2003.04.008>
- Artabe, A., Morel, E., Spalletti, L., y Brea, M. (1999). Paleoambientes sedimentarios y paleoflora asociada en el Triásico Tardío de Malargüe (Mendoza) . *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 526–548.
- Artabe, A., Morel, E., y Zamuner, A. (1994). Estudio paleobotánico y taxonómico en la Formación Paso Flores (Triásico Superior), en el Cañadón de Pancho, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 31, 153–160.
- Astini, R. A., y Candiani, J. C. (2016). El cerro La Discordia: una discordancia muy particular entre el Paganzo II y III. En *7mo Congreso Latinoamericano de Sedimentología y 15va Reunión Argentina de Sedimentología* (p. 26).
- Baez, L., y Sánchez, C. (2003). Un Escenario Paleo-ambiental para una Tectónica Extensional Jurásica Mediante la Caracterización de las Formaciones La Rusia y Montebel, al Nor- Occidente de la Falla de Boyacá, en cercanías a los municipios de Paipa, Duitama, Cerinza y Belén [Tesis de pregrado]. Universidad Nacional de Colombia.
- Barajas, M. A., y Jaimes, D. (2019). Estratigrafía y sedimentología de la Formación Tiburón en el Norte de Bucaramanga [Tesis de pregrado]. Universidad Industrial de Santander.
- Bayona, G., Cardona, A., Jaramillo, C., Mora, A., Montes, C., Caballero, V., Mahecha, H., Lamus, F., Montenegro, O., Jimenez, G., Mesa, A., y Valencia, V. (2013). Onset of fault reactivation in the Eastern Cordillera of Colombia and proximal Llanos Basin; response to Caribbean–South American convergence in early Palaeogene time. *Geological Society, London, Special Publications*, 377(1), 285–314. <https://doi.org/10.1144/SP377.5>
- Benavente, C. A., Mancuso, A. C., Irmis, R. B., Bohacs, K. M., y Matheos, S. (2021). Tectonically conditioned record of continental interior paleoclimate during the Carnian Pluvial Episode: The Upper Triassic Los Rastros Formation, Argentina. *GSA Bulletin*, 134(1–2), 60–80. <https://doi.org/10.1130/B35847.1>
- Benton, M. J. (2021). The origin of endothermy in synapsids and archosaurs and arms races in the Triassic. *Gondwana Research*, 100, 261–289. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.08.003>
- Benton, M. J., y Wu, F. (2022). Triassic Revolution. *Frontiers in Earth Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/feart.2022.899541>
- Benton, M. J., Zhang, Q., Hu, S., Chen, Z.-Q., Wen, W., Liu, J., Huang, J., Zhou, C., Xie, T., Tong, J., y Choo, B. (2013). Exceptional vertebrate biotas from the Triassic of China, and the expansion of marine ecosystems after the Permo-Triassic mass extinction. *Earth-Science Reviews*, 125, 199–243. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2013.05.014>
- Berry, C., Morel, E., Mojica, J., y Villarreal, C. (2000). Devonian plants from Colombia, with discussion of their geological and palaeogeographical context. *Geological Magazine*, 137(3), 257–268. <https://doi.org/10.1017/S0016756800003964>
- Blakey, R. C. (2008). Gondwana paleogeography from assembly to breakup—A 500 m.y. odyssey. En C. R. Fielding, T. D. Frank, y J. L. Isbell (Eds.), *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space* (pp. 1–28). Geological Society of America Special Paper 441. [https://doi.org/10.1130/2008.2441\(01\)](https://doi.org/10.1130/2008.2441(01))
- Bock, W. (1953a). American Triassic Estherids. *Journal of Paleontology*, 27(1), 62–76.
- Bock, W. (1953b). Howellisaura, New Name for Howellites Bock. *Journal of Paleontology*, 27(5), 759–759.
- Bodenbender, G. (1924). El Calchaqueño y los Estratos de la Puna de Penck. *Boletín Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 27, 405–468.

- Bodnar, J., Coturel, E. P., Falco, J. I., y Beltrán, M. (2021). An updated scenario for the end-Permian crisis and the recovery of Triassic land flora in Argentina. *Historical Biology*, 33(12), 3654–3672. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1884245>
- Bogotá, J., y Mendoza, H. (1976). El Paleozoico Superior y el Jura-Triásico al norte de Bucaramanga. *Minatome Colombiana Ltda. Instituto de Asuntos Nucleares.*, 1–59.
- Bonaparte, J. F. (1967). New vertebrate evidence for a southern transatlantic connection during the Lower or Middle Triassic. *Palaeontology*, 10, 554–563.
- Bonaparte, J. F. (1969). Los tetrápodos triásicos de Argentina. En *1st International Symposium of Gondwana* (pp. 307–325).
- Bonaparte, J. F. (1973). Edades Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. En *5o Congreso Geológico Argentino (Villa Carlos Paz, Córdoba): Vol. Actas 3* (pp. 93–130).
- Bonaparte, J. F. (1997). El Triásico de San Juan, La Rioja: Argentina y sus dinosaurios. *Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 1–196.
- Bossi, G. E. (1971). Análisis de la Cuenca Ischigualasto-Ischichuca. En *Primer Congreso Hispano-Luso-Americano de Geológica Económica* (pp. 611–626).
- Botella, H., Olive, S., Pradel, A., Rodríguez-Charry, G., Colmenares, F., Román-García, L., Manzanares, E., Paredes-Aliaga, M. V., Navas-Parejo, P., y Martínez-Pérez, C. (2020). First occurrence of fossil vertebrates from the Carboniferous of Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(1), e1764967. <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1764967>
- Bürgl, H. (1967). The orogenesis in the andean system of colombia. *Tectonophysics*, 4(4–6), 429–443. [https://doi.org/10.1016/0040-1951\(67\)90009-1](https://doi.org/10.1016/0040-1951(67)90009-1)
- Bustamante, C., Cardona, A., Restrepo, M., Zapata, D., Beltrán-Triviño, A., Bustamante, A., y Valencia, V. A. (2023). Middle Triassic to Jurassic convergence at the north-western margin of Gondwana: insights from the Central Cordillera of Colombia. *International Geology Review*, 66(1), 109–129. <https://doi.org/10.1080/00206814.2023.2195901>
- Candiani, J. C., Canelo, H. N., Astini, R. A., Colombi, C. E., Cecenarro, J. F., y Varas, R. E. (2022). Hojas Geológicas 2969-30 Vichigasta, 2969-36 Talampaya y 2966-31 Los Colorados, provincias de La Rioja y San Juan. Escala 1:100.000. *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín No 452*, 1–94.
- Cardona, A., Chew, D., Valencia, V. A., Bayona, G., Mišković, A., y Ibañez-Mejía, M. (2010). Grenvillian remnants in the Northern Andes: Rodinian and Phanerozoic paleogeographic perspectives. *Journal of South American Earth Sciences*, 29(1), 92–104. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2009.07.011>
- Caselli, A. (1998). Estratigrafía y sedimentología de las formaciones Patquia (Pérmico) y Talampaya (Triásico inferior), en las Sierras Pampeanas Noroccidentales y Precordillera Central (provincias de La Rioja y San Juan) [PhD]. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Caselli, A., Marsicano, C., y Arcucci, A. (2001). Sedimentología y Paleontología de la Formación Los Colorados, Triásico Superior (La Rioja y San Juan). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 56(2), 173–188.
- Cediel, F. (1968). El Grupo Girón, una molaza Mesozoica de la Cordillera Oriental. *Boletín Geológico*, 16(3), 5–96.
- Cediel, F., Shaw, R., y Cáceres, C. (2003). Tectonic assembly of the northern Andean Block. En C. Bartolini, R. Buffler, y J. Blickwede (Eds.), *The circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon habitats, basin formation, and plate tectonics*. (pp. 815–848). American Association of Petroleum Geologists, Memoir 79.

- Césari, S. N., y Colombi, C. (2016). Palynology of the Late Triassic Ischigualasto Formation, Argentina: Paleocological and paleogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 449, 365–384. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.02.023>
- Césari, S. N., y Colombi, C. E. (2013). A new Late Triassic phytogeographical scenario in westernmost Gondwana. *Nature Communications*, 4(1), 1889. <https://doi.org/10.1038/ncomms2917>
- Clavijo, J., Mantilla, L., Pinto, J., Bernal, L., y Pérez, A. (2008). Evolución geológica de la Serranía de San Lucas, norte del Valle Medio del Magdalena y noroeste de la Cordillera Oriental. *Boletín de Geología*, 30(1), 45–62.
- Cochrane, R., Spikings, R., Gerdes, A., Ulianov, A., Mora, A., Villagómez, D., Putlitz, B., y Chiaradia, M. (2014). Permo-Triassic anatexis, continental rifting and the disassembly of western Pangaea. *Lithos*, 190–191, 383–402. <https://doi.org/10.1016/j.lithos.2013.12.020>
- Colombi, C. E. (2007). Historia tafonómica de las Comunidades fósiles de la Formación Ischigualasto (Triásico Superior, San Juan, Argentina) [PhD]. Universidad Nacional de San Juan.
- Colombi, C. E., Limarino, C. O., y Alcober, O. A. (2017). Allogenic controls on the fluvial architecture and fossil preservation of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, NW Argentina. *Sedimentary Geology*, 362, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2017.10.003>
- Colombi, C. E., y Parrish, J. T. (2008). Late Triassic Environmental Evolution in Southwestern Pangea: Plant Taphonomy of the Ischigualasto Formation. *PALAIOS*, 23(12), 778–795. <https://doi.org/10.2110/palo.2007.p07-101r>
- Colombi, C. E., Martínez, R. N., Césari, S. N., Alcober, O., Limarino, C. O., y Montañez, I. (2021). A high-precision U–Pb zircon age constraints the timing of the faunistic and palynofloristic events of the Carnian Ischigualasto Formation, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 111, 103433. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103433>
- Contreras, V. H., Bracco, A. I., y Sill, W. D. (1997). Primer registro de restos de tetrápodos en la Formación Los Rastros (Triásico medio?), Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina. 13o Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Rioja, Resúmenes. *Ameghiniana*, 34(4), 464–464.
- Cordani, U. G., Cardona, A., Jimenez, D. M., Liu, D., y Nutman, A. P. (2005). Geochronology of Proterozoic basement inliers in the Colombian Andes: tectonic history of remnants of a fragmented Grenville belt. *Geological Society, London, Special Publications*, 246(1), 329–346. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2005.246.01.13>
- Correa-Martínez, A. M., Rodríguez, G., Isabel Arango, M., y Zapata-García, G. (2019). Petrografía, geoquímica y geocronología U–Pb de las rocas volcánicas y piroclásticas de la Formación Noreán al NW del Macizo de Santander, Colombia. *Boletín de Geología*, 41(1), 29–54. <https://doi.org/10.18273/revbol.v41n1-2019002>
- Currie, B. S., Colombi, C. E., Tabor, N. J., Shipman, T. C., y Montañez, I. P. (2009). Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 27(1), 74–87. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2008.10.004>
- Dal Corso, J., Bernardi, M., Sun, Y., Song, H., Seyfullah, L. J., Preto, N., Gianolla, P., Ruffell, A., Kustatscher, E., Roghi, G., Merico, A., Hohn, S., Schmidt, A. R., Marzoli, A., Newton, R. J., Wignall, P. B., y Benton, M. J. (2020). Extinction and dawn of the modern world in the Carnian (Late Triassic). *Science Advances*, 6(38). <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba0099>
- Dalmayrac, B., Laubacher, G., y Marocco, R. (1980). Geologie des Andes peruviennees. Caracteres generaux de l'evolution géologique des Andes peruviennees. *Travaux et Documents de L'O.R.S.T.O.M.*, 122, 1–507.
- Delfino, M., Kustatscher, E., Lavezzi, F., y Bernardi, M. (2020). The End-Permian Mass Extinction: Nature's Revolution. En E. Martinetto, E. Tschopp, y R. A. Gastaldo (Eds.), *Nature through time: Virtual field trips*

through the Nature of the past springer textbooks in earth sciences, geography and environment (pp. 253–267). Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-030-35058-1_10

- Dickey, P. (1941). Pre-Cretaceous Sediments in Cordillera Oriental of Colombia. *AAPG Bulletin*, 25(9), 1789–1795.
- Diederix, H., Bohórquez, O. P., Mora-Páez, H., Peláez, J. R., Cardona, L., Corchuelo, Y., Ramírez, J., y Díaz-Mila, F. (2020). Quaternary activity of the Bucaramanga Fault in the Departments of Santander and Cesar. En J. Gómez y A. O. Pinilla-Pachon (Eds.), *The Geology of Colombia, Volume 4 Quaternary* (pp. 453–477). Servicio Geológico Colombiano, Publicaciones Geológicas Especiales 38.
- Dobruskina, I. (1993). Relationships of floral and faunal evolution during the transition from the Paleozoic to the Mesozoic. En S. G. Lucas y M. Morales (Eds.), *The Nonmarine Triassic* (Vol. 3, pp. 107–112). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin.
- Dunne, E. M., Farnsworth, A., Greene, S. E., Lunt, D. J., y Butler, R. J. (2021). Climatic drivers of latitudinal variation in Late Triassic tetrapod diversity. *Palaeontology*, 64(1), 101–117. <https://doi.org/10.1111/pala.12514>
- Erwin, D. H. (1990). The End-Permian Mass Extinction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 69–91.
- Etayo-Serna, F., Renzoni, G., y Barrero, D. (1976). Contornos sucesivos del mar Cretáceo en Colombia. *Memorias Primer Congreso Colombiano de Geología*, 217–253.
- Ezcurra, M. D., y Apaldetti, C. (2012). A robust sauropodomorph specimen from the Upper Triassic of Argentina and insights on the diversity of the Los Colorados Formation. *Proceedings of the Geologists' Association*, 123(1), 155–164. <https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2011.05.002>
- Ezcurra, M. D., Fiorelli, L. E., Martinelli, A. G., Rocher, S., von Baczko, M. B., Ezpeleta, M., Taborda, J. R. A., Hechenleitner, E. M., Trotteyn, M. J., y Desojo, J. B. (2017). Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology y Evolution*, 1(10), 1477–1483. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0305-5>
- Ezcurra, M. D., Martinelli, A. G., Fiorelli, L. E., Da-Rosa, A. A. S., y Desojo, J. B. (2015). Archosauromorph Remains from the Tarjados Formation (Early—Middle Triassic, NW Argentina). *Ameghiniana*, 52(5), 475. <https://doi.org/10.5710/AMGH.12.05.2015.2907>
- Frenguelli, J. (1944). La serie del llamado Rético en el oeste argentino. *Museo de La Plata, Notas 9, Geología*, 30, 261–270.
- Frenguelli, J. (1945). Moluscos continentales en el Paleozoico Superior y en el Triásico de la Argentina. *Museo de La Plata, Notas 10, Paleontología*, 83, 180–204.
- Frenguelli, J. (1948). Estratigrafía y edad del llamado Rético en la Argentina. *Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GAEA, Anales 8*, 159–309.
- Gallego, O. F. (1997). Nota Paleontológica. Hallazgos de insectos triásicos en la Argentina. *Ameghiniana*, 34(4), 511–516.
- Gallego, O. F. (1999). Estudio sistemático de las faunas de conchostracos triásicos de la República Argentina [PhD]. Universidad Nacional de Córdoba.
- Gallego, O. F., y Martins-Neto, R. G. (1999). La entomofauna mesozoica de la Argentina: Estado actual del conocimiento. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 58(1–2), 86–94.
- Geyer, O. F. (1973). Das Präkretazische Mesozoikum von Kolumbien. *Geologisches Jahrbuch*, 5, 1–156.
- Geyer, O. F. (1967). Das typus-profil der Morrocoyal-Formation (Unterlias; Depto. Bolívar, Kolumbien). *Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas*, 1, 53–63.

- Geyer, O. F. (1976). La fauna de amonitas del perfil típico de la Formación Morrocoyal. *Memorias Primer Congreso Colombiano de Geología*, 111–134.
- Gnaedinger, S. C., y Zavattieri, A. M. (2020). Coniferous woods from the Upper Triassic of southwestern Gondwana, Tronquimalal Group, Neuquén Basin, Mendoza Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, 94(3), 387–416. <https://doi.org/10.1017/jpa.2020.1>
- Gnaedinger, S., y Zavattieri, A. N. (2021). A new Late Triassic dipteridacean fern from the Paso Flores Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 66(4), 885–900. <https://doi.org/10.4202/app.00864.2020>
- Gómez, C., Kammer, A., Bernet, M., Piraquive, A., y von Quadt, A. (2021). Late Triassic rift tectonics at the northernmost Andean margin (Sierra Nevada de Santa Marta). *Journal of South American Earth Sciences*, 105, 102953. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102953>
- Groeber, P., y Stipanovic, P. N. (1953). Triásico. En *Geografía de la República Argentina* (Vol. 2, pp. 9–141). Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GAEA.
- Gulbranson, E. L., Ciccioli, P. L., Montañez, I. P., Marensi, S. A., Limarino, C. O., Schmitz, M. D., y Davydov, V. (2015). Paleoenvironments and age of the Talampaya Formation: The Permo-Triassic boundary in northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 63, 310–322. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.08.008>
- Hettner, A. (1892). Die Kordillere von Bogotá: Ergebnisse von Reisen und Studien. A. Petermann's Mitteilungen aus Justus Perthes' Geographischer Anstalt/Ergänzungsheft.
- Horton, B., Parra, M., y Mora, A. (2020). Construction of the Eastern Cordillera of Colombia: Insights from the Sedimentary Record. En J. Gómez y D. Mateus-Zabala (Eds.), *The Geology of Colombia* (Vol. 3, pp. 67–88). Servicio Geológico Colombiano, Publicaciones Geológicas Especiales 37. <https://doi.org/10.32685/pub.esp.37.2019.03>
- Hubach, E. (1957). Contribución a las Unidades Estratigráficas de Colombia. Servicio Geológico Nacional, Informe 1212.
- Ibanez-Mejia, M., Ruiz, J., Valencia, V. A., Cardona, A., Gehrels, G. E., y Mora, A. R. (2011). The Putumayo Orogen of Amazonia and its implications for Rodinia reconstructions: New U–Pb geochronological insights into the Proterozoic tectonic evolution of northwestern South America. *Precambrian Research*, 191(1–2), 58–77. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2011.09.005>
- Jalfin, G., y Herbst, R. (1995). La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia). *Estratigrafía. Ameghiniana*, 32(3), 211–229.
- Jaworski, E. (1922). Die marine Trias in Südamerika. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 47.
- Jiménez, G., García-Delgado, H., y Geissman, J. W. (2021). Magnetostratigraphy and magnetic properties of the Jurassic to Lower Cretaceous Girón Group (northern Andes, Colombia). *Geosphere*, 17(6), 2172–2196. <https://doi.org/10.1130/GES02186.1>
- Jiménez, G., Geissman, J. W., y Bayona, G. (2022). Unraveling tectonic inversion and wrench deformation in the Eastern Cordillera (Northern Andes) with paleomagnetic and AMS data. *Tectonophysics*, 834, 229356. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2022.229356>
- Jiménez, G., Speranza, F., Faccenna, C., Bayona, G., y Mora, A. (2015). Magnetic stratigraphy of the Bucaramanga alluvial fan: Evidence for a ≤ 3 mm/yr slip rate for the Bucaramanga-Santa Marta Fault, Colombia. *Journal of South American Earth Sciences*, 57, 12–22. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.11.001>
- Jin, Y. G., Wang, Y., Wang, W., Shang, Q. H., Cao, C. Q., y Erwin, D. H. (2000). Pattern of Marine Mass Extinction Near the Permian-Triassic Boundary in South China. *Science*, 289(5478), 432–436. <https://doi.org/10.1126/science.289.5478.432>

- Julivert, M. (1970). Cover and basement tectonics in the cordillera Oriental of Colombia, South America, and a comparison with some other folded chains. *Geological Society of America Bulletin*, 81(12), 3623–3646.
- Kammer, A., y Sánchez, J. (2006). Early Jurassic rift structures associated with the Soapaga and Boyacá faults of the Eastern Cordillera, Colombia: Sedimentological inferences and regional implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(4), 412–422. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2006.07.006>
- Kent, D. V., y Olsen, P. E. (2000). Magnetic polarity stratigraphy and paleolatitude of the Triassic–Jurassic Blomidon Formation in the Fundy basin (Canada): implications for early Mesozoic tropical climate gradients. *Earth and Planetary Science Letters*, 179(2), 311–324. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(00\)00117-5](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(00)00117-5)
- Kent, D. V., Olsen, P. E., y Muttoni, G. (2017). Astrochronostratigraphic polarity time scale (APTS) for the Late Triassic and Early Jurassic from continental sediments and correlation with standard marine stages. *Earth-Science Reviews*, 166, 153–180. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.12.014>
- Kent, D. V., Santi Malnis, P., Colombi, C. E., Alcober, O. A., y Martínez, R. N. (2014). Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(22), 7958–7963. <https://doi.org/10.1073/pnas.1402369111>
- Kent, D. V., y Tauxe, L. (2005). Corrected Late Triassic Latitudes for Continents Adjacent to the North Atlantic. *Science*, 307(5707), 240–244. <https://doi.org/10.1126/science.1105826>
- Kokogian, D., Spalletti, L., Morel, E., Artabe, A., Martínez, R., Alcober, O., Milana, J., y Zavattieri, A. (2001). Estratigrafía del Triásico argentino. En A. Artabe, E. Morel, y A. Zamuner (Eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina* (pp. 23–54). Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno”.
- Krapovickas, V., Mancuso, A., Marsicano, C. A., Domnanovich, N. S., y Schultz, C. L. (2013). Large tetrapod burrows from the Middle Triassic of Argentina: a behavioural adaptation to seasonal semi-arid climate? *Lethaia*, 46(2), 154–169. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2012.00329.x>
- Kustatscher, E., Ash, S. R., Karasev, E., Pott, C., Vajda, V., Yu, J., y McLoughlin, S. (2018). Flora of the Late Triassic. En L. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World. Topics in Geobiology* (Vol. 46, pp. 545–622). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_13
- Kutzbach, J. E., y Gallimore, R. G. (1989). Pangaeian climates: Megamonsoons of the megacontinent. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 94(D3), 3341–3357. <https://doi.org/10.1029/JD094iD03p03341>
- Langenheim, J. H. (1960). Late paleozoic and early mesozoic plant fossils from the Cordillera Oriental of Colombia and correlation of the Giron Formation. *Boletín Geológico*, 8(1–3), 95–132. <https://doi.org/10.32685/0120-1425/bolgeol8.1-3.1960.371>
- Langenheim Jr, R. L. (1959). Preliminary report on the stratigraphy of the Girón Formation in Santander and Boyacá. *Boletín de Geología*, 3(1), 35–50.
- Langer, M. C., Ezcurra, M. D., Bittencourt, J. S., y Novas, F. E. (2010). The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews*, 85(1), 55–110. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00094.x>
- Leal-Mejía, H. (2011). *Phanerozoic Gold Metallogeny in the Colombian Andes: A tectono-magmatic approach*. [Ph.D.]. Universitat de Barcelona.
- Lonsdale, P. (2005). Creation of the Cocos and Nazca plates by fission of the Farallon plate. *Tectonophysics*, 404(3–4), 237–264. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2005.05.011>
- Mancuso, A. C. (2002). Vertebrate taphonomy in a Triassic lake: tetrapods of the Los Rastros Formation (Ischigualasto-Villa Unión Basin, central-western Argentina). En *VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (pp. 35–35).

- Mancuso, A. C. (2005a). Revisión y aportes a la estratigrafía de la sección inferior del Grupo Agua de la Peña (Triásico Medio, Argentina). *XVI Congreso Geológico Argentino (La Plata)*, 415–422.
- Mancuso, A. C. (2005b). Tafonomía en ambientes lacustres: estudio integral de las asociaciones fósiles de las secuencias lacustres del Triásico Medio de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión (formaciones Chañares, Los Rastros e Ischichuca) [PhD]. Universidad de Buenos Aires.
- Mancuso, A. C., Benavente, C. A., Irmis, R. B., y Mundil, R. (2020). Evidence for the Carnian Pluvial Episode in Gondwana: New multiproxy climate records and their bearing on early dinosaur diversification. *Gondwana Research*, 86, 104–125. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.05.009>
- Mancuso, A. C., y Caselli, A. T. (2012). Paleolimnology evolution in rift basins: the Ischigualasto–Villa Unión Basin (Central-Western Argentina) during the Triassic. *Sedimentary Geology*, 275–276, 38–54. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2012.07.012>
- Mancuso, A. C., Gaetano, L. C., Leardi, J. M., Abdala, F., y Arcucci, A. B. (2014). The Chañares Formation: a window to a Middle Triassic tetrapod community. *Lethaia*, 47(2), 244–265. <https://doi.org/10.1111/let.12055>
- Mancuso, A. C., Horn, B. L. D., Benavente, C. A., Schultz, C. L., y Irmis, R. B. (2021). The paleoclimatic context for South American Triassic vertebrate evolution. *Journal of South American Earth Sciences*, 110, 103321. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103321>
- Mancuso, A. C., y Marsicano, C. A. (2008). Paleoenvironments and taphonomy of a Triassic lacustrine system (Los Rastros Formation, central-western Argentina). *PALAIOS*, 23(8), 535–547. <https://doi.org/10.2110/palo.2007.p07-064r>
- Mantilla Figueroa, L., García Ramírez, C., y Valencia, V. (2016). Propuesta de escisión de la denominada “Formación Silgará” (Macizo de Santander, Colombia), a partir de edades U-Pb en circones detríticos. *Boletín de Geología*, 38(1), 33–50. <https://doi.org/10.18273/revbol.v38n1-2016002>
- Marsicano, C. A., Irmis, R. B., Mancuso, A. C., Mundil, R., y Chemale, F. (2016). The precise temporal calibration of dinosaur origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(3), 509–513. <https://doi.org/10.1073/pnas.1512541112>
- Marsicano, C. A., Mancuso, A. C., Palma, R. M., y Krapovickas, V. (2010). Tetrapod tracks in a marginal lacustrine setting (Middle Triassic, Argentina): Taphonomy and significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291(3–4), 388–399. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.009>
- Martínez, R. N., Apaldetti, C., Alcober, O., Colombi, C., Sereno, P., Fernandez, E., Santi-Malnis, P., Correa, G., y Abelín, D. (2013). Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. En P. Sereno (Ed.), *Basal sauropodomorphs and the vertebrate fossil record of the Ischigualasto Formation (Late Triassic: Carnian–Norian) of Argentina* (pp. 10–30). Society of Vertebrate Paleontology.
- Martinez, R. N., Sereno, P. C., Alcober, O. A., Colombi, C. E., Renne, P. R., Montañez, I. P., y Currie, B. S. (2011). A Basal Dinosaur from the Dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea. *Science*, 331(6014), 206–210. <https://doi.org/10.1126/science.1198467>
- McAllister Rees, P. (2002). Land-plant diversity and the end-Permian mass extinction. *Geology*, 30(9), 827. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0827:LPPDATE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0827:LPPDATE>2.0.CO;2)
- McLaughlin, D. H. (1924). Geology and physiography of the Peruvian cordillera, Departments of Junin and Lima. *Geological Society of America Bulletin*, 35, 591–632.
- Melchor, R. N. (2007). Changing lake dynamics and sequence stratigraphy of synrift lacustrine strata in a half-graben: an example from the Triassic Ischigualasto–Villa Unión Basin, Argentina. *Sedimentology*, 54(6), 1417–1446. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2007.00887.x>
- Melchor, R. N., y De Valais, S. (2006). A review of triassic Tetrapod Track assemblages from Argentina. *Paleontology*, 49(2), 355–379.

- Menéndez, C. A. (1951). La flora mesozoica de la Formación Llantenes (provincia de Mendoza). *Revista Instituto Nacional de Investigaciones en Ciencias Naturales*, 2(3), 147–261.
- Milana, J. P. (1998). Anatomía de parasecuencias en un lago de rift y su relación con la generación de hidrocarburos, cuenca triásica de Ischigualasto, San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 53(3), 365–387.
- Milana, J. P., y Alcober, O. (1994). Modelo tectosedimentario de la cuenca triásica de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 49(3–4), 217–235.
- Mojica, J., y Kammer, A. (1995). Eventos Jurásicos en Colombia. *Geología Colombiana*, 19, 165–172.
- Mojica, J., y Villarroel, C. (1984). Contribución al conocimiento de las unidades paleozoicas del área de Floresta (Cordillera Oriental Colombiana; Departamento de Boyacá) y en especial al de la Formación Cucho. *Geología Colombiana*, 13, 55–80.
- Mora, A., Parra, M., Strecker, M. R., Kammer, A., Dimaté, C., y Rodríguez, F. (2006). Cenozoic contractional reactivation of Mesozoic extensional structures in the Eastern Cordillera of Colombia. *Tectonics*, 25(2). <https://doi.org/10.1029/2005TC001854>
- Morel, E. M., Artabe, A. E., Zavattieri, A. M., y Bonaparte, J. F. (2001). Cronología del Sistema Triásico. En A. E. Artabe, E. M. Morel, y A. B. Zamuner (Eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina* (pp. 227–253). Fundación Museo La Plata Francisco Pascasio Moreno.
- Moreno-Sánchez, M., Gómez-Cruz, A., y Buitrago-Hincapié, J. (2020). Paleozoic of Colombian Andes: New paleontological data and regional stratigraphic review. En J. Gómez y D. Mateus-Zabala (Eds.), *The Geology of Colombia* (Vol. 1, pp. 167–203). Servicio Geológico Colombiano, Publicaciones Geológicas Especiales 35. <https://doi.org/10.32685/pub.esp.35.2019.09>
- Morzadec, P., Mergl, M., Villarroel, C., Janvier, P., y Racheboeuf, P. R. (2015). Trilobites and inarticulate brachiopods from the Devonian Floresta Formation of Colombia: a review. *Bulletin of Geosciences*, 331–358. <https://doi.org/10.3140/bull.geosci.1515>
- Müller, R. D., Seton, M., Zahirovic, S., Williams, S. E., Matthews, K. J., Wright, N. M., Shephard, G. E., Maloney, K. T., Barnett-Moore, N., Hosseinpour, M., Bower, D. J., y Cannon, J. (2016). Ocean Basin Evolution and Global-Scale Plate Reorganization Events Since Pangea Breakup. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 44(1), 107–138. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-060115-012211>
- Mundil, R., Ludwig, K. R., Metcalfe, I., y Renne, P. R. (2004). Age and Timing of the Permian Mass Extinctions: U/Pb Dating of Closed-System Zircons. *Science*, 305(5691), 1760–1763. <https://doi.org/10.1126/science.1101012>
- Navas, J. (1962). Geología del Carbonífero al N. de Bucaramanga. *Boletín de Geología*, 11, 23–34.
- Nelson, H. W. (1957). Contribution to the geology of the Central and Western Cordillera of Colombia in the sector between Ibagué and Cali. *Leidse Geologische Mededelingen*, 22(1), 1–75.
- Newell, N. D., Chronic, J., y Roberts, T. G. (1953). Upper Paleozoic of Perú. *Geological Society of America Memoir*, 58, 1–230.
- Noble, D., Silberman, M., Mégard, F., y Bowman, H. (1978). Comendite (peralkaline rhyolite and basalt in the Mito Group, Peru): Evidence for Permian-Triassic lithospheric extension in the Central Andes. *Journal of Research of the United States Geological Survey*, 6, 453–457.
- Nova, G., Bayona Chaparro, G. A., Silva-Tamayo, J. C., Cardona, A., Rapalini, A., Montaña Cortes, P. C., Eisenhauer, A., Dussan, K. T., Valencia, V. A., Ramirez, V., y Montes, C. (2019). Jurassic break-up of the Peri-Gondwanan margin in northern Colombia: Basin formation and implications for terrane transfer. *Journal of South American Earth Sciences*, 89, 92–117. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.11.014>

- Olsen, P. E., y Kent, D. V. (2000). High-resolution early Mesozoic Pangean climatic transect in lacustrine environments. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, 1475–1495.
- Panca, F., Bahlburg, H., Cárdenas, J., Berndt, J., Lünsdorf, N. K., y Gerdes, A. (2024). Sedimentology, geochronology and provenance of the late Permian and Triassic Mitu Group in Peru—The evolution of continental facies along a transform margin. *Basin Research*, 36(2), 1–46. <https://doi.org/10.1111/bre.12864>
- Parrish, J. T. (1993). Climate of the Supercontinent Pangea. *The Journal of Geology*, 101(2), 215–233. <https://doi.org/10.1086/648217>
- Parrish, J. T., y Peterson, F. (1988). Wind directions predicted from global circulation models and wind directions determined from eolian sandstones of the western United States—A comparison. *Sedimentary Geology*, 56(1–4), 261–282. [https://doi.org/10.1016/0037-0738\(88\)90056-5](https://doi.org/10.1016/0037-0738(88)90056-5)
- Pedernera, T. E., Mancuso, A. C., y Ottone, E. G. (2022). Triassic paleoclimate and paleofloristic trends of southwestern Gondwana (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 116, 103852. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103852>
- Pedernera, T. E., Mancuso, A. C., Ottone, E. G., y Benavente, C. A. (2020). Paleobotany of the Upper Triassic Los Rastros Formation, Ischigualasto–Villa Unión Basin, La Rioja, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 102, 102660. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102660>
- Pennington, W. D. (1981). Subduction of the Eastern Panama Basin and seismotectonics of northwestern South America. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 86(B11), 10753–10770. <https://doi.org/10.1029/JB086iB11p10753>
- Pol, D., Mancuso, A. C., Smith, R. M. H., Marsicano, C. A., Ramezani, J., Cerda, I. A., Otero, A., y Fernandez, V. (2021). Earliest evidence of herd-living and age segregation amongst dinosaurs. *Scientific Reports*, 11(1), 20023. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-99176-1>
- Preto, N., Kustatscher, E., y Wignall, P. B. (2010). Triassic climates — State of the art and perspectives. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 290(1–4), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.015>
- Quandt, D., Trumbull, R. B., Altenberger, U., Cardona, A., Romer, R. L., Bayona, G., Ducea, M., Valencia, V., Vásquez, M., Cortes, E., y Guzman, G. (2018). The geochemistry and geochronology of Early Jurassic igneous rocks from the Sierra Nevada de Santa Marta, NW Colombia, and tectono-magmatic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 86, 216–230. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.06.019>
- Rabe, E. (1977). *Zur stratigraphie des ostandinavischen Raumes von Kolumbien* (Lenz-Verlag-Giessen, Ed.). Giessener geologische Schriften.
- Remy, W., Remy, R., Pfefferkorn, H., Volkheimer, W., y Rabe, E. (1975). Neueinstufung der Bocas- Folge (Bucaramanga, Kolumbien) in den unteren Jura anhand einer Phlebopteris-branneri- und Classopollis-Flora. *Argumenta Paleobotanica*, 4, 55–75.
- Renzoni, G. (1967). *Geología del Cuadrangulo J-12 Tunja*. Servicio Geológico Nacional.
- Rodríguez-García, G., Arango, M., Zapata, G., y Bermudes, J. (2016). Catálogo de unidades litoestratigráficas de Colombia: Formación Saldaña. *Servicio Geológico Colombiano*, 1–91.
- Rodríguez-García, G., y Obando, G. (2020). Volcanism of the La Quinta Formation in the Perijá mountain range. *Boletín Geológico*, 46, 51–94. <https://doi.org/10.32685/0120-1425/boletingeo.46.2020.535>
- Rogers, R. R., Arcucci, A. B., Abdala, F., Sereno, P. C., Forster, C. A., y May, C. L. (2001). Paleoenvironment and Taphonomy of the Chanares Formation Tetrapod Assemblage (Middle Triassic), Northwestern Argentina: Spectacular Preservation in Volcanogenic Concretions. *PALAIOS*, 16(5), 461–481. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2001\)016<0461:PATOTC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2001)016<0461:PATOTC>2.0.CO;2)

- Rogers, R. R., Swisher, C. C., Sereno, P. C., Monetta, A. M., Forster, C. A., y Martínez, R. N. (1993). The Ischigualasto Tetrapod Assemblage (Late Triassic, Argentina) and 40 Ar/ 39 Ar Dating of Dinosaur Origins. *Science*, 260(5109), 794–797. <https://doi.org/10.1126/science.260.5109.794>
- Romer, A. (1966). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. Introduction. *Massachusetts Museum, Zoological Breviora*, 247, 1–14.
- Romer, A. (1971). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new long snouted thecodonts, Chanaresuchus and Gualosuchus. *Massachusetts Museum, Zoological Breviora*, 379, 1–22.
- Romer, A., y Jensen, J. (1966). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. Sketch of the geology of the Río Chañares-Río Gualo Región. *Massachusetts Museum, Zoological Breviora*, 225, 1–20.
- Santi Malnis, P., Colombi, C. E., Rothlis, L. M., y Alcober, O. (2020). Fluvial architecture and paleoenvironmental evolution of the Los Colorados Formation (Norian): Postrift stage of the Ischigualasto–Villa Unión Basin, NW Argentina. *Journal of Sedimentary Research*, 90(10), 1436–1462. <https://doi.org/10.2110/jsr.2020.65>
- Scotese, C. R. (2014). The PALEOMAP Project PaleoAtlas for ArcGIS, version 2, Volume 3, Triassic and Jurassic Plate Tectonic, Paleogeographic, and Paleoclimatic Reconstructions, Map 33-48. En *PALEOMAP Project, Evanston, IL*.
- Sellwood, B. W., y Valdes, P. J. (2006). Mesozoic climates: General circulation models and the rock record. *Sedimentary Geology*, 190(1–4), 269–287. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2006.05.013>
- Sempere, T., Carlier, G., Soler, P., Fornari, M., Carlotto, V., Jacay, J., Arispe, O., Néraudeau, D., Cárdenas, J., Rosas, S., y Jiménez, N. (2002). Late Permian–Middle Jurassic lithospheric thinning in Peru and Bolivia, and its bearing on Andean-age tectonics. *Tectonophysics*, 345(1–4), 153–181. [https://doi.org/10.1016/S0040-1951\(01\)00211-6](https://doi.org/10.1016/S0040-1951(01)00211-6)
- Spalletti, L. A. (1994a). Alociclos controlados por variaciones tectónicas y climáticas en depósitos fluviales de la Formación Paso Flores (Triásico) noroeste de la Patagonia, República Argentina. En *5 Reunión Argentina de Sedimentología* (pp. 53–57).
- Spalletti, L. A. (1994b). Facies y arquitectura de depósitos fluviales y lacustres del Triásico Superior, Formación Paso Flores, Patagonia Noroccidental, Argentina. En *5 Reunión Argentina de Sedimentología* (pp. 41–46).
- Spalletti, L. A. (1997). Sistemas depositacionales fluvio-lacustres en el rift triásico de Malargüe (sur de Mendoza, República Argentina). *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Anales* 49, 109–124.
- Spalletti, L. A., y Morel, E. M. (1992). La sedimentación fluvial en la etapa inicial de evolución de una cuenca vinculada con fallas activas y vulcanismo explosivo: Formación Chihuido (Triásico), sur de Mendoza (Argentina). En *4 Reunión de Argentina de Sedimentología* (pp. 159–166).
- Spalletti, L. A., Arrondo, O., Morel, E., y Ganuza, D. (1990). Los depósitos fluviales de la cuenca Triásica superior en el sector noroeste del Macizo Nordpatagónico. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 43, 544–557.
- Spikings, R., Cochrane, R., Villagomez, D., Van der Lelij, R., Vallejo, C., Winkler, W., y Beate, B. (2015). The geological history of northwestern South America: from Pangaea to the early collision of the Caribbean Large Igneous Province (290–75Ma). *Gondwana Research*, 27(1), 95–139. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.06.004>
- Spikings, R., y Paul, A. (2019). The Permian – Triassic History of Magmatic Rocks of the Northern Andes (Colombia and Ecuador): Supercontinent Assembly and Disassembly. En J. Gómez y A. Pinilla-Pachon (Eds.), *The Geology of Colombia* (Vol. 2, pp. 1–43). Servicio Geológico Colombiano, Publicaciones Geológicas Especiales 36. <https://doi.org/10.32685/pub.esp.36.2019.01>
- Spikings, R., Reitsma, M. J., Boekhout, F., Mišković, A., Ulianov, A., Chiaradia, M., Gerdes, A., y Schaltegger, U. (2016). Characterisation of Triassic rifting in Peru and implications for the early disassembly of western Pangaea. *Gondwana Research*, 35, 124–143. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2016.02.008>

- Stipanivic, P. (1949). La serie de Llantenis en Mendoza sur. Su edad y sus niveles plantíferos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 4(3), 218–234.
- Stipanivic, P. (1957). El Sistema Triásico en la Argentina. En *20o Congreso Geológico Internacional (México), Sección II: El Mesozoico en el Hemisferio Occidental y sus correlaciones mundiales* (pp. 77–112).
- Stipanivic, P. (1979). El Triásico del valle de Río Los Patos (Provincia de San Juan). En J. C. Turnes (Ed.), *2º Simposio de Geología Regional de Argentina*. (pp. 695–744). Academia Nacional de Ciencias.
- Stipanivic, P. (2001). Antecedentes geológicos y paleontológicos. En A. Artabe, E. Morel, y A. Zamuner (Eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina* (pp. 1–21). Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno”.
- Stipanivic, P., y Marsicano, C. (2002). Triásico, Léxico Estratigráfico de la Argentina: Vol. VIII. Asociación Geológica Argentina.
- Stipanivic, P. N., y Bonaparte, J. F. (1979). Cuenca triásica de Ischigualasto-Villa Unión (Provincia de La Rioja y San Juan). *Geología Regional Argentina*, 1, 523–575.
- Tabor, N. J., Montañez, I. P., Kelso, K. A., Currie, B., Shipman, T., y Colombi, C. (2006). A Late Triassic soil catena: Landscape and climate controls on paleosol morphology and chemistry across the Carnian-age Ischigualasto–Villa Union basin, northwestern Argentina. En *Paleoenvironmental Record and Applications of Calcretes and Palustrine Carbonates*. Geological Society of America. [https://doi.org/10.1130/2006.2416\(02\)](https://doi.org/10.1130/2006.2416(02))
- Tanner, L. H. (2018). Climates of the Late Triassic: Perspectives, Proxies and Problems. En L. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World* (Vol. 46, pp. 59–90). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_3
- Tasch, P. (1987). *Fossil Conchostraca of the Southern Hemisphere and continental drift: Paleontology, biostratigraphy, and dispersal*. Geological Society of America.
- Toro-Toro, L. M., Cardona-Ríos, J. J., Moreno-Sánchez, M., y Gómez-Cruz, A. de J. (2021). Petrografía y geoquímica de las rocas piroclásticas y efusivas de la Formación Bocas (Triásico Superior-Jurásico Inferior) y efusivas de la Formación Nogontova (Macizo de Santander, Colombia). *Boletín de Geología*, 43(1), 53–75. <https://doi.org/10.18273/revbol.v43n1-2021003>
- Trapp, D. (1968). *Das Paläozoikum und Frühmesozoikum im nördlichen Quetame-und westlichen Santandermaas der Ostkordillere Kolumbiens, Südamerika*.
- Trumpy, D. (1943). Pre-Cretaceous of Colombia. *Geological Society of America Bulletin*, 54(9), 1281–1304. <https://doi.org/10.1130/GSAB-54-1281>
- van der Lelij, R., Spikings, R., Ulianov, A., Chiaradia, M., y Mora, A. (2016). Palaeozoic to Early Jurassic history of the northwestern corner of Gondwana, and implications for the evolution of the Iapetus, Rheic and Pacific Oceans. *Gondwana Research*, 31, 271–294. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2015.01.011>
- van Hinsbergen, D. J. J., de Groot, L. V., van Schaik, S. J., Spakman, W., Bijl, P. K., Sluijs, A., Langereis, C. G., y Brinkhuis, H. (2015). A Paleolatitude Calculator for Paleoclimate Studies. *PLOS ONE*, 10(6), e0126946. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126946>
- Velandia, F. A. (2017). *Cinemática de las fallas mayores del Macizo de Santander - énfasis en el modelo estructural y temporalidad al sur de la Falla de Bucaramanga* [PhD]. Universidad Nacional de Colombia.
- Velandia, F., y Bermúdez, M. A. (2018). The transpressive southern termination of the Bucaramanga fault (Colombia): Insights from geological mapping, stress tensors, and fractal analysis. *Journal of Structural Geology*, 115, 190–207. <https://doi.org/10.1016/j.jsg.2018.07.020>
- Vermeij, G. J. (2008). Escalation and its role in Jurassic biotic history. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 263(1–2), 3–8. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.01.023>

- Ward, D. E., Goldsmith, R., Cruz B., J., y Restrepo A., H. (1973). Geología de los cuadrángulos H-12 Bucaramanga y H-13 Pamplona, departamento de Santander. *Boletín Geológico*, 21(1-3), 1-134. <https://doi.org/10.32685/0120-1425/bolgeol21.1-3.1973.383>
- Whiteside, J. H., Grogan, D. S., Olsen, P. E., y Kent, D. V. (2011). Climatically driven biogeographic provinces of Late Triassic tropical Pangea. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(22), 8972-8977. <https://doi.org/10.1073/pnas.1102473108>
- Whiteside, J. H., Lindström, S., Irmis, R. B., Glasspool, I. J., Schaller, M. F., Dunlavey, M., Nesbitt, S. J., Smith, N. D., y Turner, A. H. (2015). Extreme ecosystem instability suppressed tropical dinosaur dominance for 30 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(26), 7909-7913. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505252112>
- Zamuner, A., y Artabe, A. (1994). Estudio de un leño fossil, *Protocircoporoxylon marianaensis* n. sp., de la Formación Paso Flores (Neotriásico), Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 31, 203-207.
- Zamuner, A. B., Zavattieri, A. M., Artabe, A. E., y Morel, E. M. (2001). Paleobotánica. En A. E. Artabe, E. M. Morel, y A. B. Zamuner (Eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina* (pp. 143-184). Fundación Museo de La Plata "Francisco Pascasio Moreno".
- Ziegler, A. M., Eshel, G., Rees, P. M., Rothfus, T. A., Rowley, D. B., y Sunderlin, D. (2003). Tracing the tropics across land and sea: Permian to present. *Lethaia*, 36(3), 227-254. <https://doi.org/10.1080/00241160310004657>
- Zuluaga, C. A., y Lopez, J. A. (2019). Ordovician Orogeny and Jurassic Low-Lying Orogen in the Santander Massif, Northern Andes (Colombia). En F. Cediel y R. Shaw (Eds.), *Geology and Tectonics of Northwestern South America* (pp. 195-250). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-76132-9_4

Capítulo II: Sedimentología y Reconstrucción Paleoambiental

“All models are wrong, some are useful.”

George E. P. Box

1. Introducción

Las primeras descripciones de las formaciones Bocas y Montebel se remontan a la primera mitad del siglo XX, a partir de los trabajos pioneros de Phillip Merritt en Dickey (1941), Trumpy (1943) y Alvarado y Del Río (1944). Para la Formación Bocas se realizan descripciones generales entre las localidades de Puentetierra y el poblado de Bocas, a lo largo de la vía Bucaramanga–Rionegro. En el caso de la Formación Montebel, las rocas fueron descritas inicialmente en los alrededores de la villa de Montebel, sobre la carretera Charalá–Duitama, en el sector del Páramo de La Rusia (Trumpy, 1943).

Para la Formación Bocas se destacan los aportes de Langenheim Jr. (1959), Trapp (1968), Bogotá y Mendoza (1976) y Rabe (1977), quienes realizaron descripciones generales en su localidad tipo. La primera columna estratigráfica de la unidad fue realizada por Ward et al. (1973) sobre la vía Bucaramanga–Rionegro hasta el Corregimiento de Bocas, sin interpretación de su ambiente sedimentario.

En la Formación Montebel sobresalen los trabajos de Hubach (1957), Langenheim Jr. (1959), Renzoni (1967) y Geyer (1973). La primera columna estratigráfica generalizada para la Formación Montebel fue elaborada por Renzoni (1967) en la Quebrada Las Varas, cerca del Corregimiento de Palermo. Los aportes sedimentológicos más recientes sobre la Formación Montebel corresponden a los trabajos de Báez y Sánchez (2003) y Kammer y Sánchez (2006), quienes propusieron un ambiente fluvial y fluvio-lacustre, respectivamente.

Esta anterior revisión histórica pone en evidencia la escasez de estudios sedimentológicos detallados sobre estas unidades. Sin embargo, los trabajos previamente mencionados constituyen una base fundamental para el desarrollo de nuevas interpretaciones. Con el fin de avanzar en el conocimiento de las formaciones Bocas y Montebel, resulta indispensable llevar a cabo investigaciones sedimentológicas adicionales. En la primera parte de este capítulo se presentan nuevos perfiles estratigráficos de ambas formaciones, acompañados de un análisis de facies. Además, se propone una reconstrucción paleoambiental de las unidades, basada en la integración de información sedimentológica, el estudio de paleosuelos y el contenido paleontológico. Esta reconstrucción permitirá una comprensión más profunda del contexto y la evolución de los ambientes sedimentarios en relación con las condiciones paleoclimáticas y su vínculo con la paleofauna y paleoflora.

Por último, la segunda parte de este capítulo presenta una recopilación bibliográfica de las interpretaciones paleoambientales de las unidades del Triásico Superior: Grupo Mitu, Perú (~20°-28°S); Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Argentina (~44°-48°S); Cuenca Malargüe,

Argentina (~50°S); Cuenca Paso Flores, Argentina (~54°S); Cuenca El Tranquilo, Argentina (~61°S). El objetivo de esta segunda parte es contextualizar las condiciones paleoambientales en las que se depositaron estas unidades a diferentes paleolatitudes en la margen suroccidental de Pangea, con miras a su posterior comparación (Capítulo VII) con las condiciones paleoambientales de bajas paleolatitudes ecuatoriales de la Cordillera Oriental de Colombia (formaciones Bocas y Montebel).

2. Metodología de trabajo

Para el análisis estratigráfico y sedimentológico, se realizaron cuatro perfiles estratigráficos: tres para la Formación Bocas y uno para la Formación Montebel (**ver sección 3.1.1 columnas estratigráficas**). El espesor de las secciones se midió utilizando una poligonal abierta, brújula Brunton y una vara de Jacob (Broggi, 1946; Compton, 1985). El espesor de los estratos se describió siguiendo las definiciones de Campbell (1967). Los datos sedimentológicos recopilados en las secciones incluyen textura, estructuras sedimentarias primarias y secundarias, color, características pedogénicas y presencia de fósiles.

Las facies sedimentarias se definieron siguiendo la metodología de Miall (1996; 2014), con modificaciones enfocadas para el trabajo. Las primeras letras en mayúscula corresponden a la textura o litología (G: grava, S: arena, F: fango, H: heterolítico, intercalación de dos texturas, L: caliza, B: basalto); la segunda letra, en caso de rocas sedimentarias clásticas, hace referencia al tamaño de grano dominante (f: fino, m: medio, c: grueso), y la tercera letra en minúscula corresponde a la estructura sedimentaria primaria o secundaria (m: masiva, h: laminación horizontal, r: ondulitas, d: deformación blanda) o rasgos paleoedáficos, composicionales y color de cada facies (o: contenido orgánico, pr: paleosuelo rojizo, pg: paleosuelo gris).

Para el estudio de los paleosuelos en campo se siguió la metodología propuesta en la literatura (Kraus, 1999; Retallack, 2001; Tabor et al., 2017). Los niveles de paleosuelos se identificaron con base en la presencia de marcas de raíces, rizoconcreciones, horizontes y estructuras del suelo (e.g., grietas, nódulos, moteados). La clasificación de paleosuelos se realizó utilizando el sistema propuesto por Mack et al. (1993). Las interpretaciones de las condiciones paleoambientales relacionadas con los paleosuelos se basaron principalmente en los trabajos de Kraus y Hasiotis (2006), Sheldon y Tabor (2009), Tabor y Myers (2015) y Tabor et al. (2017).

3. Resultados

3.1 Paleolatitudes bajas ecuatoriales: Cordillera Oriental, Colombia

3.1.1 Columnas estratigráficas

3.1.1.1 Formación Bocas

La Formación Bocas aflora en una franja alargada en dirección norte-sur que se extiende desde el norte de la ciudad de Bucaramanga hasta el Corregimiento de Cuesta Rica (Municipio de Rionegro). Se caracteriza por una sucesión de limolitas y fangolitas gris oscuras y gris verdosas con intercalaciones de areniscas finas, conglomerados finos y rocas volcánicas de composiciones basálticas y riolíticas.

La localidad tipo de la Formación Bocas se caracteriza por una compleja configuración estructural, principalmente generada por la actividad tectónica adyacente del sistema de fallas de Bucaramanga (**Fig 2.1**). Las exposiciones de roca de esta unidad se limitan a cortes de carretera sobre la Ruta Nacional 45A que conecta Bucaramanga con Rionegro, antigua vía férrea de Bocas y afloramientos discontinuos sobre la Quebrada La Carpintería, Río de Oro y Río Negro. Los datos estructurales tomados a lo largo de sus afloramientos evidencian una sucesión de pliegues apretados y fallas inversas y de rumbo, que produce altos ángulos de buzamiento e inversiones locales de los estratos. Se identifica una estructura sinclinal en la zona, la cual puede seguirse desde el valle del Río de Oro (**Fig 2.2, Corte A-A'**). Esta estructura progresivamente se estrecha hacia el norte (pliegue apretado), donde se produce su volcamiento con una vergencia hacia el oeste (**Fig 2.2, Corte B-B'**).

La Formación Bocas se describió a partir de una sección compuesta integrada por tres perfiles: 1) El Cero, 2) Antigua vía férrea y 3) Barcelona, ubicados a lo largo de la ruta Bucaramanga–Rionegro y en los alrededores del Corregimiento de Bocas (**Fig. 2.2**). La elección de estas secciones estratigráficas se basó en su aceptable grado de exposición, dado que en gran parte del área los afloramientos se encuentran cubiertos por abundante vegetación. Para esta unidad se distinguieron dos segmentos: el inferior, dominado por fangolitas y areniscas, y el superior, compuesto principalmente por areniscas y escasos conglomerados. El espesor compuesto calculado para la Formación Bocas es de 430 m (**Fig 2.3**).

Respecto a las relaciones estratigráficas, la Formación Bocas se encuentra sobre una posible discordancia con las calizas pérmicas de la subyacente Formación Diamante, sin embargo, no se puede descartar un contacto por falla. Los afloramientos en la zona de contacto son discontinuos (densa vegetación) y no permiten dilucidar su relación de contacto con claridad. El contacto suprayacente es transicional con la Formación Jordán, tal como puede apreciarse en el perfil de la antigua vía férrea, adyacente al poblado de Bocas.

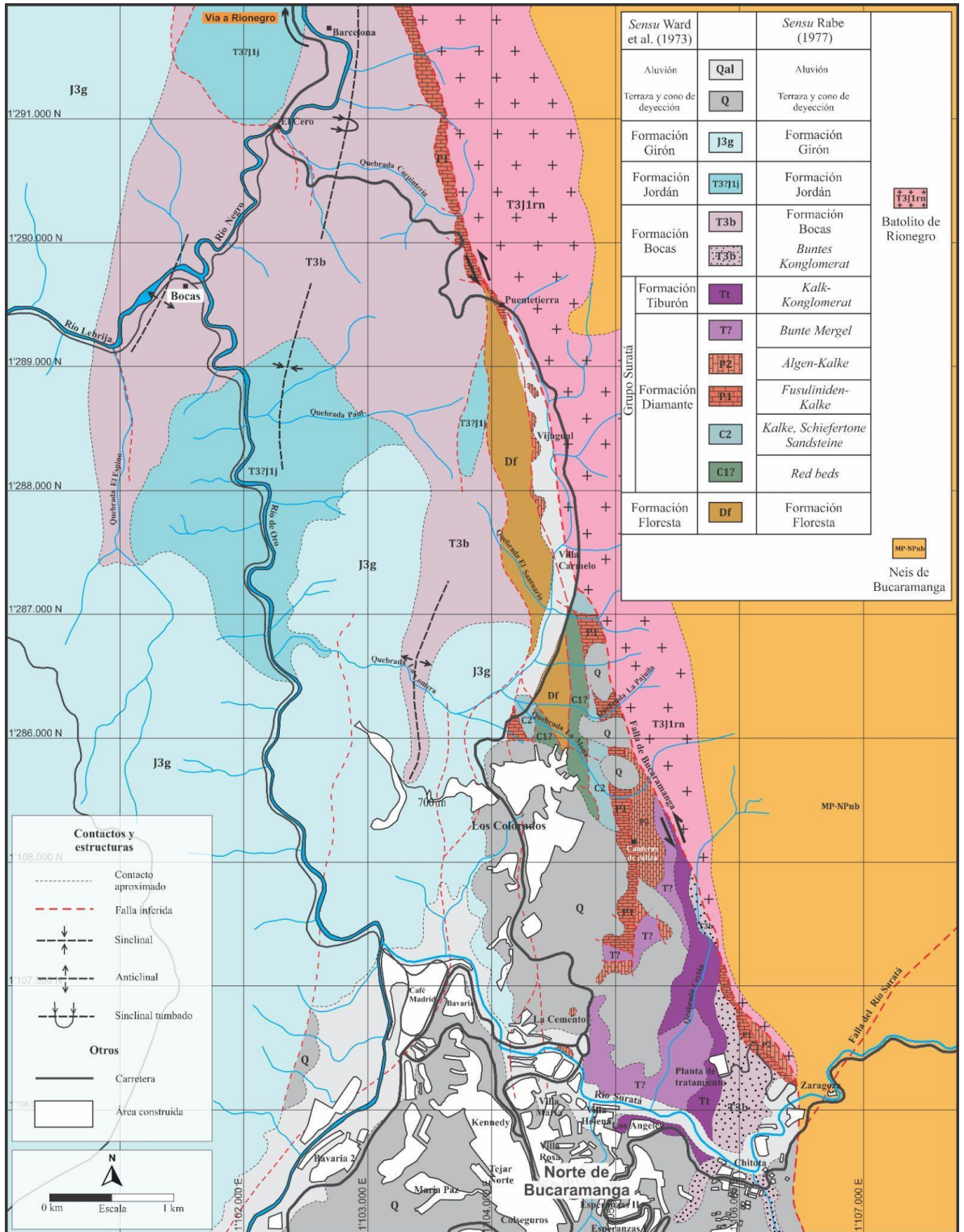


Figura 2.1 Mapa geológico del norte de Bucaramanga. Tomado y modificado de Rabe (1977) y Alarcón y Rodríguez (2019). Coordenadas planas, Datum Magna-Sirgas origen Bogotá.

Segmento inferior: Este segmento de la unidad corresponde al de mayor espesor y extensión en la localidad tipo. Sus mejores exposiciones se encuentran a lo largo de la vía Bucaramanga–

Rionegro, desde la localidad de Puentetierra hasta El Cero, así como en la Quebrada La Carpintería y en los alrededores del Corregimiento de Bocas (**Fig 2.4**).

En el perfil estratigráfico de El Cero, se describieron 260 m del segmento inferior. Litológicamente, se compone de capas gruesas y muy gruesas de fangolitas y limolitas laminadas de color negro y gris oscuro, intercaladas con areniscas finas de tonos gris y gris verdoso. En menor proporción se presentan niveles de fangolitas gris verdoso, fangolitas carbonosas con concreciones elípticas piritosas y conglomerados finos. La parte superior del segmento, en el perfil de El Cero, culmina con niveles de limolitas beige y gris oscuro, seguidos de un paquete de aproximadamente 20 m de calizas con alta concentración de restos de ostrácodos. El contenido fósil del segmento inferior es variado e incluye conchostracos, ostrácodos, bivalvos, restos de peces y restos de plantas (fragmentos de hojas y madera).

En el perfil estratigráfico de la antigua vía férrea, al sur del Corregimiento de Bocas, se describen 18 m para el segmento inferior. Aquí se caracteriza por intercalaciones de areniscas finas grises y fangolitas oscuras. Se pueden encontrar restos de plantas en los niveles de areniscas y camarones almeja (conchostracos) en las fangolitas.

Segmento superior: En la localidad tipo, este segmento presenta la distribución espacial más restringida y el menor espesor en la unidad. Sus mejores afloramientos se observan en la antigua vía férrea al sur de Bocas y en la localidad de Barcelona (también conocida como “El Mango”), sobre la vía Bucaramanga–Rionegro (**Fig 2.5**).

En el perfil estratigráfico de la antigua vía férrea, se describieron 132 m para el segmento superior. Esta sección se compone principalmente de capas gruesas y muy gruesas de areniscas finas y limolitas de color gris verdoso, con intercalaciones subordinadas de conglomerados finos, areniscas conglomeráticas, areniscas finas pardas y fangolitas negras. Su contenido fósil es escaso y se limita a restos mal preservados de plantas en los niveles arenosos y conglomeráticos.

En el perfil de Barcelona, se describieron 92 m del segmento superior. Está conformado por intercalaciones de areniscas gris verdosas con conglomerados finos, y en menor proporción por fangolitas negras y limolitas gris verdosas. La parte superior culmina con un potente nivel (aprox. 30 m) de basaltos amigdalares con estructuras almohadilladas que se mezclan e intercalan con limolitas y areniscas muy finas. En los niveles de areniscas y conglomerados se han identificado restos muy fragmentarios de plantas (hojas y madera), mientras que en las capas de fangolitas oscuras se preservan moldes de ostrácodos.

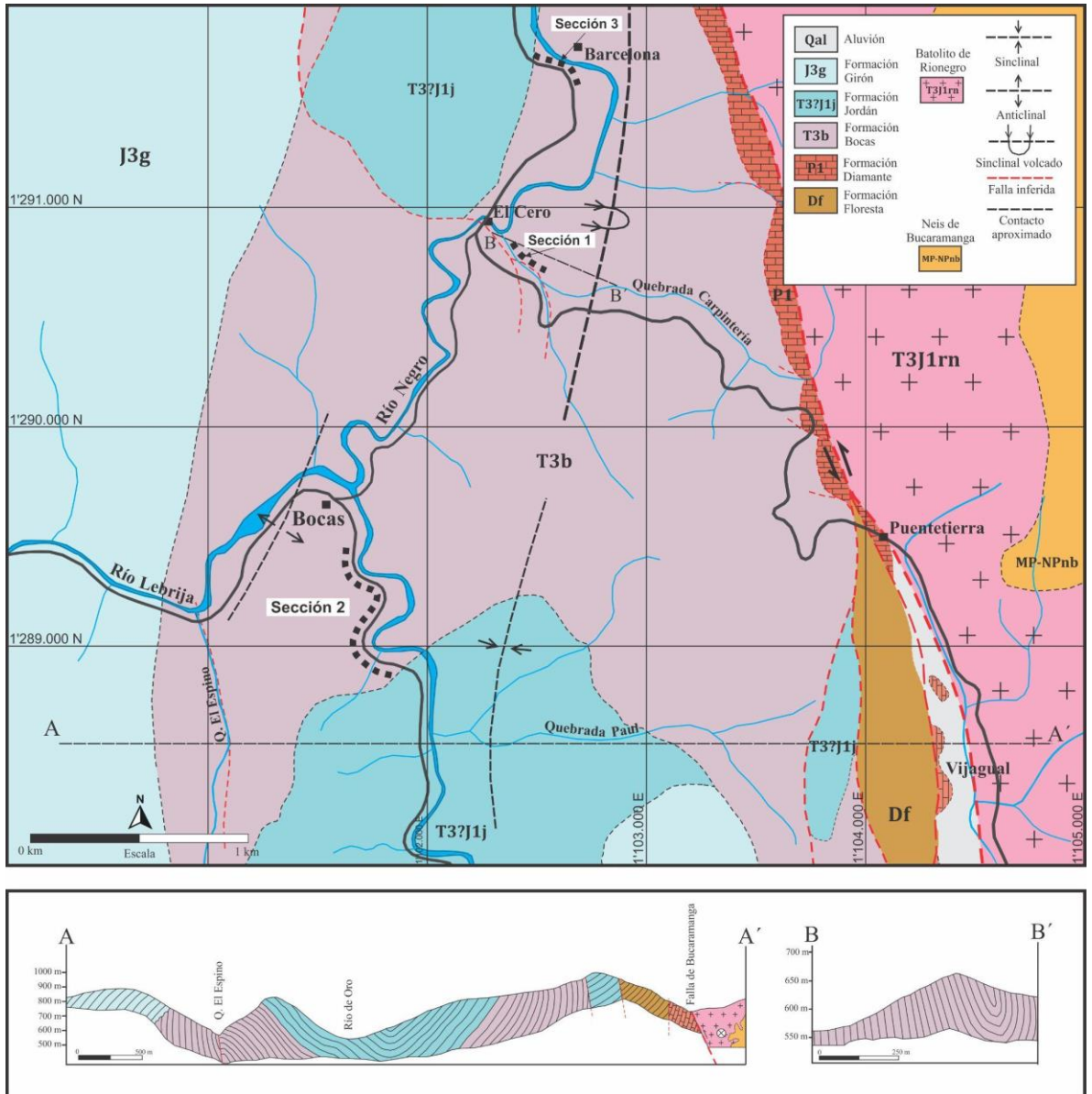


Figura 2.2 Mapa geológico de la localidad tipo de la Formación Bocas y cortes estructurales de las principales estructuras de la zona. Tomado y modificado de Rabe (1977) y Alarcón y Rodríguez (2019). Coordenadas planas, Datum Magna-Sirgas origen Bogotá. Las secciones estratigráficas de la Formación Bocas se marcan en el mapa con líneas segmentadas de color negro. Sección 1: El Cero; Sección 2: Antigua vía férrea; Sección 3: Barcelona.

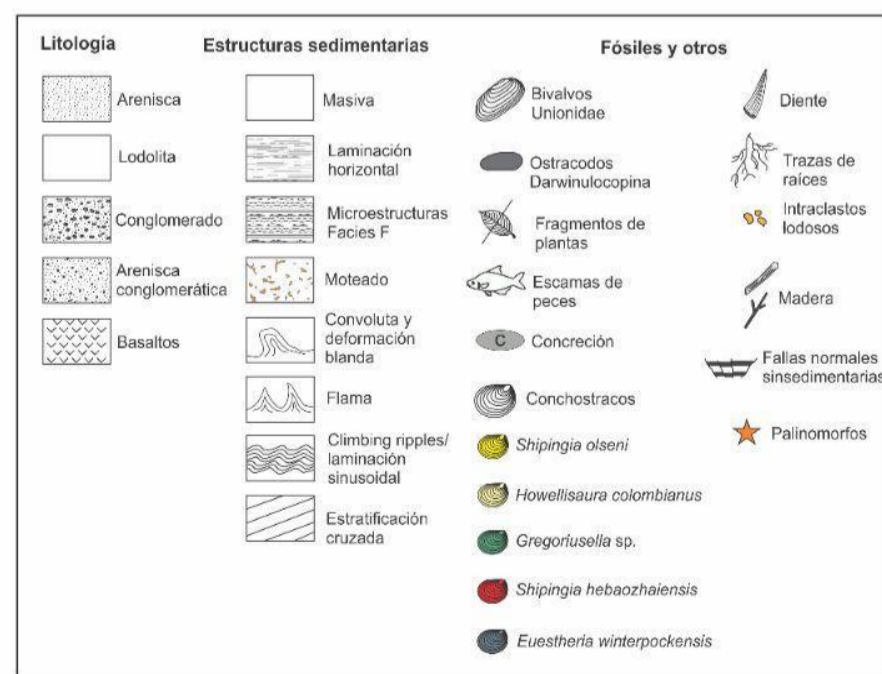
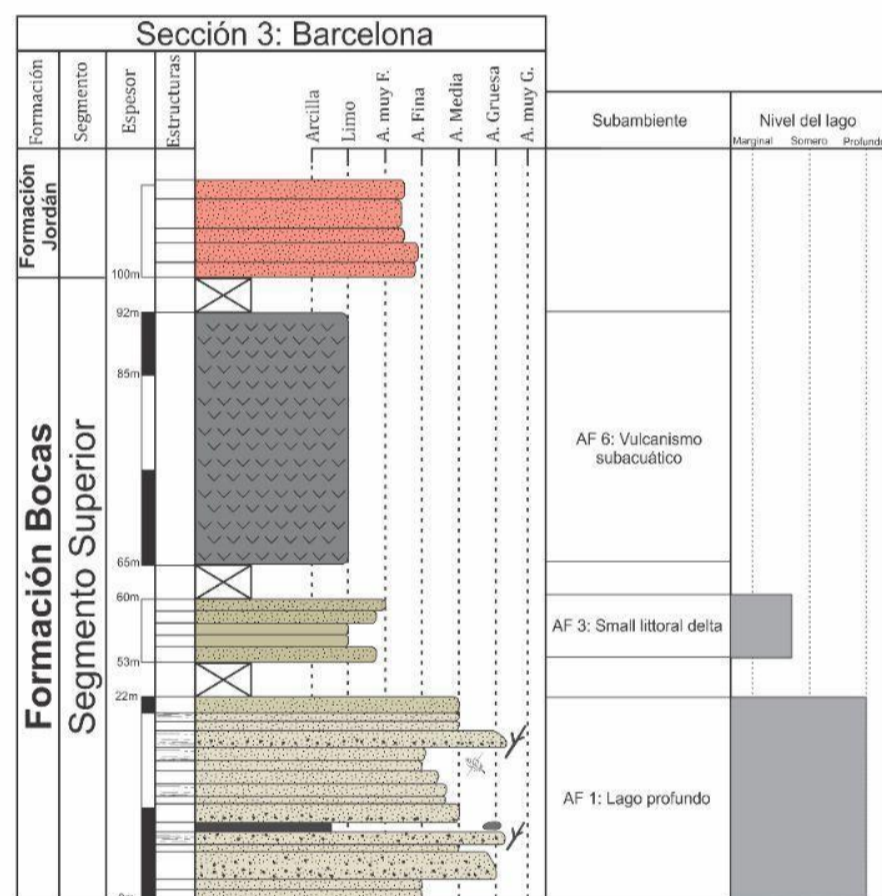
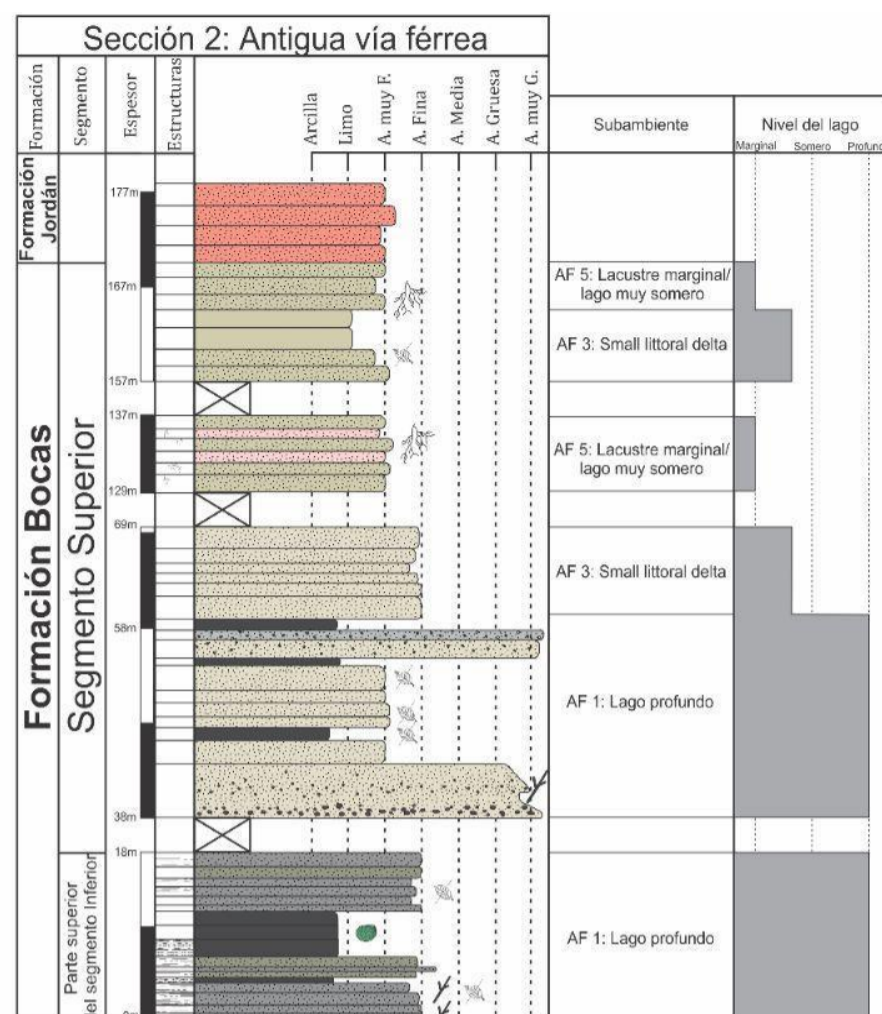
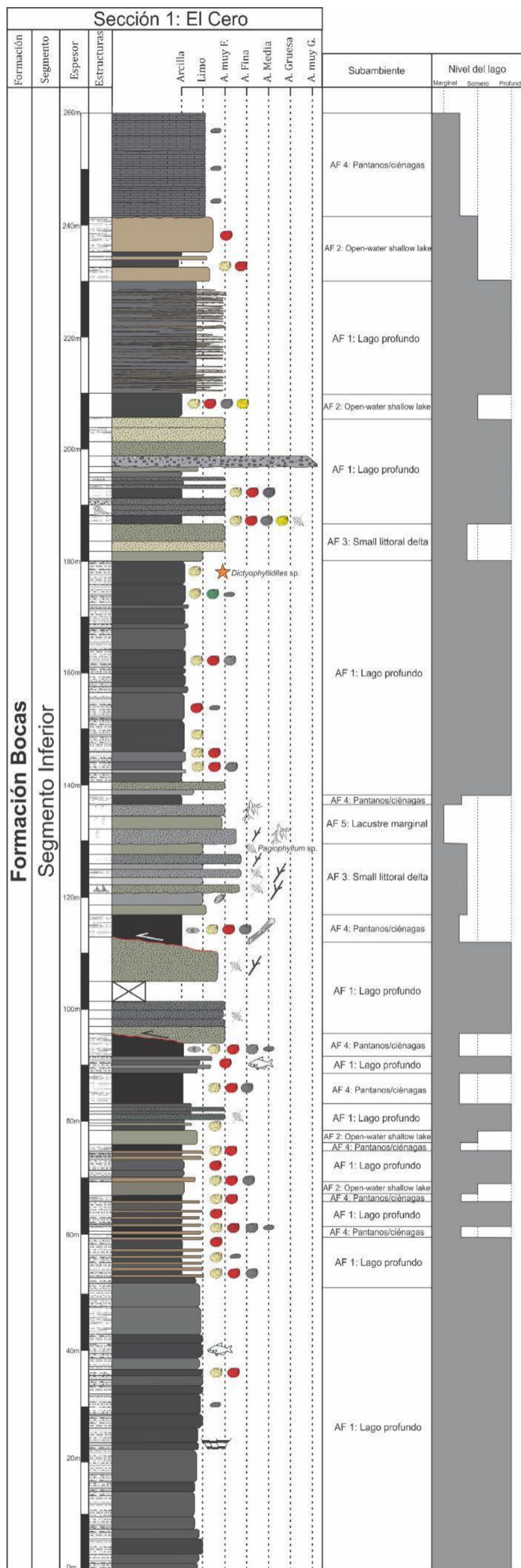


Figura 2.3 Columnas estratigráficas de la Formación Bocas en su localidad tipo.

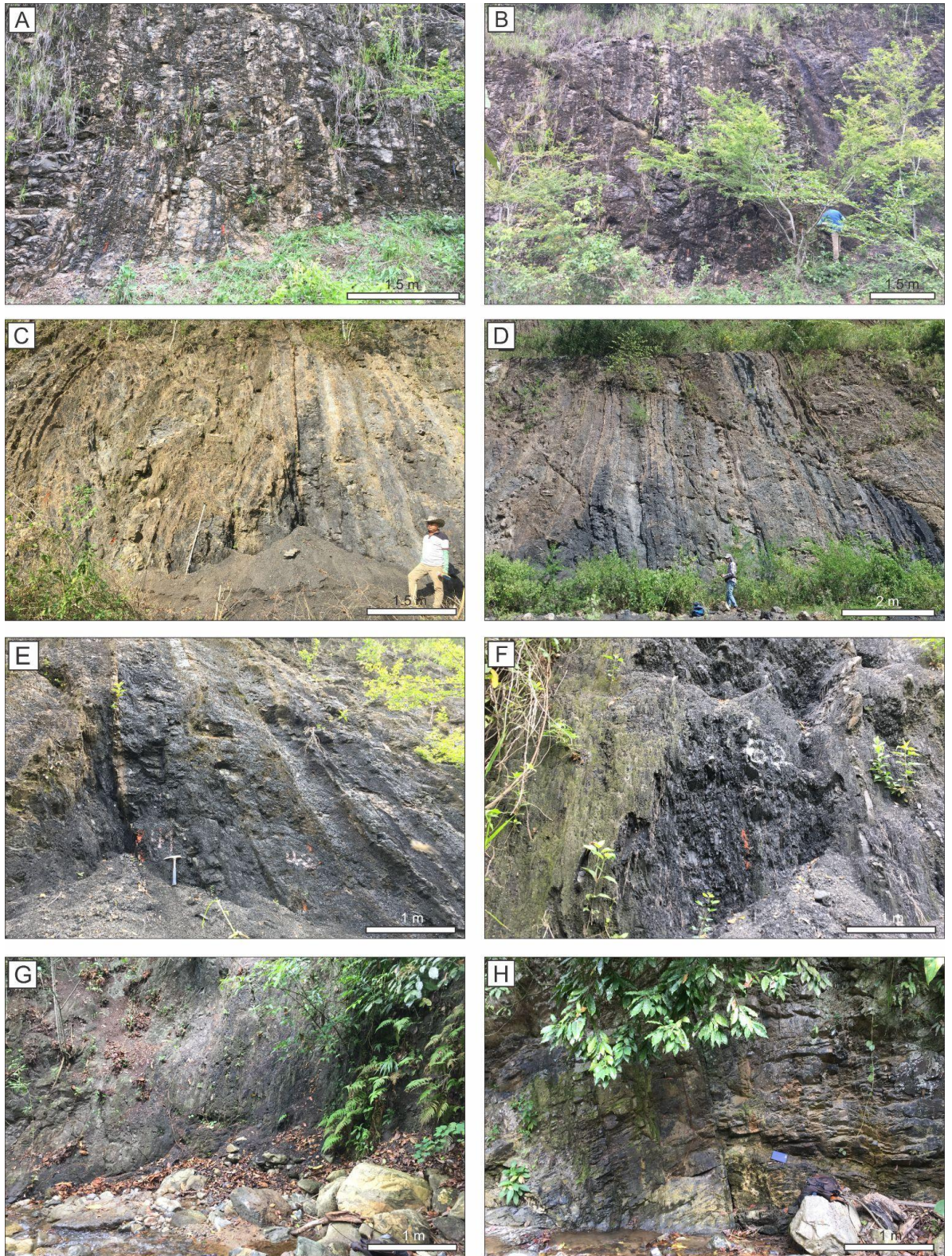


Figura 2.4 Afloramientos del segmento inferior de la Formación Bocas en su localidad tipo. (A-F) Afloramientos sobre la vía Bucaramanga-Rionegro, sector El Cero. (G-H) Afloramientos sobre la Quebrada La Carpintería.

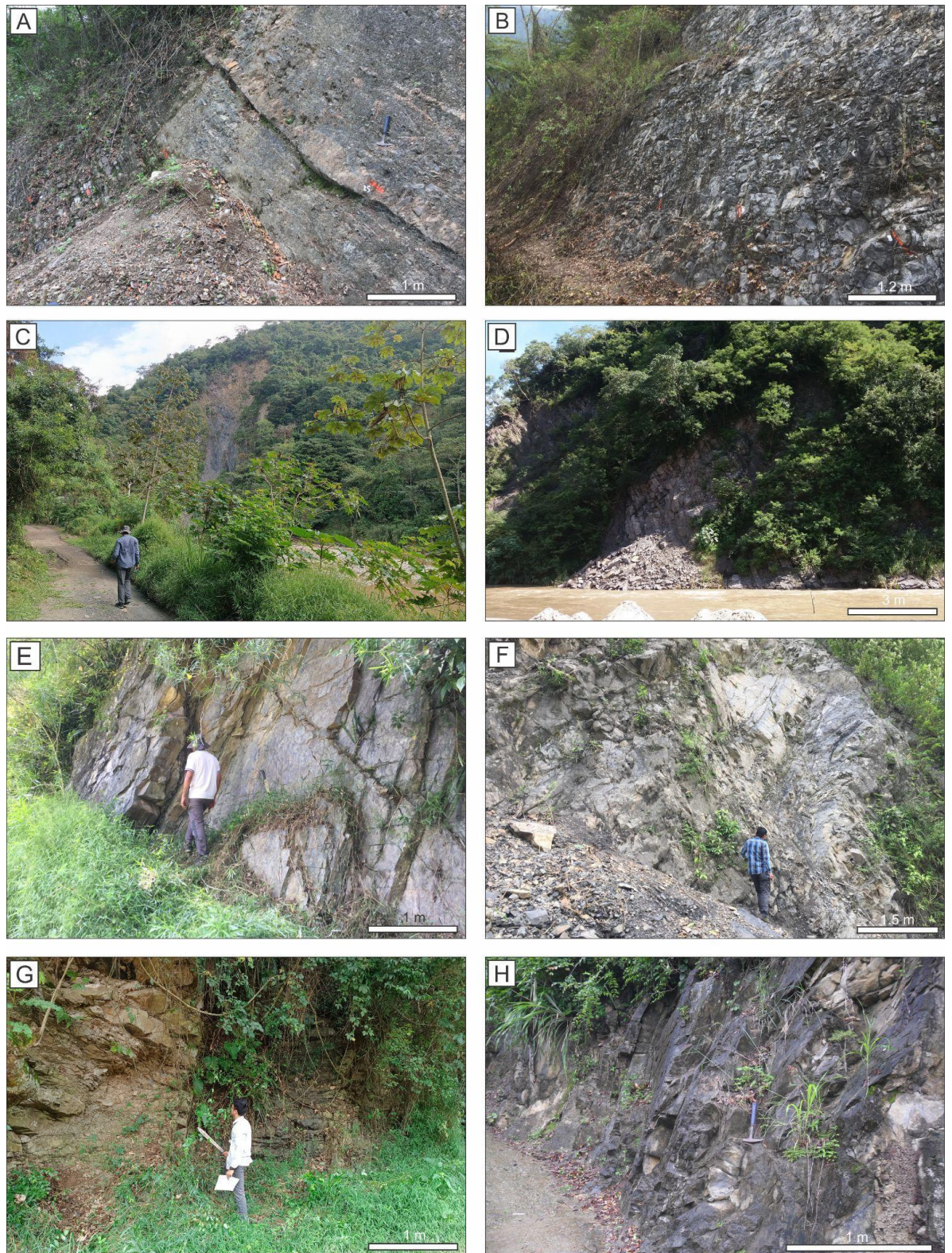


Figura 2.5 Afloramientos del segmento inferior de la Formación Bocas en su localidad tipo. (A-B) Vía Bucaramanga-Rionegro, sector El Cero. (C-D) Alrededor del poblado de Bocas, sobre la Antigua Vía Férrea y valle del Río de Oro. (E-G) Afloramientos del segmento superior sobre la Antigua Vía Férrea. (H) Afloramiento del segmento superior de la Formación Bocas en la localidad de Barcelona.

3.1.1.2 Formación Montebel

La Formación Montebel aflora en las localidades de Palermo y el Páramo de la Rusia, sobre los flancos del Anticlinal de Arcabuco, una estructura regional con una dirección preferencial de su eje noreste-suroeste (**Fig 2.6**). Esta unidad se caracteriza principalmente por intercalaciones de fangolitas gris oscuro con menores proporciones de areniscas finas y limolitas gris verdosas y pardo-rojizas.

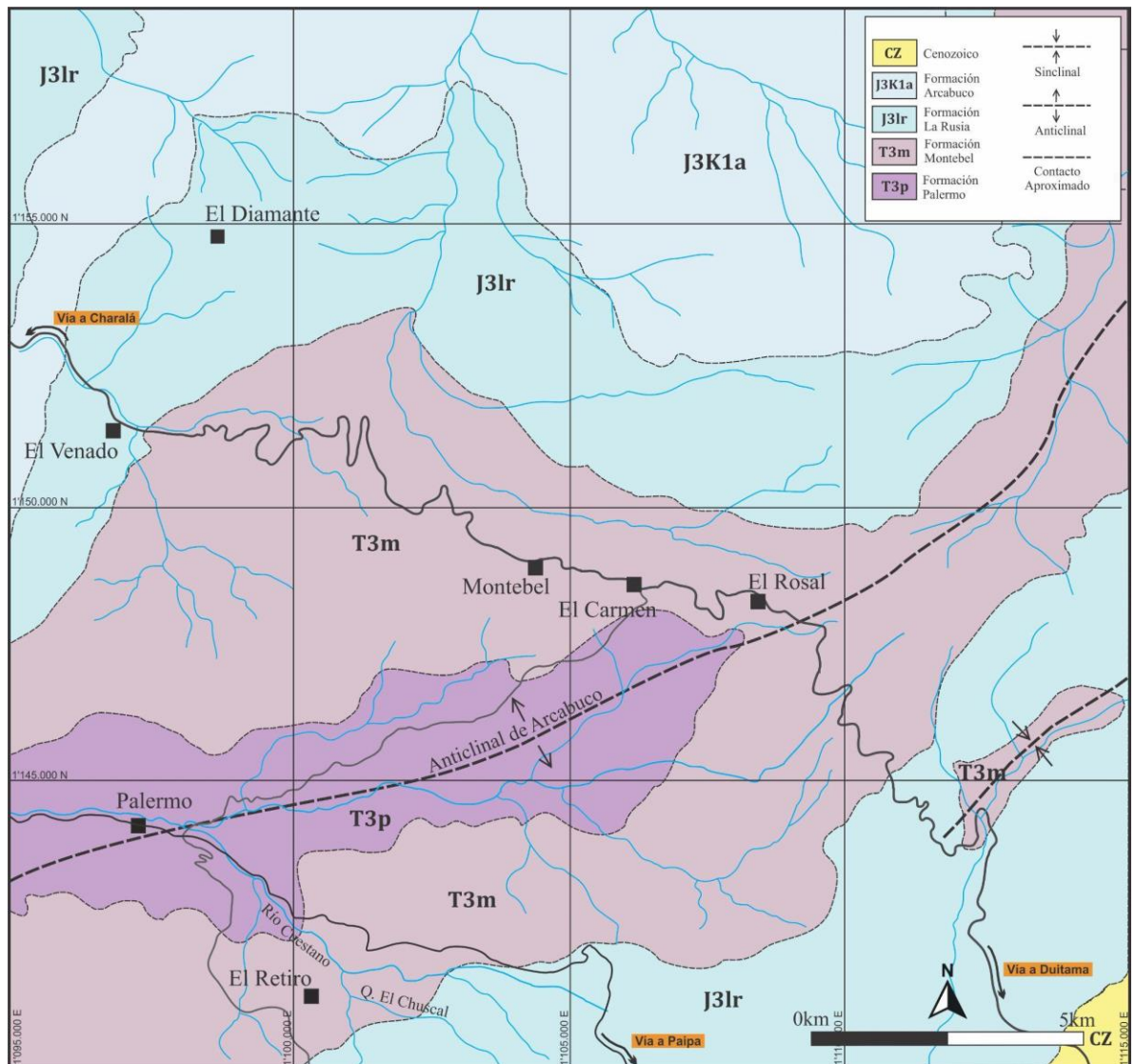


Figura 2.6 Mapa geológico del núcleo del Anticlinal de Arcabuco en los límites de los departamentos de Boyacá y Santander. Tomado y modificado de Renzoni (1967). Coordenadas planas, Datum Magna-Sirgas origen Bogotá.

La columna de la Formación Montebel se describió a partir de los afloramientos expuestos en el Río Cuestano y la Quebrada El Chuscal, sobre el flanco sureste del Anticlinal de Arcabuco, en las cercanías del Corregimiento de Palermo. La densa vegetación impide una exposición continua en gran parte del área, y la mayoría de las quebradas que atraviesan la sucesión presentan escarpes y pendientes pronunciadas que dificultan su recorrido. En este contexto, los afloramientos del Río

Cuestano y la Quebrada El Chuscal constituyen las mejores secciones de la zona, ya que permiten seguir la Formación Montebel de base a techo. En esta sucesión se distinguen con claridad tres segmentos: el inferior compuesto por limolitas y fangolitas, el medio dominado por areniscas y limolitas, y el superior caracterizado por fangolitas. El segmento inferior de la Formación Montebel aflora sobre el Río Cuestano. Los segmentos medio y superior son descritos sobre la Quebrada El Chuscal y la vereda El Retiro (**Fig 2.7**). Se estima un espesor aproximado de 387 m para la Formación Montebel (**Fig 2.8**).

En cuanto a los contactos y las relaciones estratigráficas, en este trabajo se considera como inicio de la Formación Montebel el primer paquete espeso de fangolitas oscuras, siguiendo las características litológicas originales descritas por Trumpy (1943). El contacto inferior con la Formación Palermo es transicional, mientras que el contacto superior es discordante con la Formación La Rusia. Este último se reconoce por el marcado contraste litológico entre la base de la Formación La Rusia, constituida por areniscas conglomerádicas y areniscas rojizas, y el tope de la Formación Montebel, caracterizado por fangolitas de color gris oscuro y gris verdoso.

Segmento inferior: Este segmento tiene sus mejores exposiciones a lo largo del Río Cuestano. En esta sección se describieron 187 m de este segmento (**Fig 2.9**). Se caracteriza por intercalaciones de fangolitas y limolitas negras y grises que se interestratifican esporádicamente con fangolitas carbonosas, areniscas de grano fino y limolitas color gris verdoso. En algunos sectores sobre cortes de carretera que conducen a la vereda El Retiro, las fangolitas oscuras de este segmento meteorizan a coloraciones rojizas. Respecto a su contenido paleontológico, los niveles más fosilíferos son las fangolitas y limolitas, donde se pueden encontrar camarones almeja (conchostracos), ostrácodos, bivalvos y restos de plantas.

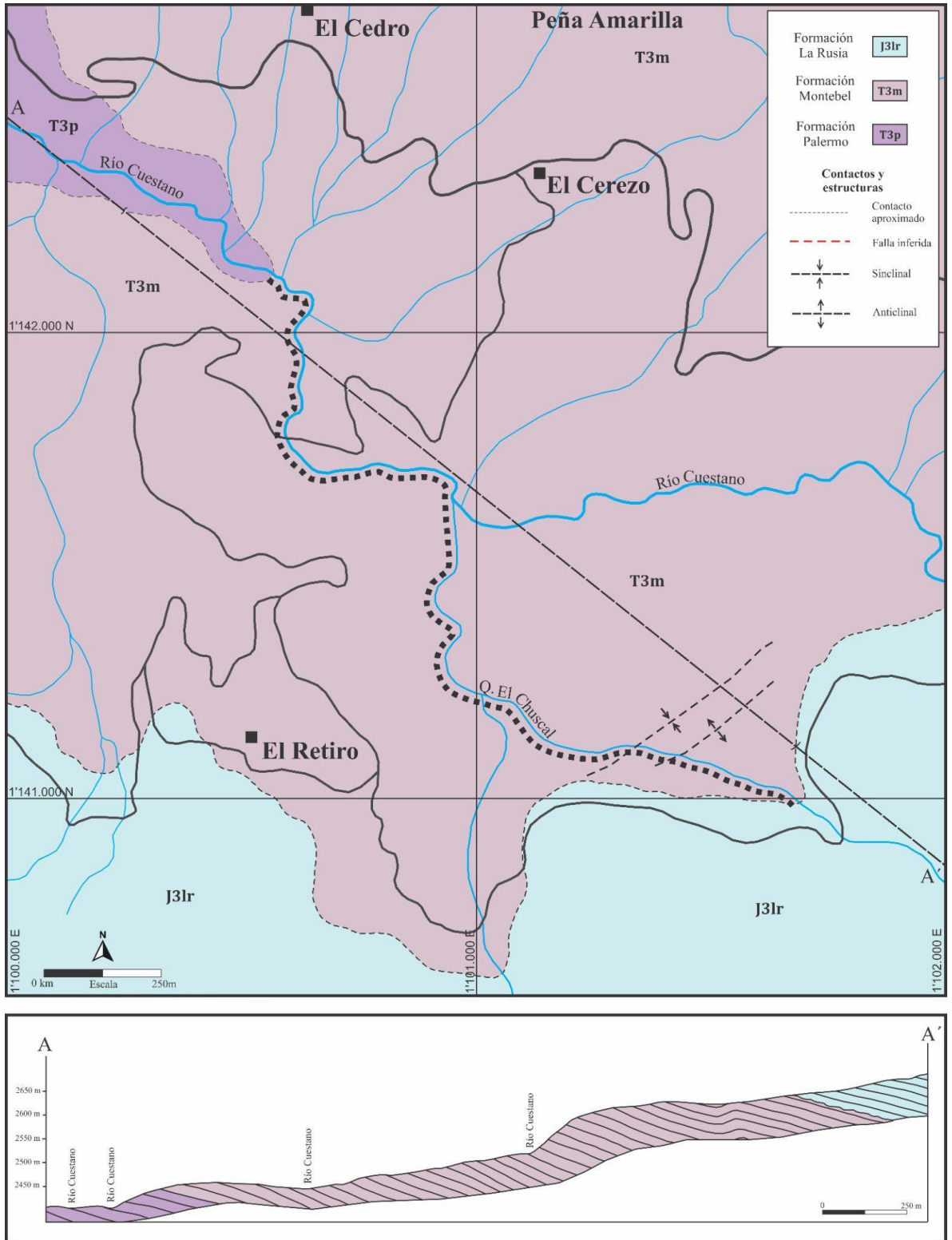


Figura 2.7 Mapa geológico y cortes estructurales de la sección del Río Cuestano y Quebrada El Chuscal al sureste del Corregimiento de Palermo. Coordenadas planas, Datum Magna-Sirgas origen Bogotá. La sección estratigráfica de la Formación Monteblanca en el Río Cuestano y Quebrada el Chuscal se encuentra marcada en el mapa con una línea segmentada color negro.

Segmento medio: Este segmento presenta una exposición limitada en el área de estudio. Su base aflora en el Río Cuestano, cerca de la confluencia con la Quebrada El Chuscal, mientras que la parte superior se observa a lo largo de esta última (**Fig 2.10 A-E**). El espesor total es de aproximadamente 120 m.

Litológicamente, está compuesto por capas medias a muy gruesas de areniscas de grano fino, de color gris verdoso, intercaladas en menor proporción con limolitas y areniscas muy finas de tonalidades beige y pardo-rojizas. El recobro fósil en este segmento es bajo, reconociendo esporádicos restos orgánicos indiferenciados.

