

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO



**ESTUDIO MORFOLÓGICO Y EVOLUTIVO DE
MEGASPORAS DISPERSAS PRESENTES EN DEPÓSITOS
DEL DEVÓNICO Y CARBONÍFERO DEL NOROESTE
ARGENTINO Y BOLIVIA**

MARCELA A. QUETGLAS

DIRECTORA

C. CECILIA MACLUF

DIRECTORA

MARÍA DE LAS MERCEDES DI PASQUO

LUGAR DE TRABAJO

CÁTEDRA DE PALINOLOGÍA

FCNYM - UNLP

- 2021 -

*Dedicado a mi mejor amiga
Lic. María Laura "Pili" Pipo*

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a las numerosas personas e instituciones que participaron, directa o indirectamente, de este proyecto. En primer lugar, a mis directoras, Cecilia Macluf y Mercedes Di Pasquo, por sus invaluable consejos y permanente incentivo para llevar adelante este trabajo. Al jurado, por dedicarme parte de su tiempo, por su disposición y sugerencias que mejoraron la calidad de la tesis. A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo por brindarme la posibilidad de realizar el doctorado, a la Cátedra de Palinología (FCNyM- UNLP) y al Instituto CICYTTP-Diamante (Entre Ríos) por facilitarme el espacio donde llevar a cabo mi trabajo. Deseo expresar también mi reconocimiento al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por la beca que posibilitó este estudio. A Leonardo Silvestri por su asistencia en el laboratorio de procesamiento, y a Patricia Sarmiento del Servicio de microscopía electrónica de barrido del Museo de Ciencias Naturales de La Plata y a José Félix Vilá del Servicio de microscopía electrónica de barrido del CICYTTP-CONICET-ER-UADER en Diamante. A mis compañeros de la Cátedra de Palinología por su ayuda permanente y desinteresada. A mi marido, Diego Di Pietro, por su ayuda incondicional e infinita paciencia. A mis padres, Mirta Servín y Jorge Quetglas, por su apoyo absoluto. A Carla Miranda, Daniela Ojea, Sabrina Estegui, Manuela Zalazar, Carina Basset, Daniela Ruiz, Mariel Luengo, Nicole Pommares, Silvina Caverzán, Luciana Cao, Magali Perez Flores, Guadalupe Rosales y Egly Perez Pincheira por su amistad y colaboración, y en especial a María Laura Pipo, quien incluso en su ausencia sigue brindándome felicidad a través de los recuerdos de su gran amistad.

CONTENIDOS

RESUMEN	6
ABSTRACT	8
Capítulo 1. INTRODUCCIÓN	
Megasporas del Devónico y Carbonífero	12
Género <i>Grandispora</i>	15
Megasporas con procesos furcados	17
Megasporas guladas	18
Otras megasporas	20
Objetivos	22
Objetivo general	22
Objetivos específicos	22
Hipótesis	22
Capítulo 2. PROVENIENCIA DEL MATERIAL	
Marco geológico	24
Cuenca Madre de Dios	24
<i>Formación Tequeje</i>	25
<i>Formación Tomachi</i>	26
<i>Formación Toregua</i>	26
<i>Formación Kaka</i>	26
<i>Formación Yaurichambi</i>	27
<i>Formación Copacabana</i>	27
Cuenca Tarija	27
<i>Formación Pescado</i>	28
<i>Formación Huamapampa</i>	29
<i>Formación Los Monos</i>	29

<i>Formación Iquiri</i>	30
<i>Formación Itacua</i>	31
Localidades de estudio	34
Cuenca Madre de Dios	34
<i>Pozo Pando X1</i>	35
<i>Manuripi X1</i>	36
Cuenca Tarija	36
<i>Angosto del Pescado</i>	36
<i>Balapuca</i>	37
<i>Mataral</i>	37
<i>Área Yesera</i>	38
Capítulo 3. METODOLOGÍA	
Técnicas de procesamiento y repositorio del material	42
Observación del material (protocolos)	43
Microscopio óptico	43
Microscopio electrónico de barrido	44
Terminología	45
Medición de megasporas	47
Capítulo 4. RESULTADOS	
Descripción sistemática	50
Género <i>Ancyrospora</i>	50
<i>Ancyrospora incisa</i>	51
Género <i>Biharisporites</i>	56
<i>Biharisporites arcticus</i>	57
<i>Biharisporites lugardonii</i>	58
Género <i>Contagisporites</i>	64

<i>Contagisporites optivus</i>	64
Género <i>Grandispora</i>	68
<i>cf. Grandispora naumovae</i>	69
<i>Grandispora permulta</i>	70
<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	71
<i>Grandispora senticosa</i>	73
<i>cf. Grandispora velata</i>	74
Género <i>Hystricosporites</i>	86
<i>Hystricosporites costatus</i>	86
<i>Hystricosporites delectabilis</i>	88
<i>Hystricosporites elongatus</i>	90
<i>Hystricosporites expandus</i>	91
<i>Hystricosporites furcatus</i>	93
<i>Hystricosporites spiralis</i>	94
Género <i>Lagenicula</i>	109
<i>Lagenicula brasilliensis</i>	110
<i>cf. Lagenicula crassiaculeata</i>	111
<i>Lagenicula devonica</i>	113
<i>cf. Lagenicula hirsutoida</i>	115
<i>Lagenicula illizii</i>	116
<i>Lagenicula magna</i>	117
<i>Lagenicula media</i>	120
<i>Lagenicula microechinata</i>	121
<i>Lagenicula sp. nov.</i>	123
Capítulo 5. DISCUSIÓN	
Afinidad botánica	143
Género polifilético	143
Posible afinidad Licofita	144

Licofita, Lepidocarpaceae	145
Progimnosperma, Archaeopteridales	148
Bioestratigrafía	149
Capítulo 6. CONCLUSIÓN	
Afinidad botánica	153
Bioestratigrafía	154
BIBLIOGRAFÍA	155
APÉNDICE	180

Índice de tablas y figuras

Figura N°

Capítulo 2.	
2.1. Mapa de las Cuencas Neopaleozoicas de América del Sur	32
2.2. Correlación estratigráfica del Devónico y Carbonífero del norte de Argentina y Bolivia	33
2.3. Mapa de las localidades de estudio	39
2.4. Columnas estratigráficas de las localidades de estudio de la Cuenca Madre de Dios	40
2.5. Columnas estratigráficas de las localidades de estudio de la Cuenca Tarija	41
Capítulo 3.	
3.1. Clasificación de los procesos bifurcados	46
3.2. Diagrama de <i>Grandispora</i>	47
3.3. Diagrama de <i>Hystricosporites</i>	48
3.4. Diagrama de <i>Lagenicula</i>	48
3.5. Diagrama de <i>Biharisporites</i>	49

Capítulo 4.	
4.1. <i>Ancyrospora incisa</i>	54
4.2. <i>Biharisporites arcticus</i>	60
4.3. <i>Biharisporites lugardonii</i>	62
4.4. <i>Contagisporites optivus</i>	66
4.5. cf. <i>Grandispora naumovae</i>	76
4.6. <i>Grandispora permulta</i>	78
4.7. <i>Grandispora pseudoreticulata</i>	80
4.8. <i>Grandispora senticosa</i>	82
4.9. cf. <i>Grandispora velata</i>	84
4.10. <i>Hystricosporites costatus</i>	97
4.11. <i>Hystricosporites delectabilis</i>	99
4.12. <i>Hystricosporites elongatus</i>	101
4.13. <i>Hystricosporites expandus</i>	103
4.14. <i>Hystricosporites furcatus</i>	105
4.15. <i>Hystricosporites spiralis</i>	107
4.16. <i>Lagenicula brasilliensis</i>	125
4.17. cf. <i>Lagenicula crassiaculeata</i>	127
4.18. <i>Lagenicula devonica</i>	129
4.19. cf. <i>Lagenicula hirsutoida</i>	131
4.20. <i>Lagenicula illizii</i>	133
4.21. <i>Lagenicula magna</i>	135
4.22. <i>Lagenicula media</i>	137
4.23. <i>Lagenicula microechinata</i>	139
4.24. <i>Lagenicula</i> sp. nov.	141
Apéndice.	
Tabla 1	188

RESUMEN

La heterosporía es una de las innovaciones más importantes en la historia de las plantas a partir del Devónico. En el registro fósil de esporas dispersas, la evidencia más temprana de la heterosporía se da a partir del Pragiano-Emsiano cuando se conocen las primeras. Estas megasporas Paleozoicas fueron en su gran mayoría producidas por las Licofitas y en menor caso por las Progimnospermas. Por esta razón, se observa que la diversidad de las megasporas comienza a aumentar progresivamente entre el Devónico Medio y Tardío, pero es a partir del Carbonífero cuando se registra un notorio incremento y una mayor cantidad de asociaciones de megasporas a nivel mundial, periodo en el cual las licópsidas heterosporadas tuvieron una rápida diversificación y dominaron gran parte del paisaje. Actualmente existen plantas heterosporadas que producen megasporas (e.g. *Selaginella*, *Isoetes*, *Marsilea* y *Azolla*) sin embargo, estas no han vuelto a alcanzar la misma importancia que aquellas Paleozoicas, por lo que el estudio de megasporas del Devónico y Carbonífero es de especial utilidad.

Gran diversidad de morfógenos y morfoespecies se describen en diversos estudios sobre ensambles de megasporas del Devónico-Carbonífero. Numerosos estudios fueron realizados en megasporas actuales y fósiles de distintos grupos desde fines del siglo XIX. Estos análisis morfológicos detallados de la ultraestructura de la pared de megasporas fósiles, han permitido relacionarlas con cierta confiabilidad a grupos actuales. En esta tesis se describió un ensamble Devónico-Carbonífero el cual incluyó una gran diversidad de megasporas. Estas fueron colectadas de diferentes niveles del Devónico y Carbonífero de: los pozos petroleros Pando X1 y Manuripi X1 de la Cuenca

Madre de Dios; y de las secciones Angosto del pescado, Balapuca, Mataral, Yesera Norte, Yesera Centro y Yesera Sur de la Cuenca Tarija. Rocas obtenidas de 63 niveles del Devónico y Carbonífero, de estos pozos y secciones, fueron sometidas a un tratamiento de laboratorio y un total de 527 megasporas fueron obtenidas. Estas fueron observadas mediante microscopía óptica, óptica de fluorescencia y electrónica de barrido, lo que permitió realizar una sistemática descriptiva donde la morfología y ultraestructura de la pared se describen en detalle. Se describieron dos morfoespecies del morfogénero *Biharisporites*, seis morfoespecies del morfogénero *Hystricosporites*, nueve morfoespecies del morfogénero *Lagenicula*, cinco morfoespecies del morfogénero *Grandispora*, una morfoespecie del morfogénero *Contagisporites*, y el morfogénero *Ancyrospora*.

Algunas de estas megasporas se hallaron en depósitos dentro de los cuales no se encuentra su rango estratigráfico, por lo que podrían tratarse de material retrabajado. Otras, se hallaron en depósitos sobre los cuales hay pocas asociaciones descriptas, ampliando el conocimiento sobre la diversidad de megasporas. Con respecto a su afinidad botánica, ya sea porque han sido previamente halladas *in situ* o a través del estudio de la ultraestructura de la pared, las megasporas estudiadas han podido ser atribuidas a Progimnospermas (en el caso de los géneros *Biharisporites* y *Contagisporites*) o a Licofitas (en el caso de *Grandispora*, *Hystricosporites*, *Ancyrospora* y *Lagenicula*). Dentro del linaje de las Progimnospermas, la progresión morfológica desde la homosporía a la heterosporía, que finalmente habría dado origen a la semilla sigue en continuo debate. Por otro lado, aunque para las Licofitas hay diversas hipótesis sobre el origen de la heterosporía, la propuesta de Tryon sobre la estasis en la

estructura de la pared de las megasporas queda claramente evidenciada en esta tesis, dado que el exosporio de las megasporas estudiadas y el exosporio de varias especies actuales fueron muy similares, demostrando que la estructura de las megasporas se ha mantenido estable a lo largo del tiempo. Esta estabilidad de la pared en las Licofitas resulta ser el fenómeno más interesante dentro de la evolución de las mismas ya que podría permitir entender aún más la progresión morfológica desde la homosporia a la heterosporia. Por esta razón, como trabajo a futuro, analizaremos las megasporas halladas con microscopía electrónica de transmisión a fin de poder describir en detalle su ultraestructura de la pared y por ende brindar nueva evidencia sobre la evolución de las mismas con énfasis en el origen de la heterosporia.

ABSTRACT

Heterospory is one of the most important innovations in the history of plants from the Devonian. In the fossil record of scattered spores, the earliest evidence of Heterospory is given from the Pragian-Emsian when the first are known. These Paleozoic megaspores were mostly produced by Lymphocytes and in a lesser case by Progimnosperms. For this reason, it is observed that the diversity of megaspores begins to increase progressively between the Middle and Late Devonian, but it is from the Carboniferous region that there is a notable increase and a greater number of associations of megaspores worldwide, a period in the which the heterosporous licópsidas had a fast diversification and dominated great part of the landscape. Currently there are heterosporous plants that produce megaspores (e.g. *Selaginella*, *Isoetes*, *Marsilea* and *Azolla*), however, these have not reached the same importance as those of the Paleozoic ones, so the study of Devonian and Carboniferous megaspores is especially useful.

Great diversity of morphogens and morphospecies are described in various studies on Devonian-Carboniferous megaspore assemblages. Numerous studies have been conducted on current megaspores and fossils of different groups since the late 19th century. These detailed morphological analyzes of the ultrastructure of the wall of fossil megaspores have allowed them to be related with some reliability to current groups. In this thesis a Devonian-Carboniferous assembly was described which included a great diversity of megaspores. These were collected from different levels of the Devonian and Carboniferous from: the Pando X1 and Manuripi X1 wells in the Madre de Dios Basin; and from the Angosto del Pesca, Balapuca, Mataral, Yesera Norte, Yesera Centro and Yesera

Sur sections of the Tarija Basin. Rocks obtained from 63 Devonian and Carboniferous levels, from these wells and sections, were subjected to laboratory treatment and a total of 527 megaspores were obtained. These were observed using light, fluorescence and scanning electron microscopy, which allowed a descriptive systematic to be carried out where the morphology and ultrastructure of the wall are described in detail. Two morphospecies of the morphogenus *Biharisporites*, six morphospecies of the morphogenus *Hystricosporites*, nine morphospecies of the morphogenus *Lagenicula*, five morphospecies of the morphogenus *Grandispora*, one morphospecies of the morphogenus *Contagisporites*, and the morphogenus *Ancyrospora* were described.

Some of these megaspores were found in deposits within which their stratigraphic range is not found, so they could be reworked material. Others were found in deposits on which there are few described associations, expanding knowledge about the diversity of megaspores. Regarding their botanical affinity, either because they have been previously found in situ or through the study of the ultrastructure of the wall,

The studied megaspores have been attributed to Progymnosperms (in the case of the genus *Biharisporites* and *Contagisporites*) or to Lycophytes (in the case of *Grandispora*, *Hystricosporites*, *Ancyrospora* and *Lagenicula*). Within the Progymnosperm lineage, the morphological progression from homospority to heterospority, which would finally have given rise to the seed, is still in continuous debate. On the other hand, although for Lycophytes there are various hypotheses about the origin of heterospority, Tryon's proposal on stasis in the megaspores wall structure is clearly evidenced in this thesis, since the exospore of the studied megaspores and the exospore of several current species were similar, showing

that the megaspores structure has remained stable over time. This stability of the wall in Lycophytes turns out to be the most interesting phenomenon in their evolution, since it could allow us to understand even more the morphological progression from homospority to heterospority. For this reason, as future work, we will analyze the megaspores found with transmission electron microscopy in order to be able to describe in detail the ultrastructure of their wall and therefore provide new evidence on their evolution with emphasis on the origin of heterospority.

INTRODUCCIÓN

Megasporas del Devónico y Carbonífero

La heterosporía es una de las innovaciones más importantes en la historia de las plantas a partir del Devónico (Traverse 2007) que pudo haber surgido de forma independiente en hasta once linajes de plantas vasculares, incluyendo Zosterophyllopsida, Licofitas, Equisetales, helechos acuáticos y varios linajes de Progimnosperma (Bateman y DiMichele 1994). La evidencia megafósil más temprana de la heterosporía está representada por *Chaleuria cirrosa* Andrews et al. del Emsiano (Andrews et al. 1974), mientras que, en el registro fósil de esporas dispersas, las megasporas son conocidas desde el Pragiano-Emsiano (McGregor y Camfield 1976, Richardson y McGregor 1986).

Desde el punto de vista reproductivo, las megasporas son aquellas esporas que al germinar producen un megagametófito, el cual produce gametas en sus órganos sexuales (Traverse 2007). Mientras que, desde el punto de vista morfológico, un espécimen de más de 200 micrones es clasificado como una megaspora (Chaloner 1967, 1970, Turnau y Karczewska 1987, Traverse 2007). Este tamaño se alcanza en el Givetiano, siendo superado levemente en el Devónico Tardío y más ampliamente en el Carbonífero (Chaloner 1959, Chi y Hills 1976, Allen y Robson 1981, Candilier et al. 1982, Higgs y Scott 1982, Arkhangelskaya y Turnau 2003, Glasspool y Scott 2005, Arioli et al. 2007). Por esta razón, en la práctica, su identificación como tal es algo arbitraria particularmente en el Devónico (Scott y Hemsley 1996) donde muchas megasporas apenas alcanzan o no este tamaño, mientras que, en el Carbonífero

la diferenciación de tamaño entre microsporas y megasporas y otros rasgos morfológicos son más pronunciados y característicos de cada uno (Chaloner 1967, Richardson 1967).

Las megasporas del Paleozoico Tardío fueron en su gran mayoría producidas por las licofitas y en menor caso por progimnospermas (Hemsley 1990). Por esta razón, se observa que la diversidad de las megasporas comienza a aumentar progresivamente entre el Devónico Medio y Tardío (Scott y Hemsley 1996) pero es a partir del Carbonífero cuando se registra un notorio incremento y una mayor cantidad de asociaciones de megasporas a nivel mundial (Braman y Hills 1980), período en el cual las licópsidas heterosporadas tuvieron una rápida diversificación (Bateman et al. 1992) y dominaron gran parte del paisaje (Phillips 1978).

Con respecto al origen, numerosos estudios sobre esporogénesis fueron realizados en megasporas actuales y fósiles de distintos grupos de licofitas, esfenofitas y helechos y de grupos primitivos de plantas con semillas (progimnospermas y gimnospermas-pteridospermoformas) desde fines del siglo XIX (Lugardon 1990). Estos análisis morfológicos detallados de la ultraestructura de la pared de megasporas fósiles han permitido relacionarlas con cierta confiabilidad a grupos actuales.

Bateman y DiMichele (1994) plantean la heterosporía como una evolución a partir de un solo grupo ancestral de Licofitas del Devónico Temprano. Es decir, un grupo monofilético de licópsidas heterosporadas podría haber heredado un modo de formación de la pared de la megaspóra que evolucionó a partir de una simple modificación del proceso de desarrollo básico de la formación de la pared de licópsidas homosporadas (Arioli et al. 2007). Por otro lado, la discusión sobre

el origen de las plantas con semilla durante el Devónico aún persiste debido a que son todavía consideradas megasporas por sus características morfológicas. Chaloner y Hemsley (1991) argumentaron sobre el origen de la heterosporía (Licofitas) y de la semilla (progimnospermas) como pasos evolutivos de manera sucesiva a partir de la homosporía en el Devónico Temprano. En tanto, otros autores han aportado datos para sostener una evolución independiente de ambos tipos de reproducción durante el Devónico Medio (Givetiano) a partir de la homosporía (Turnau y Karczewska 1987, Marshall 1996, Marshall y Hemsley 2003, Arkhangelskaya y Turnau 2003). Por su parte, Dilcher et al. (1992) proponen que la heterosporía (Licofitas y helechos primitivos) tiene su origen en ambientes acuáticos y discuten su influencia en las estrategias de dispersión respecto de la diversidad de morfologías desarrolladas en el Devónico Medio. Sin embargo, las vinculaciones botánicas de formas fósiles dispersas en el Devónico principalmente, son aún discutibles, lo cual moviliza sensiblemente las interpretaciones sobre el origen y la evolución de la heterosporía (e.g. Wellman 2002, Turnau et al. 2009).

En la actualidad existen plantas heterosporadas que producen megasporas dentro del grupo de las licofitas (e.g. *Selaginella* Palisot de Beauvois, *Isoetes* Linnaeus) y helechos acuáticos (*Marsilea* Linnaeus y *Azolla* Lamarck). Sin embargo, desde el Mesozoico al Presente no se registra el mismo grado de diversidad y representatividad que alcanzaron aquéllas en el Paleozoico Tardío, por lo que su estudio es de especial utilidad para ser aplicado en interpretaciones crono-estratigráficas y reconstrucciones paleoambientales, climáticas y paleobio-geográficas (Traverse 2007).

En diversos estudios sobre ensambles de megasporas del Devónico-

Carbonífero (e.g., Chaloner 1959, Candilier et al. 1982, Hills et al. 1984, Marshall 1996, Marshall et al. 2007, Steemans et al. 2011) se describe una gran diversidad de morfogéneros/morfoespecies tales como *Biharisporites* Potonié, *Contagisporites* Owens, *Heliotriletes* Fuglewicz y Prejbisz entre otros; sin embargo, también se observa que hay tres grandes grupos, que incluyen otros morfogéneros, los cuales predominan en el ensamble dependiendo del período estudiado: *Grandispora* (típicas del Devónico Medio y Superior, caracterizadas por la presencia de un pseudosaco), megasporas con procesos furcados (típicas del Devónico Medio y Superior, caracterizadas por la presencia de procesos furcados), y megasporas guladas (típicas del Carbonífero y caracterizadas por la presencia de una gula).

Género *Grandispora*

Diferentes morfoespecies del género *Grandispora* (Hoffmeister et al.) McGregor son comunes dentro de asociaciones de esporas del Devónico (Higgs et al. 2000). McGregor (1973) describe por primera vez el género como espora trilete cavada con un cuerpo central rodeado por un pseudosaco. Muchos autores continúan considerando al género como una microspora (e.g., Loboziak et al. 1999, Higgs et al. 2000, Playford y Mory 2017); sin embargo, otros lo consideran también como megaspora por presentar ejemplares que superan el límite de 200 μm (e.g., Chi y Hills 1976; Fuglewicz y Prejbisz 1981, Zavialova y Turnau 2012), lo cual permite interpretarlo como un género de micro- y megasporas de plantas heterosporadas (Steemans et al. 2011). Esta situación se debe a que se ha tomado dicho tamaño como límite por convención, aunque este límite parece ser artificial y no tener importancia biológica (e.g. Steemans et

al. 2011). Sin embargo, aunque actualmente no existe un método eficiente para separar microsporas de megasporas, Turnau y Karczewska (1987) han construido un diagrama de tamaños para poblaciones de morfoespecies con caracteres bien definidos y que muestran una amplia gama de tamaños, demostrando que el límite de tamaño entre microsporas y megaspora es variable según la morfoespecie estudiada.

Las megasporas de *Grandispora* tienen un rango estratigráfico Emsiano-Fameniano (Traverse 2007), más restringido que el del grupo de microsporas que llegan con certeza hasta el final del Paleozoico. Algunas especies con rangos acotados y con distribución geográfica amplia son utilizadas en diferentes zonaciones palinológicas principalmente en el Devónico Medio y Tardío y permiten establecer correlaciones locales a regionales (Higgs et al. 2000, Di Pasquo et al. 2009a).

Con respecto a su afinidad botánica, *Grandispora* podría atribuirse a Licofitas o Progimnospermas o incluso podría corresponder a algún grupo de plantas primitivas del Devónico (Wellman y Gensel 2004, Steemans et al. 2011). Actualmente se sabe poco acerca de la ultraestructura de la pared de megasporas del Devónico, y son más escasos aún los trabajos realizados en megasporas de este género. Wellman y Gensel (2004) y Zavialova y Turnau (2012) contribuyen en este aspecto brindando evidencia sobre la posible afinidad botánica del género *Grandispora*. Wellman y Gensel (2004) describen esporas de la enigmática planta *Oocampsa catheta* Andrews et al., del Devónico Temprano de Canadá, recuperadas de esporangios y sus esporas fueron referidas a los morfogéneros *Grandispora macrotuberculata* (Arkhangelskaya) McGregor 1973 y *G. douglastownense* McGregor 1973. Turnau y Karczewska

(1987) y Zavialova y Turnau (2012) describen especímenes dispersos de megasporas en asociaciones del Devónico Medio de Pomerania, entre ellas *Grandispora ciliata* Fuglewicz y Prejbisz 1981, la cual presenta dos poblaciones con base en su tamaño, una de 72–136 μm interpretada como microspora y el otro como megaspora de 140–594 μm . Según Zavialova y Turnau (2012) el género *Grandispora* presenta un gap tangencial dentro del exosporio interno. Este tipo de gap o separación de la pared se encuentra en muchas megasporas fósiles y en licópsidas actuales (Taylor 1994, Macluf et al. 2010) por lo que podría asumirse dicha afinidad botánica.

Megasporas con procesos furcados

Las megasporas con procesos furcados son un elemento importante y conspicuo dentro de las asociaciones del Devónico Medio y Superior (Wellman 2002). Aparecen hacia fines del Devónico Temprano, aumentando rápidamente en importancia, dominando en términos de abundancia y diversidad, hasta que disminuyen rápida y prácticamente desaparecen cerca del límite Devónico-Carbonífero (Wellman 2002). Posteriormente su aparición es esporádica y rara, correspondiendo posiblemente a grupos de palinomorfos retrabajados (Di Pasquo y Azcuy 1997, Di Pasquo 2003, Playford y Melo 2012).

Las megasporas con procesos furcados han sido estudiadas por diferentes autores (Allen y Robson 1981, Candilier et al. 1982, Higgs y Scott 1982, Wellman 2002) e incluye géneros como *Hystricosporites* McGregor, *Ancyrospora* (Richardson) Richardson y *Nikitinsporites* Chaloner. Aunque todos presentan la misma ornamentación, tienen diferencias importantes entre sí. *Hystricosporites* incluye megasporas azonadas (Mc Gregor 1960), *Ancyrospora*

presenta una extensión ecuatorial denominada “pseudoflange” o pseudozona (Richardson 1962), y *Nikitinsporites* se diferencia por la estructura de los procesos (Taylor et al. 1980), dado que carecen de unos cordones alargados que se hallan en la base muy comunes en los otros géneros (Urban 1969, Allen y Robson 1981).

Los procesos furcados han sido, además, registrados en diversos géneros de esporas del Devónico, por lo que es probable que sean polifiléticos y hayan surgido a través de homoplasia, producidos por diferentes linajes de plantas que potencialmente no están relacionadas filogenéticamente (Wellman 2002). Hasta la fecha hay pocos registros *in situ* de estas megasporas y, en consecuencia, las afinidades botánicas de las plantas que las producen siguen siendo especulativas (Wellman 2002).

Existen muy pocos trabajos que describan la ultraestructura de la pared de estas megasporas con procesos furcados. Según Scott y Hemsley (1992), quienes describieron el exosporio de los *Hystricosporites*, y Wellman (2002) quien estudió el exosporio de algunas *Ancyrospora*, estas megasporas presentan una pared conformada por dos capas: una interna, densa, homogénea y laminada, y otra externa de mayor espesor y esponjosa. En ambos casos, la ultraestructura es muy similar a la presente en otras licofitas, razón por la cual estos autores las consideran como posibles plantas parentales.

Megasporas guladas

Megasporas guladas del Devónico Tardío y Mississippiano, caracterizadas por tener una prominencia apical o gula bien desarrollada, han

sido descritas dentro de asociaciones halladas en América del Norte (e.g., Chaloner 1954, Winslow 1962, Glasspool et al. 2000) y Europa (Mortimer et al. 1970, Hemsley et al. 1994), mientras que en América del Sur fueron descritas principalmente en depósitos del Pennsylvaniano y Pérmico (e.g. Arai y Rösler 1984, Archangelsky et al. 1989, Cúneo et al. 1991, Ricardi-Branco et al. 2002, Amaral y Ricardi-Branco 2004, Mune et al. 2011).

Estas megasporas guladas características del Carbonífero son asignadas en su mayoría a las Lepidocarpaceae (Balme 1995), es decir a licópsidas arborescentes heterosporadas. Estudios previos sobre megasporas con gula sugieren que podrían derivar casi exclusivamente de esta familia (Arioli et al. 2007), la cual es considerada como gran formadora de bosques diversos y complejos, no sólo evidenciado por la preservación de bosques de licópsidas en el Pennsylvaniano (DiMichele et al. 2007) y Mississippiano (Bell 1960), sino también por la diversidad morfológica hallada en asociaciones de megasporas con gula (Glasspool y Scott 2005, Arioli et al. 2007, Wellman et al. 2009).

La morfología de megasporas guladas ha sido descrita por diferentes autores (e.g., Dybová-Jachowicz et al. 1979, 1982, 1984, 1987, Candilier et al. 1982, Archangelsky et al. 1989, Cúneo et al. 1991, Ricardi-Branco et al. 2002, Arioli et al. 2007, Wellman et al. 2009, Steemans et al. 2011) y Dybová-Jachowicz et al. (1979) establecieron patrones esenciales para su clasificación dentro de la Infraturma Gulati (Bhardwaj 1957). Entre los géneros dentro de este grupo *Lagenicula* (Bennie y Kidston) Potonié y Kremp y *Lagenoisporites* (Potonié y Kremp) Dybová-Jachowicz et al., documentan numerosas especies, aunque algunas han sido brevemente descritas (e.g., Candilier et al. 1982), o corresponden a asociaciones del Pennsylvaniano y no se encuentran en las del

Devónico-Mississippiano (e.g., Thomas y Blackburn 1987, Scott y Hemsley 1993). En cuanto a la ultraestructura de la pared, varias megasporas guladas, dispersas o *in situ* han sido estudiadas por algunos autores (e.g., Taylor 1990, Glasspool et al. 2000, Arioli et al. 2007, Wellman et al. 2009) los que coinciden que todas tienen una ultraestructura muy similar dado que el exosporio es esencialmente de naturaleza esponjosa.

Este tipo de ultraestructura no sólo se observa en estas megasporas guladas, que con certeza son asignadas a las Lepidocarpaceae, sino también en otras formas como, por ejemplo, algunas no guladas (Glasspool et al. 2000) y en las de Selaginellaceae (Cottnam et al. 2000). Estas otras megasporas, dada la similitud de la ultraestructura de la pared son por ende también asignadas a las licofitas (Wellman et al. 2009). En el caso de las Selaginellaceae, son numerosos los estudios de formas actuales que certifican su carácter heterosporado (e.g. Morbelli 1977, 1995, Morbelli y Rowley 1999) pero en el caso de los fósiles, donde se desconoce por completo la planta que originó esas megasporas, resulta muy útil conocer la morfología de la pared, en especial su ultraestructura, para hacer aproximaciones sobre su afinidad botánica.

Otras megasporas

En muchos estudios sobre ensambles de megasporas del Devónico-Carbonífero (e.g., Chaloner 1959, Candilier et al. 1982, Hills et al. 1984, Steemans et al. 2011) se describen morfogéneros y/o morfoespecies que no se encuentran en los grupos anteriormente descritos. Este es el caso de los géneros *Biharisporites* Potonié y *Contagisporites* Owens. Ambos hallados en

depósitos del Devónico Medio y Tardío (e.g., Chi y Hills 1976, McGregor 1981, Grey 1991, Marshall 1996, Arkhangelskaya y Turnau 2003, Antonelli y Ottone 2006, Di Pasquo 2007a, Noetinger 2015). Sin embargo, *Biharisporites* presenta una distribución estratigráfica más amplia pudiendo llegar inclusive hasta el Cretácico por lo que podría tener varias afinidades botánicas o bien debería realizarse un estudio morfológico detallado para establecer si se trata del mismo género longevo (Turnau et al. 2009).

Por otro lado, *Biharisporites* y *Contagisporites* han sido descubiertas *in situ* en restos de plantas asignadas a las Progimnospermas del orden Archaeopteridales, específicamente en el género *Archaeopteris* (Phillips et al. 1972). Morfológicamente ambas megasporas son muy similares por lo que se considera que estos dos géneros representarían varias etapas ontogenéticas de la misma megaspóra (Steemans et al. 2011), probablemente siendo *Contagisporites* la espóra madura de las Archaeopteridales mientras que *Biharisporites* sería la inmadura (Turnau et al. 2009).

Dentro del grupo Progimnosperma, la heterosporía se originó en el linaje de las Archaeopteridales, dado que su precursor, las Aneurophytales, habrían sido plantas homosporadas (Marshall 1996). Además, habría dado origen a las plantas con semillas (Taylor et al. 2009) aunque la progresión morfológica desde la homosporía a la heterosporía y finalmente a la semilla sigue en continuo debate (e.g., Chaloner y Pettit 1987, Marshall 1996, Petersen y Burd 2017).

Objetivos

Objetivo general

- Establecer la evolución de megasporas fósiles preservadas en depósitos del Devónico-Carbonífero.

Objetivos específicos

- Analizar la morfología y ultraestructura de las megasporas presentes en unidades del Devónico-Carbonífero de Bolivia y norte de Argentina.
- Comparar su morfología y ultraestructura con formas actuales para establecer afinidades botánicas.

Hipótesis

- La estructura y ultraestructura de las paredes de las megasporas en sección permiten ajustar su agrupación botánica.

Por lo tanto, en este trabajo se lleva a cabo la descripción de megasporas que forman parte de asociaciones palinológicas del Devónico-Carbonífero del norte de Argentina y Bolivia, en las cuales se registran diversos morfotipos de afinidad botánica representativa de los grupos de plantas vasculares en ambos períodos. La ausencia de restos fósiles de plantas con estructuras fértiles asociadas a dichas palinoasociaciones realza la importancia de realizar un análisis exhaustivo de la morfología, estructura y ultraestructura de la pared de megasporas dispersas preservadas en dichos depósitos, utilizando tanto microscopía óptica (MO), fluorescencia y microscopía electrónica de barrido

(MEB). A partir del análisis morfológico y su comparación con formas fósiles y actuales publicadas se discute su afinidad botánica y se propone un esquema de evolución que constituye el primer estudio de este tipo para América del Sur.

PROCEDENCIA DEL MATERIAL

Marco geológico

El área de estudio se encuentra en la región subandina de Bolivia y del Noroeste argentino, donde se definen dos grandes cuencas, Madre de Dios ubicada en el sur de Perú y norte de Bolivia, y Tarija en el norte de Argentina, centro-sur de Bolivia y noroeste de Paraguay (Figura 2.1). Esta región comprende rellenos de rocas sedimentarias del Fanerozoico con espesores mayores a los 10 km (de superficie a subsuelo), donde pueden ser reconocidos varios ciclos sedimentarios separados por discordancias. En este ámbito se registran unidades del Devónico sobre las cuales se asientan en discordancia las rocas del Carbonífero Temprano (Mississippiano), escasamente documentadas en Bolivia, y principalmente del Carbonífero Tardío (Pennsylvaniano) en ambos países (Figura 2.2). Rocas de estas edades, también se documentan en superficie y subsuelo, en la parte oriental de la Cordillera Oriental y en el subsuelo de la llanura Chaco-Salteña en el norte de la Argentina, y en las llanuras del Chaco y del Beni en el sureste y norte de Bolivia respectivamente (Starck et al. 1993a, 1993b, Suárez Soruco 2000, Azcuy y Di Pasquo 2000, Starck y del Papa 2006).

Cuenca Madre de Dios

La Cuenca Madre de Dios representa la parte distal del antepaís de la cuenca Andina que se desarrolló entre el Devónico y el Pérmico (Isaacson et al. 1995) y es parte de una serie de cuencas de trasarco desarrolladas a lo largo del

margen oeste de América del Sur (Giusiano et al. 1998). Se ubica en el Sur de Perú y Norte de Bolivia, aproximadamente entre los 10° y 20° de latitud Sur y se extiende por casi 1000 km con una orientación NNW-SSE. El límite Norte de la cuenca es el Alto de Fitzcarrald según Milani y Filho (2000) o el Alto de Paititi según Anzulovich et al. (2005), el cual la separa de la Cuenca Ucayali extendida hacia el norte en Perú. Hacia el este, su límite es el Cratón Central de Brasil (Milani y Zalán 1998) y hacia el oeste y sur el Arco Puneño surgido como consecuencia de la amalgamación de terrenos alóctonos en el margen occidental de Gondwana (Ramos 2004).

La secuencia sedimentaria de esta cuenca inicia con un basamento cristalino Proterozoico y sobre éste, de base a techo, se encuentran las siguientes formaciones de edad Devónico-Carbonífero:

Formación Tequeje

Formación de edad Devónico Inferior a medio (Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996), específicamente de edad Givetiano tardío-Frasniano temprano (Ottone y Rosello 1996). Compuesta por arcillas y lutitas con algunas intercalaciones arenosas, con un espesor de 700 a 900m. La base de esta unidad es pseudoconcordante con la Formación Tarene (Ordovícico superior) y el límite superior es concordante con la Formación Tomachi (Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996).

Formación Tomachi

Unidad estratigráfica del Devónico, específicamente del Frasniano (Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996). Compuesta por intercalaciones de lutitas y areniscas, y con un espesor de 468 m en la localidad tipo, Sinclinal de Tomachi en la región de Teoponte, Bolivia. Su base es concordante con la Formación Tequeje y el techo es transicional con la Formación Toregua, del Grupo Retama.

Formación Toregua

Esta formación corresponde al Carbonífero, específicamente de edad Tournaisiano medio-tardío (Di Pasquo 2015, Di Pasquo et al. 2015a, 2019a). Compuesta por areniscas con delgadas intercalaciones de lutitas y un espesor de aproximadamente 480 m en su localidad tipo, la encañada que forma el Río Beni al cruzar la Serranía de Toregua, Departamento de La Paz, Bolivia (Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996). Se considera que los depósitos de esta unidad estratigráfica han sido influenciados por una sedimentación marino-glacial y deltaica (Isaacson y Díaz Martínez 1995). Su límite inferior es concordante con la Formación Tomachi y su techo es concordante con la Formación Kaka (Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996).

Formación Kaka

Formación de edad Carbonífera, principalmente del Viséano (Di Pasquo 2015, Di Pasquo et al. 2015a, 2019a). Su litología está compuesta por areniscas,

diamictitas y lutitas y puede alcanzar un espesor de hasta 400 m (Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996). Su base es concordante con la Formación Toregua y su techo es discordante con la Formación Yaurichambi (Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996).

Formación Yaurichambi

Unidad estratigráfica del Carbonífero Superior, compuesta por areniscas y un espesor de 30 m en su localidad tipo, el Cerro Yaurichambi, a 45 km de la ciudad de La Paz. Su límite inferior es discordante con diferentes unidades y el superior es concordante con la Formación Copacabana (Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996).

Formación Copacabana

Esta formación presenta una edad Carbonífero Superior-Pérmico Inferior (Di Pasquo et al. 2019a). Está formada por calizas, margas, lutitas, areniscas y tobas. Su espesor es variable, entre 400 y 750 m. La base de esta unidad estratigráfica es concordante con la Formación Yaurichambi y su techo es concordante con la Formación Chutani (Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996).

Cuenca Tarija

Esta cuenca de antepaís comprende rocas sedimentarias depositadas en ciclos sedimentarios diferentes desde el Ordovícico hasta el reciente. Se extiende desde el Norte de Argentina (22° latitud Sur) hasta alcanzar una angosta franja

transicional entre los ríos Chapare y Yapacaní (17°-18° latitud Sur) en Bolivia, donde se produce la inflexión de la Cordillera de los Andes e incluye la parte noroccidental de Paraguay (Azcuy y Di Pasquo 2000). Ambas regiones son también llamadas por Surárez Soruco (2000) como Subandino Norte y Sur respectivamente.

La secuencia sedimentaria de edad Devónico-Carbonífero se compone de base a techo, por las siguientes formaciones:

Formación Pescado

Esta formación tiene una edad Devónica, específicamente Eifeliano-Givetiano (Noetinger et al. 2018). Cuerda y Baldis (1971) la describen como una sucesión de grauvacas de color gris verdoso y areniscas grises y blanquecinas, con frecuente estratificación entrecruzada e intercalaciones de lutitas grises, a veces carbonosas. Antelo (1983) la describe como una sucesión de pelitas negras finamente estratificadas, con ondulitas, fósiles y bioturbación que hacia el tope alternan con más frecuencia hasta dominar capas de areniscas de grano fino micáceas. Según Padula et al. (1967), Cuerda y Baldis (1971) y Antelo (1983) la base de esta unidad es concordante con la Formación Porongal. El tope sería transicional a la Formación Piedras (Padula et al. 1967, Cuerda y Baldis 1971) o a la Formación Los Monos (Di Pasquo et al. 2015b). Se reconoce en superficie, principalmente en la parte oriental de la Cordillera Oriental y en las Sierras Subandinas más occidentales en territorio argentino (Padula et al. 1967, Turner 1972, Vistalli 1989, Starck et al. 1993a).

Formación Huamampampa

Unidad estratigráfica del Devónico, específicamente del Emsiano superior?– Eifeliano medio (Di Pasquo et al. 2015b). Bötcher et al. (1984) describen esta unidad en el subsuelo del este de Salta (Argentina) al igual que otros autores en superficie y subsuelo en Bolivia (e.g., Limachi et al. 1996, Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996, Suárez Soruco 2000) como una sucesión de areniscas de colores grises, grano medio a fino, micáceas, duras, compactas, con algunos niveles bioturbados, estratificadas en bancos de 10-50 cm formando paquetes de 2-4 m de espesor. Intercalan en menor medida pelitas de color gris oscuro y estratificación fina y bancos de cuarcitas macizas. En la localidad tipo fue medido un espesor de alrededor de 250 m (Suárez Soruco y Díaz Martínez, 1996). Limachi et al. (1996) registraron en varias localidades de Bolivia espesores entre 300 y 700 m mientras que Bötcher et al. (1984) registraron espesores de hasta 200 m. Bötcher et al. (1984), Starck et al. (1993 a) y Suárez Soruco y Díaz Martínez (1996) indican que la base y tope serían concordantes con las Formaciones Icla y Los Monos respectivamente, en el subsuelo de Argentina y en superficie y subsuelo en Bolivia.

