

Revisión de la primera palinoflora carbonífera descripta para la Argentina

Pedro Raúl GUTIÉRREZ^{1*} & Bárbara CARIGLINO¹

¹Museo Argentino de Ciencias Naturales ‘B. Rivadavia’-CONICET, Sección Paleopalinología, División Paleobotánica, Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina.

*Autor corresponsal, pedroraulgutierrez@gmail.com

Resumen: La revisión de la primera palinoflora carbonífera de la Argentina, proveniente de la Mina Río Tambillos (miembro superior de la Formación Agua Colorada) permitió identificar 84 especies de palinomorfos, que incluye esporas triletes (60 especies) y monoletes (2), granos de polen monosacados (15) y bisacados (1), palinomorfos de algas (4) y esporas de hongos (2). Se proponen las combinaciones *Punctatisporites opacus* (Menéndez, 1965) nov. comb., *Densoisporites brevigranulatus* (Menéndez, 1965) nov. comb. y *Coptospora famatinensis* (Menéndez, 1965) nov. comb.; y la enmienda de las diagnós de *Calamospora smileyana* Menéndez, 1965 y *Leiotriletes clarus* Menéndez, 1965. Adicionalmente, se ilustra la megaflore asociada a esta palinoflora que incluye *Nothorhacopteris argentinica*, *Cordaicarpus* sp. cf. *C. cesariae*, y tallos de esfenofitas indeterminadas. Se confirma la correlación de esta palinoflora con la Sub-biozona B (Bashkiriano tardío-Moscoviano temprano), de la Biozona *Raistrickia densa-Convolutispora muriornata*; también la pertenencia de la megaflore asociada a la Biozona *Nothorhacopteris argentinica-Botrychiopsis weissiana-Ginkgophyllum diazii*. Estos niveles fosilíferos se habrían depositado en un sistema fluvial con amplias planicies de inundación, donde se habría desarrollado una paleocomunidad vegetal de hábito herbáceo compuesta de helechos, progimnospermas, pteridospermas, esfenofitas y licófitas, con requerimientos hidro-higrófilos a higró-mesófilos en las periferias de las pantanos y lagos instalados en las planicies de inundación. Por su parte, en los sectores más altos de estas planicies y en las zonas altas aledañas, se habrían desarrollado comunidades con requerimientos mesófilos de porte subherbáceo a arbóreo, integrada por coníferas y cordaitales.

Palabras clave: Palinología, Paleobotánica, Biostratigrafía, Pennsylvaniano, Formación Agua Colorada, Argentina.

Review of the first carboniferous palynoflora described for Argentina.

Abstract: The revision of the first Carboniferous palynoflora of Argentina, from the Río Tambillos Mine (upper member of the Agua Colorada Formation), allowed the identification of 84 species of palynomorphs, including trilete (60 species) and monolet (2) spores, monosaccate (15) and bisaccate (1) pollen grains, algal palynomorphs (4), and fungal spores (2). The combinations *Punctatisporites opacus* (Menéndez, 1965) nov. comb., *Densoisporites brevigranulatus* (Menéndez, 1965) nov. comb., and *Coptospora famatinensis* (Menéndez, 1965) nov. comb. are proposed, together with the amendment of the diagnoses of *Calamospora smileyana* Menéndez, 1965 and *Leiotriletes clarus* Menéndez, 1965. Additionally, we illustrate the associated megaflore recovered from the same unit, which includes *Nothorhacopteris argentinica*, *Cordaicarpus* sp. cf. *C. cesariae*, and stems of indeterminate sphenophytes. The correlation of this palynoflora with Sub-biozone B (late Bashkirian-early Moscovian), of the *Raistrickia densa-Convolutispora muriornata* Biozone is confirmed; also, the belonging of the megaflore to the *Nothorhacopteris argentinica-Botrychiopsis weissiana-Ginkgophyllum diazii* Biozone. These fossiliferous layers would have been deposited in a fluvial system with extensive floodplains, where a herbaceous plant paleocommunity consisting of ferns, progymnosperms, pteridosperms, sphenophytes, and lycophytes with hydro-hygrophilous to hygro-mesophilous requirements grew on the peripheries of the swamps and lakes located on the floodplains. Meanwhile, in the higher areas of these plains and the surrounding highlands, conifers and cordaitalean trees ranging from subherbaceous to arboreal forms, with mesophilic requirements, developed.

Key words: Palynology, Paleobotany, Biostratigraphy, Pennsylvanian, Agua Colorada Formation, Argentina.

DOI 10.22179/REVMACN.28.952

Recibido 2026-03-19 - Aceptado 2026-06-01

INTRODUCCIÓN

En la vertiente occidental de la Sierra del Famatina (provincia de La Rioja), al oeste del Cerro Cachiuyo en el paraje conocido como Puesto Las Pircas (=Río Tambillos) (Fig. 1), aflora la Formación Agua Colorada (Turner, 1960, 1967), que comprende un paquete sedimentario de 800 m de espesor, cuyos estratos muestran un rumbo aproximadamente N-S, y buzan hacia el oeste entre 30° y 35° (Gutiérrez, 1988). En la parte superior de esta secuencia se destaca la presencia de areniscas de grano fino a mediano, de colores gris blanquecino con intercalaciones de carbones, el más potente es conocida como “Mina Río Tambillos” (Borrello, 1956; Fauqué & Caminos, 2006; Candiani *et al.*, 2022), también referida como “Mina Las Pircas” (Turner, 1964; Fauqué & Caminos, 2006), “Quebrada del Carbón” (Menéndez, 1965) y “mina Las Pirquitas” (Fauqué & Caminos, 2006) (28°53'55" S; 67°57'19" O). Según Borrello (1956), el manto de carbón aflora entre las quebradas de Leiva al norte, y de Las Piedras Blancas al sur (Fig. 1C), con un espesor variable entre 0,60 y 1,60 m, siendo el principal afloramiento el de Las Piedras Blancas. Este constituye el principal yacimiento de carbón de la provincia de La Rioja. Para mayor detalle de este yacimiento consultar a Borrello (1956, pp. 95–101, figs. 23, 24), Fauqué & Caminos (2006, pp. 119, 120), Candiani *et al.* (2011, pp. 141, 142; fig. 54) y Limarino *et al.* (2020, p. 10).

La Mina Río Tambillos ha brindado restos de una megaflores, que según Turner (1964, p. 37) fueron colectadas por el Dr. H. Harrington. De niveles inmediatamente por encima de los carbones, caracterizados como esquistos arcilloso-carbonosos, compactos y negros, provienen abundantes improntas de plantas fósiles. Estos ejemplares fueron depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales e inventariadas por el Dr. A.E. Riggi en 1939, jefe de la División de Geología. Frenguelli (1943, p. 41, lám. IV, figs. 1–4) brindó un primer listado de esta flora, integrada por “*Rhacopteris ovata* (McCoy) Walkon”, “*R. circularis* Walton” y “*Calamites peruvianum* Gothan”. Por su parte, Borrello (1956, p. 96) también presentó un listado de una flora colectada de los mismos niveles, sin mencionar colector de las muestras, compuesta por “*Adiantites* sp.”, “*Eremopteris* sp.” y “*Rhacopteris* (?) sp”. Menciones posteriores solo actualizaron la nomenclatura del principal componente de esta flora: *Nothorhacopteris argentinica* (Geinitz) Archangelsky, 1983 (véase Gutiérrez, 1988, 1993, 1995).

Los restos provenientes de la Mina Río Tambillos están depositados en la Colección de Paleobotánica (BAPB) con la numeración que va del 3655 al 3711. Según los registros en el libro/catálogo de procesamientos del laboratorio de Paleopalínología, el Dr. C.A. Menéndez procesó la muestra BAPB 3680 (con restos de “*Rhacopteris ovata*”), para su estudio paleopalínológico, señalando como colector al Dr. A.E. Riggi (Menéndez, 1965, p. 45). El procesamiento de esta muestra, le permitió a Menéndez (1965) caracterizar la primera asociación palinológica (BA Pal 17) para el Carbonífero de la Argentina, con un subsecuente estudio complementario realizado por Menéndez & González Amicón (1979) (ver Tabla 1). En esta oportunidad, se presentan los resultados de la revisión de los preparados originales correspondientes a la muestra BA Pal 17, complementando la información publicada por los autores mencionados y por Gutiérrez *et al.* (2025, Archivo Suplementario 1). Además, se presenta un listado de la megaflores asociada (Tabla 2), y se ilustran los ejemplares más representativos.

CONTEXTO GEOLÓGICO Y PALEONTOLÓGICO

En el ámbito de la Cuenca Paganzo (Fig. 1) los depósitos neopaleozoicos fueron agrupados por Azcuy & Morelli (1970) en el Grupo Paganzo. Particularmente en la Sierra de Famatina, la Formación Agua Colorada (Turner, 1960, 1967) constituye la unidad basal del grupo y tradicionalmente ha sido referida al Pennsylvaniano. Esta unidad está compuesta por un conjunto de areniscas, pelitas, conglomerados y algunos mantos de carbón, que caracterizan depósitos lacustres y fluviales postglaciales (Limarino, 1985, 1989; Gutiérrez, 1988, 1995). La unidad superior del grupo, de edad pérmica, corresponde a la Formación de la Cuesta (Turner, 1960), que es conocida en el extremo sur de la Sierra de Famatina como Formación Patquía (De Alba, 1979).

