

# EL REGISTRO PALEOBOTÁNICO Y EL TRÁNSITO PÉRMICO-TRIÁSICO

**José Bienvenido Díez Ferrer**

Departamento de Geociencias Marinas y Ordenación del Territorio. Universidad de Vigo.  
Campus Lagoas-Marcosende, 36200 Vigo (Pontevedra), España.

**RESUMEN:** En este trabajo mostramos de manera sintética los cambios en el conjunto de las floras fósiles durante el tránsito Pérmico-Triásico, analizando las posibles causas de estas transformaciones y resaltando aquellas claramente relacionadas con la crisis biológica del límite, considerada la de mayor impacto de la historia biológica del planeta. En la última parte se hace referencia al registro de estos efectos en el Dominio Peritethyco Occidental.

**PALABRAS CLAVE:** Mesofítico, Pérmico, Triásico, crisis biológica, Dominio Peritethyco Occidental.

**ABSTRACT:** In this work we show in a synthetic way the changes in the assemblage of the fossil floras during the Permian-Triassic transit, analysing the possible causes of these transformations and standing out those clearly related with the biological crisis of this limit, which is considered the bigger impact of the biological history of the planet. In the last part we make reference to the registration of these effects in the western Peritethyan Domain.

**KEY WORDS:** Mesophytic, Permian, Triassic, biological crisis, Western Peritethyan Domain.

## INTRODUCCIÓN

El límite Permotriásico (límite P/T) representa desde el punto de vista paleontológico la mayor crisis biológica acontecida en la historia de nuestro planeta. Esta crisis marcará crono-estratigráficamente el comienzo del Mesozoico, el cual a su vez termina también con otra extinción en masa, la del Cretácico/Terciario (K/T). Sin embargo y al contrario de lo acontecido con el K/T, en el cual no se aprecian cambios importantes en las floras (las angiospermas ya habían aparecido en la base del Cretácico), en el P/T se constatan grandes cambios en la composición de los conjuntos paleobotánicos.

## EVOLUCIÓN DE LAS PALEOFLORAS

En cuanto a registro paleobotánico, decir que se produjo un cambio de composición de la diversidad vegetal del planeta durante el Pérmico y Triásico, mostrando el declive de la flora paleofítica y la aparición de la mesofítica. El clima cambió durante el Pérmico haciéndose mucho más seco y con mayor oscilación térmica, esto produjo la sustitución de gran parte de las floras de Pteridofitas imperantes por Gimnospermas, plantas mejor adaptadas a este tipo de clima, al poseer granos de polen que les permiten reproducirse sin depender de la existencia de agua libre, y presentar semillas que protegen al embrión en las primeras fases de su desarrollo, posibilitando un periodo de

latencia cuando las condiciones ambientales no son favorables. Todas estas adaptaciones permitieron que las floras de Gimnospermas fueran dominantes a lo largo del Mesozoico.

A grandes rasgos la flora pérmica de hojas anchas, constituida por pteridospermales, como *Cordaites* y *Glossopteris*, es reemplazada por una nueva flora cosmopolita y oligotrópica con coníferas como *Voltzia*, Gingkoales, cicadales, cicadoideas, nuevas pteridospermales y Pteridofitas.

Sin embargo, el hecho más singular de carácter paleobotánico es el denominado "evento fungil" (VISSCHER, 1996, ESHET *et al.*, 1995) coincidente con el límite P/T, y que se ha detectado en los estudios paleopalínológicos realizados en muestreos sobre las facies marinas poco profundas y que se caracteriza por presentar un 95% de esporas de hongos y helechos en la composición total, lo que es distintivo de ecosistemas jóvenes postcrisis. Los pólenes bisacados de gimnospermas desaparecen antes del límite para reaparecer progresivamente. Se denota también una gran cantidad de restos microscópicos de madera al mismo tiempo que las esporas de hongos. Este último hecho apoyaría la hipótesis de un suceso breve y catastrófico destructor de los ecosistemas terrestres. Aunque la tendencia a gran escala sea la de una sustitución progresiva debido a la aridificación global del clima, esta se ve truncada por un hecho catastrófico de gran escala, que acelera y modifica la aparente evolución gradual.

La distribución temporal de los conjuntos vegetales es explicada en el trabajo clásico de DOBRUSKINA (1994), a grandes trazos, la diversidad geobotánica del Paleozoico durante el Pérmico disminuye por la unificación de las placas continentales, lo que deriva en una

uniformización de las floras latitudinalmente. Paleogeográficamente nos encontramos con el supercontinente denominado Pangea, que queda latitudinalmente dividido en Gondwana al Sur y Laurasia al Norte a causa del "Océano ecuatorial" que denominamos Tethys que se sitúa entre ellos, de manera que en Gondwana se pasa de una flora dominada por la pteridospermales *Glossopteris* a otra dominada por *Dicroidium*.