Formación Los Monos

Esta formación corresponde al Devónico, específicamente al Givetiano-Frasniano temprano (Ottone 1996, Di Pasquo et al. 2015b, Noetinger et al. 2018). Está compuesta por lutitas laminadas de color gris oscuro a negro, intercaladas con delgados bancos de areniscas finas (Limachi et al. 1996). En la localidad tipo, Quebrada de Los Monos, fue medido un espesor de alrededor

de 400 m (Suárez Soruco y Díaz Martínez, 1996). Limachi et al. (1996) registraron en varias localidades de Bolivia espesores entre 100 y 200 m. López Pugliesi y Suárez Soruco (1982) indicaron que su mayor desarrollo es de alrededor de 700 m basado en perfiles de superficie y subsuelo del sector oriental de Bolivia y norte de Argentina. Mombrú y Aramayo Flores (1986) reconocieron que el espesor de esta unidad varía entre 3000 m y 600 m en el subsuelo de Argentina debido a repeticiones por tectónica. Starck et al. (1993 a) indican que el tope sería concordante a transicional con la Formación Iquiri y la base sería concordante con la Formación Pescado en superficie y con la Formación Huamampampa en subsuelo en Argentina. Suárez Soruco y Díaz Martínez (1996) concuerdan también que sería concordante con la primera y última unidades citadas en Bolivia, aunque en la localidad tipo la base no está expuesta.

Formación Iquiri

Unidad estratigráfica del Devónico, específicamente de edad Frasniano-Fameniano temprano (Di Pasquo et al. 2015b). Constituida por areniscas de grano fino de color gris amarillento a gris verdoso, micáceas, limosas, algunos niveles muy bioturbados y otros laminados, con abundantes restos vegetales, estratificadas en niveles de 20 a 80 cm. Intercalados se hallan delgados niveles de pelitas gris o castaño oscuro, micáceas y finamente laminadas. Además, aparecen niveles de areniscas cuarcíticas de grano fino a medio, y conglomerados finos (Rubinstein 2012). El espesor de esta unidad es muy variable entre los 0 y 700 m en Bolivia y Argentina (Starck et al. 1993a, Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996, Limachi et al. 1996). La base de esta unidad es

transicional con la Formación Los Monos, aunque según las localidades estudiadas puede no estar presente o ser confundida con ésta (Starck et al. 1993a) y su techo es concordante con la Formación Itacua según Suárez Soruco y Díaz Martínez (1996).

Formación Itacua

De edad Carbonífera, específicamente Tournaisiano-Viseano, compuesta esencialmente por diamictitas con intercalaciones de lutitas y limolitas y bloques deslizados de areniscas y pelitas (Di Pasquo 2005, 2007 a y b, Gutiérrez 2008). La coloración es predominantemente rojiza, verdosa y grisácea y alcanza espesores entre 0 y 200 m (Reyes 1972, Suárez Soruco y Díaz Martínez 1996). Esta unidad presenta una base erosiva y pseudoconcordante con las Formaciones Iquiri y Los Monos (Devónico), y su techo es concordante con la Formación Tupambi según Suárez Soruco y Díaz Martínez (1996). En el norte de la Argentina todavía no ha sido claramente reconocida y el registro más austral de esta unidad en superficie se encuentra en el perfil de Balapuca, ubicado en el extremo sur de Bolivia en el límite con Argentina (Gutiérrez 2008, Di Pasquo 2007 a y b).

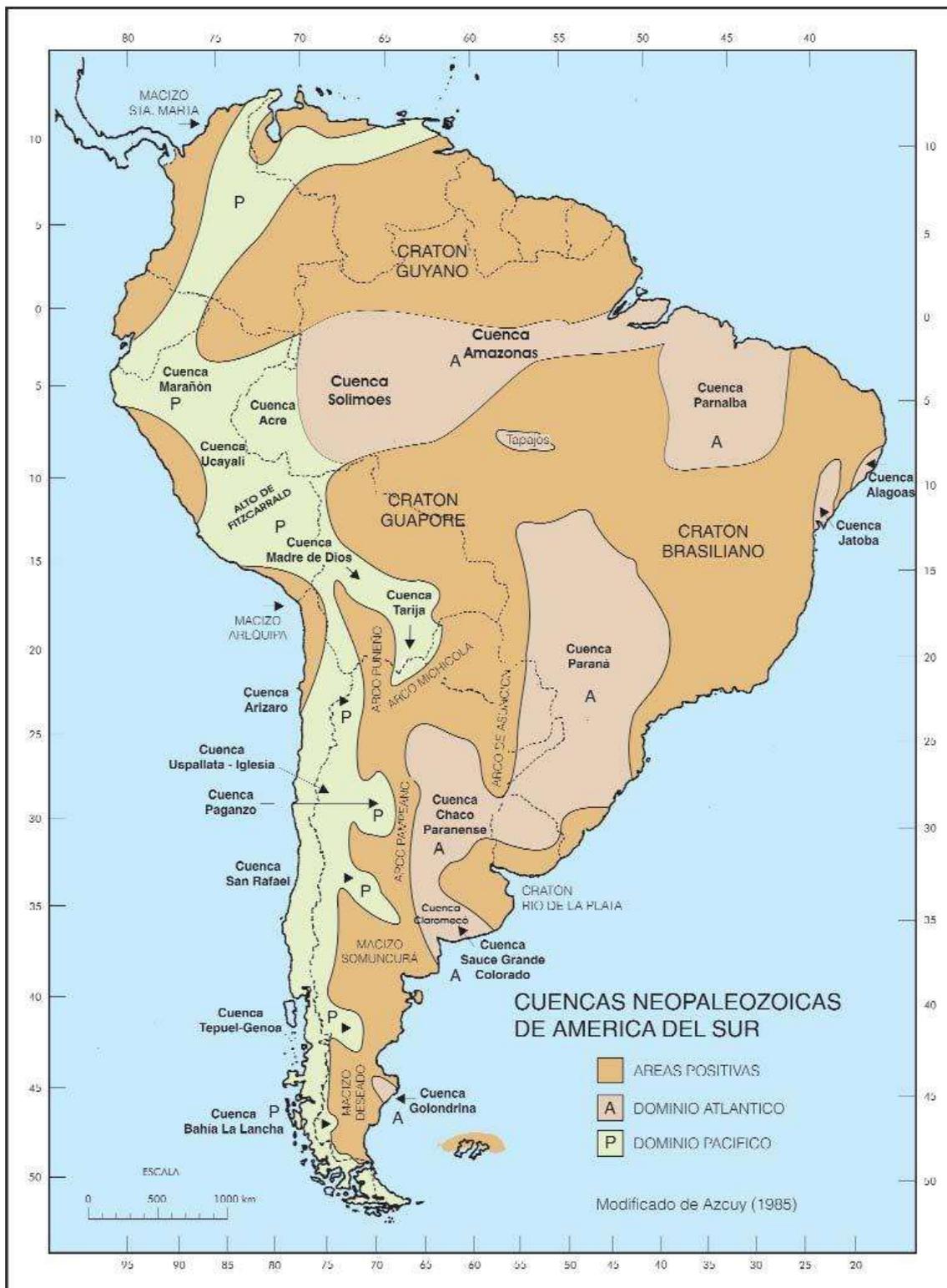


Figura 2.1 – Mapa de las Cuencas Neopaleozoicas de América del Sur. En la región subandina del Noroeste Argentino y Bolivia pueden observarse las cuencas Madre de Dios y Tarija (extraído de Azcuy y Di Pasquo 2000).

<i>Países</i>			ARGENTINA	BOLIVIA	BOLIVIA	
<i>Cronología</i>			TARIJA		MADRE DE DIOS	
<i>Cuenca</i>						
<i>Período</i>	<i>Época</i>	<i>M.A.</i>	<i>S. Subandinas Sur</i>		<i>S. Subandinas Norte</i>	
CARBONÍFERO	PER.	Cis.	Assel.	299	Grupo Retama F. Copacabana F. Yaurichambi F. Kaka F. Toregua	
		Pennsylvaniano	Gzhel.	305		Grupo Mandiyutí
	Kasim.		316	Grupo Macharetí		
	Mosc.					
	Bashk.					318
	Mississippiano	Serp.	326	F. Itacua		
		Vis.	345			
		Tour.	359			
	DEVÓNICO	TARDÍO	Strun.	F. Iquirí F. Los Monos F. Pescado F. Porongal F. Baritú		F. Iquirí F. Los Monos F. Huamapampa F. Icla F. Santa Rosa F. Tarabuco
Fam.			385			
Frasn.						
MEDIO		Giv.	397			
		Eifel.				
TEMPRANO		Ems.	416			
		Pragh.				
		Lockh.				
SIL.	Pridoli-Ludlow					

Figura 2.2 – Correlación estratigráfica del Devónico y Carbonífero del norte de Argentina y Bolivia. Modificada de Di Pasquo (2007a).

Localidades de estudio

En las últimas dos décadas se incrementó el número de publicaciones con resultados palinológicos del Devónico y Carbonífero de la región subandina del Noroeste Argentino y Bolivia, especialmente de asociaciones de esporas (e.g., Ottone 1996, Di Pasquo 2002, 2003, 2007a, 2007b, 2008, 2009a, 2009b, 2013, 2015, Di Pasquo et al. 2009, 2015a, 2015b, 2016, 2017a, 2019a, 2019b, 2019c, Noetinger y Di Pasquo 2010, 2011, 2013, Noetinger et al. 2018). En varios de estos estudios se han identificado diversas megasporas, si bien las únicas referencias a ellas fueron publicadas por Di Pasquo (2013, 2015) y Di Pasquo et al. (2019d).

Las megasporas estudiadas en esta tesis fueron muestreadas de diferentes niveles del Devónico y Carbonífero de los pozos petroleros Pando X1 y Manuripi X1 de la Cuenca Madre de Dios; y en la Cuenca Tarija las secciones Angosto del Pescado, Balapuca, Mataral y el Área Yesera, que incluye perfiles en Yesera Norte, Centro y Sur (Figura 2.3). Fueron estudiados un total de 63 niveles y todos se encuentran depositados en la Palinoteca del Laboratorio de Palinoestratigrafía y Paleobotánica en el CICYTTP (CONICET-Entre Ríos-UADER) bajo el acrónimo CICYTTP (Di Pasquo y Silvestri 2014). A continuación, se presenta información sobre la ubicación geográfica y estratigráfica de los pozos y secciones estudiadas.

Cuenca Madre de Dios

En la Cuenca Madre de Dios no hay afloramientos paleozoicos por lo tanto la información geológica disponible proviene de pozos de exploración

petrolera (Giusiano et al. 1998). Para este trabajo de tesis doctoral se analizaron los siguientes pozos petroleros.

Pozo Pando X1

Este pozo petrolero se ubica al noroeste de Bolivia ($11^{\circ} 36' 07''$ S, $67^{\circ} 56' 45''$ W; Figura 2.3). Alcanza los 1968 m de profundidad y presenta un registro continuo, terminando en el basamento cristalino del Proterozoico (Isaacson et al. 1995). Sobre este basamento se encuentran de base a techo las siguientes formaciones del Paleozoico: Tequeje, Tomachi, Toregua, Kaka, Yaurichambi, Copacabana (Figura 2.4).

Para este trabajo de tesis se analizaron un total de 14 niveles provenientes de este pozo, 11 de ellos (CICYTTP 729, 731, 733, 734, 2609, 2610, 2611, 2612, 2613, 2614, 2615) fueron obtenidos entre los 1360 m y 1240 m de profundidad y se corresponden con la Formación Toregua, atribuida al Tournaisiano medio-tardío (Di Pasquo 2015, Di Pasquo et al. 2015a). Los tres niveles restantes (CICYTTP 738, 739 y 744) se corresponden con la Formación Tomachi. El nivel correspondiente a la muestra CICYTTP 744 fue atribuida al Frasniano temprano por Over et al. (2009) con base en la presencia de conodontes como *Ozarkodina semialternans* (Wirth, 1967), lo cual concuerda con la presencia de *Pseudolunulidia imperatrizensis* y especies de *Ancyrospora* junto a otros palinomorfos característicos del Frasniano (estudio inédito realizado por M. Di Pasquo). Vavrdová et al. (1996) atribuyeron una edad Eifeliano-Givetiano con base en el análisis palinológico del intervalo entre 1559-1613 m.

Pozo Manuripi X1

Este pozo se ubica al noroeste de Bolivia ($11^{\circ} 36' 01''$ S, $68^{\circ} 08' 55''$ W; Figura 2.3), alcanzando los 1542 m de profundidad sobre basamento cristalino y presenta un registro continuo hasta la discordancia entre las formaciones Kaka y Yaurichambi (Isaacson et al. 1995) (Figura 2.4).

Se analizaron un total de 14 niveles, provenientes de este pozo, de los cuales 9 (CICYTTP 580, 579, 578, 577, 576, 575, 574, 573 y 572) fueron obtenidos entre los 1535-36 y 1483 m de profundidad y otros 3 niveles (CICYTTP 564, 565, 566) entre los 1457 y 1432 m de profundidad correspondientes a la Formación Toregua. Esta formación tiene una edad Tournaisiana medio-tardía con base en el estudio palinológico (Di Pasquo 2015, Di Pasquo et al. 2015a, 2019a). Los 2 niveles restantes (CICYTTP 1655 y 1663) se corresponden con la Formación Kaka, atribuida al Viséano - ¿Serpukhoviano (Di Pasquo 2015, Di Pasquo et al. 2015a, 2019a).

Cuenca Tarija

Angosto del Pescado

Esta sección se encuentra en el norte argentino ($22^{\circ} 41' 20''$ S, $64^{\circ} 34' 40''$ W; Figura 2.3), específicamente en la provincia de Salta, donde parte de la Cordillera Subandina es cortada por el Río Pescado lo que permite su afloramiento (Di Pasquo et al., 2015). Esta sección se encuentra formada, de base a techo, por las formaciones Pescado, Los Monos e Iquiri (Figura 2.5).

Para este trabajo de tesis se analizaron un total de 5 niveles, provenientes de este afloramiento. Todos estos niveles (CICYTTP 309, 310, 311, 446 y 449) se corresponden con la Formación Pescado, asignada al Eifeliano-Givetiano (Noetinger et al. 2018).

Balapuca

Esta sección se encuentra a lo largo del límite argentino-boliviano (22° 30' S, 64° 30' W; Figura 2.3), donde parte de la Cordillera Subandina es cortada por el Río Bermejo lo que permite la exposición, de base a techo, de las formaciones Pescado, Los Monos e Iquiri (Di Pasquo et al. 2015b) (Figura 2.5).

Para este trabajo de tesis se analizaron un total de 16 niveles, provenientes de este afloramiento, de los cuales 15 (CICYTTP 304, 305, 306, 307, 1234, 1235, 1236, 1237, 1239, 1241, 1242, 1243, 1245, 1246 y 1247) se corresponden con la Formación Los Monos, de edad Givetiano-Frasniano temprano, y sólo un nivel (CICYTTP 1314) se corresponde con la Formación Pescado del Eifeliano-Givetiano (Noetinger et al. 2018).

Mataral

Esta sección se encuentra en el sur de Bolivia (18° 08' 47" S, 64° 15' 43" W; Figura 2.3), en el Abra de Quiña, al suroeste de Santa Cruz de la Sierra (Di Pasquo et al. 2015 b). Para este trabajo de tesis se analizaron dos niveles (CICYTTP 120 y 121) que corresponden a la Formación Los Monos, de edad Givetiano-Frasniano temprano (Noetinger et al. 2018) (Figura 2.5).

Área Yesera

Esta amplia zona con afloramientos se encuentra en el sur de Bolivia (21° 20-30' S, 64° 30' W; Figura 2.3), al noreste de la ciudad de Tarija (Di Pasquo et al. 2015b). Esta área de afloramientos incluye: *Yesera Norte*, *Yesera Centro* y *Yesera Sur*, los cuales se encuentran formados, de base a techo, por las formaciones Huamampampa, Los Monos e Iquiri (Figura 2.5).

Para este trabajo de tesis se analizaron 2 niveles, provenientes de *Yesera Norte*. Estos niveles (CICYTTP 1262, 1267) se corresponden con la Formación Los Monos, de edad Givetiano-Frasniano temprano (Noetinger et al. 2018).

Se analizaron 5 niveles provenientes de *Yesera Centro*, de los cuales 2 (CICYTTP 109, 473) se corresponden con la Formación Iquiri, de edad Frasniano-Fameniano temprano (Di Pasquo et al. 2015b). Otros 2 niveles (CICYTTP 108 y 474) se corresponden con la Formación Los Monos, de edad Givetiano-Frasniano temprano (Noetinger et al. 2018). Sólo un nivel, (CICYTTP 106) se corresponde con la Formación Huamampampa, de edad Emsiano superior?–Eifeliano medio (Rubinstein 2012, Di Pasquo 2013).

Se analizaron 2 niveles, provenientes de *Yesera Sur*, CICYTTP 1233 corresponde a la Formación Los Monos, de edad Givetiano-Frasniano temprano (Di Pasquo et al. 2015b, Noetinger et al. 2018) y otro CICYTTP 1232 tomado de la Formación Itacua.

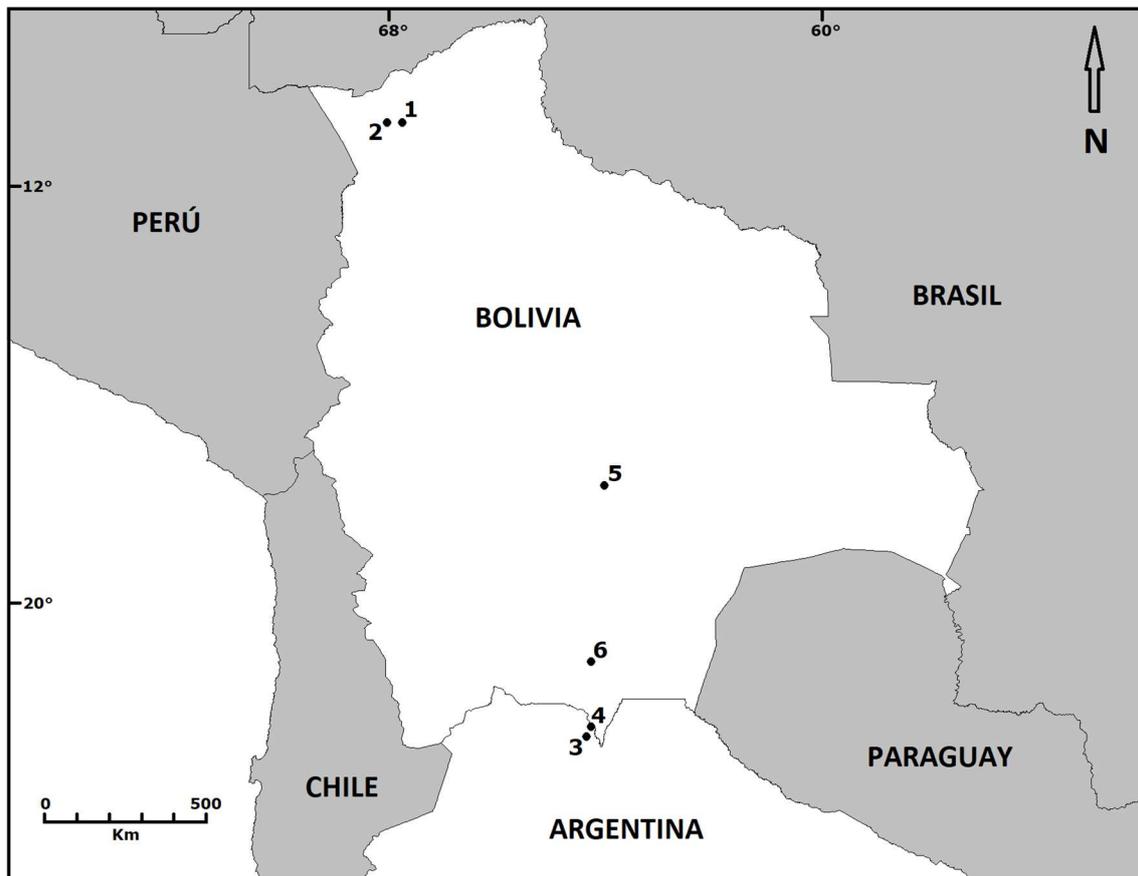


Figura 2.3 – Mapa de las localidades de estudio. 1: Pando X1, 2: Manuripi X1, 3: Angosto del Pescado, 4: Balapuca, 5: Mataral, 6: Área Yesera.

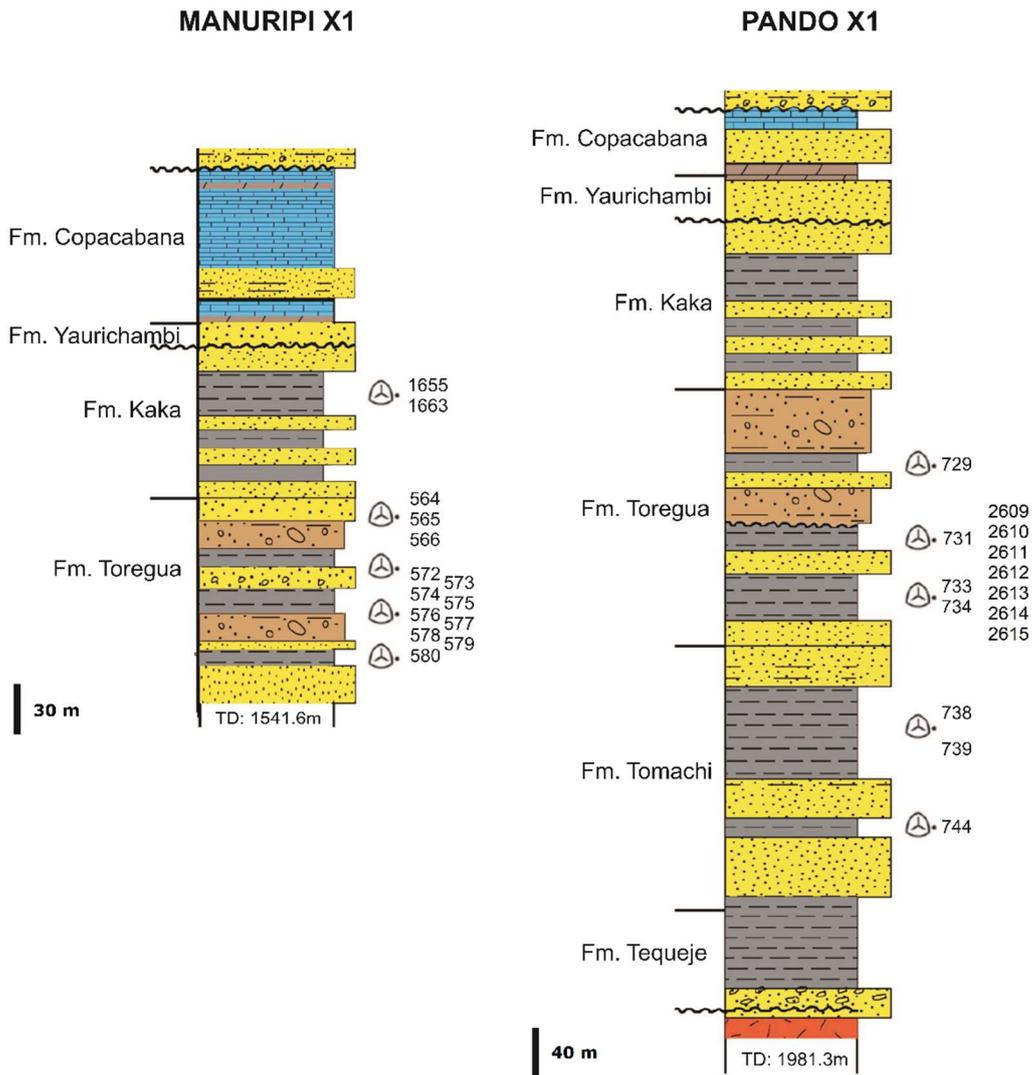


Figura 2.4 – Columnas estratigráficas de las localidades de estudio de Cuenca Madre de Dios con la ubicación de los niveles estudiados.

Modificado de Koltonik et al. (2019).

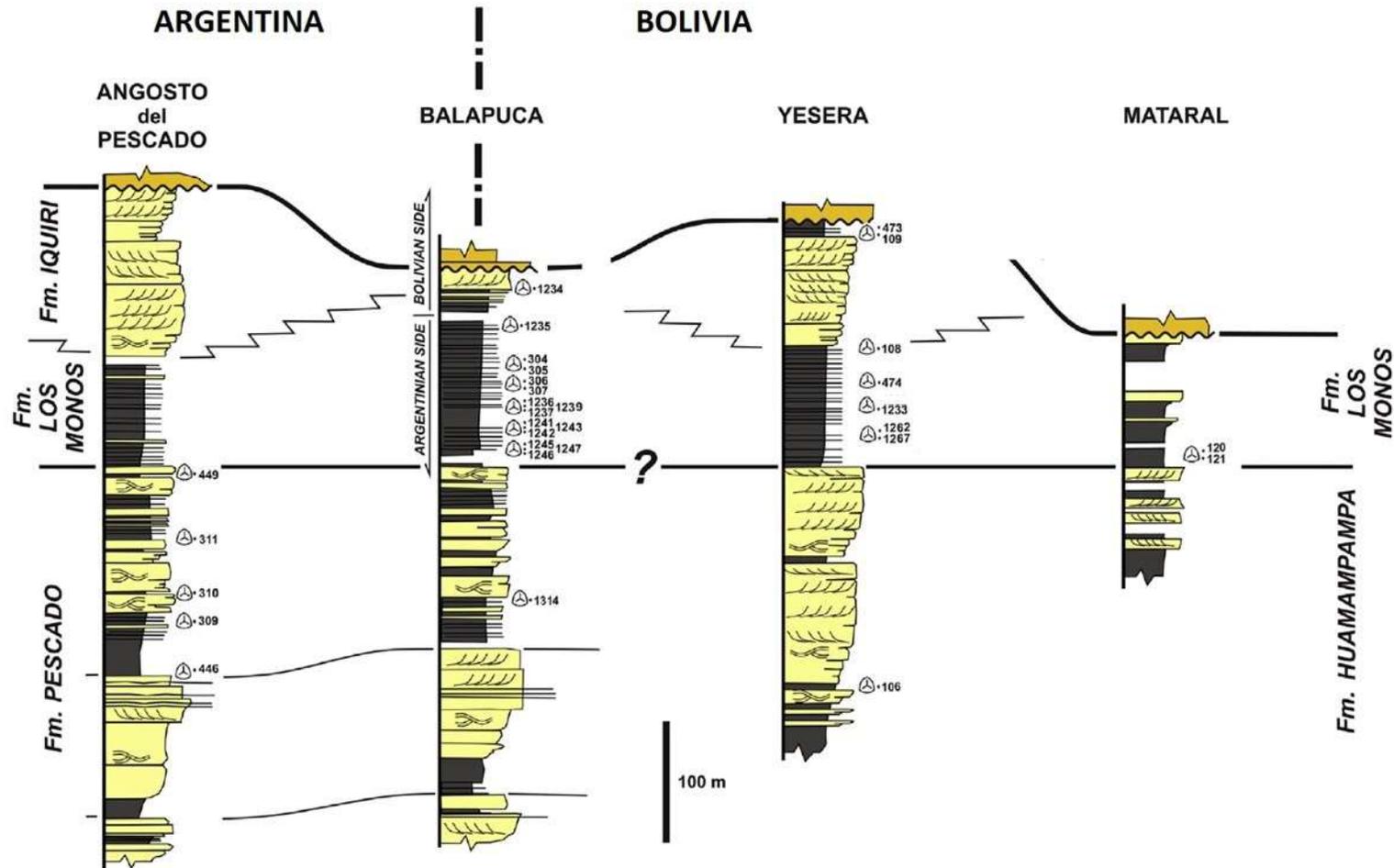


Figura 2.5 – Columnas estratigráficas de las localidades de estudio de la Cuenca Tarija. Modificado de Di Pasquo et al. (2015b).

METODOLOGÍA

Técnicas de procesamiento y repositorio del material

Las rocas obtenidas de 63 niveles del Devónico y Carbonífero, de pozos petroleros y afloramientos anteriormente descritas en el capítulo 2, fueron sometidas a un tratamiento de laboratorio típico paleopalinológico, pero para prevenir la destrucción de las megasporas se priorizó utilizar fragmentos de las rocas sin moler, o bien fueron molidos a tamaños no menores de 3 mm (Steemans et al. 2009). Se procesaron utilizando ácido clorhídrico (HCl) al 25% durante 8 horas y ácido fluorhídrico (HF) al 45% durante 48 horas o hasta observar una eliminación adecuada del material silíceo. Para eliminar todo el ácido de las muestras (neutralización) se realizaron varios lavados con agua destilada por decantación. El residuo final fue filtrado con mallas de 10 y 25 μm y en algunos casos de 100 μm para concentrar megasporas, las cuales fueron recolectadas directamente del residuo bajo lupa mediante la técnica de picking.

Un total de 527 ejemplares de megasporas fueron obtenidos de esta forma y catalogados bajo el acrónimo CICYTTP-M correspondiente a la Paleopalinoteca del Laboratorio de Palinoestratigrafía y Paleobotánica – LPP (Di Pasquo y Silvestri 2014). La información catalográfica esencial de cada espécimen es presentada en la Tabla 1 del apéndice.

Observación del material (protocolos)

Las megasporas obtenidas del residuo palinológico fueron descritas detalladamente mediante el uso de la microscopía óptica, de fluorescencia y electrónica de barrido. A continuación, se detallan los protocolos utilizados para el montado y análisis de ejemplares.

Microscopio óptico (MO)

Para su observación al MO, las megasporas obtenidas del residuo mediante picking bajo lupa, fueron montadas con agua en preparados palinológicos temporales.

A través del MO se pudo observar la morfología general de las megasporas, detalles de la ornamentación, la estructura de la pared y obtener medidas generales de las megasporas. Los valores máximos y mínimos fueron expresados en micrones (μm). Para describir con más detalle la morfología, fue útil observar e ilustrar especialmente la ornamentación utilizando fluorescencia.

Luego de su observación al microscopio óptico y óptico de fluorescencia, las megasporas fueron guardadas individualmente en tubos ependorf con agua y debidamente rotulados.

El picking del material fue realizado utilizando una lupa Leica S6D con aumento máximo de 20x y fue analizado e ilustrado bajo un microscopio óptico Leica DM500 dotado con videocámara AmScope 14 Mp y de un equipo accesorio de fluorescencia con lámpara LED y filtro azul de fluoresceína ca. 450 nm., pertenecientes al LPP / CICYTTP.

Microscopio electrónico de barrido (MEB)

Para describir con más detalle la morfología y la estructura de la pared de las megasporas con microscopio electrónico de barrido (MEB) se seleccionaron ejemplares que presentaban alguna fractura, sumado a aquéllos enteros con rasgos morfológicos bien preservados.

Una parte de los ejemplares obtenidos a partir del picking bajo lupa e ilustrados en el microscopio óptico, fueron transferidos a tacos para su observación e ilustración con el MEB JENCK PHENOM PRO del Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología (CONICET-Entre Ríos-UADER), para el cual no se requirió metalizado de las muestras pues se utiliza bajo vacío (Di Pasquo y Vilá 2019).

Gran parte de los especímenes de megasporas fue ubicado en tubos ependorf, y fueron montados mediante picking bajo lupa (Nikon SMZ 1000) en portaespecímenes de bronce, metalizados con oro e ilustrados en el MEB JEOL, modelo JSM 6360 LV, de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).

Para fijar las megasporas en los tacos se probaron diferentes pegamentos o cintas bifaz, y se concluyó que la mejor opción es la utilización de pegamentos sin solventes y solubles en agua, tal como fue en nuestro caso, el adhesivo en barra "Voligoma". Este fue considerado el mejor pegamento dado que es fácilmente lavable, lo que permite despegar fácilmente las megasporas de los portaespecímenes simplemente dejándolos en agua por unos días, evitando su ruptura.

Terminología

Gran parte de los términos descriptivos utilizados para las microsporas son aplicables a las megasporas, pero otros son rasgos propios de este grupo como, por ejemplo, las características únicas de la cara proximal donde se desarrollan estructuras como la gula, típica de las megasporas de las Lepidocarpales (Traverse 2007).

En esta contribución se utilizó la clasificación de Potonié (1893) y se tuvo en cuenta la terminología usada por Dybová-Jachowicz et al. (1979) y Punt et al. (2007). A continuación, se detallan algunos términos seleccionados con su respectivo significado:

- Áreas de contacto (Potonié 1934): Área en la cara proximal de una espora interpretada como aquella formada en contacto con los otros miembros de la tétrada y limitadas proximalmente por las lesuras y distalmente por una curvatura que puede o no estar presente.
- Crestas radiales (Owens 1971): estructura orientada radialmente que se ubica sobre las áreas de contacto, presente en algunas especies del género *Hystricosporites*.
- Curvatura perfecta (pl. *curvaturae*) (Potonié 1934): línea continua, en la cara proximal, que une los extremos de las lesuras.
- Exosporio (Jackson 1928): capa externa de la pared de una espora.
- Gula (Potonié y Kremp 1955): extensión de la cara proximal de una megaspora trilete.
- Procesos bifurcados (Owens 1971): ornamentación cuya parte apical se encuentra bifurcada. Estos procesos, a su vez, pueden ser de diferentes

tipos: expandido; triangular; extendido triangular; expandido triangular; extendido; lateralmente extendido; lateralmente extendido y reflexo; reflexo; lateralmente extendido, expandido y reflexo (Fig.3.1).

- Pseudosaco (Grebe 1971): separación en la pared de una espóra que se asemeja a un saco, pero que carece de la característica infraestructura alveolada. Ejemplo: *Grandispora*.
- Pseudozona (Richardson 1962, 1969): reborde grueso, constituido por exosporio, en el margen ecuatorial y formado a partir de la fusión de las bases de espinas, que en compresión polar dan la apariencia de una zona. Ejemplo: *Ancyrospora*.

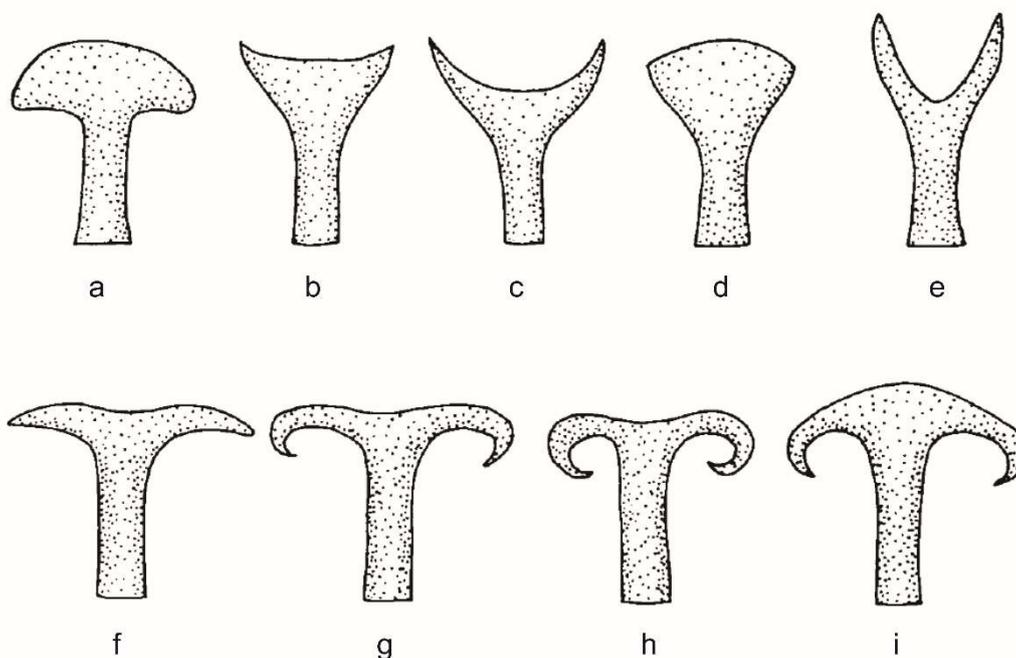


Figura 3.1 – Clasificación de los procesos bifurcados (Owens 1971): **a-** expandido; **b-** triangular; **c-** extendido triangular; **d-** expandido triangular; **e-** extendido; **f-** lateralmente extendido; **g-** lateralmente extendido y reflexo; **h-** reflexo; **i-** lateralmente extendido, expandido y reflexo.

Medición de megasporas

Las megasporas fueron medidas utilizando tanto microscopio óptico como electrónico de barrido. A partir de las imágenes digitales obtenidas, y mediante el uso del programa Image J version IJ 1.46r (Ferreira y Rasband 2012), se lograron medidas tanto generales (i.e., diámetro, etc.) como específicas de la ornamentación (i.e., altura y ancho de los procesos, etc.) y estructura de la pared (i.e., espesor de las capas, etc.). Los valores máximos y mínimos fueron expresados en micrones (μm).

Para cada grupo de megasporas se midieron diferentes parámetros y estructuras que se detallan gráficamente a continuación:

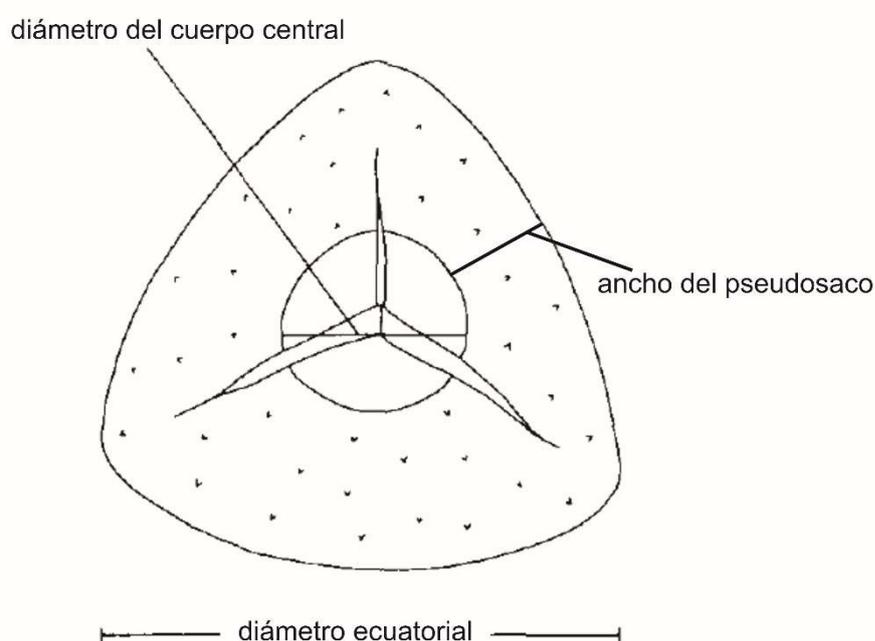


Figura 3.2 – Diagrama de *Grandispora* (modificado de Chi y Hills 1976) donde se detallan los diferentes parámetros y estructuras que se midieron para realizar la descripción de las especies estudiadas.

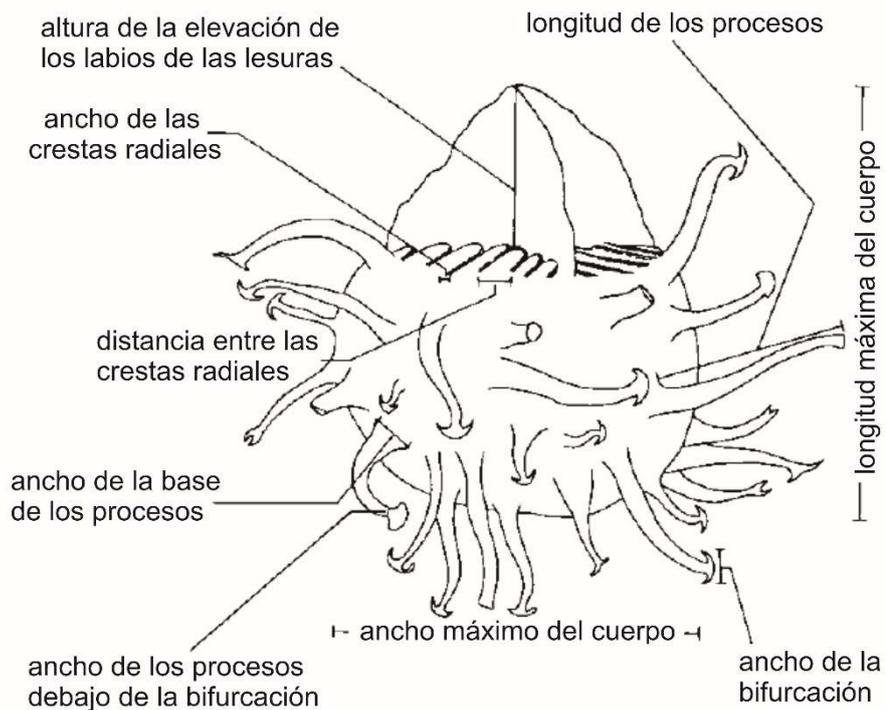


Figura 3.3 – Diagrama de *Hystricosporites* (modificado de Chi y Hills 1976)

donde se detallan los diferentes parámetros y estructuras medidas.

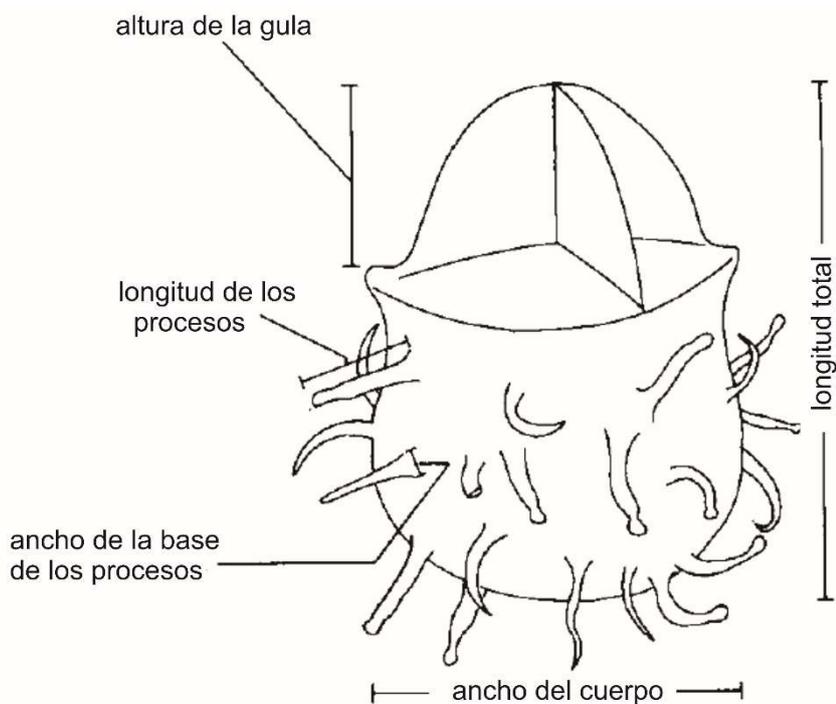


Figura 3.4 – Diagrama de *Lagenicula* (modificado de Chi y Hills 1976) donde se detallan los diferentes parámetros y estructuras que se midieron para realizar la descripción de las especies estudiadas.