La localidad tipo de la Formación Agua Colorada fue caracterizada en la región centro-occidental de los Nevados de Famatina, específicamente en la parte baja del río Achavil. De amplia distribución areal, esta formación se extiende entre los paralelos 29°15' S (provincia de La Rioja) y 26°50' S (provincia de Catamarca) (Turner, 1967; De Alba, 1979). Definida por Turner (1960, 1967), incluye un conjunto de areniscas, pelitas, conglomerados y algunos mantos de carbón. A partir del

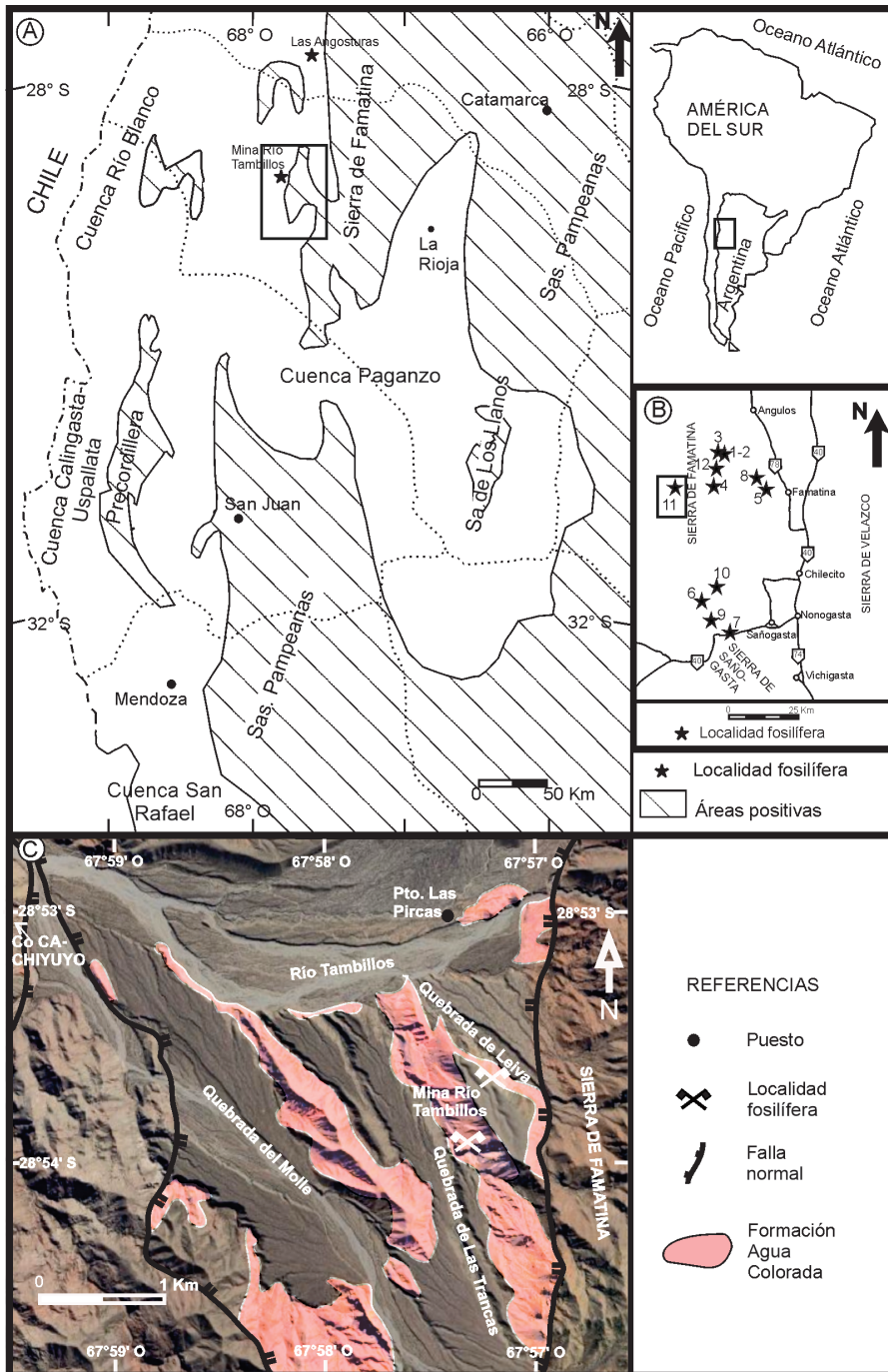


Fig. 1. Mapa de ubicación. **A.** Esquema paleogeográfico de las cuencas del noroeste de Argentina (modificado de Salfity y Gorustovich, 1983) donde se muestra la ubicación del área estudiada. **B.** Ubicación de las principales localidades fosilíferas mencionadas en el texto: 1-2, Casa Blanca-Casa de Lata; 3, Agua Colorada; 4, portezuelos de Los Berros-Blanco; 5, quebrada de Las Trancas; 6, puesto El Vallecito; 7, mina Santa Rosa; 8, quebrada Las Gredas; 9, puesto Primera Agua; 10, puesto La Pampa; 11, Río Tambillos-Las Pircas; 12, mina La Estrella. **C.** Bosquejo geológico del área de Río Tambillos, flanco occidental de la Sierra de Famatina.

Tabla 1. Listado revisado y actualizado de la palinoflora de la Mina Río Tambillos (BA Pal 17) Formación Agua Colorada (miembro superior).

Menéndez, 1965	Menéndez y Gonzalez Amicón, 1979	Este trabajo
—	—	<i>Anapiculatisporites concinnus</i>
—	<i>Endosporites rhytidosaccus</i>	<i>Anapiculatisporites semisentus</i>
<i>Apiculatisporis hericianus</i>	—	<i>Apiculatisporis variornatus</i>
<i>Apiculatisporis rallus</i>	—	—
—	—	<i>Apiculatisporis</i> spp.
—	—	<i>Apiculiretusispora alonsoi</i>
<i>pars Retusotriletes tenuis</i>	<i>pars. Apiculiretusispora ralla</i> <i>pars. Apiculiretusispora variornata</i>	<i>Apiculiretusispora ralla</i>
<i>pars Retusotriletes tenuis</i>	<i>pars. Apiculiretusispora variornata</i>	<i>Apiculiretusispora variornata</i>
—	—	<i>Apiculiretusispora</i> spp.
<i>Apiculatisporis delicatus</i>	<i>Apiculiretusispora riojana</i>	<i>Brevitriletes delicatus</i>
<i>pars Retusotriletes tenuis</i>	<i>pars Apiculiretusispora ralla</i>	<i>Brevitriletes leptocaina</i>
—	—	<i>Brevitriletes</i> spp.
—	—	<i>Calamospora exigua</i>
—	—	<i>Calamospora fissurata</i>
—	—	<i>Calamospora hartungiana</i>
—	—	<i>Calamospora majus</i>
—	<i>Endosporites</i> sp	<i>Calamospora riojana</i>
<i>Calamospora smileyana</i>	—	<i>Calamospora smileyana</i>
—	—	<i>Calamospora</i> spp.
—	—	<i>Convolutispora clavata</i>
—	—	<i>Convolutispora harlandii</i>
—	—	<i>Convolutispora jugosa</i>
<i>Convolutispora muriornata</i>	<i>Bellisporites</i> sp.	<i>Convolutispora muriornata</i>
—	—	<i>Convolutispora punctatimura</i>
<i>Convolutispora sinuosa</i> <i>Microreticulatisporites</i> sp.	—	<i>Convolutispora sinuosa</i>
—	—	<i>Convolutispora</i> spp.
<i>Anulatisporites famatinensis</i> <i>Anulatisporites granulatus</i>	—	<i>Coptospora famatinensis</i>
<i>Densosporites crassilabratus</i>	<i>Ancistrospora inordinata</i>	<i>Cristatisporites inordinatus</i>
—	<i>Ancistrospora verrucosa</i>	<i>Cristatisporites menendezii</i>
<i>Mirisporites riojanensis</i> <i>pars Densosporites cristatus</i> <i>Hymenozonotriletes latizonatus</i>	—	<i>Cristatisporites rollerii</i>
<i>Cristatisporites scabiosus</i>	—	<i>Cristatisporites scabiosus</i>
<i>pars Densosporites cristatus</i> (?) <i>Grandispora circunspinosus</i>	—	<i>Cristatisporites stellatus</i>

–	–	<i>Cristatisporites verrucosus</i>
<i>Cristatisporites</i> sp.	–	<i>Cristatisporites</i> spp.
–	–	<i>Cyclogranisporites</i> spp.
<i>Lycospora brevigranulata</i>	–	<i>Densoisporites brevigranulata</i>
–	–	<i>Dictyophyllidites ouyangii</i>
<i>Endosporites parvus</i>	–	<i>Endosporites menendezii</i>
–	–	<i>Endosporites</i> spp.
–	<i>Granulatisporites varigranifer</i>	<i>Granulatisporites varigranifer</i>
–	–	<i>Granulatisporites varigranifer</i>
–	–	<i>Granulatisporites</i> spp.
–	–	<i>Grossusporites microgranulatus</i>
–	–	<i>Horriditriteles tereteangulatus</i>
–	–	<i>Indotriradites malanzanensis</i>
–	–	<i>Indotriradites</i> spp.
<i>Leiotriteles clarus</i>	–	<i>Leiotriteles clarus</i>
–	–	<i>Leiotriteles corius</i>
–	–	<i>Leiotriteles directus</i>
<i>Leiotriteles inconspicuus</i>	–	<i>Leiotriteles inconspicuus</i>
<i>Leiotriteles gracilis</i>	–	<i>Leiotriteles petilus</i>
–	–	<i>Leiotriteles</i> spp.
–	–	<i>Lundbladispora braziliensis</i>
<i>Densosporites irregularis</i>	–	<i>Lundbladispora irregularis</i>
–	–	<i>Lundbladispora riobonitensis</i>
–	–	<i>Lundbladispora</i> spp.
<i>Lycospora brevigranulata</i>		<i>Densoisporites brevigranulatus</i>
–	–	<i>Punctatisporites glaber</i>
–	–	<i>Punctatisporites gretensis</i>
–	–	<i>Punctatisporites lucidulus</i>
<i>Calamospora? opaca</i>	–	<i>Punctatisporites opacus</i>
–	<i>Punctatisporites</i> sp.	<i>Punctatisporites pseudofoveosus</i>
–	–	<i>Punctatisporites</i> spp.
–	<i>Raistrickia</i> cf. <i>aculeata</i>	?
<i>Raistrickia densa</i>	–	<i>Raistrickia densa</i>
–	–	<i>Raistrickia paganciana</i>
<i>Raistrickia verrucosa</i>	–	<i>Raistrickia verrucosa</i>
–	<i>Rattiganispora apiculata</i>	<i>Rattiganispora apiculata</i>