Segmento superior: Este paquete litológico corresponde al de menor exposición dentro de la unidad. Aflora en la Quebrada El Chuscal y en la vereda El Retiro, con un espesor aproximado de 80 m (**Fig 2.10 F-H**). Su litología es monótona, dominada por fangolitas oscuras que se interstratifican esporádicamente con fangolitas y areniscas de colores beige y pardo-rojizo. En las fangolitas oscuras se han identificado restos de plantas, camarones almeja y ostrácodos, mientras que en las fangolitas beige y pardo-rojizas se preservan camarones almeja, ostrácodos y dientes de paleovertebrados aislados.

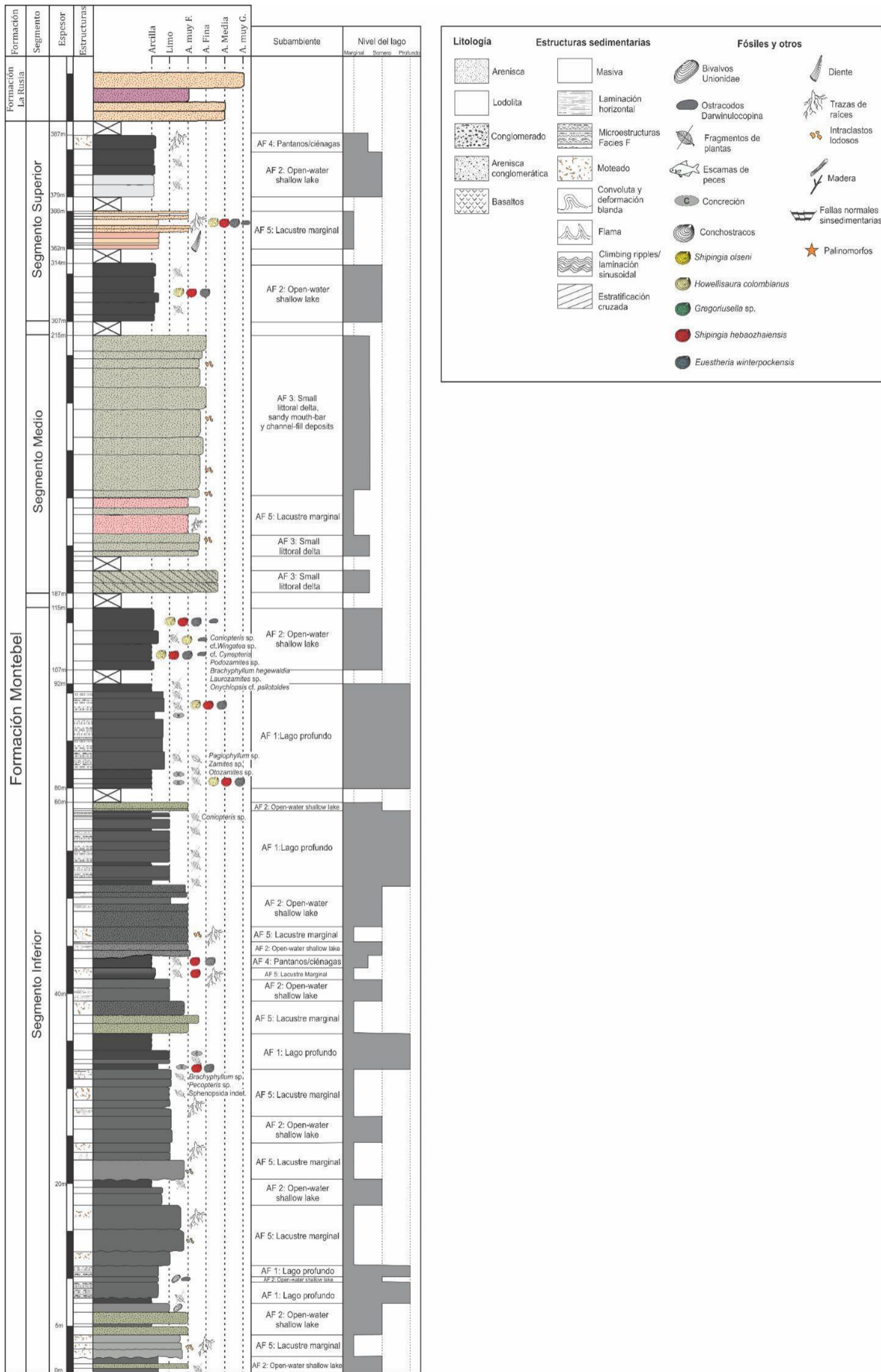


Figura 2.8 Columna estratigráfica de la Formación Montebl en el Río Cuestano y Quebrada El Chuscal.

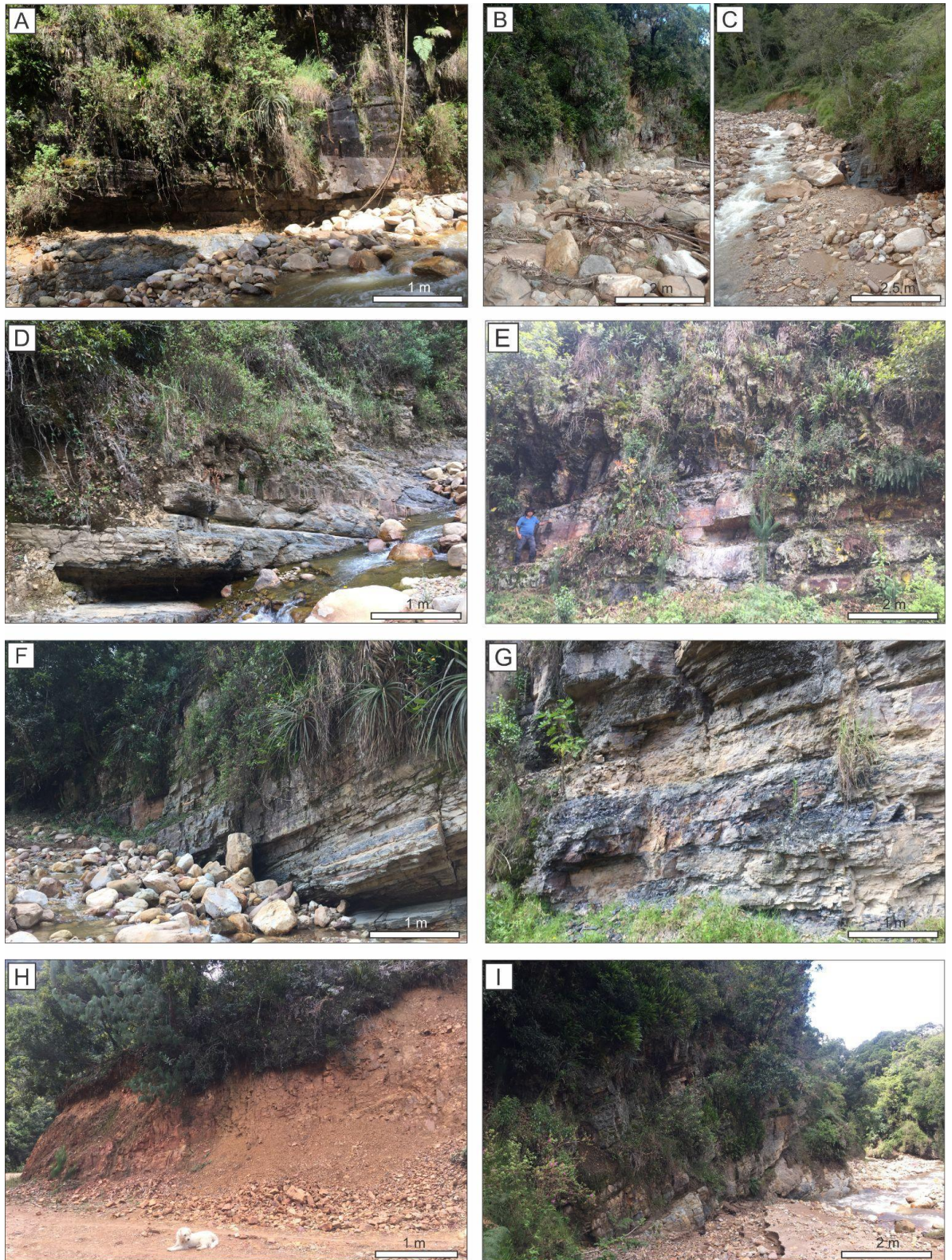


Figura 2.9 Afloramientos del segmento inferior de la Formación Montebel. (A-F) Río Cuestano. (H) Vía a la Vereda El Retiro. Nótese la meteorización rojiza de las fangolitas oscuras de la Formación Montebel. (I) Río Cuestano.

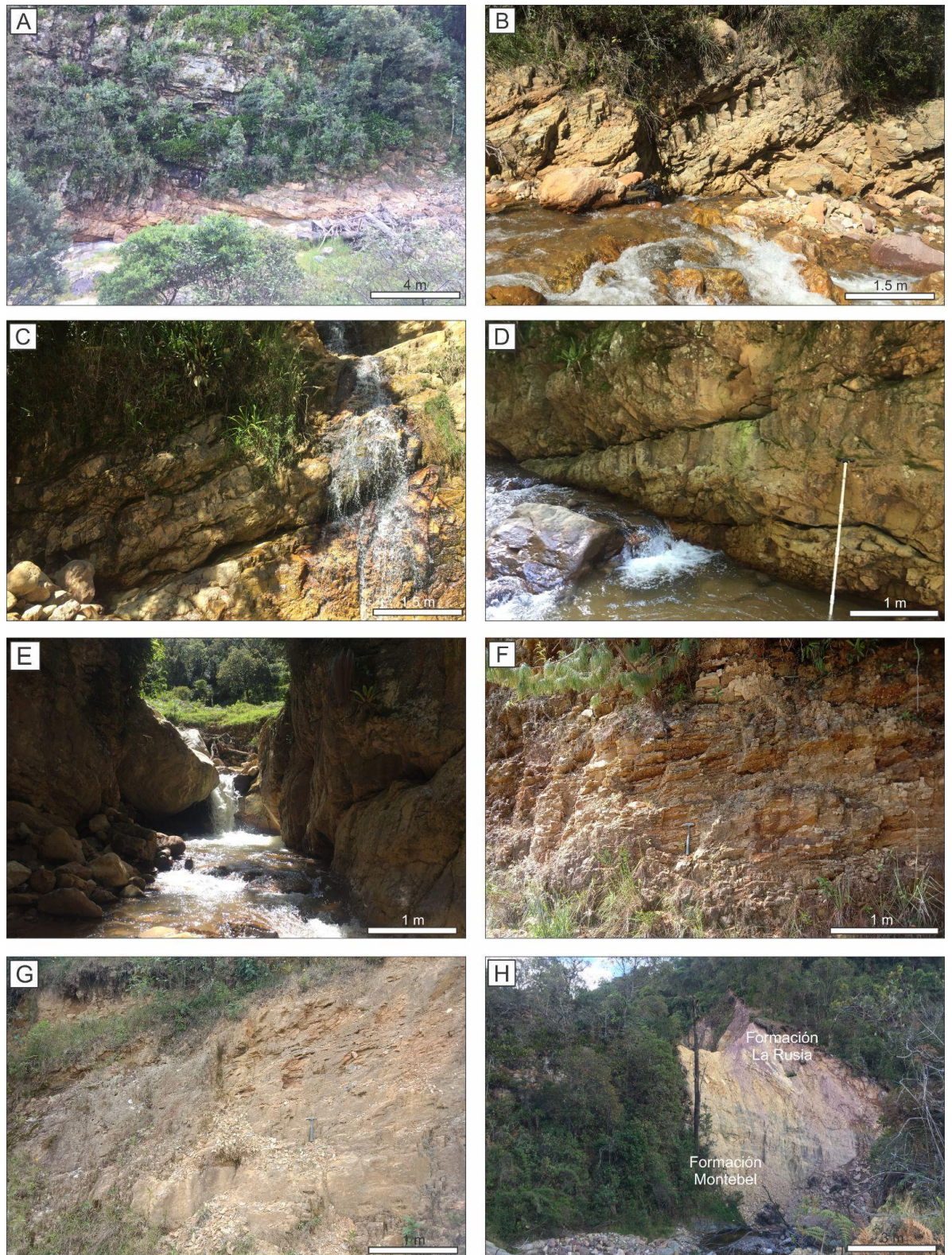


Figura 2.10 Afloramientos del segmento medio de la Formación Montebel. (A-E) Quebrada El Chuscal. (F-G) Afloramientos del segmento superior de la Formación Montebel. Vereda El Retiro. (H) Contacto entre la Formación Montebel y la Formación La Rusia en el Río Cuestano.

3.1.2 Análisis de facies

Se identificaron un total de 16 facies sedimentarias en las formaciones Bocas y Montebel. Las características distintivas de cada facies sedimentaria y su interpretación en términos de procesos sedimentarios y/o depositacionales se resumen en la **Tabla 2.1**. Según la litología dominante, estas facies se agruparon en seis tipos principales de facies: conglomerádicas, areniscosas, heterolíticas, fangolíticas, carbonáticas y volcánicas. Estas diversas facies fueron agrupadas en asociaciones de facies, distinguiendo los diferentes subambientes: lago profundo, lago somero de aguas abiertas, deltas litorales de pequeña escala, ciénaga/pantano, lacustre marginal y vulcanismo subacuático (**Tabla 2.2**).

Tabla 2.1. Principales características y rasgos distintivos de las facies sedimentarias en las formaciones Bocas y Montebel

Categoría	Facies Código	Litología	Estructuras sedimentarias	Fósiles y otros	Bioturbación	Procesos sedimentarios
Conglomerádicas	Gmm	Areniscas conglomeráticas y conglomerados de gránulos y guijas matriz-soportado	Masiva, gradación normal, clastos ocasionales imbricados y clastos arcillosos (<i>clay chips</i>)	Fragmentos de plantas (material leñoso)	Ausente	Carga de fondo y material en suspensión transportado por un flujo turbulento canalizado y sostenido
Areniscosas	Smm	Arenisca de grano fino-medio con clastos arcillosos (<i>clay chips</i>)	Masiva y laminación horizontal difusa con clastos arcillosos alineados	Fragmentos de plantas (material leñoso)	Ausente	Flujo turbulento sostenido acompañado de alta carga en suspensión y subordinada carga de fondo
	Sm	Areniscas de grano fino-medio bien calibradas	Masiva	fragmentos de plantas (material leñosos y hojas)	Moderada/baja	Colapso progresivo de carga suspendida transportada por flujos turbulentos sostenidos con alta carga en suspensión
	Sh	Areniscas de grano fino-medio bien calibradas	Laminación horizontal y laminación horizontal difusa	Fragmentos de plantas (hojas)	Ausente	Procesos de tracción-decantación en flujos turbulentos sostenidos
	Sfr	Areniscas de grano fino bien calibradas	Ondulitas escalantes (<i>climbing ripples</i>) y laminación sinusoidal	Ausente	Ausente	Procesos de tracción-decantación en suspensión turbulenta sostenida

	Srw	Areniscas de grano fino-medio bien calibradas	Ondulitas simétricas	Ausente	Ausente	Retrabajo de sedimentos arenosos por flujos oscilatorios
	Sfd	Areniscas de grano fino bien calibradas	Estructura convoluta y en flama (estructuras de deformación blanda)	Ausente	Ausente	Fluidización debido a la sobrepresión de fluido y/o a un contraste de densidad inestable. Acumulación rápida de sedimentos
	Smb	Areniscas de grano fino-medio bien calibradas	Masiva	Ausente	Moderado/alto	Homogeneización de la fábrica sedimentaria por interacción de organismos con el sedimento
Heterolíticas	HFS	Depósitos heterolíticos de areniscas de grano fino intercaladas con fangolitas	Estratificación ondulítica y lenticular	Ausente	Ausente	Procesos de tracción-decantación en flujos turbulentos diluidos y desacelerantes
Fangolíticas	F	Fangolita oscura	Masiva, laminación horizontal continua y discontinua	Ostrácodos, camarones almeja fragmentos de hojas y nódulos	Baja	Decantación de material fino en ambientes de baja energía y flujos hiperpícnicos fangosos
	FSm	Limolitas y fangolitas arenosas grises y gris verdoso	Masiva, laminación horizontal difusa	Ostrácodos, bivalvos unidos camarones almeja y fragmentos de hojas	Moderado/bajo	Decantación de material fino en ambientes de baja energía y subordinados flujos hiperpícnicos fangosos
	Fho	Fangolita carbonosa	Laminación horizontal y estructura masiva	Ostrácodos, camarones almeja, agregados de piritita y concreciones. Fragmentos de madera ocasionales.	Ausente	Decantación de material orgánico acumulado en un entorno de baja energía y baja oxigenación. Bajo aporte detrítico. Corrientes episódicas en el fondo

	F(S)pg	Fangolitas y areniscas muy finas grises y gris verdoso	Masiva, laminación difusa	Trazas de raíces, ostrácodos, camarones almeja y fragmentos de hojas	Moderado/alto	Decantación de sedimentos finos en un entorno de baja energía. Modificación posdeposicional por proliferación de plantas en paleosuelos saturados de agua
	F(S)pr	Fangolitas y areniscas muy finas pardas claras y rojizas	Masiva, laminación difusa	Trazas de raíces, ostrácodos, camarones almeja y dientes de fitosaurios	Moderado/alto	Decantación de sedimentos finos en un entorno de baja energía. Modificación posdeposicional por proliferación de plantas en paleosuelos moderadamente bien drenados
Carbonáticas	L	Biomicrocristalina	Masiva	Alta concentración de ostrácodos. Restos ocasionales de plantas.	Ausente	Acumulación <i>in situ</i> de restos de ostrácodos en un entorno subacuático restringido, de baja energía y con bajo aporte clástico
Volcánicas	B	Basaltos y basaltos mezclados con sedimentos (peperitas)	Textura porfírica y amigdalal, Estructura almohadillada	Ausente	Ausente	Vulcanismo subacuático de composición básica. Mezcla de coladas de lava con sedimentos

3.1.2.1 Facies conglomerádicas

Facies Gmm: Conglomerados finos matriz-soportados

Se caracteriza por capas gruesas y muy gruesas de conglomerados finos matriz-soportados. La geometría de los estratos es lenticular y sus bases netas y erosivas. La fracción de grava está constituida por gránulos y guijas subangulares con morfologías que varían de elongadas a subesféricas (**Fig 2.11 A-D**). La composición de las gravas es principalmente de rocas volcánicas básicas y riolíticas, fangolitas oscuras y calizas. Sin embargo, también existen niveles donde los clastos de grava están compuestos fundamentalmente por fangolitas oscuras (**Fig 2.11 D**). En ocasiones, algunas guijas elongadas se orientan paralelas a la estratificación (**Fig 2.11 A y C**). La matriz de los conglomerados es arenisca de grano medio a grueso. Internamente los estratos desarrollan cambios transicionales de conglomerados a areniscas masivas (**Fig 2.11 B**). En esta

facies es común la presencia de fragmentos de madera (**Fig 2.11 E-F**). La facies Gmm se distribuye en la parte media y superior de la Formación Bocas en su localidad tipo.

Interpretación: La granulometría involucrada indica que los sedimentos y sus componentes fueron transportados por flujos de gran energía. La presencia de gravas elongadas que pudieron orientarse paralelas a la estratificación indica que los granos podían moverse libremente en el flujo. Esta facies podría tener su origen por flujos concentrados de sedimentos canalizados, donde la fracción más gruesa (grava) fue transportada como carga de fondo y la más fina (arena) como carga suspendida por turbulencia (Mutti, 1992; Kneller y Branney, 1995; Mutti et al., 1996; Zavala et al., 2011; Zavala, 2020). Las gradaciones normales y cambios verticales de areniscas masivas a conglomerados se interpretan como fluctuaciones en la capacidad y competencia de flujos turbulentos sostenidos (Mutti, 1992; Zavala et al., 2011; Zavala, 2020). La presencia de fragmentos de fangolitas negras (*clay chips*) son interpretados como clastos intraformacionales (*mud rip-up clasts*), que son erosionados e incorporados por el paso energético del flujo sobre sustratos lodosos previamente depositados (Mutti, 1992; Zavala et al., 2011; Zavala, 2020).

3.1.2.2 Facies areniscosas

Facies Smm: Areniscas finas-medias masivas con clastos arcillosos

Se caracteriza por capas medias a muy gruesas de areniscas de grano fino-medio con contactos netos y erosivos. La geometría de los estratos es cuneiforme. Las estructuras internas son masivas con cambios graduales a laminación horizontal difusa con niveles de clastos arcillosos elongados a subesféricos (*clay chips*) alineados (**Fig 2.11 G-H**). Es común la presencia de fragmentos de plantas (**Fig 2.12 A**). Esta facies se distribuye en la parte media y superior de la Formación Bocas.



Figura 2.11 (A) Facies Gmm de la Formación Bocas. Las flechas amarillas indican clastos de grava elongados paralelos a la estratificación. (B) Cambios transicionales de facies Gmm y Sm. Estos cambios se interpretan como fluctuaciones de flujos turbulentos sostenidos. (C) Facies Gmm de la Formación Bocas. Las flechas amarillas indican clastos de grava elongados paralelos a la estratificación. (D) Facies Gmm compuestas exclusivamente por clastos de grava de fangolitas oscuras. (E-F) Fragmentos de madera en la facies Gmm. Las flechas rojas señalan los fragmentos de madera. (G-H) Facies Smm con cambios transicionales a facies Sm y Sh. Estos cambios se interpretan como fluctuaciones de flujos turbulentos sostenidos. Las flechas amarillas indican los clastos de fangolitas (*clay chips/mud rip-up*).

Interpretación: Se interpreta que esta facies se acumularon por flujos turbulentos sostenidos con fluctuaciones en la capacidad y competencia, los cuales transportaron las partículas en suspensión turbulenta y subordinada carga de fondo (clastos arcillosos). La presencia de fragmentos de

fangolitas negras son interpretados como clastos intraformacionales (*mud rip-up clasts*) que son erosionados de sustratos lodosos previamente depositados, e incorporados al flujo y transportados como carga de fondo (Mutti, 1992; Zavala et al., 2011; Zavala, 2020).

Facies Sm-Sh: Areniscas finas-medias masivas y laminadas

Se caracterizan por capas medias a muy gruesas de geometría tabular y cuneiforme con bases netas planas o irregulares. Texturalmente son areniscas de grano fino-medio bien seleccionadas, de granos subangulares a subredondeados. Su estructura es masiva. En ocasiones se desarrollan cambios verticales dentro de las capas, donde pasan gradualmente de una estructura masiva a laminación horizontal (Sh; **Fig 2.12 B-H y Fig 2.13 A-B**). Es común la presencia de fragmentos vegetales en estas litologías (**Fig 2.13 C-E**). Esta facies se distribuye en la parte media y superior de la Formación Bocas y en la parte inferior de la Formación Montebel.

Interpretación: La génesis de estas facies (Sm-Sh) está relacionada con flujos con alta carga en suspensión turbulenta (Sanders, 1965; Kneller y Branney, 1995; Zavala et al., 2011). La rápida y progresiva acumulación de sedimentos de estos flujos inhibe la formación de estructuras sedimentarias. Estudios experimentales indican que la estructura masiva en areniscas se forma a partir de un flujo turbulento con tasas de acumulación superiores a 0,44 mm/s (Arnott y Hand, 1989; Sumner et al., 2008). Si la tasa de sedimentación del flujo turbulento es menor a 0,44 mm/s, pero con una velocidad similar, se desarrolla laminación horizontal (Zavala et al., 2011). Las transiciones internas de estructura masiva a laminada en estas facies (Sm-Sh) sugieren flujos turbulentos sostenidos, donde la concentración de carga suspendida por turbulencia no fue estable y presentó fluctuaciones durante la sedimentación.

Facies Sfr: Areniscas finas con ondulitas escalantes y laminación sinusoidal

Esta facies se caracteriza por areniscas de grano fino-muy fino en capas medianas de geometría tabular con estructuras de ondulitas escalantes (*climbing ripples*) y laminación sinusoidal (**Fig 2.13 F-G**). Esta litofacies se presenta en la parte media de la Formación Bocas.

Interpretación: La formación de óndulas escalantes y laminación sinusoidal está estrechamente relacionada con procesos de tracción y decantación por colapso de flujos en suspensión turbulenta (Mutti, 1992; Mulder y Alexander, 2001; Zavala et al., 2011; Jobe et al., 2012; Zavala, 2020). Esta facies está estrechamente relacionada con areniscas masivas y laminadas (Sm-Sh) por fluctuaciones en la velocidad del flujo y disminución de la carga en suspensión (Zavala et al., 2011; Zavala, 2020).



Figura 2.12 (A) Facies Smm. Las flechas amarillas indican *clay chips/mud rip-up*. Las flechas rojas indican fragmentos vegetales. (B-H) Facies Sm-Sh. Los cambios transicionales entre Sm y Sh se interpretan como fluctuaciones en la carga en suspensión turbulenta de flujos turbulentos sostenidos.



Figura 2.13 (A-B) Facies Sm-Sh. (C-E) Fragmentos de plantas en Facies Sm-Sh. (F-G) Facies Sfr y transiciones a facies Sm y Sh. (H) Facies Srw en vista de planta. Nótese la simetría de los *ripples*.

Facies Srw: Areniscas finas-medias con ondulitas simétricas

Esta facies consiste en capas medianas a gruesas de geometría tabular con contactos netos planares. Texturalmente, se caracteriza por areniscas de grano fino-medio bien calibradas con desarrollo de ondulitas simétricas (**Fig 2.13 H y Fig 2.14 A-B**). Esta facies se ha identificado en la parte media de la Formación Montebel.

Interpretación: El desarrollo de ondulitas simétricas se asocia con el retrabajo de sedimentos arenosos por flujos oscilatorios asociados a oleaje (Reineck y Singh, 1975; De Raaf et al., 1977; Greenwood, 2006).

Facies Sfd: Areniscas finas con estructuras de deformación blanda (estructuras en flama y convoluta)

La litología se caracteriza por capas medias y gruesas tabulares de areniscas de grano fino bien calibradas con estructuras de deformación blanda como estratificación convoluta y estructuras en flama (**Fig 2.14 C-F**). Esta facies se presenta en la parte inferior y media de la Formación Bocas.

Interpretación: Las estructuras convolutas y en flama se producen por procesos de deformación en sedimentos blandos muy saturados en agua (Reineck y Singh, 1975; Collinson y Thompson, 1989). Los contrastes de densidad en sedimentos que se depositan rápidamente producen contraste de densidad y sobrepresión por carga, que genera licuefacción y escape de fluidos (Reineck y Singh, 1975; Collinson y Thompson, 1989). Esto evidencia que las intercalaciones de areniscas con deformación blanda (facies Sfd) reflejan acumulaciones rápidas de sedimentos arenosos.

Facies Smb: Areniscas masivas de grano fino-medio bioturbadas

Esta facies se compone de capas gruesas a muy gruesas de geometría cuneiforme. Se caracterizan por areniscas masivas bioturbadas de grano fino-medio bien seleccionadas. Entre las trazas presentes se identifica *Skolithos* isp. (**Fig 2.14 G-H y Fig 2.15 A**). Sin embargo, en la mayoría de los casos hay un alto índice de bioturbación que impide la identificación de más icnotaxones, únicamente diferenciando pequeños tubos simples horizontales con relleno pasivo (*Palaeophycus?*) (**Fig 2.15 B**).

Interpretación: La estructura masiva en esta facies se interpreta como resultado de la homogeneización de la fábrica sedimentaria por la interacción de organismos con el sustrato (Bromley, 1996; Seilacher, 2007; Buatois y Mángano, 2011). La presencia de *Skolithos* en esta facies indica condiciones energéticas y presencia de organismos suspensívoros (Buatois y Mángano, 2011).



Figura 2.14 (A-B) Facies Srw en vista de corte. Nótese la simetría de las ondulitas. (C-D) Estructura convoluta. (E-F) Estructuras en flama. Las flechas amarillas señalan las flamas. (G-H) Facies Smb con desarrollo de *Skolithos* isp. Sk.

3.1.2.3 Facies heterolíticas

Facies HFS: Heterolitas con estratificación ondulítica-lenticular

Esta facies incluye capas delgadas a medias con geometría lenticular y lobular. Los contactos son netos planares. Se caracteriza por intercalaciones heterolíticas de areniscas finas a muy finas con fangolitas. Los paquetes individuales de areniscas desarrollan capas discontinuas lenticulares y en su tope son regularmente onduladas. En conjunto con los paquetes de fangolitas, generan arreglos de estratificación ondulítica-lenticular (**Fig 2.15 C-D**). Internamente, las areniscas son masivas, sin embargo, hay transiciones de estructura masiva en la base, que pasan a laminación

plana-paralela y ondulitas en el tope. En las capas más gruesas de areniscas, se pueden identificar de forma esporádica arreglos inversos donde la base inicia con laminación plana-paralela y pasa a masiva hacia el tope. La facies HFS se encuentra en la parte media de la Formación Bocas.

Interpretación: Esta facies se interpreta como producto de procesos de tracción y decantación por flujos turbulentos diluidos. La sucesión de estructuras de base a techo de las capas arenosas hasta los niveles pelíticos (masiva, laminación horizontal, ondulitas y fangolitas) muestra secuencias incompletas de Bouma (1962) que inician regularmente con la división “a” o “b” y culminan en la “d” (Ta-d) o (Tb-d). La presencia de secuencias incompletas de Bouma en esta facies (Ta-d o Tb-d) indicaría que su proceso de formación fue por flujos turbulentos diluidos y desacelerantes, posiblemente desencadenados por pequeños deslizamientos en zonas inestables cerca de un talud o alta pendiente (Reineck y Wunderlich, 1968; Walker y Mutti, 1973; Mutti y Ricci Lucchi, 1975; Mutti, 1992). Adicionalmente, existen esporádicos niveles con areniscas que muestran patrones inversos, que pasan de arenisca laminada en la base a masivas en el tope; esto podría indicar que también coexistieron esporádicos aportes de sedimentos por flujos turbulentos sostenidos (Zavala et al., 2006, 2011; Zavala, 2020).

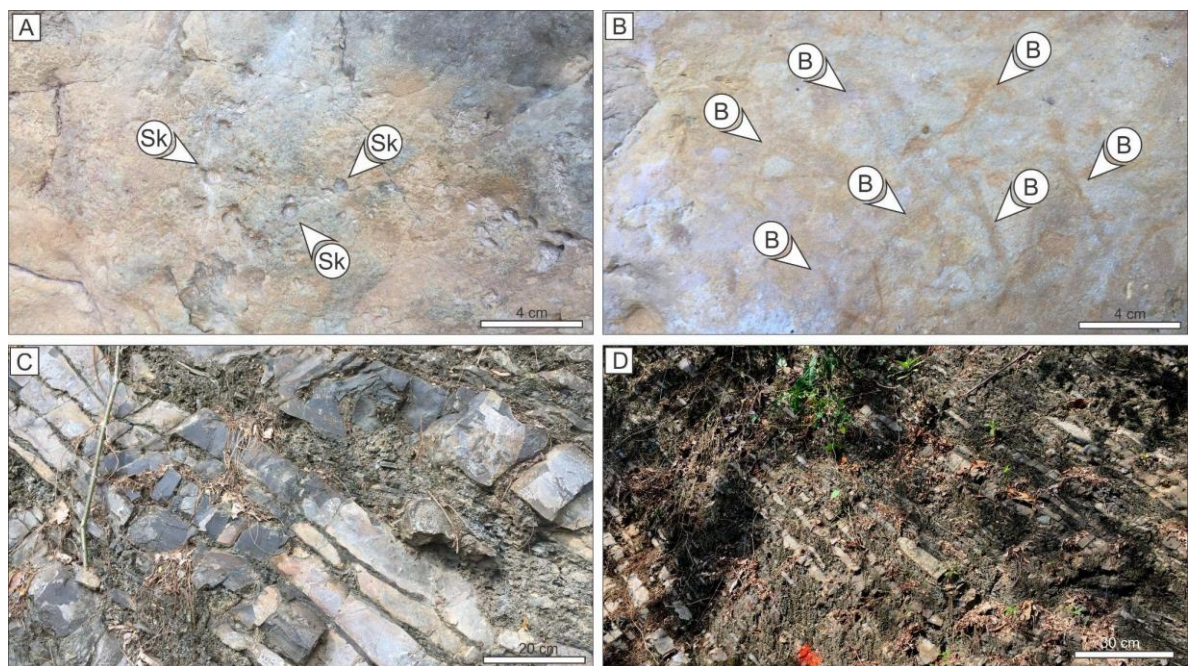


Figura 2.15 (A) Facies Smb con desarrollo de *Skolithos* isp. Sk (B) Facies Smb con desarrollo de bioturbación. (C-D) Facies HSF.

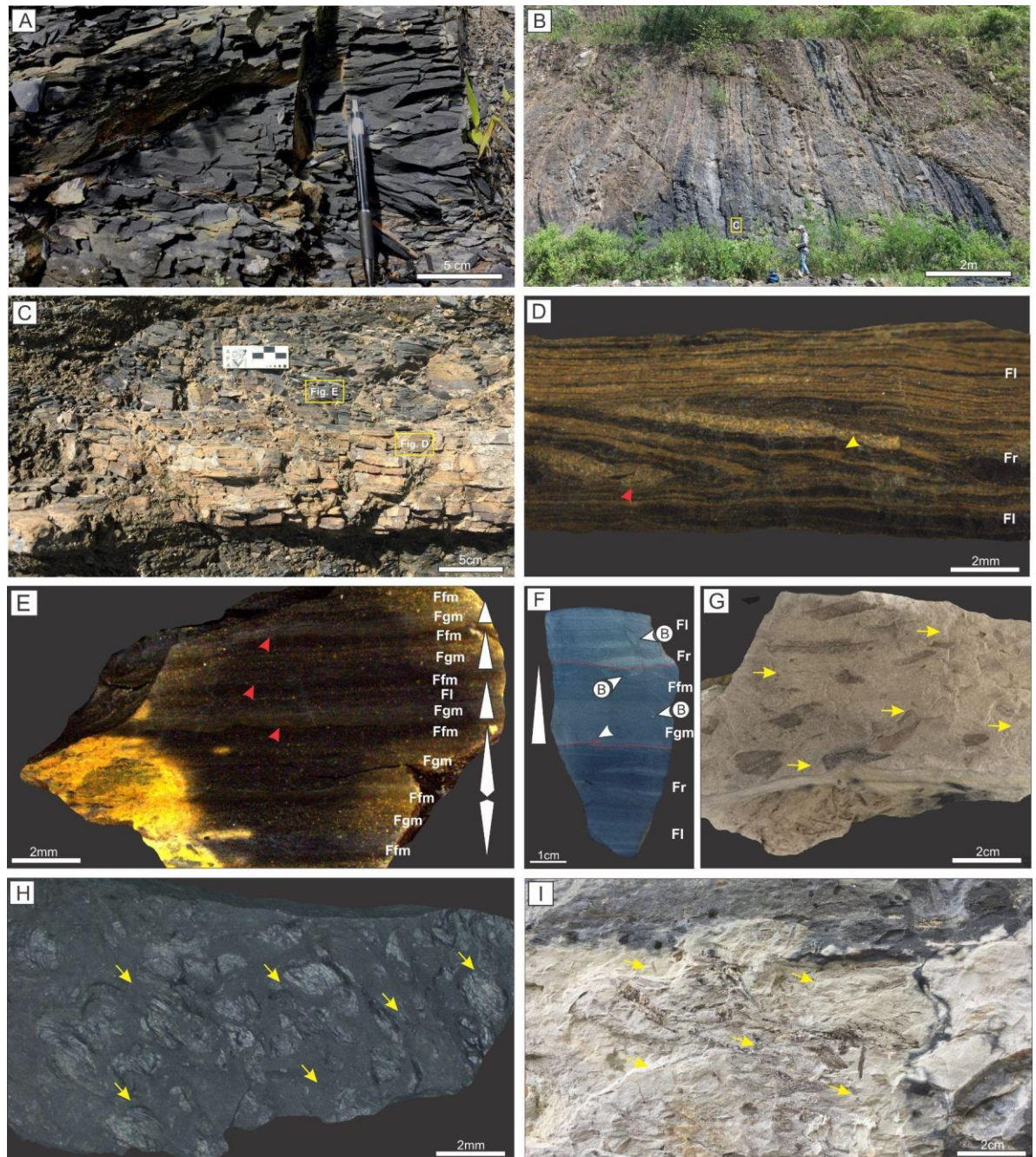


Figura 2.16 (A-C) Facies F de fangolitas oscuras con microestructuras. (D) Desarrollo de microestructuras Fl y Fr. La flecha roja indica un contacto erosivo. La flecha amarilla señala pequeñas estructuras de deformación blanda (microflama). (E) Desarrollo de microestructuras Ffm, Fgm y Fl y gradaciones normales e inversas. Las flechas rojas indican contactos erosivos. (F) Desarrollo de microestructuras Fgm, Fl, Fr y Ffm. Las líneas rojas marcan superficies erosivas. La flecha blanca señala estructuras de deformación blanda entre los contactos (microflama). La flecha blanca con la B indica desarrollo de bioturbación. (G) Orientación de fragmentos de plantas (Facies F). (H) Orientación de fragmentos de conchostracos (Facies F). (I) Orientación de fragmentos de plantas (Facies F).

3.1.2.4 Facies fangolíticas

Facies Fm-I: Fangolitas oscuras con microestructuras

Esta facies se caracteriza por capas gruesas a muy gruesas con contactos netos y gradacionales. Texturalmente agrupa a las litologías de grano fino (limo y arcilla), con esporádicas fracciones menores de arena muy fina.

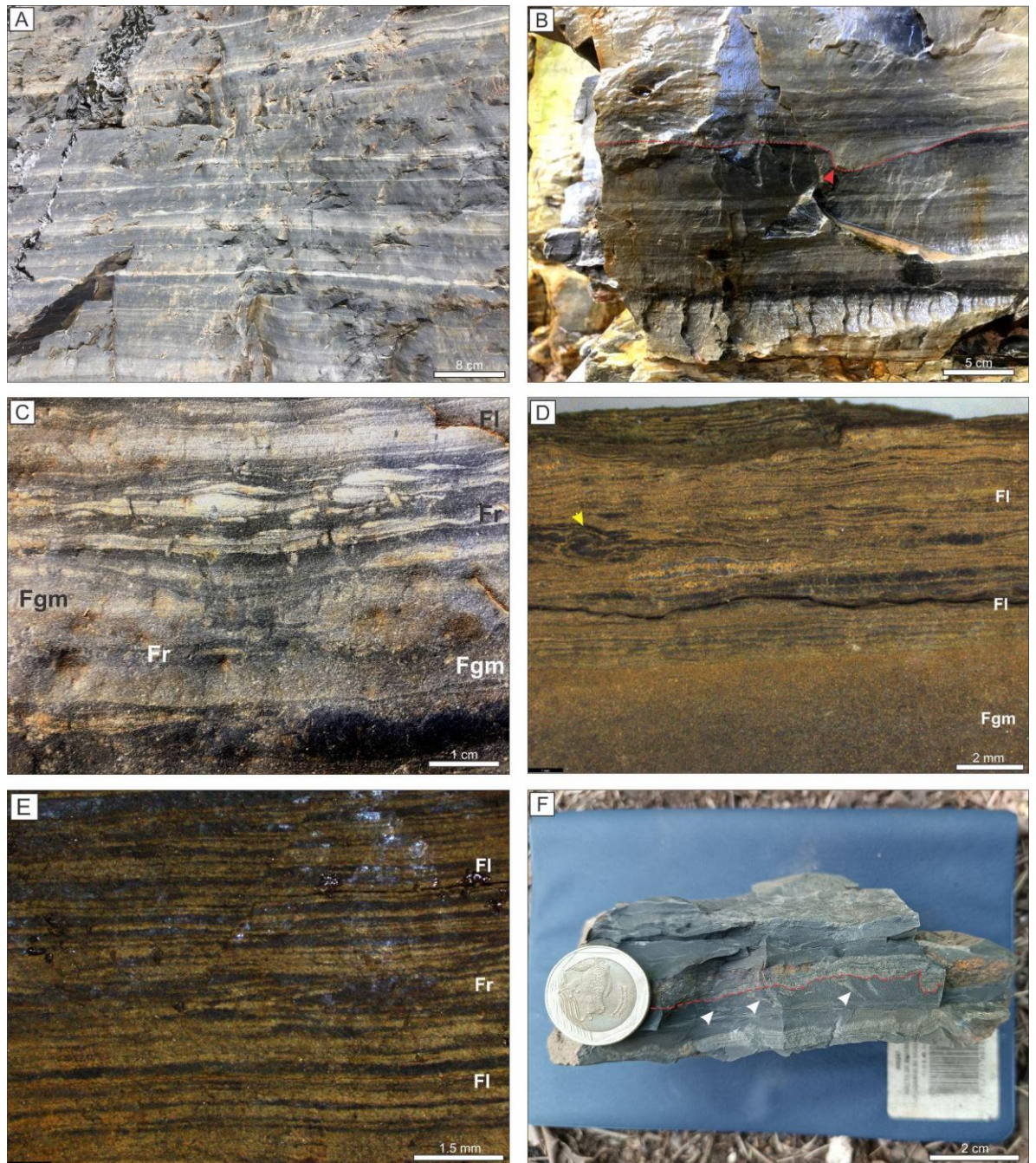


Figura 2.17 (A) Aspecto en afloramiento de la facies F. (B) Surco erosivo en la facies F. (C) Desarrollo de microestructuras Fgm, Fr y Fl. Nótese la presencia de bioturbación. (D) Desarrollo de microestructuras Fgm y Fl. La flecha amarilla indica estructuras de deformación blanda. (E) Desarrollo de microestructuras Fl y Fr. (F) Superficies

erosivas y estructuras de deformación blanda. Las flechas blancas señalan la bioturbación. Las líneas rojas marcan las superficies netas erosivas.

Internamente, estas rocas presentan una alta gama de estructuras sedimentarias en las que se identifican: laminaciones (Fl), laminaciones discontinuas ondulosas y lenticulares (Fr), estructuras de deformación blanda (microflamas) y niveles masivos fangosos gradados de forma inversa y normal (Ffm: fangolita masiva fina; Fgm: fangolita masiva gruesa) (**Fig 2.16, Fig 2.17**). Los cambios verticales de estas estructuras sedimentarias son transicionales, sin embargo, el inicio de los ciclos está marcado por contactos netos o superficies irregulares con marcas erosivas. Se identifican trazas fósiles de organismos con tubos simples y relleno pasivo y también trazas de escape (**Fig 2.16 A, 2.17 C, 2.17 F, 2.18 B-C, 2.19 y 2.20**). Tanto las estructuras sedimentarias como la bioturbación, pueden ser reconocidas mediante cortes pulidos, en muestras comunes de afloramiento pueden pasar desapercibidas o imperceptibles.

En esta facies es común la presencia de fragmentos y valvas de camarones almeja, ostrácodos, fragmentos de hojas y escamas ganoideas (peces Actinopterygii). En vista de planta se puede apreciar una orientación preferencial de restos de invertebrados y plantas (**Fig 2.16 G-I**). Esta facies es recurrente en la parte inferior y media de la Formación Bocas y en la parte inferior de la Formación Montebel.

Interpretación: La sedimentación de rocas de grano fino (limo y arcilla $<62,5 \mu\text{m}$) se ha interpretado clásicamente por la decantación de estos materiales en ambientes de baja energía. Sin embargo, novedosos estudios en canaletas han descrito nuevos procesos de acumulación de sedimentos de grano fino por flujos de fango unidireccionales transportados en suspensión turbulenta (Schieber et al., 2007; Schieber y Southard, 2009; Schieber y Yawar, 2009; Baas et al., 2009), una interpretación alternativa a la decantación para sedimentos finos (**Fig 2.22**).

Distintos autores han identificado y descrito estructuras sedimentarias en el registro fósil similares a las facies F que se relacionan con flujos de fango en ambientes marinos (e.g. Bhattacharya y MacEachern, 2009; Lazar et al., 2015; Schieber, 2016; Otharón et al., 2020). En este estudio relacionamos el origen de las estructuras sedimentarias de las facies F con flujos fangosos transportados en suspensión turbulenta, acumulados en un ambiente lacustre profundo (**Fig 2.21**). Esto se sustenta por la presencia de fósiles asociados a aguas dulces como camarones almeja y ostrácodos Darwinulocopina que sugieren condiciones no marinas. Adicionalmente, la orientación preferencial de las acumulaciones de fósiles de invertebrados y plantas en estas litologías respalda la interpretación de que estos sedimentos finos se acumularon por flujos unidireccionales y no por decantación.

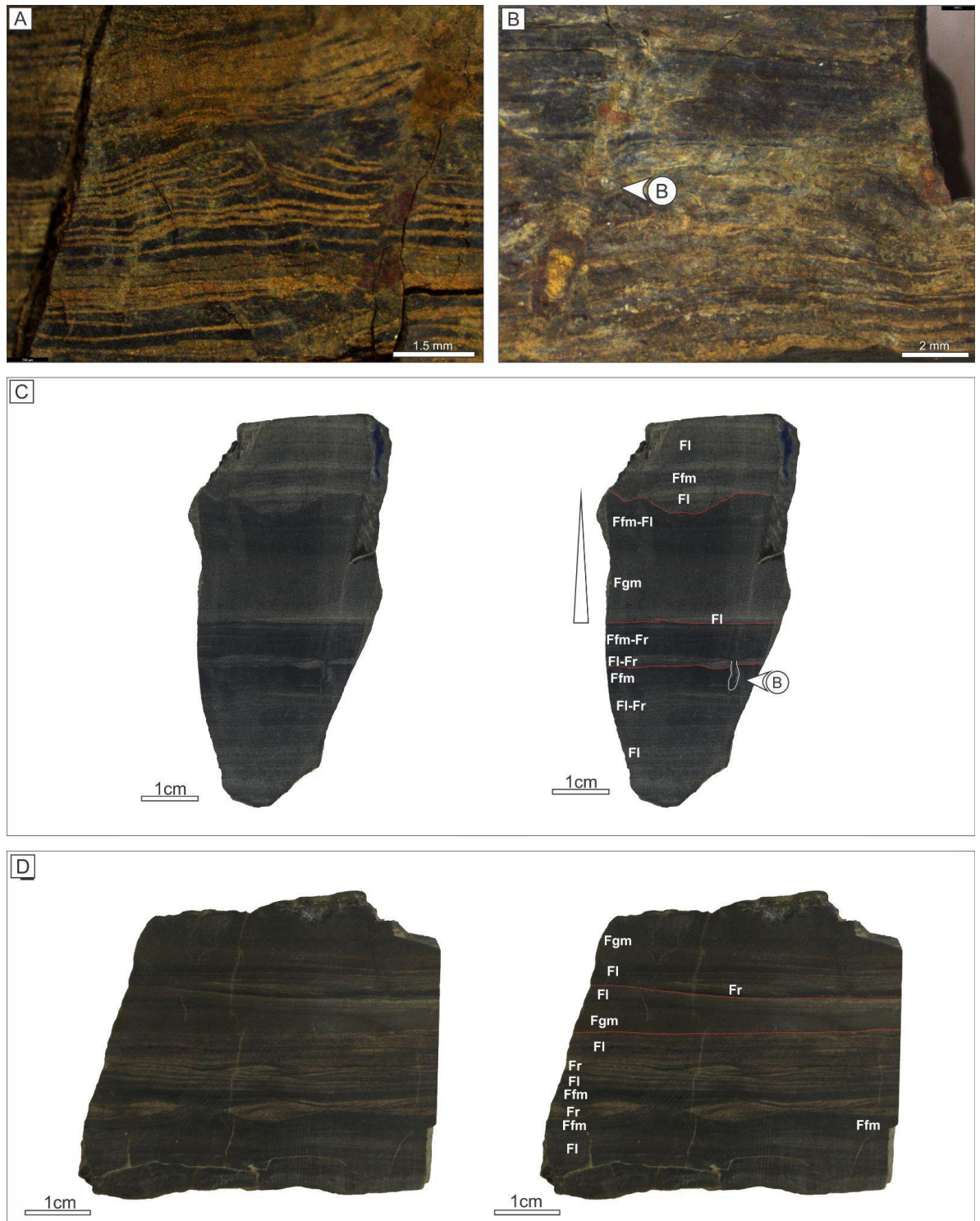


Figura 2.18 (A) Estructura de deformación en facies F. (B) Bioturbación de tubo simple en facies F. (C-D) Desarrollo de microestructuras Fgm, Ffm, Fr y Fl. Las líneas rojas indican contactos erosivos. Las flechas blancas con la letra B señalan la bioturbación.

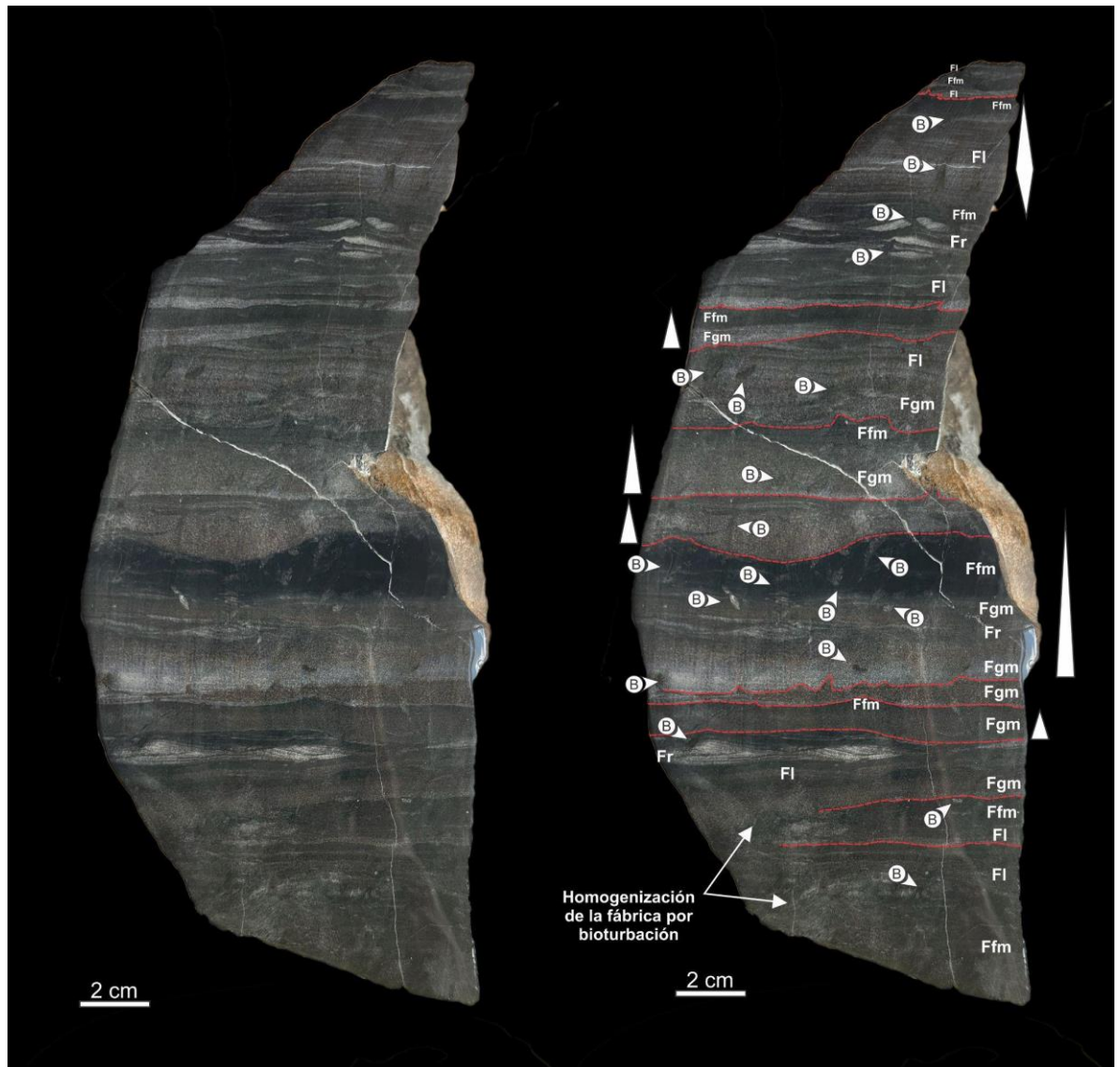


Figura 2.19 Desarrollo de microestructuras Fgm, Ffm, Fr y Fl. Las líneas rojas indican contactos erosivos. Las flechas blancas con la letra B señalan la bioturbación.

Facies FSm: Limolitas y limolitas arenosas gris oscuro y gris verdoso

Capas medias a muy gruesas tabulares con contactos netos planares y transicionales. Esta facies se caracteriza por limolitas y limolitas arenosas masivas o tenuemente laminadas de coloración gris oscuro y gris verdoso (**Fig 2.23 A-F**). Es común la presencia de bivalvos de la familia Unionidae, ostrácodos Darwinulocopina, camarones almeja y fragmentos de hojas. Esporádica presencia de trazas de *Palaeophycus* isp. Esta facies se presenta en la parte inferior y media de las formaciones Bocas y en la parte inferior y superior de la Formación Montebel.

Interpretación: La presencia de fósiles como ostrácodos Darwinulocopina, camarones almeja y lamelibranquios Unionidae indica condiciones de agua dulce. Las características litológicas de sedimentación fina limosa junto con la asociación fósil sugieren que el origen de esta facies está relacionada con decantación de sedimentos finos en un ambiente de baja energía sin influencia importante del oleaje. Adicionalmente, se sugiere la participación de flujos fangosos

transportados por turbulencias, ya que se presentan laminaciones discontinuas internas, similares a las descritas en la facies F.

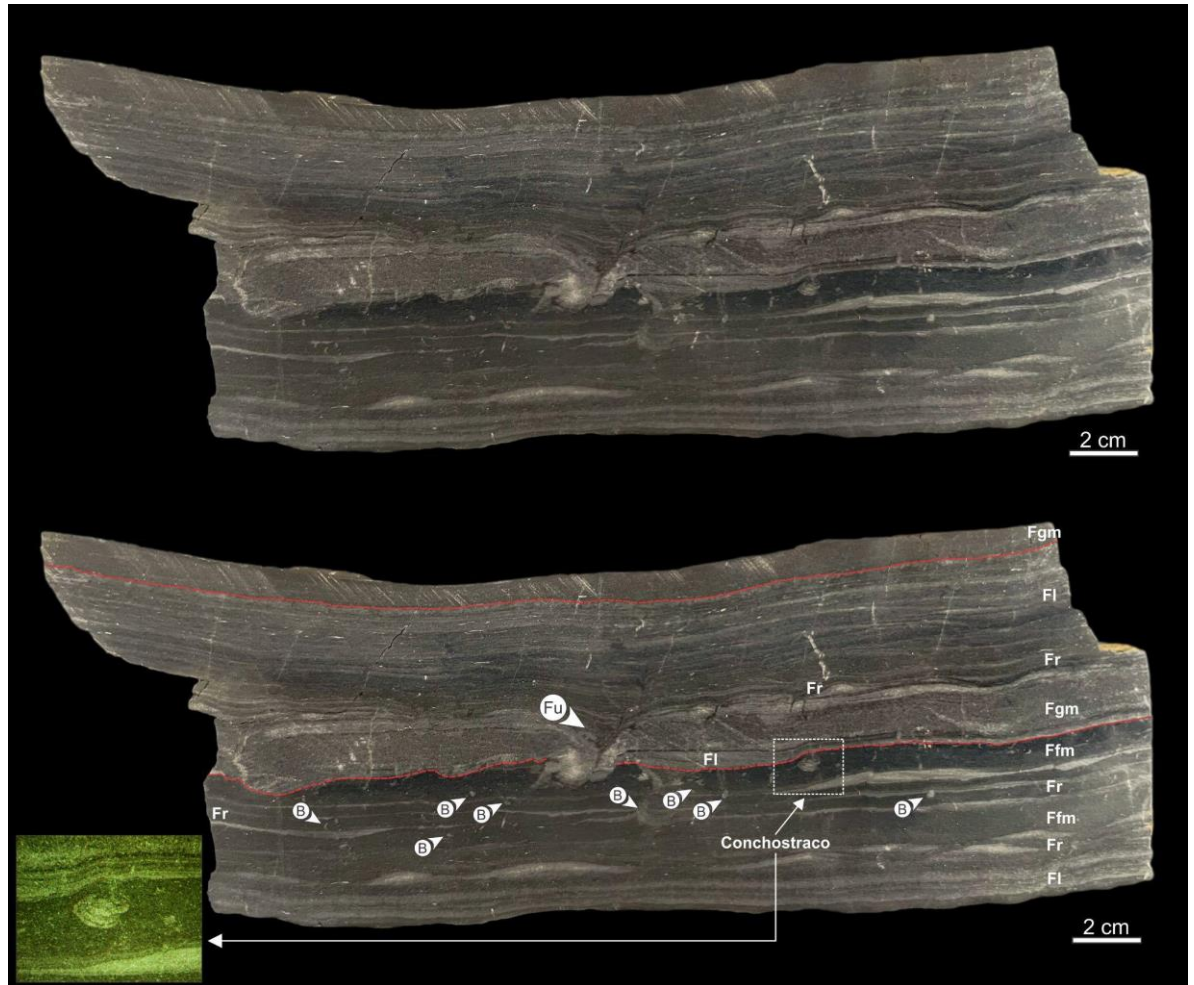


Figura 2.20 Desarrollo de microestructuras Fgm, Ffm, Fr y Fl. Las líneas rojas indican contactos erosivos. Las flechas blancas con la letra B señalan la bioturbación. La flecha blanca con las letras Fu indica trazas de escape. Nótese la presencia de fragmentos de valvas de camarones almeja (conchostracos) en la microestructura Ffm.

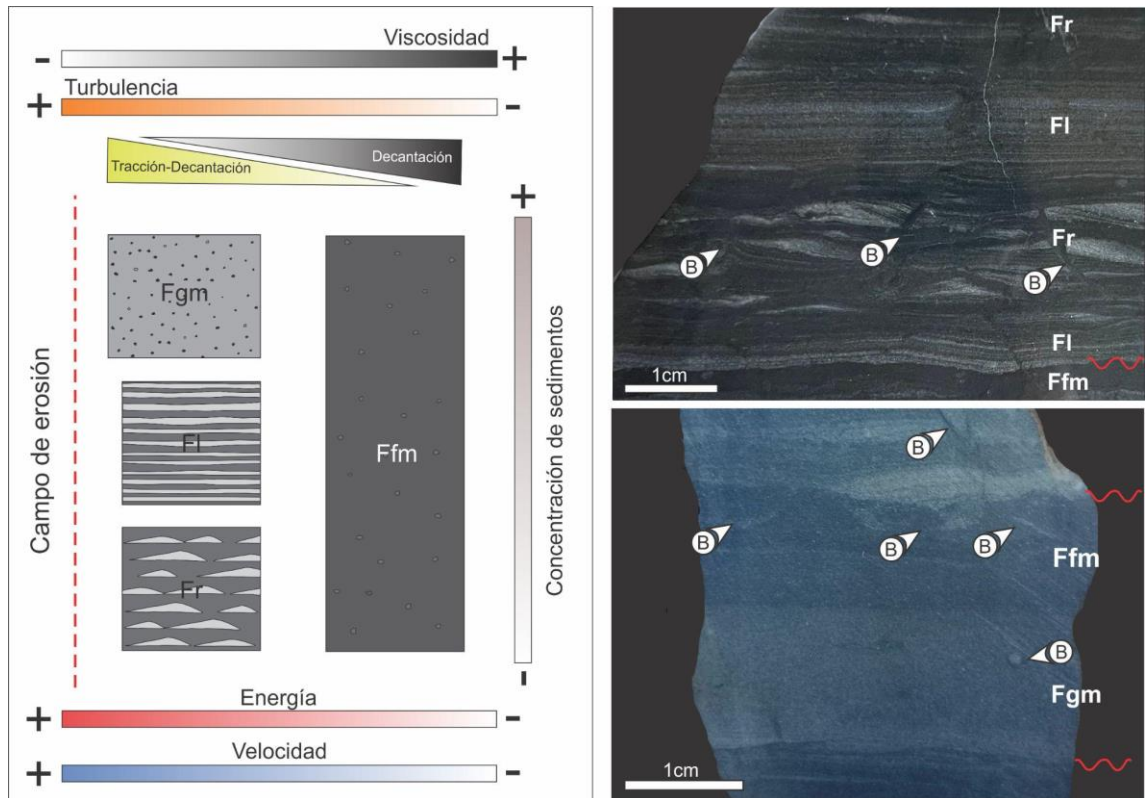


Figura 2.21 Relación de las diferentes microestructuras sedimentarias formadas por flujos de fango turbulento. Su formación depende de la variación de la energía, velocidad y concentración de sedimentos en suspensión turbulenta (Schieber y Yawar, 2009; Schieber et al., 2010; Yawar y Schieber, 2017; Otharan et al., 2020). El cuadro está tomado y modificado de Otharón et al. (2020).

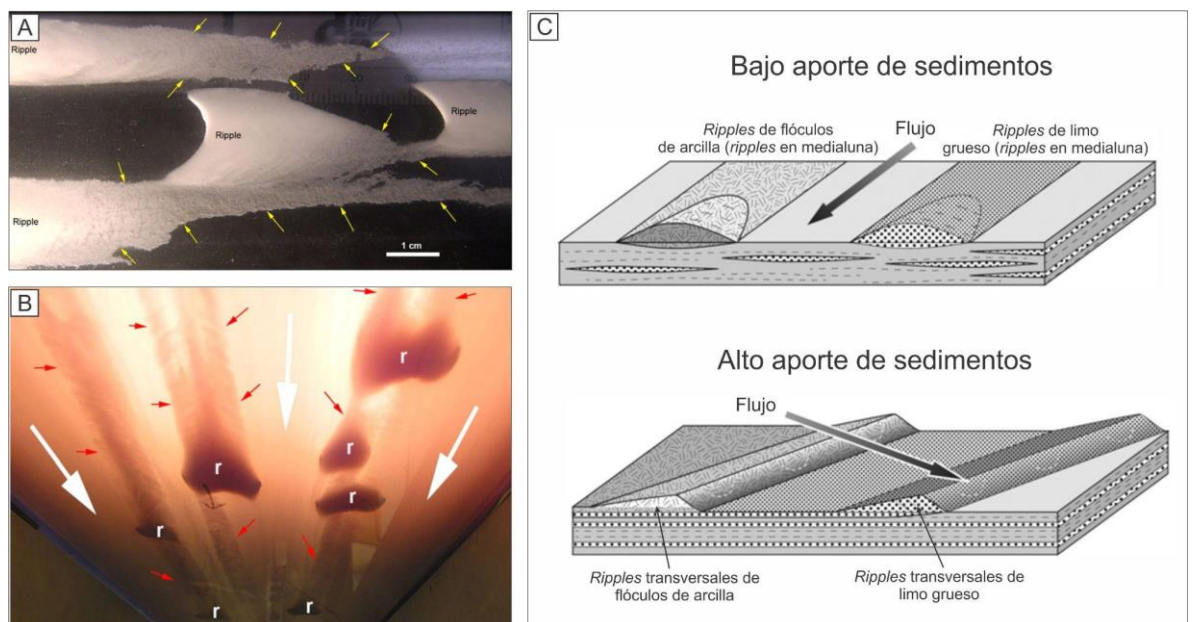


Figura 2.22 (A-B) *Ripples* creados en laboratorio a partir de flujos de fango en suspensión turbulenta. Nótese la morfología con crestas lunadas de los ripples. Las flechas rojas y amarillas marcan las cortinas o tapetes de fango dejados por la migración de los ripples. Tomado y modificado de Yawar y Schieber (2017). (C) Modelo que explica la formación de la microestructura Fr, generada por la migración independiente de *ripples* de cresta lunada de limo grueso y ripples de cresta lunada de floculos de arcilla. Esta migración da como resultado lentes y/o láminas discontinuas de

limo grueso en una matriz de arcilla. La microestructura Fl se forma a partir de la migración independiente de *ripples* transversales de flóculos de arcilla y de limo grueso, que da como resultado una intercalación de bandas de limo grueso y arcilla. La formación de estas microestructuras depende de la proporción de sedimentos disponibles, donde una baja proporción formaría Fr y una alta proporción Fl. Tomado y modificado de Yawar y Schieber (2017).



Figura 2.23 (A-B) Limolitas gris verdosas de la Facies FSm. (C) Desarrollo de facies FSm y F. (D) Limolita gris oscuro de la Facies FSm. (E) Limolita gris oscuro con laminación difusa de las Facies FSm. (F) Limolita arenosa gris verdosa de la Facies FSm. (G-H) Fangolitas carbonosas de las facies Fho.

Facies Fho: Fangolitas carbonosas

Capas gruesas y muy gruesas de lodolitas laminadas carbonosas ricas en materia orgánica (**Fig 2.23 G-H**). Geometría tabular con contactos netos y gradacionales. Internamente, algunos estratos presentan transiciones a niveles con menor contenido de material orgánico. Desarrollo de

concreciones elípticas muy alargadas y achatadas con núcleos de agregados piritosos. También se presenta formación de pirita framboidal y estructuras por actividad microbiana (**Fig 2.24 B-C**). Se observa en esta facies la presencia de gran abundancia de camarones almeja interlámina, y en las concreciones, también hay presencia de troncos carbonizados (**Fig 2.24 D**). Esta facies Fho se presenta en la parte media de la Formación Bocas y en la parte inferior y superior de la Formación Montebel.

Interpretación: Las condiciones anaeróbicas de un ambiente sedimentario son fundamentales en el enriquecimiento y conservación de la materia orgánica que se observa en esta facies. Sin embargo, otro factor fundamental para preservar rocas sedimentarias de grano fino ricas en materia orgánica es el bajo aporte terrígeno (Wang et al., 2021). Por otra parte, la ausencia de bioturbación sugiere condiciones deficientes de oxigenación en el fondo (Allen y Collison, 1986; Kelts, 1988; Liutkus et al., 2010). Así mismo, la pirita diagenética presente en esta facies pudo formarse debido a la reducción de sulfato en el sedimento carbonoso debajo de una columna de agua disóxica (Goldhaber et al., 1977). Estas rocas se interpretan como alta acumulación de material orgánico en un ambiente somero de baja energía, restringido y con bajo aporte clástico.

Facies F(S)pg: Fangolitas y areniscas gris verdosas con marcas de raíces

Esta facies se compone de capas gruesas a muy gruesas tabulares con bases netas planas o irregulares. Texturalmente son lodolitas y areniscas de grano muy fino, ligeramente lodosas, de color gris a gris verdoso (**Fig 2.25 A**). Su estructura es masiva o en ocasiones presenta relictos de laminación horizontal. Posee esporádica presencia de camarones almeja. Estas litologías presentan rasgos pedogenéticos entre los que se destacan rizohalos de coloraciones amarillentas-anaranjadas, en menor medida grises; raíces carbonizadas y glóbulos pedogenéticos irregulares color amarillento-anaranjado (**Fig 2.25 B-H**). Esta facies se desarrolla en la parte media y superior de la Formación Bocas y en la parte inferior y superior de la Formación Montebel.

Interpretación: Esta facies se interpreta como depósitos primarios alterados por pedogénesis. Los sedimentos previamente depositados han sido sobreimpresos por el crecimiento de vegetación, borrando parcial o totalmente las estructuras sedimentarias originales (Retallack, 2001). Sin embargo, la litología fina y la presencia de conchostracos sugieren ambientes tranquilos de baja energía donde posteriormente las estructuras sedimentarias son obliteradas por las plantas.

La coloración gris oscura y gris verdosa de las facies F(S)pg indica que los paleosuelos se desarrollaron en condiciones reductoras con sustratos muy saturados en agua. Estas características son típicas de los paleosuelos *gleyed* (Kraus y Hasiotis, 2006; Tabor et al., 2017). Así mismo, la preservación de raíces carbonizadas indica condiciones anaeróbicas típicas de paleosuelos mal

drenados (Kraus y Hasiotis, 2006). Las anteriores características permiten clasificar estos paleosuelos como *gleyed protosols* en el sentido de Mack et al. (1993) y Tabor et al. (2017).



Figura 2.24 (A) Fangolitas carbonosas de la facies Fho. (B) Agregados de pirita en facies Fho. (C) Estructuras arrugadas por actividad microbiana en facies Fho (D) Tronco carbonizado en la Facies Fho. (E-G) Apariencia en afloramiento de facies L. (H) Microfotografía de sección delgada. Biomicrita de ostrácodos de la Facies L.

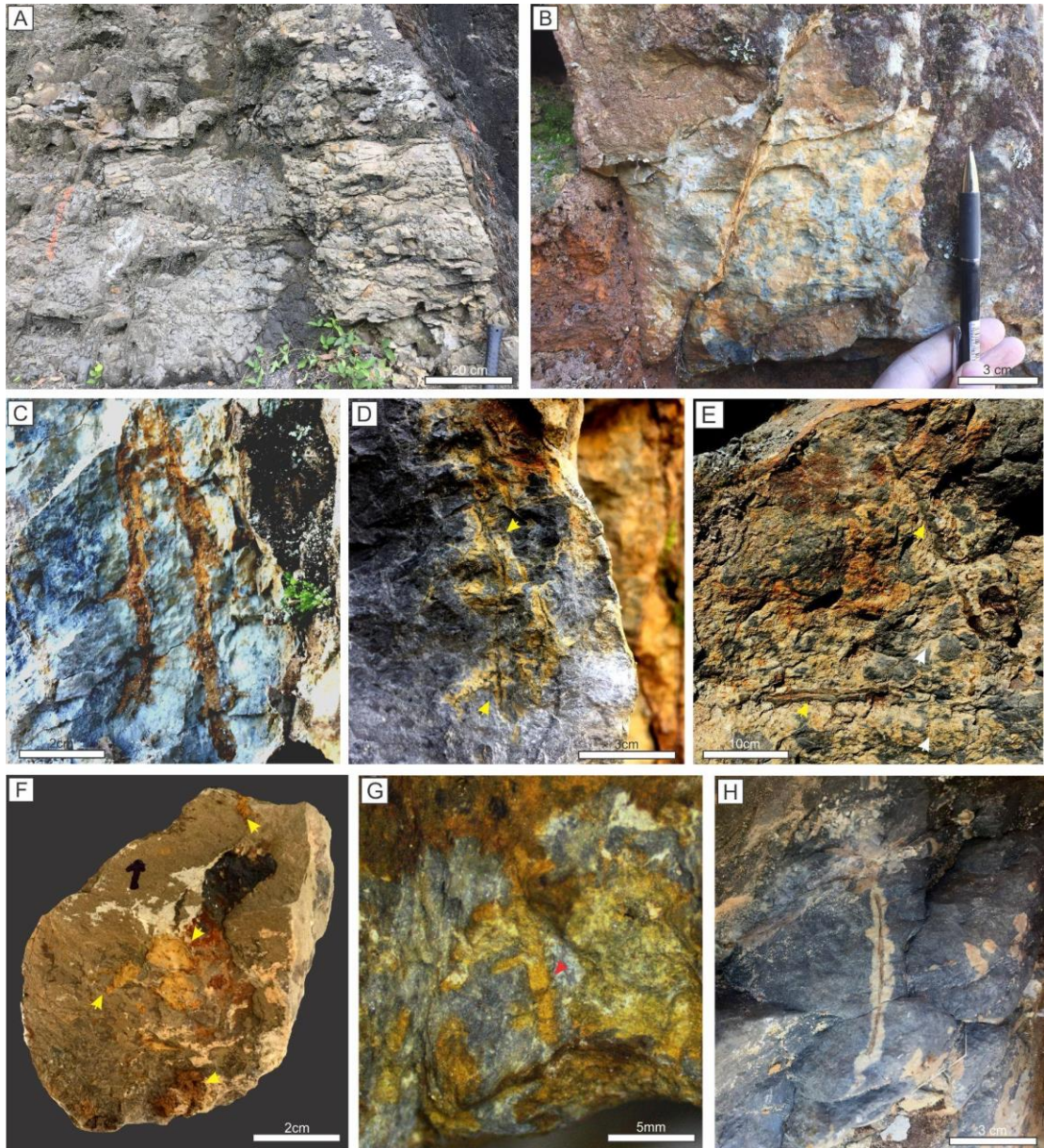


Figura 2.25 (A) Vista de afloramiento de paleosuelos de la facies F(S)pg. Nótese el limitado desarrollo de horizontes pedogenéticos. (B-C) Rizohalos de coloración amarillento-anaranjado en Facies F(S)pg. (D-E) Relictos de raíces carbonizadas (rizolitos) en la Facies F(S)pg. (F) Glóbulos pedogenéticos color amarillo-anaranjado. (G) Rizohalo de coloración amarillento-anaranjado. (H) Relictos de raíz carbonizada (rizolito) en la Facies F(S)pg.

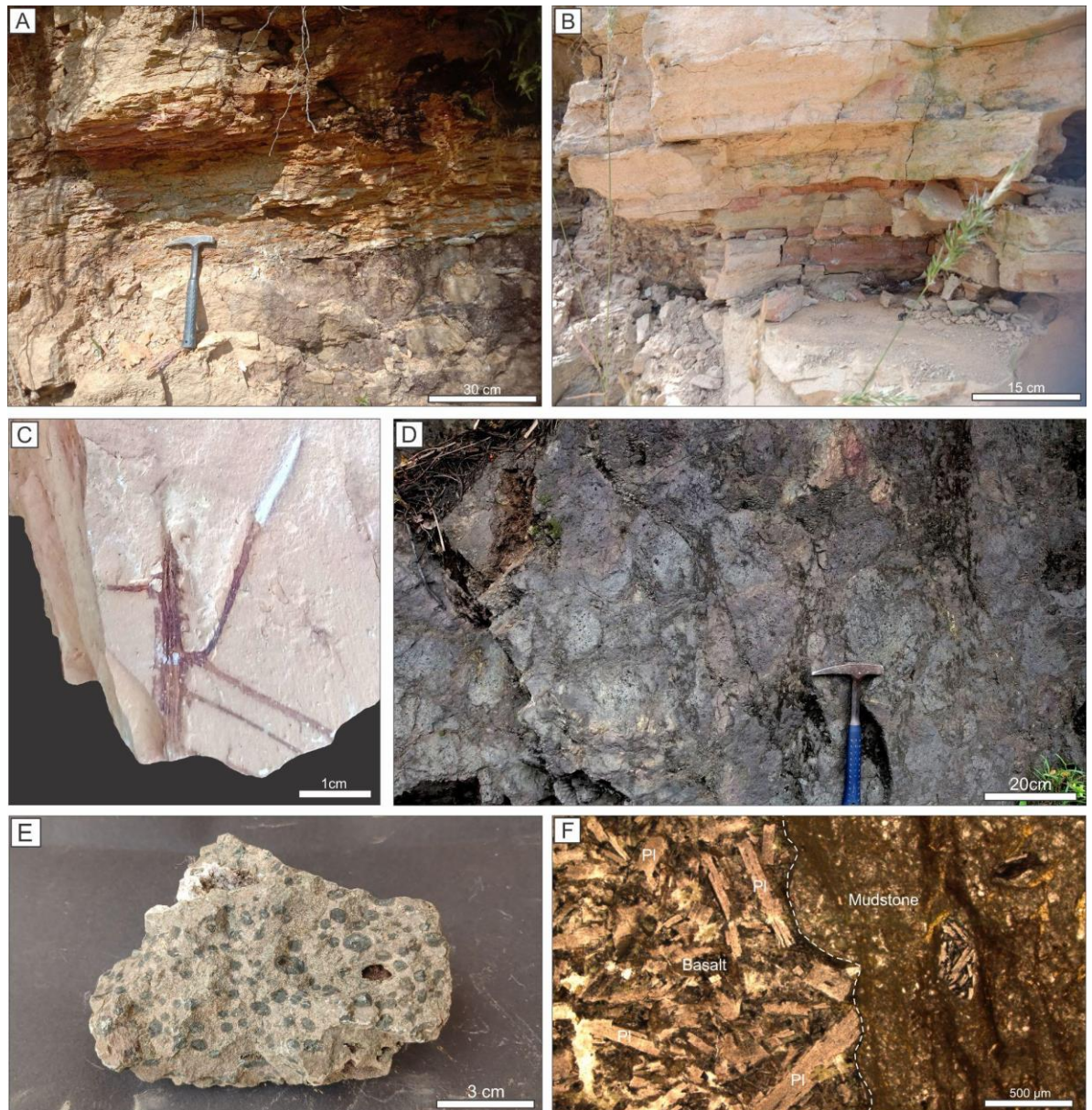


Figura 2.26 (A-B) Vista de afloramiento de la Facies F(S)pr. (C) Rizohalos de color marrón-rojizo en la Facies F(S)pr. (D) Vista de afloramiento de basaltos almohadillados de la facies B. (E) Basalto con desarrollo de vesículas por escapes de gas. Facies B. (F) Microfotografía de basalto en contacto con sedimentos. Pl: plagioclasa.

Facies F(S)pr: Fangolitas y areniscas beige rojizas con marcas de raíces

Capas medias a gruesas tabulares de fangolitas beige rojizas y areniscas muy finas (**Fig 2.26 A-B**). Las estructuras sedimentarias son masivas u ocasionalmente con laminación plana-paralela. El contenido paleontológico se caracteriza por camarones almeja, ostrácodos y dientes asociados a posibles fitosaurios. En estas facies se identifica la presencia de rizohalos que muestran tonos marrón-rojizos (**Fig 2.26 C**). Esta facies se desarrolla en la parte media y superior de la Formación Montebel.

Interpretación: Esta facies se interpreta como depósitos primarios posteriormente modificados por procesos de pedogénesis. La vegetación en crecimiento sobre los sedimentos previamente depositados generó una sobreimpresión que, en muchos casos, borró parcialmente las estructuras sedimentarias originales (Retallack, 2001). La granulometría fina, junto con la presencia de restos de invertebrados de agua dulce y posibles dientes de fitosaurios, sugiere que estos depósitos se originaron primariamente en cuerpos temporales de agua muy someros y de baja energía. Por otra parte, la coloración de los paleosuelos y rizolitos observados en esta facies (F(S)pr) es indicativa de condiciones moderadamente bien drenadas y con un mayor potencial oxidante (Kraus y Hasiotis, 2006; Tabor et al., 2017), lo que indicaría la estacionalidad de estos cuerpos de agua.

3.1.2.5 Facies carbonáticas

Facies L: Biomicrita de ostrácodos

Se caracteriza por capas gruesas y muy gruesas de calizas gris oscuras tipo mudstone y en sección delgada clasificada como biomicrita de ostrácodos. Los contactos entre capas son netos planares y su geometría es tabular (**Fig 2.24 E-G**). La roca está compuesta esencialmente de fragmentos aloquímicos de valvas pequeñas de ostrácodos *Darwinulocopina* (posiblemente juveniles) en una matriz lodosa calcárea (**Fig 2.24 H**). En esta facies también se identifican pequeños fragmentos de plantas carbonizadas. Esta facies se presenta en la parte media de la Formación Bocas.

Interpretación: Los ostrácodos *Darwinulocopina* tienen una ecología restringida a ambientes de agua dulce (Webb, 1979; Sohn, 1988; Tasch, 1987; Carignano et al., 2020). Sumado a esto, la granulometría fina sugiere que esta facies fue depositada en cuerpos de agua someros y restringidos, con bajo aporte detrítico, donde se acumularon y murieron gran cantidad de ostrácodos sin presentar un aparente transporte. Por otra parte, la abundancia de valvas de ostrácodos de pequeño tamaño (posibles organismos juveniles) podría sugerir que las condiciones ambientales eran estresantes para su crecimiento.

3.1.2.6 Facies volcánicas

Facies B: Basaltos almohadillados mezclados con sedimentos

La facies (B) se caracteriza por la presencia de basaltos con estructuras masivas y almohadilladas (**Fig 2.26 D**), con una textura porfirítica y amigdalara. El análisis de secciones delgadas revela una textura porfídica e intergranular, caracterizada por microfenocristales de plagioclasa (**Fig 2.26 F**). Se observan clinopiroxenos cloritizados, epidota, minerales opacos y vidrio en los intersticios de las plagioclasas. Los basaltos con textura amigdalara poseen cavidades de un promedio de 3 a 5 mm, típicamente rellenas de epidota, carbonatos y zeolitas (**Fig 2.26 E**). En algunos sectores de la sucesión se observa una mezcla de basaltos y sedimentos (peperitas). Esta facies se ubica en la parte superior de la Formación Bocas.

Interpretación: La presencia de estructuras almohadilladas indica que esta facies se originó a partir de una lava de composición básica y de baja viscosidad, que interactuó con un cuerpo de agua. Por otra parte, esta interacción favoreció la mezcla de la lava con los sedimentos disponibles en el fondo. La abundante formación de amígdalas de los cuerpos basálticos se interpreta como resultado del escape de gases durante el enfriamiento y la solidificación del magma (e.g., Moore y Schilling, 1973; Palinkaš et al., 2008).

3.1.3 Asociaciones de facies y ambientes depositacionales

Tabla 2.2 Asociación de facies y ambientes depositacionales.

Asociación de facies	Facies diagnósticas	Facies secundarias	Subambiente
AF1	F, Sm-Sh, Smm, Gmm, HSF	Sfr, Sfd	Ambiente lacustre profundo. Depósitos de lagos relativamente profundos, probablemente estratificados.
AF2	FSm	Sm	Ambiente de lacustre somero de aguas abiertas (<i>Open-water shallow lake</i>)
AF3	Srw, Sm, Smm	Sh	Ambiente lacustre litoral. Influencia de deltas litorales de pequeña escala (<i>small-scale littoral deltas/shallow-water deltas</i>)
AF4	Fho, L	FSm	Ambiente de pantanos o ciénagas
AF5	F(S)pg, F(S)pr	FSm	Ambiente lacustre marginal. Depósitos de los márgenes fluctuantes de lagos
AF6	B		Cuencas con adelgazamiento cortical significativo vinculadas a vulcanismo fisural. Vulcanismo subacuático, coladas basálticas mezcladas con sedimentos.

3.1.3.1 Asociación de Facies 1: Lago Profundo

Esta asociación está compuesta predominantemente por facies de grano fino (F), intercaladas con areniscas (Smm, Sm, Sh, Sfr, Sfd), depósitos heterolíticos (HFS) y, en menor proporción, conglomerados (Gmm).

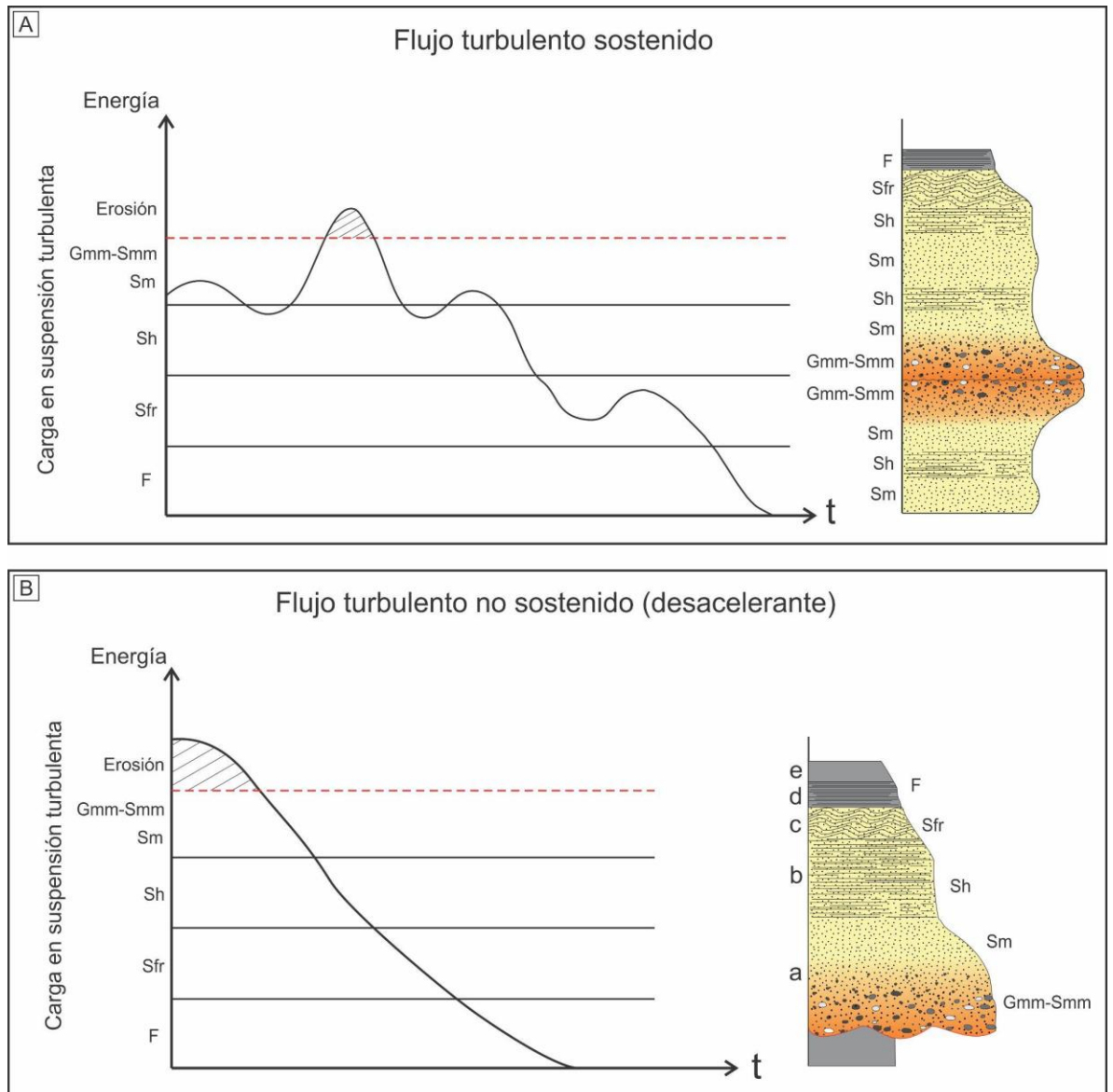


Figura 2.27 (A) Curva idealizada de un flujo turbulento sostenido y estructuras sedimentarias que podría formar. (B) Curva idealizada de un flujo turbulento desacelerante (no sostenido) y estructuras sedimentarias que podría formar (turbidita clásica *sensu* Bouma, 1962). Esta figura está inspirada en la información y aportes de los trabajos de Bouma (1962), Mutti (1992), Mutti et al. (1996), Zavala et al. (2011) y Zavala (2020).

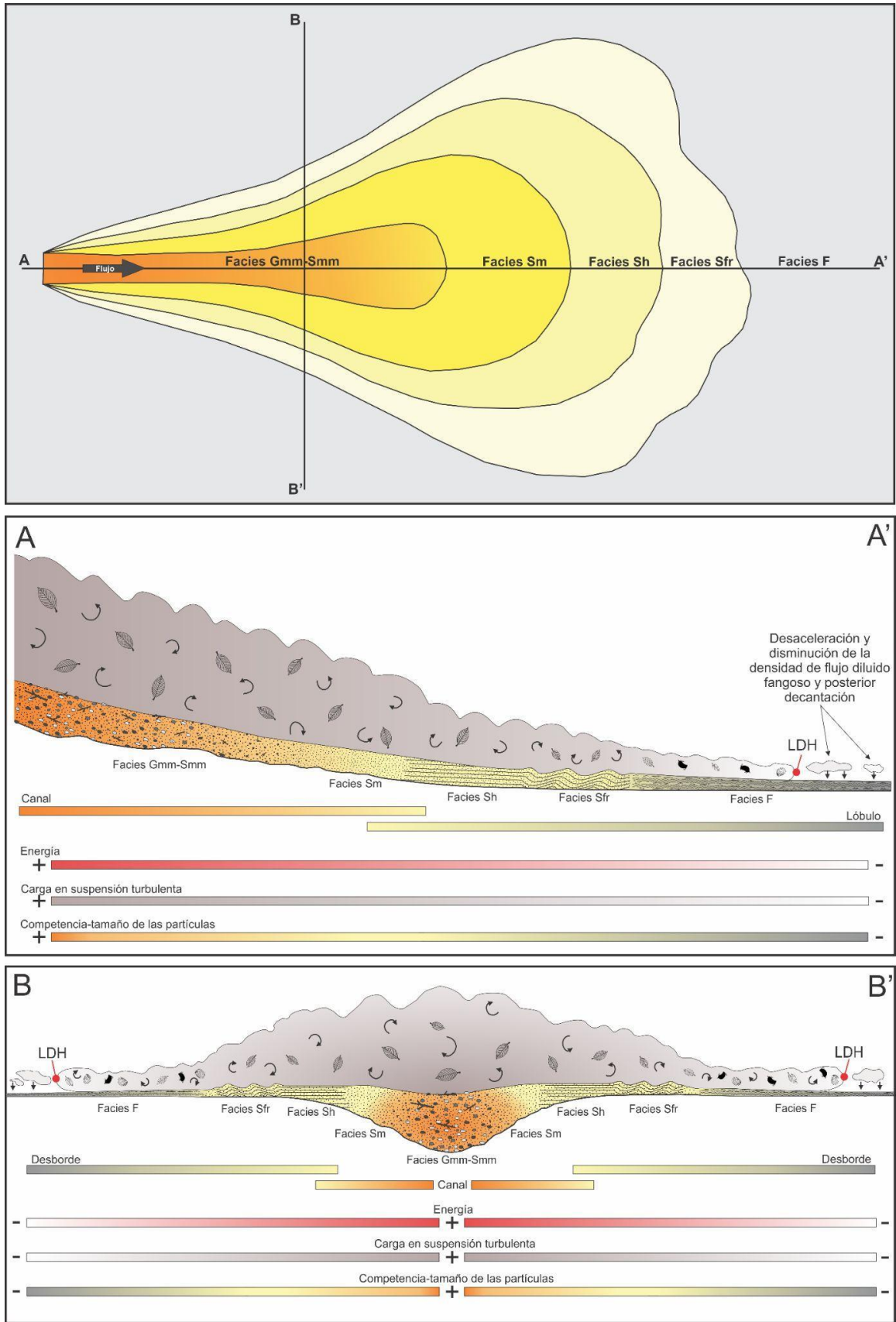


Figura 2.28 Modelo idealizado del desarrollo de un canal y lóbulo hiperpícnico y sus facies genéticamente relacionadas en ambientes lacustres profundos. La variación lateral de las facies está relacionada con la progresiva pérdida de energía y carga en suspensión turbulenta del flujo. El flujo hiperpícnico pierde energía por la progresiva disminución de la

pendiente en su recorrido hacia las partes más profundas de la cuenca, ya que es un flujo impulsado por la gravedad. La carga o fracciones más gruesas son depositadas en las zonas proximales del ambiente profundo (canales hiperpícnicos) y los materiales más finos siguen su recorrido alcanzando distancias mayores con un menor gradiente topográfico (lóbulos y depósitos de desborde). El límite de densidad hiperpícnico (LDH) corresponde a la mínima densidad que debe tener el flujo hiperpícnico diluido para poder seguir movilizándose. Cuando la densidad del flujo se iguala a la densidad del agua y/o el gradiente topográfico es mínimo para que la gravedad pueda seguir acelerando, el flujo hiperpícnico se detiene y su material decanta. Este modelo está inspirado en la información y aporte de los trabajos de Bouma (1962), Mutti (1992), Mutti et al. (1996), Schieber et al. (2007), Baas et al. (2009), Zavala et al. (2011), Schieber (2016) y Zavala (2020).

Los arreglos faciales de la sucesión, donde dominan las facies conglomerádicas (Gmm) y areniscosas (Smm, Sm, Sh, Sfr, Sfd) indican una génesis relacionada con flujos turbulentos sostenidos (**Fig 2.27 A**). Se interpreta que estos flujos fueron generados por descargas hiperpícnicas provenientes de sistemas fluviales, en los que la mezcla de agua y sedimentos presentaba una densidad superior a la del cuerpo lacustre receptor (e.g., Mutti et al., 1996; Mulder y Alexander, 2001; Alexander y Mulder, 2002; Zavala, 2020). Estos flujos tienen la capacidad de ser sostenidos, recorrer grandes distancias y alcanzar las zonas más profundas de la cuenca (Mutti et al., 1996; Zavala et al., 2011; Zavala, 2020). Además, las facies gravosas y areniscosas de esta asociación contienen componentes extracuencales, como fragmentos de plantas, lo cual refuerza la interpretación de un origen hiperpícnico (Zavala y Arcuri, 2016).

De esta manera, las facies Gmm y Smm se interpretan como relleno de canales hiperpícnicos desarrollados en un ambiente lacustre profundo, mientras que las facies areniscosas Sm, Sh, Sfr y Sfd corresponden a los lóbulos hiperpícnicos y depósitos de desborde, genéticamente asociados a dichos canales (**Fig 2.28**). Esta relación refleja una pérdida progresiva de energía y competencia del flujo, donde las posiciones más proximales y energéticas están representadas por los depósitos de canal (Gmm, Smm), en tanto que las zonas más distales corresponden a facies generadas por flujos de menor energía con una disminución progresiva del tamaño de grano y la carga en suspensión turbulenta (Sm, Sh, Sfr, F; **Fig 2.28**). Adicionalmente, la facies con estructuras de deformación blanda asociada (Sfd) evidencia la rápida acumulación de estos sedimentos areniscosos en el sistema.

Las facies de fangolitas oscuras (F) también podrían interpretarse como el resultado de flujos fangosos transportados por suspensión turbulenta. La presencia de cambios transicionales verticales en las estructuras sedimentarias, sugiere que fueron depositadas por flujos hiperpícnicos fangosos sostenidos. Estas facies representarían las zonas más profundas y distales de la cuenca, donde se acumulan los sedimentos más diluidos y de menor energía asociados a descargas hiperpícnicas fangosas (**Fig 2.28**). Adicionalmente, la presencia de ostrácodos, camarones almeja y pequeños fragmentos de hojas con una visible orientación en esta facies, evidencia que estos

flujos hiperpícnicos fangosos tuvieron la capacidad de arrastrar y/o transportar pequeños fragmentos de invertebrados y material vegetal. La identificación de trazas de escape y estructuras de deformación blanda en las facies finas, indica la rápida acumulación de estos sedimentos finos.

Por otro lado, las facies heterolíticas (HFS) se interpretan como turbiditas intracuencales generadas por pequeños colapsos gravitacionales en zonas de talud o sectores con alta pendiente dentro del ambiente profundo. A diferencia de las facies de origen hiperpícnico con material extracuencal, estas facies muestran ausencia de dicho material y una sucesión de estructuras sedimentarias características de flujos desacelerantes no sostenidos, representadas por secuencias incompletas de Bouma (1962), particularmente Ta-d y Tb-d (**Fig 2.27 B**).

3.1.3.2 Asociación de Facies 2: Lacustre somero de aguas abiertas (Open-water shallow lake)

Esta asociación consiste en facies de fangolitas y limolitas de color gris oscuro y gris verdoso, intercaladas con areniscas lodosas (facies FSm). Estas facies forman estratos tabulares gruesos a muy gruesos con estructura masiva o laminación difusa, que contienen esporádicamente trazas de *Palaeophycus* isp. Entre los fósiles comunes se presentan camarones almeja, ostrácodos darwinulocopinos, bivalvos uniónidos y fragmentos de plantas.