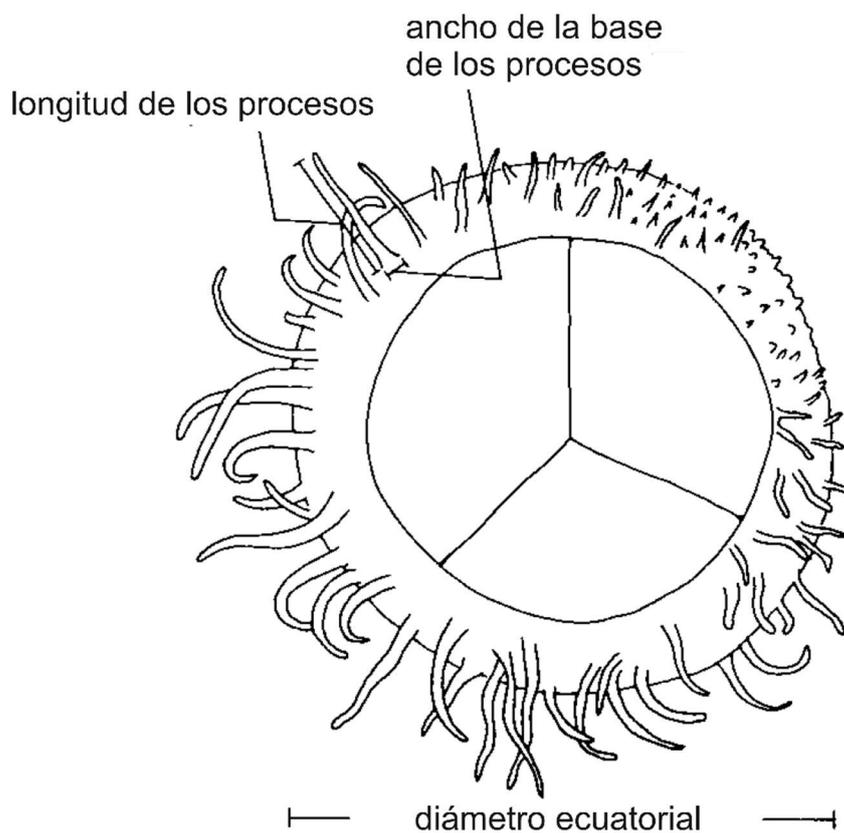


Figura 3.5 – Diagrama de *Biharisporites* (modificado de Chi y Hills 1976) donde se detallan los diferentes parámetros y estructuras medidas.

RESULTADOS

Descripción sistemática

Se describen 24 especies de seis géneros organizados en orden alfabético dentro del esquema morfotaxonómico de turmas.

Anteturma SPORITES Potonié 1893

Turma TRILETES (Reinsch) Potonié y Kremp 1954

Suprasubturma CAMERATITRILETES Neves y Owens 1966

Subturma ZONOLAMINATITRILETES Smith y Butterworth 1967

Infraturma DECORATI Neves y Owens 1966

Género **ANCYROSPORA** (Richardson) Richardson 1962

Especie tipo. *Ancyrospora grandispinosa* Richardson 1960

Diagnosis. Mega-microspora trilete, pseudozonada, con contorno ecuatorial circular a subcircular-subtriangular. Ornamentación de procesos espinosos con extremos bifurcados presentes en cara distal y continúan en el ecuador, mientras que la cara proximal puede exhibirlos en la región más cerca del ecuador, áreas de contacto poco definidas y no ornamentadas. Pseudozona y base de procesos pueden presentar ocasionalmente vacuolas (Richardson 1962, Allen y Robson 1981, Wellman 2002).

Comparación. Véase *Hystricosporites*.

Afinidad botánica. Wellman (2002) realizó un estudio morfológico detallado de la estructura y ultraestructura de dos especies de *Ancyrospora*, concluyendo que su ultraestructura e interpretación del desarrollo de la pared comparte similitudes estrechas con esporas de licofitas (*Borysthenostrobus mirandus* Ishchenko y Semenova y *Krishtofovichia africana* Nikitin). Esta afinidad fue sugerida también por Marshall (2000), quien vinculó la relativa abundancia de esporas de *Ancyrospora* en estratos conteniendo restos de la licofita *Thursophyton*.

Ancyrospora incisa (Naumova) Raskatova y Obukhovskaya 1993

Fig. 4.1 A-G

1974 *Ancyrospora* F-2361 Daemon, p. 576, pl. 5, Fig. 4.

Material. Ejemplares CICYTTP-M104, 107, 275, 361, 363, 370, 459, 479, 480, 482, 487, 493. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete comprimida polarmente (Figura 4.1A-C). De forma subesferoidal a subtriangular en vista polar (Figura 4.1A-C). Su diámetro ecuatorial es de 120-300 μm . Presenta una elevación de los labios de las lesuras, que puede alcanzar los 23 μm de alto, la cual disminuye hacia el ecuador (Figura 4.1B). La cara proximal carece de ornamentación (Figura 4.1B). La cara distal y la superficie cercana al ecuador presentan procesos cuya base es ancha y puede fusionarse lateralmente formando una pseudozona (Figura 4.1C-D). Estos procesos miden 14-33 μm de longitud y su

base es de 11-32 μm de ancho y su extremo apical bifurcado está poco desarrollado y frecuentemente fragmentado (Figura 4.1E). Entre los elementos esculturales principales se observan perforaciones a modo de ornamentación de base (Figura 4.1E).

A partir de una fractura observada en uno de los ejemplares (Figura 4.1E) se pudo identificar el exosporio, el cual presentó una estructura esponjosa constituida por cordones que se fusionan en una red tridimensional que delimitan espacios heterogéneos (Figura 4.1F). Los cordones midieron entre 0.6-1 μm de ancho.

Observaciones. Los presentes ejemplares y el ilustrado como *Ancyrospora* F-2361 Daemon 1974 concuerdan con la descripción morfológica de *Ancyrospora incisa* publicada por Turnau y Racki (1999). *Ancyrospora fidus* (Naumova) Obukhovskaya del Frasniano de URSS, presenta morfología muy similar aunque con mayor número de procesos en cara distal y ecuador (Avchimovitch et al. 1993, Jurina y Raskatova 2011). *Ancyrospora capillata* Dolby y Neves según Allen y Robson (1981, pl. 3, figs. 1-2) del Famenniano (Struniano) de Euramerica, es muy similar diferenciándose sólo por presentar procesos que se afinan desde su parte media hasta culminar en forma de gancho bien definido y lesura con labios más elevados.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Los ejemplares CICYTTP-M 275 (Balapuca) y 459 (Yesera Centro) se recuperaron de las formaciones Los Monos e Iquiri (Figura 2.5) asignadas al Eifeliano tardío/Givetiano a Frasniano (Di Pasquo et al. 2015b, Noetinger et al. 2018) y los restantes especímenes proceden de las formaciones Toregua y Kaka del Carbonífero Inferior en los Pozos Pando X1 y Manuripi X1 (Figura 2.4) (Di

Pasquo et al. 2019a). El rango conocido de numerosas especies de este género está comprendido esencialmente en el Devónico entre el Emsiano y el Famenniano (Wellman 2002). Los ejemplares obtenidos de las unidades del Carbonífero Inferior forman parte del conjunto de palinomorfos retrabajados de unidades estratigráficas del Devónico.

Rango estratigráfico y geográfico. *Ancyrospora incisa* es documentada en asociaciones del Givetiano y Frasniano de Europa oriental, URSS y China (Avchimovitch et al. 1993, Turnau y Racki 1999, Jurina y Raskatova 2011). Especie epónima de la Subzona *Ancyrospora incisa* - *Geminospora micromanifesta* (IM) del Givetiano tardío de URSS (Jurina y Raskatova 2011), la cual es correlacionada con la Zona *Contagisporites optivus* var. *optivus*–*Samarisporites triangulatus* Zone of Richardson y McGregor 1986 (Turnau y Racki 1999). Famenniano tardío de Brasil (Daemon 1974).

Figura 4.1

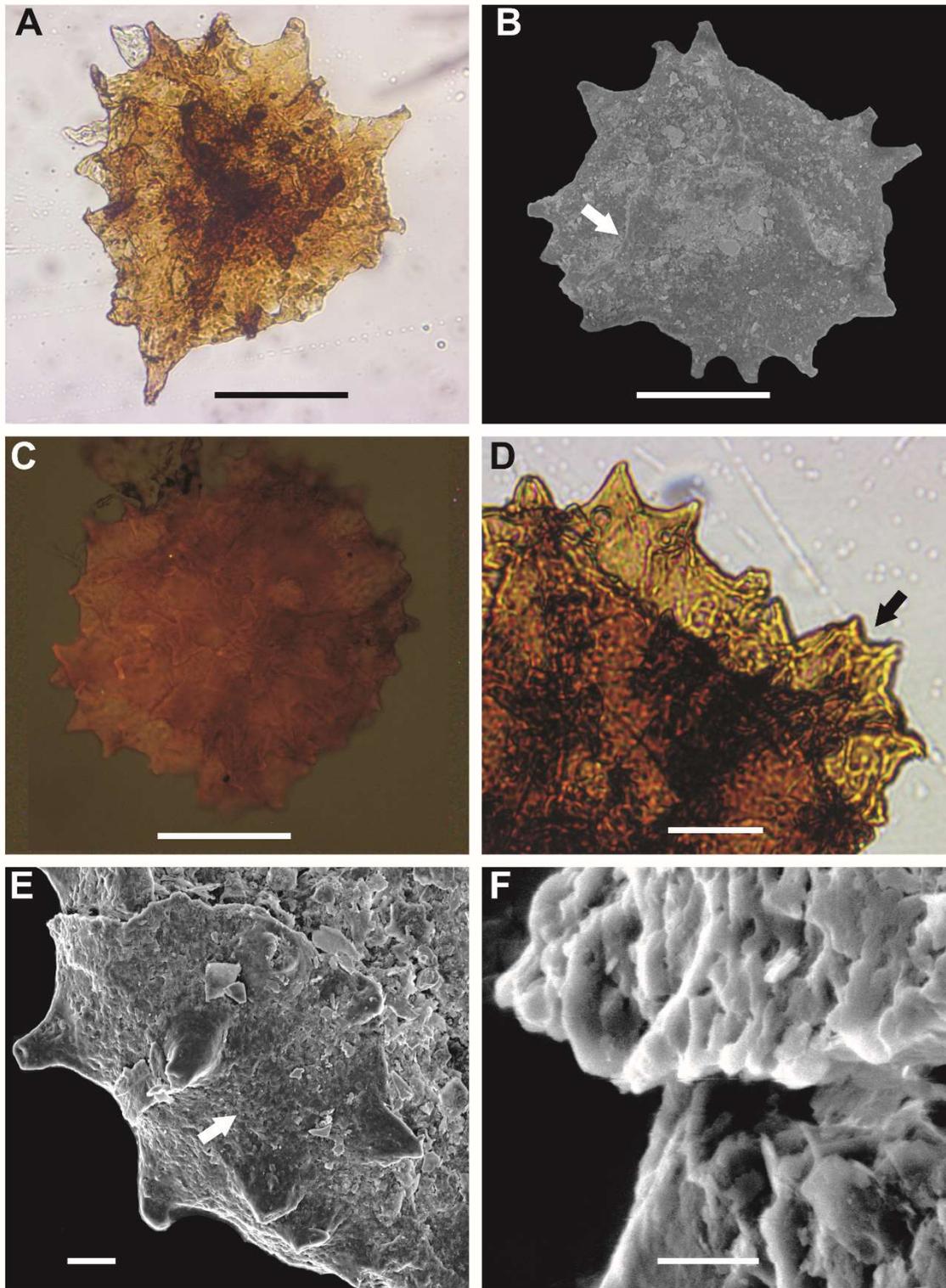


Figura 4.1 - *Ancyrospora incisa* (Naumova) Raskatova y Obukhovskaya 1993. **A, D:** Megaspóra observada con MO. **C:** Megaspóra observada con MO de fluorescencia. **B, E, F:** Megaspóra observada con MEB. **A-C.** Vista general de la megaspóra. **A:** Ejemplar CICYTTP-M480. Megaspóra comprimida polarmente de forma subesferoidal a subtriangular, en vista proximal. Escala: 50 μm . **B:** Ejemplar CICYTTP-M361. Megaspóra en vista proximal. La elevación de los labios de las lesuras (flecha) disminuye hacia el ecuador. Las áreas de contacto carecen de ornamentación. Escala: 50 μm . **C:** Ejemplar CICYTTP-M275. Megaspóra en vista distal donde se observa una ornamentación representada por procesos. Escala: 50 μm . **D, E.** Detalle de la ornamentación de las megasporas. **D:** Ejemplar CICYTTP-M275. Superficie ornamentada con procesos cuya base es ancha y puede fusionarse lateralmente formando una pseudozona (flecha). Escala: 20 μm . **E:** Ejemplar CICYTTP-M107. Detalle de la ornamentación, donde se observan los procesos con el extremo apical seccionado. Entre estos elementos esculturales principales se observan perforaciones (flecha) a modo de ornamentación de base. Escala: 20 μm . **F.** Ejemplar CICYTTP-M107. Exosporio de estructura esponjosa constituida por cordones, que se fusionan en una red tridimensional que delimitan espacios heterogéneos. Escala: 5 μm .

Anteturma SPORITES Potonié 1893

Turma TRILETES (Reinsch 1881) Potonié y Kremp 1954

Subturma PSEUDOSACCITRILETES Richardson 1965

Infraturma TUBERCULORNATI Smith y Butterworth 1967

Género **BIHARISPORITES** Potonie 1956*Especie tipo. Biharisporites spinosus* (Singh) Potonié 1956

Diagnosis. Megaspóra pseudosacada, con forma circular a subtriangular, lesura trilete con curvaturas definidas frecuentemente y lisas a poco ornamentadas mientras que el resto de la superficie presenta conos, espinas, verrugas, o procesos espinosos de tamaño y densidad variable.

Comparación. *Rhabdosporites* Richardson 1960 (Givetiano de Inglaterra) se considera una microspóra-megaspóra trilete pseudosacada, con forma circular a subtriangular, escultura distribuida fuera de las áreas de contacto en general con conos y granos y otros elementos tipo báculos y espinas de pequeño tamaño no mayor a 2 micrones y densidad variable (véase también Marshall 1996). *Corystisporites* Richardson 1965 se describe como microspóra azonada subcircular-subtriangular con áreas de contacto definidas en general no ornamentadas y trilete con labios prominentes (semejante a gula), y ornamentada por procesos espinosos de extremos agudos, o portadores de una espina. McGregor y Camfield (1982) propusieron dos variedades de la especie tipo, *C. multispinosus* var. *multispinosus* y *spinulosus* basado en la relación del diámetro general y largo/tamaño de las espinas. *Verrucisporites*

Chi y Hills 1976 difiere según su definición de *Biharisporites* Potonié (1956) en la presencia de labios elevados y la ausencia de conos y espinas. Si bien estos autores no hicieron referencia a la estructura interna, *Biharisporites* se diferencia de *Verrucisporites* por presentar una estructura pseudosacada.

Afinidad botánica. Progimnosperma, Archaeopteridales (Pettit 1965, Mortimer y Chaloner 1967, Balme 1995, Turnau 2014).

Biharisporites arcticus Chi y Hills 1976

Fig. 4.2 A-F

1976 *Biharisporites arcticus* Chi y Hills 1976, p. 706, pl. 3: 9-14, pl. 4: 1-4.

Material. Ejemplar CICYTTP-M156. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, con cuerpo esferoidal y comprimida polarmente (Figura 4.2A-B). Presenta áreas de contacto limitadas por la lesura y una curvatura perfecta bien definida (Figura 4.2B). Su diámetro ecuatorial es de 350 μm . Las áreas de contacto carecen de ornamentación (Figura 4.2B), mientras que la superficie distal y la proximal cercana al ecuador y a la curvatura presentan espinas de extremo aguzado (Figura 4.2C), de 12-24 μm de longitud, y una base ancha, de 4-7 μm de diámetro. Al microscopio óptico estas espinas se observan huecas y delimitadas por una pared o exosporio externo (Figura 4.2D) de 0.9-1.7 μm de espesor. Como ornamentación de base se observan gránulos de 1.2-3 μm de diámetro, distribuidos en toda la superficie de las megaspóra, es decir, entre las espinas y en las áreas de contacto y lesuras (Figura 4.2E-F).

Observaciones. Los ejemplares estudiados son muy similares a los descritos originalmente por Chi y Hills (1976), aunque éstos tienen un diámetro ecuatorial y una longitud de espinas mayor al de los ejemplares estudiados. Esta especie además presenta estrechas similitudes en la estructura y ornamentación con la microspora *Corystisporites multispinosus* Richardson 1965, la cual se diferencia casi exclusivamente por su menor tamaño 70-144 μm y mayor largo relativo de las espinas (6-18 μm).

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Se interpreta que el presente ejemplar forma parte del conjunto de palinomorfos retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior del Pozo Manuripi.

Rango estratigráfico y geográfico. Devónico Medio/Superior (Givetiano-Frasniano) de Canadá (Chi y Hills 1976).

Biharisporites lugardonii Steemans, Breuer, Petus, Prestianni Ville de Goyet
y Gerrienne 2011

Fig. 4.3 A-F

1976 *Biharisporites lugardonii* sp. nov.; Steemans et al. 2011: 4, pl. 2: 1-3.

Material. Ejemplar CICYTTP-M109, 145, 193. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, con cuerpo esferoidal y comprimida polarmente (Figura 4.3A-B). Presenta áreas de contacto limitadas por la lesura y una curvatura perfecta bien definida (Figura 4.3B). Su diámetro ecuatorial es de 410 μm . Las áreas de contacto y la lesura presentan gránulos (Figura 4.3C) de 1.2-2.6 μm de diámetro. La superficie proximal cercana al ecuador y distal

presentan verrugas de base ancha y contorno esferoidal, densamente distribuidas, de 2-6 μm de ancho y 1.5-5 μm de alto (Figura 4.3D-F).

Observaciones. El ejemplar estudiado es muy similar al descrito por Steemans et al. (2011). Pero, además, también resulta muy parecido a *Biharisporites submammillarius* McGregor 1960. Tanto *B. lugardonii* como *B. submammillarius* presentan el mismo tipo de ornamentación. Ambas morfoespecies se diferencian en que en *B. submammillarius* la lesura supera la curvatura, mientras que en *B. lugardonii* esto no ocurre. Por esta razón, decidimos asignar el ejemplar en estudio a *B. lugardonii*.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Se interpreta que el presente ejemplar forma parte del conjunto de palinomorfos retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior del Pozo Manuripi.

Rango estratigráfico y geográfico. Devónico Medio (Givetiano) de Libia (Steemans et al. 2011).

Figura 4.2

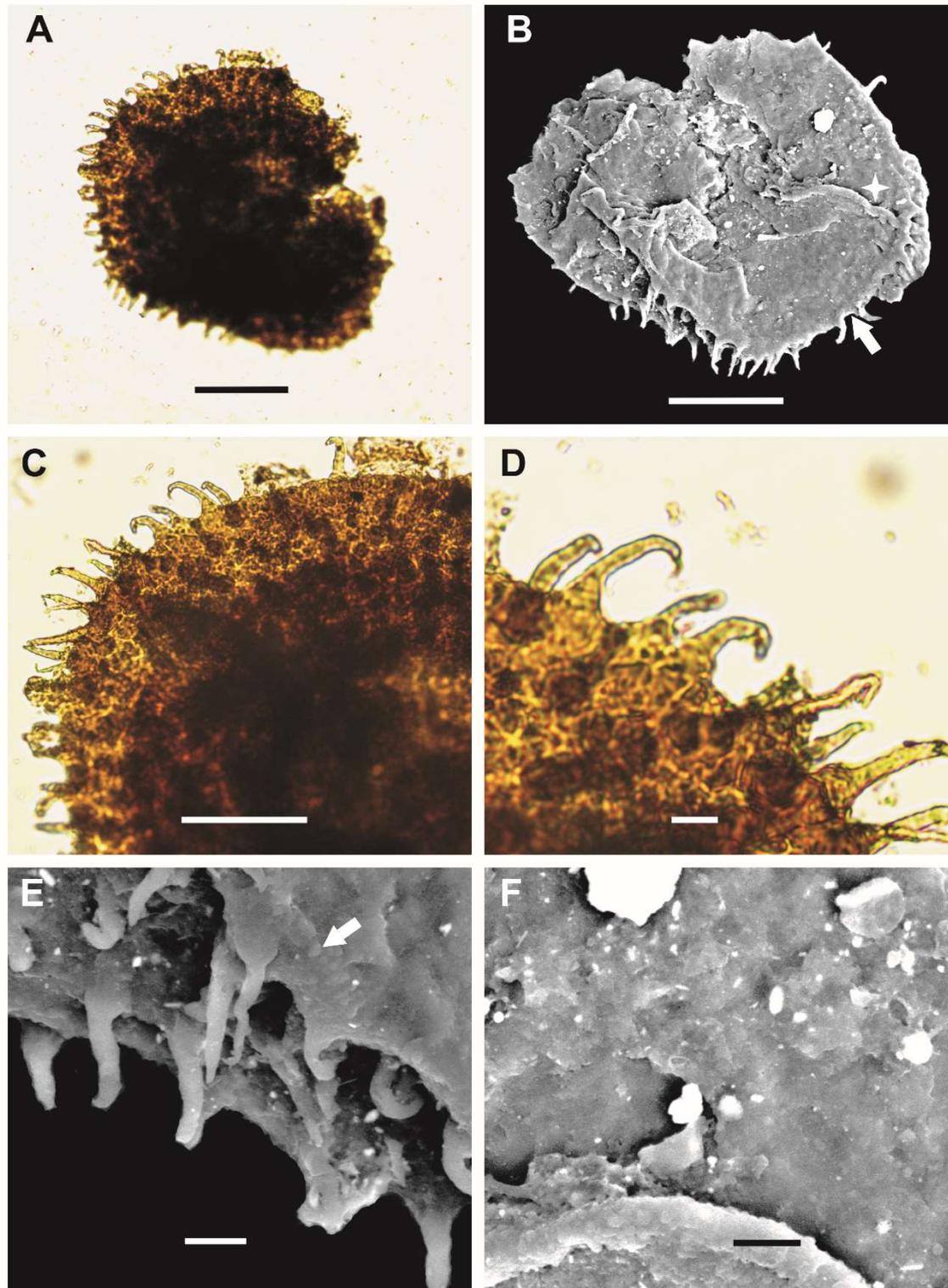


Figura 4.2 - *Biharisporites arcticus* Chi y Hills 1976. Ejemplar CICYTTP-M156. **A, C, D:** Megaspóra observada con MO. **B, E, F:** Megaspóra observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspóra. **A:** Megaspóra con cuerpo esferoidal, comprimida polarmente. Escala: 100 μm . **B:** Se observan las áreas de contacto, las cuales carecen de ornamentación, limitadas por la lesura (flecha) y una curvatura perfecta bien definida (estrella). Escala: 100 μm . **C-F.** Detalle de la superficie de la megaspóra. **C:** Superficie proximal cercana al ecuador y distal con espinas de extremo aguzado. Escala: 50 μm . **D:** Las espinas se observan huecas y delimitadas por el exosporio externo. Escala: 10 μm . **E:** Espinas cercanas a la curvatura y entre estas se observa la ornamentación de base, gránulos (flecha). Escala: 10 μm . **F:** Ornamentación de base representada por gránulos también presentes en las áreas de contacto y en las lesuras. Escala: 10 μm .

Figura 4.3

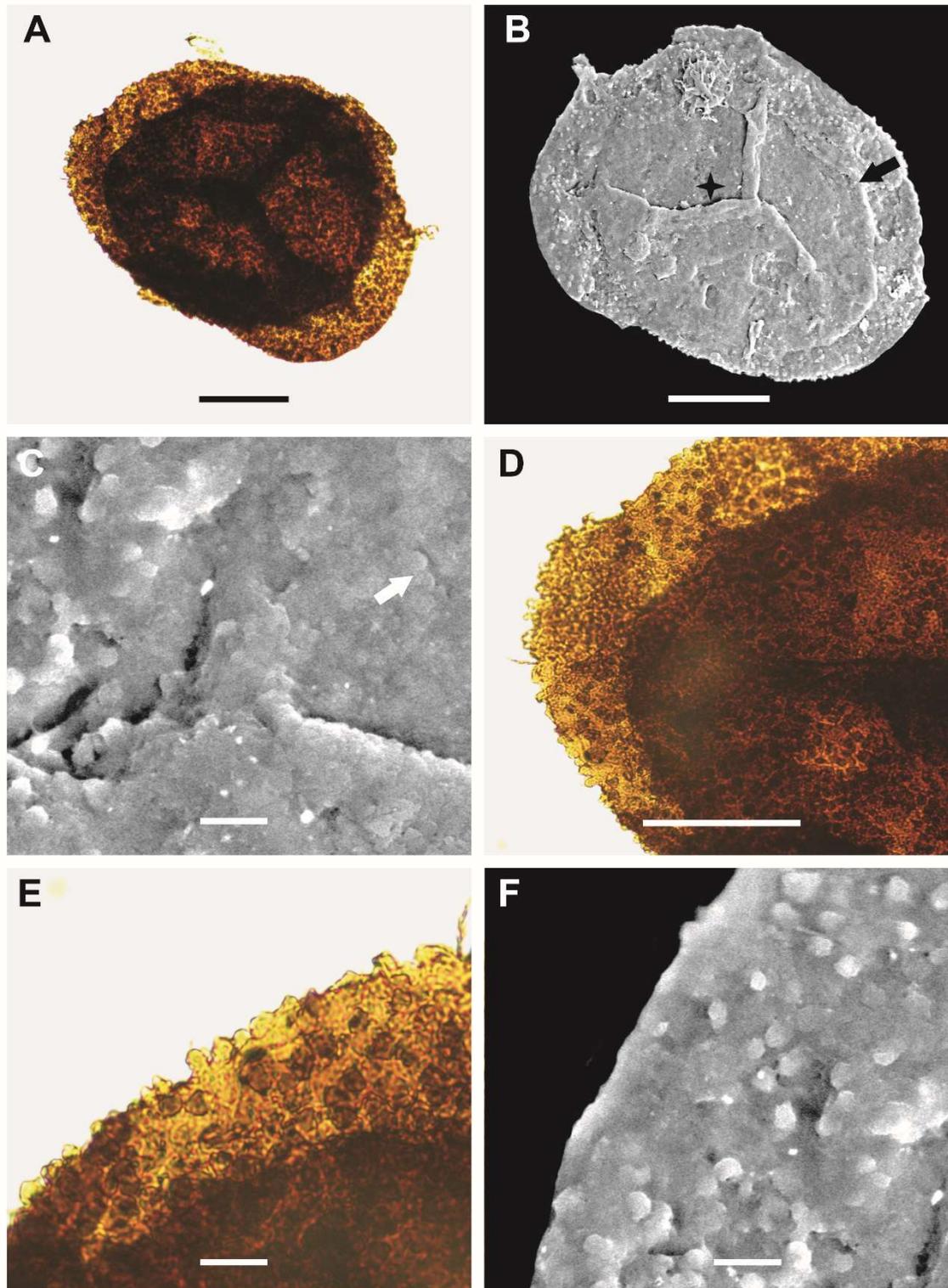


Figura 4.3 - *Biharisporites lugardonii* Steemans, Breuer, Petus, Prestianni Ville de Goyet y Gerrienne 2011. Ejemplar CICYTTP-M145. **A, D, E:** Megaspóra observada con MO. **B, C, F:** Megaspóra observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspóra. **A:** Megaspóra con cuerpo esferoidal, comprimida polarmente. Escala: 100 μm . **B:** Se observan las áreas de contacto limitadas por la lesura (flecha) y una curvatura perfecta bien definida (estrella). Escala: 100 μm . **C-F.** Detalle de la superficie de la megaspóra. **C:** Áreas de contacto y lesuras con gránulos (flecha). Escala: 10 μm . **D:** Superficie proximal cercana al ecuador y distal con verrugas. Escala: 50 μm . **E:** Verrugas de base ancha, densamente distribuidas. Escala: 10 μm . **F:** Vista superficial de las verrugas, donde se observa que son de contorno esferoidal. Escala: 10 μm .

Anteturma SPORITES Potonié 1893

Turma TRILETES (Reinsch) Potonié y Kremp 1954

Suprasubturma CAMERATRILETES Neves y Owens 1966

Subturma SOLUTRILETES Neves y Owens 1966

Infraturma DECORATI Neves y Owens 1966

Género **CONTAGISPORITES** Owens 1971

Especie tipo. Contagisporites optivus (Chibrikova) Owens 1971

Diagnosis. Espora trilete, pseudosacada, subcircular a subtriangular, lesura con labios elevados conectados por curvaturas bien definidas. Ornamentación fuera de las áreas de contacto compuesta por gránulos y espinas pequeños.

Afinidad botánica. Progimnosperma, Archaeopteridales (Pettit 1965, Mortimer y Chaloner 1967, Balme 1995, Marshall 1996, Turnau 2014).

Contagisporites optivus (Chibrikova) Owens 1971

Fig. 4.4 A-D

1959 *Archaeozonotriletes optivus* Chibrikova, p. 60, pl. 7: 9.

1960 *Retusotriletes* sp.; Taugourdeau-Lantz, p. 145, pl. 1: 5.

1964 *Biharisporites spitsbergensis* Vigran, p. 12, pl. 2: 1-4.

1966 *Archaeozonotriletes optivus* Chibrikova; Mc Gregor y Owens, pl. 17: 6.

1967 *Rhabdosporites cuvillieri* Taugourdeau-Lantz, p. 54, pl. 3: 1-6.

1971 *Contagisporites optivus* (Chibrikova) Owens; p. 52, pl. 16: 1-3.

1972 *Biharisporites spitsbergensis* Vigran; Mortimer y Chaloner, p. 38, pl. 7: 1.

1976 *Contagisporites optivus* (Chibrikova) Owens; Chi y Hills, p. 762, pl. 16:3-4.

Material. Ejemplares CICYTTP-M48 y CICYTTP-M81 (conjunto de tétrades).

Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, pseudosacada, comprimida polarmente (Figura 4.4C). De forma subcircular a subtriangular, con cuerpo interno central circular (Figura 4.4C). La marca trilete se extiende más allá del margen del cuerpo central pero no llega al límite del ecuador (Figura 4.4C). Toda la superficie de la megaspóra se encuentra densamente ornamentada con equínulas de 2-6 μm de alto y 1.5-5 μm de ancho, las cuales en algunos casos pueden fusionarse lateralmente (Figura 4.4D).

Observaciones. Los ejemplares estudiados son similares a los descritos por Owens 1971, incluso coinciden con el rango de medidas tomadas por este autor, mientras que para otros (e.g. Steemans et al. 2011) *Contagisporites optivus* puede alcanzar tamaños superiores.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. El material estudiado forma parte del conjunto de palinomorfos retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior del Pozo Manuripi.

Rango estratigráfico y geográfico. Especie cosmopolita del Givetiano tardío – Frasniano de Euramérica (Allen 1965, Chi y Hills 1976, Whiteley 1980, Turnau y Racki 1999, Breuer y Steemans 2013), Libia (Steemans et al. 2011, Breuer y Steemans 2013), Australia (Grey 1991), Argentina (Antonelli y Ottone 2006, Noetinger 2015), Bolivia (Di Pasquo et al. 2015b), Brasil (Grahn et al. 2013).

Figura 4.4

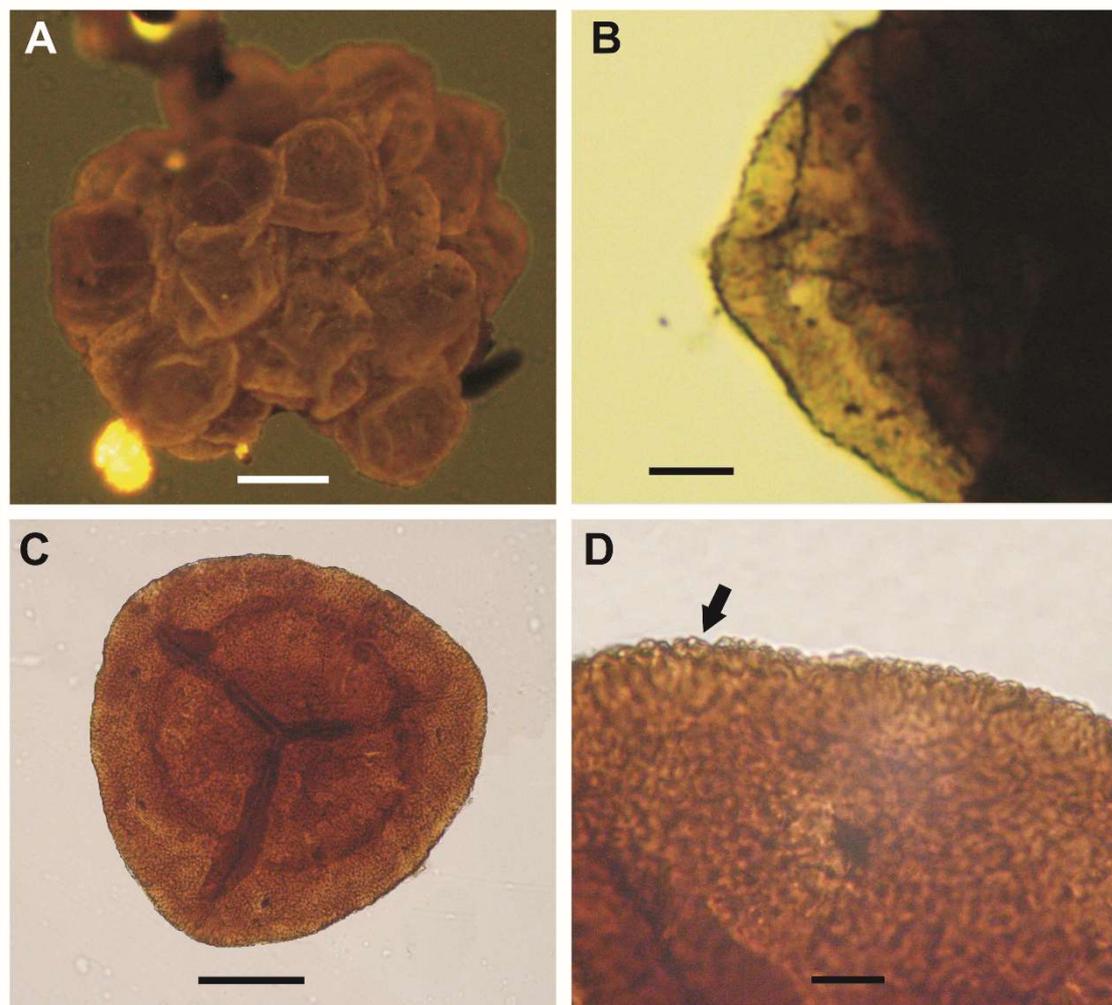


Figura 4.4 - *Contagisporites optivus* (Chibrikova) Owens 1971. A:

Megaspora observada con MO de fluorescencia. **B, C, D:** Megaspora observada con MO. **A, B.** Ejemplar CICYTTP-M81. Conjunto de tétrades de megasporas. **A:** Vista general de las tétrades. Escala: 50 μm . **B:** Detalle de la superficie de una de las megasporas ornamentada con equínulas. Escala: 10 μm . **C, D.** Ejemplar CICYTTP-M48. Megaspora cavada (pseudosacada) comprimida polarmente. **C:** Megaspora de forma subcircular a subtriangular, con cuerpo interno central circular y marca trilete que se extiende más allá del margen del cuerpo central pero no llega al límite del ecuador. Escala: 100 μm . **D:** Superficie de la megaspora densamente ornamentada con equínulas, las cuales en algunos casos pueden fusionarse lateralmente (flecha). Escala: 20 μm .

Anteturma SPORITES Potonié 1893

Turma TRILETES (Reinsch 1881) Potonié y Kremp 1954

Suprasubturma PSEUDOSACCITRILETES Richardson 1965

Infraturma MONOPSEUDOSACCITI Smith y Butterworth 1957

Infraturma DECORATI Neves y Owens 1966

Género **GRANDISPORA** Hoffmeister, Staplin y Malloy emend. McGregor 1973

Especie tipo. Grandispora spinosa Hoffmeister, Staplin y Malloy 1955

Diagnosis. Espora trilete, pseudosacada, contorno ecuatorial y del cuerpo central sub-clrcular a subtriangular. Ornamentada principalmente en la superficie distal hasta la zona próximo-ecuatorial, compuesta por elementos cónicos, espinosos, biformes y verrucosos.

Afinidad botánica. Filicopsida - Zygopteridales: *Rhacophyton ceratangium* (?*Grandispora* sp., Andrews y Phillips 1968, Devonico Medio, EEUU, Balme 1995).

Registros previos en Argentina y Bolivia. Noetinger (2011) presentó una comparación de las características morfológicas de las especies *G. pseudoreticulata*, *G. mammillata*, *G. brevizonata*, *G. douglastownense*, *G. protea*, *G. daemonii*, *G. gabesensis*, *G. inculta*, *G. permulta* documentadas en el Devónico Medio-Tardío del NO Argentino (Noetinger 2010, Noetinger y Di Pasquo 2011, Noetinger et al. 2018), y en Bolivia (Di Pasquo 2007a, Di Pasquo

et al. 2009a, 2015b); y región del centro-oeste Argentina (Di Pasquo et al. 2009).

cf. *Grandispora naumovae* (Kedo) McGregor 1973

Fig. 4.5 A-D

Material. Ejemplar CICYTTP-M328. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, pseudosacada, comprimida polarmente (Figura 4.5A-B). De forma subesferoidal (Figura 4.5A-B). Su diámetro ecuatorial es de 170 μm . En vista polar el pseudosaco tiene 12-20 μm de ancho. Dado que la única megaspóra hallada se encuentra en vista distal (Figura 4.5B), las lesuras no se observan. Presenta una ornamentación representada por espinas densamente distribuidas (Figura 4.5C-D), de 15-20 μm de alto, 4-7 μm de ancho en su base y 0.8-1.2 μm en su ápice.

Observaciones. Los ejemplares estudiados son similares a los descritos originalmente por McGregor (1973). Por otro lado, son comparables con *Grandispora senticosa* (Ishchenko) Byvscheva 1985, dado que ambas presentan espinas y de igual tamaño, aunque en esta última los elementos esculturales se encuentran distribuidas de manera más dispersas.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Givetiano-Frasniano temprano, Formación Los Monos, Mataral, Bolivia.

Rango estratigráfico y geográfico. Emsiano-Eifeliano de Canadá (McGregor 1973, 1979), Givetiano-Frasniano de Australia (Balme 1988), Polonia (Turnau y

Racki 1999), Inglaterra (Richardson 1965); Túnez, Libia, Arabia (Loboziak y Streeel 1989, Breuer y Steemans 2013).

Grandispora permulta (Daemon) Loboziak, Streeel y Melo 1999

Fig. 4.6 A-D

1967 *Calyptosporites* sp. A Daemon et al., p. 114, pl. 3: 31-34.

1967 *Calyptosporites* sp. B Daemon et al., p. 114, pl. 3: 35-36.

1974 *Contagisporites permultus* Daemon, p. 574, pl. 3: 4-5

1989 *Grandispora riegelii* Loboziak y Streeel, p. 190, pl. 5: 1-5, pl. 9: 10-13.

1999 *Grandispora permulta* (Daemon); Loboziak, Streeel y Melo, p. 97, pl. 1: 1-6.

Material. Ejemplares CICYTTP-M367, 452, 453, 460.

Descripción. Megaspóra trilete, pseudosacada, comprimida polar y lateralmente (Figura 4.6A-B). De forma subesferoidal a subtriangular en vista polar y hemisférica en la cara distal y convexa en la cara proximal en vista ecuatorial (Figura 4.6A-B). Su diámetro ecuatorial es de 100-120 μm y su diámetro polar es de 100 μm . En vista polar el pseudosaco tiene 4-22 μm de ancho. Las lesuras, de 44-76 μm de longitud, se prolongan visiblemente hasta el ecuador (Figura 4.6C). La ornamentación en toda la superficie, incluyendo el pseudosaco, está representada por equínulas y espinas densamente distribuidas, de 1-2 μm de alto y 0.8-1.6 μm de ancho (Figura 4.6C-D).

Observaciones. Los ejemplares estudiados son muy similares a los descritos originalmente por Loboziak et al. (1999). Son comparables con *Grandispora inculta* Allen 1965, aunque esta presenta conos en lugar de equínulas y espinas.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Givetiano-Fameniano temprano formaciones Los Monos e Formación Iquiri en Yesera y Macharetí. El material estudiado del Pozo Manuripi forma parte del conjunto de palinomorfos retrabajados del Devónico incorporados en la Formación Kaka del Carbonífero Inferior.

Rango estratigráfico y geográfico. Devónico Medio-Tardío de Ghana (Bar y Riegel 1974), Arabia Saudita (Loboziak y Streeel 1995b, Breuer y Steemans 2013), Túnez y Libia (Paris et al. 1985, Streeel et al. 1988, Loboziak y Streeel 1989, Loboziak et al. 1992), Sahara argelino y Libia occidental (Lanzoni y Magloire 1969, Coquel y Moreau-Benoit 1989, Abdesselam-Rouighi y Coquel 1997), Brasil (Daemon et al. 1967, Daemon y Contreiras 1971, Daemon 1974, Burjack et al. 1987, Loboziak et al. 1988), Bolivia (Di Pasquo 2007a, Noetinger y Di Pasquo 2011, Noetinger et al. 2018).

Grandispora pseudoreticulata (Menéndez y Pöthe de Baldis) Ottone 1996

Fig. 4.7 A-F

1967 *Hymenozonotriletes pseudoreticulatus* Menéndez y Pöthe de Baldis, p. 168-169, pl. 1: C-E.

1987 *Hymenozonotriletes pseudoreticulatus* Menéndez y Pöthe de Baldis 1967; Azcuy y Ottone 1987: pl. 2: 1.

1996 *Grandispora pseudoreticulata* (Menéndez y Pöthe de Baldis); Ottone, p. 117, pl. 3: 3.

Material. Ejemplares CICYTTP-M231, 256, 258, 259, 261, 263, 294, 296, 297, 298, 300, 322 325, 331, 335, 336, 337, 341, 342, 344, 345, 346, 347, 348, 349,

351, 355, 356, 362, 458, 461, 462, 466, 467, 469, 470, 481, 486, 492, 501, 506, 513, 514. Tabla 1.

Descripción. Megaspora trilete, pseudosacada, comprimida polarmente (Figura 4.7A-C). De forma subesferoidal a subtriangular (Figura 4.7A-C). Su diámetro ecuatorial es de 100-150 μm . En vista polar el pseudosaco tiene 8-29 μm de ancho. Las lesuras, de 38-77 μm de longitud, se prolongan visiblemente hasta el ecuador (Figura 4.7A). Cara proximal y distal ornamentada con verrugas como elementos esculturales aislados, de 1.5-4 μm de alto y 2.5-3 μm de ancho, o fusionadas formando rúgulas o lomos cortos y sinuosos, de 2-4.5 μm de alto, 1.7-3.2 μm de ancho y 5-13 μm de longitud (Figura 4.7D-E). La ornamentación del pseudosaco está representada por espinas de 2-5 μm de alto y 2-3 μm de ancho (Figura 4.7F).