En la zona Norte denominada Laurasia, tenemos durante el Pérmico tres floras diferentes: *Cordaites* (Angara), *Gigantopteris* (Cataysia), y la que nos puede resultar más interesante la flora de *Zechstein* (Atlántico), que se caracteriza por la predominancia de Voltziales primitivas como *Ullmannia*, *Ernestiodendron* y *Utrechtia pinniformis*, lo que la hace claramente diferente del resto y la emparenta directamente con la flora de Voltziales que encontramos dominando el hemisferio norte durante el Triásico medio y caracterizada por diferentes tipos de *Voltzia* que asimismo dará nombre a la flora de la base del Triásico medio. En los depósitos del Triásico inferior de algunas áreas de Europa encontramos la denominada flora de *Pleuromeia*, este grupo de isoetales corresponde a la primera fase de recuperación postcrisis (LOOY *et al.*, 1999) que posteriormente en el Anisiense pasa a la ya descrita "flora de *Voltzia*", sustituida por la "flora de *Scytophyllum*" durante el Ladiniense-Carniense, en el Noriense-Retiense por la "flora de *Lepidopteris*" y por último por la "flora de *Thaumatopteris*" a partir de la base del Jurásico.

Atendiendo a los diferentes grupos taxonómicos y su evolución en este periodo de tiempo, podemos observar importantes cambios en la diversidad de la flora. Dentro del

grupo de las Pteridofitas decir que la mayor parte de las Filicales del Carbonífero sufren una gran disminución durante el Pérmico consecuente con la aridificación del clima. Al mismo tiempo aparecen las Osmundaceas que sucesivamente adquirirán mayor importancia durante el Triás, a mitad de la misma época comienzan a aparecer formas de Schizeaceas, Mantoniaceas y Gleicheniaceas. Solamente las Maratitales dentro de los eusporangiados logran superar con éxito la crisis y no empiezan a ceder hasta el tránsito Triásico/Jurásico.

Pero es entre las Gimnospermas donde encontramos los cambios más significativos; pasa de ser un grupo con un peso relativo a ser el grupo dominante, la aparición de la semilla les permite superar con cierto éxito la crisis, y como los condicionantes climáticos no se modifican y les ofrecen ciertas ventajas respecto a otros competidores, tienen tiempo de adaptarse y diversificarse modificando la distribución de grupos florísticos. Basándonos en este acontecimiento hablamos del comienzo del Mesofítico.

Entre las pteridospermales podemos observar un importante relevo, a principio del Pérmico desaparecen Medullosaceas, Lygnoteridaceas y Callistofitaceas, que son substituidas a finales del Pérmico, principios del Triásico por otras gimnospermas como Cicadales, Cicadoideas y Caitoniales, grupos que adquirirán significativa importancia a lo largo de todo el Mesozoico. Sólo tenemos un grupo de Pteridospermales, el de los *Glossopteris*, que aparece en el Pérmico inferior, se convierte en el grupo dominante de la flora pérmica de Gondwana y desaparece del registro fósil a comienzos del Jurásico.

También las Ginkgoales aparecen por primera vez en el registro fósil en el Pérmico

inferior, se desarrollan durante el Triásico y tienen un momento de máxima expansión durante el Jurásico-Cretácico.

Las coníferas presentan el mayor patrón de diversificación, las voltziales están presentes desde el límite Carbonífero-Pérmico y se desarrollan abundantemente durante el Pérmico con formas como *Utrechtia* o *Ernestiodendron* que después durante el Triásico se ven substituidas por otras como *Voltzia* o *Albertia*. Posteriormente, a finales del Triásico y a partir de estos mismos ya se desarrollan las ocho familias de coníferas presentes en la actualidad (Pinaceae, Podocarpaceae, Taxaceae, Cupressaceae, Taxodiaceae, Araucariaceae y Cephalotaxaceae).

## LA EXTINCIÓN PERMOTRIÁSICA

Paleontológicamente este límite representa una de las mayores extinciones biológicas del planeta (ERWIN, 1993, ESHET *et al.*, 1995, RETALLACK, 1995, GALL *et al.*, 1998 y LETHIERS, 1998).

La recopilación de los datos paleontológicos disponibles nos permiten estimar que el 57% de las familias de organismos marinos presentes en el Pérmico desaparecen en el límite P/T, llegando al 83% de los géneros y el 96% de las especies según algunos autores. Es considerada la mayor extinción de todas las acaecidas durante el Fanerozoico desapareciendo totalmente grupos tan representativos durante el Paleozoico como los trilobites, giganteostráceos y fusulínidos; los corales rugosos y tabulados son tan brutalmente diezmados que prácticamente desaparecen los medios recifales y no se vuelven a recuperar hasta el Anisiense con los hexacorarios. Grupos que también se ven muy afectados son

los ammonoideos, braquiópodos y equinodermos. La re-colonización de los medios marinos no se produce hasta 10 Ma después con el comienzo del Anisiense, la fauna del Scythiense marino se caracteriza por su empobrecimiento en contraste con la riqueza del Pérmico Superior.

