



FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA

RECONSTRUCCIÓN DEL BOSQUE AMAZÓNICO DURANTE EL MIOCENO:
CARACTERIZACIÓN PALINOLÓGICA DE LAS LOCALIDADES ANGOTEROS-
BELLAVISTA (RÍO NAPO, LORETO-PERÚ)

Línea de investigación:

Biodiversidad, ecología y conservación

Tesis para optar por el Título Profesional de Biología

Autor:

Montenegro Vargas, Juan Felipe

Asesor:

Salas Asencios, Ramsés

Jurado:

López Bulnes, Jorge Luis

Bohórquez Meza, Isabel Doris

Rodrigo Rojas, María Elena

Lima - Perú

2022

Referencia:

Montenegro, V. (2022). Reconstrucción del bosque amazónico durante el mioceno: caracterización palinológica de las localidades Angoteros-Bellavista (Rio Napo, Loreto - Perú [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Federico Villarreal]. Repositorio Institucional UNFV. <http://repositorio.unfv.edu.pe/handle/UNFV/5895>



Reconocimiento - No comercial - Sin obra derivada (CC BY-NC-ND)

El autor sólo permite que se pueda descargar esta obra y compartirla con otras personas, siempre que se reconozca su autoría, pero no se puede generar obras derivadas ni se puede utilizar comercialmente.

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>



Universidad Nacional
Federico Villarreal

VRIN | VICERRECTORADO
DE INVESTIGACIÓN

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICA

**RECONSTRUCCIÓN DEL BOSQUE AMAZÓNICO DURANTE EL
MIOCENO: CARACTERIZACIÓN PALINOLÓGICA DE LAS LOCALIDADES
ANGOTEROS-BELLAVISTA (RÍO NAPO, LORETO-PERÚ)**

Línea de Investigación:

Biodiversidad, ecología y conservación

Tesis para optar por el Título Profesional de Biología

Autor:

Montenegro Vargas, Juan Felipe

Asesor:

Salas Asencios, Ramsés

Jurado

López Bulnes, Jorge Luis

Bohórquez Meza, Isabel Doris

Rodrigo Rojas, María Elena

Lima-Perú

2022

DEDICATORIA

A mis padres, quienes han estado cuando más los he necesitado.

A los estudiantes de mi facultad, nunca pierdan el interés por la ciencia.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a la Glga. Diana Ochoa, quien fue la gestora de esta investigación. Por haberme asesorado en la escritura de la tesis y darme la oportunidad de perfeccionar mis habilidades en palinología. También por brindarme el espacio para la realización de esta investigación en los laboratorios de Biogeociencias (LID-313) y Ciencias del Mar (LID-317) de la Universidad Peruana Cayetano Heredia.

Agradezco a Rodolfo Salas-Gismondi, primer paleontólogo del Perú, por haberme otorgado la beca para la realización de esta tesis, bajo el financiamiento del proyecto “Valorización del patrimonio paleontológico y el origen de la megadiversidad del Perú”, convenio 104-2018 Fondecyt-UPCH.

Del mismo modo, agradezco a mis profesoras María Isabel La Torre y Karen Ventura, por haberme introducido en el mundo de la botánica.

INDICE

CARÁTULA.....	i
DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
INDICE.....	iv
RESUMEN	v
ABSTRACT	vi
I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Descripción y formulación del problema	1
1.2. Antecedentes.....	3
1.3. Objetivos.....	6
1.4. Justificación.....	6
1.5. Hipótesis	7
II. MARCO TEÓRICO.....	9
2.1. Bases teóricas sobre el tema de investigación	9
III. MÉTODO.....	44
3.1. Tipo de investigación	44
3.2. Ámbito temporal y espacial.....	44
3.3. Variables.....	44
3.4. Población y muestra.....	45
3.5. Instrumentos	45
3.6. Procedimientos.....	45
3.7. Análisis de datos.....	51
IV. RESULTADOS.....	58
V. DISCUSIÓN DE RESULTADOS	89
VI. CONCLUSIONES.....	98
VII. RECOMENDACIONES.....	100
VIII. REFERENCIAS	101
ANEXOS	119
Anexo A: Sistemática Palinológica	119
Anexo B: Tablas de significancia.	174
Anexo C: Base de datos virtual con las abundancias y conteos de palinomorfos....	175

RESUMEN

Se presenta una reconstrucción palinológica de las localidades Angotereros y Bellavista provenientes del Río Napo (Loreto; Perú), ubicadas al NO de la Amazonia. Entre el polen y las esporas, se identificaron 31 familias vegetales, lo que representa el 30% de las afinidades botánicas conocidas del recobro palinológico. Las asociaciones de polen en la localidad Angotereros donde se halla el fósil del delfín MUSM-4016 se vinculan principalmente a bosques de tierras bajas con influencia marina transicional (<50% de palinomorfos marinos). La localidad Bellavista donde proviene el fósil de *Purusaurus* MUSM-4014 en cambio representa a un ambiente pantanoso y de baja energía. Los análisis para la asignación de edad ubican a ambas localidades a ~16.7 Ma (Mioceno Temprano). Finalmente se evidencia que la localidad Angotereros se ubica a finales de la primera incursión marina *sensu* Jaramillo *et al.* (2017).

Palabras clave: Amazonia, Mioceno, polen, esporas, reconstrucción paleoambiental.

ABSTRACT

A palynological reconstruction of the Angoteros and Bellavista localities from the Napo River (Loreto, Peru), located in the NW of the Amazon, is presented. Between pollen and spores, 31 plant families were identified, which represents 30% of the known botanical affinities of the palynological collection. Pollen assemblages at the Angoteros locality where the dolphin fossil MUSM-4016 is found are mainly linked to lowland forests with transitional marine influence (<50% marine palynomorphs). The Bellavista locality where the *Purusaurus* fossil MUSM-4014 comes from, on the other hand, represents a swampy and low-energy environment. Analyzes for age assignment place both localities at ~16.7 Ma (Early Miocene). Finally, it is evident that the Angoteros locality is located at the end of the first marine incursion *sensu* Jaramillo *et al.* (2017).

Keywords: Amazon, Miocene, pollen, spores, paleoenvironmental reconstruction.

I. INTRODUCCIÓN

El bosque amazónico ha sido ampliamente estudiado en Brasil, Colombia y Venezuela, sin embargo la región noroccidental de la Amazonía (Loreto-Perú) ha sido poco estudiada, por dos principales motivos, i) el difícil acceso a los afloramientos cubiertos por la densa vegetación y ii) la discontinuidad del registro. Este estudio se desprende de una expedición que se realizó en el 2018 para entender los orígenes de la diversidad de vertebrados antecesores de los reportados actualmente en la Amazonia. Esta tesis reconstruye el bosque que existió en el Mioceno ubicado actualmente en la región de Loreto. Primero se identificaron los palinomorfos que en su mayoría comprendieron polen y esporas fósiles. Se les asignó una afinidad ecológica y taxonómica. Se obtuvieron marcadores palinológicos que se emplearon en un análisis de edad para ubicar temporal y espacialmente al bosque. Finalmente se discute el (paleo)ambiente en donde se desarrollaron los fósiles de vertebrados recuperados de las localidades estudiadas.

1.1. Descripción y formulación del problema

El bosque húmedo tropical en Sudamérica, que incluye a la Amazonia, es un impresionante centro de diversidad vegetal, que alberga más de 80000 especies de plantas vasculares (Colinvaux y De Oliveira, 2001), y que existe desde hace más de ~50 millones de años (Ma) (Jaramillo *et al.*, 2011). Sin embargo, el paisaje que alberga esta gran diversidad ha experimentado cambios drásticos en el pasado geológico; por ejemplo, durante el Mioceno (~23-10 Ma), la Amazonia albergaba una inmensa red de lagos y aguas someras, conocida como Sistema Pebas. Se calcula que hasta un ~70% de la Amazonia occidental (Hoorn, 1993), incluida la región de Loreto estaba inundada, y que recibió aguas marinas provenientes del Caribe en al menos dos ocasiones (Hoorn, 1993, 1994a; Wesselingh, 2002; Jaramillo *et al.*, 2017).

Los cambios en salinidad asociados a estas incursiones marinas afectaron directamente las comunidades vegetales al comprometer las funciones fisiológicas de diferentes grupos, por lo que se considera debieron incidir en la estructura y distribución de las especies vegetales (Bernal *et al.*, 2019), promoviendo originaciones, extinciones (especies que no sobrevivieron a las condiciones salinas), y partición de nichos (generación y pérdida de espacio). Sin embargo, a la fecha se desconoce a detalle cómo las incursiones marinas modelaron el paisaje, afectaron la diversidad del bosque, y cambiaron la distribución de especies a lo largo de los diferentes ambientes del bosque Amazónico (*e.g.* bosques de galerías, bosques de várzeas o llanuras secas; *e.g.* Hoorn *et al.*, 2010; D'apolito *et al.*, 2021).

Los depósitos sedimentarios acumulados como resultado del extenso Sistema Pebas se conocen geológicamente como la Formación Pebas (Gabb, 1869). Esta Formación contiene un registro paleontológico abundante y diverso, que incluye, ostrácodos (Feijó, 2006), moluscos (Wesselingh *et al.*, 2002; Anderson *et al.*, 2006), peces (Rebata *et al.*, 2006), saurópsidos (Salas-Gismondi *et al.*, 2015) y microfósiles vegetales (*e.g.* Hoorn 1993, 1994a; Silva-Caminha *et al.*, 2010; Leite *et al.*, 2020).

Este registro ha sido usado para asignar edades a los sedimentos (*e.g.*, empleando marcadores palinológicos, malacológicos y de ostrácodos), explicar la evolución de la biodiversidad del bosque amazónico (Hoorn *et al.*, 2010), describir la distribución biogeográfica de diversas especies (Hoorn y Vonhof, 2006), y caracterizar la extensión espaciotemporal de los ambientes, incluidas las incursiones marinas que afectaron al Sistema Pebas (Hoorn 1993, 1994b; Jaramillo *et al.*, 2017).

En este trabajo se describió e identificó a los palinomorfos contenidos en sedimentos de la Formación Pebas, que afloran a lo largo del Río Napo en las localidades Angoteros y Bellavista ubicadas en el noroccidente (NO) amazónico (región Loreto-Perú), donde además de restos vegetales (polen y esporas), se encontraron fósiles de vertebrados (cocodrilos, tortugas, delfines, entre otros; D. Ochoa, *pers. comm*). El objetivo principal de esta investigación fue, caracterizar el contenido palinológico de estos sedimentos, con el fin de responder las siguientes interrogantes ¿Cómo fue la composición y estructura de la vegetación del NO amazónico en el Sistema Pebas?, ¿qué tanto ha cambiado la vegetación de la Amazonia NO existente en el Sistema Pebas, con respecto a la del bosque amazónico actual?, ¿se observan evidencias marinas dentro de los sedimentos estudiados?, sí es el caso, ¿con cuál de las dos principales incursiones marinas *sensu* Jaramillo *et al.* (2017) estarían asociados los sedimentos de las localidades Angoteros y Bellavista?, para finalmente entender, ¿qué tipo de vegetación y ambientes coexistían con los fósiles encontrados en las localidades Angoteros y Bellavista?

1.2. Antecedentes

Los primeros estudios sobre la historia geológica del bosque amazónico se hicieron en el siglo XIX, cuando se registraron los primeros reportes sobre una notable fauna fósil de moluscos (marinos y de agua dulce) provenientes de la localidad Pebas en la Amazonia peruana (Gabb, 1869). En esta localidad, los moluscos encontrados fueron reportados como especies nuevas (a excepción de una) y mostraban poco parecido con la fauna sudamericana moderna; por lo que se concluyó que se trataba de especies extintas, pero de una edad relativamente reciente debido al buen estado de preservación de los fósiles (Gabb, 1869). Con este hallazgo, las primeras diferencias entre las faunas de moluscos actuales y las extintas se empezaron a vislumbrar.

En el siglo XX, a partir de la integración de diferentes evidencias sedimentológicas, se propuso que la iniciación del cono amazónico, y por tanto el origen del Río Amazonas, ocurrió entre el Mioceno medio y tardío (~15-8 Ma; Damuth y Kumar, 1975). Simultáneamente, los estudios palinológicos de la flora neotropical se hicieron más frecuentes, permitiendo determinar las afinidades taxonómicas de varios palinomorfos fósiles, caracterizar (*a grosso modo*) el tipo de vegetación existente y así señalar la importancia del polen de *Rhizophora* como un indicador de entornos marinos en el pasado (*i.e.* manglares; Caritini y Müller, 1977). Usando el registro fósil de ostrácodos, se plantearon algunas hipótesis sobre posibles inundaciones de origen marino en la Amazonia (Sheppard y Bate, 1980), pero sin ninguna estimación de edad precisa. Posteriormente, se construyeron esquemas de distribución temporal para algunas (morfo)especies de palinomorfos presentes en sedimentos amazónicos (*i.e.*, zonaciones palinoestratigráficas) y se elaboraron reconstrucciones parciales de la vegetación existente en el Mioceno (Lorente, 1986; Hoorn, 1988).

En la última década del siglo XX, se han resuelto incertidumbres sistemáticas en varios grupos (*e.g.* moluscos; Nuttall, 1990), permitiendo mejorar las interpretaciones ambientales (*i.e.*, aguas corrientes, pantanos y lagos de salinidad variable), las estimaciones de edad y las correlaciones bioestratigráficas regionales. De esta forma, se asignó una edad de Mioceno medio a la fauna de la Formación Pebas (incl. los de afinidad marina; Nuttall, 1990), y se sugirió que el río Amazonas empezó a funcionar como un sistema de drenaje transcontinental desde el Mioceno tardío (Campbell, 1992). Adicionalmente, la hipótesis de la existencia de ambientes marinos en la Amazonia occidental se consolidó aún más, a partir del hallazgo de polen de *Rhizophora*, señalado anteriormente como indicador de manglar (Hoorn, 1993). La abundante presencia de este grano de polen puso en evidencia la existencia de un extenso sistema fluvial que tuvo marcada influencia marina durante el Mioceno medio-tardío (Hoorn, 1994a), generando cambios geográficos y ambientales en el NO de la Amazonia.

A inicios del siglo XXI se propuso que la masiva extinción de moluscos en el Sistema Pebas se debió a la formación del actual Río Amazonas, suponiendo que pocas especies actuales de moluscos estarían adaptadas a condiciones de salinidad alta (Wesselingh *et al.*, 2002). Así mismo, se ha señalado que las incursiones marinas aislaron varias áreas de bosque tropical y vegetación seca/árida, generando zonas actualmente conocidas como áreas de endemismo de animales y plantas (Nores, 2004). Los patrones de migración de moluscos y peces de la Amazonia durante el Mioceno temprano-medio, han indicado la presencia de una conexión biogeográfica entre la Cordillera Oriental colombiana y el mar Caribe (*e.g.* Hoorn y Vonhof, 2006). No obstante, diversos autores coinciden en que la biodiversidad de la Amazonia se conoce de manera incompleta debido a que el registro geológico además de fragmentario es poco accesible (*e.g.* Wesselingh y Salo, 2006; Antonelli, 2008).

Durante los más de 10 Ma de duración del Sistema Pebas, el paisaje incluyó ambientes fluviales, pantanales, lacustres, estuarinos, marinos poco profundos (*e.g.* Leite *et al.*, 2016; de Paula *et al.*, 2019). También paisajes altamente dinámicos con pronunciadas variaciones laterales a lo largo de la región, por ejemplo, registros palinológicos del NO de Brasil al oriente del Arco de Iquitos, indican que en esa zona no existieron eventos de influencia marina (Silva-Caminha *et al.*, 2010). Esta variación espaciotemporal sugiere que el efecto de las incursiones marinas en la flora (composición y diversidad) de la Amazonia deberían ser especialmente evidente en regiones de la Amazonia occidental, donde hubo paso de aguas salinas y así como en áreas marginales de la Amazonia oriental cercanas al océano Atlántico (Bernal *et al.*, 2019).

1.3. Objetivos

1.3.1. Objetivo general

Caracterizar palinológicamente los sedimentos de las localidades Angoteros y Bellavista procedentes del Río Napo en Loreto-Perú, en el NO de la Amazonia, con el fin de reconstruir la composición, estructura y diversidad del bosque amazónico durante la acumulación de sedimentos en el Mioceno.

1.3.2. Objetivos específicos

Identificar la afinidad taxonómica y el hábito ecológico de los granos de polen y esporas fósiles recuperados de las localidades Angoteros y Bellavista (Loreto-Perú) para caracterizar la vegetación existente durante el depósito de los sedimentos.

Evaluar si existieron eventos de incursiones marinas durante la acumulación de los sedimentos de las localidades Angoteros y Bellavista, a través de la presencia de indicadores fósiles de afinidad marina, para determinar si hay evidencias de cambios asociados en la distribución de las (morfo)especies y estructura de las comunidades vegetales observadas a lo largo de las secuencias sedimentarias.

Interpretar el registro palinológico, junto con los fósiles de vertebrados y los datos geológicos de las mismas localidades, con el fin de reconstruir los ecosistemas y ambientes existentes durante la acumulación de los sedimentos de las secciones estudiadas.

1.4. Justificación

El estudio del registro geológico y paleontológico del Sistema Pebas (Hoorn, 1994a) puede brindar información (paleo)ecológica y (paleo)ambiental para interpretar cómo las incursiones marinas afectaron la composición y estructura de la vegetación durante el Mioceno (Hoorn *et al.*, 2010; Jaramillo *et al.*, 2017), influenciando tanto la distribución biogeográfica

de especies, así como la partición y formación de nichos en un complejo ecosistema sin equivalente en la actualidad (Wesselingh *et al.*, 2002; Hoorn y Vonhof, 2006).

El análisis palinológico y las condiciones ambientales existentes durante el depósito de sedimentos en las localidades Angoteros y Bellavista permitirá describir y caracterizar el bosque en el NO amazónico existente en el Mioceno. Además, a partir de la asignación de edades a los granos de polen y esporas contenidos en los sedimentos de las localidades estudiadas (Angoteros y Bellavista), se podrá establecer una mejor relación temporal (cronoestratigráfica) para los fósiles de vertebrados (delfines, tortugas, cocodrilos, entre otros) encontrados en dichas secuencias sedimentarias, lo que permitirá entender cómo estaban conformadas las comunidades de vertebrados, y cómo eran los ecosistemas donde estos organismos coexistían durante el Mioceno.

La caracterización de las asociaciones palinológicas brindará nuevas consideraciones para un mejor entendimiento de las características del bosque de la Amazonia NO durante el Mioceno (Lorente, 1986; Hoorn, 1993; Silva-Caminha *et al.*, 2010; Leite *et al.*, 2016; de Paula *et al.*, 2019; Parra *et al.*, 2020) y su relación con el actual bosque amazónico (Gentry, 1988; Bernal *et al.*, 2019). Información que, frente al actual cambio climático, puede, por ejemplo, ayudar a entender las posibles respuestas de las comunidades vegetales en la Amazonia frente a inundaciones o sequías (Hoorn *et al.*, 2010; Bernal *et al.*, 2019; Parra *et al.*, 2020).

1.5. Hipótesis

Ho: Los granos de polen, esporas y palinomorfos acompañantes encontrados en las localidades Angoteros y Bellavista (región Loreto, Perú) no evidencian la presencia de al menos una incursión marina.

H_A: Los granos de polen, esporas y palinomorfos acompañantes encontrados en las localidades Angoteros y Bellavista (región Loreto, Perú) evidencian la presencia de al menos una incursión marina.

II. MARCO TEÓRICO

2.1. Bases teóricas sobre el tema de investigación

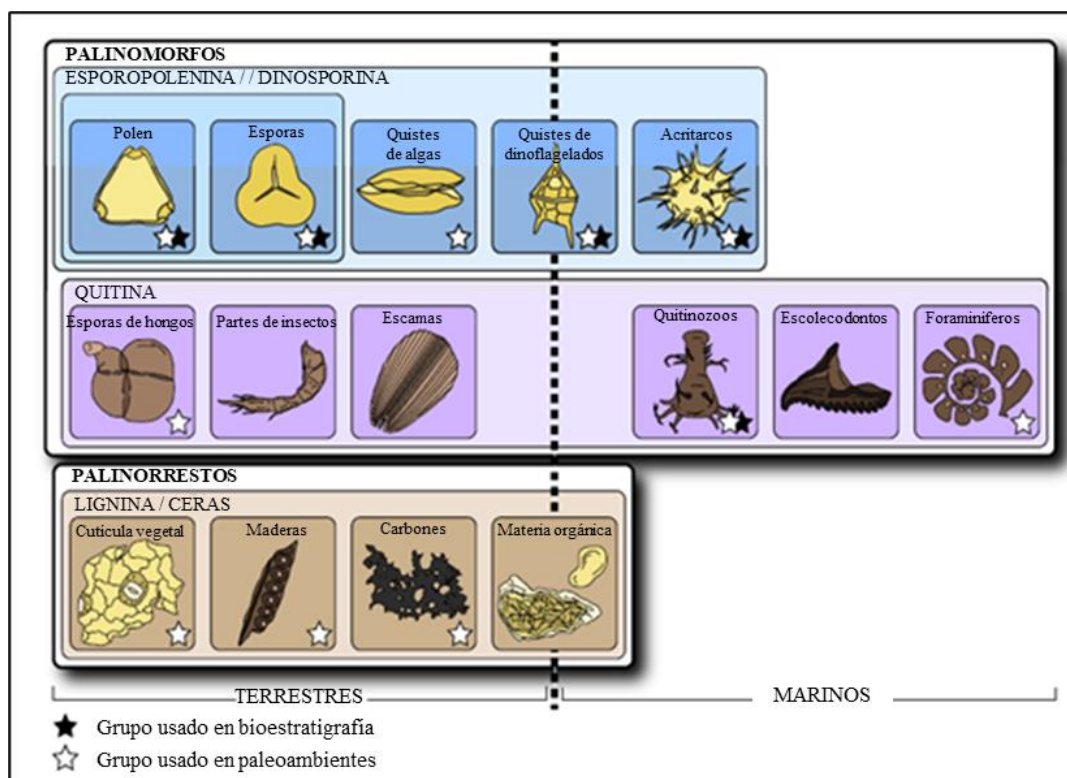
2.1.1. Palinología

Es la ciencia que estudia desde un enfoque morfológico a los palinomorfos, término general que comprende a todos los organismos que se encuentran en preparaciones palinológicas provenientes de sedimentos y rocas (Traverse, 2007; Bercovici y Vellekoop, 2017), incluyendo polen, esporas de helechos, hongos, quistes de dinoflagelados, diatomeas, entre otros (Figura 1).

Figura 1.

Composición de los principales grupos de palinomorfos y su origen (terrestre y/o marino).

Modificado de Bercovici y Vellekoop (2017).



Los palinomorfos encontrados en sedimentos antiguos, por ejemplo, de hace unos 10 Ma, albergan un increíble acervo paleontológico (microfósiles) permitiendo reconstruir comunidades y ambientes del pasado. Desde este enfoque la palinología aplicada a la geología y paleontología se le denomina como paleopalinología o palinología fósil (Armstrong y Brasier, 2005).

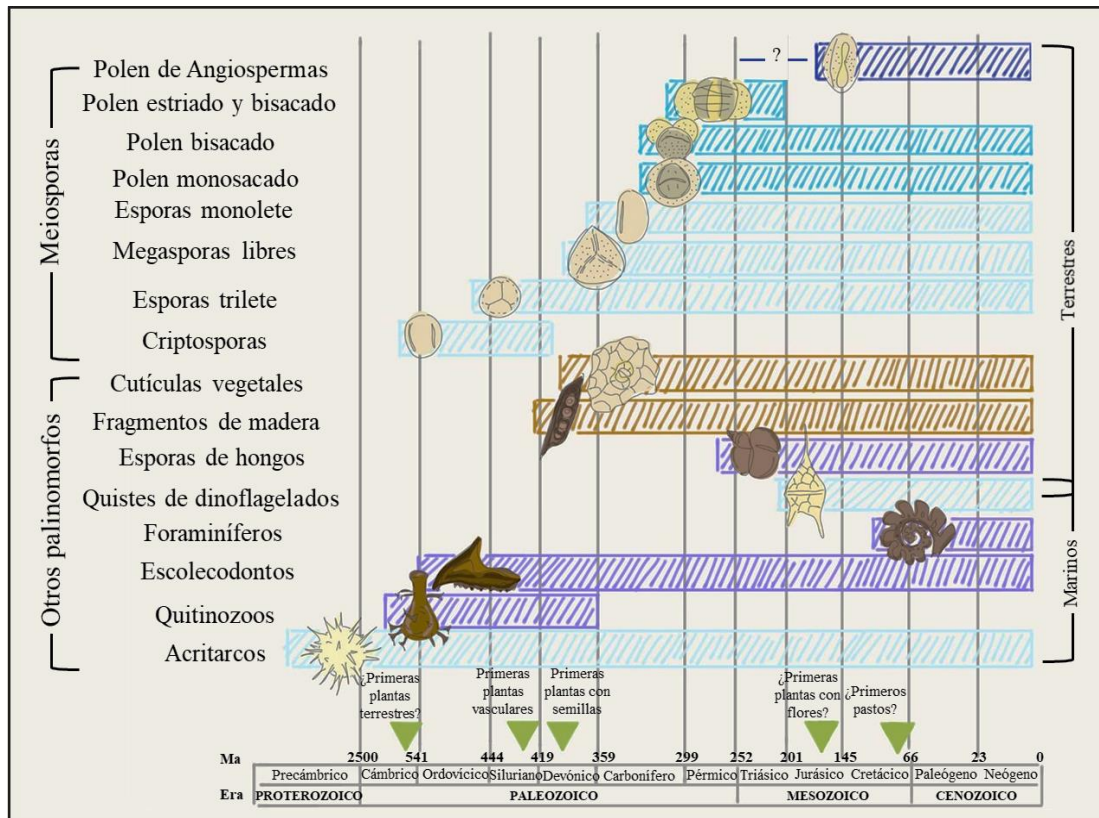
2.1.2. Palinomorfos

Los palinomorfos presentan características morfológicas que permiten asignarles afinidad taxonómica y ecológica (Figura 2; Erdtman, 1952); por tanto, son usados para reconstruir paleoambientes que pueden ser, desde depósitos lacustres de agua dulce hasta sedimentos marinos profundos (Figuras 2 y 3). Además, en algunos casos los palinomorfos también pueden estar asociados con intervalos específicos de tiempo, por lo que son usados para datar los sedimentos en los que son encontrados (*i.e.* bioestratigrafía; Figura 2). Para fines de esta investigación se presenta una revisión rápida de los principales grupos de palinomorfos terrestres, centrándose en esporomorfos (polen y esporas vegetales), los cuales permiten la caracterización de plantas y comunidades vegetales terrestres (Armstrong y Brasier, 2005).

Los esporomorfos (también denominados por algunos autores como “meiosporas”) contienen una sustancia llamada esporopolenina (Pla, 1961), que constituye la estructura básica de la pared y cuya principal característica es ser altamente resistente a la degradación, al ataque microbiano, y los efectos de la temperatura y la presión después del enterramiento (Traverse, 2007; Bercovici y Vellekoop, 2017), permitiendo así que los esporomorfos sean preservados a lo largo del tiempo geológico y bajo múltiples condiciones ambientales (Jain, 2020).

Figura 2.

Rangos de vida de los principales palinomorfos a lo largo del tiempo geológico. Modificado de Bercovici y Vellekoop (2017).



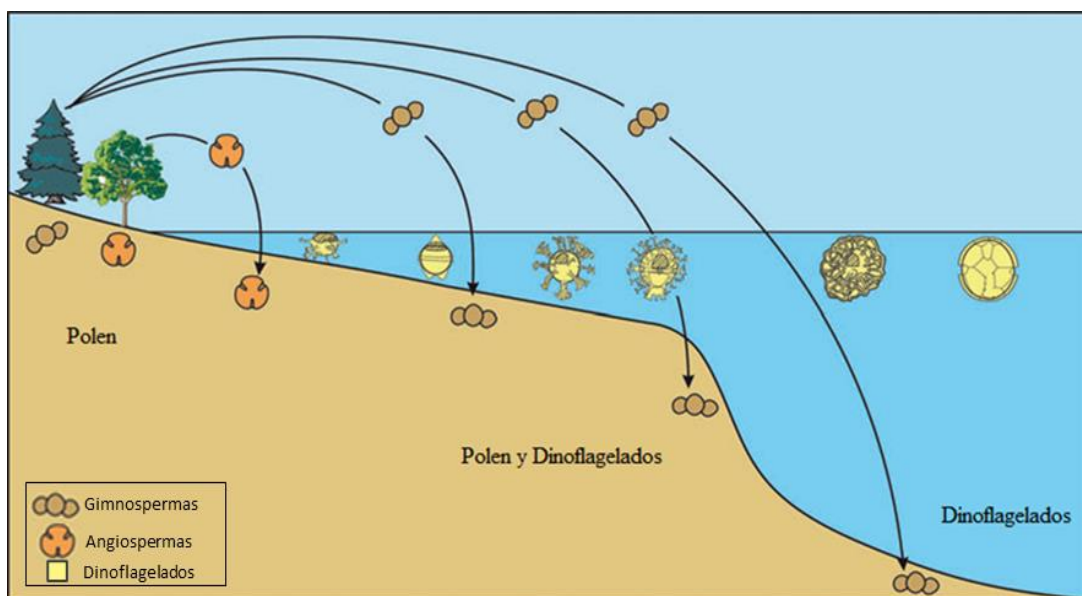
Gracias a estas características, palinomorfos de varios tipos pueden ser encontrados en sedimentos de diferentes edades hasta el presente (Figura 2). Los esporomorfos son comúnmente transportados por ríos o esparcidos por el viento y animales (*e.g.* insectos, aves, murciélagos); por tanto, los sedimentos que sólo contienen esporomorfos tienen mayor probabilidad de representar ambientes terrestres, mientras aquellos con constitución mixta (*i.e.* con presencia de quistes de dinoflagelados o foraminíferos, además de esporomorfos) probablemente sean de ambientes transicionales o marinos (Figura 3).

No obstante, es importante aclarar que incluso en ambientes exclusivamente marinos, pueden encontrarse esporomorfos que pueden proporcionar información sobre los entornos

terrestres cercanos (Williams *et al.*, 2018). Adicionalmente, los esporomorfos que son transportados por animales tienen muchas menos posibilidades de alcanzar distancias lejanas de la fuente de origen, en comparación con aquellos esporomorfos que pueden ser transportados por el viento, como ocurre con los granos de polen bisacados en gimnospermas (Figura 3).

Figura 3.

Dispersión y ocurrencia ambiental de diferentes tipos de palinomorfos.



Nota. Las secuencias no marinas (hacia la izquierda) sólo tienen polen, mientras que los sedimentos marinos generalmente contienen dinoquistes (dinoflagelados) y polen arrastrado por ríos o soplado por corrientes de aires. El polen bisacado es ligero y puede dirigirse inclusive hasta la mitad del mar. Modificado de Williams *et al.* (2018).

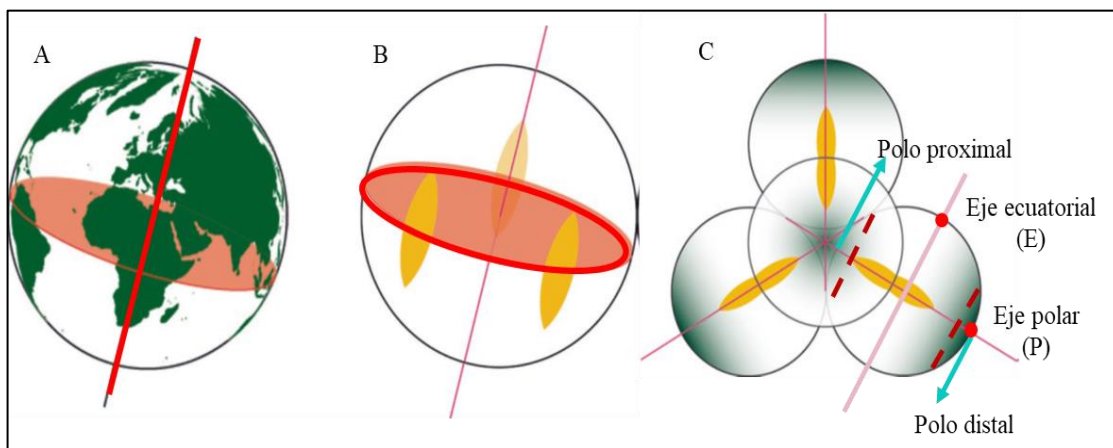
2.1.2.1. Polen

En un estricto sentido filogenético, las esporas provenientes de briofitas y pteridofitas deberían ser nombradas primero; sin embargo, a continuación, se detallarán las características de los granos de polen, debido a que su morfología permitirá al lector familiarizarse con la terminología usada en la descripción y caracterización de esporomorfos.

El polen es producido por las espermatofitas (gimnospermas y angiospermas) según Jarzen y Nichols (1996), se forman en los sacos polínicos y cumplen un rol claramente reproductivo (Font-Quer, 2001). Aunque el polen sea diminuto (10 a 200 μm), al ser un objeto tridimensional presenta características definidas que los palinólogos con el paso del tiempo han logrado identificar y estandarizar usando una nomenclatura específica (Erdtman, 1943, 1952; Van der Hammen, 1954; Pla, 1961; Kremp, 1968; Sáenz, 2004; Punt, 2007; Halbritter *et al.*, 2018).

Figura 4.

Simetría y Polaridad de los granos de polen, A. Eje polar (línea roja), B. Plano ecuatorial (elipse roja), C. Perspectiva de la polaridad en una tétrada. Modificado de Halbritter et al. (2018).



Los granos de polen son mayoritariamente simétricos, lo que permite definir planos y ejes de simetría (polar y ecuatorial), así como regiones polares (proximal y distal), como si de un planeta se tratara (Figura 4). Las regiones polares (polaridad) se logran entender desde la perspectiva de una tétrada (4 granos de polen juntos), como toda célula meiótica los granos de polen provienen de la disgregación de cuatro células haploides (Figura 4C). Algunas familias (*e.g.* Annonaceae, Cyperaceae, Ericaceae) no logran separar estas cuatro células, por lo que se mantienen unidas y viajan juntas, inclusive hasta después de formar el tubo polínico para la fecundación (Furness y Rudall, 2001). Aunque es menos frecuente, la dispersión con otros arreglos numéricos también puede existir, por ejemplo, en diadas (2 granos de polen) como en Podostemaceae, poliadas (8 a 32 granos de polen) como en Fabaceae y polinias (polen densamente empaquetado) como en Orchidaceae (Roubik y Moreno, 1991; Halbritter *et al.*, 2018).

Tabla 1.

Relación P/E (Erdtman, 1952).

Relación P/E	Forma
<0.50	Peroblado
0.50-0.75	Oblado
0.75-0.88	Suboblado
0.88-1	Oblado-Esferoidal
1	Esferoidal
1-1.44	Prolado-Esferoidal
1.44-1.33	Subprolado
1.33-2	Prolado
>2	Perprolado

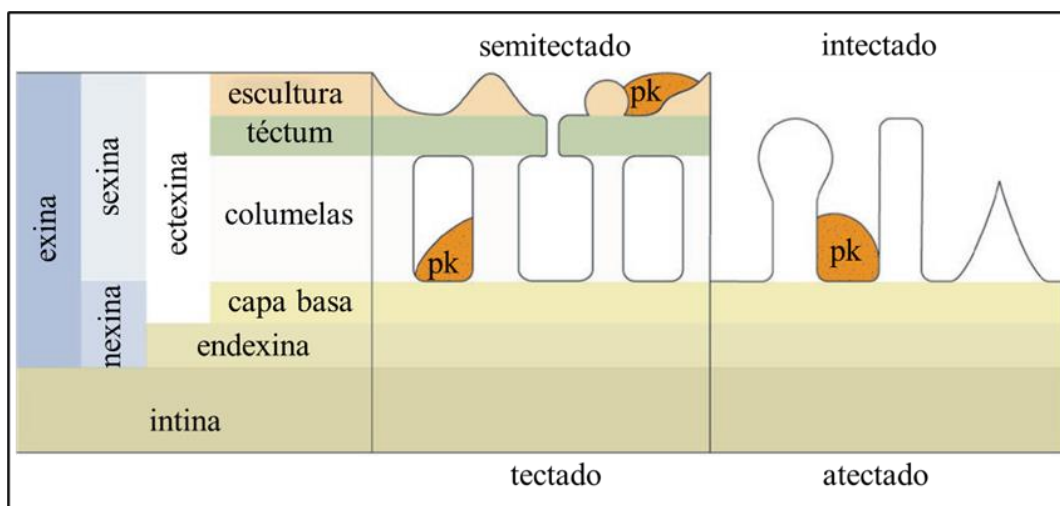
El polen posee una forma definida. Erdtman (1952) propone que, para describir la forma del grano, basta con dividir el eje polar (P) y eje ecuatorial (E), el resultado corresponderá con

la forma del polen. La forma, por tanto, puede ser esférica (ejes iguales), prolada (mayor eje polar que ecuatorial), u oblada (mayor eje ecuatorial que polar; Tabla 1).

Como se indicó anteriormente, los esporomorfos presentan una pared especializada, resistente y con características intraespecíficas reconocibles. En general, la pared de polen (esporodermis) está formada por dos capas: la intina (capa interna; Figura 5), de naturaleza celulósica, químicamente poco resistente a la degradación; y la exina (capa externa; Figura 5), que consiste principalmente de esporopolenina, (Erdtman, 1952; Strasburger, 2004). La exina es la capa que se logra conservar en los esporomorfos y, por tanto, la que indudablemente brinda detalles morfológicos para los palinólogos.

Figura 5.

Sección transversal típica de la pared en un grano de polen (pk: cemento polínico). Modificado de Halbritter et al. (2018), traducido desde Strasburger (2002) y Sáenz (2004).

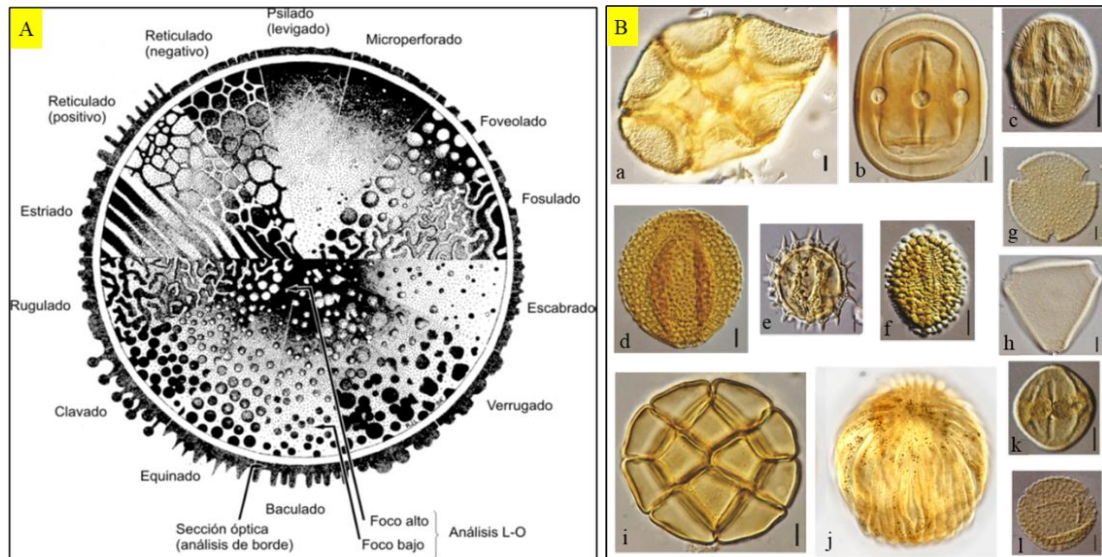


La forma como se combinan las subcapas de la exina (nexina y sexina; Figura 5) se denomina estructura. Los elementos de ornamentación en la superficie del polen se agrupan bajo el término escultura. Sin embargo, no siempre es posible distinguir entre estructura y

escultura (*e.g.* columelas independientes; Figura 5), lo que a veces hace laborioso el trabajo del investigador (Traverse, 2007).

Figura 6.

Ornamentación y ejemplos de polen.



Nota. A. Esquematización de ornamentaciones presentes en los granos de polen y la forma de observarlas usando diferentes cortes ópticos en el microscopio de luz transmitida. Modificado de Traverse (2007), traducido desde Sáenz (2004). B. Algunos ejemplos de elementos esculturales en polen bajo microscopía de luz transmitida: a. Rígulas; b-k. Foveolas (>1µm y 0.5µm, respectivamente); c. Estrías; d. Retículas; e-g. Espinas (>1µm y 0.5µm, respectivamente); f. Clavas; h. Escabras; i. De superficie lisa (psilado); j. Plicas; l. Verrugas (línea negra representa 10µm). Modificado de Fontes *et al.* (2019).

Los elementos esculturales (Figura 6) son manifestaciones producto de la presión evolutiva (*i.e.* ambiente, competencia reproductiva, coevolución, etc.), debido a este factor las espermatofitas presentan diversas ornamentaciones. Estas esculturas presentan forma y tamaño variable (~ 0.5-5 µm; Erdtman, 1943; Punt, 2007; Halbritter *et al.*, 2018). Pueden ir desde la

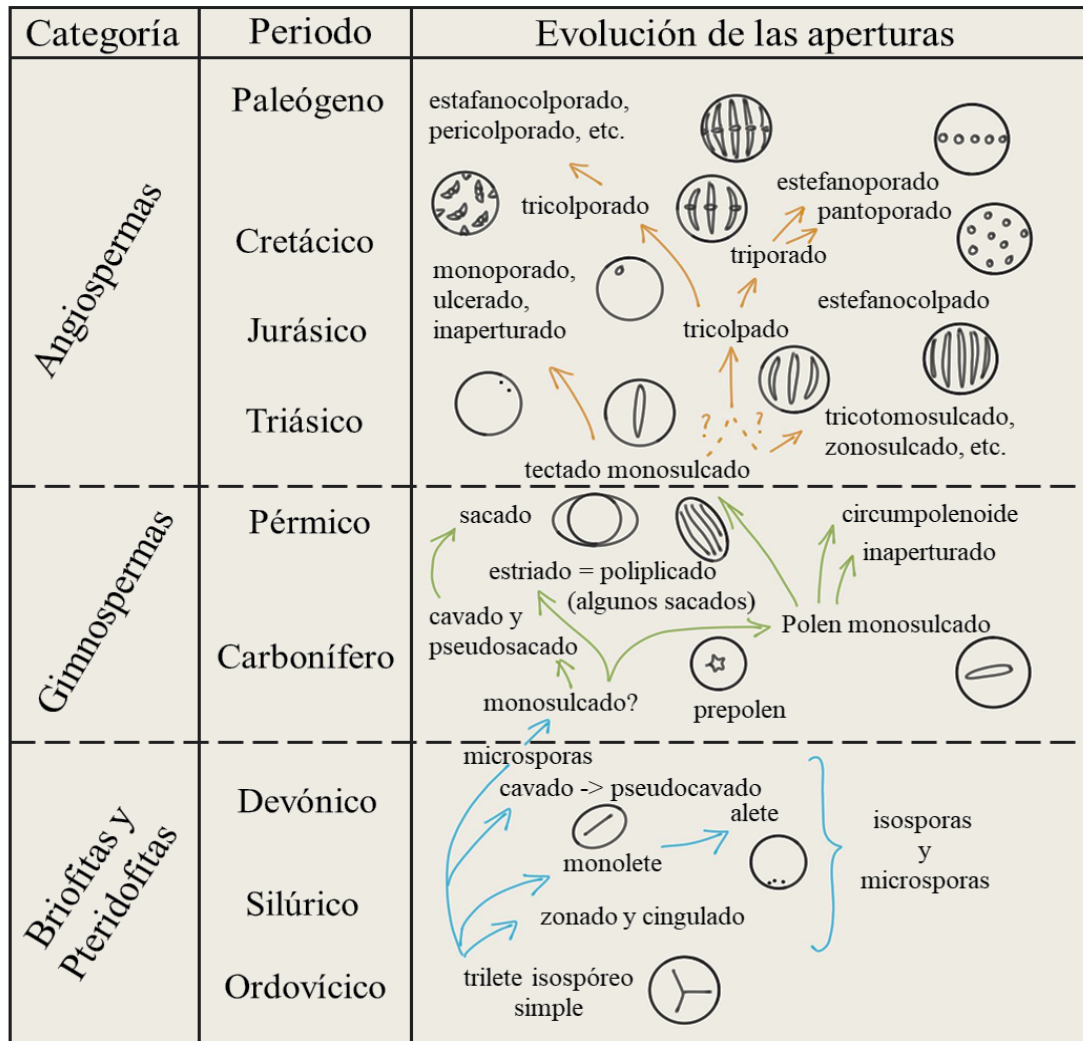
más sencilla, es decir, psilada (una pared lisa), inclinada hacia la anemofilia, como en las Poaceae; otras hacia la zoofilia, cuya ornamentación se ha expresado como, areolas (*Aristolochia* sp.), báculas (*Erythrochiton* sp.), clavas (*Ilex* sp.), escabras (s.s. para microscopía de luz transmitida; *Cassuarina* sp.), espinas (*Cichorium* sp.), estrías (*Schinus* sp.), foveolas (*Chenopodium* sp.), fósulas (*Kalmia* sp.), gemas (*Cephalopentandra* sp.), plicas (*Ephedra* sp.), retículas (*Bombax* sp.), rúgulas (*Ulmus* sp.) o verrugas (*Plantago* sp.), y aunque es poco frecuente, también se han adaptado a una dispersión submarina (polen de paredes carentes de exina), como en las Zosteraceae (Strasburger, 2004).

Existen casos en donde un grano de polen puede presentar más de un tipo de ornamentación, debido a esto, los palinólogos deben determinar cuál de las estructuras está más desarrollada en el grano para denominar ese tipo de arreglo escultural (Iversen y Troels-Smith, 1950; Van der Hammen, 1954; Erdtman 1957); esto se observa, por ejemplo, en el polen de *Gentianella* sp. cuya ornamentación es reticulado-estriada.

Comúnmente, la pared de polen en las regiones de apertura se caracteriza por un cambio en los espesores de la sexina y nexina, que pueden ser o no observables en microscopía de luz transmitida. Las aperturas facilitan la germinación del tubo polínico y el transporte de la célula generativa (gametofito) para la fecundación y posterior formación de la semilla (Armstrong y Brasier, 2005). Aunque esta puede no ser la única función, algunos autores como Wodehouse (1935) y Pla (1961), señalan que las aperturas permiten la entrada y salida de agua, además de servir como vías que guían el plegado de los granos de polen durante periodos de desecación en el ambiente (*i.e.* harmomegatia).

Figura 7.

Vías evolutivas probables de las aperturas en los esporomorfos, a lo largo del tiempo geológico. Modificado de Traverse (2007).

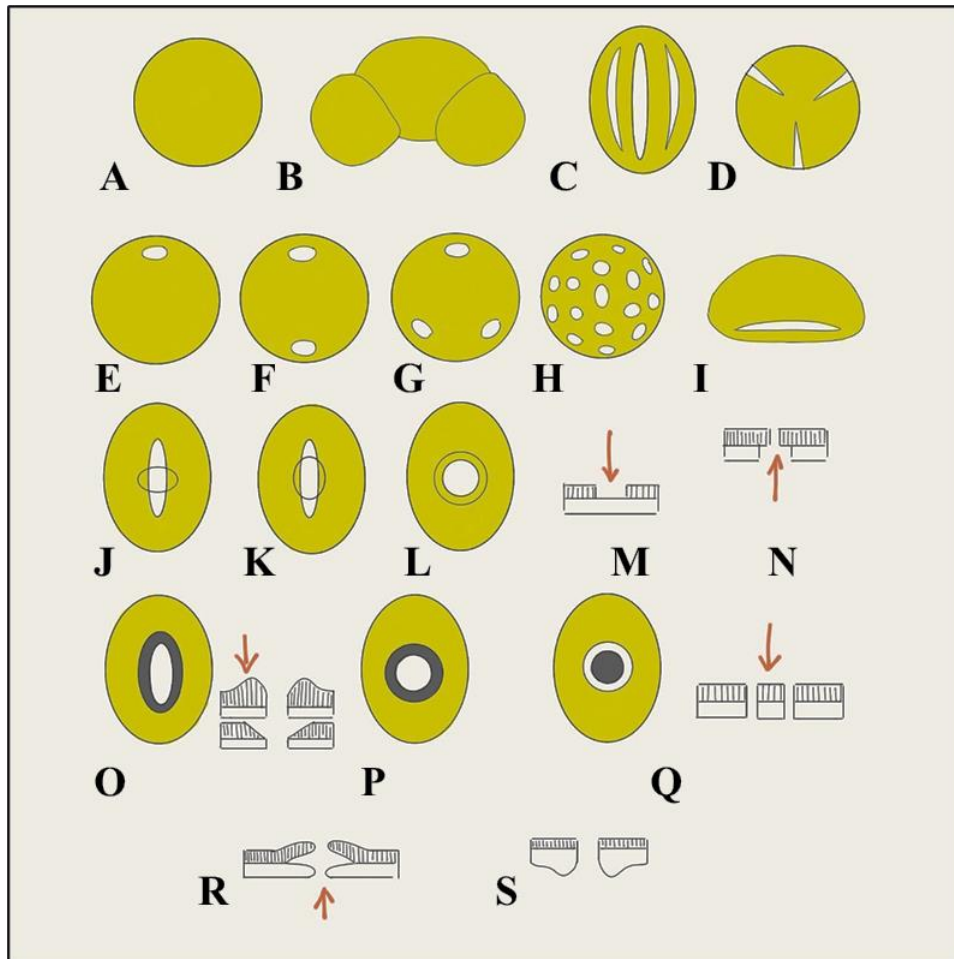


La apertura, es quizá, el carácter que más ha cambiado a lo largo de la evolución en las espermatofitas (Chaloner, 1970; Figura 7). Algunas gimnospermas presentan una región de debilidad en la pared del polen (leptoma; Figura 8B) que no es claramente visible, a estos granos se les denomina inaperturados o leptomados (Punt, 2007). Las angiospermas basales carecen de apertura (inaperturadas), presentan una zona de debilidad en la pared o tienen una sola apertura visible (monoaperturadas; Figura 8E). Las monocotiledóneas mayoritariamente son monoaperturadas, mientras que en las eudicotiledóneas las aperturas comúnmente son tres

(triaperturadas; Figura 8G), múltiplos de tres, a veces múltiplos de dos y rara vez inaperturadas (Pla, 1961).