Observaciones. Los ejemplares estudiados son muy similares a los descritos originalmente por Ottone (1996). Presentan similitud con *Grandispora microfoveolatus* en cuanto a la ornamentación, la cual también se fusiona formando rúgulas, sin embargo, estas rúgulas pueden estar presentes en toda la superficie de la megaspora mientras que en *Grandispora pseudoreticulata* el pseudosaco carece de estas rúgulas y presenta espinas.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Emsiano Formación Pescado en Argentina y Eifeliano-Givetiano-Fameniano temprano formaciones Los Monos e Formación Iquiri. El material estudiado del Pozo Manuripi forma parte del conjunto de palinomorfos retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior.

Rango estratigráfico y geográfico. Eifeliano-Frasniano de Argentina, Bolivia, Paraguay y Brasil (Menéndez y Pöthe de Baldis 1967, Ottone 1996, Di Pasquo et al. 2009), Carbonífero Inferior de Bolivia (Ascuy y Ottone 1987).

Grandispora senticosa (Ishchenko) Byvscheva 1985

Fig. 4.8 A-D

1956 *Acanthozonotriletes senticosus* Ishchenko, p. 87, pl. 16, fig. 200.

1957 *Spinozonotriletes uncatatus* Hacquebard, p. 316, pl. 3, figs. 8-10.

1963 *Hymenozonotriletes macrosetosus* Kedo, p. 68, fig. 150.

1971 *Grandispora uncata* (Hacquebard) Playford, p. 49.

1985 *Grandispora senticosa* (Ishchenko) Byvscheva, p. 145, pl. 29, fig. 8.

Material. Ejemplares CICYTTP-M388 y 414. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, pseudosacada, comprimida polarmente (Figura 4.8A-B). De forma subesferoidal (Figura 4.8A-B). Su diámetro ecuatorial es de 150-160 μm . En vista polar el pseudosaco tiene 12-29 μm de ancho. Las lesuras, de 46-93 μm de longitud, se prolongan visiblemente hasta el ecuador (Figura 4.8A). La cara proximal y la cara distal presentan una ornamentación representada por espinas distribuidas de manera dispersa, de 17-24 μm de alto y 3.5-6 μm de ancho (Figura 4.8C). En sección, estas espinas se observan macizas (Figura 4.8C) y su diámetro es de 4-6 μm . Además, se observa entre la ornamentación principal, espinas cuyas dimensiones son inferiores, de 1.5-2.5 μm de alto y 0.5-1.5 μm de ancho, a modo de ornamentación de base (Figura 4.8D).

Observaciones. Los ejemplares estudiados son muy similares a los descriptos

originalmente (Byvscheva 1985) tanto en los tamaños de las espinas, como en su distribución. Además, son comparables con *Grandispora cornuta* Higgs 1975, aunque en esta los elementos esculturales son de menor tamaño. También es comparable con *Grandispora cassidea* (Owens) Chi y Hills 1976, sin embargo, en esta morfoespecie las espinas tienen una base mucho más ancha que en las megasporas aquí estudiadas.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Pozo Pando X1, Formación Toregua, Tournaisiano medio-tardío de Bolivia.

Rango estratigráfico y geográfico. Devónico Tardío (Fameniano) de Europa (Higgs et al. 2000) y USA (Di Pasquo et al. 2017b). Devónico-Carbonífero de Bélgica (Loboziak et al. 1994). Devónico Superior-Carbonífero Inferior de Ghana (Atta-Peters y Anan-Yorke 2003). Carbonífero Inferior de Australia (Playford 1971). Carbonífero Inferior (Tournaisiano-Viseano) de Russia (Byvscheva 1985).

cf. *Grandispora velata* (Richardson) McGregor 1973

Fig. 4.9 A-B

Material. Ejemplares CICYTTP-M51, 74, 161, 180.

Descripción. Megaspora trilete, pseudosacada, comprimida polarmente (Figura 4.9A). De forma subesferoidal a subtriangular (Figura 4.9A). Su diámetro ecuatorial es de 120-320 μm . En vista polar el pseudosaco tiene 23-92 μm de ancho. Las lesuras, de 50-105 μm de longitud, se prolongan visiblemente hasta el ecuador (Figura 4.9A). La ornamentación en toda la superficie, incluyendo el

pseudosaco, está representada por elementos esculturales de 5-8 μm de longitud y de base ancha, 2-3.5 μm , que se adelgazan hacia el ápice y terminan en un extremo de tipo romo (Figura 4.9B). Observados en planta tienen un diámetro de 2.5-4 μm . Al microscopio óptico, se observan transversalmente tabicados a la altura de la base y cerca del ápice (Figura 4.9B). Esta ornamentación se encuentra distribuida de manera dispersa.

Observaciones. Los ejemplares estudiados son muy similares a *Grandispora velata* debido a la presencia de espinas alargadas, así como también por la presencia de un pseudosaco desarrollado. Sin embargo, también son comparables con *Grandispora microseta* dado que ambas presentan una ornamentación similar en forma y tamaño, aunque *G. microseta* carece de un pseudosaco tan desarrollado como el de *G. velata*.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Forma parte del conjunto de palinomorfos retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior en Pozo Manuripi X1, Bolivia.

Rango estratigráfico y geográfico. Devónico Medio de Canadá (McGregor 1973, 1979, Chi y Hills 1976), Escocia (Marshall y Fletcher 2002). Devónico Medio-Superior de Túnez y Libia (Loboziak y Streeel 1989). Devónico Superior-Carbonífero Inferior de Brasil (Streeel et al. 2012) y de Bolivia y Argentina (Noetinger et al. 2018).

Figura 4.5

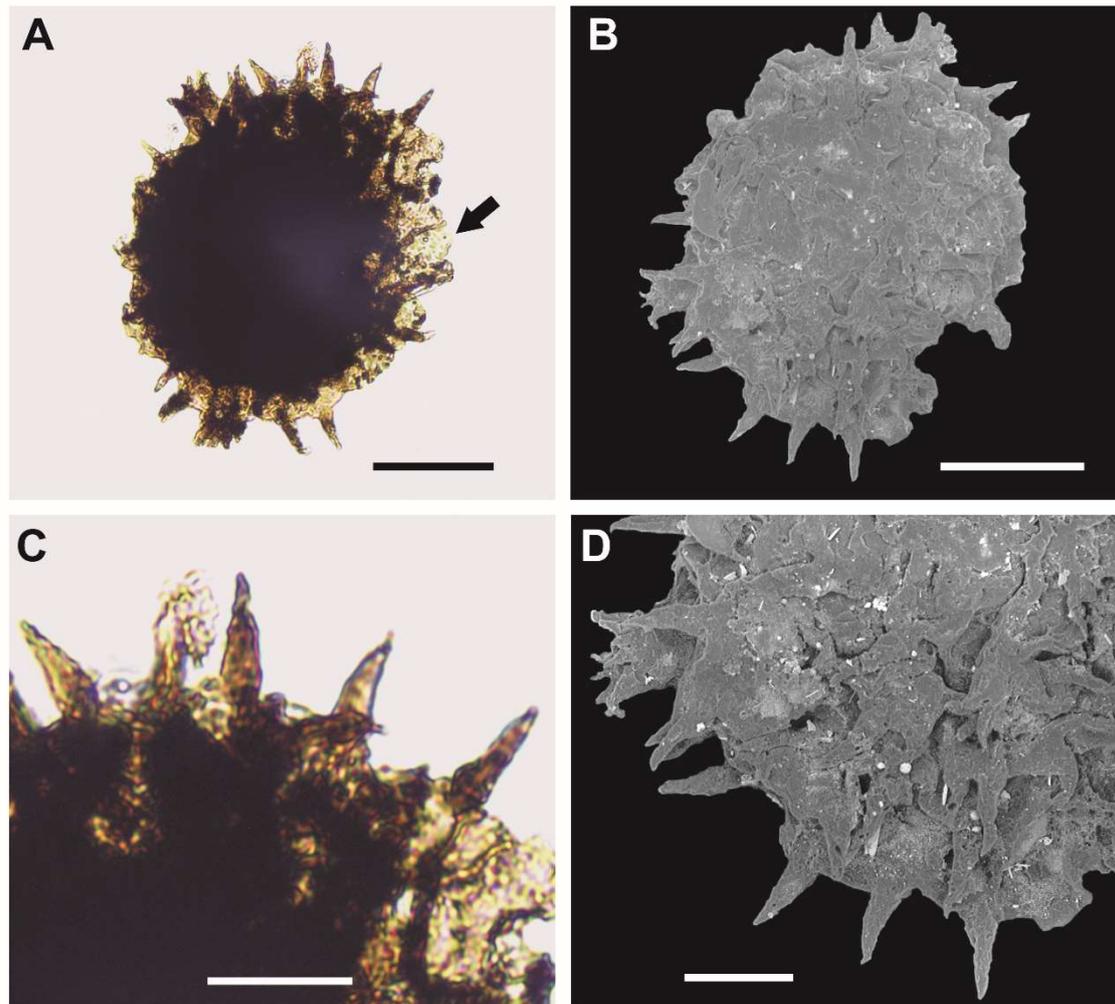


Figura 4.5 - cf. *Grandispora naumovae* (Kedo) McGregor 1973. Ejemplar CICYTTP-M328. **A, C:** Megaspora observada con MO. **B, D:** Megaspora observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspora. **A:** Megaspora cavada (pseudosacada) de forma subesferoidal, donde se observa el pseudosaco (flecha). Escala: 50 μm . **B:** Megaspora observada en vista distal comprimida polarmente. Escala: 50 μm . **C, D.** Detalle de la ornamentación de la superficie de la megaspora. **C:** Ornamentación representada por espinas. Escala: 20 μm . **D:** Espinas densamente distribuidas en todo el cuerpo de la megaspora. Escala: 20 μm .

Figura 4.6

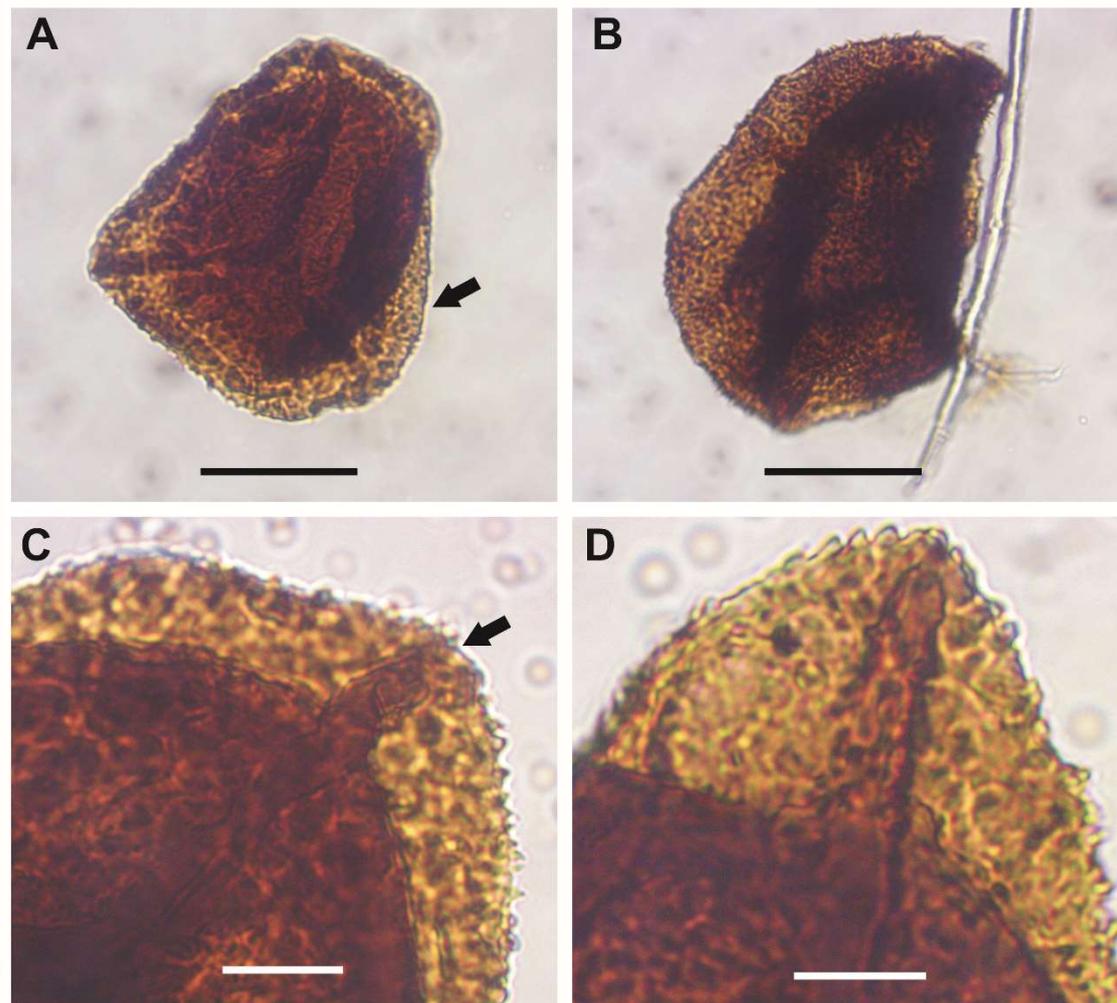


Figura 4.6 - *Grandispora permulta* (Daemon) Loboziak, Streeel y Melo 1999.

A, B, C, D: Megaspóra observada con MO. **A, B.** Vista general de la megaspóra **A:** Ejemplar CICYTTP-M452. Megaspóra cavada comprimida polarmente, de forma subesferoidal a subtriangular, donde se observa el pseudosaco (flecha). Escala: 50 μm . **B:** Ejemplar CICYTTP-M453. Megaspóra comprimida ecuatorialmente, de forma hemisférica en la cara distal y convexa en la cara proximal orientada hacia la derecha. Escala: 50 μm . **C, D.** Ejemplar CICYTTP-M460. **C:** Lesura prolongada visiblemente hasta el ecuador (flecha) y una ornamentación representada por equínulas y espinas distribuida en toda la superficie, incluyendo el pseudosaco. Escala: 10 μm . **D:** Detalle de las equínulas y espinas. Escala: 10 μm .

Figura 4.7

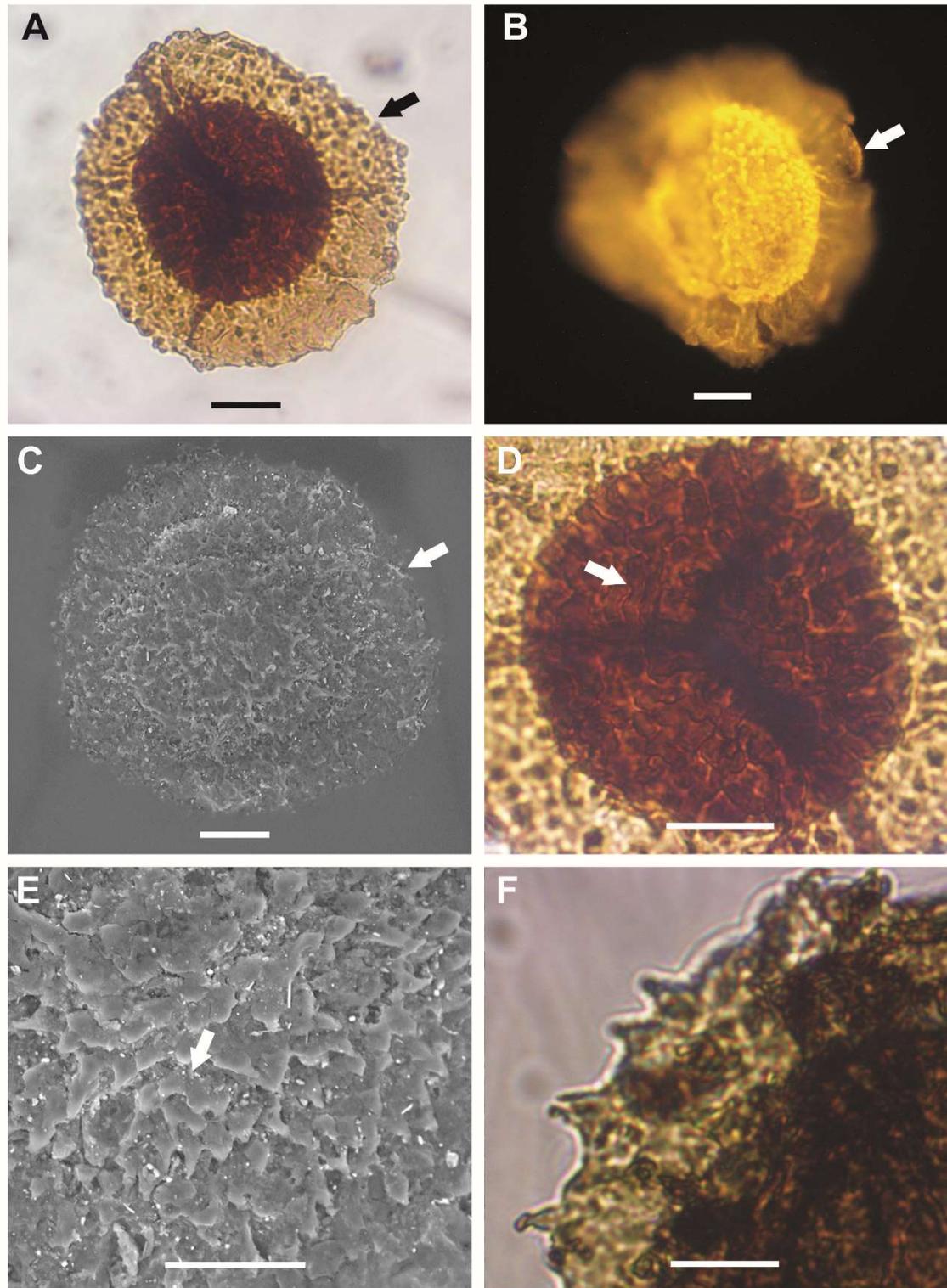


Figura 4.7 - *Grandispora pseudoreticulata* (Menéndez y Pöthe de Baldis)

Ottone 1996. **A, D, E:** Megaspóra observada con MO. **B:** Megaspóra observada con MO de fluorescencia. **C, F:** Megaspóra observada con MEB. **A-C.** Vista general de la megaspóra. **A:** Ejemplar CICYTTP-M458. Megaspóra cavada comprimida polarmente, en vista proximal, de forma subesferoidal a subtriangular, donde se observa el pseudosaco (flecha) y las lesuras se prolongan hasta el ecuador. Escala: 20 µm. **B:** Ejemplar CICYTTP-M529. Megaspóra en vista distal, donde se observa el pseudosaco (flecha). Escala: 20 µm. **C:** Ejemplar CICYTTP-M348. Megaspóra en vista distal, donde se observa el pseudosaco (flecha). Escala: 20 µm. **D-F.** Detalle de la ornamentación de la superficie de la megaspóra. **D:** Ejemplar CICYTTP-M458. Cara proximal ornamentada con verrugas como elementos esculturales aislados o fusionadas formando rúgulas o lomos cortos y sinuosos (flecha). Escala: 20 µm. **E:** Ejemplar CICYTTP-M351. Cara distal ornamentada con verrugas aisladas o fusionadas formando rúgulas o lomos (flecha). Escala: 10 µm. **F:** Ejemplar CICYTTP-M347. Ornamentación del pseudosaco está representada por espinas. Escala: 10 µm.

Figura 4.8

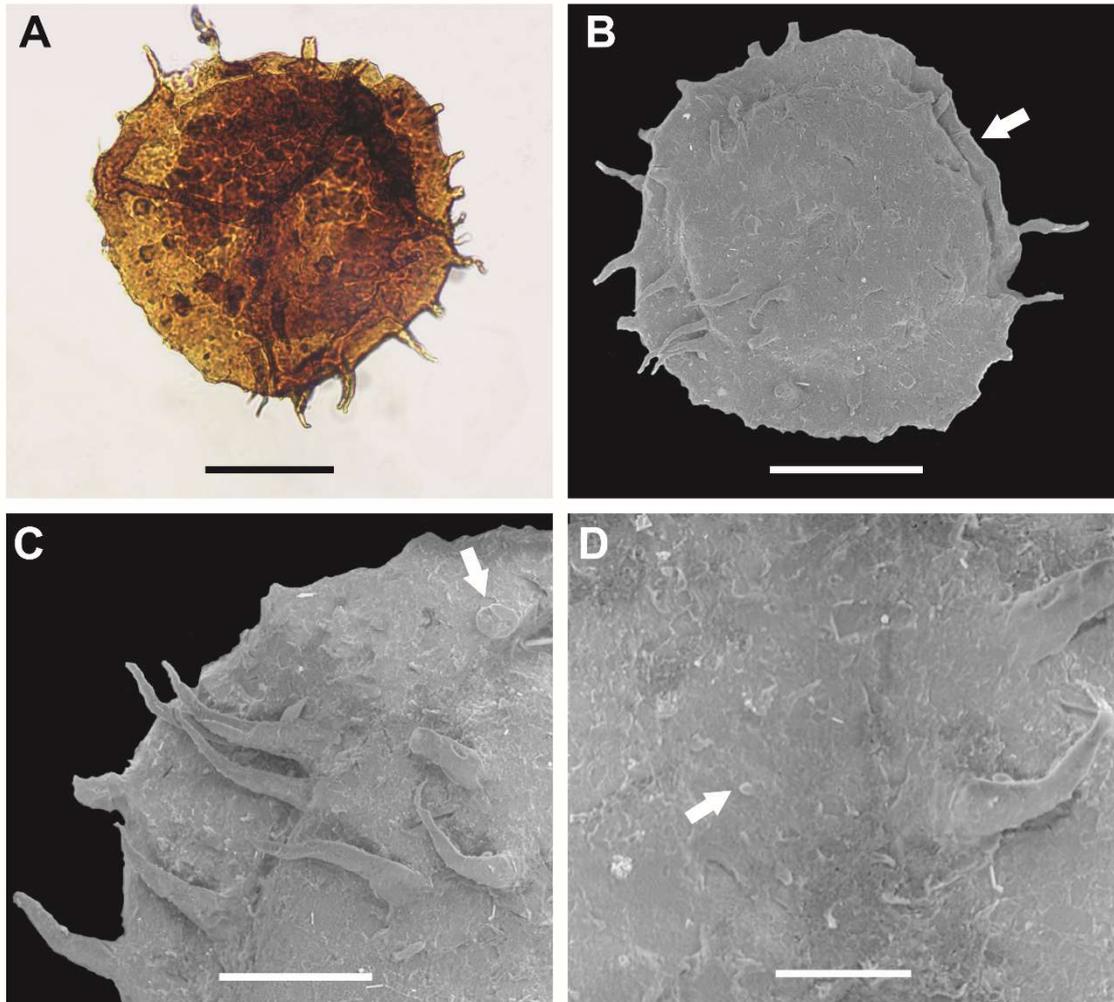


Figura 4.8 - *Grandispora senticosa* (Ishchenko) Byvscheva 1985. Ejemplar CICYTTP-M414. **A:** Megaspore observada con MO. **B, C, D:** Megaspore observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspore. **A:** Megaspore cavada (pseudosacada) comprimida polarmente, en vista proximal, de forma subesferoidal, con las lesuras prolongadas hasta el ecuador. Escala: 50 μm . **B:** Megaspore en vista distal, donde se observa el pseudosaco (flecha). Escala: 50 μm . **C, D.** Detalle de la ornamentación de la superficie de la megaspore. **C:** Ornamentación representada por espinas distribuidas de manera dispersa. En sección, estas espinas se observan macizas (flecha). Escala: 20 μm . **D:** La ornamentación de base está representada por pequeñas espinas (flecha). Escala: 10 μm .

Figura 4.9

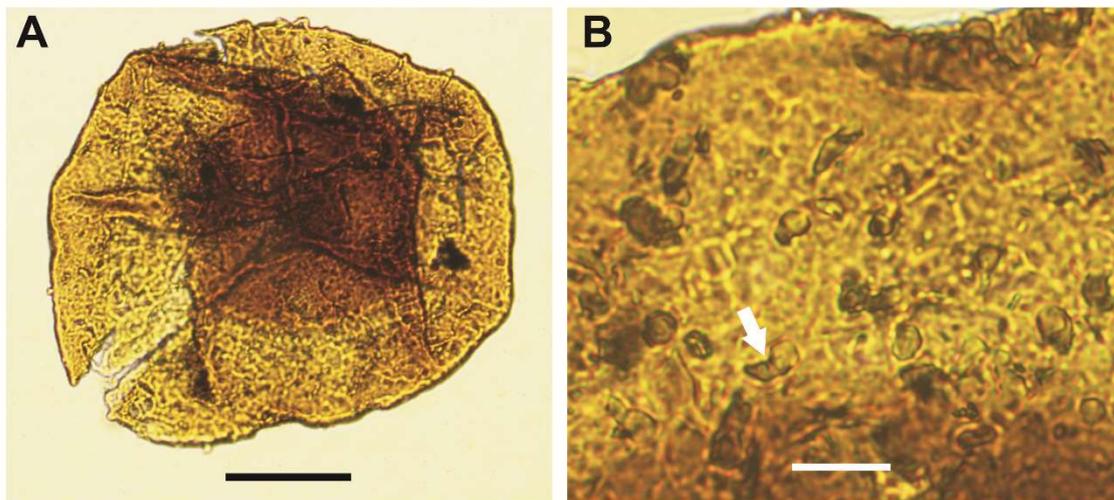


Figura 4.9 – cf. *Grandispora velata* (Richardson) McGregor 1973. Ejemplar CICYTTP-M161. **A, B:** Megaspore observada con MO. **A:** Megaspore cavada comprimida polarmente y en vista proximal, de forma subesferoidal a subtriangular, con las lesuras prolongadas hasta el ecuador y un pseudosaco ancho. Escala: 50 μm . **B:** La ornamentación de toda la superficie, incluyendo el pseudosaco, está representada por elementos esculturales que se adelgazan hacia el ápice y terminan en un extremo romo, distribuidos de manera dispersa. Por transparencia se observan transversalmente tabicados (flecha). Escala: 10 μm .

Anteturma SPORITES Potonié 1893

Turma TRILETES (Reinsch 1881) Potonié y Kremp 1954

Suprasubturma LAMINATRILETES Smith y Butterworth 1967

Subturma AZONOLAMINATRILETES Smith y Butterworth 1967

Infraturma DECORATI Neves y Owens 1966

Género **HYSTRICOSPORITES** McGregor 1960

Especie tipo. Hystricosporites delectabilis McGregor 1960

Diagnosis. Mega- microspora trilete, circular a subtriangular, lesura con labios y áreas de contacto con curvaturas distintivas. Ornamentación representada por procesos espinosos con bifurcaciones terminales variables en forma y tamaño según las especies (Owens 1971, Allen y Robson 1981)

Comparación. *Ancyrospora* se diferencia por presentar una pseudozona y vacuolas en la parte inferior de los procesos, aunque puede resultar difícil la asignación de ciertos especímenes con rasgos intermedios (Allen y Robson 1981).

Afinidad botánica. Licofita (Wellman 2002, Turnau 2014).

Hystricosporites costatus Vigran 1964

Fig. 4.10 A-D

1964 *Hystricosporites costatus* Vigran p. 14, pl. 5: 3-5.

1976 *Hystricosporites costatus* Vigran, Chi y Hills, p. 712, pl. 4: 6-7.

Material. Ejemplares CICYTTP-M408, 491, 494. Tabla 1

Descripción. Megaspora trilete comprimida polarmente (Figura 4.10A-B). No se observa la elevación de los labios de las lesuras (Figura 4.10B). El ancho del cuerpo es de 117-200 μm según el eje ecuatorial. El cuerpo de la megaspora presenta procesos largos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación apical triangular (Figura 4.10C-D). Estos procesos miden 45-60 μm de longitud, su base 15-25 μm de ancho y justo por debajo de la bifurcación 5-9 μm de ancho. La bifurcación apical mide 7-15 μm de ancho.

Observaciones. Los ejemplares estudiados coinciden con la descripción original de la morfoespecie realizada por Vigran (1964), aunque este autor aún no utiliza la terminología de Owens (1971) para determinar el tipo de bifurcación apical. Chi y Hills (1976) describen estos procesos bifurcados como de tipo triangular o expandido triangular siguiendo la clasificación de Owens (1971). Los especímenes estudiados en esta tesis presentan el mismo tipo de bifurcación que aquel descrito por Chi y Hills (1976) aunque para estos autores los procesos pueden alcanzar casi el doble del tamaño que los medidos en este trabajo.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Se interpreta que esta especie forma parte del conjunto de palinomorfos retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior en Pozo Pando X1, Bolivia.

Rango estratigráfico y geográfico. Givetiano-probablemente Frasniano de Noruega (Vigran 1964), Givetiano-Fameniano de Canadá (Chi y Hills 1976).

***Hystricosporites delectabilis* McGregor 1960**

Fig. 4.11 A-F

1960 *Hystricosporites delectabilis* McGregor, p. 32, pl. 11: 13-14; text-fig. 1.

1971 *Hystricosporites delectabilis* McGregor, Owens, p. 27, pl. 6: 5-6; text-fig. 5.

1976 *Hystricosporites delectabilis* McGregor, Chi y Hills, p. 711, pl. 4: 5.

Material. Ejemplares CICYTTP-M65, 66, 67, 71, 84, 128, 155, 274, 377, 434, 478, 485, 524. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete comprimida polar y lateralmente (Figura 4.11A-B). Presenta una elevación de los labios de las lesuras (Figura 4.11A-B). Las áreas de contacto están limitadas proximalmente por las lesuras y distalmente por crestas radiales (Figura 4.11C). La longitud total (incluyendo la elevación de los labios de las lesuras) es de 110-250 μm y el ancho del cuerpo es de 90-260 μm , según el eje ecuatorial. La elevación de los labios de las lesuras alcanza 30-110 μm de alto. Las crestas radiales miden 1-2 μm de ancho y la distancia promedio entre estas crestas es de 3 μm . Las áreas de contacto carecen de ornamentación (Figura 4.11B-C). El resto del cuerpo de las megasporas presenta procesos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación apical extendida lateralmente y de margen reflexo (Figura 4.11D-E). Estos procesos miden 15-45 μm de longitud, su base 6-20 μm de ancho y justo por debajo de la bifurcación apical 2-10 μm de ancho. La bifurcación apical mide 5-25 μm de ancho. En corte transversal, estos procesos se observan formados por una pared que delimita un lumen de poco calibre (Figura 4.11C). Estos procesos estarían formados por el exosporio externo.

A partir de una fractura en una megaspora (Figura 4.11F) se pudo identificar la capa más externa del exosporio, la cual se observa conformada por cordones gruesos y cortos, de 0.8-1.7 μm de espesor, anastomosados, delimitando espacios heterogéneos y formando una malla cerrada donde los cordones se encuentran dispuestos de manera desorganizada dando lugar a una estructura densa.

Observaciones. Los ejemplares estudiados coinciden con la descripción original de McGregor (1960), aunque los diámetros de sus megasporas son mayores a los medidos para este trabajo. Las megasporas aquí estudiadas presentan el mismo tipo de procesos bifurcados que *Hystricosporites bulbosus* Chi y Hills 1976, con longitud, ancho de la base y de la bifurcación apical muy similares. Solo se diferencian por la presencia de una base bulbosa muy marcada en *H. bulbosus*. También son similares a *Hystricosporites gravis* Owens 1971, dado que presentan procesos con bifurcaciones del mismo tipo, aunque estos son más largos que en *H. delectabilis*.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Ejemplar CICYTTP-M 524 recuperado del Pozo Pando X1 en la Formación Tomachi del Frasniano de Bolivia. Los restantes especímenes se interpretan que forman parte del conjunto de palinomorfos que fueron re TRABAJADOS del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior en Pozos Pando X1 y Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Givetiano-Famenniano de Canadá (McGregor 1960, Owens 1971, Chi y Hills 1976), Reino Unido (Allen y Robson 1981).

Hystricosporites elongatus Chi y Hills 1976

Fig. 4.12 A-B

1976 *Hystricosporites elongatus* Chi y Hills p. 720, pl. 5: 10-12.

Material. Ejemplares CICYTTP-M190, 197. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete comprimida polarmente (Figura 4.12A).

Presenta una elevación de los labios de las lesuras. Las áreas de contacto están limitadas proximalmente por las lesuras y distalmente por crestas radiales (Figura 4.12A). El ancho del cuerpo es de 135-250 μm , según el eje ecuatorial. Los labios de las lesuras miden 114 μm de alto. Las crestas radiales miden 0.5-0.7 μm de ancho y la distancia promedio entre estas crestas es de 2-4 μm . Las áreas de contacto carecen de ornamentación (Figura 4.12A). El resto del cuerpo de las megasporas presenta procesos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación apical expandida y en algunos casos extendida lateralmente, expandida y reflexa (Figura 4.12B). Estos procesos miden 35-60 μm de longitud, su base es de 9-16 μm de ancho y justo por debajo de la bifurcación es 3-9 μm de ancho. La bifurcación apical mide 13-18 μm de ancho. Entre estos procesos se observan gránulos de 0.5-0.8 μm de diámetro a modo de ornamentación de base (Figura 4.12B).

Observaciones. Las megasporas estudiadas coinciden con la descripción original de la morfoespecie realizada por Chi y Hills (1976). Además, los ejemplares de *H. elongatus* estudiados son muy similares a *Hystricosporites grandis* Owens 1971. Ambas morfoespecies presentan el mismo tipo de bifurcación de los procesos; sin embargo, en *H. grandis* los procesos pueden

alcanzar hasta el doble de la longitud de *H. elongatus* y son también más anchos tanto en su base como en la bifurcación apical. Además, en *H. grandis* la parte basal de los procesos presenta cordones engrosados y alargados los cuales están ausentes en *H. elongatus*. Los especímenes estudiados también presentan similitud con *Hystricosporites gravis* Owens 1971, ya que presentan procesos bifurcados del mismo tipo, aunque poco expandidos en *H. gravis* que además presenta costillas radiales engrosadas en las áreas de contacto ausentes en *H. elongatus*.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Se interpreta que forman parte del conjunto de palinomorfos que fueron retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior en Pozo Pando X1.

Rango estratigráfico y geográfico. – Givetiano-Fameniano de Canadá (Chi y Hills 1976).

***Hystricosporites expandus* Chi y Hills 1976**

Fig. 4.13 A-B

1976 *Hystricosporites expandus* Chi y Hills p. 721, pl. 6: 1-5.

Material. Ejemplares CICYTTP-M435, 488. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete comprimida lateralmente (Figura 4.13A).

Presenta una elevación de los labios de las lesuras (Figura 4.13A). Las áreas de contacto están limitadas proximalmente por las lesuras. No se observan crestas radiales. La longitud total (incluyendo la elevación de los labios de las

lesuras, que solo pudo observarse en el ejemplar comprimido lateralmente) es de 100 μm y el ancho del cuerpo es de 60-84 μm , según el eje ecuatorial. Los labios de las lesuras miden 30 μm de alto. Las áreas de contacto carecen de ornamentación. El resto del cuerpo de las megasporas presenta procesos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación expandida (Figura 4.13B). Estos procesos miden 9-20 μm de longitud, su base es de 3-4 μm de ancho y justo por debajo de la bifurcación es de 1.5-2 μm de ancho. La bifurcación apical mide 3-5 μm de ancho.

Observaciones. Las megasporas estudiadas presentan el mismo tipo de bifurcación apical que los especímenes originalmente descritos por Chi y Hills (1976). Sin embargo, el tamaño de las megasporas analizadas y de sus procesos es mucho menor al de los especímenes de los autores de esta morfoespecie. Otras megasporas que también presentan bifurcaciones de tipo expandida son *Hystricosporites grandis* Owens 1971 e *Hystricosporites elongatus* Chi y Hills 1976, aunque son también extendidas lateralmente y reflexas.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Se interpreta que forman parte del conjunto de palinomorfos que fueron retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior en Pozos Pando X1 y Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. – Givetiano-Fameniano de Canadá (Chi y Hills 1976).

***Hystricosporites furcatus* Owens 1971**

Fig. 4.14 A-F

1971 *Hystricosporites furcatus* Owens p 28, pl. 6: 7-9, text-fig. 6.

1976 *Hystricosporites furcatus* Chi y Hills p. 714, pl. 4: 8-9.

Material. Ejemplares CICYTTP-M64, 115, 273, 376, 422, 436, 437, 518, 519.

Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete comprimida lateral y polarmente (Figura 4.14A-B). Presenta una elevación de los labios de las lesuras (Figura 4.14A-B). Las áreas de contacto están limitadas proximalmente por las lesuras y distalmente por una curvatura perfecta bien marcada. No se observan crestas radiales. La longitud total (incluyendo la elevación de los labios de las lesuras) es de 93-121 μm y el ancho del cuerpo es de 77-250 μm , según el eje ecuatorial. La elevación de los labios de las lesuras mide 43-56 μm de alto. Las áreas de contacto carecen de ornamentación (Figura 4.14B). El resto del cuerpo presenta procesos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación triangular, extendida o extendida triangular (Figura 4.14C). Estos procesos miden 12-47 μm de longitud, su base es de 6-19 μm de ancho y justo por debajo de la bifurcación es de 1-13 μm de ancho. La bifurcación apical mide 4-22 μm de ancho. En sección, estos procesos se observan macizos (Figura 4.14D) y su diámetro es de 8-10 μm .

A partir de una fractura en un ejemplar, a nivel del cuerpo, se pudo identificar la capa más interna del exosporio (Figura 4.14E), la cual se observa conformada por cordones muy delgados de 0.15-0.30 μm de ancho, anastomosados, que delimitan espacios heterogéneos y forman una malla

cerrada donde los cordones se encuentran dispuestos desorganizadamente dando lugar a una estructura más densa (Figura 4.14F).

Observaciones. Los ejemplares estudiados de *H. furcatus* presentan tamaños similares a los estudiados por Owens (1971). Según este autor, esta morfoespecie presenta procesos bifurcados del tipo extendido, sin embargo, los especímenes observados en esta tesis presentan una mayor variedad de bifurcaciones, pudiendo ser de tipo triangular, extendida triangular o extendida.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Se interpreta que forman parte del conjunto de palinomorfos que fueron retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior en Pozos Pando X1 y Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Givetiano-Fameniano, Canadá (Owens 1971, Chi y Hills 1976).

Hystricosporites spiralis (Winslow 1962) Chi y Hills 1976

Fig. 4.15 A-F

1962 *Dicrospora* sp. Winslow, p. 55, pl. 12: 4-4a.

1976 *Hystricosporites furcatus* Chi y Hills, p. 722, pl. 4: 8-9.

Material. Ejemplares CICYTTP-M46, 76, 96, 143, 198, 400, 409, 417, 438, 439, 440, 441, 442, 456, 490, 515, 520.

Descripción. Megaspóra trilete comprimidas polar y lateralmente (Figura 4.15A-B). Presenta una elevación de los labios de las lesuras (Figura 4.15A-B). Las áreas de contacto están limitadas proximalmente por las lesuras y distalmente

por crestas radiales. La longitud total (incluyendo la elevación de los labios de las lesuras) es de 85-278 μm y el ancho del cuerpo es de 89-350 μm , según el eje ecuatorial. Los labios de las lesuras miden 48-100 μm de alto y tienen un espesor de 3-6 μm . Las áreas de contacto carecen de ornamentación (Figura 4.15B). El resto del cuerpo presenta procesos de base ancha, visiblemente ramificada, los cuales terminan con una bifurcación lateralmente extendida y reflexa o reflexa (Figura 4.15C-D). Estos procesos miden 20-79 μm de longitud, su base es de 5-30 μm de ancho y justo por debajo de la bifurcación es de 4-16 μm de ancho. La bifurcación apical mide 7-33 μm de ancho. Entre los procesos se observan gránulos de 1.3-1.6 μm de diámetro (Figura 4.15C). Además, toda la superficie presenta perforaciones como ornamentación de base (Figura 4.15D).

En sección, el exosporio se observa como constituido por un exosporio externo delgado y compacto de 0.5-0.8 μm de espesor e inmediatamente debajo un exosporio interno, visiblemente más grueso, constituido por cordones delgados que se anastomosan formando estructura cerrada y densa de 1.5-4 μm de espesor (Figura 4.15E-F). En corte transversal, los procesos de la superficie se observan formados por una pared que delimita un lumen de poco calibre. Estos procesos estarían formados por el exosporio externo. Al microscopio óptico se observa un canal central longitudinal delimitado por la pared o exosporio externo.

Observaciones. Las megasporas estudiadas son muy similares a *Hystricosporites varius* Hills, Hyslop, Braman y Lloyd 1984. Esta morfoespecie presenta procesos bifurcados del tipo extendido, lateralmente extendido y reflexo; mientras que en las megasporas analizadas, *H. spiralis*, fueron de tipo

reflexo o lateralmente extendido y reflexo, no presentan bifurcaciones solamente extendidas. En cuanto a las medidas de los procesos, el ancho de la base y el ancho de las bifurcaciones son en ambas morfoespecies muy similares, aunque en *H. varius* alcanzan una longitud mayor (46-108 μm).

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Frasniano-Fameniano temprano Formación Iquiri, Sección Yesera Centro, y Formación Tomachi del Frasniano en el Pozo Pando X1. Los restantes especímenes se interpretan como parte del conjunto de palinomorfos retrabajados del Devónico incorporados en el Carbonífero Inferior en Pozos Pando X1 y Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Famenniano de Estados Unidos (Winslow 1962), Givetiano-Famenniano de Canadá (Chi y Hills 1976).