–	<i>Retusotriletes anfractus</i>	<i>Retusotriletes anfractus</i>
–	–	<i>Retusotriletes archangelskyi</i>
–	–	<i>Retusotriletes simplex</i>
–	–	<i>Retusotriletes</i> spp.
–	<i>Savitrisorites</i> sp.	<i>Savitrisorites</i> sp.
<i>Endosporites translucentus</i> <i>Grandispora vinchinensis</i>	–	<i>Vallatisporites ciliaris</i>
–	–	<i>Vallatisporites</i> spp.
–	–	<i>Velamisorites cortaderensis</i>
<i>Cyclogranisorites patelliformis</i>	–	<i>Verrucosisorites patelliformis</i>
–	–	<i>Verrucosisorites</i> spp.
–	–	<i>Laevigatosporites callosus</i>
–	–	<i>Laevigatosporites demutabilis</i>
–	–	<i>Laevigatosporites</i> spp.
<i>pars. Florinites elongatus</i>	–	<i>Caheniasaccites flavatus</i>
–	–	<i>Caheniasaccites ovatus</i>
–	–	<i>Caheniasaccites</i> spp.
–	–	<i>Cannanoropollis bilaterales</i>
–	–	<i>Cannanoropollis densus</i>
–	–	<i>Cannanoropollis janakii</i>
<i>Nuskoisorites lenticularis</i>	–	<i>Cannanoropollis mehtae</i>
–	–	<i>Cannanoropollis perfectus</i>
–	–	<i>Cannanoropollis</i> spp.
–	–	<i>Crucisaccites latisulcatus</i>
–	–	<i>Crucisaccites monoletus</i>
–	–	<i>Divarisaccus ovatus</i>
–	–	<i>Plicatipollenites malabarensis</i>
–	–	<i>Plicatipollenites trigonalis</i>
–	–	<i>Plicatipollenites</i> spp.
–	–	<i>Potonieisorites balmei</i>
–	–	<i>Potonieisorites densus</i>
<i>Florinites krempi</i>	–	<i>pars. Potonieisorites neglectus</i>
–	–	<i>Pteruchipollenites gracilis</i>
–	–	<i>Pteruchipollenites</i> spp.
–	–	<i>Ovoidites</i> sp.
–	–	<i>Leiosphaeridia simplex</i>
–	–	<i>Tetraporina punctata</i>
–	–	<i>Tetraporina tetragona</i>
–	–	<i>Portalites confertus</i>
–	–	<i>Portalites gondwanensis</i>

Tabla 2. Flora fósil de la Mina Río Tambillos, Sierra de Famatina, La Rioja.

BAPB	ID	Observaciones
3655	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Parte media de la fronde
3656	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Pinula
3657	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Fragmentario, preservación regular
3658	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Parte media-basal de la fronde
3660	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación, parte basal de la fronde
3661	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Parte superior de la fronde
3662	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación, con tallo/hojas esfenofita(?)
3663	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Parte media de la fronde; con ? <i>Cordaites</i> (c/3706)
3666	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Parte superior de la fronde
3667	Restos indeterminados	
3668	Tallos indeterminados	
3670	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación
3672	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación
3673	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación; con tallo indeterminado
3674	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Parte media fronde, con tallo/hojas de esfenofita(?)
3675	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Pinula
3676	Tallos indeterminados	
3680	BA Pal 17	
3681	Restos indeterminados	
3682	Restos indeterminados	
3684	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Pinulas aisladas
3685	Restos indeterminados	
3687	<i>Nothorhacopteris argentinica</i> ; <i>Cordaicarpus cesariae</i>	Pinulas aisladas, semilla fragmentaria
3688	Restos indeterminados	
3689	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Parte media-superior de la fronde
3690	Restos indeterminados	
3692	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación
3694	Restos indeterminados	
3695	Restos indeterminados	
3697	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Parte basal de la fronde; contracara tallo indeterminado
3698	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Parte media-basal de la fronde
3700	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación
3701	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación; contracara con tallo indeterminado
3702	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación, con tallo indeterminado
3703	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Pinulas aisladas
3705	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Mala preservación
3706	? <i>Cordaites</i> (c/3663)	Posible resto hoja <i>Cordaites</i> (muy fragmentario)
3707	Restos indeterminados	
3708	<i>Nothorhacopteris argentinica</i>	Pinula mal preservada y fragmentaria
3709	Restos indeterminados	
3710	Restos indeterminados	
3711	Restos indeterminados	

arreglo vertical y horizontal de estas litologías, Limarino (1985, 1989) propuso y caracterizó detalladamente un conjunto de facies sedimentarias: A, B, C, D, E. Gutiérrez (1988, 1995) propuso una división informal de la Fm. Agua Colorada, en dos miembros: inferior y superior. El miembro inferior incluye las facies A (conglomerados y brechas groseramente estratificadas, que representan depósitos de abanicos aluviales), B (sabulitas, conglomerados y areniscas gruesas depositada en sistemas fluviales entrelazados de baja sinuosidad), C (areniscas y pelitas con marcas subestratales, que representan depósitos en los extensos y numerosos lagos formados durante la fase final de la glaciación carbonífera) y D (diamictitas y areniscas guijarrosas originadas en un sistema fluvio-glacial). Este miembro aflora en las localidades de Casa Blanca, portezuelos de Los Berros-Blanco, quebrada de Las Trancas, quebrada de Las Gredas, Puesto El Vallecito, Puesto Primera Agua y Mina Río Tambillos (Gutiérrez, 1988, 1995) (Fig. 1B).

Por su parte, el miembro superior, representado por la facies E (conglomerados, areniscas y pelitas que se ordenan en ciclos grano-decrecientes y rematan en arcilitas carbonosas y carbones) representa un ambiente de sedimentación fluvial, con buen desarrollo de depósitos de llanura de inundación (Limarino, 1985, 1989; Gutiérrez, 1988, 2008). Este miembro aflora en las localidades Agua Colorada, Casa de Lata, quebrada de Las Gredas, Mina Santa Rosa, puesto de La Pampa, puesto Viejo, puesto Primera Agua, Mina La Estrella y Mina Río Tambillos (Gutiérrez, 1988, 1995; Ezpeleta *et al.*, 2008) (Fig. 1B).

Los niveles fosilíferos estudiados por Menéndez (1965) y Menéndez & González Amicón (1979) provienen de la zona del Puesto Las Pircas (Mina Río Tambillos; Fig. 1C), y corresponden al miembro superior de la Fm. Agua Colorada. Ezpeleta *et al.* (2008) propusieron el término Formación Las Pircas para incluir estas sedimentitas, que comprenden principalmente conglomerados gruesos y muy gruesos con algunas intercalaciones de areniscas y pelitas verdigrisáceas, y bancos de carbón, que representan depósitos de abanicos aluviales, lagos y sistemas fluviales entrelazados gravosos y multiepisódicos. En este trabajo, preferimos mantener la asignación original de Fm. Agua Colorada para toda la unidad, incluido los niveles asignados por Ezpeleta *et al.* (2008) como Fm. Las Pircas, debido a su uso extendido y preferencial en la literatura.

La Formación Agua Colorada ha brindado abundantes asociaciones palinológicas, incluida aquella considerada para la revisión en este trabajo, la mayoría provenientes de la Sierra de Famatina, en la provincia de La Rioja. Después de los primeros estudios ya mencionados de Menéndez (1965) y Menéndez & González Amicón (1979), para el miembro superior, sobre la vertiente occidental de la sierra, se sucedieron una numerosa cantidad de contribuciones sobre las microfloras procedentes de varias localidades (Fig. 1B) de la ladera E de la Sierra de Famatina, entre las que se destacan Azcuy *et al.* (1982; Mina La Estrella, miembro superior), Limarino *et al.* (1984; Casa Blanca, miembro inferior), Gutiérrez (1988, 1993; Casa Blanca, quebrada de Las Trancas, Puesto El Vallecito, Puesto de Los Berros-Blanco, Casa de Lata-Agua Colorada, Mina Santa Rosa, Puesto La Pampa, Mina Río Tambillo, Mina La Estrella, Puesto Primera Agua; miembros inferior y superior), Limarino & Gutiérrez (1990; quebrada de Las Gredas, miembro inferior), y Vergel & Luna (1992; quebrada de Paimán, miembro inferior?). Por último, Ezpeleta & Gutiérrez (2006) dieron a conocer una nueva microflora proveniente del miembro superior aflorante en Río Tambillos. Otros afloramientos de la Fm. Agua Colorada que han brindado asociaciones palinológicas, se ubican en la Sierra de Narváez (provincia de Catamarca): Cantera La Laja, zona Los Jumes (Vergel *et al.*, 1993; miembro inferior), Quebrada El Arbolito (Vergel & Lech, 2001; miembro superior) y Las Angosturas (Césari *et al.*, 2019; miembro inferior).

La megafloora de la Formación Agua Colorada procede de varias localidades de la Sierra de Famatina (Fig. 1B), siendo Geinitz (1876; Portezuelo de Los Berros-Blanco) quien inició el estudio de la misma. Posteriormente, numerosos trabajos aportan nuevos datos sobre esta megafloora, destacándose los de Bodenbender (1911; quebrada de Las Gredas, de Las Trancas y El Salto; 1922; quebrada de Las Gredas), Kurtz (1921; Portezuelo de Los Berros, Quebrada de Las Gredas), Frenguelli (1943; Agua Colorada y Mina Santa Rosa), Borrello (1956; Río Tambillos, Puesto La Pampa), Turner (1964; Río Tambillos), Menéndez (1965; Río Tambillos), Archangelsky & Arrondo (1966; Agua Colorada y Mina Santa Rosa; Portezuelo de Los Berros, Quebrada de Las Gredas), Zappettini (1980; Mina La Estrella), Archangelsky (1983), Limarino (1985; Casa de Lata, Puesto La Pampa y Puesto El Vallecito), D'Ovidio (1986; Puesto El Vallecito-Primara

Agua), Gutiérrez *et al.* (1986; Casa Blanca). Gutiérrez (1987, 1988, 1994, 1995) y Gutiérrez *et al.* (1992) caracterizaron las megafloras provenientes de varias de estas localidades de la Sierra de Famatina (Casa Blanca, quebrada de Las Trancas, Puesto El Vallecito, Puesto de Los Berros-Blanco, Casa de Lata-Agua Colorada, Mina Santa Rosa, Puesto La Pampa, Mina Río Tambillo, Mina La Estrella, Puesto Primera Agua). Por último, Carrizo & Azcuy (2004) dieron a conocer restos de una megaflora procedente del margen derecho del río Chaschuil, en la quebrada Las Angosturas, faldeo nororiental de la sierra de Narváez (Catamarca).