La presencia de invertebrados como camarones almeja, ostrácodos Darwinulocopina y bivalvos Unionidae sugiere condiciones de agua dulce. Se ha observado que los lamelibranquios Unionidae prosperan en lagos poco profundos con sedimentos fangosos y presentan comportamiento parasitario en su etapa larvaria, estrechamente ligados a peces de agua dulce (Graf y Cummings, 2007). De la misma manera, la presencia de *Palaeophycus* se ha documentado en sucesiones lacustres y se ha reportado en ambientes poco profundos (Metz, 1996; Buatois y Mangano, 2007). Las características litológicas de los sedimentos finos, junto con el conjunto fósil, sugieren que esta asociación de facies se acumuló por la decantación de material fino en un ambiente lacustre de aguas abiertas poco profundo con condiciones de baja energía y sin influencia del oleaje (**Fig 2.29 A**). Así mismo, la presencia de laminaciones discontinuas en estas facies también sugiere la participación de flujos hiperpícnicos fangosos.

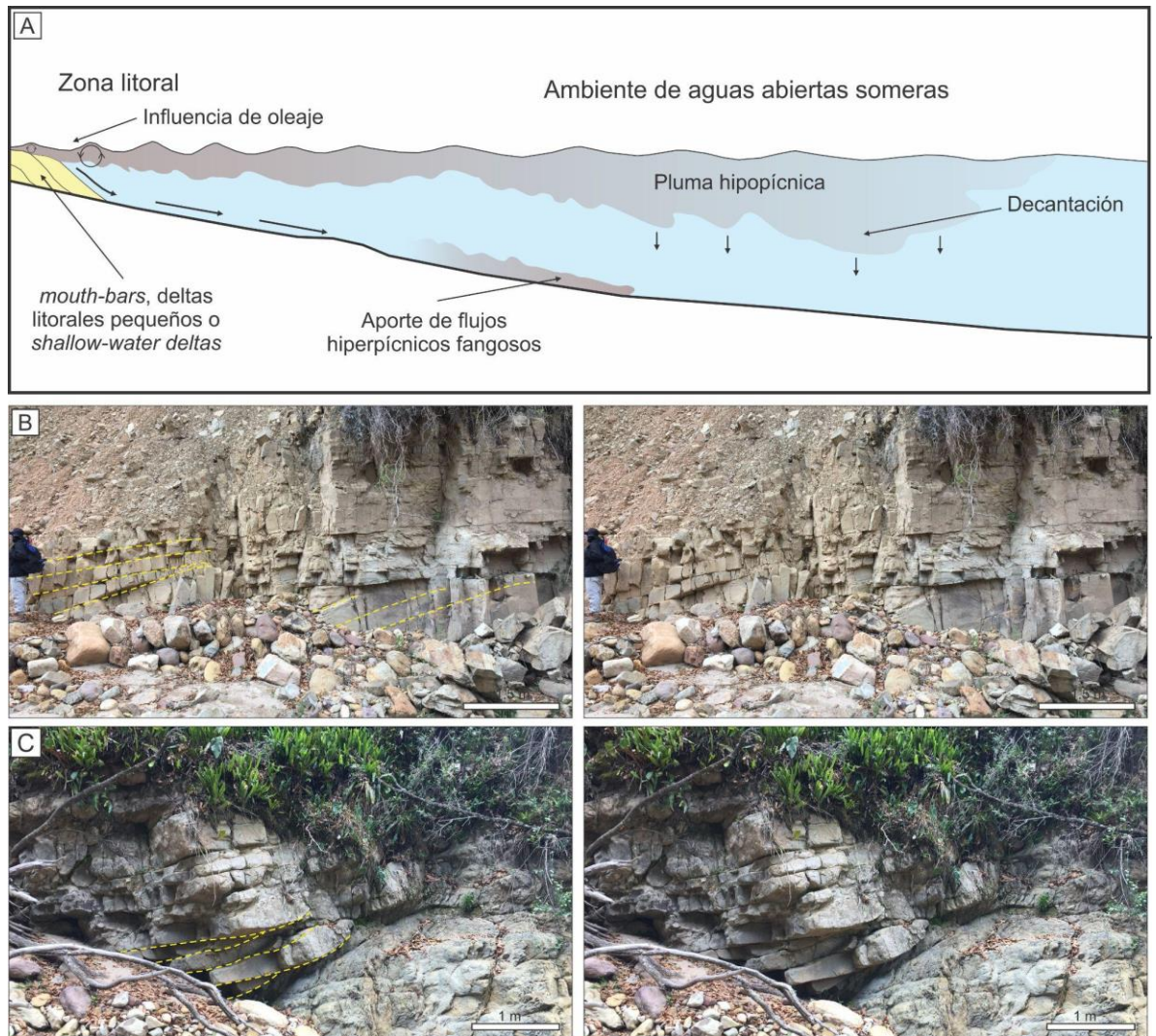


Figura 2.29 (A) Ambiente litoral y ambiente lacustre somero de aguas abiertas. El principal aporte de sedimentos de aguas abiertas someras es por la decantación de material fino derivado de plumas hipopícnicas y menor participación por flujos fangosos. La zona litoral se caracteriza por influencia de oleaje y progradación de pequeños deltas litorales o *shallow-water deltas*. (B-C) Desarrollo de pequeños cuerpos sigmoidales generados por la progradación de barras de desembocadura (*mouth-bars*). Las líneas amarillas marcan las superficies de acreción de las barras.

3.1.3.3 Asociación de Facies 3: Deltas litorales de pequeña escala

Esta asociación consiste en estratos medianos a muy gruesos de geometría lobular, cuneiforme y sigmoidal con superficies amalgamadas. Las facies de esta asociación consisten en areniscas masivas y laminadas (Sm-Sh), areniscas masivas con intraclastos de fangolitas (Smm), areniscas bioturbadas (Smb) y areniscas con ondulitas simétricas (Srw).

El desarrollo de capas areniscosas amalgamadas con formas lobuladas, cuneiformes y sigmoidales, junto con facies masivas (Smm, Sm), laminadas (Sh) y bioturbadas (Smb), se interpreta como indicativo de depósitos de barras de desembocadura (*mouth-bars*) y rellenos de canal, generados por la progradación de frentes deltaicos. El reducido tamaño de los cuerpos sigmoidales asociados a las barras de desembocadura (**Fig. 2.29 B-C**) sugiere que se formaron en

pequeños deltas litorales o deltas de aguas someras (*shallow-water deltas*) (Olsen, 1988; Tānavsuu-Milkeviciene et al., 2017; Zavala et al., 2022; Yang et al., 2023). Asimismo, la presencia de trazas de *Skolithos* indica condiciones energéticas y ambientales con adecuada oxigenación y disponibilidad de alimento, lo que habría permitido ventanas de colonización para organismos suspensívoros. Finalmente, el desarrollo de facies con ondulitas simétricas (Srw) dentro de la asociación señala la reelaboración del sustrato arenoso por acción del oleaje en la zona litoral lacustre (Fig. 2.29 A).

3.1.3.4 Asociación de Facies 4: Pantanos/ciénagas

Esta asociación se caracteriza por la presencia de lutitas carbonosas (Fho), que contienen restos de camarones almeja y fragmentos carbonizados de madera, así como calizas (L) con abundantes ostrácodos darwinulocopinos y restos de material carbonoso.

La presencia de pelitas carbonosas sugiere alto aporte de material orgánico y bajo aporte detrítico en condiciones reductoras. Estas dos variables en el entorno sedimentario juegan un papel fundamental en la acumulación y preservación de materia orgánica (Wang et al., 2021). Adicionalmente, la presencia de camarones almeja indica un entorno de agua dulce.

Por su parte, las calizas (biomicritas) ricas en ostrácodos con presencia de material carbonoso también sugieren ambientes reductores con bajo aporte clástico en un entorno de agua dulce. Esto es sustentado por la presencia de ostrácodos darwinulocopinos, que son típicos de agua dulce (Sohn, 1988; Carignano et al., 2020).

Las anteriores evidencias sugieren que las facies Fho y L de esta asociación se depositaron en ambientes pantanosos o de ciénagas de baja energía, restringidos y con alto contenido orgánico, donde el aporte clástico fue limitado. Esta interpretación coincide con estudios previos que describen asociaciones de fangolitas carbonosas y calizas ricas en ostrácodos en sucesiones lacustres (Gore, 1986; Olsen et al., 1991; Prámparo et al., 2005; Zavala et al., 2022).

La presencia de facies calizas (L) podría reflejar fases de contracción del sistema lacustre. En estos ambientes, el equilibrio entre la evaporación y el aporte de agua meteórica controla la estabilidad del hábitat y la abundancia de invertebrados (Laprida y Ballent, 2008). De hecho, en registros lacustres se han documentado eventos de “mortalidad masiva” o concentraciones inusualmente altas de ostrácodos, comúnmente asociados a cambios abruptos en la composición química del agua producidos por el incremento de la salinidad a causa de la evaporación y la reducción del volumen del cuerpo de agua (Prámparo et al., 2005).

3.1.3.5 Asociación de Facies 5: Lacustre marginal

Esta asociación se caracteriza por la presencia de limolitas y areniscas muy finas de color gris y gris verdoso (F(S)pg) y, en menor proporción, por limolitas arenosas y limolitas pardas y rojizas (F(S)pr). Estas facies exhiben el desarrollo de paleosuelos (presencia de raíces y rizohalos) y un contenido fosilífero esporádico, compuesto por restos de camarones almeja, ostrácodos darwinulocopinos y posibles dientes de fitosaurios.

Los paleosuelos presentes en esta asociación corresponden principalmente a protosuelos diferenciados según sus condiciones de formación: los desarrollados en la facies F(S)pg muestran características *gleyed*, asociadas a sustratos altamente saturados en agua; en contraste, los formados en la facies F(S)pr reflejan un mayor potencial oxidante y condiciones moderadamente bien drenadas.

La combinación de litología, fósiles y características paleoedáficas sugiere que esta asociación se originó en cuerpos de agua someros, como estanques o zonas encharcadas (*marginal ponded water bodies*) con crecimiento de plantas en un ambiente marginal lacustre. La presencia de paleosuelos mal drenados indica condiciones de saturación persistente y niveles freáticos elevados, característicos de tierras bajas marginales a los lagos. Sin embargo, la presencia de paleosuelos con mejor drenaje apunta a episodios intermitentes de desecación y/o descenso del nivel freático.

3.1.3.6 Asociación de Facies 6: Vulcanismo Subacuático

Esta asociación corresponde a las facies (B), caracterizadas por basaltos masivos y almohadillados mezclados con sedimentos. Estas características sugieren que los flujos de lava basálticos se enfriaron bajo el agua e interactuaron con los sedimentos del fondo, dando lugar a la formación de peperitas en un ambiente lacustre. En este contexto, los derrames basálticos evidencian un magmatismo fisural, el cual refleja un notable adelgazamiento cortical en la cuenca.

3.1.4 Reconstrucción paleoambiental

Durante el Triásico Tardío, el noroeste de Gondwana presentó una configuración tectónica compleja que incluyó *rifting* intracontinental (asociado con la disgregación de Laurasia y Gondwana) y, de manera simultánea, una extensión tipo *back-arc* a lo largo de un margen de subducción ubicado al oeste de Pangea (Cochrane et al., 2014; Spikings et al., 2015, 2016; Müller et al., 2016; Spikings y Paul, 2019; Gómez et al., 2021; Piraquive et al., 2021; Toro-Toro et al., 2021; Bustamante et al., 2023) (ver Fig 2.30 y 2.31). Los datos geoquímicos de rocas magmáticas a lo largo de Colombia y Ecuador sugieren una extensión de *back-arc* y fusión de la corteza (formación de *anatectites* peraluminosas) entre los 240-225 Ma y la posterior fragmentación

intracontinental y formación de una litosfera oceánica entre los 225-216 Ma (Cochrane et al., 2014; Spikings et al., 2015, 2016; Spikings y Paul, 2019) (**ver Fig 2.30 y 2.31**).

Esta fragmentación del noroeste de Gondwana por procesos de *rifting* produjo el desprendimiento de pequeños bloques continentales, que posteriormente fueron trasladados hacia el noroeste por una subducción oblicua y actualmente hacen parte de terrenos amalgamados en Centroamérica (Weber et al., 2007; Cochrane et al., 2014; Spikings et al., 2015, 2016; Silva-Romo et al., 2015; Spikings y Paul, 2019; Caballero-Miranda et al., 2023) (**ver Fig 2.30 y 2.31**). En este contexto, los datos geoquímicos de las rocas volcánicas de la Formación Bocas proporcionados por Toro-Toro et al. (2021) también se orientan a este mismo escenario tectónico, con un vulcanismo relacionado a un ambiente de extensión intracontinental de *back-arc* (**Fig 2.31**).

Para la Cordillera Oriental, se ha documentado la actividad de fallas normales asociadas con los sistemas de fallas de Bucaramanga y Boyacá durante el Mesozoico temprano (Kammer y Sánchez, 2006). Estas fallas se relacionan con la subsidencia y la formación de diversas subcuencas de tipo *rift*, separadas por altos estructurales (Kammer y Sánchez, 2006). En este marco tectónico, las diferentes evidencias, tanto geoquímicas como estructurales, apuntan a que en la Cordillera Oriental se desarrollaron cuencas sedimentarias y vulcanismo simultáneo, en un ambiente tectónico asociado a extensión intracontinental con una importante influencia de subducción (**Fig 2.30**). Adicionalmente, las cuencas asociadas al Macizo de Santander muestran indicios de un marcado adelgazamiento cortical, evidenciado por un magmatismo bimodal, representado por flujos basálticos y tobas riolíticas registradas en la Formación Bocas (e.g., Bogotá y Mendoza, 1976; Alarcón et al., 2020; Toro-Toro et al., 2021).

Otra evidencia que se alinea con una importante extensión intracontinental, se ve reflejada en los paleosuelos desarrollados en los ambientes lacustres marginales de las formaciones Bocas y Montebel, que se caracterizan por ser poco evolucionados (protosuelos), sin la presencia de horizontes pedogenéticos bien desarrollados. Esta situación sugiere una rápida acumulación sedimentaria y una elevada tasa de subsidencia en las cuencas, que impedían el desarrollo de superficies expuestas durante períodos prolongados (e.g., Kraus, 1999). En consecuencia, el enterramiento rápido limitó la evolución de paleosuelos más maduros.

El escenario tectónico descrito indica que las facies lacustres analizadas en este estudio para las formaciones Bocas y Montebel se depositaron de manera sincrónica en dos depocentros o subcuencas distintas durante el Noriano medio (para la interpretación de la edad, véase el Capítulo V). Estas subcuencas se desarrollaron en un contexto de extensión intracontinental con marcada influencia de subducción, asociado a las primeras etapas de la fragmentación de Pangea.

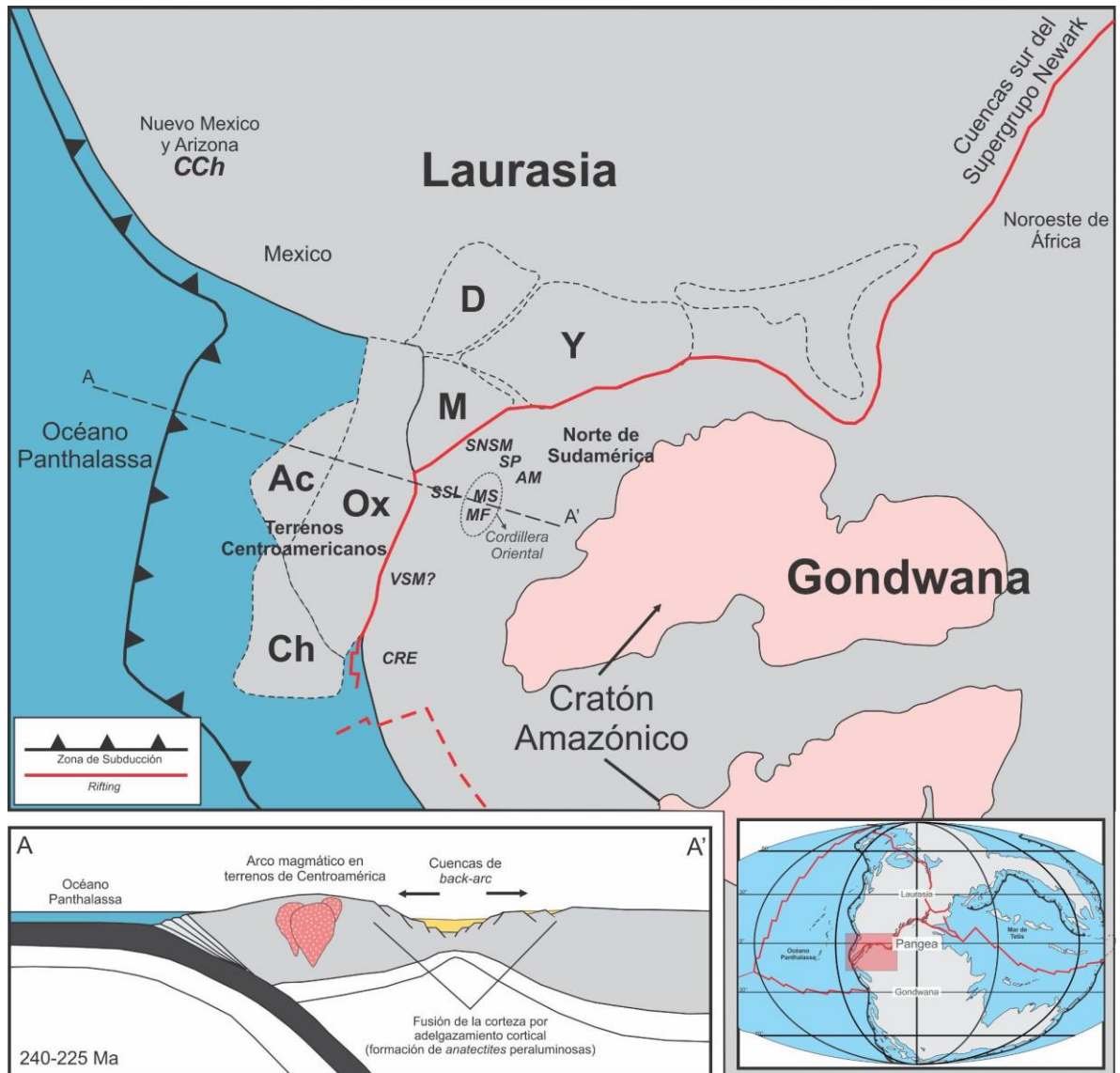


Figura 2.30 Reconstrucción paleogeográfica y configuración tectónica del noroeste de Gondwana y suroeste de Laurasia durante el Ladiniano-Carniano (240-225 Ma). Inicio de adelgazamiento cortical por extensión de *back-arc*. Tomado y modificado de Weber et al. (2007), Cardona et al. (2010), Cochrane et al. (2014), Spikings et al. (2015, 2016), Silva-Romo et al. (2015), Spikings y Paul (2019) y Caballero-Miranda et al. (2023). Abreviaciones: (Ac) Bloque Acatlán; (Ox) Bloque Oaxaquia; (Ch) Bloque Chortis; (M) Bloque Maya; (Y) Yucatán; (D) Delicias; (SNSM) Sierra Nevada de Santa Marta; (SP) Serranía del Perijá; (AM) Andes de Mérida; (SSL) Serranía de San Lucas; (OA) Ofiolita de Aburrá (Correa-Martínez, 2007; Restrepo et al., 2007); Cordillera Oriental representada por el (MS) Macizo de Santander y (MF) Macizo de Floresta; (VSM) Valle Superior del Magdalena; (CRE) Cordillera Real en Ecuador. El interrogante puesto en la figura para el VSM se debe a que actualmente no se tienen datos precisos sobre la paleolatitud de esta zona.

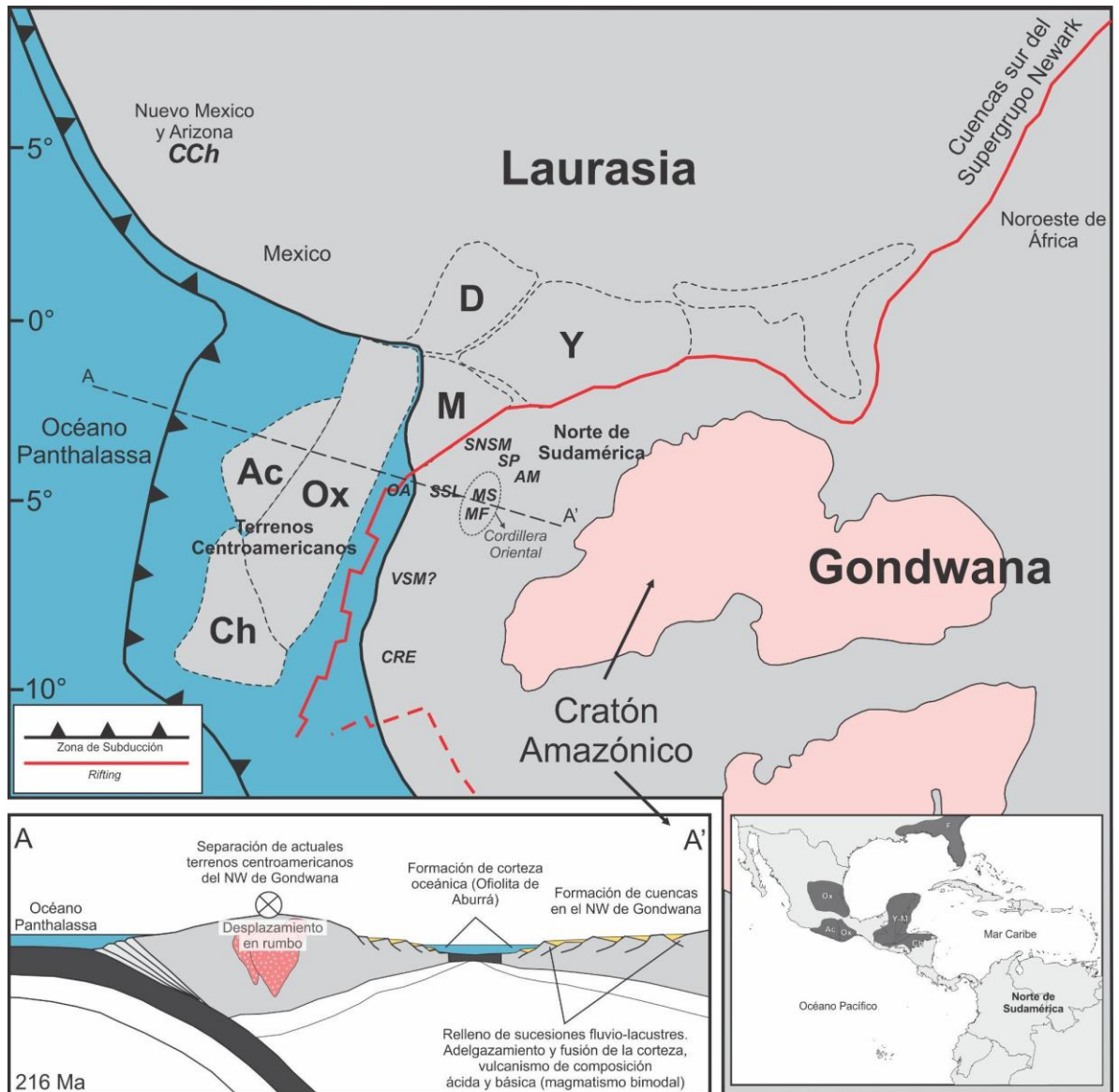


Figura 3.31 Reconstrucción paleogeográfica y configuración tectónica del noroeste de Gondwana y suroeste de Laurasia durante el Triásico Tardío (Noriano medio). Fragmentación de la corteza, formación de litosfera oceánica y desprendimiento de actuales terrenos centroamericanos del noroeste de Gondwana. Tomado y modificado de Weber et al. (2007), Cardona et al. (2010), Cochrane et al. (2014), Spikings et al. (2015, 2016), Silva-Romo et al. (2015), Spikings y Paul (2019) y Caballero-Miranda et al. (2023).

Las asociaciones de facies definidas para las formaciones Bocas y Montebel se interpretan como depósitos correspondientes a ambientes lacustres profundos, lacustres someros de aguas abiertas, pequeños deltas litorales, ciénagas o pantanos y sectores lacustres marginales. La sucesión y distribución de estas facies a lo largo de la historia deposicional de ambas unidades reflejan fluctuaciones en el nivel de los paleolagos (**ver Figuras 2.3 y 2.8**). Estas características sugieren que los sistemas lacustres tuvieron un carácter balanceado (*sensu* Bohacs et al., 2000), condición en la cual los lagos son altamente sensibles a variaciones rápidas de profundidad y se distinguen de los lagos sobrellenados, que desarrollan sucesiones predominantemente progradacionales (Bohacs et al., 2000; Benavente y Bohacs, 2024).

Los sistemas fluviales circundantes, deltas y abanicos aluviales funcionaron como los principales agentes de aporte de sedimentos a los cuerpos lacustres, especialmente durante períodos climáticos de alta pluviosidad (ciclo de expansión-*highstand*). Estos procesos generaron la entrada de flujos hiperpícnicos acompañados con material extracuencal (fragmentos de plantas) y el arrastre e incorporación de partículas por su paso (restos de organismos, erosión de sustratos fangosos), acumulándolos en las zonas más profundas de la cuenca. Simultáneamente, tuvo lugar la acumulación progresiva de sedimentos en taludes o zonas de alta pendiente, que provocó inestabilidad originando caídas de sedimentos y la formación de turbiditas intracuencales.

Los altos niveles de los lagos en periodos de alta precipitación probablemente causaron su estratificación, generando ambientes profundos de baja energía con condiciones anóxicas en el fondo, los cuales favorecieron la preservación de la materia orgánica y la sedimentación de materiales finos por decantación y flujos hiperpícnicos fangosos (**Fig 2.32 A**).

Durante períodos de escasa pluviosidad, el descenso del nivel lacustre provocó transformaciones ambientales, con la aparición de lagos someros y extensas zonas pantanosas. De forma coetánea, la exposición de áreas previamente sumergidas permitió la colonización vegetal, lo que dio lugar a la formación de extensos ambientes lacustres marginales. Estos lagos poco profundos recibieron un bajo aporte detrítico y presentaron una alta acumulación orgánica, la cual favoreció la formación de lutitas carbonosas en ambientes pantanosos. Además, se acumularon concentraciones significativas de ostrácodos en áreas restringidas que sugieren mortandades asociadas a condiciones ambientales estresantes, causadas por un posible aumento de la salinidad debido a la contracción del lago (ciclo de contracción-*lowstand*; **Fig 2.32 B**).

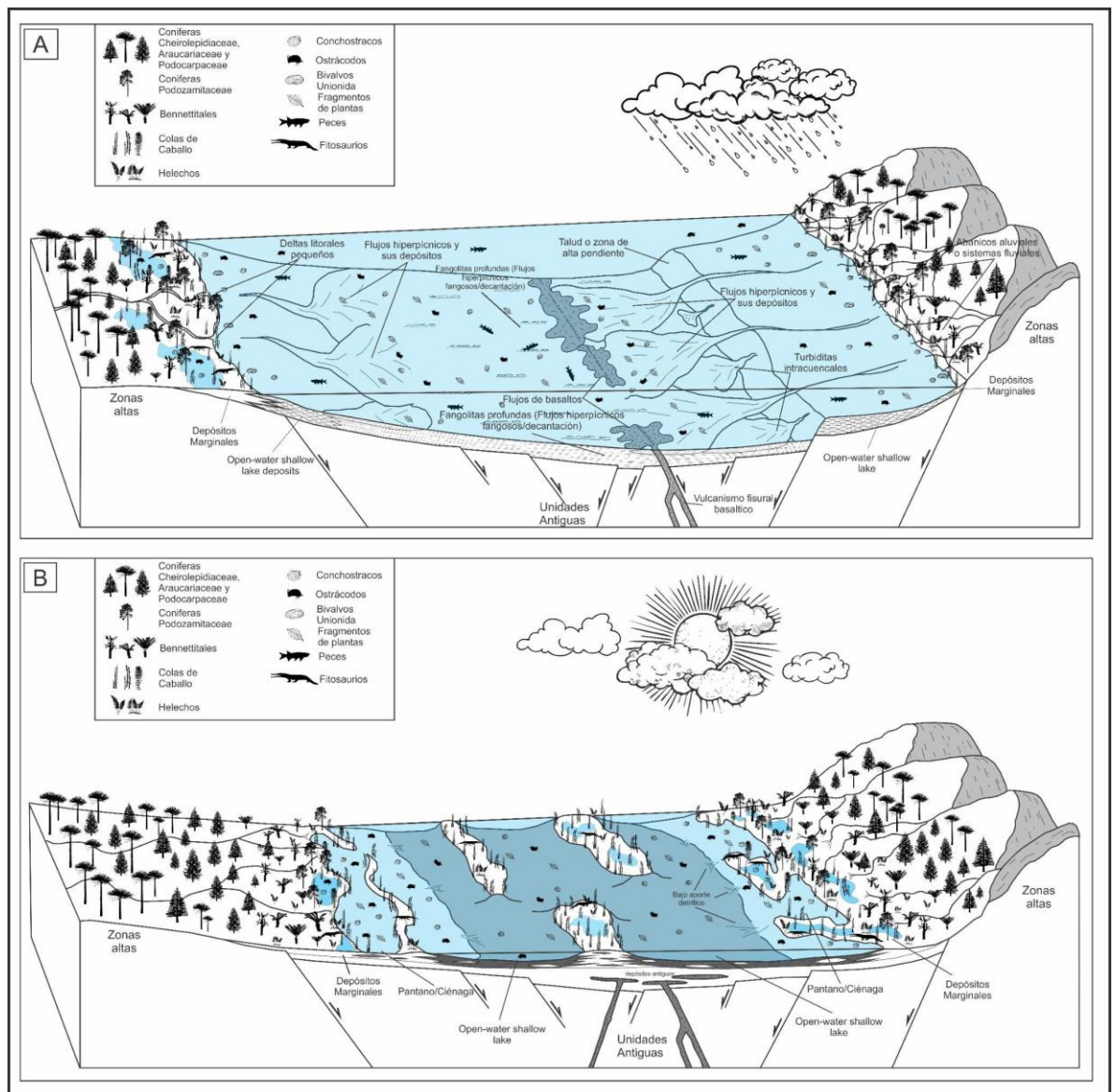


Figura 2.32 Reconstrucción paleoambiental de las formaciones Montebel y Bocas. (A) Ciclo de expansión (*highstand*); (B) Ciclo de contracción (*lowstand*). Siluetas de fósiles y plantas tomadas de <https://www.phylopic.org/>. Nota: El vulcanismo basáltico puede ocurrir en cualquier ciclo, ya sea de contracción o expansión. La formación de almohadillas solo depende de un cuerpo lacustre con la suficiente profundidad para que el magma entre en contacto bajo el agua.

Los ambientes lacustres ofrecieron hábitats favorables para una diversidad de organismos, incluidos camarones almeja (conchostracos), ostrácodos (Darwinulocopina), bivalvos (Unionida), peces (Actinopterygii) y arcosaurios (fitosaurios?). Esta diversidad de organismos, en especial todos sus invertebrados, indican condiciones de agua dulce (Webb, 1979; Tasch, 1987; Sohn, 1988; Martens et al., 1998; Stocker y Butler, 2013).

Los conjuntos paleoflorísticos identificados en ambas formaciones evidencian una notable diversidad taxonómica, reflejando la riqueza del ecosistema que rodeaba los lagos. En conjunto, la macro y microflora reportadas en este trabajo y en estudios previos (Langenheim, 1960; Remy et al., 1975; Toro-Toro et al., 2021), evidencian que las plantas que habitaron los márgenes de

estos cuerpos lacustres estaban dominadas principalmente por sphenopsidas (*Mesocalamites*, Sphenopsida indet., *Verrucosisorites* sp.), Ginkgoales, helechos (cf. *Cynepteris* sp., cf. *Wingatea* sp., *Onychiopsis* cf. *psilotoides*; *Piazopteris branneri*, *Coniopteris* sp., *Pecopteris* sp., *Asterotheca* sp., *Dictyophyllidites* sp., *Gleicheniidites* sp., *Concavisporites* sp., *Punctatosporites* cf. *scabratus*), pteridospermas (*Sagenopteris* cf. *nilssoniana*, *Vitreisporites* sp.), Bennettitales (*Zamites* sp., *Otozamites* sp. *Laurozamites* sp.), Cycadales (*Cycadopites* sp.) y coníferas (*Podozamites* sp., *Pagiophyllum* sp., *Brachyphyllum* sp., *Brachyphyllum hegewaldia*, *Classopollis* sp., cf. *Podocarpidites* sp.). En base a esta asociación paleoflorística y las evidencias litológicas (i.e., facies carbonosas y ambientes profundos) se sugiere un entorno caracterizado por condiciones cálidas y húmedas (**Fig 2.33**).



Figura 2.33 Reconstrucción paleoambiental aproximada de las formaciones Bocas y Montebel. Imagen creada con IA (Microsoft Copilot 2025).

3.1.5 Paleolatitud e implicaciones climáticas

3.1.5.1 Secuencias lacustres influenciadas por franjas climáticas latitudinales

Durante el Triásico Tardío, la configuración de la vasta masa continental de Pangea, en conjunto con los elevados niveles de CO₂ atmosférico, generó un marcado contraste estacional en las condiciones climáticas globales (e.g., Kutzbach y Gallimore, 1989; Parrish, 1993; Sellwood y Valdes, 2006; Preto et al., 2010; Tanner, 2018). Bajo este marco, los ambientes lacustres

(altamente sensibles a las variaciones climáticas) registraron patrones de sedimentación modulados tanto por los cambios en la insolación asociados a los ciclos astronómicos de Milankovitch (Olsen, 1986; Olsen y Kent, 1996, 2000; Whiteside et al., 2011; Kent et al., 2017), como por las variaciones en los cinturones climáticos originadas a partir de los desplazamientos latitudinales vinculados con la deriva continental (Olsen y Kent, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Whiteside et al., 2011; Kent et al., 2017). En este contexto, las facies climáticamente controladas preservadas en los depósitos lacustres constituyen registros fundamentales para reconstruir las variaciones paleoambientales y paleolatitudinales a lo largo de Pangea durante el Triásico Tardío.

Las sucesiones sedimentarias de las formaciones Bocas y Montebel exhiben un patrón cíclico de fluctuaciones del nivel lacustre a lo largo de su historia deposicional, probablemente condicionado por la dinámica climática (**ver Figuras 2.3 y 2.8**). Esta periodicidad climática es evidente en las sucesiones lacustres del Triásico Superior dentro de las cuencas del Mesozoico temprano de los márgenes del Atlántico central y norte (e.g., Supergrupo Newark, Cuenca Argana, Cuenca Jameson Land), relacionándolas con los ciclos astronómicos de Milankovitch (Olsen, 1986, 1990; Olsen y Kent, 1996, 2000; Whiteside et al., 2011; Kent et al., 2017).

Las cuencas del Mesozoico temprano de los márgenes del Atlántico central y norte se extendieron durante el Triásico Tardío en paleolatitudes entre $\pm 2^\circ$ y $> 35^\circ\text{N}$ (Olsen y Kent, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Kent et al., 2017). En las regiones más áridas (latitudes aprox. $10\text{-}38^\circ\text{N}$), las sucesiones lacustres mostraron una expresión mucho más intensa de los ciclos climáticos, con períodos secos más prolongados. Por el contrario, las áreas a pocos grados del ecuador y en latitudes medias-altas experimentaron una mayor humedad media y períodos secos menos pronunciados (**ver Figura 2.34**; Olsen y Kent, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Whiteside et al., 2011; Kent et al., 2017).

Estas variaciones latitudinales han llevado al reconocimiento de distintos complejos de secuencias lacustres dentro de las cuencas mesozoicas de los márgenes del Atlántico central y norte, incluyendo *Richmond-type* ($\pm 2^\circ$), el *Newark-type* ($2^\circ\text{-}12^\circ\text{N}$), *Fundy-type* ($10^\circ\text{-}33^\circ\text{N}$), *Fleming Fjord-type* ($24^\circ\text{-}38^\circ\text{N}$) y *Kap Stewart-type* ($>35^\circ\text{N}$; Olsen y Kent, 2000; **ver Figura 2.34**).

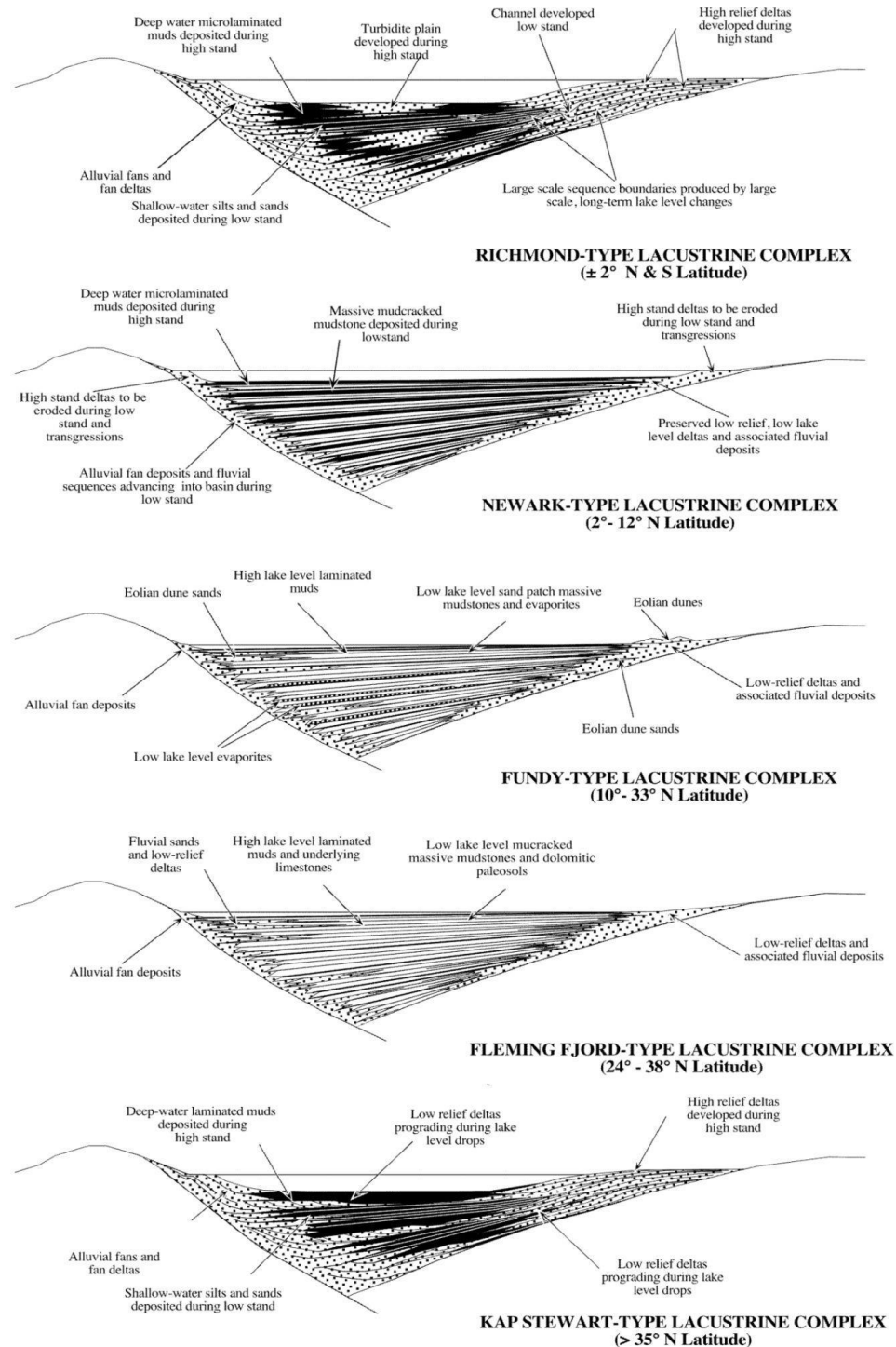


Figura 2.34 Complejos de secuencias lacustres definidos para las cuencas del Mesozoico temprano de los márgenes del Atlántico central y norte. Tomado y modificado de Olsen y Kent (2000).

El complejo lacustre *Richmond-type* se caracteriza por niveles lacustres persistentemente altos y por períodos secos relativamente moderados. Durante los estadios de alto nivel (*highstand*) predominan las facies de fangolitas negras y turbiditas acumuladas en ambientes profundos, mientras que los estadios de contracción (*lowstand*) se asocian con depósitos de areniscas y limolitas en condiciones someras, frecuentemente acompañados por la formación de carbón o

fangolitas carbonosas (Olsen y Kent, 2000). Ejemplos de sucesiones lacustres *Richmond-type* se encuentran representadas en unidades del Noriano inferior dentro de las cuencas de Richmond, Dan River y Deep River (Supergrupo Newark), acumuladas en latitudes bajas cercanas al paleoecuador (Olsen y Kent, 2000; Whiteside et al., 2011).

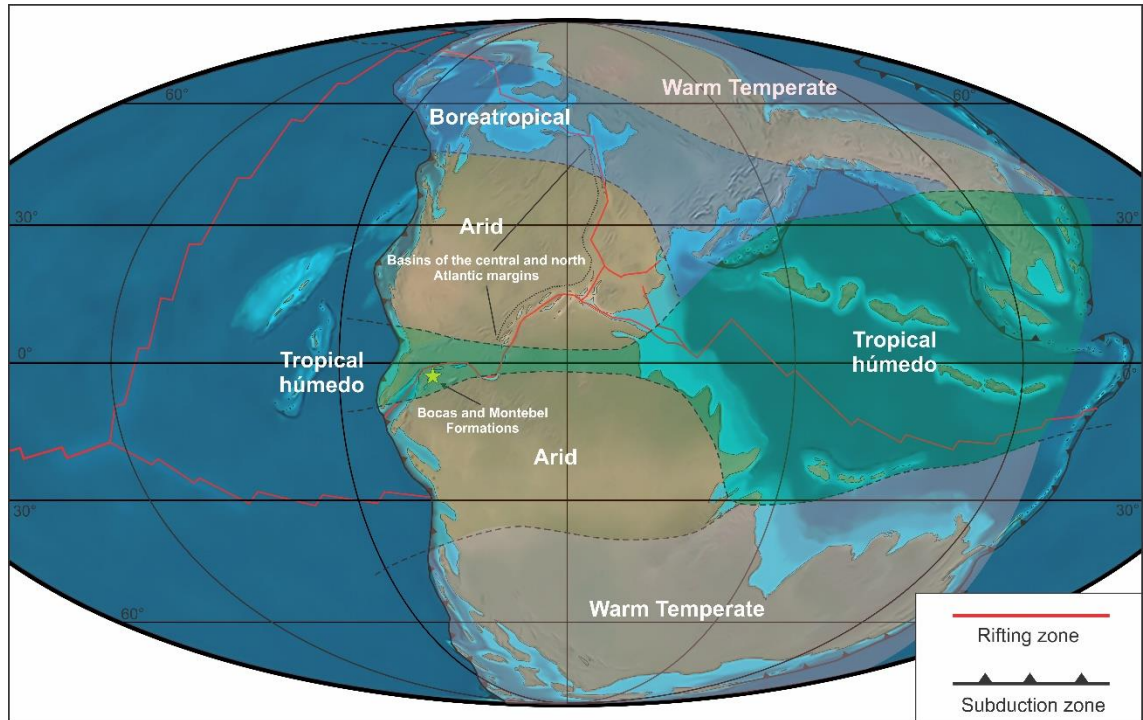


Figura 2.35 Reconstrucción paleogeográfica del Triásico Tardío (modificada de <https://deeptimemaps.com/> y Scotese, 2014), con los cinturones paleoclimáticos propuestos para este período. Modificada de Kent y Tauxe (2005), Sellwood y Valdes (2006), Whiteside et al. (2015), Boucot et al. (2013) y Valdes et al. (2021). La estrella amarilla indica la posición durante la sedimentación de las formaciones Bocas y Montebel dentro del cinturón tropical-húmedo del paleoecuador occidental de Pangea durante el Noriano medio.

Las reconstrucciones paleoclimáticas globales para el Triásico Tardío sugieren la existencia de un clima tropical húmedo a lo largo del paleoecuador occidental de Pangea (e.g., Kent y Tauxe, 2005; Whiteside et al., 2011; Boucot et al., 2013; Nordt et al., 2015; Kent et al., 2017). Las características sedimentológicas observadas en las formaciones Bocas y Montebel concuerdan con las del complejo lacustre *Richmond-type*, lo que sugiere que la Cordillera Oriental, en el noroeste de Gondwana, se localizaba en una posición paleolatitudinal baja, dentro de esta zona tropical-húmeda durante el Noriano medio (**Figura 2.35**). Esta interpretación es consistente con las paleolatitudes bajas estimadas a partir de estudios paleomagnéticos realizados por Jiménez et al. (2022) en las sucesiones del Triásico Superior–Jurásico Inferior de la Cordillera Oriental. Además, los modelos de reconstrucción paleogeográfica también indican que la sección central de la Cordillera Oriental de Colombia se encontraba en una paleolatitud cercana al ecuador, aproximadamente a $\sim 6^\circ$ S (van Hinsbergen et al., 2015).

4. Interpretaciones paleoambientales del Triásico Superior a diferentes paleolatitudes en la margen suroccidental de Pangea

4.1 Paleolatitudes bajas

4.1.1 Grupo Mitu (~20°-28° S)

La arquitectura y facies sedimentarias que rellenan las cuencas del Grupo Mitu son irregulares y muy variables de sur a norte a lo largo de Perú. Esto sugiere depocentros separados en toda la cuenca, que registran diferentes ambientes y procesos de subsidencia y acumulación (Panca et al., 2024).

Diversos estudios regionales han caracterizado al Grupo Mitu (Pérmico medio-Triásico Superior) como facies dominadas por brechas de tonalidades rojizas, conglomerados, areniscas y escasas fangolitas, acompañadas por intercalaciones de lavas máficas y félsicas, así como ignimbritas. Se interpreta que los clastos ígneos presentes en las brechas y conglomerados derivan del retrabajo de las propias rocas volcánicas del Grupo Mitu. En general, los depósitos se asocian a ambientes sedimentarios de abanicos aluviales y fluviales, según lo propuesto por diversos autores (Laubacher, 1978; Dalmayrac et al., 1980; Carlotto et al., 2010; Spikings et al., 2016).

El estudio más exhaustivo sobre las interpretaciones paleoambientales del Grupo Mitu ha sido realizado por Panca et al. (2024). A partir del análisis de facies desde el norte hasta el sur del Perú, estos autores identifican que el relleno sedimentario del grupo corresponde principalmente a depósitos de abanicos aluviales, sistemas fluviales, dunas eólicas y ambientes lacustres, con una participación minoritaria de facies marinas someras y sabkhas (Panca et al., 2024).

Las sucesiones del Grupo Mitú correspondientes al Triásico Superior presentan una diversidad de ambientes sedimentarios, entre los que destacan los abanicos aluviales, sistemas fluviales, depósitos eólicos y facies volcánicas (Panca et al., 2024). Las facies fluviales incluyen depósitos de canales trenzados y sedimentos de llanura de inundación. Los abanicos aluviales están compuestos por brechas y conglomerados originados por flujos de detritos (*debris flows*), asociados también con depósitos de inundación laminar (*sheetflood*). Los ambientes eólicos están representados por depósitos de dunas (aprox. 100 m de espesor) concentrados en la sección de Paucartambo (Ulcumayo-Junín) en el centro de Perú. Dataciones realizadas en la sección de Paucartambo indican que estos depósitos eólicos del Grupo Mitu presentan una edad que abarca desde el Noriano temprano a medio (Panca et al., 2024).

Respecto a las sucesiones volcánicas y piroclásticas del Triásico Superior, estas se encuentran mejor preservadas y con mayor proporción hacia el sur de Perú, y en las secciones de Pacococha y Paucartambo, ubicadas en la zona centro-sur de Perú. Estas unidades se caracterizan por

depósitos volcanoclásticos y flujos de lava, con sucesiones dominadas por ignimbritas de composición félsica y lavas máficas (Panca et al., 2024).

4.2 Paleolatitudes medias

4.2.1 Cuenca Ischigualasto Villa Unión (~44°-48° S)

4.2.1.1 Formación Chañares

La Formación Chañares, ubicada en la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión (La Rioja, Argentina), constituye uno de los registros más destacados del Carniano inferior (Triásico Superior) continental en Gondwana, tanto por la diversidad taxonómica como por la excepcional preservación de su fauna de tetrápodos (Rogers et al., 2001; Mancuso et al., 2014; Marsicano et al., 2016; Ezcurra et al., 2017). Su sedimentología y tafonomía han sido abordadas en profundidad por Rogers et al. (2001) y Mancuso et al. (2014), quienes coinciden en que la unidad se desarrolló en un contexto fluvio-lacustre dentro de un sistema de rift activo, con fuerte influencia volcánica que favoreció la preservación de un gran número de paleovertebrados.

Desde el punto de vista litológico, la formación presenta una sucesión de areniscas, limolitas y fangolitas tobáceas, con abundantes concreciones carbonáticas. Rogers et al. (2001) distinguen dos unidades principales: una inferior, de color gris azulado, rica en cenizas volcánicas retransportadas, que contiene la mayoría de los fósiles; y una superior, más clara y masiva. Mancuso et al. (2014) describen tres asociaciones de facies: una fluvial basal con trazas de raíces y concreciones pequeñas; una de planicie aluvial con grandes concreciones fosilíferas (~2 m de diámetro); y una lacustre somera con fangolitas laminadas y abundantes trazas de *Taenidium*. Respecto a su paleoclima, la unidad se desarrolló en condiciones estacionales subhúmedas de acuerdo a datos de mineralogía de arcillas e isótopos estables (Mancuso et al., 2020, 2021).

4.2.1.2 Formación Los Rastros

La Formación Los Rastros, ubicada en la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, constituye una de las sucesiones lacustres más completas del Carniano inferior-medio (Triásico Superior) en Gondwana (e.g., Melchor et al., 2007; Mancuso y Marsicano, 2008). Desde el punto de vista litológico, esta formación está compuesta por una sucesión de fangolitas negras, limolitas y areniscas, organizadas en ciclos granocrecientes que reflejan la dinámica de un sistema lacustre-deltaico, donde se han identificado subambientes lacustres profundos y de prodelta, palustres marginales, costa dominada por oleaje, frente deltaico y llanura deltaica (e.g., Melchor et al., 2007; Mancuso y Marsicano, 2008; Mancuso, 2009).

Las reconstrucciones paleoambientales de esta unidad permiten inferir una estructura ecológica compleja en el entorno de la cuenca. Los márgenes lacustres estaban vegetadas por ginkgofitas, corystospermas y esfenofitas, mientras que los márgenes fluviales albergaban matorrales dominados por esfenofitas. Las llanuras de inundación proximales sostenían bosques de corystospermas, cíadas y pteridófitas, y las zonas más distales estaban ocupadas por bosques abiertos de coníferas (Mancuso y Marsicano, 2008). La fauna asociada incluye insectos, conchostracos, peces, anfibios temnospondilos y tetrápodos (dicinodontes, cinodontes, arcosaurios y dinosauriformes), cuya actividad quedó registrada en superficies con icnitas (Marsicano et al., 2010; Mancuso y Marsicano, 2008).

En cuanto al contexto paleoclimático, se ha interpretado en base al análisis de mineralogía de arcillas que la unidad se acumuló en condiciones estacionales subhúmedas (e.g., Mancuso et al., 2020, 2021). Adicionalmente, recientes evidencias multiproxy vinculan a la Formación Los Rastros con el Episodio Pluvial Carniano (Carnian Pluvial Episode, CPE), un evento climático global caracterizado por un aumento abrupto de la humedad (Mancuso et al., 2020).

4.2.1.3 Formación Ischigualasto

La Formación Ischigualasto, ubicada en la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, constituye una de las sucesiones continentales más completas del Carniano superior-Noriano inferior (Triásico Superior) en Gondwana. Está compuesta por depósitos de canales y llanuras de inundación fluvial, intercalados con niveles de paleosuelos y capas volcánicas (e.g., Tabor et al., 2006; Currie et al., 2009; Colombi et al., 2012, 2017).

La formación se divide en cuatro miembros: La Peña, Cancha de Bochas, Valle de la Luna y Quebrada de la Sal (Currie et al., 2009; Colombi y Parrish, 2008). Los depósitos de canal incluyen areniscas gruesas con estratificación cruzada y bases erosivas, mientras que las facies de llanura de inundación están representadas por limolitas y lutitas finamente laminadas, muchas veces afectadas por procesos pedogenéticos (Tabor et al., 2006; Currie et al., 2009; Colombi et al., 2012, 2017). La arquitectura fluvial varía desde sistemas de baja sinuosidad en el miembro basal hasta canales meandriformes y anastomosados en los miembros superiores (Currie et al., 2009; Colombi et al., 2017).

La reconstrucción paleoambiental se apoya en el análisis de paleosuelos, tafonomía vegetal y distribución de fósiles vertebrados. Se han identificado ocho tipos de paleosuelos, distribuidos de forma desigual en la cuenca, que reflejan variaciones en el drenaje, tasa de sedimentación y profundidad del nivel freático (Tabor et al., 2006). En particular, los perfiles con morfologías redoximórficas dominan en las zonas de mayor espesor estratigráfico (depocentro de la cuenca), mientras que los paleosuelos con horizontes calcáreos y argílicos se concentran en las zonas de

menor espesor (áreas marginales de la cuenca), indicando mejores condiciones de drenaje y menor acumulación de sedimentos (Tabor et al., 2006).

En cuanto al paleoclima, múltiples líneas de evidencia indican un régimen estacional con alternancia de condiciones semiáridas y húmedas (e.g., Tabor et al., 2006; Colombi et al., 2017, 2021; Desojo et al., 2020; Mancuso et al., 2022; Martínez et al., 2025). La parte inferior de la formación (Miembro La Peña) registra condiciones más húmedas (argillisoles, gleysoles), seguidas por una fase más árida en la mitad media (Miembro Cancha de Bochas), un retorno a condiciones más húmedas en el tramo superior (Miembro Valle de la Luna), y finalmente un retorno a las condiciones de aridez hacia la parte más superior de la unidad (Tabor et al., 2006; Colombi y Parrish, 2008; Colombi et al., 2012, 2017, 2021; Martínez et al., 2025). Los valores de isótopos de oxígeno en nódulos pedogénicos sugieren temperaturas entre 0 °C y 10 °C, comparables a climas fríos a templados actuales (Tabor et al., 2006).

4.2.1.4 Formación Los Colorados

La Formación Los Colorados representa el último episodio de relleno de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, correspondiente al estadio postrift del Triásico Superior (Noriano inferior-superior) (Kent et al., 2014; Santi Malnis et al., 2020). Esta unidad está compuesta por una sucesión rojiza de origen fluvial, con predominancia de cuerpos canalizados y amalgamados, intercalados con extensos depósitos de llanura de inundación (Caselli et al., 2001; Arcucci et al., 2004; Santi Malnis et al., 2020; Pérez et al., 2022).

Desde el punto de vista sedimentológico, la unidad se caracteriza en su parte inferior por sistemas fluviales de baja sinuosidad, con canales tabulares y depósitos de planicie, interpretados como sistemas efímeros con movilidad lateral limitada (Santi Malnis et al., 2020). Hacia los intervalos superiores, se observa un cambio en la arquitectura fluvial, con mayor desarrollo de sistemas fluviales con desarrollo de barras de punto y depósitos de *crevasse-splay*, lo que indica una transición hacia sistemas de mayor sinuosidad y complejidad (Santi Malnis et al., 2020). La reconstrucción paleoambiental sugiere una evolución desde un sistema axial dominante en los niveles inferiores y medios hacia una mayor influencia de drenajes transversales en los niveles superiores, evidenciada por el cambio en las direcciones de paleocorrientes y la distribución radial de facies proximales y distales, desarrollando un sistema fluvial distributivo (Santi Malnis et al., 2020).

En cuanto al paleoclima, diferentes autores han interpretado la unidad con condiciones de sedimentación más áridas en comparación con la subyacente Formación Ischigualasto (López Gamundi et al., 1989; Milana y Alcober, 1994). En cambio, Caselli et al. (2001) proponen condiciones climáticas templadas húmedas o subhúmedas para la deposición de la Formación Los

Colorados, según las limitadas evidencias de aridez en toda la sucesión (e.g., sedimentación eólica, niveles evaporíticos). Bossi (1970) propone condiciones climáticas estacionales durante la deposición de la Formación Los Colorados, basándose en el estudio de las asociaciones de minerales arcillosos (montmorillonita, beidelita, illita), que son representativas de un clima estacional caracterizado por una temporada húmeda con una estación seca muy marcada. Estudios diagenéticos de los cementos en la Formación Los Colorados muestran un origen postdeposicional temprano de la hematita junto con cemento de yeso temprano, lo que sugiere condiciones climáticas secas (Schenckman et al., 2015). Por su parte, los estudios más recientes de paleosuelos sugieren que la parte inferior de la unidad se acumuló en condiciones semihúmedas con una larga estación seca y la parte superior pasó a condiciones semiáridas (Santi Malnis et al., 2020).

4.2.2 Cuenca de Malargüe (~50° S)

4.2.2.1 Formación Chihuido

La Formación Chihuido es la unidad más antigua del Grupo Tronquimalal de la Cuenca de Malargüe. Representa uno de los registros continentales más destacados del Noriano en Argentina por su abundante registro de flora fósil (Stipanovic, 1949, 1979; Menéndez, 1951; Spalletti y Morel, 1992; Spalletti, 1997; Artabe et al., 1999; Zamuner et al., 2001; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Esta unidad se compone litológicamente por una sucesión de conglomerados y areniscas que se intercalan con rocas volcánicas y pelitas (Stipanovic, 1949, 1979; Menéndez, 1951; Spalletti y Morel, 1992; Spalletti, 1997; Gnaedinger y Zavattieri, 2020).

Respecto a las interpretaciones paleoambientales, la Formación Chihuido constituye una sucesión dominada por depósitos de barras conglomeráticas longitudinales, depósitos de canal y barras transversales arenosas y gravosas, intercaladas con brechas volcánicas. Estas facies indican un sistema proximal de abanicos aluviales y llanuras entrelazadas (*braid-plains*) bajo condiciones húmedas y con aporte volcánico coetáneo (Spalletti, 1997). Las facies de limolitas y fangolitas que contienen impresiones de plantas se interpretan como los depósitos de desborde y planicie de inundación de los sistemas fluviales y partes distales del sistema. Esto evidencia la coexistencia de ambientes de menor energía con aportes orgánicos y una dinámica sedimentaria con influencia de episodios volcánicos (Spalletti, 1997; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Las interpretaciones paleoclimáticas para la unidad, de acuerdo con la sedimentología y contenido de paleoflora, sugieren un clima estacional templado-cálido y húmedo a subhúmedo (Gnaedinger y Zavattieri, 2020).

4.2.2.2 Formación Llantenes

La Formación Llantenes corresponde a una unidad superior del Grupo Tronquimalal de la Cuenca de Malargüe. Al igual que la infrayacente Formación Chihuido, esta contiene una rica y abundante preservación de flora fósil (Stipanovic, 1949; Menéndez, 1951; Artabe et al., 1999; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Se compone de areniscas finas a medias grises y amarillentas y fangolitas gris oscuro y negras (Stipanovic, 1949; Menéndez, 1951; Spalletti, 1997; Artabe et al., 1999; Gnaedinger y Zavattieri, 2020).

La Formación Llantenes registra la progradación de lóbulos deltaicos en un entorno lacustre relacionado con la subsidencia tectónica de la cuenca. La parte basal de la unidad está dominada por depósitos lacustres, representados por fangolitas negras orgánicas laminadas y delgados estratos de arenisca que aumentan hacia la parte superior (Spalletti, 1997; Artabe et al., 1999; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Las fangolitas negras registran fondos lacustres anóxicos que han permitido la conservación de restos vegetales. En los niveles superiores, la sucesión muestra una tendencia grano-estrato creciente, con canales areniscos e intercalaciones conglomeráticas interpretadas como facies deltaicas (barras de desembocadura y canales distributarios) asociadas a la progradación deltaica. En la planicie deltaica se registran numerosos restos de troncos y restos de paleoflora, evidenciando aportes orgánicos significativos y un paisaje con importante cobertura vegetal (Spalletti, 1997; Artabe et al., 1999; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Las condiciones paleoclimáticas han sido interpretadas como estacionales templada-cálidas y húmedas a subhúmedas (Gnaedinger y Zavattieri, 2020).

4.2.3 Cuenca de Paso Flores (~54° S)

4.2.3.1 Formación Paso Flores

La Formación Paso Flores constituye la única unidad del Triásico Superior reconocida en la cuenca homónima. Su relevancia radica en el notable registro de flora fósil que alberga, con una diversidad significativa documentada por diversos autores (e.g., Artabe et al., 1994; Zamuner y Artabe, 1994; Gnaedinger y Zavattieri, 2021). Litológicamente, esta formación está compuesta por una sucesión de conglomerados, conglomerados arenosos y areniscas, con intercalaciones de fangolitas (algunas de ellas carbonosas) y rocas volcánicas subordinadas (e.g., Spalletti et al., 1990; Spalletti, 1994a,b; Stipanovic, 2001; Kokogian et al., 2001; Gnaedinger y Zavattieri, 2021).

Las interpretaciones paleoambientales sugieren que la Formación Paso Flores se desarrolló en un sistema deposicional dominado por abanicos aluviales transversales, vinculados a un sistema fluvial entrelazado. Las zonas más distales del depocentro han sido interpretadas como un sistema distributivo de baja sinuosidad, asociado a un ambiente lacustre con facies tanto marginales como profundas. En este contexto, se reconocen también facies costeras y sistemas progradantes de

barras de desembocadura (e.g., Spalletti et al., 1990; Spalletti, 1994a,b; Gnaedinger y Zavattieri, 2021). A partir de la evidencia sedimentológica, el análisis de facies y la asociación paleobotánica, se infiere que la Formación Paso Flores se acumuló bajo condiciones climáticas templado-cálidas estacionales, con un régimen húmedo a subhúmedo (Spalletti, 1994a,b; Gnaedinger y Zavattieri, 2021).

4.3 Paleolatitudes altas

4.3.1 Cuenca El Tranquilo (~61° S)

4.3.1.1 Formación Cañadón Largo

La Formación Cañadón Largo constituye la única unidad del Triásico Superior (Noriano) dentro del Grupo El Tranquilo. Esta formación se destaca por su abundante registro de flora fósil, además de representar la unidad triásica ubicada en la posición más austral de Sudamérica (Jalfin y Herbst, 1995; Stipanovic, 2001). Desde el punto de vista litológico, la formación está compuesta por areniscas tobáceas de grano fino a medio, con tonalidades grises, gris verdosas y amarillentas; fangolitas verdosas y negras (algunas de ellas carbonosas); y niveles esporádicos de conglomerados finos (Jalfin y Herbst, 1995). La sucesión presenta un arreglo general granodecreciente, evidenciado por una disminución progresiva en los estratos de areniscas y un aumento hacia el techo en la frecuencia y espesor de las fangolitas. Asimismo, se observa un incremento en la proporción de material volcánico, que culmina en un nivel de tobas de aproximadamente 2,5 metros de espesor (Jalfin y Herbst, 1995).

Los estudios sedimentológicos y análisis de facies permiten interpretar que la parte inferior de la unidad representa un sistema fluvial entrelazado de moderada sinuosidad. Por su parte, el tramo superior de la formación se interpreta como un sistema fluvial de mayor sinuosidad con desarrollo de albardones y amplias planicies de inundación distales que permanecían anegadas por largos periodos (Jalfin y Herbst, 1995). Tanto las zonas de albardón como la planicie distal presentaban abundante desarrollo de vegetación (Jalfin y Herbst, 1995). De acuerdo a su contenido paleobotánico, se sugiere que la Formación Cañadón Largo se habría acumulado bajo condiciones húmedas (Artabe et al., 2003).

Bibliografía

- Alarcón, C. M., Clavijo-Torres, J., Mantilla-Figueroa, L. C., y Rodríguez, J. G. (2020). Nueva propuesta de edades para el registro sedimentario de las formaciones Bocas y Jordán y su relación con el desarrollo de la actividad magmática del Grupo Plutónico de Santander (Cordillera Oriental, Colombia). *Revista de La*

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 44(173), 1137–1151.
<https://doi.org/10.18257/raccefyn.1208>

- Alarcón, C. M., y Rodríguez, J. (2019). Estratigrafía, facies y paleoambiente de sedimentación de la Formación Jordán: un registro fluvio-lacustre con incidencia de actividad volcánica [Tesis de pregrado]. Universidad industrial de Santander.
- Alexander, J., y Mulder, T. (2002). Experimental quasi-steady density currents. *Marine Geology*, 186(3–4), 195–210. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(02\)00313-4](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(02)00313-4)
- Allen, P. A., y Collison, J. D. (1986). Lakes. In H. G. Reading (Ed.), *Sedimentary environments and facies* (pp. 63–94). Blackwell Scientific Publications.
- Alvarado, B., y Del Río, A. (1944). Informe geológico Central Hidroelectrica del Río Lebrija Departamento de Santander. *Servicio Geológico Nacional, Informe 33*, 1–36.
- Arcucci, A. B., Marsicano, C. A., y Caselli, A. T. (2004). Tetrapod association and palaeoenvironment of the Los Colorados Formation (Argentina): a significant sample from Western Gondwana at the end of the Triassic. *Geobios*, 37(5), 557–568. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2003.04.008>
- Arnott, R. W. C., y Hand, B. (1989). Bedforms, Primary Structures and Grain Fabric in the Presence of Suspended Sediment Rain. *SEPM Journal of Sedimentary Research*, 59(6), 1062–1069. <https://doi.org/10.1306/212F90F2-2B24-11D7-8648000102C1865D>
- Artabe, A., Morel, E., y Spalletti, L. (2003). Caracterización de las provincias fitogeográficas triásicas del Gondwana extratropical. *Ameghiniana*, 40(3), 1–19.
- Baas, J. H., Best, J. L., Peakall, J., y Wang, M. (2009). A Phase Diagram for Turbulent, Transitional, and Laminar Clay Suspension Flows. *Journal of Sedimentary Research*, 79(4), 162–183. <https://doi.org/10.2110/jsr.2009.025>
- Baez, L., y Sánchez, C. (2003). Un Escenario Paleo-ambiental para una Tectónica Extensional Jurasica Mediante la Caracterización de las Formaciones La Rusia y Montebel, al Nor- Occidente de la Falla de Boyacá, en cercanías a los municipios de Paipa, Duitama, Cerinza y Belén [Tesis de pregrado]. Universidad Nacional de Colombia.
- Benavente, C. A., y Bohacs, K. M. (2024). Advances in Limnogeology: The lake-basin-type model revisited 25 years after...anomalies, conundrums and upgrades. *The Depositional Record*, 10(5), 748–792. <https://doi.org/10.1002/dep2.280>
- Bhattacharya, J. P., y MacEachern, J. A. (2009). Hyperpycnal Rivers and Prodeltaic Shelves in the Cretaceous Seaway of North America. *Journal of Sedimentary Research*, 79(4), 184–209. <https://doi.org/10.2110/jsr.2009.026>
- Bogotá, J., y Mendoza, H. (1976). El Paleozoico Superior y el Jura-Triasico al norte de Bucaramanga. *Minatome Colombiana Ltda. Instituto de Asuntos Nucleares.*, 1–59.
- Bohacs, K., Carroll, A., Neal, J., y Mankiewicz, P. (2000). Lake-Basin Type, Source Potential, and Hydrocarbon Character: an Integrated Sequence-Stratigraphic–Geochemical Framework. In E. H. Gierlowski- Kordesch y K. R. Kelts (Eds.), *Lake Basins Through Space and Time* (pp. 3–34). American Association of Petroleum Geologists. <https://doi.org/10.1306/St46706C1>
- Bossi, G. E. (1970). Asociaciones mineralógicas de las arcillas en la cuenca de Ischigualasto–Ischichuca. Parte II. Perfiles de la Hoyada de Ischigualasto. *Acta Geológica Lilloana*, 11, 73–100.
- Boucot, A. J., Xu, C., Scotese, C. R., y Morley, R. J. (2013). Phanerozoic paleoclimate: an atlas of lithologic indicators of climate (Vol. 11). SEPM (Society for Sedimentary Geology).
- Bouma, A. H. (1962). Sedimentology of some flysch deposits: a graphic approach to facies interpretation. Elsevier.

- Broggi, J. A. (1946). "Jacob Staff" and Measurements of Stratigraphic Sequences. *AAPG Bulletin*, 30(5), 716–725.
- Bromley, R. G. (1996). Trace fossils: biology, taxonomy and applications. Springer-Science, Business Media.
- Buatois, L., y Mángano, G. (2011). Ichnology: Organism-substrate interactions in space and time. Cambridge University Press.
- Bustamante, C., Cardona, A., Restrepo, M., Zapata, D., Beltrán-Triviño, A., Bustamante, A., y Valencia, V. A. (2023). Middle Triassic to Jurassic convergence at the north-western margin of Gondwana: insights from the Central Cordillera of Colombia. *International Geology Review*, 66(1), 109–129. <https://doi.org/10.1080/00206814.2023.2195901>
- Caballero-Miranda, C. I., García-Amador, B. I., Alva-Valdivia, L. M., Silva-Romo, G., Hernández-Cardona, A., De la Torre-González, A. I., y Peralta-Salazar, R. (2023). Paleomagnetism of the La Mora Formation: Late Triassic-Late Jurassic paleolatitudinal record for Southern Mexico and its Gondwanan disconnection. *International Geology Review*, 65(12), 1999–2020. <https://doi.org/10.1080/00206814.2022.2121945>
- Campbell, C. (1967). Lamina, laminaset, bed and bedset. *Sedimentology*, 8(1), 7–26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1967.tb01301.x>
- Cardona, A., Chew, D., Valencia, V. A., Bayona, G., Mišković, A., y Ibañez-Mejía, M. (2010). Grenvillian remnants in the Northern Andes: Rodinian and Phanerozoic paleogeographic perspectives. *Journal of South American Earth Sciences*, 29(1), 92–104. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2009.07.011>
- Carignano, A. P., Echevarría, J., y Zavattieri, A. M. (2020). Evaluation of the ontogeny and sexual dimorphism in a new species of Middle Triassic Darwinulocopina (Crustacea, Ostracoda) from Argentina. *Papers in Palaeontology*, 7(3), 1233–1259. <https://doi.org/10.1002/spp2.1340>
- Carlotto, V., Cárdenas, J., Reitsma, M., y Rodriguez, R. (2010). Las edades de la formación Ene y del Grupo Mitu: Propuesta de cambios en la cartografía regional: Abancay-Cusco- Sicuani. In *XV Congreso Peruano de Geología* (pp. 830–833).
- Caselli, A., Marsicano, C., y Arcucci, A. (2001). Sedimentología y Paleontología de la Formación Los Colorados, Triásico Superior (La Rioja y San Juan). *Revista de La Asociación Geológica Argentina*, 56(2), 173–188.
- Cochrane, R., Spikings, R., Gerdes, A., Ulianov, A., Mora, A., Villagómez, D., Putlitz, B., y Chiaradia, M. (2014). Permo-Triassic anatexis, continental rifting and the disassembly of western Pangaea. *Lithos*, 190–191, 383–402. <https://doi.org/10.1016/j.lithos.2013.12.020>
- Collinson, J. D., y Thompson, D. B. (1989). *Sedimentary Structures* (2nd Edition). Chapman y Hall.
- Colombi, C. E., Limarino, C. O., y Alcober, O. A. (2017). Allogenic controls on the fluvial architecture and fossil preservation of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, NW Argentina. *Sedimentary Geology*, 362, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2017.10.003>
- Colombi, C. E., Rogers, R. R., y Alcober, O. A. (2012). Vertebrate taphonomy of the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(sup1), 31–50. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.809285>
- Colombi, C. E., Martínez, R. N., Césari, S. N., Alcober, O., Limarino, C. O., y Montañez, I. (2021). A high-precision U–Pb zircon age constraints the timing of the faunistic and palynofloristic events of the Carnian Ischigualasto Formation, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 111, 103433. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103433>
- Compton, R. (1985). *Geology in the Field*. John Wiley y Sons.
- Currie, B. S., Colombi, C. E., Tabor, N. J., Shipman, T. C., y Montañez, I. P. (2009). Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 27(1), 74–87. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2008.10.004>

- Dalmayrac, B., Laubacher, G., y Marocco, R. (1980). Geologie des Andes peruvienne. Caracteres generaux de l'evolution géologique des Andes peruvienne. *Travaux et Documents de L'O.R.S.T.O.M.*, 122, 1–507.
- De Raaf, J. F. M., Boersma, J. R., y Van Gelder, A. (1977). Wave-generated structures and sequences from a shallow marine succession, Lower Carboniferous, County Cork, Ireland. *Sedimentology*, 24(4), 451–483. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1977.tb00134.x>
- Desojo, J. B., Fiorelli, L. E., Ezcurra, M. D., Martinelli, A. G., Ramezani, J., Da Rosa, Átila. A. S., von Baczko, M. B., Trotteyn, M. J., Montefeltro, F. C., Ezpeleta, M., y Langer, M. C. (2020). The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. *Scientific Reports*, 10(1), 12782. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67854-1>
- Dickey, P. (1941). Pre-Cretaceous Sediments in Cordillera Oriental of Colombia. *AAPG Bulletin*, 25(9), 1789–1795.
- Ezcurra, M. D., Fiorelli, L. E., Martinelli, A. G., Rocher, S., von Baczko, M. B., Ezpeleta, M., Taborda, J. R. A., Hechenleitner, E. M., Trotteyn, M. J., y Desojo, J. B. (2017). Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology y Evolution*, 1(10), 1477–1483. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0305-5>
- Geyer, O. F. (1973). Das Präkretazische Mesozoikum von Kolumbien. *Geologisches Jahrbuch*, 5, 1–156.
- Goldhaber, M. B., Aller, R. C., Cochran, J. K., Rosenfeld, J. K., Martens, C. S., y Berner, R. A. (1977). Sulfate reduction, diffusion, and bioturbation in Long Island Sound sediments; report of the FOAM Group. *American Journal of Science*, 277(3), 193–237. <https://doi.org/10.2475/ajs.277.3.193>
- Gómez, C., Kammer, A., Bernet, M., Piraquive, A., y von Quadt, A. (2021). Late Triassic rift tectonics at the northernmost Andean margin (Sierra Nevada de Santa Marta). *Journal of South American Earth Sciences*, 105, 102953. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102953>
- Gore, P. (1986). Depositional framework of a Triassic rift basin: The Durham and Sanford sub-basins of the Deep River Basin, North Carolina. In D. Textoris (Ed.), *Southeastern United States: Third Annual Midyear Meeting, Raleigh, North Carolina, Field Guidebook, SEPM, Field Trip no. 3* (pp. 55–115). SEPM.
- Graf, D. L., y Cummings, K. S. (2007). Review of the systematics and global diversity of freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida). *Journal of Molluscan Studies*, 73(4), 291–314. <https://doi.org/10.1093/mollus/eym029>
- Greenwood, B. (2006). Bimodal Cross-Lamination in Wave-Ripple Form Sets: A Possible Origin. *Journal of Coastal Research*, 225, 1220–1229. <https://doi.org/10.2112/06A-0004.1>
- Hubach, E. (1957). *Contribución a las Unidades Estratigráficas de Colombia*. Servicio Geológico Nacional, Informe 1212.
- Jiménez, G., Geissman, J. W., y Bayona, G. (2022). Unraveling tectonic inversion and wrench deformation in the Eastern Cordillera (Northern Andes) with paleomagnetic and AMS data. *Tectonophysics*, 834, 229356. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2022.229356>
- Jobe, Z. R., Lowe, D. R., y Morris, W. R. (2012). Climbing-ripple successions in turbidite systems: depositional environments, sedimentation rates and accumulation times. *Sedimentology*, 59(3), 867–898. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2011.01283.x>
- Kammer, A., y Sánchez, J. (2006). Early Jurassic rift structures associated with the Soapaga and Boyacá faults of the Eastern Cordillera, Colombia: Sedimentological inferences and regional implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(4), 412–422. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2006.07.006>
- Kelts, K. (1988). Environments of deposition of lacustrine petroleum source rocks: an introduction. *Geological Society, London, Special Publications*, 40(1), 3–26. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1988.040.01.02>

- Kent, D. V., Olsen, P. E., y Muttoni, G. (2017). Astrochronostratigraphic polarity time scale (APTS) for the Late Triassic and Early Jurassic from continental sediments and correlation with standard marine stages. *Earth-Science Reviews*, 166, 153–180. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.12.014>
- Kent, D. V., Santi Malnis, P., Colombi, C. E., Alcober, O. A., y Martínez, R. N. (2014). Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(22), 7958–7963. <https://doi.org/10.1073/pnas.1402369111>
- Kent, D. V., y Tauxe, L. (2005). Corrected Late Triassic Latitudes for Continents Adjacent to the North Atlantic. *Science*, 307(5707), 240–244. <https://doi.org/10.1126/science.1105826>
- Kneller, B. C., y Branney, M. J. (1995). Sustained high-density turbidity currents and the deposition of thick massive sands. *Sedimentology*, 42(4), 607–616. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1995.tb00395.x>
- Kraus, M. J. (1999). Paleosols in clastic sedimentary rocks: their geologic applications. *Earth-Science Reviews*, 47(1–2), 41–70. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(99\)00026-4](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(99)00026-4)
- Kraus, M. J., y Hasiotis, S. T. (2006). Significance of Different Modes of Rhizolith Preservation to Interpreting Paleoenvironmental and Paleohydrologic Settings: Examples from Paleogene Paleosols, Bighorn Basin, Wyoming, U.S.A. *Journal of Sedimentary Research*, 76(4), 633–646. <https://doi.org/10.2110/jsr.2006.052>
- Kutzbach, J. E., y Gallimore, R. G. (1989). Pangaeian climates: Megamonsoons of the megacontinent. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 94(D3), 3341–3357. <https://doi.org/10.1029/JD094iD03p03341>
- Langenheim, J. H. (1960). Late paleozoic and early mesozoic plant fossils from the Cordillera Oriental of Colombia and correlation of the Giron Formation. *Boletín Geológico*, 8(1–3), 95–132. <https://doi.org/10.32685/0120-1425/bolgeol8.1-3.1960.371>
- Langenheim Jr, R. L. (1959). Preliminary report on the stratigraphy of the Girón Formation in Santander and Boyacá. *Boletín de Geología*, 3(1), 35–50.
- Laprida, C., y Ballent, S. (2008). Ostracoda. In H. Camacho (Ed.), *Los Invertebrados Fósiles* (pp. 599–624). Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» División Paleontología de Invertebrados, .
- Laubacher, G. (1978). Géologie de la Cordillère orientale et de l'Altiplano au nord et nord-ouest du lac Titicaca. Géologie Des Andes péruviennes. *Travaux et Documents de L'ORSTOM*, 95, 1–217.
- Lazar, O. R., Bohacs, K. M., Schieber, J., Macquaker, J. H. S., y Demko, T. M. (2015). *Mudstone Primer: Lithofacies variations, diagnostic criteria, and sedimentologic–stratigraphic implications at lamina to bedset scale*. SEPM (Society for Sedimentary Geology).
- López-Gamundí, O. R., Alvarez, L., Bossi, G., Espejo, I., Fernández Seveso, F., y Sesarego, H. (1989). Cuencas intermontanas. Cuencas Sedimentarias Argentinas. *Serie Correlación Geológica*, 6, 123–167.
- Mack, G. H., James, W. C., y Monger, H. C. (1993). Classification of paleosols. *Geological Society of America Bulletin*, 105(2), 129–136. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1993\)105<0129:COP>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1993)105<0129:COP>2.3.CO;2)
- Mancuso, A. C. (2009). Taphonomic analysis in lacustrine environments: Two different contexts for Triassic lake paleofloras from Western Gondwana (Argentina). *Sedimentary Geology*, 222(1–2), 149–159. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2009.05.017>
- Mancuso, A. C., Benavente, C. A., Irmis, R. B., y Mundil, R. (2020). Evidence for the Carnian Pluvial Episode in Gondwana: New multiproxy climate records and their bearing on early dinosaur diversification. *Gondwana Research*, 86, 104–125. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.05.009>
- Mancuso, A. C., Gaetano, L. C., Leardi, J. M., Abdala, F., y Arcucci, A. B. (2014). The Chañares Formation: a window to a Middle Triassic tetrapod community. *Lethaia*, 47(2), 244–265. <https://doi.org/10.1111/let.12055>

- Mancuso, A. C., Horn, B. L. D., Benavente, C. A., Schultz, C. L., y Irmis, R. B. (2021). The paleoclimatic context for South American Triassic vertebrate evolution. *Journal of South American Earth Sciences*, 110, 103321. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103321>
- Mancuso, A. C., Irmis, R. B., Pedernera, T. E., Gaetano, L. C., Benavente, C. A., y Breeden III, B. T. (2022). Paleoenvironmental and Biotic Changes in the Late Triassic of Argentina: Testing Hypotheses of Abiotic Forcing at the Basin Scale. *Frontiers in Earth Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/feart.2022.883788>
- Mancuso, A. C., y Marsicano, C. A. (2008). Paleoenvironments and taphonomy of a Triassic lacustrine system (Los Rastros Formation, central-western Argentina). *PALAIOS*, 23(8), 535–547. <https://doi.org/10.2110/palo.2007.p07-064r>
- Marsicano, C. A., Irmis, R. B., Mancuso, A. C., Mundil, R., y Chemale, F. (2016). The precise temporal calibration of dinosaur origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(3), 509–513. <https://doi.org/10.1073/pnas.1512541112>
- Marsicano, C. A., Mancuso, A. C., Palma, R. M., y Krapovickas, V. (2010). Tetrapod tracks in a marginal lacustrine setting (Middle Triassic, Argentina): Taphonomy and significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291(3–4), 388–399. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.009>
- Martens, K. (1998). Sex and ostracods: a new synthesis. In K. Martens (Ed.), *Sex and parthenogenesis: Evolutionary ecology of reproductive modes in non-marine ostracods* (pp. 295–321). Backhuys.
- Martínez, R. N., Colombi, C. E., Ezcurra, M. D., Abelín, D. O., Cerda, I., y Alcober, O. A. (2025). A Carnian theropod with unexpectedly derived features during the first dinosaur radiation. *Nature Ecology y Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-025-02868-4>
- Melchor, R. N. (2007). Changing lake dynamics and sequence stratigraphy of synrift lacustrine strata in a half-graben: an example from the Triassic Ischigualasto–Villa Unión Basin, Argentina. *Sedimentology*, 54(6), 1417–1446. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2007.00887.x>
- Metz, R. (1996). Newark Basin ichnology: The Late Triassic Perkasio Member of the Passaic Formation, Sanatoga, Pennsylvania. *Northeastern Geology and Environmental Sciences*, 18, 118–129.
- Miall, A. (1996). *The Geology of Fluvial Deposits. Sedimentary Facies, Basin Analysis, and Petroleum Geology*. Springer.
- Miall, A. (2014). *Fluvial Depositional Systems*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-00666-6>
- Milana, J. P., y Alcober, O. (1994). Modelo tectosedimentario de la cuenca triásica de Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista de La Asociación Geológica Argentina*, 49(3–4), 217–235.
- Moore, J. G., y Schilling, J.-G. (1973). Vesicles, water, and sulfur in Reykjanes Ridge basalts. *Contributions to Mineralogy and Petrology*, 41(2), 105–118. <https://doi.org/10.1007/BF00375036>
- Mulder, T., y Alexander, J. (2001). The physical character of subaqueous sedimentary density flows and their deposits. *Sedimentology*, 48(2), 269–299. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3091.2001.00360.x>
- Müller, R. D., Seton, M., Zahirovic, S., Williams, S. E., Matthews, K. J., Wright, N. M., Shephard, G. E., Maloney, K. T., Barnett-Moore, N., Hosseinpour, M., Bower, D. J., y Cannon, J. (2016). Ocean Basin Evolution and Global-Scale Plate Reorganization Events Since Pangea Breakup. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 44(1), 107–138. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-060115-012211>
- Mutti, E. (1992). *Turbidite sandstones*. Agrip, Istituto di geologia, Università di Parma.
- Mutti, E., Drovoli, G., Tinterri, R., y Zavala, C. (1996). The importance of ancient fluvio-deltaic systems dominated by catastrophic flooding in tectonically active basins. *Memorie Di Scienze Geologiche, Università Di Padova*, 233–291.

- Mutti, E., y Ricci Lucchi, F. (1975). Turbidite facies and facies associations. In *Examples of turbidite facies and facies associations from selected formations of the northern of the Apennines* (pp. 21–36).
- Nordt, L., Atchley, S., y Dworkin, S. (2015). Collapse of the Late Triassic megamonsoon in western equatorial Pangea, present-day American Southwest. *Geological Society of America Bulletin*, 127(11–12), 1798–1815. <https://doi.org/10.1130/B31186.1>
- Olsen, P. E. (1988). Paleontology and paleoecology of the Newark Supergroup (early Mesozoic, eastern North America). In W. Manspeizer (Ed.), *Developments in Geotectonics, Triassic-Jurassic Rifting* (pp. 185–230). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-42903-2.50013-0>
- Olsen, P. E. (1986). A 40-Million-Year Lake Record of Early Mesozoic Orbital Climatic Forcing. *Science*, 234(4778), 842–848. <https://doi.org/10.1126/science.234.4778.842>
- Olsen, P. E. (1990). Tectonic, Climatic, and Biotic Modulation of Lacustrine Ecosystems--Examples from Newark Supergroup of Eastern North America. In B. Katz (Ed.), *Lacustrine Basin Exploration: Case Studies and Modern Analogs* (pp. 209–224). American Association Petroleum Geologists.
- Olsen, P. E., y Kent, D. V. (1996). Milankovitch climate forcing in the tropics of Pangaea during the Late Triassic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 122(1–4), 1–26. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(95\)00171-9](https://doi.org/10.1016/0031-0182(95)00171-9)
- Olsen, P. E., y Kent, D. V. (2000). High-resolution early Mesozoic Pangean climatic transect in lacustrine environments. *Zentralblatt Für Geologie Und Paläontologie*, 1475–1495.
- Olsen, P., Froelich, A., Daniels, D., Smoot, J., y Gore, P. (1991). Rift basins of early Mesozoic age. In W. Horton (Ed.), *Geology of the Carolinas* (pp. 142–170). University of Tennessee Press.
- Otharán, G., Zavala, C., Arcuri, M., Di Meglio, M., Zorzano, A., Marchal, D., y Köhler, G. (2020). Análisis de facies en depósitos de grano fino asociados a flujos de fango. Formación Vaca Muerta (Tithoniano-Valanginiano), Cuenca Neuquina central, Argentina. *Andean Geology*, 47(2), 384. <https://doi.org/10.5027/andgeoV47n2-3061>
- Palinkaš, L. A., Bermanec, V., Borojević Šoštarić, S., Kolar-Jurkovšek, T., Palinkaš, S. S., Molnar, F., y Kniewald, G. (2008). Volcanic facies analysis of a subaqueous basalt lava-flow complex at Hruškovec, NW Croatia — Evidence of advanced rifting in the Tethyan domain. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 178(4), 644–656. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2008.06.037>
- Panca, F., Bahlburg, H., Cárdenas, J., Berndt, J., Lünsdorf, N. K., y Gerdes, A. (2024). Sedimentology, geochronology and provenance of the late Permian and Triassic Mitu Group in Peru—The evolution of continental facies along a transform margin. *Basin Research*, 36(2), 1–46. <https://doi.org/10.1111/bre.12864>
- Parrish, J. T. (1993). Climate of the Supercontinent Pangea. *The Journal of Geology*, 101(2), 215–233. <https://doi.org/10.1086/648217>
- Pérez, L. M., Otero, A., Alonso Muruaga, P. J., Gaetano, L. C., Leardi, J. M., Krapovickas, V., y Poiré, D. G. (2022). Multiproxy taphonomic analysis in the Los Colorados Formation (Upper Triassic), Ischigualasto-Villa Unión Basin, Argentina: A case study through sauropodomorph remains. *Journal of South American Earth Sciences*, 118, 103925. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103925>
- Piraquive, A., Kammer, A., Bernet, M., Cramer, T., von Quadt, A., y Gómez, C. (2021). Neoproterozoic to Jurassic tectono-metamorphic events in the Sierra Nevada de Santa Marta Massif, Colombia: insights from zircon U-Pb geochronology and trace element geochemistry. *International Geology Review*, 64(14), 1933–1965. <https://doi.org/10.1080/00206814.2021.1961317>
- Prámparo, B., Ballent, C., Gallego, O., y Milana, J. (2005). Paleontología de la Formación Lagarcito (Cretácico inferior) en la provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana*, 42(1), 93–114.