Figura 4.10

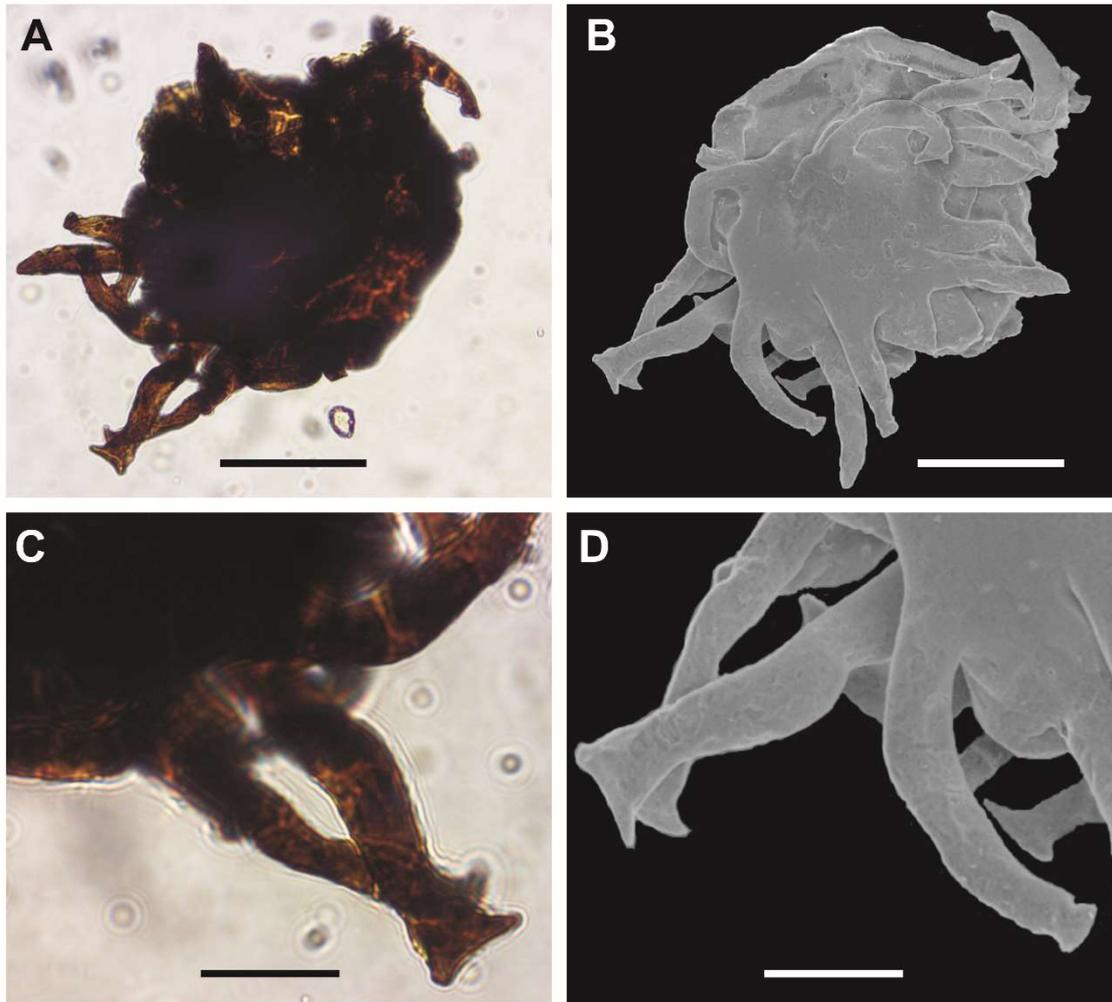


Figura 4.10 - *Hystricosporites costatus* Vigran 1964. Ejemplar CICYTTP-M408. **A, C:** Megaspora observada con MO. **B, D:** Megaspora observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspora. **A:** Megaspora comprimida polarmente. Escala: 50 μm . **B:** Megaspora en vista distal por lo que no se observa la elevación de los labios de las lesuras. Escala: 50 μm . **C, D.** Detalle de la ornamentación del cuerpo de la megaspora. **C:** Procesos largos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación apical triangular. Escala: 20 μm . **D:** Procesos con una bifurcación apical triangular. Escala: 20 μm .

Figura 4.11

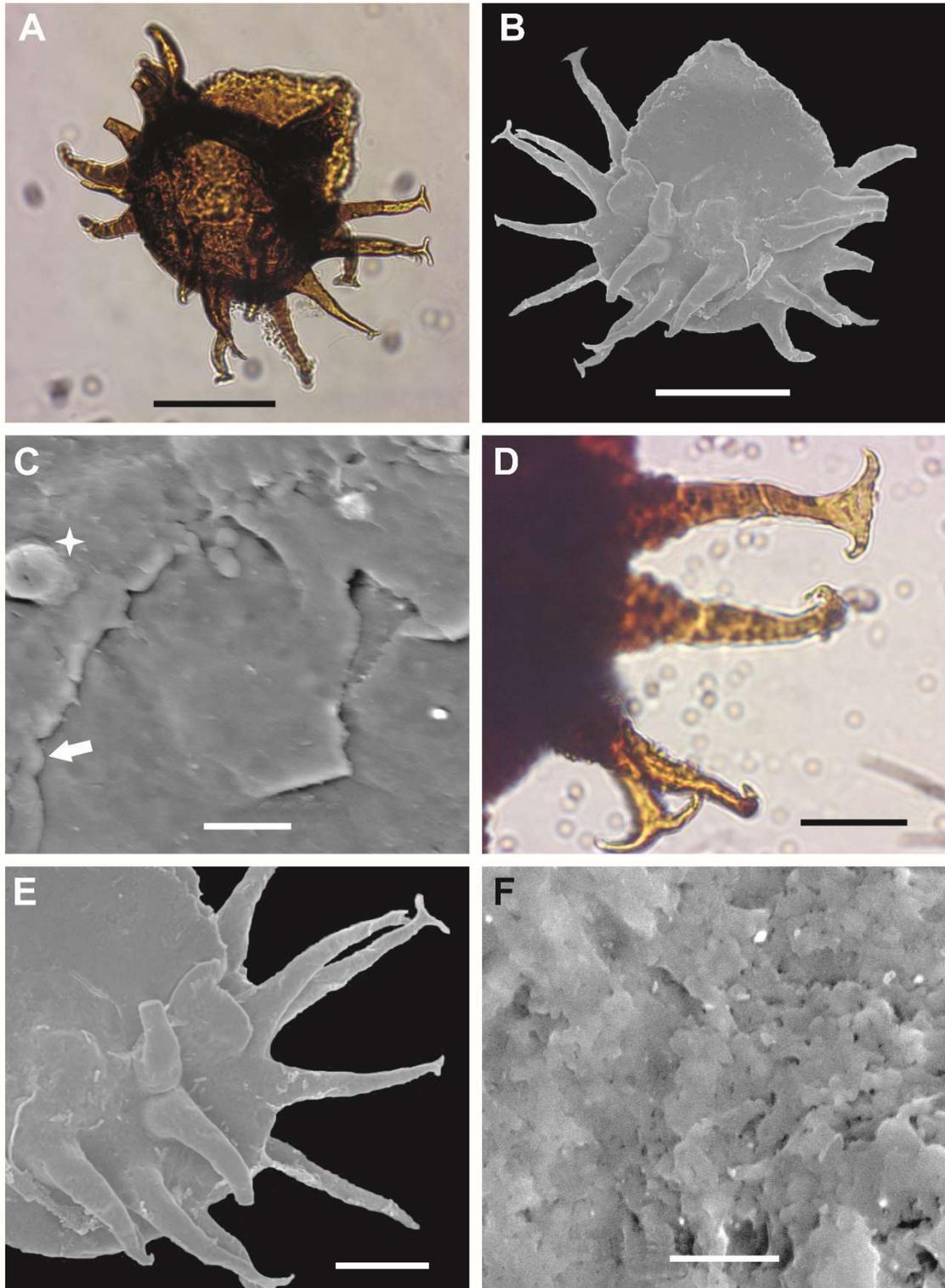


Figura 4.11 - *Hystricosporites delectabilis* McGregor 1960. A, D: Megaspora observada con MO. **B, C, E, F:** Megaspora observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspora. Ejemplar CICYTTP-M377. **A:** Megaspora comprimida lateralmente donde se observa la elevación de los labios de las lesuras. Escala: 50 μm . **B:** Megaspora donde se observa la elevación de los labios de las lesuras, las áreas de contacto sin ornamentación y los procesos del cuerpo. Escala: 50 μm . **C-E.** Detalle de la superficie de la megaspora. **C:** Ejemplar CICYTTP-M128. Áreas de contacto limitadas distalmente por crestas radiales (flecha) y carentes de ornamentación. Corte transversal de un proceso donde se observa formado por una pared que delimita un lumen de poco calibre (estrella). Escala: 20 μm . **D:** Ejemplar CICYTTP-M478. Procesos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación apical extendida lateralmente y de margen reflexo. Escala: 20 μm . **E:** Ejemplar CICYTTP-M377. Procesos con bifurcación apical extendida lateralmente y de margen reflexo. Escala: 20 μm . **F:** Ejemplar CICYTTP-M155. Fractura de la pared de una megaspora donde se puede identificar la zona más externa del exosporio, la cual se observa conformada por cordones anastomosados que delimitan espacios heterogéneos y forman una malla cerrada donde los cordones se encuentran dispuestos desorganizadamente dando lugar a una estructura densa. Escala: 10 μm .

Figura 4.12

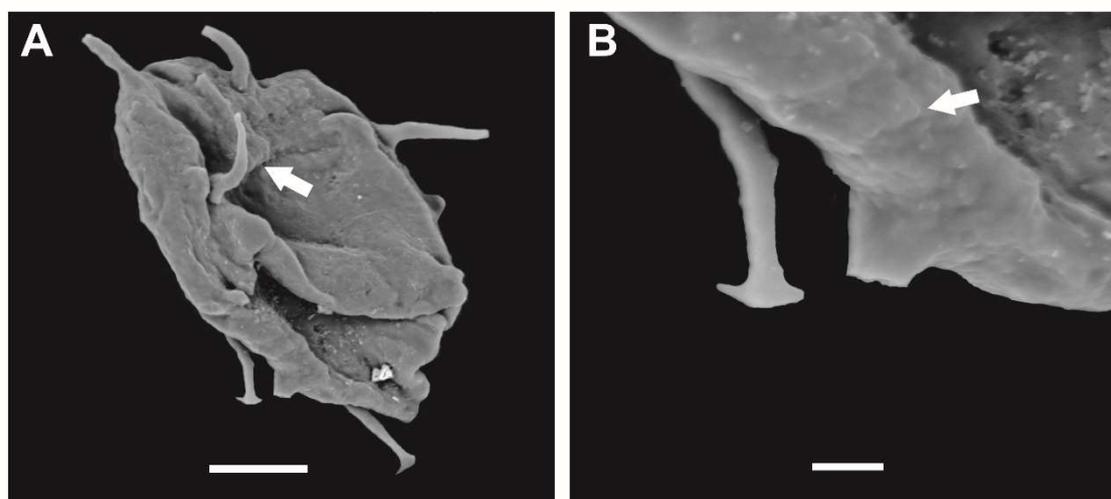


Figura 4.12 - *Hystricosporites elongatus* Chi y Hills 1976. Ejemplar CICYTTP-M190. **A, B:** Megaspora observada con MEB. **A:** Megaspora comprimidas polarmente donde se observa la elevación de los labios de las lesuras y las áreas de contacto, que carecen de ornamentación, limitadas distalmente por crestas radiales (flecha). Escala: 50 μm . **B:** Procesos de base ancha, en el resto del cuerpo de la megaspora, los cuales terminan con una bifurcación apical extendida lateralmente, expandida y reflexa. Entre estos procesos se observan gránulos (flecha). Escala: 10 μm .

Figura 4.13

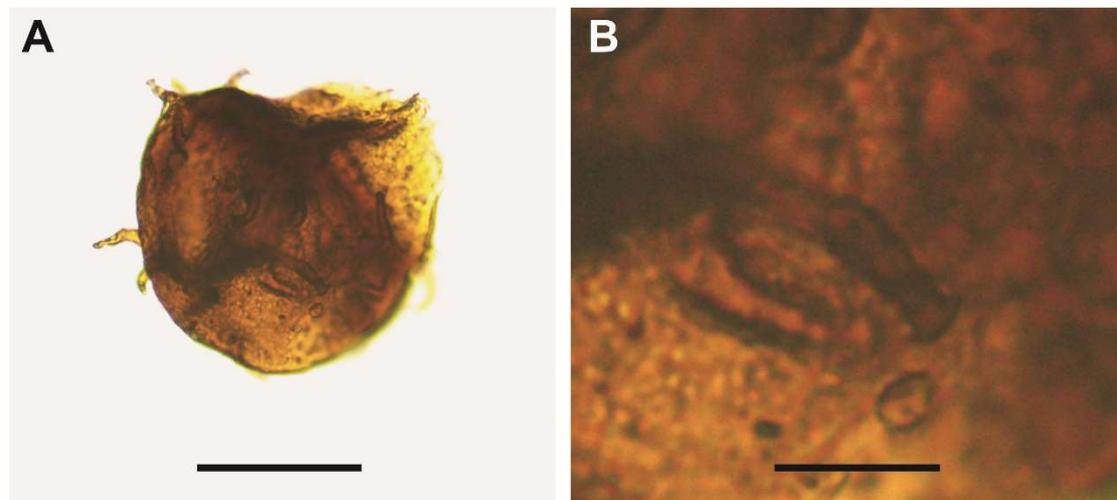


Figura 4.13 - *Hystricosporites expandus* Chi y Hills 1976. Ejemplar CICYTTP-M435. **A, B:** Megaspore observada con MO. **A:** Megaspore comprimida lateralmente donde se observa la elevación de los labios de las lesuras. Escala: 50 μm . **B:** Procesos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación de tipo expandida. Escala: 10 μm .

Figura 4.14

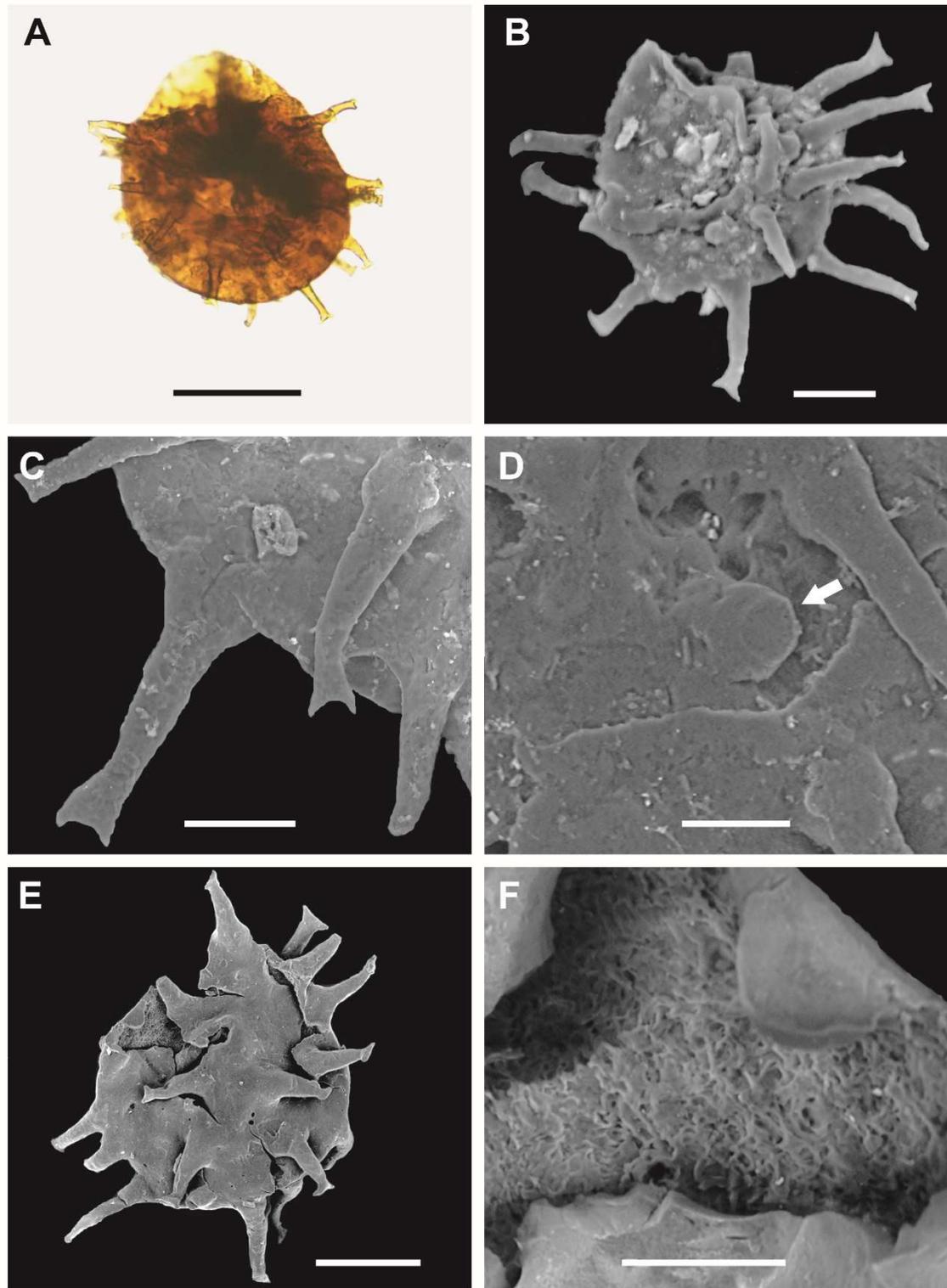


Figura 4.14 - *Hystricosporites furcatus* Owens 1971. A: Megaspóra observada con MO. **B, C, D, E, F:** Megaspóra observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspóra. **A:** Ejemplar CICYTTP-M437. Megaspóra comprimida lateralmente donde se observa la elevación de los labios de las lesuras. Escala: 50 μm . **B:** Ejemplar CICYTTP-M436. Megaspóra comprimida lateralmente con áreas de contacto que carecen de ornamentación. Escala: 20 μm . **C, D.** Detalle de la ornamentación del cuerpo de la megaspóra. Ejemplar CICYTTP-M376. **C:** Procesos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación triangular, extendida o extendida triangular. Escala: 20 μm . **D:** Corte en sección de los procesos, los cuales se observan macizos (flecha). Escala: 20 μm . **E, F.** Detalle de la pared en una megaspóra fracturada. Ejemplar CICYTTP-M422. **E:** Megaspóra fracturada a nivel del cuerpo donde se puede identificar la capa más interna del exosporio. Escala: 50 μm . **F:** Detalle de la foto E, donde se observa el exosporio conformado por cordones muy delgados, anastomosados, dispuestos desorganizadamente, que delimitan espacios heterogéneos y forman una malla cerrada dando lugar a una estructura densa. Escala: 10 μm .

Figura 4.15

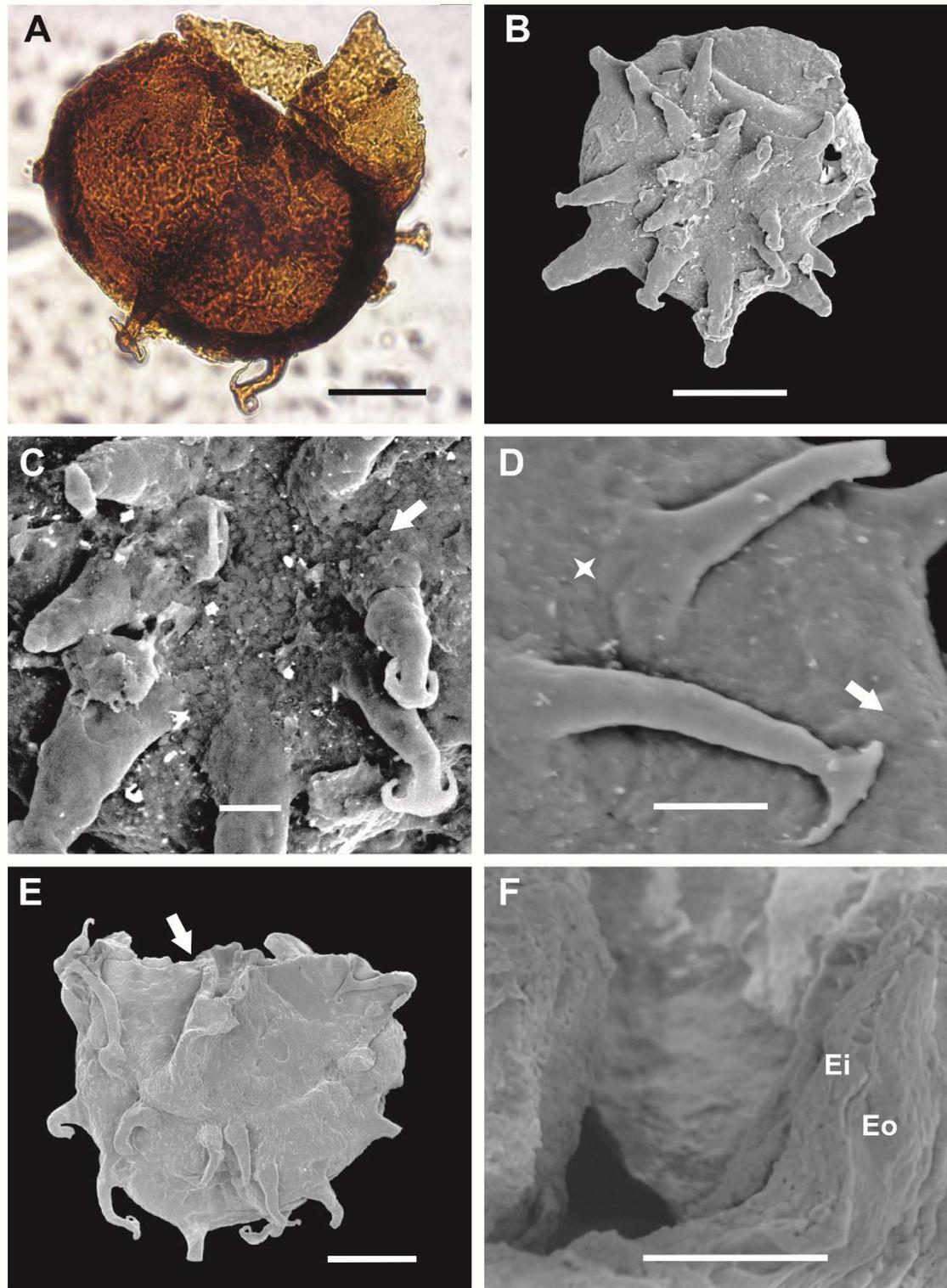


Figura 4.15 - *Hystricosporites spiralis* (Winslow 1962) Chi y Hills 1976. **A:** Megaspóra observada con MO. **B, C, D, E, F:** Megaspóra observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspóra. **A:** Ejemplar CICYTTP-M409. Megaspóra comprimida lateralmente donde se observa la elevación de los labios de las lesuras Escala: 50 μm . **B:** Ejemplar CICYTTP-M143. Megaspóra con áreas de contacto que carecen de ornamentación. Escala: 100 μm . **C, D.** Detalle de la superficie del cuerpo de la megaspóra. **C:** CICYTTP-M143. Procesos de base ancha los cuales terminan con una bifurcación lateralmente extendida y reflexa o reflexa. Gránulos observados entre los procesos (flecha). Escala: 20 μm . **D:** Ejemplar CICYTTP-M198. Procesos cuya base se observa ramificada (estrella) y entre estos elementos una ornamentación de base representada por perforaciones (flecha). Escala: 20 μm . **E, F.** Detalle de la pared en una megaspóra fracturada. Ejemplar CICYTTP-M417. **E:** Megaspóra fracturada a nivel de la elevación de los labios de las lesuras (flecha) donde se puede identificar el exosporio. Escala: 50 μm . **F:** Detalle de la fractura de la foto E, donde se observa el exosporio constituido por un exosporio externo (Eo) delgado y compacto, y un exosporio interno (Ei), más grueso, constituido por cordones que se anastomosan formando estructura cerrada y densa. Escala: 10 μm .

Anteturma SPORITES Potonié 1893

Turma TRILETES (Reinsch 1881) Potonié y Kremp 1954

Subturma LAGENOTRILETES Potonié y Kremp, 1954 emend. Bhardwaj 1957

Infraturma GULATI Bhardwaj 1957

Género **LAGENICULA** (Bennie y Kidston) Potonié y Kremp 1954

Especie tipo: Lagenicula horrida Zerndt 1934.

Observación genérica. El término *Lagenicula* fue introducido por Bennie y Kidston (1886). Algunos autores (e.g., Winslow 1962) lo consideraron como una subdivisión del género *Triletes* hasta que Zerndt (1934) lo usó como género, pero sin especie tipo. Potonié y Kremp (1954) validaron *Lagenicula* como género seleccionando *Lagenicula horrida* Zerndt, 1934 como especie tipo. Para ese momento, muchos géneros nuevos de megasporas guladas fueron creados diferenciándose por el tipo de ornamentación (e.g., *Lagenoisporites* Potonié y Kremp 1954, como forma laevigada). Spinner (1969) cuestionó el uso de la ornamentación como elemento para distinguir géneros y propuso retener *Lagenicula*. Sin embargo, Piérart (1978) y Dybova-Jachowicz et al. (1979) caracterizaron cuatro tipos diferentes de gula (hologula, subgula, crassigula, anguligula) y basado en esto, propusieron cuatro géneros nuevos: *Sublagenicula*, *Auritolagenicula*, *Crassilagenicula* y *Zonolagenicula*. Debido a que las diagnósis de estos géneros nuevos no se diferenciaban adecuadamente, Spinner (1983) estuvo nuevamente en desacuerdo con esta propuesta. Muchos autores (e.g., Arioli et al. 2007, Wellman et al. 2009) consideran que la taxonomía

de las megasporas guladas requiere ser clarificada. En esta tesis preferimos retener el género *Lagenicula*, en lugar de aquellos propuestos por Piérart (1978) y Dybova-Jachowicz et al. (1979), por las razones brindadas por Spinner (1969, 1983).

***Lagenicula brasilliensis* (Dijkstra 1955a) comb. nov.**

Fig. 4.16 A-D

Basionimo. *Triletes brasilliensis*, Dijkstra, 1955a, p.337, pl.41, fig.39; pl.42, figs.36-37; pl.43, figs.38, 40-41.

Lista sinonímica completa en Glasspool, 2003: 274-275.

Material. Ejemplar CICYTTP-M2, 15, 17, 28. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, lateralmente comprimida, con cuerpo esferoidal y gula proximal (Figura 4.16A-B). La longitud total (incluyendo la gula) es de 741 μm y el ancho del cuerpo es de 508 μm . La gula mide 265 μm de alto y 249 μm de ancho, y presenta unas pocas verrugas de 3-8 μm de alto. Lateralmente, la gula presenta una proyección auricular de hasta 23 μm de ancho por 15 μm de largo (Figura 4.16A-B). Tanto la gula como el cuerpo de la megaspóra presentan una ornamentación de base de tipo microgranular (Figura 4.16C). Estos microgránulos se encuentran separados unos de otros o lateralmente fusionados (Figura 4.16D), y no exceden los 1.5 μm de alto.

A partir de la observación de una fractura, fue posible identificar la capa más externa del exosporio, de estructura esponjosa y constituida por cordones, circulares en sección, los cuales se fusionan formando una malla o red

tridimensional (Figura 4.16D).

Observaciones. El tamaño, la forma y la ornamentación de la megaspora estudiada son muy similares al de los ejemplares originales descritos por Dijkstra (1955 a, b) como *Triletes brasiliensis*. Además, los ejemplares que este autor ilustra presentan una pequeña proyección auricular como lo presenta el ejemplar aquí estudiado. Por otro lado, la megaspora estudiada comparte algunas similitudes con *Sublagenicula nuda* (Nowak y Zerndt 1936) Dybová-Jachowicz et al. 1979. Ambas tienen aurículas, sin embargo, el ejemplar estudiado tiene una ornamentación, aunque poco marcada, mientras que *S. nuda* carece completamente de ornamentación.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Carbonífero Inferior en Pozo Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Mississippiano, Egipto, Nigeria.

Pennsylvaniano, Algeria, Sahara, Libia, Brasil, Argentina. Pérmico Temprano, Sudáfrica, Argentina, Brasil. Información completa en Glasspool (2003, p. 274-275).

cf. *Lagenicula crassiaculeata* Zerndt 1937

Fig. 4.17 A-F

Material. Ejemplar CICYTTP-M183. Tabla 1.

Descripción. Megaspora trilete, comprimida lateralmente (Figura 4.17A-B). La longitud total (incluyendo la gula) es de 370 μm y el ancho del cuerpo es de 281 μm . La superficie de la gula presenta equínulas y el resto de la superficie de la

megaspora, una ornamentación constituida por procesos de base amplia, varias veces ramificados, algunos con un extremo apical adelgazado que termina en forma de embudo y otros sin embudo apical (Figura 4.17C-F). Los procesos miden 30-55 μm de alto y 9-15 μm de ancho en su base y 2-4 μm de diámetro en su embudo apical. Por transparencia, estos procesos se observan huecos con una pared de 0.6-1.7 μm de espesor y con tabiques transversales localizados a diferentes alturas (Figura 4.17C). Observados en planta, la base de los procesos se adelgaza, ramifica y anastomosa formando un retículo que determina lúmenes heterogéneos los cuales constituyen la ornamentación de base de la megaspora (Figura 4.17E-F).

Observaciones. La megaspora estudiada fue tentativamente asignada a *L. crassiaculeata* debido a la ornamentación del cuerpo compuesta por procesos con o sin embudo apical, lo cual es un carácter diagnóstico de esta morfoespecie. Sin embargo, según Chaloner (1953) estos procesos generalmente miden 200 μm de largo, mientras que en el ejemplar estudiado nunca superó los 55 μm . Además, la megaspora estudiada presenta un tamaño mucho menor en comparación con las descritas originalmente por Zerndt (1937). Según Zerndt (1937) y Karczewska (1967), las áreas de contacto de la gula de *L. crassiaculeata* son muy poco ornamentadas, casi laevigadas, mientras que para Chaloner (1953) y Scott y Meyer-Berthaud (1985) la gula presenta espinas diminutas. La megaspora aquí estudiada presentó espinas en su gula.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Carbonífero Inferior en Pozo Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Carbonífero Inferior de Escocia (Scott y Meyer-Berthaud 1985, Bateman y Rothwell 1990, Scott y Hemsley 1991, Hemsley et al. 1996).

Lagenicula devonica Chaloner 1959

Fig. 4.18 A-F

1959 *Lagenicula devonica* Chaloner, p. 325, pl. 55: 3.

1971 *Lagenicula devonica* Chaloner; Hills et al., p. 806, pl. 2: 3.

1973 *Lagenicula devonica* Chaloner; Chi y Hills, p. 245, pl. 1: 4.

1976 *Lagenicula devonica* Chaloner; Chi y Hills, p. 730, pl. 8: 1-8.

Material. Ejemplares CICYTTP-M160, 175. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, comprimida lateralmente, con cuerpo esferoidal y gula proximal (Figura 4.18A). Áreas de contacto limitadas proximalmente por la lesura y distalmente por una curvatura perfecta bien definida (Figura 4.18A). La longitud total (incluyendo a la gula) es de 420-550 μm y el ancho del cuerpo de 280-312 μm . La gula de 233-320 μm de alto y 247-278 μm de ancho, presenta en su superficie verrugas de 2-4 μm de alto (Figura 4.18A). El cuerpo de las megasporas presenta un retículo bien definido con lúmenes heterogéneos de 7-30 μm de diámetro (Figura 4.18B). Este retículo está formado por muros de 5-12 μm de espesor que a su vez están formados por cordones arreglados en diferentes direcciones, algunos se ubican perpendiculares y otros tangenciales con respecto a la superficie de la megaspóra. Sobre estos muros que conforman el retículo, se observan espinas de 5-10 μm de alto y extremo apical curvo (Figura 4.18C).

En sección, en la pared de la megaspora se observa una capa, de 10-23 μm de espesor, conformada por la ornamentación (retículo). También se identificó el exosporio (Figura 4.18E-F), de 11-16 μm de espesor, el cual se observa diferenciado en un exosporio externo, de 9-11 μm de espesor, el cual consiste de cordones ubicados en diferentes direcciones formando una malla tridimensional (Figura 4.18F); y un exosporio más interno mucho más compacto y de menor espesor, 1.5-2.5 μm .

Observaciones. Los ejemplares estudiados son similares a aquellos que originalmente describió Chaloner (1959). Además, las megasporas presentaron espinas sobre el retículo tal como lo describe Chi y Hills (1976). Según estos últimos autores, el patrón reticulado de *L. devonica* se debe a la fusión de la base de las espinas, sin embargo, en los ejemplares estudiados se observó que dicho patrón está formado por cordones dispuestos en diferentes direcciones.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Muy probablemente como parte del conjunto de micro-megasporas y otros palinomorfos re TRABAJADOS del Devónico en el Carbonífero Inferior en Pozo Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Devónico Superior de Canadá (Chaloner 1959, Hills et al. 1971, 1984a, 1984b, Chi y Hills 1973, 1976, Whiteley 1980), Groenlandia (Allen 1972), Struniano de Estados Unidos (Di Pasquo et al. 2019d).

cf. *Lagenicula hirsutoidea* Dijkstra y Piérart 1957

Fig. 4.19 A-D

Material. Ejemplar CICYTTP-M58. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, comprimida lateralmente, con cuerpo esferoidal y gula proximal (Figura 4.19A-B). Áreas de contacto limitadas proximalmente por la lesura y distalmente por una curvatura perfecta bien definida por la diferenciación de ornamentación entre la gula y el cuerpo (Figura 4.19A-B). La longitud total (incluyendo a la gula) es de 185 μm y el ancho del cuerpo de 155 μm . La gula de 78 μm de alto y 136 μm de ancho, carece de ornamentación (Figura 4.19B). El cuerpo de la megaspóra está densamente cubierto por procesos de base ancha y ápice romo y hueco (Figura 4.19B-D). Las bases pueden estar lateralmente fusionadas (Figura 4.19B). Tienen una longitud de 32-65 μm , una base de 10-20 μm de ancho y un ápice de 5-8 μm .

Observaciones. La megaspóra estudiada fue tentativamente asignada a *L. hirsutoidea* debido a la similitud en los elementos esculturales, en ambos casos presentan un ápice romo y hueco. Aunque los tamaños de la base y ápice de los procesos son muy semejantes, la longitud en el ejemplar estudiado es bastante menor a la presente en *L. hirsutoidea*, en la cual los procesos pueden alcanzar 100 μm de longitud.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Carbonífero Inferior en Pozo Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Carbonífero Inferior de Rusia (Dijkstra y Piérart 1957, Glasspool et al. 2000), Canadá (Glasspool y Scott 2005).

Lagenicula illizii (Candilier, Coquel, y Loboziak, 1982) **comb. nov.**

Fig. 4.20 A-D

Basiónimo. *Lagenosporites illizii*, Candilier, Coquel, y Loboziak, 1982. p. 183, p. 92, pl. 3: 1-8.

Material. Ejemplares CICYTTP-M90, 199, 218. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, comprimida lateralmente, con cuerpo esferoidal y gula proximal (Figura 4.20A-B). La longitud total (incluyendo a la gula) es de 168-260 μm y el ancho del cuerpo es de 180-236 μm . La gula mide 66-147 μm de alto y 109-193 μm de ancho. La ornamentación de la gula está representada por espinas bajas y de base ancha mientras que la ornamentación del cuerpo está compuesta por elementos esculturales robustos de base ancha que se estrecha hacia el ápice, el cual se puede observar romo, puntiagudo o redondeado (Figura 4.20C-D). Estos elementos miden entre 9-15 μm de alto, 7-13 μm de ancho en su base y 5-9 μm de ancho en su porción media, y se encuentran lateralmente fusionados a nivel de la curvatura mientras que, en el resto del cuerpo algunos se encuentran fusionados a nivel de su base formando crestas (Figura 4.20D). Como ornamentación de base se observan perforaciones entre los elementos esculturales y en su porción basal (Figura 4.20D).

Observaciones. Aunque nuestra descripción coincide con la original de la especie realizada por Candilier et al. 1982, las megasporas descritas por estos autores presentaban una gula más desarrollada y elementos esculturales más delgados en comparación con las megasporas de esta tesis. Además, las

megasporas estudiadas también mostraron similitud con *Lagenicula acuminata* Dijkstra y Piérart, 1957. Ambas presentan una ornamentación robusta, sin embargo, las espinas de *L. acuminata* son más altas que los elementos esculturales presentes en *L. illizii*. Las espinas de *L. acuminata* miden 75 μm de alto mientras que en *L. illizii* la ornamentación no excedió los 15 μm de alto.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Muy probablemente como parte del conjunto de micro-megasporas y otros palinomorfos re TRABAJADOS del Devónico en el Carbonífero Inferior en Pozo Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Fameniano tardío-Struniano del Sahara argelino y Libia occidental (Candilier et al. 1982).

***Lagenicula magna* (Chi y Hills 1976) comb. nov.**

Fig. 4.21 A-G

Basiónimo. *Verrucisporites medius* var. *magnus*, Chi y Hills, 1976, p. 700, pl. 2: 5-8.

1982 *Lagenosporites magnus* (Chi y Hills 1976); Candilier et al., p. 91, pl. 3: 1-8.

2019 *Lagenosporites magnus* (Chi y Hills 1976); Quetglas et al., p. 5, fig. 2-4.

Material. Ejemplares CICYTTP-M55, 112, 119, 122, 124, 129, 130, 131, 135, 136, 139, 140, 141, 144, 151, 152, 162, 163, 380, 406, 411, 428. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, lateralmente comprimida, con cuerpo esferoidal, gula proximal y curvatura perfecta bien definida (Figura 4.21A). La longitud total (incluyendo la gula) es de 290-510 μm y el ancho del cuerpo es de 184-390

µm. La gula mide 80-280 µm de alto, 85-332 µm de ancho en su base y presenta como unidades esculturales verrugas (Figura 4.21B) que miden 2-7 µm de alto. Estas verrugas se observan separadas o fusionadas lateralmente entre sí y solo se hallan en las áreas de contacto, están ausentes en los labios de las lesuras (Figura 4.21B). La superficie del resto del cuerpo de las megasporas presenta procesos complejos constituidos de una base bulbosa de contorno esférico, de 5-9 µm de diámetro, y una proyección internamente tabicada con ápice agudo generalmente curvado a modo de gancho (Figura 4.21C-E). Estos procesos miden 5-19 µm de alto y su base 4-7 µm de ancho. La distribución de la ornamentación puede variar. En algunos ejemplares se observa densa en toda la superficie del cuerpo de la megaspora y cuando esto ocurre, las bases de los procesos se suelen fusionar lateralmente. En otros ejemplares es más densa en la zona próxima a la curvatura perfecta, la cual se encuentra bien marcada por la abrupta transición entre la ornamentación verrucosa de la gula y los procesos complejos del cuerpo. Asimismo, en esta zona la ornamentación forma un “collar” bien diferenciado conformado por procesos complejos fusionados entre sí por sus bases (Figura 4.21D-E). La superficie de las megasporas, tanto en la gula como en el cuerpo, presenta perforaciones de diferentes tamaños que conforman la ornamentación de base (Figura 4.21F). Estas perforaciones no afectan la base de las unidades esculturales y están ausentes en la zona de los labios en la gula.

A partir de una fractura observada en la gula de uno de los ejemplares (CICYTTP-M 136) se pudo identificar la capa más externa del exosporio, la cual presenta una estructura esponjosa constituida por cordones, circulares en sección, que se fusionan en una red tridimensional que delimitan espacios

heterogéneos (Figura 4.21G). Estos elementos o cordones que se anastomosan, se encuentran dispuestos en diferentes niveles con distintas orientaciones (Figura 4.21G). Los cordones miden entre 0,201-0,351 μm de ancho.

Observaciones. Los ejemplares de *Lagenicula magna* son muy similares en su morfología y estructura de la pared a los descritos por Chi y Hills (1976) y Candilier et al. (1982). Sin embargo, se observó una variabilidad con respecto a la distribución de la ornamentación y las dimensiones de los elementos esculturales. Para Chi y Hills (1976) las megasporas presentan verrugas en toda la superficie, aunque no mencionan la presencia de una espina sobre las bases bulbosas del cuerpo. Según Candilier et al. (1982) hay una diferenciación de ornamentación entre la gula y el cuerpo de la megaspora, presentando verrugas en la gula y elementos bulbosos con un ápice agudo en el cuerpo, sin embargo, estos últimos son de un tamaño relativamente menor a los descritos en esta tesis, aunque coinciden con los tamaños descritos por Chi y Hills (1976). Arioli et al. (2007) describió una ornamentación similar a la de *L. magna* en *Lagenicula variabilis* (Winslow 1962) Arioli et al. 2004. Ambas presentaban una ornamentación formada por espinas con una base bulbosa ancha. Sin embargo, existe una diferencia de tamaño muy importante entre estas unidades esculturales ya que en *L. variabilis* miden 45-180 μm de alto mientras que en *L. magna* no superan los 20 μm . Además, en *L. variabilis* las espinas de los procesos pueden bi y hasta trifurcarse (Arioli et al. 2007), mientras que en *L. magna* las espinas son siempre enteras, no se dividen. Más detalles morfo-estructurales y su discusión pueden observarse en Quetglas et al. 2019.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Muy probablemente como parte del conjunto de micro-megasporas y otros palinomorfos re TRABAJADOS del Devónico en el Carbonífero Inferior en Pozos Pando X1 y Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Givetiano-Fameniano de Canada (Chi y Hills 1976), Fameniano tardío-Struniano del Sahara argelino y Libia occidental (Candilier et al. 1982).

***Lagenicula media* (Chi y Hills 1976) comb. nov.**

Fig. 4.22 A-D

Basónimo. *Verrucisporites medius* var. *medius*, Chi y Hills, 1976, p. 699, pl. 2: 1-4.

1982 *Lagenoisporites medius* Chi y Hills; Candilier et al., p. 91, pl. 2: 1-4.

Material. Ejemplares CICYTTP-M92, 123, 147, 165. Tabla 1.

Descripción. Megaspóra trilete, lateralmente comprimida, con cuerpo esferoidal, gula bien desarrollada y curvatura perfecta bien definida (Figura 4.22A-B). La longitud total (incluyendo la gula) es de 300-560 μm y el ancho del cuerpo es de 245-361 μm . La gula, de 205-345 μm de alto y 178-328 μm de ancho, presenta verrugas dispersas de no más de 1-5 μm de alto (Figura 4.22C). Desde la porción media de la gula hasta su base se observan pliegues dispuestos radialmente (Figura 4.22C). El resto del cuerpo de las megasporas presenta verrugas de 3-8 μm de alto y 4-7 μm de ancho, las cuales pueden

fusionarse lateralmente formando crestas con una marcada distribución radial (Figura 4.22D). Como ornamentación de base, toda la superficie de las megasporas se encuentra perforada (Figura 4.22D).

Observaciones. Los ejemplares estudiados difieren de otras megasporas con verrugas; tales como, *Lagenicula verrugosa* Spinner 1965 y *L. irregularis* Spinner 1965, específicamente en el ancho de las verrugas, 10-32 y 15-84 μm respectivamente, mientras que las verrugas descritas en las megasporas aquí estudiadas no superan los 7 μm de ancho. La ornamentación reducida indicó una mayor similitud con la morfoespecie *L. media*.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Muy probablemente como parte del conjunto de micro-megasporas y otros palinomorfos reabajados del Devónico en el Carbonífero Inferior en Pozo Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Givetiano-Fameniano de Canada (Chi y Hills 1976), Fameniano tardío-Struniano del Sahara argelino y Libia occidental (Candilier et al. 1982).