Esta megaflora ha sido referida a las biozonas del Pennsylvanian del centro-oeste de Argentina *Nothorhacopteris argentinica-Botrychiopsis weissiana-Ginkgophyllum diazii* (NBG; Archangelsky *et al.*, 1987; Gutiérrez, 1995, 2008; Césari & Gutiérrez, 2001; Carrizo & Azcuy, 2004; Azcuy *et al.*, 2011) y de Intervalo (Archangelsky & Cúneo, 1991). Mientras que el contenido palinológico fue referido a la biozona *Raistrickia densa-Convolutispora muriornata* (DM; Césari & Gutiérrez, 2001), en particular a la sub-biozona A el miembro inferior y sub-biozona B el miembro superior (ver Césari & Gutiérrez, 2001).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se revisaron los preparados estudiados por Menéndez (1965) y Menéndez & González Amicón (1979), depositados en la Colección de Paleopalínología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “B. Rivadavia” (MACN), Buenos Aires, bajo la sigla BA Pal. Se analizaron con el microscopio Nikon H550S, ubicado en el MACN. Las fotografías se tomaron con una cámara digital Nikon DS-U2 Fil-U2 de 5 megapíxeles. Los palinomorfos ilustrados están referenciados utilizando las coordenadas de England Finder (EoF). La megaflora de Río Tambillos, depositada en la Colección de Paleobotánica (BAPB) con la numeración que va del 3655 al 3711, fue revisada y se presenta un listado de la misma, con ilustraciones de los ejemplares mejores preservados. Para su ilustración se utilizó una cámara Canon Rebel t7i con un lente macro de 60 mm, utilizando distintos ángulos de iluminación lateral para realzar ciertas características diagnósticas de los ejemplares (ej., venación).

La clasificación supra genérica de las esporas sigue en gran medida la de Potonié & Kremp (1954), con las modificaciones posteriores de Dettmann (1963), Kremp (1965) y Playford & Dettmann (1996). Las definiciones de los términos adoptados en la descripción de los atributos morfológicos de las esporas se encuentran en glosarios o notas explicativas proporcionadas por varios autores (véase Playford & Dino 2000, p. 14). Las mediciones de los diámetros ecuatoriales se presentan en el formato N1(N2) N3, donde N1 y N3 representan los valores máximo y mínimo medidos respectivamente, y N2 la media aritmética para todos los especímenes considerados. El número de especímenes medidos aparece entre paréntesis.

Debido a la diversidad composicional que muestran los 30 preparados estudiados, para los análisis estadísticos se contaron un total de 2000 palinomorfos (en 8 de los preparados), y se expresó en porcentajes la composición de la palinoflora de la Mina Río Tambillos a nivel de géneros (Tabla 3).

Siguiendo con la práctica convencional, en las REFERENCIAS no se incluyen las menciones que aparecen únicamente en la SISTEMÁTICA como complementos de los nombres taxonómicos supragenéricos (por ejemplo, Anteturma Proximegerminantes Potonié, 1970).

RESULTADOS

Palinología

Se presenta el listado completo y revisado de la microflora de la Fm. Agua Colorada, en la localidad Mina Río Tambillos (BA Pal 17). Los taxones que constituyen novedades nomenclaturales o cuya asignación específica no se determinaron con seguridad se describen e ilustran en el ítem SISTEMÁTICA (Figs. 2–4). El resto de la microflora se ilustra en el Archivo Suplementario-Figs. 1 a 7, y cuando corresponde, se incluyen las sinonimias y/o identificaciones erróneas pertinentes. Los especímenes con condiciones de conservación relativamente deficientes que dificultaron una asignación taxonómica precisa se denominan “spp.”.

En la Tabla 1 se presentan las asignaciones originales, las modificaciones taxonómicas de las mismas, así como el listado final de la misma, a partir de la presente revisión.

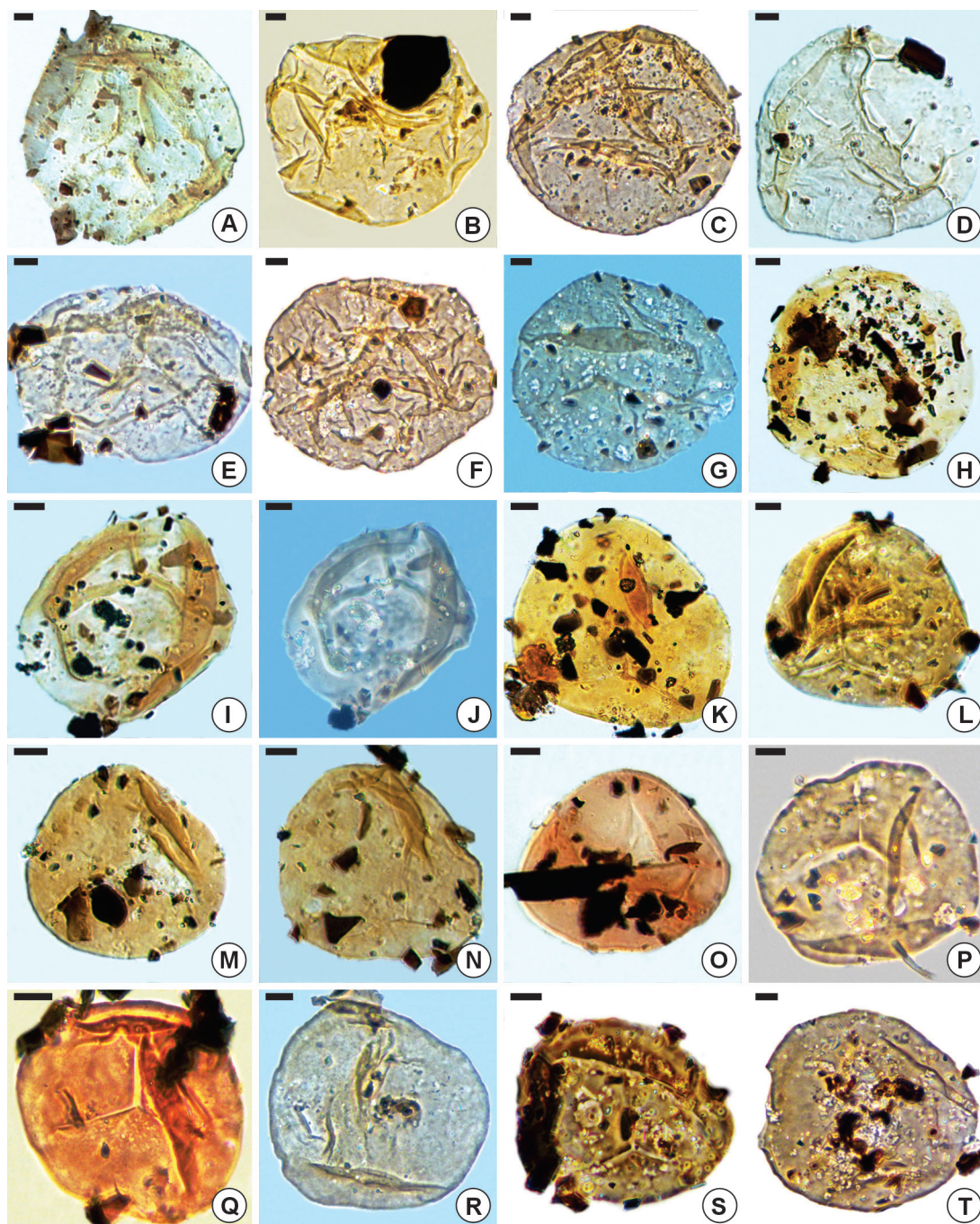


Fig. 2. A-E, *Calamospora smileyana*; A. Holotipo. B. Lectotipo. C. Lectotipo. D. Lectotipo. E. Lectotipo. I, J. *Calamospora* sp. A. K-O. *Leiotriletes clarus*. K. Neotipo. L. Lectotipo. M. Lectotipo. P-T. *Punctatisporites opacus* (Menéndez, 1965) nov. comb. P. Neotipo. Q. Lectotipo. R. Lectotipo. S. Lectotipo. A, D, H, I, K, M-O, Q, R. Tomada con iluminación de contraste de fase. B, C, E-G, J, L, S, T. Tomadas con iluminación de contraste de interferencia diferencial. Escala = 10 μ m.