Figura 8.

Esquematzación de aperturas en granos de polen.



Nota. A. Inaperturado; B. Leptomado; C. Tricolpado vista ecuatorial; D. Tricolpado vista polar; E. Monoporado; F. Diporado; G. Triporado; H. Pantoporado; I. Monocolpado; J. Colporado de poro lalongado; K. Colporado de poro lolongado; L. Pororado; M. Ectoapertura; N. Endoapertura; O. Margo; P. Ánulo; Q. Opérculo; R. Vestíbulo; S. Costa. Modificado de Jaramillo y Trigo (2011) en base a Sáenz (2004).

Las aperturas no solo varían en número, sino también en el lugar de ocurrencia dentro de regiones del grano (*e.g.* en el ecuador o polos). Las aperturas pueden estar solo en la región ecuatorial (zonoaperturadas; Figura 8) o estar dispuestas homogéneamente en toda la superficie (pantoperturadas; Figura 8).

Las aperturas también tienen formas definidas (Erdtman, 1952), si el largo/ancho es igual a uno, se les denominará poros, si una apertura con relación largo/ancho es mayor que dos, será denominada como colpo. Sin embargo, las aperturas también pueden ser compuestas, es decir, puede haber una apertura interna (endoapertura) y otra externa (exoapertura), y no están restringidas a un solo tipo de apertura, es decir, pueden haber colporos (colpo y poro sobrepuestos). Existen más características y variaciones, pero para fines de esta investigación se han ejemplificado sólo los caracteres más comunes y representativos del polen, para detallar más características se recomienda revisar Erdtman (1952); Punt (2007); Halbritter *et al.* (2018).

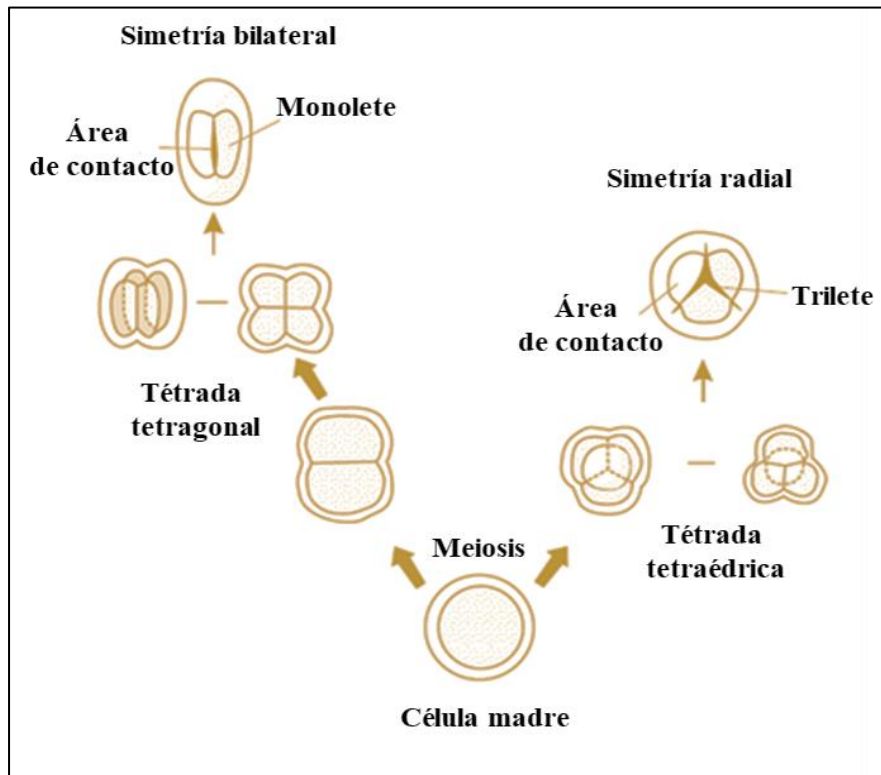
2.1.2.2. Esporas

Las esporas son producidas en las llamadas plantas sin semillas, que incluyen a las briófitas (musgos, hepáticas y antoceros) y pteridofitas (plantas vasculares primitivas como licopodios, helechos y afines). Son parte fundamental en la reproducción y su dispersión es crucial para colonizar nuevos entornos, fundamentalmente húmedos (Chaloner, 1970). Al igual que en los granos de polen, las esporas presentan propiedades tridimensionales y rasgos en su morfología que se describen de acuerdo con su tamaño, forma, polaridad, apertura, y estructura de su pared. Estos rasgos son utilizados como caracteres taxonómicos (Figura 9 y 10), que permiten ubicar grupos vegetales afines a esas morfologías (Van der Hammen, 1954).

Figura 9.

Esquematación de la meiosis, producción de esporas de simetría bilateral y radial.

Modificado de Armstrong y Brasier (2005).



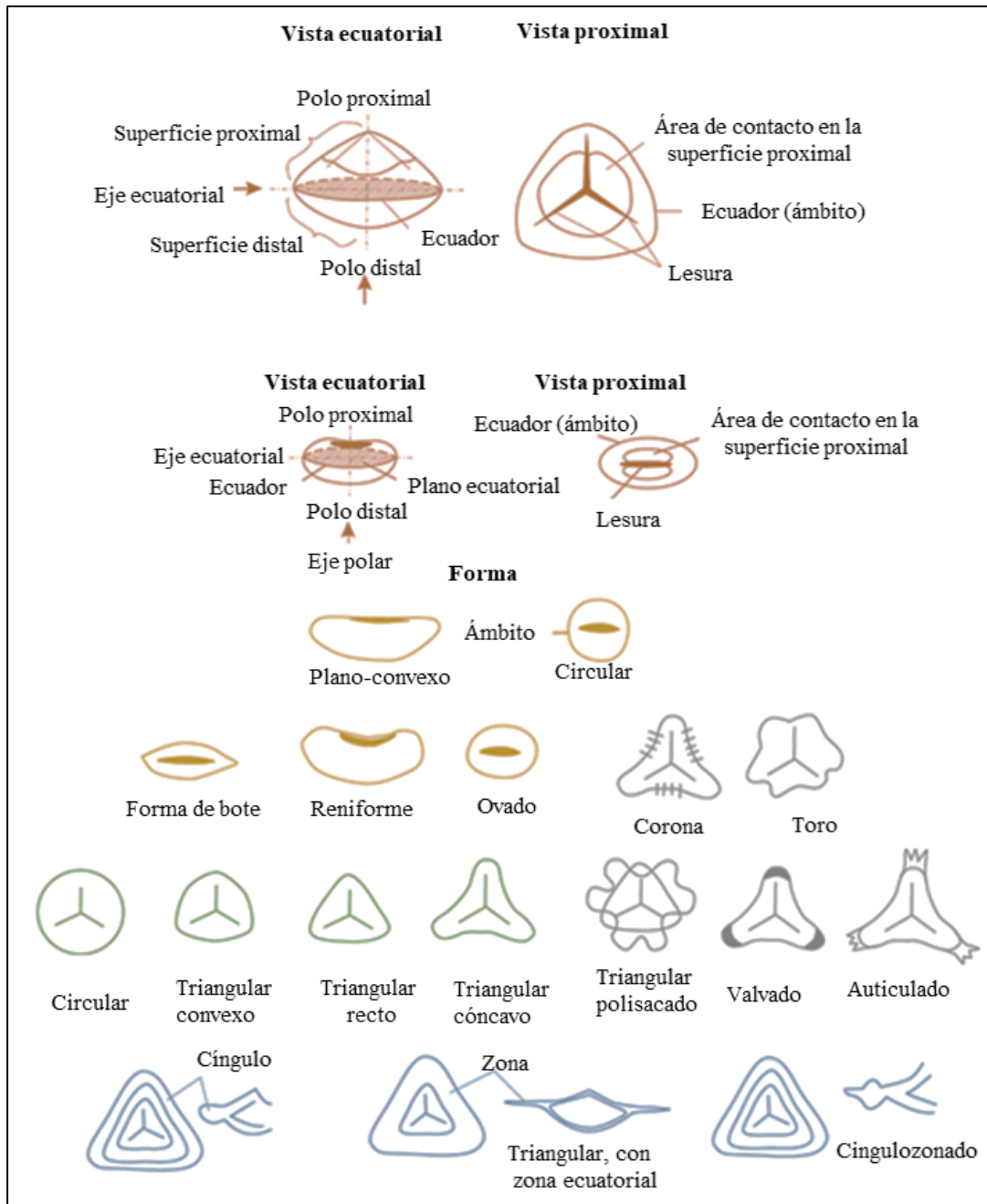
Las esporas vienen en dos tamaños, las grandes (megasporas) de sexo femenino que superan las 200 μm , y son homólogas al saco embrionario en los antófitos (angiospermas actuales y fósiles). Estas megasporas no suelen encontrarse en los análisis palinológicos (debido a que las muestras son filtradas con mallas de 150 μm durante el proceso de preparación; ver sección 3.6.2). Las esporas pequeñas (microsporas), homólogas a los granos de polen en las espermatofitas (Font-Quer, 2001), rara vez superan los 150 μm , y proporcionan un medio de dispersión y supervivencia, a veces durante varios meses o años (Armstrong y Brasier, 2005; Traverse, 2007; Jain, 2020).

La forma de las esporas obedece a la naturaleza de las divisiones meióticas de su célula madre. En la meiosis, la célula madre se divide en una tétrada que consta de cuatro células más pequeñas y estas pueden estar ordenadas de distintas formas según sea el plano de división celular (Kremp, 1968; Strasburger, 2004; Punt, 2007). En algunas tétradas, la disposición será de tipo tetragonal (*i.e.* planar) si la célula madre se dividió al principio en dos células hijas, estas seguirán subdividiéndose a lo largo de un plano o en dos planos siempre en ángulo recto (Figura 9). En consecuencia, cada espora sólo está en contacto con dos de sus vecinas, teniendo dos áreas de contacto y una sola apertura, denominada lesura (monolete), de simetría bilateral (Figura 9). Estas esporas a menudo tienen forma de frijol (Armstrong y Brasier, 2005; Traverse, 2007).

En cambio, otras tétradas presentan una disposición de tipo tetraédrica, es decir que, cada espora está en contacto con sus tres vecinas en la cara proximal, se caracterizan por presentar tres áreas de contacto que están definidas por una marca trilete (lesura de 3 brazos que irradian 120 grados) centrada en el polo proximal y, por lo tanto, de simetría radial (Figura 8). La superficie exterior de la espora en la tétrada es la cara polar distal (Armstrong y Brasier, 2005; Jain, 2020). Tanto las esporas trilete como monolete son heteropolares, debido a que las caras polares de ambas esporas son diferentes. La forma que presentan las esporas en el contorno ecuatorial se denomina ámbito (Figura 9).

Figura 10.

Esquemización de planos de simetría, ámbitos en esporas y morfologías asociadas a las membranas de su pared. Modificado de Armstrong y Brasier (2005).



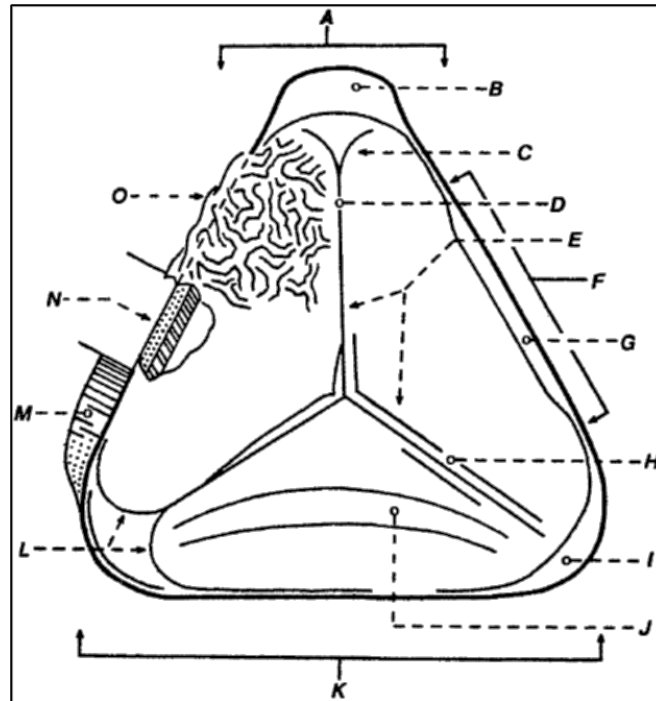
El desarrollo estructural de la pared en esporas es marcadamente diferente que en los granos de polen (Figura 10 y 11). El perisporio o perina, es la membrana más superficial (después del exosporio), no siempre resiste la fosilización o la acetólisis (parte del proceso de limpieza en esporomorfos). El exosporio (membrana externa y de interés morfológico), se compone principalmente de esporopolenina (Kremp, 1968; Sáenz, 2004) y puede conformarse

de una o dos membranas. Cuando hay dos membranas presentes, éstas pueden estar en contacto (*i.e.* ser acavadas; Figura 10) o estar separadas en diversos grados (*i.e.* ser cavadas). La cávea (espacio entre capas) se desarrolla comúnmente en posición distal o ecuatorial (Punt, 2007; Traverse, 2007).

Las membranas pueden ser de espesor uniforme o engrosarse de forma variable. Un engrosamiento ecuatorial fuerte y continuo se conoce como cíngulo (Figura 10). Una franja ecuatorial delgada y continua se denomina zona (Punt, 2007; Figura 10). Las esporas con características ecuatoriales compuestas se denominan cingulozonadas (Armstrong y Brasier, 2005). Las características ecuatoriales (Figura 10 y 11) discontinuas que generalmente se desarrollan en las áreas radiales son las valvas (lisas) y las aurículas (engrosamientos en forma de orejas comúnmente estriados). Las áreas interradales también pueden desarrollar corona (ornamentos en los interradios), toro (pliegues entre los interradios), y otros varios patrones *sui generis* (Traverse, 2007; Jain, 2020). Finalmente, el endosporio (membrana interna) es de celulosa y rara vez sobrevive a la fosilización (como en el perisporio).

Figura 11.

Representación de las principales características morfológicas de una spora trilete (la terminología para esporas monoletes es similar).



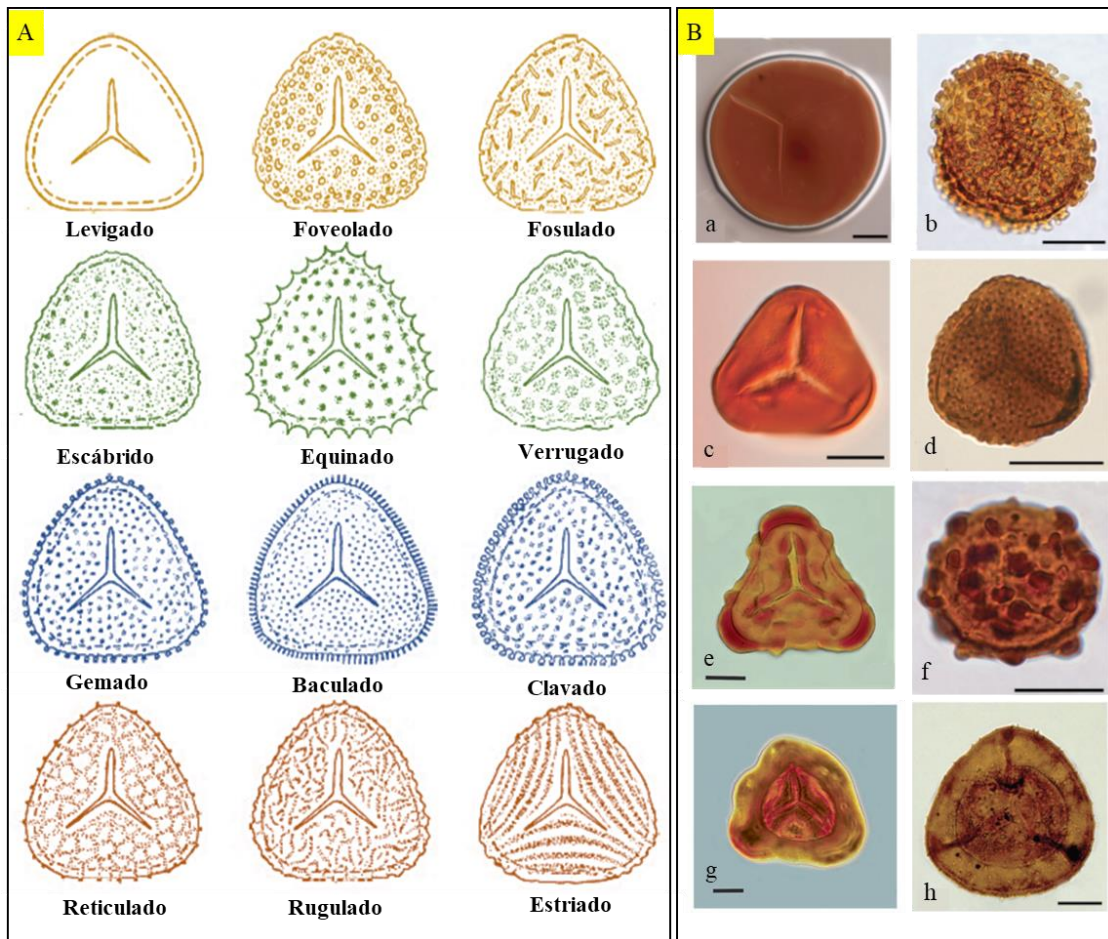
Nota. A. Región radial; B. Aurícula (engrosamiento radial; zona limitada); C. Curvatura imperfecta (no se une a otros radios); D. Comisura (centro de la sutura; marca de dehiscencia); E. Radio (brazos) de lesura; F. Región interrarial; G. Engrosamiento interrarial; H. Labro (borde de la sutura); I. Valva (leve a moderado engrosamiento radial); J. Toro (a menudo como pliegue); K. Diámetro ecuatorial (*i.e.*, tamaño de la espina); L. Curvatura perfecta (radios unidos); M. Cíngulo o zona (engrosamiento ecuatorial); N. Exosporio en corte transversal (*i.e.* exina); O. Perisporio (*i.e.* perina). Modificado de Traverse (2007), traducido desde Sáenz (2004).

La escultura superficial del exosporio (como en el polen) es altamente diversa, y se describe siguiendo los mismos términos que se aplican para los granos de polen. Una excepción se da en la denominación para esporas de superficie lisa que cambia de psilado a levigado (Traverse, 2007; Figura 11). Algunas familias presentan esculturas específicas (Roubik y Moreno, 1991), como, por ejemplo, esporas levigadas en Gleicheniaceae, monoletes verrugados en

Polypodiaceae, triletes equinados en Selaginellaceae, triletes estriados en Pteridaceae o esculturas mixtas como en Lygodiaceae (foveo-reticulado).

Figura 12.

Esporas de pteridofitas.



Nota. A. Esquemmatización de las principales ornamentaciones en esporas trilete (en esporas monolete es básicamente similar), modificado de Van der Hammen (1954). B. Algunos ejemplos de elementos esculturales en esporas trilete bajo microscopía de luz transmitida: a. Liso; b. Clavas; c. Perforaciones; d. Foveolas; e. Aurículas; f. Verrugas; g. Cíngulo; h. Espinas. Línea negra horizontal representa una escala de 20 µm, Modificado de Peyrot *et al.* (2019).

2.1.3. Evolución de los esporomorfos

Aunque esta investigación no resuelva problemáticas de evolución vegetal, se han aportado nociones de morfología para el reconocimiento de esporomorfos, lo que permite describir brevemente los cambios que han sufrido los palinomorfos a lo largo del tiempo geológico (Figura 13), y así poder entender los conceptos de bioestratigrafía que se usarán más adelante (ver sección 2.1.6).

Primeras plantas terrestres: en el Ordovícico (~472 Ma) aparecen las plantas más primitivas similares a hepáticas productoras de criptoespóras (esporas inaperturadas; ver Figura 2) con fecundación en entornos húmedos (fecundación empleada hasta ahora por helechos). A finales del Ordovícico-principios del Silúrico (~444 Ma), aparecen los musgos con esporas que realizan la fecundación en entornos húmedos y sus características morfológicas son sencillas (Kenrick y Crane, 1997; Traverse, 2007).

Las traqueófitas: para el Silúrico-Devónico (~419 Ma) aparecen los helechos isospóreos (cuyas esporas masculinas y femeninas presentan morfologías similares), mientras que para finales del Devónico-inicios del Carbonífero (~359 Ma) aparecen los helechos heterospóreos (diferenciados en macrospora y micróspora) de morfologías distintas (Bercovici y Vellekoop, 2017).

Surgimiento de las espermatofitas: durante el Carbonífero (~338 Ma) aparecen las primigenias formas polínicas llamadas prepolen (parecidas morfológicamente a las micrósporas de helechos) en las gimnospermas ancestrales, sin parientes vivos actualmente (Chaloner 1970; Wachtler, 2016). A finales de este periodo, se registra por primera vez el polen monopaerturado de las cícadas, mientras que las primeras formas sacadas (Figura 13) en las coníferas ocurren a inicios del Pérmico (~299 Ma). El registro fósil muestra granos de polen

de morfologías intermedias (Figura 2), entre los sacados y los plicados (*i.e.* de efedras actuales; Traverse, 2007).

El enigmático dominio de las Angiospermas: No se puede decir con exactitud cuando apareció la primera angiosperma, debido a que el registro fósil es fragmentario e inconcluso (mala preservación y caracteres no determinantes). No obstante, es probable que las primeras formas hayan estado en la Tierra desde el Cretácico temprano (~145 Ma), o incluso un poco antes. Junto con la diversificación de las angiospermas, ocurre la diversificación de los insectos alados (Traverse, 2007; Wachtler, 2016), permitiendo así su expansión y éxito reproductivo (Figura 6).

Las angiospermas basales (*i.e.* clado ANA y Chloranthales), presentan una morfología polínica con retención de caracteres polínicos de espermatofitas primitivas (plesiomorfías) como el ser inaperturadas, presentar aperturas insipientes (*e.g.* *Amborella trichopoda* de polen ulcerado o policotomosulcado en Chloranthaceae) o ser monosulcadas (*e.g.* *Austrobaileya* sp.), así como elementos esculturales asociados con la zoofilia (*e.g.* polen clavado de las Chloranthaceae o equinado en Nymphaeaceae). Siguiendo la línea evolutiva, las Magnólidas presentan polen monosulcado dispersándose en tétradas reticuladas (*e.g.* Annonaceae, Canellaceae y Winteraceae), otras dispersándose por viento (*i.e.* psiladas o con sutiles perforaciones, como en Magnoliaceae), de superficie verrugada (Piperaceae) y en ocasiones pueden ser inaperturadas y de superficie equinada (en algunas Lauraceae; Plá, 1961; Halbritter *et al.*, 2018).

Figura 13.

Evolución de los esporomorfos y sus aperturas. Modificado de Chaloner (1970) y Traverse (2007), traducido desde Sáenz (2004).

		Megaspora	Micróspora	Dispersión
Ordovícico	Isospóreos	(Inaperturado)		Esporas libres
Silúrico Devónico		(Leasura proximal)		
Carbonífero	Heterospóreos		(Lesura proximal)	Semillas libres
Pérmico Triásico	Gimnospermas ancestrales			
Jurásico	Gimnospermas actuales			
Cretácico Paleógeno	Angiospermas			Semillas en frutos

Las monocotiledóneas, que irradian de un ancestro común, presentan polen principalmente monoaperturado (colpo o poro), aunque en ocasiones pueden ser diaperturados (Dioscoreaceae, Pontederiaceae y en algunas Araceae) o retener plesiomorfías (apertura tricotomosulcada, como en el polen de *Nypa* sp. (Arecaceae; Gee, 2001). Algunas monocotiledóneas han coevolucionado tan íntimamente con su polinizador que sus piezas florales se han modificado junto con la dispersión de sus granos de polen (polinias en el género *Asclepias*; Erdtman, 1952; Halbritter *et al.*, 2018).

Finalmente, las eudicotiledóneas evolucionaron a partir de un ancestro que presentaba polen triaperturado (apomorfía; Nadot *et al.*, 2006). Siendo este último clado el que más a

radiado, inclusive entre géneros de sus propias familias (*e.g.*, Cactaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae, Malvaceae). En la actualidad se logran observar granos de polen tricolpados (*e.g.* *Arabidopsis*), triporados (*Campanula* sp.) tricolporados (*Gentiana* sp.), estefanocolpados (*Salvia* sp.), estefanoporados (*Alnus* sp.), estefanocolporados (*Polygala* sp.), pantoporados (*Chenopodium* spp.), etc. Su forma de dispersión también varía, al igual que su ornamentación (ver sección 2.1.2) y hasta llegan a presentar elementos esculturales *sui generis*, como en *Croton* sp. (Roubik y Moreno, 1991; Armstrong y Brasier, 2005; Halbritter *et al.*, 2018). A continuación, se muestra un cuadro comparativo de polen y esporas (Tabla 2).

Tabla 2.

Diferencias entre polen y esporas, modificado de Jain (2020).

Polen	Esporas
Alberga al gametofito masculino de las fanerógamas para formar semillas.	Es la fase de esporas en reposo, dispersión de plantas no vasculares y plantas vasculares que no forman semillas.
Su apertura es colpada, porada, etc.	Su apertura es monolete o trilete.
Las aperturas se localizan en la parte distal del polo.	La apertura se localiza en la parte proximal del polo.
No presentan perina.	Presentan perina.
La exina está estratificada en sexina y nexina.	El exosporio es homólogo a la exina, pero no se observa estratificación.

2.1.4. Flora de Amazonia en la actualidad

La Amazonia juega un papel importante tanto en el clima regional de Sudamérica, como en clima global a través de los ciclos de carbono e hidrológicos (Tian *et al.*, 1998; Saatchi *et al.*, 2007, 2011; Bustamante *et al.*, 2016; Zuleta *et al.*, 2017). Según Phillips *et al.* (1994) alrededor del 80% del paisaje amazónico está ocupado por tierra firme (incluyendo una gran

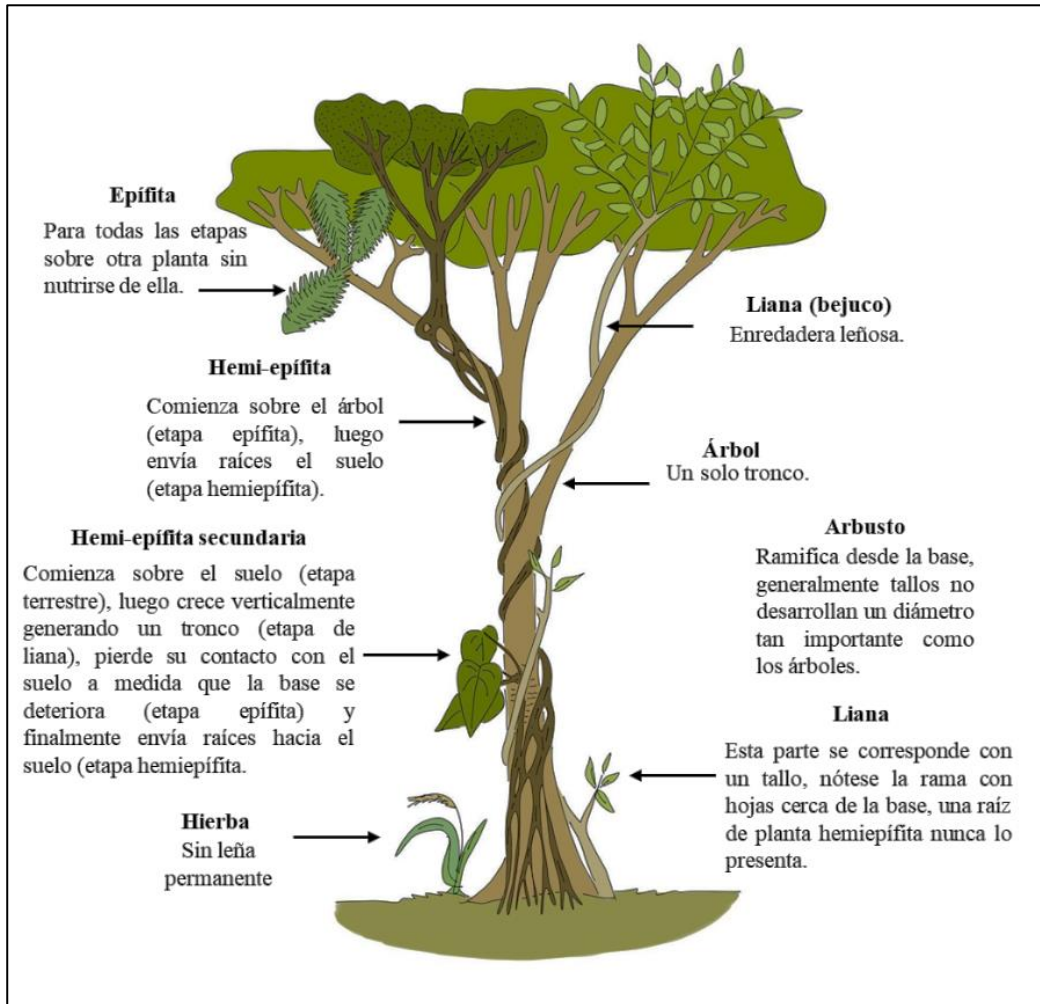
variedad de ambientes, como, zonas de várzea, bosques de llanuras aluviales, bosques estacionales, bosques de galerías, e incluso sabanas). Mientras que el 20% se caracteriza por humedales y llanuras aluviales inundadas anualmente con lagos aislados y ríos (Toivonen, 2007; Iriondo, 2004).

Los procesos de diversificación y composición florística de los diferentes ambientes del bosque amazónico no se comprenden en su totalidad (Pitman *et al.*, 2001; Steege *et al.*, 2013; Pimm *et al.*, 2014; Slik *et al.*, 2015; Cardoso *et al.*, 2017). La vegetación amazónica presenta adaptaciones específicas (Figura 14) dependiendo del tipo de bosque donde se desarrolle. Esta flora se encuentra entre las más ricas del mundo, por ejemplo, se ha demostrado que los bosques de tierras bajas de la Amazonia incluyen grandes árboles (que escapan de la crecida del río) de las familias Malvaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Fabaceae, y lianas (subsistiendo en las copas de estos) de las familias Melastomataceae, Malpighiaceae y Vitaceae (Duivenvoorden 1996; Burn *et al.*, 2010). Esta riqueza de especies se ha relacionado directamente con los procesos de levantamiento andino (Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010).

En contraste, las zonas inundables de la Amazonia presentan familias distintivas, como, por ejemplo, Araceae (como hemiepipítas de árboles), Arecaceae (palmas ubicadas en zonas ribereñas), Urticaceae (árboles riparios), Nymphaeaceae (en aguas poco profundas), Poaceae (gramíneas en zonas llanas) y Pontederiaceae (zonas de várzea), todas estas adaptadas fisiológicamente a condiciones de desborde del río (Terborgh y Andresen, 1998).

Figura 14.

Hábitos vegetales más representativos en la Amazonia. Modificado de Bonifacio (2015).



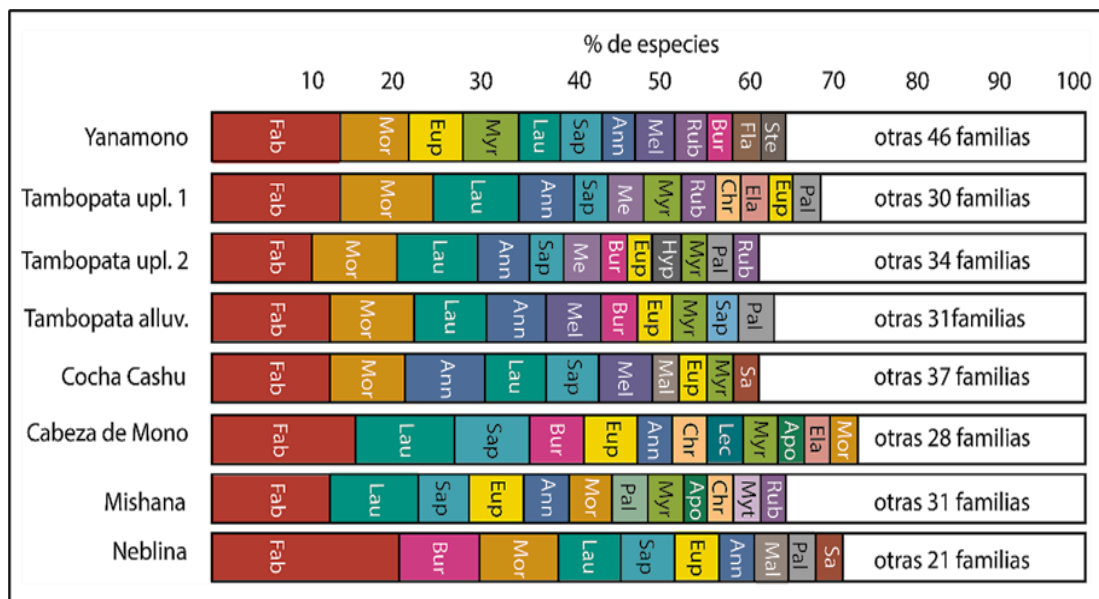
La composición del bosque amazónico no solo varía en relación con la presencia de zonas inundables, sino también en función de la elevación del terreno. Gentry (1988) muestra un panorama general de la composición del bosque neotropical en bosques de tierras bajas (Figura 15); por ejemplo, en bosques con una estación fuertemente seca (~250 msnm), las Fabaceae son siempre la familia más rica en especies, junto con Bignoniaceae (representada principalmente por lianas).

En zonas cercanas a los Andes (selva alta; 400-1000 msnm), las Lauraceae reemplazan constantemente a Fabaceae como la familia más rica en especies. Los bosques de altura media (~700 msnm) son también diversos en especies de Rubiaceae, Melastomataceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Clusiaceae, Cyatheaceae (helechos arbóreos), Araceae

(hemiepífitas) y Arecaceae. En contraste, familias Sapotaceae, Myristicaceae, Meliaceae, Sapindaceae, Burseraceae y Chrysobalanaceae pertenecen a bosques de tierras bajas (<400 msnm). A la fecha, plantas asociadas a manglares como *Avicennia* sp. (Acanthaceae) y Rhizophoraceae, ocurren sólo en zonas marginales de la Amazonia oriental (Lacerda *et al.*, 1993; Virgulino-Júnior *et al.*, 2019).

Figura 15.

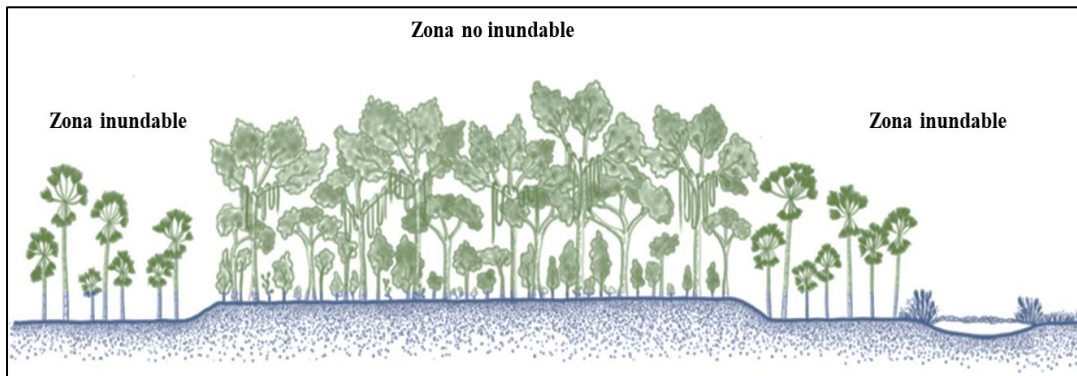
Frecuencias relativas de familias botánicas de árboles de bosque lluvioso de tierras bajas en distintas localidades de la Amazonia.



Nota. Yanamono (~140 msnm), Tambopata upl. 1, 2 y alluv. (~260 msnm), Cocha Cashu (400 msnm), Cabeza de mono (320 msnm), Mishana (300 msnm), Neblina (140 msnm), reflejando un notable dominio de Fabaceae, Moraceae, Lauraceae Sapindaceae y Annonaceae, modificado de Gentry (1988).

Figura 16.

Bosques de tierras bajas, representando zonas de inundación (azul) como en morichales y zonas no inundables (verde) como en árboles altos con lianas. Modificado de Mereles et al. (2019).



El actual paisaje del Noroccidente amazónico incluye zonas de bosque inundable (llanura aluvial), cuya vegetación dominante está caracterizada por palmeras del género *Mauritia* (formando extensos morichales; Figura 16), y otras especies como *Astrocaryum sp.*, que también están adaptadas a largos periodos de inundación.

Cuando baja el cauce del río, en la llanura, surgen hierbas como *Gynerium sp.* (Poaceae) y *Tessaria sp.* (Asteraceae), crecen árboles pioneros como *Salix sp.* (Anacardiaceae) y *Alchornea sp.* (Euphorbiaceae; Kalliola *et al.*, 1991). Una vez que estas especies se establecen favorecen que crezcan especies leñosas como *Cecropia sp.* (Urticaceae), árboles altos como *Pseudobombax sp.* (Malvaceae), *Psidium sp.* (Myrtaceae), *Vitex sp.* (Verbenaceae) y *Crescentia sp.* (Bignoniaceae).

En los márgenes elevados de este bosque puede haber áreas donde predominan especies principalmente de Annonaceae, Lecythidaceae, Apocynaceae, entre otras (Parolin *et al.*, 2004). La flora del bosque Amazónico noroccidental no incluye especies de *Avicennia* o *Rhizophora*, vinculada a ambientes de afinidad marina.

2.1.5. Ambientes asociados al Sistema Pebas

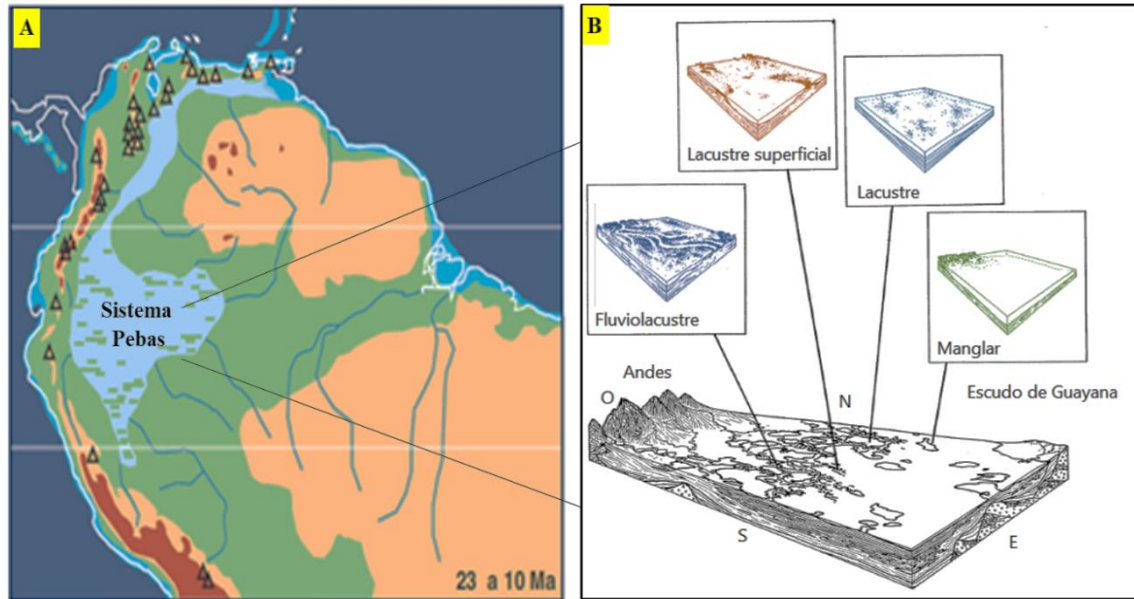
El Sistema Pebas fue un sistema acuático de gran tamaño que existió durante el Mioceno (~23-10 Ma; Figura 17), incluía extensas zonas pantanosas y carecía de amplios entornos emergentes (Wesselingh *et al.*, 2002). Se calcula que durante este sistema, hasta el 70% del territorio estaba (permanente) inundando (Hoorn, 1993) y que, en al menos un par de ocasiones, estuvo invadido por incursiones marinas (Jaramillo *et al.*, 2017).

La entrada y salida de las incursiones de agua (marina y dulce), fueron hacia y desde el norte del Sistema Pebas, probablemente el Mar Caribe (Hoorn *et al.*, 1995; Vonhof *et al.*, 1998; Lundberg *et al.*, 1998). Aunque no puede excluirse que existiese alguna conexión marina con el Pacífico a través del centro-sur de Ecuador (Steinmann *et al.*, 1999). Los ríos andinos, cargados de sedimentos del interior emergente, probablemente formaron una extensa franja tipo delta-pantano a lo largo de la actual Amazonia occidental, además en los márgenes oeste y sur del Sistema Pebas también se desarrollaron zonas de bosque tropical de baja altitud (Hoorn, 1993, 1994a, 1994b).

Los fósiles encontrados en la Formación Pebas muestran, en general, una alta diversidad en grupos de invertebrados y vertebrados, así como la presencia de múltiples ambientes de características mixtas, variando entre medios exclusivamente dulceacuícolas a marinos (Figura 18). Por ejemplo, en el caso de los moluscos se han reportado gasterópodos estrictamente dulceacuícolas y endémicos (Vonhof *et al.*, 1998; Wesselingh, 2000; Wesselingh *et al.*, 2002). En ostrácodos, (Muñoz-Torres *et al.*, 1998) se han registrado diversas especies, todas ellas endémicas del Mioceno de la Amazonia occidental. Sin embargo, el género *Cyprideis*, que parece habitar en un amplio espectro ambiental (tanto en entornos salinos como dulces), representa más del 90% de los individuos en el registro fósil.

Figura 17.

Región amazónica en el Mioceno.



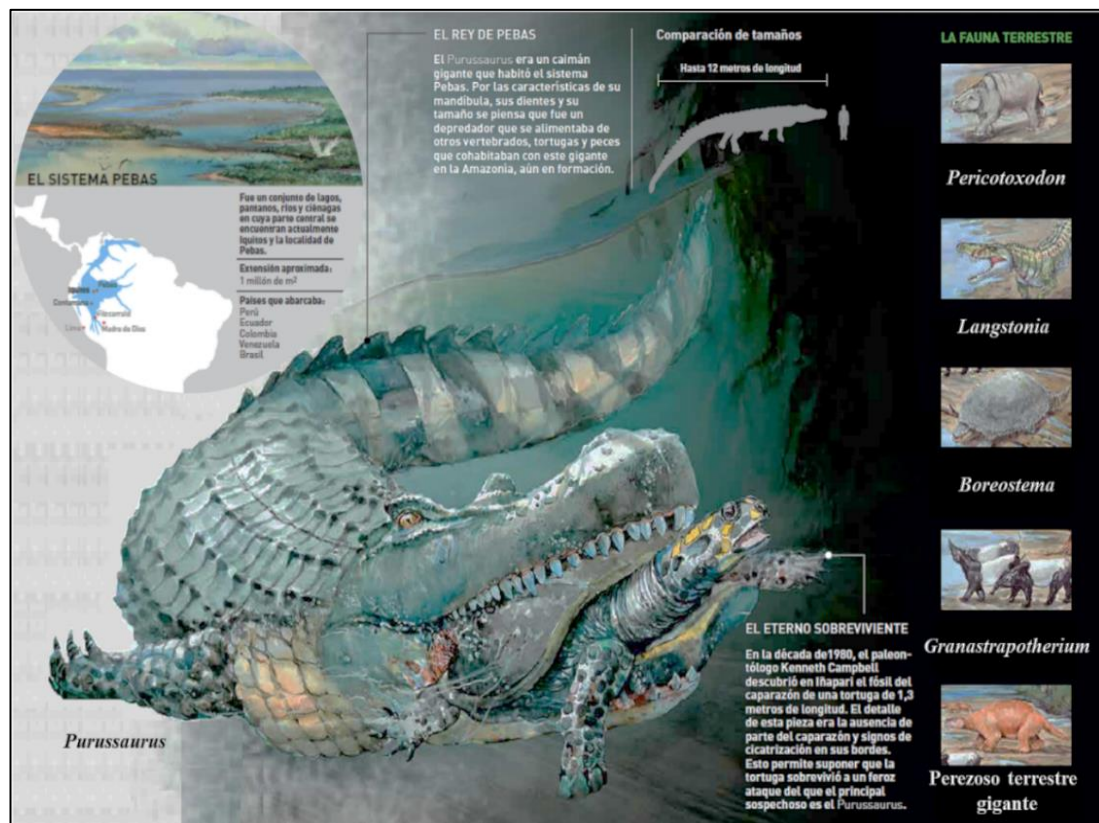
Nota. A. Mapa geográfico de la Amazonia en el Mioceno. B, Reconstrucción de ambientes sedimentarios en el Sistema Pebas, desde los Andes hasta el escudo de Guayana. Modificado de Wesselingh *et al.* (2002) y Hoorn *et al.* (2010).

En cuanto a vertebrados (Figura 17), la fauna ictiológica también incluye fósiles de peces cíclidos de agua dulce y pirañas (Wesselingh *et al.* 2002), así como piezas dentarias marinas de tiburones y rayas (Monsch, 1998; Jaramillo *et al.*, 2017). En el caso de los saurópsidos (reptiles), se destacan diversos tipos de aligatóridos con morfología craneales distintas, indicando una segregación ecológica, por lo tanto, una amplia abundancia y variedad de recursos disponibles (Salas-Gismondi *et al.*, 2015). Se encuentran géneros como: *Purussaurus*, (Salas-Gismondi *et al.*, 2007), *Mourasuchus* (Salas-Gismondi *et al.*, 2007), *Gnatusuchus* de hocico corto redondeado y una mandíbula en forma de pala (adaptaciones que pueden haber

vido para alimentarse de bivalvos), pertenecientes a zonas pantanosas (Salas-Gismondi *et al.*, 2015), y *Langstonia* que presentaba un cráneo aplanado lateralmente y extremidades alargadas para tener fuerza al correr, una forma típica de territorios de baja inundación (Salas-Gismondi *et al.*, 2014).

Figura 18.

Reconstrucción de la principal fauna de vertebrados en el Sistema Pebas, tomado de Salas-Gismondi et al. (2014).



El registro de mamíferos del Mioceno, aunque fragmentario, muestra mayoritariamente géneros asociados a zonas abiertas, como *Boreostemma*, un xenartro con coraza rígida dorsal de movimiento lento, típico de zonas llanas, una forma similar a un perezoso terrestre gigante (*Megatherium*) calificado como herbívoro, dotado de poderosas garras, que ocupaba bosques

y praderas (Simpson, 1947), *Granastrapotherium*, un ungulado nativo con trompa y colmillos, parecido (pero no emparentado) con el tapir, que también ocupaban ambientes boscosos (Prevosti, 2011), y el *Pericotoxodon*, un mamífero de gran tamaño, de hábitos herbívoros y de zonas abiertas (Madden, 1997; Salas-Gismondi *et al.*, 2014).

2.1.5.1. Paleoflora de la Amazonia durante el Sistema Pebas

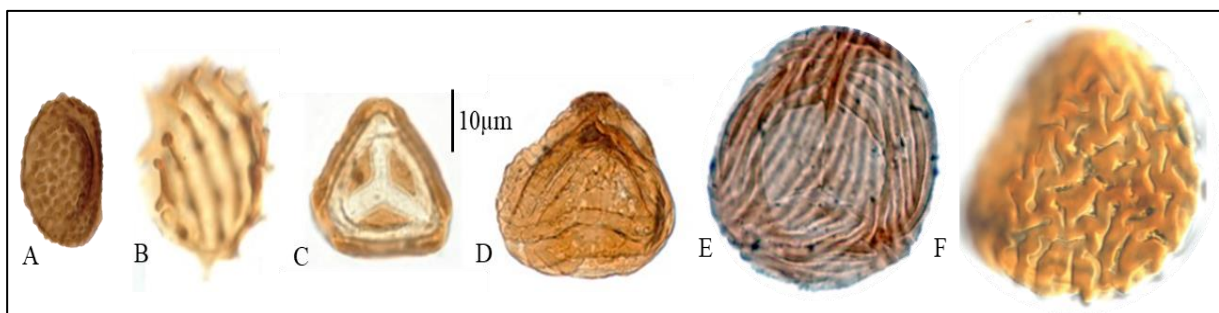
No cabe duda de que los ambientes del Sistema Pebas durante el Mioceno diferían considerablemente del actual paisaje amazónico (Wesselingh y Salo, 2006; Hoorn y Vonhof, 2006), a tal punto que se considera no tener algún referente moderno (Wesselingh *et al.*, 2002).