Lagenicula microechinata Hills, Hyslop, Braman, y Lloyd, 1984

Fig. 4.23 A-D

1984 *Lagenicula microechinata* sp. nov.; Hills et al., p. 218, pl. 4: 1-9.

Material. Ejemplares CICYTTP-M134, 170, 423.

Descripción. Megaspora trilete, lateralmente comprimida, con cuerpo esferoidal, una gula proximal y curvatura perfecta bien definida por la diferenciación de

ornamentación (Figura 4.23A-B). La longitud total (incluyendo la gula) es de 360-410 μm y el ancho del cuerpo es de 213-255 μm . La gula mide entre 173-212 μm de alto y 188-196 μm de ancho, y presenta verrugas de 1-3 μm de alto y contorno circular (Figura 4.23C). El cuerpo de las megasporas presenta espinas (Figura 4.23D), las cuales miden entre 6-11 μm de alto y 2-3 μm de ancho en su base. Tanto en la gula como en el resto del cuerpo, la superficie de las megasporas muestra una ornamentación de base representada por perforaciones (Figura 4.23D).

A partir de una fractura observada en la gula de uno de los ejemplares (Figura 4.23E) se pudo identificar la capa más externa del exosporio, la cual presenta cordones que se fusionan conformando una estructura de tipo reticulada y esponjosa (Figura 4.23F).

Observaciones. Las megasporas estudiadas presentan una ornamentación similar a aquellas descritas originalmente por Hills et al. 1984, excepto por el diámetro de la base de las espinas la cual es menor en este estudio. Los ejemplares estudiados además mostraron similitud con *Lagenicula constrictus* Chi y Hills 1976. Sin embargo, nuestros especímenes carecieron de la constricción típica que presentan las espinas de *L. constrictus*.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Carbonífero Inferior en Pozos Pando X1 y Manuripi X1.

Rango estratigráfico y geográfico. Struniano-Tournaisiano de Canada (Hills et al. 1984).

Lagenicula sp. nov.

Fig. 4.24 A-F

Material Tipo. CICYTTP-M404 (holotipo), CICYTTP-M 148 (paratipo).

Localidad Tipo. Pozo Pando X1.

Horizonte Tipo. Nivel CICYTTP 2611.

Material. Ejemplares CICYTTP- M142, 148, 384, 404. Tabla 1.

Diagnosis. Megasporas trilete con cuerpo esferoidal, gula proximal y curvatura perfecta bien definida. La gula presenta una ornamentación constituida por conos, el cuerpo de las megasporas clavadas con un apéndice apical similar a una espina delgada y como ornamentación de base, toda la superficie de las megasporas presenta un retículo con espacios heterogéneos.

Descripción. Megaspóra trilete con cuerpo esferoidal, gula bien desarrollada y curvatura perfecta bien definida (Figura 4.24A-B). La longitud total (incluyendo la gula) es de 270-560 μm y el ancho del cuerpo es de 165-314 μm . La gula mide 102-286 μm de alto y 124-301 μm de ancho. La superficie de la gula presenta conos de ápice agudo y contorno esferoidal (Figura 4.24C-D). Estos conos miden 4-7 μm de alto, 2-4 μm de ancho en su base y 0,5-1 μm en el ápice. Estos elementos se encuentran densamente distribuidos en el área cercana a la curvatura (Figura 4.24C). El cuerpo de las megasporas presenta clavadas con un apéndice apical similar al de una espina delgada (Figura 4.24E-F). Las clavadas, incluyendo a su espina, miden 5-8 μm de alto. La porción basal de estas clavadas mide 1-2 μm de ancho mientras que su porción apical 2-3 μm .

En algunos casos, las porciones más amplias de las clavas se hallan fusionadas lateralmente (Figura 4.24F). Además, se puede observar una ornamentación de base de tipo reticulada con espacios heterogéneos dando lugar a una estructura cerrada y densa (Figura 4.24F).

Observaciones. Se pudo determinar que las megasporas estudiadas son similares a *Lagenosporites clavatus* (Karczewska 1967) Dybová-Jachowicz et al. 1979, que también presenta clavas, aunque más largas (16-40 μm) y más anchas en su base y el ápice (6-9 y 9-16 μm , respectivamente). Las clavas de *L. clavatus* además carecen de espina en su parte apical. La presencia de una gula proximal bien desarrollada en los ejemplares estudiados permitió su asignación al género *Lagenicula* y la presencia de una espina en sus clavas, la cual la diferencia de otras formas ya descritas para el género, podría ser considerado un carácter diagnóstico de una nueva especie.

Distribución cronoestratigráfica del material estudiado. Carbonífero Inferior en Pozos Pando X1 y Manuripi X1.

Figura 4.16

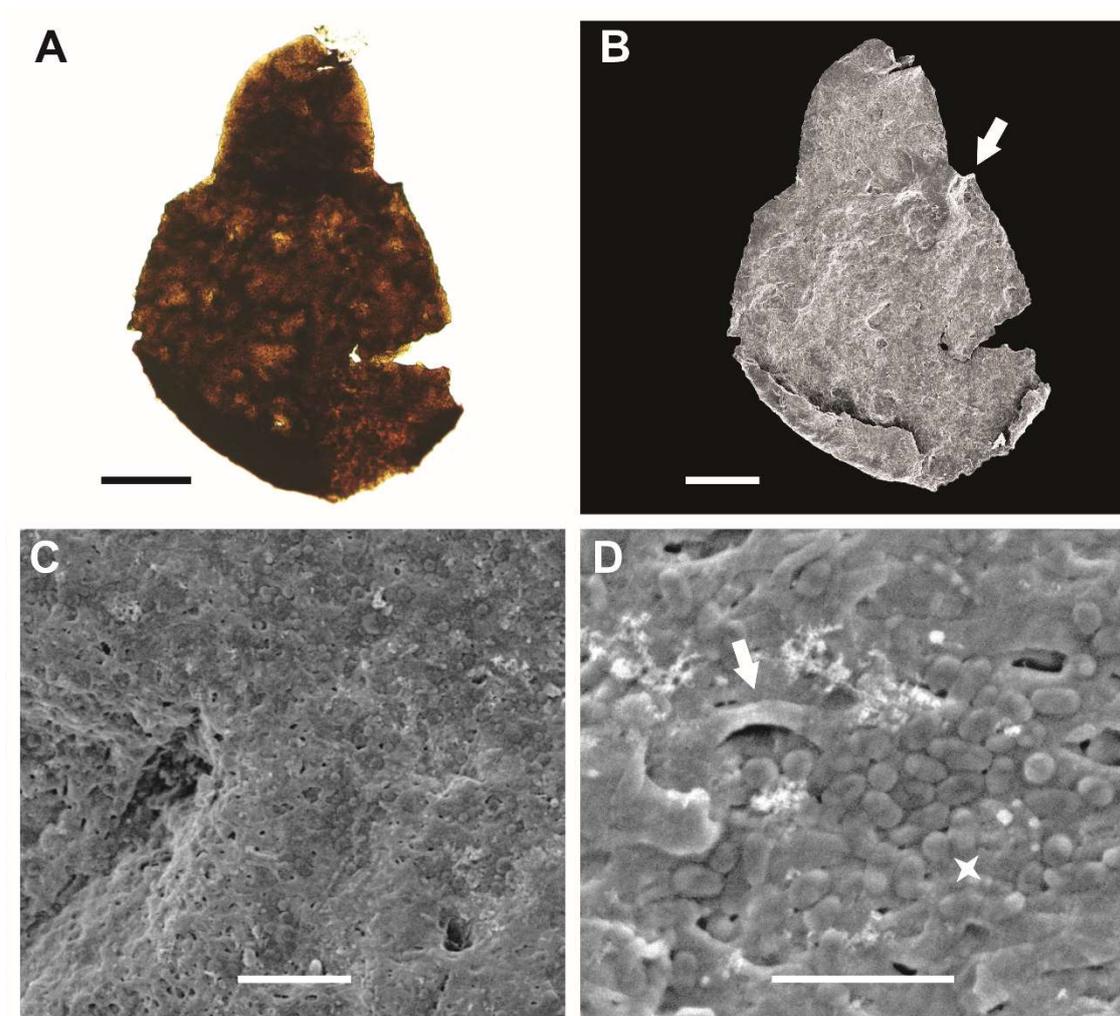


Figura 4.16 - *Lagenicula brasiliensis* (Dijkstra 1955) comb. nov. Ejemplar CICYTTP-M2. **A:** Megaspóra observada con MO. **B, C, D:** Megaspóra observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspóra. **A:** Megaspóra comprimida lateralmente con cuerpo esferoidal y gula proximal. Escala: 100 μm . **B:** Megaspóra comprimida lateralmente cuya gula presenta una proyección auricular (flecha). Escala: 100 μm . **C, D.** Detalle de la superficie. **C:** Ornamentación de base de tipo microgranular dispersa en toda la superficie de la megaspóra. Escala: 10 μm . **D:** Detalle de la superficie donde se observan los microgránulos separados unos de otros o lateralmente fusionados (estrella). Además, se identifica la capa más externa del exosporio constituida por cordones (flecha), los cuales se fusionan formando una malla o red tridimensional. Escala: 5 μm .

Figura 4.17

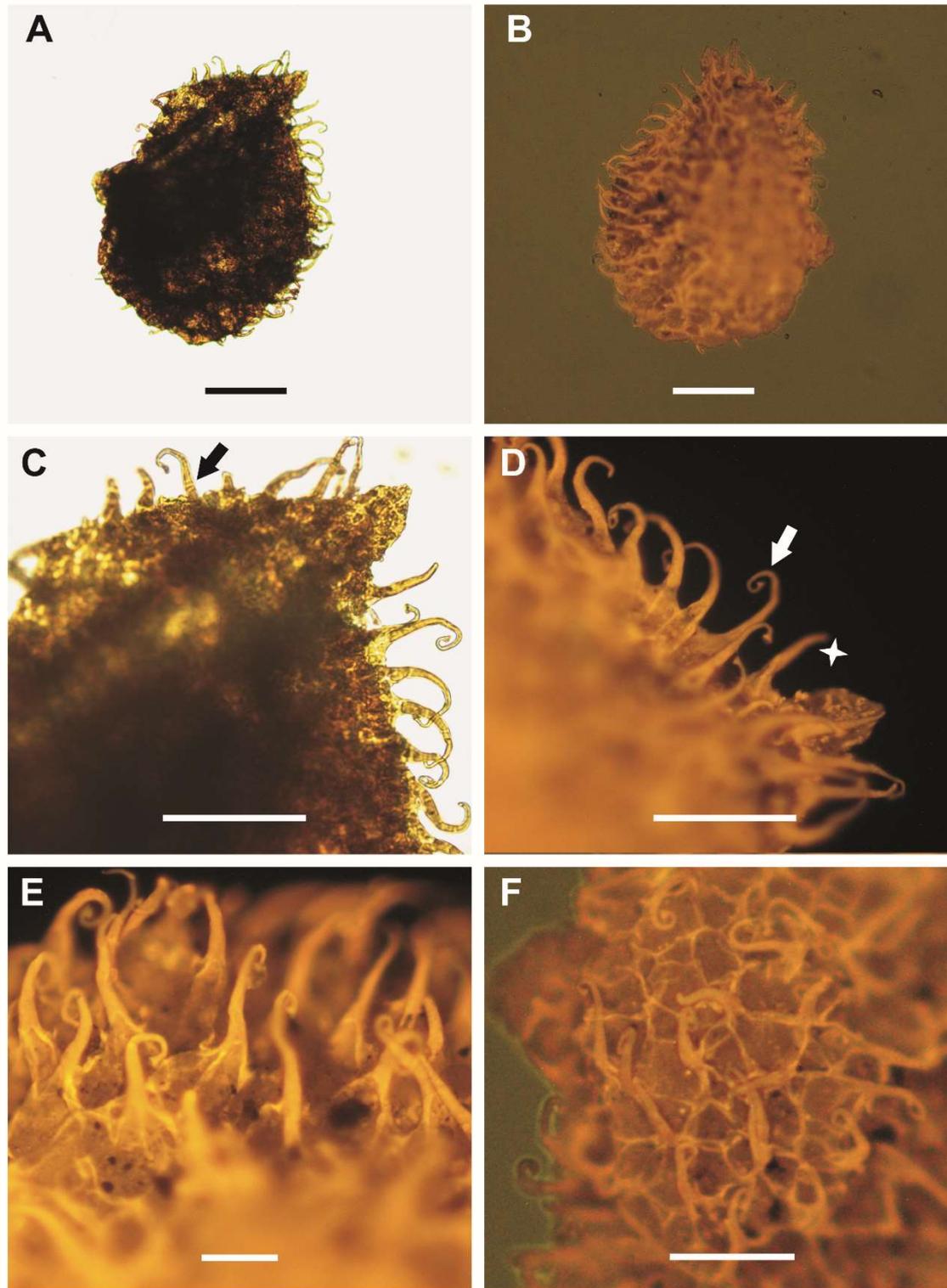


Figura 4.17 - cf. *Lagenicula crassiaculeata* Zerndt 1937. Ejemplar CICYTTP-M183. **A, C:** Megaspóra observada con MO. **B, D, E, F:** Megaspóra observada con MO de fluorescencia. **A, B.** Vista general de la megaspóra. **A:** Megaspóra comprimida lateralmente. Escala: 100 μm . **B:** Megaspóra comprimida lateralmente. Escala: 100 μm . **C-F.** Detalle de la superficie. **C:** Detalle de los procesos que por transparencia se observan huecos y con tabiques transversales localizados a diferentes alturas (flecha). Escala: 50 μm . **D:** Los procesos presentan base ancha, algunos con un extremo apical adelgazado que termina en forma de embudo (flecha) y otros sin embudo apical (estrella). Escala: 50 μm . **E:** Detalle de los procesos que se observan adelgazados y ramificados en su base. Escala: 20 μm . **F:** Retículo, formado por la ramificación de la base de los procesos, con lúmenes heterogéneos. Escala: 50 μm .

Figura 4.18

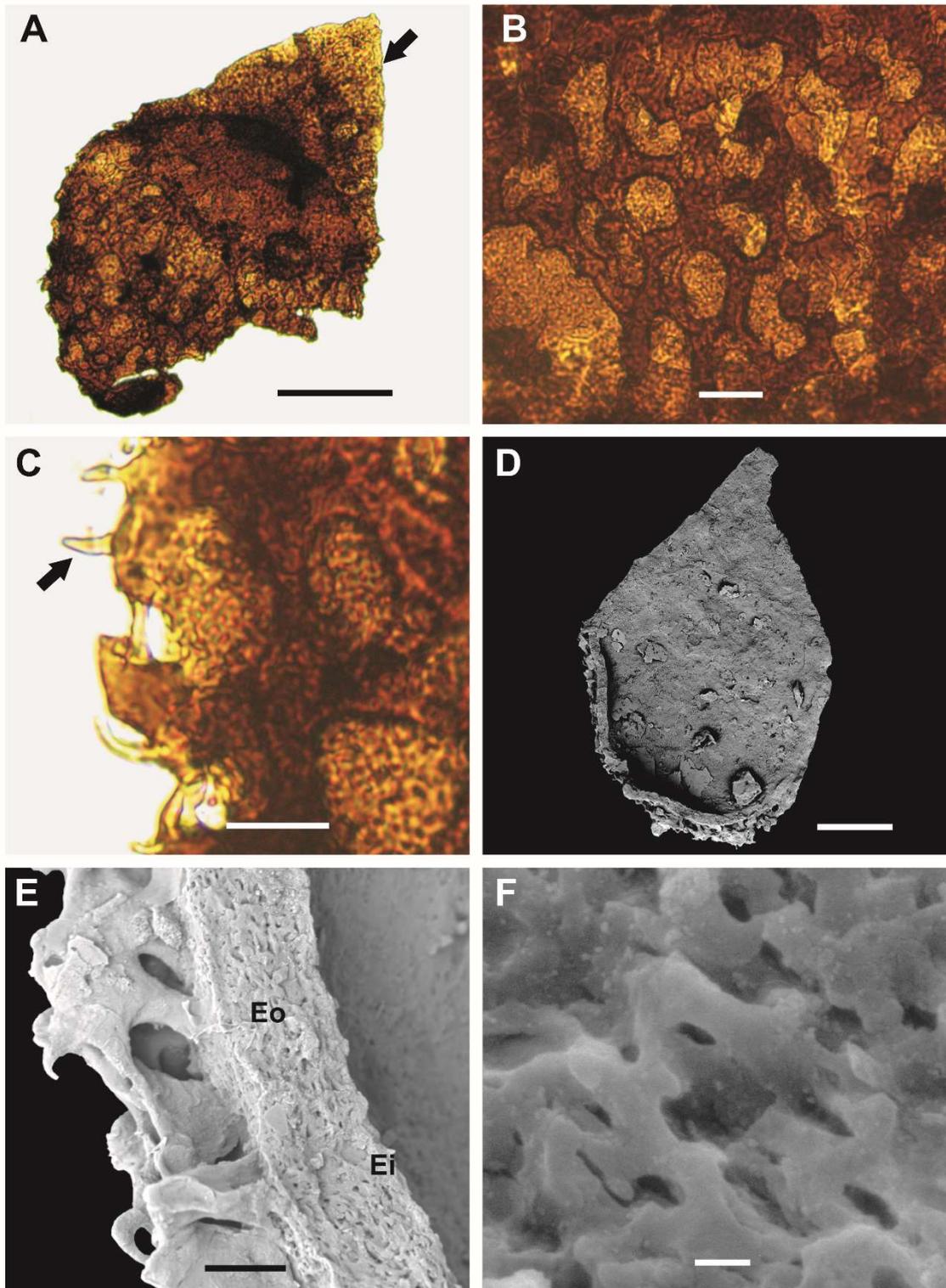


Figura 4.18 - *Lagenicula devonica* Chaloner 1959. A, B, C: Megaspora observada con MO. **D, E, F:** Megaspora observada con MEB. **A:** Ejemplar CICYTTP-M160. Megaspora comprimida lateralmente con gula bien desarrollada, con verrugas en su superficie (flecha), y curvatura perfecta bien definida. Escala: 100 μm . **B, C.** Detalle de la superficie del cuerpo de la megaspora. Ejemplar CICYTTP-M175. **B:** Muros conformando un retículo bien definido con lúmenes heterogéneos. Escala: 20 μm . **C:** Detalle de los muros donde se observan espinas de extremo apical curvo (flecha). Escala: 10 μm . **D-F.** Fractura en una megaspora. Ejemplar CICYTTP-M175. **D:** Fractura a nivel del cuerpo en una megaspora comprimida lateralmente. Escala: 100 μm . **E:** Pared de la megaspora donde se observa la ornamentación (retículo) formado por cordones arreglados en diferentes direcciones, algunos se ubican perpendiculares y otros tangenciales con respecto a la superficie de la megaspora, y sobre éste espinas de extremo apical curvo. También se observa el exosporio externo (Eo), el cual consiste de una malla tridimensional, y el interno (Ei) de menor espesor y mucho más compacto. Escala: 10 μm . **F:** Detalle del exosporio externo donde se observan los cordones ubicados en diferentes direcciones fusionados formando una red tridimensional. Escala: 1 μm .

Figura 4.19

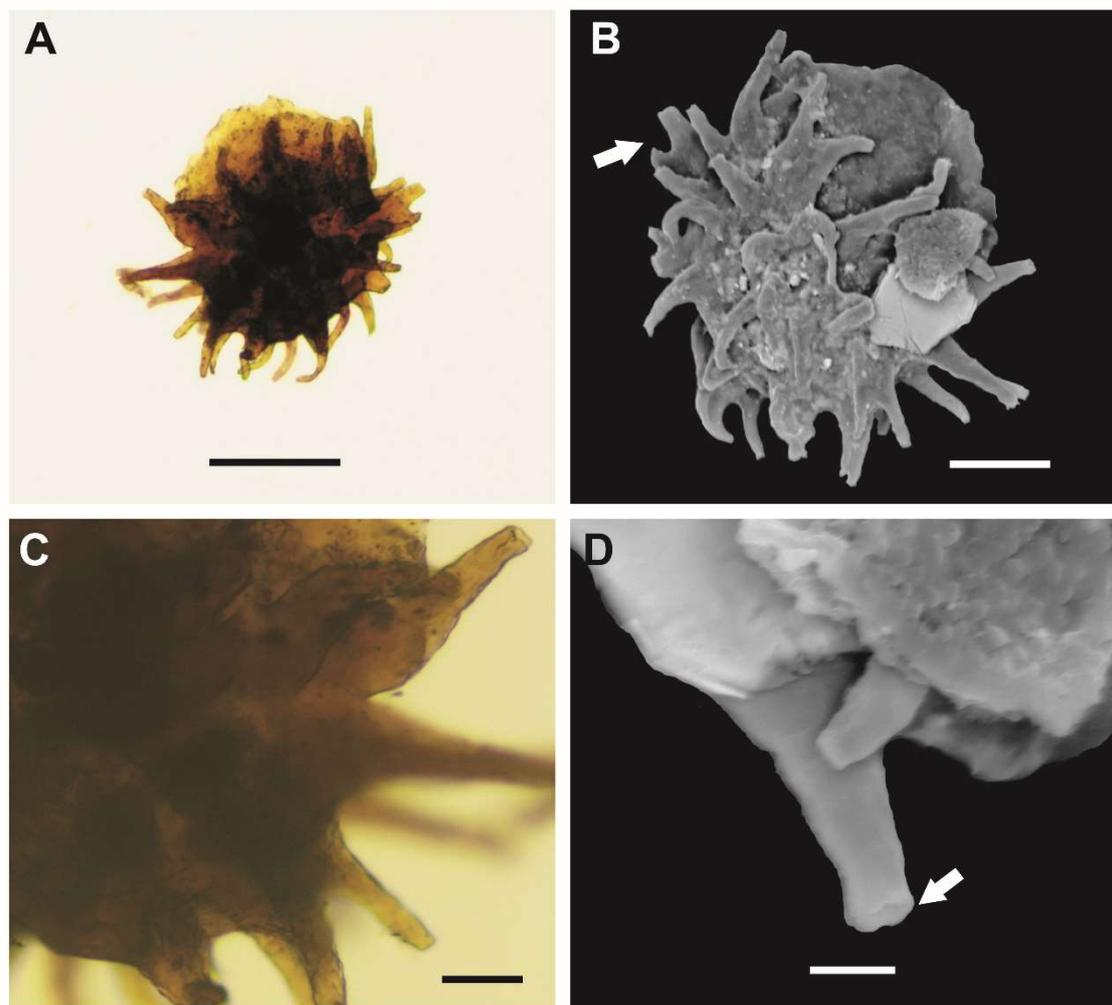


Figura 4.19 - cf. *Lagenicula hirsutoidea* Dijkstra y Piérart 1957. Ejemplar CICYTTP-M58. **A, C:** Megaspóra observada con MO. **B, D:** Megaspóra observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspóra. **A:** Megaspóra comprimida lateralmente con cuerpo esferoidal, gula proximal y una curvatura perfecta bien definida por la diferenciación de ornamentación entre la gula y el cuerpo. Escala: 100 μm . **B:** Se observa que la gula carece de ornamentación y el cuerpo presenta procesos, densamente distribuidos, que pueden estar lateralmente fusionados (flecha). Escala: 50 μm . **C, D.** Detalle de la ornamentación del cuerpo de la megaspóra. **C:** Procesos de base ancha, huecos y ápice romo. Escala: 20 μm . **D:** Detalle de los procesos donde se observa claramente que son huecos (flecha). Escala: 10 μm .

Figura 4.20

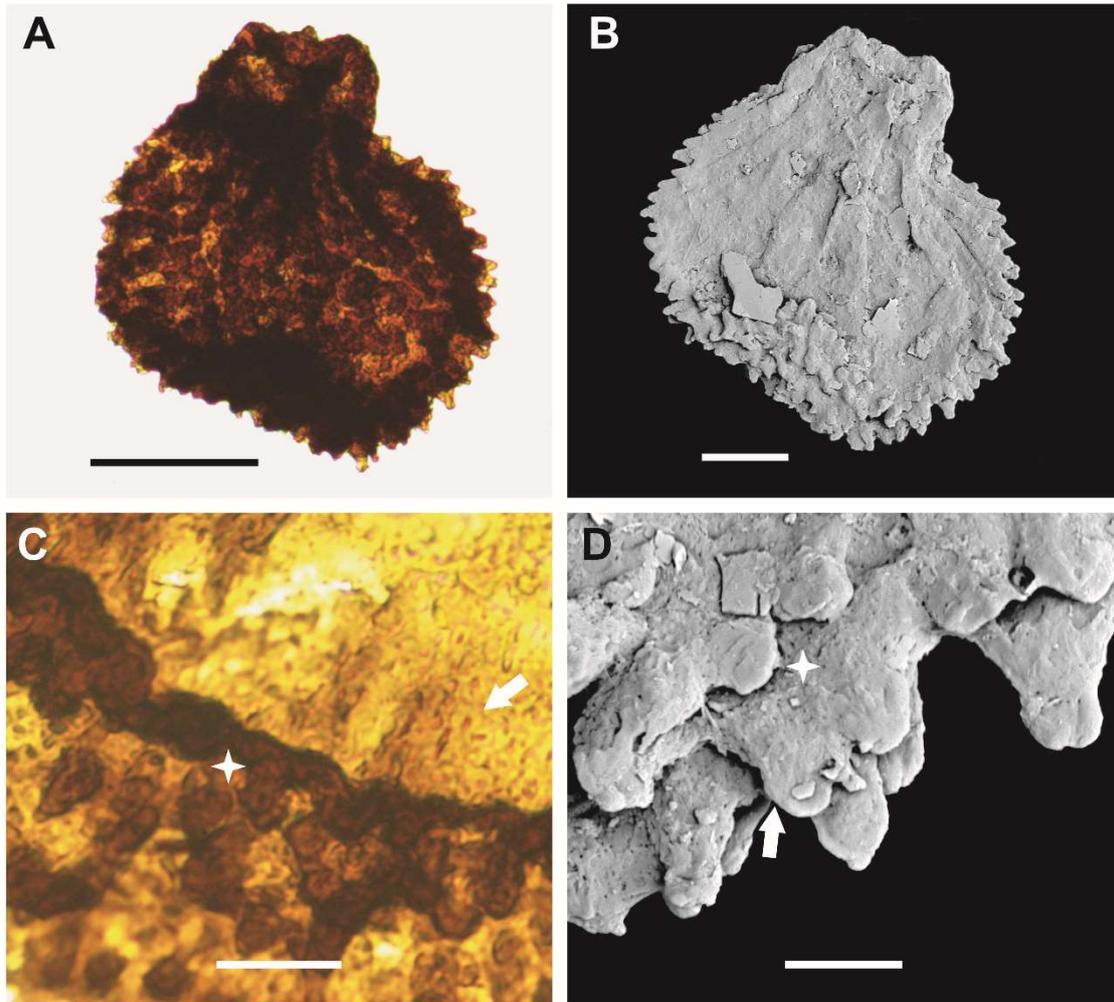


Figura 4.20 - *Lagenicula illizii* (Candilier, Coquel, y Loboziak, 1982) **comb. nov.** **A, C:** Megaspora observada con MO. **B, D:** Megaspora observada con MEB. **A, B.** Ejemplar CICYTTP-M90. Vista general de la megaspora. **A:** Megaspora comprimida lateralmente con cuerpo esferoidal y gula proximal. Escala: 100 μm . **B:** Megaspora comprimida lateralmente. Escala: 50 μm . **C, D.** Detalle de la ornamentación de la megaspora. **C:** Ejemplar CICYTTP-M199. Ornamentación de la gula está representada por espinas (flecha) mientras que la del cuerpo está compuesta por elementos esculturales robustos lateralmente fusionados a nivel de la curvatura de la megaspora (estrella). Escala: 20 μm . **D:** Ejemplar CICYTTP-M90. Detalle de los procesos del cuerpo, los cuales son de base ancha y se estrechan hacia el ápice, el cual se puede observar como, puntiagudo o redondeado. Algunos de estos elementos esculturales se encuentran lateralmente fusionados formando crestas (flecha). Entre estos elementos esculturales y en su porción basal, se observan perforaciones como ornamentación de base (estrella) Escala: 10 μm .

Figura 4.21

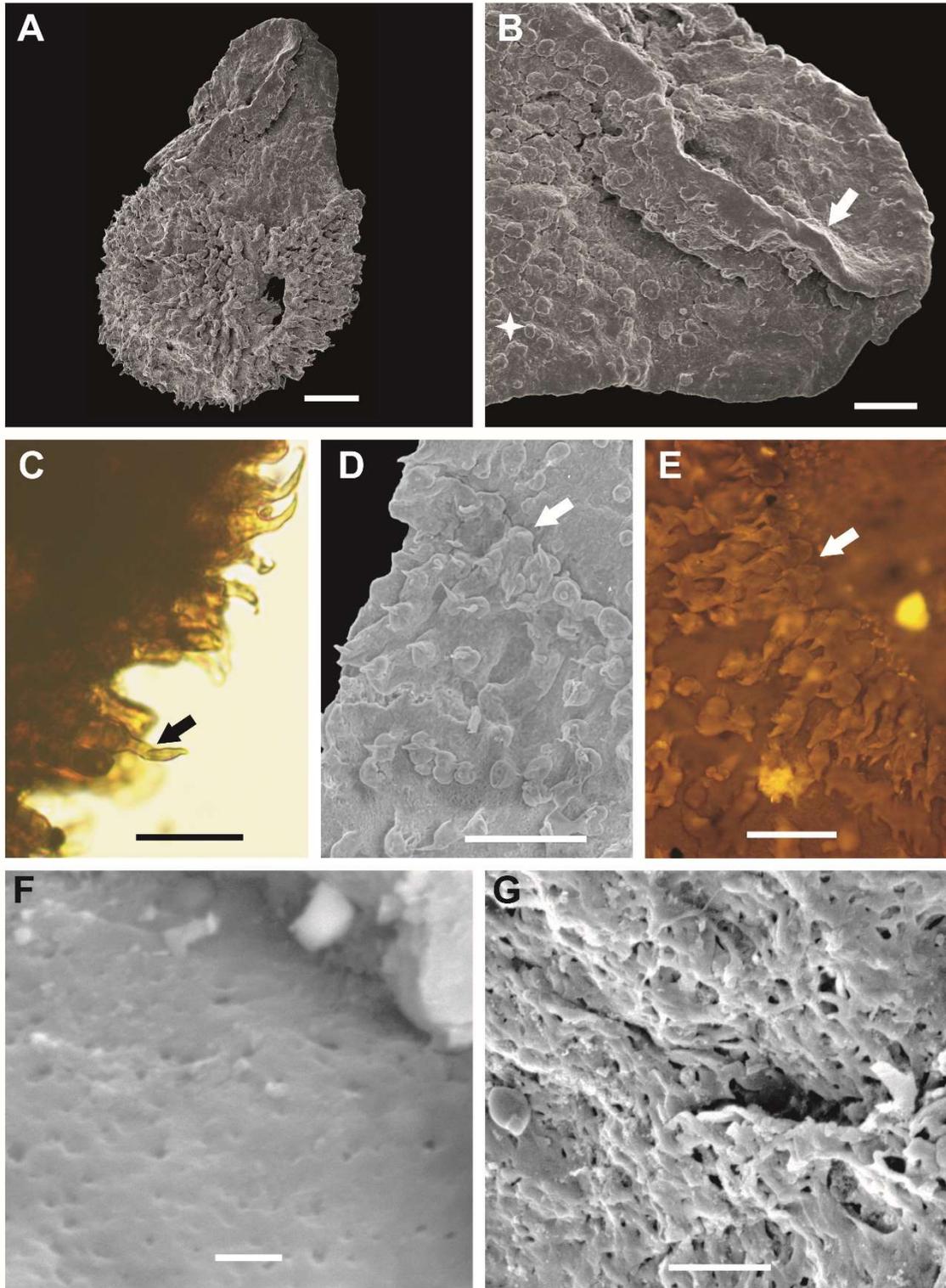


Figura 4.21 - *Lagenicula magna* (Chi y Hills, 1976) comb. nov. C: Megaspore observada con MO. **E:** Megaspore observada con MO de fluorescencia. **A, B, D, F, G:** Megaspore observada con MEB. **A:** Ejemplar CICYTTP-M 162. Megaspore comprimida lateralmente donde se distingue el cuerpo, la gula y la curvatura perfecta. Escala: 50 μm . **B-F.** Detalle de la superficie. **B:** Ejemplar CICYTTP-M 162. Gula donde se observan los labios de las lesuras (flecha) y la ornamentación del tipo verrucosa. Algunas verrugas se encuentran fusionadas (estrella). Escala: 20 μm . **C:** Ejemplar CICYTTP-M 162. Detalle de los procesos complejos del cuerpo de la espore, formada por una base bulbosa y una proyección internamente tabicada (flecha) con ápice agudo curvado. Escala: 20 μm . **D:** Ejemplar CICYTTP-M 428. Procesos complejos y detalle de la superficie de la curvatura perfecta (flecha). Escala: 30 μm . **E:** Ejemplar CICYTTP-M 144. Procesos complejos, ubicados en la curvatura perfecta, con sus bases lateralmente fusionadas (flecha). Escala: 20 μm . **F:** Ejemplar CICYTTP-M 162. Detalle de la superficie del cuerpo de la megaspore donde se observan perforaciones que corresponden a la ornamentación de base. Escala: 2 μm . **G:** Ejemplar CICYTTP-M 136. Detalle de una megaspore fracturada donde se observa la capa más externa del exosporio la cual consiste de cordones fusionados que se fusionan en una red tridimensional que delimitan espacios heterogéneos de diversos diámetros y dispuestos en diferentes niveles con distintas orientaciones. Escala: 2 μm .

Figura 4.22

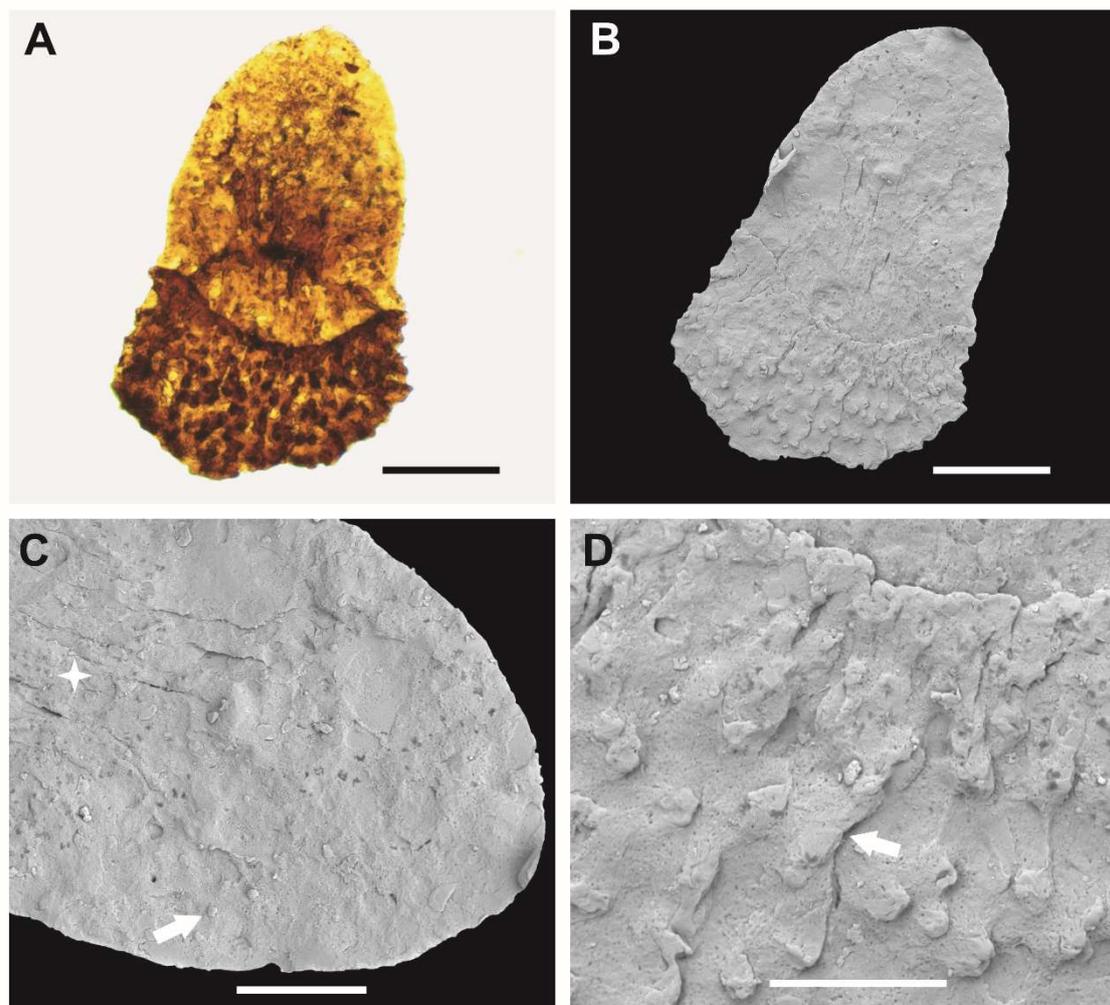


Figura 4.22 - *Lagenicula media* (Chi y Hills, 1976) **comb. nov.** Ejemplar CICYTTP-M123. **A:** Megaspóra observada con MO. **B, C, D:** Megaspóra observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspóra. **A:** Megaspóra comprimida lateralmente con cuerpo esferoidal, gula bien desarrollada y curvatura perfecta bien definida. Escala: 100 μm . **B:** Megaspóra comprimida lateralmente. Escala: 100 μm . **C, D.** Detalle de la ornamentación de la megaspóra. **C:** Verrugas (flecha) dispersas en la gula. Se observa, además, pliegues dispuestos radialmente (estrella) que inician en la porción media de la gula. Escala: 50 μm . **D:** Verrugas presentes en el cuerpo, las cuales pueden fusionarse lateralmente formando crestas con una marcada distribución radial (flecha). Se observan perforaciones en toda la superficie de la megaspóra a modo de ornamentación de base. Escala: 20 μm .

Figura 4.23

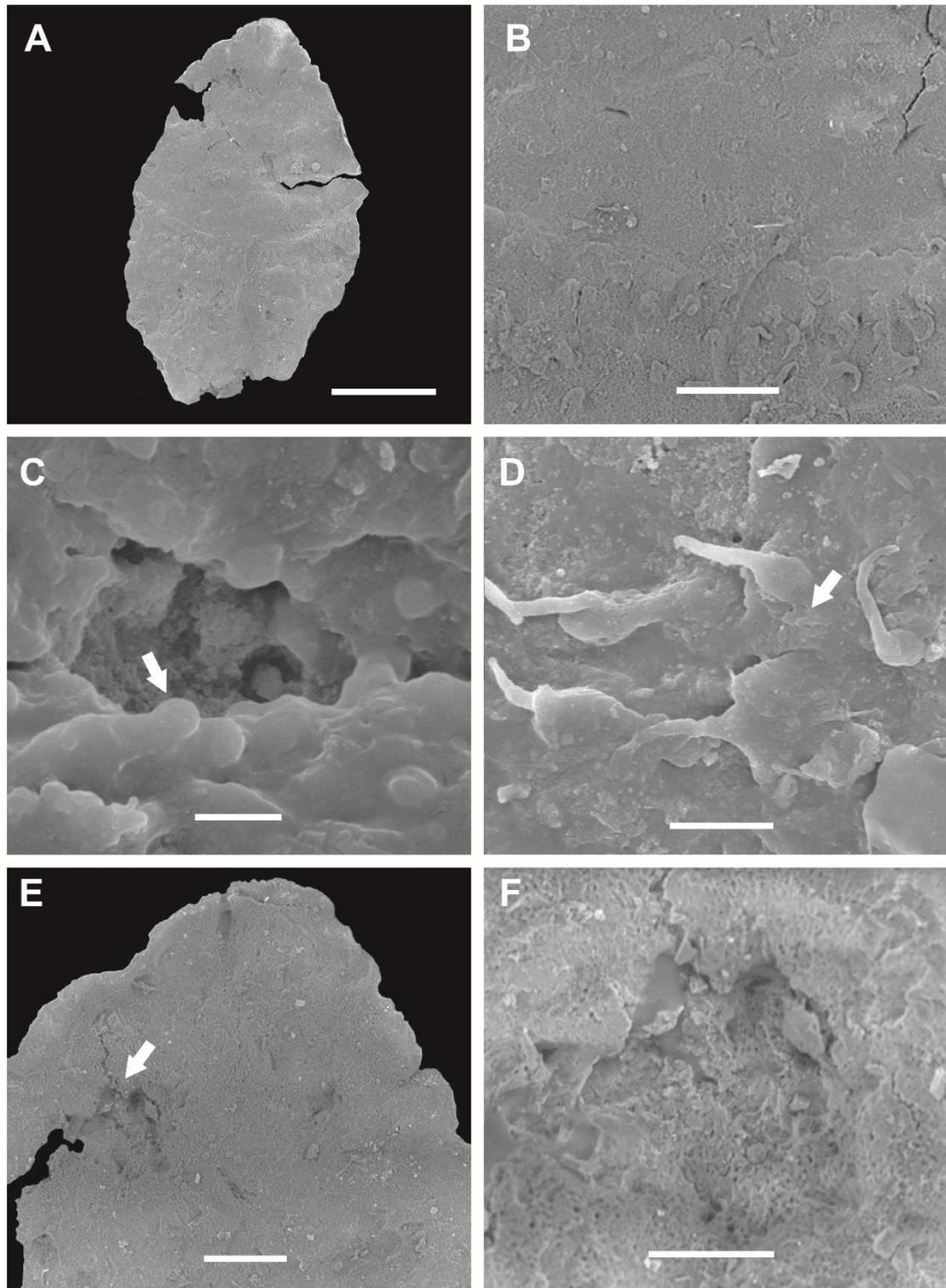


Figura 4.23 - *Lagenicula microechinata* Hills, Hyslop, Braman, y Lloyd, 1984.

A, B, C, D, E, F: Megaspóra observada con MEB. **A:** Ejemplar CICYTTP-M423. Megaspóra comprimida lateralmente con cuerpo esferoidal, gula proximal y una curvatura perfecta bien definida. Escala: 100 μm . **B-D.** Detalle de la superficie de la megaspóra. **B:** Ejemplar CICYTTP-M423. Detalle de la curvatura perfecta donde se observa la diferenciación de ornamentación entre la gula y el resto del cuerpo. Escala: 20 μm . **C:** Ejemplar CICYTTP-M134. Verrugas (flecha) de tamaño reducido y contorno circular dispersas en la gula. Escala: 5 μm . **D:** Ejemplar CICYTTP-M134. Espinas de base ancha presentes en el resto del cuerpo. Se observa, además, una ornamentación de base representada por perforaciones (flecha). Escala: 5 μm . **E, F.** Detalle de la fractura de una megaspóra. Ejemplar CICYTTP-M423. **E:** Megaspóra fracturada a nivel de la gula donde puede observarse la capa más externa del exosporio (flecha). Escala: 20 μm . **F:** Detalle de la foto E, donde se observa el exosporio constituido por cordones que se fusionan conformando una estructura de tipo reticulada y esponjosa. Escala: 10 μm .