En cuanto a los medios continentales es más difícil realizar una evaluación precisa de la intensidad de la extinción debido a las características propias de su dinámica sedimentaria.

Entre la fauna de vertebrados los autores estiman una desaparición de aproximadamente 70-77 % de las familias, pero proponen 3 ó 4 extinciones a lo largo del Pérmico superior y el Trías basal. Las extinciones afectan a los anfibios laberintodontos y los primeros Terápsidos, denotándose una mayor supervivencia en los vertebrados de pequeña talla que empiezan a colonizar medios más templados y fríos. A comienzos del Trías aparecen también los diápsidos que darán paso a los dinosaurios y también una nueva línea de Terápsidos como los dicodontos que posiblemente darían paso posteriormente a los mamíferos.

Se enfrentan dos ideas contrapuestas: por un lado una extinción en masa defendida por la existencia de un evento fungil y, sin embargo, otros autores (GALL *et al.*, 1998), especialmente en medios continentales, apuntan a una extinción más o menos gradual con varios episodios, diferente en medios marinos y continentales, en las postrimerías del Pérmico y con una recuperación gradual durante el Triásico inferior a partir de los medios de transición hasta su “culmen” en el Anisiense.

La forma de evaluar el nivel de extinción de biota completos se basa en el análisis de proporciones isotópicas de Carbono. Con vida es abundante el registro geológico presenta casi todo el Carbono total como carbono-12 ( $C^{12}$ ) ya que las enzimas de los organismos fijan más eficazmente este isótopo, con lo que las rocas de estos periodos estarán enriquecidas en este  $C^{12}$  orgánico en contraposición de épocas con menor actividad orgánica en la que se produce un enriquecimiento relativo de  $C^{13}$  ya que en la precipitación inorgánica de carbono no diferencia entre los isótopos. Por tanto los enriquecimientos relativos de  $C^{13}$  muestran la proporción de la extinción.

En análisis realizados en los estratos del límite Permotriásico apreciamos una concentración anómala de  $C^{13}$ . Este cambio comienza a hacerse patente a finales del Pérmico (Changxingiense), aumentando hacia el límite P/T. Cuando la vida se recupera y diversifica durante el Triásico las proporciones de isótopo de carbono vuelven a niveles similares a los anteriores. Para explicar este fenómeno se piensa en una conjunción de causas de diferente importancia.

La primera y más importante de todas ellas es la existencia de Pangea. Un supercontinente que se extiende de Norte a Sur modificando totalmente la dinámica climática del planeta. Este proceso de continentalización afecta directamente al clima que se vuelve mucho más extremo en el interior del continente ya que el fenómeno termoregulador de las masas oceánicas se reduce, produciendo en las cotas bajas áreas muy secas y extremadamente cálidas, y en las cotas altas nieves perpetuas.

De la misma manera, al unirse todas las placas continentales se redujeron las áreas costeras y los medios marinos poco profundos,

lo cual disminuyó el número de hábitats y acentuó el fenómeno de desaparición de especies. Este hecho se agravó con la finalización de la glaciación Carbo-Pérmica que produjo rápidos cambios en la línea de costa y en consecuencia de la distribución todos los hábitats relacionados con la misma.

Este escenario en el límite P/T de cambio climático, regresión marina, cambios de la salinidad derivados de la oscilación eustática incluso, como defienden algunos autores, radiación cósmica. Cada una de ellas por separado pueden justificar las numerosas extinciones a lo largo del Pérmico superior pero parece insuficiente para explicar su agravamiento en el límite.

Autores como COURTILLOT (1995) postulan que las grandes erupciones serían el motor de las renovaciones faunísticas. Las erupciones explosivas expulsan una cantidad de polvo en suspensión que produce un oscurecimiento de la atmósfera, que como consecuencia favorece la elevación de la temperatura y a su vez es responsable de una importante disminución de la actividad fotosintética. Posteriormente este polvo precipita conjuntamente con los gases emitidos ( $\text{CO}_2$  y  $\text{SO}_2$ ), dando lugar a una intensa lluvia ácida que destruye plantas y fitoplanctón, lo que deriva en una menor fijación de  $\text{CO}_2$  y una recuperación de los ecosistemas mucho más lenta.

El candidato más verosímil es el volcanismo fisural con magmatismo toleítico de los denominados "traps" siberianos y como su nombre indican se sitúan en Siberia Central al norte del Lago Baikal, ocupando una superficie de aproximadamente  $2,5 \times 10^6 \text{ km}^2$  con un espesor entre 3000 y 3700 m. Hasta 11 emisiones volcánicas que produjeron originalmente entre 2 y 3 millones de  $\text{km}^3$ . Por

datación geocronológica (método Argón) se conoce su coincidencia con el límite P/T y que la emisión duró apenas 1Ma.