- Preto, N., Kustatscher, E., y Wignall, P. B. (2010). Triassic climates — State of the art and perspectives. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 290(1–4), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.015>
- Rabe, E. (1977). Zur stratigraphie des ostandinen Raumes von Kolumbien (Lenz-Verlag-Giessen, Ed.). Giessener geologische Schriften.
- Reineck, H. E., y Singh, I. B. (1975). *Depositional sedimentary environments: with reference to terrigenous clastics*. Springer Science y Business Media.
- Reineck, H.-E., y Wunderlich, F. (1968). Classification and Origin of Flaser and Lenticular Bedding. *Sedimentology*, 11(1–2), 99–104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1968.tb00843.x>
- Remy, W., Remy, R., Pfefferkorn, H., Volkheimer, W., y Rabe, E. (1975). Neueinstufung der Bocas- Folge (Bucaramanga, Kolumbien) in den unteren Jura anhand einer Phleboteris-branneri- und Classopollis-Flora. *Argumenta Paleobotanica*, 4, 55–75.
- Renzoni, G. (1967). *Geología del Cuadrangulo J-12 Tunja*. Servicio Geológico Nacional.
- Retallack, G. (2001). *Soils of the Past: An Introduction to Paleopedology*. Wiley-Blackwell.
- Rogers, R. R., Arcucci, A. B., Abdala, F., Sereno, P. C., Forster, C. A., y May, C. L. (2001). Paleoenvironment and Taphonomy of the Chanares Formation Tetrapod Assemblage (Middle Triassic), Northwestern Argentina: Spectacular Preservation in Volcanogenic Concretions. *PALAIOS*, 16(5), 461–481. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2001\)016<0461:PATOTC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2001)016<0461:PATOTC>2.0.CO;2)
- Sanders, J. E. (1965). Primary sedimentary structures formed by turbidity currents and related sedimentation mechanisms. In G. Middleton (Ed.), *Primary Sedimentary Structures and Their Hydrodynamic Interpretation* (pp. 192–219). SEPM (Society for Sedimentary Geology). <https://doi.org/10.2110/pec.65.08.0192>
- Santi Malnis, P., Colombi, C. E., Rothlis, L. M., y Alcober, O. (2020). Fluvial architecture and paleoenvironmental evolution of the Los Colorados Formation (Norian): Postrift stage of the Ischigualasto–Villa Unión Basin, NW Argentina. *Journal of Sedimentary Research*, 90(10), 1436–1462. <https://doi.org/10.2110/jsr.2020.65>
- Schencman, L. J., Colombi, C., Santi Malnis, P., y Limarino, C. O. (2015). Diagénesis y procedencia de la Formación Los Colorados (Norian), Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Noroeste de Argentina. *Revista de La Asociación Geológica Argentina*, 72(2), 219–234.
- Schieber, J. (2016). Mud re-distribution in epicontinental basins – Exploring likely processes. *Marine and Petroleum Geology*, 71, 119–133. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2015.12.014>
- Schieber, J., y Southard, J. B. (2009). Bedload transport of mud by floccule ripples—Direct observation of ripple migration processes and their implications. *Geology*, 37(6), 483–486. <https://doi.org/10.1130/G25319A.1>
- Schieber, J., Southard, J. B., y Schimmelmann, A. (2010). Lenticular Shale Fabrics Resulting from Intermittent Erosion of Water-Rich Muds—Interpreting the Rock Record in the Light of Recent Flume Experiments. *Journal of Sedimentary Research*, 80(1), 119–128. <https://doi.org/10.2110/jsr.2010.005>
- Schieber, J., Southard, J., y Thaisen, K. (2007). Accretion of Mudstone Beds from Migrating Floccule Ripples. *Science*, 318(5857), 1760–1763. <https://doi.org/10.1126/science.1147001>
- Schieber, J., y Yawar, Z. (2009). A New Twist on Mud Deposition—Mud Ripples in Experiment and Rock Record. *The Sedimentary Record*, 7(2), 4–8. <https://doi.org/10.2110/sedred.2009.2.4>
- Seilacher, A. (2007). *Trace fossil analysis*. Springer.
- Sellwood, B. W., y Valdes, P. J. (2006). Mesozoic climates: General circulation models and the rock record. *Sedimentary Geology*, 190(1–4), 269–287. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2006.05.013>

- Sheldon, N. D., y Tabor, N. J. (2009). Quantitative paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction using paleosols. *Earth-Science Reviews*, 95(1–2), 1–52. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2009.03.004>
- Silva-Romo, G., Mendoza-Rosales, C. C., Campos-Madrigal, E., Centeno-García, E., y Peralta-Salazar, R. (2015). Early Mesozoic Southern Mexico–Amazonian connection based on U–Pb ages from detrital zircons: The La Mora Paleo-River in the Mixteca Terrane and its paleogeographic and tectonic implications. *Gondwana Research*, 28(2), 689–701. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.06.005>
- Sohn, I. G. (1988). Darwinulocopina (Crustacea: Podocopa), a new suborder proposed for nonmarine Paleozoic to Holocene Ostracoda. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 101, 817–824.
- Spikings, R., Cochrane, R., Villagomez, D., Van der Lelij, R., Vallejo, C., Winkler, W., y Beate, B. (2015). The geological history of northwestern South America: from Pangaea to the early collision of the Caribbean Large Igneous Province (290–75Ma). *Gondwana Research*, 27(1), 95–139. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.06.004>
- Spikings, R., y Paul, A. (2019). The Permian – Triassic History of Magmatic Rocks of the Northern Andes (Colombia and Ecuador): Supercontinent Assembly and Disassembly. In J. Gómez y A. Pinilla–Pachon (Eds.), *The Geology of Colombia* (Vol. 2, pp. 1–43). Servicio Geológico Colombiano, Publicaciones Geológicas Especiales 36. <https://doi.org/10.32685/pub.esp.36.2019.01>
- Spikings, R., Reitsma, M. J., Boekhout, F., Mišković, A., Ulianov, A., Chiaradia, M., Gerdes, A., y Schaltegger, U. (2016). Characterisation of Triassic rifting in Peru and implications for the early disassembly of western Pangaea. *Gondwana Research*, 35, 124–143. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2016.02.008>
- Stocker, M. R., y Butler, R. J. (2013). Phytosauria. *Geological Society, London, Special Publications*, 379(1), 91–117. <https://doi.org/10.1144/SP379.5>
- Sumner, E. J., Amy, L. A., y Talling, P. J. (2008). Deposit Structure and Processes of Sand Deposition from Decelerating Sediment Suspensions. *Journal of Sedimentary Research*, 78(8), 529–547. <https://doi.org/10.2110/jsr.2008.062>
- Tabor, N. J., Montañez, I. P., Kelso, K. A., Currie, B., Shipman, T., y Colombi, C. (2006). A Late Triassic soil catena: Landscape and climate controls on paleosol morphology and chemistry across the Carnian-age Ischigualasto–Villa Union basin, northwestern Argentina. In *Paleoenvironmental Record and Applications of Calcretes and Palustrine Carbonates*. Geological Society of America. [https://doi.org/10.1130/2006.2416\(02\)](https://doi.org/10.1130/2006.2416(02))
- Tabor, N. J., y Myers, T. S. (2015). Paleosols as Indicators of Paleoenvironment and Paleoclimate. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 43(1), 333–361. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-060614-105355>
- Tabor, N. J., Myers, T. S., y Michel, L. A. (2017). Sedimentologist’s Guide for Recognition, Description, and Classification of Paleosols. In *Terrestrial Depositional Systems* (pp. 165–208). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803243-5.00004-2>
- Tänavsuu-Milkeviciene, K., Sarg, J. F., y Bartov, Y. (2017). Depositional Cycles and Sequences In An Organic-Rich Lake Basin: Eocene Green River Formation, Lake Uinta, Colorado and Utah, U.S.A. *Journal of Sedimentary Research*, 87(3), 210–229. <https://doi.org/10.2110/jsr.2017.11>
- Tanner, L. H. (2018). Climates of the Late Triassic: Perspectives, Proxies and Problems. In L. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World* (Vol. 46, pp. 59–90). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_3
- Tasch, P. (1987). Fossil Conchostraca of the Southern Hemisphere and continental drift: Paleontology, biostratigraphy, and dispersal. Geological Society of America.
- Toro-Toro, L. M., Cardona-Ríos, J. J., Moreno-Sánchez, M., y Gómez-Cruz, A. de J. (2021). Petrografía y geoquímica de las rocas piroclásticas y efusivas de la Formación Bocas (Triásico Superior-Jurásico Inferior) y efusivas de la Formación Nogontova (Macizo de Santander, Colombia). *Boletín de Geología*, 43(1), 53–75. <https://doi.org/10.18273/revbol.v43n1-2021003>

- Trapp, D. (1968). *Das Paläozoikum und Frühmesozoikum im nördlichen Quetame- und westlichen Santandermaas der Ostkordillere Kolumbiens, Südamerika*.
- Trumpy, D. (1943). Pre-Cretaceous of Colombia. *Geological Society of America Bulletin*, 54(9), 1281–1304. <https://doi.org/10.1130/GSAB-54-1281>
- Valdes, P. J., Scotese, C. R., y Lunt, D. J. (2021). Deep ocean temperatures through time. *Climate of the Past*, 17(4), 1483–1506. <https://doi.org/10.5194/cp-17-1483-2021>
- van Hinsbergen, D. J. J., de Groot, L. V., van Schaik, S. J., Spakman, W., Bijl, P. K., Sluijs, A., Langereis, C. G., y Brinkhuis, H. (2015). A Paleolatitude Calculator for Paleoclimate Studies. *PLOS ONE*, 10(6), e0126946. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126946>
- Walker, R. G., y Mutti, E. (1973). Turbidite facies and facies associations. In *Sect. Short course, Turbidites and deep water sedimentation* (pp. 119–157). SEPM Pacific.
- Wang, J.-X., Sun, P.-C., Liu, Z.-J., y Li, Y. (2021). Characteristics and genesis of lacustrine laminar coal and oil shale: A case study in the Dachanggou Basin, Xinjiang, Northwest China. *Marine and Petroleum Geology*, 126, 104924. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2021.104924>
- Ward, D. E., Goldsmith, R., Cruz B., J., y Restrepo A., H. (1973). Geología de los cuadrángulos H-12 Bucaramanga y H-13 Pamplona, departamento de Santander. *Boletín Geológico*, 21(1–3), 1–134. <https://doi.org/10.32685/0120-1425/bolgeol21.1-3.1973.383>
- Webb, J. A. (1979). A reappraisal of the palaeoecology of conchostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie Abhandlungen*, 158, 259–275.
- Weber, B., Iriondo, A., Premo, W. R., Hecht, L., y Schaaf, P. (2007). New insights into the history and origin of the southern Maya block, SE México: U–Pb–SHRIMP zircon geochronology from metamorphic rocks of the Chiapas massif. *International Journal of Earth Sciences*, 96(2), 253–269. <https://doi.org/10.1007/s00531-006-0093-7>
- Whiteside, J. H., Grogan, D. S., Olsen, P. E., y Kent, D. V. (2011). Climatically driven biogeographic provinces of Late Triassic tropical Pangea. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(22), 8972–8977. <https://doi.org/10.1073/pnas.1102473108>
- Whiteside, J. H., Lindström, S., Irmis, R. B., Glasspool, I. J., Schaller, M. F., Dunlavey, M., Nesbitt, S. J., Smith, N. D., y Turner, A. H. (2015). Extreme ecosystem instability suppressed tropical dinosaur dominance for 30 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(26), 7909–7913. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505252112>
- Yang, T., Li, X., Yang, Y., Wen, L., Cao, Z., Wang, X., Zhang, S., y Liang, Q. (2023). Evolution from shallow-water deltas to fluvial fans in lacustrine basins: A case study from the Middle Jurassic Shaximiao Formation in the central Sichuan Basin, China. *Sedimentology*, 71(3), 1023–1055. <https://doi.org/10.1111/sed.13163>
- Yawar, Z., y Schieber, J. (2017). On the origin of silt laminae in laminated shales. *Sedimentary Geology*, 360, 22–34. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2017.09.001>
- Zavala, C. (2020). Hyperpycnal (over density) flows and deposits. *Journal of Palaeogeography*, 9(1), 1–21. <https://doi.org/10.1186/s42501-020-00065-x>
- Zavala, C., y Arcuri, M. (2016). Intrabasinal and extrabasinal turbidites: Origin and distinctive characteristics. *Sedimentary Geology*, 337, 36–54. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2016.03.008>
- Zavala, C., Arcuri, M., Meglio, M. Di, Diaz, H. G., y Contreras, C. (2011). A Genetic Facies Tract for the Analysis of Sustained Hyperpycnal Flow Deposits. In *Sediment Transfer from Shelf to Deep Water—Revisiting the Delivery System* (pp. 31–51). American Association of Petroleum Geologists. <https://doi.org/10.1306/13271349St613438>

- Zavala, C., Liu, H., Li, X., Arcuri, M., Di Meglio, M., Zorzano, A., Otharán, G., Hao, B., y Wang, Y. (2022). Lacustrine sequence stratigraphy: New insights from the study of the Yanchang Formation (Middle-Late Triassic), Ordos Basin, China. In *The Ordos Basin* (pp. 309–335). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85264-7.00012-6>
- Zavala, C., Ponce, J. J., Arcuri, M., Drittanti, D., Freije, H., y Asensio, M. (2006). Ancient Lacustrine Hyperpycnites: A Depositional Model from a Case Study in the Rayoso Formation (Cretaceous) of West-Central Argentina. *Journal of Sedimentary Research*, 76(1), 41–59. <https://doi.org/10.2110/jsr.2006.12>

Capítulo III: Paleontología

Sistemática

*“Somos como mariposas que vuelan durante un día
pensando que lo harán para siempre”*

Carl Sagan

1. Introducción

Los primeros registros fósiles de las formaciones Bocas y Montebel provienen de los estudios realizados entre las décadas de 1940 a 1960 por autores como Dickey (1941), Trumpy (1943), Bock (1953a, 1953b) y Langenheim (1959, 1960). En estos trabajos se reportaron restos de plantas e invertebrados, entre los que se incluyen gasterópodos, camarones almeja (referidas como "*estherias*") y bivalvos.

En la Formación Montebel, la paleoflora está representada por una asociación diversa que incluye sphenopsidas, filicopsidas (helechos), pteridospermas (*seed ferns*), cycadeoidales (bennettitales), coniferales y ginkgopsidas (Langenheim, 1959, 1960). Posteriormente, Geyer (1973) amplió el conocimiento de esta unidad al documentar invertebrados de agua dulce (camarones almeja, ostrácodos y bivalvos), así como dientes de vertebrados asignados a Sauropterygia con duda.

En contraste, los registros fósiles de la Formación Bocas presentan una menor diversidad paleoflorística, con taxones como *Mesocalamites* y *Cordaites?* (Langenheim, 1959, 1960). No obstante, la riqueza paleobotánica de la Formación Bocas fue complementada por Remy et al. (1975) y Rabe (1977), quienes identificaron filicopsidas (helechos) de la especie *Phlebopteris branneri* (White) Gothan, 1951, y una microflora diversa compuesta por esporas y granos de polen atribuibles a sphenopsidas, filicopsidas (helechos), pteridospermas (*seed ferns*), cycadopsidas y coniferales. Adicionalmente, Ward et al. (1973) realizaron contribuciones al conocimiento de esta unidad al documentar invertebrados (camarones almeja, ostrácodos) y restos de peces (escamas). Investigaciones posteriores han complementado este panorama mediante nuevos hallazgos de camarones almeja y ostrácodos (Maze en Tasch, 1987; Alarcón y Rodríguez, 2019; Alarcón et al., 2020), así como fragmentos de bennettitales y restos de peces (Toro-Toro et al., 2021). (ver tablas 3.1 y 3.2).

La primera parte de este capítulo tiene como objetivo describir y analizar en detalle la paleofauna y paleoflora de las formaciones Bocas y Montebel, con énfasis en su clasificación sistemática. La identificación del registro fósil aportará información clave para la interpretación de las interacciones paleoecológicas de la fauna y flora, así como para la reconstrucción de los paleoambientes asociados a cada unidad.

Para lograr una presentación clara y ordenada de los datos, este capítulo se organiza en cuatro secciones principales, de acuerdo con los grupos de fósiles analizados: (3.1.1) paleoinvertebrados, (3.1.2) paleovertebrados, (3.1.3) macroflora y (3.1.4) microflora. En cada sección se especifica la procedencia de los materiales, discriminando entre cada formación. El *Capítulo II: Sedimentología y reconstrucción paleoambiental* presenta la ubicación estratigráfica detallada de los taxones dentro de los perfiles geológicos levantados para cada unidad. Por su parte, el *Capítulo*

IV: *Tafonomía de las asociaciones fosilíferas* analiza los procesos de preservación, mientras que el *Capítulo V: Bioestratigrafía* se enfoca en la temporalidad y correlación de los registros fósiles identificados en este capítulo.

Tabla 3.1 Reportes de fósiles de la Formación Bocas.

Formación Bocas							
Invertebrados		Vertebrados		Flora			
Camarones almeja (conchostracos)		Peces		Macroflora			
Estherids	Langenheim (1960)	Escamas de peces	Ward <i>et al.</i> (1973)	<i>Cordaites?</i>	Langenheim (1959, 1960)		
<i>Cyzicus</i>	Ward <i>et al.</i> (1973)	Escamas de peces	Toro-Toro <i>et al.</i> (2021)	<i>Mesocalamites</i>			
<i>Estheria costata?</i>		Maze en Tasch (1987)			<i>Phlebopteris branneri</i> (White) Gotham	Remy <i>et al.</i> (1975)	
<i>Estheriella?</i> sp.	Alarcón <i>et al.</i> (2019; 2020)	<i>Otozamites</i> sp.			Toro-Toro <i>et al.</i> (2021)		
<i>Shipingia hebaozhaiensis</i>		Microflora			<i>Classopollis</i> <i>Cycadopites</i> <i>Vitreisporites</i> cf. <i>Podocarpidites</i> <i>Dictyophyllidites</i> <i>Gleicheniidites</i> <i>Verrucosisporites</i> <i>Concavisporites</i> <i>Punctatosporites</i> cf. <i>scabratus</i>	Remy <i>et al.</i> (1975)	
<i>Laxitextella multireticulata?</i>							
<i>Euestheria?</i> <i>buravasi</i>							
Ostrácodos							
<i>Theriosynoecum?</i>	Ward <i>et al.</i> (1973)						
<i>Tunghuania?</i>	Ward <i>et al.</i> (1973)						
<i>Darwinulla</i> sp.	Rabe (1977)						
Gasterópodos							
Gasterópodos indeterminados	Rabe (1977)						
Bivalvos							
Bivalvos indeterminados	Rabe (1977)						

La segunda parte de este capítulo (sección 4) presenta una recopilación bibliográfica del contenido paleontológico de las unidades del Triásico Superior a diferentes paleolatitudes en la margen suroccidental de Pangea: Grupo Mitu, Perú (~20°-28°S); Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, Argentina (~44°-48°S); Cuenca Malargüe, Argentina (~50°S); Cuenca Paso Flores, Argentina (~54°S); Cuenca El Tranquilo, Argentina (~61°S). El objetivo es contextualizar el contenido paleontológico de estas cuencas a diferentes paleolatitudes y su posterior comparación (Capítulo

VII) con los registros paleontológicos de bajas paleolatitudes ecuatoriales de la Cordillera Oriental de Colombia (formaciones Bocas y Montebel).

Tabla 3.2 Reportes de fósiles de la Formación Montebel.

Formación Montebel					
Camarones almeja (conchostracos)		Vertebrados		Macroflora	
<i>Estheria</i>	Olsson en Trumphy (1943)	Diente Sauropterygia?	Geyer (1973)	<i>Sagenopteris</i> cf. <i>nilssoniana</i>	Langenheim (1960)
<i>Howellites colombianus</i>	Bock, 1953a			<i>Elatocladus</i> sp.	
<i>Howellisaura colombianus</i>	Bock, 1953b			<i>Elatocladus</i> (<i>Brachyphyllum</i>) sp.	
<i>Cyzicus</i> (<i>Lioestheria</i>) <i>colombianus</i>	Geyer (1973)			<i>Elatocladus</i> (<i>Pagiophyllum</i>) sp.	
Ostrácodos				<i>Zamites</i> sp.	
<i>Darwinula</i> sp.	Geyer (1973)			<i>Otozamites</i> sp.	
				<i>Podozamites</i> sp.	
Bivalvos				<i>Cladophlebis</i> (<i>Coniopteris</i>) sp.	
<i>Unionites</i> sp. ex gr. <i>muensteri</i>	Geyer (1973)			<i>Cycadolepis</i> sp.	
				<i>Asterotheca</i> sp.	
Gasterópodos				Coniopterid	
Gasterópodos indeterminados	Geyer (1973)			Ginkgophytes	
				Sphenopterid	

2. Metodología de trabajo

El estudio de los invertebrados se llevó a cabo con el apoyo del Grupo de Paleontología y Paleoambientes Continentales Fanerozoicos en el Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET-UNNE, Argentina) y en el Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan, Argentina. Las muestras fueron examinadas con un microscopio estereoscópico binocular Leica S9D y fotografiadas mediante una cámara Leica Flexcam C1. Las imágenes de microscopía electrónica de barrido (SEM) se obtuvieron con un microscopio JEOL 5800LV de la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Argentina (**Fig 3.1**).

Las mediciones necesarias para la descripción morfológica y la clasificación de los camarones almeja (**Fig 3.2**) siguen los esquemas propuestos por Kozur y Weems (2010), Scholze y Schneider (2015) y Weems y Lucas (2015). Los ejemplares de camarones almeja se encuentran depositados

en la colección del Instituto y Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan (números de catálogo temporarios PISJ 111–117).



Origin and year of manufacture	Japan, 1997
Emission source	Tungsten
Detectors	Secondary Electrons (SE) and Backscattered Electrons (BSE)
Resolution	3.5 nm (WD 8 mm, Accv 30 kV, SE)
Magnification (Min - Max)	x18 - 300,000
Working distance (Min - Max)	8 – 48 mm
Accelerating voltage (Min – Max)	0.3 – 30 kV

Figura 3.1 Características técnicas del SEM JEOL 5800LV. Figura tomada y modificada de Laurenti y Galíndez (2023).

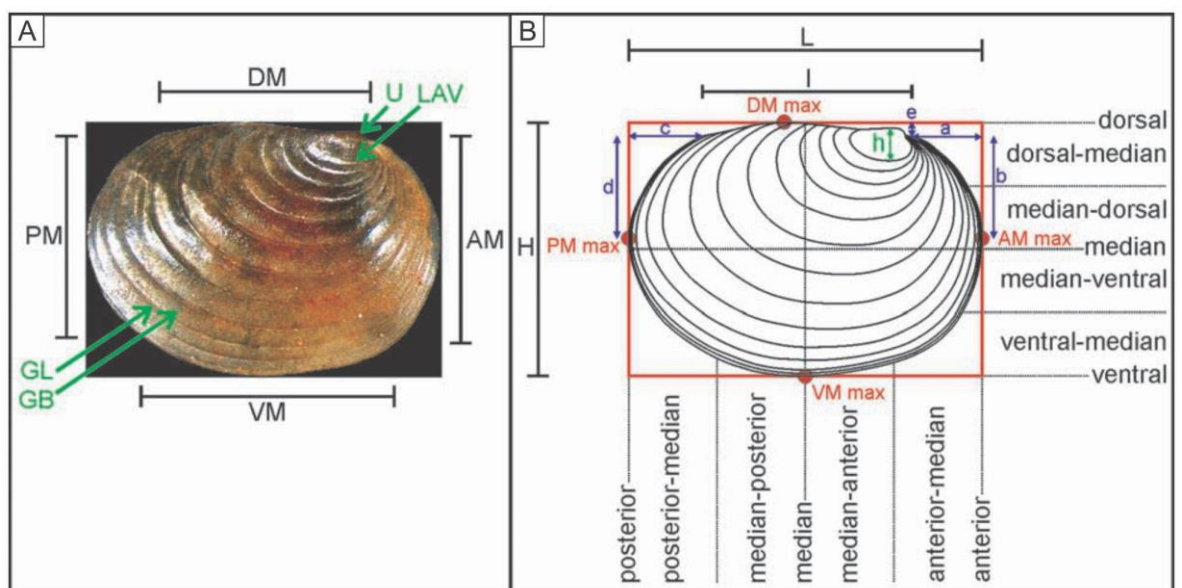


Figura 3.2 Terminología del caparazón y parámetros para mediciones de camarones almeja (conchostracos). (A) Fotografía de conchostraco actual de Azraq (Jordania) en vista lateral. Margen dorsal (DM), margen anterior (AM), margen posterior (PM), margen ventral (VM), umbo (U), valva larvaria (LAV), línea de crecimiento (GL), banda de crecimiento (GB). (B) Dibujo del mismo espécimen. Longitud (L), altura (H), longitud del margen dorsal (l), altura de la valva larvaria (h), puntos de máxima curvatura de los márgenes externos (DM máx., AM máx., VM máx., PM máx.), parámetros de curvatura (a, b, c, d, e). Figura tomada y modificada de Scholze y Schneider (2015).

El estudio de los ejemplares de paleoflora y paleovertebrados se realizó utilizando un microscopio estereoscópico binocular Leica S9E, y las fotografías se tomaron con una cámara digital Nikon Coolpix P510 y una Leica Flexcam C1. La preparación mecánica del material de paleoflora y paleovertebrados se efectuó mediante agujas finas y micropercutores tipo *air-scribe* (**Fig 3.3**), siguiendo la metodología de Ratkevich (1998). Para la descripción sistemática de la paleoflora se aplicaron los términos brindados por el diccionario de botánica de Font Quer (1982) y para la clasificación se siguieron los criterios sistemáticos de Stewart y Rothwell (1993), Kenrick y Crane (1997), Smith et al. (2006), Anderson et al. (2007), Taylor et al. (2009) y Christenhusz et al. (2011). Para el tratamiento nomenclatural se utilizó el “*International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants*” (*Shenzhen Code*; Turland et al., 2018).

Actualmente, debido a estudios en curso, el material paleobotánico y de paleovertebrados se encuentra depositado temporalmente en la colección privada de Carlos Mario Alarcón Gómez (Bucaramanga, Colombia), bajo el acrónimo "Triásico de la Cordillera Oriental-TCO" (números de catálogo TCO), así como en las colecciones paleontológicas de la Universidad Industrial de Santander, Colombia (números de catálogo UIS).

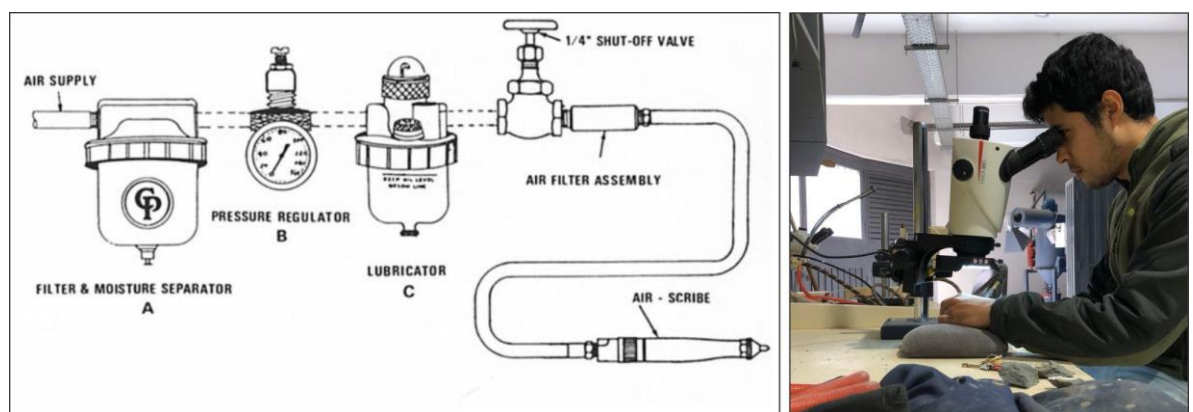


Figura 3.3 Metodología de preparación de fósiles con micropercutores tipo *air-scribe* para ejemplares de macroflora y vertebrados. Figura tomada y modificada de Ratkevich (1998).

Para la recuperación de microflora se procesaron veinte muestras, diez correspondientes a cada unidad litoestratigráfica. El tratamiento consistió en una etapa inicial con HCl diluido, seguida por una disolución con HF. Los residuos finales fueron tratados para eliminar el material mineral remanente y, cuando fue necesario, se aplicó una separación por líquidos pesados utilizando una solución de $ZnCl_2$ (densidad 2,0; **Fig 3.4**). Los detalles de la preparación pueden seguirse en la metodología de Riding (2021).

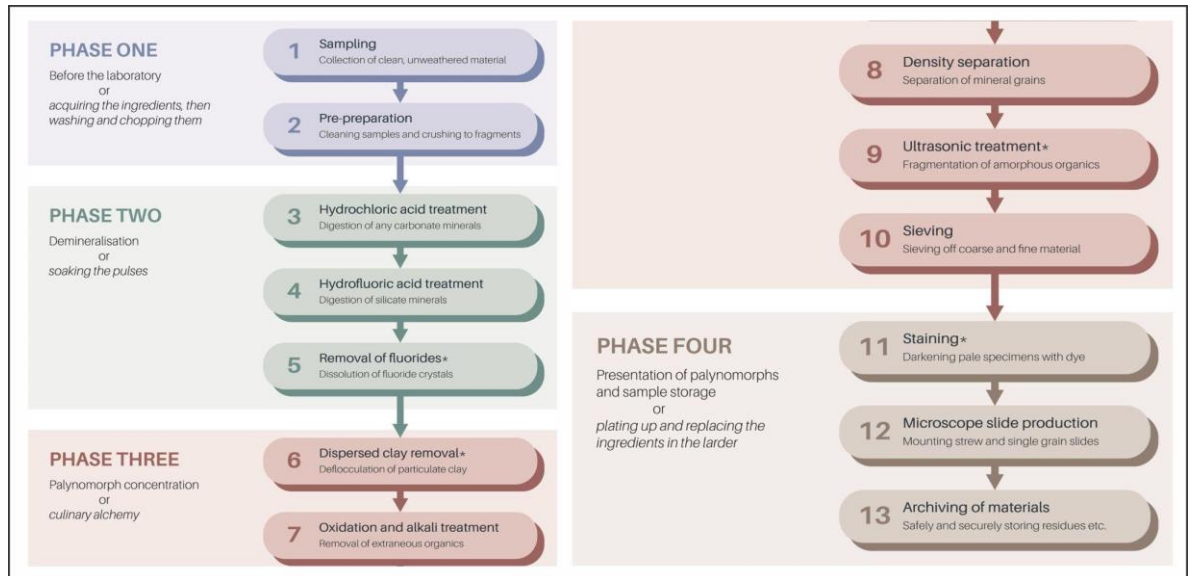


Figura 3.4 Resumen de la técnica tradicional de preparación palinológica basada en ácidos minerales para rocas y sedimentos siliciclásticos. Figura tomada y modificada de Riding (2021).

3. Resultados

3.1 Paleontología sistemática

3.1.1 Paleoinvertebrados

3.1.1.1 Bivalvia

Clase Bivalvia Linnaeus, 1758

Orden Unionida Gray, 1854

Superfamilia Unionoidea Rafinesque, 1820

Familia Unionidae Rafinesque, 1820

Unionidae indet.

Fig. 3.5 A-D

Material de estudio: 10 ejemplares. 8 de la Formación Bocas; 2 de la Formación Montebel.

Número de colección TCO-0023 y TCO-0026.

Procedencia del material: Parte media de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, norte de Bucaramanga, Colombia. Parte inferior de la Formación Bocas, sobre la carretera al Corregimiento de Cuesta Rica, Rionegro, Colombia. Parte inferior de la Formación Montebel, cerca del Corregimiento de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Valvas de 7 - 27 mm de largo por 4 - 12 mm de alto. Contorno ovalado. Márgenes anterior y posterior curvos. Umbo en posición anterior a submedial, que sobresale del margen dorsal. Líneas de crecimiento estrechas (**Fig 3.5 A-D**).

Comentarios: La preservación del material no permite observar características diagnósticas (ej. dientes y fosetas) que posibiliten clasificarlo dentro de un género. Sin embargo, sus características generales permiten asignarlo a la familia Unionidae, grupo exclusivamente de ambientes de agua dulce (Salmon y Green, 1983; Strayer, 1983; Pfeiffer *et al.*, 2019).

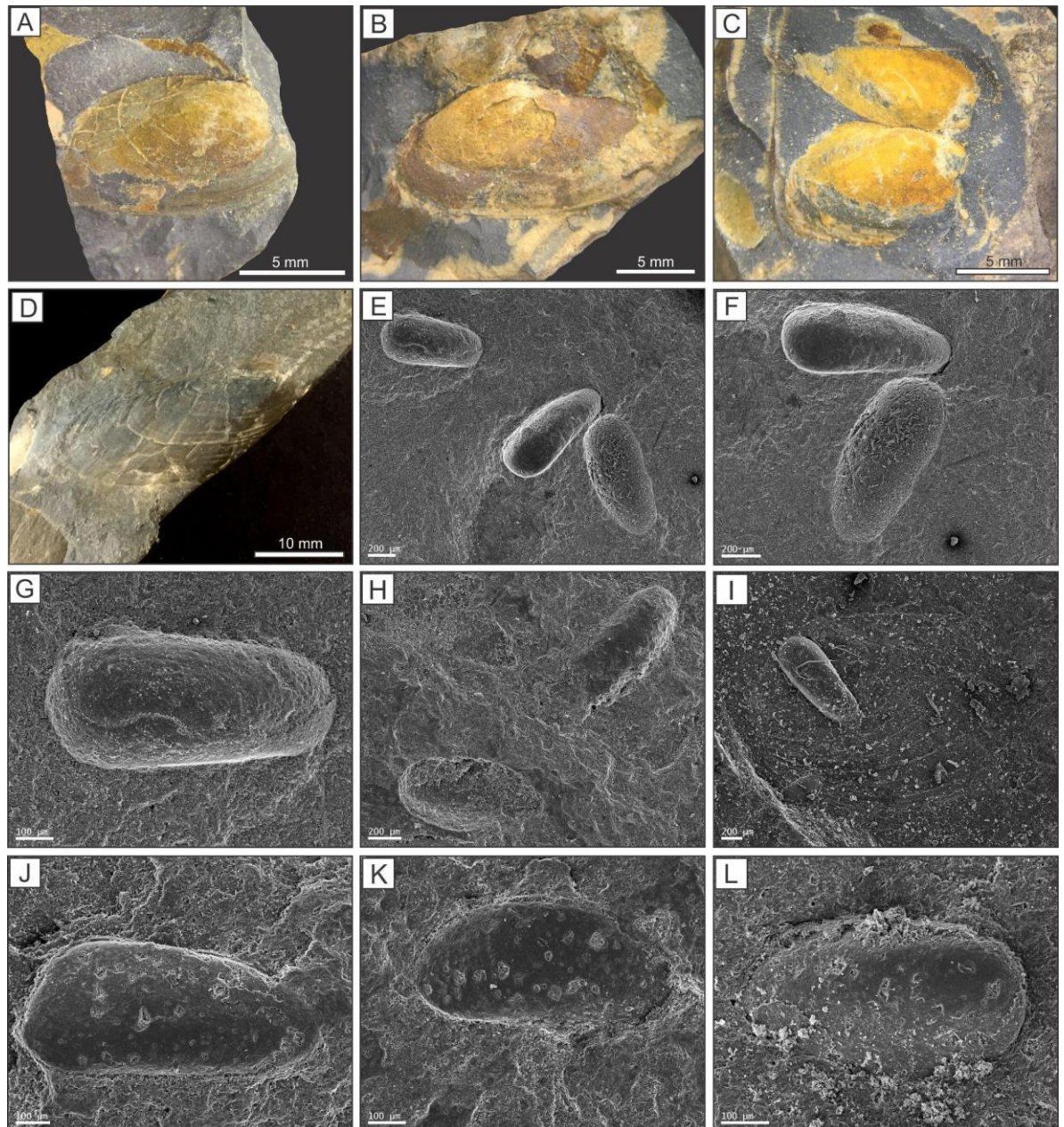


Figura 3.5 Bivalvos y ostrácodos de las formaciones Bocas y Montebel. A-D Moldes de bivalvos asignados unionidos. (A) Bivalvo familia Unionidae. Localidad tipo de la Formación Bocas. (B-C) Bivalvo Familia Unionidae. Localidad de Cuesta Rica, Formación Bocas. (D) Bivalvo Familia Unionidae. Sección del Río Cuestano, Formación Montebel. (E-G) Imágenes SEM de ostrácodos Darwinulocopina. Formación Bocas. (H) Darwinulocopina, Localidad de Cuesta Rica, Formación Bocas. (I-L) Ostrácodos Darwinulocopina. Formación Montebel.

3.1.1.2 Ostracoda

Clase Ostracoda Latreille, 1806

Subclase Podocopa, Müller, 1894

Orden Podocopida Sars, 1866

Suborden Darwinulocopina Sohn, 1988

Darwinulocopina indet.

Fig 3.5 E-L

Material estudiado: Número de colección PISJ 111–117.

Procedencia del material: Segmento inferior y superior de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, norte de Bucaramanga, Colombia. Segmento inferior y superior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Caparazones de 0.88 - 0.65 mm de longitud; la morfología es alargada, con extremos redondeados en vista lateral; un extremo ligeramente más alto respecto al opuesto. Se conservan como moldes internos con paredes lisas (**Fig 3.5 E-L**).

Comentarios: Los caracteres preservados en los especímenes son limitados; además, no se preservan impresiones musculares debido a que son moldes internos, lo cual limita su asignación a un género. Sin embargo, su morfología general permite su clasificación en el suborden Darwinulocopina (Sohn, 1988). Este suborden es típico de ambientes de agua dulce (Sohn, 1988; Carignano *et al.*, 2020).

3.1.1.3 Spinicaudata (camarones almeja/conchostracos)

Clase Branchiopoda Latreille, 1817

Orden Diplostraca Gerstaecker, 1866

Infraorden Spinicaudata Linder, 1945

Superfamilia Eosestherioidea Zhang y Chen, en Zhang *et al.*, 1976

Familia Shipingiidae Kozur y Weems, 2005

Género *Shipingia* Shen en Zhang *et al.*, 1976

Especie tipo: *Shipingia hebaozhaiensis* Shen en Zhang *et al.*, 1976.

***Shipingia hebaozhaiensis* Shen en Zhang *et al.*, 1976**

Fig 3.6 A-L; Fig 3.7 A-I

1976 *Shipingia hebaozhaiensis* sp. nov. Shen en Zhang *et al.*

1985 *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, en Chen y Shen

2007 *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, en Kozur y Weems

2020 *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, en Alarcón *et al.*

Material estudiado: 94 ejemplares. 75 de la Formación Bocas; 19 de la Formación Montebel. Número de colección PISJ 111–117.

Procedencia del material: Parte inferior-media de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, norte de Bucaramanga, Colombia. Parte inferior y superior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: El caparazón presenta un tamaño que oscila de pequeño a muy grande, con un contorno que varía de ovalado-elongado a ovalado. El margen dorsal es largo y recto a ligeramente recto, que se distingue del margen anterior y del posterior. El margen anterior es curvado en el tercio superior, con su curvatura máxima más arriba de la línea media, y poco redondeado hacia la parte anteroventral. El margen posterior es ligeramente más alto que el anterior, fuertemente curvado, con su curvatura máxima en la parte media. El umbo es pequeño, ubicado detrás del ángulo anterodorsal y en una posición marginal. Los especímenes registran de 12 a 18 líneas de crecimiento, sin embargo, se identifican minoritariamente algunos individuos que superan las 20 líneas. Las bandas son lisas, anchas en la región posterior y estrechas en el área anteroventral.

Se identificaron dos morfotipos basados en el contorno. La forma 1 presenta un contorno ovalado-elongado, con un margen dorsal más largo (**Fig 3.6 y Fig 3.7 A-C**). El morfotipo 2 tiene un contorno ovalado y es más alto que el 1, con un margen dorsal más corto (**Fig 3.7 D-I**).

Mediciones: Morfotipo 1: L= 1.4 - 5.5 mm; H= 0.9 – 2.9 mm; H/L= 0.44 - 0.60 mm. **Morfotipo 2:** L= 1.2 – 6.3 mm; H= 0.9 – 3.9 mm; H/L= 0.607 - 0.75 mm.

Otras ocurrencias: Formación Ganhaizi en China (Shen en Zhang *et al.*, 1976; Li, 2022). Formación Arnstadt, Cuenca Germánica en Alemania (Kozur y Weems, 2007). Supergrupo Newark en USA y Canadá: Miembro Heidlersburg de la Formación Gettysburg, Formación Blomidon y Miembro Groventon de la Formación Bull Run (Kozur y Weems, 2005, 2007; Weems y Lucas, 2015).

Comentarios: *Shipingia* es un género característico del Noriano (Triásico Superior), registrado en cuencas de China, Alemania, el Supergrupo Newark (USA y Canadá) y Nuevo México (suroeste de USA) (Shen en Zhang *et al.*, 1976; Kozur y Weems, 2005, 2007, 2010; Weems y

Lucas, 2015; Li, 2022). Las características morfométricas observadas en los ejemplares analizados concuerdan con las descripciones de la especie *Shipingia hebaozhaiensis*. Esta especie presenta una ornamentación reticulada entre las líneas de crecimiento (Shen en Zhang *et al.*, 1976; Li, 2022); sin embargo, se han reportado ejemplares sin reticulación preservada en el Miembro Groveton de la Formación Bull Run (Cuenca Culpeper), el Miembro Heidlersburg de la Formación Gettysburg (Cuenca Gettysburg) y en la Formación Arnstadt (Cuenca Germánica; Kozur y Weems, 2005, 2007). Los ejemplares sin reticulación preservada son comparables con los descritos en este estudio, por lo que se asignan a *Shipingia hebaozhaiensis*. La ausencia de ornamentación reticulada en los ejemplares analizados se interpreta como resultado de procesos tafonómicos. Según lo mencionado por Kozur y Weems (2005), esta especie también puede desarrollar una reticulación muy fina y es posible que los polígonos muy pequeños no se preserven durante la fosilización. Las características morfométricas de la población estudiada, compuesta por 94 individuos, permiten reconocer dos morfotipos basados en el contorno: el Morfotipo 1, de forma ovalado-elongada, y el Morfotipo 2, de contorno ovalado. Esta variabilidad se interpreta como un posible dimorfismo sexual dentro de la especie.

***Shipingia olseni* Kozur y Weems, 2005**

Fig 3.7 J-L

2005 *Shipingia olseni* nov. sp. Kozur y Weems

2007 *Shipingia olseni* Kozur y Weems, en Kozur y Weems

2015 *Shipingia olseni* Kozur y Weems, en Weems y Lucas

Material estudiado: 3 ejemplares. Número de colección PISJ 111–117.

Procedencia del material: Parte media de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, norte de Bucaramanga, Colombia

Descripción: Las valvas presentan un tamaño que varía de grande a muy grande. El contorno es ovalado. El margen dorsal es recto a ligeramente recto. El umbo es pequeño, ubicado en la parte anterodorsal y en posición marginal. Los especímenes registran aproximadamente 20-23 líneas de crecimiento. Las bandas son anchas en la región posterior y estrechas en la parte anteroventral. Se identifica una ornamentación punteada entre las líneas de crecimiento (**Fig 3.7 J-L**).

Mediciones: L= 4.2 - 5.9 mm; H= 2.6 – 3.6 mm; H/L= 0.61 - 0.66 mm;

Otras ocurrencias: Formación Arnstadt, Cuenca Germánica en Alemania (Kozur y Weems, 2005, 2007). Miembro Duke Ranch de la Formación Redonda, New México, suroeste de USA

(Kozur y Weems, 2005; Weems y Lucas, 2015). Supergrupo Newark en USA y Canadá: Formación Passaic, Miembro Groventon de la Formación Bull Run, Formación Blomindon y Miembro Heidlersburg de la Formación Gettysburg (Kozur y Weems, 2005, 2007; Weems y Lucas, 2015).

Comentarios: Los ejemplares identificados se destacan por la presencia de una ornamentación punteada; además, su tamaño y características en la forma coinciden con la especie *Shipingia olsenii* (Kozur y Weems, 2005). Esta especie se puede diferenciar de *Shipingia hebaozhaiensis* por su contorno ovalado, tamaño promedio mayor y la ornamentación mencionada previamente.

Familia *Euestheriidae* Defretin-Lefranc, 1965

Género *Euestheria* Depéret y Mazeran, 1912

Especie tipo: *Posidonia minuta* von Zieten, 1833

***Euestheria winterpockensis* (Bock) Kozur y Weems, 2007**

Fig 3.8 A-L

1953a, *Howellites winterpockensis* n.sp. Bock, en Bock

1953b, *Howellisaura winterpockensis* Bock, en Bock

1987, *Cyzicus (Euestheria) minutus multicosatus* n. subsp., en Geyer

2007, *Euestheria winterpockensis* Bock, en Kozur y Weems

2015, *Euestheria winterpockensis* Bock, en Weems y Lucas

Material estudiado: 58 ejemplares. 48 de la Formación Bocas; 10 de la Formación Montebel. Número de colección PISJ 111–117.

Procedencia del material: Parte inferior-media de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, cerca de Bucaramanga, Colombia, Suramérica. Parte inferior y media de la Formación Bocas, sobre la carretera al poblado de Cuesta Rica, Rionegro, Colombia. Parte inferior y superior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Las valvas presentan un tamaño de pequeño a grande, con un contorno redondeado y subovalado. El margen dorsal es corto y convexo. Los márgenes anterior y posterior son redondeados. El margen ventral es curvado. El umbo tiene una posición entre medial y submedial. Los ejemplares presentan entre 18 a 25 líneas de crecimiento formando bandas lisas. Se diferencian dos morfotipos por su contorno. La forma 1 presenta un contorno redondeado, con 18

a 19 líneas de crecimiento (**Fig 3.8 A-J**). El morfotipo 2 tiene un contorno subredondeado con 19 a 22 líneas de crecimiento (**Fig 3.8 K-L**).

Mediciones: Morfotipo 1: L= 1.1 – 4.3 mm; H= 0.9 – 3.7 mm; promedio H/L= 0.75 - 0.97 mm.

Morfotipo 2: L= 1.1 – 3.1 mm; H= 0.9 – 2.6 mm; H/L= 0.82 - 0.89 mm.

Otras ocurrencias: Lower Estherienschichten de la Formación Grabfeld en Alemania (Kozur y Weems, 2007). Supergrupo Newark en USA: Formación Tuckahoe, miembros Perkasio y LM de la Formación Passaic y Miembro Groventon de la Formación Bull Run (Bock, 1953a; Weems y Lucas, 2015).

Comentarios: La especie *Euestheria winterpockensis* fue descrita por Bock (1953a), asignándola inicialmente al género *Howellites*. Sin embargo, este género es homónimo con un subgénero de braquiópodo. Bock (1953b) cambia el nombre del género a *Howellisaura*. Kozur y Weems (2007) consideran el género *Howellisaura* en sinonimia con *Euestheria*, expresando: “*The genus Howellisaura Bock, 1953b has been used to encompass a number of species that belong in several different genera, but the type species (Howellites princetonensis Bock, 1953a) clearly is a large Euestheria*”. El material estudiado de las formaciones Bocas y Montebel comparte características diagnósticas de contorno que se corresponden con la descripción original de Bock (1953a), por lo cual se asigna a *Euestheria winterpockensis*, siguiendo la clasificación de Kozur y Weems (2007). Bock (1953a) distinguió en el material tipo de *Euestheria winterpockensis* recolectado en la Formación Tuckahoe, una forma α (contorno redondeado) y una forma β (ovalada), interpretado como un dimorfismo sexual. Los dos morfotipos identificados en las formaciones Bocas y Montebel también se interpretan como un dimorfismo sexual en la especie.

Superfamilia Estheriteoidea Zhang y Chen, en Zhang *et al.*, 1976

Género *Howellisaura* Bock, 1953b

Especie tipo: *Howellites princetonensis* Bock, 1953a

***Howellisaura colombianus* Bock, 1953a**

Fig 3.9 A-L; Fig 3.10 A-L; Fig 3.11 A-G

1953a, *Howellites colombianus* n.sp. Bock, en Bock

1953b, *Howellisaura colombianus* Bock, en Bock

1973, *Cyzicus (Lioestheria) colombianus*, en Geyer

Material estudiado: 169 ejemplares. 131 para la Formación Bocas; 38 para la Formación Montebel. Número de colección PISJ 111–117.

Procedencia del material: Parte inferior y superior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia. Parte inferior-media de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, cerca de Bucaramanga, Colombia. Parte inferior y media de la Formación Bocas, sobre la carretera al poblado de Cuesta Rica, Rionegro, Colombia.

Descripción: El tamaño del caparazón oscila entre pequeño a muy grande. Se identifican dos morfotipos por diferencias en su contorno; Morfotipo 1 con un contorno ovalado-elongado (**Fig 3.9; Fig 3.10 A-F**) y el Morfotipo 2 ovalado (**Fig 3.10 G-L; Fig 3.11 A-G**). El Morfotipo 1 tiene un margen dorsal alargado y levemente curvado; mientras que el Morfotipo 2 presenta un margen dorsal más corto. En ambos morfotipos los márgenes anterior y posterior son redondeados, aproximadamente a igual altura. El margen ventral es convexo. El umbo es marginal, ubicado en la parte medial y submedial; en algunos especímenes de las dos morfologías el umbo sobresale ligeramente del margen dorsal. Las líneas de crecimiento en el Morfotipo 1 oscilan entre 15-26 y en el Morfotipo 2 de 12-22. Se distingue una ornamentación de liras radiales en las bandas de crecimiento, identificada solo desde la zona media hasta las líneas de crecimiento más jóvenes (**Fig 3.9 K-L; Fig 3.11 B-C**); hay un alto porcentaje en la población en que no se distingue ornamentación, pero las características morfológicas se mantienen.

Mediciones: Morfotipo 1: L= 0.9 – 5.6 mm; H= 0.5 – 3.1 mm; H/L= 0.46 - 0.6 mm. **Morfotipo 2:** L= 0.9 – 4.3 mm; H= 0.6 – 2.8 mm; H/L= 0.60 - 0.75 mm

Otras ocurrencias: Formación Tinacoa, estribación oriental de la Serranía del Perijá, Venezuela (Odreman y Benedetto, 1977).

Comentarios: La especie *Howellisaura colombianus* fue definida en la Formación Montebel por Bock (1953a). Una de sus características distintivas es la presencia de liras radiales en las bandas de crecimiento más jóvenes (Bock, 1953a; Geyer, 1973). En este trabajo, dicho diagnóstico se identifica en algunos ejemplares de ambos morfotipos, lo que permite su asignación a esta especie. Sin embargo, el análisis de la población muestra que no todos los especímenes conservan ornamentación en sus bandas. A pesar de esto, las características morfológicas generales se mantienen, por lo que estos ejemplares se consideran pertenecientes a la misma especie, aun en ausencia de ornamentación preservada.

Kozur y Weems (2007) propusieron una sinonimia entre *Howellisaura* y *Euestheria*, argumentando que: “*The genus Howellisaura Bock, 1953b has been used to encompass a number of species that belong in several different genera, but the type species (Howellites princetonensis Bock, 1953a) clearly is a large Euestheria*”. Este planteamiento sugiere que *Howellisaura* presenta una diagnosis amplia que podría incluir múltiples géneros. No obstante, el tipo de ornamentación presente en *Howellisaura colombianus* no permite su asignación al género

Euestheria. Esta situación resalta la necesidad de un análisis detallado y una posible reasignación a nivel genérico de la especie *colombianus*.

Adicionalmente, los estudios aquí desarrollados evidencian que *Howellisaura colombianus* muestra una notable similitud en el contorno y tipo de ornamentación de liras radiales con *Anyuanestheria lucasi*, especie del Noriano medio de Nuevo México y la Cuenca Fundy de Canadá (Kozur y Weems, 2011; Weems y Lucas, 2015). Además, los ejemplares de *A. lucasi* ilustrados en el estudio de Kozur y Weems (2011) evidencian la existencia de dos morfotipos, idénticos en contorno a los descritos para *H. colombianus* por Bock (1953a), Geyer (1973) y los descritos en el presente trabajo. Esto sugiere que *H. colombianus* y *A. lucasi* podrían ser una sinonimia. En el material tipo de *A. lucasi*, algunos especímenes con restos del caparazón presentan ornamentación, mientras que en aquellos donde el caparazón no se ha conservado, la microescultura no está presente (Kozur y Weems, 2011). Estas observaciones indican que la preservación en especímenes sin ornamentación en *A. lucasi* y *H. colombianus* podría estar influenciada por factores tafonómicos.

Género *Gregoriusella* Kozur y Weems, 2010

Especie tipo: *Gregoriusella polonica* Kozur y Weems, 2010

***Gregoriusella* sp.**

Fig 3.11 H-L

2010, *Gregoriusella* n. gen. Kozur y Weems, en Kozur y Weems

2015, *Gregoriusella* sp., en Weems y Lucas

Material estudiado: 5 ejemplares. Número de colección PISJ 111–117

Procedencia del material: Parte media-superior de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, norte de Bucaramanga, Colombia. Formación Bocas, carretera Aguachica-Río de Oro, Cesar, Colombia.

Descripción: El caparazón es convexo, con contorno ovalado y tamaño pequeño a muy pequeño. El margen dorsal es convexo. El umbo es supramarginal, situado en la zona medial-submedial. Los márgenes anterior y posterior son curvados. Los especímenes presentan de 12 a 16 líneas de crecimiento estrechas con un ancho uniforme. No se identifica ornamentación entre las bandas de crecimiento (**Fig 3.11 H-L**).

Medidas: L= 1.6 – 2.4 mm; H= 1.1 – 1.9 mm; H/L= 0.65 - 0.77 mm.

Otras ocurrencias: Supergrupo Newark en USA: Parte media de Miembro Groventon de la Formación Bull Run. Cerca del tope del miembro Heidlersburg de la Formación Gettysburg y en la parte inferior de la Formación Passaic (Weems y Lucas, 2015). Formación Timezgadiouine, Miembro Irohalene (unidad t5) de Cuenca de Argana, Marruecos (Tourani et al., 2023).

Comentarios: El género *Gregoriusella* fue definido por Kozur y Weems (2010) y su especie tipo es la *Gregoriusella polonica*. Sin embargo, para unidades del Supergrupo Newark se ha identificado *Gregoriusella* sp., que se distribuye para el Noriano, desde el Laciano superior hasta el Alauniano (Weems y Lucas, 2015). Recientemente, Tourani et al. (2023) reportan una forma del Triásico Superior (Carniano- Juliano tardío-Tuvaliano temprano) como *Gregoriusella* sp. para el Miembro Irohalene (unidad t5) de la Formación Timezgadiouine en la Cuenca de Argana (Marruecos). Siendo esta por el momento la única forma en común entre el Triásico Superior de Marruecos y Colombia. Los ejemplares descritos en este trabajo pueden ser incluidos dentro de este género, en especial las características de su contorno, caparazón fuertemente convexo y la posición del umbo.

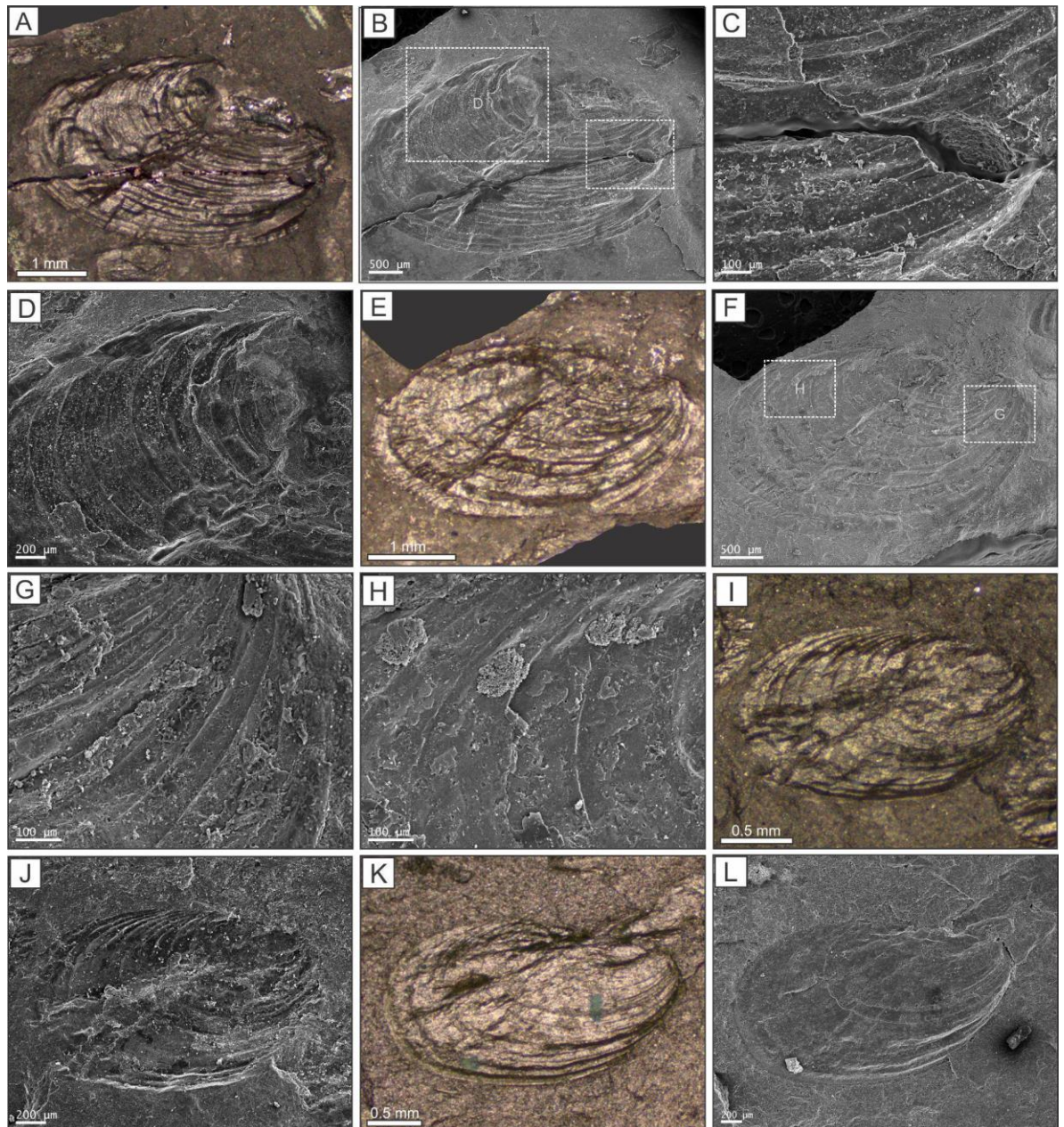


Figura 3.6 (A-B) *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 1, Formación Bocas. (C-D) Imágenes SEM, detalle de bandas y líneas de crecimiento. (E-F) *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 1, Formación Bocas. (G-H) Imágenes SEM, detalle de bandas y líneas de crecimiento. (I-J) *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 1, Formación Bocas. (K-L) *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 1, Formación Montebel. La coloración dorada de algunos especímenes corresponde al metalizado para la obtención de imágenes SEM.

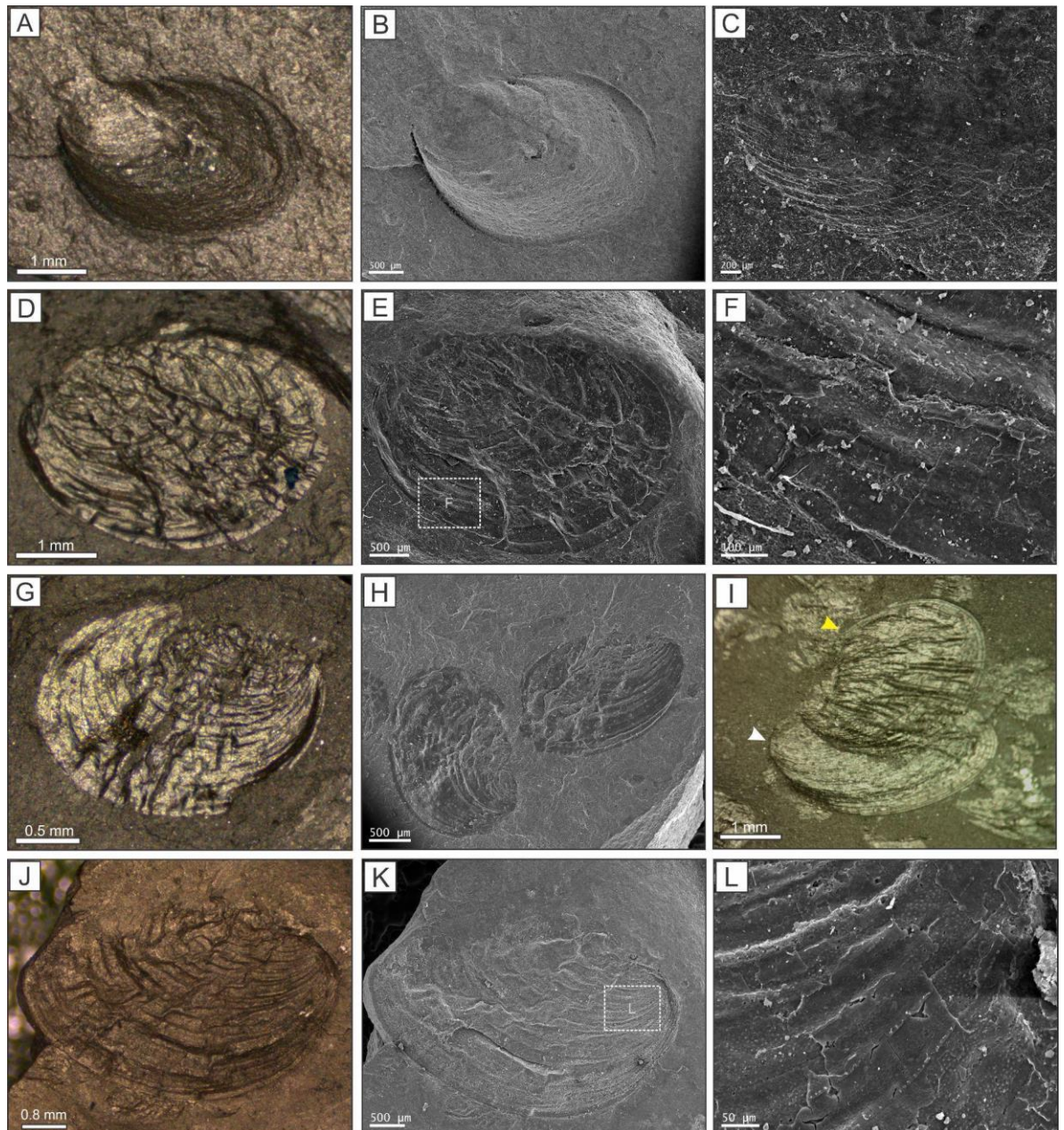


Figura 3.7 (A-B) *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 1, Formación Montebel. (C) Imagen SEM, *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 1, Formación Montebel. (D-E) *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 2, Formación Bocas. (F) Imagen SEM, detalle de bandas y líneas de crecimiento. (G) *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 2, Formación Bocas. (H) Imagen SEM, *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 2, Formación Bocas. (I) *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, morfotipo 1, (flecha blanca), morfotipo 2 (flecha amarilla), Formación Bocas. (J-K) *Shipingia olseni* Kozur y Weems, Formación Bocas. (L) Imagen SEM, detalle de bandas de crecimiento *Shipingia olseni* con ornamentación punteada. La coloración dorada de algunos especímenes corresponde al metalizado para la obtención de imágenes SEM.

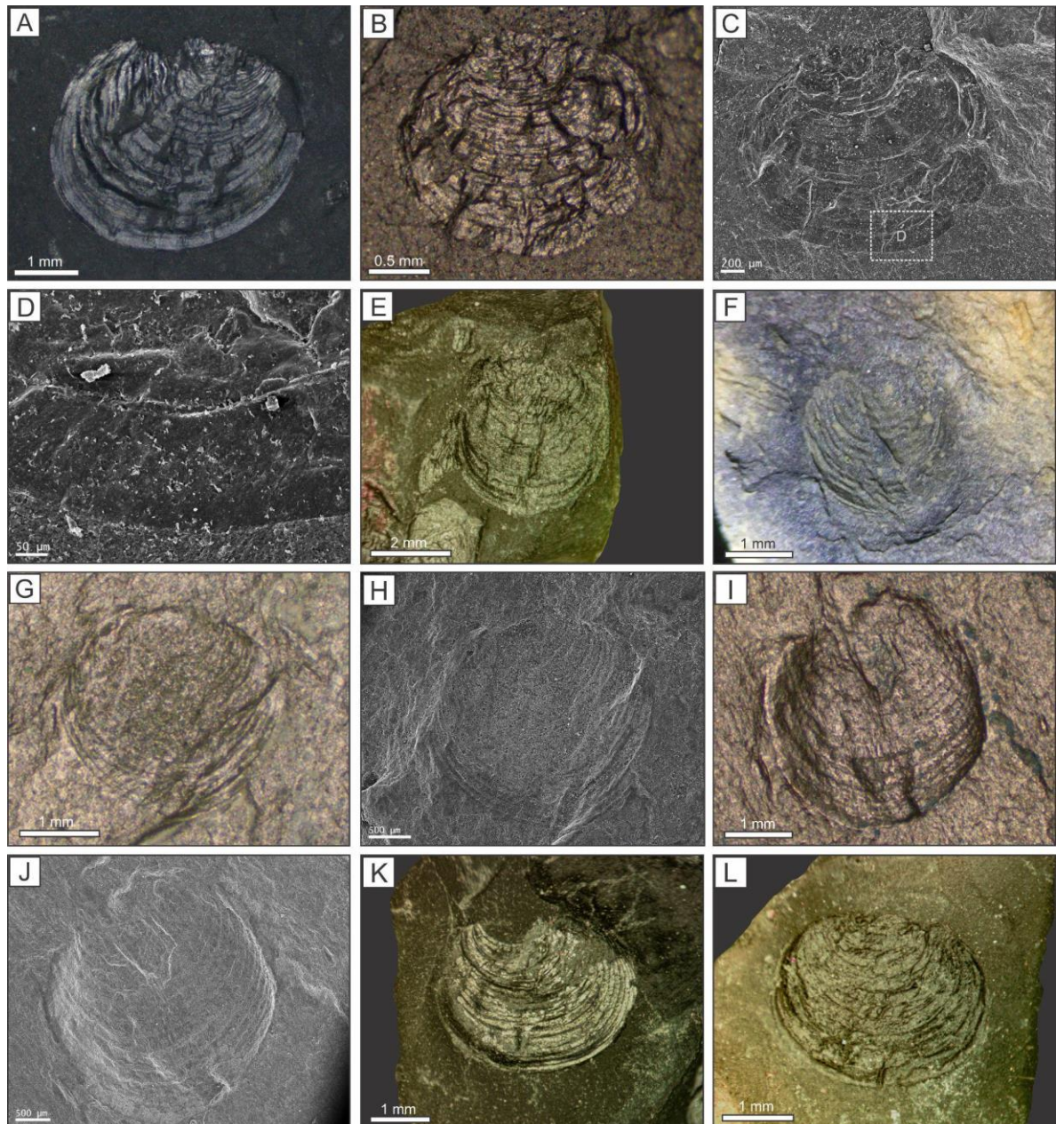


Figura 3.8 (A) *Euestheria winterpockensis* Bock, morfotipo 1, Formación Bocas. (B-C) *Euestheria winterpockensis* Bock, morfotipo 1, Formación Bocas. (D) Imagen SEM, detalle de bandas y líneas de crecimiento. (E) *Euestheria winterpockensis* Bock, morfotipo 1, Formación Bocas. (F) *Euestheria winterpockensis* Bock, morfotipo 1, Formación Bocas, localidad de Cuesta Rica. (G-H) *Euestheria winterpockensis* Bock, morfotipo 1, Formación Montebel. (I-J) *Euestheria winterpockensis* Bock, morfotipo 1, Formación Montebel. (K-L) *Euestheria winterpockensis* Bock, morfotipo 2, Formación Bocas. La coloración dorada de algunos especímenes corresponde al metalizado para la obtención de imágenes SEM.

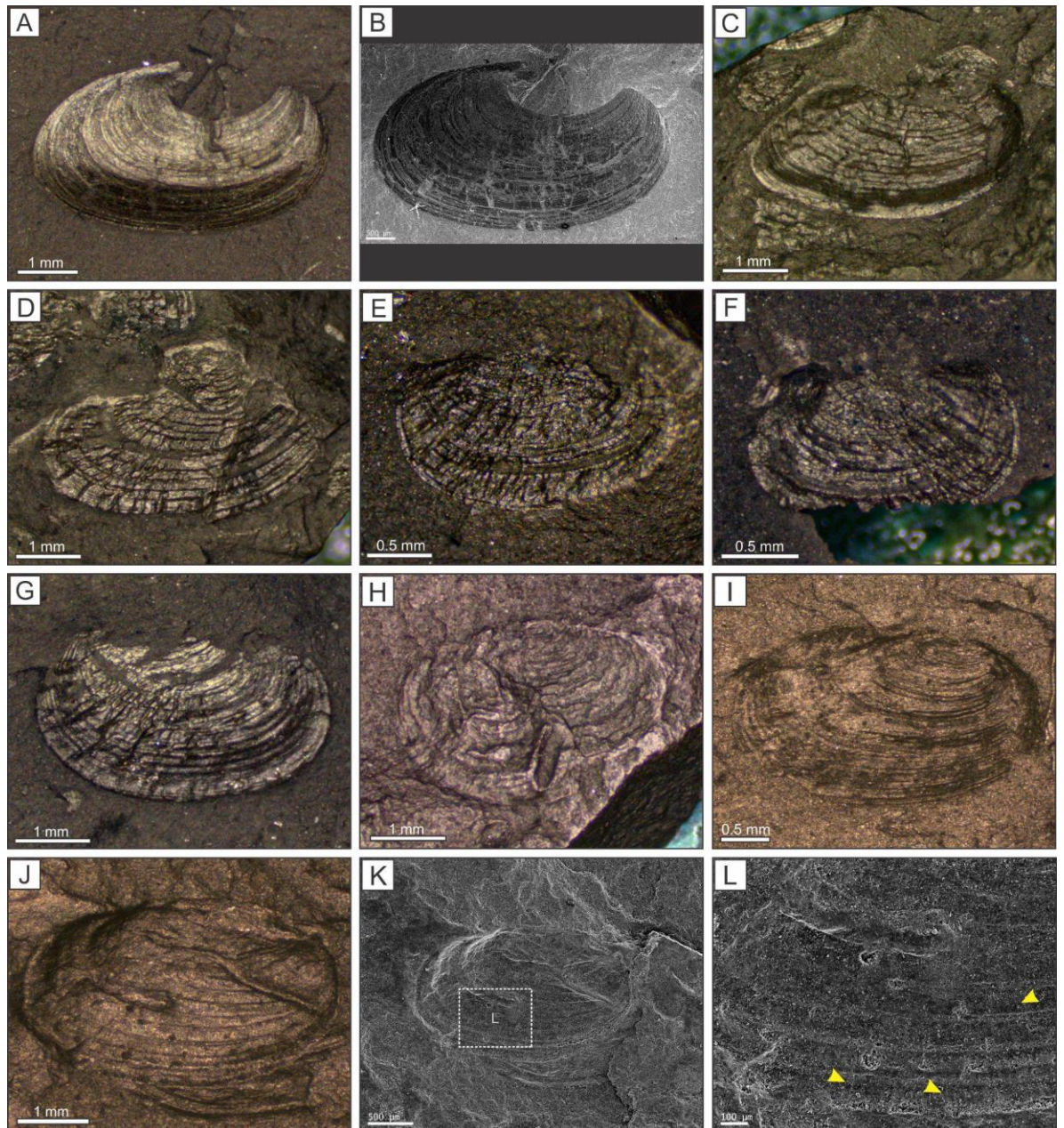


Figura 3.9 (A-B) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 1, Formación Bocas. (C-G) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 1, Formación Bocas. (H) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 1, Formación Bocas, localidad de Cuesta Rica. (I) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 1, Formación Montebel. (J-K) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 1, Formación Montebel. (L) Imagen SEM, detalle de las bandas crecimiento con ornamentación en liras de *Howellisaura colombianus*. La coloración dorada de algunos especímenes corresponde al metalizado para la obtención de imágenes SEM.

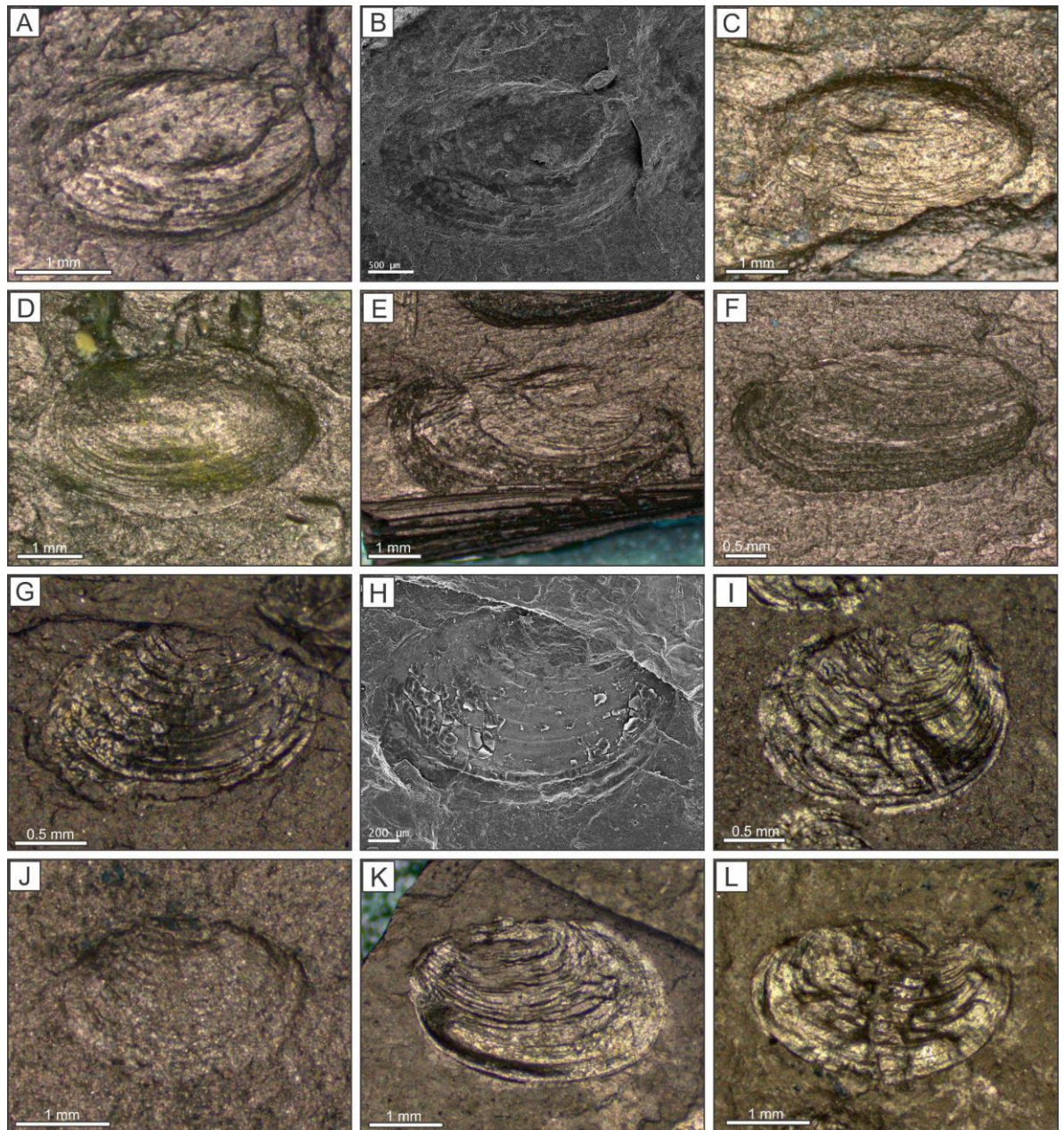


Figura 3.10 (A-B) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 1, Formación Montebel. (C-F) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 1, Formación Montebel. (G-H) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 2, Formación Bocas. (I) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 2, Formación Bocas. (J) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 2, Formación Bocas, localidad de Cuesta Rica. (K-L) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 2, Formación Bocas. La coloración dorada de algunos especímenes corresponde al metalizado para la obtención de imágenes SEM.

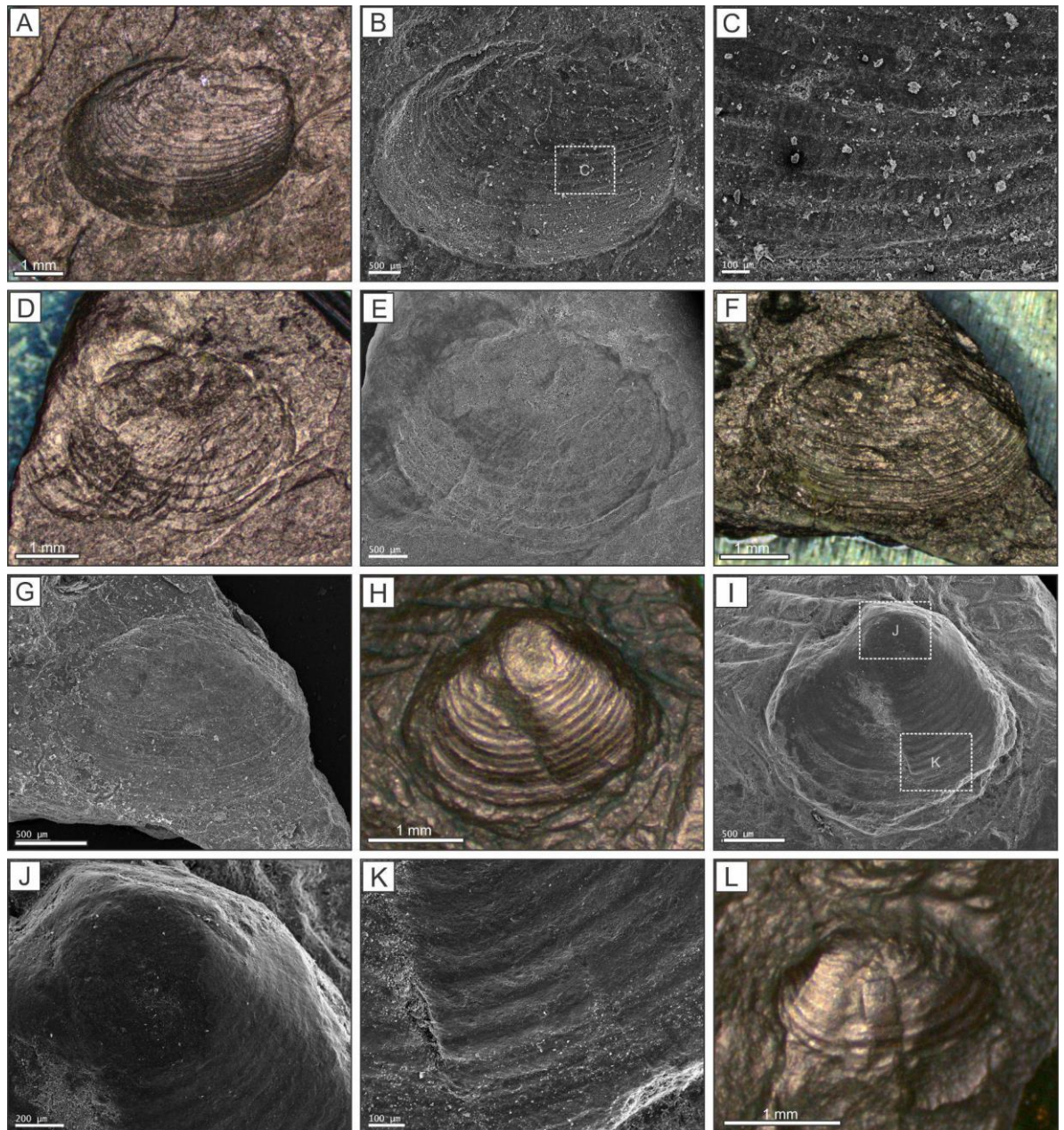


Figura 3.11 (A-B) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 2, Formación Montebel. (C) Imagen SEM, detalle de las bandas crecimiento con ornamentación en liras. (D-E) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 2, Formación Montebel. (F-G) *Howellisaura colombianus* Bock, morfotipo 2, Formación Montebel. (H-I) *Gregoriusella* sp. Formación Bocas. (J-K) Imágenes SEM, detalle de bandas y líneas de crecimiento. (L) *Gregoriusella* sp. Formación Bocas. La coloración dorada de algunos especímenes corresponde al metalizado para la obtención de imágenes SEM.

3.1.2 Paleovertebrados

3.1.2.1 Actinopterygii

Clase Actinopterygii Klein, 1885

Actinopterygii

Fig 3.12 A-C

Material estudiado: Número de colección TCO-0022.

Procedencia del material: Parte media de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, norte de Bucaramanga, Colombia.

Descripción: El material estudiado consta de escamas desarticuladas. Estas son de tipo ganoideo; rómbicas, gruesas y robustas, con margen posterior recto y superficies lisas, siendo aproximadamente la mitad de profundas que largas (**Fig 3.12 A-C**).

Comentarios: La forma general de estas escamas y la ausencia de *plug* probablemente indican que provienen de la región del pedúnculo caudal y de la parte media del cuerpo del pez. Las escamas de tipo ganoideo son típicas de los peces Actinopterygii (Schultze, 2015; 2018) y se conocen en el Triásico para peces subholósteos, holósteos y también para peces teleosteomorfos (Arratia, 2013).

3.1.2.2 Archosauria

Clase Sauropsida Goodrich, 1916

Infraclase Archosauromorpha von Huene, 1946

Archosauria Ezcurra, 2016

Orden Phytosauria Jaeger, 1828

Phytosauria?

Fig 3.12 D-G

Material estudiado: Número de colección TCO-0021.

Procedencia del material: Segmento superior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: El material corresponde a un diente aislado en forma de colmillo. El diente es considerablemente más alto que ancho (37.5 mm alto por 8 mm de ancho) y es levemente curvado. La base es de contorno ovalado. Además, presenta estrías longitudinales muy juntas que recorren el diente desde la base hasta el ápice (**Fig 3.12 D-G**).

Comentarios: El diente estudiado no pertenece a peces actinoptergios debido a la ausencia de una cubierta de esmalte o acrodina en su región apical (Sasagawa et al., 2009). La morfología dental en forma de colmillo del espécimen se asemeja a la de varios reptiles acuáticos y semiacuáticos del Triásico, pero puede excluirse de estos grupos (e.g., sauropterigos, notosaurios, tanisaurios y arcosauromorfos doswélidos) debido a la ausencia de crestas longitudinales bien desarrolladas (Ezcurra, 2016; Spiekman y Klein, 2021). Por el contrario, este diente posee estrías longitudinales muy bajas y muy juntas. Algunos pterosaurios del Triásico también presentan dientes con estas características en forma de colmillo y estrías, pero sus coronas están más comprimidas labiolingualmente (Martínez *et al.*, 2022). La ausencia de carena y serraciones en la corona dental difiere de la condición presente en la mayoría de los arcosauriformes, pero se asemeja a las coronas de tipo U (*Type-U*), cónicas y no serradas, con forma de colmillo, de algunos arcosaurios fitosaurios (*sensu* Hoffman *et al.*, 2021). Una asignación taxonómica robusta y precisa se ve dificultada por la limitada información anatómica preservada en el espécimen y el alto grado de homoplasia en la dentición de los reptiles del Triásico, pero es posible que este diente pertenezca a un fitosaurio.

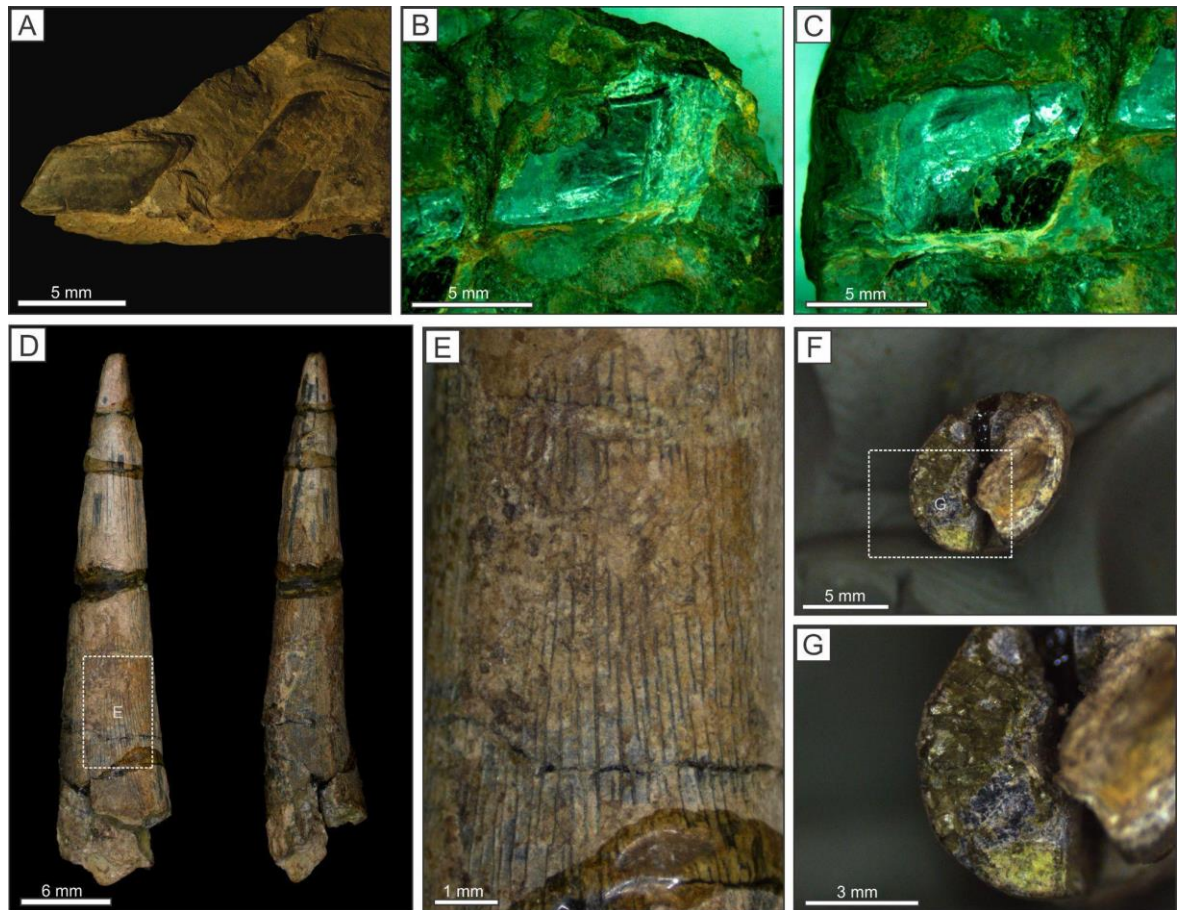


Figura 2.12 (A-C) Escamas de tipo ganoideo de peces Actinopterygii, Formación Bocas. (D) Diente en forma de colmillo, posible fitosaurio. (E) Detalle de estrías longitudinales del diente. (F-G) Imágenes de detalle del contorno de la base del diente.

3.1.3 Macroflora

3.1.3.1 Sphenopsida (equisetales)

División Tracheophyta Sinnott ex Cavalier-Smith 1998

Clase Sphenopsida Engler, 1924

Sphenopsida indet.

Fig 3.13 A

Material estudiado: Número de colección TCO-0018.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Fragmento de tallo de 21 mm de ancho por 52 mm de largo. La superficie externa del tallo presenta aproximadamente 10 surcos o canales de espaciamiento homogéneo (**Figura 3.13 A**).

Comentarios: El estado de preservación y los limitados caracteres no permiten una asignación más precisa dentro de la clase Sphenopsida.

3.1.3.2 Filicopsida (helechos)

Orden Schizaeales Schimper, 1869

Familia Cynepteridaceae Ash, 1969

Género *Cynepteris* Ash, 1969

Especie tipo: *Cynepteris lasiophora* Ash, 1969

cf. *Cynepteris* sp.

Fig 3.13 B

Material estudiado: Número de colección TCO-0011.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del Corregimiento de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Fragmento apical de pinna. Longitud de 11 mm y un ancho de 5.9 mm. Ápice de pinna agudo. Pínulas decurrentes, oblongas, de 2.3 mm de ancho en la parte inferior, volviéndose más pequeñas (1.9 mm de ancho) en la parte superior (**Fig. 3.13 B**).

Otras ocurrencias: Especies del género *Cynepteris* han sido reportadas para los miembros Lower Red, Blue Mesa y Petrified Forest de la Formación Chinle en Arizona y New México (Ash, 1969; Axsmith, 2009).

Comentarios: El tamaño del fragmento apical conservado y las características de las pínulas son muy similares a las descritas por Ash (1969) para la especie tipo del género *Cynepteris* (**Fig. 2.13 C**). Sin embargo, la preservación del material estudiado no permite observar las características de la venación, por lo cual no se puede dar una certeza completa a la asignación a este género.

Orden Gleicheniales Link, 1825

Familia Gleicheniaceae Presl, 1825

Género *Wingatea* Ash, 1969

Especie tipo: *Wingatea plumosa* (Daugherty) Ash, 1969

cf. *Wingatea* sp.

Fig 3.13 D

Material estudiado: Número de colección TCO-0020.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Fragmento de fronda estéril. Longitud de pinna de 8 mm y 1.6-1.1 mm de ancho. Pínulas decurrentes, de 0.7-1.0 mm de largo por 0.4-0.6 mm de ancho; ápices agudos; las pínulas se insertan en un ángulo aproximado de 40-45° (**Fig. 3.13 D**).

Otras ocurrencias: Especies del género *Wingatea* solo han sido reportadas para los miembros Lower Red y Petrified Forest de la Formación Chinle en Arizona y New Mexico (Ash, 1969).

Comentarios: La disposición de las pínulas y sus ápices agudos son muy similares a las descritas para frondas de la especie *W. plumosa* (**Fig. 3.13 E**), que presenta frondas estériles y fértiles de igual morfología (Ash, 1969). Sin embargo, la preservación del material estudiado es fragmentario, por lo cual no se puede dar certeza completa de su asignación al género *Wingatea*.

Familia Matoniaceae Presl, 1847

Género *Piazopteris* Lorch, 1967b

Especie tipo: *Piazopteris branneri* (White) Lorch, 1967b

***Piazopteris branneri* (White) Lorch, 1967b**

Fig 3.13 F-G; Fig 3.14 A-C

1913, *Alethopteris branneri* White, en White

1951, *Phlebopteris branneri* (White) Jongmans y Gothan, en Jongmans y Gothan

1961, *Phlebopteris branneri* (White), en Webber

1963, *Phlebopteris branneri* (White) Jongmans y Gothan, en Lorch

1966, *Phlebopteris cubensis* sp. nov. Vachrameev, en Vachrameev

1967a, cf. *Phlebopteris branneri* White, en Lorch

1967b, *Piazopteris branneri* (White), en Lorch

1972, *Piazopteris branneri* (White) Lorch, en Ash

1973, *Piazopteris lorchii* Appert, en Appert

1975, *Phlebopteris branneri* (White) Gotham, en Remy *et al.*

1981, *Piazopteris branneri* (White) Lorch, en Delevoryas y Srivastava

1982, *Phlebopteris branneri* (White) Gotham, en Pons

2000, *Piazopteris branneri* (White) Lorch, en Morales y Silva

2014, *Piazopteris branneri* (White) Lorch, en Hu y Taylor

Material estudiado: Número de colección UIS 244-263.

Procedencia del material: Formación Bocas, NW del Municipio de Guaca, Santander, Colombia.

Descripción: Fragmentos pinnados de frondas estériles (**Fig 3.13 F-G; 3.14 A-C**). Pinnas lineares de 17-35 mm de largo y 17-44 mm de ancho. El raquis es recto, de 0.9-1.0 mm de ancho. Pínulas rectas a levemente curvadas de 8.4-22 mm de largo por 2.7-4.4 mm de ancho; opuestas a subopuestas, márgenes enteros, con ápices redondeados; las pínulas presentan una vena central bien marcada (0.3-0.4 mm de ancho) que corre paralela casi hasta el ápice; ángulo de inserción de aproximadamente 90° - 80°. Se conservan fragmentos de la parte apical que tienen pínulas con ángulos de inserción de aproximadamente 70°.

Comentarios: Los ejemplares estudiados presentan características idénticas a las frondas pinnadas de *Piazopteris branneri* (Lorch, 1967b; Ash, 1972; Delevoryas y Srivastava, 1981; Areces-Mallea, 1991; Hu y Taylor, 2014). Esta especie ha sido identificada previamente por Remy *et al.* (1975) para la Formación Bocas, asignada como *Phlebopteris branneri*. No obstante, la naturaleza bipinnada de las frondas identificadas por Remy *et al.* (1975) no pueden ser atribuidas a *Phlebopteris*, debido a que este género es monopinado (Ash, 1972; Delevoryas y Srivastava, 1981; Ash et al., 1982; Areces-Mallea, 1991; Weber, 2008). La anterior discusión respecto a la diferenciación entre *Phlebopteris* y *Piazopteris* está ampliamente desarrollada por Ash (1972), Delevoryas y Srivastava (1981) y van Konijnenburg-van Cittert (1993).

Orden Filicales

Familia Dicksoniaceae M.R. Schomb.

Género *Onychiopsis* Yokoyama, emend. Friis y Pedersen, 1990

Especie tipo: *Onychiopsis elongata* Yokoyama, 1886

Onychiopsis cf. psilotoides

Fig 3.14 F-H

Material estudiado: Número de colección TCO-0010.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Fragmento de pinna de 10 mm de longitud y 1.2 mm de ancho. Raquis ligeramente curvo con un grosor de 0.28 mm. Pínulas de contorno oval-lanceolado de 0.7 mm de largo y 0.29 mm de ancho, con ápices subredondeados. Las pínulas basales presentan bases constreñidas y algunas tienen en su ápice pequeñas terminaciones puntiagudas. Las pínulas del tercio apical son estrechas y presentan un ancho casi uniforme a lo largo de toda su longitud. Las pínulas se disponen de forma alterna y se insertan en el raquis con un ángulo aproximado de 30° (**Fig 3.14 G-H**).

Comentarios: La disposición alterna de las pínulas, el ángulo de inserción, así como la presencia de ápices puntiagudos en las pínulas de la base, al igual que el margen uniforme de las pínulas del tercio superior de la pinna, son caracteres que se encuentran presentes en pinnas del género *Onychiopsis* descrito por Friis y Pedersen (1990). Adicionalmente, los autores hacen una diferenciación morfológica, considerando los caracteres antes mencionados como pínulas fértiles, ya que estos se asocian con la presencia de soros. Sin embargo, no se ha podido constatar en el material de la Formación Montebel ningún indicio directo de estructura reproductiva. Por lo que, debido a la naturaleza incompleta del material, se le asigna la denominación de *O. cf. psilotoides*. Cabe resaltar además que esta corresponde a la primera mención de este género para el Triásico.

Orden Cyatheales Frank, 1877

Familia Dicksoniaceae Schomburgk, 1848

Género *Coniopteris* Brongniart, emend. Harris, 1961

Especie tipo: *Coniopteris murrayana* (Brongn.) Brongniart emend. Harris, 1961

***Coniopteris* sp.**

Fig 3.14 D-E

Material estudiado: Número de colección TCO-0012.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Fronda infértil. Fragmento de pinna de 22 mm de largo y 2.7 mm de ancho. El raquis es ligeramente curvo con un grosor de 0.23 mm. Pínulas de contorno general elíptico a romboidal, presentan pequeñas disecciones que forman tres lóbulos con ápices agudos que apuntan hacia el ápice. Las pínulas son alternas y tienen una longitud de 2.4-2.6 mm y un ancho de 0.9-1.1 mm; las bases son constrictas con un peciolo corto y grueso; se insertan en el raquis en un ángulo aproximado de 30° (**Fig. 3.14 D-E**).

Comentarios: La forma de las pínulas y su segmentación en lóbulos permite su asignación al género *Coniopteris* (Harris, 1961). El contorno elíptico a romboidal de las pínulas se asemeja a las especies *C. bella* y *C. burejensis*, sin embargo, estas se diferencian por un mayor tamaño y presentar más segmentos lobulados (Harris, 1961). Las diferencias presentadas en el material estudiado sugieren la posibilidad de una nueva especie de *Coniopteris*, no obstante, la preservación fragmentada no permite una descripción completa y más detallada.

Incertae sedis

Género *Pecopteris* Brongniart, 1828

Especie tipo *Pecopteris pannaeformis* Brongniart, 1828

***Pecopteris* sp.**

Fig 3.14 I-J

Material estudiado: Número de colección TCO-0016.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia

Descripción: Fragmentos incompletos de frondas pinnadas estériles. Pinnas lineares de 28-57 mm de largo y 14-15 mm de ancho; el raquis de la pinna es de 0.9-1.0 mm de ancho. Pínulas con bordes enteros, márgenes laterales paralelos, pero a veces pueden ser ligeramente ondulados, muy probablemente como resultado de procesos tafonómicos; ápice redondeado; longitud de las pínulas es de 6.2-7.6 mm y de 3.2-3.9 mm de ancho; se insertan en ángulo recto o ligeramente inclinado; las pínulas son opuestas a subopuestas. Vena media de las pínulas es recta, llegando casi al ápice; el grosor de la vena media es de 0.3-0.4 mm (**Fig 3.14 I-J**).

Comentarios: A pesar de que los ejemplares analizados son fragmentarios, la morfología de las pínulas y la venación central del material muestran afinidades con los géneros *Piazopteris* y *Phlebopteris*. Sin embargo, las pínulas de estos géneros difieren, ya que son considerablemente más largas que las observadas en los ejemplares estudiados (Lorch, 1967b; Ash, 1972; Delevoryas

y Srivastava, 1981; Ash et al., 1982). En cambio, la morfología y longitud de las pínulas son más similares a las del género *Asterothea* (e.g., Herbst, 1977; Vieira y Iannuzzi, 2000). No obstante, debido a la ausencia de estructuras reproductivas, el material se asigna al género *Pecopteris*, caracterizado por frondas estériles.

3.1.3.3 Cycadeoidales (Bennettitales)

Orden Bennettitales Engler, 1892

Familia Williamsoniaceae (Carruthers) Nathorst, 1913

Genus *Zamites* Brongniart, 1828

Especie tipo *Zamia gigas* Lindley y Hutton, 1837

***Zamites* sp.**

Fig 3.15 A-B

Material estudiado: Número de colección TCO-0013 y TCO-0014.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia

Descripción: Fragmentos de frondas pinnadas (**Fig 3.15 A-B**). Pinnas de 39-70 mm de largo; el raquis es ligeramente curvo, de 8-10 mm de ancho. Las pínulas son lanceoladas, terminadas en ápices agudos y obtusos; el largo varía entre 40-46 mm y 4.8-5.4 mm de ancho; el punto más ancho está en la zona media; la base es contraída y simétrica, con un ancho de 3.0-3.3 mm. Las pínulas se insertan al raquis de forma perpendicular o levemente inclinadas, con un espaciado entre foliolo de aproximadamente 5 mm. Hay delgadas venas longitudinales que surgen de la base de las pínulas y corren paralelas hasta el ápice.

Comentarios: A pesar de que la preservación es fragmentaria, las características de las pínulas con bases contraídas y simétricas permiten asignar estos ejemplares al género *Zamites* (Watson y Sincock, 1991). Así mismo, esta característica permite diferenciarla de otros follajes de Bennettitales muy similares, como son *Otozamites* y *Ptilophyllum*.