Figura 4.24

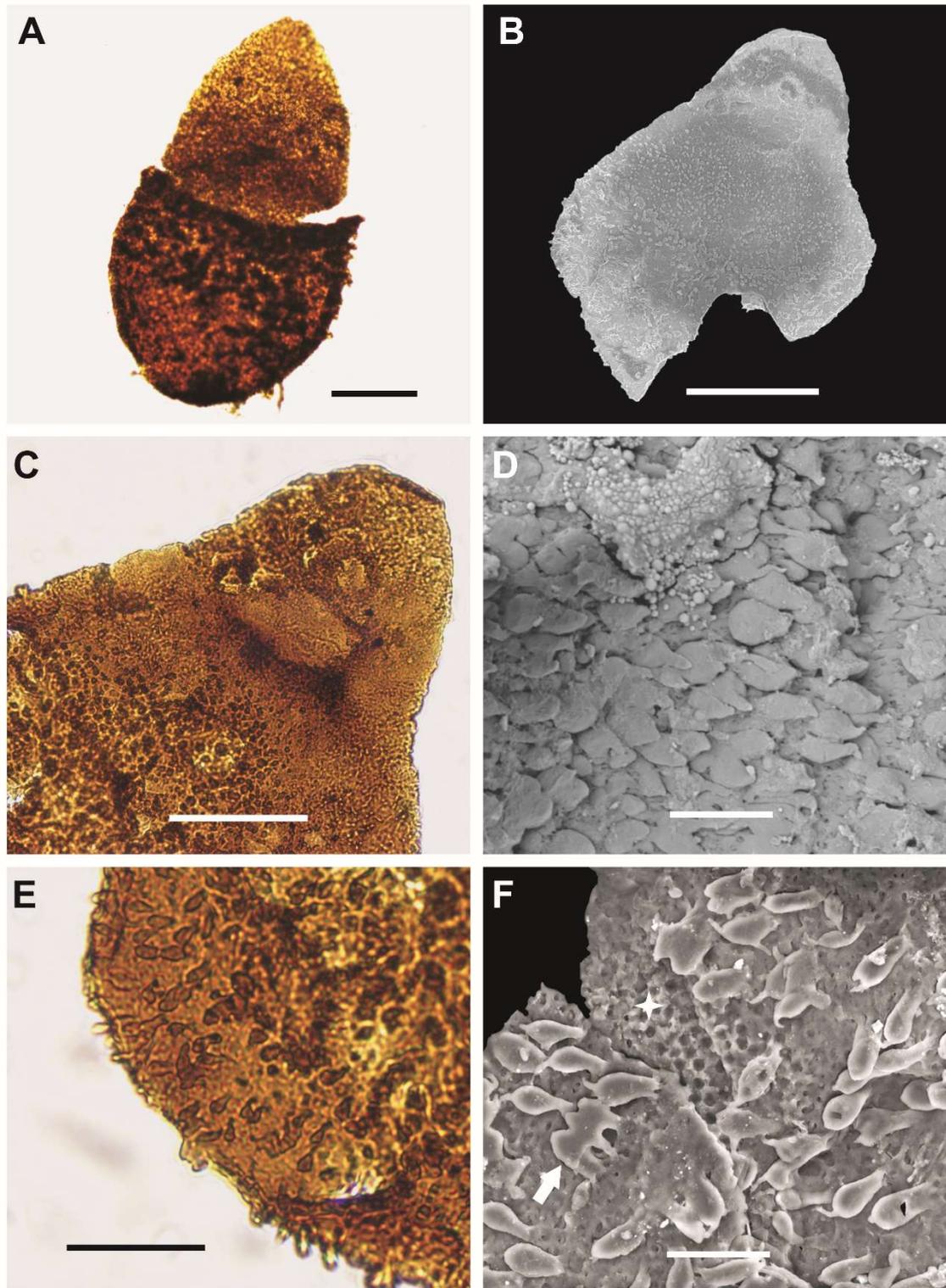


Figura 4.24 - *Lagenicula* sp. nov. **A, C, E:** Megaspóra observada con MO. **B, D, F:** Megaspóra observada con MEB. **A, B.** Vista general de la megaspóra. **A:** Megaspóra comprimida lateralmente con gula bien desarrollada y curvatura perfecta bien definida. Escala: 100 μm . **B:** Megaspóra comprimida lateralmente. Escala: 100 μm . **C-F.** Detalle de la superficie. **C:** Ornamentación de la gula representada por conos densamente distribuidos en el área cercana a la curvatura. Escala: 20 μm . **D:** Detalle de los conos de ápice corto y agudo, y base de contorno esferoidal presentes en la gula. Escala: 10 μm . **E:** Ornamentación del cuerpo representada por clavas con una espina apical. Escala: 20 μm . **F:** Detalle de las clavas, donde en algunos casos, las porciones más amplias de las mismas se hallan fusionadas lateralmente (flecha). Además, se observa una ornamentación de base de tipo reticulada con espacios heterogéneos dando lugar a una estructura cerrada y densa (estrella). Escala: 10 μm .

DISCUSIÓN

Afinidad botánica

Género polifilético

Grandispora es un morfogénero atribuido a las licofitas o progimnospermas por su morfología y fue hallado en estructuras reproductivas de helechos (Filicopsida, Zygopteridales), dado que la diversificación de taxones heterosporados durante el Devónico no se limita a un único grupo taxonómico (Steemans et al. 2011, 2012). Wellman y Gensel (2004) describen esporas referidas como *Grandispora macrotuberculata* (Arkhangelskaya) McGregor 1973 y *G. douglastownense* McGregor 1973, obtenidas de esporangios de la enigmática planta *Oocampsa catheta* Andrews et al., del Devónico Temprano de Canadá. Aunque todavía se sabe poco sobre la ultraestructura de este grupo de mega-microsporas, Zavialova y Turnau (2012) describen un exosporio similar al de muchas megasporas de licofitas fósiles y actuales, asumiendo que este género podría tener dicha afinidad.

Si bien no fue posible realizar un estudio de la ultraestructura de la pared (MET) de las especies de *Grandispora* recuperadas en este trabajo, la morfología general es consistente con la revelada por los estudios realizados por Zavialova y Turnau (2012), lo cual apoya su posible afinidad licofítica para registros del Devónico Medio y Tardío, pero también concuerda dicha morfología con las esporas de *Oocampsa catheta* Andrews et al., considerada intermedia entre Trimerophyta y Progimnosperma por Wellman y Gensel (2004).

Posible afinidad Licofita

Las megasporas con procesos furcados halladas en esta tesis corresponden principalmente a varias morfoespecies de los géneros *Hystricosporites* y *Ancyrospora*. Dado que estos tipos de procesos furcados han sido registrados en diversos géneros de esporas del Devónico, es probable que estas megasporas sean polifiléticas y hayan surgido a través de homoplasia, producidas por diferentes linajes de plantas que potencialmente no están estrechamente relacionadas filogenéticamente (Wellman 2002). Hasta la fecha no hay registros *in situ* de *Hystricosporites* o *Ancyrospora* y, en consecuencia, las afinidades botánicas de las plantas que las producen siguen siendo especulativas (Wellman 2002). En esta tesis no se observó la presencia de *Nikitinsporites* Chaloner 1959, morfogénero creado para ubicar megasporas de morfología semejante a las formas recuperadas de megasporangios de la licofita fósil *Kryshstofovichia africana* (Nikitin 1934) del Devónico Tardío de Rusia (Allen 1980). Jansonius y Hills (1976) y Taylor et al. (1980) consideran que *Nikitinsporites* es muy similar a *Hystricosporites*, diferenciándose la primera sólo en la presencia de una constricción en la parte distal del proceso justo antes de la bifurcación en forma de ancla, y en la ausencia de costillas radiales que se observan en algunas especies de *Hystricosporites*.

Existen pocos trabajos sobre ultraestructura de la pared en especies del género *Ancyrospora* e *Hystricosporites* (e.g., Wellman 2002, Scott y Hemsley 1992). Según Wellman (2002), quien realizó un estudio morfológico detallado de la estructura y ultraestructura de dos especies de *Ancyrospora*, la ultraestructura y la interpretación del desarrollo de la pared de este género comparte estrechas similitudes con esporas de licofitas (*Borysthenostrobus*

mirandus Ishchenko y Semenova y *Krishtofovichia africana* Nikitin). Esta afinidad fue sugerida también por Marshall (2000), quien vinculó la relativa abundancia de esporas de *Ancyrospora* en estratos conteniendo restos de la licofita *Thursophyton*.

En esta tesis, sólo los *Hystricosporites* han sido descritos a nivel de su estructura, la cual está formada principalmente por un exosporio claramente esponjoso similar al descrito por Scott y Hemsley (1992). Según Wellman (2002), quien estudió la ultraestructura de especies de *Ancyrospora*, los procesos furcados no están formados por esta estructura esponjosa, coincidiendo con los procesos descritos en esta tesis, los cuales son en su mayoría macizos. Además, estos autores plantean que este tipo de ultraestructura es muy similar a la presente en especies de licofitas actuales, lo cual también concuerda con los resultados presentados en esta tesis, y confirma dicha afinidad botánica.

Licofita, Lepidocarpaceae

Las megasporas guladas son asignadas a las Lepidocarpaceae (Balme 1995), es decir a licópsidas arborescentes heterosporadas. Estudios previos sobre megasporas con gula sugieren que podrían derivar casi exclusivamente de esta familia (Arioli et al. 2007), la cual es considerada como gran formadora de bosques diversos y complejos, no sólo evidenciado por la preservación de bosques de licópsidas en el Pennsylvaniano (DiMichele et al. 2007) y Mississippiano (Bell 1960), sino también por la diversidad morfológica hallada en

asociaciones de megasporas con gula (Glasspool y Scott 2005, Arioli et al. 2007, Wellman et al. 2009).

Según Glasspool et al. (2000), en lo que respecta a la ultraestructura de las megasporas guladas, el exosporio se divide en una capa externa, intermedia, interna y una lámina basal, mientras que para Arioli et al. (2007) y Wellman et al. (2009), el exosporio presenta una capa externa y otra interna. En las megasporas estudiadas en esta tesis, se observó principalmente la capa más externa del exosporio, la cual se encontraba compuesta por una red tridimensional de cordones fusionados dando apariencia de una estructura esponjosa. Esta estructura de pared y la presencia de una gula característica del grupo, demuestra la estrecha relación filogenética con licofitas arborescentes heterosporadas de la familia Lepidocarpaceae.

Dentro del linaje Licofita se plantea que la heterosporía habría evolucionado una vez (Bateman y Di Michele 1994), es decir, un grupo monofilético de licofitas heterosporadas podría haber heredado el modo de formación de la pared de las megasporas, el cual evolucionó a partir de una simple modificación del proceso de desarrollo básico de esporas homosporadas (Arioli et al. 2007). Este modo de formación de la pared en las megasporas y, por lo tanto, su ultraestructura persistió relativamente sin cambios (estasis) desde aquellas guladas (Wellman et al. 2009) hasta las licofitas heterosporadas actuales (Arioli et al. 2007, Tryon 1986). Según Arioli et al. (2007), esta estasis sólo estaría presente en las Selaginellaceae Willk. Sin embargo, la estasis se ha observado también en la estructura de la pared de Isoetaceae Reichenb, mientras que la porción más externa presentaría una estructura variable con la capacidad de diferenciarse en respuesta a factores

externos, lo que permite adaptaciones a condiciones ambientales especiales (Tryon 1986).

Numerosas megasporas fósiles asignadas a licofitas presentan similitudes en su ultraestructura con las Isoetales (Wellman 2002). Este es el caso de las megasporas estudiadas en esta tesis, las cuales presentan un exosporio de estructura esponjosa que coincide con el esquema general descrito por Lugardon et al. (2000) para las licofitas actuales. Además, se reconoció un arreglo o disposición estructural de elementos de la esporodermis similar a los descritos en las especies actuales de *Isoetes* L., el cual presenta una red tridimensional de cordones fusionados formando espacios heterogéneos (Macluf et al. 2003). La propuesta de Tryon (1986) sobre la estasis en la estructura de la pared de las megasporas queda claramente evidenciada en esta tesis, dado que el exosporio de las megasporas estudiadas y el exosporio de las Isoetales actuales fueron muy similares, lo que demuestra que la estructura de las megasporas se ha mantenido estable a lo largo del tiempo. La estabilidad en el modo de la formación de la pared de las Licofitas resulta ser el fenómeno más interesante dentro de la evolución de las mismas ya que podría permitir entender aún más la progresión morfológica desde la homosporía a la heterosporía. Por esta razón, como trabajo a futuro, analizaremos las megasporas halladas con microscopía electrónica de transmisión a fin de poder describir en detalle la ultraestructura de la pared de estas megasporas y por ende brindar nueva evidencia sobre la posible afinidad botánica y evolución de las mismas.

Progimnosperma, Archaeopteridales

El género *Biharisporites* incluye varias especies dispersas que han sido descritas desde el Devónico hasta el Cretácico por lo que puede relacionarse con diversos grupos de plantas (Turnau et al. 2009). Según Balme (1995) algunas especies del Pérmico, como la especie tipo *B. spinosus* (Singh) Potonié, tendrían afinidad con las licópsidas, mientras que aquellos *Biharisporites* hallados en el Devónico serían vinculados con progimnospermas del orden Archaeopteridales basado en registros de megasporas descubiertas en estructuras reproductivas preservadas en conexión orgánica del género *Archaeopteris* (Arnold 1939, Pettitt 1965, Turnau et al. 2009). El género *Contagisporites* también fue hallado en Archaeopteridales (Allen 1980, Marshall 1996), como *Archaeopteris halliana* y *A. macilenta* (Phillips et al. 1972). Según Turnau et al. (2009), *Contagisporites* correspondería a esporas maduras de las Archaeopteridales mientras que *Biharisporites* a las inmaduras (Steemans et al. 2011).

Las especies de dichos géneros estudiadas en esta tesis fueron obtenidas de rocas del Mississippiano inferior. Como fue mencionado en el Capítulo 2, el ciclo sedimentario del Mississippiano se depositó en discordancia sobre rocas del Devónico, por ello, estas especies forman parte del conjunto de palinomorfos re TRABAJADOS de rocas del Devónico Medio-Superior por procesos tectónicos vinculados con la Fase Chánica (Starck et al. 1993, Di Pasquo y Azcuy 1997). Por esta razón también, se registra una falta de depósitos principalmente del Famenniano en Bolivia (Di Pasquo et al. 2009a), a la vez que son escasos los yacimientos de plantas fósiles del Eifeliano-Frasniano debido a que predominaron ambientes de depositación marina, confirmado por asociaciones

palinológicas conteniendo variable frecuencia y diversidad tanto del microplancton de origen marino como del componente transportado de ambientes terrestres compuesto por esporas y fitoclastos y en menor grado, algas de agua dulce (e.g. Di Pasquo et al. 2015b, 2019a, 2019b, Noetinger et al. 2018, y referencias en dichos trabajos).

Pese a no contar todavía con un estudio detallado de la ultraestructura de la pared de las especies de *Biharisporites*, las especies de ambos géneros permiten sugerir la existencia de Archaeopteridales entre el Givetiano y Famenniano de Bolivia y norte de Argentina.

Estas Archaeopteridales habrían sido el grupo de plantas, dentro del linaje de las Progimnospermas, donde se originó la heterosporía, dado que su precursor, las Aneurophytales, habrían sido plantas homosporadas (Marshall 1996). Se considera que este linaje habría dado origen a las plantas con semillas (Taylor et al. 2009) aunque la progresión morfológica desde la homosporía a la heterosporía y finalmente a la semilla sigue en continuo debate (e.g., Chaloner y Pettit 1987, Marshall 1996, Petersen y Burd 2017).

Bioestratigrafía

A partir de los diferentes niveles estudiados de rocas del Devónico y Carbonífero, se obtuvieron megasporas correspondientes a los géneros: *Biharisporites*, *Contagisporites*, *Grandispora*, *Lagenicula*, *Hystricosporites* y *Ancyrospora*, algunos de los cuales tienen rangos estratigráficos cortos (e.g.,

Grandispora) mientras otros tienen un rango estratigráfico mucho más extenso (e.g., *Lagenicula*).

El género *Biharisporites* es comúnmente encontrado como megasporas dispersas en el Devónico Medio-Tardío (Allen 1980), sin embargo, es un taxón de amplia distribución estratigráfica dado que numerosas especies dispersas, desde el Devónico hasta el Cretácico han sido incluidas en este género (Turnau et al. 2009). En lo que respecta al Paleozoico, han sido descritas, por ejemplo, en asociaciones devónicas (e.g., Chi y Hills 1976, Steemans et al. 2011), carboníferas (e.g., Braman y Hills 1980) e incluso pérmicas (e.g., Glasspool et al. 2003). En esta tesis, las dos especies estudiadas, *B. arcticus* y *B. lugardonii*, fueron recuperadas de niveles palinológicos de la Formación Toregua en el Pozo Manuripi X-1, asignados al Tournaisiano medio-tardío basado en el registro de especies autóctonas, mientras que en las mismas asociaciones se reconocen diversos grupos de palinomorfos (acritarcas, prasinofitas, quitinozoarios, esporas) cuyos rangos son exclusivos o restringidos al Devónico indican la presencia de material re TRABAJADO (Di Pasquo et al. 2015a, 2019b). Dado que las citadas especies fueron documentadas en el Devónico Tardío de Canadá y Devónico Medio de Libia, respectivamente (Chi y Hills 1976, Steemans et al. 2011), sumado a la escasa (un ejemplar de cada especie) cantidad de ejemplares encontrados, se interpreta forman parte del conjunto de palinomorfos re TRABAJADOS del Devónico incorporados en depósitos del Carbonífero Inferior.

El género *Contagisporites* ha sido encontrado en asociaciones del Givetiano tardío y Frasniano (e.g., McGregor 1981, Grey 1991, Turnau y Racki 1999, Arkhangelskaya y Turnau 2003, Antonelli y Ottone 2006, Grahn et al.

2013, Noetinger 2015, Di Pasquo et al. 2015b). En esta tesis, la única especie estudiada correspondiente a este género (*C. optimus*) fue también recuperada de la Formación Toregua en el Pozo Manuripi X-1, y su presencia en rocas carboníferas se debe probablemente al retrabajo de rocas devónicas.

El género *Grandispora* comprende micro- megasporas y es muy común dentro de asociaciones del Emsiano-Fameniano, siendo algunas de sus especies utilizadas como indicadoras de diferentes zonas, por lo que son muy importantes para realizar correlaciones (Higgs et al. 2000). Las diferentes especies de *Grandispora* estudiadas en esta tesis fueron halladas en depósitos del Devónico: Formación Tomachi de edad Givetiano-Fameniano temprano, Formación Iquiri de edad Frasniano-Fameniano temprano y Formación Los Monos del Eifeliano-Givetiano-Frasniano temprano de Bolivia, y Formación Pescado de edad Pragiano-Emsiano de Argentina. Por su parte, las mismas especies halladas en depósitos del Carbonífero Inferior, Formaciones Toregua y Kaka, cuyo rango estratigráfico es exclusivamente Devónico, son consideradas parte del conjunto de palinomorfos retrabajados, como fuera interpretado en estudios previos en sucesiones del Mississippiano y Pennsylvaniano de Bolivia y norte Argentina (Di Pasquo y Azcuy 1997, Di Pasquo 2003, 2007a, 2007b, 2009, Streel et al. 2012, Di Pasquo et al. 2015a, 2019a).

Las megasporas con procesos furcados son un elemento importante y conspicuo dentro de las asociaciones del Devónico Medio y Superior (Wellman 2002). En especial, las especies de los géneros *Hystricosporites* y *Ancyrospora* aparecen hacia fines del Devónico Temprano, aumentando rápidamente en importancia y dominando en términos de abundancia y diversidad en el

Devónico Medio a Superior, hasta que disminuyen rápidamente y desaparecen en el límite Devónico-Carbonífero (Wellman 2002). Las megasporas con procesos furcados estudiadas en esta tesis (*Hystricosporites* y *Ancyrospora*) fueron halladas tanto en depósitos del Devónico: Formación Tomachi de edad Frasniano y Formación Iquiri de edad Frasniano-Fameniano temprano de Bolivia, como del Carbonífero: Formación Toregua y Formación Kaka. Como se indicó arriba, la presencia de este tipo de megasporas devónicas en depósitos Carboníferos de Bolivia y Argentina es interpretada como parte del material retrabajado.

Las megasporas con gula aparecen en el Devónico, específicamente en el Frasniano (Chaloner 1967). Sin embargo, algunos géneros como *Lagenicula* comienzan a ser más abundantes en el Mississippiano para convertirse en dominantes durante el Pennsylvaniano (Scott y Hemsley 1996). En esta tesis, todas las megasporas guladas estudiadas fueron halladas en depósitos del Mississippiano. A nivel mundial son aún escasos los registros de megasporas del Tournaisiano (e.g., Chaloner 1954, Winslow 1962, Mortimer et al. 1970, Hills et al. 1984, Scott y Meyer-Berthaud 1985, Hemsley et al. 1994, Glasspool et al. 2000, Glasspool y Scott 2005) y Bolivia no es la excepción, pues no se cuenta con trabajos previos sobre este tipo de megasporas para este período de tiempo. A su vez, no se conocen registros de especies de *Lagenicula* del Mississippiano en otros países de América del Sur, pero son documentadas en depósitos del Pennsylvaniano y Pérmico principalmente en Argentina y Brasil (e.g., Arai y Rösler 1984, Archangelsky et al. 1989, Cúneo et al. 1991, Ricardi-Branco et al. 2002, Amaral y Ricardi-Branco 2004, Mune et al. 2011).

CONCLUSIONES

Afinidad botánica

- ✓ El género *Grandispora* podría atribuirse a las Licópsidas dado que presentaría un exosporio similar al de muchas megasporas fósiles y actuales de dicho grupo. En esta tesis no se ha podido observar fracturas ni cortes en sección de las diferentes especies de *Grandispora*, por lo que sigue aún incierta su posible afinidad botánica. Además, este género ha sido hallado en estructuras reproductivas de helechos (Filicopsida, Zygopteridales) por lo que sería probablemente un género polifilético. A futuro, analizaremos la ultraestructura de la pared de estos ejemplares con microscopía electrónica de transmisión para poder definir su posible afinidad botánica.

- ✓ Las megasporas con procesos furcados halladas en esta tesis (*Hystricosporites* y *Ancyrospora*) podrían tener una afinidad botánica relacionada con las Lycópsidas dado que presentan un exosporio claramente esponjoso típico de este grupo de plantas.

- ✓ El género *Lagenicula* tendría afinidad botánica con las Lycópsidas, específicamente con las Lepidocarpaceae (licópsidas arborescentes heterosporadas) debido a la presencia de una gula la cual es característica del grupo y de un exosporio compuesto por una red

tridimensional de cordones fusionados que brinda una apariencia esponjosa típica de las licópsidas.

- ✓ Los géneros *Biharisporites* y *Contagisporites* tendrían afinidad botánica con las Progimnospermas del orden Archaeopteridales. Aunque esto sería solo para aquellos *Biharisporites* devónicos que además encajan en el concepto original de Potonié, no en el concepto más amplio del género. Para los *Biharisporites* no devónicos y que solo cuadran en el concepto amplio propuesto por Bhardwaj y Tiwari, su posible afinidad botánica queda indefinida.

Bioestratigrafía

- ✓ La presencia de las megasporas típicas del Devónico (i.e., *Biharisporites*, *Contagisporites*, *Grandispora*, *Hystricosporites* y *Ancyrospora*) en rocas del Carbonífero Inferior (Tournaisiano medio-tardío), se debe probablemente al retrabajo de rocas devónicas.

BIBLIOGRAFÍA

- ABDESSELAM-ROUIGHI F.F. y COQUEL R. 1997. Palynologie du Dévonien terminal-Carbonifère Inférieur dans le Sud-Est du bassin d'Illizi (Sahara algerien). Position des premières lycospores dans la série stratigraphique. *Annales de la Société géologique du Nord* 5: 47-57.
- ALLEN K.C. 1965. Lower and Middle Devonian spores of north and central Vestspitsbergen. *Palaeontology* 8: 687-748.
- ALLEN K.C. 1972. Devonian megaspores from east Greenland: their bearing on the development of certain trends. *Review of Palaeobotany and Palynology* 14: 7-17.
- ALLEN K.C. 1980. A review of in situ late Silurian and Devonian spores. *Review of Palaeobotany and Palynology* 29: 253-270.
- ALLEN K.C. y ROBSON J. 1981. Megaspores with multifurcate and bifurcate processes from Old Red Sandstone facies of Tournaisian age, from the Taff Gorge, South Glamorgan, Wales. *New Phytology* 88: 387-397.
- ALVIN K.L. 1966. Two cristate megaspores from the Lower Carboniferous of Scotland. *Palaeontology* 9: 488-491.
- AMARAL P.G.C. y RICARDI-BRANCO F. 2004. Ocorrência de megásporos no Carbonífero superior (Subgrupo Itararé) na porção ne da Bacia do Paraná, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Geociências* 34: 253-262.

- ANDREWS H.N., GENSEL P.G. y FORBES W.H. 1974. An apparently heterosporous plant from the Middle Devonian of New Brunswick. *Palaeontology* 17: 387-408.
- ANTELO B. 1983. Formación Pescado (río Iruya, Salta), su edad y correlación. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38: 118-119.
- ANTONELLI J. y OTTONE E. 2006. Palinología de coronas del Devónico y Carbonífero Superior del pozo YPF. SE. EC. X-1, El Caburé, provincia de Santiago del Estero, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 8: 111-117.
- ANZULOVICH F., SCIAMANNA S. y REINANTE S. 2005. Análisis estratigráfico y modelado de los sistemas petroleros en las Cuencas de Ucayali y Madre de Dios (Perú). *INGEPET* 5: 1-13.
- ARAI M. y RÖSLER O. 1984. Megasporos de Sao Joao do Triunfo, Paraná, Formacao Rio Bonito (Permiano). *Boletim Instituto de Geociências-Universidade de São Paulo* 15: 53-64.
- ARCHANGELSKY S., CÚNEO R. y VILLAR DE SEOANE L. 1989. Estudios sobre megasporas pérmicas argentinas. I. *Sublagenicula brasiliensis* (Dijkstra) Dybová-Jachowicz et al. *Ameghiniana* 26: 209-217.
- ARIOLI C., SERVAIS T. y WELLMAN C.H. 2004. Morphology and ultrastructure of a Lower Carboniferous megaspore: *Lagenicula variabilis* (Winslow 1962) nov. comb. *Annales de la Société Géologique du Nord* 11: 109-111.

- ARIOLI C., WELLMAN C.H., LUGARDON B. y SERVAIS T. 2007. Morphology and wall ultrastructure of the megaspore *Lagenicula (Triletes) variabilis* (Winslow 1962) Arioli et al. (2004) from the Lower Carboniferous of Ohio, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* 144: 231-248.
- ARKHANGELSKAYA A.D. y TURNAU E. 2003. New dispersed seed-megaspores from the mid-Givetian of European Russia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 127: 45-58.
- ARNOLD C.A. 1938. Note on a Lepidophyte Strobilus Containing Large Spores, from Braidwood, Illinois. *The American Midland Naturalist* 20: 709-12.
- ATTA-PETERS D. y ANAN-YORKE R. 2003. Latest Devonian and Early Carboniferous pteridophytic spores from the Sekondi group of Ghana. *Revista Española de Micropaleontología* 35: 9-27.
- AVCHIMOVITCH V., HIGGS K., LOBOZIAK S., OBUKHOVSKAYA T., STEMPIEN M. y STREEL M. 1993. Comparison of late Devonian miospore assemblages from Byelorussia and Western Europe. In *Early Carboniferous Stratigraphy, Meeting program and abstracts*.
- AZCUY C.L. 1985. Late Carboniferous paleogeography and stratigraphy of Argentina. *10° Congreso Internacional de Estratigrafía y Geología del Carbonífero (Madrid 1983)* 4: 281-293.
- AZCUY C.L., CARRIZO H.A. y CAMINOS R. 2000. Capítulo 12. Carbonífero y Pérmico de las Sierras Pampeanas, Famatina, Precordillera, Cordillera Frontal y Bloque San Rafael. En: Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina. Anales Instituto de Geología y Recursos Minerales* 26: 261-317.

- AZCUY C. y DI PASQUO M.M. 2000. Carbonífero y Pérmico de las Sierras Subandinas, Cordillera Oriental y Puna. En: Geología Argentina (Caminos, R.; coord.-ed.). Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29 239-260.
- BALME B.E. 1988. Miospores from Late Devonian (early Frasnian) strata, Carnarvon Basin, Western Australia. *Palaeontographica Abteilung B Paläophytologie* 209: 109-166.
- BALME B.E. 1995. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Review of Palaeobotany and Palynology* 87: 81-323.
- BAR P. y RIEGEL W. 1974. Les microflores des séries paléozoïques du Ghana (Afrique occidentale) et leurs relations paléofloristiques. *Sciences Géologiques, bulletins et mémoires* 27: 39-58.
- BATEMAN R.M. y DIMICHELE W.A. 1994. Heterospory: the most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom. *Biological Reviews* 69: 345-417.
- BATEMAN R.M., DIMICHELE W.A. y WILLARD D.A. 1992. Experimental cladistic analyses of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: an essay in paleobotanical phylogenetics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 500-559.
- BATEMAN R.M. y ROTHWELL G.W. 1990. A reappraisal of the Dinantian floras at Oxroad Bay, East Lothian, Scotland. 1. Floristics and the development of whole-plant concepts. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 81: 127-159.

- BELL W.A. 1960. Mississippian Horton Group of type Windsor-Horton district, Nova Scotia. Geological Survey of Canada, Memoir 314: 1-112.
- BENNIE J. y KIDSTON R. 1886. On the occurrence of spores in the Carboniferous Formation of Scotland. Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh 9: 82-117.
- BHARDWAJ C.D. 1957. The spore flora of Velener Schichten (Lower Westphalian D) in the Ruhrcoal measures. Palaeontographica Abteilung B 102: 110-138.
- BOSE M.N. y KAR R.K. 1967. Paleozoic spores dispersed from Congo. V. - Megaspores from Assise des Schistes noirs de La Lucuga. Annales du Musée Royal Afrique Centrale, Science Géologiques 54: 108-111.
- BÖTTCHER G., FRIGERIO M., SAMOSIUK N. y VISTALLI M.C. 1984. Modelo paleoambiental para la sedimentación de las unidades precarbónicas (Siluro - Devónicas) en el subsuelo de la Cuenca Paleozoica del Noroeste. Noveno Congreso Geológico Argentino, S. C. de Bariloche, Actas, 5: 87-101.
- BRAMAN D.R. y HILLS L.V. 1980. The stratigraphic and geographic distribution of carboniferous megaspores. Palynology 4: 23-41.
- BREUER P. y GRAHN Y. 2011. Middle Devonian spore stratigraphy in the eastern outcrop belt of the Parnaíba Basin, northeastern Brazil. Revista Española de Micropaleontología 43: 19-38.
- BREUER P. y STEEMANS P. 2013. Devonian miospores from northwestern Gondwana. Special Papers in Palaeontology 89: 1-163.

- BURJACK M.I.A., LOBOZIAK S. y STREEL M. 1987. Quelques données nouvelles sur les miospores dévoniennes du bassin du Parana (Brésil)
Some new data on the Devonian miospores of the Paraná Basin (Brazil).
Sciences Géologiques, bulletins et mémoires 40: 381-391.
- BYVSCHEVA T.V. 1985. Spores from deposits from the Tournaisian and Viséan stages of the Russian Plate. Trudy Vsesoiuznogo Nauchno-Issledovatel'skogo Geologorazvedochnogo Neftianogo Institut (VNIGNI) 253: 80-158.
- CANDILIER A.M., COQUEL R. y LOBOZIAK S. 1982. Mégaspores du Dévonien terminal et du Carbonifère inférieur des Bassins d'Illizi (Sahara algérien) et de Rhadames (Libye occidentale). Palaeontographica Abteilung B 183: 83-107.
- CAUDURO A.D. y ZINGANO A.G. 1965. Megásporos en argilite silicifié de São Sepé, Rio Grande do Sul. Anais da Academia Brasileira de Ciências 37: 273-282.
- CHALONER W.G. 1953. On the megaspores of four species of *Lepidostrobus*.
Annals of Botany 17: 263-294.
- CHALONER W.G. 1954. Mississippian megaspores from Michigan and adjacent states. Contributions from the Museum of Palaeontology, University of Michigan 12: 23-34.
- CHALONER W.G. 1959. Devonian megaspores from Arctic Canada.
Palaeontology 1: 321-332.

- CHALONER W.G. 1967. Spores and land-plant evolution. Review of Palaeobotany and Palynology 1: 83-93.
- CHALONER W.G. 1970. The evolution of miospore polarity. Geoscience and Man 1: 47-56.
- CHALONER W.G. y HEMSLEY A.R. 1991. Heterospory: cul-de-sac or pathway to the seed. Pollen and spores: patterns of diversification. Systematics Association Special 44: 151-167
- CHALONER W.G. y PETTIT J.M. 1987. The inevitable seed. Bulletin de la, Societe Botanique de la France 134: 39-49.
- CHI B.I. y HILLS L.V. 1973. Stratigraphic and paleoenvironmental significance of Upper Devonian megaspores, type section of the Imperial Formation, northwest territories, Canada. Sixth Annual Meeting, American Association of Stratigraphic Palynologists, California, 243-257.
- CHI B.I. y HILLS L.V. 1976. Biostratigraphy and taxonomy of Devonian megaspores. Bulletin of Canadian Petroleum Geology 24: 641-815.
- COQUEL R. y MOREAU-BENOIT A. 1989. A propos de quelques spores trilètes chambrées du Dévonien terminal-carbonifère inférieur d'Afrique du Nord. Revue de Micropaléontologie 32: 87-102.
- COTTNAM C.F., HEMSLEY A.R., RÖSSLER R., COLLINSON M.E. y BRAIN A.P.R. 2000. Diversity of exine structure in Upper Carboniferous (Westphalian) selaginellalean megaspores. Review of Palaeobotany and Palynology 109: 33-44.

- CUERDA A.J. y BALDIS B.A. 1971. Silúrico-Devónico de la Argentina. Asociación Paleontológica Argentina. Ameghiniana 8: 128-164.
- CÚNEO R., VILLAR DE SEOANE L. y ARCHANGELSKY S. 1991. Estudios sobre megasporas pérmicas argentinas. II. Sublagenicula nuda y S. brasiliensis de la Cuenca Chacoparanense, Argentina. Ameghiniana 28: 55-62.
- DAEMON R.F. 1974 Palinomorfos-guias do Devoniano Superior e Carbonífero Inferior das bacias do Amazonas e Parnaíba. Anais da Academia Brasileira de Ciências 46: 549-587.
- DAEMON R.F., QUADROS L.P. y SILVA L.D. 1967. Devonian palynology and biostratigraphy of the Paraná Basin. Boletim Paranaense de Geociências 21: 99-132.
- DAEMON R.F. y CONTREIRAS C.J.A. 1971. Zoneamento palinológico da Bacia do Amazonas. Congresso Brasileiro de Geologia 25: 79-88.
- DÍAZ MARTÍNEZ E. 1996. Síntesis estratigráfica y geodinámica del carbonífero de Bolivia. Memorias del XII Congreso Geológico de Bolivia, Tarija, Bolivia 1: 355-361.
- DI PASQUO M.M. 2002. The Crassispora kosankei - Cystoptychus azcuyi Palynozone from the Upper Carboniferous Tupambi Formation, Tarija basin, northern Argentina. Review of Palaeobotany and Palynology 118: 47-75.
- DI PASQUO M.M. 2003. Avances sobre palinología, bioestratigrafía y correlación de las asociaciones presentes en los Grupos Macharetí y

- Mandiyutí, Neopaleozoico de la Cuenca Tarija, provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 40: 3-32.
- DI PASQUO M.M. 2005. Resultados palinológicos preliminares de estratos del Devónico y Carbonífero en el perfil de Balapuca, sur de Bolivia. In: 16 Congreso Geológico Argentino, Actas, 4: 293-298.
- DI PASQUO M.M. 2007a. Asociaciones palinológicas presentes en las Formaciones Los Monos (Devónico) e Itacua (Carbonífero Inferior) en el perfil de Balapuca, sur de Bolivia. Parte 1. Formación Los Monos. *Revista Geológica de Chile* 34: 98-137.
- DI PASQUO M.M. 2007b. Asociaciones palinológicas presentes en las Formaciones Los Monos (Devónico) e Itacua (Carbonífero Inferior) en el perfil de Balapuca, sur de Bolivia. Parte 2. Formación Itacua e interpretación estratigráfica y cronología de las formaciones Los Monos e Itacua. *Revista Geológica de Chile* 34: 163-198.
- DI PASQUO M.M. 2009a. Primer registro de megaflores y palinología en estratos de la Formación Tarija (Pennsylvaniano), Arroyo Aguas Blancas, Provincia de Salta, Argentina. Descripción de dos especies nuevas. *Andean Geology* 36: 95-123.
- DI PASQUO M.M. 2009b. The Pennsylvanian palynoflora of the Pando X-1 Borehole, northern Bolivia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 157: 266-284.
- DI PASQUO M.M. 2013. Palinoestratigrafía del Devónico en el Área de Yesera, Departamento de Tarija, Bolivia. En: 14 Simposio Brasileiro de

- Paleobotanica e Palinologia (Río de Janeiro). Anais do Museu Nacional Rio de Janeiro 49: 60.
- DI PASQUO M.M. 2015. First record of *Lagenicula mixta* (Winslow) Wellman et al. in Bolivia: biostratigraphic and paleobiogeographic significance. *Ameghiniana* 52: 41.
- DI PASQUO M.M., AMENÁBAR C.R. y NOETINGER S. 2009. Middle Devonian microfloras and megafloras from western Argentina and southern Bolivia. Its importance in the palaeobiogeographical and palaeoclimatical evolution of western Gondwana. From: Königshof, P. (ed.) *Devonian Change: Case Studies in Palaeogeography and Palaeoecology*. The Geological Society, London, Special Publications, 314, 191-211.
- DI PASQUO M.M., ANDERSON FOLNAGY H.J., ISAACSON P.E. y GRADER G.W. 2019a. Late Paleozoic carbonates and glacial deposits in Bolivia and northern Argentina: significant paleoclimatic changes. In: Fraticelli, C.M., Markwick, P. J., Martinus, A.W., Suter, J.R. (Eds.), *Latitudinal Controls on Stratigraphic Models and Sedimentary Concepts*. SEPM Special Publication 108, pp. 185-203.
- DI PASQUO M.M. y AZCUY C.L. 1997. Palinomorfos retrabajados en el Carbonífero Tardío de la Cuenca Tarija (Argentina): su aplicación a la datación de eventos diastróficos. *Revista Universidade Guarulhos, Série Geociências* 2: 28-42.
- DI PASQUO M.M., GRADER G., ANDERSON H., IANNUZZI R., DÍAZ MARTÍNEZ E., LÓPEZ S., RICE B. y ISAACSON P. 2019b. Delineating the Devonian-Mississippian boundary based on Palynology at Zudañez

in Bolivia. Instituto Geológico Minero y Metalúrgico - INGEMMET, p. 72-77.

DI PASQUO M.M., GRADER G., WARREN A., RICE B., ISAACSON P. y DOUGHTY P.T. 2017b. Palynological delineation of the Devonian - Carboniferous boundary, west-central Montana. *Palynology*, Special Issue in honor of Gordon Wood, 41 sup1, 189-220.

DI PASQUO M.M., ISAACSON P. y ANDERSON H. 2017a. Record of a Pennsylvanian - Cisuralian marine transgression, southern Bolivia: a short-lived event in western Gondwana? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 485, 30-45.

DI PASQUO M.M., ISAACSON P.E., GRADER G.W., HAMILTON M.A. y SOREGHAN GS. 2016. Palynostratigraphy of the Yaurichambi and Copacabana formations in the Manuripi X-1 core, Madre de Dios Basin, northern Bolivia: First constraints from U-Pb dating of volcanic ash. *Bol de la ALPP* 16: 110.

DI PASQUO M., NOETINGER S., ISAACSON P., GRADER G.C., STARCK D., MOREL E. y ANDERSON FOLNAGY H. 2015b. Mid-Late Devonian assemblages of herbaceous lycophytes from northern Argentina and Bolivia: Age assessment with palynomorphs and invertebrates and paleobiogeographic importance. *Journal of South American Earth Sciences* 63: 70-83.

DI PASQUO M.M., RICE B., GRADER G.W., DOUGHTY P.T. y ISAACSON P. 2019d. First record of *Lagenicula devonica* Chaloner 1959 from the Middle Sappington Formation of Montana, USA and its significance for

the Devonian-Carboniferous boundary. XV Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia (septiembre, Cuiabá-MT), Brasil, Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología p. 27.

DI PASQUO M.M. y SILVESTRI L. 2014. Las colecciones de Palinología y Paleobotánica del Laboratorio de Palinoestratigrafía y Paleobotánica del Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP), Entre Ríos, Argentina. Contribuição à RESCEPP “Rede Sul-americana de Coleções e Ensino em Paleobotânica e Palinologia”. Di Pasquo, M., Isaacson, P.E., Grader, G.W., Hamilton, M.A., and Soreghan, G.S. 2016. Palynostratigraphy of the Yaurichambi and Copacabana formations in the Manuripi X-1 core, Madre de Dios Basin, northern Bolivia: First constraints from U-Pb dating of volcanic ash. Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología 16: 110.

DI PASQUO M.M., WOOD G., ISAACSON P. y GRADER G. 2015a. Palynostratigraphic reevaluation of the Manuripi-x1 (1541-1150 m interval), Madre de Dios basin, northern Bolivia: recycled Devonian species and their implication for the timing and duration of Gondwanan glaciation. *Ameghiniana* 52: 23.

DIJKSTRA S.J. 1955a. Megasporas Carboníferas españolas y su empleo en la correlación estratigráfica. *Estudios Geológicos* 27: 277-354.

DIJKSTRA S.J. 1955b. Some Brazilian megaspores, Lower Permian in age, and their comparison with Lower Gondwana spores from India. *Mededeelingen van de Geologische Stichting* 9: 5-10.