Además de estas propuestas de origen "telúrico" se proponen otras teorías relacionadas con un impacto meteorítico. Los investigadores XU & YANG (1993) y YANG *et al.* (1995) informaron sobre un pico de Iridio y microesférulas de Estisovita en los sedimentos del límite Pérmico-Triásico de Australia y Antártida. Lo cual marcaría un paralelismo directo con lo acontecido en el límite K/T, pero como la concentración de iridio es de una magnitud muy inferior y las microesférulas mucho menos abundantes torna discutible esta posibilidad. Sin embargo, esta opción extraterrestre se reforzó con los descubrimientos en 2001 del equipo de LUANN BECKER, que en rocas de este período procedentes de China, Japón y Hungría descubrieron moléculas llamadas "fullerenos", con trazas de helio y argón atrapados en su interior. El número inusual de átomos de helio y argón que contenían estas moléculas son más comunes en el espacio, por tanto proponen que un asteroide o un cometa los pueden haber traído a la Tierra. concluyeron que un cuerpo extraterrestre de 6 a 12 km de diámetro fue el responsable último de la Crisis P/T.

Finalmente, también debemos hacernos eco de la propuesta de ABBOTT (2002) de la universidad de Colombia, que encuentra una correlación de hasta un 99% entre los impactos meteoríticos y cometas con un aumento posterior de la actividad en el manto, lo cual derivaría en una importante actividad volcánica en la superficie del planeta. Esta teoría englobaría las propuestas anteriores y daría una explicación más que suficiente a lo acaecido en el límite P/T.

## SITUACIÓN EN EL DOMINIO PERITETHYCO OCCIDENTAL

Uno de los objetivos del estudio de los sedimentos permotriásicos en el Dominio Peritethyco Occidental era la localización del límite P/T, el cual queda claramente definido en Europa Central desde el punto de vista sedimentológico con el comienzo de las facies Buntsandstein. Esta idea no es extrapolable a nuestro área de trabajo, pues como ya quedó demostrado por trabajos palinológicos anteriores (DOUBINGER, *et al.*, 1978, DOUBINGER, *et al.*, 1990, RAMOS & DOUBINGER, 1989), el comienzo de las facies Buntsandstein en el Dominio Peritethyco Occidental se produce durante el Pérmico superior, quedando caracterizados sus materiales más antiguos por palinofacies thuringienses.

Siguiendo esta misma línea de trabajo se han buscado nuevas evidencias paleobotánicas (y paleontológicas en general) que permitieran definir con mayor exactitud este límite dentro de las facies Buntsandstein aflorantes, realizándose campañas de muestreo en diversos yacimientos escogidos del Pirineo, Catalánides, Cordillera Ibérica e Islas Baleares, además de Sur de Francia, Cerdeña y Argelia.

El primero de estos intentos fue establecer una escala palinoestratigráfica válida que nos permitiera definir el límite en este área, prescindiendo de los criterios de ausencia y del criterio de proporcionalidad, Díez (2000). Extractando de esta escala la parte correspondiente al límite P/T, denotamos que su caracterización es bastante complicada: por un lado tenemos unas floras pérmicas caracterizadas por *Lueckisporites virkkiae* y *Nuskoisporites dulhuntyi* (Fig. 1), y por otro una flora triásica representada, principalmente,

por *Lunatisporites pellucidus*, *Alisporites grauvogeli*, *Striatoabieites aytugii* y diferentes especies del género *Verrucosisporites* (Fig. 2). Se pone de manifiesto la dificultad de definir palinológicamente el Scythiense (Triásico inferior) de forma individualizada ante la escasez de taxones para definir la cenozona necesaria; hasta el momento se había utilizado la especie *Endosporites papillatus*, sin embargo, este taxón fue encontrado (DÍEZ, 2000) en el Pérmico superior de Palanca del Noves y el Anisiense inferior de Morata de Jalón y Estellencs en Mallorca.

Únicamente se han encontrado microfloras asignables al Thuringiense y al Anisiense, y ninguna referida al Scythiense, y se constató una ausencia total del denominado "evento fungil" en todo el área de estudio.

En cuanto a los macrorestos vegetales se pone de manifiesto, al igual que a nivel palinológico, la inexistencia de vestigios durante el Scythiense, apareciendo los primeros restos durante el Anisiense. Son floras equivalentes a las definidas en el área clásica de los Vosgos (GRAUVOGEL-STAMM, 1978). Son tres los yacimientos descubiertos en la Península Ibérica: Maya del Baztán, Navarra (MÜLLER, 1969, DÍEZ, 2000); Rodanas, Aragón (DÍEZ *et al.*, 1996, DÍEZ, 2000) y Mallorca, Baleares (GRAUVOGEL-STAMM & ALVAREZ-RAMIS, 1996).