Género *Otozamites* Braun emend. Watson y Sincock, 1991

Especie tipo *Otozamites (Zamites) brevifolius* Braun, 1843

***Otozamites* sp.**

Fig 3.15 C-E

Material estudiado: Número de colección TCO-0015.**Procedencia del material:** Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia**Descripción:** Fragmento de hoja pinnada. Pinna de 41 mm de largo; el raquis es recto y de 2.8 mm de ancho máxima, adelgazándose hacia el ápice (**Fig 3.15 C**). Las pínulas tienen forma lanceolada, estrechándose gradualmente hasta un ápice agudo; alcanzan los 23 mm de largo y 2.6 mm de ancho. Las pínulas están orientadas hacia adelante y ligeramente arqueadas cerca de la base; se insertan a un ángulo de aproximadamente 50° en la línea media del raquis y están ligeramente superpuestas. La base del folíolo es asimétrica y presenta una aurícula levemente pronunciada en el margen acroscópico (**Fig 3.15 D-E**).**Comentarios:** Los follajes de Bennetitales como *Otozamites* son muy similares a los géneros *Zamites* y *Ptilophyllum*. Sin embargo, *Otozamites* puede distinguirse de estos géneros por presentar una base asimétrica y una aurícula en el margen acroscópico (Watson y Sincock, 1991).Género *Laurozamites* Weber y Zamudio-Varela, 1995Especie tipo *Laurozamites fragilis* Weber y Zamudio-Varela, 1995***Laurozamites* sp.**

Fig 3.15 F-G

Material estudiado: Número de colección TCO-0007, TCO-0008 y TCO-0009.**Procedencia del material:** Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.**Descripción:** Pínulas aisladas completas y parcialmente fragmentadas. Las pínulas son de contorno subrectangular de 7-15 mm de largo y 3-7 mm de ancho; el ápice de las pínulas es truncado, con vértices redondeados. La base de las pínulas es asimétrica y presenta aurículas levemente prominentes (**Fig 3.15 F-G**).**Comentarios:** La fragmentación del material no permite una descripción más detallada. Las características de las pínulas, como su contorno subrectangular y base asimétrica, son similares a las descritas en el género *Laurozamites* (Weber y Zamudio-Varela, 1995). Este género de Bennetitales tiene numerosos registros para el Triásico Superior del NW de México (Formación

Santa Clara). *Laurozamites* es un género que ha generado controversia. Autores como Ash (2011) han discutido su validez, no obstante, el contorno subrectangular es muy característico del género de acuerdo a la definición original de Weber y Zamudio-Varela (1995).

3.1.3.3 Coniferales (coníferas)

Orden Coniferales Gorozhankin, 1904

Familia Podozamitaceae Němejc, 1950

Género *Podozamites* Braun, emend. Shi, 2018

Especie tipo *Podozamites distans* (Presl) Braun, 1843.

***Podozamites* sp.**

Fig 3.16 A-I

Material estudiado: Número de colección TCO-0001 a TCO-0004.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Hojas simples de textura fina, simétricas bilateralmente. El largo mayor observado fue de 35.9 mm, pero deberían superar fácilmente los 40 mm, ya que en su mayoría se encuentran incompletas (**Fig 3.16 A**); el ancho varía en los distintos ejemplares entre 5–10 mm. El punto más ancho de la hoja está aproximadamente en la mitad. Los ápices de las hojas son principalmente agudos (**Fig 3.16 B**), sin embargo, se identifican ejemplares con ápices redondeados (**Fig 3.16 C-E**). Hojas lanceoladas a linear-lanceoladas; base decurrente, llegando a medir 3.1-2.7 mm. Hay 13-25 venas longitudinales que surgen de la base de la hoja; las venas corren paralelas y convergen en el ápice; tienen un grosor de 0.13-0.41 mm (**Fig 3.16 F-I**); la venación no es visible en todos los ejemplares.

Comentarios: El género *Podozamites* fue definido por Braun (1843), posteriormente enmendado por Nosova *et al.* (2017) y Shi *et al.* (2018). El género fue establecido para follaje estéril de coníferas mesozoicas. Su diagnóstico incluye frondas pinnadas, pínulas dispuestas de forma helicoidal con una base contraída; venas que surgen de la base de las pínulas y corren paralelas hasta el ápice (Nosova *et al.*, 2017; Shi *et al.*, 2018). A pesar de que los ejemplares estudiados en este trabajo son hojas sueltas parcialmente fragmentadas, sus características son similares a las reportadas para hojas del género *Podozamites*. La morfología de algunas hojas con ápices agudos se asemeja a la especie *P. lanceolatus*. El género *Podozamites* está ampliamente distribuido durante el Triásico Tardío al Cretácico Temprano para la flora de Laurasia. Múltiples reportes de

especies están presentes para el Triásico Superior de cuencas del hemisferio norte en USA (Supergrupo Newark, Formación Chinle), noroeste de México (Formación Santa Clara), Europa y China (Weber, 1980, 1997; Ash, 1989; Kustatscher *et al.*, 2018).

Familia incierta (Cheirolepidiaceae?)

Género *Pagiophyllum* Heer, emend. Harris, 1979

Especie tipo *Pagiophyllum cirnicum* (Saporta) Heer, 1881

***Pagiophyllum* sp.**

Fig 3.17 A-B

Material estudiado: Número de colección TCO-0005 y TCO-0006.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia. Parte media de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, norte de Bucaramanga, Colombia.

Descripción: Fragmentos pequeños de ramas frondosas. Los fragmentos son rectos, de aproximadamente 4.8-6.5 mm de diámetro. Hojas pequeñas, falcadas, dispuestas de forma helicoidal, de 5.3-3.4 mm de largo, por 0.6-0.9 mm de ancho; se estrechan abruptamente hasta el ápice, dirigidas hacia adelante en un ángulo de aproximadamente 30-40° desde el eje (**Fig 3.17 A-B**).

Comentarios: El género *Pagiophyllum* fue definido por Heer (1881) y posteriormente enmendado por Harris (1979). La morfología general de *Pagiophyllum* es muy similar a *Brachyphyllum*. Esta similitud es discutida por Harris (1979) y la dificultad para distinguir entre estos dos géneros. En *Brachyphyllum*, la parte libre de la hoja es corta y más o menos adpresa, y no excede el ancho del cojín foliar, mientras que en *Pagiophyllum* es comparativamente larga y siempre lo supera (Harris, 1979). Este género de conífera es común para registros del Triásico Superior de Laurasia en el suroeste de USA (Chinle Formation), Supergrupo Newark, Europa e Irán (Ash, 1970, 1989; Kustatscher *et al.*, 2018).

Familia incierta (Araucariaceae?)

Género *Brachyphyllum* Lindley y Hutton, emend. Harris, 1979

Especie tipo *Brachyphyllum mamillare* Lindley y Hutton, 1836

***Brachyphyllum* sp.**

Fig 3.17 C-E

Material estudiado: Número de colección TCO-0017, TCO-0024 y TCO-0025.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Fragmentos frondosos y ramificados de 18-19 mm de largo y 8-16 mm de ancho. Se conservan como compresiones y solo se observó información morfológica general. Los ejes más grandes tienen un diámetro aproximado de 2.0-2.5 mm, mientras que los ejes más distales miden 1.7-1.8 mm. La disposición de las ramificaciones es alterna; se insertan en un ángulo aproximado de 50°; las ramificaciones se organizan en un orden catadrómico, con espaciado aproximado de 2.3 mm; las ramificaciones presentan una ligera curvatura que apunta hacia adelante (**Fig 3.17 C-E**).

Comentarios: La preservación del material no permite observar en detalle las hojas, sin embargo, la morfología general y la disposición de los fragmentos ramificados se asemejan a las descripciones del género *Brachyphyllum* (Harris, 1979). La disposición alterna de las ramificaciones y el ordenamiento catadromico de las mismas, se asemejan a las especies *B. hondurensis* (Delevoryas y Srivastava, 1981), sin embargo, el material estudiado no permite ver a detalle la morfología de las hojas para su comparación.

***Brachyphyllum hegewaldia* Ash, 1973**

Fig 3.17 F; Fig 3.17 H

1973, *Brachyphyllum hegewaldia* n. sp. Ash, en Ash

Material estudiado: Número de colección TCO-0019.

Procedencia del material: Segmento inferior de la Formación Montebel, cerca del poblado de Palermo, Paipa, Boyacá, Colombia.

Descripción: Fragmento frondoso y ramificado de 48 mm de largo por 23 mm de ancho (**Fig 3.17 F**). El eje más grande tiene un diámetro aproximado de 2.2 mm, mientras que los ejes de segundo orden presentan 1.5-1.7 mm; las ramificaciones más distales de tercer orden tienen un diámetro de 1.0-1.2 mm. Las ramificaciones de segundo orden se disponen de forma alterna, con un espacio de 6-9 mm; se insertan en el eje con ángulo aproximado de 54°. Las ramificaciones más distales de tercer orden son subopuestas; presentan hojas pequeñas dirigidas hacia afuera; las hojas son

anchas en la base (2.0-2.2 mm de ancho) y terminan en un ápice agudo y corto que se curva hacia arriba; la curvatura del ápice de las hojas apunta paralelo al eje de inserción (**Fig 3.17 H**).

Otras ocurrencias: Miembro Petrified Forest de la Formación Chinle (Ash, 1973).

Comentarios: Las características de las hojas del material estudiado, como su base ancha y ápice agudo dirigido hacia arriba, son muy similares al holotipo de *Brachyphyllum hegewaldia* (Ash, 1973) (**Fig 3.17 G**). Esta especie solo ha sido reportada, hasta ahora, en la parte inferior del Miembro Petrified Forest de la Formación Chinle, Arizona, USA.

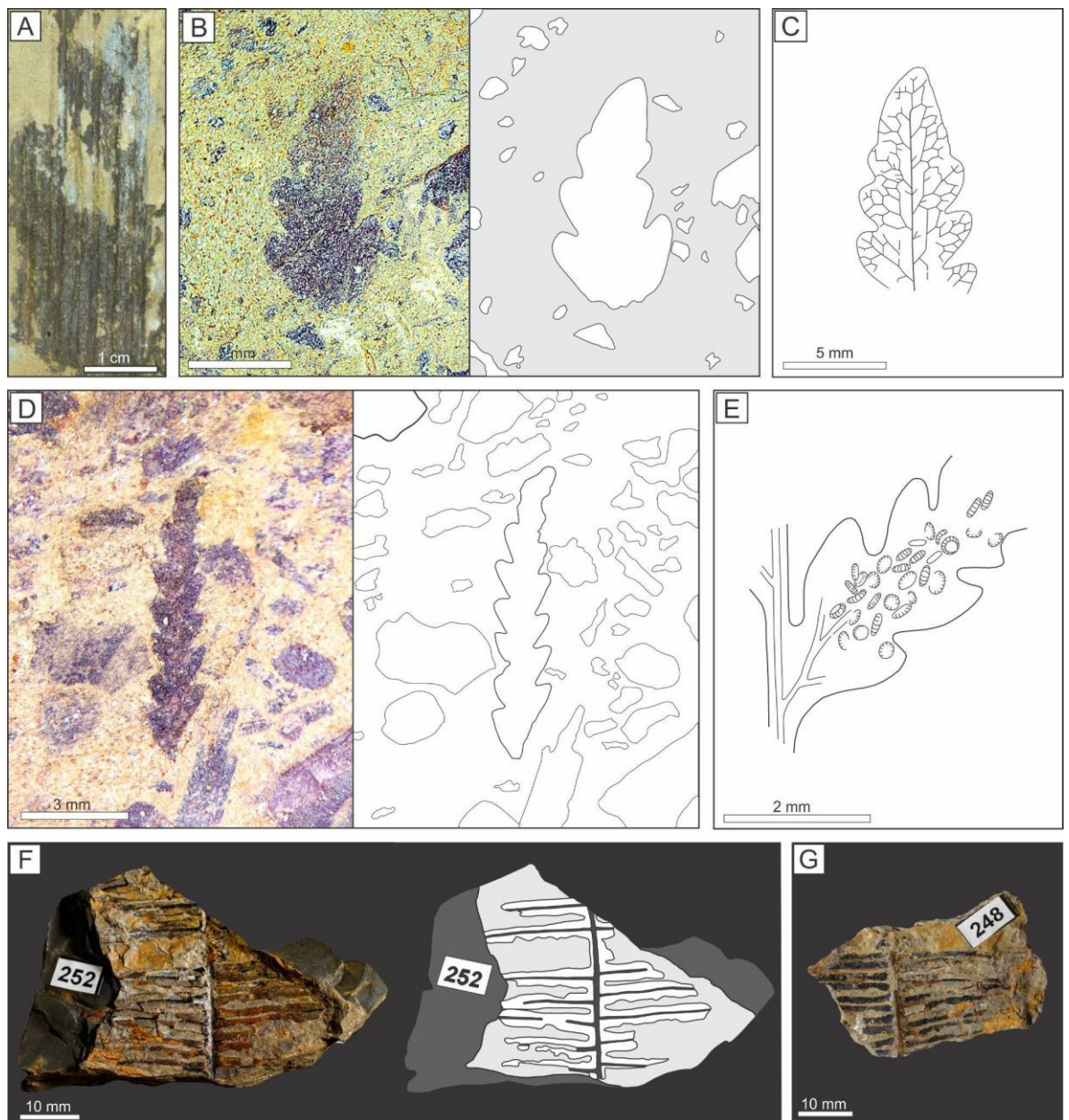


Figura 3.13 (A) Fragmento de tallo de Sphenopsida, Formación Montebel. (B) Fragmento apical de pinna de cf. *Cynepteris* sp., Formación Montebel. (C) Parte apical de pinna del holotipo de *Cynepteris lasiophora* Ash, 1969. Nótese

la similitud en contorno y tamaño con el ejemplar TCO-0011 de la Formación Montebel. (D) Fragmento de pinna de cf. *Wingatea* sp., Formación Montebel. (E) Holotipo de *Wingatea plumosa* Ash, 1969. Nótese la similitud en contorno y tamaño con el ejemplar TCO-0020 de la Formación Montebel. (F-G) *Piazopteris branneri* (White) Lorch, Formación Bocas.

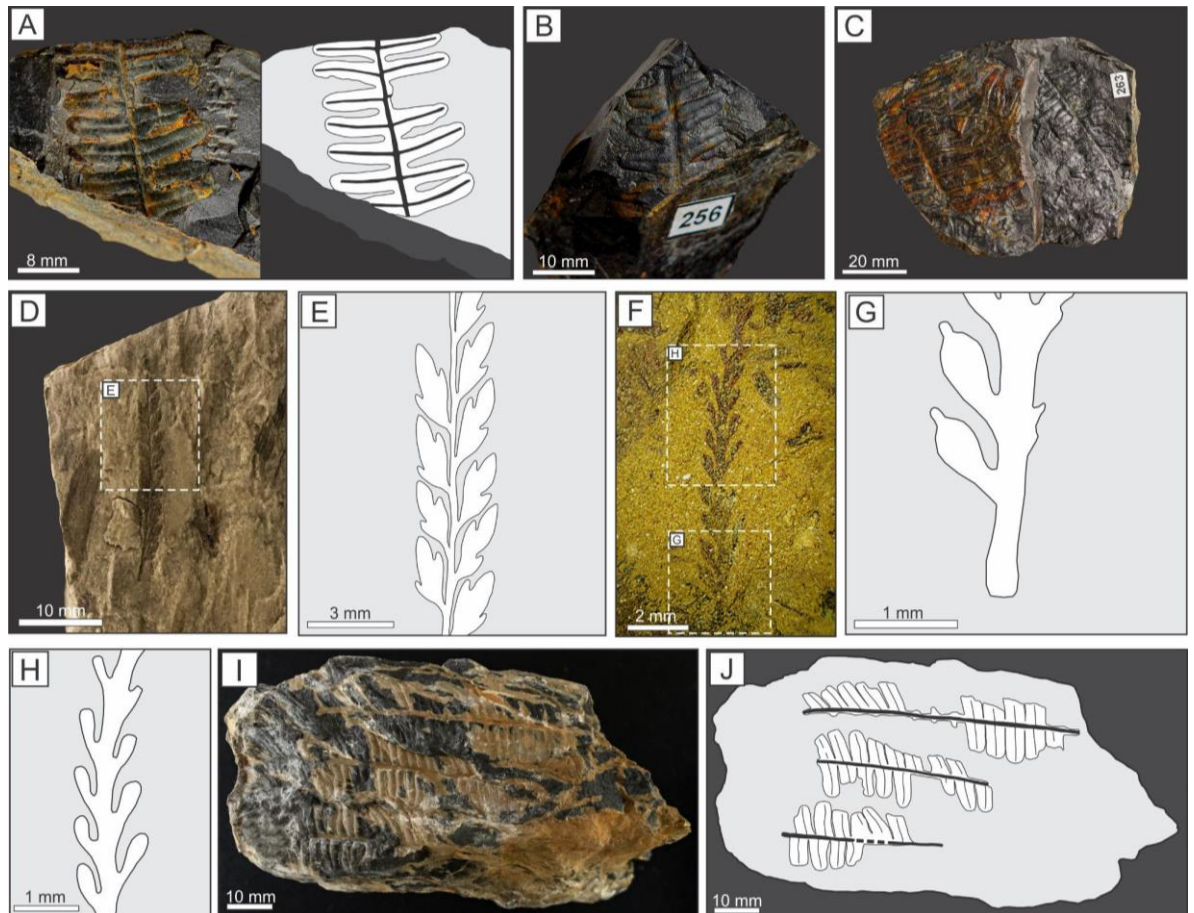


Figura 3.14 (A-C) *Piazopteris branneri* (White) Lorch, Formación Bocas. (D) *Coniopteris* sp., Formación Montebel. (E) Dibujo de detalle de *Coniopteris* sp. El dibujo representa el rectángulo blanco de la figura D. (F) *Onychiopsis* cf. *psilotoides*, Formación Montebel. (G-H) Dibujo de detalle de *Onychiopsis* cf. *psilotoides*. El dibujo representa los recuadros blancos de la figura F. (I-J) *Pecopteris* sp., Formación Montebel.

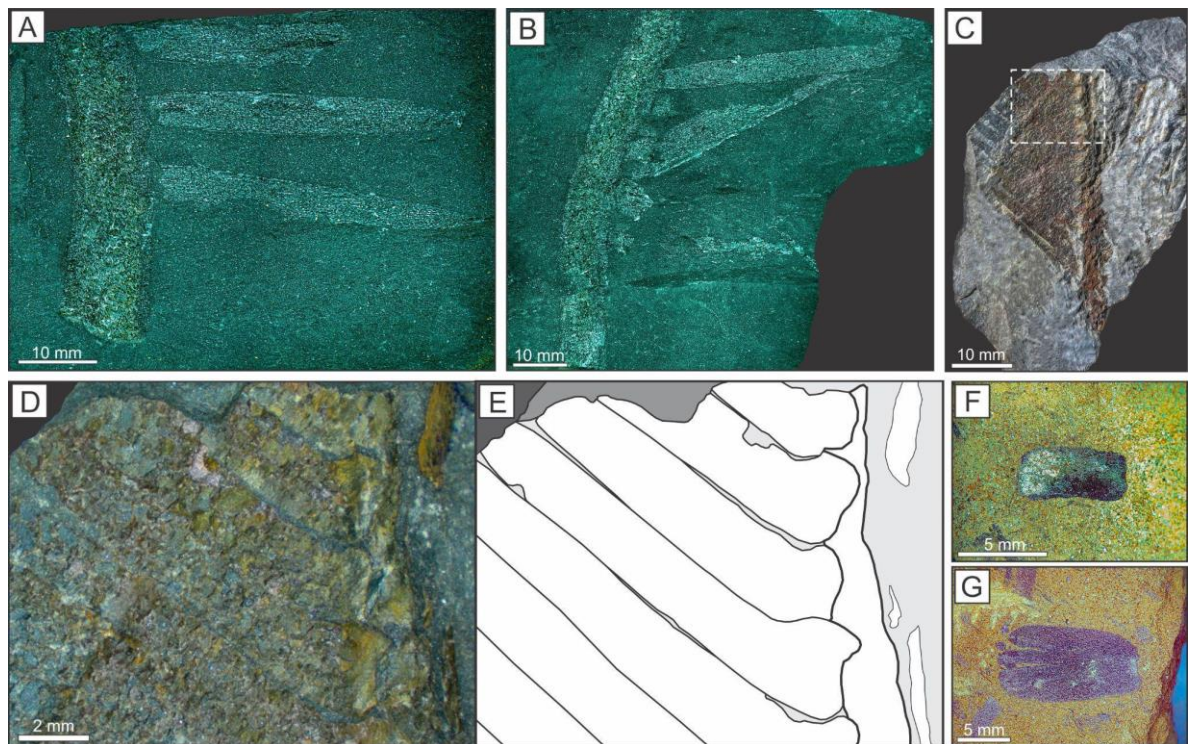


Figura 3.15 (A-B) *Zamites* sp., Formación Montebel. (C) *Otozamites* sp. Formación Montebel. (D) Fotografía de detalle de *Otozamites* sp. (E) Dibujo de detalle de *Otozamites* sp. El dibujo representa el rectángulo blanco de la figura C. (F-G) Pinnulas aisladas de *Laurozamites* sp., Formación Montebel.

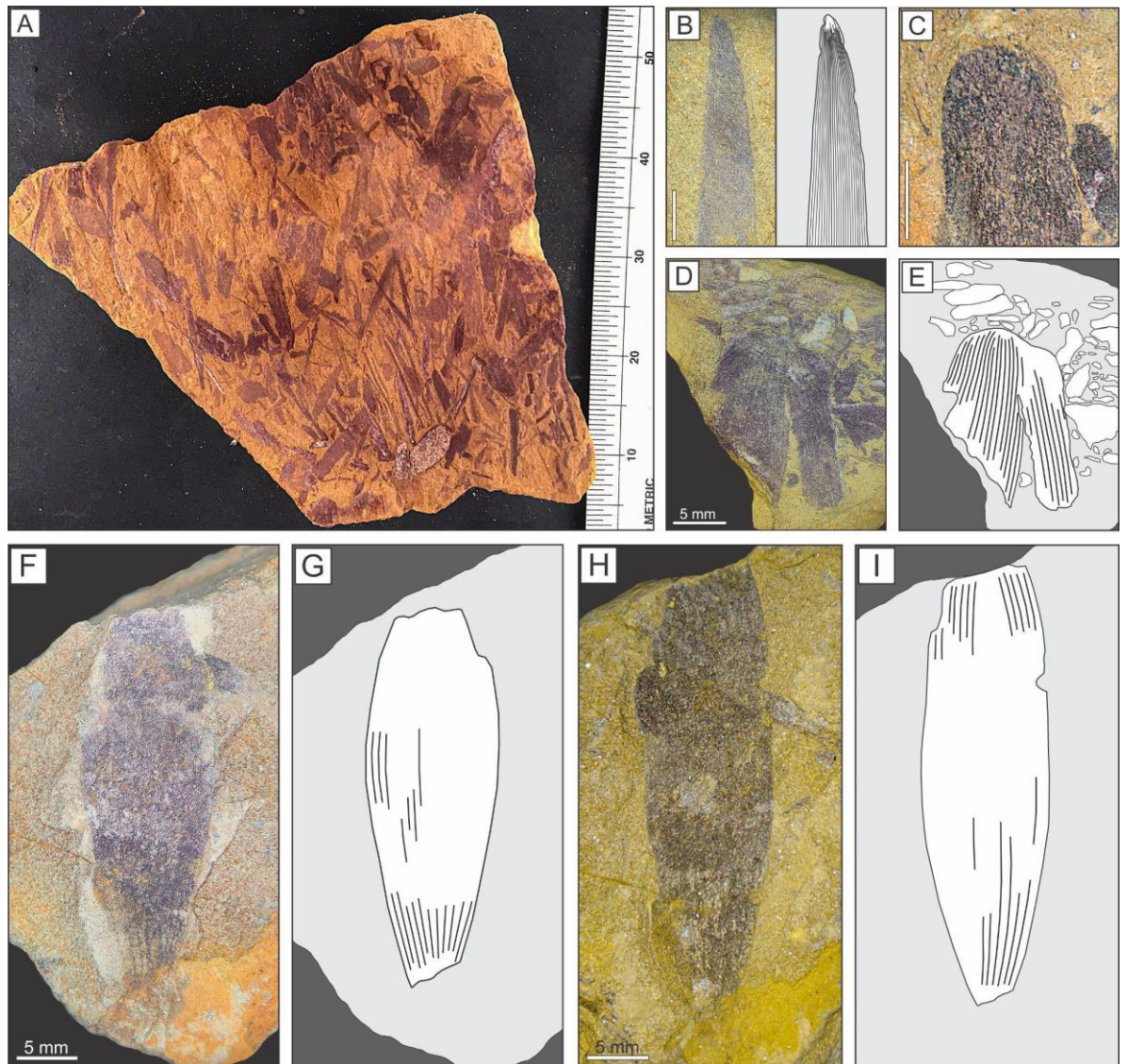


Figura 3.16 Ejemplares de *Podozamites* sp., Formación Montebel. (A) Acumulación de hojas de *Podozamites* sp. (B) Terminación con ápice agudo, *Podozamites* sp. (C) Terminación con ápice redondeado, *Podozamites* sp. (D-E) Terminación con ápice redondeado, *Podozamites* sp. Nótese la venación que converge en el ápice. (F-G) *Podozamites* sp., Formación Montebel. (H-I) *Podozamites* sp., Formación Montebel.

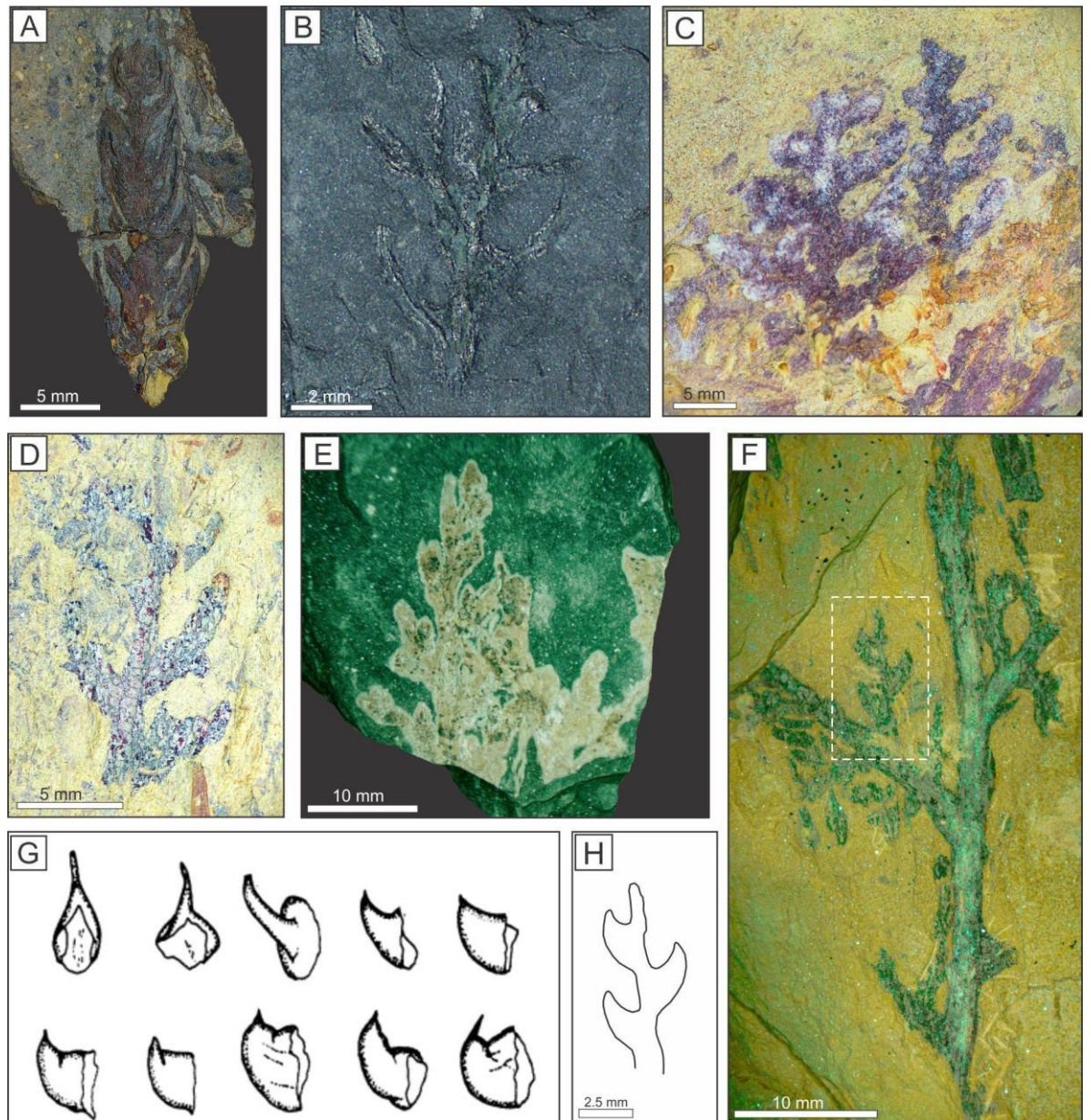


Figura 3.17 (A) *Pagiophyllum* sp., Formación Bocas. (B) *Pagiophyllum* sp., Formación Montebel. (C-E) *Brachyphyllum* sp., Formación Montebel. (F) *Brachyphyllum hegewaldia* Ash, 1973., Formación Montebel. (G) Morfología de las hojas del holotipo de *Brachyphyllum hegewaldia* (Ash, 1973). (H) Dibujo de detalle donde se muestra el contorno de las hojas del ejemplar TCO-0019. El dibujo representa el rectángulo blanco de la figura F. Nótese la similitud con las hojas del holotipo de *Brachyphyllum hegewaldia* de la Figura G.

3.1.4 Microflora

3.1.4.1 Esporas

Orden Gleicheniales Link, 1825

Familia Matoniaceae Presl, 1847

Género *Dictyophyllidites* Couper, 1958

Especie tipo *Dictyophyllidites harrisii* Couper, 1958

***Dictyophyllidites* sp.**

Fig 3.18 A-F

Material estudiado: Número de colección TCO-0027.

Procedencia del material: Parte media de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, norte de Bucaramanga, Colombia

Descripción: espora radial trilete de morfología triangular. Zona radial redondeada e interradial levemente cóncavas a rectas. Labios elevados. Las esporas presentan lesuras rectas que se extienden hasta el margen ecuatorial. Dimensiones 37 - 42 μm (**Figura 3.18 A-F**).

Comentarios: Las esporas tienen una preservación moderada debido a procesos diagenéticos. Sin embargo, se conservan todos los caracteres para asignarla al género *Dictyophyllidites*. Junto a estas esporas, se encuentra abundante material carbonizado no identificable.

3.1.4.2 Polen

Orden Coniferales Gorozhankin, 1904

Familia Cheirolepidiaceae Turutanova-Ketova, 1963

Género *Classopollis* Pflug, 1953

Especie tipo *Classopollis classoides* Pflug, 1953

?*Classopollis* sp.

Fig 3.18 G-H

Material estudiado: Número de colección TCO-0027.

Procedencia del material: Parte media de la Formación Bocas, localidad tipo de la Formación Bocas, norte de Bucaramanga, Colombia.

Descripción: Grano de contorno subcircular, presenta un infrareticulado. Dimensiones 62 - 67 μm (Fig 2.18 G-H).

Comentarios: La diagénesis ha alterado significativamente la preservación de los granos de polen. Esto impide observar más caracteres diagnósticos. La morfología general se asemeja a *Classopollis*, sin embargo, no hay certeza debido a que no se identifica la ornamentación típica de ese género. La preservación de esta microflora es similar a la descrita previamente por Remy *et al.* (1975) para la Formación Bocas.

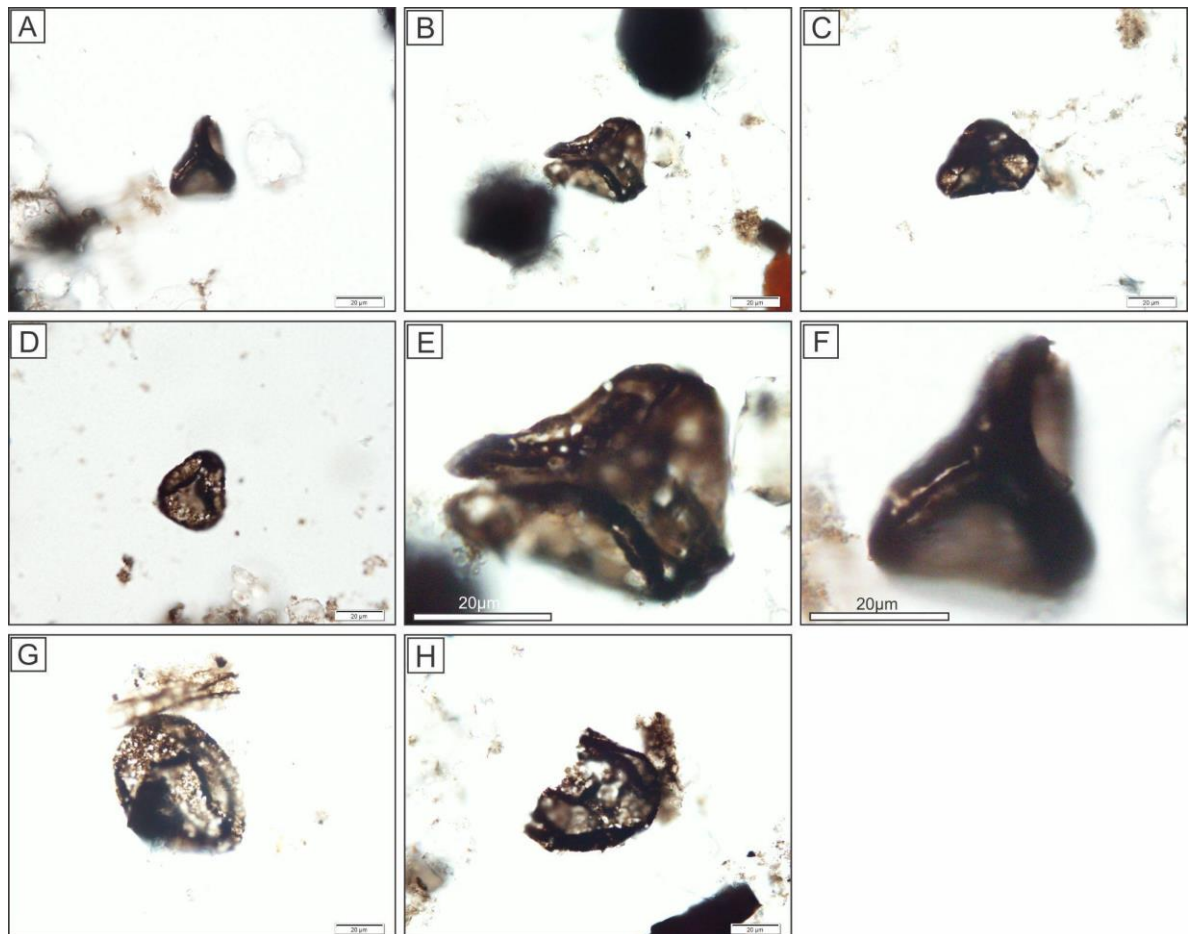


Figura 3.18 (A-D) *Dictyophyllidites* sp., Formación Bocas. (E-F) Detalle de esporas trilete de *Dictyophyllidites* sp., Formación Bocas. (G-H) cf. *Classopollis* sp., Formación Bocas.

4. Registros paleontológicos del Triásico Superior a diferentes paleolatitudes en la margen suroccidental de Pangea

4.1 Paleolatitudes bajas

4.1.1 Grupo Mitu (~20°-28° S)

A pesar de que el Grupo Mitu presenta una amplia extensión regional a lo largo de Perú, los registros paleontológicos no son muy abundantes en esta unidad. Las facies de origen marino de las partes inferiores del grupo, caracterizadas por calizas, areniscas y limolitas, presentan una fauna de braquiópodos y fusulínidos del Guadalupiense superior (Pérmico) (Benavides, 1956; Dalmayrac et al., 1980; Laubacher, 1978; Newell et al., 1953; Panca et al., 2024). No obstante, en las facies de origen continental correspondientes al Triásico Superior no se han reportado fósiles.

4.2 Paleolatitudes medias

4.2.1 Cuenca Ischigualasto Villa Unión (~44°-48° S)

4.2.1.1 Formación Chañares (Carniano inferior)

La Formación Chañares, localizada en la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión, representa uno de los registros más completos y variados de tetrápodos terrestres del Triásico Superior (Carniano inferior) en América del Sur. Entre los fósiles recuperados se encuentran dicinodontes kannemeyeriiformes, cinodontes traversodóntidos, además de una amplia gama de arcosauriformes, incluyendo proterocámpsidos, pseudosuquios y ornitodiros, algunos de los cuales se consideran cercanos al origen de los dinosaurios (**Tabla 3.3**; Romer, 1966; Rogers et al., 2001; Mancuso et al., 2014; Ezcurra et al., 2017). Según Ezcurra et al. (2017), se distinguen dos agrupaciones faunísticas principales: la Asociación *Tarjadia*, caracterizada por la presencia dominante del arcosauriforme *Tarjadia ruthae*, junto con dicinodontes y cinodontes; y la Asociación *Massetognathus-Chanaresuchus*, notable por la abundancia de cinodontes y una mayor representación de arcosauriformes. Respecto a restos de paleoinvertebrados, esta unidad presenta baja diversidad, con puntuales reportes de camarones almeja asignados a la superfamilia Estheriteoidea (Tassi, 2015).

Tabla 3.3 Paleovertebrados de la Formación Chañares.

Vertebrados			
Synapsida	Dicynodontia	Shansiodontidae	<i>Dinodontosaurus brevirostris</i> <i>Dinodontosaurus platygnathus</i>
		Stahleckeriinae	<i>Stahleckeria</i> sp.
		Kannemeyeriidae	Kannemeyeriidae indet.
	Cynodontia	Chiniquodontidae	<i>Chiniquodon theotonicus</i> <i>Riojanodon neni</i>
		Traversodontidae	<i>Massetognathus pascuali</i> <i>Massetognathus teruggii</i>
		Probainognathidae	<i>Probainognathus jenseni</i>
Archosauriformes	Proterochampsia	Proterochampsidae	<i>Chanaresuchus bonapartei</i> <i>Gualosuchus reigi</i> <i>Tropidosuchus romeri</i>
		Rhadinosuchinae	Rhadinosuchinae indet.
	Pseudosuchia	Gracilisuchidae	<i>Gracilisuchus stipanicorum</i>
		Prestosuchidae	<i>Luperosuchus fractus</i>
		Erpetosuchidae	<i>Tarjadia ruthae</i>
			Paracrocodylomorpha indet.
	Dinosauromorpha	Lagerpetidae	<i>Lagerpeton chanarensis</i>
		Lagosuchidae	<i>Lagosuchus talampayensis</i>
	Dinosauriformes	Silesauridae	<i>Lewisuchus admixtus</i>
			<i>Marasuchus lilloensis</i>
Actinistia	Coelacanthiformes	Mawsoniidae	Mawsoniidae indet.

4.2.1.2 Formación Los Rastros (Carniano medio)

La Formación Los Rastros constituye uno de los depósitos más significativos del Triásico Superior (Carniano medio) en el contexto gondwánico, tanto por su diversidad paleontológica como por su valor para comprender la evolución de los ecosistemas continentales del suroeste de Pangea (e.g., Mancuso y Marsicano, 2008; Mancuso et al., 2020). La abundancia y variedad de sus fósiles, que incluyen plantas, invertebrados y vertebrados, la convierten en una referencia clave para reconstruir las comunidades bióticas y los ambientes sedimentarios de ese intervalo (e.g., Mancuso y Marsicano, 2008; Mancuso et al., 2020).

Esta formación alberga una notable representación de la denominada Flora de *Dicroidium*, y también microfloras del tipo Ipswich (e.g., Zavattieri y Melchor, 1999; Pedernera et al., 2020). La megaflore está integrada por cerca de treinta taxones, entre los que predominan los géneros *Dicroidium*, *Zuberia* y *Xylopteris* (Tabla 3.4; Frenguelli, 1944, 1948; Groeber y Stipanovic, 1953; Zamuner et al., 2001; Lutz et al., 2012; Pedernera et al., 2020).

Entre los invertebrados, la formación registra una variada fauna de camarones almeja (Tabla 3.5; Gallego, 1999; Mancuso y Gallego, 2000; Mancuso, 2005), así como restos de insectos (Gallego, 1997; Gallego y Martins-Neto, 1999; Martins-Neto y Gallego, 1999; Mancuso y Gallego, 2000; Martins-Neto et al., 2003, 2006; Mancuso, 2005) y bivalvos (Frenguelli, 1945).

El registro de vertebrados es más limitado, dominado por peces actinoptergios (Cabrera, 1944; Frenguelli, 1944, 1948; Foster et al., 1995; Mancuso, 2003; López Arbarello et al., 2006) y por un anfibio temnospóndilo (Contreras et al., 1997; Mancuso, 2002). Además, se han identificado icnitas de tetrápodos, entre ellas de arcosaurios, dicinodontes, cinodontes y dinosauriformes (e.g., Melchor, 1998; Marsicano et al., 2010).

Tabla 3.4 Paleoflora de la Formación Los Rastros

Tracheophyta			
Clase	Orden	Familia	Género y especie
Lycopsida	Isoetales	Pleuromeiaceae	<i>Pleuromeia</i> sp.
Sphenopsida	Equisetales	Apocalamitaceae	<i>Neocalamites</i> sp. <i>Neocalamites carrerei</i> <i>Neocalamites ischigualasti</i> <i>Neocalamites ramaccionii</i>
		Equisetaceae	<i>Equisetites fertilis</i>

		Phyllotheceae	<i>Phyllothea australis</i>
		Calamitaceae	<i>Nododendron</i> sp.
Filicopsida	Filicales	Osmundaceae	<i>Cladophlebis kurtzi</i> <i>Cladophlebis mendozaensis</i> <i>Cladophlebis mesozoica</i>
Gymnospermopsida	Pteridospermas	Corytospermaceae	<i>Dicroidium argenteum</i>
			<i>Dicroidium crassum</i>
			<i>Dicroidium dubium</i>
	<i>Dicroidium lancifolium</i>		
<i>Dicroidium lineatum</i>			
<i>Dicroidium nodichotoma</i>			
<i>Dicroidium odontopteroides</i>			
<i>Dicroidium obtusifolium</i>			
<i>Dicroidium pinnis-distantibus</i>			
<i>Johnstonia coriacea</i>			
<i>Johnstonia dutoitii</i>			
<i>Johnstonia stelzneriana</i>			
<i>Xylopteris argentina</i>			
<i>Xylopteris elongata</i>			
<i>Xylopteris densifolia</i>			
<i>Xylopteris rigida</i>			
<i>Zuberia zuberi</i>			
<i>Zuberia sahnii</i>			
<i>Zuberia brownii</i>			
<i>Zuberia feistmantelii</i>			
<i>Rhexoxylon</i> sp.			
		Peltaspermaceae	<i>Peltaspermun monodiscum</i> <i>Peltaspermun precordillerae</i> <i>Pachydermophyllum papillosum</i>
			<i>Rochipteris alexandriana</i>
	Ginkgoales		<i>Baiera africana</i> <i>Baiera pontifolia</i> <i>Baiera schenkii</i>

			<i>Sphenobaiera argentinae</i> <i>Sphenobaiera insecta</i> <i>Sphenobaiera sectina</i>
	Czkanowaskiales		<i>Czekanowskia rigali</i> <i>Czekanowskia</i> sp.
	Voltziales	Voltziaceae	<i>Heidiphyllum elongatum</i> <i>Cycadocarpium andium</i> <i>Dordirectites</i> sp. <i>Telemachus</i> sp.
	Coniferales	Podocarpaceae	<i>Rissikia media</i>
	Cycadales	Zamiaceae	<i>Kurtziana cacheutensis</i>
	Gnetales		<i>Yabeiella brackebuschiana</i> <i>Yabeiella mareyesiaca</i> <i>Yabeiella spathulata</i>
	Gymnospermopsidas <i>incertae sedis</i>		<i>Acevedoa rastroensis</i> <i>Cordaicarpus</i> sp. B <i>Samaropsis</i> sp. A Strobilus sp. C <i>Desmiophyllum</i> sp. <i>Dejerseya lunensis</i> <i>Dejerseya lobata</i> <i>Harringtonia argentinica</i> <i>Pelourdea polyphylla</i> <i>Pelourdea</i> sp. <i>Pterorrachis ambigua</i> <i>Sphenopteris</i> sp. <i>Phoenicopsis</i> sp.

Tabla 3.5 Camarones almeja (conchostracos) de la Formación Los Rastros

Camarones almeja (conchostracos)				
Clase	Orden	Superfamilia	Familia	Género y especie
Branchiopoda	Spinicaudata	Eosestherioidea	Ulugkemiidae	<i>Triasulugkemia ischichucaensis</i>
			Euestheriidae	<i>Euestheria forbesi</i> <i>Euestheria</i> sp.
			Loxomegaglyptidae	<i>Triasoglypta</i> sp.

4.2.1.3 Formación Ischigualasto (Carniano superior-Noriano inferior)

La Formación Ischigualasto constituye uno de los referentes paleontológicos más sobresalientes del Triásico Superior (Carniano superior-Noriano inferior) debido a su excepcional riqueza fósil. Esta formación es reconocida globalmente por albergar uno de los conjuntos de vertebrados triásicos más ricos y diversos conocidos, tanto en cantidad como en variedad taxonómica. Entre sus hallazgos destacan fósiles vinculados al origen de los dinosaurios y los primeros representantes de sus principales linajes (terópodos, sauropodomorfos, ornitisquios), dinosauromorfos, cinodontes, dicinodontes, crurotarsos, arcosauromorfos, arcosauriformes, lepidosauromorfos, temnospóndilos y actinopterygios (**Tabla 3.6**; e.g., Sereno et al., 1993; Martínez et al., 2011, 2013, 2021; Giordano et al., 2023).

Tabla 3.6 Paleovertebrados de la Formación Ischigualasto

Vertebrados			
Actinopterygii			Actinopterygii indet.
Amphibia	Temnospondyli	Mastodonsauridae	<i>Promastodonsaurus bellmani</i>
		Chigutisauridae	<i>Pelorocephalus ischigualastensis</i>
Lepidosauromorpha			<i>Taytalura alcoberi</i>
Archosauromorpha	Rhynchosauria	Rhynchosauridae	<i>Hyperodapedon sanjuanensis</i>
	Crurotarsi	Prestosuchidae	<i>Saurosuchus galilei</i>

		Poposauridae	<i>Sillosuchus longicervix</i>
		Trialestidae	<i>Trialestes romeri</i>
		Ornithosuchidae	<i>Venaticosuchus rusconii</i>
		Stagonolepididae	<i>Aetosauroides scagliai</i>
Archosauriformes	Proterochampsia	Proterochampsidae	<i>Proterochampsia barrionuevoi</i> <i>Chanaresuchus ischigualastensis</i>
	Dinosauromorpha	Lagerpetidae	Lagerpetidae indet.
	Dinosauriformes	Silesauridae	<i>Ignotosaurus fragilis</i>
Dinosauria	Ornithischia	Pisanosauridae	<i>Pisanosaurus mertii</i>
	Sauropodomorpha	Guaibasauridae	<i>Panphagia protos</i> <i>Chromogisaurus novasi</i>
	Theropoda		<i>Eodromaeus murphi</i> <i>Anteavis crurilongus</i>
	Herrerasauria	Herrerasauridae	<i>Herrerasaurus ischigualastensis</i> <i>Sanjuansaurus gordilloi</i>
Synapsida	Dicynodontia	Kannemeyeriidae	<i>Ischigualastia jenseni</i> <i>Jachaleria colorata</i>
	Cynodontia	Traversodontidae	<i>Exaeretodon argentinus</i>
		Chiniquodontidae	<i>Chiniquodon sanjuanensis</i> <i>Chiniquodon cf. theotonicus</i>
			<i>Diegocanis elegans</i> <i>Ecteninion lunensis</i>

El registro paleobotánico de la Formación Ischigualasto es igualmente notable, ya que incluye una amplia gama de restos fósiles, como impresiones y permineralizaciones de troncos, ramas, raíces y hojas, además de cutículas y palinomorfos (Zamuner, 1992; Spalletti et al., 1999; Artabe

et al., 2001; Zamuner et al., 2001; Colombi y Parrish, 2008; Césari y Colombi, 2013, 2016; Bodnar et al., 2021; Drovandi et al., 2022). La megafloora está dominada por representantes de la Flora de *Dicroidium*, acompañados por otros elementos como esfenopsidas, filicopsidas, cycadales (Tabla 3.7).

Tabla 3.7 Paleoflora de la Formación Ischigualasto

Tracheophyta			
Clase	Orden	Familia	Género y especie
Sphenopsida	Equisetales	Apocalamitaceae	<i>Neocalamites carrerei</i>
Filicopsida	Filicales	Osmundaceae	<i>Cladophlebis mendozaensis</i>
Gymnospermopsida	Pteridospermas	Corytospermaceae	<i>Dicroidium lancifolium</i>
			<i>Dicroidium odontopteroides</i>
	<i>Zuberia papillata</i>		
	<i>Zuberia zuberi</i>		
	<i>Johnstonia coriacea</i>		
	<i>Johnstonia stelzneriana</i>		
	<i>Xylopteris argentina</i>		
	<i>Xylopteris elongata</i>		
	<i>Rhexoxylon piatnitzkyi</i>		
		Peltaspermaceae	<i>Lepidopteris stombergensis</i> <i>Scytophyllum neuburgianum</i>
	Cycadales	Zamiaceae	<i>Michelilloa waltonii</i>
	Cycadales <i>incertae sedis</i>		<i>Yaebiella</i> sp. <i>Yaebiella brackebuschiana</i> <i>Yaebiella mareyesiac</i>
	Cycadophytas <i>incertae sedis</i>		<i>Taeniopteris</i> sp.
	Voltziales	Voltziaceae	<i>Heidiphyllum elongatum</i>
	Coniferales	Araucariaceae	<i>Araucarioxylon</i> sp.
		Protopinaceae	<i>Protojuniperoxylon ischigualastensis</i>

Un aspecto particularmente relevante de la microflora es la coexistencia de palinomorfos típicos de la microflora de Ipswich con ejemplares propios de la microflora de Onslow, lo que amplía el alcance paleogeográfico de esta última hacia el margen occidental de Gondwana. Este hallazgo implica una extensión de la faja florística de Onslow (anteriormente restringida desde el borde occidental del mar de Tetis hasta la región de Timor) hacia el sector sudoccidental de Pangea (Césari y Colombi, 2013, 2016).

Respecto a los invertebrados, esta unidad presenta registros de camarones almeja, concentrados puntualmente en las facies carbonosas interpretadas como zonas pantanosas desarrolladas en las planicies de inundación (**Tabla 3.8**; Tassi, 2015).

Tabla 3.8 Camarones almeja (conchostracos) de la Formación Ischigualasto

Camarones almeja (conchostracos)				
Clase	Orden	Superfamilia	Familia	Género y especie
Branchiopoda	Spinicaudata	Eosestherioidea	Loxomegaglyptidae	<i>Triasoglypta</i> sp.
			Polygraptidae	<i>Dendrostracus</i> sp.

4.2.1.4 Formación Los Colorados (Noriano inferior-superior)

La Formación Los Colorados es la unidad triásica (Noriano inferior-superior) más joven del Grupo Agua de la Peña en la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión. Su paleofauna presenta una amplia diversidad de tetrápodos, en la que se registra la evolución temprana de los dinosaurios previa a la extinción del límite Triásico-Jurásico (e.g., Bonaparte, 1972, 1973; Arcucci et al., 2004; Martínez et al., 2011; Ezcurra y Apaldetti, 2012; Santi Malnis et al., 2020). Los dos conjuntos principales de vertebrados recuperados de la Formación Los Colorados se encuentran en la parte inferior y la parte superior de la unidad (e.g., Bonaparte, 1973). La inferior, ubicada en la sección del Río Salado, está compuesta principalmente por dicinodontes, aunque recientemente se ha encontrado que también están acompañados por otros arcosaurios no identificados (e.g., Martínez et al., 2011; Colombi et al., 2018). Los conjuntos de vertebrados en la parte superior, ubicados en la localidad de La Esquina, presentan una mayor diversidad y se componen de varios clados como Dinosauria, Testudinata, Pseudosuchia, Crocodylomorpha, Cynodontia y Sphenodontia (**Tabla 3.9**; e.g., Bonaparte, 1973; 1997; Arcucci et al., 2004; Martínez et al., 2015, 2018; Gaetano et al., 2022; Pérez et al., 2022). Adicionalmente, se han reportado icnitas de tipo *Chirotheroid* asociadas con arcosaurios (Arcucci et al., 2004)

Respecto a la paleoflora, hasta el momento el único registro de plantas en la Formación Los Colorados corresponde a restos de troncos asignados a Umkomasiales (Pteridospermas) (Bonaparte, 1997; Pedermera et al., 2022).

Tabla 3.9 Paleovertebrados de la Formación Los Colorados

Vertebrados				
Testudinata	Rhaptochelydia	Australochelyidae	<i>Palaeochersis talampayensis</i>	
Synapsida	Cynodontia	Tritheledontidae	<i>Chalimnia musteloides</i>	
			<i>Tessellatia bonapartei</i>	
	Dicynodontia	Kannemeyeriidae	<i>Jachalera colorata</i>	
Archosauromorpha	Pseudosuchia		<i>Fasolasuchus tenax</i>	
		Stagonolepididae	<i>Olkasuchus walasto</i>	
		Ornithosuchidae	<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	
		Stagonolepididae	<i>Neoaetosauroides engaeus</i>	
		Protosuchidae	<i>Coloradisuchus abelini</i> <i>Hemiprotosuchus leali</i>	
			<i>Pseudhesperosuchus jachaleri</i>	
Dinosauria	Sauropodomorpha	Lessemsauridae	<i>Lessemsaurus sauropoides</i>	
		Massospondylidae	<i>Coloradisaurus brevis</i>	
		Riojasauridae	<i>Riojasaurus incertus</i>	
			Sauropodomorpha indet.	
	Theropoda			<i>Zupaysaurus rougieri</i>
		Coelophysoidea		<i>Powellvenator podocitus</i>

4.2.2 Cuenca de Malargüe (~50° S)

4.2.2.1 Formación Chihuido (Noriano- ?Rhaetiano)

La Formación Chihuido constituye la unidad basal del Grupo Tronquimalal, expuesta en la Cuenca de Malargüe, al sur de la provincia de Mendoza. Esta unidad pertenece al Triásico Superior (Noriano–?Rhaetiano) y presenta uno de los registros más jóvenes de paleoflora del Triásico Superior para la región de Gondwana suroccidental (Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Su estudio ha sido clave para comprender la composición florística y la evolución temprana de las coníferas modernas en el extremo sur de Pangea.

El contenido paleontológico de esta formación incluye una flora del tipo *Dicroidium*, típica de las asociaciones de Gondwana austral, acompañada de helechos (*Cladophlebis*, *Dictyophyllum*), coristospermas (*Dicroidium*, *Zuberia*, *Johnstonia* y *Xylopteris*), coníferas (*Agathoxylon* y *Araucarioxylon*), entre otros (Tabla 3.10; Stipanovic, 1949; Menéndez, 1951; Artabe et al., 1999; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Los registros de madera fósil destacan en la unidad con representantes como *Agathoxylon cozzoi* y *A. lamaibandianus*, ambas de afinidades con la familia Araucariaceae (Gnaedinger y Zavattieri, 2020).

Tabla 3.10 Paleoflora de la Formación Chihuido

Tracheophyta			
Clase	Orden	Familia	Género y especie
Filicopsida	Filicales	Dipteridaceae	<i>Dictyophyllum (T.) chihuiensis</i>
		Osmundaceae	<i>Cladophlebis antarctica</i> <i>Cladophlebis denticulata</i> <i>Cladophlebis mendozaensis</i> <i>Cladophlebis oblonga</i>
Gymnospermopsida	Pteridospermas	Corytospermaceae	<i>Dicroidium crassum</i> <i>Dicroidium incisum</i> <i>Dicroidium lancifolium</i> <i>Dicroidium odontopteroides</i> <i>Zuberia feistmanteli</i> <i>Johnstonia stelzneriana</i> <i>Xylopteris argentina</i> <i>Xylopteris elongata</i>

		Peltaspermaceae	<i>Pachydermophyllum praecordillerae</i>
	Pteridospermoformas <i>incertae sedis</i>		<i>Sphenopteris membranosa</i>
	Cycadales	Stangeriaceae	<i>Pseudoctenis carteriana</i>
	Cycadales <i>incertae sedis</i>		<i>Yabeiella brackebuschiana</i> <i>Yabeiella mareyesiaca</i>
	Cycadofitas <i>incertae sedis</i>		<i>Taeniopteris densinervis</i> <i>Taeniopteris stenophylla</i>
	Ginkgoales		<i>Baiera africana</i>
	Coniferales	Araucariaceae	<i>Araucarioxylon sp.</i> <i>Agathoxylon cozzoi</i> <i>Agathoxylon lamaibandianus</i>
	Gymnospermopsida <i>incertae sedis</i>		<i>Linguifolium arctum</i> <i>Linguifolium tenison-woodsii</i> <i>Ginkgophytopsis lacerata</i>

4.2.2.2 Formación Llantenes (Noriano- ?Rhaetiano)

La Formación Llantenes suprayace en concordancia a la Formación Chihuido y corresponde también al Triásico Superior (Noriano–?Rhaetiano) la Cuenca de Malargüe (Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Esta unidad ha aportado una flora fósil diversa y bien preservada, de gran relevancia para reconstruir las comunidades vegetales del Gondwana suroccidental hacia el final del Triásico.

Su contenido paleobotánico incluye elementos típicos de la Flora de *Dicroidium*, con abundantes *Linguifolium*, *Dicroidium*, *Cladophlebis*, *Heidiphyllum* y otros taxones asociados (Tabla 3.11; Stipanovic, 1949; Menéndez, 1951; Artabe et al., 1999; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Los troncos silicificados están representados por *Agathoxylon lamaibandianus*, *Protojuniperoxylon ischigualastense* y *Cupressinoxylon llantenesense*, especies que evidencian la importante presencia de coníferas dentro de los bosques, acompañados por helechos y coristospermas (Gnaedinger y Zavattieri, 2020).

Adicionalmente, esta unidad presenta restos de invertebrados asociados a insectos (*Mendozachorista volkheimeri*, *Ademosyne rosenfeld* y *Ademosyne llantenesensis*) y camarones almeja (Polygraptidae indet.; Brauckmann et al., 2010; Tassi, 2015).

Tabla 3.11 Paleoflora de la Formación Llantenes

Tracheophyta			
Clase	Orden	Familia	Género y especie
Sphenopsida	Equisetales	Equisetaceae	<i>Equisetites</i> sp.
Filicopsida	Filicales	Dipteridaceae	<i>Dictyophyllum (T.) tenuiserratum</i>
		Osmundaceae	<i>Cladophlebis oblonga</i> <i>Cladophlebis</i> sp.
Gymnospermopsida	Pteridospermas	Corytospermaceae	<i>Dicroidium crassum</i> <i>Dicroidium lancifolium</i> <i>Dicroidium odontopteroides</i> <i>Dicroidium pinnis-distantibus</i> <i>Zuberia feistmanteli</i> <i>Zuberia zuberi</i> <i>Xylopteris argentina</i> <i>Xylopteris elongata</i>
		Peltaspermaceae	<i>Pachydermophyllum pinnatum</i>
	Cycadales	Nilssoniaceae	<i>Nilssonia princeps</i> <i>Nilssonia</i> sp.
		Stangeriaceae	<i>Pseudecten carteriana</i> <i>Ctenis takamiana</i>
	Cycadofitas <i>incertae sedis</i>		<i>Taeniopteris artica</i> <i>Taeniopteris plicatella</i> <i>Taeniopteris stenophylla</i> <i>Taeniopteris</i> sp.
	Ginkgoales		<i>Baiera africana</i>

			<i>Baiera furcata</i> <i>Baiera</i> sp. <i>Ginkgoidium nathorsti</i>
	Voltziales	Voltziaceae	<i>Heidiphyllum elongatum</i>
	Coniferales		<i>Protojuniperoxylon ischigualastense</i> <i>Cupressinoxylon llantenesense</i> <i>Agathoxylon lamaibandianus</i>
	Gymnospermopsida <i>incertae sedis</i>		<i>Linguifolium arctum</i> <i>Linguifolium steinmannii</i> <i>Linguifolium tenison-woodsii</i> <i>Ginkgophytopsis lacerata</i> <i>Cordaicarpus</i> sp.

4.2.3 Cuenca Paso Flores (~54° S)

4.2.3.1 Formación Paso Flores (Noriano-Rhaetiano)

La Formación Paso Flores aflorante al SW de la Provincia de Neuquén y NW de la Provincia de Río Negro (Argentina), corresponde al único registro de Triásico Superior (Noriano–Rhaetiano) en la cuenca. Esta unidad contiene la flora triásica más joven registrada en Argentina, constituyendo un punto clave para comprender la transición florística hacia las asociaciones jurásicas del Gondwana austral (Gnaedinger y Zavattieri, 2017; 2021).

El conjunto paleoflorístico de esta unidad es muy diverso, con abundantes impresiones y restos permineralizados que documentan una vegetación variada integrada por helechos, coristospermas, ginkgófitas y coníferas. Se registran géneros ampliamente distribuidos en Gondwana, como *Asterotheca*, *Marattiopsis*, *Cladophlebis*, *Dictyophyllum*, *Dicroidium*, *Zuberia*, *Heidiphyllum*, *Ginkgoites*, *Sphenobaiera*, *Linguifolium*, *Umkomasia*, *Rissikistrobus* y *Protocircoporoxylon*, entre otros (Tabla 3.12; e.g., Artabe et al. 1994; Zamuner y Artabe 1994; Gnaedinger y Zavattieri, 2021). Estas asociaciones corresponden a la denominada Flora de *Dicroidium*, aunque incluyen también morfotipos con afinidades jurásicas, reflejando un recambio florístico hacia comunidades más modernas (Spalletti et al., 1999; Morel et al., 1999; Gnaedinger y Zavattieri, 2021).

Tabla 3.12 Paleoflora de la Formación Paso Flores

Tracheophyta			
Clase	Orden	Familia	Género y especie
Filicopsida	Marattiales	Asterothecaceae	<i>Asterotheca rigbyana</i>
		Marattiaceae	<i>Marattia münsteri</i>
	Filicales	Osmundaceae	<i>Cladophlebis grahami</i>
			<i>Cladophlebis indica</i>
			<i>Cladophlebis kurtzi</i>
	<i>Cladophlebis mendozaensis</i>		
	Dipteridaceae	<i>Dictyophyllum (D.) tenuifolium</i>	
<i>Dictyophyllum (T.) rothi</i> <i>Goeppertella stipanicicii</i>			
Dicksoniaceae	<i>Coniopteris harringtoni</i>		
Gleicheniales	Dipteridaceae	<i>Patagoniapteris artabeae</i>	
Gymnospermopsida	Pteridospermas	Corytospermaceae	<i>Dicroidium crassum</i>
			<i>Dicroidium incisum</i>
			<i>Dicroidium lancifolium</i>
			<i>Dicroidium odontopteroides</i>
			<i>Zuberia zuberi</i>
	<i>Zuberia sahnii</i>		
<i>Johnstonia stelzneriana</i>			
<i>Xylopteris elongata</i>			
<i>Umkomasia</i> sp.			
Peltaspermaceae	<i>Pachydermophyllum praecordillerae</i>		
	<i>Scleropteris grandis</i>		
Cycadales	Nilssoniaceae	<i>Nilssonia taeniopteroides</i>	
	Stangeriaceae	<i>Pseudoctenis carteriana</i> <i>Pseudoctenis falconeriana</i>	

		<i>Pseudoctenis spatulata</i>
	Zamiaceae	<i>Kurtziana cacheutensis</i>
Cycadales <i>incertae sedis</i>		<i>Yabeiella brackebuschiana</i>
Cycadofitas <i>incertae sedis</i>		<i>Taeniopteris crassinervis</i> <i>Taeniopteris lentriculiformis</i>
Ginkgoales		<i>Baiera africana</i> <i>Baiera furcata</i> <i>Baiera triassica</i> <i>Sphenobaiera robusta</i> <i>Sphenobaiera taeniata</i> <i>Sphenobaiera argentinae</i> <i>Ginkgoites matatiensis</i>
Czekanowskiales		<i>Czekanowskia rigali</i> <i>Solenites vimineus</i>
Voltziales	Voltziaceae	<i>Heidiphyllum elongatum</i> <i>Cycadocarpidium andium</i> <i>Cycadocarpidium majus</i> <i>Lutanthus ornatus</i>
Coniferales	Protopinaceae	<i>Protocircoporoxylon marianaensis</i>
	Podocarpaceae	<i>Rissikistrobus plenus</i> <i>Rissikistrobus reductus</i> <i>Rissikia media</i>
Gymnospermopsidas <i>incertae sedis</i>		<i>Linguifolium arctum</i> <i>Linguifolium lilleanum</i> <i>Linguifolium tenison-woodsii</i> <i>Cordaicarpus</i> sp.

4.3 Paleolatitudes Altas

4.3.1 Cuenca El Tranquilo (~61° S)

4.3.1.1 Formación Cañadón Largo (Noriano)

La Formación Cañadón Largo constituye la unidad basal del Grupo El Tranquilo, en la cuenca homónima, expuesta en la Provincia de Santa Cruz. Esta unidad pertenece al Triásico Superior (Noriano) y presenta el registro de paleoflora más austral de Sudamérica.

La Formación Cañadón Largo presenta un abundante registro paleobotánico, con la presencia de taxones característicos de la Flora de *Dicroidium*. Entre ellos se destacan coristospermas (*Dicroidium*, *Zuberia*, *Diplasiophyllum*), acompañadas de equisetales (*Neocalamites*), helechos (*Asterotheca*, *Cladophlebis*, *Gleichenites*), cícadas (*Pseudoctenis*), ginkgoales (*Baiera*, *Sphenobaiera*), voltziales (*Heidiphyllum*), coníferas (*Rissikia*), entre otros (Tabla 3.13; e.g., Herbst, 1989; Jalfin y Herbst, 1995; Zamuner et al., 2001).

Tabla 3.13 Paleoflora de la Formación Cañadón Largo

Tracheophyta			
Clase	Orden	Familia	Género y especie
Sphenopsida	Equisetales	Apocalamitaceae	<i>Neocalamites carrerei</i>
Filicopsida	Marattiales	Asterothecaceae	<i>Asterotheca falcata</i> <i>Asterotheca menendezii</i> <i>Asterotheca rigbyana</i> <i>Rienitsia arrondiana</i> <i>Rienitsia colliveri</i>
	Marattiales <i>incertae sedis</i>		<i>Danaeopsis fecunda</i> <i>Tranquilia jalfinii</i>
	Filicales	Osmundaceae	<i>Cladophlebis kurtzi</i> <i>Cladophlebis mendozaensis</i> <i>Cladophlebis mesozoica</i> <i>Cladophlebis oblonga</i> <i>Todites baldonii</i> <i>Todites sp.</i>
		Gleicheniaceae	<i>Gleichenites gallegoi</i>

Gymnospermopsida	Pteridospermas	Corytospermaceae	<i>Dicroidium crassum</i> <i>Dicroidium dubium</i> <i>Dicroidium lancifolium</i> <i>Dicroidium odontopteroides</i> <i>Dicroidium townrovii</i> <i>Dicroidium sp.</i> <i>Zuberia zuberi</i> <i>Diplasiophyllum hughesi</i>
		Peltaspermaceae	<i>Lepidopteris madagascariensis</i> <i>Lepidopteris stormbergensis</i> <i>Scytophyllum neuburgianum</i>
	Pteridospermofitas <i>incertae sedis</i>		<i>Dejerseya lobata</i>
	Cycadales	Stangeriaceae	<i>Pseudoctenis fissa</i> <i>Pseudoctenis spatulata</i>
	Cycadeoidales		<i>Pterophyllum multilineatum</i>
	Cycadofitas <i>incertae sedis</i>		<i>Taeniopteris crassinervis</i> <i>Taeniopteris thomsioniana</i> <i>Taeniopteris vittata</i> <i>Taeniopteris sp.</i> <i>Santaecruzia hunickenii</i> <i>Santaecruzia sp.</i>
	Ginkgoales		<i>Baiera africana</i> <i>Baiera ginkgoides</i> <i>Sphenobaiera argentinae</i> <i>Sphenobaiera coronata</i> <i>Sphenobaiera sectina</i> <i>Sphenobaiera strombergensis</i> <i>Sphenobaiera sp.</i> <i>Ginkgoites dutoitii</i> <i>Ginkgoites palmata</i>

			<i>Ginkgoidium nathorsti</i> <i>Ginkgoidium</i> sp.
	Voltziales	Voltziaceae	<i>Heidiphyllum elongatum</i>
	Coniferales	Podocarpaceae	<i>Rissikia media</i>
	Gymnospermopsidas <i>incertae sedis</i>		<i>Linguifolium lilleanum</i> <i>Linguifolium patagonicum</i> <i>Linguifolium steinmannii</i> <i>Linguifolium tenison-woodsii</i>

Bibliografía

- Alarcón, C. M., Clavijo-Torres, J., Mantilla-Figueroa, L. C., y Rodríguez, J. G. (2020). Nueva propuesta de edades para el registro sedimentario de las formaciones Bocas y Jordán y su relación con el desarrollo de la actividad magmática del Grupo Plutónico de Santander (Cordillera Oriental, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(173), 1137–1151. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1208>
- Alarcón, C. M., y Rodríguez, J. (2019). Estratigrafía, facies y paleoambiente de sedimentación de la Formación Jordán: un registro fluvio-lacustre con incidencia de actividad volcánica [Tesis de pregrado]. Universidad industrial de Santander.
- Anderson, J. M., Anderson, H. M., y Cleal, C. J. (2007). *Brief History of the Gymnosperms: classification, biodiversity, phytogeography and ecology*. Pretoria: South African National Biodiversity Institute. *Strelitzia* 20.
- Appert, O. (1973). Die Pteridophyten aus dem Oberen Jura des Manamana in Südwest-Madagaska. *Suisses Paleontol*, 94, 1–62.
- Arcucci, A. B., Marsicano, C. A., y Caselli, A. T. (2004). Tetrapod association and palaeoenvironment of the Los Colorados Formation (Argentina): a significant sample from Western Gondwana at the end of the Triassic. *Geobios*, 37(5), 557–568. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2003.04.008>
- Areces-Mallea, A. E. (1991). Consideraciones paleobiogeográficas sobre la presencia de *Piazopteris branneri* (Pterophyta) en el Jurásico de Cuba. *Revista Española de Paleontología*, 6, 126–134.
- Arratia, G. (2013). Morphology, taxonomy, and phylogeny of Triassic pholidophorid fishes (Actinopterygii, Teleostei). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(sup1), 1–138. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.835642>
- Artabe, A. E., Morel, E. M., y Spalletti, L. A. (2001). Paleocología de las floras triásicas argentinas. En A. E. Artabe, E. M. Morel, y A. B. Zamuner (Eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina*. (pp. 143–184). Fundación Museo de La Plata Francisco Pascasio Moreno.
- Artabe, A., Morel, E., Spalletti, L., y Brea, M. (1999). Paleoambientes sedimentarios y paleoflora asociada en el Triásico Tardío de Malargüe (Mendoza) . *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 526–548.

- Artabe, A., Morel, E., y Zamuner, A. (1994). Estudio paleobotánico y taxonómico en la Formación Paso Flores (Triásico Superior), en el Cañadón de Pancho, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 31, 153–160.
- Ash, S. R. (1969). Ferns from the Chinle Formation (Upper Triassic) in the Fort Wingate area, New Mexico. *Geological Survey Professional Paper*, 613-D, 1–69.
- Ash, S. R. (1970). *Pagiophyllum simpsonii*, a New Conifer from the Chinle Formation (Upper Triassic) of Arizona. *Journal of Paleontology*, 44(4), 945–952.
- Ash, S. R. (1972). *Piazopteris branneri* from the lower Jurassic, Egypt. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 13(2), 147–154. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(72\)90041-3](https://doi.org/10.1016/0034-6667(72)90041-3)
- Ash, S. R. (1973). Two New Late Triassic Plants from the Petrified Forest of Arizona. *Journal of Paleontology*, 47(1), 46–53.
- Ash, S. R. (1989). A catalog of Upper Triassic plant megafossils of the western United States through 1988. En A. P. Hunt y S. G. Lucas (Eds.), *Dawn of the Age of Dinosaurs in the American Southwest* (pp. 189–222). Museum of Natural History.
- Ash, S. R. (2011). Anomalous occurrence of the Gondwanan winged seed *Fraxinopsis* in a new Late Triassic (Norian) flora from west Texas, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 166(1–2), 94–106. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.05.007>
- Ash, S. R., Litwin, R. J., y Traverse, A. (1982). The upper Triassic fern *phlebopteris smithii* (daugherty) Arnold and its spores. *Palynology*, 6(1), 203–219. <https://doi.org/10.1080/01916122.1982.9989242>
- Axsmith, B. J. (2009). A New *Cynepteris* from the Upper Triassic of Arizona: Potential Implications for the Early Diversification of Schizaealean Ferns. *International Journal of Plant Sciences*, 170(5), 657–665. <https://doi.org/10.1086/597782>
- Benavides, V. (1956). Geología de la región de Cajamarca. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, 30, 49–79.
- Bock, W. (1953a). American Triassic Estherids. *Journal of Paleontology*, 27(1), 62–76.
- Bock, W. (1953b). *Howellisaura*, New Name for *Howellites* Bock. *Journal of Paleontology*, 27(5), 759–759.
- Bodnar, J., Coturel, E. P., Falco, J. I., y Beltrán, M. (2021). An updated scenario for the end-Permian crisis and the recovery of Triassic land flora in Argentina. *Historical Biology*, 33(12), 3654–3672. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1884245>
- Bonaparte, J. F. (1972). Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). *Opera Lilloana*, 22, 1–183.
- Bonaparte, J. F. (1973). Edades Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. En *5o Congreso Geológico Argentino (Villa Carlos Paz, Córdoba): Vol. Actas 3* (pp. 93–130).
- Bonaparte, J. F. (1997). El Triásico de San Juan, La Rioja: Argentina y sus dinosaurios. *Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 1–196.
- Brauckmann, C., Gallego, O. F., Hauschke, N., Martins-Neto, R. G., Groening, E., Ilger, J., y Lara, M. B. (2010). First Late Triassic Record of a Paleontomofauna from South America (Malargüe Basin, Mendoza Province, Argentina). *Acta Geologica Sinica - English Edition*, 84(4), 915–924. <https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2010.00230.x>
- Braun, C. F. W. (1843). Beiträge zur Urgeschichte der Pflanzen. (G. Munster, Ed.; Vol. 2).
- Brongniart, A. (1828). Prodrôme d'une histoire des végétaux fossiles. Levrault.

- Cabrera, A. (1944). Dos nuevos peces ganoideos del Triásico argentino. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología*, 9(81), 569–576.
- Carignano, A. P., Echevarría, J., y Zavattieri, A. M. (2020). Evaluation of the ontogeny and sexual dimorphism in a new species of Middle Triassic Darwinulocopina (Crustacea, Ostracoda) from Argentina. *Papers in Palaeontology*, 7(3), 1233–1259. <https://doi.org/10.1002/spp2.1340>
- Césari, S. N., y Colombi, C. (2016). Palynology of the Late Triassic Ischigualasto Formation, Argentina: Paleocological and paleogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 449, 365–384. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.02.023>
- Césari, S. N., y Colombi, C. E. (2013). A new Late Triassic phytogeographical scenario in westernmost Gondwana. *Nature Communications*, 4(1), 1889. <https://doi.org/10.1038/ncomms2917>
- Chen, P. J., y Shen, Y. B. (1985). An introduction to fossil Conchostraca. Science Press.
- Christenhusz, M. J. M., Reveal, J. L., Farjon, A., Gardner, M. F., Mill, R. R., y Chase, M. W. (2011). A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*, 19, 55–70. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.19.1.3>
- Colombi, C. E., Martínez, R., Santi Malnis, P., Apaldetti, C., Yañes, I., Abelin, D., Gordillo, R., García, G., Sturmna, G., Bressan, E., Pedernera, F., Ferrau, R., Correa, G., y Drovandi, J. (2018). Bonebed en las facies basales de la Formación Los Colorados (Noriano), cuenca de Ischigualasto—Villa Unión, San Juan, Argentina. En *Asociación Paleontológica Argentina, Actas de la RCAPA* (p. 54).
- Colombi, C. E., y Parrish, J. T. (2008). Late Triassic Environmental Evolution in Southwestern Pangea: Plant Taphonomy of the Ischigualasto Formation. *PALAIOS*, 23(12), 778–795. <https://doi.org/10.2110/palo.2007.p07-101r>
- Contreras, V. H., Bracco, A. I., y Sill, W. D. (1997). Primer registro de restos de tetrápodos en la Formación Los Rastros (Triásico medio?), Parque Provincial Ischigualasto, San Juan, Argentina. 13o Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Rioja, Resúmenes. *Ameghiniana*, 34(4), 464–464.
- Couper, R. A. (1958). British Mesozoic microspores and pollen grains. A systematic and stratigraphic study. *Paleontographica, B*, 103, 75–179.
- Dalmayrac, B., Laubacher, G., y Marocco, R. (1980). Geologie des Andes peruvienes. Caracteres generaux de l'evolution géologique des Andes peruvienes. *Travaux et Documents de L'ORSTOM*, 122, 1–507.
- Defretin-LeFranc, S. (1965). Étude et révision de phyllopodés Conchostracés en provenance d' U.R.S.S. *Societe Géologique du Nord, Annales*, 85, 15–48.
- Delevoryas, T., y Srivastava, S. C. (1981). Jurassic plants from the department of Francisco Morazán, central Honduras. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 34(3–4), 345–357. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(81\)90050-6](https://doi.org/10.1016/0034-6667(81)90050-6)
- Depéret, C., y Mazeran, P. (1912). Les Esthecia du Permien d'Autun. *Société d'Histoire Naturelle d'Autun, Bulletin, No. 25*, 165–174.
- Dickey, P. (1941). Pre-Cretaceous Sediments in Cordillera Oriental of Colombia. *AAPG Bulletin*, 25(9), 1789–1795.
- Drovandi, J. M., Correa, G. A., Colombi, C. E., y Césari, S. N. (2022). *Dicroidium (Zuberia) zuberi* (Szajnocha) Archangelsky from exceptional Carnian leaf litters of the Ischigualasto Formation, westernmost Gondwana. *Historical Biology*, 34(7), 1260–1273. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1974017>
- Engler, A. (1892). Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medizinisch-pharmaceutische Botanik. Eine verber sicht über das gesamte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen.

- Engler, A. (1924). Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen.
- Ezcurra, M. D. (2016). The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ*, 4, e1778. <https://doi.org/10.7717/peerj.1778>
- Ezcurra, M. D., y Apaldetti, C. (2012). A robust sauropodomorph specimen from the Upper Triassic of Argentina and insights on the diversity of the Los Colorados Formation. *Proceedings of the Geologists' Association*, 123(1), 155–164. <https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2011.05.002>
- Ezcurra, M. D., Fiorelli, L. E., Martinelli, A. G., Rocher, S., von Baczko, M. B., Ezpeleta, M., Taborda, J. R. A., Hechenleitner, E. M., Trotteyn, M. J., y Desojo, J. B. (2017). Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology y Evolution*, 1(10), 1477–1483. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0305-5>
- Font Quer, P. (1982). Diccionario de Botánica. Edit. Labor.
- Foster, C., Arcucci, A., Marsicano, C., Abdala, F., y May, C. (1995). New vertebrate material from the Los Rastros Formation (Middle Triassic), La Rioja Province, Northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(3), 29A.
- Frank, A. B. (1877). *Synopsis der Pflanzenkunde, Zweite Auflage 3*.
- Frenguelli, J. (1944). La serie del llamado Rético en el oeste argentino. *Museo de La Plata, Notas 9, Geología*, 30, 261–270.
- Frenguelli, J. (1945). Moluscos continentales en el Paleozoico Superior y en el Triásico de la Argentina. *Museo de La Plata, Notas 10, Paleontología*, 83, 180–204.
- Frenguelli, J. (1948). Estratigrafía y edad del llamado Rético en la Argentina. *Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GAEA, Anales 8*, 159–309.
- Friis, E. M., y Pedersen, K. R. (1990). Structure of the lower cretaceous fern *Onychiopsis psilotoides* from Bornholm, Denmark. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 66(1–2), 47–63. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90028-H](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90028-H)
- Gaetano, L. C., Abdala, F., Seoane, F. D., Tartaglione, A., Schulz, M., Otero, A., Leardi, J. M., Apaldetti, C., Krapovickas, V., y Steimbach, E. (2022). A new cynodont from the Upper Triassic Los Colorados Formation (Argentina, South America) reveals a novel paleobiogeographic context for mammalian ancestors. *Scientific Reports*, 12(1), 6451. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-10486-4>
- Gallego, O. F. (1997). Nota Paleontológica. Hallazgos de insectos triásicos en la Argentina. *Ameghiniana*, 34(4), 511–516.
- Gallego, O. F. (1999). Estudio sistemático de las faunas de conchostracos triásicos de la República Argentina [PhD]. Universidad Nacional de Córdoba.
- Gallego, O. F., y Martins-Neto, R. G. (1999). La entomofauna mesozoica de la Argentina: Estado actual del conocimiento. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 58(1–2), 86–94.
- Gerstaecker, A. (1866). Crustacea (Erste Hälfte). En H. G. Bronn (Ed.), *Die Klassen und Ordnungen der Thier-Reichs, Bd. 5 (Arthropoda). Abt. 1*.
- Geyer, G. (1987). Die Fossilien der Modiola-Bank Frankens (Karn, Gipskeuper, km 1). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 173(3), 271–302.
- Geyer, O. (1973). Das Präkretazische Mesozoikum von Kolumbien. *Geologisches Jahrbuch*, 5, 1–156.

- Giordano, G., Alarcón, C. M., Colombi, C., y Chiesa, J. (2023). Paleohistological study on the first record of Actinopterygii scales from Ischigualasto Formation, Triassic, Argentina. En *XXXVI Jornada Argentina de Paleontología y Paleovertebrados*.
- Gnaedinger, S. C., y Zavattieri, A. M. (2017). First Record of Voltzialean Male Cone (*Lutanthus*) and Podocarpacean Female Cone (*Rissikistrobus*) from the Late Triassic of Argentina, Including New Plant Remains from the Paso Flores Formation. *Ameghiniana*, 54(2), 224–246. <https://doi.org/10.5710/AMGH.18.10.2016.2986>
- Gnaedinger, S. C., y Zavattieri, A. M. (2020). Coniferous woods from the Upper Triassic of southwestern Gondwana, Tronquimalal Group, Neuquén Basin, Mendoza Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, 94(3), 387–416. <https://doi.org/10.1017/jpa.2020.1>
- Gnaedinger, S., y Zavattieri, A. N. (2021). A new Late Triassic dipteridacean fern from the Paso Flores Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 66(4), 885–900. <https://doi.org/10.4202/app.00864.2020>
- Goodrich, E. S. (1916). On the classification of the Reptilia. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 89(615), 261–276.
- Gorozhankin, I. N. (1904). *Лекции по морфологии и систематике архегонийных растений [Lectures on Morphology and Systematics of Archegoniate Plants]*.
- Gray, J. E. (1854). A revision of the arrangement of the families of bivalve shells (Conchifera). *The Annals and Magazine of Natural History (series 2)*, 13(77), 408–418.
- Groeber, P., y Stipanovic, P. N. (1953). Triásico. En *Geografía de la República Argentina* (Vol. 2, pp. 9–141). Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GAEA.
- Harris, T. M. (1961). The Yorkshire Jurassic Flora. I Thallophtya-Pteridophyta. Trustees of the British Museum (Natural History).
- Harris, T. M. (1979). The Yorkshire Jurassic Flora. V Coniferales. Trustees of the British Museum (Natural History).
- Heer, O. (1881). Contributions a la flora fossile du Portugal. *Comm. Trab. Serv. geol. Port.*, 1–51.
- Herbst, R. (1977). Sobre Marattiales (Filicopsidae) Triásicas de Argentina y Australia. Parte I. El genero *Asterotheca*. *Ameghiniana*, 14(1–4), 1–18.
- Herbst, R. (1989). La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia), Parte 2. Filicopsida. *Ameghiniana*, 25(4), 365–379.
- Hoffman, D., Miller-Camp, J., y Heckert, A. (2021). Tooth enamel microstructure in North American Phytosauria (Diapsida:Archosauriformes): Implications for biogeography and ecology of a Late Triassic clade of crocodylian-like predators. *Palaeontologia Electronica*, 24(3), a23. <https://doi.org/10.26879/1162>
- Hu, S., y Taylor, D. W. (2014). Floristics and paleoecology of an Early Cretaceous flora from Jordan. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 55(2), 153–170.
- Jaeger, G. F. (1828). Über die fossile reptilien: welche in Württemberg aufgefunden worden sind.
- Jalfin, G., y Herbst, R. (1995). La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia). Estratigrafía. *Ameghiniana*, 32(3), 211–229.
- Jongmans, W. J., y Gothan, W. (1951). Beitrag zur Kenntnis von Alethopteris branneri. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 23, 283–297.
- Kenrick, P., y Crane, P. R. (1997). The origin and early diversification of land plants. Smithsonian Institution Press.

- Klein, A. (1885). Beiträge zur Bildung des Schädels der Knochenfische II. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 41, 107–261.
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2005). Conchostracan evidence for a late Rhaetian to early Hettangian age for the CAMP volcanic event in the Newark Supergroup, and a Sevatian (late Norian) age for the immediately underlying beds. *Hallesches Jahrbuch Geowissenschaft*, 27, 21–51.
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2007). Upper Triassic conchostracan biostratigraphy of the continental basins of eastern North America: its importance for correlating Newark Supergroup events with the Germanic Basin and the International Geologic Time Scale. En S. G. Lucas y J. A. Spielmann (Eds.), *The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* (Vol. 41, pp. 137–188).
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2010). The biostratigraphic importance of conchostracans in the continental Triassic of the northern hemisphere. *Geological Society, London, Special Publications*, 334(1), 315–417. <https://doi.org/10.1144/SP334.13>
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2011). Additions to the uppermost Alaunian through Rhaetian (Triassic) conchostracan zonation of North America. En *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* (Vol. 53, pp. 295–300).
- Kustatscher, E., Ash, S. R., Karasev, E., Pott, C., Vajda, V., Yu, J., y McLoughlin, S. (2018). Flora of the Late Triassic. En L. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World. Topics in Geobiology* (Vol. 46, pp. 545–622). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_13
- Langenheim, J. H. (1959). Preliminary notes on plant fossil from Late Paleozoic and Mesozoic rocks in the Cordillera Oriental of Colombia. *Boletín de Geología*, 3(1), 51–53.
- Langenheim, J. H. (1960). Late paleozoic and early mesozoic plant fossils from the Cordillera Oriental of Colombia and correlation of the Giron Formation. *Boletín Geológico*, 8(1–3), 95–132. <https://doi.org/10.32685/0120-1425/bolgeol8.1-3.1960.371>
- Latreille, P. A. (1806). Genera crustaceorum et insectorum. Volumen 1. Paris et Argentorati, Amand Koenig, bibliopolarumum. 303.
- Latreille, P. A. (1817). Les crustacés, les arachnides et les insectes. En G. Cuvier (Ed.), *Animal Distribue d'apres son Organisation, pour Servir de Base a l'Histoire Naturelle des Animaux et d'Introduction a l'Anatomie*.
- Laubacher, G. (1978). Géologie de la Cordillère orientale et de l'Altiplano au nord et nord-ouest du lac Titicaca. Géologie Des Andes péruviennes. *Travaux et Documents de L'ORSTOM*, 95, 1–217.
- Laurenti, C. R., y Galíndez, M. C. (2023). Fast and simple biological sample preparation and observation procedure for scanning electron microscopy. *Acta Microscopica*, 32(1), 13–26.
- Li, G. (2022). SEM morphological study of the Late Triassic clam shrimp *Shipingia hebaozhaiensis* (Spinicaudata, Crustacea) from Yunnan, southwestern China. *Palaeoentomology*, 5(4), 298–304. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.5.4.2>
- Linder, F. (1945). Affinities within the Branchiopoda with notes on some dubious fossil. *Arkiv för Zoologi*, 37A, 1–28.
- Lindley, J., y Hutton, W. (1836). The Fossil Flora of Great Britain; Or Figures and Descriptions of the Vegetable Remains Found in a Fossil State in this Country.
- Link, J. H. F. (1825). Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse.
- Linnaeus, C. A. (1758). Caroli Linnaei, Equitis de Stella Polari, Archiatri Regii, Med. and Botan. Profess. Upsal. Acad. Upsal. Holmens. Petropol. Berol. Imper. Lond. Monspel. Tolos. Florent. Soc. Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis.