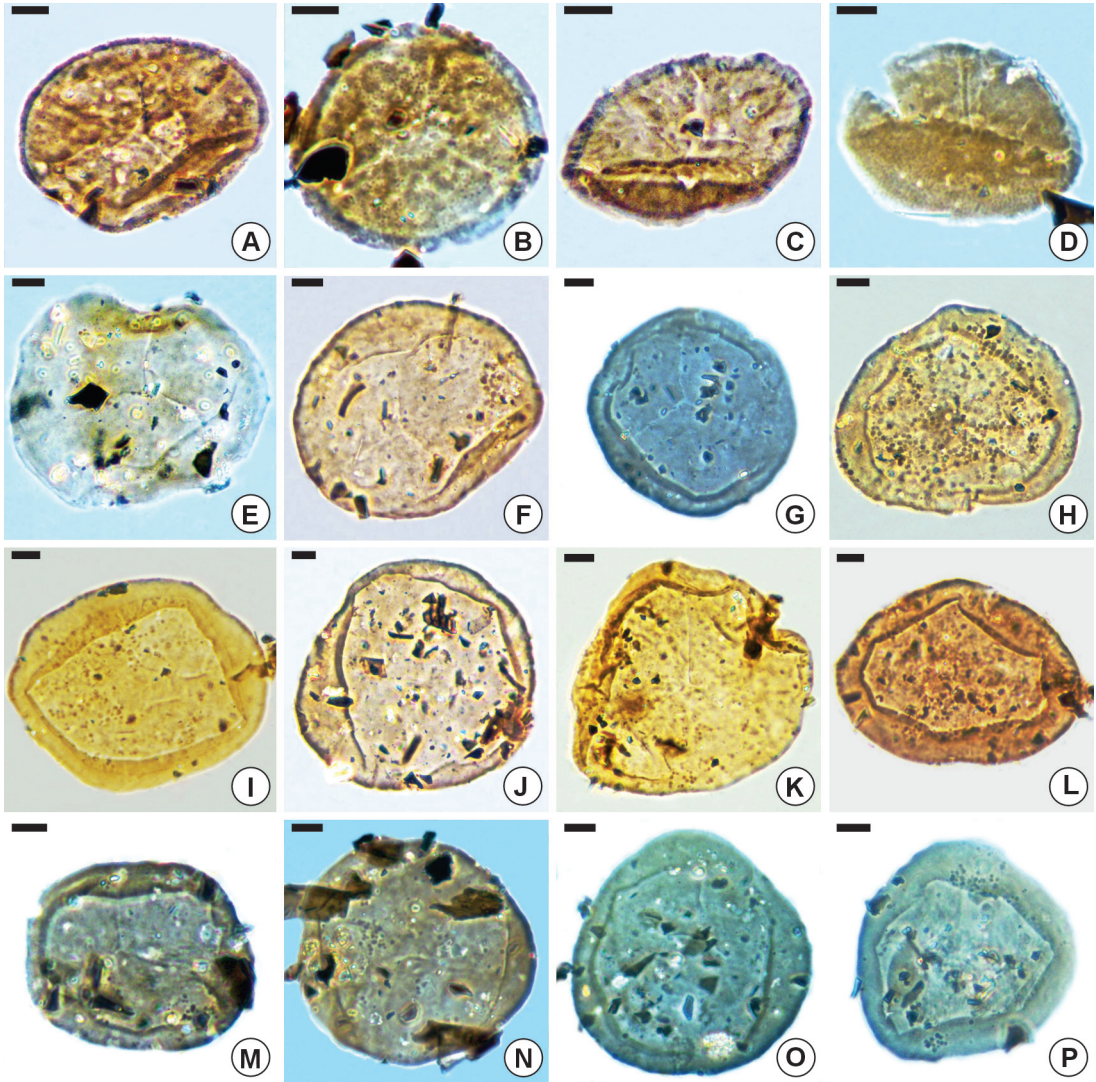


Fig. 3. A–D. *Densoisporites brevigranulatus* (Menéndez, 1985) nov. comb. B. Holotipo. E–T. *Coptospora famatinensis* (Menéndez, 1965) nov. comb. E. Neotipo, cara proximal de la espora. F. Lectotipo, *hilum* distal de contorno irregular, sin exina; marca trilete proximal. G. Lectotipo, *hilum* distal, sin exina, de contorno subcircular asociado a pequeños pliegues exinales; marca trilete proximal. H. Lectotipo, *hilum* distal de contorno subcircular, con delicados pliegues exinales sobre el contorno; presencia de gránulos/corpúsculos; marca trilete proximal tenuemente marcada. I. Vista distal con el *hilum* sin exina, de contorno subpoligonal y pliegues exinales. J. Vista distal con el *hilum* con exina, de contorno irregular asociado a delicados pliegues exinales. K. Lectotipo, cara proximal con la marca trilete simple, *hilum* distal con exina y contorno débilmente marcado. L. *Hilum* distal, sin exina, de contorno irregular asociado a pliegues exinales. M. *Hilum* distal sin exina y contorno subcircular, lesura proximal simple. N. Lectotipo, vista distal con el *hilum* subcircular, sin exina, marca trilete proximal débilmente marcada. O. *Hilum* distal sin exina de contorno subcircular a irregular con pequeños pliegues exinales. P. *Hilum* distal sin exina de contorno poligonal con pequeños pliegues exinales; marca trilete proximal. I. Tomada con iluminación de contraste de fase. A–H, J–P. Tomadas con iluminación de contraste de interferencia diferencial. Escala = 10 μ m.

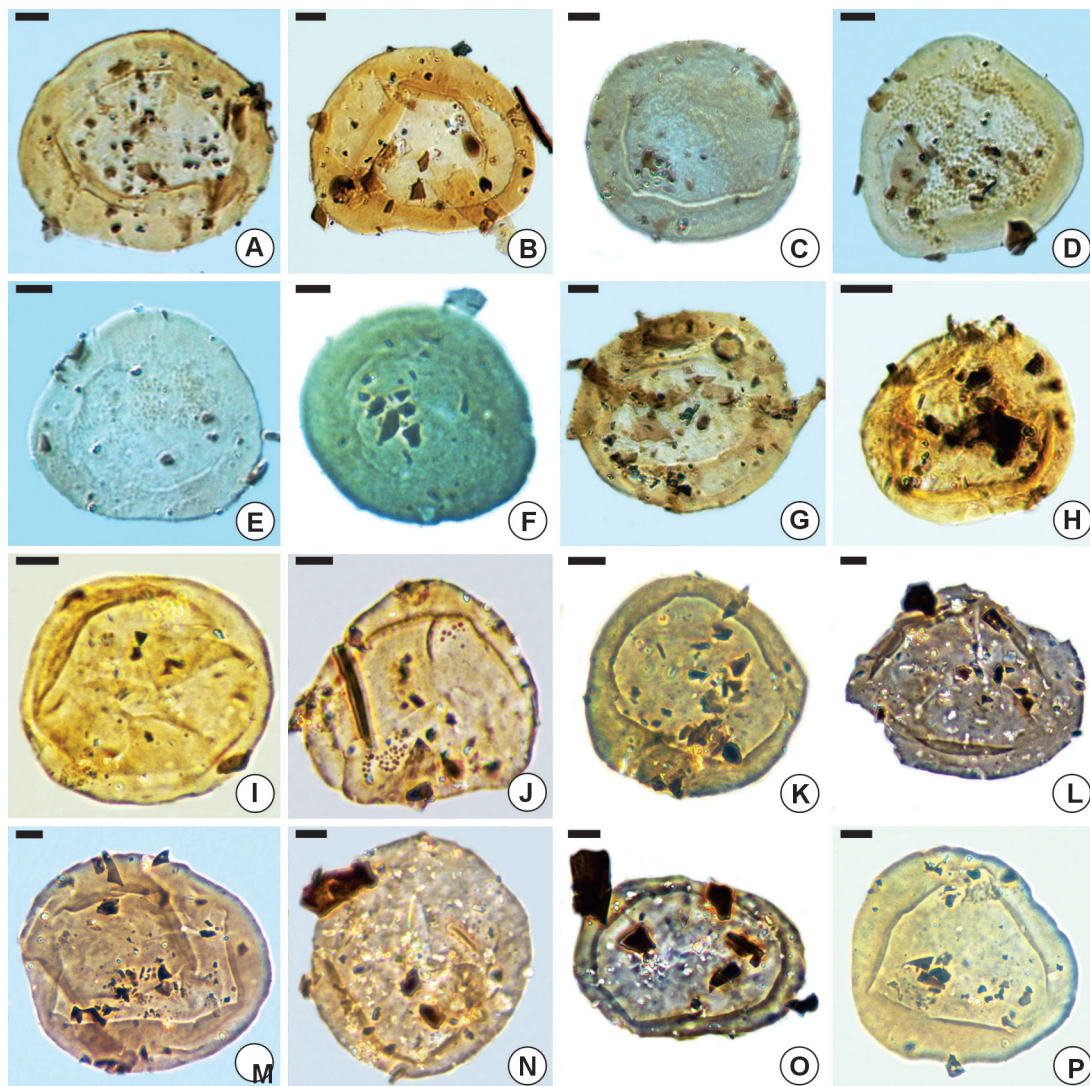


Fig. 4. A–T. *Coptospora famatinensis* (Menéndez, 1965) nov. comb. **A.** Lectotipo, BA Pal 17(1) S35/1, *hilum* distal subcircular con exina y pliegues periféricos. **B.** *Hilum* distal subcircular con exina desprendida parcialmente y pliegues periféricos sobre el contorno del mismo. **C.** Lectotipo, *hilum* distal subcircular sin pliegues, sin exina, corpúsculos en el área central. **D.** Lectotipo, *hilum* distal sin exina subcircular sin pliegues, con abundantes corpúsculos en el área central de la espora. **E.** Lectotipo, *hilum* distal subcircular con exina, sin pliegues y con corpúsculos. **F.** Marca trilete proximal simple, *hilum* distal subcircular con exina. **G.** *Hilum* distal subcircular con exina desprendida parcialmente y pliegues periféricos sobre su contorno. **H.** *Hilum* distal subcircular con exina y pliegues periféricos sobre el contorno. **I.** Lectotipo, *hilum* distal subcircular con exina rota y desprendida parcialmente con pliegues. **J.** Marca trilete proximal, *hilum* distal. **K.** *Hilum* distal subcircular con pliegues, sin exina. **L.** Lectotipo, marca trilete proximal, simple, *hilum* distal subtriangular con pliegues, con exina. **M.** *Hilum* distal subpoligonal con exina rota y desprendida parcialmente con pliegues exinales. **N.** *Hilum* distal subcircular con pliegues, sin exina. **P.** *Hilum* distal subtriangular con pliegues, sin exina. **A, B, D, G, H.** Tomadas con iluminación de contraste de fase. **C, E, F, I–P.** Tomadas con iluminación de contraste de interferencia diferencial. Escala = 10 μ m.