El más importante de todos es el localizado en la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica, en el afloramiento denominado "Tabuena-Rodanas". Los sedimentos en facies Buntsandstein de este sector jamás habían sido datados, hasta 1995 cuando el descubrimiento de una paleoflora (macro y microflora) bien preservada en la unidad informal denominada "Lutitas y Areniscas de Calcena", su estudio

permitió clasificarla como Anisiense (DÍEZ *et al.*, 1996, DÍEZ, 2000). Los yacimientos corresponden sedimentológicamente a depósitos de canal en medio reductor sobre una plataforma de carácter oxidante. Fueron identificadas formas de coníferas primitivas como voltziales representadas en su mayor

parte por ramas vegetativas *Voltzia heterophylla*, *Voltzia walchiaeformis*, *Darneya peltata*, *Willsiostrobus* sp., *Willsiostrobus rhomboidalis*, *Yuccites vogesiacus*, *Albertia* sp. (Fig.3) y restos peor conservados de pteridofitas articuladas del tipo *Equisetites* sp. y *Neocalamites* sp.

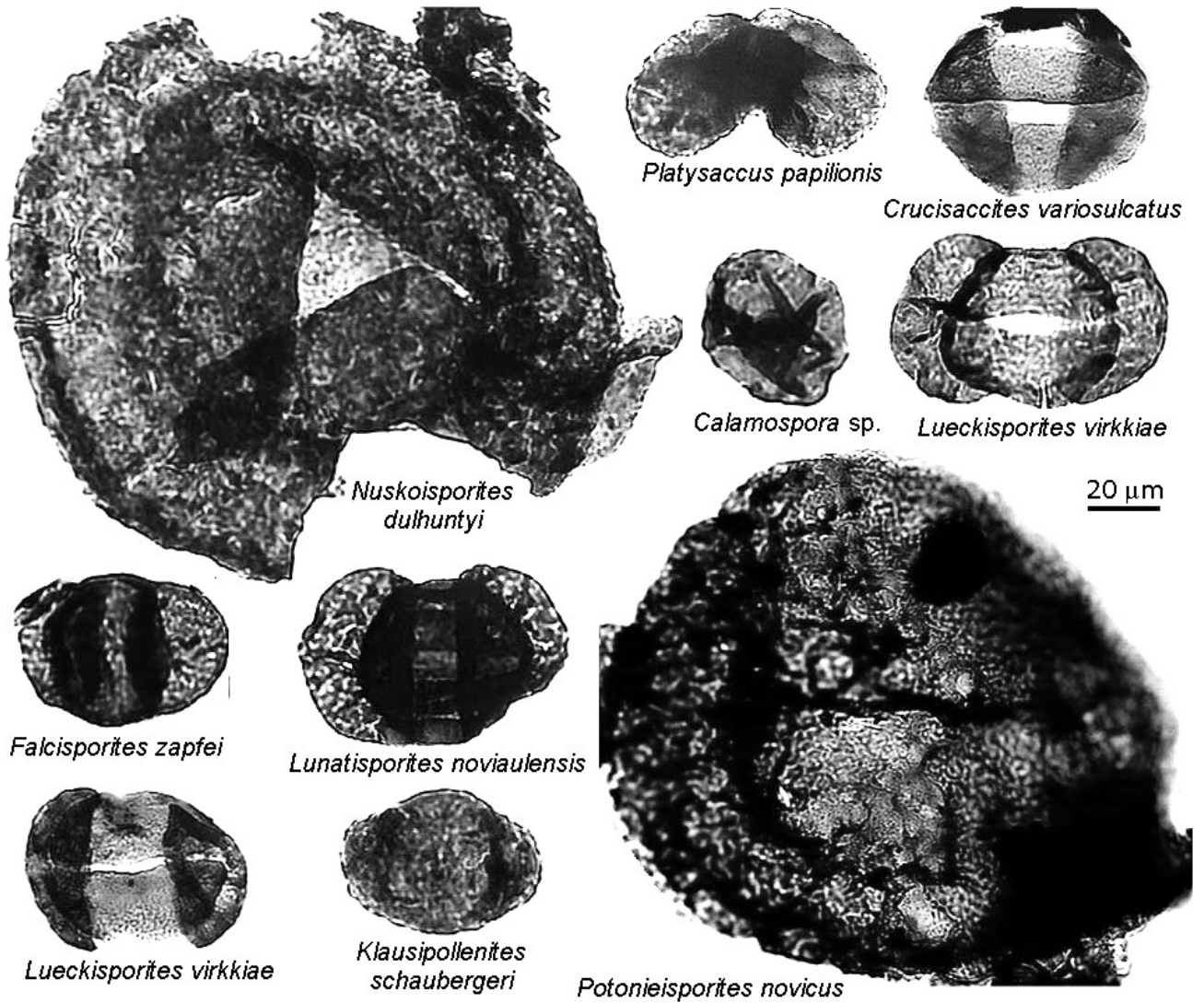
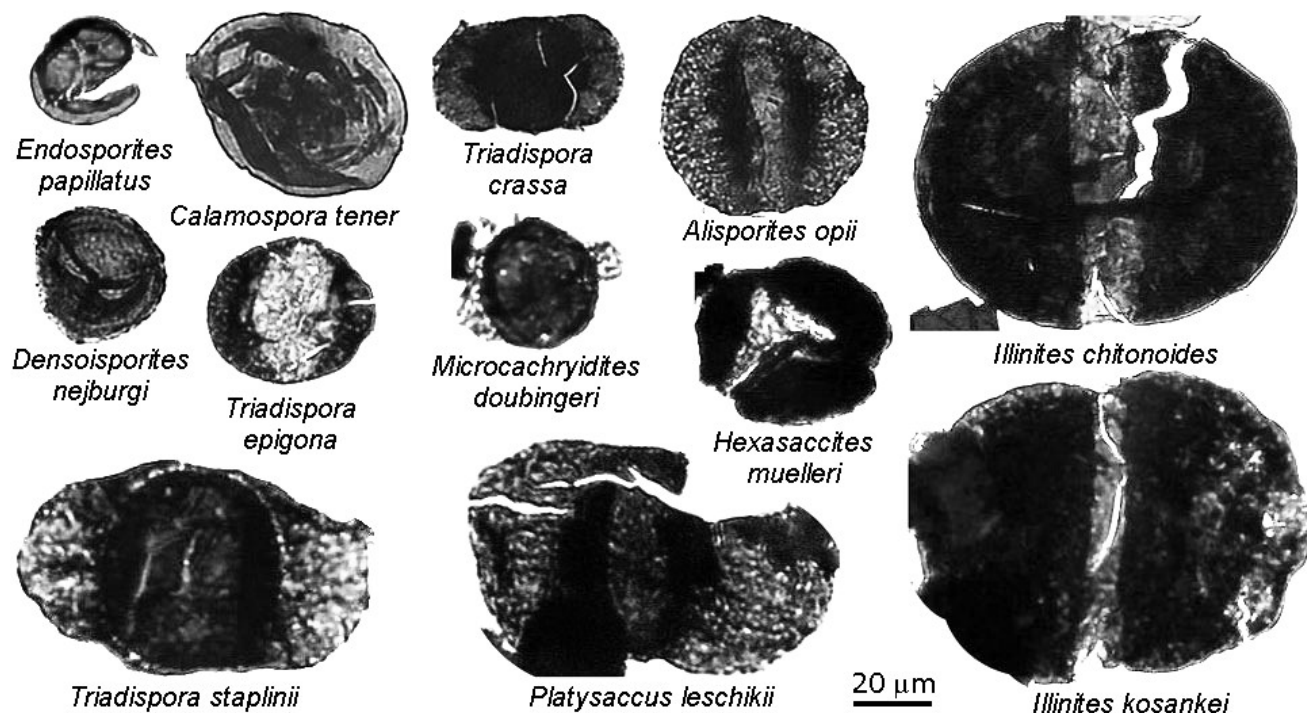