El Sistema Pebas debió formar nuevos nichos ecológicos, ya que la disposición del espacio para el asentamiento de comunidades vegetales estaría seriamente reducida. Sin embargo, resulta contradictorio que los estudios florísticos existentes indiquen que tanto la diversidad como la composición y estructura de la Amazonia durante el Mioceno eran parecidas a las actuales (Gentry, 1982; Sá y Carvalho, 2017), con árboles de Malvaceae (*Bombacacidites* spp., *Malvacipolloides maristellae*, *Rhoipites guianensis*), Euphorbiaceae (*Retitricolpites simplex*), Fabaceae (*Striatopollis catatumbus*, *Polyadopollenites* spp., *Psilatricolporites magniporatus*, *Crassiectoapertites columbianus*), Anacardiaceae (*Striatricolporites* spp.), Chloranthaceae (*Clavainaperturites microclavatus*), Sapotaceae (*Psilatricolporites obesus*, *Psilatricolporites labiatus*), Myrtaceae (*Syncolporites poricostatus*), lianas de las familias Malpighiaceae (*Perisyncolporites pokornyí*), Melastomataceae (*Heterocolpites* spp.), y Passifloraceae (*Spirosyncolpites spiralis*). Así como representantes de Podocarpaceae (*Podocarpidites* spp.) y Araucariaceae (*Cyclusphaera scabrata*), que muestran la presencia cercana de zonas abiertas y elevadas (Lorente 1986; Hoorn, 1993).

Además se registraron esporas de entornos húmedos (Figura 19) como (*Polypodiisporites usmensis* (Polypodiaceae), *Crassoretitriletes vanraadshooveni* (Lygodiaceae), *Deltoidospora adrianensis* y *Magnastriatites grandiosus* (Pteridaceae), (Parra *et al.*, 2020; D'apolito *et al.*, 2021; Figura 20).

Figura 19.

Algunas esporas registradas para el Mioceno.

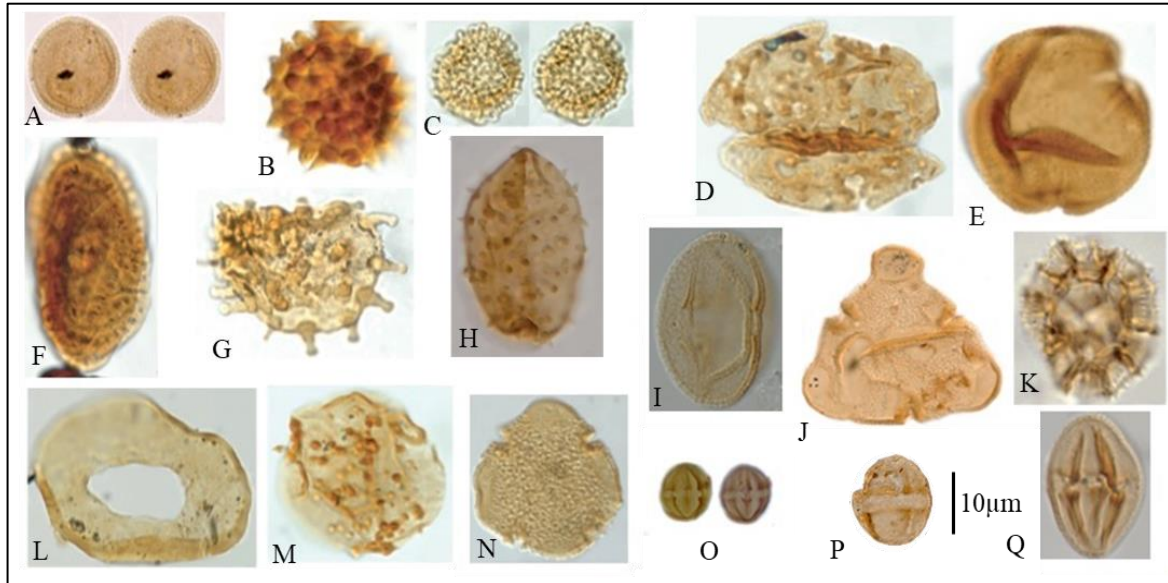


Nota. A. *Polypodiisporites* sp. (Polypodiaceae), B. *Cicatricosisporites dorogensis* (Anemiaceae), C. *Cyatheacidites annulatus* (Dicksoniaceae), D. *Nijssenosporites fossulatus* (Pteridaceae), E. *Magnastriatites grandiosus* (Pteridaceae), F. *Crassoretitriletes vanraadshooveni* (Lygodiaceae). Modificado de Jaramillo y Rueda (2019).

Adicionalmente, existieron llanuras inundables (Hoorn, 1994a) prevalecidas por Arecaceae (*Mauritiidites* spp., *Psilamonocolpites* spp., *Grimsdalea magnaclavata*, *Longapertites microfoveolatus*) y Nymphaeaceae (*Proxapertites minutus*), acompañadas de Alismatales de entornos húmedos y lluviosos (*Liliacidites* spp., *Proxapertites operculatus*), en estas llanuras también suelen encontrarse familias cosmopolitas como Poaceae (*Monoporopollenites annulatus*) y Asteraceae (*Echitricolporites spinosus*).

Figura 20.

Algunos granos de polen típicos de la Amazonia noroccidental durante el Mioceno.



Nota. A. *Clavainaperturites microclavatus* (Chloranthaceae), B. *Malvacipolloides maristellae* (Malvaceae), C. *Retipollenites crotonicollumelatus*, D. *Echiperiporites scabrannulatus*, E. *Lanagiopollis crassa* (Tetrameristaceae), F. *Multimarginites vanderhammenii* (Acanthaceae), G. *Grimsdalea magnaclavata* (Arecaceae), H. *Mauritiidites franciscoi var. franciscoi* (Arecaceae), I. *Rhoipites "gigantiporus"*, J. *Bombacacidites zuatensis* (Malvaceae), K. *Fenestrites spinosus* (Asteraceae), L. *Cyclusphaera scabrata* (Araucariaceae), M. *Echitriporites cricotriporatiformis*, N. *Bombacacidites baculatus* (Malvaceae), O. *Retitricolporites "beccus"* (Rubiaceae), P. *Zonocostites ramonae* (Rhizophoraceae), Q. *Striatricolporites "poloreticulatus"*. Tomado de Jaramillo *et al.* (2011).

Uno de los rasgos atípicos en el registro palinológico del Mioceno es la presencia de *Zonocostites ramonae* (Figura 20), una (morfo)especie vinculada con Rhizophoraceae, acompañado de *Lanagiopollis crassa* (Tetrameristaceae), *Avicennia* spp. (Acanthaceae), los

cuales indican la existencia de un ambiente tipo manglar (propio de zonas intermareales y costeras) en lo que ahora es la Amazonia central (Hoorn, 1994b, 2006a).

2.1.6. Palinoestratigrafía de la Formación Pebas

Una de las principales ventajas del estudio en detalle de los palinomorfos, es pues, permitirnos evaluar la edad de los sedimentos de donde provengan, esto es, indicar las edades geológicas y establecer relaciones bioestratigráficas (Traverse, 2007). No sólo los palinomorfos terrestres (polen y esporas) sirven para definir marcos bioestratigráficos, existen otros grupos de (micro)fósiles que también se emplean para asignar edades a los sedimentos (*e.g.* quistes de dinoflagelados, foraminíferos y/o conchas de moluscos; ver Figura 1).

Debido a que las unidades de roca no son unidades de tiempo, los geólogos desarrollaron un sistema de zonas de rango superpuestas llamadas “Biozonas” que discriminan los conjuntos fósiles en una escala mucho más fina (Reguant & Ortiz; 2001). Estas Biozonas son unidades de roca caracterizada por uno o más taxones que permiten distinguirla de las rocas adyacentes (University of Maryland; 2019).

Las Biozonas presentan datos primarios bioestratigráficos (*primary data of Biostratigraphy*) que en términos sencillos son la presencia o ausencia de un taxón fósil en un horizonte geológico (límite en el cual existe un cambio significativo en la bioestratigrafía; Reguant & Ortiz; 2001). Estos datos primarios son dos: Dato de última aparición (*Last Appearance Datum*; LAD) que es usado para asignar la última ocurrencia de una especie en el registro geológico y Dato de primera aparición (*First Appearance Datum*; FAD) que es usado para asignar la primera ocurrencia de una especie en el registro geológico. A partir de ahora estos datos primarios serán referidos en el texto por sus siglas en inglés, criterio tomado de investigaciones en palinoestratigrafía (*e.g.* Jaramillo *et al.*, 2011; De la Parra *et al.*, 2019).

Como ocurre con cualquier grupo fósil, las correlaciones de palinofloras están basadas en la ocurrencia de primeras y últimas apariciones de taxones ("bases" y "topes", respectivamente) producto del uso del espacio físico, así como la originación y extinción de especies/morfotipos (Riley *et al.*, 1989); por tanto, las correlaciones no deben obedecer a cambios en los ambientes o facies sedimentarias (Traverse, 2007).

Durante la mayor parte del Cenozoico, el norte de Sudamérica tuvo condiciones ambientales similares, permitiendo una distribución homogénea de la flora a lo largo del margen norte de Sudamérica (*e.g.* Gomes *et al.*, 2020). Este hecho ha sido aprovechado por varios autores (*e.g.*, Germeraad *et al.*, 1968; Müller *et al.*, 1987; Lorente 1986), quienes han descrito paleofloras, y caracterizado zonaciones palinológicas, similares para las diferentes cuencas del norte de Sudamérica (Figura 21). Para el NO amazónico, Hoorn (1993) encontró grandes similitudes entre las floras del Terciario de Venezuela propuestas por Lorente (1986) y las asociaciones palinológicas de los sedimentos de la Formación Pebas; por lo que usó el marco bioestratigráfico del Mioceno de Venezuela como referencia bioestratigráfica y lo adaptó para el Mioceno del Amazonas.

Las zonas del Mioceno identificadas por Hoorn (1993), de base a tope, fueron: (i) Zona de rango concurrente de *Psiladiporites-Crototricolpites* para el Mioceno temprano a medio, (ii) Zona de intervalo de *Crassoretitriletes* para el Mioceno medio, y (iii) Zona de intervalo de *Grimsdalea* para el Mioceno medio-tardío. Palinofloras similares han sido identificadas y estudiadas en mayor detalle al oriente de Colombia (*i.e.*, en sedimentos del Piedemonte Llanero), permitiendo la elaboración de una zonación de mayor resolución temporal (Jaramillo *et al.*, 2011; Figura 21), que puede ser aplicada hacia el margen noroccidental de la Cuenca del Amazonas.

Esta nueva zonación incluye, de base a tope, las siguientes zonas para el Mioceno: (i) Zona de intervalo de *Horniella lunarensis* (23-17.7 Ma), (ii) Zona de intervalo de *Malvacipolloides maristellae* (17.7-16.1 Ma); (iii) Zona de intervalo de *Grimsdalea magnaclavata* (16.1-14.2 Ma); (iv) Zona de intervalo de *Crassoretitriletes vanraadshooveni* (14.2-12.7 Ma); (v) Zona de intervalo de *Fenestrites spinosus* (12.7-7.1 Ma); y (vi) Zona de intervalo de *Cyatheacidites annulatus* (7.1- 4.8 Ma). Los análisis bioestratigráficos de esta tesis estarán basados en las zonas descritas *sensu* Jaramillo *et al.* (2011).

Figura 21.

Marco palinoestratigráfico de la Amazonia para el Mioceno, tomado de Parra et al.(2019).

TIME (Ma)	ERA	PERIOD	EPOCH	SITE AUTHOR AGE	VENEZUELA Lorente, 1986	NORTHERN SOUTH AMERICA Muller et al., 1987	AMAZONIA Hoorn, 1993	SOLIMÕES Silva-Caminha et al., 2010	COLOMBIA (Llanos) Jaramillo et al., 2011	MARAÑON SUB-BASIN This work	FORMATIONS		
2.5	CENOZOIC	NEOGENE	PLIOCENE	PIACENZIAN	<i>Echitricolporites Alnipollenites</i>	<i>Echitricolporites meneillyi</i>			<i>T-18 B. baculatus</i>	3.6	MARAÑON		
3.5				ZANCLEAN	<i>Psilatricolporites caribbiensis</i>			<i>Psilatricolporites caribbiensis</i>	<i>T-17 C. annulatus</i>	5.48			
4.5			EARLY LATE	MESSINIAN	<i>Stephanocolpites evansii</i>	<i>Echitricolporites spinosus</i>							
5.5				LATE	TORTONIAN	Asteraceae			Asteraceae: Fenestrites	<i>T-16 F. spinosus</i>			
6.5						<i>Grimsdalea magnaclavata</i>		<i>G. magnaclavata</i>					
7.5													
8.5		MIOCENE	MIDDLE	SERRAVALLIAN	<i>Crassoretitriletes</i>	<i>C. vanraadshooveni</i>	<i>Crassoretitriletes</i>		<i>T-15 C. vanraadshooveni</i>	11.62	PEBAS		
9.5				LANGHIAN	<i>Psiladiporites</i>		<i>Psiladiporites</i> <i>Crototricolpites</i>		<i>T-14 G. magnaclavata</i>	14.2			
10.5									<i>T-13 E. maristellae</i>	16.1			
11.5			EARLY	BURDIGALIAN	<i>Verrutricolporites</i>	<i>E. maristellae</i> <i>P. minimus</i>	<i>Retricolporites</i>			17.1			
12.5													
13.5					AQUITANIAN	<i>Verrutricolporites/Cicatricosisporites</i>	<i>V. rotundiporus</i> <i>E. barbeitoensis</i>	<i>Verrutricolporites</i>		<i>T-12 H. lunarensis</i>			
14.5			OLIG	CHATTIAN									
15.5													
16.5													
17.5													
18.5													
19.5													
20.5													
21.5													
22.5													
23												23.03	CHAMBIRA

Nota. Para mayor resolución ver Parra *et al.*(2019).

III. MÉTODO

3.1. Tipo de investigación

Esta tesis propone un trabajo de investigación que, según la metodología (sección 3) utilizada corresponde a una investigación de tipo cuantitativa correlacional que, intenta determinar la extensión de una relación entre dos o más variables usando estadísticas de datos, puesto que parte de un problema (sección 1.1) y unos objetivos (sección 1.3) que son claramente definidos en esta tesis, en la que se ha planteado una Hipótesis (sección 1.4) para ser aceptada o no, mediante pruebas empíricas (sección 4).

3.2. Ámbito temporal y espacial

Las muestras para la presente investigación se tomaron de las localidades Angoteros y Bellavista procedentes de la Formación Pebas en Loreto-Perú (NO) entre enero y febrero del 2018. Las muestras fueron analizadas en las instalaciones del Laboratorio de Biogeociencias (313) ubicado en el edificio de los Laboratorios de Investigación y Desarrollo (LID) de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH) en San Martín de Porres, Lima-Perú, entre agosto 2019 y noviembre 2020.

3.3. Variables

A. Independiente. La existencia de incursiones marinas en la Amazonia durante el Mioceno.

B. Dependiente. La presencia, tipo y abundancia de palinomorfos fósiles del Rio Napo, Loreto-Perú.

C. Interviniente. La observación de palinomorfos bajo microscopía de luz transmitida.

3.4. Población y muestra

La población en esta investigación abarcó a los esporomorfos de las localidades Angoteros y Bellavista de la Formación Pebas en Loreto-Perú, las muestras fueron 20 sedimentos colectados (aprox. 250 g), la submuestra correspondió a 20 g de una fracción tomada al azar de cada sedimento. Se prepararon 20 láminas palinológicas y se contó un mínimo de 300 esporomorfos (si la lámina así lo permitió).

3.5. Instrumentos

En esta investigación se empleó la observación directa de los esporomorfos para realizar conteos palinológicos y asignarles afinidad botánica. También se elaboraron fichas para la descripción de morfotipos nuevos (de encontrarse) en las láminas palinológicas.

3.6. Procedimientos

3.6.1. *Materiales*

3.6.1.1. Material biológico. 20 láminas palinológicas

3.6.1.2. Materiales y equipo de laboratorio. Acetite de Inmersión Nikon, alcohol isopropílico, cámara para microscopía óptica Nikon, *england finder slide*, microscopio polarizante Eclipse Ci-POL Nikon y papel lente Nikon.

3.6.1.3. Programas bioinformáticos y otros. Excel 2019, Past 2019, versión 4.0.2, Software R versión 4.0.2, Paquetes Rioja, Biostratigraphy y visualizador fotográfico Toupview.

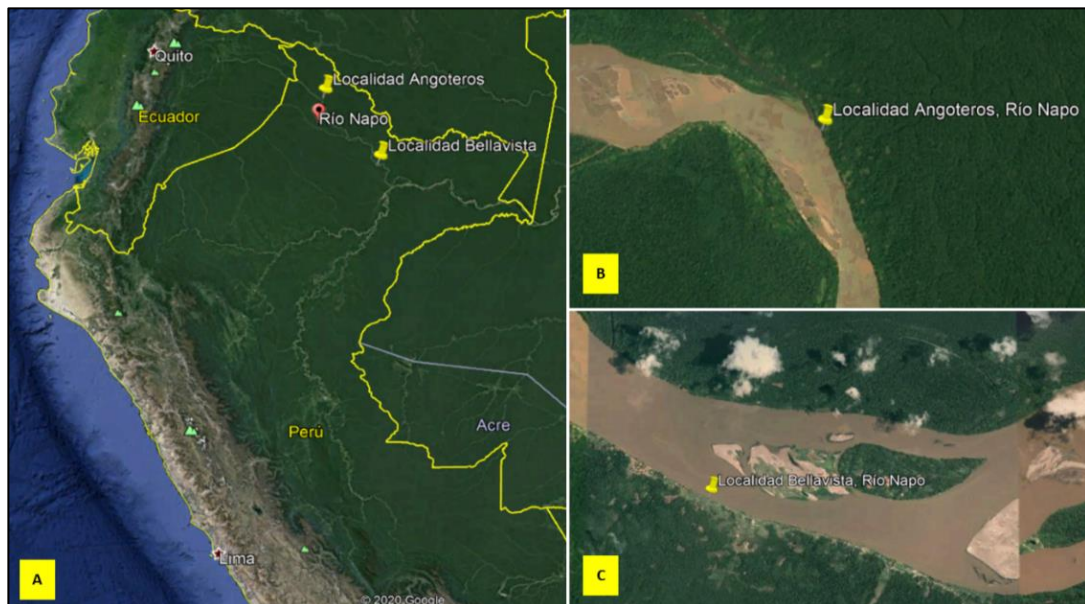
3.6.2. Método

3.6.2.1. Colecta de muestra

Se realizó la colecta de sedimentos durante los meses de enero-febrero 2018, procedentes de las localidades Angoteros y Bellavista en Loreto (Amazonia NO). Para el presente trabajo se seleccionaron 20 muestras de sedimento; las cuales fueron estratégicamente tomadas por estar asociadas a fósiles de vertebrados (Delfín MUSM 4016 y *Purussaurus* MUSM 4014) encontrados en las localidades mencionadas (D. Ochoa *pers. comm.*). La colecta se realizó por integrantes del equipo MAGNET-UPCH, y estuvo a cargo de la Glga. Diana Ochoa (Laboratorio de Biogeociencias LID-317 de la UPCH).

Figura 22.

Ubicación del estudio.

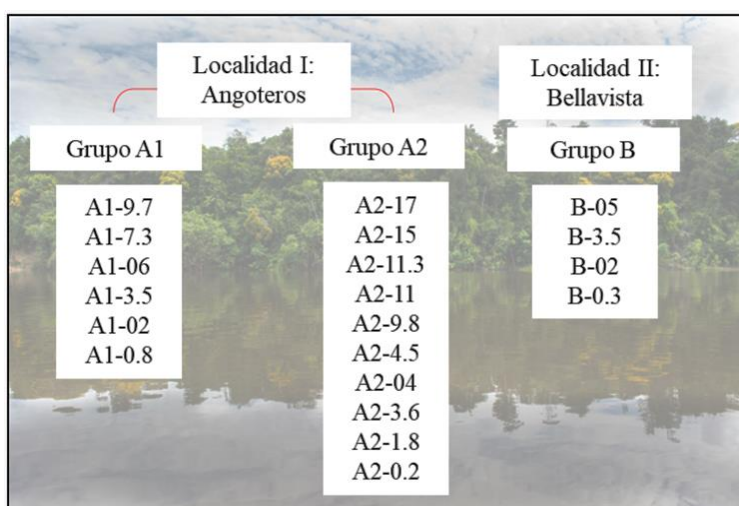


Nota. A. Ubicación geográfica de las localidades estudiadas (Loreto); B. Localidad Angoteros ($Lat: 1^{\circ}26'0.38''S$, $Long: 74^{\circ}37'27.59''O$); C. Localidad Bellavista ($Lat: 3^{\circ} 1'2.88''S$, $Long: 73^{\circ}23'45.99''O$), ubicadas en el NO amazónico (Google Earth, 2020).

Durante la fase de muestreo se realizó el levantamiento detallado de las columnas estratigráficas (Figura 24), la toma de muestra se hizo otorgando un código único de colecta (que involucra la ubicación de la muestra en la columna estratigráfica y la pertenencia a su localidad; Figura 23). Todas las muestras se guardaron en bolsas ziplock y se encuentran almacenadas en la Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH).

Figura 23.

Secciones analizadas según sus localidades.



Nota. Las muestras se ordenan conforme su posición estratigráfica (tiempo). Nótese que la Localidad I presenta dos secciones que están correlacionadas (Figura 24).

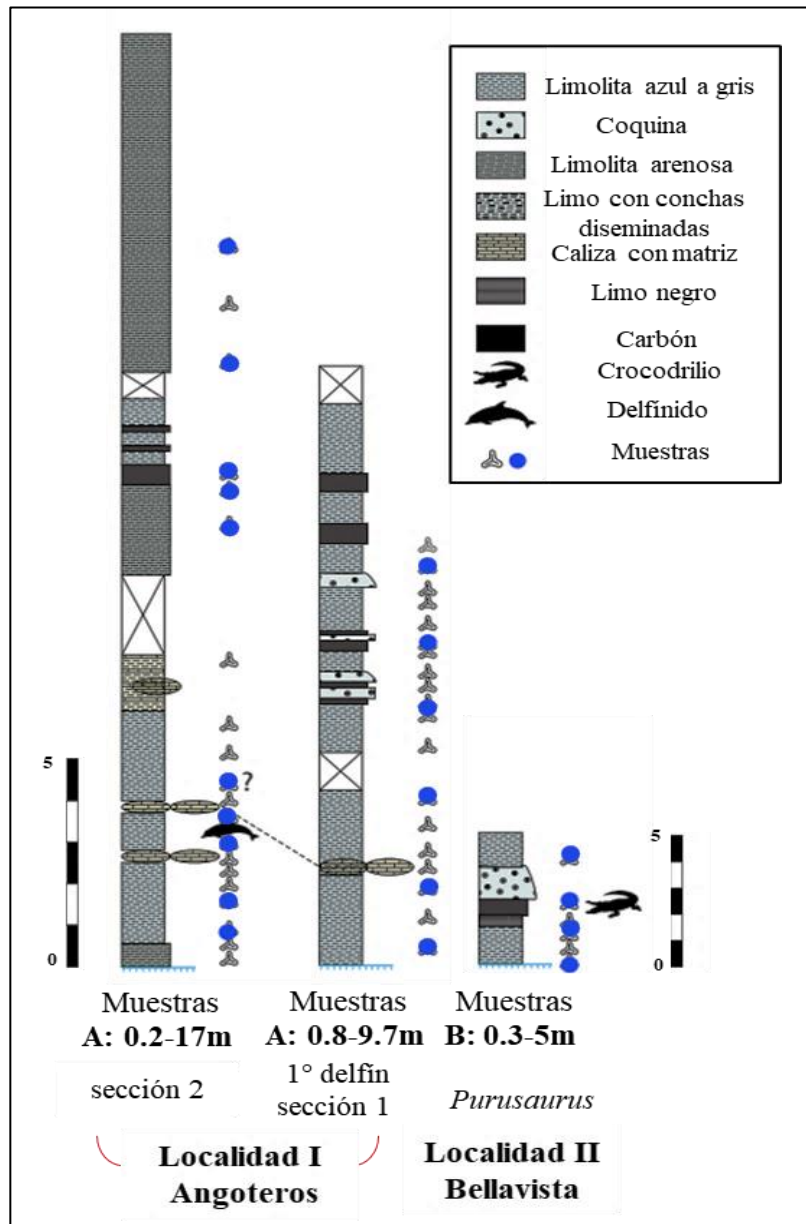
3.6.2.2. Preparación de láminas palinológicas

Se procesaron un total de 20 muestras (Figura 23) en los laboratorios de Paleoflora Ltda (Colombia) para análisis palinológico siguiendo el procedimiento estándar indicado en Traverse (2007), usando HCl (Ácido clorhídrico) al 10% para eliminar carbonatos y HF (Ácido fluorhídrico) al 40% para eliminar silicatos, cada muestra se tamizó utilizando mallas de 10 y

150 mm, para separar el polen y esporas del residuo. Finalmente, para cada muestra se prepararon montajes permanentes en una lámina portaobjetos (láminas palinológicas).

Figura 24.

Marco estratigráfico de las localidades.



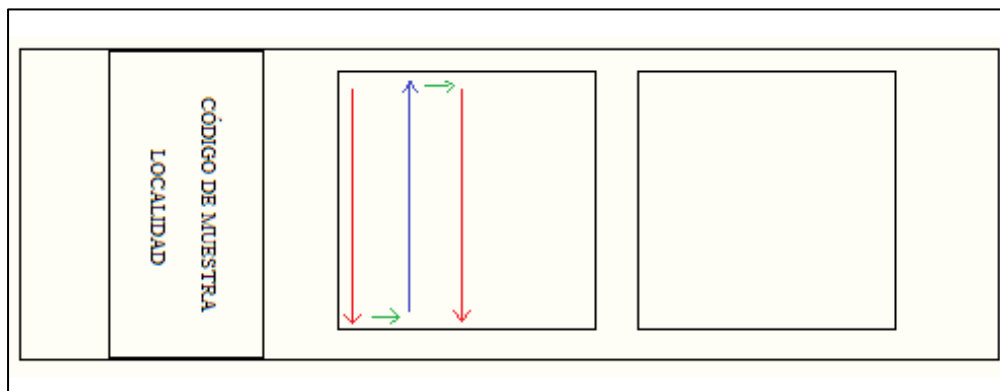
Nota. Las muestras más antiguas en la parte inferior (base) y más recientes en la parte superior (tope), detallando en azul la ubicación de cada muestra colectada en las localidades mostradas.

3.6.2.3. Lectura de láminas palinológicas

Las láminas palinológicas fueron leídas, siguiendo el trayecto más corto del cubreobjetos de abajo hacia arriba y de izquierda a derecha (Figura 25), empleando un microscopio de luz transmitida Eclipse Ci-POL Nikon (objetivos 20X y 100X). Al menos 147 granos (polen y esporas) fueron contados e identificados por lámina, también se contó a otros palinomorfos, como esporas de hongos, quistes de dinoflagelados, foraminíferos y algas de aguas frescas, pero éstos no fueron identificados hasta llegar al nivel de (morfo)especie (solo dieron información adicional de los entornos estudiados).

Figura 25.

Modelo de lámina palinológica utilizada.



Nota. Las flechas indican la dirección del conteo palinológico.

3.6.2.4. Descripción de esporomorfos

Debido a que existen varios autores que detallan metodologías diferentes (Erdtman, 1943, 1952; Van der Hammen, 1954; Pla, 1961; Kremp, 1968; Sáenz, 2004; Punt, 2007; Halbritter *et al.*, 2018) para la descripción de esporomorfos, se tomaron en cuenta la terminología propuesta por Van der Hammen (1954) así como la base de datos del Instituto

Smithsoniano de Investigaciones Tropicales (Jaramillo y Rueda, 2019), ya que son referentes en investigaciones palinológicas para Sudamérica.

Los esporomorfos nuevos (que no aparecen detallados en la bibliografía) fueron esquematizados en fichas palinológicas de 14 x 10 cm (N°5) similares a las elaboradas por Jansonius y Hills (1976; Figura 26), describiendo características morfológicas como dimensiones (*i.e.* ancho, largo, grosor de la exina), forma, ornamentación, número de aperturas, etc.

El nombre palinológico fue construido usando una estructura binomial, donde el primer nombre generalmente indica la ornamentación observada, el número de aperturas (*e.g.* mono, tri), el tipo de apertura y la terminación “ites”, si el grano de polen presentase aperturas difusas se empleó la terminación “*pollenites*”.

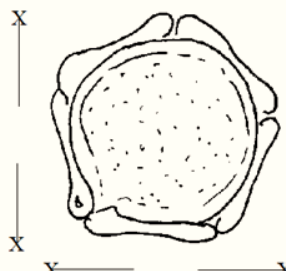
En el caso de esporas el nombre palinológico en primer lugar estuvo compuesto por su ornamentación (como en polen), pero adicionándole la terminación “monoletes” o “triletes” (según sea el caso), si la lesura es difusa se empleó el término “*sporites*”. El segundo nombre (para ambos casos) fue descriptivo, e intentó en lo posible resaltar la característica más distintiva del esporomorfo.

Finalmente, en la parte trasera de la ficha se listaron las (morfo)especies que tengan relación con las características descritas (*i.e.* tanto nuevas como para las referidas en la bibliografía).

La descripción de los esporomorfos más importantes fue acompañada de fotografías a 40x y 100x, mostrando diferentes cortes ópticos, usando una cámara Nikon y el programa fotográfico Touptview, presentes en el laboratorio de Ciencias del Mar de la UPCH.

Figura 26.

Modelo de ficha palinológica.

<p>CÓDIGO</p> <p>ESQUEMATIZACIÓN RÁPIDA</p> <div style="text-align: center;">  </div> <p>COORDENADAS</p> <p>MUESTRA</p>	<p>NOMBRE PALINOLÓGICO</p> <p>DESCRIPCIÓN DE LA MORFOESPECIE</p> <div style="border: 1px solid black; height: 80px; width: 100%;"></div> <p>COMPARACIONES</p>
--	---

Nota. indicando las ubicaciones de los ítems empleados en la descripción de las (morfo)especies (fuente propia).

3.7. Análisis de datos

Las muestras fueron analizadas por medio de la composición florística (familias que la constituyen y hábitos ecológicos) y estructura (abundancia de morfoespecies), que son atributos que permiten evaluar la diversidad y ecología de la paleoflora presente en las localidades estudiadas. También se asignó edad a las secciones mediante la detección de zonas palinoestratigráficas definidas por Jaramillo *et al.*(2011).

3.7.1. Análisis de riqueza y diversidad

3.7.1.1. Rarefacción. Dado que la abundancia y recobro de palinomorfos en las muestras palinológicas no es constante, debido a variaciones en la energía del ambiente o la tasa de sedimentación, se debe emplear un método que permita estandarizar la abundancia de palinomorfos con relación al esfuerzo de conteo por muestra. Para tal fin, se usó el método de rarefacción (Sanders, 1968) para estandarizar las muestras conforme al número más bajo de palinomorfos obtenidos. Lo que permitió analizar la diversidad de las muestras bajo condiciones de conteo iguales. Para este método se aplicó la siguiente fórmula empleando el software Past 2019 (versión 4.0.2; Hammer, 2019):

$$E(S) = \sum \left\{ 1 - \left[\frac{\frac{N-N_i}{n}}{\frac{N}{n}} \right] \right\}, \text{ donde:}$$

S = número de especies en la muestra original, $E(S)$ = número de especies esperado, n = tamaño estandarizado de la muestra, N = número total de individuos en la muestra original, N_i = número de individuos de la especie i .

3.7.1.2. Diversidad. El criterio para construir las curvas de rarefacción en esta investigación se basó en el índice de diversidad recíproco de Simpson (Chao *et al.* 2014). Debido a que este índice refleja la equitatividad (variabilidad en las abundancias relativas de cada una de las especies; Simpson, 1943) de las muestras. Por ello este índice permitió entender la distribución de especies dentro de las muestras, y por lo tanto interpretar el aporte de cada una de las especies a la asociación palinológica de cada sección analizada. El índice de Simpson presenta la siguiente fórmula:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^S ni(ni-1)}{N(N-1)}, \text{ donde:}$$

S = número de especies, N = total de organismos presentes, n = número de ejemplares por especie. El índice recíproco de Simpson equivale a $1/D$.

3.7.1.3. Análisis de varianza (ANOVA). Se comparó la varianza de las riquezas obtenidas en base al índice Chao 1 y tasas rarefactadas de las muestras para evaluar si existen diferencias significativas entre las diversidades encontradas. También se emplearon pruebas *post hoc* de Dunn que buscan la varianza entre grupos.

3.7.2. Análisis Paleoecológico

3.7.2.1. Composición. A los esporomorfos analizados se les asignó afinidad botánica y hábito ecológico (*i.e.* significado ecológico de los taxones) siguiendo a los autores de palinología fósil mencionados anteriormente (*e.g.* Lorente, 1986; Hoorn, 1993), así como de otros autores que han investigado la palinología del bosque amazónico en la actualidad y de otras áreas neotropicales (*e.g.* Roubik y Moreno, 1991; Marchant *et al.*, 2002; Halbritter *et al.*, 2018; Fontes *et al.*, 2019; Tang *et al.*, 2020; Tabla 3), permitiendo caracterizar la paleoecología de las asociaciones palinológicas estudiadas (Tabla 3).

Tabla 3.

Afinidad botánica y ecología de las morfoespecies identificadas (compilado de Lorente, 1986; Marchant, 2002; Leite, 2006; Ochoa, 2007; Jaramillo y Rueda, 2019).

Taxón	Morfoespecie	Ecología
Adiantaceae	<i>Nijssenosporites fossulatus</i>	Ambientes húmedos
Anemiaceae	<i>Cicatricosisporites baculatus</i>	Ambientes húmedos
Cyatheaceae	<i>Verrucatotrilites bullatus</i>	Bosques húmedos de montaña y nublados
Lygodiaceae	<i>Crassoretitrites vanraadshooveni</i>	Pantanos tropicales
Polypodiaceae	<i>Polypodiisporites spp.</i>	Ambientes pantanosos
Pteridaceae	<i>Magnastriatites grandiosus</i>	Lagos tropicales, subtropicales y orillas de ríos
Araucariaceae	<i>Cyclusphaera scabrata</i>	Regiones templadas de precipitación alta
Podocarpaceae	<i>Podocarpidites spp.</i>	Bosques de montaña
Chloranthaceae	<i>Clavainaperturites microclavatus</i>	Bosques tropicales altos y húmedos
Annonaceae	<i>Proxapertites tertiaria</i>	Zonas inundables y pantanosas
Arecaceae	<i>Mauritiidites franciscoi</i>	Bosques secos, húmedos y pastizales (acuáticos)
Poaceae	<i>Monoporopollenites annulatus</i>	
Amaranthaceae	<i>Psilaperiporites minimus</i>	Vegetación abierta
Asteraceae	<i>Fenestrites spinosus</i>	
Convolvulaceae	<i>Perfotricolpites digitatus</i>	Zonas tropicales
Euphorbiaceae	<i>Retitricolpites simplex</i> <i>Ranunculacidites operculatus</i> <i>Crototricolpites finitus</i> <i>Crassiectoapertites columbianus</i>	Bosques tropicales
Fabaceae	<i>Margocolporites vanwijhei</i> <i>Striatopollis catatumbus</i>	Bosques secos, tropicales y de tierras bajas
Humiriaceae	<i>Psilabrevitricolporites devriesii</i>	Bosques tropicales
Malpighiaceae	<i>Perisyncolporites pokorny</i>	Bosques húmedos tropicales, pantanos y manglares
Malvaceae	<i>Malvacipolloides maristellae</i> <i>Rhoipites guianensis</i> <i>Bombacacidites spp.</i>	Bosques tropicales
Onagraceae	<i>Corsinipollenites psilatus</i>	
Rhizophoraceae	<i>Zonocostites ramonae</i>	Zonas de manglar
Salicaceae	<i>Psilatricolporites costatus</i>	
Sapindaceae	<i>Psilabrevitricolporites triangularis</i>	Bosques tropicales

3.7.2.2. Estructura. El bosque se reconstruyó en base a la asociación florística de palinomorfos, a partir del reconocimiento de afinidades botánicas (Tabla 3) y se elaboraron palinogramas de abundancias (por muestra) en base a los taxones, hábitos ecológicos y ambientes asignados. Los palinogramas se construyeron empleando el paquete Rioja con el software R (versión 4.0.2). La estructura del bosque fue analizada empleando:

A. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS). Permite ordenar las muestras en un espacio bidimensional independiente a partir de información botánica (e.g. familias o hábitos ecológicos) del registro palinológico. La ordenación de muestras se obtuvo empleando el método de distancia (similaridad) de Bray-Curtis, considerado como una medida de la diferencia entre las abundancias de cada especie presente (Brower y Zar, 1984 ; Argumedo & Siqueiros, 2008; Hammen, 2019), y se expresa mediante:

$$I = 1 - \frac{\sum(x_i - y_i)}{\sum(x_i + y_i)}, \text{ donde:}$$

x_i = abundancia o densidad de especies i en el primer conjunto, y_i = abundancia de las especies en el segundo conjunto.

Para el nMDS se esperó un estrés de >0.05 a 0.2 , este valor mide la adecuación de la ordenación conforme las distancias (similaridad) originales entre las muestras; cuanto el estrés sea menor, la ordenación será más apta para la interpretación de resultados, mostrando así que la ordenación proporciona una buena representación de sus distancias. Este método permite observar si las muestras presentan una preferencia ecológica similar o no. Por lo tanto con un valor de estrés óptimo se tomaron decisiones adecuadas al momento de entender el entorno al cual pertenecían las muestras.

B. Análisis de conglomerado (Clustering). Con este método se agrupa en el espacio aquellas muestras con ocurrencias/abundancias de palinomorfos semejantes, lo que puede

indicar necesidades ecológicas y/o ambientes sedimentarios similares (Kindt, 2005), priorizando su distribución en la columna estratigráfica. Los clústeres se hicieron en PAST (v. 4.02; Hammer, 2019) usando la distancia de Bray-Curtis y empleando un Bootstrap de 10000. Este análisis es necesario para evaluar si las muestras se agrupan preferentemente según alguna variable, como puede ser el ambiente, el tiempo, la litología, la presencia de taxones o los hábitos ecológicos dominantes.

C. Índice de influencia marina. Índice definido para determinar la relación entre palinomorfos marinos y terrestres, se calculó en base al índice de salinidad presentado por Santos *et al.* (2008) y utilizado por Ochoa *et al.* (2012), aplicando la fórmula:

$$Im = \frac{M}{T}, \text{ donde:}$$

Im = índice de influencia marina, M = palinomorfos marinos, T = palinomorfos contados por muestra.

Este índice permite caracterizar el porcentaje que representan los componentes marinos en el recobro total del palinomorfos, y de esta forma tener una valoración numérica de la influencia marina en los ambientes de depósito. Adicionalmente, se evaluó si la diversidad está influenciada por la influencia marina, a partir del valor obtenido con este índice.

3.7.3. Análisis palinoestratigráficos

Desde la segunda mitad del siglo pasado se han construido diferentes marcos bioestratigráficos para el Mioceno del norte de Suramérica y la Amazonia, por ejemplo, Germeraad *et al.* (1968; para Venezuela y Colombia), Lorente (1986; norte de Suramérica) y Müller *et al.* (1987; para Venezuela), y Jaramillo *et al.* (2011; para Venezuela y Colombia).

Para esta tesis se empleó el marco de Jaramillo *et al.* (2011), ya que es uno de los más recientes, recoge varios de los esquemas anteriores, ha sido calibrado independientemente con marcadores palinológicos (dinoquistes, polen y esporas), isótopos de carbono y magnetoestratigrafía complementando los marcos bioestratigráficos existentes.

Se empleó un análisis bioestratigráfico tradicional el cual se basó en identificar marcadores palinológicos (Tabla 4) definidos en la zonación *sensu* Jaramillo *et al.* (2011), y se asignaron edades a los marcadores palinológicos encontrados en las láminas palinológicas, con ayuda del paquete *Biostratigraphy* se elaboró un análisis de máxima probabilidad (*maximum likelihood*) para corroborar la edad de las secciones y contrastarlas con el análisis de bioestratigrafía tradicional. Este último análisis se realizó utilizando el código (privado) escrito por Dayenari Caballero, post-doc del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Este método comparó los conteos obtenidos en este estudio con una base de datos preestablecida que contiene los marcadores palinológicos (que determinar edad), para indicar que tan probable es la pertenencia de una muestra a un intervalo de edad.

IV. RESULTADOS

En esta tesis se analizaron 20 muestras de las cuales 19 presentaron un conteo aceptable, de entre 147 a 433 esporomorfos. La muestra A2-0.2 resultó estéril, con solo 5 esporomorfos contados, por lo que no está incluida en los análisis estadísticos o ecológicos. A continuación, se presentan los resultados de diversidad, composición y estructura florística para cada una de las localidades estudiadas.

4.1. Diversidad

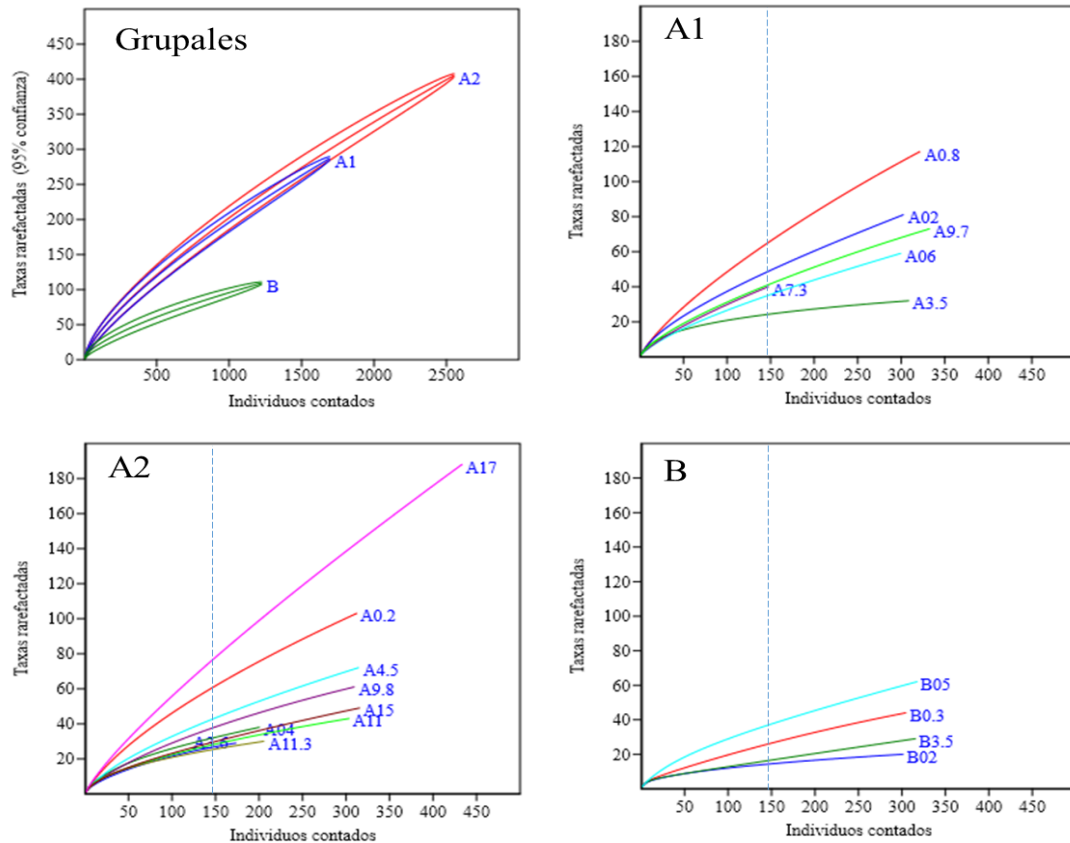
4.1.1. Análisis de diversidad con respecto al grupo de pertenencia.

Las curvas de rarefacción individual (Figura 27) con un mínimo de 147 conteos mostraron de entre 14 a 77 especies y en base al índice recíproco de Simpson ($1/D$) mostraron una diversidad de entre 3 a 16 (Tabla 4).

La muestra con menor recobro de esporomorfos perteneció a B02 y la de mayor recobro a A2-17. Las rarefacciones basadas en cobertura por grupos (A1, A2 y B) mostraron curvas de rarefacción semejantes entre los grupos A1 y A2 ($p > 0.05$), pero significativamente diferentes entre A2 y B ($p < 0.04$).

Figura 27.

Curva de rarefacción empleadas para el análisis de diversidad.



Nota. El cuadro superior derecho muestra las curvas por grupos A1, A2 y B. Los demás diagramas detallan las curvas de rarefacción por muestras de una sola localidad. Para mayor resolución ver Anexos (virtual).

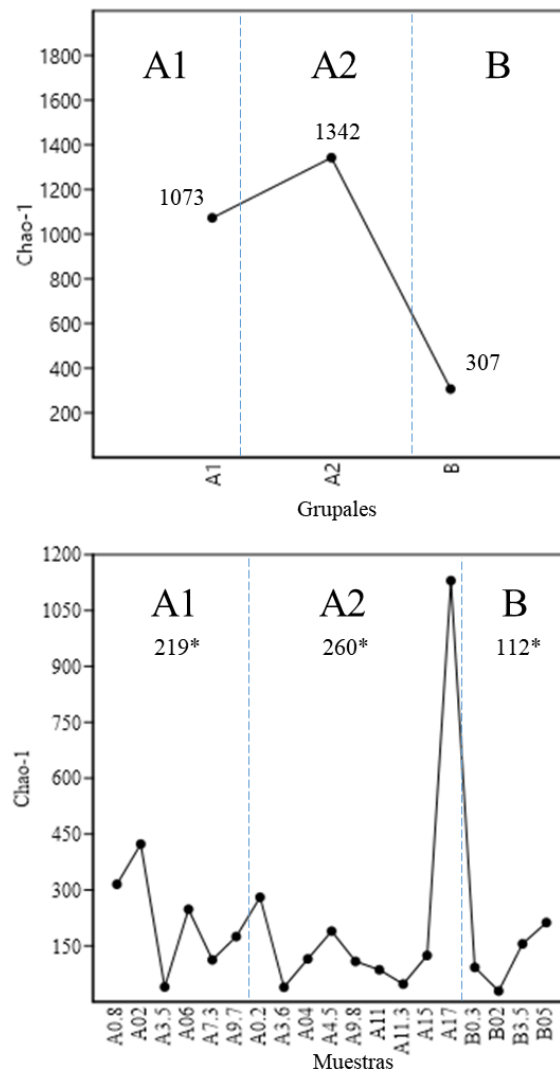
El estimador de riqueza Chao-1 expresa diferencias no significativas ($df=2$; $p>0.05$) entre las riquezas promedio de los grupos (A1 $\bar{x}=219$; A2 $\bar{x}=260$; B $\bar{x}=122$). Sin embargo la riqueza de cobertura estimada muestra diferencias significativas entre el grupo A2 y B ($df=2$; $p<0.01$).

Al contrastar las diversidades de las muestras con los índices de salinidad más altos (>0.9), como por ejemplo A1-0.8, A1-02 y A2-1.8 que fueron las muestras que tuvieron las diversidades más altas del conjunto (> 49 taxas rarefactadas), se infiere que la diversidad de

esporomorfos no está influenciada negativamente por la presencia de palinomorfos marinos y/o de ambientes salobres.

Figura 28.

Riquezas estimadas utilizando el índice Chao-1.



Nota. Izquierda, riqueza de cobertura estimada por grupos A1, A2 y B. Derecha, riqueza estimada por muestras, las muestras están ubicadas con respecto a su posición estratigráfica en el grupo al cual pertenecen. Los asteriscos corresponden al promedio del índice de Chao-1 en el grupo.

Tabla 4.

Indicadores de diversidad, rarefacción basada en 147 individuos, litologías e índice de influencia marina de las muestras analizadas (según posición estratigráfica).