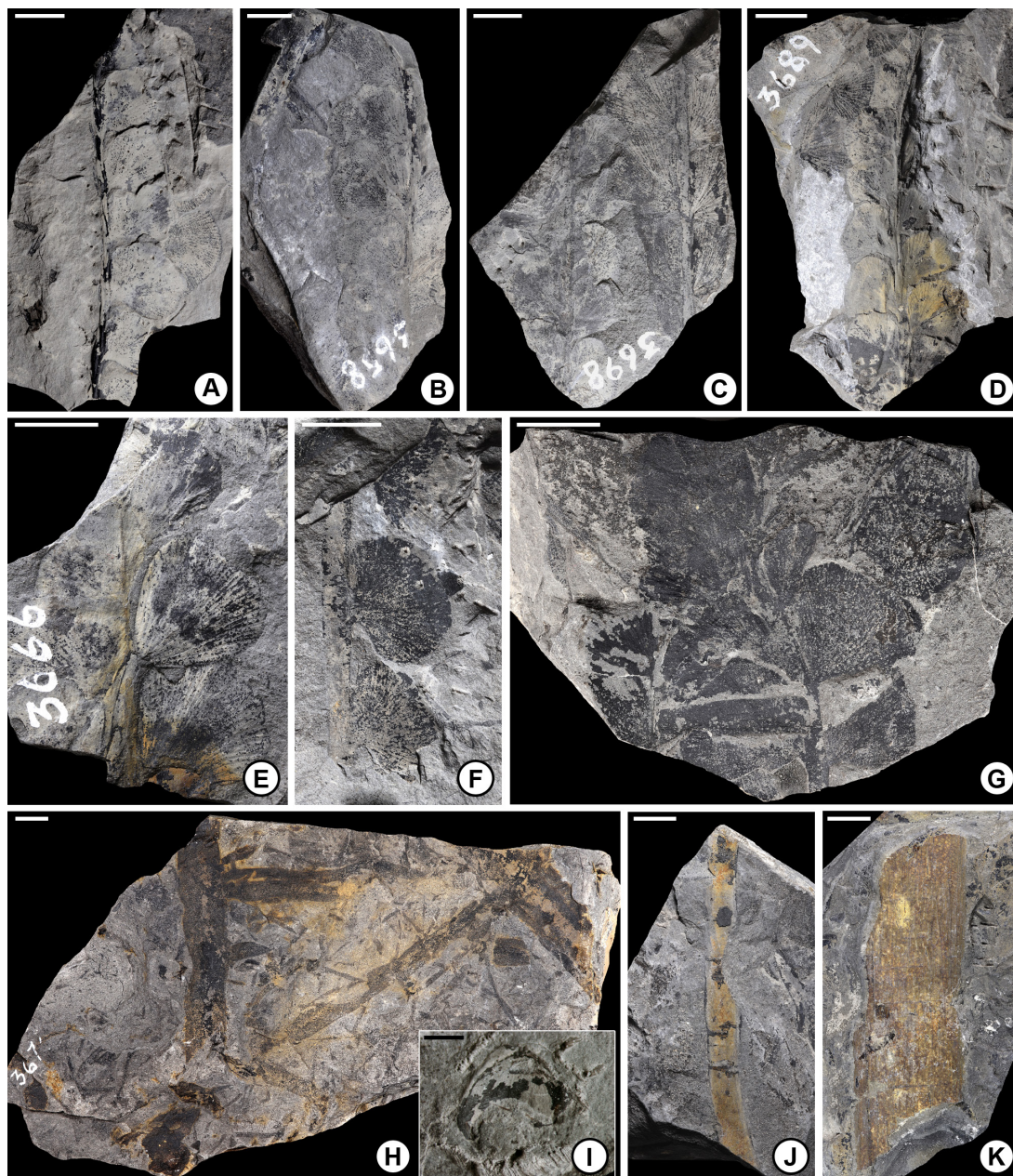


Fig. 5. A–G. *Nothorhacopteris argentinica* Archangelsky, 1981. A. Parte media de la fronde. B, C. Parte media a basal de la fronde. D. Parte media a superior de la fronde. E, G. Parte superior de la fronde. F. Parte basal de la fronde. H–J. Tallos indeterminados, nótese la pobre preservación de los ejemplares. K. *Cordaiacarpus* sp. cf. *C. cesariae* Gutiérrez *et al.*, 1992. Escalas A–H, J, K = 10 mm, I = 2 mm.

Esporas trilete

Anapiculatisporites concinnus Playford, 1962 (Archivo Suplementario-Fig. 1A).

Anapiculatisporites semisentus Playford, 1971 (Archivo Suplementario-Figs. 1B–D).

Apiculatisporis variornatus di Pasquo, Azcuy & Souza, 2003 (Archivo Suplementario-Figs. 1E–H).

Apiculatisporis spp.

Apiculiretusispora alonsoi Ottone, 1989 (Archivo Suplementario-Fig. 1I).

- Apiculiretusispora ralla* (Menéndez & Azcuy, 1969) Menéndez & Azcuy, 1971 (Archivo Suplementario-Fig. 1J).
- Apiculiretusispora variornata* (Menéndez & Azcuy, 1969) Menéndez & Azcuy, 1971 (Archivo Suplementario-Figs. 1K, L),
- Apiculiretusispora* spp.
- Brevitriteles delicatus* (Menéndez, 1965) Gutiérrez & Balarino, 2018 (Archivo Suplementario-Figs. 1M–P).
- Brevitriteles leptocaina* Jones & Truswell, 1992 (Archivo Suplementario-Figs. 1Q, R)
- Brevitriteles* spp.
- Calamospora exigua* Staplin, 1960 (Archivo Suplementario-Fig. 1S).
- Calamospora fissurata* Gutiérrez & Balarino, 2018 (Archivo Suplementario-Figs. 1T, 2A).
- Calamospora hartungiana* Schopf, Wilson & Bentall, 1944 (Archivo Suplementario-Figs. 2B, C).
- Calamospora majus* Saksena, 1970 (Archivo Suplementario-Fig. 2D).
- Calamospora riojana* (Menéndez & Azcuy, 1969) Azcuy, 1975a (Archivo Suplementario-Figs. 2E, F).
- Calamospora smileyana* Menéndez, 1965 (Figs. 2A–H).
- Calamospora* sp. A (Figs. 2I, J).
- Calamospora* spp.
- Convolutispora clavata* (Ishchenko, 1956) Hughes & Playford, 1961 (Archivo Suplementario-Fig. 2G).
- Convolutispora harlandii* Playford, 1962 (Archivo Suplementario-Figs. 2H, I).
- Convolutispora jugosa* Smith & Butterworth, 1967 (Archivo Suplementario-Fig. 2J).
- Convolutispora muriornata* Menéndez, 1965 (Archivo Suplementario-Figs. 2K–P).
- Convolutispora punctatimura* Staplin, 1960 (Archivo Suplementario-Fig. 2Q).
- Convolutispora sinuosa* Menéndez, 1965 (Archivo Suplementario-Figs. 2R–T, 3A).
- Convolutispora* spp.
- Coptospora famatinensis* (Menéndez, 1965) nov. comb. (Figs. 3E–T, 4A–E).
- Cristatisporites inordinatus* (Menéndez & Azcuy, 1972) Playford, 1978 (Archivo Suplementario-Figs. 3B, C).
- Cristatisporites menendezii* (Menéndez & Azcuy, 1972) Playford, 1978 (Archivo Suplementario-Figs. 3D, E).
- Cristatisporites rollerii* Ottone, 1989 (Archivo Suplementario-Figs. 3F–J).
- Cristatisporites scabiosus* Menéndez, 1965 (Archivo Suplementario-Fig. 3K).
- Cristatisporites stellatus* (Azcuy, 1975b) Gutiérrez & Limarino, 2001 (Archivo Suplementario-Figs. 3L–N).
- Cristatisporites verrucosus* González Amicón, 1973 (Archivo Suplementario-Fig. 3O).
- Cristatisporites* spp.
- Cyclogranisporites* spp.
- Densoisporites brevigranulatus* (Menéndez, 1965) nov. comb. (Figs. 3A–D).
- Dictyophyllidites ouyangii* Playford en Playford & Rigby, 2008 (Archivo Suplementario-Fig. 3P).
- Endosporites menendezii* Gutiérrez & Balarino, 2018 (Archivo Suplementario-Fig. 3Q).
- Endosporites* spp.
- Granulatisporites austroamericanus* Archangelsky & Gamero, 1979 (Archivo Suplementario-Fig. 3R).
- Granulatisporites varigranifer* Menéndez & Azcuy, 1971 (Archivo Suplementario-Fig. 3S).
- Granulatisporites* spp.
- Grossusporites microgranulatus* (Menéndez & Azcuy, 1969) Pérez Loinaze & Césari, 2004 (Archivo Suplementario-Fig. 3T).
- Horriditriteles tereteangulatus* (Balme & Hennelly, 1956) Backhouse, 1991 (Archivo Suplementario-Fig. 4A).
- Indotriradites malanzanensis* (Azcuy 1975) Gutiérrez & Balarino, 2018 (Archivo Suplementario-Fig. 4B).
- Indotriradites* spp.
- Leiotriteles clarus* Menéndez, 1965 (Figs. 2K–O).
- Leiotriteles corius* Kar & Bose, 1967 (Archivo Suplementario-Fig. 4C).
- Leiotriteles directus* Balme & Hennelly, 1956 (Archivo Suplementario-Figs. 4D, E).
- Leiotriteles inconspicuus* Menéndez, 1965 (Figs. 4F, G).
- Leiotriteles petilus* Menéndez & Azcuy, 1971 (Archivo Suplementario-Figs. 4H, I).
- Leiotriteles* spp.
- Lundbladispora braziliensis* (Pant & Srivastava, 1965) Marques-Toigo & Picarelli, 1984 (Archivo Suplementario-Figs. 4I, J).
- Lundbladispora irregularis* (Menéndez, 1965) Césari, 1986 (Archivo Suplementario-Fig. 4K).
- Lundbladispora riobonitensis* Marques-Toigo & Picarelli, 1984 (Archivo Suplementario-Fig. 4L).
- Lundbladispora* spp.

Punctatisporites glaber (Naumova ex Waltz en Lubert & Waltz, 1938) Playford, 1962 (Archivo Suplementario-Fig. 4M).

Punctatisporites gretensis Balme & Hennelly, 1956 (Archivo Suplementario-Fig. 4N).

Punctatisporites lucidulus Playford & Helby, 1968 (Archivo Suplementario-Fig. 4O).

Punctatisporites opacus (Menéndez, 1965) nov. comb. (Figs. 2P–T).

Punctatisporites pseudofoveosus Azcuy, 1975a (Archivo Suplementario-Figs. 4P, 4Q).

Punctatisporites spp.

Raistrickia densa Menéndez, 1965 (Archivo Suplementario-Figs. 4R, S).

Raistrickia paganciana Azcuy, 1975a (Archivo Suplementario-Fig. 4T).

Raistrickia verrucosa Menéndez, 1965 (Archivo Suplementario-Figs. 5A, 5B).

Rattiganispora apiculata Playford & Helby, 1968 (Archivo Suplementario-Fig. 5C).

Retusotriletes anfractus Menéndez & Azcuy, 1969 (Archivo Suplementario-Fig. 5D).

Retusotriletes archangelskyi Gutiérrez & Balarino, 2018 (Archivo Suplementario-Figs. 5E, F).

Retusotriletes simplex Menéndez & Azcuy, 1969 (Archivo Suplementario-Fig. 5G).

Retusotriletes spp.

Savitrissporites sp. Menéndez & González-Amicón, 1979 (Archivo Suplementario-Figs. 5H, I).

Vallatisporites ciliaris (Lubert en Lubert & Waltz, 1938) Sullivan, 1964 (Archivo Suplementario-Figs. 5J–M).

Vallatisporites spp.

Velamissporites cortaderensis (Césari & Limarino, 1987) Playford, 2015 (Archivo Suplementario-Fig. 5N).

Verrucosissporites patelliformis (Menéndez, 1965) Gutiérrez & Césari, 2000 (Archivo Suplementario-Figs. 5O–Q).

Verrucosissporites spp.

Esporas monoleté

Laevigatosporites callosus Balme, 1970 (Archivo Suplementario-Fig. 5R).

Laevigatosporites demutabilis Playford, 2020 (Archivo Suplementario-Figs. 5S, T).

Laevigatosporites spp.

Granos de polen monosacado

Caheniasaccites flavatus Bose & Kar, 1966 (Archivo Suplementario-Figs. 6A, B).

Caheniasaccites ovatus Bose & Kar, 1966 emend. Gutiérrez, 1993 (Archivo Suplementario-Figs. 6C, D).

Caheniasaccites spp.