- López-Arbarello, A., Rogers, R., y Puerta, P. (2006). Freshwater actinopterygians of the Los Rastros Formation (Triassic), Bermejo Basin, Argentina. *Fossil Record*, 9, 238–258.
- Lorch, J. (1963). Two fossil floras of the Negev desert. *Natural History Magazine*, 72, 28–38.
- Lorch, J. (1967a). A Jurassic flora of Makhtesh Ramon, Israel. *Israel Journal Botany*, 16, 131–155.
- Lorch, J. (1967b). A Jurassic florule from Sinai. *Israel Journal Botany*, 16, 29–37.
- Lutz, A., Gnaedinger, S., Mancuso, A., y Crisafulli, A. (2012). Paleoflora de la formación los Rastros (Triásico medio), Provincia de San Juan, Argentina. Consideraciones taxonómicas y tafonómicas. *Ameghiniana*, 48(4), 568–588.
- Mancuso, A. C. (2002). Vertebrate taphonomy in a Triassic lake: tetrapods of the Los Rastros Formation (Ischigualasto-Villa Unión Basin, central-western Argentina). En *VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (pp. 35–35).
- Mancuso, A. C. (2003). Continental fish taphonomy: a case study in the Triassic of Argentina. *Journal of South American of Earth Science*, 16(4), 275–286.
- Mancuso, A. C. (2005). Tafonomía en ambientes lacustres: estudio integral de las asociaciones fósiles de las secuencias lacustres del Triásico Medio de la Cuenca de Ischigualasto-Villa Unión (formaciones Chañares, Los Rastros e Ischichuca) [PhD]. Universidad de Buenos Aires.
- Mancuso, A. C., Benavente, C. A., Irmis, R. B., y Mundil, R. (2020). Evidence for the Carnian Pluvial Episode in Gondwana: New multiproxy climate records and their bearing on early dinosaur diversification. *Gondwana Research*, 86, 104–125. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.05.009>
- Mancuso, A. C., Gaetano, L. C., Leardi, J. M., Abdala, F., y Arcucci, A. B. (2014). The Chañares Formation: a window to a Middle Triassic tetrapod community. *Lethaia*, 47(2), 244–265. <https://doi.org/10.1111/let.12055>
- Mancuso, A. C., y Gallego, O. F. (2000). Primer análisis tafonómico de una asociación fósil de conchostracos e insectos del Triásico Medio (Fm. Los Rastros) de la Argentina. En *International Meeting on Palearthropodology* (p. 64).
- Mancuso, A. C., y Marsicano, C. A. (2008). Paleoenvironments and taphonomy of a Triassic lacustrine system (Los Rastros Formation, central-western Argentina). *PALAIOS*, 23(8), 535–547. <https://doi.org/10.2110/palo.2007.p07-064r>
- Marsicano, C. A., Mancuso, A. C., Palma, R. M., y Krapovickas, V. (2010). Tetrapod tracks in a marginal lacustrine setting (Middle Triassic, Argentina): Taphonomy and significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291(3–4), 388–399. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.009>
- Martínez, R. N., Alcober, O. A., y Pol, D. (2018). A new protosuchid crocodyliform (Pseudosuchia, Crocodylomorpha) from the Norian Los Colorados Formation, northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(4), 1–12. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1491047>
- Martínez, R. N., Andres, B., Apaldetti, C., y Cerda, I. A. (2022). The dawn of the flying reptiles: first Triassic record in the southern hemisphere. *Papers in Palaeontology*, 8(2). <https://doi.org/10.1002/spp2.1424>
- Martínez, R. N., Apaldetti, C., Alcober, O., Colombi, C., Sereno, P., Fernandez, E., Santi-Malnis, P., Correa, G., y Abelín, D. (2013). Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. En P. Sereno (Ed.), *Basal sauropodomorphs and the vertebrate fossil record of the Ischigualasto Formation (Late Triassic: Carnian–Norian) of Argentina* (pp. 10–30). Society of Vertebrate Paleontology.
- Martínez, R. N., Apaldetti, C., Correa, G., Colombi, C. E., Fernández, E., Malnis, P. S., Praderio, A., Abelín, D., Benegas, L. G., Aguilar-Cameo, A., y Alcober, O. A. (2015). A New Late Triassic Vertebrate Assemblage from Northwestern Argentina. *Ameghiniana*, 52(4), 379–390. <https://doi.org/10.5710/AMGH.27.04.2015.2889>

- Martinez, R. N., Sereno, P. C., Alcober, O. A., Colombi, C. E., Renne, P. R., Montañez, I. P., y Currie, B. S. (2011). A Basal Dinosaur from the Dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea. *Science*, 331(6014), 206–210. <https://doi.org/10.1126/science.1198467>
- Martínez, R. N., Simões, T. R., Sobral, G., y Apesteguía, S. (2021). A Triassic stem lepidosaur illuminates the origin of lizard-like reptiles. *Nature*, 597(7875), 235–238. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03834-3>
- Martins-Neto, R. G., y Gallego, O. F. (1999). The Triassic Insect fauna from Argentina. I. Auchenorrhyncha, Miomoptera and Ensifera. *Revista Española de Paleontología*, 14, 191–202.
- Martins-Neto, R. G., Gallego O. F, y Mancuso, A. C. (2006). The Triassic insect fauna from Argentina. Coleoptera from the Los Rastros Formation (Bermejo Basin), La Rioja Province. *Ameghiniana*, 43(3), 591–609.
- Martins-Neto, R. G., Gallego, O. F., y Melchor, R. N. (2003). The Triassic insect fauna from South America (Argentina, Brazil and Chile): a checklist (except Blattoptera and Coleoptera) and descriptions of new taxa. *Acta Zoológica Cracoviensia*, 46, 229–256.
- Melchor, R. N. (1998). Icnología de los depósitos fluviales y lacustres del Fm. Ischichuca (Triásico), Cuenca Ischigualasto Villa Unión, Quebrada Ischichuca Chica, La Rioja, Argentina. En *3º Reunión Argentina de Icnología y 1º Reunión de Icnología del Mercosur* (pp. 19–20).
- Menéndez, C. A. (1951). La flora mesozoica de la Formación Llantenes (provincia de Mendoza). *Revista Instituto Nacional de Investigaciones en Ciencias Naturales*, 2(3), 147–261.
- Morales, A., y Silva, A. (2000). Flórula Jurásica de una nueva localidad en la región de San Miguelito, Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 52(3), 31–41.
- Morel, E. M., Ganuza, D. G., y Zúñiga, A. (1999). Revisión paleoflorística de la Formación Paso Flores, Triásico superior de Río Negro y del Neuquén. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54(4), 389–406.
- Müller, G. W. (1894). *Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora Golf von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte herausgegeben von der zoologischen Station zu Neapel.*, 21, 1–404.
- Nathorst, A. G. (1913). How are the names Williamsonia and Wielandiella to be used? *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 35(6), 361–366. <https://doi.org/10.1080/11035891309443477>
- Němejc, J. (1950). The natural systematic of plants in the light of the present palaeontological documents. *Acta Musei Nationalis Pragae*, 1–83.
- Newell, N. D., Chronic, J., y Roberts, T. G. (1953). Upper Paleozoic of Perú. *Geological Society of America Memoir*, 58, 1–230.
- Nosova, N., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A., y Kiritchkova, A. (2017). New data on the epidermal structure of the leaves of Podozamites Braun. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 238, 88–104. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.11.005>
- Panca, F., Bahlburg, H., Cárdenas, J., Berndt, J., Lünsdorf, N. K., y Gerdes, A. (2024). Sedimentology, geochronology and provenance of the late Permian and Triassic Mitu Group in Peru—The evolution of continental facies along a transform margin. *Basin Research*, 36(2), 1–46. <https://doi.org/10.1111/bre.12864>
- Pedernera, T. E., Mancuso, A. C., Ottone, E. G., y Benavente, C. A. (2020). Paleobotany of the Upper Triassic Los Rastros Formation, Ischigualasto–Villa Unión Basin, La Rioja, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 102, 102660. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102660>
- Pérez, L. M., Otero, A., Alonso Muruaga, P. J., Gaetano, L. C., Leardi, J. M., Krapovickas, V., y Poiré, D. G. (2022). Multiproxy taphonomic analysis in the Los Colorados Formation (Upper Triassic), Ischigualasto-

- Villa Unión Basin, Argentina: A case study through sauropodomorph remains. *Journal of South American Earth Sciences*, 118, 103925. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103925>
- Pfeiffer, J. M., Breinholt, J. W., y Page, L. M. (2019). Unioverse: A phylogenomic resource for reconstructing the evolution of freshwater mussels (Bivalvia, Unionoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 137, 114–126. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.02.016>
- Pflug, H. D. (1953). Zur Entstehung und Entwicklung des angiospermiden Pollens in der Erdgeschichte. *Palaeontographica*, 95, 60–171.
- Pons, D. (1982). Études paléobotanique et palynologique de la Formation Girón (Jurassique Moyen-Crétacé Inférieur) Dans la région de Lebrija, Département de Santander, Colombie. En *Congrès National des Sociétés Savantes* (pp. 53–78).
- Presl, C. (1825). Reliquiae Haenkeanae, seu, Descriptiones et icones plantarum quas in America Meridionali et Boreali.
- Presl, C. (1847). Die Gefässbündel im stipes der farnn.
- Rabe, E. (1977). *Zur stratigraphie des ostandinen Raumes von Kolumbien* (Lenz-Verlag-Giessen, Ed.). Giessener geologische Schriften.
- Rafinesque, C. S. (1820). Monographie des coquilles bivalves fluviatiles de la Rivière Ohio, contenant douze genres et soixante-huit espèces. *Annales Générales des Sciences Physiques (Bruxelles)*, 5, 287–322.
- Ratkevich, R. (1998). Air Tool Preparation of Fossils. *Rocks y Minerals*, 73(6), 418–422. <https://doi.org/10.1080/00357529809603083>
- Remy, W., Remy, R., Pfefferkorn, H., Volkheimer, W., y Rabe, E. (1975). Neueinstufung der Bocas- Folge (Bucaramanga, Kolumbien) in den unteren Jura anhand einer Phlebopteris-branneri- und Classopollis-Flora. *Argumenta Paleobotanica*, 4, 55–75.
- Riding, J. B. (2021). A guide to preparation protocols in palynology. *Palynology*, 45(sup1), 1–110. <https://doi.org/10.1080/01916122.2021.1878305>
- Rogers, R. R., Arcucci, A. B., Abdala, F., Sereno, P. C., Forster, C. A., y May, C. L. (2001). Paleoenvironment and Taphonomy of the Chanares Formation Tetrapod Assemblage (Middle Triassic), Northwestern Argentina: Spectacular Preservation in Volcanogenic Concretions. *PALAIOS*, 16(5), 461–481. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2001\)016<0461:PATOTC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2001)016<0461:PATOTC>2.0.CO;2)
- Rogers, R. R., Swisher, C. C., Sereno, P. C., Monetta, A. M., Forster, C. A., y Martínez, R. N. (1993). The Ischigualasto Tetrapod Assemblage (Late Triassic, Argentina) and ⁴⁰Ar/ ³⁹Ar Dating of Dinosaur Origins. *Science*, 260(5109), 794–797. <https://doi.org/10.1126/science.260.5109.794>
- Romer, A. (1966). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. Introduction. *Massachusetts Museum, Zoological Breviora*, 247, 1–14.
- Salmon, A., y Green, R. (1983). Environmental determinants of unionid clam distribution in the Middle Thames River, Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 61, 832–838.
- Santi Malnis, P., Colombi, C. E., Rothlis, L. M., y Alcober, O. (2020). Fluvial architecture and paleoenvironmental evolution of the Los Colorados Formation (Norian): Postrift stage of the Ischigualasto–Villa Unión Basin, NW Argentina. *Journal of Sedimentary Research*, 90(10), 1436–1462. <https://doi.org/10.2110/jsr.2020.65>
- Sars, G. O. (1866). Oversigt af Norges marine ostracoder. *Det Norske Videnskaps-Akademi Forhandlingar*, 8, 1–130.
- Sasagawa, I., Ishiyama, M., Yokosuka, H., Mikami, M., y Uchida, T. (2009). Tooth enamel and enameloid in actinopterygian fish. *Frontiers of Materials Science in China*, 3(2), 174–182. <https://doi.org/10.1007/s11706-009-0030-3>

- Schimper, W. P. (1869). *Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel*. Baillière et fils.
- Scholze, F., y Schneider, J. W. (2015). Improved methodology of 'conchostracan' (Crustacea: Branchiopoda) classification for biostratigraphy. *Newsletters on Stratigraphy*, 48(3), 287–298. <https://doi.org/10.1127/nos/2015/0065>
- Schomburgk, R. (1848). *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren*.
- Schultze, H.-P. (2015). Scales, Enamel, Cosmine, Ganoine, and Early Osteichthyans. *Comptes Rendus Palevol*, 15(1–2), 83–102. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2015.04.001>
- Schultze, H.-P. (2018). Hard tissues in fish evolution: history and current issue. *Cybium*, 42(1), 29–39.
- Shi, G., Herrera, F., Herendeen, P. S., Leslie, A. B., Ichinnorov, N., Takahashi, M., y Crane, P. R. (2018). Leaves of Podozamites and Pseudotorellia from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationship. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16(2), 111–137. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1274343>
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., y Wolf, P. G. (2006). A classification for extant ferns. *TAXON*, 55(3), 705–731. <https://doi.org/10.2307/25065646>
- Sohn, I. G. (1988). Darwinulocopina (Crustacea: Podocopa), a new suborder proposed for nonmarine Paleozoic to Holocene Ostracoda. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 101, 817–824.
- Spalletti, L. A., Artabe, A. E., Morel, E. M., y Brea, M. (1999). Biozonación paleoflorística y cronoestratigrafía del Triásico Argentino. *Ameghiniana*, 36(4), 419–451.
- Spiekman, S. N. F., y Klein, N. (2021). An enigmatic lower jaw from the Lower Muschelkalk (Anisian, Middle Triassic) of Winterswijk provides insights into dental configuration, tooth replacement and histology. *Netherlands Journal of Geosciences*, 100, e17. <https://doi.org/10.1017/njg.2021.12>
- Stewart, W. R., y Rothwell, G. W. (1993). *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press.
- Stipanovic, P. (1949). La serie de Llantenis en Mendoza sur. Su edad y sus niveles plantíferos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 4(3), 218–234.
- Strayer, D. (1983). The effects of surface geology and stream size on freshwater mussel (Bivalvia, Unionidae) distribution in southeastern Michigan, U.S.A. *Freshwater Biology*, 13(3), 253–264. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1983.tb00675.x>
- Tasch, P. (1987). *Fossil Conchostraca of the Southern Hemisphere and continental drift: Paleontology, biostratigraphy, and dispersal*. Geological Society of America.
- Tassi, L. V. (2015). *Estudio de la fauna de Spinicaudata a través del Triásico de Argentina y su recuperación luego del evento de extinción Permo-Triásico* [PhD]. Universidad Nacional de Córdoba.
- Taylor, T. N., Taylor, E. L., y Krings, M. (2009). *Paleobotany, The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Academic Press.
- Toro-Toro, L. M., Cardona-Ríos, J. J., Moreno-Sánchez, M., y Gómez-Cruz, A. de J. (2021). Petrografía y geoquímica de las rocas piroclásticas y efusivas de la Formación Bocas (Triásico Superior-Jurásico Inferior) y efusivas de la Formación Nogontova (Macizo de Santander, Colombia). *Boletín de Geología*, 43(1), 53–75. <https://doi.org/10.18273/revbol.v43n1-2021003>
- Tourani, A., Benaouiss, N., De la Horra, R., Barrenechea, J. F., López-Gómez, J., Gallego, O. F., y Bourquin, S. (2023). Characterization of the Carnian Pluvial Episode in the Argana Basin (Western High Atlas, Morocco): An approach based on sedimentology, clay mineralogy and paleosols. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 627, 111720. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111720>

- Trumpy, D. (1943). Pre-Cretaceous of Colombia. *Geological Society of America Bulletin*, 54(9), 1281–1304. <https://doi.org/10.1130/GSAB-54-1281>
- Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., y Smith, G. F. (2018). International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Koeltz botanical books*.
- Turutanova-Ketova, A. I. (1963). Semejstvo Cheirolepidiaceae (= Cheirolepidaceae) Hirmer und Hörhammer, 1934 [Family Cheirolepidiaceae (= Cheirolepidaceae) Hirmer und Hörhammer, 1934]. En Ju. A. Orlov (Ed.), *Osnovy paleontologii [Fundamentals of palaeontology]* (Vol. 15).
- Vachrameev, V. A. (1966). Primer descubrimiento de flora del Jurásico en Cuba. *Revista tecnológica*, 2, 22–25.
- van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. (1993). A review of the matoniaceae based on in situ spores. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 78(3–4), 235–267. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90066-4](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90066-4)
- Vieira, C. E. L., y Iannuzzi, R. (2000). Presença de Pecopteris e Asterotheca no Afloramento Morro do Papaléo, Município de Mariana Pimentel, Rio Grande do Sul (Formação Rio Bonito, Eopermiano da Bacia do Paraná). *Pesquisas em Geociências*, 27(2), 49–64. <https://doi.org/10.22456/1807-9806.20190>
- von Huene F. (1946). Die grossen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten . *Den geologischen Zeiten* 65:268–275, 65, 268–275.
- von Zieten, G. H. (1833). *Die Versteinerungen Wiirttembergs*.
- Ward, D. E., Goldsmith, R., Cruz B., J., y Restrepo A., H. (1973). Geología de los cuadrángulos H-12 Bucaramanga y H-13 Pamplona, departamento de Santander. *Boletín Geológico*, 21(1–3), 1–134. <https://doi.org/10.32685/0120-1425/bolgeol21.1-3.1973.383>
- Watson, J., y Sincock, C. A. (1991). Bennettitales of the English Wealden. *Monographs of the Palaeontographical Society*, 145(588), 2–224. <https://doi.org/10.1080/25761900.2022.12131771>
- Webber, P. J. (1961). *Phlebopteris branneri* from the Western Desert of Egypt. *Annals and Magazine of Natural History*, 4(37), 7–10. <https://doi.org/10.1080/00222936108651086>
- Weber, R. (1980). Megafósiles de coníferas del Triásico Tardío y del Cretácico Tardío de México y consideraciones generales sobre las coníferas mesozoicas de México. . *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 4(2), 111–124.
- Weber, R. (1997). How old is the Triassic flora of Sonora and Tamaulipas and news on Leonardian floras in Puebla and Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14(2), 225–243.
- Weber, R. (2008). Phlebopteris (Matoniaceae) en el Triásico y Jurásico de México. En R. Weber (Ed.), *Plantas triásicas y jurásicas de México* (pp. 85–115). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 115.
- 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.
- Weems, R. E., y Lucas, S. G. (2015). A revision of the Norian conchostracan zonation in North America and its implications for Late Triassic North American tectonic history. En R. M. Sullivan y S. G. Lucas (Eds.), *Fossil Record 4* (pp. 303–317). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 67.
- White, D. (1913). A new fossil plant from the state Bahia, Brazil. *American Journal of Science* , 35, 633–636.
- Zamuner, A., y Artabe, A. (1994). Estudio de un leño fósil, Protocircoporoxylon marianaensis n. sp., de la Formación Paso Flores (Neotriásico), Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 31, 203–207.
- Zamuner, A. B. (1992). Estudio de una tafoflora de la localidad tipo de la Formación Ischigualasto (Neotriás), Provincia de San Juan [PhD]. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

- Zamuner, A. B., Zavattieri, A. M., Artabe, A. E., y Morel, E. M. (2001). Paleobotánica. En A. E. Artabe, E. M. Morel, y A. B. Zamuner (Eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina* (pp. 143–184). Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno”.
- Zavattieri, A. M., y Melchor, R. (1999). Estudio palinológico preliminar de la Formación Ischichuca (Triásico), en su localidad tipo (quebrada Ischichuca), provincia de La Rioja, Argentina. En *10° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (pp. 33–38).
- Zhang, W. T., Chen, P. J., y Shen, Y. B. (1976). Fossil Conchostraca of China. Science Press.

Anexos

Anexo 1. Mediciones morfométricas de los camarones almeja (“conchostracos”)

Taxon	<i>Shipingia hebaozhaiensis</i> Shen en Zhang et al., 1976 (Morfotipo 1)											
				a=Av	b=a	c=Arr	d=b					
Unidad	código	L	H	a	b	c	d	H/L	Contorno	líneas de crecimiento	Posición umbo horizontal	Posición umbo vertical
Formación Bocas	M33,1-5	2,524	1,398	0,301	0,476	0,38	0,488	0,5538827258	ovalado-elongado	<9	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M35-3	3,505	2,034	0,598	0,714	0,554	0,701	0,5803138374	ovalado-elongado		ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M40-2	2,945	1,473					0,5001697793	ovalado-elongado		ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M43-1	4,886	2,932	0,58	0,588	0,645	0,773	0,6000818666	ovalado-elongado	APROX 17	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M43-6,1	1,463	0,892	0,207	0,253	0,278	0,303	0,6097060834	ovalado-elongado	APROX 13	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-10	2,447	1,42	0,354	0,396	0,5	0,438	0,5803024111	ovalado-elongado	APROX 10	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-12	3,881	2,216	0,465	0,524	0,655	0,705	0,5709868591	ovalado-elongado	<15	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M43-18	3,646	2,186	0,546	0,695	0,58	0,641	0,5995611629	ovalado-elongado	APROX 13	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-27	2,063	1,098	0,267	0,29	0,282	0,367	0,5322346098	ovalado-elongado	APROX 16	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-29	3,872	2,121	0,648	0,583	0,741	0,77	0,5477789256	ovalado-elongado	APROX 18	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-36	4,569	2,364	0,483	0,593	0,642	0,727	0,5173998687	ovalado-elongado	<12	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-38	4,67	2,455	0,546	0,582	0,561	0,778	0,5256959315	ovalado-elongado	<12	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-40	1,668	0,913	0,206	0,273	0,243	0,344	0,5473621103	ovalado-elongado	<10	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M51,1-1	3,072	1,589	0,312	0,418	0,411	0,606	0,5172526042	ovalado-elongado	<16	ANTERIOR	MARGINAL

Formación Bocas	M63-1	3,505	1,881	0,39	0,44	0,49	0,601	0,5366619116	ovalado-elongado	APROX 26	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M63-1,2	3,7	1,746					0,4718918919	ovalado-elongado	<30	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M63-2	4,33	2,027	0,349	0,378	0,471	0,578	0,4681293303	ovalado-elongado	<20	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M63-7	3,602	2,066	0,379	0,504	0,828	0,952	0,5735702388	ovalado-elongado	<21	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M78-4	3,353	1,997	0,377	0,431	0,606	0,659	0,5955860424	ovalado-elongado	13	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M78-21	2,987	1,609					0,5386675594	ovalado-elongado		ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,1-20	3,982	2,16	0,367	0,477	0,621	0,737	0,5424409844	ovalado-elongado	<15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,2-4	2,811	1,587					0,5645677695	ovalado-elongado		ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,4-2	2,626	1,428	0,319	0,453	0,366	0,415	0,5437928408	ovalado-elongado	APROX 12	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M94,2-3	2,866	1,544	0,299	0,353	0,434	0,498	0,5387299372	ovalado-elongado	12	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M94,2-6	3,4	2,026	0,607	0,656	0,639	0,705	0,5958823529	ovalado-elongado	APROX 15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M94,2-7	2,606	1,48	0,247	0,376	0,393	0,41	0,5679201842	ovalado-elongado	13	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M94,2-8	1,555	0,934	0,146	0,217	0,243	0,3	0,6006430868	ovalado-elongado	<8	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M95,5-8	2,559	1,485	0,246	0,293	0,496	0,464	0,5803048066	ovalado-elongado	14	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M105,1-1	2,128	1,199	0,22	0,27	0,374	0,345	0,5634398496	ovalado-elongado	APROX 15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M105,1-2	2,01	1,178	0,161	0,213	0,422	0,434	0,5860696517	ovalado-elongado	14	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH1-2	2,964	1,762	0,258	0,433	0,546	0,623	0,5944669366	ovalado-elongado	APROX 13	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH1-4	2,776	1,529	0,194	0,328	0,631	0,605	0,5507925072	ovalado-elongado	APROX 13	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH1-7	2,708	1,476	0,281	0,338	0,555	0,567	0,5450516987	ovalado-elongado	APROX 19	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH2-14	4,258	2,133	0,407	0,682	0,903	0,803	0,5009394082	ovalado-elongado	15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH2-15	5,324	2,671	0,461	0,489	0,925	1,039	0,5016904583	ovalado-elongado	15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH2-16	5,525	2,444					0,4423529412	ovalado-elongado		ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH2-18	3,232	1,928	0,315	0,383	0,481	0,532	0,5965346535	ovalado-elongado	APROX 12	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH3-1	2,316	1,251	0,294	0,381	0,438	0,488	0,5401554404	ovalado-elongado	<11	ANTERIOR	INFRAMARGINAL

Formación Montebel	CH3-10	3,488	1,993	0,351	0,435	0,499	0,592	0,5713876147	ovalado-elongado	<13	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH3-17	3,949	2,084	0,411	0,59	0,639	0,784	0,5277285389	ovalado-elongado	<20	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Taxon	<i>Shipingia hebaozhaiensis</i> Shen en Zhang et al., 1976 (Morfotipo 2)											
				a=Av	b=a	c=Arr	d=b					
Unidad	código	L	H	a	b	c	d	H/L	Contorno	líneas de crecimiento	Posición umbo horizontal	Posición umbo vertical
Formación Bocas	M23-1	4,041	2,638	0,498	0,847	0,393	0,723	0,6528087107	Ovalado	<12	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M35-1	3,966	2,552	0,676	0,637	0,708	0,735	0,6434694907	Ovalado	<12	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M42-14	1,865	1,384					0,7420911528	Ovalado	<10	ANTERIOR	
Formación Bocas	M43-5,1	3,041	1,905	0,389	0,542	0,723	0,748	0,6264386715	Ovalado	APROX 16	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-20	3,371	1,907	0,32	0,409	0,724	0,789	0,6070750519	Redondo	APROX 13	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M43-26	3,359	2,166	0,421	0,554	0,576	0,669	0,6448347723	Ovalado	APROX 15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-30	1,845	1,378	0,367	0,35	0,524	0,479	0,7468834688	Ovalado	APROX 14	ANTERIOR	
Formación Bocas	M43-39	3,14	1,893	0,388	0,479	0,494	0,593	0,602866242	Ovalado	APROX 17	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M48-3	1,746	1,326	0,202	0,226	0,276	0,335	0,7594501718	Ovalado	<16	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M49-2,1	6,338	3,979	0,793	1,105	1,197	1,531	0,627800568	Ovalado	14	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M55-8	1,679	1,085					0,6462179869	Ovalado	APROX 16	ANTERIOR	
Formación Bocas	M61-4,1	2,49	1,609					0,646184739	Ovalado	<17	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M63-1,1	3,081	2,094	0,262	0,342	0,42	0,639	0,6796494645	Ovalado	<20	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M63-4	2,722	2,056	0,207	0,289	0,527	0,61	0,7553269655	Ovalado	<20	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M63-6	3,577	2,225	0,461	0,595	0,644	0,732	0,6220296338	Ovalado	<18	ANTERIOR	INFRAMARGINAL

Formación Bocas	M65-4	2,543	1,828	0,309	0,333	0,414	0,513	0,7188360204	Ovalado	<13	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M65-7	1,651	1,218	0,187	0,235	0,254	0,347	0,7377347062	Ovalado	<15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M65-9	2,296	1,713					0,7460801394	Ovalado	<11	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M65-10	2,804	2,119					0,7557061341	Ovalado	<10	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M70-5	1,955	1,325	0,274	0,385	0,343	0,393	0,6777493606	Ovalado	13	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M78-1	2,228	1,581	0,294	0,389	0,471	0,513	0,7096050269	Ovalado	16	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M78-5	2,587	1,641	0,329	0,428	0,404	4,468	0,6343254735	Ovalado	15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M78-6	2,236	1,685	0,252	0,297	0,456	0,59	0,7535778175	Ovalado	15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M78-13,1	5,618	3,621	0,453	0,507	1,085	1,125	0,6445354219	Ovalado	APROX 17	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M78-14	1,777	1,328	0,201	0,277	0,301	0,398	0,7473269555	Ovalado	<10	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M78-20	2,418	1,484	0,398	0,36	0,493	0,454	0,6137303557	Ovalado	APROX 20	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M78-26	2,681	1,751	0,434	0,357	0,654	0,712	0,6531145095	Ovalado		ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,1-6	3,025	2,168	0,515	0,603	0,909	0,832	0,7166942149	Ovalado	<16	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,1-6.1	1,244	0,92	0,196	0,271	0,289	0,325	0,7395498392	Ovalado	9	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,1-7	3,999	2,64	0,589	0,656	0,762	0,853	0,6601650413	Ovalado	14	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,1-11	4,111	2,483	0,358	0,571	0,731	0,89	0,603989297	Ovalado	APROX 20	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-12	2,756	1,744					0,6328011611	Ovalado	APROX 22	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,1-13	2,515	1,525	0,381	0,425	0,324	0,375	0,606361829	Ovalado	<13	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-14	3,352	2,192	0,33	0,547	0,5	0,506	0,6539379475	Ovalado	APROX 16	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-15	2,204	1,674					0,7595281307	Subredondeado	<11	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,1-17	2,663	1,802	0,278	0,401	0,505	0,567	0,6766804356	Ovalado	APROX 15	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-18	1,8	1,264	0,263	0,322	0,29	0,394	0,7022222222	Ovalado	<14	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,1-19	3,439	2,249	0,457	0,43	0,671	0,649	0,6539691771	Ovalado	<20	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,1-22	3,5	2,113	0,27	0,309	0,526	0,663	0,6037142857	Ovalado	<20	ANTERIOR	INFRAMARGINAL

Formación Bocas	M93,2-1	2,271	1,598					0,7036547776	Ovalado	10	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M93,4-1	3,562	2,613	0,405	0,503	0,813	0,833	0,7335766423	Ovalado	16	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M103,1-6	2,133	1,592	0,267	0,391	0,392	0,554	0,7463666198	Ovalado	<17	ANTERIOR	
Formación Bocas	M103,1-7	1,677	1,159	0,167	0,209	0,289	0,377	0,6911150865	Ovalado	<20	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M103,1-8,1	1,653	1,059	0,19	0,241	0,311	0,355	0,6406533575	Ovalado	15	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M106,1-1	3,804	2,426					0,6377497371	Ovalado		ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH1-1	3,84	2,543	0,644	0,634	0,766	0,949	0,6622395833	Ovalado	<10	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH1-3	2,963	1,782	0,293	0,445	0,659	0,662	0,6014174823	Ovalado	<12	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH1-5	3,695	2,485	0,588	0,616	0,848	0,904	0,6725304465	Ovalado	<10	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH1-6	2,237	1,454	0,381	0,36	0,563	0,671	0,6499776486	Ovalado	<9	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH1-25	3,085	1,888	0,482	0,466	0,694	0,796	0,611993517	Ovalado	<7	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH2-17	3,749	2,397	0,395	0,532	0,927	1,069	0,6393704988	Ovalado	<18	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH3-2	2,839	1,747	0,406	0,41	0,53	0,618	0,6153575203	Ovalado	<11	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH3-3	2,651	1,811	0,518	0,592	0,542	0,749	0,6831384383	Ovalado	<10	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Montebel	CH3-4	3,761	2,596	0,598	0,525	0,639	0,954	0,6902419569	Ovalado	<11	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Taxon	<i>Shipingia olseni</i> Kozur y Weems, 2005											
				a=Av	b=a	c=Arr	d=b					
Unidad	código	L	H	a	b	c	d	H/L	Contorno	líneas de crecimiento	Posición umbo horizontal	Posición umbo vertical
Formación Bocas	M94,4-5	4,495	2,992	0,352	0,484	1,103	1,035	0,6656284761	Ovalado	23	ANTERIOR	INFRAMARGINAL
Formación Bocas	M94,4-6	4,256	2,698	0,325	0,442	1,075	0,976	0,6339285714	Ovalado	20	ANTERIOR	INFRAMARGINAL

Formación Bocas	M94,4-7	5,922	3,636	0,431	0,572	1,451	1,369	0,6139817629	Ovalado	aprox 20	ANTERIOR	
Taxon	<i>Euestheria winterpockensis</i> (Bock) Kozur y Weems, 2007 (Morfortipo 1)											
				a=Av	b=a	c=Arr	d=b					
Unidad	código	L	H	a	b	c	d	H/L	Contorno	líneas de crecimiento	Posición umbo horizontal	Posición umbo vertical
Formación Bocas	M40-1	2,447	2,053	0,532	0,626	0,567	0,625	0,8389865141	Redondeado		MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-6	1,375	1,039	0,235	0,3	0,202	0,291	0,7556363636	Redondeado	<12	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-15	1,488	1,321	0,29	0,383	0,322	0,341	0,8877688172	Redondeado	APROX 13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-28	1,715	1,287	0,402	0,468	0,334	0,44	0,7504373178	Redondeado	APROX 13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-32	2,622	2,05	0,384	0,531	0,41	0,61	0,7818459191	Redondeado	APROX 16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-33	1,342	1,312					0,9776453055	Redondeado	APROX 16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-37	2,659	2,232	0,401	0,501	0,355	0,436	0,8394133133	Redondeado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M61-3	1,7	1,413	0,32	0,459	0,339	0,461	0,8311764706	Redondeado	<14	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M61-4	2,111	1,75	0,463	0,512	0,464	0,579	0,8289909995	Redondeado	<16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M70-1,2	3,143	2,727	0,58	0,797	0,519	0,803	0,8676423799	Redondeado	<15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M70-4	2,691	2,202	0,415	0,497	0,437	0,52	0,8182831661	Redondeado	14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-2	1,138	1,005	0,245	0,258	0,217	0,254	0,8831282953	Redondeado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-7	1,199	0,94	0,187	0,196	0,199	2,225	0,7839866555	Redondeado	APROX 12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-9	3,438	3,207	1,02	1,109	0,904	1,192	0,9328097731	Redondeado	<16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-12	3,82	3,307	0,983	1,225	1,143	1,086	0,8657068063	Redondeado	17	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-13,2	2,984	2,729	0,774	0,95	0,841	0,866	0,9145442359	Redondeado	APROX 11	MEDIAL	MARGINAL

Formación Bocas	M78-15	3,715	3,396	1,07	1,192	1,098	1,077	0,9141318977	Redondeado	<14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-17	1,563	1,256	0,359	0,456	0,363	0,405	0,8035828535	Redondeado	14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-23	1,705	1,403	0,491	0,519	0,459	0,498	0,8228739003	Redondeado	APROX 13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-28	1,544	1,252	0,31	0,38	0,28	0,321	0,810880829	Redondeado	APROX 13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-29	3,371	2,866	0,848	1,013	0,828	0,881	0,8501928211	Redondeado	APROX 19	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-2	4,336	3,705	0,801	1,246	1,544	1,243	0,8544741697	Redondeado	18	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-3,1	2,568	2,213	0,602	0,872	0,642	0,857	0,8617601246	Redondeado	<11	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-5	3,763	3,475	1,106	1,188	1,03	1,176	0,9234653202	Redondeado	APROX 18	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-17,1	3,974	3,091	0,743	0,926	1,091	1,132	0,7778057373	Redondeado	17	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-21	1,712	1,375	0,334	0,447	0,391	0,452	0,8031542056	Redondeado	<10	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,2-3	1,671	1,372	0,343	0,463	0,38	0,427	0,8210652304	Redondeado	APROX 11	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,3-1	1,834	1,607	0,442	0,559	0,495	0,524	0,8762268266	Redondeado	<10	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M94,2-1	2,781	2,245	0,586	0,758	0,623	0,659	0,8072635743	Redondeado	13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M94,2-4	2,615	2,274	0,69	0,857	0,518	0,626	0,8695984704	Redondeado	<17	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M94,4-1	2,777	2,318	0,626	0,718	0,555	0,676	0,8347137198	Redondeado	15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M94,4-3	1,729	1,534	0,314	0,528	0,426	0,597	0,8872180451	Redondeado	12	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M95,5-1	3,115	2,55	0,737	0,797	0,66	0,769	0,8186195827	Redondeado	14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M95,5-4	3,063	2,49	0,81	0,788	0,688	0,778	0,8129285015	Redondeado	14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M95,5-5	2,965	2,489					0,839460371	Redondeado	18	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M95,5-7	2,928	2,455	0,601	0,888	0,55	0,746	0,8384562842	Redondeado	15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M103,1-1	2,303	2,074	0,472	0,756	0,54	0,69	0,9005644811	Redondeado	15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M103,1-2	2,29	2,088	0,531	0,722	0,496	0,699	0,911790393	Redondeado	14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M103,1-3	2,365	2,043	0,664	0,802	0,522	0,658	0,8638477801	Redondeado	13	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	drej 2	2,569	2,105	0,515	0,732	0,485	0,784	0,8193849747	Redondeado	14	MEDIAL	MARGINAL

Formación Montebel	CH1-7,1	2,01	1,788	0,355	0,473	0,431	0,447	0,8895522388	Redondeado	<10	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-13	2,635	2,428	0,501	0,744	0,628	0,794	0,9214421252	Redondeado	<13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-14	2,669	2,446	0,684	0,868	0,806	0,926	0,9164481079	Redondeado	<8	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-15	2,493	2,128					0,8535900521	Redondeado			
Formación Montebel	CH1-21	2,164	1,823	0,426	0,513	0,426	0,488	0,8424214418	Redondeado	<11	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-23	2,207	1,954	0,489	0,67	0,561	0,687	0,8853647485	Redondeado	<10	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-10	3,418	3,346	0,805	1,309	0,946	1,089	0,9789350497	Redondeado	16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-13	3,311	3,24	0,799	1,289	0,907	1,098	0,9785563274	Redondeado	<15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-25	2,892	2,751					0,9512448133	Redondeado	<14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-8	2,539	2,326	0,648	0,733	0,691	0,738	0,9161087042	Redondeado	<13	MEDIAL	MARGINAL
Taxon	<i>Euestheria winterpockensis</i> (Bock) Kozur y Weems, 2007 (Morfotipo 2)											
				a=Av	b=a	c=Arr	d=b					
Unidad	código	L	H	a	b	c	d	H/L	Contorno	líneas de crecimiento	Posición umbo horizontal	Posición umbo vertical
Formación Bocas	M23-2	2,718	2,235	0,574	0,765	0,483	0,705	0,8222958057	Subredondeado	<18	MEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Bocas	M43-8	2,438	2,183	0,609	0,692	0,596	0,681	0,8954060705	Subredondeado	APROX 20	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M55-2	2,473	2,222	0,592	0,632	0,605	0,642	0,8985038415	Subredondeado	<18	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M55-3	2,824	1,776	0,51	0,486	0,576	0,648	0,6288951841	Ovalado	<20	ANTERIOR	MARGINAL
Formación Bocas	M94,2-5	2,57	2,185	0,523	0,718	0,641	0,705	0,8501945525	Subredondeado	<18	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-22	3,189	2,629	0,852	0,94	0,708	0,859	0,8243963625	Subredondeado	<19	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M103,1-4	2,284	1,875	0,503	0,558	0,516	0,578	0,8209281961	Subredondeado	20	MEDIAL	MARGINAL

Formación Bocas	M103,1-8	1,108	0,95	0,253	0,317	0,235	0,253	0,857400722	Subredondeado	<22	MEDIAL	MARGINAL
Taxon	<i>Howellisaura colombianus</i> Bock,1953 (Morfotipo 1)											
				a=Av	b=a	c=Arr	d=b					
Unidad	código	L	H	a	b	c	d	H/L	Contorno	líneas de crecimiento	Posición umbo horizontal	Posición umbo vertical
Formación Bocas	M33,1-1	3,4	1,733	0,43	0,548	0,437	0,56	0,5097058824	ovalado-elongado	<17	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M33,1-2	4,349	2,218	0,692	1,082	0,547	0,974	0,5100022994	ovalado-elongado		MEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Bocas	M33,1-3	4,274	2,113	0,531	0,75	0,593	0,808	0,4943846514	ovalado-elongado		MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M33,1-4	3,124	1,652	0,495	0,655	0,521	0,635	0,528809219	ovalado-elongado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M35-4	4,061	1,906	0,595	0,803	0,499	0,767	0,4693425265	ovalado-elongado	<7	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M36-1	3,632	2,171	0,441	0,656	0,526	0,7	0,5977422907	ovalado-elongado	<8	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M36-2	3,9	2,37	0,537	0,757	0,476	0,781	0,6076923077	ovalado-elongado	<9	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-1	2,258	1,106	0,237	0,325	0,194	2,75	0,4898139947	ovalado-elongado	<17	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-3	2,275	1,257	0,267	0,441	0,243	0,367	0,5525274725	ovalado-elongado	APROX. 16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-4	1,182	0,698	0,156	0,237	0,149	2,05	0,5905245347	ovalado-elongado	APROX. 17	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-5	2,359	1,203	0,173	0,229	0,251	0,323	0,5099618482	ovalado-elongado	APROX. 16	SUBMEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Bocas	M42-7	1,577	0,857	0,194	0,261	0,161	0,271	0,5434369055	ovalado-elongado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-8	1,99	1,026	0,217	0,333	0,197	0,285	0,5155778894	ovalado-elongado	11	MEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Bocas	M42-9	2,111	1,221	0,247	0,341	0,233	0,363	0,5783988631	ovalado-elongado	APROX 26	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-10	1,754	0,896	0,146	0,255	0,165	0,236	0,5108323831	ovalado-elongado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-12	2,151	1,138					0,5290562529	ovalado-elongado			

Formación Bocas	M42-13	1,463	0,776	0,181	0,288	0,147	0,2	0,5304169515	ovalado-elongado	APROX 18	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-2	3,854	2,085	0,504	0,701	0,486	0,629	0,5409963674	ovalado-elongado	15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-3	2,983	1,469	0,289	0,462	0,405	0,512	0,4924572578	ovalado-elongado	<15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-5	0,903	0,534	0,161	0,24	0,131	0,22	0,5913621262	ovalado-elongado	<6	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-7	4,644	2,26	0,633	0,81	0,599	0,705	0,4866494401	ovalado-elongado	APROX 15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-13	4,727	2,625	0,684	0,883	0,709	0,896	0,5553204993	ovalado-elongado	<17	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-14,1	1,43	0,849					0,5937062937	ovalado-elongado			
Formación Bocas	M43-14,2	1,777	0,882	0,263	0,347	0,312	0,315	0,4963421497	ovalado-elongado	APROX 16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-16	4,259	1,913	0,768	0,688	0,563	0,596	0,449166471	ovalado-elongado	APROX 23	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-17	2,848	1,637	0,421	0,48	0,564	0,661	0,5747893258	ovalado-elongado	APROX 19	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-21	3,195	1,47					0,4600938967	ovalado-elongado	<11	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-23	2,613	1,275					0,4879448909	ovalado-elongado			
Formación Bocas	M43-24	4,734	2,628	0,837	0,975	0,758	0,985	0,5551330798	ovalado-elongado	APROX 25	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-25	1,347	0,734	0,249	0,21	0,177	0,185	0,5449146251	ovalado-elongado	APROX 12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-31	1,718	0,992	0,189	0,264	0,189	0,274	0,5774155995	ovalado-elongado	APROX 13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M44-2	4,206	2,159	0,455	0,537	0,516	0,623	0,5133143129	ovalado-elongado	<16	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M48-4	4,751	2,651	0,574	0,809	0,616	0,807	0,557987792	ovalado-elongado	<20	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M48-5	3,725	1,923	0,467	0,608	0,413	0,65	0,5162416107	ovalado-elongado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M49-1	5,05	2,877	0,812	0,964	0,69	0,984	0,5697029703	ovalado-elongado	<25	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M49-1,1	3,262	1,653	0,453	0,519	0,342	0,471	0,5067443286	ovalado-elongado	APROX 23	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M49-6	3,924	2,266	0,502	0,657	0,545	0,798	0,5774719674	ovalado-elongado	<14	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M51,1-2	2,529	1,28	0,413	0,347	0,421	0,401	0,5061289047	ovalado-elongado	APROX 15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M51,1-3	3,779	1,61					0,4260386346	ovalado-elongado		SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M51,1-4	2,261	1,303					0,5762936754	ovalado-elongado		MEDIAL	MARGINAL

Formación Bocas	M55-6	1,845	1,042	0,242	0,328	0,259	0,357	0,5647696477	ovalado-elongado	APROX 15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M61-6	3,078	1,625					0,5279402209	ovalado-elongado	<17	ANTERIOR	
Formación Bocas	M61-8	2,146	1,116	0,251	0,253	0,271	0,29	0,5200372787	ovalado-elongado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M62-1	2,619	1,15	0,411	0,351	0,366	0,34	0,4390988927	ovalado-elongado	<10	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M62-2	3,014	1,515	0,346	0,322	0,282	0,327	0,50265428	ovalado-elongado	<13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M62-3	4,819	2,477					0,5140070554	ovalado-elongado	<11	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M63-3	3,408	1,736	0,319	0,457	0,392	0,505	0,5093896714	ovalado-elongado	<30	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M63-5	3,231	1,646	0,35	0,545	0,311	0,521	0,5094398019	ovalado-elongado	<22	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M63-8	3,227	1,708	0,277	0,423	0,44	0,533	0,5292841649	ovalado-elongado	<23	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M64-1	2,242	1,289	0,254	0,341	0,261	0,39	0,5749330955	ovalado-elongado	APROX 20	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M65-2	4,233	2,395	0,356	0,613	0,439	0,604	0,5657925821	ovalado-elongado	<26	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M65-5	5,629	3,126	0,562	0,855	0,65	0,877	0,555338426	ovalado-elongado	<19	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M65-6	2,325	1,273	0,235	0,314	0,316	0,344	0,5475268817	ovalado-elongado	APROX 17	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M65-8	2,72	1,508	0,366	0,408	0,457	0,488	0,5544117647	ovalado-elongado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M69-1	2,17	1,059	0,27	0,289	0,237	0,26	0,4880184332	ovalado-elongado	<14	MEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Bocas	M70-3	3,815	2,191					0,5743119266	ovalado-elongado	20	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-8	3,06	1,808	0,518	0,543	0,41	0,495	0,5908496732	ovalado-elongado	APRX 19	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-10	3,939	2,133					0,541507997	ovalado-elongado	<23	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-10,2	1,107	0,62	0,169	0,15	0,138	0,165	0,5600722674	ovalado-elongado	10	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-13	4,244	2,149	0,636	0,622	0,685	0,611	0,5063619227	ovalado-elongado	<18	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-13,3	3,146	1,814					0,576605213	ovalado-elongado	<18	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-16	3,748	2,266	0,671	0,868	0,679	0,663	0,6045891142	ovalado-elongado	<21	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-1,1	3,196	1,873	0,506	0,62	0,605	0,656	0,5860450563	ovalado-elongado	<14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-9	3,889	2,062					0,5302134225	ovalado-elongado	<19	MEDIAL	MARGINAL

Formación Bocas	M93,1-10	2,656	1,601					0,6027861446	ovalado-elongado	APROX 12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M94,4-2	3,132	1,727					0,5514048531	ovalado-elongado	<16	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M94,4-4	1,937	1,181	0,22	0,246	0,381	0,349	0,6097057305	ovalado-elongado	APROX 12	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M95,5-9	2,325	1,235	0,338	0,276	0,384	0,428	0,5311827957	ovalado-elongado	12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M95,5-11	1,732	1,056	0,223	0,269	0,258	0,287	0,6096997691	ovalado-elongado	9	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M105,1-3	2,497	1,272	0,318	0,367	0,349	0,495	0,5094112936	ovalado-elongado	<13	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	CR2-2	3,637	2,2	0,611	0,651	0,653	0,671	0,6048941435	ovalado-elongado	19	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-8	2,487	1,412	0,245	0,364	0,327	0,435	0,567752312	ovalado-elongado	<10	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-9	2,752	1,609	0,41	0,527	0,383	0,46	0,5846656977	ovalado-elongado	<20	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-10	3,2	1,834	0,454	0,502	0,585	0,632	0,573125	ovalado-elongado	32	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-10,1	2,69	1,629	0,335	0,571	0,413	0,471	0,6055762082	ovalado-elongado	<10	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-12	3,524	1,636	0,4	0,509	0,455	0,508	0,4642451759	ovalado-elongado	APROX 25	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-22	1,787	1,089	0,288	0,275	0,359	0,373	0,6094012311	ovalado-elongado	APROX 15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-24	2,798	1,687	0,508	0,438	0,459	0,483	0,6029306648	ovalado-elongado	APROX 13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-25,1	1,581	0,792	0,237	0,214	0,284	0,28	0,5009487666	ovalado-elongado	APROX 13	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-26	1,175	0,687	0,205	0,264	0,204	0,261	0,5846808511	ovalado-elongado	APROX 10	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-1	3,818	1,963	0,383	0,531	0,508	0,616	0,5141435306	ovalado-elongado	<13	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-2	3,297	1,63	0,445	0,617	0,42	0,432	0,4943888383	ovalado-elongado	17	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-4	3,556	1,756	0,414	0,571	0,424	0,632	0,4938132733	ovalado-elongado	<14	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-5	3,307	1,617	0,435	0,56	0,339	0,472	0,4889628062	ovalado-elongado	APROX 26	SUBMEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Montebel	CH2-6	3,67	2,011	0,487	0,686	0,445	0,527	0,5479564033	ovalado-elongado	<10	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-7	3,703	1,947					0,5257899001	ovalado-elongado		SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-8	1,774	0,976	0,206	0,343	0,22	0,312	0,5501691094	ovalado-elongado	<5	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-12	2,729	1,551	0,41	0,463	0,463	0,507	0,5683400513	ovalado-elongado	<14	MEDIAL	MARGINAL

Formación Montebel	CH2-21	3,926	1,889					0,481151299	ovalado-elongado			
Formación Montebel	CH2-23	4,548	2,1					0,4617414248	ovalado-elongado	<11	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-24	3,633	1,639					0,4511423066	ovalado-elongado	<10	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-26	3,412	1,725	0,452	0,471	0,444	0,51	0,5055685815	ovalado-elongado	15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-7	4,091	2,501	0,575	0,759	0,767	0,772	0,6113419702	ovalado-elongado	<20	MEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Montebel	CH3-9	4,073	2,278	0,639	0,747	0,663	0,687	0,5592929045	ovalado-elongado	<10	MEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Montebel	CH3-11	4,476	2,256	0,522	0,458	0,49	0,492	0,5040214477	ovalado-elongado	22	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-12	4,012	2,084	0,398	0,424	0,373	0,47	0,519441675	ovalado-elongado	12	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-14	4,257	2,446	0,53	0,663	0,491	0,676	0,5745830397	ovalado-elongado	<20	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-15	3,62	2,038	0,447	0,639	0,498	0,422	0,5629834254	ovalado-elongado	13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-18	3,57	2,097	0,462	0,663	0,41	0,554	0,587394958	ovalado-elongado	<14	SUBMEDIAL	MARGINAL
Taxon	<i>Howellsaura colombianus</i> Bock,1953 (Morfotipo 2)											
				a=Av	b=a	c=Arr	d=b					
Unidad	código	L	H	a	b	c	d	H/L	Contorno	líneas de crecimiento	Posición umbo horizontal	Posición umbo vertical
Formación Bocas	M35-2	3,853	2,402	0,547	0,932	0,508	0,788	0,6234103296	Ovalado	<13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M35-5	2,221	1,426	0,373	0,463	0,373	0,507	0,6420531292	Ovalado	<7	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-2	0,982	0,631	0,181	0,232	0,112	0,175	0,6425661914	Ovalado	9	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M42-11	1,688	1,044					0,6184834123	Ovalado			
Formación Bocas	M43-4	3,985	2,733	0,701	0,905	0,657	0,828	0,6858218319	Ovalado	APROX 12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-9	1,896	1,263	0,329	0,463	0,306	0,408	0,6661392405	Ovalado	<13	MEDIAL	MARGINAL

Formación Bocas	M43-14	2,54	1,82					0,7165354331	Ovalado			
Formación Bocas	M43-19	1,901	1,196					0,6291425565	Ovalado	APROX 12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-22	2,573	1,922					0,7469879518	Ovalado		MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-28,1	1,557	1,152	0,387	0,413	0,325	0,33	0,7398843931	Ovalado	APROX 14	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-34	1,847	1,376	0,333	0,376	0,252	0,281	0,7449918787	Ovalado	APROX 18	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M43-35	2,326	1,43	0,52	0,535	0,486	0,502	0,6147893379	Ovalado	APROX 16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M44-1	3,016	2,153	0,423	0,586	0,396	0,558	0,7138594164	Ovalado	<12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M48-2	3,229	2,706	0,589	0,684	0,518	0,695	0,83803035	Redondeado	<18	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M49-2	3,228	2,245	0,533	0,625	0,634	0,827	0,6954770756	Ovalado	<8	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M49-3,1	3,053	2,281					0,7471339666	Ovalado		MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M53-1	3,39	2,13	0,605	0,842	0,556	0,887	0,6283185841	Ovalado	APROX 22	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M53-2	2,405	1,503	0,337	0,463	0,352	0,415	0,6249480249	Ovalado	<23	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M55-5	1,928	1,39	0,237	0,314	0,253	0,309	0,7209543568	Ovalado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M55-7	0,935	0,668	0,135	0,168	0,127	0,197	0,7144385027	Ovalado	<14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M55-9	2,578	1,675	0,362	0,5	0,334	0,573	0,6497284717	Ovalado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M61-1	1,674	1,119	0,226	0,322	0,21	0,335	0,6684587814	Ovalado	APROX 15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M61-2	2,032	1,506	0,309	0,445	0,315	0,392	0,7411417323	Ovalado	<13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M61-7	1,404	0,901					0,6417378917	Ovalado	<13	ANTERIOR	
Formación Bocas	M62-2,1	1,744	1,19	0,169	0,291	0,145	0,215	0,6823394495	Ovalado	<13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M63-4,1	1,36	0,856	0,176	0,287	0,158	0,258	0,6294117647	Ovalado	<16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M65-1	2,762	1,96	0,363	0,451	0,354	0,501	0,7096307024	Ovalado	<17	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M65-3	2,446	1,699	0,299	0,54	0,492	0,585	0,6946034342	Ovalado	<8	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M70-1	3,655	2,247	0,368	0,64	0,457	0,701	0,6147742818	Ovalado	APROX 20	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M70-1,1	3,648	2,447	0,623	0,832	0,533	0,825	0,6707785088	Ovalado	APROX 21	SUBMEDIAL	MARGINAL

Formación Bocas	M70-2	3,23	2,117	0,454	0,617	0,65	0,816	0,6554179567	Ovalado	17	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-3.1	1,574	1,024					0,6505717916	Ovalado	<12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-10,1	1,687	1,06	0,278	0,272	0,229	0,303	0,6283343213	Ovalado	aprox 13	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-11	2,032	1,384	0,266	0,293	0,255	0,277	0,6811023622	Ovalado	16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-13,4	1,24	0,848	0,232	0,287	0,212	0,244	0,6838709677	Ovalado	<14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-16,1	2,338	1,718					0,7348160821	Ovalado	<13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-18	1,859	1,298	0,384	0,43	0,341	0,407	0,6982248521	Ovalado	APROX 16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-19	3,249	2,027	0,494	0,597	0,521	0,542	0,6238842721	Ovalado	APROX 14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-24	2,906	1,931					0,6644872677	Ovalado	APROX 15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-25	1,775	1,32					0,7436619718	Ovalado	APROX 15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M78-27	2,179	1,421	0,407	0,488	0,87	0,386	0,6521340064	Ovalado	APROX 17	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-1	3,558	2,683	0,89	1,003	0,86	0,914	0,7540753232	Ovalado	<18	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-3	3,318	2,52	0,444	0,89	0,732	0,927	0,7594936709	Ovalado	17	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-4	3,698	2,238	0,718	0,868	0,639	0,59	0,6051919957	Ovalado	APROX 20	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-6.2	1,489	0,982					0,6595030222	Ovalado		MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-8	3,346	2,424	0,736	0,654	0,751	0,85	0,724447101	Ovalado	APROX 15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-16	3,581	2,206	0,54	0,718	0,672	0,676	0,6160290422	Ovalado	APROX 22	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-19,1	3,157	1,928	0,439	0,497	0,671	0,69	0,6107063668	Ovalado	APROX 13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,1-23	2,525	1,842	0,433	0,598	0,542	0,561	0,7295049505	Ovalado	<16	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,2-2	2,092	1,318	0,321	0,385	0,318	0,453	0,6300191205	Ovalado	APROX 13	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M93,2-5	2,112	1,379	0,314	0,466	0,383	0,366	0,6529356061	Ovalado	9	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M94,2-2	2,012	1,442	0,403	0,44	0,417	0,451	0,7166998012	Ovalado	14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M95,5-2	2,873	1,966	0,57	0,566	0,495	0,634	0,6843021232	Ovalado	15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M95,5-3	2,799	1,802	0,443	0,628	0,525	0,578	0,6438013576	Ovalado	11	SUBMEDIAL	MARGINAL

Formación Bocas	M95,5-6	2,564	1,666	0,475	0,541	0,38	0,453	0,6497659906	Ovalado	16	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M95,5-10	1,65	1,026	0,229	0,35	0,267	0,35	0,6218181818	Ovalado	8	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M103,1-5	1,597	1,018	0,171	0,255	0,291	0,307	0,6374452098	Ovalado	<15	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	M105,1-3,1	1,766	1,142	0,269	0,343	0,232	0,288	0,6466591166	Ovalado	<12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	CR2-1	2,636	1,668	0,543	0,585	0,488	0,505	0,6327769347	Ovalado	14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Bocas	Drej 1	4,275	2,667	0,669	0,913	0,638	0,783	0,6238596491	Ovalado	14	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-11	2,969	2,088	0,525	0,725	0,589	0,605	0,7032670933	Ovalado	<15	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH1-16	3,522	2,739	0,673	0,965	0,744	0,819	0,7776831346	Redondeado	<11	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-3	3,149	1,927	0,461	0,617	0,412	0,482	0,6119402985	Ovalado	<11	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-22	3,075	2,09					0,6796747967	Ovalado		MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-9	2,051	1,299	0,189	0,377	0,303	0,395	0,6333495856	Ovalado	8	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH2-11	4,37	2,778	0,704	1,123	0,655	0,779	0,6356979405	Ovalado	<19	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-5	3,976	2,756	0,535	0,728	0,819	0,988	0,6931589537	Ovalado	<18	SUBMEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-6	3,667	2,768	0,627	0,978	0,652	0,799	0,754840469	Ovalado	<16	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-13	3,653	2,617	0,462	0,651	0,458	0,532	0,7163974815	Ovalado	<12	MEDIAL	MARGINAL
Formación Montebel	CH3-16	3,775	2,854	0,598	0,836	0,499	0,735	0,7560264901	Ovalado	<13	SUBMEDIAL	MARGINAL
Taxon	<i>Gregoriusella</i> sp.											
				a=Av	b=a	c=Arr	d=b					
Unidad	código	L	H	a	b	c	d	H/L	Contorno	líneas de crecimiento	Posición umbo horizontal	Posición umbo vertical
Formación Bocas	FBO-1	2,481	1,918	0,698	0,822	0,61	0,721	0,7730753728	Redondo	APROX 16	MEDIAL	SUPRAMARGINAL

Formación Bocas	FBO-2	1,891	1,233	0,403	0,318	0,285	0,293	0,6520359598	Ovalado	12	SUBMEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Bocas	FBO-3	1,691	1,11	0,381	0,372	0,367	0,38	0,6564163217	Ovalado	13	SUBMEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Bocas	FBO-4	1,765	1,266	0,431	0,44	0,355	0,391	0,7172804533	Ovalado		SUBMEDIAL	SUPRAMARGINAL
Formación Bocas	FBO-5	2,165	1,562	0,542	0,535	0,438	0,479	0,72147806	Ovalado	14	SUBMEDIAL	SUPRAMARGINAL

Capítulo IV: Tafonomía de las Asociaciones Fosilíferas

*“Las conchas en las montañas no son prueba
del Diluvio, sino del antiguo dominio del mar sobre la tierra”*

Leonardo da Vinci

1. Introducción

La tafonomía, derivada de los términos griegos *taphos* (entierro) y *nomos* (ley), es la disciplina que estudia los procesos que regulan la transición de los organismos (ya sean plantas, vertebrados o invertebrados) desde su muerte hasta su eventual fosilización (Martin, 1999). Este campo abarca un amplio espectro de transformaciones, incluyendo la descomposición, desarticulación, transporte, enterramiento y diagénesis. Aunque el término “tafonomía” fue acuñado formalmente por Iván Efrémov en 1940, la observación de fenómenos tafonómicos tiene antecedentes mucho más antiguos. Uno de los primeros análisis sistemáticos fue realizado por Leonardo da Vinci, quien, al comparar bivalvos vivos con fósiles, concluyó que los restos marinos hallados en zonas montañosas no fueron depositados por el diluvio bíblico, sino que habían vivido y muerto *in situ*, una interpretación notablemente avanzada para su época (ver Bolles, 1997).

En la tafonomía moderna, el énfasis se ha desplazado hacia la comprensión de los factores que condicionan la preservación fósil, particularmente durante el intervalo entre la muerte del organismo y su enterramiento (e.g., Spicer, 1989; Behrensmeyer, 1991; Martin, 1999). En el ámbito sedimentológico, la incorporación de enfoques tafonómicos es relativamente reciente, pero ha demostrado ser cada vez más relevante. Diversos estudios empíricos y experimentales han investigado la preservación de restos orgánicos mediante aproximaciones actualistas y análisis estadísticos (e.g., Ferguson, 1985; Spicer y Greer, 1986; Behrensmeyer, 1991; Demko, 1995; Gastaldo et al., 1996; Campbell, 1999; Gastaldo y Staub, 1999; Fielding y Alexander, 2001; Gupta y Pancost, 2004; Colombi, 2012; Astrop et al., 2015). Estos trabajos han evidenciado cómo los restos de plantas, vertebrados e invertebrados se desarticulan, se seleccionan y, finalmente, se entierran, revelando la complejidad de los procesos que dan forma a las concentraciones fósiles.

Las interpretaciones paleoambientales basadas exclusivamente en niveles fosilíferos pueden resultar engañosas si no se consideran los sesgos tafonómicos, ya que estos pueden distorsionar significativamente las inferencias paleoecológicas y paleoambientales. Un ejemplo de esta situación, es plasmado en el estudio de Demko et al. (1998) sobre la Formación Chinle, donde las inferencias paleoclimáticas basadas en la paleoflora sugerían un clima húmedo y estable, mientras que los datos sedimentológicos apuntaban a condiciones propias de un clima estacional. Esta discrepancia ilustra cómo muchas concentraciones fósiles reflejan condiciones locales y no el clima real del ambiente.

Ante esta limitación, la combinación de análisis tafonómicos y sedimentológicos se consolida como una herramienta poderosa para la reconstrucción paleoambiental. Esta integración permite distinguir entre señales locales y regionales y mejora la precisión de las interpretaciones al incorporar tanto el contexto deposicional como los procesos que afectan la preservación fósil

(Behrensmeier, 1991; Martin, 1999). Esta aproximación permite identificar los procesos sedimentarios que condicionan el potencial de preservación y generan firmas tafonómicas distintivas, útiles para caracterizar cada subambiente depositacional.

En este capítulo se presenta un estudio tafonómico y sedimentológico de los depósitos lacustres de las formaciones Bocas y Montebel, con el objetivo de reconstruir las historias tafonómicas que llevaron a la preservación de las diferentes asociaciones fosilíferas, infiriendo, consecuentemente, las condiciones paleoambientales en el momento comprendido desde la muerte hasta su acumulación y enterramiento. Esta aproximación permite identificar los procesos sedimentarios que condicionan el potencial de preservación y generan firmas tafonómicas distintivas, útiles para caracterizar cada subambiente depositacional.

2. Metodología de trabajo

Para este estudio se realizó una recolección organizada y sistemática de los diferentes niveles fosilíferos, los cuales incluyen invertebrados, vertebrados y plantas de las formaciones Bocas y Montebel. Los atributos y datos tafonómicos fueron tomados *in situ*, siguiendo las metodologías propuestas por Spicer y Wolfe (1987), Behrensmeier (1991), Spicer (1991), Rogers (1994), Demko (1995), Mancuso y Marsicano (2008) y Colombi y Parrish (2008). La toma de datos en campo se realizó mediante el uso de tablas de relevamiento de datos tafonómicos modificadas de los trabajos de Behrensmeier (1991), Demko (1995), Colombi y Parrish (2008) y Mancuso y Marsicano (2008) (**Tablas 4.1, 4.2 y 4.3**). En estas tablas se recopiló información sedimentológica (e.g., geometría del estrato, estructuras sedimentarias, geometría del cuerpo sedimentario, tipo de contacto, rasgos pedogénicos), paleobiológicas (e.g., taxones representados, número de individuos, abundancia relativa, estado de articulación) y preservacionales (modo de preservación, arreglos espaciales en planta y en perfil, determinación de la autoctonía, parautoctonía o aloctonía de los restos y grado de abrasión mecánica, entre otros).

A partir de los atributos tafonómicos y sedimentológicos, se definieron 15 estilos preservacionales (EP). Además, se determinaron 6 tafofacies para la Formación Bocas y 4 para la Formación Montebel. Estas tafofacies muestran la variabilidad en la preservación de los fósiles entre las diferentes facies, lo que refleja diferentes condiciones y procesos sedimentarios y biológicos durante la necrólisis, bioestratinomía y fósil-diagénesis.

Tabla 4.1 Tabla de recolección de datos tafonómicos de plantas. Basado en Demko (1995), Colombi y Parrish (2008) y Mancuso y Marsicano (2008).

Datos del punto: _____

Foto: _____

Rumbo y buzamiento: _____

Datos sedimentológicos: Extensión lateral _____ 1m _____ 10m _____ 100 _____ >100m _____

Espesor: _____ <1m _____ 1m _____ 5m _____ >5m _____

Forma: _____ tabular _____ cuneiforme _____ lobular _____ lenticular _____

Contacto superior: _____ neto _____ gradacional _____ erosivo _____

Contacto inferior: _____ neto _____ gradacional _____ erosivo _____

Litología: _____ F _____ Smf _____ Sf _____ Sm _____ Sg _____ G _____

Estructura sedimentaria: _____

Color: _____

Interpretación ambiental: _____

Datos de distribución: Densidad (número de individuos m²) _____

Patrón de distribución: _____ al azar _____ agregados _____ uniforme _____

Arreglo en planta: _____ aleatorio _____ orientado _____

Datos de taxones: Afinidad taxonómica: _____

Número de individuos: _____

Número de especies: _____

Número de individuos/especie: _____

Tamaño largo/ancho: _____

Datos tafonómicos: tipo de preservación _____ impresión/compresión _____ carbonizado _____ permineralizado

_____ cutícula _____

Abrasión: _____ sin abrasión _____ abrasionado _____ muy abrasionado _____

Transporte: _____ autóctono _____ paraautóctono _____ alóctono _____

Deformación: _____ no deformado _____ volumen _____ forma _____ ambos _____

Bioturbación _____ presente _____ ausente _____

Asociado con otros fósiles _____

Observaciones adicionales:

Tabla 4.2 Tabla de recolección de datos tafonómicos de invertebrados. Basado en Demko (1995), Colombi y Parrish (2008) y Mancuso y Marsicano (2008).

Datos del punto: _____

Foto: _____

Rumbo y buzamiento: _____

Datos sedimentológicos: Extensión lateral _____ 1m _____ 10m _____ 100 _____ >100m _____

Espesor: _____ <1m _____ 1m _____ 5m _____ >5m _____

Forma: _____ tabular _____ cuneiforme _____ lobular _____ lenticular _____

Contacto superior: _____ neto _____ gradacional _____ erosivo _____

Contacto inferior: _____ neto _____ gradacional _____ erosivo _____

Litología: _____ F _____ Smf _____ Sf _____ Sm _____ Sg _____ G _____

Estructura sedimentaria: _____

Color: _____

Interpretación ambiental: _____

Datos de distribución: Densidad (número de individuos dm²) _____

Patrón de distribución: _____ al azar _____ agregados _____ uniforme _____

Arreglo en planta: _____ aleatorio _____ orientado _____

Datos de taxones: Afinidad taxonómica: _____

Número de individuos: _____

Número de especies: _____

Número de individuos/especie: _____

Tamaño largo/ancho: _____

Datos tafonómicos: tipo de preservación _____ impresión _____ permineralizado _____ moldes _____

Fracturamiento: _____ completo _____ roto _____ fragmentos _____

Transporte: _____ autóctono _____ paraautóctono _____ alóctono _____

Deformación: _____ no deformado _____ volumen _____ forma _____ ambos _____

Asociado con otros fósiles _____

Observaciones adicionales:

Tabla 4.3 Tabla de recolección de datos tafonómicos de vertebrados. Basado en Behrensmeyer (1991).**Datos del punto:** _____

Foto: _____

Rumbo y buzamiento: _____

Datos sedimentológicos: Extensión lateral _____ 1m _____ 10m _____ 100 _____ >100m _____

Espesor: _____ <1m _____ 1m _____ 5m _____ >5m _____

Forma: _____ tabular _____ cuneiforme _____ lobular _____ lenticular _____

Contacto superior: _____ neto _____ gradacional _____ erosivo _____

Contacto inferior: _____ neto _____ gradacional _____ erosivo _____

Litología: _____ F _____ Smf _____ Sf _____ Sm _____ Sg _____ G _____

Estructura sedimentaria: _____

Color: _____

Interpretación ambiental: _____

Datos de distribución: Densidad (número de individuos m²) _____

Patrón de distribución: _____ al azar _____ agregados _____ uniforme _____

Arreglo en planta: _____ aleatorio _____ orientado _____

Arreglo en perfil: _____ aleatorio _____ orientado _____

Datos de taxones: Afinidad taxonómica: _____

Número de individuos: _____

Tamaño largo/ancho: _____

Espectro de edad: _____ juvenil _____ adulto _____

Articulación: _____ articulado _____ desarticulado pero asociado _____ asociado + disperso _____ disperso+aislado

Datos tafonómicos de huesos:

Fracturamiento: _____ completo _____ roto _____ fragmentos _____

Abrasión: _____ sin abrasión _____ abrasionado _____ muy abrasionado _____

Craquelado: _____ sin craquelado _____ bajo _____ moderado _____ muy craquelado _____

Deformación: _____ no deformado _____ volumen _____ forma _____ ambos _____

Marcas: _____ sin marcas _____ presentes _____ alta densidad _____

Asociado con otros fósiles _____

Observaciones adicionales:

3. Resultados

3.1 Facies sedimentarias

Tabla 4.4 Principales características y rasgos distintivos de las facies sedimentarias en las formaciones Bocas y Montebel

Categoría	Facies Código	Litología	Estructuras sedimentarias	Fósiles y otros	Bioturbación	Procesos sedimentarios
Conglomerádicas	Gmm	Areniscas conglomeráticas y conglomerados de gránulos y guijas matriz-soportado	Masiva, gradación normal, clastos ocasionales imbricados y clastos arcillosos (<i>clay chips</i>)	Fragmentos de plantas (material leñoso)	Ausente	Carga de fondo y material en suspensión transportado por un flujo turbulento canalizado y sostenido
Areniscosas	Smm	Arenisca de grano fino-medio con clastos arcillosos (<i>clay chips</i>)	Masiva y laminación horizontal difusa con clastos arcillosos alineados	Fragmentos de plantas (material leñoso)	Ausente	Flujo turbulento sostenido acompañado de alta carga en suspensión y subordinada carga de fondo
	Sm	Areniscas de grano fino-medio bien calibradas	Masiva	fragmentos de plantas (material leñosos y hojas)	Moderada/baja	Colapso progresivo de carga suspendida transportada por flujos turbulentos sostenidos con alta carga en suspensión
	Sh	Areniscas de grano fino-medio bien calibradas	Laminación horizontal y laminación horizontal difusa	Fragmentos de plantas (hojas)	Ausente	Procesos de tracción-decantación en flujos turbulentos sostenidos
	Sfr	Areniscas de grano fino bien calibradas	Ondulitas escalantes (<i>climbing ripples</i>) y laminación sinusoidal	Ausente	Ausente	Procesos de tracción-decantación en suspensión turbulenta sostenida
	Srw	Areniscas de grano fino-medio bien calibradas	Ondulitas simétricas	Ausente	Ausente	Retrabajo de sedimentos arenosos por flujos oscilatorios

	Sfd	Areniscas de grano fino bien calibradas	Estructura convoluta y en flama (estructuras de deformación blanda)	Ausente	Ausente	Fluidización debido a la sobrepresión de fluido y/o a un contraste de densidad inestable. Acumulación rápida de sedimentos
	Smb	Areniscas de grano fino-medio bien calibradas	Masiva	Ausente	Moderado/alto	Homogeneización de la fábrica sedimentaria por interacción de organismos con el sedimento
Heterolíticas	HFS	Depósitos heterolíticos de areniscas de grano fino intercaladas con fangolitas	Estratificación ondulítica y lenticular	Ausente	Ausente	Procesos de tracción-decantación en flujos turbulentos diluidos y desacelerantes
Fangolíticas	F	Fangolita oscura	Masiva, laminación horizontal continua y discontinua	Ostrácodos, camarones almeja fragmentos de hojas y nódulos	Baja	Decantación de material fino en ambientes de baja energía y flujos hiperpícnicos fangosos
	FSm	Limolitas y fangolitas arenosas grises y gris verdoso	Masiva, laminación horizontal difusa	Ostrácodos, bivalvos unionidos camarones almeja y fragmentos de hojas	Moderado/bajo	Decantación de material fino en ambientes de baja energía y subordinados flujos hiperpícnicos fangosos
	Fho	Fangolita carbonosa	Laminación horizontal y estructura masiva	Ostrácodos, camarones almeja, agregados de piritita y concreciones . Fragmentos de madera ocasionales.	Ausente	Decantación de material orgánico acumulado en un entorno de baja energía y baja oxigenación. Bajo aporte detrítico. Corrientes episódicas en el fondo

	F(S)pg	Fangolitas y areniscas muy finas grises y gris verdoso	Masiva, laminación difusa	Trazas de raíces, ostrácodos, camarones almeja y fragmentos de hojas	Moderado/alto	Decantación de sedimentos finos en un entorno de baja energía. Modificación posdeposicional por proliferación de plantas en paleosuelos saturados de agua
	F(S)pr	Fangolitas y areniscas muy finas pardas claras y rojizas	Masiva, laminación difusa	Trazas de raíces, ostrácodos, camarones almeja y dientes de fitosaurios	Moderado/alto	Decantación de sedimentos finos en un entorno de baja energía. Modificación posdeposicional por proliferación de plantas en paleosuelos moderadamente bien drenados
Carbonáticas	L	Biomicrita	Masiva	Alta concentración de ostrácodos. Restos ocasionales de plantas.	Ausente	Acumulación <i>in situ</i> de restos de ostrácodos en un entorno subacuático restringido, de baja energía y con bajo aporte clástico
Volcánicas	B	Basaltos y basaltos mezclados con sedimentos (peperitas)	Textura porfírica y amigdalar, Estructura almohadillada	Ausente	Ausente	Vulcanismo subacuático de composición básica. Mezcla de coladas de lava con sedimentos

3.2 Tipos de fosilización

Los estilos de fosilización observados en los restos de paleoflora, paleovertebrados y paleoinvertebrados de las formaciones Bocas y Montebel fueron categorizados siguiendo los criterios propuestos por Archangelsky (1970), Behrensmeier (1991), Taylor y Taylor (1993), Martín (1999) y Taylor et al. (2009). Con base en estos referentes, se reconocieron los siguientes procesos de fosilización:

Impresiones: Se trata de una copia de un resto, ya sea vegetal o de la conchilla de un invertebrado, en la que se preserva su huella (impresión) en la roca, sin restos del material original.

Moldes: El sedimento circundante genera un molde externo o negativo, es decir, una impresión del contorno del organismo en la roca. Si el material original se desintegra por completo, dicha cavidad puede ser rellenada con sedimentos o minerales, dando lugar a un molde interno que

reproduce la forma original del organismo. Este tipo de fosilización permite conservar las estructuras tridimensionales del organismo.

Impresión-compresión: Durante el proceso de enterramiento, los restos vegetales quedan expuestos a presiones elevadas debido a la acumulación de sedimentos, lo que provoca su compactación progresiva. Este factor puede preservar restos de plantas, dejando una delgada película de materia orgánica, a menudo en forma de carbonización (por la eliminación principalmente de hidrógeno y oxígeno) y su respectiva impresión asociada. La compactación, en algunos casos, puede deformar rasgos originales de las plantas.

Carbonizaciones: Este tipo de fosilización se produce cuando todo el material vegetal se transforma en carbón. A diferencia de la compresión, la carbonización conserva el volumen o la estructura original de los restos de plantas. En los ejemplos estudiados, los tejidos vegetales carbonizados corresponden a restos de madera, troncos o raíces.

Permineralizaciones: Este tipo de fosilización consiste en el reemplazo de los restos de organismo (a nivel de los espacios intra e intercelulares) por soluciones minerales durante la fósil-diagénesis. Las soluciones minerales que toman parte en las permineralizaciones normalmente son de naturaleza silíceo o carbonática (Mustoe et al., 2017), aunque existen otros numerosos minerales que también pueden reemplazarse (e.g., óxidos, fosfatos).

Momificación: La cutícula que recubre la epidermis, junto con la exina de los granos de polen y esporas, es un componente vegetal resistente a los ácidos y, en su mayoría, no sufre alteraciones químicas, lo que permite que conserve su estructura y composición casi sin cambios.

3.3 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel

3.2.1 Paleoflora

(EP-A) Briznas de materia orgánica: En esta preservación, no se distingue ningún tipo de morfología que permita identificación taxonómica. En su mayoría corresponde a material de origen vegetal fragmentario de 1 a 5 mm de longitud. Se conservan como impresiones-compresiones que dejan una delgada pátina carbonosa (**Fig 4.1 A-C**).

(EP-B) Briznas de plantas, alto grado de desarticulación y fragmentación: Se caracteriza por material vegetal fragmentario de hojas, preservado como impresiones-compresiones. El tamaño oscila entre 0.5 y 2.5 cm; sin embargo, en algunas ocasiones se observan restos de mayor dimensión, alcanzando hasta los 4 cm. El grado de desarticulación y fragmentación de la mayoría de las hojas es alto; no obstante, algunos restos son identificables taxonómicamente. Los restos se disponen paralelos a los planos de estratificación y en algunos casos se observa orientación preferencial en vista de planta, donde los ejes mayores están alineados (**Fig 4.1 D-H**).

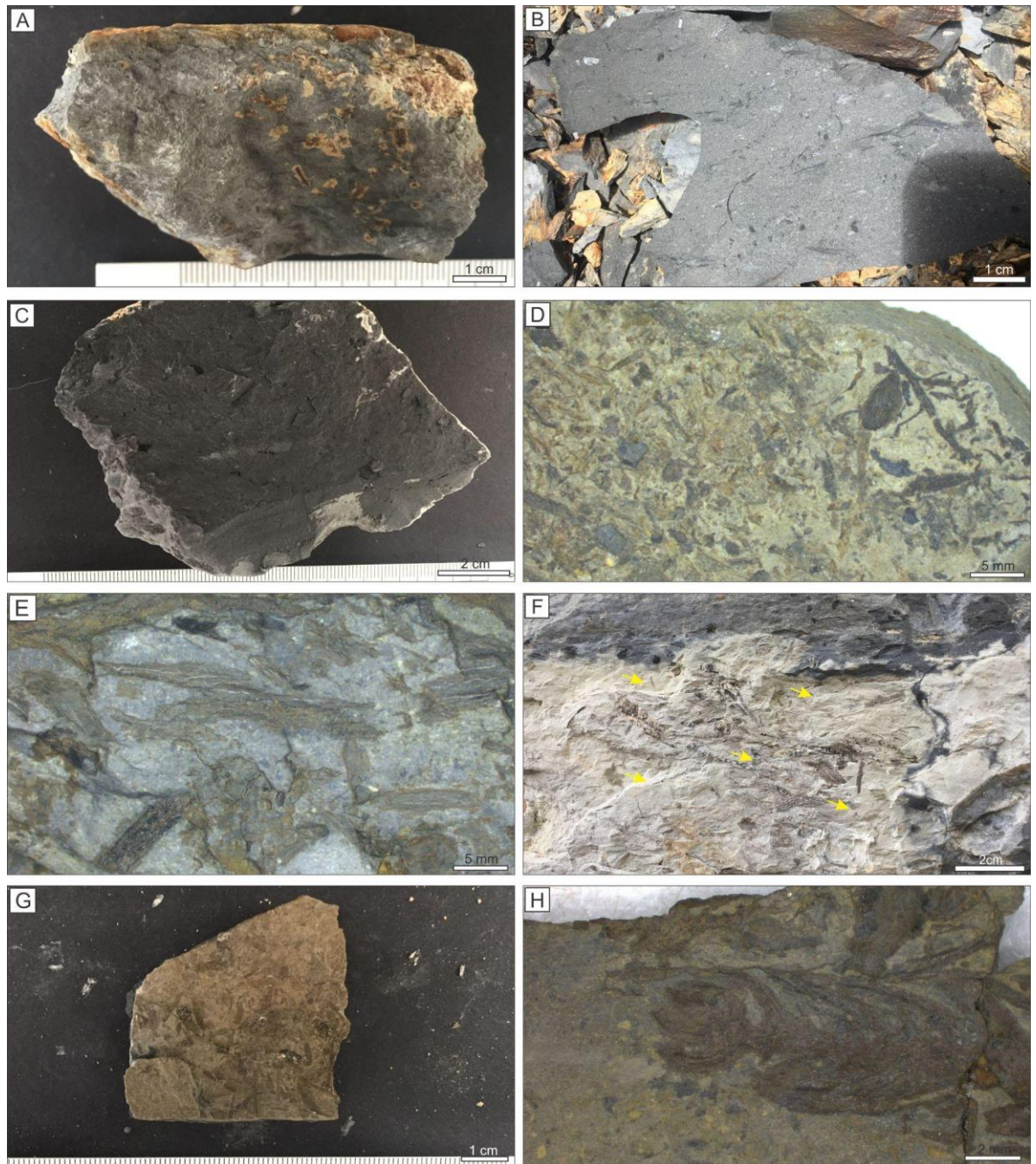


Figura 4.1 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel. (A-C) Estilo preservacional A (EP-A) Briznas de materia orgánica. (D-H) Estilo preservacional B (EP-B) Briznas de plantas, alto grado de desarticulación y fragmentación.

(EP-C) Hojas con moderada fragmentación y parcialmente articuladas: Estos restos vegetales se conservan como impresiones-compresiones de hojas con moderada fragmentación y parcialmente articuladas. Su estado de preservación permite su identificación taxonómica. La densidad de estos restos en el estrato es moderada a baja. Los restos vegetales se encuentran dispuestos en paralelo a los planos de estratificación (Fig. 4.2 A-E).

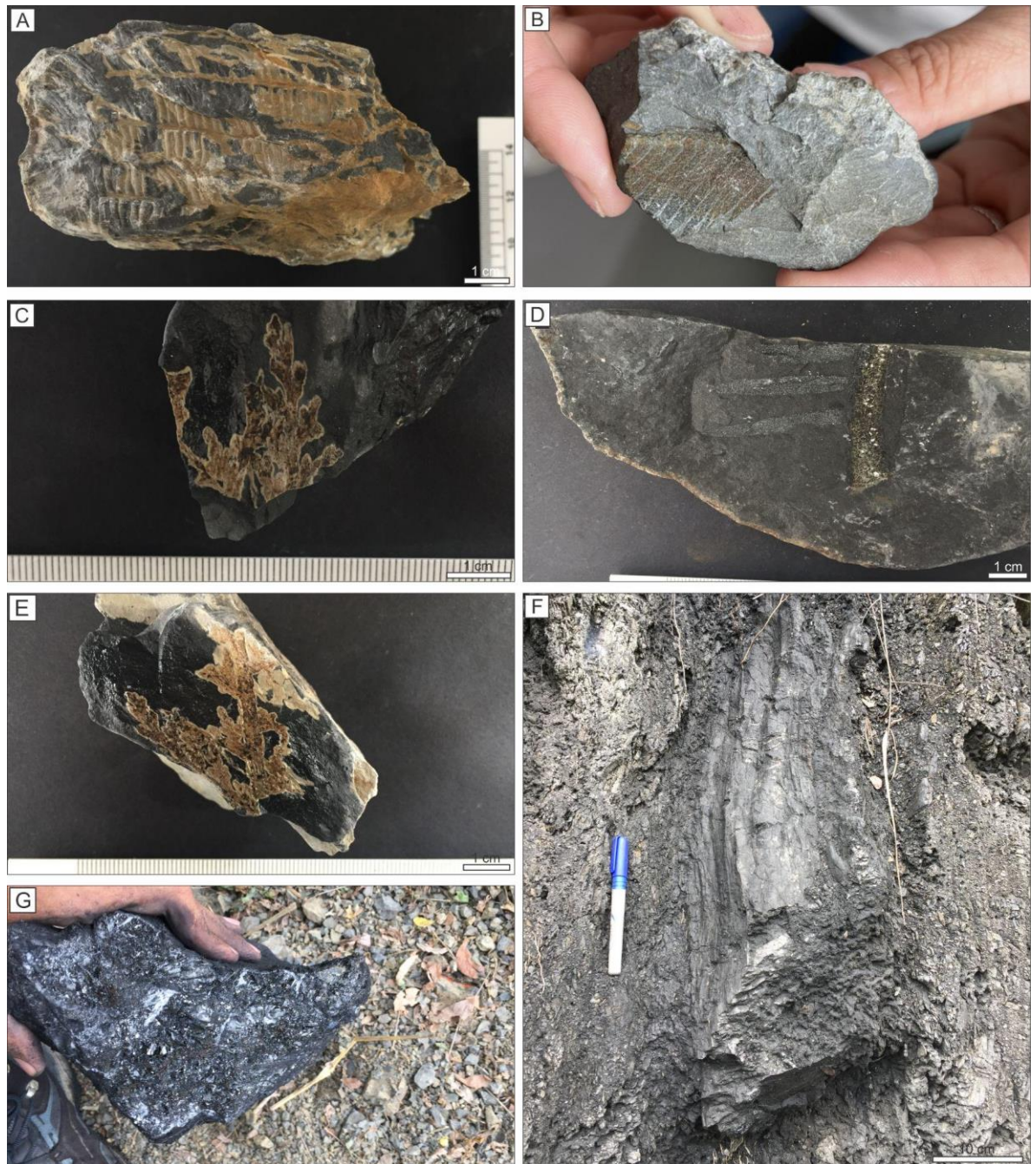


Figura 4.2 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel. (A-E) Modo preservacional C (EP-C) Hojas con moderada fragmentación y parcialmente articuladas. (F-G) Estilo preservacional D (EP-D) Troncos carbonizados.

(EP-D) Troncos carbonizados: Los restos corresponden a fragmentos de troncos carbonizados. El tamaño de los especímenes, en general, es grande, pudiéndose encontrar ejemplares con una longitud de hasta 1 m y con un diámetro de hasta 30 cm. El estado de preservación no permite la conservación de estructuras celulares que permitan su identificación taxonómica (**Fig 4.2 G-F**).

(EP-E) Troncos y fragmentos de madera carbonatizados: Los restos corresponden a fragmentos de troncos que se encuentran reemplazados por carbonatos en permineralización. Los tamaños oscilan entre 5 y 20 cm de largo por 4 a 12 cm de diámetro. A partir de la observación

del material en cortes delgados bajo el microscopio, se pudo determinar que el reemplazo por carbonato en estos ejemplares ha destruido la estructura celular de los mismos, por lo cual no es posible su identificación taxonómica (**Fig 4.3 A-F**). Los ejemplares se encuentran dispuestos en paralelo a los planos de estratificación.

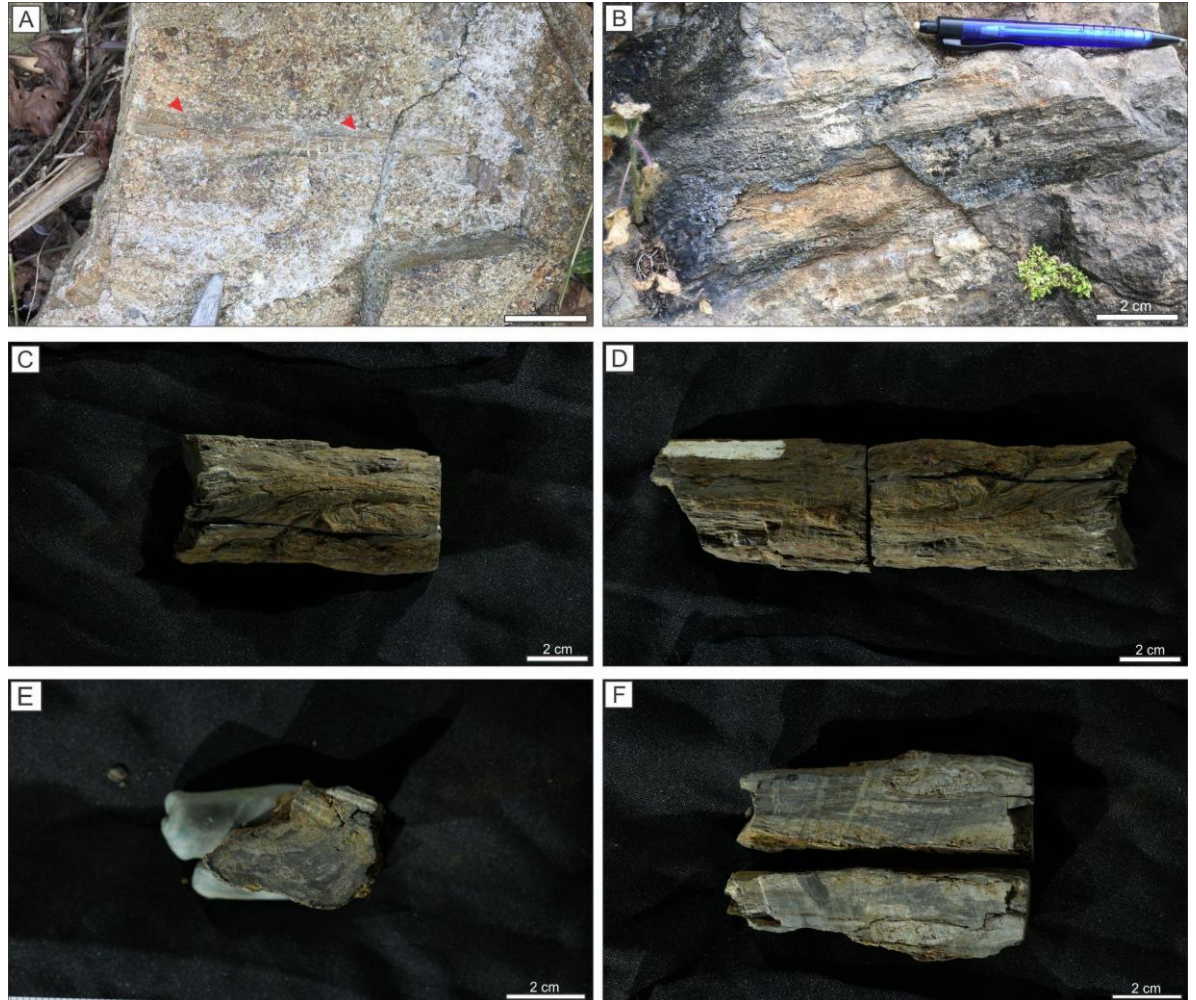


Figura 4.3 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel. (A-F) Modo preservacional E (EP-E) Troncos y fragmentos de madera carbonatizados. (E) corte transversal de un tronco. (F) corte longitudinal.

(EP-F) Halos de raíces: La preservación de estos halos de raíces se encuentra asociada con la formación de paleosuelos. En general, la materia orgánica original no se preserva, dejando un halo (marca) como vestigio de la raíz original. Los halos varían en su dimensión según el tamaño original de la raíz y el grado de pedogénesis de los estratos circundantes. Los halos se caracterizan por ser de tamaño pequeño, 2 o 3 cm de longitud por 0,3-0,5 mm de ancho. La morfología de los halos suele ser ramificada, lo que evidencia la naturaleza de las raíces. El color de los halos varía de amarillo-anaranjado, grises y beige-rojizos (**Fig. 4.4 A-B**). Su disposición respecto al plano de estratificación varía desde perpendicular a paralelo.

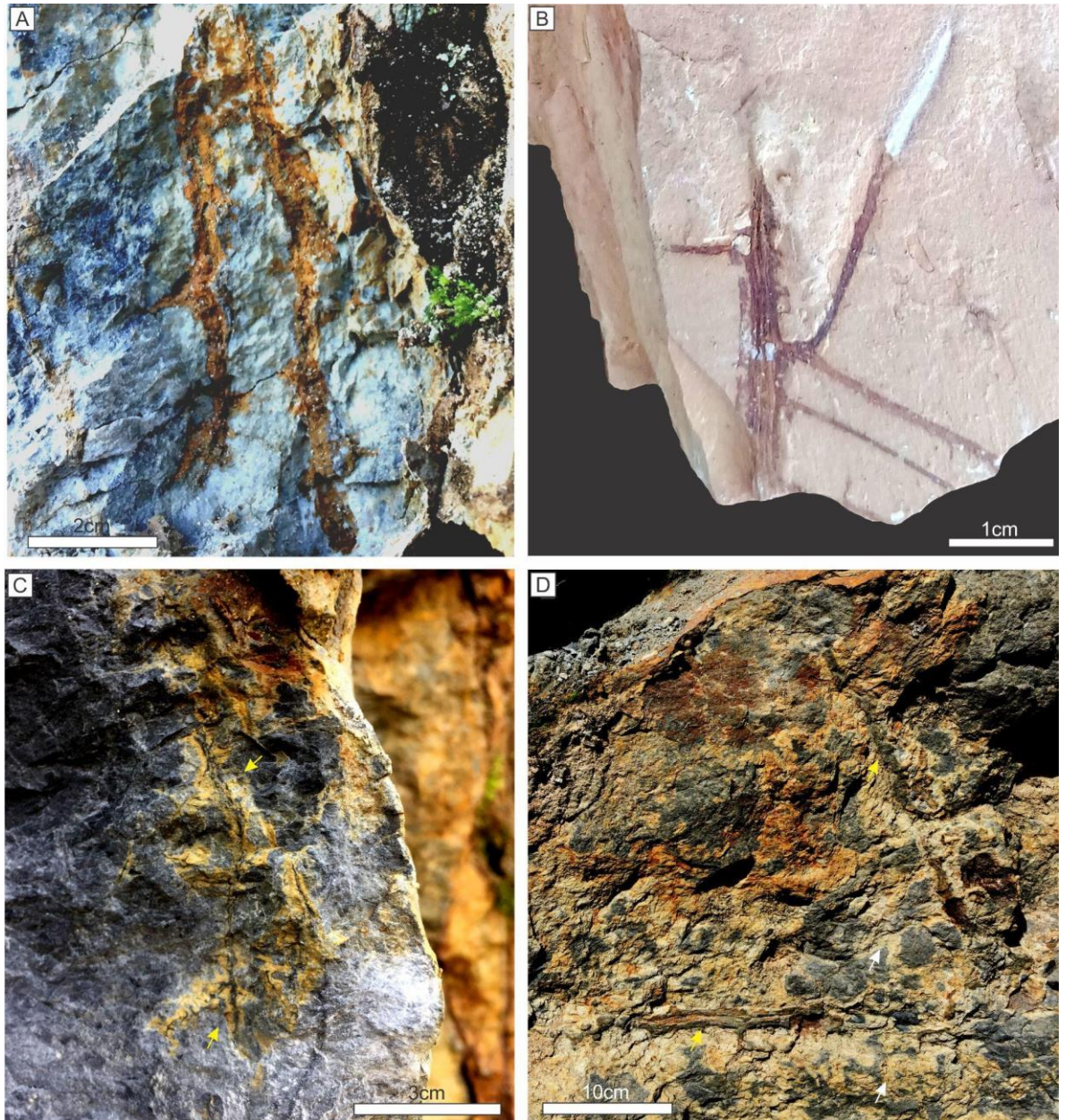


Figura 4.4 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel. (A-B) Modo preservacional F (EP-F) Halos de raíces. (C-D) Estilo preservacional G (EP-G) raíces carbonizadas. Las flechas amarillas señalan las raíces carbonizadas. Las flechas blancas señalan los rizohalos asociados con las raíces carbonizadas.

(EP-G) Raíces carbonizadas: A diferencia del estilo preservacional F, acá la materia orgánica de la raíz se preserva de forma carbonizada. En algunos casos aún se preservan las raíces con sus ramificaciones secundarias (**Fig 4.4 C-D**). La disposición de las raíces carbonizadas es perpendicular con respecto a los planos de estratificación.

(EP-H) Momificación en polen y esporas: La preservación de la microflora se debe a la momificación de los granos. No obstante, el polen y las esporas están con moderada preservación, ya que estuvieron sometidos a altas temperaturas. Esto queda evidenciado por su coloración oscura (**Fig 4.5**).

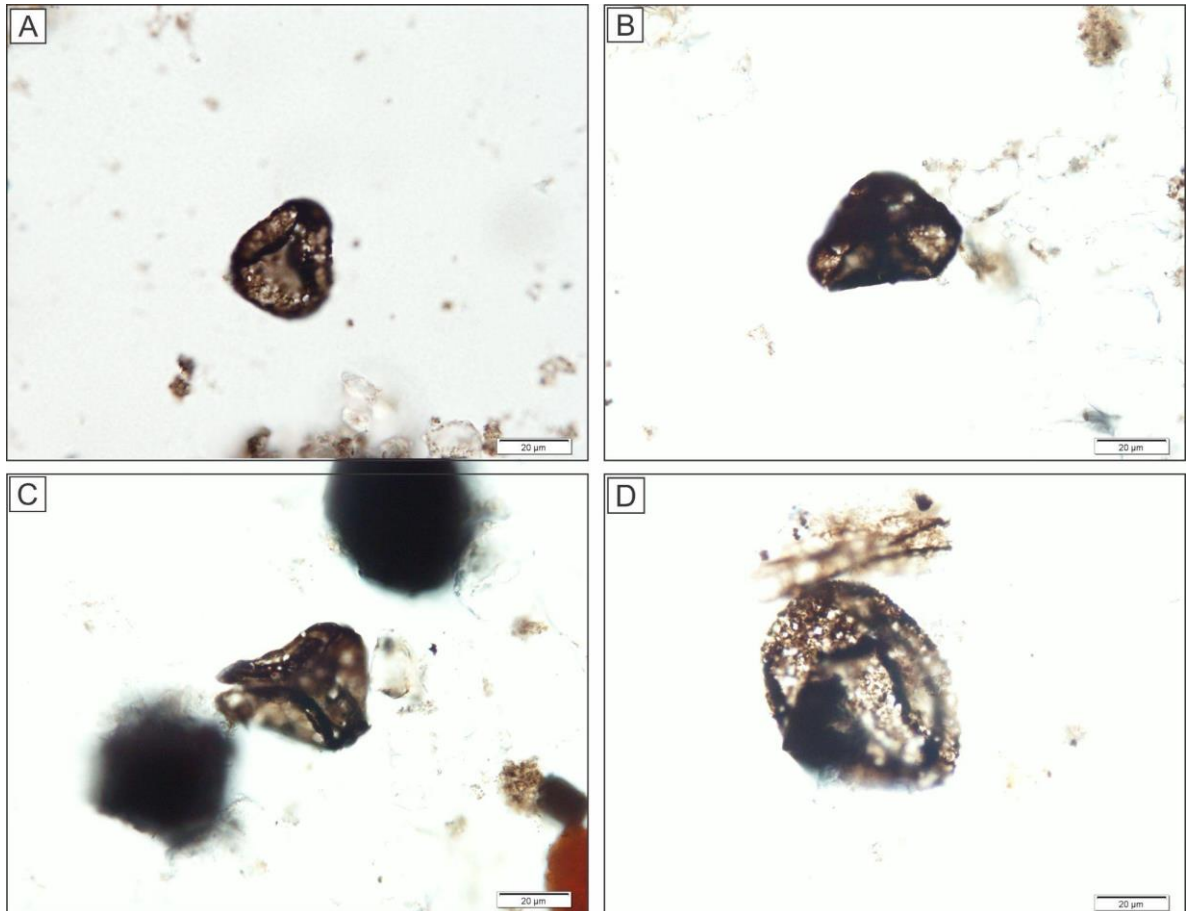


Figura 4.5 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel. (A-D) Estilo preservacional H (EP-H) Momificación en polen y esporas. (A-C) Esporas de helechos. (D) Polen de coníferas. Nótese la coloración oscura de los granos, lo cual indica que las rocas estuvieron sometidas a altas temperaturas.

3.2.2 Paleovertebrados

(EP-I) Escamas sueltas: Los restos de peces están representados por escamas ganoideas permineralizadas. Son de morfología rómbica, gruesas y robustas, con margen posterior recto y superficies lisas. Las escamas están sueltas y tienen un tamaño homogéneo, 8-10 mm de longitud (Fig. 4.6 A-C). Su disposición es paralela al plano de estratificación.

(EP-J) Dientes de tetrápodos aislados: Se caracterizan por dientes de tetrápodos permineralizados (posibles fitosaurios). Los dientes no presentan abrasión ni desgaste por el transporte. Asimismo, no hay evidencias de craquelado por exposición (Fig 4.6 D-G). Se disponen paralelos al plano de estratificación.