*L	*G	Muestra	Espesor (m.)	Litología	Especies rarefactadas	Error (\pm)	1/D rarefactado	Chao 1	Im		
Angoteros	A1	A1-9.7	9.7	Limolita	41	3	5	175	0.01		
		A1-7.3	7.3	Lignito	40	0	3	113	0.06		
		A1-06	6	Lignito	35	3	3	240	0.00		
		A1-3.5	3.5	Arenisca	24	2	7	40	0.01		
		A1-02	2	Arenisca	49	4	12	423	0.18		
		A1-0.8	0.8	Limolita	65	4	12	315	0.15		
	A2	A2-17	17	Arenisca	77	5	16	1130	0.01		
		A2-15	15	Arenisca	30	3	5	124	0.01		
		A2-11.3	11.3	Lignito	25	2	5	48	0.00		
		A2-11	11	Arenisca	28	3	6	86	0.00		
		A2-9.8	9.8	Arenisca	38	3	4	109	0.01		
		A2-4.5	4.5	Limolita	43	3	5	190	0.02		
		A2-04	4	Limolita	32	2	8	115	0.02		
		A2-3.5	3.5	Limolita	27	1	4	39	0.01		
		A2-1.8	1.8	Limolita	61	4	11	281	0.09		
		Bellavista	B	B-05	5	Arenisca	37	3	4	213	0.00
				B-3.5	3.5	Limolita	16	2	4	156	0.00
				B-2	2	Limolita	14	2	4	29	0.00
B-0.3	0.3			Limolita	26	3	5	92	0.01		

Nota. ()L: localidades y G: grupos, los nombres de las muestras se corresponden con sus espesores en la columna estratigráfica.*

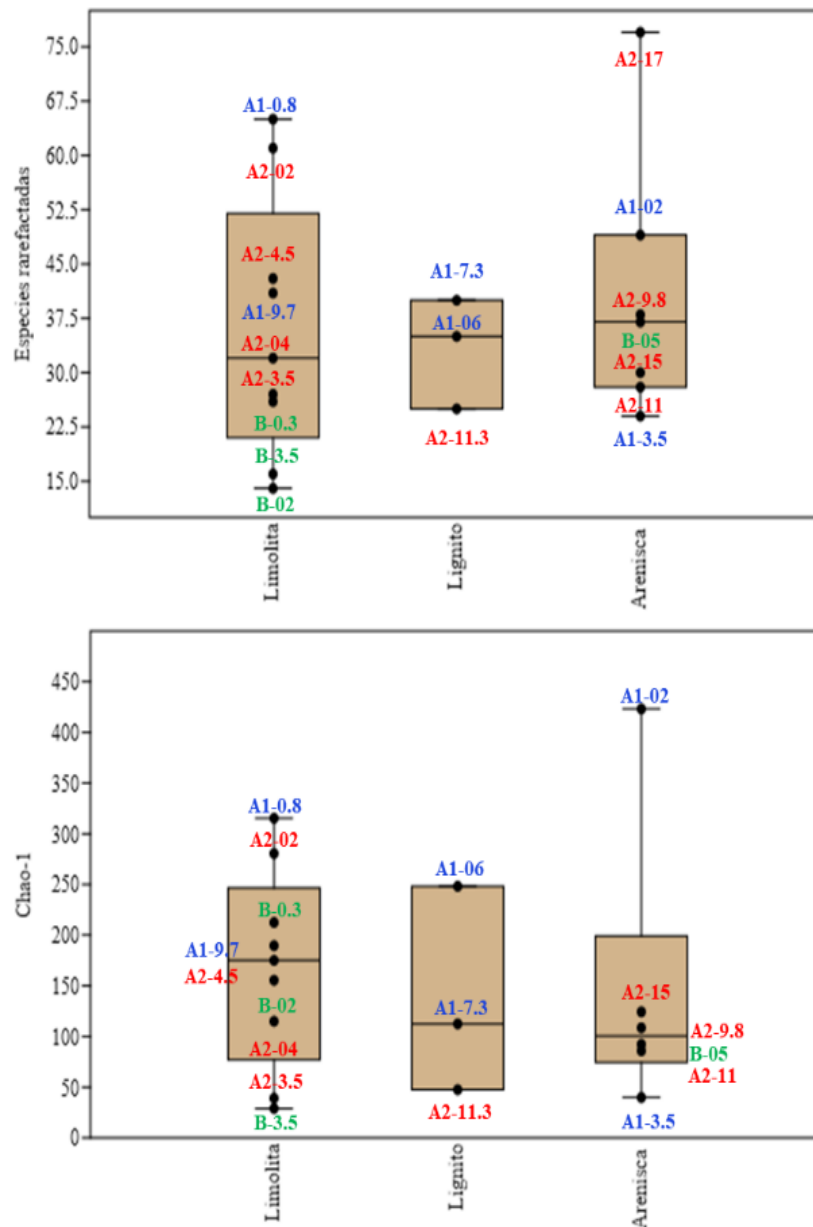
4.1.2. Análisis de diversidad con relación al contexto geológico de las muestras (posición estratigráfica y litología).

4.1.2.1. Localidad Angoteros. El grupo A1 tiene 9.7 m de espesor, se caracteriza por presentar limolitas azul grisáceas en la base de la secuencia, seguidas de un nivel de calizas, dos niveles de arenisca fina y un par de niveles de lignito, terminando al tope nuevamente con un paquete de limolitas azul grisáceas (Figura 24).

El grupo A2 presenta una secuencia de 17 m de espesor, su litología es similar a la del grupo A1, y se puede correlacionar en campo fácilmente gracias al nivel prominente de calizas (Figura 24).

Figura 29.

Contraste de las muestras agrupadas por litología. Cuadro superior: especies rarefactadas.



Nota. Cuadro inferior: índice de Chao-1. Grupos A1(azul) , A2 (rojo) y B (verde). Nótese que las muestras no se ordenan temporalmente (*i.e.* posición estratigráfica).

4.1.2.2. Localidad Bellavista.

La sección estratigráfica tiene 5 m de espesor, hacia la base está conformada por limolitas azules, seguidas de un nivel de limolitas negras, y al tope por varios niveles de areniscas con conchas de moluscos diseminadas.

Las dos localidades (Angoteros y Bellavista) mostraron que la riqueza de palinomorfos no sigue un patrón relacionado con la posición estratigráfica de las muestras, es decir que la diversidad observada no está controlada temporalmente (Figura 29). Así mismo, la riqueza no está influenciada por el carácter litológico de la muestra. Por ejemplo las limolitas versus lignitos presentan un $p > 0.8$, las limolitas versus areniscas presentan un $p > 6$ y los lignitos versus areniscas presentan un $p > 6$ (ver Anexos).

4.2. Composición y Estructura

Se contaron 5739 palinomorfos, el grupo más grande corresponde a las esporas con un ~74% y los granos de polen representan un ~26%. Sin embargo estos últimos presentan una diversidad individual mayor al 50% de morfoespecies identificadas. De las dos localidades analizadas, Angoteros (A1 y A2) presentó el mayor recobro de palinomorfos marinos ~10%. La localidad Bellavista (B) solo presentó un palinomorfo marino. Ambas localidades presentaron recobros de algas de aguas dulces, pero no superan ni el 5% del recobro general. Los esporomorfos nuevos se detallan en Anexos.

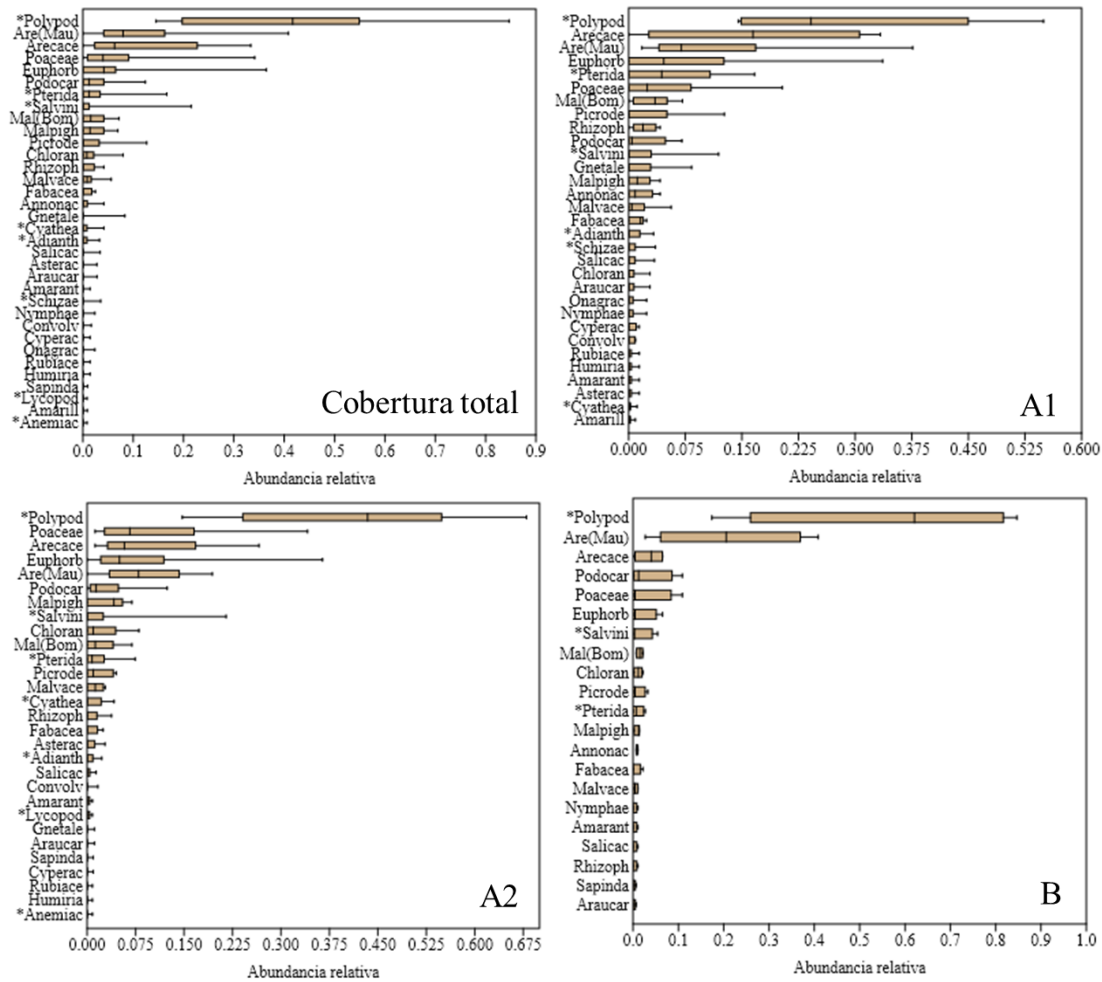
4.2.1. Localidad Angoteros

En la localidad de Angoteros se contaron 4498 palinomorfos, divididos en 3027 (67.29%) esporas, 1246 (27.70%) granos de polen, agrupados en 664 morfoespecies. Además se identificaron 161 palinomorfos marinos (3.57%) y 64 algas verdes (1.42%). Entre los palinomorfos continentales, se pudo asignar afinidad botánica al 30.23% de los morfotipos. Un porcentaje relativamente aceptable considerando, que típicamente sólo entre el 10 a 20% de la palinoflora fósil del trópico puede normalmente ser relacionada con una afinidad botánica (Hoorn, 1993; 1994; Jaramillo *et al.*, 2001; 2006; 2011; Leite *et al.*, 2017; D'apolito *et al.*, 2021).

En Angoteros se identificaron 31 familias de plantas vasculares, incluyendo a Polypodiaceae (35.57%), Arecaceae (21.9%; solo *Mauritia* 9.59%), Euphorbiaceae (8.46%) y Poaceae (8.17%) como las familias más abundantes. Además, se encontraron en menor abundancia esporomorfos de Malvaceae (4.95%; solo Bombacoideae 2.48%), Pteridaceae (3.32%), Podocarpaceae (2.72%), Salviniaceae (2.62%), Picrodendraceae (2.02%), Chloranthaceae (1.53%), Rhizophoraceae (1.27%), Malpighiaceae (1.21%), Fabaceae (0.86%), Gnetales (0.7%), Cyatheaceae (0.7%), Annonaceae (0.58%), Adiantaceae (0.55%), Asteraceae (0.44%), Salicaceae (0.38%), Araucariaceae (0.26%), Schizaeaceae (0.24%), Convolvulaceae (0.23%), Cyperaceae (0.21%), Amaranthaceae (0.2%), Nymphaeaceae (0.16%), Onagraceae (0.16%), Humiriaceae (0.15%), Rubiaceae (0.15%), Lycopodiaceae (0.11%), Sapindaceae (0.06%), Amaryllidaceae (0.06%) y Anemiaceae (0.06%). Esta composición florística indica una presencia de familias similar a la reportada en otros estudios del entorno amazónicos durante el Mioceno (Hoorn 1993, 1994a; Silva-Caminha *et al.*, 2010; Sá y Carvalho, 2017; Leite *et al.*, 2020).

Figura 30.

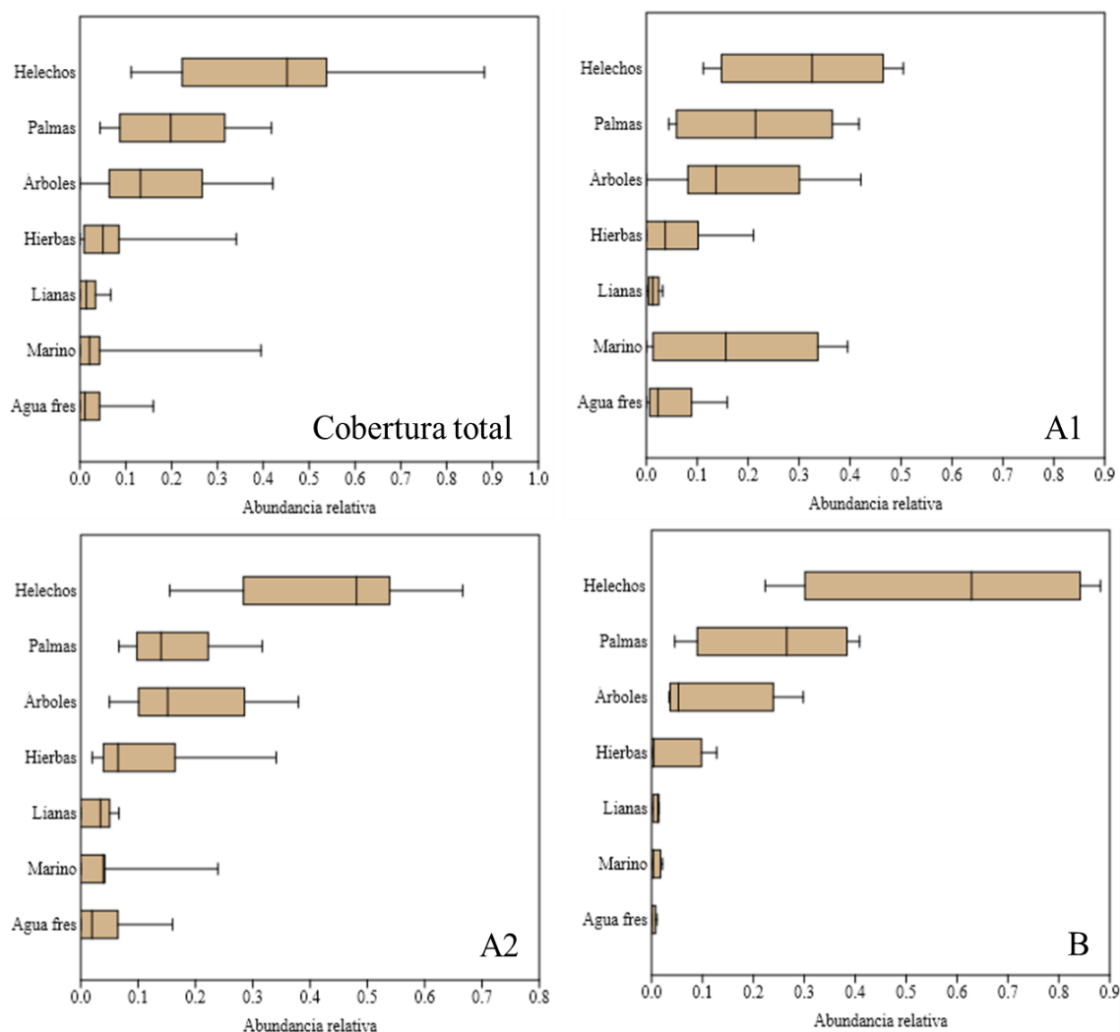
Familias identificadas según grupo de interés.



Nota. El cuadro superior izquierdo muestra la totalidad de familias identificadas para las localidades Angoteros y Bellavista. (*) familias de helechos. Nótese la existencia de 18 familias en común, siendo Polypodiaceae y Arecaceae las familias más dominantes.

Figura 31.

Hábitos ecológicos según grupo de interés.



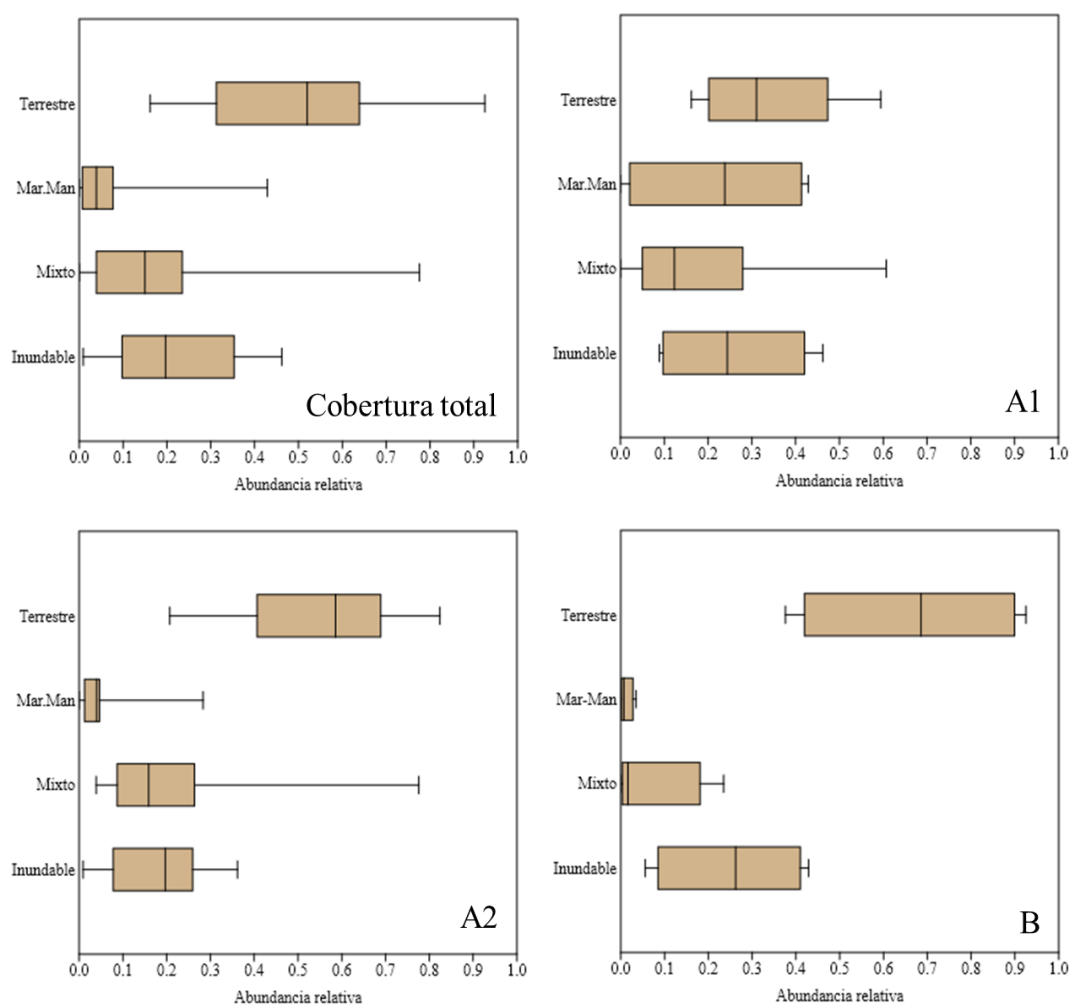
Nota. El cuadro superior izquierdo muestra la totalidad de hábitos ecológicos identificados para las localidades Angoteros y Bellavista.

A partir de las afinidades taxonómicas, que constituyen el 30% del recobro, se identificaron 8 hábitos ecológicos, los cuales son: helechos (37.2%), palmas (19.1%), árboles (18.1%), palinomorfos marinos (11%), hierbas (8.3%), algas verdes (4.24%), y lianas (2.1%). Los helechos dominan esta localidad, lo que es típico en muestras provenientes de bosques húmedos tropicales (Silva-Caminha, 2008; Leite *et al.*, 2017). Nótese la presencia de

palinomorfos marinos en la base de los grupos A1 y A2 (~10% que evidencia la existencia de aguas salobres o ambientes de transición) y de algas verdes (<5% que evidencia aguas frescas) durante la acumulación de sedimentos en Angotereros (Figura 33).

Figura 32.

Entornos asignados según preferencia ecológica.



Nota. El cuadro superior izquierdo muestra la totalidad de entornos ecológicos para las localidades Angotereros y Bellavista.

Los entornos asignados según preferencias ecológicas de los palinomorfos para la localidad Angotereros fueron mayoritariamente terrestres (44%), pero fueron más contrastantes

con el ambiente marino-manglar ya que el grupo A1 contó con un porcentaje relativamente mayor (~18%) que el grupo A2 (~5%). Los entornos inundables fueron en promedio 23% y los ambientes mixtos (especies que pueden vivir tanto en ambientes inundados como en no inundados) fueron en promedio 20%.

4.2.2. Localidad Bellavista

Se contaron 1237 esporomorfos divididos en 1005 (81.24%) esporas y 232 (18.76%) granos de polen, agrupados en 110 morfoespecies y se asignó afinidad botánica al 39% de los esporomorfos.

La localidad II cuenta con 19 familias de plantas vasculares, entre ellas se identificaron a Polypodiaceae (56.55%), Arecaceae (24.81%; solo *Mauritia* 21.16%), Podocarpaceae (3.34%) y Poaceae (2.94%) como las familias más abundantes. Además, se encontraron en menor abundancia esporomorfos de Malvaceae (2.51%; solo Bombacoideae 1.47%), Euphorbiaceae (1.86%), Salviniaceae (1.53%), Chloranthaceae (1.03%), Picrodendraceae (1.04%), Pteridaceae (1.03%), Annonaceae (0.85%), Fabaceae (0.54%), Malpighiaceae (0.5%), Rhizophoraceae (0.27%), Salicaceae (0.27%), Amaranthaceae (0.27%), Nymphaeaceae (0.27%), Araucariaceae (0.18%) y Sapindaceae (0.18%).

A partir de las afinidades taxonómicas asignadas (equivalentes al ~30% del recobro), se identificaron 8 hábitos ecológicos, que incluyen: helechos (59.1%), palmas (24.6%), árboles (11%), hierbas (3.4%), lianas (1%), palinomorfos marinos (0.71%), y algas verdes (0.27%). Los helechos dominan la asociación, mientras que la presencia de palinomorfos marinos y algas verdes es baja en comparación con lo observado en Angoteros.

Los ambientes asociados más grandes para esta localidad corresponden al terrestre con un 70% y al inundable con un 25%. Los menos representados son el ambiente mixto con un recobro del 1.1% junto con el ambiente marino-manglar con un recobro menor al 1%.

4.3. Caracterización palinológica de las localidades

4.3.1 Localidad Angoteros. Como se indicó, las esporas de helechos son los esporomorfos más dominantes en ambas localidades. Los esporomorfos se detallan en el apartado de Anexos.

En esta localidad se identificó a *Polypodiisporites usmensis* (Polypodiaceae; 28.59%; Figura 34) que se encuentra ampliamente distribuida en los grupos A1 y A2, esta espora refleja ambientes húmedos y no está asociada con ninguna litología en particular. Se registró además a *Magnastriatites grandiosus* (Pteridaceae; 1.81%), una espora típica de zonas pantanosas, lagos y orillas de ríos (Lorente, 1986), encontrándose en las muestras constituidas por limolita azul grisácea y arenisca lodosa (hacia el tope de ambas secciones). *Hydrosporites minor* (Salviniaceae; 1.99%) que designa a helechos flotadores de aguas estancadas (Marchant *et al.*, 2002), tiene su mayor abundancia en la muestra A2-11.3 (Figura 33).

Otras esporas como *Nijssenosporites fossulatus* (Adiantaceae; 0.56%), *Verrucatotriletes bullatus* (Cyatheaceae; 0.69%), se encuentran en menor proporción dispersas a lo largo de los grupos A1 y A2. *Crassoretitriletes vanraadshooveni* (Lygodiaceae, 0.24%) se encuentra restringida hacia el tope de la sección 1 (a 9.7 m) y corresponde a *Pityrogramma* sp., una espora de ambientes pantanosos (Leite, 2006). *Cicatricosisporites baculatus* (Anemiaceae; 0.06%) que se encuentra en el tope del grupo A2 (a 17 m) y *Deltoidospora adriennis* (0.56%) típica del género *Acrostichum* spp., que corresponden con helechos que pueden estar asociados a zonas de manglar (Lorente, 1986; Leite, 2006) Por último, *Foveotriletes ornatus* (Lycopodiaceae; 0.11%), presente en las muestras de arenisca lodosa del tope del grupo 2 (A2-

15 y A2-17), esta espora se atribuye a *Huperizia* spp. un helecho epífita de zonas tropicales (Leite, 2006).

Para el polen, la gimnosperma más abundante corresponde a *Podocarpidites* spp. (Podocarpaceae; 2.81%), presente hacia la base del grupo A1 , así como en la base y tope del grupo A2. *Podocarpus* spp. actualmente crece en zonas montañosas y abiertas (Hoorn, 1993), y probablemente debido a su anemofilia, su registro polínico provenga de zonas elevadas más alejadas.

En cuanto a las monocotiledóneas, las Arecaceae conforman un 23.12% de la asociación, siendo *Mauritiidites franciscoi* el grano de polen más abundante para Angoterros (Figura 33; 12.15%), este polen fósil corresponde a *Mauritia* spp., una palmera que forma morichales típica de ambientes pantanosos, zonas inundables y bordean ríos (Lorente, 1986; Hoorn, 1994; Bogotá *et al.*, 2021). Sus mayores abundancias se encuentran a los 2 m de altura del grupo A1 (arenisca fina; Figura 33), mientras que en la sección 2 está a 15 m de altura estratigráfica (arenisca lodosa). Otros palinomorfos asociados con palmeras registrados incluyen *Psilamoncolpites* spp. (9.64%) y *Longapertites microfoveolatus* (2.71%).

Monoporollenites annulatus es el polen de Poaceae (8.25%), y se encontró con mayor frecuencia a lo largo del grupo A2. Sin embargo, se registraron algunos picos de abundancia (20.54%) a 9.7 m (A1) y desde los 11 a 15 m (\bar{x} =21.07%, A2; Figura 30). Las Poaceae forma parte de vegetaciones abiertas en ambientes húmedos a secos, pero algunas especies actúan como vegetación pionera en hábitats tipo llanura de inundación (Hoorn, 1994; Leite, 2006; Hoorn *et al.*, 2019).

El polen de *Retitricolpites simplex*, (Anacardiaceae) es el taxón de plantas eudicotiledóneas más abundante (7.23%), con picos de abundancia a 9.7 m (A1; 32.14%) y 11 m (A2; 35.66%). A este morfotipo se le asigna el género *Sapium* spp., que se encuentra en bosques tropicales de tierras bajas (Leite *et al.*, 2017).

El segundo grupo de polen más abundante de eudicotiledóneas corresponde a la familia Malvaceae (3.58%), y se han identificado varias morfoespecies, de las cuales se destacan *Bombacacidites nacimientoensis* (0.99%) y *Bombacacidites araracuarensis* (0.38%), que reflejan llanuras de inundación; *Malvacipolloides maristellae* (0.39%) que se atribuye a entornos de aguas frescas como lagos o estanques, y *Rhoipites guianensis* (0.80%) de bosques tropicales (Lorente, 1986; Hoorn *et al.*, 2019). También se ha registrado a *Perisyncolporites pokorny* (Malpighiaceae; 2.33%) cuya ecología corresponde a lianas de bosque tropical y manglar (Marchant *et al.*, 2002), que se encuentran frecuentemente junto a polen de grupos arborescentes, como por ejemplo Rhizophoraceae, Anacardiaceae y Malvaceae.

En menor proporción, se identificaron granos de *Clavainaperturites microclavatus* (Chloranthaceae; 1.61%), *Proxapertites tertiaria* (Annonaceae; 0.60%), *Perfotricolpites digitatus* (Convolvulaceae; 0.17%), *Striatopollis catatumbus* (Fabaceae; 0.57%), *Corsinipollenites psilatus* (Onagraceae; 0.10%), que representan elementos típicos de bosques húmedos tropicales, *Psilaperiporites minimus* (Amaranthaceae; 0.21%), Asteraceae (0.50%) como *Fenestrites spinosus*, *Cichoreacidites longispinosus*, *Echitricolporites spinosus* que corresponden a zonas abiertas y ciertos grupos pioneros (Hoorn, 1993; Silva-Caminha *et al.*, 2010; Leite, 2006).

Adicionalmente, se registraron elementos marinos como quistes de dinoflagelados, y foraminíferos, con un bajo recobro de *Zonocostites ramonae*, (Rhizophoraceae; 1.18%), indicando condiciones de manglar, salobres o transicionales, principalmente en la base de ambos grupos (entre 0.8-2 m en la A1 y a 1.8 m en la A2). Un leve incremento en los palinomorfos de influencia marina se observa nuevamente hacia el tope de ambos grupos (Figura 33). Finalmente, en ambas secciones (hacia los 3.5 m en A1 y a los 4 m en A 2) se registraron ocurrencias de algas verdes *Botryococcus* spp. y *Pediastrum* spp, a las que se les atribuyen entornos de aguas frescas (Figura 33).

4.3.2. Localidad Bellavista

La localidad II presenta una estructura fuertemente dominada por *P. usmensis* (56.31%) y palmas (21.33%), existe bajo recobro de morfoespecies pioneras como *M. annulatus* (3.04%) y *P. minimus* (0.28%). Las morfoespecies arbóreas (*Bombacacidites* spp, *R. guianensis*, *R. simplex*) presentan un recobro menor a 2%, en tanto que las lianas (*P. pokorny* y *Heterocolpites melastomicus*), no superan el 1% del registro.

Los picos de abundancia más altos de hierbas y árboles están presentes a 2 m de esta localidad. Cabe mencionar que la localidad Bellavista no presenta evidencias de un evento de invasión marina ya que el recobro de dinoflagelados y otros palinomorfos marinos fue muy bajo (<0.01%).

Afinidad ecológica de los fósiles. A partir de la palinoflora, se sugiere que la Localidad Angoteros de donde proviene el delfín MUSM 4016 presenta taxones que indican bosque de llanura aluvial (por ejemplo, Araceae, Euphorbiaceae, Humiriaceae, Malpighiaceae y Malvaceae), con periodos de influencia marina, que pueden corresponder con ambientes transicionales asociados con alguna de las incursiones marinas registradas para el Mioceno (la

edad de la incursión se describe en el apartado 4.4). Mientras que la palinoflora de la Localidad Bellavista permite indicar que el *Purusaurus* MUSM 4014 se desarrollaba en un ambiente pantanoso con pocos periodos de inundación de aguas dulces sin influencia de aguas salobres.

Figura 33.

Palinograma morfotipos

Nota. Las muestras analizadas se ordenan según la posición estratigráfica con respecto a su grupo de pertenencia. En el *eje y* se observa a los grupos A1 (negro), A2 (rojo) y B (verde). En el *eje x* se observan a los individuos contados. Para la elaboración del palinograma se tomó en cuenta el 100% de la data original. En la imagen solo aparecen conteos mayores a 9, los menores conteos se agruparon en el rubro “otros”. Los colores representan las esporas (verde), el polen (marrón), clorofitas (celeste) y marinos (azul).

Figura 34.

Palinograma de los taxones identificados.

Nota. Las muestras analizadas se ordenan según la posición estratigráfica con respecto a su grupo de pertenencia. En el *eje y* se observa a los grupos A1 (negro), A2 (rojo) y B (verde). En el *eje x* se observan a los individuos contados. Para la elaboración del palinograma se tomó en cuenta el 30% de la data original. Los colores representan las pteridofitas (verde), las gimnospermas (amarillo), las monocotiledóneas (anaranjado) y las dicotiledóneas (rojo).

Figura 35.

Palinograma de los hábitos identificados.

Nota. Las muestras analizadas se ordenan según la posición estratigráfica con respecto a su grupo de pertenencia. En el *eje y* se observa a los grupos A1 (negro), A2 (rojo) y B (verde). En el *eje x* se observan a los individuos contados. Para la elaboración del palinograma se tomó en cuenta el 30% de la data original. Los colores representan los helechos (verde), las palmas (anaranjado), los árboles, hierbas, lianas (rojo), lo marino (azul) y el agua fresca (celeste).

Figura 36.

Palinograma de los ambientes identificados.

Nota. Las muestras analizadas se ordenan según la posición estratigráfica con respecto a su grupo de pertenencia. En el *eje y* se observa a los grupos A1 (negro), A2 (rojo) y B (verde). En el *eje x* se observan a los individuos (marrón), el inundable (celeste), Mixto (rojo) y marino-manglar (azul)

Figura. 34

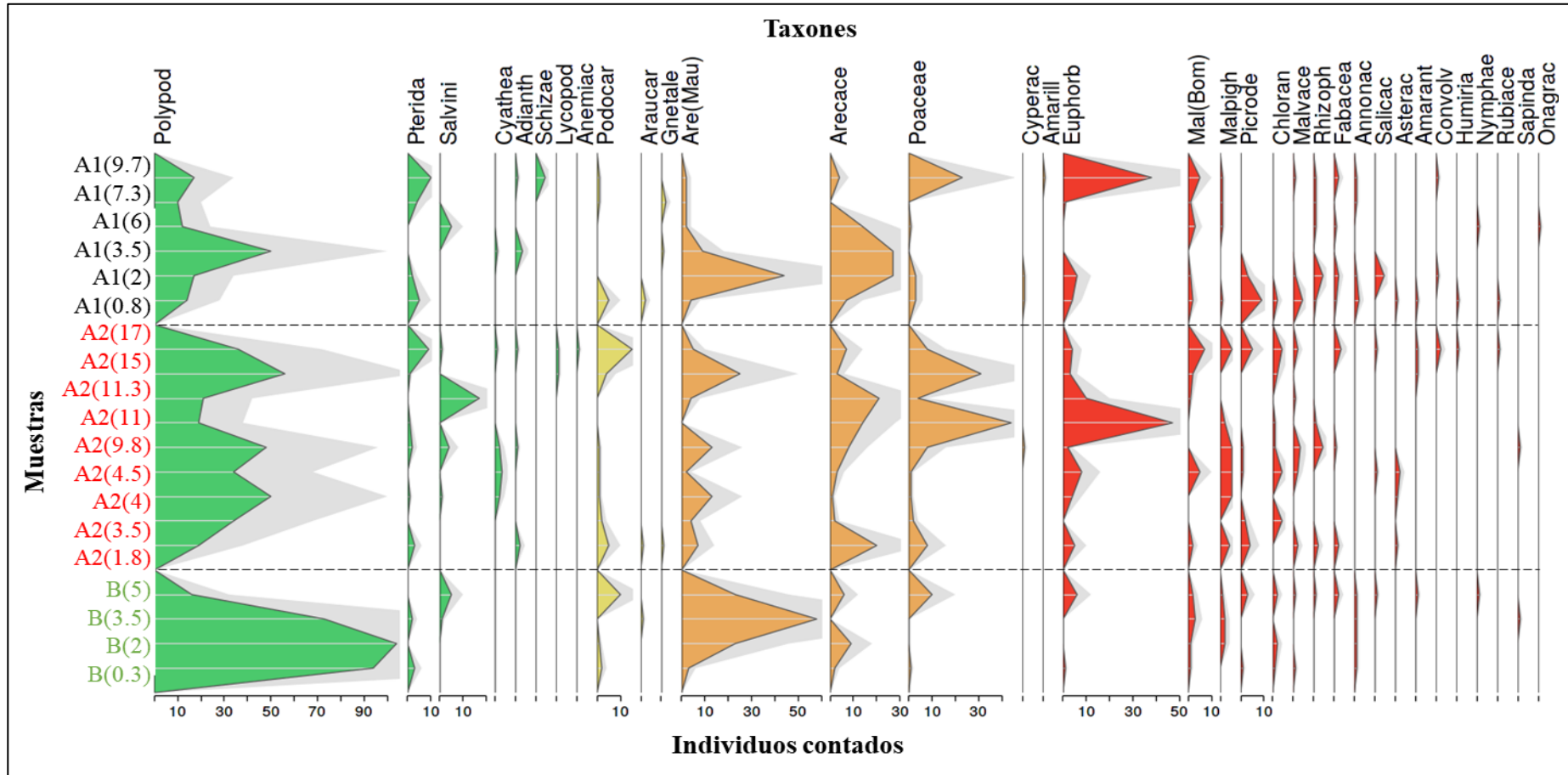


Figura. 35.

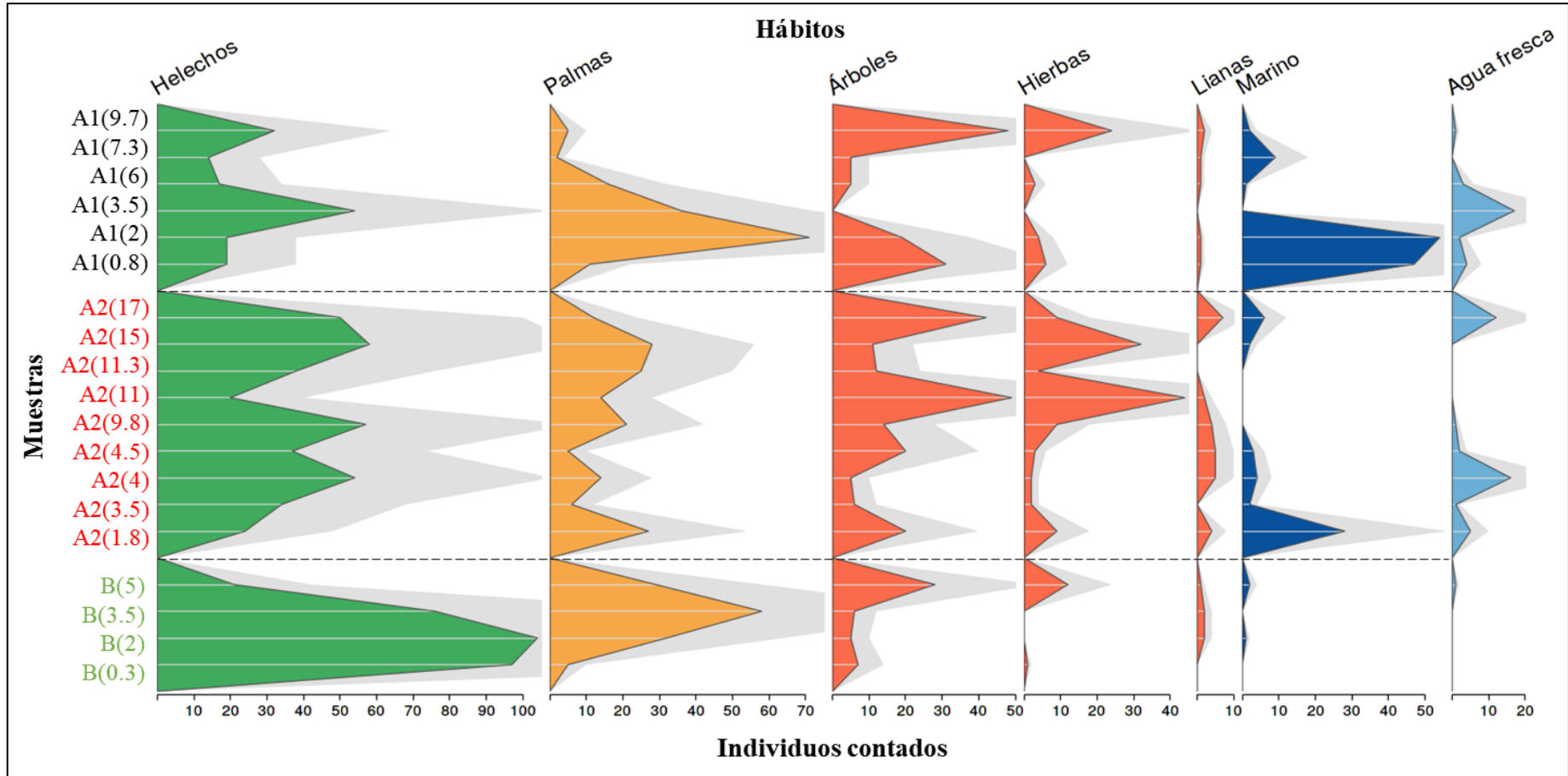
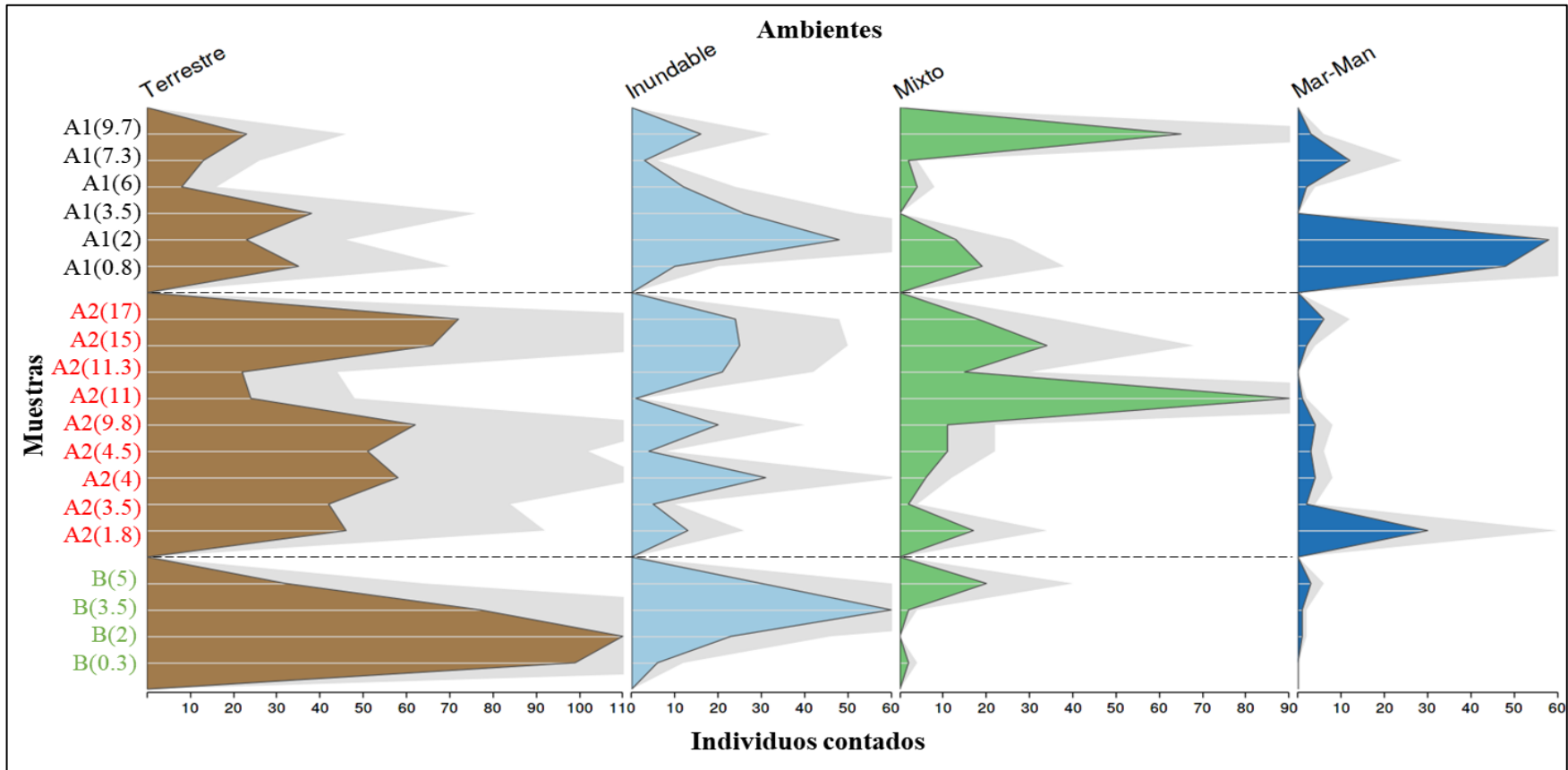


Figura. 36.

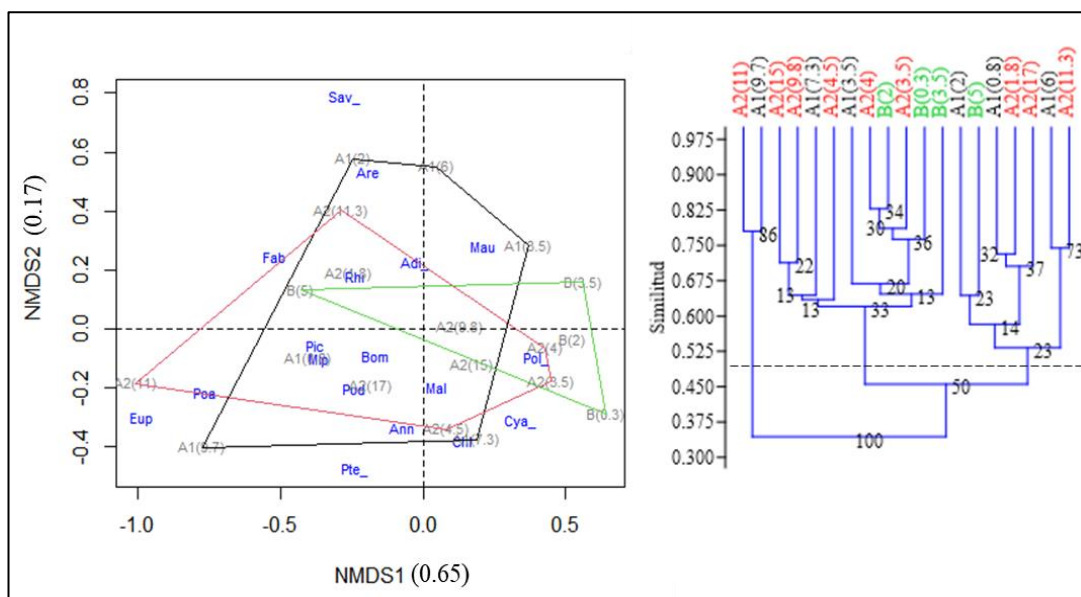


4.4. Análisis multivariado

Las distancias entre las muestras en el espacio de ordenación (nMDS) respaldan los análisis de conglomerados. La composición vista en el anterior apartado indicó que entre los grupos A1, A2 y B se comparten 18 familias (Figura 30), pero su estructura varía relativamente conforme a la muestra (Figura 34), estos cambios causan que las muestras no se agrupen preferentemente entre ellas (ver clusters). En el cluster (Figura 37) se observa que existen al menos dos conglomerados con una similitud mayor al 50% y un tercer conglomerado que agrupa a las muestras menos similares del conjunto (<37%) la A1-97 y A2-11, estas presentan mayoritariamente a las familias Euphorbiaceae y Poaceae en sus abundancias relativas por lo que en el nMDS (Figura37) se ordenan en el mismo cuadrante.

Figura 37.

Análisis de las familias identificadas.

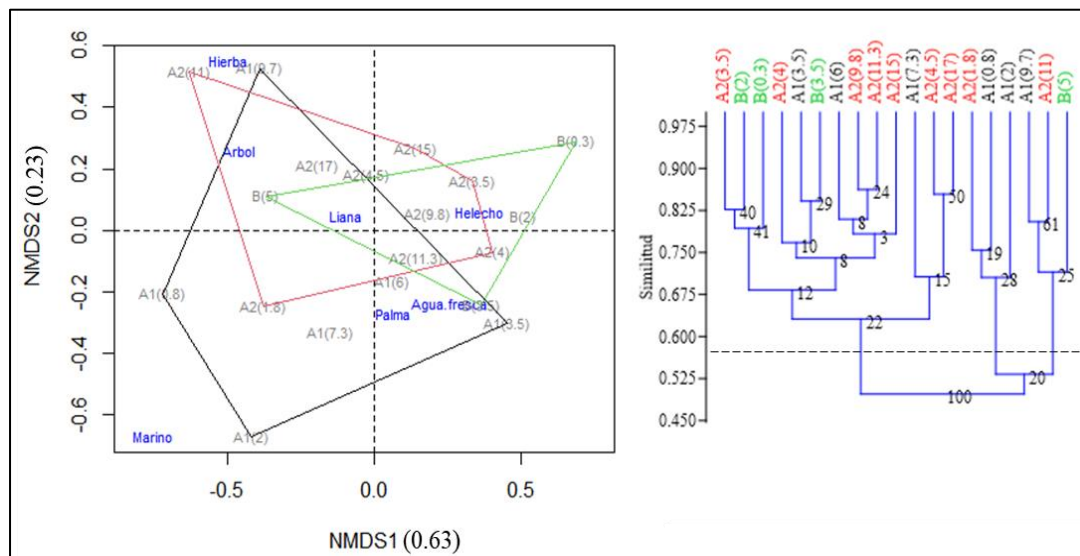


Nota. Izquierda, escalamiento multidimensional no paramétrico, estrés 0.14. Derecha análisis de conglomerado, correlación cofenética 0.83. Muestras A1 (negro), A2 (rojo), B (verde).

El segundo cluster contiene a las muestras con una mayor representación de familias como *Arecaceae* (*Mauritia*), *Malvaceae* (*Bombacaceae*) y *Podocarpaceae*, por ejemplo las muestras A1-0.8, A2-1.8 y B5. El tercer cluster incorpora a muestras con una dominancia de *Polypodiaceae* como en A1-3.5, A2-4 y B3.

Figura 38.

Análisis multivariado de los hábitos ecológicos.



Nota. Izquierda, escalamiento multidimensional no paramétrico, estrés 0.14. Derecha análisis de conglomerado, correlación cofenética 0.72. Muestras A1 (negro), A2 (rojo), B (verde).

Al observar las significancias entre las familias que están causando la diferencia entre los grupos (A1, A2 y B), se vio que los grupos A1 versus A2 presentaron a las familias

Annonaceae, Pteridaceae y Rhizophoraceae con una significancia unitaria de $p < 0.05$, siendo A1 el que tiene un mayor porcentaje de recobro de esas familias por muestra. Los grupos A1 versus B presentaron diferencias ($p < 0.05$) entre Arecaceae (*Mauritia*) y Polypodiaceae, siendo B la que presenta un recobro mayor de estas. Finalmente en A2 versus B, la única familia que resultó ser significativamente diferente fue Arecaceae (*Mauritia*), siendo A2 la que tuvo un menor recobro.

La composición y estructura a nivel de hábitos indicó que los grupos A1, A2 y B presentaron mayoritariamente helechos y palmas (Figura 31). En el clúster (Figura 38) se visualiza que las muestras son similares en más de un 50%, principalmente se ven tres conglomerados, el primero corresponde a A1-9.7, A2-11 y B5 que comparten mayoritariamente a las hierbas y árboles. El segundo grupo A1-0.8, A1-2 y A2-1.8 que comparten las abundancias relativas más grandes de palinomorfos marinos, se puede observar que se ordenan en el cuadrante inferior izquierdo del nMDS (Figura 38). El tercer clúster agrupa a 13 muestras que en general presentan mayores conteos de lianas y algas verdes.