FIGURA 1. Taxones palinológicos thuringienses encontrados en el corte de Racó de S'Algar – Sa Pedra de S'Ase (Islas Baleares, España). (Escala: 1x 500).



**FIGURA 2.** Palinoflora anisiense (base del Triásico medio) encontrada en los niveles muestreados en la parte superior de la unidad "Lutitas y margas de Trasobares" en las inmediaciones de Morata de Jalón. (Escala 1x500).

El yacimiento de Maya del Baztán fue descubierto en los sedimentos de facies Buntsandstein de los Pirineos occidentales, en las proximidades del Monte "Alkurrunz". Los niveles fosilíferos se sitúan en la Formación "Conglomerados, areniscas y lutitas" de la megasecuencia superior presentando la siguiente asociación: *Anomopteris mougeotti*, *Darneya dentata*, *Darneya peltata*, *Neocalamites* sp., *Yuccites vogesiacus*, *Willsiostrobus* sp., *Albertia* sp. y *Voltzia heterophylla*. Por último referenciar una tercera flora encontrada en la costa Norte de la Isla de Mallorca en el afloramiento de "Punta de Son Serralta" (sector noroccidental de la Sierra de

la Tramontana). En ÁLVAREZ-RAMIS *et al.* (1995) se describe esta asociación similar a las dos precedentes y comprende: *Equisetites mougeotii*, *Schizoneura-Echinostachys paradoxa*, *Anomopteris mougeotii*, *Neuropteridium* sp., *Ginkgophyllum* sp.?, *Aethophyllum stipulare*, *Yuccites* cf. *vogesiacus*, *Willsiostrobus hexasacciphorus* y *Endolepis* sp.