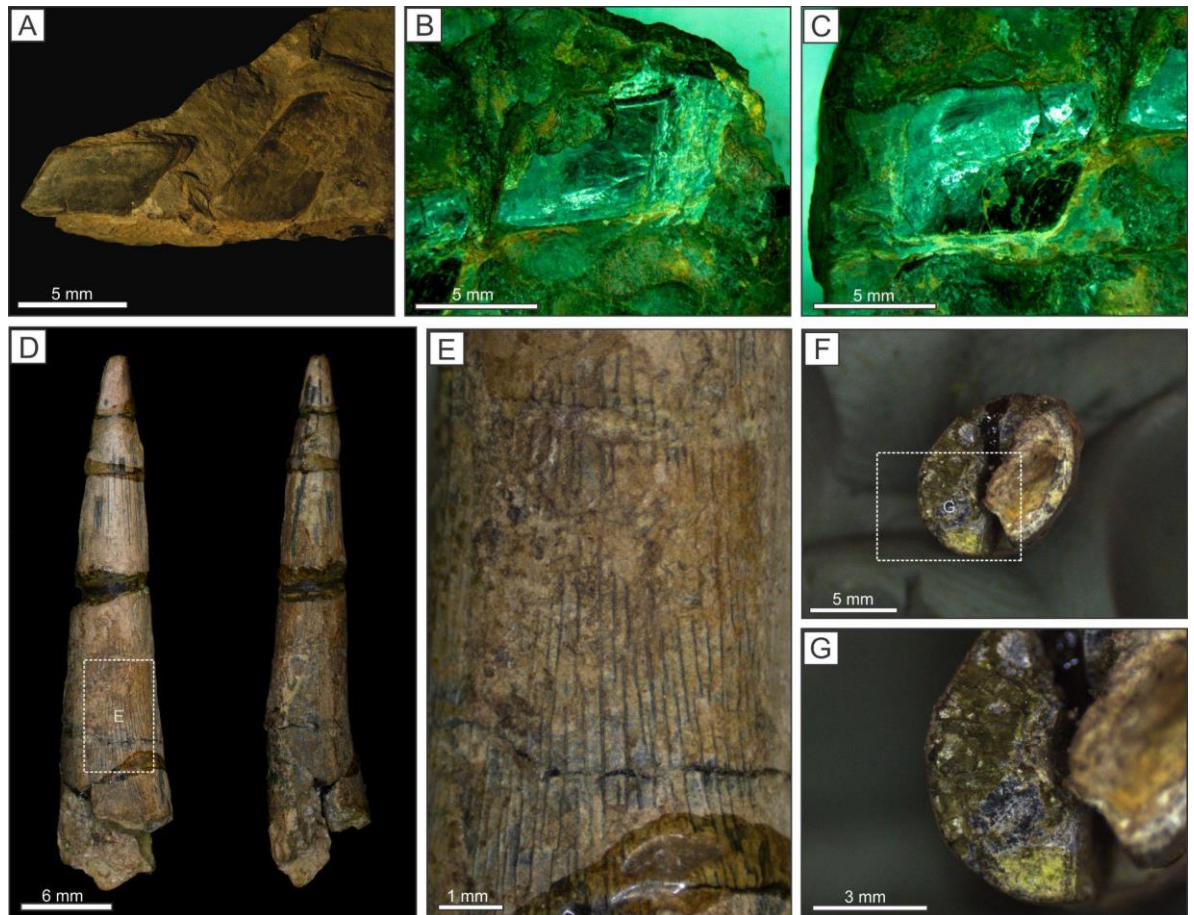


Figura 4.6 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel. (A-C) Estilo preservacional I (EP-I) Escamas sueltas de peces. (D-G) Estilo preservacional J (EP-J) Dientes aislados de tetrápodos semiacuáticos.

3.2.3 Paleoinvertebrados

(EP-K) Valvas de camarones almeja fragmentadas con orientación: Esta preservación se caracteriza por fragmentos angulosos de valvas de camarones almeja. Los fragmentos se disponen paralelos a los planos de estratificación y se puede apreciar una orientación en vista de planta. En algunos casos hay fragmentos de valvas que pueden ser identificados taxonómicamente (**Fig 4.7**).

(EP-L) Valvas de camarones almeja completas o parcialmente fragmentadas: A diferencia del estilo preservacional K, en este caso las valvas de conchostracos se encuentran en su mayoría completas o parcialmente fragmentadas. Esto evidencia un menor transporte (**Fig 4.8 A-F**).

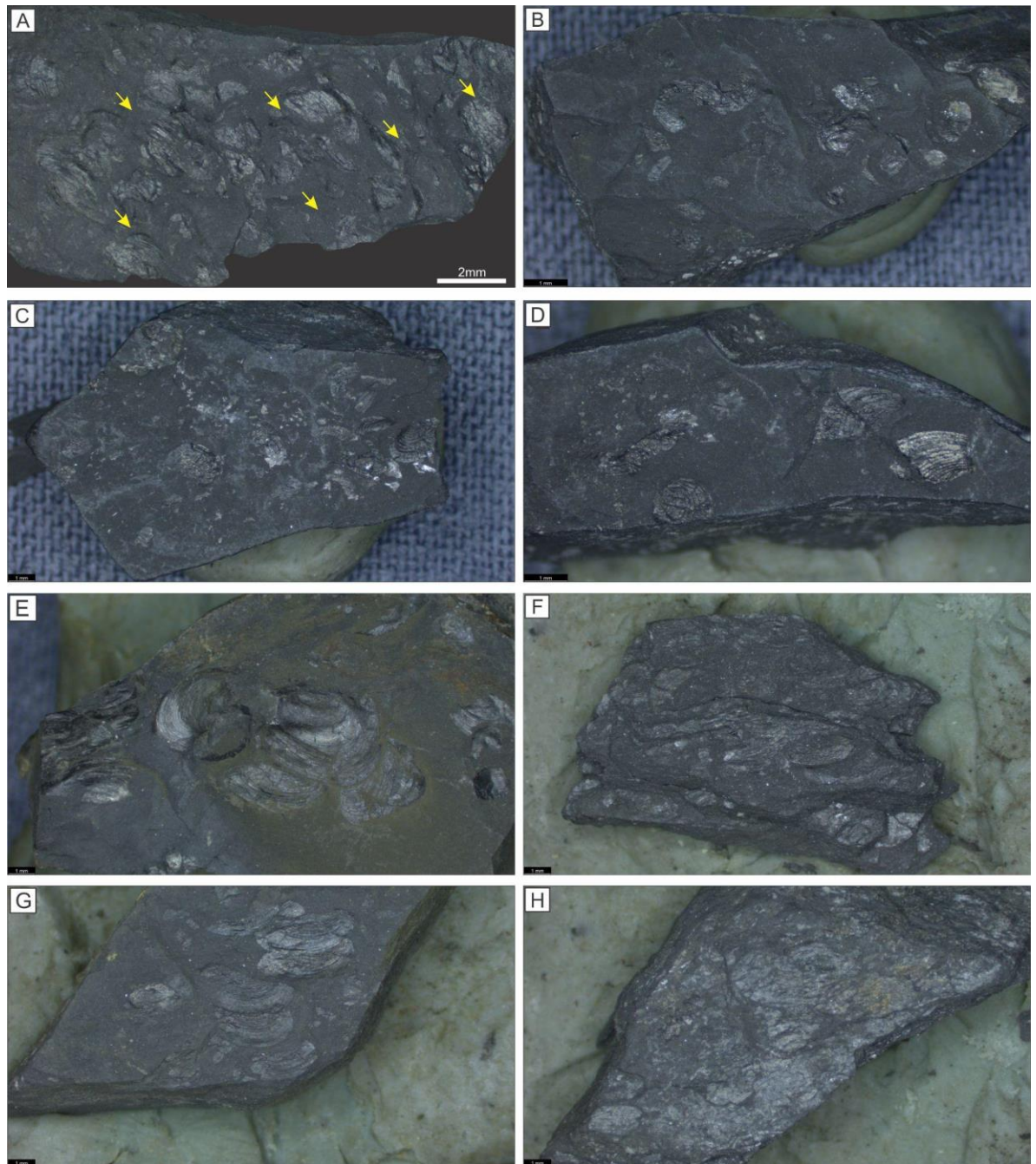


Figura 4.7 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel. (A-H) Estilo preservacional K (EP-K) Valvas de camarones almeja fragmentadas con orientación.

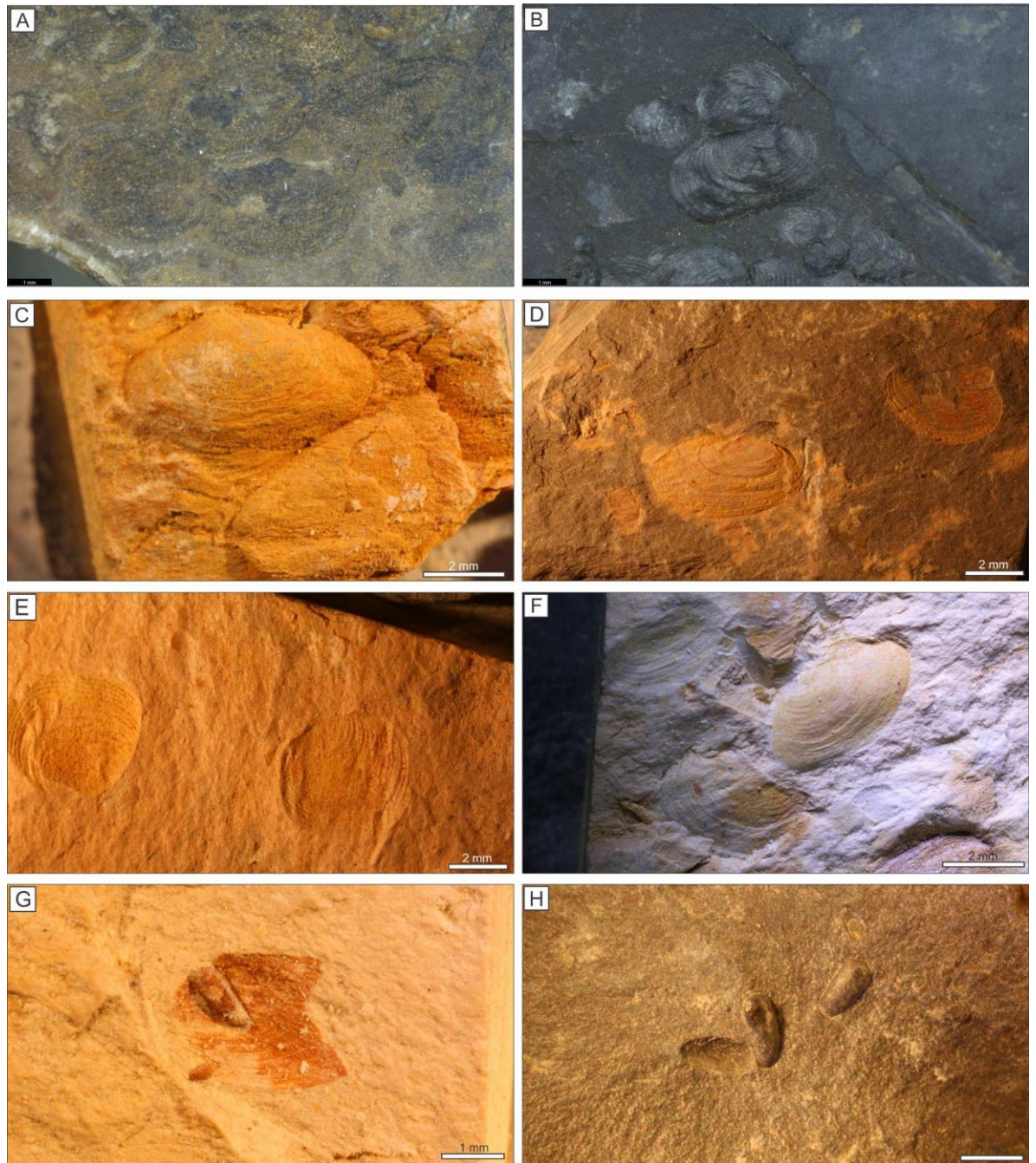


Figura 4.8 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel. (A-F) Estilo preservacional L (EP-L) Valvas de camarones almeja completas o parcialmente fragmentadas. (G-H) Estilo preservacional M (EP-M) Moldes ostrácodos

(EP-M) Moldes internos de ostrácodos: Preservación de moldes internos de ostrácodos dispuestos paralelos a los planos de estratificación (**Fig 4.8 G-H**). Este estilo permite observar las características morfológicas del organismo, sin embargo, no hay preservación de las impresiones musculares.

(EP-N) Acumulación de valvas de ostrácodos: Se caracteriza por la acumulación masiva de valvas de ostrácodos carbonatos. Las valvas se encuentran en una matriz arcillosa rica en materia

orgánica (**Fig 4.9 A-B**). En esta preservación se encuentran mezclados tanto fragmentos de valvas desarticuladas como ejemplares articulados.

(EP-O) Moldes de bivalvos: Esta preservación se caracteriza por moldes de bivalvos uníonidos que se disponen paralelos a la estratificación (**Fig 4.9 C-D**). Las valvas se encuentran desarticuladas, algunas parcialmente fragmentadas.

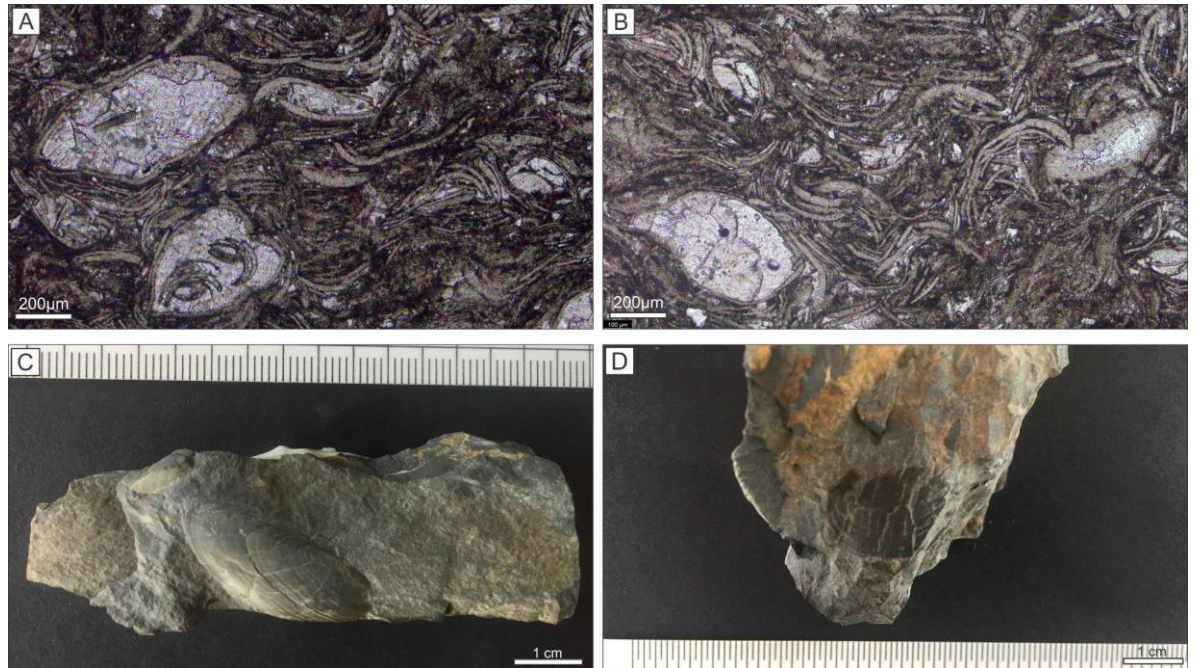


Figura 4.9 Estilos preservacionales de las formaciones Bocas y Montebel. (A-B) Modo preservacional N (EP-N) Acumulación de valvas de ostrácodos. (C-D) Estilo preservacional O (EP-O) Moldes de bivalvos.

3.3. Historia tafonómica

3.3.1 Tafofacies de la Formación Bocas

Tafofacies FB1 (TF-FB1): Esta tafofacies está caracterizada por capas gruesas a muy gruesas de fangolitas oscuras con microestructuras (Facies F). En esta litología se encuentran los estilos preservacionales definidos por restos de plantas muy fragmentadas (EP-A y B) y microflora (EP-H), valvas desarticuladas y fragmentadas de camarones almeja (EP-K), moldes de ostrácodos (EP-M) y escamas ganoideas sueltas (EP-I).

Interpretación: Esta tafofacies se desarrolla en depósitos lacustres profundos, donde predomina la acumulación de material fino mediante flujos hiperpícnicos fangosos y procesos de decantación. Los restos vegetales, atribuidos a briznas de materia orgánica (EP-A), sugieren una degradación y fragmentación mecánica de los mismos, resultado del tiempo y el transporte (Spicer y Greer, 1986; Spicer, 1991). El tamaño relativamente pequeño y homogéneo de los fragmentos, junto con su disposición aleatoria, indica que estos restos se acumularon por decantación de partículas vegetales suspendidas en el agua, las cuales fueron aportadas por sistemas deltaicos y/o fluviales (**Fig 4.10**).

Por su parte, las briznas (EP-B) se interpretan como restos de plantas que han sufrido fragmentación mecánica durante el transporte. No obstante, muchas de las acumulaciones presentan una orientación preferencial, lo que sugiere que estos restos vegetales fueron depositados por flujos unidireccionales, asociados a flujos hiperpícnicos fangosos provenientes de sistemas deltaicos y fluviales. Estos flujos pueden incorporar a su paso el material disponible en el fondo, incluyendo restos de vertebrados e invertebrados, como escamas, camarones alemla y ostrácodos (EP H, I, K y M), transportarlos y acumularlos hacia las zonas más profundas del ambiente lacustre (**Fig 4.10 y Fig 4.11**).

Tafofacies FB2 (TF-FB2): Esta tafofacies se caracteriza por capas gruesas a muy gruesas de areniscas masivas y laminadas, de grano fino bien seleccionadas (facies Sm–Sh). Estos depósitos contienen restos fósiles de plantas con el estilo preservacional EP-B.

Interpretación: La tafofacies se distingue por la presencia de fragmentos de plantas preservados en depósitos arenosos asociados a canales y lóbulos vinculados a un ambiente lacustre profundo. El alto grado de fragmentación y desarticulación de los restos vegetales sugiere un alto transporte (Spicer y Greer, 1986; Spicer, 1991). La evidencia disponible sugiere que tanto los fragmentos de plantas como los sedimentos arenosos fueron introducidos en el ambiente lacustre mediante sistemas fluviales y/o deltaicos, probablemente a través de flujos hiperpícnicos capaces de recorrer largas distancias hasta las zonas más profundas de la cuenca (**Fig 4.10 y Fig 4.11**).

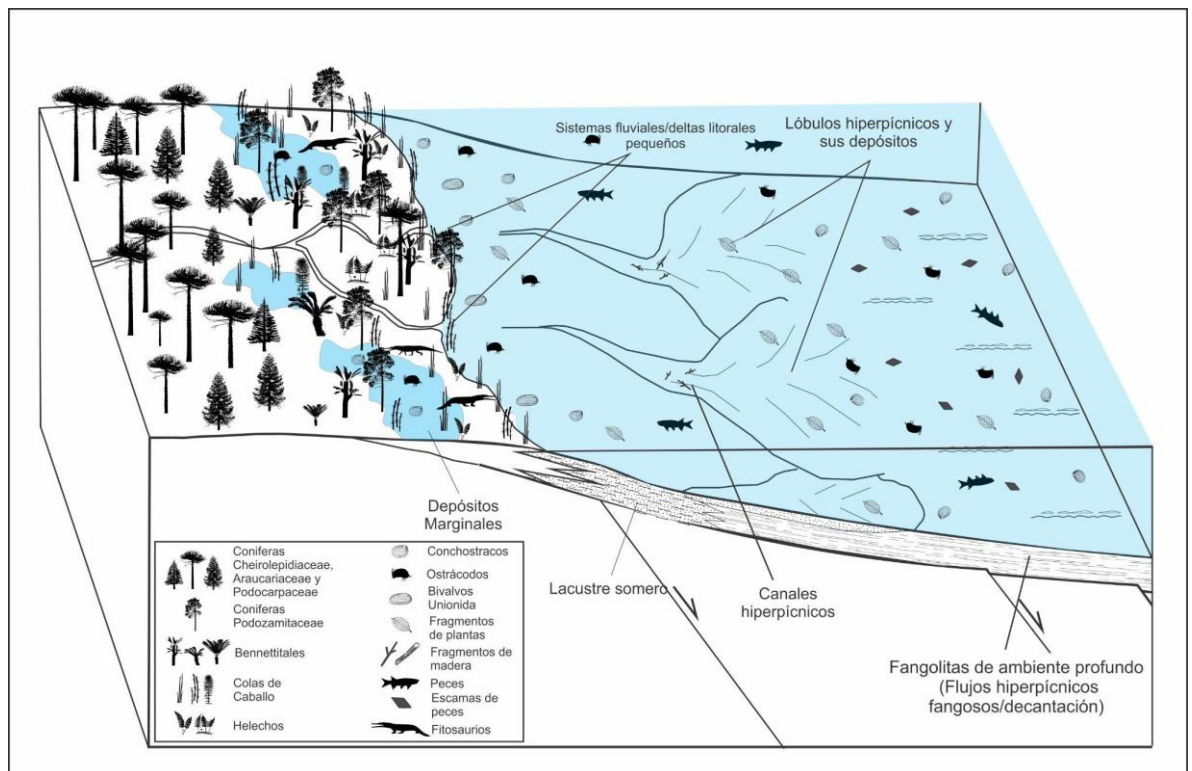


Figura 4.10 Reconstrucción paleoambiental del ecosistema de las formaciones Bocas y Montebel donde se muestran los subambientes lacustre profundo, lacustre somero y lacustre marginal con sus respectivas acumulaciones de organismos.

Tafofacies FB3 (TF-FB3): Esta tafofacies se define por capas gruesas a muy gruesas de conglomerados matriz-soportados y areniscas conglomeráticas (facies Gmm y Smm), que contienen fragmentos de troncos (EP-E).

Interpretación: Esta tafofacies se caracteriza por la presencia de restos leñosos, principalmente fragmentos de troncos y madera, asociados a rellenos de canales hiperpícnicos arenosos y conglomeráticos en un ambiente lacustre profundo. La mayor energía involucrada en estos depósitos conglomeráticos permite el transporte y acumulación de restos vegetales de mayor densidad, como fragmentos de troncos. En contraste, las partículas vegetales menos densas, como fragmentos de hojas, continúan siendo transportadas a mayores distancias y tienden a acumularse en depósitos de flujos turbulentos con menor energía, como los representados por las tafofacies TF-FB1 y TF-FB2 (**Fig 4.10** y **Fig 4.11**).

Tafofacies FB4 (TF-FB4): Esta tafofacies se define por capas de limolitas y limolitas ligeramente arenosas (facies FSm), que contienen fragmentos de plantas parcialmente articuladas (EP-C), valvas de camarones almeja completas o fragmentadas (EP-L), así como moldes de ostrácodos y bivalvos (EP-M y EP-O).

Interpretación: Esta tafofacies se desarrolla en ambientes lacustres someros, caracterizados por la decantación de sedimentos finos. La presencia de fragmentos de plantas parcialmente articuladas y de invertebrados con escasa fragmentación indica un bajo grado de transporte. En este contexto, los ostrácodos y camarones almeja (conchostracos) habrían habitado aguas someras y tranquilas, donde sus restos se depositaron en el fondo con transporte mínimo. De igual forma, los bivalvos uniónidos vivían en el fondo fangoso de estos ambientes, acumulándose allí tras su muerte, con escaso retrabajo. Por otra parte, los restos vegetales probablemente procedían de la vegetación que rodeaba el cuerpo lacustre y llegaron al sistema sin experimentar un desgaste mecánico significativo. Estos materiales se mantuvieron en suspensión dentro de la columna de agua antes de depositarse en el fondo somero, lo que explica su grado moderado de fragmentación (**Fig 4.10** y **Fig 4.12**).

Tafofacies FB5 (TF-FB5): Esta tafofacies está definida por depósitos de lodolitas carbonosas y calizas (Facies Fho y L) con restos de plantas carbonizadas. Los modos preservacionales están definidos por restos de troncos carbonizados (EP-D), restos de conchostracos (EP-L) y acumulaciones masivas de valvas de ostrácodos (EP-N).

Interpretación: Las características litológicas de esta tafofacies indican condiciones de depositación en ambientes pantanosos restringidos. Las acumulaciones masivas de ostrácodos y la presencia de valvas de camarones almeja con un grado moderado de fragmentación indican un transporte limitado. Esto sugiere que los invertebrados habitaban en el ambiente deposicional y que sus restos se acumularon en el fondo tras su muerte, sin haber sido desplazados

significativamente. Asimismo, la presencia de troncos carbonizados de gran tamaño apunta a un aporte proveniente de vegetación arbórea circundante a los ambientes pantanosos (**Fig 4.12**).

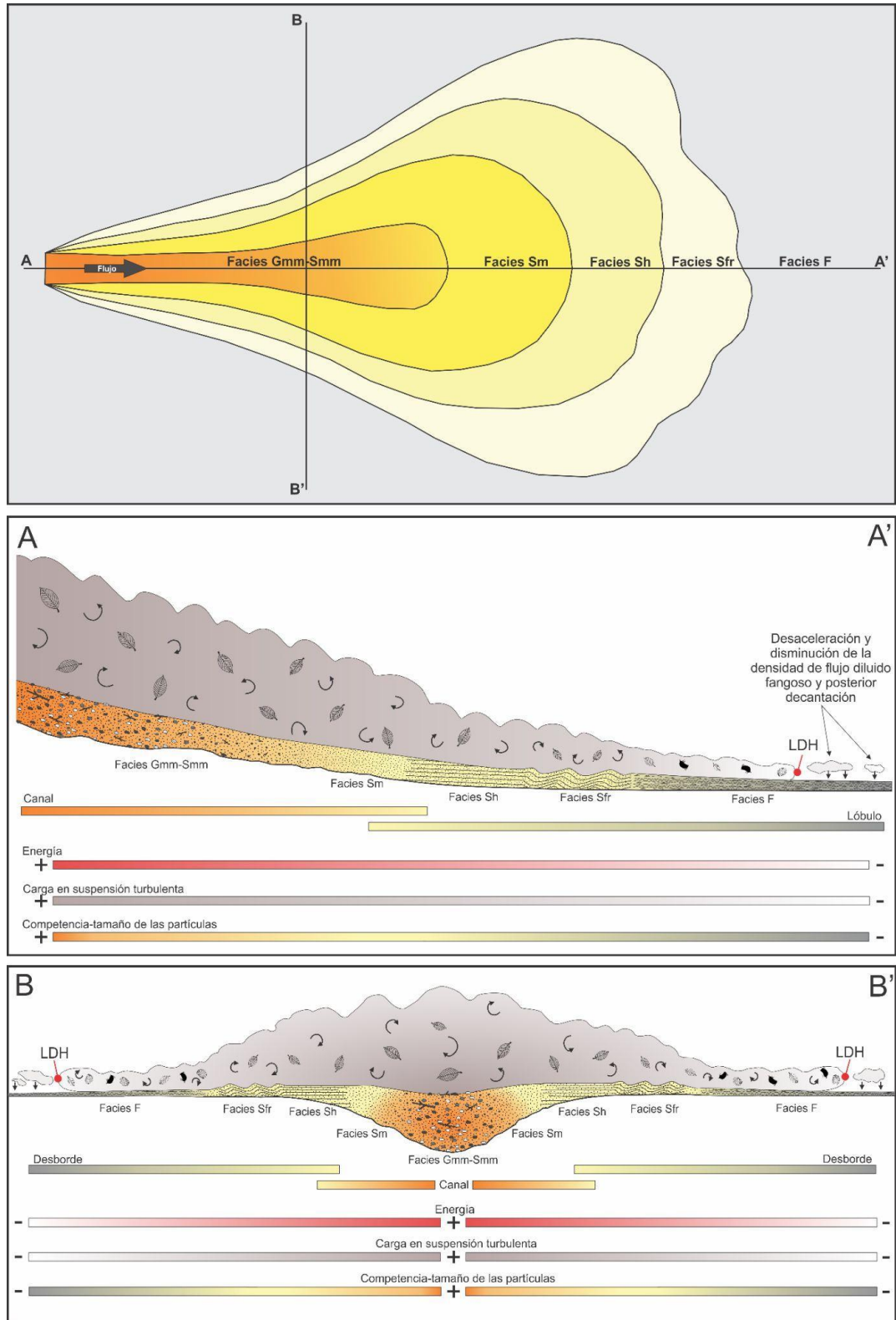


Figura 4.11 Modos de transporte y acumulación de restos de organismos a partir de flujos hiperpícnicos en ambiente lacustre profundo. Las facies relacionadas con canales hiperpícnicos representan las facies con mayor energía y pueden

acumular partículas de mayor densidad, como fragmentos de troncos y madera. Las facies menos energéticas relacionadas con depósitos de desborde y de lóbulos acumulan los restos de menor densidad y tamaño, como fragmentos de hojas, ostrácodos, camarones almeja y escamas sueltas.

Tafofacies FB6 (TF-FB6): Esta tafofacies se caracteriza por depósitos tabulares de areniscas muy finas y limolitas masivas de tonalidades gris verdoso (facies F(S)pg). Esta litología conserva pequeñas raíces carbonizadas (EP-G).

Interpretación: La coloración de las rocas, junto a la preservación de las raíces carbonizadas, sugiere condiciones reductoras en el ambiente. Este tipo de preservación de raíces carbonizadas sugiere anegamiento o condiciones persistentes de saturación en agua de los paleosuelos (Kraus y Hasiotis). Los procesos pedogénicos y el crecimiento de raíces en el sustrato podrían haber sido responsables de la obliteración de las estructuras sedimentarias, donde solo se conservan los vestigios de crecimiento de plantas por sus raíces fosilizadas (**Fig 4.12**).

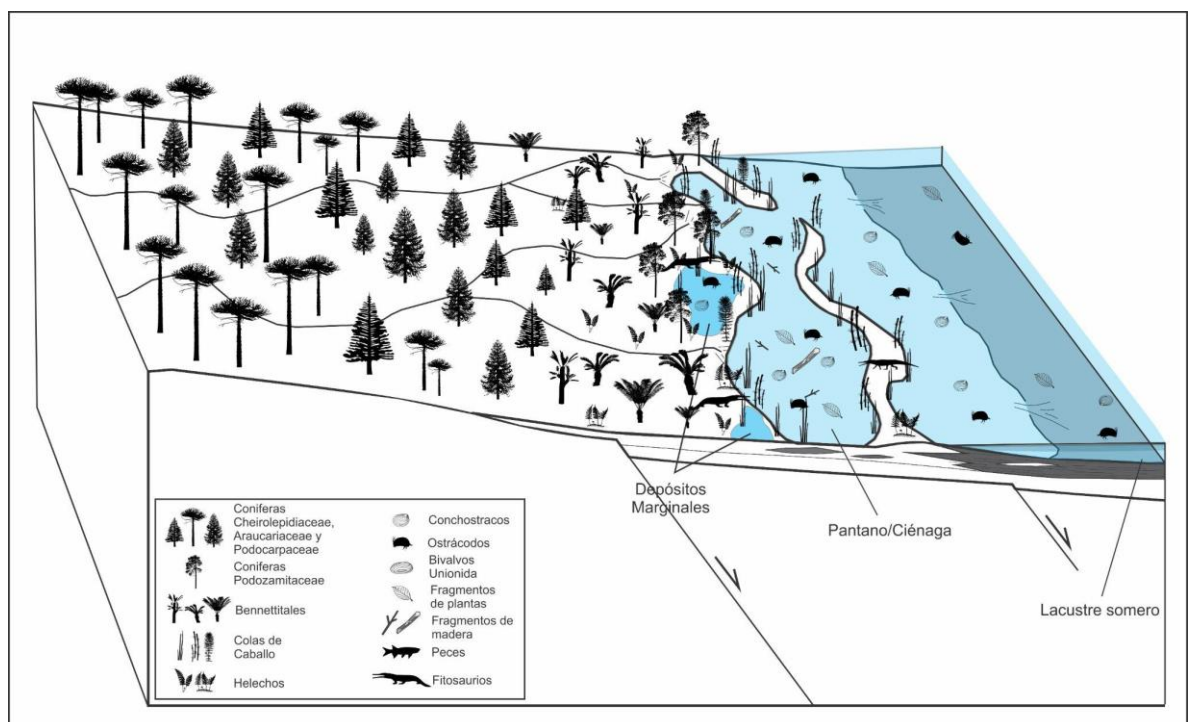


Figura 4.12 Reconstrucción paleoambiental del ecosistema de las formaciones Bocas y Montebel donde se muestran los subambientes lacustre somero, pantano y lacustre marginal y sus respectivas acumulaciones de organismos.

3.3.2 Tafofacies de la Formación Montebel

Tafofacies FM1 (TF-FM1): Esta tafofacies está caracterizada por capas tabulares de fangolitas oscuras con microestructuras (Facies F). En esta litología se encuentran los estilos preservacionales briznas (EP-A), restos de plantas muy fragmentadas (EP-B), valvas desarticuladas y fragmentadas de camarones almeja (EP-K) y moldes de ostrácodos (EP-M).

Interpretación: La presencia de restos vegetales muy fragmentados (EP-B) sugiere un transporte prolongado y una fuerte degradación mecánica, coherentes con su naturaleza frágil. Interpretamos

estos materiales como restos vegetales incorporados por sistemas fluviales y/o deltaicos que alcanzaron el cuerpo lacustre a través de flujos hiperpícnicos capaces de trasladar material vegetal hacia zonas profundas. Dichos flujos también pueden incorporar otras partículas en su recorrido (restos de conchostracos y ostrácodos), transportando y depositando conjuntamente estos organismos (**Fig 4.11**).

Por su parte, interpretamos las briznas de materia orgánica como aportes adicionales de sistemas fluviales y/o deltaicos. Sin embargo, su distribución aleatoria en vista de planta, junto con la moderada a buena selección, sugiere una acumulación por decantación del material, en fondos de baja energía de ambientes lacustres profundos (**Fig 4.11**).

Tafofacies FM2 (TF-FM2): Esta tafofacies se define por capas de limolitas y limolitas ligeramente arenosas (facies FSm), que contienen fragmentos de plantas parcialmente articuladas (EP-C), valvas de camarones almeja completas o parcialmente fragmentadas (EP-L), así como moldes de ostrácodos y bivalvos (EP-M y EP-O).

Interpretación: Por su naturaleza frágil, las plantas parcialmente articuladas indican un transporte muy limitado. Esto sugiere que procedían de la vegetación que rodeaba el cuerpo lacustre: las hojas caían directamente al agua y luego se depositaban en un ambiente de baja energía, sin experimentar una desarticulación significativa.

Por otra parte, la presencia de valvas completas de conchostracos y bivalvos, junto con moldes de ostrácodos, indica que estos organismos habitaron en estos ambientes lacustres de baja energía. Sus restos se acumularon en el fondo con un transporte mínimo, coherente con condiciones tranquilas que favorecen la preservación de elementos completos (**Fig 4.11 y 4.12**).

Tafofacies FM3 (TF-FM3): Esta tafofacies se caracteriza litológicamente por capas muy gruesas de limolitas y areniscas muy finas gris verdoso (facies F(S)pg) con desarrollo de rizohalos color amarillento-anaranjado (EP-F), rizolitos carbonizados (EP-G) y esporádicos restos de camarones almeja (EP-L).

Interpretación: La presencia de evidencias de raíces indica el crecimiento *in situ* de plantas, acompañado del desarrollo de procesos pedogenéticos. La conservación de rizohalos de tonalidades amarillas, en asociación con raíces carbonizadas, sugiere condiciones reductoras. Estas características son típicas de suelos mal drenados, permanentemente saturados de agua. En conjunto con la presencia esporádica de restos de camarones almeja, se infiere que estos paleosuelos estaban constantemente anegados, lo que habría permitido el establecimiento de estos invertebrados y la posterior acumulación de sus restos en el fondo (**Fig 4.12**).

Tafofacies FM4 (TF-FM4): Litológicamente está representada por lodolitas y areniscas muy finas beige y marrón rojizas (Facies F(S)pr). En estas litologías es común la presencia de camarones almeja (EP-L), ostrácodos (MP-M) y dientes asociados a posibles fitosaurios (MP-J).

En estas facies se identifica la presencia de halos de raíces con rizohalos que muestran tonos marrón-rojizos (MP-F).

Interpretación: Esta tafofacies se desarrolla en ambientes lacustres marginales, representados por cuerpos de agua muy someros como estanques o zonas encharcadas (*marginal ponded water bodies*), con evidencia de colonización y crecimiento *in situ* de plantas, indicada por la presencia de rizohalos marrón rojizos. Las características de coloración de estos rizohalos sugieren condiciones moderadamente bien drenadas, con un mayor potencial oxidante. La presencia conjunta de restos de invertebrados y de dientes atribuidos a posibles tetrápodos semiacuáticos (fitosaurios), con escasas evidencias de transporte, indica que estos organismos convivían en estos cuerpos de agua someros marginales, donde posteriormente sus restos se acumularon en el fondo (Fig 4.12).

3.4. Análisis tafofacial

La reconstrucción de comunidades biológicas antiguas requiere una comprensión detallada tanto de las vías tafonómicas como de los entornos sedimentarios donde se encuentran los fósiles (Behrensmeyer, 1991; Spicer, 1991; Martin, 1999). Dado que las condiciones ambientales influyen directamente en el potencial de preservación, los diferentes ambientes o entornos deposicionales tienden a producir firmas tafonómicas distintivas. Para el caso de los registros lacustres de las formaciones Bocas y Montebel, cada uno de los subambientes identificados en las sucesiones está relacionado con tafofacies específicas. Así mismo, se evidencia que estos sistemas lacustres, debido a su sensibilidad a las fluctuaciones ambientales, tienden a generar facies que varían rápidamente en el espacio y el tiempo, lo cual influye significativamente en los modos de preservación fósil.

El ambiente lacustre profundo está representado por las tafofacies TF-FB1, TF-FB2 y TF-FB3 en la Formación Bocas y TF-FM1 en la Formación Montebel. El transporte y acumulación de los restos fósiles están controlados principalmente por el ingreso de partículas a través de flujos hiperpícnicos provenientes de sistemas fluviales y/o deltaicos, los cuales también incorporan materiales disponibles a su paso. Adicionalmente, se produce la decantación de restos orgánicos que permanecen en suspensión en la columna de agua hasta depositarse en el fondo lacustre (Fig. 4.11). También se considera que partículas de pequeño tamaño, como fragmentos de plantas, granos de polen, pueden ser transportadas por el viento hasta la superficie del lago y posteriormente decantar hacia sus zonas más profundas.

Los ambientes lacustres someros de aguas abiertas están representados por la tafofacies TF-FB4 en la Formación Bocas y TF-FM2 en la Formación Montebel. Estas tafofacies se desarrollan en contextos de baja energía donde decantan fragmentos de plantas con un bajo transporte aportados

por la vegetación circundante, junto con restos de invertebrados, como camarones almeja, ostrácodos y bivalvos, que habitan en estas aguas tranquilas (**Fig. 4.11**).

Por su parte, los ambientes pantanosos caracterizados por zonas restringidas de baja energía están representados por la tafofacies TF-FB5 en la Formación Bocas. Esta se caracteriza por la acumulación de grandes cantidades de material orgánico derivado de la vegetación circundante, así como restos de invertebrados, principalmente camarones almeja y ostrácodos, que habitan en estas áreas anegadas (**Fig. 4.12**).

Finalmente, las zonas marginales lacustres, caracterizadas por las tafofacies TF-FB6 en la Formación Bocas y TF-FM4 en la Formación Montebel, están asociadas al crecimiento de plantas en áreas sujetas a anegamiento constante. En estos cuerpos de agua muy someros coexistieron invertebrados, como camarones almeja y ostrácodos, junto con tetrápodos semiacuáticos, como los fitosaurios, cuyos restos se acumularon en estas zonas encharcadas (**Fig. 4.12**).

Bibliografía

- Archangelsky, S. (1970). Fundamentos de Paleobotánica. *Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Serie Técnica y Didáctica*, 10, 1–374.
- Astrop, T. I., Sahni, V., Blackledge, T., y Stark, A. Y. (2015). Mechanical properties of the chitin-calcium-phosphate “clam shrimp” carapace (Branchiopoda: Spinicaudata): implications for taphonomy and fossilization. *Journal of Crustacean Biology*, 35(2), 123–131. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002332>
- Behrensmeyer, A. K. (1991). Terrestrial vertebrate accumulations. In P. A. Allison y D. E. G. Briggs (Eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record: Topics in Geobiology* (Vol. 9, pp. 291–335). Plenum Press.
- Bolles, E. B. (1997). Galileo’s Commandment: An anthology of Great Science Writing.
- Campbell, I. D. (1999). Quaternary pollen taphonomy: examples of differential redeposition and differential preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(1–4), 245–256. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00204-1](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00204-1)
- Colombi, C. E., y Parrish, J. T. (2008). Late Triassic Environmental Evolution in Southwestern Pangea: Plant Taphonomy of the Ischigualasto Formation. *PALAIOS*, 23(12), 778–795. <https://doi.org/10.2110/palo.2007.p07-101r>
- Colombi, C. E., Rogers, R. R., y Alcober, O. A. (2012). Vertebrate taphonomy of the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(sup1), 31–50. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.809285>
- Demko, T. M. (1995). Taphonomy of fossil plants in the Upper Triassic Chinle Formation [Ph.D.]. University of Arizona.
- Demko, T. M., Dubiel, R. F., y Totman Parrish, J. (1998). Plant taphonomy in incised valleys: Implications for interpreting paleoclimate from fossil plants. *Geology*, 26(12), 1119. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1998\)026<1119:PTIIVI>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1998)026<1119:PTIIVI>2.3.CO;2)

- Ferguson, D. K. (1985). The origin of leaf-assemblages — new light on an old problem. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46(1–2), 117–188. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(85\)90041-7](https://doi.org/10.1016/0034-6667(85)90041-7)
- Fielding, C. R., y Alexander, J. (2001). Fossil trees in ancient fluvial channel deposits: evidence of seasonal and longer-term climatic variability. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 170(1–2), 59–80. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00227-9](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00227-9)
- Gastaldo, R. A., Ferguson, D. K., Walther, H., y Rabold, J. M. (1996). Criteria to distinguish parautochthonous leaves in tertiary alluvial channel-fills. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 91(1–4), 1–21. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)00071-2](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)00071-2)
- Gastaldo, R. A., y Staub, J. R. (1999). A mechanism to explain the preservation of leaf litter lenses in coals derived from raised mires. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(1–4), 1–14. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00188-6](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00188-6)
- Gupta, N. S., y Pancost, R. D. (2004). Biomolecular and Physical Taphonomy of Angiosperm Leaf During Early Decay: Implications for Fossilization. *PALAIOS*, 19(5), 428–440. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2004\)019<0428:BAPTOA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2004)019<0428:BAPTOA>2.0.CO;2)
- Kraus, M. J., y Hasiotis, S. T. (2006). Significance of Different Modes of Rhizolith Preservation to Interpreting Paleoenvironmental and Paleohydrologic Settings: Examples from Paleogene Paleosols, Bighorn Basin, Wyoming, U.S.A. *Journal of Sedimentary Research*, 76(4), 633–646. <https://doi.org/10.2110/jsr.2006.052>
- Mancuso, A. C., y Marsicano, C. A. (2008). Paleoenvironments and taphonomy of a Triassic lacustrine system (Los Rastros Formation, central-western Argentina). *PALAIOS*, 23(8), 535–547. <https://doi.org/10.2110/palo.2007.p07-064r>
- Martin, R. E. (1999). *Taphonomy: a process approach*. Cambridge University Press.
- Mustoe, G. E. (2017). Wood Petrification: A New View of Permineralization and Replacement. *Geosciences*, 7(4), 119. <https://doi.org/10.3390/geosciences7040119>
- Rogers, R. R. (1994). Collecting taphonomic data from vertebrate localities. In P. Leigi y P. May (Eds.), *Vertebrate Paleontological Techniques* (pp. 47–58). Cambridge University Press.
- Spicer, R. A. (1989). The Formation and Interpretation of Plant Fossil Assemblages. *Advances in Botanical Research*, 16, 95–191. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(08\)60240-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)60240-2)
- Spicer, R. A. (1991). Plant taphonomic processes. In *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record* (Vol. 9, pp. 72–108).
- Spicer, R. A., y Greer, A. G. (1986). Plant taphonomy in fluvial and lacustrine systems. *Series in Geology, Notes for Short Course*, 15, 10–26.
- Spicer, R. A., y Wolfe, J. A. (1987). Plant taphonomy of late Holocene deposits in Trinity (Clair Engle) Lake, northern California. *Paleobiology*, 13(2), 227–245. <https://doi.org/10.1017/S0094837300008770>
- Taylor, T. N., y Taylor, E. L. (1993). *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Taylor, T. N., Taylor, E. L., y Krings, M. (2009). *Paleobotany, The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Academic Press.

Capítulo V: Bioestratigrafía

“El tiempo es la sustancia de la que estoy hecho.

*El tiempo es un río que me lleva, pero yo soy el río; es un tigre que me devora,
pero yo soy el tigre; es un fuego que me consume, pero yo soy el fuego”*

Jorge Luis Borges

1. Introducción

La edad de las formaciones Bocas y Montebel ha sido tema de debate desde sus primeras propuestas entre las décadas de 1940 y 1960 (e.g., Trumpy, 1943; Alvarado y Del Río, 1944; Langenheim, 1960; Cediel, 1968; Trapp, 1968). Langenheim (1960) propuso una edad carbonífera (Pensilvaniano) para la Formación Bocas, basada en paleoflora de su localidad tipo, aunque advirtió sobre el mal estado de preservación del material. Asimismo, Trapp (1968) la asocia al Carbonífero, y Cediel (1968) desde el Devónico Medio hasta el Pérmico medio.

No obstante, los trabajos cartográficos y bioestratigráficos posteriores de Ward et al. (1973) y Rabe (1977) en el norte de Bucaramanga demostraron que gran parte de la fauna atribuida inicialmente a la Formación Bocas, utilizada para sustentar edades paleozoicas, no proviene de afloramientos de dicha unidad. La fauna citada por Trumpy (1943), Alvarado y Del Río (1944), Trapp (1968) y Cediel (1968) corresponde actualmente a las diferenciadas formaciones Floresta (Devónico Medio–Superior) y Diamante (Pérmico). La complejidad estructural de la región y la exposición limitada de los afloramientos favorecieron estas confusiones, lo que llevó a que la delimitación de las unidades litoestratigráficas dependiera casi exclusivamente del contenido fósil o un control de campo detallado (Remy et al., 1975; Rabe, 1977).

Los estudios estratigráficos y paleontológicos realizados en la localidad tipo de la Formación Bocas han propuesto edades ligeramente diferentes, pero todas dentro del Mesozoico. Estas propuestas incluyen una edad triásica (Ward et al., 1973), un rango más restringido dentro del Triásico Tardío (Alarcón y Rodríguez, 2019; Alarcón et al., 2020), Jurásico Temprano (Remy et al., 1975; Rabe, 1977) o una posición transicional entre el Triásico Tardío y el Jurásico Temprano (Maze en Tasch, 1987; Toro-Toro et al., 2021).

Por su parte, para la Formación Montebel, existe mayor consenso sobre su edad, que se asigna al Triásico Tardío de acuerdo a su contenido de invertebrados (Olsson en Trumpy, 1943; Bock, 1953a,b) o una transición entre el Triásico Tardío–Jurásico Temprano sugerida por los invertebrados y la paleoflora (Langenheim, 1960; Geyer, 1973).

Esta diversidad de interpretaciones pone en evidencia las dificultades históricas para establecer una cronología precisa de ambas unidades. Entre los principales factores limitantes se encuentran la escasez de fósiles con alto valor bioestratigráfico, la pobre preservación de algunos ejemplares y la falta de información confiable sobre la posición estratigráfica exacta de muchos de los hallazgos. En este contexto, se hace necesario el desarrollo de estudios bioestratigráficos detallados que contribuyan a resolver las incertidumbres temporales y estratigráficas asociadas a estas formaciones.

2. Metodología de trabajo

Para el análisis bioestratigráfico de los camarones almeja se siguieron las propuestas de biozonas de las cuencas del Triásico Superior del Supergrupo Newark (USA), Cuenca Germánica (Alemania) y Cuenca Argana (Marruecos), establecidas en los trabajos de Kozur y Weems (2005, 2007, 2010, 2011) y Weems y Lucas (2015). Las divisiones del tiempo geológico para el Triásico Superior (**Fig 5.1**) se adoptaron siguiendo la propuesta de Lucas (2013, 2018a), Ogg et al. (2020) y Hounslow y Lucas (2023).

Para la bioestratigrafía de los ejemplares de macro y microflora se siguieron las temporalidades de la paleoflora reportada en las principales cuencas triásicas del Supergrupo Newark (USA), Chinle (USA), Europa y México (e.g., Ash, 1969, 1970, 1973, 1989; Weber y Zamudio-Varela, 1995; Weber, 1997; Axsmith, 2009; Kustatscher *et al.*, 2018).

En la bioestratigrafía de los paleovertebrados se siguieron las temporalidades de los principales grupos de tetrápodos y peces de las cuencas triásicas del Supergrupo Newark (USA) y Chinle (USA; e.g., Olsen, 1988, 2010; Lucas, 2018b; **Fig 5.3**).

SERIES	STAGES/ substages		NDS 82	DNAG 83	EX 88	GTS 89	Odin & Odin	SEPM 95	GTS2004	GTS2012	GTS2020	
			Odin et al. 1982	Kent & Grad- stein 1983	Haq et al. 1987	Harland et al. 1990	1993	Gradstein et al. 1995				
UPPER TRIASSIC	RHAETIAN STAGE		204±4	Sinemurian 204	201	203.5	Hettangian 205	Hettangian 201.9±3.9	Rhaetian 203.6	Hettang 201.3	Hettang 201.4	
		Sevatian substage	~205.7 Ma		Hettangian 208	Hettangian 208	Rhaet. 209.5	Rhaetian 209.6±4.1		Rhaetian 209.5	Rhaetian 205.7	
	NORIAN STAGE	Alaunian substage	~214 Ma	Late Triassic	Norian	Hettangian 210	Norian	Norian	Norian	Norian	Norian	Norian
		Lacian substage	~217.5 Ma		Norian	Rhaetian 215/217	Norian	Norian	Norian	Norian	Norian	Norian
		Tuvalian substage	~227.3 Ma		Norian	Norian	Norian	Norian	Norian	Norian	Norian	Norian
	CARNIAN STAGE	Carnian	~229±5 Ma		Carnian	225	Carnian	Carnian	Carnian	Carnian	Carnian	
			~233.5 Ma	Middle Triassic	Ladinian 230	Ladinian 231	Ladinian 235	Ladinian 230	Ladinian	Ladinian	Ladinian	
		Julian substage	~237 Ma	Early Triassic	Anisian 235	Anisian 236	Ladinian 235	Anisian	Anisian	Anisian	Anisian	
	M. TR.	LADINIAN STAGE			Scythian	Anisian 240	Ladinian 239.5	Scythian	Anisian	Anisian	Ladinian	Ladinian
					Induan	Scythian 245	Scythian 245	Induan	Anisian	Anisian	Anisian	Anisian
					Induan 250	Induan	Induan	Induan	Induan	Induan	Induan	

Figura 5.1 Tabla de tiempo y subdivisiones del Triásico Superior adoptadas para este trabajo (GTS 2020). Tomada y modificada de Hounslow y Lucas (2023)

3. Resultados

3.1. Bioestratigrafía

La paleontología de las formaciones Bocas y Montebel está representada por una asociación diversa de fauna y flora. Entre los taxones más destacados se encuentra una paleoflora dominada por filicopsidas (helechos), pteridospermas (*seed ferns*), bennettitales, coníferas y sphenopsidas. Además, se han identificado vestigios de vertebrados, aunque en menor proporción, representados por peces actinopterygios (Actinopterygii) y dientes de arcosaurios, posiblemente de fitosaurios (para más detalles ver Capítulo III, Paleontología sistemática). Respecto a los invertebrados, aparece una abundante fauna, compuesta por camarones almeja, ostrácodos (Suborden Darwinulocopina) y bivalvos (Familia Unionidae; para más detalles ver Capítulo III, Paleontología Sistemática)

3.1.1 Paleoflora

Las plantas representan un importante elemento fósil dentro de la Formación Bocas, aunque la mayoría de los ejemplares se preservan de manera fragmentaria. Entre los restos de macroflora reconocibles, *Piazopteris branneri* es el taxón más común; su registro documentado abarca desde el Jurásico Temprano? hasta el Cretácico Temprano (e.g., Delevoryas y Srivastava, 1981; Pons, 1982; Areces-Mallea, 1991; Hu y Taylor, 2014). Por su parte, el género *Pagiophyllum* sp. presenta un rango bioestratigráfico considerablemente amplio, extendiéndose gran parte del Mesozoico, desde el Triásico Tardío hasta el Cretácico Tardío (Taylor *et al.*, 2009).

De manera similar, la microflora identificada en esta investigación para la Formación Bocas, compuesta por *Dictyophyllidites* sp. y cf. *Classopollis* sp., también presenta rangos estratigráficos extensos. El género *Dictyophyllidites* se asocia posiblemente con esporas de helechos de las familias Dipteridaceae y Matoniaceae (Balme, 1995), cuyo registro fósil se extiende desde el Triásico, conservándose en la actualidad algunos géneros de las familias (van Konijnenburg-van Cittert, 1993). Por su parte, *Classopollis* está vinculado al polen de coníferas de la familia Cheirolepidiaceae (Balme, 1995), cuyos representantes abarcan desde el Triásico Tardío hasta el Paleoceno (Taylor *et al.*, 2009; Barreda *et al.*, 2012; Smith *et al.*, 2024).

De acuerdo al contenido paleoflorístico de la Formación Bocas y rangos bioestratigráficos de la asociación, esta abarca desde el Jurásico Temprano? hasta el Cretácico Temprano (**Fig 5.2**).

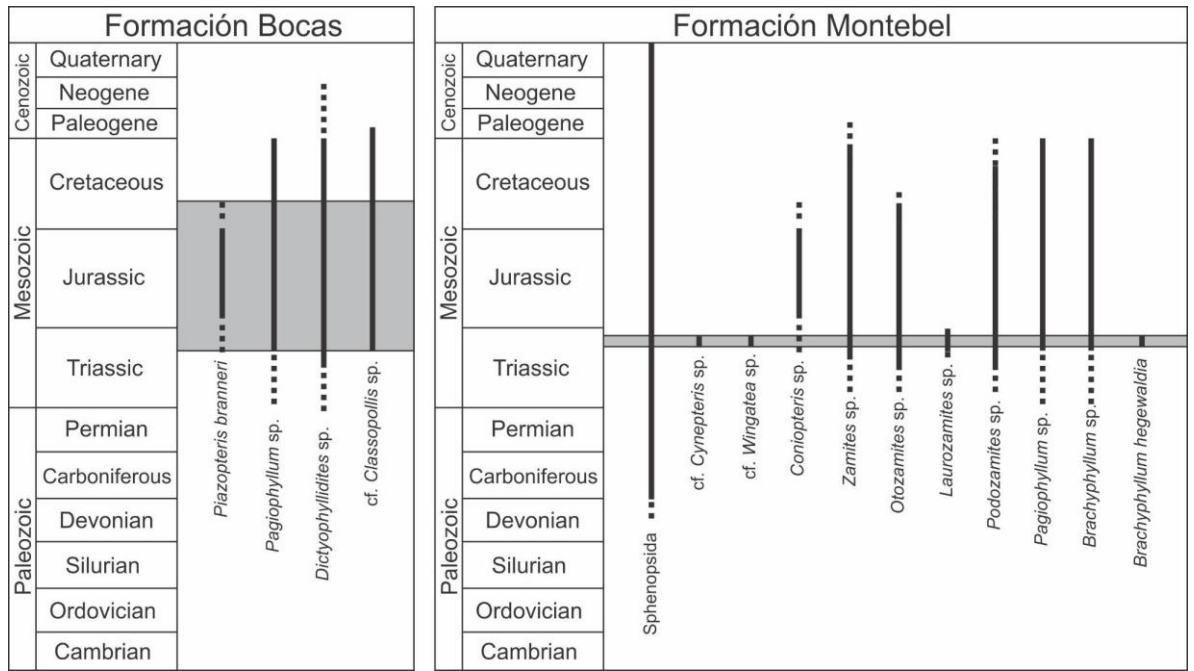


Figura 5.2 Rangos bioestratigráficos y asociación de paleoflora de las formaciones Bocas y Montebel.

En comparación con la Formación Bocas, la Formación Montebel presenta una mayor diversidad de macroflora. En ella se han identificado taxones como *cf. Cynepteris sp.*, *cf. Wingatea sp.*, *Coniopteris sp.*, *Onychiopsis cf. psilotoides*, *Pecopteris sp.*, *Zamites sp.*, *Otozamites sp.*, *Laurozamites sp.*, *Podozamites sp.*, *Pagiophyllum sp.*, *Brachyphyllum sp.* y *Brachyphyllum hegewaldia* (ver Capítulo III: Paleontología Sistemática)

Es particularmente relevante que tres taxones de esta unidad presentan alto valor bioestratigráfico: *cf. Cynepteris sp.*, *cf. Wingatea sp.* y *Brachyphyllum hegewaldia*, los cuales han sido reportados exclusivamente en la Formación Chinle del suroeste de Estados Unidos (Nuevo México y Arizona) (Ash, 1969, 1973; Axsmith, 2009). La edad de la Formación Chinle ha sido establecida para el Triásico Tardío (Noriano) mediante diversos enfoques, incluyendo bioestratigrafía basada en paleoflora y tetrápodos, dataciones U-Pb en circones y magnetoestratigrafía (e.g., Lucas et al., 1997; Kent et al., 2017, 2018, 2019; Rasmussen et al., 2021). En consecuencia, la presencia de esta asociación paleoflorística en la Formación Montebel sugiere que esta unidad también corresponde al Triásico Superior (Noriano; **Fig 5.2**).

3.1.2. Paleovertebrados

Los registros de vertebrados en las formaciones Bocas y Montebel son escasos, lo que dificulta una caracterización detallada de su diversidad faunística. Sin embargo, dentro de la Formación Bocas, se destaca la presencia de escamas gruesas de tipo ganoideo, atribuibles a peces actinopterygios (Actinopterygii). Estas escamas presentan una morfología similar a la reportada en peces del Triásico Superior del Supergrupo Newark en Estados Unidos, donde el género

Semionotus es uno de los representantes más característicos (Olsen, 1988, 2010). A pesar de esta similitud, el material disponible para la Formación Bocas no permite una identificación más allá del nivel de Actinopterygii, lo que limita su potencial taxonómico y bioestratigráfico (**Fig 5.3 A**).

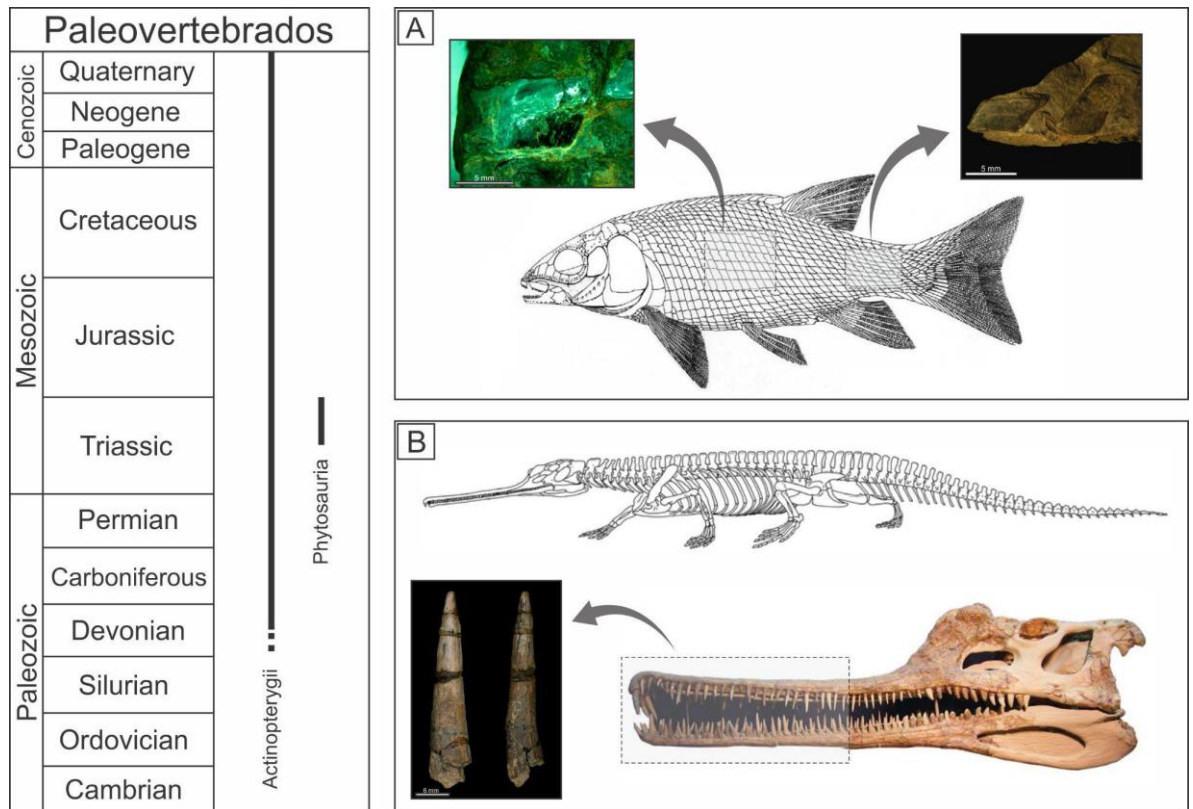


Figura 5.3 Rangos bioestratigráficos y asociación de paleovertebrados de las formaciones Bocas y Montebel. (A) Ilustración de *Semionotus*, uno de los géneros más representativos de peces actinopterygios en las cuencas continentales del Supergrupo Newark en USA. Posibles zonas de proveniencia de escamas ganoideas del cuerpo de un pez actinopterygrio reportadas en la Formación Bocas. Figura tomada y modificada de Olsen (2010). (B) Reconstrucción esqueletal y cráneo del género de fitosaurio *Angistorhinus* (Stocker y Butler, 2013). Nótese la similitud entre los dientes anteriores del fitosaurio y el ejemplar descrito de la Formación Montebel.

Por su parte, para la Formación Montebel se ha identificado la presencia de un diente aislado que podría pertenecer a un fitosaurio, lo que representa un hallazgo de mayor relevancia bioestratigráfica. Los fitosaurios fueron arcosaurios semiacuáticos con una distribución temporal restringida al Mesozoico temprano, específicamente del Triásico Medio al Triásico Tardío, antes de su extinción durante la crisis global del límite Triásico-Jurásico (Stocker y Butler, 2013; Stocker et al., 2017). Su desaparición coincide con la extinción de otros grupos de arcosaurios y marca un punto clave en la reestructuración ecológica del ecosistema continental triásico. No obstante, la identificación definitiva del diente de la Formación Montebel como perteneciente a un fitosaurio es incierta debido al alto grado de homoplasia presente en la dentición de los reptiles triásicos (**Fig 5.3 B**). Aun así, la presencia de este diente adquiere una importancia paleontológica

significativa, ya que constituye la primera evidencia documentada de un arcosaurio triásico en el norte de Sudamérica.

3.1.3. Camarones almeja (conchostracos)

Los espinicaudados, comúnmente denominados conchostracos (parfilético) o camarones almeja (*clam shrimps*), son pequeños crustáceos branquiópodos de cuerpo corto, caracterizados por un caparazón bivalvo de quitina ligeramente mineralizado. Este caparazón suele ser el único elemento preservado en el registro geológico, lo que ha facilitado su identificación y estudio (Tasch, 1969, 1987; Scholze y Schneider, 2015; Hethke y Weeks, 2020). En las formaciones Bocas y Montebel, los camarones almeja representan los fósiles más prominentes y/o abundantes, distribuidos a lo largo de estas sucesiones sedimentarias. Además, la similitud en la composición taxonómica de ambas formaciones resalta su relevancia como elemento clave para su interpretación bioestratigráfica.

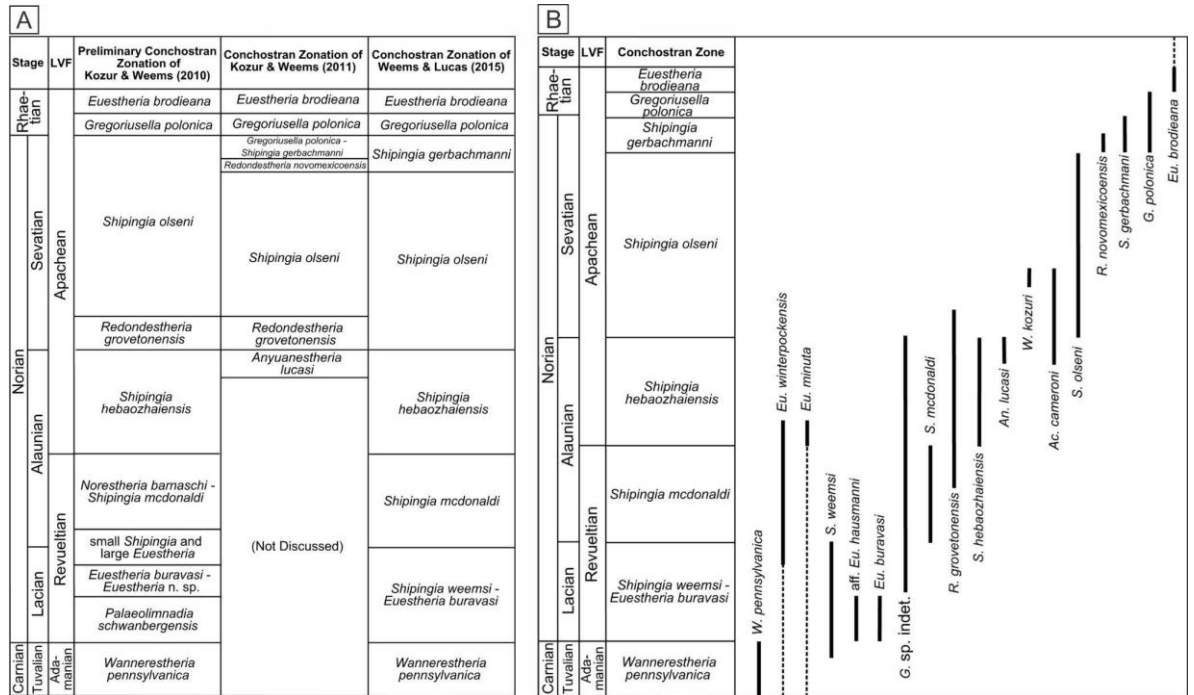


Figura 5.4 (A) Biozonas de camarones almeja para el Noriano (Triásico Superior) de las cuencas del Supergrupo Newark, Cuenca Germánica y Cuenca Argana (Marruecos). (B) Biozonas y rangos bioestratigráficos de los principales géneros y especies de Noriano para cuencas del Supergrupo Newark, Cuenca Germánica y Cuenca Argana. Figuras tomadas y modificadas de Weems y Lucas (2015).

Los camarones almeja tienen un extenso rango temporal, con registros fósiles desde el Devónico hasta la actualidad (Jones, 1862; Tasch, 1969, 1987; Hegna y Astrop, 2020; Scholze y Schneider, 2015). Su distribución se restringe a ambientes de agua dulce, principalmente en cuerpos acuáticos temporales, como charcas estacionales, aunque también se han reportado en llanuras de inundación, pantanos, zonas litorales de lagos, tundras, cavernas y pequeños lagos permanentes (Webb, 1979; Zhang et al., 1990; Chen y Hudson, 1991; Weeks et al., 2009). Durante el

Mesozoico, los camarones almeja experimentaron una notable diversificación y, en las últimas décadas, han sido ampliamente utilizados como herramientas bioestratigráficas de alta resolución en depósitos continentales. En particular, su utilidad ha sido demostrada en el Triásico Superior de diversas cuencas de rift de Pangea central, como la cuenca Germánica en Europa y los sistemas de rift de los márgenes del Atlántico central en Estados Unidos, Canadá y Marruecos (Supergrupo Newark y Cuenca Argana; Kozur y Weems, 2005, 2007, 2010; Kozur y Bachmann, 2010; Weems y Lucas, 2015; Tourani et al., 2023; **Fig 5.4**). La distribución regional de diferentes especies en estas cuencas convierte a este grupo en excelentes fósiles guía para el Triásico Tardío y en herramientas para correlaciones bioestratigráficas de largo alcance (Kozur y Weems, 2010).

3.1.3.1. Asociación de camarones almeja

El análisis de la asociación de camarones almeja en las formaciones Bocas y Montebel revela una diversidad taxonómica diferenciada en cada unidad litoestratigráfica. En la Formación Bocas, la composición y abundancia relativa de especies es la siguiente: *Howellisaura colombianus* Bock, 1953 (50%), *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, 1976 (28.6%), *Euestheria winterpockensis* Bock, 1953 (18.3%), *Gregoriusella* sp. (1.9%) y *Shipingia olseni* Kozur y Weems, 2005 (1.1%; **Fig 5.5 A**). En la Formación Montebel, la composición está dominada por *Howellisaura colombianus* (56.7%), seguida de *Shipingia hebaozhaiensis* (28.4%) y *Euestheria winterpockensis* (14.9%; **Fig 5.5 B**).

La nueva asociación de camarones almeja descrita en este estudio permite correlacionar las formaciones Bocas y Montebel con la Biozona *Shipingia hebaozhaiensis*, asignada al Noriano medio (Alauniano medio-superior) y definida para la Cuenca Germánica y el Supergrupo Newark (Kozur y Weems, 2005, 2007, 2010; Weems y Lucas, 2015). La especie marcadora de esta biozona, *Shipingia hebaozhaiensis*, se encuentra presente en ambas formaciones junto con *Howellisaura colombianus* y *Euestheria winterpockensis*.

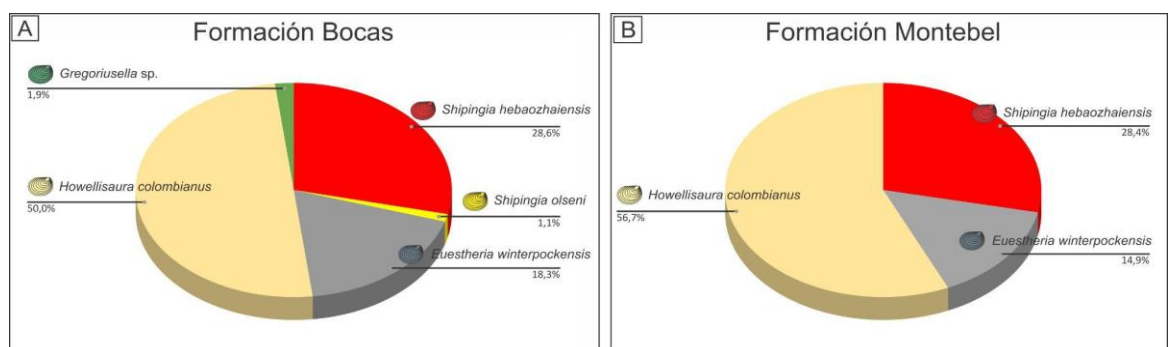


Figura 5.5 (A) Asociación de camarones almeja de la Formación Bocas y sus porcentajes de abundancia. (B) Asociación de camarones almeja de la Formación Montebel y sus porcentajes de abundancia.

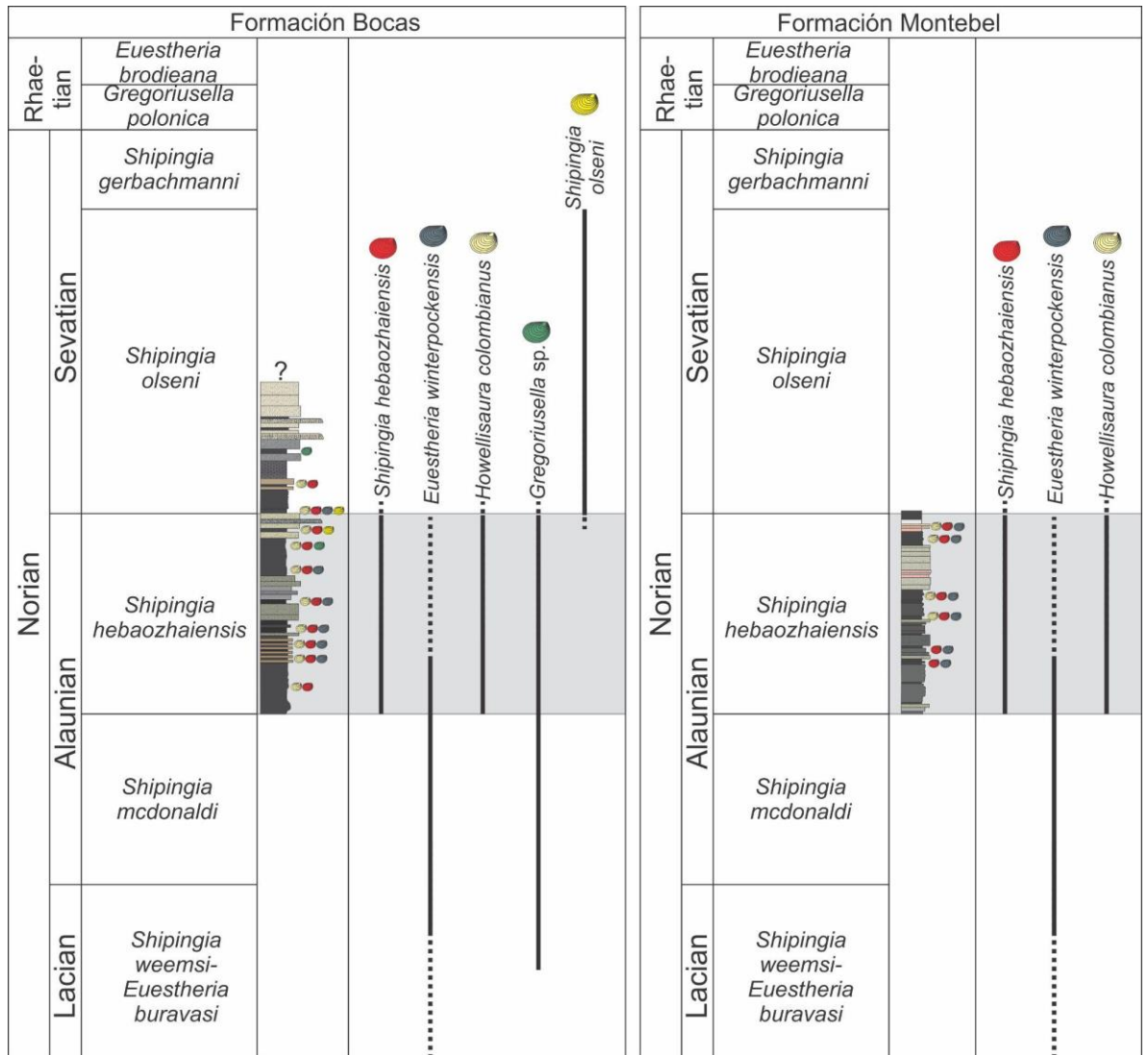


Figura 5.6 Asociación de camarones almeja de las Formaciones Bocas y Montebel y su correlación con las Biozonas propuestas para el Noriano de las cuencas del Supergrupo Newark y Cuenca Germánica.

Adicionalmente, en la parte media-superior de la Formación Bocas se registra la presencia de *Gregoriusella* sp. (Laciaano superior-Alauniano superior) y *Shipingia olseni* (Sevatiano). No obstante, la aparición de *Shipingia olseni* en esta misma sección, en asociación con *Shipingia hebaozhaiensis*, sugiere una transición entre el Alauniano y el Sevatiano (Kozur y Weems, 2005, 2007, 2010). Esta superposición de *S. hebaozhaiensis* y *S. olseni* también ha sido documentada en el Miembro Groveton (Formación Bull Run) de la Cuenca Culpeper del Supergrupo Newark, donde se reporta aparición más temprana de *S. olseni*, interpretada como la transición entre el Alauniano y el Sevatiano (Kozur y Weems, 2005, 2007, 2010). Esto sugiere que la superposición de *S. hebaozhaiensis* y *S. olseni* en la parte superior del segmento inferior de la Formación Bocas marcaría la transición entre el Alauniano y el Sevatiano, y que el segmento superior podría extenderse al Sevatiano (Noriano superior; **Fig 5.6**).

3.2. Implicancias bioestratigráficas

Las nuevas interpretaciones sobre la edad de las formaciones Bocas y Montebel presentadas en este trabajo tienen implicancias significativas en los rangos bioestratigráficos de algunos taxones de plantas y camarones almeja identificados en estas unidades. En el caso de la Formación Bocas, la especie *Piazopteris branneri* ha sido previamente reportada en sucesiones sedimentarias que abarcan desde el Jurásico Temprano hasta el Cretácico Temprano (Lorch, 1967; Ash, 1972; Delevoryas y Srivastava, 1981; Pons, 1982; Areces-Mallea, 1991; Hu y Taylor, 2014). No obstante, la bioestratigrafía de alta resolución proporcionada por la asociación de camarones almeja en la Formación Bocas permite restringir su edad al Noriano medio (Alauniano medio-tardío). En consecuencia, el rango temporal de *Piazopteris branneri* se extiende ahora desde el Noriano medio (Triásico Tardío) hasta el Cretácico Temprano. La presencia de *Piazopteris branneri* en la Formación Bocas representa el registro más antiguo conocido para la especie, lo cual sugiere que la familia Matoniaceae estuvo representada por al menos dos géneros (*Phlebopteris* y *Piazopteris*) durante el Triásico Tardío.

Por su parte, *Howellisaura colombianus*, descrita por Bock (1953a,b) en la Formación Montebel y originalmente atribuida de manera general al Triásico Superior, aparece asociada en las formaciones Bocas y Montebel con *Shipingia hebaozhaiensis*. Esta asociación permite restringir el biocron de *H. colombianus* al Alauniano medio-superior (Noriano medio). Adicionalmente, la presencia de *Euestheria winterpockensis* junto con *Shipingia olseni* y *Shipingia hebaozhaiensis* en la Formación Bocas sugiere que el rango bioestratigráfico de *E. winterpockensis* podría ser ligeramente más amplio de lo previamente considerado, y podría abarcar desde el Carniano inferior hasta la transición entre el Alauniano y el Sevatiano.

Bibliografía

- Alarcón, C. M., Clavijo-Torres, J., Mantilla-Figueroa, L. C., y Rodríguez, J. G. (2020). Nueva propuesta de edades para el registro sedimentario de las formaciones Bocas y Jordán y su relación con el desarrollo de la actividad magmática del Grupo Plutónico de Santander (Cordillera Oriental, Colombia). *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(173), 1137–1151. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1208>
- Alarcón, C. M., y Rodríguez, J. (2019). Estratigrafía, facies y paleoambiente de sedimentación de la Formación Jordán: un registro fluvio-lacustre con incidencia de actividad volcánica [Tesis de Pregrado]. Universidad Industrial de Santander.
- Alvarado, B., y Del Río, A. (1944). Informe geológico Central Hidroeléctrica del Río Lebrija. Departamento de Santander. *Servicio Geológico Nacional, Informe 33*, 1–36.
- Areces-Mallea, A. E. (1991). Consideraciones paleobiogeográficas sobre la presencia de *Piazopteris branneri* (Pterophyta) en el Jurásico de Cuba. *Revista Española de Paleontología*, 6, 126–134.
- Ash, S. R. (1969). Ferns from the Chinle Formation (Upper Triassic) in the Fort Wingate area, New Mexico. *Geological Survey Professional Paper*, 613-D, 1–69.

- Ash, S. R. (1970). *Pagiophyllum simpsonii*, a New Conifer from the Chinle Formation (Upper Triassic) of Arizona. *Journal of Paleontology*, 44(4), 945–952.
- Ash, S. R. (1972). *Piazopteris branneri* from the lower Jurassic, Egypt. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 13(2), 147–154. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(72\)90041-3](https://doi.org/10.1016/0034-6667(72)90041-3)
- Ash, S. R. (1973). Two New Late Triassic Plants from the Petrified Forest of Arizona. *Journal of Paleontology*, 47(1), 46–53.
- Ash, S. R. (1989). A catalog of Upper Triassic plant megafossils of the western United States through 1988. In A. P. Hunt y S. G. Lucas (Eds.), *Dawn of the Age of Dinosaurs in the American Southwest* (pp. 189–222). Museum of Natural History.
- Axsmith, B. J. (2009). A New *Cynepteris* from the Upper Triassic of Arizona: Potential Implications for the Early Diversification of Schizaealean Ferns. *International Journal of Plant Sciences*, 170(5), 657–665. <https://doi.org/10.1086/597782>
- Balme, B. E. (1995). Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 87(2–4), 81–323. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)93235-X](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)93235-X)
- Barreda, V. D., Cúneo, N. R., Wilf, P., Currano, E. D., Scasso, R. A., y Brinkhuis, H. (2012). Cretaceous/Paleogene Floral Turnover in Patagonia: Drop in Diversity, Low Extinction, and a Classopollis Spike. *PLoS ONE*, 7(12), e52455. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052455>
- Bock, W. (1953a). American Triassic Estherids. *Journal of Paleontology*, 27(1), 62–76.
- Bock, W. (1953b). *Howellisaura*, New Name for *Howellites* Bock. *Journal of Paleontology*, 27(5), 759–759.
- Cediel, F. (1968). El Grupo Girón, una molaza Mesozoica de la Cordillera Oriental. *Boletín Geológico*, 16(3), 5–96.
- Chen, P. J., y Hudson, J. D. (1991). The conchostracan fauna of the great estuarine group, middle Jurassic. *Palaeontology*, 34, 515–545.
- Delevoryas, T., y Srivastava, S. C. (1981). Jurassic plants from the department of Francisco Morazán, central Honduras. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 34(3–4), 345–357. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(81\)90050-6](https://doi.org/10.1016/0034-6667(81)90050-6)
- Geyer, O. (1973). Das Präkretazische Mesozoikum von Kolumbien. *Geologisches Jahrbuch*, 5, 1–156.
- Hegna, T. A., y Astrop, T. I. (2020). The fossil record of the clam shrimp (Crustacea; Branchiopoda). *Zoological Studies*, 59, e43.
- Hethke, M., y Weeks, S. C. (2020). Population density effects on carapace growth in clam shrimp: implications for palaeontological studies. *Zoological Studies*, 59, e33.
- Hounslow, M., y Lucas, S. G. (2023). A proposal for new chronostratigraphic stage subdivisions of the Upper Triassic series. *Albertiana*, 1–9.
- Hu, S., y Taylor, D. W. (2014). Floristics and paleoecology of an Early Cretaceous flora from Jordan. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 55(2), 153–170.
- Jones, R. (1862). A Monograph of the Fossil Estheriae. Palaeontological Society.
- Kent, D. V., Olsen, P. E., Lepre, C., Rasmussen, C., Mundil, R., Gehrels, G. E., Giesler, D., Irmis, R. B., Geissman, J. W., y Parker, W. G. (2019). Magnetostratigraphy of the Entire Chinle Formation (Norian Age) in a Scientific Drill Core From Petrified Forest National Park (Arizona, USA) and Implications for Regional and Global Correlations in the Late Triassic. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 20(11), 4654–4664. <https://doi.org/10.1029/2019GC008474>

- Kent, D. V., Olsen, P. E., y Muttoni, G. (2017). Astrochronostratigraphic polarity time scale (APTS) for the Late Triassic and Early Jurassic from continental sediments and correlation with standard marine stages. *Earth-Science Reviews*, 166, 153–180. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.12.014>
- Kent, D. V., Olsen, P. E., Rasmussen, C., Lepre, C., Mundil, R., Irmis, R. B., Gehrels, G. E., Giesler, D., Geissman, J. W., y Parker, W. G. (2018). Empirical evidence for stability of the 405-kiloyear Jupiter–Venus eccentricity cycle over hundreds of millions of years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(24), 6153–6158. <https://doi.org/10.1073/pnas.1800891115>
- Kozur, H. W., y Bachmann, G. H. (2010). The Middle Carnian Wet Intermezzo of the Stuttgart Formation (Schilfsandstein), Germanic Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 290(1–4), 107–119. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.11.004>
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2005). Conchostracan evidence for a late Rhaetian to early Hettangian age for the CAMP volcanic event in the Newark Supergroup, and a Sevatian (late Norian) age for the immediately underlying beds. *Hallesches Jahrbuch Geowissenschaft*, 27, 21–51.
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2007). Upper Triassic conchostracan biostratigraphy of the continental basins of eastern North America: its importance for correlating Newark Supergroup events with the Germanic Basin and the International Geologic Time Scale. In S. G. Lucas y J. A. Spielmann (Eds.), *The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* (Vol. 41, pp. 137–188).
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2010). The biostratigraphic importance of conchostracans in the continental Triassic of the northern hemisphere. *Geological Society, London, Special Publications*, 334(1), 315–417. <https://doi.org/10.1144/SP334.13>
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2011). Additions to the uppermost Alaunian through Rahetian (Triassic) conchostracan zonation of North America. In *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* (Vol. 53, pp. 295–300).
- Kustatscher, E., Ash, S. R., Karasev, E., Pott, C., Vajda, V., Yu, J., y McLoughlin, S. (2018). Flora of the Late Triassic. In L. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World. Topics in Geobiology* (Vol. 46, pp. 545–622). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_13
- Langenheim, J. H. (1960). Late paleozoic and early mesozoic plant fossils from the Cordillera Oriental of Colombia and correlation of the Giron Formation. *Boletín Geológico*, 8(1–3), 95–132. <https://doi.org/10.32685/0120-1425/bolgeol8.1-3.1960.371>
- Lorch, J. (1967). A Jurassic flora of Makhtesh Ramon, Israel. *Israel Journal Botany*, 16, 131–155.
- Lucas, S. G. (2013). A new Triassic timescale. *The Triassic System. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 61, 366–374.
- Lucas, S. G. (2018a). Late Triassic Terrestrial Tetrapods: Biostratigraphy, Biochronology and Biotic Events. In L. H. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World, Topics in Geobiology* (pp. 351–405). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_10
- Lucas, S. G. (2018b). The Late Triassic Timescale. In L. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World. Topics in Geobiology* (Vol. 46, pp. 1–25). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_1
- Lucas, S. G., Heckert, A. B., Estep, J. W., y Anderson, O. J. (1997). Stratigraphy of the Upper Triassic Chinle group, four corners region. *New Mexico Geological Society Guidebook*, 48, 81–107.
- Ogg, J. G., Chen, Z.-Q., Orchard, M. J., y Jiang, H. S. (2020). The Triassic Period. In *Geologic Time Scale 2020* (pp. 903–953). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824360-2.00025-5>
- Olsen, P. (1988). Paleontology and paleoecology of the Newark Supergroup (early Mesozoic, eastern North America). In W. Manspeizer (Ed.), *Developments in Geotectonics, Triassic-Jurassic Rifting* (pp. 185–230). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-42903-2.50013-0>

- Olsen, P. E. (2010). Fossil great lakes of the Newark Supergroup—30 years later. In *In Field Trip Guidebook, New York State Geological Association: 83rd Annual Meeting, College of Staten Island* (pp. 101–162).
- Pons, D. (1982). Études paléobotanique et palynologique de la Formation Girón (Jurassique Moyen-Crétacé Inférieur) Dans la région de Lebrija, Département de Santander, Colombie. In *Congrés National des Sociétés Savantes* (pp. 53–78).
- Rabe, E. (1977). Zur stratigraphie des ostandinen Raumes von Kolumbien (Lenz-Verlag-Giessen, Ed.). Giessener geologische Schriften.
- Rasmussen, C., Mundil, R., Irmis, R. B., Geisler, D., Gehrels, G. E., Olsen, P. E., Kent, D. V., Lepre, C., Kinney, S. T., Geissman, J. W., y Parker, W. G. (2021). U-Pb zircon geochronology and depositional age models for the Upper Triassic Chinle Formation (Petrified Forest National Park, Arizona, USA): Implications for Late Triassic paleoecological and paleoenvironmental change. *Geological Society of America Bulletin*, 133(3–4), 539–558. <https://doi.org/10.1130/B35485.1>
- Remy, W., Remy, R., Pfefferkorn, H., Volkheimer, W., y Rabe, E. (1975). Neueinstufung der Bocas- Folge (Bucaramanga, Kolumbien) in den unteren Jura anhand einer Phlebopteris-branneri- und Classopollis-Flora. *Argumenta Paleobotanica*, 4, 55–75.
- Scholze, F., y Schneider, J. W. (2015). Improved methodology of ‘conchostracan’ (Crustacea: Branchiopoda) classification for biostratigraphy. *Newsletters on Stratigraphy*, 48(3), 287–298. <https://doi.org/10.1127/nos/2015/0065>
- Smith, V., Hessler, A., Moscardelli, L., Bord, D., Olariu, I., Lorente, M. A., Sivil, E., y Liu, X. (2024). A late refugium for *Classopollis* in the Paleocene Lower Wilcox Group along the Texas Gulf Coast. *Geology*, 52(4), 251–255. <https://doi.org/10.1130/G51772.1>
- Stocker, M. R., y Butler, R. J. (2013). Phytosauria. *Geological Society, London, Special Publications*, 379(1), 91–117. <https://doi.org/10.1144/SP379.5>
- Stocker, M. R., Zhao, L.-J., Nesbitt, S. J., Wu, X.-C., y Li, C. (2017). A Short-Snouted, Middle Triassic Phytosaur and its Implications for the Morphological Evolution and Biogeography of Phytosauria. *Scientific Reports*, 7(1), 46028. <https://doi.org/10.1038/srep46028>
- Tasch, P. (1969). Branchiopoda. In R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology* (pp. 128–191). Geological Society of America and University of Kansas.
- Tasch, P. (1987). Fossil Conchostraca of the Southern Hemisphere and continental drift: Paleontology, biostratigraphy, and dispersal. Geological Society of America.
- Taylor, T. N., Taylor, E. L., y Krings, M. (2009). *Paleobotany, The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Academic Press.
- Toro-Toro, L. M., Cardona-Ríos, J. J., Moreno-Sánchez, M., y Gómez-Cruz, A. de J. (2021). Petrografía y geoquímica de las rocas piroclásticas y efusivas de la Formación Bocas (Triásico Superior-Jurásico Inferior) y efusivas de la Formación Nogontova (Macizo de Santander, Colombia). *Boletín de Geología*, 43(1), 53–75. <https://doi.org/10.18273/revbol.v43n1-2021003>
- Tourani, A., Benaouiss, N., De la Horra, R., Barrenechea, J. F., López-Gómez, J., Gallego, O. F., y Bourquin, S. (2023). Characterization of the Carnian Pluvial Episode in the Argana Basin (Western High Atlas, Morocco): An approach based on sedimentology, clay mineralogy and paleosols. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 627, 111720. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111720>
- Trapp, D. (1968). Das Paläozoikum und Frühmesozoikum im nördlichen Quetame- und westlichen Santandermaas der Ostkordillere Kolumbiens, Südamerika.
- Trumpy, D. (1943). Pre-Cretaceous of Colombia. *Geological Society of America Bulletin*, 54(9), 1281–1304. <https://doi.org/10.1130/GSAB-54-1281>

- van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. (1993). A review of the matoniaceae based on in situ spores. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 78(3–4), 235–267. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90066-4](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90066-4)
- Ward, D. E., Goldsmith, R., Cruz B., J., y Restrepo A., H. (1973). Geología de los cuadrángulos H-12 Bucaramanga y H-13 Pamplona, departamento de Santander. *Boletín Geológico*, 21(1–3), 1–134. <https://doi.org/10.32685/0120-1425/bolgeol21.1-3.1973.383>
- Webb, J. A. (1979). A reappraisal of the palaeoecology of conchostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie Abhandlungen*, 158, 259–275.
- Weber, R. (1997). How old is the Triassic flora of Sonora and Tamaulipas and news on Leonardian floras in Puebla and Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14(2), 225–243.
- 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.
- Weeks, S. C., Chapman, E. G., Rogers, D. C., Senyo, D. M., y Hoeh, W. R. (2009). Evolutionary transitions among dioecy, androdioecy and hermaphroditism in limnadiid clam shrimp (Branchiopoda: Spinicaudata). *Journal of Evolutionary Biology*, 22(9), 1781–1799. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01813.x>
- Weems, R. E., y Lucas, S. G. (2015). A revision of the Norian conchostracan zonation in North America and its implications for Late Triassic North American tectonic history. In R. M. Sullivan y S. G. Lucas (Eds.), *Fossil Record 4* (pp. 303–317). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 67.
- Zhang, W., Shen, Y., y Niu, S. (1990). Discovery of Jurassic Conchostracans with Well-Preserved Soft Parts and Notes on Its Biological Significance. In Y. Lu (Ed.), *Palaeontologia Cathayana* (Vol. 5, pp. 311–351). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-12662-2_14

Capítulo VI:

Paleobiogeografía de camarones almeja y su dispersión a través de los valles de rift de Pangea Central

Lo primero que hay que comprender, si se desea ser filósofo, es que la mayoría de la gente vive con un mundo de creencias sin justificación racional, y que el mundo de creencias de una persona tiende a ser incompatible con el de otra, por lo que ambas no pueden tener razón. Las opiniones de las personas están diseñadas principalmente para sentirse cómodas; la verdad, para la mayoría, es una consideración secundaria.

El arte de filosofar y otros ensayos
Bertrand Russell

1. Introducción

Durante el Triásico Tardío, la parte central de Pangea comenzó a desarrollar una fragmentación intracontinental debido a procesos de *rifting*, donde un sistema de fisuras atravesó la parte central del supercontinente, desde el Caribe hasta el Tetis (e.g., Rogers y Santosh, 2004; Blakey, 2008; Olsen, 2010; Frizon de Lamotte et al., 2015; Müller et al., 2016). Este evento derivó en la separación de las masas continentales de Gondwana y Laurasia, y la fragmentación simultánea de Laurasia en América del Norte y Eurasia (e.g., Olsen, 1997; Blakey, 2008; Frizon de Lamotte et al., 2015; Müller et al., 2016) (**Fig 6.1**). La primera fase de la fragmentación de Pangea central se desarrolló entre el Ladiniano y el Triásico Tardío, y culminó con la formación de la primera corteza oceánica en el proto-atlántico, en el límite Triásico-Jurásico (e.g., Blakey, 2008; Schettino y Turco, 2009).