Al comparar las significancias por grupos (A1, A2 y B) se observó que existen diferencias entre A1 versus A2, donde se halló que el hábito marino es el más significativo con un $p = 0.02$. Siendo A1 marcadamente más marino.

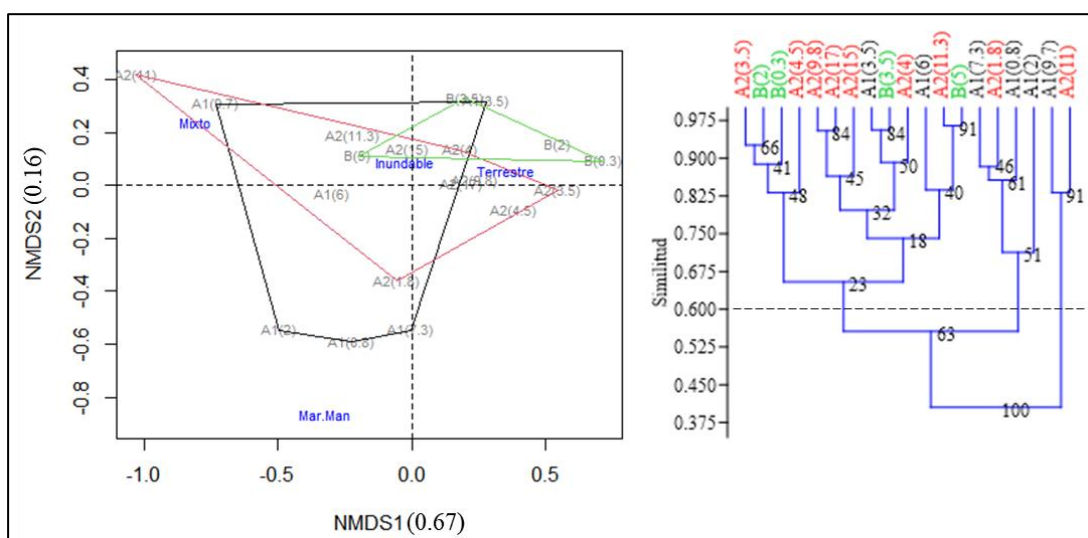
En A1 versus B las mayores diferencias se dan en los hábitos marino ($p = 0.05$) y helechos ($p = 0.01$) respectivamente. Por lo que visualizando el nMDS y el clúster (Figura 38) ninguna muestra de la Localidad Bellavista se ordenan o agrupa con las muestras A1-0.8, A1-2 y A2-1.8 siendo las que contienen el mayor recobro marino.

Finalmente para los ambientes asociados a los palinomorfos, se observaron tres clústeres, el más pequeño que corresponde a dos muestras (A1-9.7 y A2-11) son las que

comparten esporomorfos con afinidad a entornos mixtos (*i.e.* especies que pueden vivir tanto en zonas inundadas como en zonas no inundables), estas muestras son las más disimilares del conjunto con una similitud de menos del 40%.

Figura 39.

Análisis multivariado de los hábitos ecológicos.



Nota. Izquierda, escalamiento multidimensional no paramétrico, estrés 0.12. Derecha análisis de conglomerado, correlación cofenética 0.83. Muestras A1 (negro), A2 (rojo), B (verde).

El segundo clúster lo componen cuatro muestras que se vinculaban con entornos marino-manglar (A1-0.8, A1-2, A1-7.3 y A2-1.8), se pueden ver ordenadas en el cuadrante inferior izquierdo del nMDS (Figura 39). En el tercer clúster se incorporan las otras 13 muestras que presentan en su mayoría palinomorfos de entornos inundables y terrestres.

Al ver las significancias entre los entornos de los grupos (A1, A2 y B) se observó que no existieron diferencias significativas entre A2 versus B ($p > 0.05$), sin embargo entre A1 versus A2 el entorno más significativo fue el marino-manglar ($p = 0.03$), siendo A1 el que

presenta el mayor recobro de esporomorfos preferentes a este entorno. Finalmente entre los grupos A2 versus B, A2 presenta una significancia mayor para el ambiente marino-manglar y B ($p=0.04$) para el ambiente terrestre ($p=0.02$), siendo que estos grupos son los que presentan los mayores recobros de sus respectivos entornos.

4.5. Reconstrucción paleoambiental

Los tres grupos analizados presentaron como vegetación dominante a Polypodiaceae, Pteridaceae, Arecaceae (*Mauritia*), Poaceae, Euphorbiaceae (*Sapium*), Malpighiaceae y Malvaceae (Bombacoideae, *Vasivaea*, *Trichospermum*), estas familias en conjunto son típicas de bosques húmedos tropicales. Las afinidades ambientales de las morfoespecies reflejan al ambiente terrestre como el dominante en la asociación, sin embargo existen la presencia de familias afines a zonas inundables (*e.g.* Asteraceae, Salviniaceae, Schizaeaceae y Fabaceae) y otras que toleran ambientes de manglar (*e.g.* *Rhizophora*, *Acrostichum*).

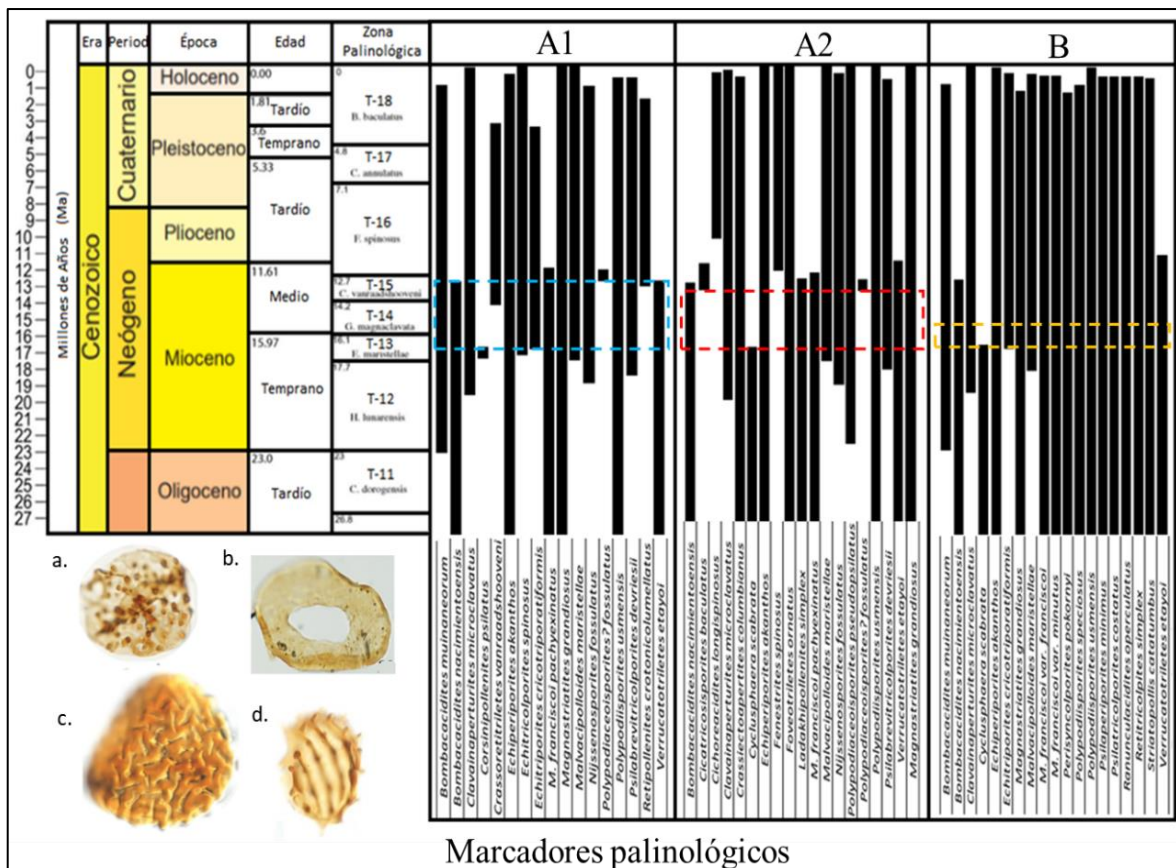
En la localidad Angotereros el grupo A1 mostró ambientes vinculados a lo marino-manglar y zonas inundables, este grupo se destaca por presentar quistes de dinoflagelados, revestimientos de foraminíferos, Pteridofitas, Annonaceae y Rhizophoraceae. El fósil del delfín MUSM-4016 encontrado en el grupo A2 a diferencia del A1, tuvo menos componentes del ambiente marino-manglar, y se caracterizó por presentar zonas mixtas e inundables en iguales proporciones (Figura 32), los géneros *Azolla*, *Sapium*, *Alchornea* y las Poaceae son su flora más representativa. Finalmente el Purusaurus MUSM-4014 encontrado en la localidad Bellavista perteneció a un ambiente terrestre con zonas inundables (Figura 32). En este grupo existe una gran dominancia de los géneros *Polypodium*, *Ceratopteris*, *Mauritia* y *Azolla*, que en conjunto representan a entornos pantanosos. Asimismo se registró la presencia de solo un elemento marino en esta localidad (*i.e.* dinoquiste).

4.6. Palinoestratigrafía, edad de las localidades y relación con los eventos de incursión marina de la Amazonia

4.6.1. *Análisis de edad.* Dentro de las asociaciones palinológicas, se identificaron cerca de 40 (morfo)especies con valor bioestratigráfico y por tanto pueden ser usadas para asignar edades a las localidades analizadas (Tabla 5; Figura 40). En la localidad Angoteros para el grupo A1 se identificaron 14 marcadores palinológicos, su rango de edad está definido por el LAD de *C. psilatus* (17.33 Ma) y el LAD de *B. nacimientoensis* (13.05 Ma).

Figura 40.

Método tradicional para la asignación de rangos de edad para los grupos analizados.



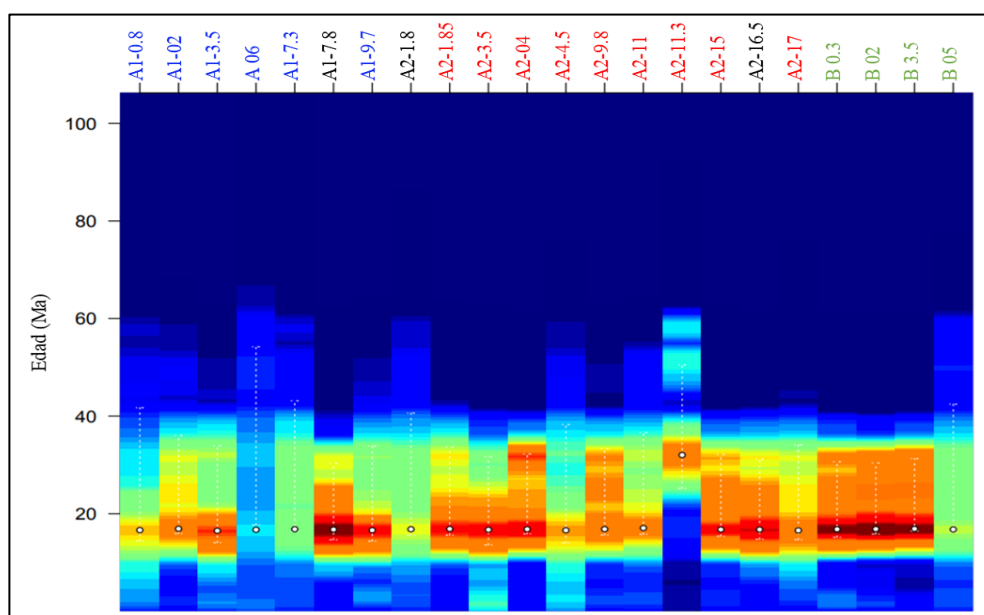
Nota. Las edades están correlacionadas con la zonación de Jaramillo *et al.* (2011). En la parte inferior se observan algunos marcadores palinológicos de interés bioestratigráfico: a. *E. cricotriporatiformis*, b. *C. scabrata*, c. *C. vanraadshooveni*, d. *C. baculatus*.

Para el grupo A2 se han identificado 14 marcadores palinológicos, su rango de edad está definido por el LAD de *C. scabrata* (16.92 Ma) y LAD de *B. nacimientoensis* (13.05 Ma).

En la localidad Bellavista se han identificado 7 marcadores palinológicos, su rango de edad es el más pequeño, está definido por el FAD de *C. scabrata* (16.84 Ma) y LAD de *E. cricotriporatiformis* (16.84 Ma).

Figura 41.

Análisis bioestratigráfico empleando el método de Máxima probabilidad.



Nota. El color rojizo más intenso corresponde a la edad más probable para la muestra, los círculos en blanco indican la media. En la parte superior están los grupos A1 (azul), A2 (rojo) y B (verde). Las muestras en negro se las incorpora para brindarle una mayor robustez al análisis. Nótese una tendencia hacia edades más antiguas que 16 Ma.

Acorde a la zonación de Jaramillo *et al.* (2011) hecha para la cuenca de los Llanos en Colombia, la localidad Angoteros se encuentra comprendida en las biozonas palinológicas de intervalo T1 de *Echitricolporites maristellae*, T14 de *Grimsdalea magnaclavata* y T15 de *Crassoretitriletes vanraadshooveni*, que van del Burdigaliense (~16 Ma; Mioceno temprano) al Serravaliense (~12 Ma; Mioceno medio), debido a la presencia de marcadores como *M. maristellae*, *G. magnaclavata*, *C. vanraadshooveni* y *F. spinosus*. La localidad Bellavista se corresponde con la zona de intervalo T13 de *Echitricolporites maristellae* en un rango de 16.84 Ma del Burdigaliense (Mioceno temprano).

El método tradicional se corroboró con el análisis de *maximum likelihood* propuesto por Punyasena *et al.* (2012), el cual indicó un intervalo temporal más restringido para la localidad Angoteros, esta presentó una edad media probable de 16.7 ± 0.2 Ma (n=6) para el grupo A1 y 16.8 ± 0.3 Ma (n=9) para el grupo A2. Mientras que para la localidad bellavista su edad media probable fue de 16.7 ± 0.1 Ma (n=9), estas edades las ubican en el Burdigaliense del Mioceno medio (Figura 37). Conforme a la zonación de Parra *et al.* (2019) hecha para la subcuenca Marañón, las localidades están ubicadas en la zona de intervalo de *Malvacipolloides maristellae* (Mar-B; 17.71–16.1 Ma).

Los palinomorfos indicadores de la zona Mar-B de Parra *et al.* (2019) están presentes en las localidad Angoteros y Bellavista que aparecen como indicadoras, estos son: *M. maristellae*, *Corsinipollenites psilatus*; *B. nacimientoensis* (de rara ocurrencia), *Laevigatosporites* spp., *Magnastriatites grandiosus*, *M. franciscoi* var. *franciscoi*, *M. franciscoi* var. *minutus*, *P. pokornyii*, *Polypodiisporites specious*, *Polypodiisporites* spp., *P. usmensis*, *Psilamonocolpites* spp., *Retipollenites* spp., *Retitricolporites* sp. y una moderada abundancia de quistes de dinoflagelados (solo en las bases de A1 y A2; Figura 33).

Tabla 5.

Marcadores palinológicos identificados para asignar edad a las secciones.

Marcadores palinológicos	FAD (Ma)	LAD (Ma)	A1		A2		B	
			LO	HO	LO	HO	LO	HO
<i>Bombacacidites muinareum</i>	23.14	0.97	6	9.7	-	-	3.5	3.5
<i>Bombacacidites nacimientoensis</i>	56.85	13.05	6	9.7	1.8	17	3.5	3.5
<i>Cicatricosisporites baculatus</i>	13.45	12.96	-	-	17	17	-	-
<i>Clavainaperturites microclavatus</i>	19.86	0.14	0.8	0.8	3.5	17	2	5
<i>Concavissimisporites fossulatus</i>	33.76	12.93	-	-	17	17	-	-
<i>Corsinipollenites psilatus</i>	-	17.33		0.8	-	-	-	-
<i>Crassietoapertites columbianus</i>	32.92	0.43	-	-	9.8	9.8	-	-
<i>Crassoretitriletes vanraadshooveni</i>	14.18	3.4	9.7	9.7	-	-	-	-
<i>Cyclusphaera scabrata</i>	55.8	16.92	-	-	1.8	1.8	3.5	3.5
<i>Echitricolporites spinosus</i>	17.41	0.14	0.8	0.8	-	-	-	-
<i>Echitriporites cricotriporatiformis</i>	16.84	3.94	9.7	9.7	-	-	5	5
<i>Fenestrites spinosus</i>	12.7	0.24	-	-	4	4.5	-	-
<i>Foveotriletes ornatus</i>	30.89	0.08	-	-	17	17	-	-
<i>Ladakhipollenites simplex</i>	59.92	12.87	-	-	17	17	-	-
<i>M. franciscoi pachyexinatus</i>	62.78	12.53	-	-	17	17	-	-
<i>Magnastriatites grandiosus</i>	33.67	0.24	-	-	1.8	17	3.5	3.5
<i>Malvacipolloides maristellae</i>	17.71	0.89	0.8	0.8	1.8	1.8	0.3	5
<i>Nijssenosporites fossulatus</i>	19.05	1.03	3.5	9.7	1.8	17	-	-
<i>Polypodiaceoisporites? fossulatus</i>	-	13.17	0.8	3.5	4.5	17	0.3	3.5
<i>Polypodiisporites usmensis</i>	36.57	0.08	0.8	9.7	1.8	17	0.3	5
<i>Psilabrevitricolporites debiese</i>	18.81	2.22	-	-	17	17	-	-
<i>Psilaperiporites minimus</i>	42.71	0.57	-	-	15	17	5	5
<i>Retitrescolpites magnus</i>	50.14	30.92	7.3	7.3	-	-	-	-
<i>Retitricolpites simplex</i>	55.8	0.37	0.8	9.7	4	17	5	5
<i>Rhoipites guianensis</i>	42.71	1.79	0.8	9.7	1.8	17	-	-
<i>Verrucatotriletes etayoi</i>	33.96	12.39	0.8	9.7	1.8	17	0.3	5

(-) Datos no registrados en el grupo.

Nota. Los FAD's y LAD's, así como, la profundidad en metros de los LO's (Lowest Ocurrence-observación más baja del individuo) y HO's (Highest Ocurrence-observación más alta del individuo) en los grupos analizados en las secuencias estratigráficas. FAD's y LAD's compilados de Jaramillo et al. (2011).

4.6.2. Edad de las incursiones marinas.

Los componentes marinos vistos en la Localidad Angotereros con base a los análisis de determinación de edad están asociados al primer evento de incursión marina propuesto por Jaramillo *et al.* (2017) que tuvo una duración de entre ~ 18.1 a 17.2 Ma. La localidad Angotereros estaría afín al segundo evento de incursión marina debido a que el análisis de *maximum likelihood* mostró una mejor verosimilitud hacia edades mayores que 16.7 Ma.

V. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

A partir de los hallazgos encontrados se acepta la hipótesis alternativa (H_A) para la localidad Angoteros, la cual establece la presencia de al menos una incursión marina. Estos resultados guardan relación con las investigaciones correspondientes sobre incursiones marinas propuestas para la Amazonia durante el Mioceno (*e.g.* Hoorn, 1993; Hoorn, 1994; Wesselingh *et al.*, 2002; Hoorn *et al.*, 2010, Leite *et al.*, 2017; Jaramillo *et al.*, 2017). Sin embargo se rechaza la H_A para la localidad Bellavista, por no registrar en su asociación palinológica mayores conteos de componentes marinos.

Un estudio relativamente reciente de Hoorn *et al.* (2019) concluye que *Mauritiidites* spp. no coexiste con morfo(especies) como *R. guianensis*, *M. maristellae* y ciertos taxones asociados a *Alchornea*, Fabaceae, y Malpighiaceae, por lo que es consistente con el registro presentado en esta investigación cuyo recobro de *R. guianensis*, *M. maristellae*, *R. operculatus*, *S. catatumbus*, *P. pokorny* son bajos <5% (Figura 34). En esta investigación se han reportado entornos ambientales distintos pero que son geográficamente cercanos (223 Kms de distancia) y temporalmente coetáneos.

5.1. Diversidad y estructura del bosque de la sección Angoteros-Bellavista

La asociación palinológica de las localidades estudiadas indica que la paleoflora del entorno se asemejaba a un bosque de tierras bajas dominado por grupos de angiospermas como *Mauritiidites* spp. (*Mauritia*), *Psilamonocolpites* spp. (Arecaceae), *R. simplex* (*Sapium*), *R. pokorny* (Malpighiaceae), *R. guianensis* (*Vasivaea/Trichospermum*) y *Bombacacidites* spp. (Bombacoideae), incluyendo la abundante presencia de pteridofitas, como *Polypodiisporites* spp. (Polypodiaceae), *Deltoidospora* spp., *M. grandiosus* (Pteridaceae), *H. minor*

(Anemiaceae). Estas especies y familias son representativas de la Amazonia durante el Mioceno como lo indican investigaciones previas (Salamanca *et al.*, 2016; Sá y Carvalho, 2017; De la Parra *et al.*, 2019). Así mismo se registraron (morfo)especies de vegetación andina como *Podocarpidites* spp. y *C. microclavatus*, lo que indicaría que durante la depositación de sedimentos estaban coexistiendo ríos de tipo andino y amazónico, soportando la noción de que para el Burdigaliense (16 Ma) en los Andes del norte ya existían elevaciones por encima de los 2000 m (Hoorn, 1993; 2006).

Dado que las litologías identificadas en las muestras no están asociadas con un cambio en la diversidad de (morfo)especies se puede concluir que no hay un (fuerte) control tafonómico afectando el registro palinológico, una observación es reportada en Salamanca *et al.*, (2016).

La paleoflora recuperada de la localidad Angoteros es típica de entornos húmedos, áreas pantanosas y bosques inundables que fueron influenciadas por entornos marinos marginales debido a la presencia de dinoquistes, foraminíferos y polen típico de árboles de manglar, como lo indica la presencia de *Z. ramonae* (*Rhizophora*) y *P. devriesii* (Humiriaceae; Schiumbata *et al.*, 2021).

Las condiciones salobres no fueron permanentes, debido a la presencia de *Pediastrum* spp. y *Botryococcus* spp. mostrando intervalos de agua dulce que no superan el 5% del recobro, así como al bajo porcentaje de palinomorfos marinos en algunas muestras de los grupos A1 y A2. Estos escenarios fluctuantes entre elementos de aguas dulces y marinos someros han sido reportados en otras investigaciones para el norte de Sudamérica *e.g.* Germeraad, (1968); Hoorn (1993); D'apolito *et al.* (2021). Cabe mencionar que como *Z. ramonae* no supera el 10% del recobro, no se puede inferir que exista un ambiente similar a una llanura costera para las localidades estudiadas. Ya que los elementos de manglar y palinomorfos marinos deberían

superar el 50% del recobro palinológico (Hoorn, 2006; Jaramillo *et al.*, 2017; De la Parra *et al.*, 2019).

La localidad Angoteros presenta un índice de diversidad promedio de 7 y en pocas muestras la diversidad cambia a valores superiores a 11, sin embargo estas variaciones en la diversidad no son significativas ($p > 0.05$; Anexos), probablemente debido a que los humedales del Mioceno (Sistema Pebas) eran altamente homogéneos a escala continental (Gomes *et al.* 2020). Cabe precisar que las muestras que presentan porcentajes altos de componentes marinos muestran índices de diversidad mayores que las muestras que no los presentan, resultado similar en las muestras analizadas de Salamanca *et al.* (2016).

Esto puede deberse a que, (i) estamos observando el final del primer evento de incursión marina (*sensu* Jaramillo *et al.*, 2017) y la paleoflora ya estaba adaptada a periodos de inundación (Bernal *et al.*, 2019). (ii) es posible que la diversidad se haya visto comprometida pero no se está observando el efecto de la incursión sino después del evento. Debido a que la diversidad en las muestras tiende a verse disminuida después de presentar un porcentaje mayor al 10% de palinomorfos marinos en la base de las secciones 1 y 2. (iii). Los ambientes marinos-salobres arrastran consigo mayores cantidades de polen y se traducen en señales palinológicas más diversas (Hoorn 1993; Salamanca *et al.*, 2016).

La palinoflora recuperada de la sección Angoteros muestra que la influencia de las incursiones marinas (ambientes transicionales) llegó hasta el NO de la Amazonia. Para el Burdigaliense (16.7 Ma), esta zona correspondería con un ambiente marginal, dado que no supera el 50% del recobro en componentes marinos. Así mismo, la disminución de componentes marinos/manglar (*Zonocostites* spp., *P. devriesii*, dinoquistes, revestimiento de foraminíferos) y la proliferación de *Mauritiidites* spp. (*Mauritia*) a lo largo de la secuencia

estratigráfica también indicarían que la salinidad del agua fluctuaba marginalmente (Hoorn, 1993; Jaramillo *et al.*, 2017).

La paleoflora recuperada en la localidad Bellavista parece provenir de un entorno energéticamente más tranquilo, con una diversidad significativamente ($p < 0.04$) más baja que la localidad Angoterros ($\bar{x}=4$; Tabla), y sin recobros de palinomorfos marinos. Hacia la base de la secuencia sedimentaria, presenta condiciones semejantes a un pantano, debido a la dominancia de esporas de pteridofitas superior al 75% (*Polypodiisporites* spp., *Laevigatosporites* spp., *Deltoidospora* spp.) y un recobro de palmas menor al 6%. Sin embargo, hacia el tope de la secuencia la paleoflora de esta localidad va cambiando levemente hacia un bosque de tierras bajas debido al aumento de palmas (14%), especies arborescentes (*R. simplex* y *Bombacacidites* spp.) y hierbas (*M. annulatus*). Esta localidad presenta una flora similar a la reportada para algunas localidades del norte de la Amazonia durante el Mioceno en Leite (2006), Silva-Caminha (2010), Gomes *et al.* (2020). Así mismo los entornos marginales no alcanzarían la localidad Bellavista ya que esta no presenta componentes marinos o de manglar en sus recobros.

La riqueza y composición florística entre las paleofloras de las dos localidades es congruente con zonas inundables en la Amazonia occidental cuyos bosques son menos ricos en especies en comparación con los ambientes no inundados (Wittmann *et al.*, 2006; Draper *et al.*, 2018). Según D'apolito *et al.* (2021) los ambientes del Mioceno temprano (muestras de este estudio) son menos diversos que los del Mioceno tardío.

5.2. Comparación con la diversidad y estructura del bosque actual

En la actualidad la diversidad de los entornos amazónicos es muy alta y heterogénea, es decir que varias especies pueden desarrollarse en ambientes distintos (Gomes *et al.*, 2020). Los entornos actuales comprenden mayoritariamente ambientes no inundados ~80% y el ~20% pertenecen a ambientes inundados (Absy, 1978), mientras que en el Mioceno el Sistema Pebas presentaba ~70% de un entorno semi o permanentemente inundado (Hoorn, 1993; Wesselingh *et al.*, 2002).

Las angiospermas en las selvas tropicales del Amazonas comprenden arboles grandes (48%), arbustos, árboles pequeños, lianas, enredaderas y hierbas (52% en conjunto). Fabaceae es la familia más rica en especies, seguida de Rubiaceae, Orchidaceae, Melastomataceae, Araceae, Myrtaceae, Lauraceae, Annonaceae, Poaceae y Euphorbiaceae. (Gentry, 1993; Cardoso *et al.*, 2017).

Los esporomorfos que se conservan en el Sistema Pebas pueden compartir el mismo morfotipo polínico y probablemente se estén obviando diferentes géneros o especies a los cuales se les asignan la misma afinidad botánica (Gomes *et al.*, 2020; Sciumbata *et al.*, 2020). En esta investigación, si bien se han reportado familias como Fabaceae, Euphorbiaceae, Poaceae, Annonaceae y Rubiaceae, de estas solo dos (Euphorbiaceae y Poaceae) forman parte de las familias más dominantes en los bosques amazónicos actuales, las otras familias están presentes pero su recobro es bajo (<5%).

No obstante, existe un amplio espectro de morfo(especies) asociadas a angiospermas (51.32%; Anexos) cuyas afinidades botánicas no se han logrado identificar. Esta paleoflora por el momento carente de significado taxonómico se puede atribuir tanto a familias/géneros actuales no identificables a nivel palinológico, como a taxones extintos que desaparecieron junto con el Sistema Pebas, puesto que los estudios palinológicos fósiles tienen limitaciones

para establecer afinidades hasta al menos el nivel de género (*e.g.* Lorente, 1986; Hoorn, 1993; 1994; Jaramillo & Dilcher, 2001; D'apolito *et al.*, 2021).

Una diferencia entre las comunidades vegetales actuales y el registro palinológico de las secciones estudiadas es la presencia de taxones afines a las familias Rhizophoraceae, Humiriaceae y Poaceae, los cuales no son comunes hoy en día en la región Amazónica (*e.g.* Loreto; Gentry, 1993). Los granos de polen de Poaceae se atribuyen a márgenes de zonas inundadas y prados flotantes (Kirschner y Hoorn, 2020), áreas que actualmente ocupan sólo el 2% de la Amazonia (Absy, 1978). Los granos de polen de manglar (Rhizophoraceae, Humiriaceae; Sciumbata *et al.*, 2020) están presentes actualmente en las zonas tropicales costeras de Sudamérica (Hoorn, 1993; 2006; Salamanca *et al.*, 2016), pero no en el NO de la Amazonia (Gentry, 1993). De lo anterior se infiere que las estructuras del bosque amazónico durante el Mioceno en las localidades estudiadas diferían a los bosques amazónicos actuales (Wesselingh y Salo, 2006; Hoorn, 2006; Gomes *et al.*, 2020).

5.3. IncurSIONES marinas en la localidad Angoteros

Jaramillo *et al.* (2017) registra dos eventos de incursiones marinas a través de los Llanos, y que presumiblemente llegaron hasta la Amazonia. Las incursiones en los Llanos ocurrieron entre 18.1 a 17.2 Ma y 16.1 a 12.4 Ma.

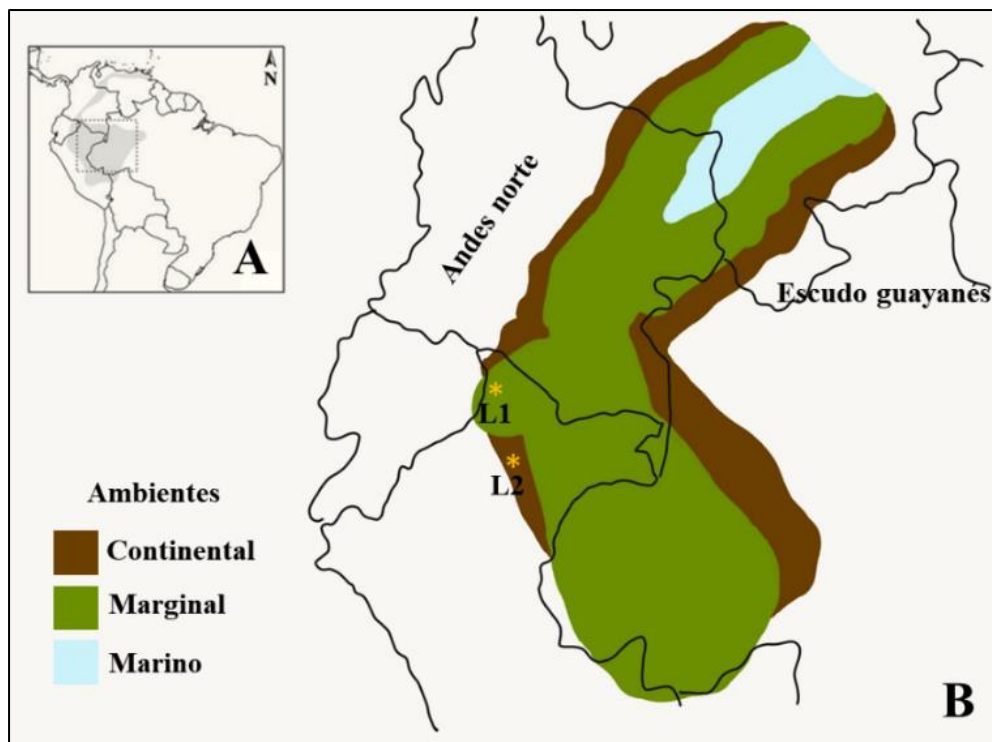
La localidad Angoteros presenta un ambiente transicional (marginal *sensu* Jaramillo *et al.* 2017; Figura 42) por presentar componentes marinos menores al 50% del recobro, que según los análisis bioestratigráficos indican una edad de $\sim 16.7 \pm 0.2$ Ma (n=17) y muestran que esta localidad se ubica al final de la primera incursión marina, ya que esta se retiró a 17.2 Ma en la cuenca de los Llanos.

5.4. Contexto ambiental de los fósiles encontrados

Según los ambientes registrados en la sección Angoteros estos eventos transicionales favorecerían la introducción de grupos marinos (*e.g.* vertebrados, moluscos; Hamilton *et al.*, 2001; Wesselingh & Salo, 2006), así como el establecimiento de grupos vegetales tolerantes a aguas salobres (Hoorn 2006; Bernal, *et al.*, 2019; Sciumbata *et al.*, 2020).

Figura 42.

Interpretación de los ambientes sensu Jaramillo et al.(2017) de las localidades estudiadas para el Burdigaliense (16.9 Ma).

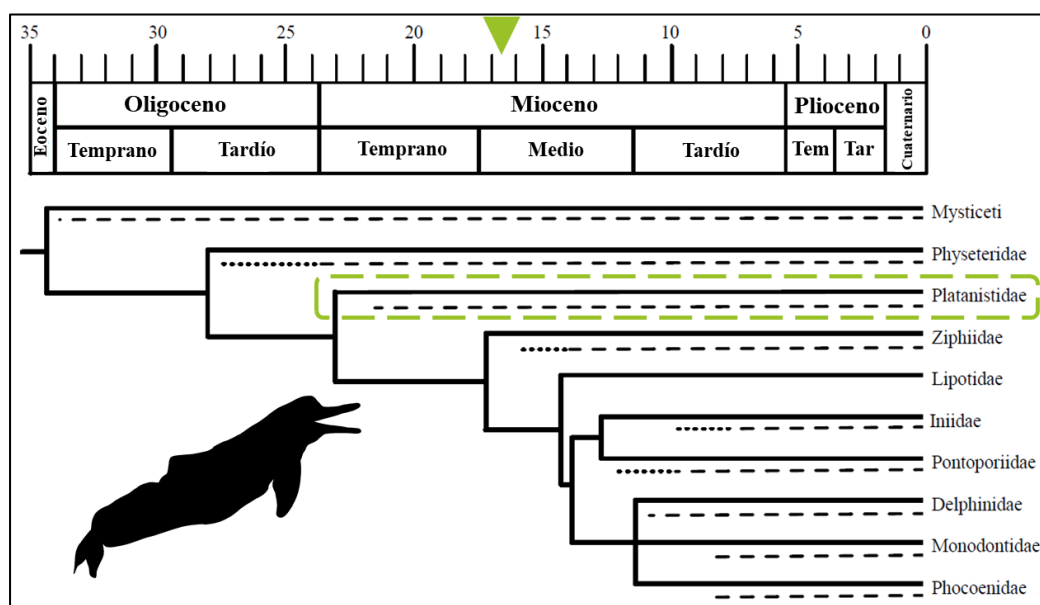


Nota. L1: localidad Angoteros, L2: localidad Bellavista. Ambientes continentales indican que el recobro de componentes marinos es $<10\%$, ambientes marginales indican que los componentes marinos no superan el 50% del recobro y el entorno marino indica que los componentes marinos superan el 50% del recobro total.

Una de las mayores diferencias entre las características de los ambientes actuales y los del Mioceno en la Amazonia es la presencia de un sistema lacustre de gran tamaño (Sistema Pebas, con 70% de aguas/zonas inundadas) y la presencia de eventos de incursión marina. Este entorno cubría más de 1 millón de km² (Wesselingh *et al.*, 2002) y algunos de los taxones de ambientes marinos y transicionales que llegaron con las incursiones marinas se adaptaron al agua dulce (Sciumbata *et al.*, 2020).

Figura 43.

*Evolución del linaje Odontoceti durante los últimos 50 Ma. La ubicación del fósil MUSM-4016 se detalla en verde (16.8 Ma; modificado de Hamilton *et al.*, 2001).*



El fósil MUSM-4016 proveniente de la localidad Angoteros pertenece a la familia de delfines Platanistoideos (R. Salas-Gismondi, *pers. comm.*), cuyos representantes actuales de esta familia son los delfines bufeo colorado del género *Inia*, que se encuentran habitando zonas ribereñas en la cuenca amazónica (Martin y da Silva, 2004). El fósil del Platanistoideo MUSM-

4016 indica la presencia de la familia en la región desde hace aprox. 16.8 Ma (n=9; Figura 43), en pleno auge del Sistema Pebas (De la Parra *et al.*, 2019).

Inferencias sobre la aparición y divergencia de Platanistoideos a partir de análisis moleculares (Hamilton *et al.*, 2001) concuerdan con los resultados palinoestratigráficos en esta investigación, demostrando que el fósil MUSM-4016 podía desarrollarse en entornos de manglar con influencia marina somera.

El fósil MUSM-4014 hallado en la localidad Bellavista perteneciente a un taxón de cocodrilos característico del Sistema Pebas perteneciente al género *Purussaurus* (R. Salas-Gismondi, *pers comm.*). Estos cocodrilos lideraban las cadenas tróficas en la Amazonia durante el Mioceno y se desarrollaban en entornos pantanosos (Aureliano *et al.*, 2015; Salas Gismondi *et al.*, 2015), como lo demuestra la paleoflora reportada en esta localidad dominada mayoritariamente por helechos del género *Polypodium* y palmas del género *Mauritia*.

VI. CONCLUSIONES

- Se ha identificado aprox. el 30% de las afinidades taxonómicas y hábito ecológico de los esporomorfos fósiles recuperados en los sedimentos de las localidades Angoteros y Bellavista (Loreto-Perú). La flora de la localidad Angoteros es más diversa en familias vegetales que la localidad Bellavista. En conjunto se han identificado 31 familias vegetales. Arecaceae, Euphorbiaceae, Poaceae y Polypodiaceae son las familias más abundantes y Adiantaceae, Amaranthaceae, Amaryllidaceae, Anemiaceae, Annonaceae, Araucariaceae, Asteraceae, Chloranthaceae, Convolvulaceae, Cyatheaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Humiriaceae, Lycopodiaceae, Malpighiaceae, Malvaceae, Nymphaeaceae, Onagraceae, Picrodendraceae, Podocarpaceae, Pteridaceae, Rhizophoraceae, Rubiaceae, Salicaceae, Salviniaceae, Sapindaceae y Schizaeaceae son las familias menos abundantes.
- Las localidades reportaron una edad de Mioceno temprano de 16.7 Ma para la localidad Angoteros y 16.8 Ma para la localidad Bellavista. La localidad Angoteros presentó recobro de palinomorfos marinos, pero estos no superaron el 50% del espectro palinológico por lo que se lo vinculó a un ambiente transicional (marginal) al final de la primera incursión marina reportada para la Amazonia durante el Mioceno. No hay un cambio estructural significativo de la comunidad vegetal a lo largo de la secuencia estratigráfica para ambas localidades, por lo que se infiere que no existió un control temporal en sus recobros.

- Los ambientes reconstruidos palinológicamente indican que la localidad Angoteros en el grupo A1 presentó ambientes vinculados a lo marino-manglar y zonas inundables, este grupo se destacó por presentar quistes de dinoflagelados, revestimientos de foraminíferos, Pteridofitas, Annonaceae y Rhizophoraceae. El fósil del delfín MUSM-4016 encontrado en el grupo A2 a diferencia del A1, tuvo menos componentes del ambiente marino-manglar, y se caracterizó por presentar zonas mixtas e inundables en iguales proporciones, los géneros *Azolla*, *Sapium*, *Alchornea* y las Poaceae son su flora más representativa. Finalmente el *Purusaurus* MUSM-4014 encontrado en la localidad Bellavista se lo vinculó a un ambiente terrestre con zonas inundables. En esta localidad existió una gran dominancia de los géneros *Polypodium*, *Ceratopteris*, *Mauritia* y *Azolla*, que en conjunto representan a entornos pantanosos.

VII. RECOMENDACIONES

- Antes de iniciar con este tipo de investigación, se debe entrenar por lo menos unos tres meses para acostumbrarse al ritmo de conteo. Al principio de la práctica la luz del microscopio puede ocasionar molestias y resequedad en los ojos, se recomienda tener a la mano lágrimas artificiales.
- Los palinomorfos se deben contar preferentemente con el objetivo de 20x. Una herramienta indispensable para la familiarización de polen y esporas es el dibujo. El investigador debe tener en cuenta que hacer breves esquemas le ayudarán a recordar ciertas características del grano que la fotografía sola no se puede captar.
- De no contar con un *England Finder*, el investigador debe anotar las coordenadas del microscopio con mucho cuidado para poder encontrar rápidamente el palinomorfos. El investigador puede ayudarse centrando al palinomorfo con la reglilla del microscopio, de preferencia bajo el aumento de 40x.

VIII. REFERENCIAS

- Anderson, L. C., Hartman, J. H., y Wesselingh, F. (2006). Close evolutionary affinities between freshwater corbulid bivalves from the Neogene of western Amazonia and Paleogene of the northern Great Plains, USA. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(1-2), 28–48.
- Antonelli, A. (2008). *Spatiotemporal Evolution of Neotropical Organisms: New Insights into an-Old Riddle*. (Tesis Doctoral). University of Gothenburg, Göteborg, Sweden.
- Antonelli, A., Nylander, J. A. A., Persson, C. y Sanmartin, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24), 9749–9754.
- Argumedo, U. y Siqueiros, D. (2008). Cambios en la estructura de la asociación de diatomeas epífitas de *Macrocystis pyrifera* (L.) C. AG. *Acta Botanica Mexicana* 82: 43-66.
- Armstrong, H. A., y Brasier, M. D. (2005). *Micropaleontology*. Oxford, Reino Unido: Blackwell.
- Begon, M., Townsend, C. y Harper, J. (2006). *Ecology From Individuals to Ecosystems*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Bercovici, A., y Vellekoop, J. (2017). Methods in Paleopalynology and Palynostratigraphy. *Terrestrial Depositional Systems*, 127–164.
- Bernal, R., Bacon, C. D., Balslev, H., Hoorn, C., Bourlat, S. J., Tuomisto, H., ... Antonelli, A. (2019). Could coastal plants in western Amazonia be relicts of past marine incursions? *Journal of Biogeography*.

- Bogotá-Ángel, G., Huang, H., Jardine, P. E., Chazot, N., Salamanca, S., Banks, H., ... & Hoorn, C. (2021). Climate and geological change as drivers of Mauritiinae palm biogeography. *Journal of Biogeography*, 48(5), 1001-1022.
- Bonifacio, M. (2015). *Introducción a la morfología de las Angiospermas*. Guía ilustrada. Organización para Estudios Tropicales. España.
- Brower, J. E. y J. H. Zar. (1984). *Field and laboratory methods for general ecology*. Wm. C. Brown Co. *Dubuque, Iowa*. 226 pp.
- Burn, M., Mayle, F. y Killeen, T. (2010). Pollen-based differentiation of Amazonian rainforest communities and implications for lowland palaeoecology in tropical South America. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 295(1–2):1–18.
- Bustamante M., Roitman I., Aide T., Alencar A., Anderson L., Aragao L., ... Chambers J. (2016). Toward an integrated monitoring framework to assess the effects of tropical forest degradation and recovery on carbon stocks and biodiversity. *Glob Change Biol*. 22(1):92–109.
- Campbell, A.E., (1992). *Carbonate and siliciclastic shelf geometry in response to changes in relative sea level in the Guyana Basin*. In: *Unconformities in Seismic Records and Outcrop*. (Tesis doctoral). University of Amsterdam, Países Bajos.
- Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A. M., Bittrich, V., Celis, M., ... Forzza, R. C. (2017). Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(40), 10695–10700.
- Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A., Bittrich, V., Celis, M., ...Giacomin, L. (2017). Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proc Natl Acad Sci USA*. 114(40):10695–10700.

- Chaloner, W. (1970). The Evolution of Miospore Polarity. Proceedings of the Annual Meeting. *American Association of Stratigraphic Palynologists*, 1, 47.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. & Ellison, A.M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84:45-67.
- Colinvaux, P. A., y De Oliveira, P. E. (2001). Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166(1-2), 51–63.
- D’Apolito, C., da Silva-Caminha, S., Jaramillo, C., Dino, R., y Soares, E. (2019). The Pliocene–Pleistocene palynology of the Negro River, Brazil. *Palynology*, 1–21.
- D’Apolito, Carlos, Carlos Jaramillo, and Guy Harrington. (2021). *Miocene Palynology of the Solimões Formation (Well 1-AS-105-AM), Western Brazilian Amazonia*. Smithsonian Contributions to Paleobiology, No. 105. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Scholarly Press.
- Damuth, J. E., y Kumar, N. (1975). Amazon Cone: Morphology, Sediments, Age, and Growth Pattern. *Geological Society of America Bulletin*, 86(6), 863.
- De la Parra, F., Pinzon, D., Rodriguez, G., Bedoya, O., & Benson, R. (2019). Lacustrine Systems in The Early Miocene Of Northern South America—Evidence From The Upper Magdalena Valley, Colombia. *Palaios*, 34(10), 490–505.
- de Paula Sá, N., de Araujo Carvalho, M., y da Cunha Correia, G. (2019). Miocene paleoenvironmental changes in the Solimões Basin, western Amazon, Brazil: A reconstruction based on palynofacies analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109450.

- Dueñas, H. (1980). Palynology of Oligocene-Miocene Strata of Borehole Q-E-22, Planeta Rica, Northern Colombia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 10: 318–328. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(80\)90016-0](https://doi.org/10.1016/0034-6667(80)90016-0)
- Duivenvoorden, J. (1996). Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caqueta area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica*. 28(2):142–158.
- Erdtman, G., (1943). *An Introduction to Pollen Analysis*. Waltham Mass. Stockholm
- Erdtman, G., (1952). *Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms*. Almquist and Wiksell, Stockholm.
- Erdtman, G., (1957). *Pollen and Spore Morphology. Plant Taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta*. Almquist and Wiksell, Stockholm.
- Feijó Ramos, M. I. (2006). Ostracods from the Neogene Solimões Formation (Amazonas, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, 21(1-2), 87–95.
- Fontes, D., Jaramillo, C. y Moreno, E. (2019). Pollen morphology of the Amacayacu Forest dynamics plot, Western Amazon, Colombia. *Palynology*. 1-48.
- Font-Quer, P. (2001). *Diccionario de Botánica*. Barcelona, España: Península.
- Frederiksen, N. O. (1983). Middle Eocene Palynomorphs from San Diego, California. Part II. Angiosperm Pollen and Miscellaneous. American Association of Stratigraphic Palynologists contribution series, no. 12. Dallas: American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation.
- Furness, C. A., & Rudall, P. J. (2001). Pollen and anther characters in monocot systematics. *Grana*, 40(1-2), 17–25.

- Gabb, W. (1869). Descriptions of fossils from the clay deposits of the Upper Amazon. *American Journal of Conchology*, 4, 197-200.
- Gee, C. (2001) The mangrove palm *Nypa* in the geologic past of the New World. *Wetl Ecol Manag* 9: 181–194
- Gentry, A. H. (1982). Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical Connections Between Central and South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, ¿or an Accident of the Andean Orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), 557.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 1.
- Germeraad, J. H., Hopping, C. A., & Muller, J. (1968). Palynology of tertiary sediments from tropical areas. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 6(3-4), 189–348.
- Gomes, B., Absy, M, D' apolito, C. y Jaramillo, C. (2019). Compositional and Diversity comparisons between the palynological records of the Neogene (Solimões Formation) and Holocene sediments of western Amazonia. *Palynology*, 1–20.
- Gonzalez, A. E., (1967), *A palynologic study on the upper Los Cuervos and Mirador formations (lower and middle Eocene), Tibú Area, Colombia*: Leiden, E.J. Brill, 68 p.
- González-Guzmán, A. E. (1967). A palynological Study on the Upper Los Cuervos and Mirador Formations (Lower and Middle Eocene; Tibu area, Colombia). *Leiden: E. J. Brill*.
- González–Oreja, J. A., De la Fuente–Díaz–Ordaz, A. A., Hernández–Santín, L., Buzo–Franco, D. & Bonache– Regidor, C., 2010. Evaluación de estimadores no paramétricos de la

- riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation*, 33.1: 31–45.
- Halbritter, H., Ulrich, S., Grímsson, F., Weber, M., Zetter, R., Hesse, M., ... Frosch-Radivo, A. (2018). *Illustrated Pollen Terminology*. Vienna, Austria: Springer.
- Hamilton, H., Caballero, S., Collins, A. G., & Brownell, R. L. (2001). Evolution of river dolphins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1466), 549–556.
- Hammen, Ø. (2019). *Reference manual: PAST 2019. Paleontological statistict*. Noruega: University of Oslo.
- Horn C, Wesselingh, F. y Steege H. (2010). Amazonia rough Time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927-931.
- Horn C. (1994a). Fluvial palaeoenvironments in intracratonic Amazonas Basin (Early Miocene-Early Middle Miocene, Colombia). *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109: 1-54.
- Horn C. (1994b). An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River sytem (Middle to Late Miocene, NW Amazonia). *Palaogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology*, 112: 187-238.
- Horn C., Bogotá A. y Romero M., (2017). The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Global and Planetary Change* 153: 51-65.
- Horn, C. (1993). Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 105(3-4), 267–309.