Cannanoropollis bilateralis (Tiwari, 1965) Lindstrom, 1995 (Archivo Suplementario-Figs. 6E, F).

Cannanoropollis densus (Lele, 1964) Bose & Maheshwari, 1968 (Archivo Suplementario-Fig. 6G).

Cannanoropollis janakii Potonié & Sah, 1960 (Archivo Suplementario-Figs. 6H, I).

Cannanoropollis mehtae (Lele, 1964) Bose & Maheshwari, 1968 (Archivo Suplementario-Figs. 6J–L).

Cannanoropollis perfectus (Bose & Maheshwari 1968) Dias-Fabrizio, 1981 (Archivo Suplementario-Figs. 6M, N).

Cannanoropollis spp.

Crucisaccites latisulcatus Lele & Maithy, 1964 (Archivo Suplementario-Figs. 6O, P).

Crucisaccites monoletus Maithy, 1965 (Archivo Suplementario-Fig. 6Q).

Divarisaccus ovatus Lele & Chandra 1973 (Archivo Suplementario-Fig. 7A).

Plicatipollenites malabarensis (Potonié & Sah, 1960) Foster, 1975 (Archivo Suplementario-Figs. 7B, C).

Plicatipollenites trigonalis Lele, 1964 (Archivo Suplementario-Fig. 7D).

Plicatipollenites spp.

Potonieisporites balmei (Hart, 1960) Segroves, 1969 (Archivo Suplementario-Fig. 7E).

Potonieisporites densus Maheshwari, 1967 (Archivo Suplementario-Fig. 7F).

Potonieisporites neglectus Potonié & Lele, 1961 (Archivo Suplementario-Fig. 7G).

Granos de polen bisacado

Pteruchipollenites gracilis Segroves, 1969 emend. Foster, 1979 (Archivo Suplementario-Fig. 7H).

Pteruchipollenites spp. (Archivo Suplementario-Fig. 7I).

Algas

Ovoidites sp. (Archivo Suplementario-Fig. 7J)

Leiosphaeridia simplex Sinha, 1969 (Archivo Suplementario-Figs. 7K, L).

Tetraporina punctata (Tiwari & Navale, 1967) Kar & Bose, 1976 (Archivo Suplementario-Fig. 7M).

Tetraporina tetragona (Pant & Mehtra, 1963) Anderson, 1977 (Archivo Suplementario-Fig. 7N).

Fungi

Portalites confertus Hemer & Nygreen, 1967 (Archivo Suplementario-Fig. 7O).

Portalites gondwanensis Nahuys, Alpern e Ybert 1968 (Archivo Suplementario-Figs. 7P, Q).

Tabla 3. Composición de la palinoflora de la Mina Río Tambillos, agrupados según sus posibles afinidades botánicas.

Grupo de plantas	Géneros	%	%	Referencias
Efenofitas	<i>Calamospora</i>	12,5	12,5	Balme, 1995
Helechos	<i>Punctatisporites</i>	10,5	32,8	Leguizamón & Archangelsky, 1981 Balme, 1995
	<i>Leiotriletes</i>	7,5		Balme, 1995
	<i>Brevitriletes</i>	4,0		Tripathi <i>et al.</i> , 2012
	<i>Laevigatosporites</i>	2,7		Balme, 1995
	<i>Convolutispora</i>	2,5		Balme, 1995
	<i>Raistrickia</i>	1,6		Laveine, 1969
	<i>Apiculatisporis</i>	1,2		Balme, 1995
	<i>Verrucosporites</i>	1,0		Balme, 1995
	<i>Dictyophyllidites</i>	0,8		Balme, 1995
	<i>Granulatisporites</i>	0,6		Balme, 1995
	<i>Horriditriletes</i>	0,2		Millay & Taylor, 1979, 1982
	<i>Savitrissporites</i>	0,2		Hochuli, 1985
	<i>Lophotriletes</i>	0,1		Taylor & Eggert, 1969
Progimnospermas	<i>Apiculiretusispora</i>	9,8	17,1	Andrews <i>et al.</i> , 1974
	<i>Anapiculatasporites</i>	3,1		Andrews <i>et al.</i> , 1974, 1975
	<i>Retusotriletes</i>	2,5		Andrews <i>et al.</i> , 1974, 1975
	<i>Grossusporites</i>	1,2		
	<i>Cyclogranisporites</i>	0,5		Balme, 1995
Licofitas	<i>Cristatisporites</i>	6,8	13,5	Balme, 1995
	<i>Lundbladispota</i>	4,0		Balme, 1995
	<i>Vallatisporites</i>	0,8		Balme, 1995
	<i>Indotriradites</i>	0,7		Balme, 1995
	<i>Velamispores</i>	0,5		Valdez Buso <i>et al.</i> , 2020
	<i>Endosporites</i>	0,4		Balme, 1995
	<i>Densoisporites</i>	0,3		Balme, 1995
Briofitas	<i>Coptosporites</i>	5,0	7,3	Dettmann, 1963
	<i>Rattiganispora</i>	2,3		
Cordaitales	<i>Plicatipollenites</i>	0,5	0,5	Clement-Westerhof, 1984
Coníferas	<i>Cannanoropollis</i>	6,5	14,9	Archangelsky & Cúneo, 1987
	<i>Caheniasaccites</i>	5,5		Archangelsky & Cúneo, 1987
	<i>Potonieisporites</i>	1,5		Rothwell, 1982
	<i>Crucisaccites</i>	1,1		Ottone 1988
	<i>Divarisaccus</i>	0,3		Balme, 1995
Pteridospermales	<i>Pteruchipollenites</i>	0,3	0,3	Balme, 1995
Algas	<i>Leiosphaeridia</i>	0,3	0,7	Balme, 1995
	<i>Ovoidites</i>	0,1		Grenfell, 1995
	<i>Tetraporina punctata</i>	0,3		Hemmer & Nygreen, 1967 Van Geel, 1976
Fungi	<i>Portalites confertus</i>	0,4	0,4	Elsik, 1996
Total		100,0	100,0	

SISTEMÁTICA

Anteturma: Proximegerminantes Potonié, 1970

Turma: Triletes Reinsch, 1881 emend. Dettmann, 1963

Suprasubturma: Acavatitriletes Dettmann, 1963

Subturma: Azonotriletes Lubert, 1935 emend. Dettmann, 1963

Infraturma: Laevigati Bennie & Kidston, 1886 emend. Potonié, 1956

Género: *Calamospora* Schopf, Wilson & Bentall, 1944

Especie tipo. *Calamospora hartungiana* Schopf en Schopf, Wilson & Bentall, 1944 [designación original].

Calamospora smileyana Menéndez, 1965 emend.

Figs. 2A–H

Holotipo. BA Pal 17(1) W35/3 (Fig. 2A).

Lectotipos. BA Pal 17(3) O35/2 (Fig. 2C; Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1, figs. Ba, b); BA Pal 17(4) T34/0 (Fig. 2B; Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1, figs. Ca, Cb); BA Pal 17(5) R52/3 (Fig. 2D), BA Pal 17(10) N29/4 (Fig. 2E), BA Pal 17(10) L31/4 (Fig. 2F).

Otro material ilustrado. BA Pal 17(13) U38/1 (Fig. 2G), BA Pal 17(5) M31/3 (Fig. 2H).

Estratotipo y edad. Formación Agua Colorada, miembro superior; Carbonífero tardío (Pennsylvaniano).

Localidad tipo. Río Tambillos, Sierra de Famatina, provincia de La Rioja, Argentina.

Diagnosis enmendada. Espora trilete de contorno circular, exina delgada y lisa a sagrinada, con pliegues secundarios semilunares pequeños que aparecen en cantidades variables, llegando a ser abundantes, pero sin deformar la forma general; marca trilete simple a resaltadas por delicados labios; en general débilmente marcada y obliterada por los plegamientos exinales; ramas de la lesura rectas a levemente onduladas, extendiéndose entre $\frac{1}{2}$ a $\frac{4}{5}$ del radio total de la espora.

Emended diagnosis. Trilete spore with a circular outline, exine thin and smooth to sagriate, with small semilunar secondary folds that appear in variable quantities, becoming abundant, but without deforming the general shape; trilete mark simple to highlighted by delicate lips; generally weakly marked and obliterated by the exinal folds; branches of the lesura straight to slightly wavy, extending between $\frac{1}{2}$ to $\frac{4}{5}$ of the total radius of the spore.

Dimensiones. Diámetro ecuatorial 70 (100,2) 165 × 60 (86,0) 140 μm ; espesor de la exina 0,8 (1,0) 1,2 μm (34 ejemplares).

Observaciones y comparaciones. *Calamospora smileyana* se caracteriza por su gran tamaño, contorno circular, exina delgada y lisa, con abundantes pliegues secundarios sobre la superficie de la exina, estos pequeños pliegues no deforman el contorno general de la espora conservándose su forma circular-planar, por su lesura débilmente marcada desde simple a resaltada por delicados labios y por las ramas de la lesura extendidas entre $\frac{1}{2}$ y $\frac{3}{4}$ del radio de la espora.

Originalmente esta especie fue caracterizada por Menéndez (1965, pp. 52–53, lám. VII, fig. 1), sobre la base de dos ejemplares, la revisión de las muestras ha permitido identificar más de 30 especímenes, permitiendo ampliar su diagnosis, detallando la morfología de la lesura, de los pliegues exinales y de su forma general; además, se ilustra nuevamente el holotipo (Fig. 1A) y se proponen 4 lectotipos que muestran la variación morfológica de la especie.

Calamospora falkenbergensis Venkatachala & Bharadwaj, 1964 y *C. perrugosa* (Loose, 1934) Schopf, Wilson & Bentall, 1944 presentan un aspecto similar, respecto a sus diámetros, contorno y longitud de la lesura (Venkatachala & Bharadwaj, 1964, p. 165, pl. 2, fig. 14; Smith & Butterworth, 1967, p. 137, pl. 3, fig. 9), sin embargo, exhiben varios pliegues grandes que deforman el contorno de la espora y presentan una marca trilete simple.

***Calamospora* sp. A**

Figs. 2I, 2J

1975 *Calamospora liquida* Kosanke, 1950; Ybert, p. 184, pl. 1, fig. 13.

Descripción. Espora radial trilete originalmente esférica de contorno subcircular deformado por plegamiento, de margen liso. Marca trilete distintiva de rayos ligeramente ondulados entendiéndose hasta 5/6 del radio de la espora. Labios bajos y anchos, que son más angostos en el ápex ($3\ \mu\text{m}$) y más anchos ($7\ \mu\text{m}$) hacia el ecuador. Exina delgada ($1,0\text{--}1,2\ \mu\text{m}$), lisa con pliegues exinales semilunares y concéntricos sobre el sector marginal de la cara distal.