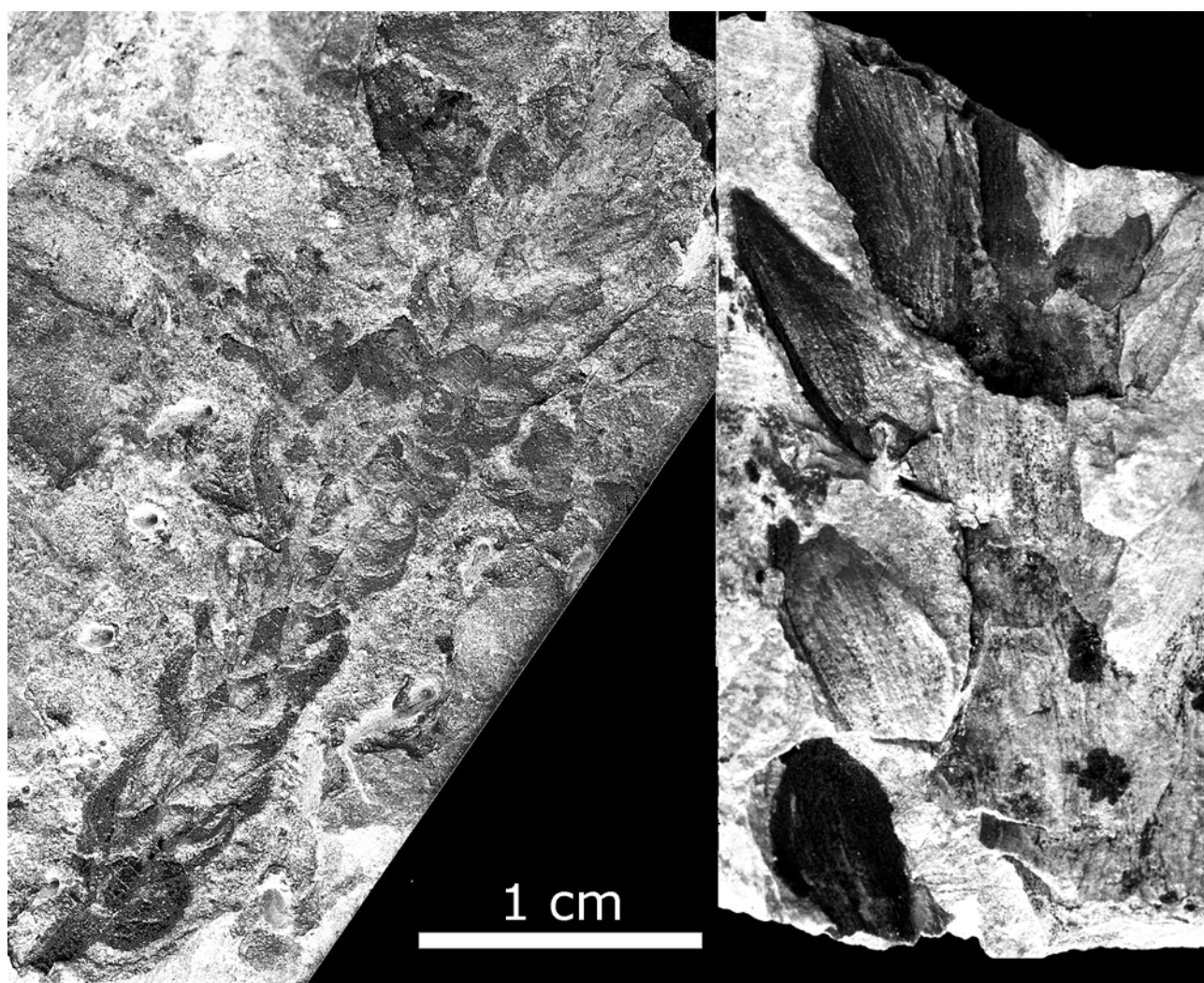
## CONCLUSIONES

En conclusión se pone en evidencia la inexistencia hasta el momento de registros paleobotánicos asignables al Scythiense en las facies Buntsandstein, hecho que contrasta con la existencia de registros tanto para el Pérmico



Superior (Thuringiense) como para la base del Triásico medio (Anisiense inferior). Todos los muestreos, conjuntamente con la revisión bibliográfica y el reanálisis de las asociaciones, vienen a poner en evidencia de forma indirecta el empobrecimiento extremo de los ecosistemas continentales en este dominio, los cuales no muestran señales de recuperación hasta comienzos del Anisiense unos 10 Ma después.

Esto supondría que si las condiciones paleoclimáticas generales se mantienen en el Tránsito P/T y los sedimentos no presentan indicios de cambios en los medios de depósito (por tanto las condiciones tafonómicas no cambian), podemos deducir que la inexistencia de registros paleobotánicos en toda este área pudo tener relación con los eventos catastróficos descritos en el apartado anterior.



**FIGURA 3.** Flora triásica (Anisiense) de afloramiento “Tabuena-Rodanas”, *Voltzia walchieformis* (izda.) y *Albertia* sp. (dcha.).