- Hoorn, C. (2006a). Mangrove Forests and Marine Incursions in Neogene Amazonia (Lower Apaporis River, Colombia). *PALAIOS*, 21(2), 197–209.
- Hoorn, C., Guerreiro, J. y Sarmiento, G. (1995). Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene Northern South America. *Geology*, 23: 237-240.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Hovikoski, J., & Guerrero, J. (2011). The Development of the Amazonian Mega-Wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). *Amazonia: Landscape and Species Evolution*, 123–142.
- Hoorn, C., y Vonhof, H. (2006). Neogene Amazonia: Introduction to the special issue. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(1-2), 1–4.
- Iriondo, M. (2004). Large wetlands of South America: A model for Quaternary humid environments. *Quat. Int.* 114, 3–9.
- Jain, S. (2020). *Fundamentals of Invertebrate Palaeontology Microfossils*. India: Springer.
- Jan du Chêne, R. E., I. Klasz, and E. E. Archibong. (1978). Biostratigraphic Study of the Borehole Ojo-1, SW Nigeria, with Special Emphasis on the Cretaceous Microflora. *Revue de Micropaléontologie*, 21: 123–139.
- Jansonius, J. y Hills, L., (1976). *Genera file of fossil spores and pollen*. Spec. Publ. Dep. Geol. Univ. Calgary.
- Jaramillo C. y Rueda M. (2019). A morphological electronic database of Cretaceous-Tertiary and extant pollen and spores from northern South America.
- Jaramillo, C., E. Moreno, V. Ramírez, S. A. F. Silva, A. Barrera, C. Sánchez, S. Morón, F. Herrera, J. Escobar, R. Koll, S. R. Manchester, and N. Hoyos. (2014). Palynological Record of the Last 20 Million Years in Panama. In *Paleobotany and Biogeography: A*

- Festschrift for Alan Graham in His 80th Year, ed. W. D. Stevens, O. M. Montiel, and P. Raven, pp. 134–251. St. Louis: *Missouri Botanical Garden Press*.
- Jaramillo, C., Romero, I., D’Apolito, C., Bayona, G., Duarte, E., Louwye, S., ... Wesselingh, F. P. (2017). Miocene flooding events of western Amazonia. *Science Advances*, 3(5).
- Jaramillo, C., Rueda, M., y Torres, V. (2011). A palynological zonation for the Cenozoic of the Llanos and Llanos Foothills of Colombia. *Palynology*, 35(1), 46–84.
- Jaramillo, P. y Trigo, M. (2011). *Guía rápida de polen de Galápagos*. Galápagos, Ecuador: Fundación Charles Darwin.
- Jarzen, D., y Nichols, D., (1996). Pollen. In: Jansonius, J., McGregor, D.C., *Palynology: Principles and Applications*, *American Association of Stratigraphic Palynologists*, pp. 261–291.
- Kalliola R., Salo J., Puhakka M. y Rajasilta M. (1991): New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains. *J. EcoL* 79: 877-901.
- Kedves, M., and N. Solé de Porta. (1963). Comparación de las esporas del género *Cicatricosisporites* R. Pot y Gell, 1933 de Hungría y Colombia [Comparison between Spores of the Genus *Cicatricosisporites* R. Pot y Gell, 1933 from Hungary and Colombia]. Algunos problemas referentes a su significado estratigráfico. *Boletín Geológico*, 12: 51–76.
- Kenrick, P., y Crane, P. (1997). The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389(6646), 33–39.
- Khan, A. M., and A. R. H. Martin. (1972). A Note on Genus *Polypodiisporites* R. Potonié. *Pollen et Spores*, 13: 475–480.

- Khan, A. M., and A. R. H. Martin. (1972). A Note on Genus *Polypodiisporites* R. Potonié. *Pollen et Spores*, 13: 475–480.
- Kremp, G., 1968. *Morphologic Encyclopedia of Palynology*, 2nd ed. Univ. Arizona Press, Tucson.
- Lacerda, L. D., Conde, J. E., Alarcon, C., Alvarez-León, R., Bacon, P. R., D'Croz, L., ... Vannucci, M. (1993). Mangrove ecosystems of Latin America and the Caribbean: A summary. *International Society for Mangrove Ecosystems*. pp. 1–42.
- Leite, F., (2006). *Palinología de la Formación Solimões. Neógeno de la cuenca Solimões, Estado de Amazonas, Brasil: Implicaciones paleoambientales y bioestratigráficas*. (Tesis doctoral). Universidad de Brasilia, Brasilia.
- Leite, F., da Silva-Caminha, S. A. F., & D'Apollito, C. (2020). New Neogene index pollen and spore taxa from the Solimões Basin (western Amazonia), Brazil. *Palynology*, 1–36.
- Leite, F., Paz, J., do Carmo, D. A., & Silva-Caminha, S. A. (2016). The effects of the inception of Amazonian transcontinental drainage during the Neogene on the landscape and vegetation of the Solimões Basin, Brazil. *Palynology*, 41(3), 412–422.
- López-Mejía, M., Moreno, C. E., Zuria, I., Sánchez-Rojas, G., & Rojas-Martínez, A. (2017). Comparación de dos métodos para analizar la proporción de riqueza de especies entre comunidades: un ejemplo con murciélagos de selvas y hábitats modificados. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(1), 183–191.
- Lorente M. (1986). Palynology and palynofacies of the Upper Tertiary of Venezuela. *Dissertationes Botanicae* 99:1–222.
- Lundberg, J., Marshall, L., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M. y Wesselingh, F. (1998). The stage for Neotropical fish diversification: A history of tropical South American

- rivers. In: Malabarba, L.R. *et al.* (eds). Phylogeny and classification of neotropical fishes, 13-48. Porto Alegre (Edipurcs).
- Madden, R, Cifelli, R. y Flynn, J. (1997). Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Washintong: *Smithsonian Institution Press*.
- Marchant, R., Almeida, L., Behling, H., Berrio, J., Bush, M., Cleef, A., ... Salgado-Labouriau, M. (2002). Distribution and ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latin American Pollen Database. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 121(1), 1–75.
- Martin, AR y da Silva, VMF (2004). Delfines de río y bosque inundado: uso de hábitat estacional y segregación sexual de botos (*Inia geoffrensis*) en un ambiente de cetáceos extremos. *Revista de Zoología*, 263 (3), 295-305.
- Mereles, F., Céspedes, G., Egea-Elsam, J. y Spichiger, R. (2019). Estudios Fitosociológicos en el Gran Chaco: Estructura, Composición Florística y Variabilidad del Bosque de *Schinopsis Balansae* en el Chaco Húmedo Boreal, Paraguay. *Bonplandia*. 29(1): 39-55.
- Monsch, K.A. 1998. Miocene fish faunas from the northwestern Amazonia basin (Colombia, Peru, Brazil) with evidence of marine incursions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.143, 31-50.
- Muller, J. y Caratini C., (1977). Pollen of *Rhizophora* (Rhizophoraceae) as a guide fossil. *Pollen et Spores* 19: 361-369.
- Muñoz, F., Whatley, R., y Harten, D. (2006). Miocene ostracod (Crustacea) biostratigraphy of the upper Amazon Basin and evolution of the genus *Cyprideis*. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(1-2), 75–86.
- Nadot S, Forchioni A, Penet L, Sannier J, Ressayre A (2006) Links between early pollen development and apertura pattern in monocots. *Protoplasma*, 228: 55–64

- Nores, M. (2004). The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of northern South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13(2), 149–161.
- Nuttall, C.P. (1990). A review of the Tertiary non-marine molluscan faunas of the Pebasian and other inland basins of north-western South America. *Bulletin of the British Museum of Natural History. Geology*.45, 165-371.
- Ochoa, D. (2007). *Palinología de los Depósitos Fluviales de la Sección Agua Negra e Implicaciones en la Geología del NW de la Cuenca Amazónica* (Tesis de pregrado). Universidad Industrial de Santander. Bucaramanga, Colombia.
- Ochoa, D., Hoorn, C., Jaramillo, C., Bayona, G., Parra, M., & De la Parra, F. (2012). The final phase of tropical lowland conditions in the axial zone of the Eastern Cordillera of Colombia: Evidence from three palynological records. *Journal of South American Earth Sciences*, 39, 157–169.
- Parolin, P., Ferreira, L. V., Albernaz, A. L. K. M., y Almeida, S. S. (2004). Tree species distribution in Várzea forests of Brazilian Amazonia. *Folia Geobotanica*, 39(4), 371–383.
- Parra, F., Navarrete, R., di Pasquo, M., Roddaz, M., Calderón, Y., y Baby, P. (2019). Neogene palynostratigraphic zonation of the Marañon basin (Western Amazonia, Peru). *Palynology*, 1–35.
- Peyrot, D., Playford, G., Mantle, D., Backhouse, J., Milne, L., Carpenter, R... Bevan, J. (2019). The greening of Western Australian landscapes: the Phanerozoic plant record. *Journal of the Royal Society of Western Australia*. 102: 52–82

- Phillips O., Hall P., Gentry A., Sawyer S., y Vasquez, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proc Natl Acad Sci USA*. 91(7):2805–2809.
- Pimm, S., Jenkins, C., Abell, R., Brooks, T., Gittleman, J., Joppa, L., ... Sexton, J. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*. 344(6187): 1246752.
- Pitman, N., Terborgh, W., Silman, M., Percy, V., David, A., Neill, D., ... Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme Forests. *Ecology*. 82(8): 2101–2117.
- Pla, J. (1961). *Polen. Estructura y características de los granos de polen: precisiones morfológicas sobre el polen de especies recolectadas en el N. E. de España: polinización y aeropalinología*. Barcelona, España: Gerona.
- Potonié, R., and J. Gelletich. (1933). Über Pteridophyten-sporen einer eozanen Braunkohle aus Dorog in Ungarn [On Pteridophyte Spores of an Eocene Brown Coal from Dorog in Hungary]. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin*, 33: 517–523.
- Prevosti, F., Forasiepi, A., y Zimicz, N. (2011). The Evolution of the Cenozoic Terrestrial Mammalian Predator Guild in South America: Competition or Replacement? *Journal of Mammalian Evolution*, 20(1), 3–21.
- Punt, W., Hoen, P., Blackmore, S., Nilsson, S., y Le Thomas, A. (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143(1-2), 1–81.
- Raup, D.M., (1975). Taxonomic diversity estimation using rarefaction. *Paleobiology*, 1: 333-342.

- Rebata H., L. A., Räsänen, M. E., Gingras, M. K., Vieira, V., Barberi, M., y Irion, G. (2006). Sedimentology and ichnology of tide-influenced Late Miocene successions in western Amazonia: The gradational transition between the Pebas and Nauta formations. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(1-2), 96–119.
- Regali, M. S., N. Uesegui, and A. Santos. (1974). Palinologia dos sedimentos Meso–Cenozoicos do Brasil (I) [Palynology of Meso-Cenozoic sediments from Brazil (I)]. *Boletim Técnico da Petrobras*, 17: 263–362.
- Reguant, S. y Ortiz, R. (2001). Guía Estratigráfica Internacional. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 14(3-4): 271-293. [https://sge.usal.es/archivos/REV/14\(3-4\)/Art10.pdf](https://sge.usal.es/archivos/REV/14(3-4)/Art10.pdf)
- Riley, L. A., *et al.*, 1989, The application of palynology in the interpretation of Brae Formation stratigraphy and reservoir geology in the South Brae Field area, British North Sea, in: Correlation in Hydrocarbon Exploration. *Norwegian Petroleum Society*.339–356.
- Roubik, D. y Moreno, J. (1991). *Pollen and Spores of Barro Colorado Island*. Panamá: Missouri Botanical Garden.
- Sá, N. y Carvalho, M. (2017). Miocene fern spores and pollen grains from the Solimões Basin, Amazon Region, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 31(4), 720–735.
- Saatchi, S., Harris N., Brown, S., Lefsky, M., Mitchard, E., Sala, W., ...Hagen, S. (2011). Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proc Natl Acad Sci USA*. 108(24):9899–9904.
- Saatchi, S., Houghton, R., Dos Santos, A., Soares, J. y Yu, Y. (2007). Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Glob Chang Biol*. 13(4):816–837.
- Sáenz, C. (2004). Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa* 25, 93-112.

- Salamanca Villegas, S., van Soelen, E. E., Teunissen van Manen, M. L., Flantua, S. G. A., Santos, R. V., Roddaz, M., ... Hoorn, C. (2016). Amazon forest dynamics under changing abiotic conditions in the early Miocene (Colombian Amazonia). *Journal of Biogeography*, 43(12), 2424–2437.
- Salas-Gismondi, R., Antoine, P. O., Baby, P., Brusset, S., Benammi, M., Espurt, N., de Franceschi, D., Pujos, F., Tejada, J. and Urbina, M. (2007). Middle Miocene crocodiles from the Fitzcarrald Arch, Amazonian Peru. In: Díaz-Martínez, E. and Rábano, I. (eds.), 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America Cuadernos del Museo Geominero, nº 8. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Salas-Gismondi, R., Flynn, J., Tejada, J., Wesselingh, F, y Pierre, A. (2015). A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1804)
- Salas-Gismondi, R., Moreno, J., Scheyer, T., Sánchez, M., y Jaramillo, C. (2018). New Miocene Caribbean gavialoids and patterns of longirostry in crocodylians. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1–27.
- Salas-Gismondi, R., Patrice, J., Tejada, J. y Pierre A. (2014). *Iquitos. Medio Ambiente y Desarrollo del Origen y Biodiversidad Amazónica*. Perú: Telefónica.
- Sanders, H. L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.* 102, 243–282.
- Sarmiento, G. (1992). Palinología de la Formación Guaduas—Estratigrafía y sistemática [Palynology of the Guaduas Formation—Stratigraphy and Systematics]. *Boletín Geológico*, 32: 45–126.

- Sciumbata, M., Weedon, J. T., Bogota-Angel, G., & Hoorn, C. (2021). Linking modern-day relicts to a Miocene mangrove community of western Amazonia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 101(1), 123-140.
- Sheppard, L. y Bate, R. (1980). Plio-Pleistocene ostracods from the upper Amazon of Colombia and Peru. *Palaeontology*, 23(1): 97-124.
- Silva-Caminha SA, Jaramillo C, Absy ML. (2010). Neogene palynology of the Solimoes Basin, Brazilian Amazonia. *Palaeontographica Abteilung B-Palaophytologie* 284:13–79.
- Silveira, R. y Souza, P. (2016). Palinologia (esporos de fungo e pteridófitas, grãos de pólen de gimnospermas, cistos de algas e escolecodonte) das formações Solimões e Içá (Neógeno e Pleistoceno, Bacia do Solimões), Amazonas, Brasil. *Pesquisas em Geociências* 43:17-39.
- Simpson, G. (1947). A Miocene glyptodont from Venezuela. *American Museum Novitates*, 1368: 1-10.
- Simpson, G.G. (1943). Mamíferos y naturaleza de los continentes. *American Journal of Science*, 241 (1), 1–31.
- Slik J., Arroyo, V., Aiba S., Alvarez, P., Alves L. y Ashton P. (2015). An estimate of the number of tropical tree species. *Proc Natl Acad Sci USA*. 112:7472–7477.
- Steege, H., Pitman N., Sabatier D., Baraloto C., Salomão R., Guevara J., ... Molino J. (2013). Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*. 342(6156): 1243092.
- Steinmann, M., Hungerbühler, D., Seward, D. y Winkler, W. (1999). Neogene tectonic evolution and exhumation of the southern Andes: a combined stratigraphy and fission-track approach. *Tectonophysics*, 307, 255-276.

- Strasburger, E., Noli, F., Schenck, H. y Schimper, A. (2004). *Tratado de Botánica*. Barcelona, España: Omega.
- Tang, L., Mao, L., Shu, J., Li, C., Shen, C., y Zhou, Z. (2020). *Atlas of Quaternary Pollen and Spores in China*. China: Springer.
- Terborgh, J. y Andresen E. (1998). The composition of Amazonian forests: Patterns at local and regional scales. *J. Trop. Ecol.* 14, 645–664
- Tian, H., Melillo, J., Kicklighter, D., McGuire, A., Helfrich, J., Moore, B. y Vörösmarty, C. (1998). Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. *Lett Nat.* 396(6712): 664–667.
- Toivonen, T., Mäki, S. y Kalliola, R. (2007). The riverscape of Western Amazonia—A quantitative approach to the fluvial biogeography of the region. *J. Biogeogr.* 34, 1374–1387.
- Traverse, A., (2007). *Paleopalynology*. New York: Springer
- University of Maryland (2019). GEOL 342 Sedimentation and Stratigraphy, *University of Maryland, Department of Geology*.
<https://www.geol.umd.edu/~jmerck/geol342/lectures/18.html>
- Van der Hammen, T. (1956a). Description of Some Genera and Species of Fossil Pollen and Spores. *Boletín Geológico*, 4: 103–109.
- Van der Hammen, T. (1956b). A Palynological Systematic Nomenclature. *Boletín Geológico*, 4: 63–101.
- Van der Hammen, T. y Garcia, C., 1966, The Paleocene pollen flora of Colombia. *Leidse Geologische Mededelingen*, v. 35, p. 105-114.

- Van der Hammen, T., and T. A. Wymstra. (1964). A Palynological Study on the Tertiary and Upper Cretaceous of British Guayana. *Leidse Geologische Mededelingen*, 30: 183–241.
- Van der Hammen. T., (1954). Principios para la Nomenclatura Palinológica Sistemática *Bol. Geol. Bogota*, 2, 1-21.
- Van Hoeken-Klinkenberg, P. M. J. (1964). A Palynological Investigation of Some Upper Cretaceous Sediments in Nigeria. *Pollen et Spores*, 6: 209–231.
- Virgulino-Júnior, P., Gardunho, D., Silva, D., y Fernandes, M. (2019). Wood density in mangrove forests on the Brazilian Amazon coast. *Trees. Venezuela: Dissertazione Botanicae*. Berlin.
- Vonhof, H., Wesselingh, F. y Ganssen, G. (1998). Reconstruction of the Miocene western Amazonian aquatic system using molluscan isotopic signatures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141, 85- 93.
- Wachtler, M. (2016). *A short history about the evolution of gymnosperms. En Fossil Triassic Plants from Europe and their evolution*. Oregon: Dolomythos Museum.
- Wesselingh & Salo. (2006). Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geol*, 133, 419–431.
- Wesselingh, F. (2000). On relict hydrobiid species in Brazilian Amazonia (Gastropoda, Prosobranchia, Hydrobiidae). *Basteria* 64, 129-136.
- Wesselingh, F. P., Hoorn, C., Kroonenberg, S. B., Antonelli, A., Lundberg, J. G., Vonhof, H. B., y Hooghiemstra, H. (2011). On the Origin of Amazonian Landscapes and Biodiversity: A Synthesis. *Amazonia: Landscape and Species Evolution*.

- Wesselingh, F.P., Räsänen, M., Irion, G., Vonhof, H.B., Kaandorp, R.J.G., Renema, W., Romero Pittman, L., and Gingras, M. (2002). Lake Pebas: A palaeo-ecological reconstruction of a Miocene long-lived lake complex in Western Amazonia: *Cainozoic Research*, 1, 35–81.
- Williams, G., Fensome, R., Merrell Miller, M. y Bujak, J. (2018). *Microfossils: Palynology*. Geological Survey of Canada.
- Wodehouse, R. (1935). *Pollen grains: Their structure, identification and significance in science and medicine*. New York, United States of America: McGrall-Hill.
- Zuleta, D., Duque, A., Cardenas, D., Muller, L. y Davies, S. (2017). Drought-induced mortality patterns and rapid biomass recovery in a terra firme forest in the Colombian Amazon. *Ecology*. 98(10): 2538–2546.

ANEXOS

Anexo A: Sistemática Palinológica

Se contaron 684 (morfo)especies distintas, de las cuales 36 (14 esporas y 22 granos de polen) son descritas como nuevos reportes para la Amazonia durante el Mioceno. Las (morfo)especies nombradas formalmente se presentan en imágenes pero no se describen.

Para las descripciones de las nuevas (morfo)especies primero se detallan las esporas y luego los granos de polen alfabéticamente. Las nuevas (morfo)especies se comparan y se identifican hasta familia (en lo posible) con la literatura de la base de datos morfológica en virtual de Jaramillo & Rueda (2019) y D'apolito *et al.* (2021), que alberga información taxonómica actualizada sobre polen y esporas del norte de Sudamérica. La terminología utilizada se basó en Van der Hammen (1954) y Punt *et al.* (2007).

Los portaobjetos que contienen los palinomorfos fueron depositados en el Laboratorio de Biogeociencias (LID-313) de la Universidad Cayetano Peruano Heredia.

Descripciones de esporas

Morfoespecie: *Baculatisporites gemmatus* sp. nov.

Diagnosis: trilete, mediana (21.5-26 μm), circular en vista polar, cingulo ausente, cara proximal y distal verrucada a baculada.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito circular; trilete, leasura de curvatura ausente, radio largo (3/3), labrum indistinto, comisura cerrada, cingulo ausente; esporodermis con 1 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación verrucada a baculada en

la cara proximal y distal, verrugas a veces largas, homogéneamente distribuidas con finales redondeados similares a baculas o gemas.

Dimensiones: En vista polar con 26 μm de ancho y 21.5 μm de alto, zona interr radial con 13 μm de largo, zona radial con 10 μm de largo; verrugas 1-2 μm de alto, 1-1.5 μm de ancho, <0.5-3 μm de separación (n=1).

Comparaciones: *Verrucicirculitriletes "perfectus"* sp. nov., verrugas con finales agudos.

Morfoespecie: *Circulatisporis perfectus* sp. nov

Diagnosis: trilete, mediana (23-24 μm), circular en vista polar, cingulo ausente, cara proximal y distal laevigadas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN03-16.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito circular; trilete, laesura de curvatura indistinta, radio medio (2/3), labrum ausente, comisura cerrada, cingulo ausente; esporodermis con 1 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación laevigada en la cara proximal y distal.

Dimensiones: En vista polar con 23 μm de ancho y 24 μm de alto. Zona interr radial con 15 μm de largo, zona radial con 9 μm de largo; (n=1).

Comparaciones: *Hydrosporid minor* Silva-Caminha *et al.*, 2010, esta en general es menos circular.

Morfoespecie: *Concavissimisporites? Magnaetayoi* sp. nov

Diagnosis: trilete, mediana (36 μm), cóncavo triangular en vista polar, cingulo ausente, cara proximal y distal verrucadas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito triangular obtuso cóncavo; trilete, leasura de curvatura ausente, radio mediano (2/3), labrum engrosado (verrucado), comisura abierta, cingulo ausente; esporodermis con 1 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación verrucada en ambas caras. Las verrugas son más pequeñas en la cara proximal, mientras que en la cara distal se hacen más grandes y densas.

Dimensiones: En vista polar con 36 μm de ancho y 36 μm de alto. Labrum con 3 μm de ancho, zona interr radial con 22 μm de largo, zona radial con 15 μm de largo; (n=1).

Comparaciones: *Verrucatotriletes etayoi* Dueñas, 1980, esta no presenta ámbito triangular cóncavo y las verrugas son de tamaño uniforme en ambas caras.

Morfoespecie: *Echinatisporis pocuspinis* sp. nov

Diagnosis: trilete, mediana (21-23 μm), convexo triangular en vista polar, torus verrucado, cingulo ausente, cara proximal y distal verrucadas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito triangular obtuso convexo; trilete, leasura de curvatura presente, radio mediano (2/3), labrum indistinto, torus presente (suavemente verrucado), comisura cerrada, cingulo ausente; esporodermis con 1 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación verrucada en ambas caras. Las verrugas no están

homogéneamente distribuidas, son más pequeñas en la cara proximal, mientras que en el contorno de la espora las verrugas se tornan similares a espinas con finales romos.

Dimensiones: En vista polar con 21 μm de ancho y 23 μm de alto. Labrum con 0.5 μm de ancho, zona interradianal con 14 μm de largo, zona radial con 9 μm de largo; (n=1).

Comparaciones: *Echinatisporis muelleri* (Regali *et al.*, 1974) Silva-Caminha *et al.*, 2010, esta tiende a presentar las espinas más largas.

Morfoespecie: *Kuylisporites? cingulusingularis* sp. nov

Diagnosis: trilete, mediana (26.5-30 μm), convexo triangular en vista polar, cingulo presente, cara proximal verrucada y distal fosulada.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito triangular recto; trilete, leasura de curvatura indistinta, radio grande (3/3), labrum presente (verrucado), comisura abierta, cingulo presente; esporodermis con 1 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación psilada en la cara proximal (en la zona interradianal con engrosamientos en forma de crestas) y fosulada en la cara distal, fósulas de vez en cuando aisladas.

Dimensiones: En vista polar con 26.5 μm de ancho y 30 μm de alto. Cingulo con 2 μm de grosor, zona interradianal con 15 μm de largo, zona radial con 7 μm de largo. Fósulas con 1.5 de ancho, 2-7 μm de largo, muri con 1-4 μm de ancho; (n=1).

Comparaciones: *Kuylisporites waterbolkii* Potonié, 1956, esta es más cóncava.

Morfoespecie: *Polypodiisporites favensis* sp. nov

Diagnosis: monolete, mediana (26-38.2 μm), ambas caras son verrucadas, verrugas juntas, homogéneamente distribuidas y de forma irregular.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Espora solitaria; bilateral; mediana; ámbito reniforme; monolete, leasura de curvatura ausente, radio mediano (3/3), labrum engrosado (leavigado), comisura cerrada; esporodermis con 1-1,5 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación verrucada en ambas caras, verrugas juntas, homogéneamente distribuidas y de forma irregular.

Dimensiones: En vista polar con 24(26)29 μm de ancho y 34(38.2)44 μm de alto. Labrum con 1 μm de ancho, verrugas de 1-2 μm de alto, 2-2.5 μm de ancho, espaciadas a < 0.5 μm ; (n=5).

Comparaciones: *Polypodiisporites densus* D'apolito *et al.*, 2021, esta tiende a ser más grande y con verrugas del mismo tamaño.

Afinidad: Polypodiaceae

Morfoespecie: *Polypodiaceoisporites? cinguloetayoi* sp. nov

Diagnosis: trilete, mediana (27-28 μm), convexo triangular en vista polar, torus verrucado, cingulo presente, cara proximal y distal verrucadas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito triangular obtuso cóncavo; trilete, leasura de curvatura indistinta, radio grande (3/3), labrum presente (verrucado), comisura abierta, cingulo presente; esporodermis con 1-2 μm de grosor (monoestratificada);

ornamentación verrucada en ambas caras. Las verrugas no están homogéneamente distribuidas, son más pequeñas en la cara proximal, así como menos numerosas y más grandes en la cara distal.

Dimensiones: En vista polar con 28 μm de ancho y 27 μm de alto. Labrum con 2-2.5 μm de ancho, zona interr radial con 22 μm de largo, zona radial con 13 μm de largo; (n=1).

Morfoespecie: *Polypodiaceoisporites? fossuloverucatus* sp. nov

Diagnosis: trilete, mediana (27.5-35 μm), cíngulo ausente, cara proximal fosulada, cara distal leavigada.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito triangular obtuso convexo; trilete, leasura de curvatura ausente, radio mediano (2/3), labrum engrosado (leavigado), comisura cerrada, cíngulo ausente; esporodermis con 1,5 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación fosulada en la cara proximal y leavigada en la cara distal.

Dimensiones: En vista polar con 27.5 μm de ancho y 35 μm de alto. Labrum con 1.5 μm de ancho, zona interr radial con 30 μm de largo, zona radial con 15 μm de largo; (n=1).

Comparaciones: *Polypodiaceoisporites? fossulatus* Jaramillo and Dilcher 2001, su cara distal presenta fósulas más anchas.

Morfoespecie: *Polypodiaceoisporites? pseudointerruptus* sp. nov.

Diagnosis: trilete, mediana (22-29 μm), convexo triangular en vista polar, cíngulo presente, cara proximal verrucada y distal fosulada.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito subtriangular; trilete, leasura de curvatura indistinta, radio grande (3/3), labrum presente (verrucado), comisura abierta, cingulo ausente; esporodermis con 0.5 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación verrucada, verrugas grandes, poco numerosas y dispuestas en el labrum ocupando 1/3 del ámbito de la espora en la cara proximal y en la cara distal se observa un patrón similar a fósulas no tan diferenciadas.

Dimensiones: En vista polar con 22-23 μm de ancho y 27-29 μm de alto. Labrum con 4 μm de ancho, zona interr radial con 20 μm de largo, zona radial con 10 μm de largo. Verrugas con 5-7 μm de diámetro, 0.5 μm de separación; (n=2).

Comparaciones: *Polypodiaceoisporites? interruptus* Rueda, 2007, esta presenta el cingulo más ancho y el labrum con pocas verrugas.

Morfoespecie: *Polypodiaceoisporites? verrufossuloides* sp. nov.

Diagnosis: trilete, mediana (45-47 μm), convexo triangular en vista polar, cingulo presente, cara proximal verrucada y distal fosulada.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito triangular obtuso cóncavo; trilete, leasura de curvatura indistinta, radio grande (3/3), labrum presente (verrucado), comisura abierta, cingulo presente; esporodermis con 1 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación verrucada en la cara proximal (verrugas homogéneamente distribuidas) y fosulada en la cara distal.

Dimensiones: En vista polar con 25 μm de ancho y 47 μm de alto. Cíngulo con 3 μm de grosor. Labrum con 3 μm de ancho, zona interr radial con 30 μm de largo, zona radial con 19 μm de largo. Verrugas con 1-2 μm de ancho, 1-2 μm de alto, 0.5-1 μm de separación; (n=1).

Comparaciones: *Polypodiaceoisporites? pseudopsilatus* Lorente, 1986, su cara distal no es fosulada.

Morfoespecie: *Striotriletes sutilinis* sp. nov.

Diagnosis: trilete, mediana (30 μm), triangular convexo en vista polar, cíngulo presente, cara proximal y distal estriada a levemente foveolada.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN04-06.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito triangular; trilete, leasura de curvatura indistinta, radio grande (3/3), labrum presente (estriado), comisura semicerrada, cíngulo presente; esporodermis con 0.5 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación estriada a levemente foveolada en la cara proximal y distal, patrón muy difícil de observar al microscopio.

Dimensiones: En vista polar con 30 μm de ancho y 32 μm de alto. Cíngulo con 2.5 μm de largo; Labrum con 2 μm de ancho, zona interr radial con 15 μm de largo, zona radial con 15 μm de largo. (n=1).

Comparaciones: *Striotriletes saccolomoides* Jaramillo *et al.*, 2011, con estrías más gruesas. *Psilatriletes marginatus* sp. nov. D'apolito *et al.*, 2021, con el patrón de ornamentación más marcado.

Morfoespecie: *Verrucatosporites bullatusimiliaris* sp. nov.

Diagnosis: trilete, mediana (32-35 μ m), triangular recto en vista polar, cíngulo presente, cara proximal verrucada y distal laevigada.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN02-12.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito triangular; trilete, leasura de curvatura indistinta, radio grande (3/3), labrum presente (laevigado), comisura cerrada, cíngulo presente; esporodermis con 0.5 μ m de grosor (monoestratificada); ornamentación verrucada en la cara proximal, verrugas homogéneamente distribuidas, muy juntas, se puede apreciar también un patrón fosulado y la cara distal es laevigada.

Dimensiones: En vista polar con 32 μ m de ancho y 35 μ m de alto. Cíngulo con 5 μ m de largo; Labrum con 1.5 μ m de ancho, zona interr radial con 22 μ m de largo, zona radial con 12 μ m de largo. Verrugas con 7-11 μ m de ancho, 5-6 μ m de alto; (n=1).

Comparaciones: *Verrucatotriletes bullatus* Van Hoeken-Klinkenberg, 1964, esta presenta las verrugas en menor número y la comisura tiende a estar indistinta.

Morfoespecie: *Verrucicultriletes perfectus* sp. nov.

Diagnosis: trilete, mediana (26 μ m), circular en vista polar, cíngulo ausente, cara proximal y distal verrucadas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito circular; trilete, leasura de curvatura ausente, radio largo (3/3), labrum engrosado (verrugado), comisura cerrada, cíngulo ausente; esporodermis con 1 μ m de grosor (monoestratificada); ornamentación verrucada en la

cara proximal y distal, verrugas homogéneamente distribuidas a veces de con finales similares a espinas.

Dimensiones: En vista polar con 26 μm de ancho y 26 μm de alto. Labrum con 1 μm de ancho, zona interr radial con 20 μm de largo, zona radial con 11 μm de largo; verrugas 1-2 μm de alto, 1-2 μm de ancho, <0.5 μm de separación (n=1).

Comparaciones: *Verrutriteles lacrimiformis* sp. nov., con ámbito subtriangular.

Morfoespecie: *Verrutriteles lacrimiformis* sp. nov.

Diagnosis: trilete, mediana (45-47 μm), convexo triangular en vista polar, cingulo presente, cara proximal verrucada y distal fosulada.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Espora solitaria; radial; mediana; ámbito subtriangular; trilete, leasura de curvatura indistinta, radio grande (3/3), labrum presente (verrucado), comisura cerrada, cingulo ausente; esporodermis con 0.5 μm de grosor (monoestratificada); ornamentación verrucada, verrugas pequeñas, homogéneamente distribuidas en la cara proximal y distal.

Dimensiones: En vista polar con 25 μm de ancho y 28 μm de alto. Labrum con 0.5 μm de ancho, zona interr radial con 18 μm de largo, zona radial con 9 μm de largo. Verrugas con 0.5-1 μm de ancho, 0.5-1 μm de alto, 0.5-4 μm de separación; (n=1).

Comparaciones: *Verruciculitriteles perfectus* sp. nov., con ámbito circular.

Descripciones de granos de polen

Morfoespecie: *Bombacacidites endocostatus* sp. nov.

Diagnosis: Retitricolporado, mediano (26-28 μm), retículo pequeño, colpos cortos y poros costados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito subtriangular; prolado-esferoidal; tricolporado, ectocolpo corto y de ápice agudo; endoporo circular y costado; semitectado, exina con 1 μm de grosor (nexina 0.5-1.5 μm , sexina 0.5 μm), columelas conspicuas (simplicolumelado); ornamentación reticulada, homobrocado y de lumen pequeño.

Dimensiones: En vista polar con 26 μm de ancho y 28 μm de alto; (P/E=1.07). Colpos con 1.5 μm de ancho y 3 μm de largo; poros con 2 μm de diámetro, costa con 1.5 μm de grosor. Tectum con 0.5 μm de ancho, columelas con <0.5 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro <0.5 μm de grosor; lumen de 0.5-1 μm de ancho; (n=1).

Comparaciones: *Bombacacidites brevis* (Dueñas, 1980) Muller *et al.* 1987, presenta margo y de ámbito circular.

Afinidad: Malvaceae

Morfoespecie: *Bombacacidites magnifica* sp. nov.

Diagnosis: Retitricolporado, mediano (34-35 μm), ámbito subtriangular, heterobrocado, aperturas de difícil apreciación, colpos cortos con margo y poros costados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito subtriangular; prolado-esferoidal; tricolporado, ectocolpo corto, de ápice agudo, con margo; endoporo circular y costado; semitectado, exina con 1.5-2 μm de grosor (nexina 0.5-0.75 μm , sexina 1 μm), columelas conspicuas (simplicolumelado); ornamentación reticulada, homobrocado, el lumen se va haciendo más pequeño conforme llega al mesocolpo (pero no de manera brusca).

Dimensiones: En vista polar con 34 μm de ancho y 35 μm de alto; (P/E=1.03). Colpos con 1 μm de ancho y 5 μm de largo; poros con 1.5 μm de diámetro, costa con 0.75 μm de grosor. Tectum con 0.5 μm de ancho, columelas con 0.5-0.75 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro <0.5 μm de grosor; lumen de 0.5-2 μm de ancho; (n=1).

Comparaciones: *Bombacacidites nacimientoensis* (Anderson, 1960) Elsik, 1968, esta es heterobrocada y las aperturas son más conspicuas.

Afinidad: Malvaceae

Morfoespecie: *Bombacacidites simplicostus* sp. nov.

Diagnosis: Retitricolporado, mediano (34.5-35.5 μm), heterobrocado, colpos cortos con margo y poros costados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito subtriangular; prolado-esferoidal; tricolporado, ectocolpo corto, de ápice agudo, con margo; endoporo circular y costado; semitectado, exina con 1.5-2 μm de grosor (nexina 0.5-1.5 μm , sexina 1 μm), columelas conspicuas (simplicolumelado); ornamentación reticulada, homobrocado, el lumen se va haciendo más pequeño conforme llega al mesocolpo (pero no de manera brusca).

Dimensiones: En vista polar con 34.5 μm de ancho y 35.5 μm de alto; (P/E=1.03). Colpos con 2 μm de ancho y 6 μm de largo; poros con 2 μm de diámetro, costa con 2 μm de grosor. Tectum con 0.5 μm de ancho, columelas con 0.5 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro <0.5 μm de grosor; lumen de 0.5-2.5 μm de ancho; (n=1).

Comparaciones: *Bombacacidites nacimientoensis* (Anderson, 1960) Elsik, 1968, es pluricolumelado y el cambio de retícula es más brusco.

Afinidad: Malvaceae

Morfoespecie: *Foveomonocolpites brevicolpatus* sp. nov.

Diagnosis: Foveotricolpado, mediano (39-50 μm), retículo pequeño a foveolas, colpo corto, sexina diferenciada, columelas capitadas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Mónada; bilateral; anisopolar; mediano; prolado-esferoidal; monocolpado, brevicolpado, ápice obtuso y de margo ausente; semitectado, exina con 2 μm de grosor (nexina 0.5 μm , sexina 1.5 μm), columelas conspicuas (simplicolumelado); ornamentación foveolada a reticulada, heterobrocado y el lumen es pequeño.

Dimensiones: En vista ecuatorial con 39 μm de ancho y 50 μm de alto; (P/E=1.2). Colpo con 35 μm de ancho y 11 μm de largo. Tectum con 0.5 μm de ancho, columelas capitadas con 1 μm de alto y 0.5 μm de separación, caput con 0.5 μm de ancho y 0.5 μm de largo; muro <0.5 μm de grosor; lumen de <0.5-0.75 μm de ancho; (n=1).

Morfoespecie: *Foveobrevitricolporites microreticulatus* sp. nov.

Diagnosis: Foveotricolporado, mediano (35-41 μ m), subprolado, colpos cortos y poros lolongados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN03-16.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; subprolado; tricolporado, colpos largos, margo presente, ápice agudo, poros lolongados; semitectado, exina con 1.5 μ m de grosor (nexina 0.5 y sexina 1), columelas conspicuas, ornamentación foveolada, homobrocado, foveolas distribuidas homogéneamente.

Dimensiones: En vista ecuatorial con 35 μ m de ancho y 41 μ m de alto; (P/E=1.17). Poros con 2 μ m de ancho, 7 μ m de alto. Tectum con 0.5 μ m de ancho, columelas con 1.5 μ m de alto y 0.5 μ m de separación; muro 1 μ m de grosor; lumen de 0.5 μ m de ancho; (n=1).

Morfoespecie: *Foveobrevitricolporites sutilensis* sp. nov.

Diagnosis: Foveotricolporado, mediano (24-25 μ m), subprolado, colpos cortos y poros lolongados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN35-04.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito circular; tricolporado, colpos cortos, margo indistinto, ápice agudo, poros lolongados; semitectado, exina con 1.5 μ m de grosor (nexina 0.5 y sexina 1), columelas conspicuas, ornamentación foveolada, homobrocado, foveolas distribuidas homogéneamente.

Dimensiones: En vista polar con 24 μm de ancho y 25 μm de alto; (P/E=1.04). Poros con 2 μm de ancho, 4 μm de alto. Tectum con 0.5 μm de ancho, columelas con 1 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro 0.5 μm de grosor; lumen de 0.5 μm de ancho; (n=1).

Morfoespecie: *Foveomonocolpites gracilis* sp. nov.

Diagnosis: Retimonocolpado, grande (24-50 μm), foveolado, colpo largo, margo diferenciado, sexina diferenciada, columelas capitadas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Mónada; bilateral; anisopolar; grande; ámbito elíptico; perprolado; monocolpado, colpo grande, ápice agudo, margo diferenciado; semitectado, exina con 1.5 μm de grosor (nexina 0.5 μm , sexina 1 μm), columelas conspicuas (simplicolumelado); ornamentación foveolada, foveolas homogéneamente distribuidas, homobrocado y de lumen pequeño.

Dimensiones: En vista ecuatorial con 24 μm de ancho y 50 μm de alto; (P/E=2.08). Colpo con 2 μm ancho, 44 μm de largo y margo con 1.5 μm de ancho. Tectum con 0.5 μm de ancho, columelas con 0.5 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro 1 μm de grosor; lumen de 0.5 μm de ancho; (n=1).

Morfoespecie: *Foveotricolpites pontoperculata* sp. nov.

Diagnosis: Foveotricolporado, mediano (26 μm), subtriangular, colpos cortos y poros lalongados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-01.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito subtriangular; sincolpado, margo indistinto; semitectado, exina con 1 μm de grosor (nexina <0.5 y sexina ~ 1), columelas conspicuas, ornamentación foveolada, homobrocado, foveolas distribuidas homogéneamente.

Dimensiones: En vista polar con 26 μm de ancho y 265 μm de alto; (P/E=1). Zona radial del sincolpo con 2 μm de largo. Tectum con 0.5 μm de ancho, columelas con 0.5 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro 0.5 μm de grosor; lumen de 0.5 μm de ancho; (n=1).

Comparaciones: *Ranunculacidites operculatus* (Van der Hammen and Wymstra, 1964) Jaramillo and Dilcher, 2001, esta con ámbito más circular.

Morfoespecie: *Foveotriporites motiloneorum* sp. nov.

Diagnosis: Foveotriporado, mediano (24 μm), ámbito circular y poros anulados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito circular; esferoidal; triporado, poro circular y anulado; atectado, exina con 1.5-2 μm de grosor (nexina 1 μm , sexina 1.5 μm), columelas ausentes, ornamentación foveolada, foveolas homogéneamente distribuidas.

Dimensiones: En vista polar con 24 μm de ancho y 24 μm de alto; (P/E=1). Poros con 2 μm de diámetro, anulo con 3 μm de grosor. Muro >2 μm de grosor; lumen de 0.5-1 μm de ancho; (n=1).

Comparaciones: *Psilabrevitricolporites triangularis* (Van der Hammen and Wymstra 1964) Jaramillo and Dilcher 2001, esta no es foveolada.

Morfoespecie: *Gemmatriporites trianguliformis* sp. nov.

Diagnosis: Gematriporado, mediano (37-39 μ m), subtriangular y poros anulados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito circular; prolado-esferoidal; triporado, poros circulares y anulados; atectado, exina con 0.5 μ m de grosor (nexina y sexina indistintas), columelas ausentes, ornamentación gemada, gemas distribuidas homogéneamente y entre ellas escabras.

Dimensiones: En vista oblicua con 37 μ m de ancho y 39 μ m de alto; (P/E=1.05). Poros con 9 μ m de diámetro, anulo con 3 μ m de grosor. Gemas 1.5 μ m de ancho, 1.5 μ m de alto, 3-6 μ m de separación; (n=1).

Comparaciones: *Gemmatriporites matisialis* (Jaramillo *et al.*, 2014), esta es más pequeña, anulo no tan pronunciado y sin escabras entre las gemas. *Echitriporites cricotriporatiformis* Jaramillo *et al.*, 2010, esta es equinada.

Morfoespecie: *Mauritiidites mammosum* sp. nov.

Diagnosis: Monocolpado, grande (37-52 μ m), espinas de doble tamaño, colpo largo, eutectado.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Mónada; bilateral; anisopolar; grande; prolado; monocolpado, ápice agudo y de margo ausente; eutectado, exina con 0.5-1 μ m de grosor (nexina y sexina indiferenciadas), columelas ausentes; ornamentación equinada, las espinas son heteromorfas, el primer tipo es grande, menos numerosas, de base ancha y de ápice agudo (cónicas), estás

espinas se ven como si estuvieran incrustadas en la exina (causándole una inflexión) acompañado de un engrosamiento de la exina alrededor de la base de la espina; el segundo tipo de espinas son pequeñas, numerosas y presentan un ápice agudo.

Dimensiones: En vista ecuatorial con 39 μm de ancho y 50 μm de alto; (P/E=1.2). Colpo con 3 μm de ancho y 40 μm de largo. Espinas tipo 1: Base con 5 μm de ancho, columelas capitadas con 4 μm de largo y 0.5-12 μm de separación; tipo 2: Base con <0.5 μm de ancho, <0.5 de largo y ~2 μm de separación (n=1).

Comparaciones: Encaja con el género *Mauritiidites* spp., debido a que las espinas causan una inflexión en la exina y esta se ve más engrosada alrededor de estas.

Afinidad: Areaceae?

Morfoespecie: *Retibrevitricolporites foveoretibolus* sp. nov.

Diagnosis: Retitricolporado, mediano (42.5-44 μm), retículo pequeño, colpos cortos y poros costados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito circular; prolado-esferoidal; tricolporado, endocolpo corto, lolongado y de ápice agudo; ectoporo lalongado y costado; semitectado, exina con 1 μm de grosor (nexina >0.5 μm , sexina 0.5 μm), columelas conspicuas (simplicolumelado); ornamentación reticulada, homobrocado y de lumen pequeño.

Dimensiones: En vista oblicua con 42.5 μm de ancho y 44 μm de alto; (P/E=1.3). Colpos con 4 μm de ancho y 8 μm de largo; poros con 3 μm de ancho, 7 μm y costa con 3 μm de grosor. Tectum con 0.5 μm de ancho, columelas con <0.5 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro <0.5 μm de grosor; lumen de 0.5-1 μm de ancho; (n=1).

Morfoespecie: *Parsonsidites specularis* sp. nov.

Diagnosis: Psilapantoporado, mediano (23-25 μ m), ámbito circular y poros anulados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito circular; prolado-esferoidal; pantoporado, con 6 poros circulares y anulados; atectado, exina con 1 μ m de grosor (nexina 0.5 μ m, sexina 0.5 μ m), columelas ausentes, ornamentación psilada.

Dimensiones: En vista oblicua con 23 μ m de ancho y 25 μ m de alto; (P/E=1.09). Poros con 2 μ m de diámetro, anulo con 1.5 μ m de grosor; (n=1).

Morfoespecie: *Psilatricolporites paracostatus* sp. nov.

Diagnosis: Psilatricolporado, mediano (20-25 μ m), colpo largo, pontoperculo diferenciado, poros de costa marcada.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; subprolado; tricolporado, ectocolpo, ápice agudo, pontoperculado; poro lalongado, costado; eutectado, exina con 1 μ m de grosor (nexina 0.5 μ m, sexina 0.5 μ m), columelas conspicuas; ornamentación psilada a ligeramente escabrada.

Dimensiones: En vista ecuatorial con 20 μ m de ancho y 25 μ m de alto; (P/E=1.25). Colpos con 1 μ m de ancho y 12.5 μ m de largo; poros con 2 μ m de ancho, 5 μ m y costa con 3 μ m de grosor. Tectum con 0.5m de ancho, columelas con <0.5 μ m de alto y 0.5 μ m de separación; (n=1).

Comparaciones: *Psilatricolporites costatus*, Dueñas 1980 esta presenta una costa más gruesa en el borde del colpo.

Morfoespecie: *Proteacidites embudocostatoporus* sp. nov.

Diagnosis: Psilatriporado, mediano (24-26 μ m), triangular y poros anulados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito triangular; prolado-esferoidal; triporado, poros circulares y anulados; eutectado, exina con 1 μ m de grosor (nexina 0.5 μ m, sexina 0.5 μ m), columelas indistintas, ornamentación psilada.

Dimensiones: En vista polar con 24 μ m de ancho y 26 μ m de alto; (P/E=1.08). Poros con 3 μ m de diámetro, anulo con 2.5 μ m de grosor; (n=1).

Morfoespecie: *Proxapertites oblatensis* sp. nov.

Diagnosis: Retimonocolpado, grande (50-57 μ m), retículo grande, colpo largo, margo diferenciado, sexina diferenciada, columelas capitadas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Mónada; bilateral; anisopolar; grande; ámbito elíptico; suboblado; monocolpado, grande, ápice redondeado, margo presente; semitectado, exina con 4 μ m de grosor (nexina 1 μ m, sexina 3 μ m), columelas conspicuas (simplicolumelado); ornamentación reticulada, heterobrocado y de lumen pronunciado.

Dimensiones: En vista polar con 50 μ m de ancho y 44 μ m de alto; (P/E=0.88). Colpo con 7.5 μ m de ancho, 35 μ m de radio y margo con 1 μ m de ancho. Tectum con 1 μ m de ancho,

columelas con 1.5 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro 1 μm de grosor; lumen de 1-4 μm de ancho; (n=1).

Comparaciones: En *Proxapertites minutihumbertoides* (Jaramillo *et al.*, 2010) no se diferencia el caput y es más grande.

Morfoespecie: *Retimonocolpites magnascabrae* sp. nov.

Diagnosis: Retimonocolpado, mediano (43-51 μm), retículas a foveolas, colpo corto con respecto al grano, eutectado.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-05.

Descripción: Mónada; bilateral; anisopolar; grande; subprolado; monocolpado, ápice redondeado y de margo ausente; eutectado, exina con 2 μm de grosor (nexina y sexina indiferenciadas), columelas ausentes; ornamentación reticulada a foveolada, heterobrocado y de lumen pronunciado.

Dimensiones: En vista ecuatorial con 43 μm de ancho y 51 μm de alto; (P/E=1.2). Colpo con 16 μm de ancho y 32 μm de largo; muro 1-2 μm de grosor; lumen de 2-2.5 μm de ancho; (n=1).

Morfoespecie: *Retiperiporites annulatus* sp. nov.

Diagnosis: Retipantoporado, grande (20 μm), retículo pequeño, poros anulados, sexina diferenciada, columelas conspicuas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Mónada; radial; apolar; pequeño; ámbito circular; esferoidal; pantoporado, anulado; semitectado, exina con 1 μm de grosor (nexina $<0.5 \mu\text{m}$, sexina $0.5 \mu\text{m}$), columelas conspicuas (simplicolumelado); ornamentación reticulada, heterobrocado y de lumen pequeño.