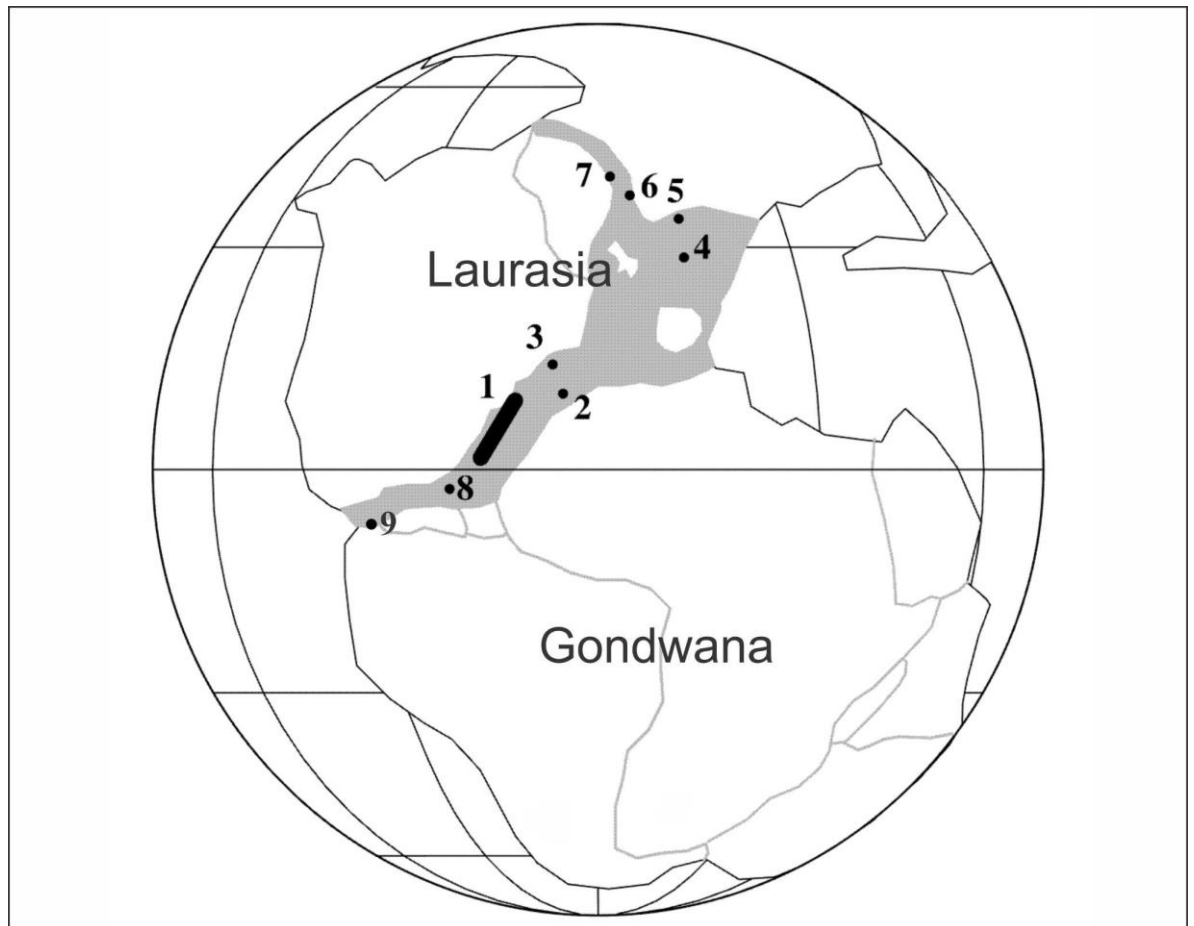


Figura 6.1 Reconstrucción paleogeográfica del Supercontinente Pangea durante el Triásico Tardío e inicio de su fragmentación intracontinental en la parte central. Las partes en gris representan las zonas afectadas por procesos de rifting. (1) cuencas centro-sur del Supergrupo Newark; (2) Cuenca Argana, Marruecos; (3) Cuenca Fundy, Canadá; (4) Cuenca Germánica; (5) Cuenca Danesa-Polaca; (6) Haltenbanken; (7) Cuenca Jameson Land; (8) Cuenca del sur de Georgia; (9) cuencas del norte de Sudamérica. Tomado y modificado de Olsen y Kent (2000).

Las depresiones tectónicas generadas en las zonas de fracturación de Pangea Central durante el Triásico Tardío (i.e., sistemas de *graben* y *half graben*), fueron el lugar propicio para el

establecimiento y acumulación de sucesiones lacustres y fluviales (e.g., Olsen, 1986, 1990; Olsen y Kent, 2000; Kozur y Bachmann, 2010; Tourani et al., 2023). En consecuencia, existe un extenso registro sedimentario y fósil que permite registrar las primeras etapas de la desagregación de Pangea. Los mejores ejemplos son las cuencas del rift de Pangea Central del hemisferio norte, en las que destaca el Supergrupo Newark en Estados Unidos y Canadá, Cuenca de Argana en Marruecos y Cuenca Germánica en Europa central (e.g., Manspeizer y Cousminer, 1988; Schlische, 1993; Olsen, 2010; Kozur y Bachmann, 2010; Withjack et al., 2013; Kent et al., 2017; Tourani et al., 2023) (**Fig 6.1**).

Uno de los grupos fósiles con mayor dispersión entre estas cuencas son los camarones almeja (también conocidos como “conchostracos”, véase Martin y Davis, 2001; Scholze y Schneider, 2015). Estos invertebrados no marinos fueron diversos durante el Triásico Tardío y su distribución regional ha permitido un desarrollo completo de la bioestratigrafía continental de las cuencas de rift de Pangea central, ya que cuentan con numerosos géneros y especies en común (e.g., Kozur y Weems, 2005, 2007, 2010; Weems y Lucas, 2015; Geyer y Kelber, 2017). Sin embargo, para este mismo período de tiempo, las faunas de camarones almeja del sur de Gondwana muestran diferencias taxonómicas sustanciales con las cuencas de Pangea Central (Kozur y Weems, 2007; Tasch, 1987). Los factores responsables de que estas dos faunas evolucionaran por separado y estuviesen en aislamiento dentro de una única masa continental, siguen siendo objeto de debate.

2. Resultados

2.1 Paleobiogeografía

Los taxones de camarones almeja descritos para las formaciones Bocas y Montebel de la Cordillera Oriental de Colombia (*Shipingia hebaozhaiensis*, *Euestheria winterpockensis*, *Gregoriusella* sp., *Shipingia olseni* y *H. colombianus*; para más detalles, ver Capítulo III: Paleontología sistemática) revelan elementos comunes entre las cuencas noroeste de Gondwana y las cuencas de rift de Pangea central. Los taxones comunes (*Shipingia hebaozhaiensis*, *Euestheria winterpockensis*, *Gregoriusella* sp. y *Shipingia olseni*) se han reportado previamente en unidades del Triásico Superior del Supergrupo Newark para las cuencas de Culpeper, Gettysburg, Fundy y Newark (EE. UU. y Canadá), así como en la Cuenca Germánica (Alemania). Además, *H. colombianus* se reportó en la Formación Tinacoa, a lo largo de la Serranía del Perijá (Venezuela, Sudamérica). Por lo tanto, esta distribución paleobiogeográfica de camarones almeja indica que la fauna de las cuencas de rift de Pangea Central se extendió hasta las cuencas del noroeste de Gondwana (Colombia y Venezuela) durante el Noriano medio-tardío (Alauniano medio-Sevatiano temprano; **Fig 6.2**).

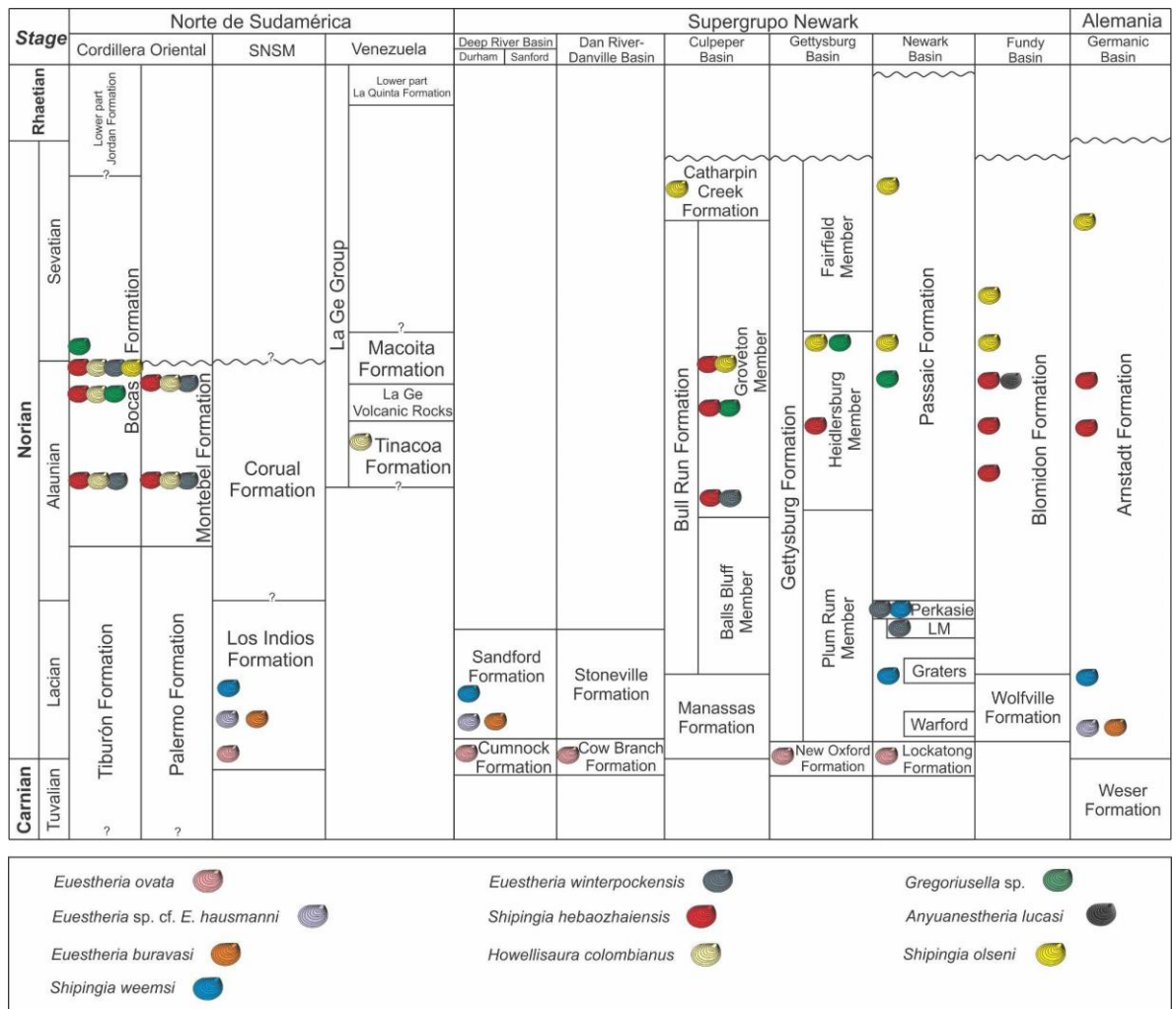


Figura 6.2 Correlación de unidades estratigráficas y especies en común de camarones almeja del Triásico Superior en las cuencas del norte de Sudamérica y las cuencas de rift de Pangea Central. Los reportes de especies y las edades de las unidades se basan en estudios previos de Odreman y Benedetto (1977), Kozur y Weems (2005, 2007, 2010), Kozur et al. (2012), Weems y Lucas (2015), Kent et al. (2017) y Gómez et al. (2021).

Sin embargo, reportes más antiguos de camarones almeja preservados en la Formación Los Indios (Sierra Nevada de Santa Marta, norte de Colombia; Gómez et al., 2021) aportan evidencia de que la dispersión de fauna de camarones almeja entre las cuencas de rift de Pangea Central y el noroeste de Gondwana podría haber comenzado antes, probablemente durante el Laciano (Noriano temprano). Esta distribución temprana es apoyada por la presencia de *Euestheria ovata* Lea, 1856, *Euestheria* cf. *E. hausmanni* Schmidt, 1938, *Euestheria buravasi* Kobayashi, 1975 y *Shi pingia weemsi* Kozur et al., 2012 en la Formación Los Indios, así como en unidades del Supergrupo Newark y la Cuenca Germánica (Fig 6.2).

2.2 Distribución y dispersión de camarones almeja a través de los valles del rift durante el Triásico Tardío

La distribución paleobiogeográfica de los camarones almeja en la Pangea central demuestra que esta fauna (i.e., *Euestheria ovata*, *Euestheria* cf. *E. hausmanni*, *Euestheria buravasi*, *Shi pingia*

weemsi, *Shipingia hebaozhaiensis*, *Euestheria winterpockensis*, *Gregoriusella* sp., *Shipingia olseni*, *H. colombianus*) se extendió desde Europa central, la margen occidental de Norteamérica (Supergrupo Newark) y el norte de Sudamérica durante el Noriano. Esta distribución paleobiogeográfica coincide con las zonas de rift asociadas con la fragmentación temprana de Pangea Central durante el Triásico Tardío (**Fig 6.3**).

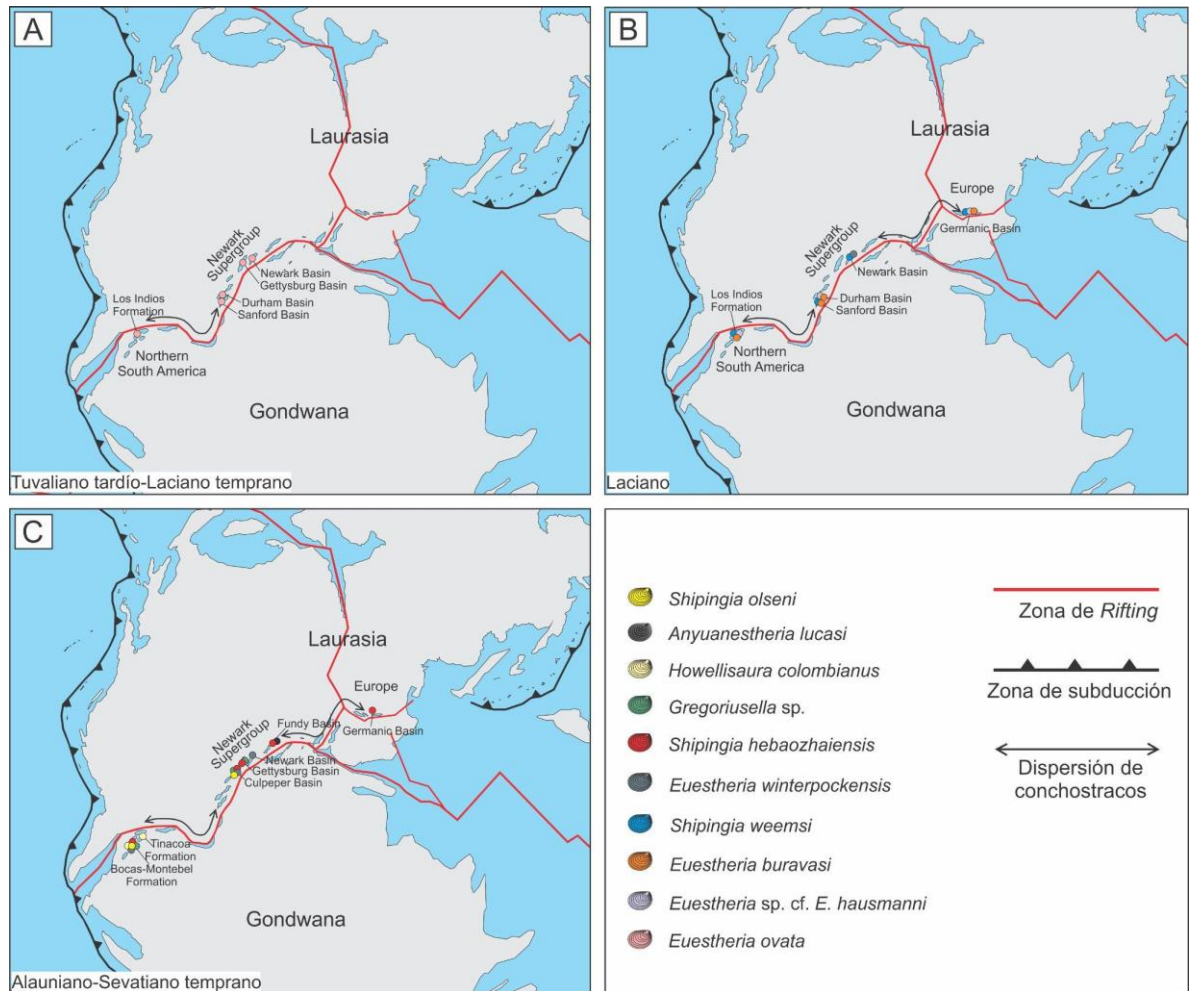


Figura 6.3 Distribución paleobiogeográfica de especies en común de camarones almeja del Triásico Superior en las cuencas del norte de Sudamérica y las cuencas rift de Pangea Central. (A) Tuvaliano tardío-Laciano temprano. (B) Laciano. (C) Alauniano-Sevatiano temprano. Las líneas rojas representan las zonas de *rifting* de Pangea central durante el Triásico Tardío (Blakey, 2008; Schettino y Turco, 2009; Müller et al., 2016). El esquema se desarrolló con base en reconstrucciones paleogeográficas para el Triásico Tardío de Scotese (2014) y Deep Time Maps. <https://deeptimemaps.com/>

Durante el Triásico Tardío, el fracturamiento de la corteza y la subsidencia asociada a procesos de *rifting* dieron lugar a la formación de grandes valles del rift, que fueron ocupados por grandes redes de lagos y sistemas fluviales alineados. Un escenario tectónico análogo se observa actualmente en el Gran Valle del Rift de África Oriental, como resultado del fracturamiento de la Placa Africana por procesos de *rifting*. Las depresiones tectónicas están ocupadas por grandes lagos y sistemas fluviales alargados y estrechos, lo que refleja la morfología del rift que se

extiende regionalmente por más de 3000 km, desde Mozambique hasta Etiopía (e.g., WoldeGabriel et al., 2016; Scoon, 2018).

Los ambientes de agua dulce que se establecieron (i.e., red de sistemas fluviales y lacustres) en los valles del rift que cruzaron extensas áreas de la Pangea Central, podrían haber proporcionado hábitats excepcionalmente favorables para el establecimiento de las faunas de camarones almeja durante el Triásico Tardío. Además, las adaptaciones reproductivas de los camarones almeja (i.e., ciclo biológico acelerado, huevos capaces de resistir la desecación; Webb, 1979; Tasch, 1987; Zhang et al., 1990; Thiéry, 1996; Fryer, 1996; Weeks et al., 2009) podrían haber favorecido su alta abundancia en estos hábitats y la resistencia de sus huevos a la supervivencia durante el transporte y etapas de sequía a través de los valles.

Esta dispersión de la fauna de camarones almeja a lo largo de las cuencas de la Pangea Central, asociada con la fragmentación temprana del supercontinente (cuencas de rift de los márgenes del Atlántico central; Cuenca Germánica; noroeste de Gondwana), podría explicar la diferencia taxonómica con las faunas de camarones almeja del sur de Gondwana. Por lo tanto, los valles de rift de la Pangea Central que estaban desconectados del sur de Gondwana, podrían haber actuado como una barrera paleogeográfica que favoreció el aislamiento de estas faunas, provocando un provincialismo.

Bibliografía

- Blakey, R. C. (2008). Gondwana paleogeography from assembly to breakup—A 500 m.y. odyssey. In C. R. Fielding, T. D. Frank, y J. L. Isbell (Eds.), *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space* (pp. 1–28). Geological Society of America Special Paper 441. [https://doi.org/10.1130/2008.2441\(01\)](https://doi.org/10.1130/2008.2441(01))
- Frizon de Lamotte, D., Fourdan, B., Leleu, S., Leparmentier, F., y de Clarens, P. (2015). Style of rifting and the stages of Pangea breakup. *Tectonics*, *34*(5), 1009–1029. <https://doi.org/10.1002/2014TC003760>
- Fryer, G. (1996). Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia*, *320*(1–3), 1–14. <https://doi.org/10.1007/BF00016800>
- Geyer, G., y Kelber, K.-P. (2018). Spinicaudata (“Conchostraca,” Crustacea) from the Middle Keuper (Upper Triassic) of the southern Germanic Basin, with a review of Carnian–Norian taxa and suggested biozones. *PalZ*, *92*(1), 1–34. <https://doi.org/10.1007/s12542-017-0363-7>
- Gómez, C., Kammer, A., Bernet, M., Piraquive, A., y von Quadt, A. (2021). Late Triassic rift tectonics at the northernmost Andean margin (Sierra Nevada de Santa Marta). *Journal of South American Earth Sciences*, *105*, 102953. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102953>
- Kent, D. V., Olsen, P. E., y Muttoni, G. (2017). Astrochronostratigraphic polarity time scale (APTS) for the Late Triassic and Early Jurassic from continental sediments and correlation with standard marine stages. *Earth-Science Reviews*, *166*, 153–180. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.12.014>
- Kozur, H. W., y Bachmann, G. H. (2010). The Middle Carnian Wet Intermezzo of the Stuttgart Formation (Schilfsandstein), Germanic Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *290*(1–4), 107–119. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.11.004>

- Kozur, H. W., Franz, M., y Bachmann, G. (2012). *Shipingia weemsi* n.sp., a biostratigraphically important conchostracan species from the uppermost Carnian and lowermost Norian of Central Europe. In L. H. Tanner, J. A. Spielmann, y S. G. Lucas (Eds.), *Triassic Geology and Paleontology* (pp. 1–6). New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin.
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2005). Conchostracan evidence for a late Rhaetian to early Hettangian age for the CAMP volcanic event in the Newark Supergroup, and a Sevatian (late Norian) age for the immediately underlying beds. *Hallesches Jahrbuch Geowissenschaft*, 27, 21–51.
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2007). Upper Triassic conchostracan biostratigraphy of the continental basins of eastern North America: its importance for correlating Newark Supergroup events with the Germanic Basin and the International Geologic Time Scale. In S. G. Lucas y J. A. Spielmann (Eds.), *The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* (Vol. 41, pp. 137–188).
- Kozur, H. W., y Weems, R. E. (2010). The biostratigraphic importance of conchostracans in the continental Triassic of the northern hemisphere. *Geological Society, London, Special Publications*, 334(1), 315–417. <https://doi.org/10.1144/SP334.13>
- Manspeizer, W., y Cousminer, H. L. (1988). Late Triassic–Early Jurassic synrift basins of the U.S. Atlantic margin. In R. E. Sheridan y J. A. Grow (Eds.), *The Atlantic Continental Margin* (pp. 197–216). Geological Society of America. <https://doi.org/10.1130/DNAG-GNA-I2.197>
- Martin, J. W., y Davis, G. E. (2001). *An updated classification of the recent Crustacea* (Vol. 39). Natural History Museum of Los Angeles County.
- Müller, R. D., Seton, M., Zahirovic, S., Williams, S. E., Matthews, K. J., Wright, N. M., Shephard, G. E., Maloney, K. T., Barnett-Moore, N., Hosseinpour, M., Bower, D. J., y Cannon, J. (2016). Ocean Basin Evolution and Global-Scale Plate Reorganization Events Since Pangea Breakup. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 44(1), 107–138. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-060115-012211>
- Odreman, O., y Benedetto, G. (1977). Paleontología y edad de la Formación Tinacoa, Sierra de Perijá, Venezuela. In *Memorias del V Congreso Geológico de Venezuela* (Vol. 1, pp. 15–32).
- Olsen, P. E. (1986). A 40-Million-Year Lake Record of Early Mesozoic Orbital Climatic Forcing. *Science*, 234(4778), 842–848. <https://doi.org/10.1126/science.234.4778.842>
- Olsen, P. E. (1990). Tectonic, Climatic, and Biotic Modulation of Lacustrine Ecosystems—Examples from Newark Supergroup of Eastern North America. In B. Katz (Ed.), *Lacustrine Basin Exploration: Case Studies and Modern Analogs* (pp. 209–224). American Association Petroleum Geologists.
- Olsen, P. E. (1997). Stratigraphic record of the early Mesozoic breakup of Pangea in the Laurasia-Gondwana rift system. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 25(1), 337–401. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.25.1.337>
- Olsen, P. E. (2010). Fossil great lakes of the Newark Supergroup—30 years later. In *In Field Trip Guidebook, New York State Geological Association: 83rd Annual Meeting, College of Staten Island* (pp. 101–162).
- Olsen, P. E., y Kent, D. V. (2000). High-resolution early Mesozoic Pangean climatic transect in lacustrine environments. *Zentralblatt Für Geologie Und Paläontologie*, 1475–1495.
- Rogers, J. J., y Santosh, M. (2004). Rifting of Pangea and Formation of Present Ocean Basins. In *Continents and Supercontinents*. Oxford University Press.
- Schettino, A., y Turco, E. (2009). Breakup of Pangaea and plate kinematics of the central Atlantic and Atlas regions. *Geophysical Journal International*, 178(2), 1078–1097. <https://doi.org/10.1111/j.1365-246X.2009.04186.x>
- Schlische, R. W. (1993). Anatomy and evolution of the Triassic–Jurassic Continental Rift System, eastern North America. *Tectonics*, 12(4), 1026–1042. <https://doi.org/10.1029/93TC01062>

- Scholze, F., y Schneider, J. W. (2015). Improved methodology of ‘conchostracan’ (Crustacea: Branchiopoda) classification for biostratigraphy. *Newsletters on Stratigraphy*, 48(3), 287–298. <https://doi.org/10.1127/nos/2015/0065>
- Scoon, R. N. (2018). The East African Rift System. In *Geology of National Parks of Central/Southern Kenya and Northern Tanzania* (pp. 19–28). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-73785-0_3
- Scotese, C. R. (2014). The PALEOMAP Project PaleoAtlas for ArcGIS, version 2, Volume 3, Triassic and Jurassic Plate Tectonic, Paleogeographic, and Paleoclimatic Reconstructions, Map 33-48. In *PALEOMAP Project, Evanston, IL*.
- Tasch, P. (1987). *Fossil Conchostraca of the Southern Hemisphere and continental drift: Paleontology, biostratigraphy, and dispersal*. Geological Society of America.
- Thiéry, A. (1996). Large Branchiopods (Crustacea: Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata) from temporary inland waters of the Arabian Peninsula. In F. Krupp y V. Mahnert (Eds.), *Fauna of Saudi Arabia* (Vol. 15, pp. 37–98). Pro Entomologia, Natural History Museum.
- Tourani, A., Benaouiss, N., De la Horra, R., Barrenechea, J. F., López-Gómez, J., Gallego, O. F., y Bourquin, S. (2023). Characterization of the Carnian Pluvial Episode in the Argana Basin (Western High Atlas, Morocco): An approach based on sedimentology, clay mineralogy and paleosols. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 627, 111720. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111720>
- Webb, J. A. (1979). A reappraisal of the palaeoecology of conchostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie Abhandlungen*, 158, 259–275.
- Weeks, S. C., Chapman, E. G., Rogers, D. C., Senyo, D. M., y Hoeh, W. R. (2009). Evolutionary transitions among dioecy, androdioecy and hermaphroditism in limnadiid clam shrimp (Branchiopoda: Spinicaudata). *Journal of Evolutionary Biology*, 22(9), 1781–1799. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01813.x>
- Weems, R. E., y Lucas, S. G. (2015). A revision of the Norian conchostracan zonation in North America and its implications for Late Triassic North American tectonic history. In R. M. Sullivan y S. G. Lucas (Eds.), *Fossil Record 4* (pp. 303–317). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 67.
- Withjack, M. O., Schlische, R. W., Malinconico, M. L., y Olsen, P. E. (2013). Rift-basin development: lessons from the Triassic–Jurassic Newark Basin of eastern North America. *Geological Society, London, Special Publications*, 369(1), 301–321. <https://doi.org/10.1144/SP369.13>
- WoldeGabriel, G., Olago, D., Dindi, E., y Owor, M. (2016). Genesis of the East African Rift System. In *Soda Lakes of East Africa* (pp. 25–59). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28622-8_2
- Zhang, W., Shen, Y., y Niu, S. (1990). Discovery of Jurassic Conchostracans with Well-Preserved Soft Parts and Notes on Its Biological Significance. In Y. Lu (Ed.), *Palaeontologia Cathayana* (Vol. 5, pp. 311–351). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-12662-2_14

Capítulo VII: Variaciones paleoambientales en la margen suroccidental de Pangea durante el Triásico Tardío (Noriano)

“El error, sin embargo, no está en modelo sino en el uso sin criterio. Los modelos no son infalibles, son solo herramientas creadas porque son más fáciles de manejar que la naturaleza en sí misma”

Del rigor de la ciencia. El Hacedor

Jorge Luis Borges

1. Introducción

El Triásico Tardío es un intervalo especial en la historia geológica del planeta debido a la importante diversificación que se experimentó en los ecosistemas continentales a nivel florístico y faunístico, posterior a la extinción del límite Pérmico-Triásico (Dobruskina, 1993; McAllister Rees, 2002; Grauvogel-Stamm y Ash, 2005; Yu et al., 2015; Lucas, 2018; Vajda et al., 2020; Bodnar et al., 2021; Benton y Wu, 2022). Algunos autores han relacionado que el clima jugó un papel importante en la diversificación de algunos grupos, como es el caso de los dinosaurios, cuya expansión temprana se habría visto impulsada por cambios climáticos asociados al Episodio Pluvial Carniano (CPE; Benton et al., 2018; Bernardi et al., 2018; Dal Corso et al., 2018).

Asimismo, se ha propuesto que el clima tuvo influencia directa sobre la distribución paleobiogeográfica de los principales grupos de tetrápodos, incluidos dinosaurios, pterosaurios, pseudosuquios, sinápsidos y largerpétidos (e.g., Whiteside et al., 2011, 2015; Dunne et al., 2021; Foffa et al., 2025). A nivel florístico, también se documenta una amplia diversidad de asociaciones vegetales distribuidas a lo largo de Pangea; no obstante, su composición taxonómica difiere marcadamente entre el hemisferio norte (Laurasia) y el hemisferio sur (Gondwana), lo que sugiere restricciones latitudinales en la configuración de las comunidades paleoflorísticas (e.g., Kustatscher et al., 2018).

Estas evidencias sugieren que, durante el Triásico Tardío, el clima fue un importante factor que reguló y condicionó los ecosistemas del planeta. No obstante, aún existen discusiones respecto a qué modelo climático de circulación se configuró en Pangea: uno azonal, dominado por el megamonzón (Parrish y Peterson, 1988; Parrish, 1993), u otro zonal, caracterizado por cinturones climáticos latitudinales (Kent y Olsen, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Kent et al., 2017).

Los modelos monzónicos indican que el intenso calentamiento estival (verano) en la extensa masa continental de Pangea generaba flujos atmosféricos estacionales de fuerte contraste, con precipitaciones concentradas en los márgenes de Tetis y en las zonas costeras, y extensas regiones interiores y ecuatoriales en condiciones secas (Kutzbach y Gallimore 1989; Dubiel et al. 1991; Parrish 1993; Preto et al. 2010). Asimismo, este modelo predice climas templado-húmedos en altas latitudes, sin formación permanente de hielo, aunque con inviernos fríos (Sellwood y Valdes, 2006).

El modelo zonal, en cambio, plantea la existencia de cinturones climáticos, con una franja tropical húmeda limitada a $\pm 5^\circ$, extensas zonas áridas subtropicales que se extendieron a más de $\pm 30^\circ$ y, en latitudes medias a altas, una franja templada-húmeda (Kent y Olsen, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Whiteside et al., 2011, 2015; Kent et al., 2017). Este modelo explica, por ejemplo, la aridificación progresiva registrada en cuencas del Supergrupo Newark, como resultado de una deriva hacia el

norte desde un clima tropical húmedo muy estrecho en el ecuador, hacia regiones más áridas (e.g., Kent y Olsen, 2000; Olsen y Kent, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Whiteside et al., 2011).

Durante el Triásico Tardío, el territorio que hoy conforma la margen occidental de Sudamérica se extendía desde áreas paleoecuatoriales hasta altas latitudes (e.g., Scotese, 2014; Müller et al., 2016). Esta franja occidental constituía toda la margen suroccidental de Pangea y presentaba una configuración semejante a la actual, caracterizada por un régimen de subducción al oeste (e.g., Spikings et al., 2015, 2016; Lovecchio et al., 2020). Hacia el interior del continente, los procesos de *rifting* generaron extensas zonas de extensión intracontinental que favorecieron el desarrollo de múltiples cuencas, donde se acumularon extensas sucesiones sedimentarias desde bajas hasta altas paleolatitudes (e.g., Zerkass et al., 2004; Spikings et al., 2015, 2016; Lovecchio et al., 2020; Panca et al., 2024). Esta extensa y completa distribución paleolatitudinal de sucesiones sedimentarias que se extendieron por toda la margen suroccidental de Pangea, es una oportunidad para la comparación paleoambiental de sucesiones coetáneas a diferentes latitudes.

Los capítulos anteriores de este trabajo presentan una recopilación inédita de datos sedimentológicos y paleontológicos de las formaciones Bocas y Montebel, ubicadas en la Cordillera Oriental de Colombia. Estos depósitos, correspondientes al Noriano medio (Triásico Superior), estuvieron situados en paleolatitudes bajas, dentro de la franja paleoecuatorial. Al integrar esta nueva información con los datos disponibles en cuencas de Perú y Argentina, en este capítulo se propone una correlación y comparación entre los paleoambientes ecuatoriales (Cordillera Oriental de Colombia), bajas paleolatitudes (Grupo Mitú), medias paleolatitudes (cuencas de Ischigualasto-Villa Unión, Malagüe y Paso Flores) y altas paleolatitudes (Cuenca El Tranquilo), con el fin de aportar a una reconstrucción paleoambiental completa del margen suroccidental de Pangea durante el Triásico Tardío (Noriano). Esta reconstrucción también permitirá evaluar si las variaciones paleoambientales de esta margen se ajustan a un modelo climático azonal de megamonzón o a uno zonal de cinturones climáticos.

2. Resultados

2.1. Correlación de registros sedimentarios del Noriano (Triásico Superior) a lo largo de la margen suroccidental de Pangea

2.1.1 Comparación paleoambiental latitudinal

2.1.1.1 Paleolatitudes ecuatoriales húmedas: Cordillera Oriental de Colombia (~6° S)

Las reconstrucciones paleoambientales de las formaciones Bocas y Montebel son interpretadas como ambientes lacustres desarrollados en condiciones cálidas y húmedas en la zona

paleoequatorial occidental de Pangea, a una latitud aproximada de $\sim 6^\circ$ S (**Fig 7.1**). De manera similar, sucesiones continentales de la Cuenca de Chinle en Arizona y Nuevo México también se ubicaron en el paleoecuador occidental durante el Noriano temprano-medio, a una paleolatitud cercana a los $\sim 3^\circ$ - 6° N, bajo condiciones húmedas y cálidas (e.g., Nordt et al., 2015).

2.1.1.2 Paleolatitudes bajas áridas: Grupo Mitu ($\sim 20^\circ$ - 28° S)

El Grupo Mitu registra extensas sucesiones del Noriano inferior-medio en las secciones de Paucartambo, Ricran y Paccha East, en el norte y centro del Perú (Panca et al., 2024). Las sucesiones de Ricran y Paccha East muestran un dominio de facies de conglomerados y areniscas rojizas, vinculadas a abanicos aluviales y sistemas fluviales desarrollados bajo condiciones áridas. A esto se suma la sección de Paucartambo, donde se preserva una sucesión de casi 100 m de depósitos eólicos con migración de dunas hacia el suroeste (Panca et al., 2024). En conjunto, estas evidencias indican un régimen predominantemente árido entre los $\sim 20^\circ$ y 28° S durante el Noriano temprano-medio (**Fig 7.1**).

2.1.1.3 Paleolatitudes medias semiáridas: Formación Los Colorados ($\sim 48^\circ$ S)

La Formación Los Colorados, ampliamente distribuida en la Cuenca Ischigualasto–Villa Unión, ha sido datada para el Noriano temprano-medio (~ 227 – 213 Ma) mediante estudios paleomagnéticos, los cuales también estiman una paleolatitud de $\sim 48.4^\circ$ S (Kent et al., 2014; Santi Malnis, 2014). Las interpretaciones sedimentológicas para la unidad sugieren un ambiente fluvial con condiciones estacionales subhúmedas en la base que cambian a semiáridas hacia el tope (Santi Malnis et al., 2020). Esta interpretación paleoambiental es consistente con los estudios de paleoflora en las cuencas triásicas argentinas, que también sugieren un clima semiárido estacional para el Noriano (Pedernera et al., 2022).

La paleolatitud estimada para la Formación Los Colorados es clave para entender la extensión y dinámica de las zonas húmedas y áridas en el suroeste de Pangea. Los registros sedimentarios de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión evidencian una aridificación progresiva desde el Carniano tardío. Durante el Carniano tardío, en Formación Ischigualasto, predominaron las condiciones húmedas, interrumpidas por un breve intervalo árido en su parte media (Tabor et al., 2006; Colombi y Parrish, 2008). Posteriormente, en el Noriano temprano, la base de la Formación Los Colorados muestra condiciones subhúmedas que gradualmente pasan a semiáridas hacia el Noriano medio. Esta tendencia a una aridificación progresiva podría estar relacionada con la deriva hacia el norte de Pangea durante el Triásico Tardío, lo que habría provocado que la cuenca pasara de encontrarse dentro del cinturón húmedo durante el Carniano tardío (en paleolatitudes mayores a 48° S), a un cinturón árido-semiárido en torno a los $\sim 48^\circ$ S durante el Noriano medio (**Fig 7.1**).

Una tendencia similar de aridificación progresiva ha sido reconocida en cuencas del Supergrupo Newark en USA, atribuida también al desplazamiento de Pangea hacia el norte (e.g., Kent y Olsen, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Whiteside et al., 2011). Durante el Noriano temprano, las cuencas de Richmond, Dan River y Deep River registraron condiciones húmedas en latitudes ecuatoriales. Sin embargo, para el Noriano medio, estas condiciones se transformaron a una mayor aridez en latitudes superiores a los $\sim 5^{\circ}\text{N}$ (Kent y Tauxe, 2005; Whiteside et al., 2011).

De forma análoga, la cuenca Jameson Land (Groenlandia), ubicada cerca de $\sim 40^{\circ}\text{N}$ al inicio del Noriano, habría migrado $\sim 10^{\circ}$ al norte hacia el Rhaetiano (Kent et al., 2017). En esta cuenca, la Formación Fleming Fjord registra un cambio desde un clima seco y estacional en el Noriano a uno húmedo en el Rhaetiano, consistente con un desplazamiento hacia el norte desde una zona árida hacia una zona más húmeda (Clemmensen et al., 1998; Kent et al., 2017).

2.1.1.4 Paleolatitudes medias templado-cálidas húmedas-subhúmedas: formaciones Chihuido, Llantenes y Paso Flores ($\sim 50^{\circ}$ - 54°S)

Los registros sedimentarios norianos de la Cuenca de Malargüe representados por las formaciones Chihuido y Llantenes se acumularon a paleolatitudes aproximadas a los $\sim 50^{\circ}\text{S}$. Por su parte, el Noriano de la Cuenca Paso Flores está representado por la Formación Paso Flores, con una paleolatitud estimada en $\sim 54^{\circ}\text{S}$ (van Hinsbergen et al., 2015).

Las interpretaciones sedimentológicas para la Formación Chihuido sugieren un ambiente de abanicos aluviales y llanuras entrelazadas (*braid-plains*) bajo condiciones húmedas (Spalletti, 1997). Por su parte, la Formación Llantenes se caracteriza por facies de areniscas finas y fangolitas gris oscuro y negras interpretadas como un ambiente lacustre con progradación de lóbulos deltaicos (Spalletti, 1997; Artabe et al., 1999; Gnaedinger y Zavattieri, 2020). Para la Formación Paso Flores, los estudios de facies indican la presencia de abanicos aluviales transversales asociados a sistemas fluviales entrelazados, y hacia sectores distales un sistema distributivo de baja sinuosidad relacionado con un ambiente lacustre (e.g., Spalletti et al., 1990; Spalletti, 1994a,b; Stipanovic, 2001; Gnaedinger y Zavattieri, 2021).

De acuerdo a los datos sedimentológicos y asociaciones paleoflorísticas de estas unidades, se interpreta que se acumularon en condiciones climáticas templado-cálidas estacionales, con un régimen húmedo a subhúmedo (Gnaedinger y Zavattieri, 2020, 2021) (**Fig 7.1**).

2.1.1.5 Paleolatitudes altas templado-cálidas húmedas: Formación Cañadón Largo ($\sim 61^{\circ}\text{S}$)

La Cuenca El Tranquilo, en la región patagónica, presenta los registros sedimentarios norianos más australes de Sudamérica, representados por la Formación Cañadón Largo, con una paleolatitud aproximada de $\sim 61^{\circ}\text{S}$. Los estudios sedimentológicos y análisis de facies permiten

interpretar que la parte inferior de la unidad representa un sistema fluvial entrelazado de moderada sinuosidad. Por su parte, el tramo superior de la formación evoluciona a un sistema fluvial de mayor sinuosidad con desarrollo de albardones y amplias planicies de inundación distales que permanecían anegadas por largos periodos (Jalfín y Herbst, 1995). De acuerdo a su litología y contenido de paleoflora, sugieren condiciones templado-cálidas y húmedas (Artabe et al., 2003) (Fig 7.1).

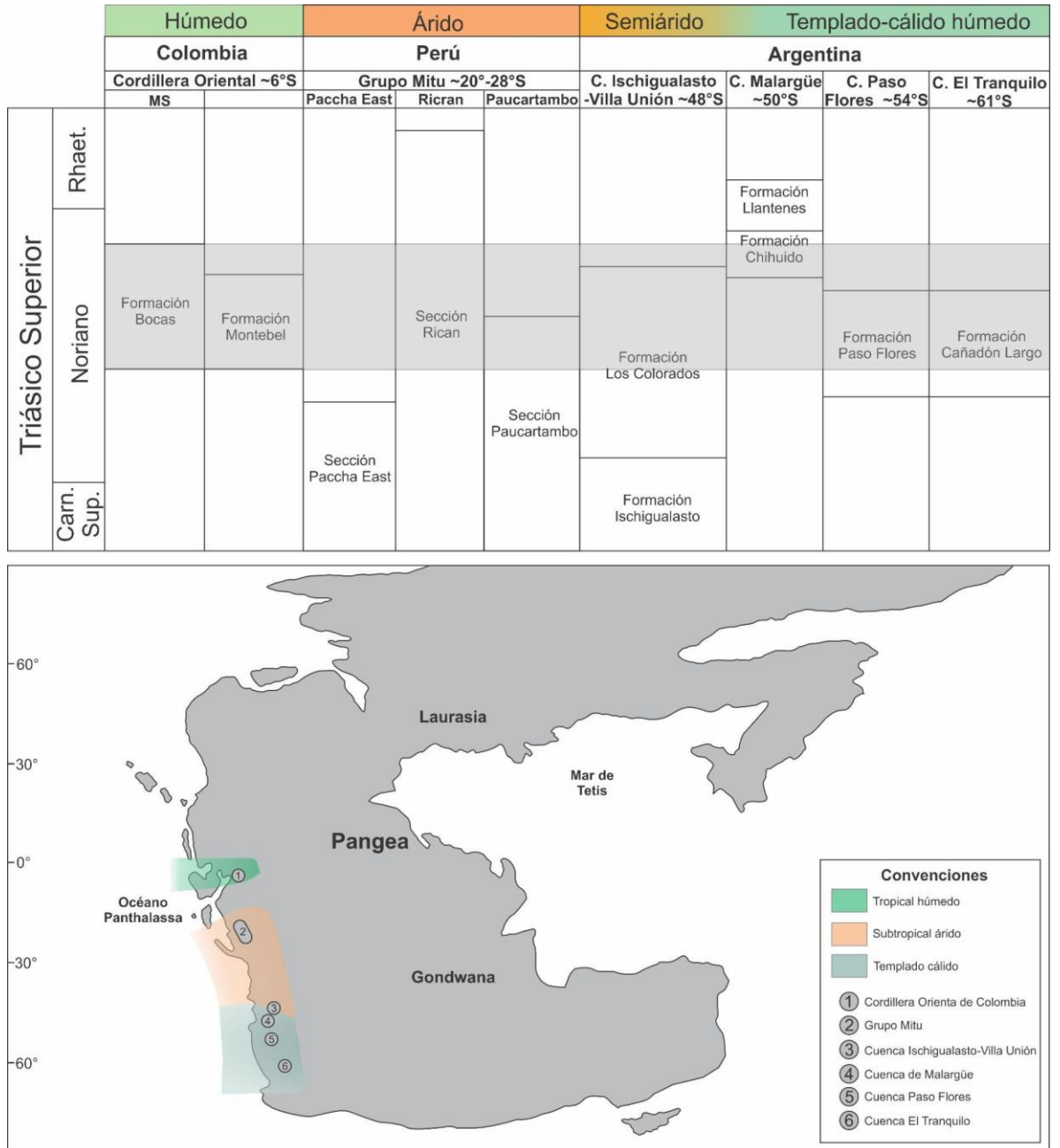


Figura 7.1 Distribución paleolatitudinal aproximada de franjas climáticas a lo largo de la margen suroccidental de Pangea durante el Noriano medio.

2.1.1.6 Modelo climático

Sucesiones sedimentarias norianas distribuidas en ambos hemisferios de Pangea, muestran transiciones progresivas de humedad a aridez (e.g., Supergrupo Newark; Cuenca Ischigualasto Villa Unión) o de aridez a humedad (e.g., Cuenca Jameson Land). Estos patrones se han explicado a partir de un sistema zonal y deriva continental (modelo zonal; Kent y Olsen, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Kent et al., 2017). No obstante, también existen múltiples evidencias paleontológicas y litológicas, además de modelos de circulación, que indican una acentuada estacionalidad, con interiores continentales secos y precipitaciones concentradas en las costas, rasgo típico de un sistema azonal de tipo megamonzónico (e.g., Kutzbach y Gallimore 1989; Dubiel et al. 1991; Parrish 1993; Sellwood y Valdes, 2006; Preto et al. 2010) (**Fig 7.2**).

Estas contradicciones han puesto en disputa estos dos modelos climáticos, no obstante, Tanner (2018) sugiere que estas perspectivas dispares entre los modelos, podrían no ser del todo incompatibles entre sí. Está aceptado que existió un fuerte sistema monzónico desde finales del Paleozoico hasta la mayor parte del Triásico, impulsado por la extrema continentalización de Pangea y contrastes estacionales de presión que superaba en influencia a la circulación de Hadley (Tanner, 2018). No obstante, el desplazamiento de Pangea hacia el norte pudo debilitar el megamonzón y favorecer el desarrollo de franjas climáticas para el Noriano (Tanner, 2018).

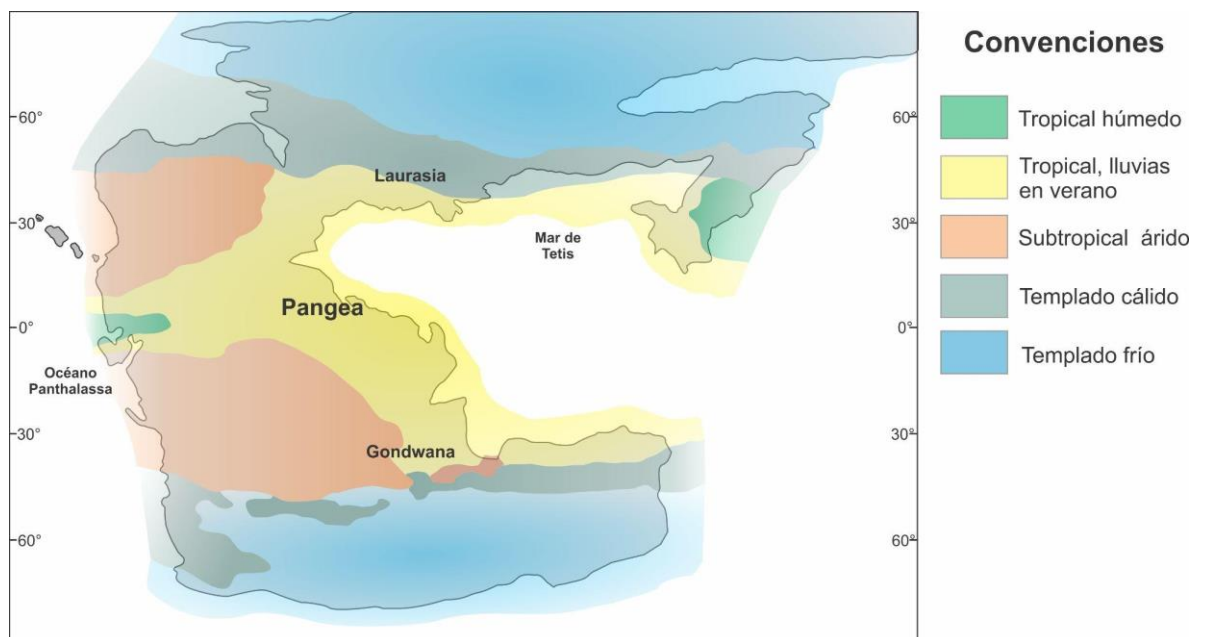


Figura 7.2 Modelo de circulación global propuesto por Sellwood y Valdes (2006) para el Triásico Tardío. Este modelo azonal muestra un interior paleoequatorial sin desarrollo de un cinturón tropical húmedo. Tomado y modificado de Sellwood y Valdes (2006).

La comparación paleoambiental a lo largo de la margen suroccidental de Pangea durante el Noriano revela una marcada variación latitudinal: condiciones cálidas y húmedas cerca del paleoecuador ($\sim 6^\circ$ S, Cordillera Oriental de Colombia); condiciones predominantemente áridas

entre los $\sim 20^{\circ}$ - 28° (Grupo Mitu); condiciones estacionales subhúmedas a semiáridas a los $\sim 48^{\circ}$ S (Formación Los Colorados); y climas templado-cálidos y húmedos desde los $\sim 50^{\circ}$ hasta los $\sim 61^{\circ}$ S (cuencas de Malargüe, Paso Flores y El Tranquilo). Este tipo de patrón latitudinal en la margen suroccidental de Pangea, sugiere un arreglo zonal con franjas climáticas aproximadamente definidas (**Fig 7.1**). Sin embargo, esta interpretación resulta apresurada e insuficiente si no se considera la perspectiva global, ya que es necesario evaluar si un modelo estricto de franjas climáticas explica adecuadamente las distribuciones climáticas registradas en otras áreas de Pangea.

En latitudes tropicales altas y subtropicales de ambos hemisferios se han registrado facies áridas a semiáridas para el Supergrupo Newark y la cuenca Jameson Land en Laurasia, asociadas a sistemas fluvio-lacustres desarrollados bajo climas áridos y estacionales (e.g., Clemmensen et al., 1998; Kent y Olsen, 2000; Kent y Tauxe, 2005; Kent et al., 2017; Niedźwiedzki et al., 2025). En Gondwana, el Grupo Mitu documenta ambientes fluviales, aluviales y eólicos que también reflejan condiciones áridas (Panca et al., 2024). Estas facies sugieren la presencia de amplias franjas áridas-semiáridas que pudieron extenderse hasta aproximadamente los $\sim 50^{\circ}$ en ambos hemisferios. Esta latitud coincide con los cambios graduales de húmedo a semiárido en la cuenca Ischigualasto-Villa Unión y de árido a húmedo en Jameson Land, ambos desarrollados alrededor de los 50° en sus respectivos hemisferios, producto de la deriva continental de Pangea hacia el norte (e.g., Clemmensen et al., 1998; Kent et al., 2017).

En la zona ecuatorial se han reportado facies húmedas presentes en la Cuenca de Chinle y la Cordillera Oriental de Colombia en el paleoecuador occidental de Pangea. Estas condiciones húmedas en el paleoecuador occidental han sido explicadas bajo el modelo climático azonal (megamonción) de Parrish (1993) para el Triásico Tardío, según el cual, durante los veranos del hemisferio norte, la baja presión producida por el calentamiento arrastraba vientos húmedos hacia el paleoecuador occidental. Este transporte generaba abundantes lluvias, aunque sin penetrar profundamente hacia el interior del continente (**Fig 7.2**). No obstante, existen sucesiones lacustres del Noriano inferior en las cuencas de Richmond, Dan River y Deep River del Supergrupo Newark, que se ubicaron en zonas internas paleoecuatoriales de Pangea ($\pm 5^{\circ}$), acumuladas bajo condiciones húmedas (Olsen y Kent, 2000; Whiteside et al., 2011). Esto sugiere que, aunque las precipitaciones fueron importantes en las zonas paleoecuatoriales occidentales más próximas a la costa, el flujo de circulación (ZCIT) no se interrumpió y pudo penetrar hasta sectores más internos. En este contexto, el cinturón húmedo paleoecuatorial habría sido más amplio cerca del margen occidental ($\pm 6^{\circ}$, cuencas de Chinle y Cordillera Oriental de Colombia), volviéndose progresivamente más estrecho y debilitado hacia el interior ($\pm 5^{\circ}$, cuencas de Richmond, Dan River y Deep River), probablemente debido a la gran masa continental concentrada alrededor del paleoecuador (**Fig 7.3**).

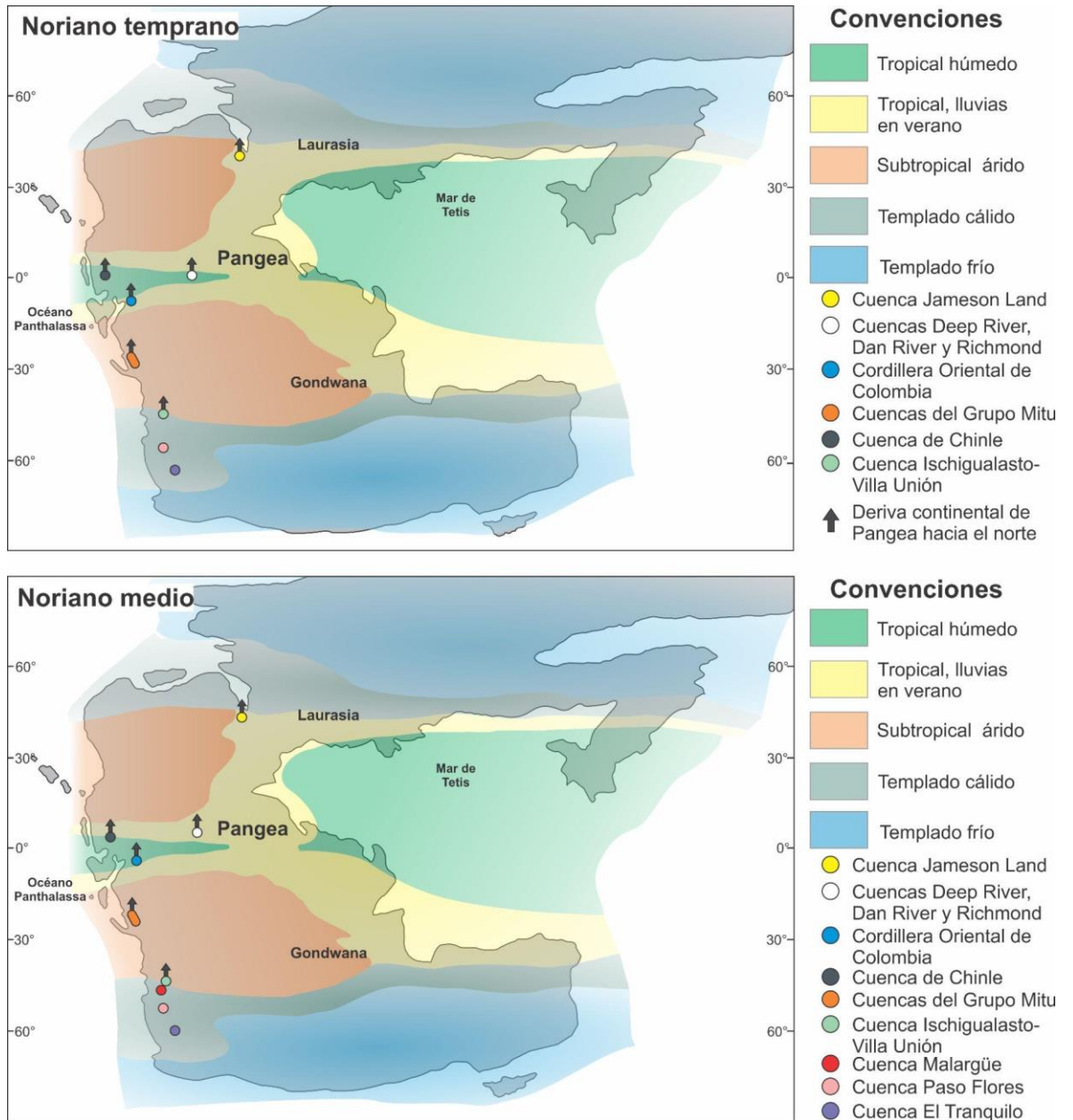


Figura 7.3 Modelo climático zonal propuesto para el Triásico Tardío (Noriano temprano-medio) a partir de evidencia paleontológica, sedimentológica y paleomagnética (Clemmensen et al., 1998; Kent y Olsen, 2000; Niedźwiedzki et al., 2025; Kent et al., 2017; Li et al., 2016, 2023; Huang et al., 2018; este trabajo).

Hasta el momento no se cuentan con datos paleoambientales en el paleoecuador oriental (actual península Arábiga y Egipto) que permitan evaluar si esta franja húmeda cruzaba completamente el interior de Pangea. En contraste, hacia el margen oriental del supercontinente, dentro del dominio del Tetis, esta franja húmeda estuvo bien desarrollada y alcanzó una mayor expansión latitudinal. Esto se evidencia en los registros sedimentarios y de paleoflora del sur de China, ubicados en paleolatitudes medias-bajas, que indican climas cálidos y húmedos para la región (e.g., Li et al., 2016, 2023; Huang et al., 2018).

Por último, las zonas superiores a los $\sim 50^\circ$ experimentaron climas cálidos-templados en condiciones húmedas, como lo documentan las facies y la paleoflora presentes en las cuencas de Malargüe, Paso Flores y El Tranquilo en Gondwana (Gnaedinger y Zavattieri, 2020, 2021; Artabe et al., 2003), así como la cuenca Jameson Land en Laurasia (Clemmensen et al., 1998; Kent et al., 2017).

Considerando los datos y resultados obtenidos para la margen suroccidental de Pangea, junto con la evidencia sedimentológica e interpretaciones paleoambientales publicadas para otras áreas del supercontinente durante el Noriano, se propone que el modelo climático se alinea a un sistema zonal (**Fig 7.3**). Esta propuesta se sustenta por la presencia de un cinturón húmedo paleoecuatorial muy estrecho que pudo establecerse desde el ecuador occidental (Cordillera Oriental) hasta zonas internas de Pangea (facies lacustres húmedas de las cuencas de Richmond, Dan River y Deep River). Esta idea se alinea con la previa propuesta de Kent y Olsen (2000), que concluyen un modelo climático zonal y un estrecho cinturón húmedo en el paleoecuador para el Triásico Tardío.

Este modelo propuesto para el Noriano podría describirse como un sistema *zonal con fuerte estacionalidad*, caracterizado por franjas climáticas aproximadamente definidas que presentaban marcados contrastes estacionales. Esta acentuada estacionalidad se reconoce tanto en bajas latitudes ecuatoriales como en altas latitudes, respaldada por evidencias litológicas y paleontológicas (e.g., bandas de crecimiento en bivalvos, madrigueras de estivación de peces pulmonados; Dubiel et al., 1991; Niedźwiedzki et al., 2025).

2.1.2 Comparación paleontológica y afinidades

2.1.2.1 Paleoflora

Los registros paleoflorísticos para el Triásico Tardío se encuentran ampliamente distribuidos a lo largo del planeta. Dicha configuración ha permitido modelar su antigua distribución a lo largo del supercontinente Pangea durante este intervalo. Esta distribución ha facilitado la identificación de marcadas diferencias taxonómicas entre los hemisferios norte y sur, base para la delimitación de las provincias paleoflorísticas de Laurasia y Gondwana (e.g., Kustatscher et al., 2018) (**Fig 7.4**).

La asociación paleoflorística y los taxones presentes en el Triásico Superior de la Cordillera Oriental de Colombia (cf. *Cynepteris* sp., cf. *Wingatea* sp., *Zamites* sp., *Otozamites* sp., *Laurozamites* sp., *Podozamites* sp., *Pagiophyllum* sp., *Brachyphyllum* sp., *Brachyphyllum hegewaldia*) evidencia una estrecha afinidad con la paleoflora de la provincia fitogeográfica de Laurasia, en especial con las subprovincias de Chinle/Duckum y Newark de Norteamérica. Esta afinidad sugiere que las áreas septentrionales de Gondwana ubicadas en la zona paleoecuatorial de Pangea, como el norte de Sudamérica, estaban emparentadas con la flora laurásica del hemisferio norte (**Fig 7.4**).

En contraste, la paleoflora presente en cuencas del Triásico Superior (Noriano) de Argentina se encuentra dominada por sphenopsidas (*Equisetites*, *Neocalamites*), filicopsidas (*Dictyophyllum*, *Cladophlebis*, *Goepfertella*, *Marattia*, *Asterotheca*), Pteridospermas (*Dicroidium*, *Zuberia*, *Johnstonia*, *Xylopteris*), Cycadales (*Yabeiella*, *Nilssonia*, *Pseudocatenis*), Ginkgoales (*Baiera*, *Sphenobaiera*), Voltziales (*Heidiphyllum*) y coníferas (*Rissikia*, *Rissikistrobus*, *Agathoxylon*, *Araucarioxylon*), característicos de la Flora de *Dicroidium* de la provincia de Gondwana (e.g., Jalfin y Herbst, 1995; Artabe et al., 1999; Zamuner et al., 2001; Gnaedinger y Zavattieri, 2020, 2021; Pedermera et al., 2022). Esta paleoflora muestra sustanciales diferencias con los taxones reportados para Laurasia y la región septentrional de Gondwana de la Cordillera Oriental de Colombia.

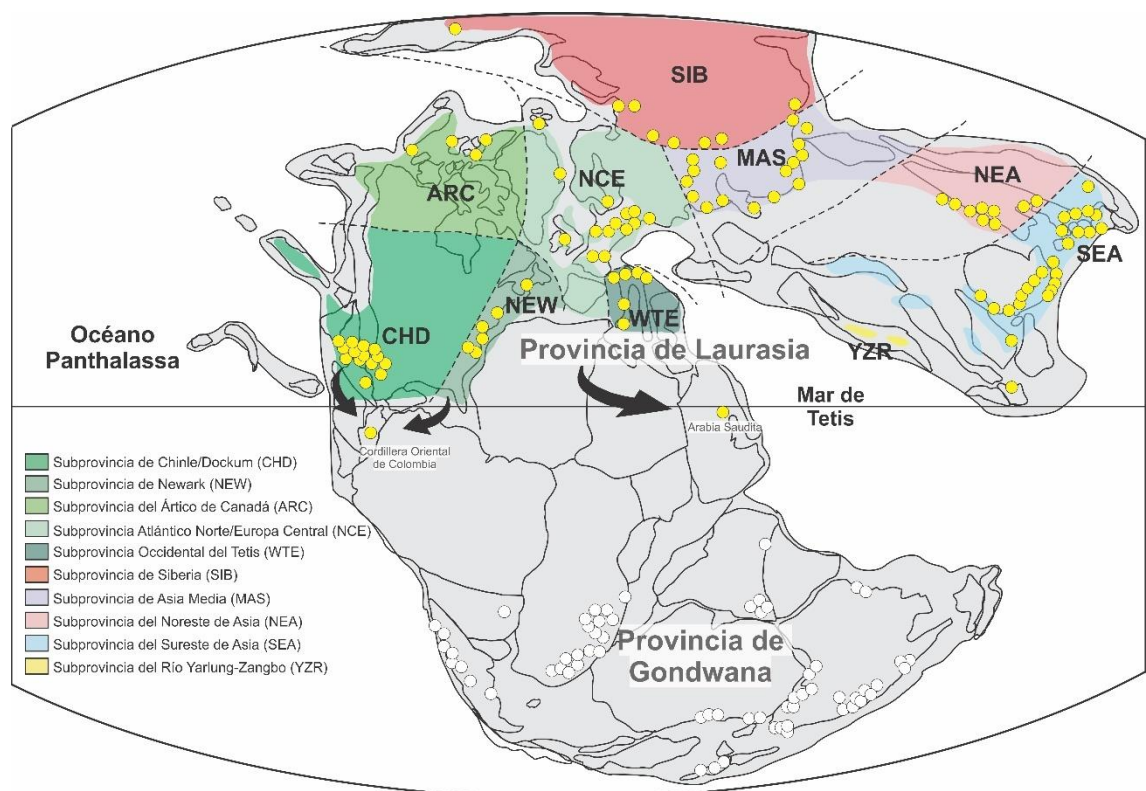


Figura 7.4 Distribución de macroflora en Pangea durante el Triásico Tardío y provincias fitogeográficas de Laurasia y Gondwana. Tomado y modificado de Kustatscher et al. (2018). Se agregan los nuevos datos de paleoflora de la Cordillera Oriental de Colombia y Arabia Saudita (El Atfy et al., 2022). Estas dos regiones paleoequatoriales presentan afinidad con la provincia de Laurasia.

2.1.2.1 Provincialismo paleoflorístico

De acuerdo a la investigación de Kustatscher et al. (2018) sobre la flora del Triásico Superior, la provincia fitogeográfica Gondwana fue bastante uniforme en su composición, mientras que la vegetación del hemisferio norte en Laurasia fue menos homogénea. Por este motivo, Kustatscher et al. (2018) han propuesto subprovincias florísticas dentro de Laurasia, que se caracterizan por albergar floras mixtas o de transición (**Fig 7.4**).

Al analizar la distribución paleogeográfica de las floras del Triásico Superior junto con las reconstrucciones paleoclimáticas globales de Pangea, se observa que la provincia fitogeográfica de Laurasia abarcó un rango latitudinal más amplio y ocupó franjas climáticas más diversas. En contraste, la provincia de Gondwana se mantuvo más restringida latitudinalmente y se concentró principalmente dentro de una franja climática templada-cálida y templada-fría (ver Fig 7.3 y Fig 7.4). Esta distribución en flora de la provincia de Gondwana podría sugerir que estuvo controlada por límites climáticos.

De acuerdo con las reconstrucciones paleoclimáticas, Pangea presentó una extensa franja árida desarrollada en latitudes tropicales altas y subtropicales de Gondwana (Fig 7.3). Esta gran franja árida, que se extendía por miles de kilómetros, habría actuado como una barrera climática, restringiendo de manera significativa el intercambio de elementos paleoflorísticos entre las dos grandes provincias fitogeográficas: Gondwana al sur y Laurasia al norte. Este control climático habría contribuido a la separación y el provincialismo entre las floras del sur de Gondwana con respecto a Laurasia y Gondwana septentrional.

Bibliografía

- Artabe, A., Morel, E., y Spalletti, L. (2003). Caracterización de las provincias fitogeográficas triásicas del Gondwana extratropical. *Ameghiniana*, 40(3), 1–19.
- Artabe, A., Morel, E., Spalletti, L., y Brea, M. (1999). Paleoambientes sedimentarios y paleoflora asociada en el Triásico Tardío de Malargüe (Mendoza) . *Revista de La Asociación Geológica Argentina*, 526–548.
- Benton, M. J., Bernardi, M., y Kinsella, C. (2018). The Carnian Pluvial Episode and the origin of dinosaurs. *Journal of the Geological Society*, 175(6), 1019–1026. <https://doi.org/10.1144/jgs2018-049>
- Benton, M. J., y Wu, F. (2022). Triassic Revolution. *Frontiers in Earth Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/feart.2022.899541>
- Bernardi, M., Gianolla, P., Petti, F. M., Mietto, P., y Benton, M. J. (2018). Dinosaur diversification linked with the Carnian Pluvial Episode. *Nature Communications*, 9(1), 1499. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03996-1>
- Bodnar, J., Coturel, E. P., Falco, J. I., y Beltrán, M. (2021). An updated scenario for the end-Permian crisis and the recovery of Triassic land flora in Argentina. *Historical Biology*, 33(12), 3654–3672. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1884245>
- Clemmensen, L. B., Kent, D. V., y Jenkins, F. A. (1998). A Late Triassic lake system in East Greenland: facies, depositional cycles and palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 140(1–4), 135–159. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00043-1](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00043-1)
- Colombi, C. E., y Parrish, J. T. (2008). Late Triassic Environmental Evolution in Southwestern Pangea: Plant Taphonomy of the Ischigualasto Formation. *PALAIOS*, 23(12), 778–795. <https://doi.org/10.2110/palo.2007.p07-101r>

- Dal Corso, J., Ruffell, A., y Preto, N. (2018). The Carnian pluvial episode (Late Triassic): new insights into this important time of global environmental and biological change. *Journal of the Geological Society*, 175(6), 986–988. <https://doi.org/10.1144/jgs2018-185>
- Dobruskina, I. (1993). Relationships of floral and faunal evolution during the transition from the Paleozoic to the Mesozoic. In S. G. Lucas y M. Morales (Eds.), *The Nonmarine Triassic* (Vol. 3, pp. 107–112). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin.
- Dubiel, R. F., Parrish, J. T., Parrish, J. M., y Good, S. C. (1991). The Pangaeen Megamonsoon: Evidence from the Upper Triassic Chinle Formation, Colorado Plateau. *PALAIOS*, 6(4), 347–370. <https://doi.org/10.2307/3514963>
- Dunne, E. M., Farnsworth, A., Greene, S. E., Lunt, D. J., y Butler, R. J. (2021). Climatic drivers of latitudinal variation in Late Triassic tetrapod diversity. *Palaeontology*, 64(1), 101–117. <https://doi.org/10.1111/pala.12514>
- El Atfy, H., Aba Alkhayl, S. S., y Uhl, D. (2022). *Zamites* (Bennettitales) from the Minjur Formation (Norian) of Saudi Arabia – a unique record from the Late Triassic palaeotropics of Gondwana. *Botany Letters*, 169(4), 588–597. <https://doi.org/10.1080/23818107.2022.2088614>
- Foffa, D., Dunne, E. M., Chiarenza, A. A., Wynd, B. M., Farnsworth, A., Lunt, D. J., Valdes, P. J., Nesbitt, S. J., Kligman, B. T., Marsh, A. D., Parker, W. G., Butler, R. J., Fraser, N. C., Brusatte, S. L., y Barrett, P. M. (2025). Climate drivers and palaeobiogeography of lagerpetids and early pterosaurs. *Nature Ecology y Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-025-02767-8>
- Gnaedinger, S. C., y Zavattieri, A. M. (2020). Coniferous woods from the Upper Triassic of southwestern Gondwana, Tronquimalal Group, Neuquén Basin, Mendoza Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, 94(3), 387–416. <https://doi.org/10.1017/jpa.2020.1>
- Gnaedinger, S., y Zavattieri, A. N. (2021). A new Late Triassic dipteridacean fern from the Paso Flores Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 66(4), 885–900. <https://doi.org/10.4202/app.00864.2020>
- Grauvogel-Stamm, L., y Ash, S. R. (2005). Recovery of the Triassic land flora from the end-Permian life crisis. *Comptes Rendus Palevol*, 4(6–7), 593–608. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2005.07.002>
- Huang, B., Yan, Y., Piper, J. D. A., Zhang, D., Yi, Z., Yu, S., y Zhou, T. (2018). Paleomagnetic constraints on the paleogeography of the East Asian blocks during Late Paleozoic and Early Mesozoic times. *Earth-Science Reviews*, 186, 8–36. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.02.004>
- Jalfin, G., y Herbst, R. (1995). La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia). Estratigrafía. *Ameghiniana*, 32(3), 211–229.
- Kent, D. V., y Olsen, P. E. (2000). Magnetic polarity stratigraphy and paleolatitude of the Triassic–Jurassic Blomidon Formation in the Fundy basin (Canada): implications for early Mesozoic tropical climate gradients. *Earth and Planetary Science Letters*, 179(2), 311–324. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(00\)00117-5](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(00)00117-5)
- Kent, D. V., Olsen, P. E., y Muttoni, G. (2017). Astrochronostratigraphic polarity time scale (APTS) for the Late Triassic and Early Jurassic from continental sediments and correlation with standard marine stages. *Earth-Science Reviews*, 166, 153–180. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.12.014>
- Kent, D. V., Santi Malnis, P., Colombi, C. E., Alcober, O. A., y Martínez, R. N. (2014). Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(22), 7958–7963. <https://doi.org/10.1073/pnas.1402369111>
- Kent, D. V., y Tauxe, L. (2005). Corrected Late Triassic Latitudes for Continents Adjacent to the North Atlantic. *Science*, 307(5707), 240–244. <https://doi.org/10.1126/science.1105826>

- Kustatscher, E., Ash, S. R., Karasev, E., Pott, C., Vajda, V., Yu, J., y McLoughlin, S. (2018). Flora of the Late Triassic. In L. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World. Topics in Geobiology* (Vol. 46, pp. 545–622). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_13
- Kutzbach, J. E., y Gallimore, R. G. (1989). Pangaean climates: Megamonsoons of the megacontinent. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *94*(D3), 3341–3357. <https://doi.org/10.1029/JD094iD03p03341>
- Li, L., Wang, Y., Liu, Z., Zhou, N., y Wang, Y. (2016). Late Triassic palaeoclimate and palaeoecosystem variations inferred by palynological record in the northeastern Sichuan Basin, China. *PalZ*, *90*(2), 327–348. <https://doi.org/10.1007/s12542-016-0309-5>
- Li, L., Xu, Y., Wang, Y., y Kürschner, W. M. (2023). Palynological investigation of an Upper Triassic sequence in Nanjing area, eastern China, with paleoecological implications. *Geobios*, *80*, 43–54. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2023.07.002>
- Lovecchio, J. P., Rohais, S., Joseph, P., Bolatti, N. D., y Ramos, V. A. (2020). Mesozoic rifting evolution of SW Gondwana: A poly-phased, subduction-related, extensional history responsible for basin formation along the Argentinean Atlantic margin. *Earth-Science Reviews*, *203*, 103138. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103138>
- Lucas, S. G. (2018). Late Triassic Terrestrial Tetrapods: Biostratigraphy, Biochronology and Biotic Events. In L. H. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World, Topics in Geobiology* (pp. 351–405). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_10
- McAllister Rees, P. (2002). Land-plant diversity and the end-Permian mass extinction. *Geology*, *30*(9), 827. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0827:LPPDATE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0827:LPPDATE>2.0.CO;2)
- Müller, R. D., Seton, M., Zahirovic, S., Williams, S. E., Matthews, K. J., Wright, N. M., Shephard, G. E., Maloney, K. T., Barnett-Moore, N., Hosseinpour, M., Bower, D. J., y Cannon, J. (2016). Ocean Basin Evolution and Global-Scale Plate Reorganization Events Since Pangea Breakup. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *44*(1), 107–138. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-060115-012211>
- Niedzwiedzki, G., Pawlak, W., Tałanda, M., Sulej, T., y Qvarnström, M. (2025). High-latitude dipnoan aestivation burrows suggest seasonal aridity for early dinosaur ecosystems in the Late Triassic of East Greenland. *SSRN*. <https://doi.org/10.2139/ssrn.5731914>
- Nordt, L., Atchley, S., y Dworkin, S. (2015). Collapse of the Late Triassic megamonsoon in western equatorial Pangea, present-day American Southwest. *Geological Society of America Bulletin*, *127*(11–12), 1798–1815. <https://doi.org/10.1130/B31186.1>
- Olsen, P. E., y Kent, D. V. (2000). High-resolution early Mesozoic Pangaean climatic transect in lacustrine environments. *Zentralblatt Für Geologie Und Paläontologie*, 1475–1495.
- Panca, F., Bahlburg, H., Cárdenas, J., Berndt, J., Lünsdorf, N. K., y Gerdes, A. (2024). Sedimentology, geochronology and provenance of the late Permian and Triassic Mitu Group in Peru—The evolution of continental facies along a transform margin. *Basin Research*, *36*(2), 1–46. <https://doi.org/10.1111/bre.12864>
- Parrish, J. T. (1993). Climate of the Supercontinent Pangea. *The Journal of Geology*, *101*(2), 215–233. <https://doi.org/10.1086/648217>
- Parrish, J. T., y Peterson, F. (1988). Wind directions predicted from global circulation models and wind directions determined from eolian sandstones of the western United States—A comparison. *Sedimentary Geology*, *56*(1–4), 261–282. [https://doi.org/10.1016/0037-0738\(88\)90056-5](https://doi.org/10.1016/0037-0738(88)90056-5)
- Pedernera, T. E., Mancuso, A. C., y Ottone, E. G. (2022). Triassic paleoclimate and paleofloristic trends of southwestern Gondwana (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, *116*, 103852. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103852>

- Preto, N., Kustatscher, E., y Wignall, P. B. (2010). Triassic climates — State of the art and perspectives. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 290(1–4), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.03.015>
- Santi Malnis, P. (2014). *Magnetoestratigrafía y vinculaciones paleoclimáticas de la Formación Los Colorados (Triásico Superior), San Juan—La Rioja, Argentina* [PhD]. Universidad Nacional de San Juan.
- Santi Malnis, P., Colombi, C. E., Rothlis, L. M., y Alcober, O. (2020). Fluvial architecture and paleoenvironmental evolution of the Los Colorados Formation (Norian): Postrift stage of the Ischigualasto–Villa Unión Basin, NW Argentina. *Journal of Sedimentary Research*, 90(10), 1436–1462. <https://doi.org/10.2110/jsr.2020.65>
- Scotese, C. R. (2014). The PALEOMAP Project PaleoAtlas for ArcGIS, version 2, Volume 3, Triassic and Jurassic Plate Tectonic, Paleogeographic, and Paleoclimatic Reconstructions, Map 33–48. In *PALEOMAP Project, Evanston, IL*.
- Sellwood, B. W., y Valdes, P. J. (2006). Mesozoic climates: General circulation models and the rock record. *Sedimentary Geology*, 190(1–4), 269–287. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2006.05.013>
- Spalletti, L. (1994a). Alociclos controlados por variaciones tectónicas y climáticas en depósitos fluviales de la Formación Paso Flores (Triásico) noroeste de la Patagonia, República Argentina. In *5 Reunión Argentina de Sedimentología* (pp. 53–57).
- Spalletti, L. (1994b). Facies y arquitectura de depósitos fluviales y lacustres del Triásico Superior, Formación Paso Flores, Patagonia Noroccidental, Argentina. In *5 Reunión Argentina de Sedimentología* (pp. 41–46).
- Spalletti, L. A. (1997). Sistemas depositacionales fluvio-lacustres en el rift triásico de Malargüe (sur de Mendoza, República Argentina). *Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Anales* 49, 109–124.
- Spalletti, L., Arrondo, O., Morel, E., y Ganuza, D. (1990). Los depósitos fluviales de la cuenca Triásica superior en el sector noroeste del Macizo Nordpatagónico. *Revista de La Asociación Geológica Argentina*, 43, 544–557.
- Spikings, R., Cochrane, R., Villagomez, D., Van der Lelij, R., Vallejo, C., Winkler, W., y Beate, B. (2015). The geological history of northwestern South America: from Pangaea to the early collision of the Caribbean Large Igneous Province (290–75Ma). *Gondwana Research*, 27(1), 95–139. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.06.004>
- Spikings, R., Reitsma, M. J., Boekhout, F., Mišković, A., Ulianov, A., Chiaradia, M., Gerdes, A., y Schaltegger, U. (2016). Characterisation of Triassic rifting in Peru and implications for the early disassembly of western Pangaea. *Gondwana Research*, 35, 124–143. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2016.02.008>
- Stipanovic, P. (2001). Antecedentes geológicos y paleontológicos. In A. Artabe, E. Morel, y A. Zamuner (Eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina* (pp. 1–21). Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno.”
- Tabor, N. J., Montañez, I. P., Kelso, K. A., Currie, B., Shipman, T., y Colombi, C. (2006). A Late Triassic soil catena: Landscape and climate controls on paleosol morphology and chemistry across the Carnian-age Ischigualasto–Villa Union basin, northwestern Argentina. In *Paleoenvironmental Record and Applications of Calcretes and Palustrine Carbonates*. Geological Society of America. [https://doi.org/10.1130/2006.2416\(02\)](https://doi.org/10.1130/2006.2416(02))
- Tanner, L. H. (2018). Climates of the Late Triassic: Perspectives, Proxies and Problems. In L. Tanner (Ed.), *The Late Triassic World* (Vol. 46, pp. 59–90). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68009-5_3
- Vajda, V., McLoughlin, S., Mays, C., Frank, T. D., Fielding, C. R., Tevyaw, A., Lehsten, V., Bocking, M., y Nicoll, R. S. (2020). End-Permian (252 Mya) deforestation, wildfires and flooding—An ancient biotic crisis with lessons for the present. *Earth and Planetary Science Letters*, 529, 115875. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2019.115875>

- van Hinsbergen, D. J. J., de Groot, L. V., van Schaik, S. J., Spakman, W., Bijl, P. K., Sluijs, A., Langereis, C. G., y Brinkhuis, H. (2015). A Paleolatitude Calculator for Paleoclimate Studies. *PLOS ONE*, *10*(6), e0126946. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126946>
- Whiteside, J. H., Grogan, D. S., Olsen, P. E., y Kent, D. V. (2011). Climatically driven biogeographic provinces of Late Triassic tropical Pangea. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(22), 8972–8977. <https://doi.org/10.1073/pnas.1102473108>
- Whiteside, J. H., Lindström, S., Irmis, R. B., Glasspool, I. J., Schaller, M. F., Dunlavey, M., Nesbitt, S. J., Smith, N. D., y Turner, A. H. (2015). Extreme ecosystem instability suppressed tropical dinosaur dominance for 30 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(26), 7909–7913. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505252112>
- Yu, J., Broutin, J., Chen, Z.-Q., Shi, X., Li, H., Chu, D., y Huang, Q. (2015). Vegetation changeover across the Permian–Triassic Boundary in Southwest China. *Earth-Science Reviews*, *149*, 203–224. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2015.04.005>
- Zamuner, A. B., Zavattieri, A. M., Artabe, A. E., y Morel, E. M. (2001). Paleobotánica. In A. E. Artabe, E. M. Morel, y A. B. Zamuner (Eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina* (pp. 143–184). Fundación Museo de La Plata “Francisco Pascasio Moreno”.
- Zerfass, H., Chemale, F., Schultz, C. L., y Lavina, E. (2004). Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. *Sedimentary Geology*, *166*(3–4), 265–292. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2003.12.00>

**Capítulo VIII:
Conclusiones,
recomendaciones y
consideraciones finales**

“Lo que sabemos es una gota de agua; lo que ignoramos es el océano.”

Isaac Newton

Conclusiones

Las investigaciones efectuadas durante la realización de este trabajo doctoral han permitido llegar a las siguientes conclusiones:

1. El estudio estratigráfico y sedimentológico para las formaciones Bocas y Montebel permite interpretar que corresponden a unidades de origen lacustre. Las facies identificadas permiten definir los subambientes de lago profundo, lago somero de aguas abiertas, deltas litorales de pequeña escala, ciénaga/pantano, lacustre marginal y vulcanismo subacuático.

2. De acuerdo con la configuración tectónica y diversas evidencias geoquímicas, estructurales y sedimentológicas, en la Cordillera Oriental de Colombia se desarrollaron cuencas sedimentarias y actividad volcánica de forma simultánea, en un contexto tectónico dominado por extensión intracontinental con significativa influencia de subducción. En particular, las cuencas vinculadas al Macizo de Santander evidencian un marcado adelgazamiento cortical, reflejado en un magmatismo bimodal representado por flujos basálticos y tobas riolíticas registradas en la Formación Bocas. Este escenario tectónico sugiere que las facies lacustres descritas para las formaciones Bocas y Montebel se depositaron de manera sincrónica en dos subcuencas diferenciadas durante el Noriano medio.

3. Las secuencias de facies descritas en las formaciones Bocas y Montebel muestran ciclos de contracción (*lowstand*) y expansión lacustre (*highstand*). Los ciclos con niveles altos lacustres (*highstand*) dieron lugar a la acumulación abundante de turbiditas derivadas de flujos hiperpícnicos, turbiditas intracuencales y fangolitas oscuras en ambientes profundos. Por su parte, los ciclos de contracción (*lowstand*) se caracterizan por la acumulación de areniscas y limolitas en aguas someras, a menudo acompañada de la formación de fangolitas carbonosas y colonización de plantas en zonas marginales.

4. Las facies descritas para las formaciones Bocas y Montebel en la Cordillera Oriental de Colombia se alinean con las características sedimentológicas del complejo lacustre *Richmond-type*, el cual se define por un alto nivel lacustre y periodos secos relativamente moderados. Este tipo de complejo ha sido propuesto para sucesiones lacustres desarrolladas en paleolatitudes ecuatoriales con climas húmedos para el Triásico Tardío. Esto sugiere que la Cordillera Oriental en el noroeste de Gondwana se encontraba a una baja latitud dentro de un cinturón tropical húmedo en el paleoecuador occidental de Pangea durante el Noriano medio.

5. La diversidad de paleoinvertebrados identificados en las formaciones Bocas y Montebel incluye camarones almeja (*Howellsaura colombianus*, *Shipingia hebaozhaiensis*, *Euestheria winterpockensis*, *Gregoriusella* sp., *Shipingia olseni*), ostrácodos (*Darwinulocopina*) y bivalvos

(Unionida). Por su parte, los paleovertebrados están representados por peces (Actinopterygii) y tetrápodos (fitosaurios?).

6. De acuerdo a los fósiles de macro y microflora identificados en las formaciones Bocas y Montebel, los bosques que rodeaban a los cuerpos lacustres estaban dominados principalmente por sphenopsidas (*Mesocalamites*, *Sphenopsida* indet., *Verrucosisporites* sp.), Ginkgoales, helechos (cf. *Cynepteris* sp., cf. *Wingatea* sp., *Onychiopsis* cf. *psilotoides*; *Piazopteris branneri*, *Coniopteris* sp., *Pecopteris* sp., *Asterotheca* sp., *Dictyophyllidites* sp., *Gleicheniidites* sp., *Concavisporites* sp., *Punctatosporites* cf. *scabratus*), pteridospermas (*Sagenopteris* cf. *nilssoniana*, *Vitreisporites* sp.), Bennettitales (*Zamites* sp., *Otozamites* sp. *Laurozamites* sp.), Cycadales (*Cycadopites* sp.) y coníferas (*Podozamites* sp., *Pagiophyllum* sp., *Brachyphyllum* sp., *Brachyphyllum hegewaldia*, *?Classopollis* sp., cf. *Podocarpidites* sp.). Esta paleoflora permite sugerir un entorno caracterizado por condiciones cálidas y húmedas, posiblemente un clima tropical húmedo.

7. El análisis tafonómico de las formaciones Bocas y Montebel sugiere que: (1) el ambiente lacustre profundo está controlado principalmente por el ingreso de restos de plantas a través de flujos hiperpícnicos provenientes de sistemas fluviales, los cuales también incorporan otros materiales disponibles en su recorrido. Adicionalmente, se produce la decantación de restos orgánicos que permanecen en suspensión en la columna de agua hasta depositarse en el fondo. También se considera que partículas de pequeño tamaño, como fragmentos de plantas, esporas y granos de polen, pueden ser transportadas por el viento hasta la superficie del lago y posteriormente decantar hacia las zonas más profundas. (2) Los ambientes lacustres someros de aguas abiertas se desarrollan en contextos de baja energía donde decantan fragmentos de plantas con menor transporte, junto con restos de invertebrados, como camarones almeja, ostrácodos y bivalvos, que habitan en estas aguas tranquilas. (3) Los ambientes pantanosos corresponden a zonas restringidas de baja energía donde se acumulan grandes cantidades de material orgánico derivado de la vegetación circundante, así como restos de invertebrados, principalmente camarones almeja y ostrácodos, que habitan en estas áreas anegadas. (4) Las zonas marginales lacustres están asociadas al crecimiento de plantas en áreas sujetas a anegamiento constante. En estos cuerpos de agua muy someros coexistieron invertebrados, como camarones almeja y ostrácodos, junto con tetrápodos semiacuáticos, como los fitosaurios, cuyos restos se acumularon en estas zonas encharcadas.

8. El análisis de la asociación de camarones almeja en las formaciones Bocas y Montebel revela una diversidad taxonómica similar para ambas unidades. En la Formación Bocas, la composición y abundancia relativa de especies está dominada por *Howellisaura colombianus* Bock, 1953 (50%), seguida por *Shipingia hebaozhaiensis* Shen, 1976 (28.6%), *Euestheria winterpockensis*

Bock, 1953 (18.3%), *Gregoriusella* sp. (1.9%) y *Shipingia olseni* Kozur y Weems, 2005 (1.1%). Por su parte, la asociación en la Formación Montebel está dominada por *H. colombianus* (56.7%), acompañada por *S. hebaozhaiensis* (28.4%) y *E. winterpockensis* (14.9%).

9. La nueva asociación de camarones almeja descrita en este estudio permite (1) correlacionar las formaciones Bocas y Montebel con la Biozona *Shipingia hebaozhaiensis*, asignada para el Noriano medio (Alauniano medio-superior) y definida para la Cuenca Germánica y el Supergrupo Newark. (2) La aparición de *Shipingia olseni* en asociación con *Shipingia hebaozhaiensis* en la parte media-superior de la Formación Bocas, sugiere la transición entre el Alauniano y el Sevatiano. Esta superposición de *S. hebaozhaiensis* y *S. olseni* también ha sido documentada en el Miembro Groveton de la Formación Bull Run en la Cuenca Culpeper del Supergrupo Newark, interpretada como la transición entre el Alauniano y el Sevatiano. Esto sugiere que el segmento superior de la Formación Bocas podría extenderse hasta el Sevatiano (Noriano superior).

10. La bioestratigrafía de alta resolución proporcionada por la asociación de camarones almeja en la Formación Bocas permite restringir su edad al Noriano medio (Alauniano medio-tardío). En consecuencia, el rango temporal de *Piazopteris branneri* se extiende ahora desde el Noriano medio (Triásico Tardío) hasta el Cretácico Temprano. La presencia de *Piazopteris branneri* en la Formación Bocas representa el registro más antiguo conocido para la especie, lo cual sugiere que la familia Matoniaceae estuvo representada por al menos dos géneros (*Phlebopteris* y *Piazopteris*) durante el Triásico Tardío.

11. La asociación paleoflorística de las formaciones Bocas y Montebel está emparentada con la provincia fitogeográfica de Laurasia, en especial con las subprovincias de Chinle/Duckum y Newark de Norteamérica. Esta afinidad sugiere que las áreas paleocuatoriales de las zonas septentrionales de Gondwana, como el norte de Sudamérica, estaban emparentadas con la flora laurásica del hemisferio norte durante el Triásico Tardío. Asimismo, la fauna de camarones almeja identificada para estas unidades colombianas, también comparte especies en común con las cuencas laurásicas del Supergrupo Newark y la Cuenca Germánica (*Shipingia hebaozhaiensis*, *Euestheria winterpockensis*, *Gregoriusella* sp., *Shipingia olseni*).

12. La comparación paleoambiental a lo largo de la margen suroccidental de Pangea durante el Noriano revela una marcada variación latitudinal: condiciones cálidas y húmedas cerca del paleoecuador (~6° S, Cordillera Oriental de Colombia); condiciones predominantemente áridas entre los ~20°-28° (Grupo Mitu); condiciones estacionales subhúmedas a semiáridas a los ~48° S (Formación Los Colorados); y climas templado-cálidos y húmedos desde los ~50° hasta los ~61° S (cuencas de Malargüe, Paso Flores y El Tranquilo). Este tipo de patrón latitudinal en la margen

suroccidental de Pangea, sugiere un arreglo zonal, con franjas climáticas aproximadamente definidas.

13. Considerando los datos y resultados obtenidos para la margen suroccidental de Pangea, junto con la evidencia sedimentológica e interpretaciones paleoambientales publicadas para otras áreas del supercontinente durante el Noriano, se propone que el modelo climático para este intervalo, se alinea a un sistema zonal. Esta propuesta se sustenta por la presencia de un cinturón húmedo paleoequatorial muy estrecho que pudo establecerse desde el ecuador occidental (Cordillera Oriental de Colombia y Cuenca de Chinle) hasta zonas internas de Pangea (facies lacustres húmedas de las cuencas de Richmond, Dan River y Deep River).

14. Las marcadas diferencias paleoflorísticas entre las provincias fitogeográficas de Laurasia y Gondwana podrían explicarse por los extremos climáticos característicos del interior de Pangea. De acuerdo con las reconstrucciones paleoclimáticas, Pangea presentó una extensa franja árida desarrollada en latitudes tropicales altas y subtropicales de Gondwana. Esta gran franja árida, que se extendía por miles de kilómetros, habría actuado como una barrera climática, limitando el intercambio de elementos paleoflorísticos entre las floras del sur de Gondwana con respecto a Laurasia y Gondwana septentrional.

15. La dispersión de la fauna de camarones almeja a lo largo de las cuencas de la Pangea central pudo haber estado favorecida por la presencia de extensos valles de rift ocupados por sistemas lacustres, formados durante las etapas tempranas de fragmentación del supercontinente. Los ambientes de agua dulce establecidos en estos valles, incluyendo redes fluviales y sistemas lacustres interconectados, habrían proporcionado hábitats altamente favorables para el establecimiento y circulación de los camarones almeja durante el Triásico Tardío.

Recomendaciones y consideraciones finales

1. Aunque las exposiciones de roca correspondientes a las formaciones Bocas y Montebel son limitadas, se recomienda llevar a cabo estudios de campo adicionales que incluyan descripciones detalladas de afloramientos, con el objetivo de ampliar el conocimiento sobre la distribución de facies y su contenido paleontológico. En particular, aún persisten áreas poco exploradas, como Cuesta Rica (Rionegro), el noroeste del municipio de Guaca, la vía Aguachica–Río de Oro (Cesar) y la vía Encino–Belén (Santander y Boyacá), donde se registran exposiciones que podrían contribuir significativamente al entendimiento de estas unidades.

2. Se recomienda realizar un estudio detallado de carácter geoquímico, petrográfico y geocronológico de las rocas volcánicas conocidas como “Riolita de la Formación Bocas” (ver Capítulo I, Formación Bocas), las cuales afloran en la localidad de Cuesta Rica (Rionegro). Este

análisis permitiría mejorar la comprensión del contexto tectónico en el que se originó el magmatismo.

3. Se recomienda hacer estudios de geocronología a las rocas volcánicas interestratificadas de la Formación Bocas con el fin de reforzar la temporalidad de esta unidad.

4. Este trabajo presenta un estudio integral de las formaciones Bocas y Montebel, que incluye análisis sedimentológicos, tafonómicos, paleontológicos, bioestratigráficos y paleobiogeográficos. No obstante, estos enfoques pueden ser mejorados y complementados mediante nuevas investigaciones multidisciplinarias. El establecimiento de bases sólidas y empíricas desde diversas líneas de evidencia contribuirá a confirmar, refinar o reevaluar las interpretaciones y propuestas de este trabajo. Esto permitirá avanzar en la construcción de un modelo paleoambiental más robusto para estas unidades del Triásico Superior de la Cordillera Oriental de Colombia.