- DIJKSTRA S.J. 1956. Carboniferous megaspores. Mededeelingen van de Geologische Stichting 10: 5-18.
- DIJKSTRA S.J. 1971. The megaspores of boring Tchad. Mededeelingen van de Geologische Stichting 22: 1-10.
- DIJKSTRA S.J. 1972. Some megaspores from South Africa and Australia. Palaeontologica Africana 14: 1-13.
- DIJKSTRA S.J. y PIÉRART P. 1957. Lower Carboniferous megaspores from the Moscow Basin. Mededelingen geologisch stichting 11: 5-19.
- DILCHER D.L. KAR R.K. y DETTMANN M.E. 1992. The functional biology of Devonian spores with bifurcate processes - a hypothesis. Palaeobotanist 41: 67-74.
- DIMICHELE W.A., FALCON-LANG H.J., NELSON W.J., ELRICK S.D. y AMES P.R. 2007. Ecological gradients within a Pennsylvanian mire forest. Geology 35: 415-418.
- DYBOVÁ-JACHOWICZ S., JACHOWICZ A., KARCZEWSKA J., LACHKAR G., LOBOZIAK S., PIÉRART P., TURNAU E. y ZOLDANI Z. 1979. Note Préliminaire sur la révision des mégaspores à gula du Carbonifère; les principes de la classification. Acta Paleontológica Polónica 24: 411-422.
- DYBOVÁ-JACHOWICZ S., JACHOWICZ A., KARCZEWSKA J., LACHKAR G., LOBOZIAK S., PIÉRART P., TURNAU E. y ZOLDANI Z. 1982. Révision des mégaspores à gula du Carbonifère. (Première partie). Instytut Geologiczny, Prace 107: 1-44.

- DYBOVÁ-JACHOWICZ S., JACHOWICZ A., KARCZEWSKA J., LACHKAR G., LOBOZIAK S., PIÉRART P., TURNAU E. y ZOLDANI Z. 1984. Révision des mégaspores à gula du Carbonifère. (Deuxième partie). Instytut Geologiczny, Prace 115: 1-31.
- DYBOVÁ-JACHOWICZ S., JACHOWICZ A., KARCZEWSKA J., LACHKAR G., LOBOZIAK S., PIÉRART P., TURNAU E. y ZOLDANI Z. 1987. Revision of Carboniferous megaspores with gula. Part Three. Instytut Geologiczny, Prace 121: 1-49.
- FERREIRA T. y RASBAND W.S. 2012. ImageJ User Guide. Version IJ 1.46r. Available from: <https://imagej.nih.gov/ij/docs/guide/>
- FUGLEWICZ R. y PREJBISZ A. 1981. Devonian megaspores from nw Poland. Acta Paleontologica Polonica 26: 55-72.
- GIUSIANO A. DÍAZ E. y ISAACSON P. 1998. Composición y procedencia de areniscas del Devónico medio-Carbonífero superior de la Cuenca Madre de Dios, Bolivia: Pozo Manuripi x-1. Asociación Argentina de Sedimentología 5:1-8.
- GLASSPOOL I.J. 2003. A review of Permian Gondwana megaspores, with particular emphasis on material collected from coals of the Witbank Basin of South Africa and the Sydney Basin of Australia. Review of Palaeobotany and Palynology 124: 227-296.
- GLASSPOOL I.J., HEMSLEY A.R., SCOTT A.C. y GOLITSYN A. 2000. Ultrastructure and affinity of Lower Carboniferous megaspores from the Moscow Basin, Russia. Review of Palaeobotany and Palynology 109: 1-31.

- GLASSPOOL I.J. y SCOTT A.C. 2005. An early Carboniferous (Mississippian), Tournaisian, megaspore assemblage from Three Mile Plains, Nova Scotia, Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology* 134: 219-236.
- GRAHN Y., MAULLER P.M., BERGAMASCHI S. y BOSETTI E.P. 2013. Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): additional data and correlation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 198: 27-44.
- GREBE H. 1971. A recommended terminology and descriptive method for spores. *Comm. Intern. Microflore Paléoz.*, 4: Les Spores 1: 7-34.
- GREY K. 1991. A mid-Givetian miospore age for the onset of reef development on the Lennard Shelf, Canning Basin, Western Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 68: 37-48.
- GUTIÉRREZ P.R. 2008. *Léxico Estratigráfico de la Argentina. Vol. VI: Carbonífero. Asociación Geológica Argentina, Serie B (Didáctica y complementaria) N° 30. Servicio Geológico Minero Argentino* 169: 221 pp.
- HARLAND W.B., ARMSTRONG R.L., COX A.V., CRAIG L.E., SMITH A.G. y SMITH D.G. 1990. *A geologic time scale 1989. 263 pp. Cambridge University Press, Cambridge.*
- HEMSLEY A.R. 1990. The Ultrastructure of the Exine of the Megaspores in two Palaeozoic Seed-like Structures. *Review of Palaeobotany and Palynology* 63: 137-152.

- HEMSLEY A.R., CLAYTON G. y GALTIER J. 1994. Further studies on a late Tournaisian (Lower Carboniferous) flora from Loch Humphrey Burn, Scotland; spore taxonomy and ultrastructure. *Review of Palaeobotany and Palynology* 81: 213-231.
- HIGGS K.T., AVKHIMOVITCH V.I., LOBOZIAK S., MAZIANE-SERRAJ N., STEMPIEN-SALEK M. y STREEL M. 2000. Systematic study and stratigraphic correlation of the Grandispora complex in the Famennian of northwest and eastern Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 112: 207-228.
- HIGGS K.T. y SCOTT A.C. 1982. Megaspores from the uppermost Devonian (Strunian) of Hook Head, County Wexford, Ireland. *Palaeontographica Abteilung B* 181: 79-108.
- HILLS L.V., HYSLOP K., BRAMAN D.R. y LLOYD S. 1984. Megaspores from the Tuttle Formation (Famennian-Tournaisian) of the Yukon, Canada. *Palynology* 8: 211-224.
- HILLS L.V., SMITH R.E y SWEET A.R. 1971. Upper Devonian megaspores, Northeastern Banks Island, N.W.T. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 19: 799-811.
- ISAACSON P.E. y DÍAZ MARTÍNEZ E. 1995. Evidence for Middle-Late Paleozoic foreland basin and significance paleolatitudinal shift, Central Andes. En: A.J. Tankard, R. Suarez, and H.J. Welsink (eds.), *Petroleum Basins of South America*, 231-249. American Association of Petroleum Geologists Memoir.

ISAACSON P.E., PALMER B.P., MAMET B., COOKE J.C. y SANDERS D.E.

1995. Devonian-Carboniferous stratigraphy in the Madre de Dios Basin, Bolivia: Pando X-1 and Manuripi X-1 Wells. In: A.J. Tankard, R. Suarez, and H.J. Welsink (eds.), *Petroleum Basins of South America*, 501-509. American Association of Petroleum Geologists Memoir.

JURINA A.L. y RASKATOVA M.G. 2011. Response of Higher Plants to the Devonian Kačák event (Czech Republic). *Moscow University Geology Bulletin* 66: 37-44.

KARCZEWSKA J. 1967. Carboniferous spores from the Chelm I boring (eastern Poland). *Acta Paleontológica Polónica* 12: 267-345.

KOŁTONIK K., ISAACSON P., PISARZOWSKA A., PASZKOWSKI M., AUGUSTSSON C., SZCZERBA M., SLAMA J., BUDZYŃ B., STACHACZ M. y KRAWCZYŃSKI W. 2019. Provenance of upper Paleozoic siliciclastics rocks from two high-latitude glacially influenced intervals in Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences* 92: 12-31.

LACHKAR G. 1978. Le Bassin Houiller viséen d'Agades (Niger). II: Palynologie: Mégaspores. *Palinologia* 1: 43-53.

LANZONI E. y MAGLOIRE L. 1969. Associations palynologiques et leurs applications stratigraphiques dans le Devonien superieur et le Carbonifere inferieur du Grand Erg occidental (Sahara algerien). *Revue de l'Institut français du Pétrole* 24: 441-469.

LIMACHI R., GOITIA V.H., SARMIENTO D., ARISPE O., MONTECINOS R., DIAZ MARTÍNEZ E., DALENZ-FARJAT A., LIACHENCO N., PÉREZ LEYTON M. y AGUILERA E. 1996. *Estratigrafía, Geoquímica,*

- Correlaciones, Ambientes Sedimentarios y Bioestratigrafía del Silúrico-Devónico de Bolivia. 12º Congreso Geológico de Bolivia, Tarija, Memorias: 183-197.
- LOBOZIAK S., STEEMANS P., STREEL M. y VACHARD D. 1992. Biostratigraphie par miospores du Dévonien inférieur a supérieur du sondage MG-1 (Bassin d'Hammadah, Tunisie) - Comparaison avec les données des faunes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 74: 193-205.
- LOBOZIAK S. y STREEL M. 1989. Middle-Upper Devonian Miospores from the Ghadamis Basin (Tunisia-Libya): systematics and stratigraphy. *Review of Palaeobotany and Palynology* 58: 173-196.
- LOBOZIAK S. y STREEL M. 1995b. Late Lower and Middle Devonian miospores from Saudi Arabia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 89: 105-113.
- LOBOZIAK S., STREEL M. y BURJACK M.I.A. 1988. Miospores du Dévonien moyen et supérieur du bassin du Paraná, Brésil: systématique et stratigraphie. *Sciences Géologiques* 41: 351-377.
- LOBOZIAK S., STREEL M. y MELO J.H.G. 1999. *Grandispora* (al. *Contagisporites*) *permulta* (Daemon, 1974) Loboziak, Streel et Melo, comb. nov., a senior synonym of *Grandispora riegelii* Loboziak et Streel, 1989 - nomenclature and stratigraphic distribution. *Review of Palaeobotany and Palynology* 106: 97-102.
- LOOSE F. 1932. Beschreibung von Sporenformen aus Flöz Bismarck. *Neues Jahrbuch für Mineralogie* 67: 438-454.

- LÓPEZ PUGLIESSI J.M. y SUÁREZ SORUCO R. 1982. Síntesis estratigráfica del Devónico boliviano en la Cuenca Subandina del Sur. V Congreso Latinoamericano de Geología, Argentina, Actas 1: 267-282.
- LUGARDON B. 1990. Pteridophyte sporogenesis: a survey of spore wall ontogeny and fine structure in a polyphyletic plant group. En: Blackmore, S., & Knox, R. B. (Eds.). *Microspores, Evolution and Ontogeny*, 95-120.
- LUGARDON B., GRAUVOGEL-STAMM L. y DOBRUSKINA I. 2000. Comparative ultrastructure of the megaspores of the Triassic lycopsid *Pleuromeia rossica* Neuburg. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series IIA: Sciences de la Terre et des Planets* 330: 501-508.
- MACLUF C.C., MORBELLI M.A. y GIUDICE G.E. 2003. Morphology and ultrastructure of megaspores and microspores of *Isoetes savatieri* Franchet (Lycophyta). *Review of Palaeobotany and Palynology* 126: 197-209.
- MACLUF C.C., MORBELLI M.A. y GIUDICE G.E. 2010. Morphology and ultrastructure of megaspores and microspores of *Isoetes sehnemii* Fuchs (Lycophyta). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 341-352.
- MARQUES-TOIGO M., CORRÊA Z.C.S. y HERTER G.G. 1975. Geology and palinology of Candiota coal mine, RS, Brazil. I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, 401-427.
- MARSHALL J.E.A. 1996. *Rhabdosporites langii*, *Geminospora lemurata* and *Contagisporites optivus*: an origin for heterospory within the Progymnosperms. *Review of Palaeobotany and Palynology* 93: 159-189.

- MARSHALL J.E.A. y FLETCHER T.P. 2002. Middle Devonian (Eifelian) spores from a fluvial dominated lake margin in the Orcadian Basin, Scotland. *Review of Palaeobotany and Palynology* 118: 195-209.
- MARSHALL J.E.A. y HEMSLEY A.R. 2003. A Mid Devonian seed-megaspore from East Greenland and the origin of the seed plants. *Palaeontology*, 46: 647-670.
- MCGREGOR D.C. 1960. Devonian spores from Melville Island, Canadian Archipelago. *Palaeontology* 3: 26-44.
- MCGREGOR D.C. 1973. Lower and Middle Devonian spores of eastern Gaspé, Canada. I. Systematics. *Palaeontographica Abteilung B* 142: 1-77.
- MCGREGOR D.C. 1979. Spores in Devonian stratigraphical correlation. En: M.R. House, C.T. Scrutton y M.G. Bassett (Editors), *The Devonian System. Special Papers in Palaeontology* 23: 163-184.
- MCGREGOR D.C. 1981. Spores and the Middle-Upper Devonian boundary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 34: 25-47.
- MCGREGOR D.C. y CAMFIELD M. 1976. Upper Silurian? to Middle Devonian spores of the Moose River Basin, Ontario. *Geological Survey of Canada* 263: 1-63.
- MCGREGOR D.C. y CAMFIELD M. 1982. Middle Devonian miospores from the Cape de Bray, Weatherall, and Hecla Bay Formations of northeastern Melville Island, Canadian Arctic. *Geological Survey of Canada* 348, 105p.
- MILANI E.J. y THOMAZ FILHO A. 2000. Sedimentary Basins o South America. En 31º International Geological Congress, Cordani U.G., Milani, E.J.,

- Thomaz Filho A. Campos, D.A. (Eds). Tectonic Evolution of South America 389-449.
- MILANI E.J. y ZALÁN P.V. 1998. Brazilian Geology Part. 1 The Geology of Paleozoic Cratonic Basins and Mesozoic Interior Rifts of Brazil. Río 98 AAPG International Conference and Exhibition, American Association Petroleum Geologists /Associação Brasileira de Geólogos de Petróleo. Short Course Notes. Río de Janeiro, Brasil.
- MOMBRÚ C. y ARAMAYO FLORES F. 1986. Geología del Yacimiento Aguaraçü. Boletín de Informaciones Petroleras 14: 53-64.
- MORBELLI M.A. 1977. Esporas de las especies argentinas de Selaginella. Revista del Museo La Plata 3: 121-150.
- MORBELLI M.A. 1995. Megaspore wall in Lycophyta-ultrastructure and function. Review of Palaeobotany and Palynology 85: 1-12.
- MORBELLI M.A. y ROWLEY J.R. 1999. Megaspore development in Selaginella. The Gap and the Mesospore. Plant Systematics and Evolution 217: 221-243.
- MORTIMER G. y CHALONER W.G. 1967. Devonian megaspores from the Wyboston borehole. Bedfordshire, England. Palaeontology 10: 189-213.
- MORTIMER G., CHALONER W.G. y LLEWELLYN P.G. 1970. Lower Carboniferous (Tournaisian) miospores and megaspores from Breedon Cloud Quarry, Leicestershire. Mercian Geologist 3: 375-385.
- MUNE S.E. TEWARI R. y BERNARDES DE OLIVEIRA M.E.C. 2011. Pennsylvanian megaspores from northeastern border of the Paraná

- Basin, Brazil: Correlation with Indian Gondwana megaspores. *The Palaeobotanist* 61: 1-26.
- NOETINGER S. 2011. Estudios de asociaciones micro y megaflorísticas del Devónico en la porción sur de la Cuenca Tarija, noroeste argentino y sur de Bolivia: edad, correlación y ambiente de sedimentación. Tesis doctoral.
- NOETINGER S. 2015. Spore diversity trends in the Middle Devonian of the Chaco-Salteño Plain, northwestern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 417: 151-163.
- NOETINGER S. y DI PASQUO M.M. 2010. First Devonian palynological assemblage from the Zenta Range, eastern Cordillera, northwestern Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 13:13-20.
- NOETINGER S. y DI PASQUO M.M. 2011. Devonian palynofloras of the San Antonio x-1 borehole from the Tarija Basin, northwestern Argentina. *Geológica Acta* 9: 199-216.
- NOETINGER S. y DI PASQUO M.M. 2013. New palynological information from the subsurface Copo, Caburé and Rincón formations (upper Lochkovian - Emsian), Salta Province, Argentina. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 44:107-121.
- NOETINGER S., DI PASQUO M.M., ISAACSON P., ACEÑOLAZA G. y VERGEL M. 2015. Integrated study of fauna and microflora from the Early Devonian (Pragian-Emsian) of northwestern Argentina. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*.

- NOETINGER S., DI PASQUO M.M. y STARCK D. 2018. Middle-Upper Devonian palynofloras from Argentina, systematic and correlation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 257: 95-116.
- NOWAK J. y ZERNDT J. 1936. Zur tektonikdes östlichen teils des polnischen steinkohlenbeckens. *Bulletin Academy Polonica, Sciences, Letters Série A*, 56-73.
- OTTONE E.G. 1996. Devonian palynomorphs from the Los Monos Formation, Tarija Basin, Argentina. *Palynology* 20: 101-151.
- OTTONE E.G. y ROSSELLO E.A. 1996. Palinomorfos pérmicos de la Formación La Puerta, Cordillera Frontal, Argentina. *Ameghiniana* 33: 453-455.
- OWENS B. 1971. Miospores from the middle and early upper devonian rocks of the western Queen Elizabeth Islands, Arctic Archipelago. *Geological survey of Canada* 1-157.
- PADULA E.L., ROLLERI E.O., MINGRAMM A., CRIADO ROQUE P., FLORES M.A. y BALDIS B.A. 1967. Devonian of Argentina. *International Symposium on the Devonian System. Proceedings* 2: 165-199.
- PANT D.D. y SRIVASTAVA G.K. 1962. Structural studies on lower Gondwana megaspores part II - Specimens from Brazil and Mhukuru Coalfield, Tanganyika. *Palaeontographica Abteilung B* 111: 96-111.
- PARIS F., RICHARDSON J.B., RIEGEL W., STREEL M. y VANGUESTAINE M. 1985. Devonian (Emsian-Famennian) Palynomorphs. *Journal of Micropalaeontology* 4: 49 81.

- PETERSEN K.B. y BURD M. 2017. Why did heterospory evolve?. *Biological Reviews* 92: 1739-1754.
- PETTIT J.M. 1965. Two heterosporous plants from the Upper Devonian of North America. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 10: 83-92.
- PHILLIPS T.L. 1978. Reproduction of heterosporous arborescent lycopods in the Mississippian-Pennsylvanian of Euramerica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 27: 239-289.
- PHILLIPS T.L., ANDREWS H.N. y GENSEL P.G. 1972. Two heterosporous species of *Archaeopteris* from the Upper Devonian of West Virginia. *Palaeontographica B* 139: 47-71.
- PIÉRART P. y DIJKSTRA S.J. 1961. Étude comparée des mégaspores permienes du Brésil et du Katanga. *Comptes Rendus* 2: 541-544.
- PLAYFORD G. 1971. Lower Carboniferous spores from the Bonaparte Gulf Basin, Western Australia and Northern Territory. *Bulletin - Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics (Australia)* 115: 1-105.
- PLAYFORD G. y MELO J.H.G. 2012. Miospore palynology and biostratigraphy of Mississippian strata of the Amazonas Basin, northern Brazil. Part one. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation* 47: 1-89.
- PLAYFORD G. y MORY A.J. 2017. Composition and occurrence of the *Grandispora maculosa* zonal assemblage (Mississippian) in the subsurface of the Carnarvon basin and the Coolcalalaya sub-basin of

- western Australia, and its gondwanan distribution. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 123: 275-318
- POTONIE H. 1893. Die Flora des Rotliegenden von Thüringen. *Kongelige Preussische Geologie* 9: 1-298.
- POTONIE R. 1934. I. Zur Morphologie der fossilen Pollen und Sporen. *Arb. Inst. Paläobotanik Petrographie Brennsteine* 4: 5-24.
- POTONIE R. y KREMP G. 1954. Die Gattungen der palaozoischen Sporaee dispersae und ihre Stratigraphie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 69: 111-193.
- PUNT A., HOEN P.P., BLACKMORE S., NILSSON S. y LE THOMAS A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143: 1-81.
- QUETGLAS M.A., DI PASQUO M.M. y MACLUF C.C. 2017. Diversidad de megasporas en los pozos Pando X1 y Manuripi X1, Bolivia: primera etapa de estudio. *Ameghiniana* 54: 45-46.
- QUETGLAS M.A., MACLUF C.C. y DI PASQUO M.M. 2019. Morphology of the megaspore *Lagenosporites magnus* (Chi and Hills 1976) Candilier et al. (1982), from the Carboniferous (lower Mississippian: mid-upper Tournaisian) of Bolivia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 91: 1-10.
- RAMOS V. 2004. Cuyania, an Exotic Block to Gondwana: Review of a Historical Success and the Present Problems. *Gondwana Research* 7: 1009-1026.

- REINSCH P.F. 1881. Neue Untersuchungen über die Mikrostruktur der Steinkohle des Carbon, der Dyas und Trias. 1241 pp. Leipzig.
- REYES F.C. 1972. On the Carboniferous and Permian of Bolivia and Northwestern Argentina. *Anales de la Academia Brasileira de Ciências* 4: 261-277.
- RICARDI-BRANCO F., ARAI M. y ROSLER O. 2002. Megaspores from coals of the Triunfo Member, Rio Bonito Formation (Lower Permian), northeastern Paraná State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 74: 491-503.
- RICHARDSON J.B. 1962. Spores with bifurcate processes from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. *Palaeontology* 5: 171-194.
- RICHARDSON J.B. 1965. Middle Old Red Sandstone spore assemblage from the Orcadian basin northeast Scotland. *Palaeontology* 7: 559-605.
- RICHARDSON J.B. 1967. Some British Lower Devonian spore assemblages and their stratigraphic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology* 1: 111-129.
- RICHARDSON J.B. y MCGREGOR D.C. 1986. Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone Continent and adjacent regions. *Bulletin of the Geological Survey of Canada* 364: 1-79.
- RUBINSTEIN C.V. 2012. *Léxico estratigráfico de la Argentina. Devónico*. Asociación Geológica Argentina y SEGEMAR. 122 pp.

- SCOTT A.C. y HEMSLEY A.R. 1991. A comparison of new microscopical techniques for the study of fossil spore wall ultrastructure. *Review of Palaeobotany and Palynology* 67: 133-139.
- SCOTT A.C. y HEMSLEY A.R. 1992. Controls upon the ultrastructural preservation of sporinite. *Fuel* 72: 1145-1149.
- SCOTT A.C. y HEMSLEY A.R. 1993. The spores of the Dinantian lycopsid cone *Flemingites scottii* from Pettycur, Fife, Scotland. *Special Papers in Palaeontology* 49: 31-41.
- SCOTT A.C. y HEMSLEY A.R. 1996. Paleozoic megaspores. In: Jansonius J and McGregor DC (Eds), *Palynology: principles and applications*, Dallas: Amer American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, p. 629-639.
- SCOTT A.C. y MEYER-BERTHAUD B. 1985. Plants from the Dinantian of Foulden, Berwickshire, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburg* 76: 13-20.
- SPINNER E. 1965. Westphalian D megaspores from the Forest of Dean Coalfield, England. *Palaeontology* 8: 82-106.
- SPINNER E. 1969. Megaspore assemblages from Viséan deposits at Dunbar, East Lothian, Scotland. *Palaeontology* 12: 441-458.
- SPINNER E. 1983. Two new species of *Lagenicula* from the Upper Carboniferous (Westphalian B) of North Derbyshire, England. *Pollen et spores* 25: 243-251.

- STARCK D. y DEL PAPA C. 2006. The northwestern Argentina Tarija Basin - Stratigraphy, depositional systems and controlling factors in a glaciated basin. *Journal of South American Earth Sciences* 22: 169-184.
- STARCK D., GALLARDO E. y SCHULZ A. 1993a. Neopaleozoic stratigraphy of the Sierras Subandinas Occidentales and Cordillera Oriental, Argentina. En *International Congress of Carboniferous-Permian No. 12. Comptes Rendus* 2: 353- 372.
- STARCK D., GALLARDO E. y SCHULZ A. 1993b. The pre-Carboniferous unconformity in the Argentine portion of the Tarija Basin. En *International Congress of Carboniferous-Permian No. 12. Comptes Rendus* 2: 373-384.
- STEEMANS P., BREUER P., JAVAUX E.J., LE HÉRISSE A., MARSHAL C.P. y DE VILLE DE GOYET F. 2009. Description and microscale analysis of some enigmatic palynomorphs from the Middle Devonian (Givetian) of Libya. *Palynology* 33: 101-112.
- STEEMANS P, BREUER P, PETUS E, PRESTIANNI C, VILLE DE GOYET F y GERIENNE P. 2011. Diverse assemblages of Mid Devonian megaspores from Libya. *Review of Palaeobotany and Palynology* 165: 154-174.
- STEEMANS P., PETUS E., BREUER P., MAULLER-MENDLOWICZ P. y GERIENNE P. 2012. Palaeozoic innovations in the micro-and megafossil plant record: from the earliest plant spores to the earliest seeds. En: J.A. Talent (ed.), *Earth and Life*, 437-477. Springer.

- STREEL M., CAPUTO M.V., MELO J.H.G. y PÉREZ-LEYTON M. 2012. What do latest Famennian and Mississippian miospores from South American diamictites tell us? *Palaeobiology, Palaeoenvironment* 93: 299-316.
- STREEL M., PARIS F., RIEGEL W. y VANGUESTAINE M. 1988. Acritarch, chitinozoan and spore stratigraphy from the Middle and Upper Devonian subsurface of Northeast Libya. En: A. El-Arnauti, B. Owens and B. Thusu (Editors), *Subsurface Palynostratigraphy of Northeast Libya*, Garyounis Univ. Publ., Benghazi, Libya, pp. 111-128.
- SUÁREZ SORUCO R. 2000. Compendio de Geología de Bolivia. *Revista Técnica Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 18: 1-213.
- SUÁREZ SORUCO R. y DÍAZ-MARTÍNEZ E. 1996. Léxico Estratigráfico de Bolivia. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 17: 1-227.
- TAYLOR W.A. 1990. Comparative analysis of megaspore ultrastructure in Pennsylvanian lycophytes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 62: 65-78.
- TAYLOR W.A. 1994. Tests and applications of a method of quantitative analysis of fossil and extant lycopsid megaspore walls. En: Kurmann, M.H., Doyle, J.A. (Eds.), *Ultrastructure of Fossil Spores and Pollen*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 39-52.
- TAYLOR T.N., MAIHLE N.J. y HILLS L.V. 1980. Morphological and ultrastructural features of *Nikitinsporites canadensis* Chaloner, a Devonian megaspore from the Frasnian of Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology* 30: 89-99.

- TAYLOR T.N., TAYLOR E.L. y KRINGS M. 2009. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Elsevier, Amsterdam.
- THOMAS B.A. y BLACKBURN V. 1987. An ultrastructural study of some Carboniferous in situ megaspores assignable to *Lagenicula horrida* and *Lageniosporites rugosus*. *Pollen Spores* 29: 435-448.
- TRAVERSE A. 2007. *Paleopalynology*, 2nd ed., Dordrecht: Springer, 813 p.
- TRINDADE N.M. 1959. O gênero *Lageniosporites* no Gondwana brasileiro. *Notas Preliminares e Estudos DNPM* 112: 1-13.
- TRINDADE N.M. 1962. Megásporos gondwânicos da Mina do Leão, Rio Grande do Sul. *Notas Preliminares e Estudos DNPM* 118: 1-22.
- TRINDADE N.M. 1970. Megásporos carboníferos de Monte Mor, Estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 42: 459-470.
- TRYON A.F. 1986. Stasis, diversity and function in spores based on an electron microscope survey of the Pteridophyta. In: Blackmore S and Ferguson IK (Eds), *Pollen and Spores: Form and Function*, London: Linn Soc Symp Ser, 12, Academic Press, p. 233-249.
- TURLAND N.J., WIERSEMA J.H., BARRIE F.R., GREUTER W., HAWKSWORTH D.L., HERENDEEN P.S., KNAPP S., KUSBER W.H., LI D.Z., MARHOLD K., MAY T.W., MCNEILL J., MONRO A.M., PRADO J., PRICE M.J. 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*. *Regnum Vegetabile* 159. Glashütten, Koeltz Botanical Books.

- TURNAU E. 2014. Floral change during the Taghanic Crisis: Spore data from the Middle Devonian of northern and south-eastern Poland. *Review of Palaeobotany and Palynology* 200: 108-121.
- TURNAU E. y KARCZEWSKA J. 1987. Size distribution in some Middle Devonian dispersed spores and its bearing on the problem of the evolution of heterospory. *Review of Palaeobotany and Palynology* 52: 403-416.
- TURNAU E. y RACKI G. 1999. Givetian palynostratigraphy and palynofacies: new data from the Bodzentyn Syncline (Holy Cross Mountains, central Poland). *Review of Palaeobotany and Palynology* 106: 237-271.
- TURNAU E., ZAVIALOVA N. y PREJBISZ A. 2009. Wall ultrastructure in some dispersed megaspores and seed-megaspores from the Middle Devonian of northern Poland. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156: 14-33.
- TURNER J.C.M. 1972. Cordillera oriental. En: Leanza A.F. (ed.), *Geología Regional Argentina*, Academia Nacional de Ciencias, pp. 117-142.
- URBAN J.B. 1969. A study of the morphology of the spore genus *Ancyrospora* Richardson. *Review of Palaeobotany and Palynology* 9: 103-114.
- VAVRDOVÁ M., BEK J., DUFKA P. y ISAACSON P. 1996. Palynology of the Devonian (Lochkovian to Tournaisian) sequence, Madre de Dios Basin, northern Bolivia. *Vestník Českého geologického ústavu* 71: 333-350.
- VAVRDOVÁ M. y ISAACSON P. 1996. Affinities of Late Devonian Acritarchs from the Madre de Dios Basin, Northern Bolivia: Evidence for Plate

- Tectonic Interaction between Eastern Laurentia and Western Gondwana? *Acta Universitatis Carolinae Geologica* 40: 683-693.
- VIGRAN J.O. 1964. Spores from Devonian deposits, Mimeralden, Spitsbergen. *Norsk Polarinstitutt Skrifter* 132: 5-45.
- VISTALLI M.C. 1989. Cuenca Siluro - Devónica del Noroeste. En: G.A. Chebli y L.A. Spalletti (eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas, Serie Correlación Geológica No.6*, 19-42 pp., S.M. Tucumán.
- WELLMAN C.H. 2002. Morphology and wall ultrastructure in Devonian spores with bifurcate-tipped processes. *International Journal of Plant Sciences* 163: 451-474.
- WELLMAN C.H., ARIOLI C., SPINNER E.G. y VECOLI M. 2009. Morphology and wall ultrastructure of the megaspore *Lagenicula (Triletes) mixta* (Winslow 1962) comb. nov. from the Carboniferous (Early Mississippian: mid Tournaisian) of Ohio, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156: 51-61.
- WELLMAN C.H. y GENSEL P.G. 2004. Morphology and wall ultrastructure of the spores of the Lower Devonian plant *Oocampsa catheta* Andrews et al., 1975. *Review of Palaeobotany and Palynology* 130: 269-295.
- WHITELEY M.J. 1980. Givetian and Frasnian spores from the Key Point well, Parry Islands, Arctic Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology* 29: 301-311.

- WINSLOW M.R. 1962. Plant spores and other microfossils from Upper Devonian and Lower Mississippian rocks of Ohio. US Geological Survey Profesional Paper 364: 1-93.
- ZAVIALOVA N. y TURNAU E. 2012. Morphology and wall ultrastructure of some Middle Devonian dispersed megaspores from northern Poland. Review of Palaeobotany and Palynology 171: 103-123.
- ZERNDT J. 1934. Les mégaspores du Bassin Houiller Polonais. Bulletin Academy Polonica, Sciences Letters 1: 1-56.
- ZERNDT J. 1937. Les megaspores du Bassin Houiller Polonais. 2ème partie. Bulletin Academy Polonica, Sciences Letters 3: 1-78.

APÉNDICE

Tabla 1 – Ejemplares asignados taxonómicamente o indeterminados, con sus respectivos datos de procedencia.

Nº colección	Nº paleopalinoteca (nivel)	Asignación taxonómica	Cuenca	Localidad de estudio	Formación	Edad
CICYTTP-M 1	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 2	575	<i>Lagenicula brasiliensis comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 3	573	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 4	573	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 5	573	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 6	573	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 10	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 11	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 12	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 13	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 14	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 15	575	<i>Lagenicula brasiliensis comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 16	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 17	575	<i>Lagenicula brasiliensis comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 19	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 20	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 21	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 22	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 24	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 25	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 26	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 27	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 28	575	<i>Lagenicula brasiliensis comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 29	575	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 30	580	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 31	580	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 32	580	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 33	580	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 34	580	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 35	580	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 36	580	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 37	580	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 38	580	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 39	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 40	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 41	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 42	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 43	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 44	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 45	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 46	579	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 47	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 48	579	<i>Contagisporites optivus</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 49	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 50	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 51	579	<i>cf. Grandispora velata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 52	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 53	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 54	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 55	579	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 56	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 57	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 58	579	<i>cf. Lagenicula hirsutoida</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 59	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 60	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 61	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 62	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 63	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 64	579	<i>Hystricosporites furcatus</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 65	579	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 66	579	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 67	579	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 68	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 69	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 70	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 71	579	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 72	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 73	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 74	579	<i>cf. Grandispora velata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 75	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 76	579	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 77	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 78	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 79	579	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 80	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 81	578	<i>Contagisporites optivus</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 82	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 83	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 84	578	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 85	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 86	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 87	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 88	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 89	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 90	578	<i>Lagenicula illizii comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 91	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 92	578	<i>Lagenicula media comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 93	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 94	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 95	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 96	578	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 97	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 98	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 99	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 100	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 101	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 102	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 103	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 104	578	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 105	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 106	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 107	578	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 108	578	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 109	577	<i>Biharisporites lugardonii</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 110	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 111	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 112	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 113	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 114	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 115	577	<i>Hystricosporites furcatus</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 116	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 117	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 118	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 119	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 120	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 121	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 122	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 123	577	<i>Lagenicula media comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 124	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 125	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 126	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 127	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 128	577	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 129	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 130	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 131	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 132	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 133	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 134	577	<i>Lagenicula microechinata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 135	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 136	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 137	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 138	577	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 139	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 140	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 141	577	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 142	577	<i>Lagenicula sp. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 143	576	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 144	576	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 145	576	<i>Biharisporites lugardonii</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 146	576	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 147	576	<i>Lagenicula media comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 148	576	<i>Lagenicula sp. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 149	576	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 150	576	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 151	576	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 152	576	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 153	576	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 154	576	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 155	576	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 156	576	<i>Biharisporites arcticus</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 157	576	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 158	576	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 159	576	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 160	576	<i>Lagenicula devonica</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 161	576	<i>cf. Grandispora velata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 162	574	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 163	574	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 164	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 165	574	<i>Lagenicula media comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 166	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 167	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 168	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 169	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 170	574	<i>Lagenicula microechinata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 171	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 172	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 173	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 174	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 175	574	<i>Lagenicula devonica</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 176	574	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 177	572	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 178	572	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 179	572	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 180	572	<i>cf. Grandispora velata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 181	572	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 182	572	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 183	572	<i>cf. Lagenicula crassiaculeata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 184	572	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 185	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 186	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 187	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 188	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 189	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 190	729	<i>Hystricosporites elongatus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 191	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 192	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 193	729	<i>Biharisporites lugardonii</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 194	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 195	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 196	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 197	729	<i>Hystricosporites elongatus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 198	729	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 199	729	<i>Lagenicula illizii comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 200	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 201	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 202	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 203	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 204	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 205	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 206	729	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 207	734	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 208	734	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 209	734	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 210	734	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 211	731	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 212	731	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 213	731	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 214	731	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 215	731	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 216	734	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 217	734	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 218	734	<i>Lagenicula illizii comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 219	734	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 220	734	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 221	731	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 222	731	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 223	731	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 224	731	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 225	109	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 226	109	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 227	109	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 228	109	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 229	109	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 230	1235	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano

CICYTTP-M 231	1235	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 232	1235	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 233	1235	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 234	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 235	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 236	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 237	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 238	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 239	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 240	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 241	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 242	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 243	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 244	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 245	1267	indeterminada	Tarija	Yesera Norte	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 246	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 247	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 248	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 249	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 250	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 251	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 252	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 253	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 254	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 255	1242	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 256	1245	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 257	1245	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 258	1245	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 259	1245	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano

CICYTTP-M 260	1245	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 261	1245	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 262	1245	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 263	1245	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 264	2615	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 265	2615	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 266	2615	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 267	2615	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 268	2615	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 269	2615	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 270	2615	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 271	2615	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 272	2615	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 273	2615	<i>Hystricosporites furcatus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 274	2615	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 275	2615	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 276	1247	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 277	304	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 278	304	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 279	304	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 280	304	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 281	304	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 282	304	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 283	304	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 284	304	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 285	304	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 286	305	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 287	305	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 288	305	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano

CICYTTP-M 289	305	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 290	305	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 291	305	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 292	306	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 293	306	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 294	306	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 295	307	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 296	307	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 297	307	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 298	307	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 299	307	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 300	307	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 301	307	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 302	307	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 303	307	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 304	307	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 305	1232	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Itacua	Tournaisiano-Viseano
CICYTTP-M 306	1232	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Itacua	Tournaisiano-Viseano
CICYTTP-M 307	1232	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Itacua	Tournaisiano-Viseano
CICYTTP-M 308	1232	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Itacua	Tournaisiano-Viseano
CICYTTP-M 309	1232	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Itacua	Tournaisiano-Viseano
CICYTTP-M 310	1232	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Itacua	Tournaisiano-Viseano
CICYTTP-M 311	1232	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Itacua	Tournaisiano-Viseano
CICYTTP-M 312	1232	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Itacua	Tournaisiano-Viseano
CICYTTP-M 313	1232	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Itacua	Tournaisiano-Viseano
CICYTTP-M 314	1233	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 315	1233	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 316	120	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 317	120	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano

CICYTTP-M 318	120	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 319	120	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 320	121	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 321	121	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 322	121	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 323	121	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 324	121	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 325	121	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 326	121	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 327	121	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 328	121	<i>cf. Grandispora naumovae</i>	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 329	121	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 330	121	indeterminada	Tarija	Mataral	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 331	446	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 332	446	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 333	446	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 334	446	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 335	446	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 336	446	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 337	446	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 338	446	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 339	446	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 340	449	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 341	449	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 342	449	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 343	449	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 344	449	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 345	449	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 346	449	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano

CICYTTP-M 347	449	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 348	309	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 349	309	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 350	309	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 351	309	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 352	310	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 353	310	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 354	310	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 355	310	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 356	310	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 357	310	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 358	311	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 359	311	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 360	311	indeterminada	Tarija	Angosto del Pescado	Pescado	Eifeliano-Givetiano
CICYTTP-M 361	1663	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 362	1663	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 363	1663	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 364	1663	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 365	1663	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 366	1663	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 367	1655	<i>Grandispora permulta</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 368	1655	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 369	1655	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 370	1655	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Kaka	Viseano
CICYTTP-M 371	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 372	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 373	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 374	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 375	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 376	2609	<i>Hystricosporites furcatus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 377	2609	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 378	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 379	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 380	2609	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 381	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 382	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 383	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 384	2609	<i>Lagenicula sp. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 385	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 386	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 387	2609	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 388	2613	<i>Grandispora senticosa</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 389	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 390	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 391	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 392	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 393	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 394	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 395	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 396	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 397	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 398	2613	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 399	2614	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 400	2614	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 401	2614	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 402	2614	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 403	2611	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 404	2611	<i>Lagenicula sp. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 405	2611	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 406	2611	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 407	2611	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 408	2611	<i>Hystricosporites costatus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 409	2611	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 410	2611	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 411	2611	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 412	2610	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 413	2610	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 414	2610	<i>Grandispora senticosa</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 415	2610	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 416	2610	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 417	2610	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 418	2610	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 419	2610	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 420	2610	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 421	2610	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 422	2610	<i>Hystricosporites furcatus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 423	2610	<i>Lagenicula microechinata</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 424	2612	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 425	2612	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 426	2612	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 427	2612	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 428	2612	<i>Lagenicula magna comb. nov.</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 429	2612	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 430	2612	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 431	2612	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 432	2612	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 433	2612	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío

CICYTTP-M 434	729	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 435	729	<i>Hystricosporites expandus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 436	578	<i>Hystricosporites furcatus</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 437	729	<i>Hystricosporites furcatus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 438	573	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 439	729	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 440	731	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 441	731	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 442	734	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 448	106	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Huamampampa	Emsiano superior-Eifeliano medio
CICYTTP-M 449	108	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 450	108	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 451	108	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 452	473 (4312)	<i>Grandispora permulta</i>	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 453	473 (4312)	<i>Grandispora permulta</i>	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 454	473 (4312)	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 455	473 (4312)	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 456	473 (4312)	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 457	473 (4312)	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 458	473 (4312)	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 459	473 (4312)	<i>Ancyrospora incisa</i>	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 460	473 (4312)	<i>Grandispora permulta</i>	Tarija	Yesera Centro	Iquirí	Frasniano-Fameniano temprano
CICYTTP-M 461	474 (4313)	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 462	474 (4313)	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 463	474 (4313)	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 464	474 (4313)	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 465	474 (4313)	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 466	474 (4313)	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 467	474 (4313)	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano

CICYTTP-M 468	474 (4313)	indeterminada	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 469	474 (4313)	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 470	474 (4313)	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Yesera Centro	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 478	564	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 479	564	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 480	564	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 481	564	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 482	564	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 483	564	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 484	565	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 485	565	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 486	565	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 487	565	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 488	565	<i>Hystricosporites expandus</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 489	565	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 490	566	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 491	566	<i>Hystricosporites costatus</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 492	566	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 493	566	<i>Ancyrospora incisa</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 494	566	<i>Hystricosporites costatus</i>	Madre de Dios	Pozo Manuripi	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 495	1234	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 496	1234	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 497	1234	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 498	1234	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 499	1236	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 500	1237	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 501	1237	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 502	1239	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 503	1239	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano

CICYTTP-M 504	1239	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 505	1241	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 506	1241	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 507	1241	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 508	1241	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 509	1243	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 510	1246	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 511	1246	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 512	1246	indeterminada	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 513	1246	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 514	1246	<i>Grandispora pseudoreticulata</i>	Tarija	Balapuca	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 515	733	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 516	733	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 517	733	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 518	733	<i>Hystricosporites furcatus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 519	733	<i>Hystricosporites furcatus</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Toregua	Tournaisiano medio-tardío
CICYTTP-M 520	738	<i>Hystricosporites spiralis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Tomachi	Frasniano
CICYTTP-M 521	739	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Tomachi	Frasniano
CICYTTP-M 522	739	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Tomachi	Frasniano
CICYTTP-M 523	739	indeterminada	Madre de Dios	Pozo Pando	Tomachi	Frasniano
CICYTTP-M 524	739	<i>Hystricosporites delectabilis</i>	Madre de Dios	Pozo Pando	Tomachi	Frasniano
CICYTTP-M 525	1233	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 526	1233	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano
CICYTTP-M 527	1233	indeterminada	Tarija	Yesera Sur	Los Monos	Givetiano-Frasniano temprano