Dimensiones: En vista apolar con 20 μm de ancho y 20 μm de alto; (P/E=1). Poros 1-1.5 μm de diámetro y anulo con 0.5 μm de ancho. Tectum con $<0.5 \mu\text{m}$ de ancho, columelas con 0.5 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro 0.5 μm de grosor; lumen de 1-1.5 μm de ancho; (n=1).

Morfoespecie: *Retipollenites columellatus* sp. nov.

Diagnosis: Retimonocolpado, grande (47-53 μm), retículo grande, colpo largo, margo diferenciado, sexina diferenciada, columelas capitadas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Mónada; bilateral; anisopolar; grande; ámbito elíptico a reniforme; suboblado; monocolpado, grande, ápice redondeado, margo diferenciado; semitectado, exina con 4.5 μm de grosor (nexina 1 μm , sexina 3.5 μm), columelas conspicuas (simplicolumelado); ornamentación reticulada, heterobrocado y de lumen pronunciado.

Dimensiones: En vista polar con 50 μm de ancho y 44 μm de alto; (P/E=0.88). Colpo con 7.5 μm de ancho, 35 μm de radio y margo con 1 μm de ancho. Tectum con 1 μm de ancho, columelas con 3 μm de alto y 3-3.5 μm de separación; muro 2 μm de grosor; lumen de 5-7 μm de ancho; (n=1).

Comparaciones: En *Proxapertites minutihumbertoides* (Jaramillo *et al.*, 2010) no se diferencia el caput y es más grande. En *Proxapertites "oblatensis"* las columelas no están tan separadas y el lumen es menos pronunciado.

Morfoespecie: *Retisyncolporites foveolatus* sp. nov.

Diagnosis: Reti-foveosincolporado, mediano (29.5 μm), retículo pequeño, sincolpado, poro circular; sexina diferenciada; columelas conspicuas.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN01-02.

Descripción: Mónada; radial; apolar; mediano; ámbito circular; esferoidal; sincolporado; ectocolpado; poro circular; endoporo; costado; semitectado, exina con 2.5 μm de grosor (nexina 0.5 μm , sexina 2 μm), columelas conspicuas, ornamentación reticulada-foveolada; homobrocado y de lumen pequeño.

Dimensiones: En vista polar con 29.5 μm de ancho y 29.5 μm de alto; (P/E=1). Sincolpo 1 μm de ancho; poro 4 μm de ancho y 4 μm de largo; costa 1.5 μm de ancho. Tectum 0.5 μm de ancho, columelas con 1 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro 0.5 μm de grosor; lumen 0.5 μm de ancho; (n=1).

Comparaciones: *Perisyncolporites pokorny* Germeraad *et al.*, 1968, esta presenta ornamentación psilada.

Morfoespecie: *Retitricolporites lalongaporites* sp. nov.

Diagnosis: Retículo-estriadotricolporado, mediano (31 μm), esferoidal, colpos largos y poros lalongados.

Espécimen: Sección Angoteros, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN03-16.

Descripción: Mónada; radial; isopolar; mediano; ámbito circular; esferoidal; tricolporado, colpos largos, margo presente, ápice redondeado, poros lalongados; semitectado, exina con 0.5 μm de grosor (nexina y sexina indistintas), columelas conspicuas, ornamentación retículo-estriada, lumen y muri delgados, patrón difícil de observar.

Dimensiones: En vista oblicua con 31 μm de ancho y 30 μm de alto; (P/E=1.03). Poros con 9 μm de ancho, 2 μm de alto. Tectum con <0.5 μm de ancho, columelas con < 0.5 μm de alto y <0.5 μm de separación; muro <0.5 μm de grosor; lumen de <0.5 μm de ancho; (n=1).

Morfoespecie: *Retistephanocolporites heterobrochatus* sp. nov.

Diagnosis: Retiestefanotricolporado, mediano (42 μm), esferoidal, colpos cortos y endoporado.

Espécimen: Sección Angoteos, Río Napo, Loreto-Perú; muestra RN05-03.

Descripción: mónada; radial; isopolar; mediana; ámbito circular; esferoidal; estefanocolporado de 4 a 6 colporos; brevicolpado; margo presente; ápice agudo; poro endoporo; costado; semitectado; exina con 1.5 μm de grosor (nexina y sexina conspicuas); columelas conspicuas; ornamentación reticulada heterobrocada, lumen es más grande en el apocolpo y el muri es delgado.

Dimensiones: En vista polar con 42 μm de ancho y 42 μm de alto; (P/E=1). Poros con 5 μm de ancho, 2 μm de alto. Tectum con 0.5 μm de ancho, columelas con 0.5 μm de alto y 0.5 μm de separación; muro de 0.5 μm de grosor; lumen de 1 μm a 5 μm ; (n=4).

Comparaciones: *Retistephanocolporites bombacoides* Jaramillo *et al.*, 2014, esta presenta poros más costados, lumen más pequeño y muro más grueso. Afinidad: Malvaceae

Lámina 1.

1-2. *Baculatisporites* sp. 1 Jaramillo and Dilcher, 2001.

3-6. *Cicatricosisporites baculatus* Regali *et al.*, 1974.

7-8. *Cingulatisporites laevigatus* Silva-Caminha *et al.*, 2010.

9-11. *Concavissimisporites fossulatus* Duenas 1980.

12-15. *Concavissimisporites varzeanus* D'Apolito *et al.*, 2019.

16-18. *Crassoretitriletes vanraadshooveni* Germeraad *et al.*, 1968.

Lámina 2.

1-3. *Deltoidospora adriennis* (Potonié and Gelletich 1933) Frederiksen, 1983.

4-6. *Deltoidospora* spp. Varios autores

7-9. *Foveotriletes ornatus* Regali *et al.*, 1974.

10. *Hydrosporites minor* Silva-Caminha *et al.*, 2010.

11-12. *Laevigatosporites tibuensis* Jaramillo and Dilcher, 2001.

13-15. *Magnastriatites grandiosus* (Kedves and Solé de Porta, 1963) Dueñas, 1980.

16-18. *Nijssenosporites fossulatus* Lorente 1986.

Lámina 3.

1-3. *Polypodiaceoisporites? amazonensis* Silva-Caminha *et al.*, 2010.

4-8. *Polypodiaceoisporites? aff. pseudopteris* Jaramillo & Rueda, 2019.

9-10. *Polypodiaceoisorites pseudopsilatus* Lorente 1986.

11-14. *Polypodiaceoisorites? verrucatus* Rueda 2007.

15-18. *Polypodiisorites* aff. *speciosus* Sah, 1967.

Lámina 4.

1-3. *Polypodiisorites favus* Potonié, 1956

4-6. *Polypodiisorites* aff. *scabraproximatus* Silva-Caminha *et al.*, 2010.

7-9. *Polypodiisorites scabraproximatus* Silva-Caminha *et al.*, 2010.

10-12. *Polypodiisorites* sp. 1 Jaramillo and Dilcher 2001.

13-14. *Polypodiisorites timidus* D'Apolito *et al.*, 2019.

15-16. *Polypodiisorites usmensis* (Van der Hammen, 1956b) Khan and Martin, 1972.

17.18. *Punctatosporites latrubessei* D'apolito *et al.*, 2021.

Lámina 5.

1-3. *Striatriletes saccolomoides* Jaramillo *et al.*, 2011.

4-9. *Verrucatotriletes bullatus* Van Hoeken-Klinkenberg, 1964.

10-15. *Verrucatotriletes etayoi* Dueñas, 1980.

16-18. *Verrutriletes virueloides* Jaramillo *et al.*, 2007.

Lámina 6.

- 1-3. *Baculatisporites gemmatus* sp. nov. (Holotipo)
- 4-5. *Circulatisporis perfectus* sp. nov. (Holotipo)
- 6-9. *Concavissimisporites? magnaetayoi* sp. nov. (Holotipo)
- 10-11. *Echinatisporis pocuspinis* sp. nov. (Holotipo)
- 12-14. *Kuylisporites? cingulusingularis* sp. nov. (Holotipo)
15. *Polypodiisporites favensis* sp. nov. (Holotipo)
- 16-18. *Polypodiaceoisporites? cinguloetayoi* sp. nov. (Holotipo)

Lámina 7.

- 1-2. *Polypodiaceoisporites? fossuloverucatus* sp. nov. (Holotipo)
- 2-5. *Polypodiaceoisporites? pseudointerruptus* sp. nov. (Holotipo)
- 6-7. *Polypodiaceoisporites? verrufossuloides* sp. nov. (Holotipo)
- 8-9. *Striotriletes sutilinis* sp. nov. (Holotipo)
- 10-12. *Verrucatosporites bullatusimilaris* sp. nov. (Holotipo)
- 13-15. *Verrucircuitriletes perfectus* sp. nov. (Holotipo)
- 16-18. *Verrutriletes lacrimiformis* sp. nov. (Holotipo)

Lámina 8.

- 1-2. *Annutriporites iversenii* (Van der Hammen 1954) Gonzalez 1967.

3-5. *Bombacacidites araracuarensis* Hoorn, 1994b.

6-8. *Bombacacidites* aff. *muinaneorum* Hoorn, 1993.

9-12. *Bombacacidites muinaneorum* Hoorn, 1993.

13-15. *Bombacacidites nacimientoensis* (Anderson, 1960) Elsik, 1968.

16-17. *Cichoreacidites longispinosus* (Lorente 1986) Silva-Caminha et al 2010.

18. *Cichoreacidites* spp. Varios autores.

Lámina 9.

1-2. *Clavainaperturites microclavatus* Hoorn, 1994a.

3-5. *Clavatricolporites leticiae* Leidelmeyer 1966.

6-7. *Crassiectoapertites columbianus* (Dueñas, 1980) Lorente, 1986.

8-9. *Crotonoidaepollenites reticulatus* Silva-Caminha et al., 2010.

10-12. *Crototricolpites finitus* Silva-Caminha et al., 2010.

13-14. *Cyclusphaera scabrata* Jaramillo and Dilcher 2001.

15. *Echiperiporites akanthos* Van der Hammen and Wymstra 1964.

16-18. *Echimonocolpites protofranciscoi* Sarmiento 1992.

Lámina 10.

1-6. *Echiperiporites lophatus* Silva-Caminha et al., 2010.

7-9. *Echitriporites cricotriporatiformis* Jaramillo et al., 2010.

10-12. *Fenestrites spinosus* Van der Hammen 1956.

13-15. *Gnetaceaepollenites* aff. *clathratus* Jaramillo & Rueda 2019.

16. *Heterocolpites melastomicus* Jaramillo *et al.* 2014.

17-18. *Heterocolpites verrucosus* Hoorn 1993.

Lámina 11.

1-3. *Ladakhipollenites simplex* (Gonzalez 1967) Jaramillo and Dilcher 2001.

4-6. *Longapertites microfoveolatus* Jan du Chêne and Adegoke, 1978.

7-9. *Longapertites proxapertitoides proxapertitoides* Van der Hammen and Garcia 1966.

10-12. *Malvacipollis spinulosa* Frederiksen, 1983.

13-14. *Malvacipolloides maristellae* (Muller *et al.*, 1987) Silva-Caminha *et al.*, 2010.

15. *Margocolporites* sp. 1 Jaramillo and Dilcher, 2001.

16-18. *Margocolporites vanwijhei* Germeraad *et al.*, 1968.

Lámina 12.

1-3. *Mauritiidites franciscoi* var. *franciscoi* (Van der Hammen 1956) Van Hoeken Klinkenberg
1964

4-6. *Mauritiidites franciscoi* var. *minutus* Van der Hammen and García, 1966.

7-9. *Mauritiidites franciscoi* var. *pachyexinatus* Van der Hammen and García, 1966.

10-11. *Monoporopollenites annulatus* (Van der Hammen, 1954) Jaramillo and Dilcher, 2001.

- 12-13. *Parsonsidites multiporatus* Jaramillo *et al.* 2014.
- 14-15. *Perfotricolpites digitatus* González-Guzmán, 1967.
16. *Periretisyncolpites giganteus* Jaramillo & Rueda, 2019.
17. *Periretisyncolpites magnosagenatus* (van Hoeken-Klinkenberg 1964) Kieser and Jan du Chene 1979.
18. *Periretisyncolpites phosphaticus* Schrank 1987.

Lámina 13.

- 1-3. *Perisyncolporites pokornyi* Germeraad *et al.*, 1968.
- 4-5. *Podocarpidites* spp. Varios autores.
- 6-10. *Proxapertites minutihumbertoides* Jaramillo *et al.*, 2010.
- 11-12. *Proxapertites minutus* Dueñas 1980.
- 13-15. *Proxapertites tertiaria* Van der Hammen and García, 1966.
- 16-18. *Psilabrevitricolporites devriesii* (Lorente, 1986) Silva-Caminha *et al.*, 2010.

Lámina 14.

- 1-2. *Psilabrevitricolporites triangularis* (Van der Hammen and Wymstra 1964) Jaramillo and Dilcher 2001.
3. *Psilamonocolpites amazonicus* Hoorn, 1993.
- 4-5. *Psilamonocolpites grandis* (Van der Hammen 1954) Van der Hammen and Garcia 1966.

6-10. *Psilamonocolpites magnus* Jan du Chene *et al.*, 1978.

11-12. *Psilamonocolpites medius* (Van der Hammen 1956) Van der Hammen and Garcia 1966.

13-16. *Psilaperiporites minimus* Regali *et al.*, 1974.

17-18. *Psilatricolporites costatus* Dueñas 1980.

Lámina 15.

1-2. *Ranunculacidites operculatus* (Van der Hammen and Wymstra, 1964) Jaramillo and Dilcher, 2001.

3-6. *Retitriporites crotonicolumellatus* Jaramillo *et al.*, 2011.

7-9. *Retitriporites crotonicolumellatus* (Jaramillo *et al* 2010) D'Apolito *et al.*, 2021.

10-12. *Retistephanoporites crassiannulatus* Lorente 1986.

13-15. *Retitrescolpites magnus* (Gonzalez 1967) Jaramillo and Dilcher 2001.

16-18. *Retitricolpites (Foveotricolpites) simplex* González-Guzmán, 1967.

Lámina 16.

1-6. *Retitricolporites (Paleosantalaceaepites) kaarsii* Hoorn, 1993.

7-9. *Rhoipites guianensis* (Van der Hammen and Wymstra, 1964) Jaramillo and Dilcher, 2001.

10-11. *Scabratricolpites thomasi* Sarmiento 1992.

12-15. *Striatopollis catatumbus* (González-Guzmán, 1967) Takahashi and Jux, 1989.

16-18. *Striatricolporites digitatus* Jaramillo and Dilcher 2001.

Lámina 17.

1. *Zonocostites equatorialis* Silva-Caminha *et al.*, 2010.
- 2-3. *Zonocostites minor* Jaramillo and Dilcher 2001.
- 4-6. *Zonocostites ramonae* Germeraad *et al.*, 1968.
- 7-9. *Bombacacidites endocostatus* sp. nov. (Holotipo)
- 10-12. *Bombacacidites magnifica* sp. nov. (Holotipo)
- 13-16. *Bombacacidites simplicostus* sp. nov. (Holotipo)
- 17-18. *Foveomonocolpites brevicolpatus* sp. nov. (Holotipo)

Lámina 18.

- 1-3. *Foveobrevitricolporites microreticulatus* sp. nov. (Holotipo)
- 4-6. *Foveobrevitricolporites sutilensis* sp. nov. (Holotipo)
- 7-8. *Foveomonocolpites gracilis* sp. nov. (Holotipo)
- 9-12. *Foveotricolpites pontoperculata* sp. nov. (Holotipo)
- 13-15. *Foveotriporites motiloneorum* sp. nov. (Holotipo)
- 16-18. *Gemmatriporites trianguliformis* sp. nov. (Holotipo)

Lámina 19.

- 1-3. *Mauritiidites mammosum* sp. nov. (Holotipo)
4. *Retibrevitricolporites foveoretibolus* sp. nov. (Holotipo)
- 5-6. *Parsonsidites specularis* sp. nov. (Holotipo)
- 7-9. *Psilatricolporites supercostatus* sp. nov. (Holotipo)
10. *Polyadopollenites* sp.
- 11-12. *Proteacidites embudocostatoporus* sp. nov. (Holotipo)
- 13-15. *Proxapertites oblatensis* sp. nov. (Holotipo)
- 16-18. *Retimonocolpites magnascabrae* sp. nov. (Holotipo)

Lámina 20.

- 1-2. *Retiperiporites annulatus* sp. nov. (Holotipo)
- 3-4. *Retipollenites columellatus* sp. nov. (Holotipo)
- 5-6. *Retitricolporites lalongaporites* sp. nov. (Holotipo)
- 7-9. *Retiperisyncolpites foveolatus* sp. nov. (Holotipo)
- 10-12. *Retistephanocolporites* aff. *heterobrochatus* sp. nov. (Holotipo)
- 13-15. *Retistephanocolporites heterobrochatus* sp. nov. (Holotipo)
- 16-18. *Retistephanocolporites heterobrochatus* sp. nov. (Paratipo)

Lámina 21.

1. Carbón (palinorresto)

2-3. Cutículas vegetales (palinorresto)

4. Resina vegetal (palinorresto)

5-9. Esporas de hongos (palinomorfo fungi)

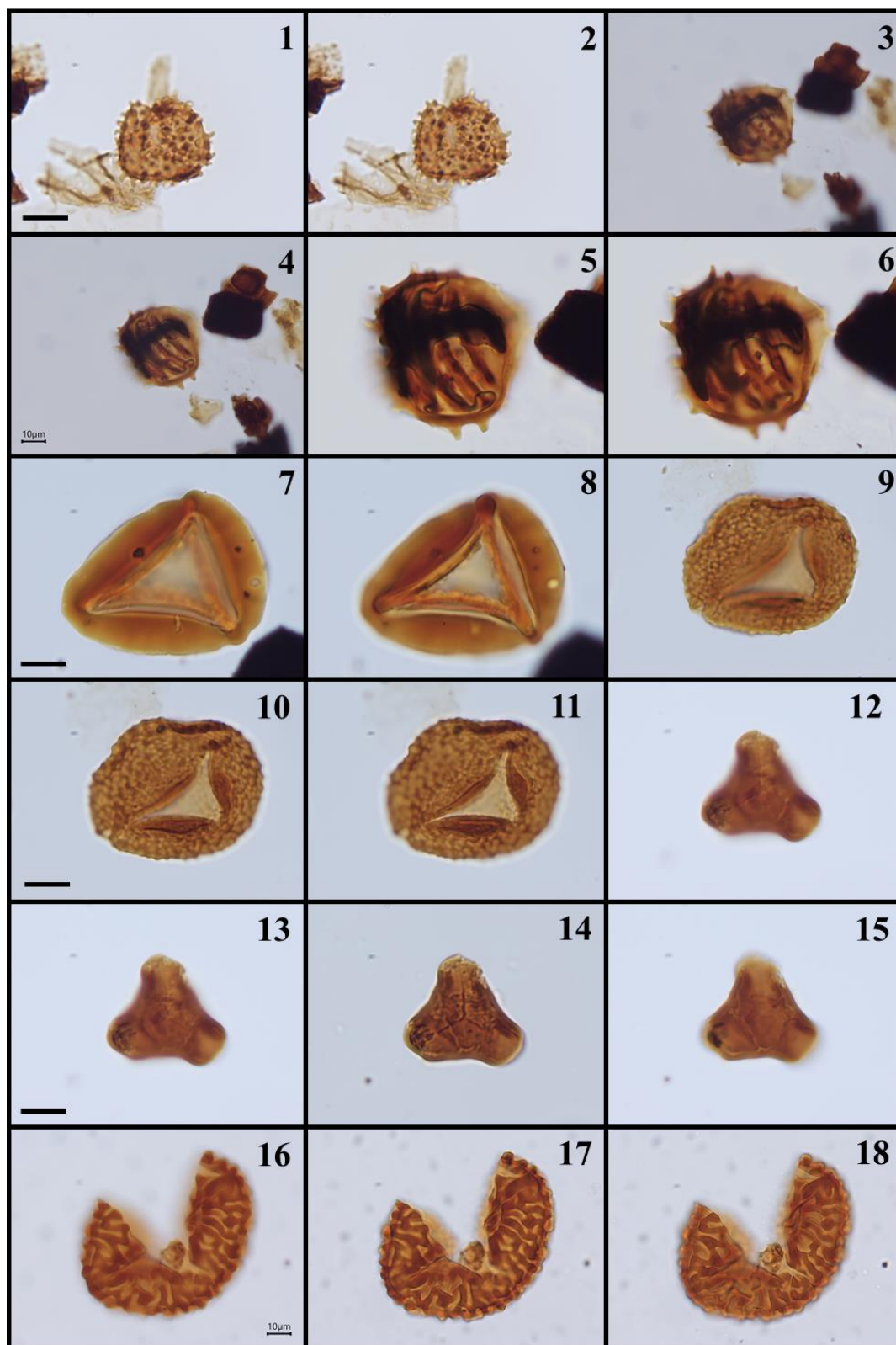
10-13. Quistes de dinoflagelado (palinomorfo marino)

14-15. Revestimientos de foraminíferos (palinomorfo marino)

16-17. Resto de Botryococcus (palinomorfo de agua dulce)

18. Resto de Pediatrum (palinomorfo de agua dulce)

Lámina 1.



Nota. En adelante, las barras más oscuras miden 5µm.

Lámina 2.

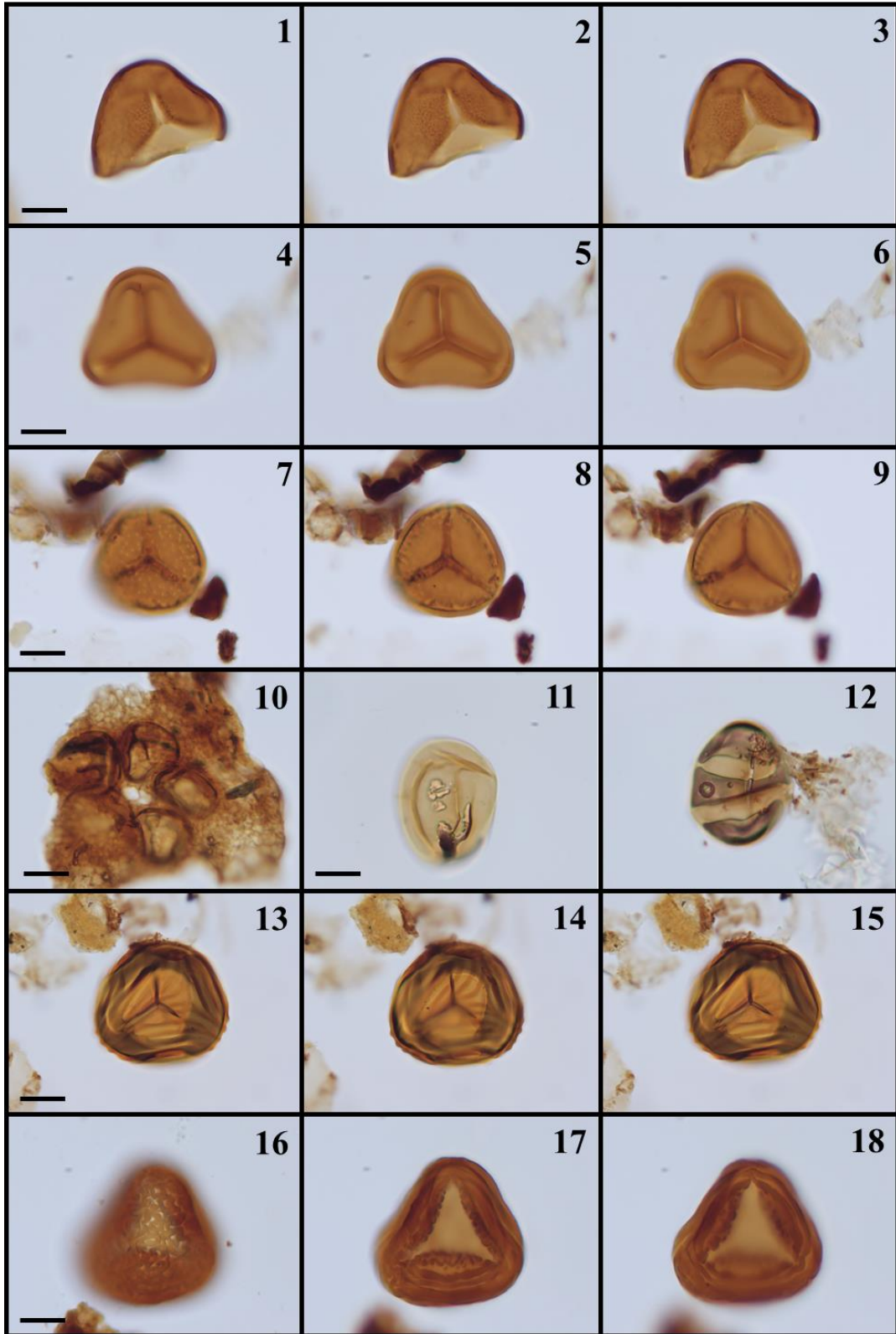


Lámina 3.

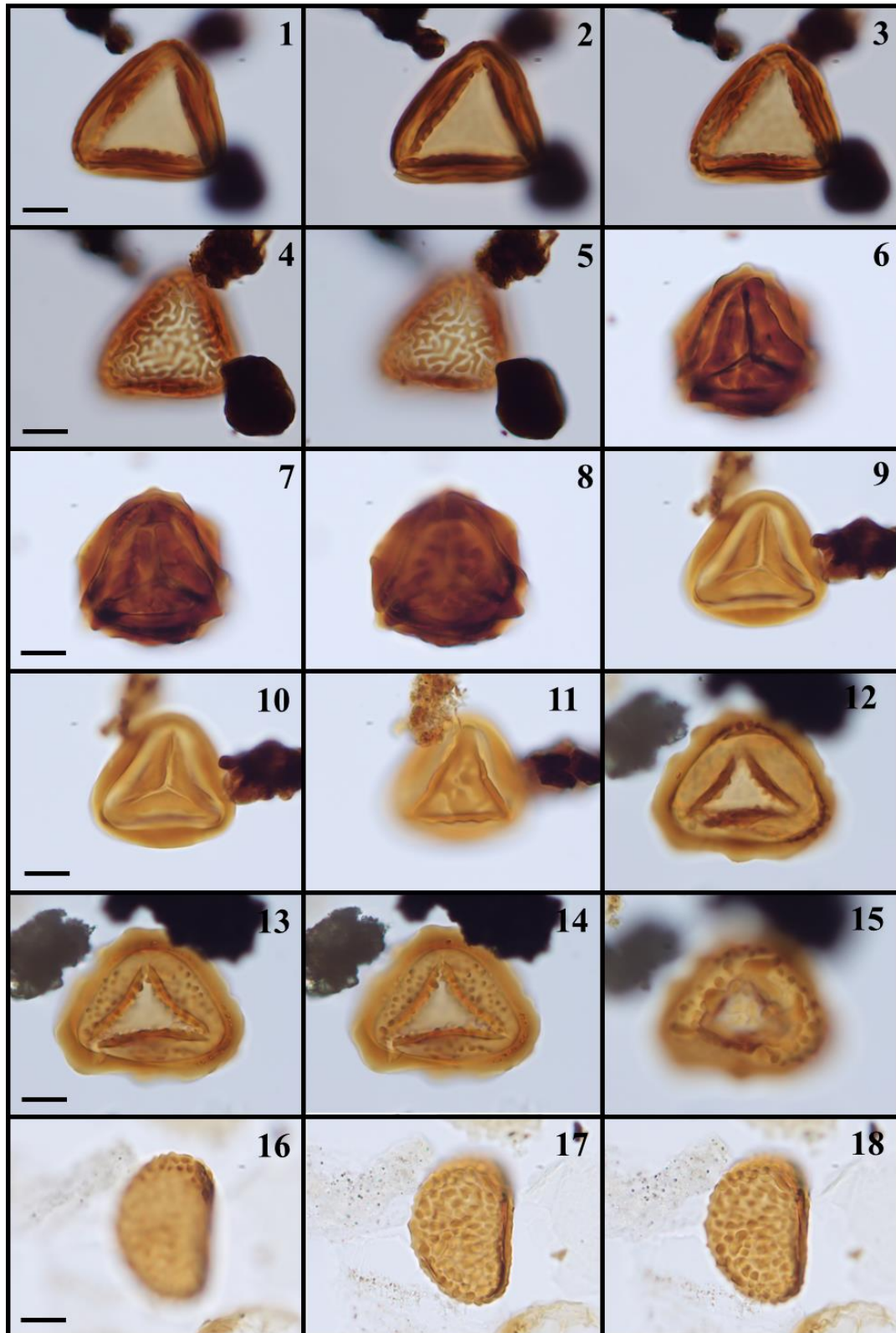


Lámina 4.

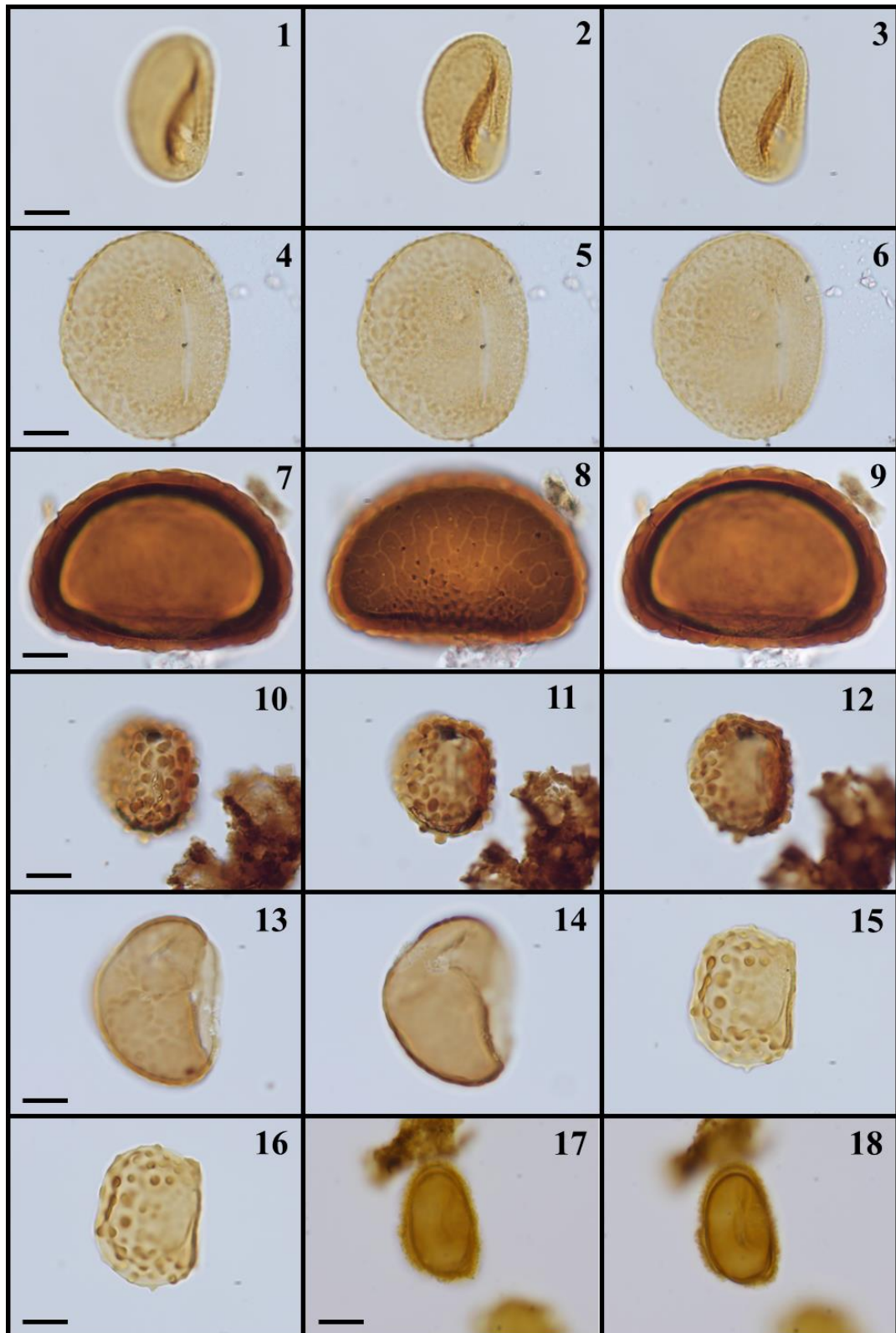


Lámina 5.

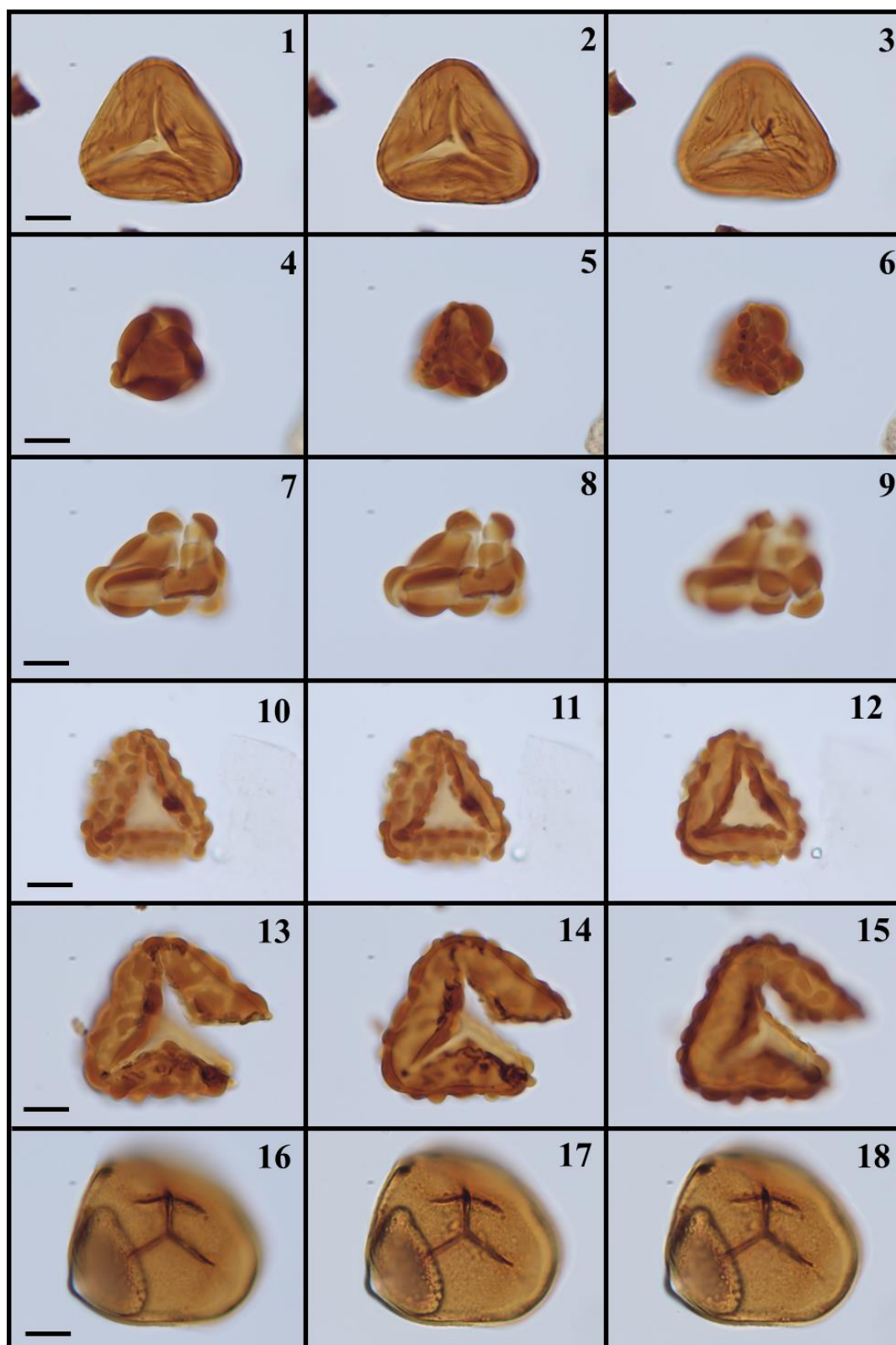


Lámina 6.

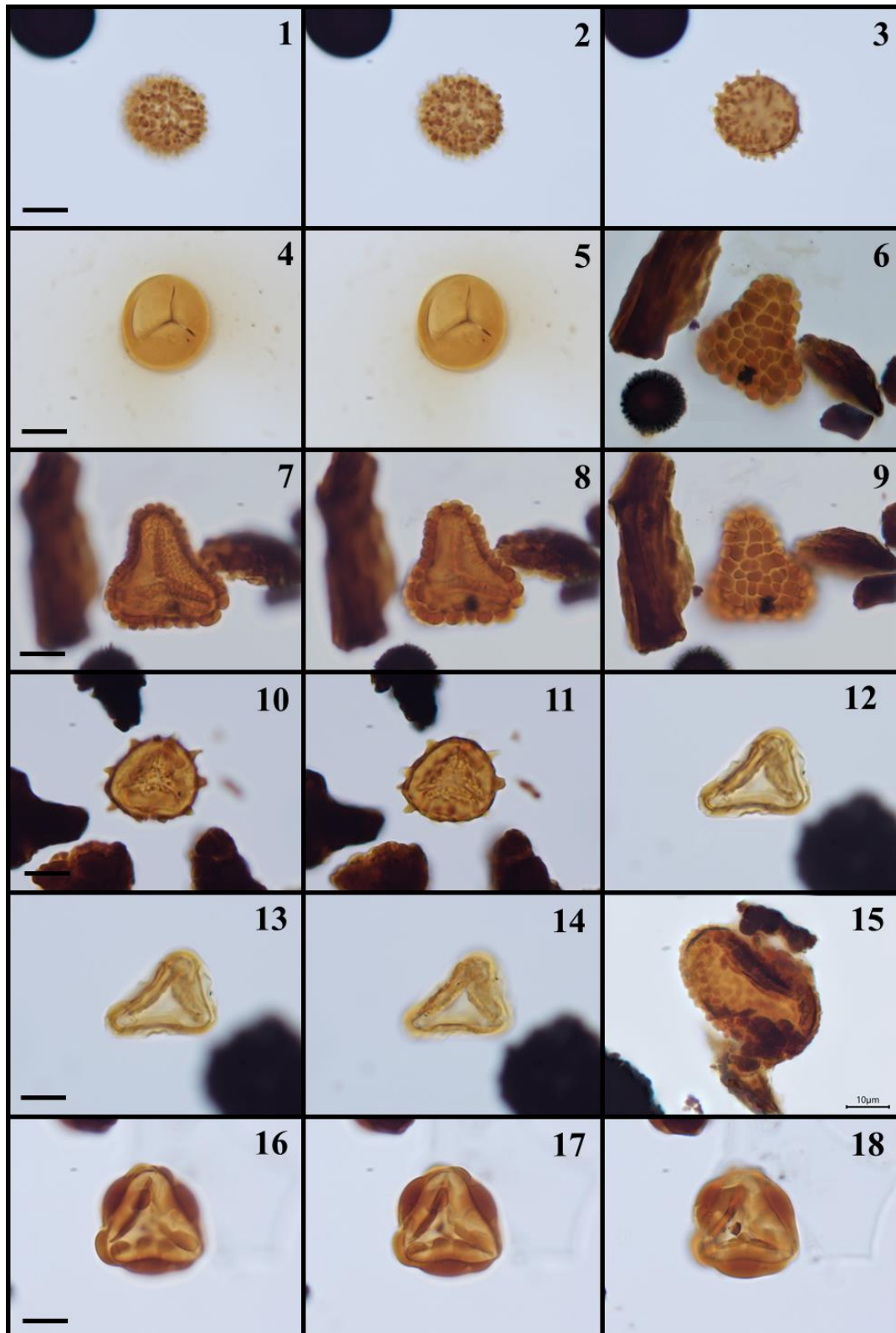


Lámina 7.

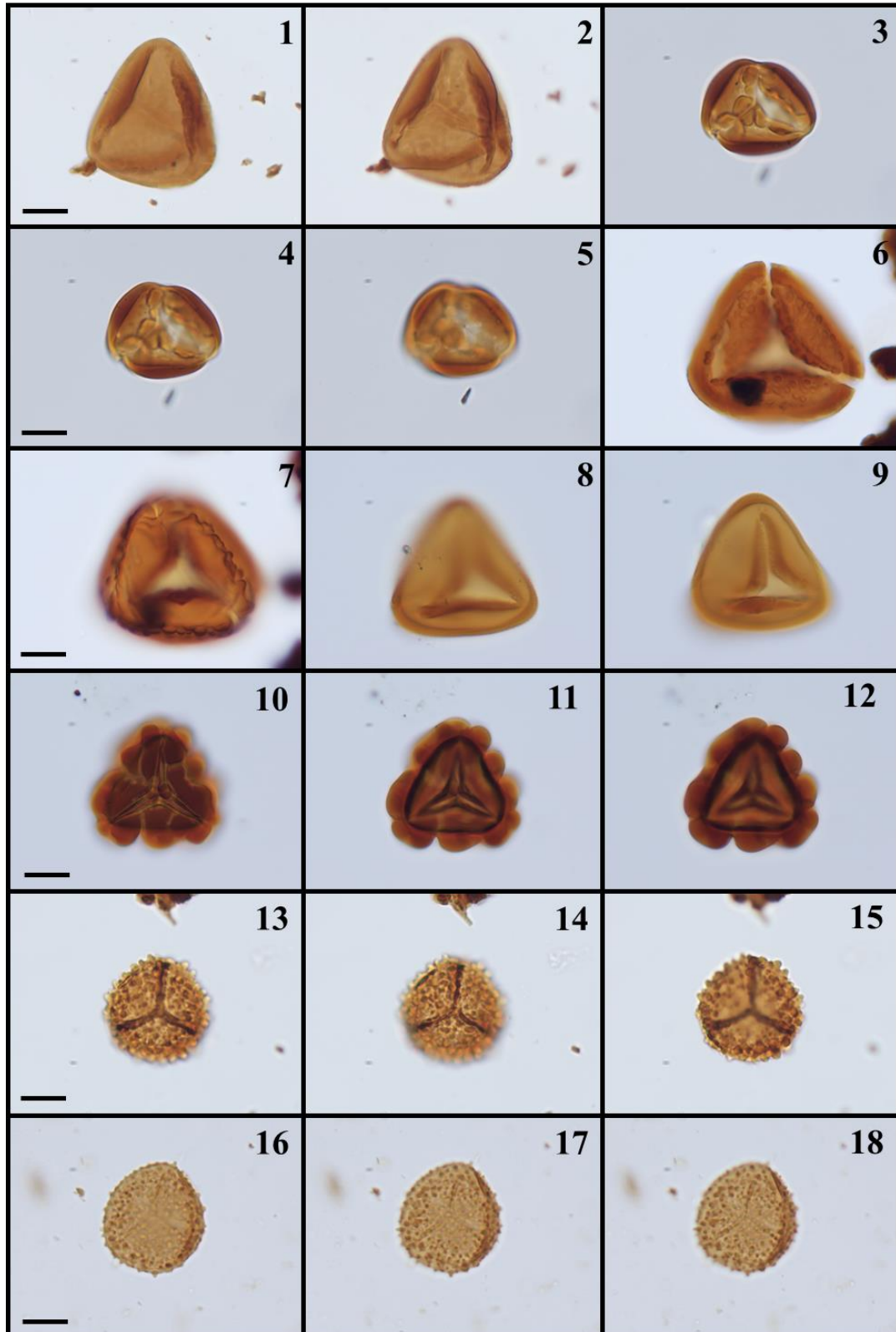


Lámina 8.

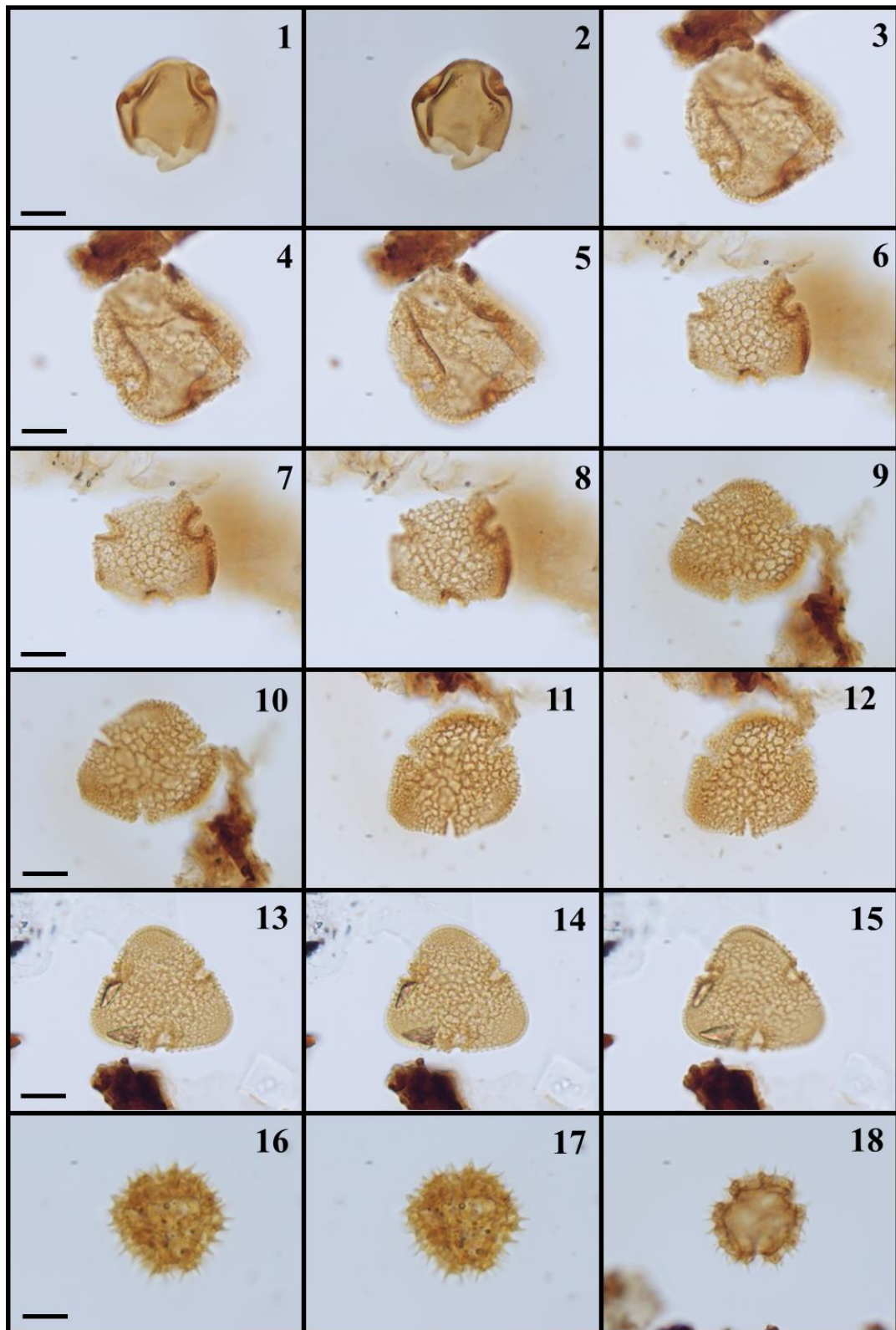


Lámina 9.

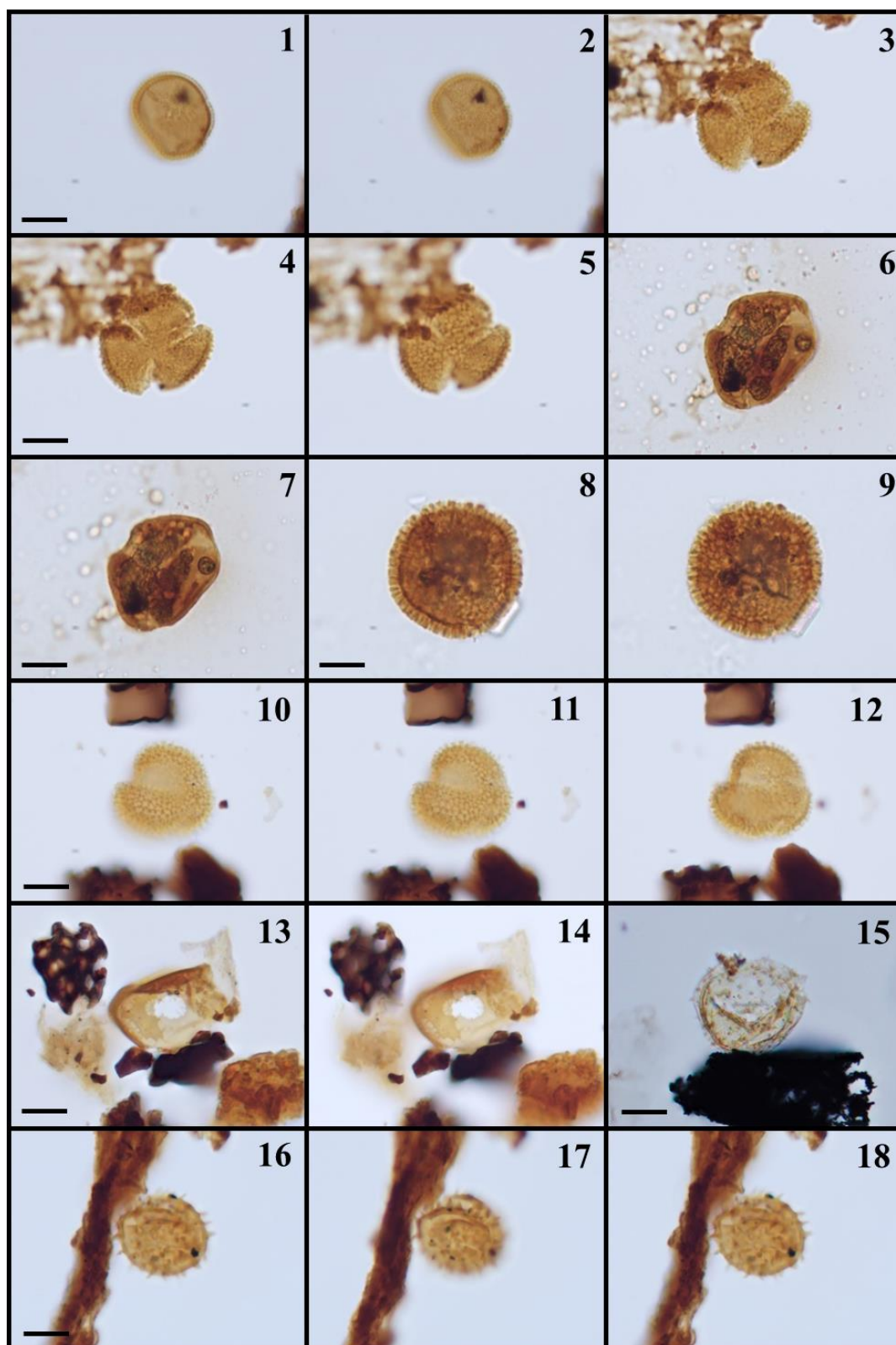


Lámina 10.