## BIBLIOGRAFÍA

- ABBOTT, D. & ISLEY, A.E., 2001. Extraterrestrial Influences on Mantle Plume Volcanism. **Earth and Planetary Science Letters**, 205, pp. 53-62.
- ÁLVAREZ-RAMIS, C., FERNÁNDEZ-MARRÓN, T. & CALAFAT, F., 1995. Avance sobre la megafloora Triásica, en facies germánica, de Estellençs (Sector Noroccidental de la Sierra de Tramontana, Mallorca). **Rev. Esp. Pal.**, N° homenaje al Dr. Guillermo Colom, pp. 55-58.
- BECKER, L., POREDA, R.J., HUNT, A.G., BUNCH, T.E. & RAMPINO, M., 2001. Impact event at the Permian-Triassic boundary: Evidence from extraterrestrial noble gases in fullerenes. **Science**, 291, pp. 1530-1533.
- COURTILLOT, V., 1995. La Vie en catastrophes. Du hasard dans l'évolution des espèces. **Collection "Les chemins de la science"**. Ed. Fayard, París, pp. 278.
- DIEZ, J.B., GRAUVOGEL-STAMM, L., BROUTIN, J., FERRER, J., GISBERT, J. & LIÑAN, E., 1996. Première découverte d'une paléoflore anisienne dans le faciès "Buntsandstein" de la Branche aragonaise de la Cordillère Ibérique (Espagne). **C. R. Acad. Sci. París.**, 323, Série IIa, pp. 341-347.
- DIEZ, J.B., 2000. **Geología y Paleobotánica de la Facies Buntsandstein en la Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica. Implicaciones bioestratigráficas en el Dominio Perithetyco Occidental**. Tesis doctoral Univ. Zaragoza-Univ. París-6, pp. 424 (inédita).
- DOBRUSKINA, I.A., 1994. **Triassic floras of Eurasia**. Österreich. Akad. d. Wissenschaften, Schriftenreihe d. Erdwiss. Kommissionen, Bd. 10: pp. 408 Springer Verlag; Wien, New York.
- DOUBINGER, J., ADLOFF, M.C., RAMOS, A., SOPEÑA, A. & HERNANDO, S., 1978. Primeros estudios palinológicos en el Pérmico y Triásico de la Cordillera Ibérica y bordes del Sistema Central. **Palinología**, 1, pp. 27-33.
- DOUBINGER, J., LÓPEZ-GÓMEZ, J. & ARCHE, A., 1990. Pollen and spores from the Permian and Triassic sediments of the Southeastern Iberian ranges, Cueva de Hierro (Cuenca) to Chelva-Manzanera (Valencia-Teruel) region, Spain. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, 66, pp. 25-45.
- ESHET, Y., RAMPINO, M.R. & VISSCHER, H., 1995. Fungal event and palynological record of ecological crisis and recovery across the Permian-Triassic boundary. **Geology**, 23 (11), pp. 967-970.
- ERWIN, D.H., 1993. The Great Paleozoic Crisis; life and death in the Permian. In: **The Critical Moments in Paleobiology and Earth History Series**, BOTTJER, D.J. & BAMBACH, R.K. (Ed.), Columbia University Press, pp. 327, New York.
- GALL, J.C., GRAUVOGEL-STAMM, L., NEL, A. & PAPIER, F., 1998. La crise biologique du Permien et la renaissance triasique. **C. R. Acad. Sci. París**, serie II, 326, pp.1-12.
- GRAUVOGEL-STAMM, L., 1978. La flore du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France). Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique. **Sci. Géol. Mém.**, 50, pp. 225.
- GRAUVOGEL-STAMM, L. & ALVAREZ-RAMIS, C., 1996. Macroflore et microflore in situ du Buntsandstein

- de l'île de Majorque (Baléares, Espagne). **Cuad. Geol. Ibér.**, 20, pp. 229-243.
- LETHIERS, 1998. **Evolution de la biosphère et événement géologiques**. Gordon and Breach Science Publishers, pp. 321.
- LOOY, C.V., BRUGMAN, W.A., DILCHER, D.L. & VISSCHER, H., 1999. The delayed resurgence of equatorial forests after the Permian-Triassic ecologic crisis. **Proceedings National Academy of Sciences**, 96, pp. 13857-13862.
- MÜLLER, D., 1969. **Perm und Trias im Valle del Baztán (spanische westpyrenäen)**. Dissertation, Fak. Natur.- Geisteswiss. T. U. Clausthal-Zellerfeld, pp. 128 (inédito).
- RAMOS, A. & DOUBINGER, J., 1989. Découverte d'une microflore thuringienne dans le Buntsandstein de la Cordillère Ibérique (Espagne). **C.R. Acad. Sci. Paris**, 289 (D), pp. 525-528.
- RETALLACK, G. J., 1995. Permian-Triassic Life Crisis on Land. **Science**, 267, pp. 77-80.
- VISSCHER, H., BRINKHUIS, H., DILCHER, D.L., ELSIK, W.C., ESHET, Y., LOOY, C.V., RAMPINO, M.R. & TRAVERSE, A., 1996. The terminal Paleozoic fungal event: evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse. **Proceedings National Academy of Sciences USA**, 93, pp. 2155-2158.
- XU, D.Y. & YAN, Z., 1998. Carbon isotope and iridium event markers near the Permian/Triassic boundary in the Meishan section, Zhejiang Province. China. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 104, pp. 171-176.
- YANG, Z.Y., WU, H.F., YIN, H.F., XU, G.R. & ZHANG, K.X., 1993. **Permo-Triassic Events of South China**, pp. 153. Geological Publishing House, Beijing.