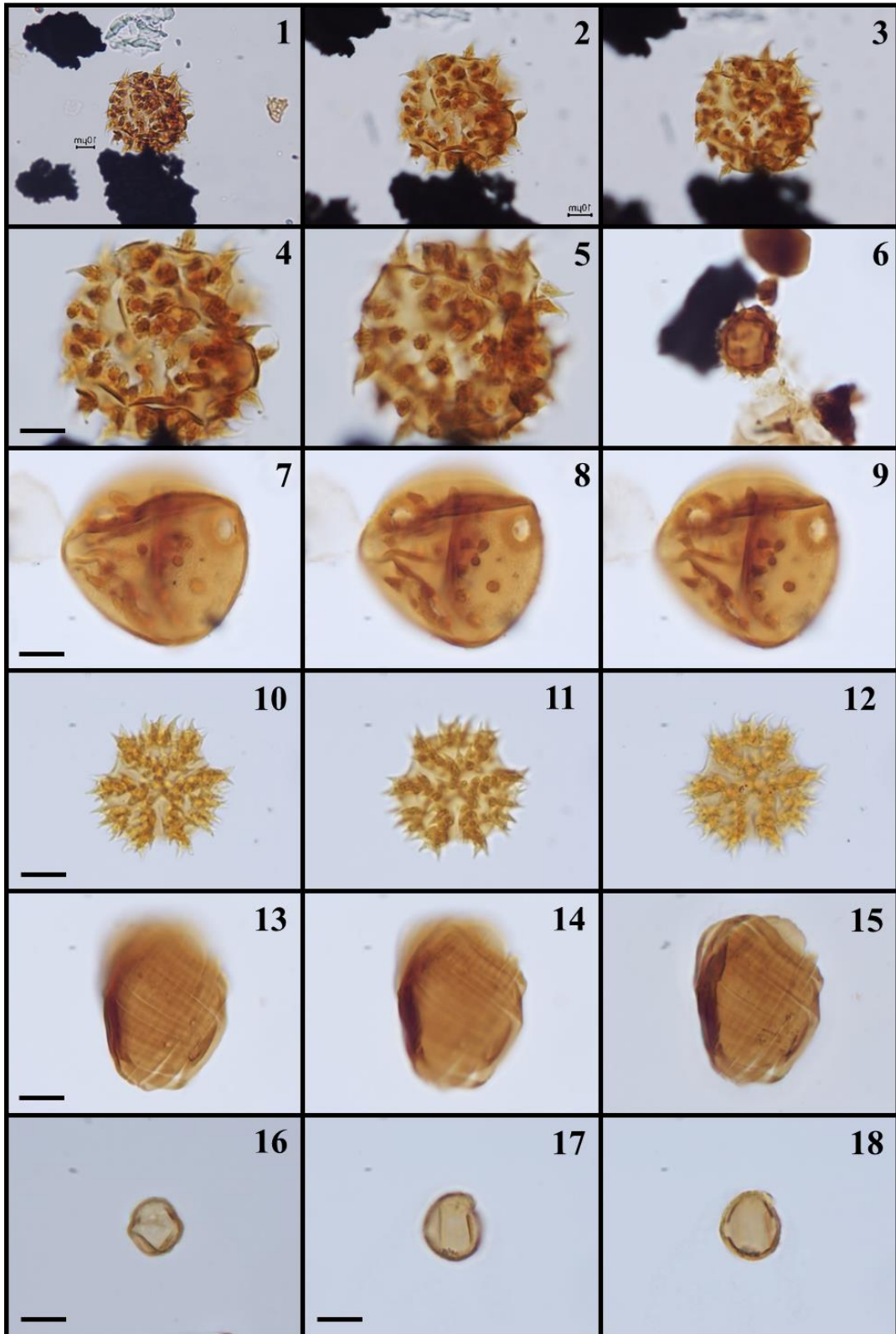


Lámina 11.

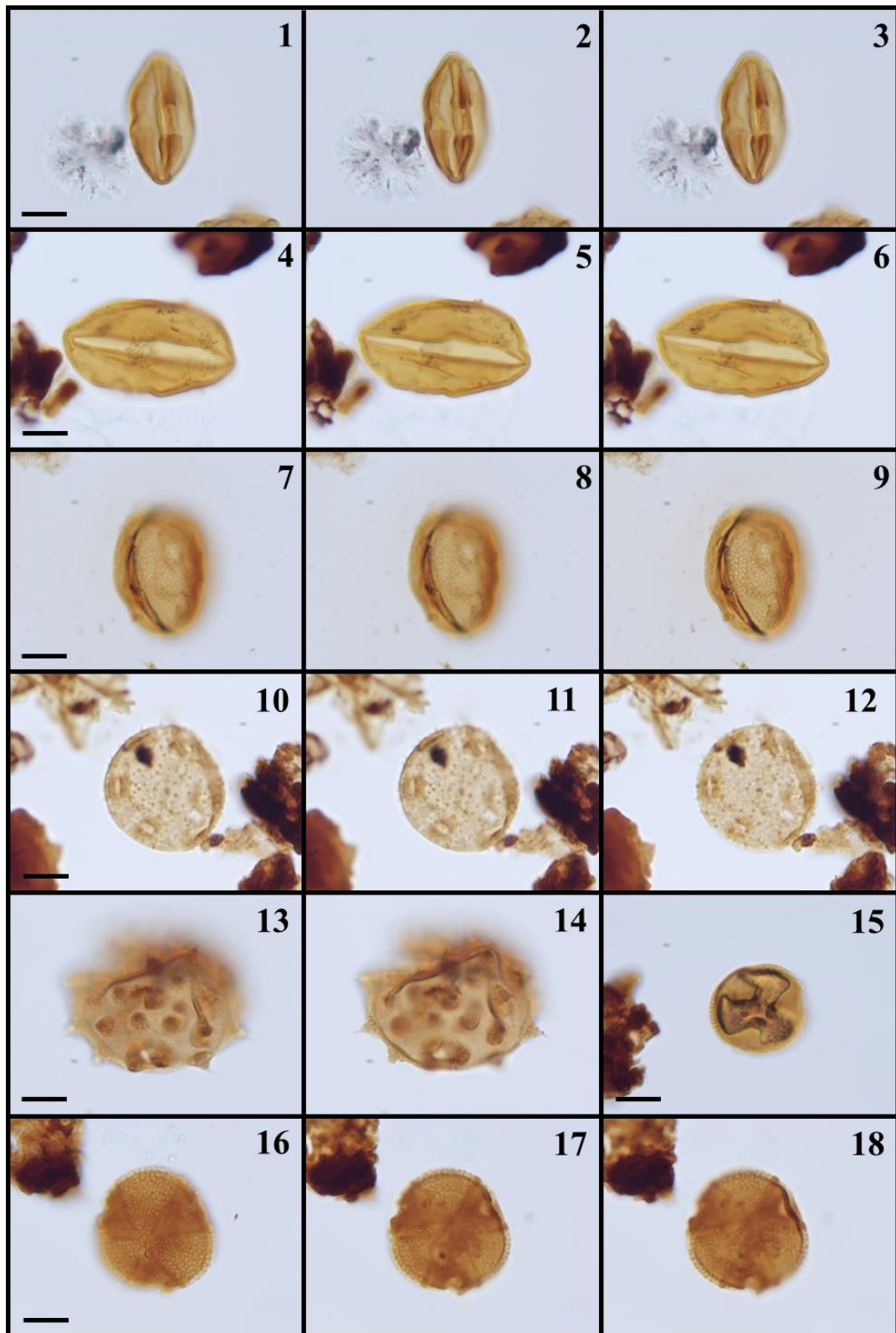


Lámina 12.

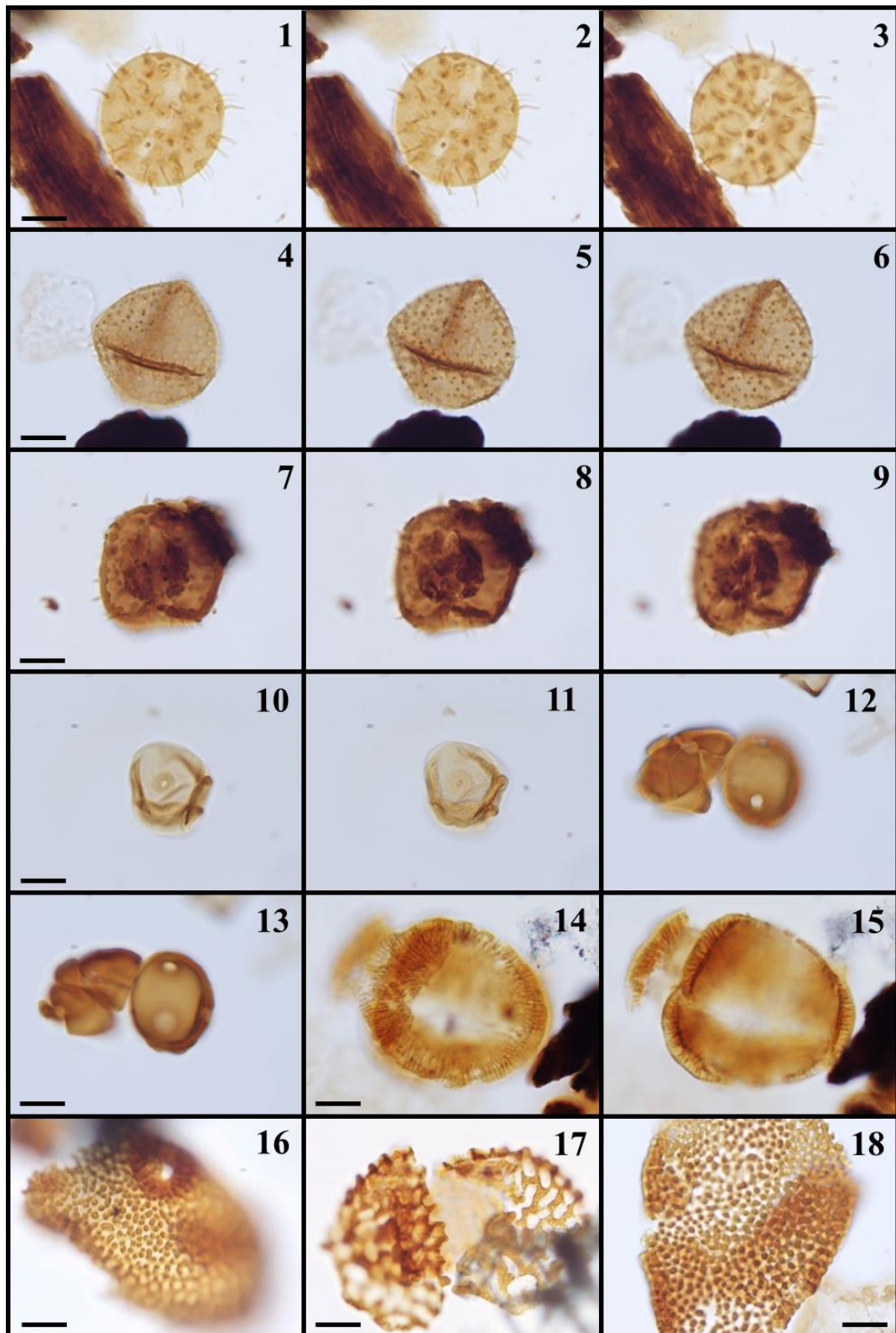


Lámina 13.

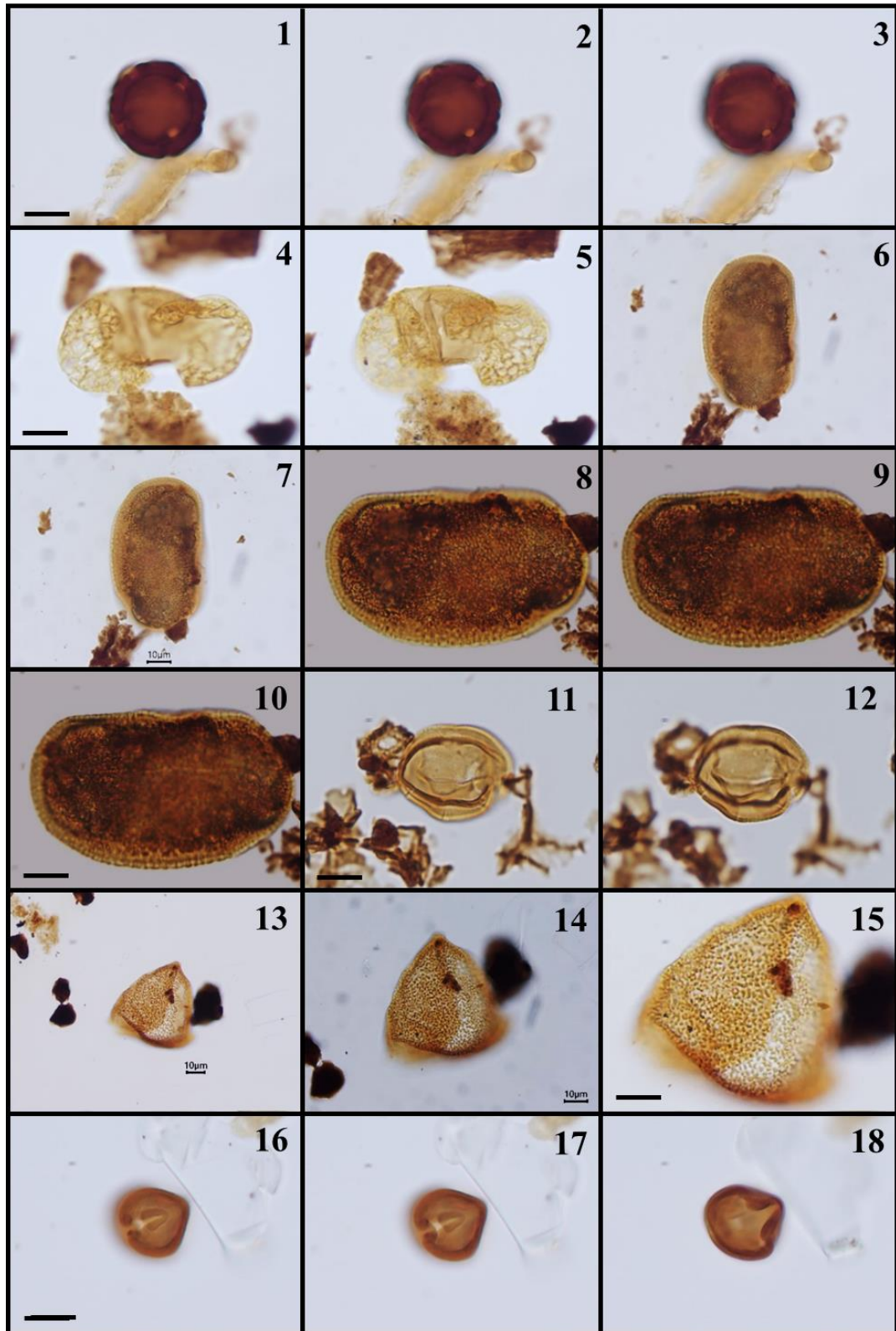


Lámina 14.

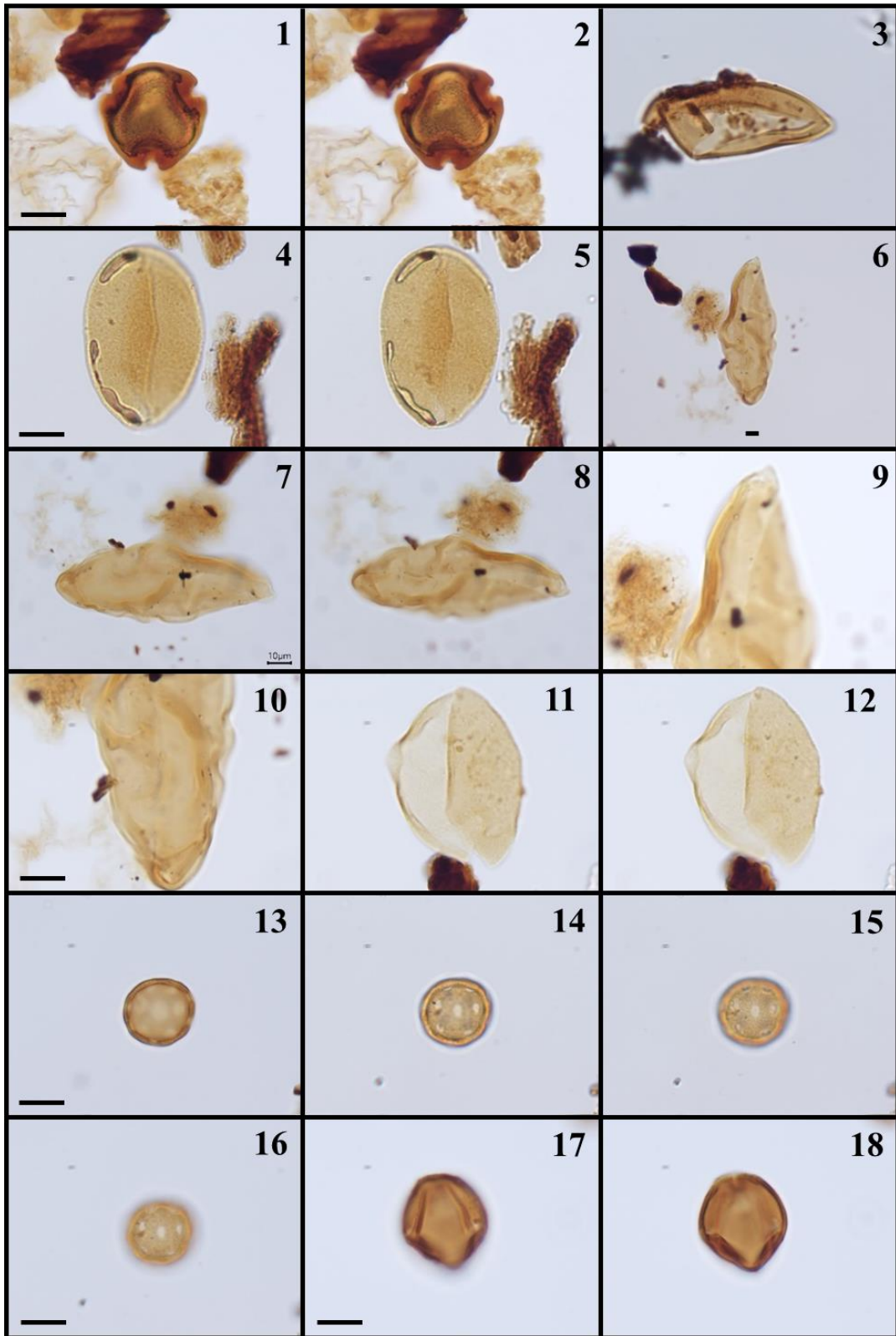


Lámina 15.

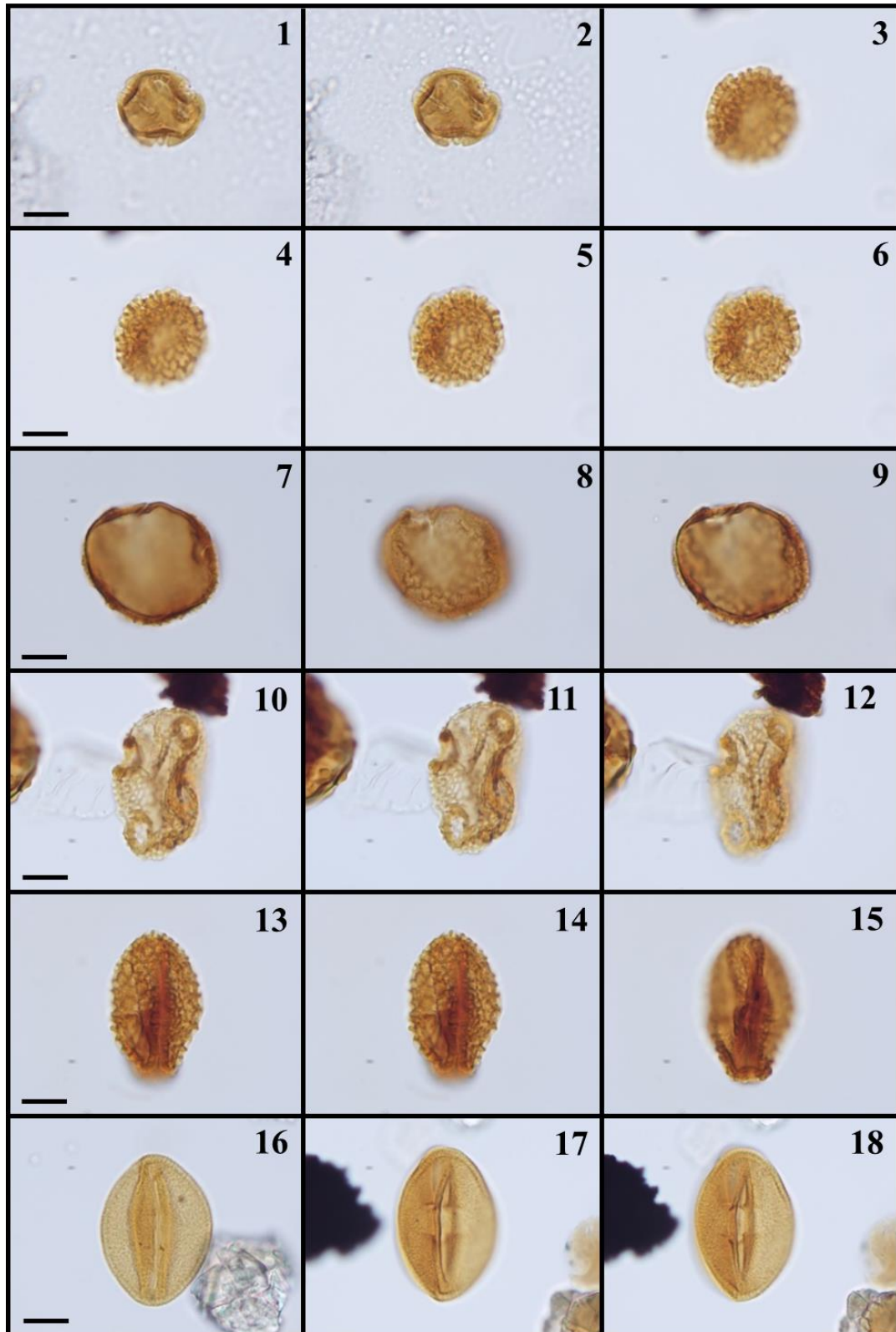


Lámina 16.

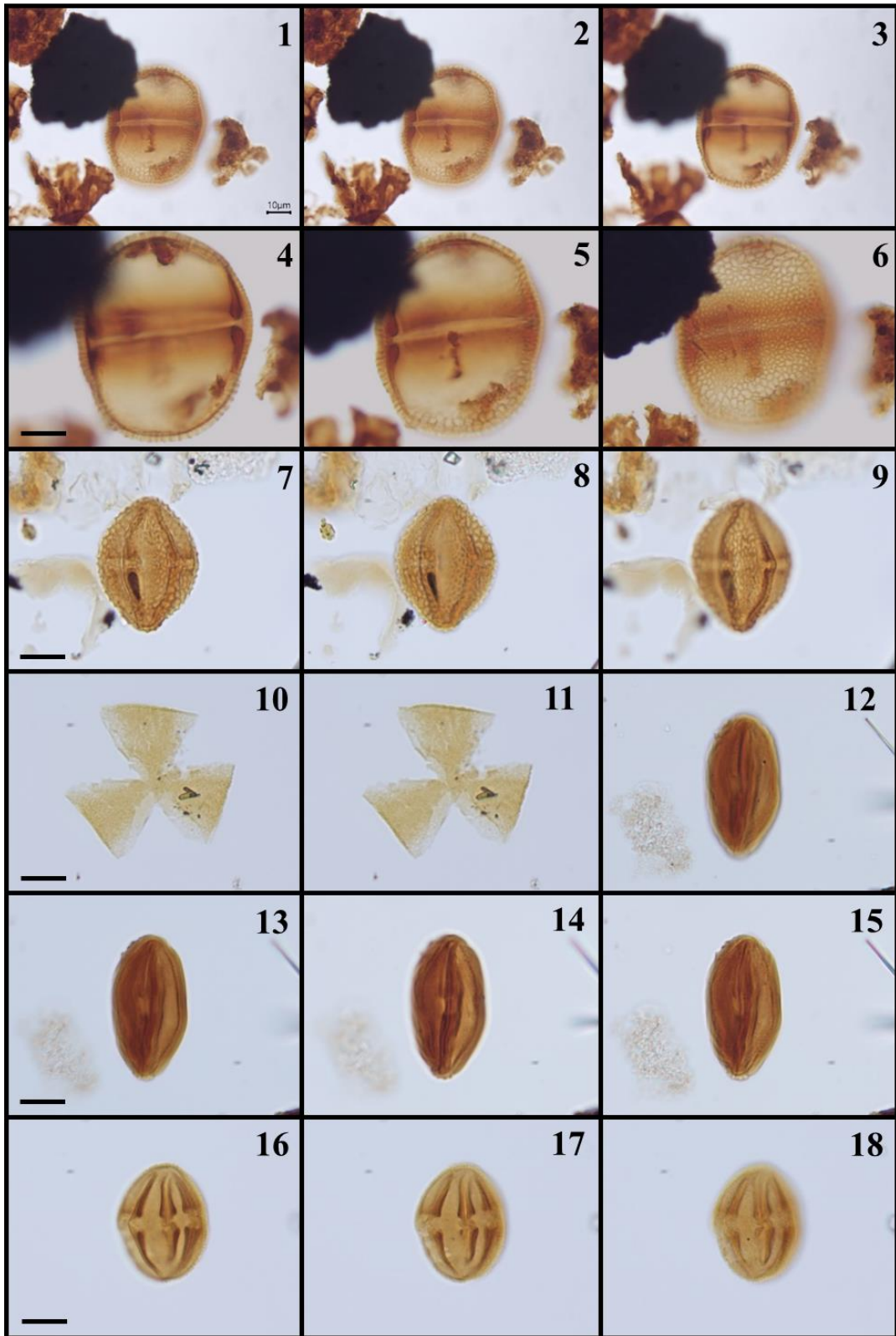


Lámina 17.

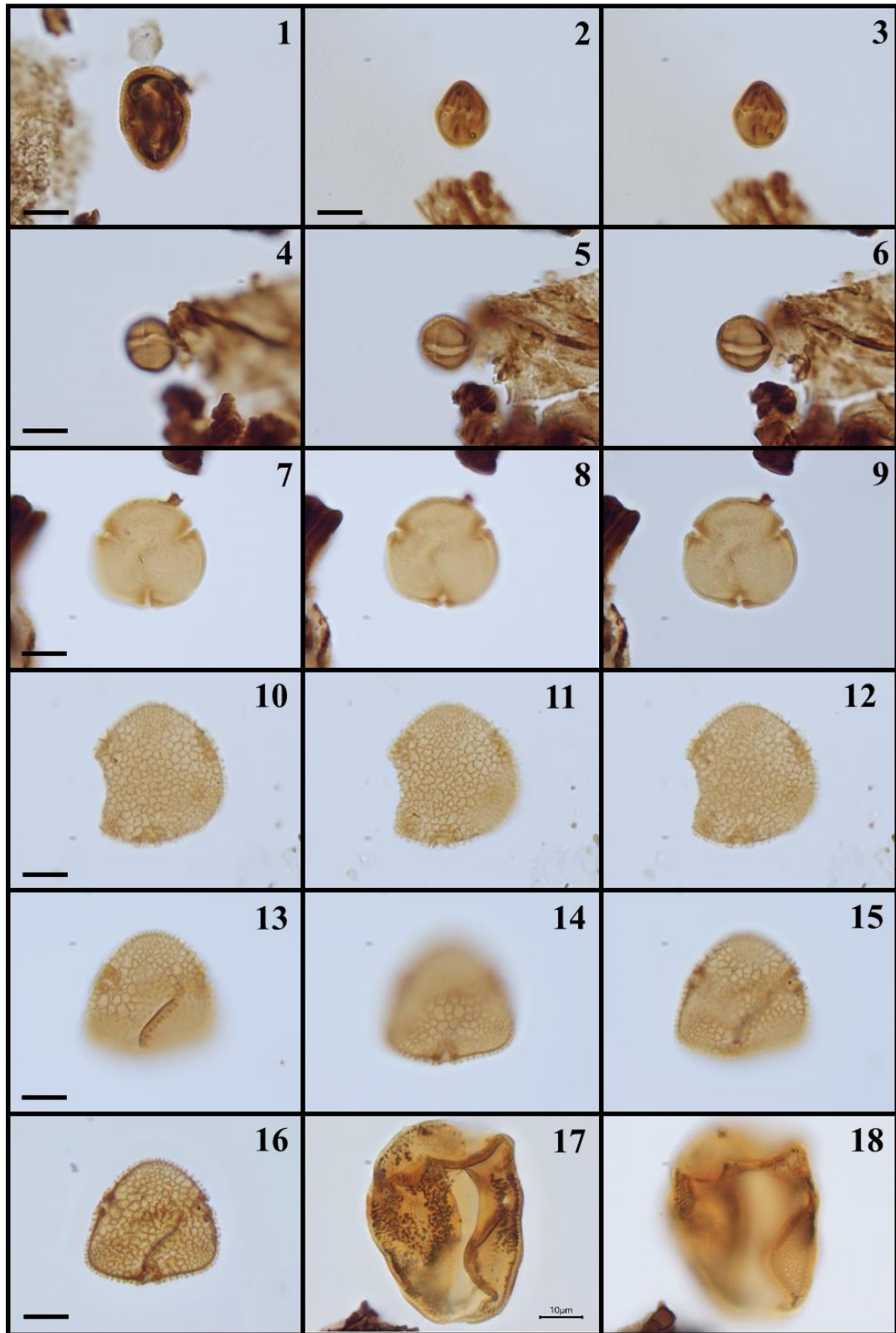


Lámina 18.

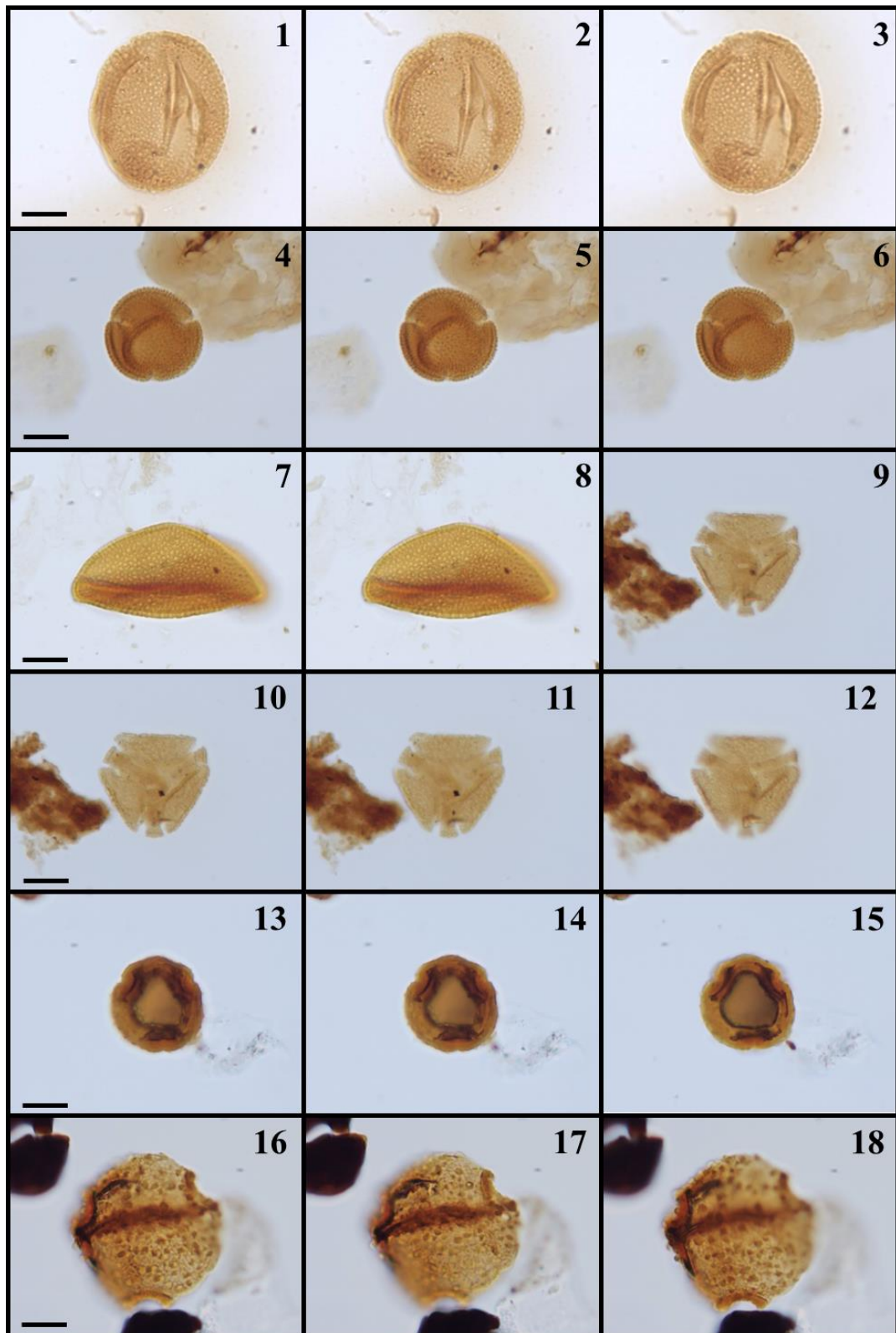


Lámina 19.

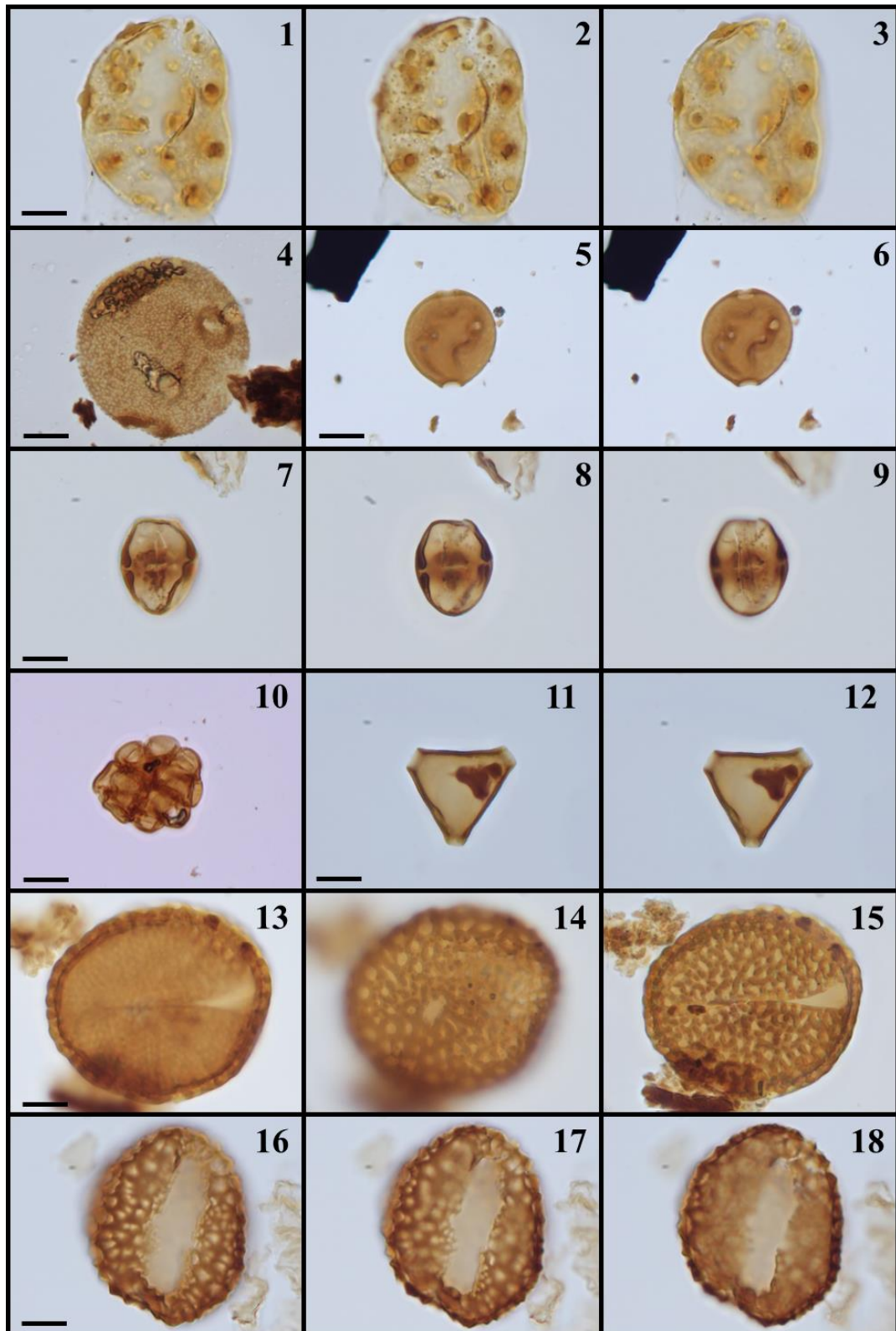


Lámina 20.

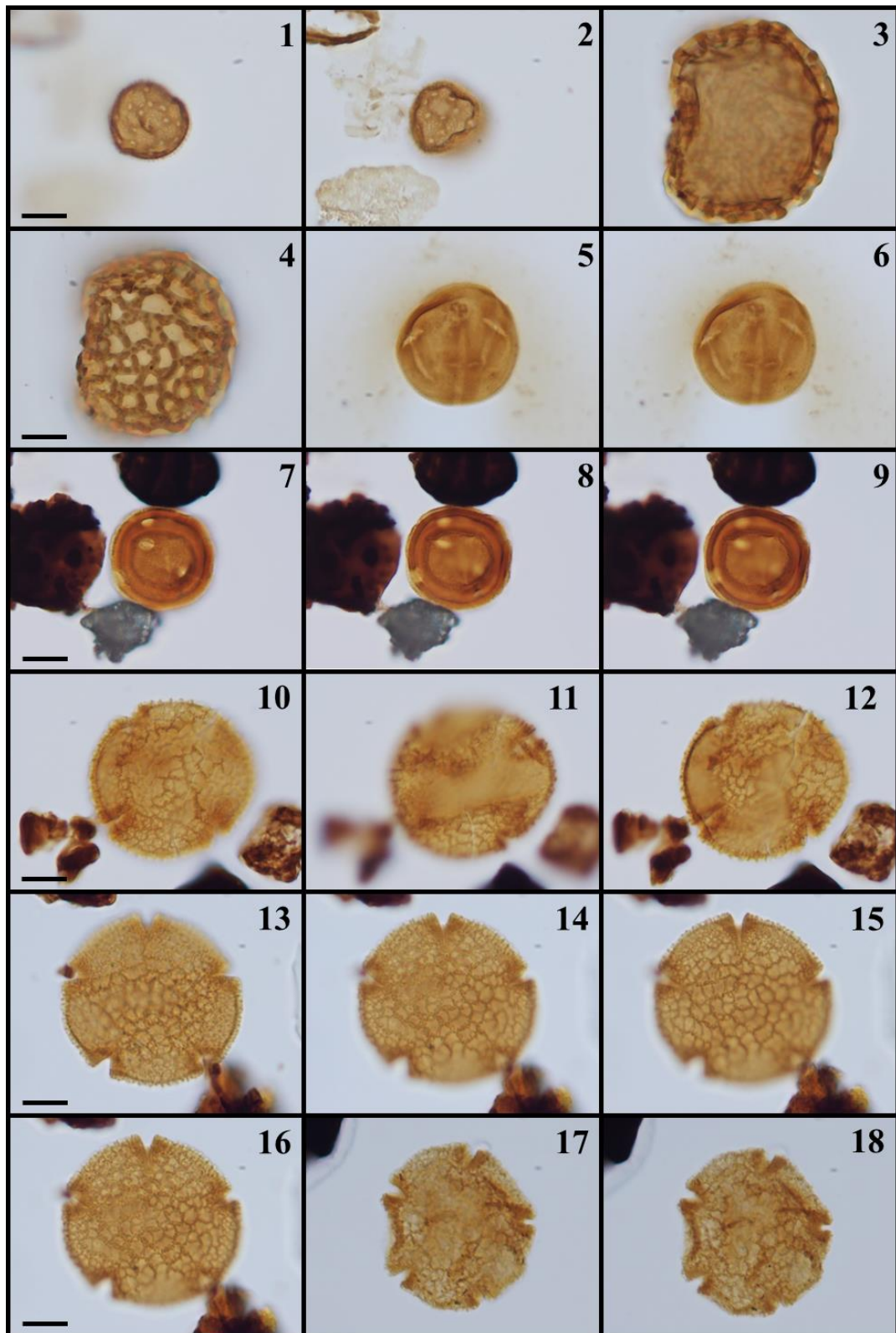
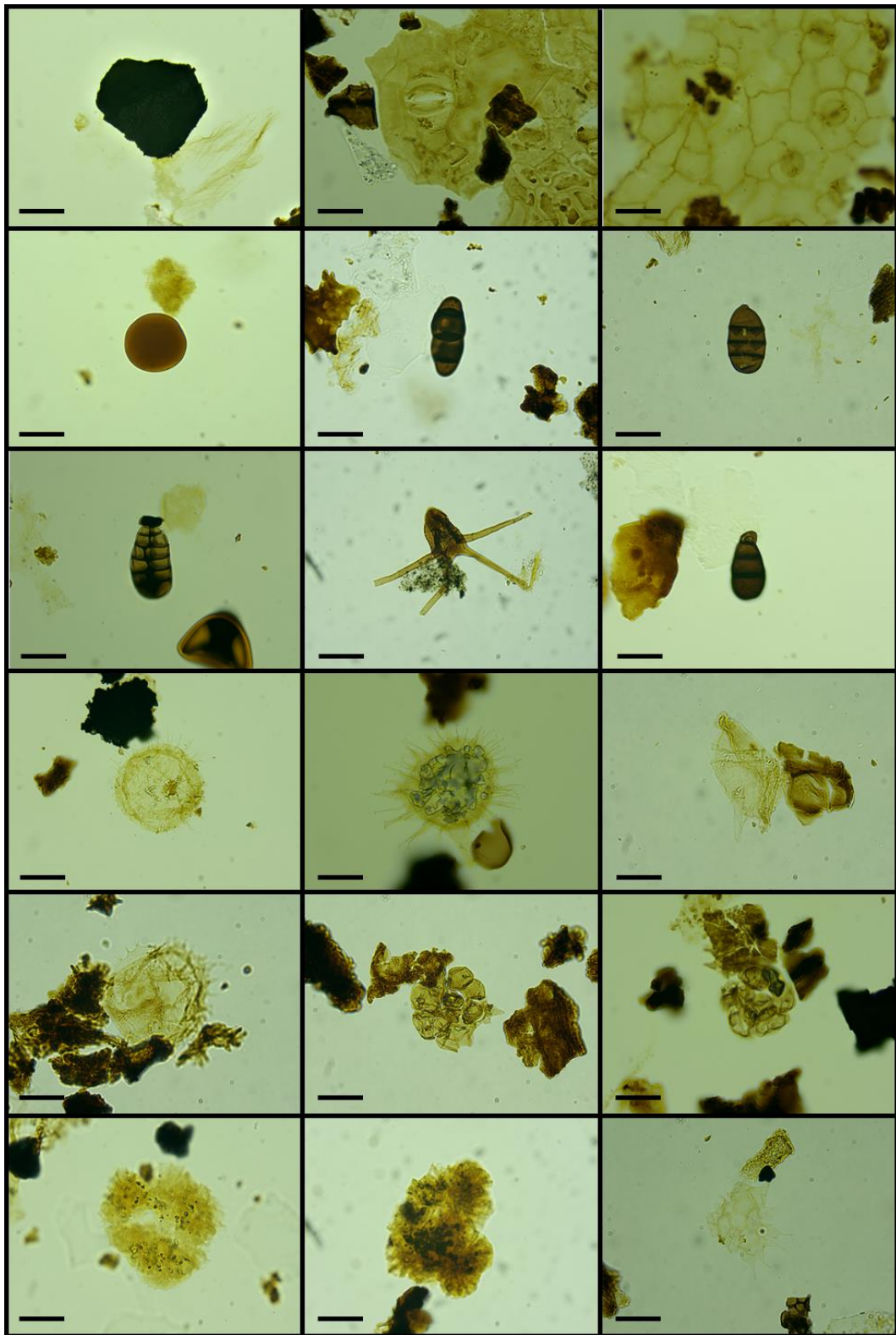


Lámina 21.



Anexo B: Tablas de significancia.**Tabla 6.***Significancia de las muestras por índice de Rarefacción y Chao1.*

Rarefacción	A1	A2	B
A1	-	0.9225	0.08752
A2	0.9225	-	0.04261*
B	0.08752	0.04261*	-
Chao-1	A1	A2	B
A1	-	0.7456	0.3966
A2	0.7456	-	0.5087
B	0.3966	0.5087	-

Significancia: ()0.05***Tabla 7.***Significancia de las litologías por índice de Rarefacción y Chao1.*

Rarefacción	Limolita	Lignito	Arenisca
Limolita	-	0.859	0.6746
Lignito	0.859	-	0.6325
Arenisca	0.6746	0.6325	-
Chao-1	A1	A2	B
A1	-	0.7456	0.3966
A2	0.7456	-	0.5087
B	0.3966	0.5087	-

Tabla 8.*Significancia entre grupos por hábitos ecológicos.*

Hábito	A1 VS A2	A1 VS B	A2 VS B
Helecho	0.97015	0.01493 *	0.1244
Marino	0.004975 **	0.05473 .	0.5174
Palma	0.298508	0.14925	0.5821
Árbol	0.666668	0.41294	0.403
Hierba	0.537314	0.82587	1
Agua.fresca	0.288558	0.72139	0.791
Liana	0.184081	1	0.2388

*Significancia: (**)0.01 (*)0.05 (.) 0.1*

Tabla 9.

Significancia entre grupos por familias (las abreviaturas de las familias se forman con las tres primeras letras de su nombre).

A1 VS A2		A1 VS B		A2 VS B	
Familia	<i>p</i>	Familia	<i>p</i>	Familia	<i>p</i>
Pol_	0.98507	Pol_	0.03980 *	Pol_	0.08955 .
Are	0.05970 .	Mau	0.04478 *	Mau	0.06468 .
Eup	0.36318	Are	0.06965 .	Poa	0.52736
Poa	0.44279	Eup	0.72637	Eup	0.65672
Mau	0.9204	Poa	0.85075	Are	0.98507
Pte_	0.03483 *	Pte_	0.1592	Pod	0.43781
Sav_	0.56716	Pod	0.59701	Sav_	0.60199
Pod	0.68159	Pic	0.53731	Mal	0.21891
Pic	0.22388	Sav_	0.72637	Chl	0.53234
Bom	0.07463 .	Bom	0.54726	Bom	0.93035
Mal	0.21393	Rhi	0.08458 .	Pte_	1
Chl	0.34826	Mlp	0.61194	Pic	0.83582
Rhi	0.03483 *	Mal	1	Mlp	0.78109
Mlp	0.13433	Ann	0.34826	Cya_	0.34826
Ann	0.00995 **	Chl	0.87562	Fab	0.93035
Fab	0.1393	Fab	0.27363	Rhi	0.9801
Cya_	0.35821	Adi_	0.66667	Ann	0.69154
Adi_	0.19403	Cya_	0.98507	Adi_	0.84577

(-) Helechos; Significancia: (**)0.01 (*)0.05 (.) 0.1

Tabla 10.

Significancia entre grupos por entornos.

Ambiente	A1 VS A2	A1 VS B	A2 VS B
Terrestre	0.5423	0.01493 *	0.5323
Mar.Man	0.0199 *	0.02985 *	0.5473
Mixto	0.6418	0.60697	0.5124
Inundable	0.4726	0.39303	0.995

Significancia: (**)0.01 (*)0.05 (.) 0.1

Anexo C: Base de datos virtual con las abundancias y conteos de palinomorfos.