Dimensiones. Diámetro ecuatorial $65\text{--}110 \times 65\text{--}90\ \mu\text{m}$ (3 ejemplares).

Observaciones y comparaciones. *Calamospora liquida* descripta e ilustrada por Ybert (1975) para el Pérmico de Brasil, presenta las mismas características que *Calamospora* sp. A, principalmente la lesura, que posee anchos y bajos labios, y sus rayos son mucho más extendidos, rasgos que nos permiten diferenciar al material sudamericano de *C. liquida* (Kosanke, 1950, p. 41, pl. 9, fig. 1).

Otras especies comparables con *Calamospora* sp. A, por la presencia de labios y un sistema de pliegues exinales sobre la cara distal, son *C. breviradiata* Kosanke, 1950, *C. impexa* Playford, 1965, *C. pseudotriangulata* Habib, 1966, *C. lunzensis* Bharadwaj & Singh, 1964, *C. nebulosa* Ravn, 1979 y *C. microrugosa* (Ibrahim) Schopf, Wilson & Bentall, 1944. Sin embargo, *C. breviradiata*, *C. impexa* y *C. pseudotriangula* se pueden diferenciar por exhibir las ramas de la lesura mucho menos desarrolladas (entre $\frac{1}{2}$ y $\frac{1}{3}$ del radio de la espora) (Kosanke, 1950, p. 41, pl. 9, fig. 4; Playford, 1965, p. 177; pl. 6, figs. 1–3; Habib, 1966, p. 663, pl. 104, figs. 4, 5, 8). *Calamospora lunzensis* y *C. nebulosa*, además de las ramas cortas de la lesura, muestran los labios tenuemente desarrollados y una zona oscurecida en el centro de la cara proximal (Bharadwaj & Singh, 1964, p. 31, pl. 2, figs. 36–38; Ravn, 1979, p. 24, pl. 3, figs. 8–12). *Calamospora microrugosa* muestra las ramas de la lesura cortas ($\frac{1}{2}$ del radio de la espora) y ocasionalmente exhibe labios (Potonié & Kremp, 1955, p. 49).

***Leiotriletes clarus* Menéndez, 1965 emend.**

Figs. 2K–O

Holotipo. BA Pal 17(21) 29,6/88,5 (Menéndez, 1965, p. 49, lám. I, fig. 1).

Neotipo. BA Pal 17(5) L30/4 (Fig. 2K; Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1, p. 28, Fig. A).

Lectotipos. BA Pal 17(5) E40/0 (Fig. 2L); BA Pal 17(10) Q43/1 (Fig. 2M).

Otro material ilustrado. BA Pal 17(13) K49/2 (Fig. 2N), BA Pal 17(C) B46/2 (Fig. 2O).

Estratotipoyedad. Formación Agua Colorada, miembro superior; Carbonífero tardío (Pennsylvaniano).

Localidad tipo. Río Tambillos, Sierra de Famatina, provincia de La Rioja, Argentina.

Diagnosis enmendada. Espora trilete de contorno triangular a subtriangular redondeado, lados convexos, exina lisa, gruesa (ca. $2,0\ \mu\text{m}$ de espesor), portando escasos pliegues semilunares. Marca trilete bien marcada desde simple a portando labios bajos y engrosados, cuyas ramas se extienden predominantemente hasta los $\frac{4}{5}$ del radio de la espora.

Emended diagnosis. Trilete spore, triangular to rounded subtriangular outline, convex sides; smooth, thick exine (ca. $2.0\ \mu\text{m}$ thick), bearing few semilunar folds. Trilete mark well marked from simple to bearing low and thickened lips, whose rays extend predominantly to $\frac{4}{5}$ of the spore radius.

Dimensiones. Diámetro ecuatorial total $65\ (71,8)\ 90 \times 60\ (66,9)\ 77\ \mu\text{m}$; espesor de la exina $1,5\ (2,0)\ 2,5\ \mu\text{m}$ (12 ejemplares). Longitud de las ramas de la lesura, $\frac{1}{2}$ ($\frac{4}{5}$) radios de la espora.

Observaciones. El hallazgo de más ejemplares en los preparados originales ha permitido apreciar que la lesura puede ser simple o con labios, su diámetro ecuatorial grande ($65\text{--}90 \times 60\text{--}77 \mu\text{m}$), la exina gruesa (ca. $2 \mu\text{m}$ de espesor) y la longitud de las ramas de la lesura generalmente alcanza los $4/5$ del radio de la espora. Estos rasgos nos permiten enmendar la diagnosis de la especie. Se designan al ejemplar BA Pal 17(5) L30/4 (ilustrado en Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1, fig. A, y aquí Fig. 2K) como neotipo; y como lectotipos los ejemplares BA Pal 17(5) E40/0 (Fig. 2L) y BA Pal 17(10) Q43/1 (Fig. 2M).

Género: ***Punctatisporites Ibrahim***, 1933 emend. Potonié & Kremp, 1954

Especie tipo. *Punctatisporites punctatus* (Ibrahim, 1932) Ibrahim, 1933 [designación original].

Punctatisporites opacus (Menéndez, 1965) nov. comb.

Figs. 2P–T

1965 *Calamospora? opaca* Menéndez, pp. 51, 52, lám. VIII, figs. 1, 2.

1973 *Calamospora? opaca* Menéndez; González Amicón, p. 11, lám. I, fig. 1.

1979 *Calamospora opaca* Menéndez; Menéndez & González Amicón, p. 66.

2025 *Calamospora? opaca* Menéndez, 1965; Gutiérrez *et al.*, Archivo Suplementario 1, pp. 16, 17, figs. A, B.

Holotipo. BA Pal 17(10) 33,7/84,0 (Menéndez, 1965, lám. VIII, fig. 1).

Neotipo. BA Pal 17(10) S32/1 (Fig. 2P; Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1, figs. Aa, Ab).

Lectotipos. BA Pal 17(C) J43/0 (Fig. 2Q; Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1, figs. Ba, Bb); BA Pal 17(2) D40/0 (Fig. 2R); BA Pal 17(12) J33/0 (Fig. 2S).

Otro material ilustrado. BA 17(10) F30/0 (Fig. 2T).

Estratotipo y edad. Formación Agua Colorada, miembro superior; Carbonífero tardío (Pennsylvaniano).

Localidad tipo. Río Tambillos, Sierra de Famatina, provincia de La Rioja, Argentina.

Diagnosis enmendada. Espora trilete, contorno ecuatorial circular, marca trilete simple o portando un delicado margo (de $1,2$ a $2,5 \mu\text{m}$ de ancho total), cuyos rayos alcanzan generalmente entre los $2/3$ y $4/5$ del radio de la espora. Exina gruesa, lisa, portando pliegues sobre la cara distal. Sobre la zona central de la cara proximal se observa un leve espesamiento de la exina, en ocasiones infrapunctuaciones irregularmente dispuestas, que pueden definir un sector subtriangular.

Emended diagnosis. Trilete spore, circular equatorial outline, simple trilete mark or bearing a delicate margo (1.2 to $2.5 \mu\text{m}$ in total width), whose rays generally reach between $2/3$ and $4/5$ of the spore radius. Thick, smooth exine, bearing folds on the distal face. On the central area of the proximal face, a slight thickening of the exine is observed, sometimes with irregularly arranged infrapunctations, which may define a subtriangular sector.

Dimensiones. Diámetro ecuatorial 55 ($75,1$) 100×42 ($66,5$) $90 \mu\text{m}$; espesor de la exina $1,2$ ($1,8$) $2,2 \mu\text{m}$ (23 ejemplares). Longitud de las ramas de la lesura $1/2$ ($2/3\text{--}4/5$) del radio de la espora.

Observaciones y comparaciones. La revisión realizada permitió identificar más ejemplares de esta especie, lo que nos facilitó proponer la enmienda a su diagnosis en base a las características de su pared (mediana a gruesa), de un área de contacto tenuemente definida, con la marca trilete simple a veces portando delicados margos y por la presencia de pliegues exinales sobre la cara distal caracteriza a esta especie.

Menéndez (1965) también la caracterizó por la presencia de granulación sobre la exina un área de contacto triangular. Sin embargo, entendemos que dicho carácter corresponde a esférulas de hongos, comunes en otras especies en esta asociación, como se verá más adelante. La presencia de una pequeña área con la exina engrosada en el ápex (parte central de la cara proximal) aquí observada, probablemente se corresponda con el “área de contacto” descrito por Menéndez (1965).

El espesor de la exina y su naturaleza lisa permite combinar esta especie al género *Punctatisporites*. La especie más próxima resulta *P. gretensis* Balme & Hennelly, 1956, que se diferencia de *P. opacus* (Menéndez, 1965) nov. comb., por su exina mucho más gruesa (ca. 4 μm), con una lesura claramente definida por margos o labios prominentes, a veces ligeramente elevados, portando ocasionales pliegues exinales, cortos, concéntricos y arqueados en los extremos de las ramas de la lesura (Balme & Hennelly, 1956, p. 245, pl. 2, figs. 11–13).

Suprasubturma: Laminatitriletes Smith & Butterworth, 1967

Subturma: Zonolaminatitriletes Smith & Butterworth, 1967

Infraturma: Cingulicavati Smith & Butterworth, 1967

Genus: ***Densoisporites*** Weyland & Krieger, 1953 emend. Bharadwaj & Kumar, 1972

Especie tipo. *Densoisporites velatus* Weyland & Krieger, 1953 emend. Krasnova in Samoilovitch & Mtchedlishvili, 1961 [designación original].

Comentario. Aceptamos la enmienda de Bharadwaj & Kumar (1972, p. 218), que circunscribe el género *Densoisporites* a esporas trilete, de contorno subcircular a subtriangular convexas, cavadas, con una exoexina ornamentada que envuelve a la intexina y que están unidas en el área de contacto, con un engrosamiento ecuatorial (cíngulo) ornamentado con gránulos muy bajos y discretos.

Densoisporites brevigranulatus (Menéndez, 1965) nov. comb.

Figs. 3A–D

1965 *Lycospora brevigranulata* Menéndez, p. 63, lám. V, fig. 8; lám. VII, fig. 2.

2025 *Lycospora brevigranulata* Menéndez; Gutiérrez *et al.*, Archivo Suplementario 1, pp. 198–200, figs. 8a–8c; Figs. A, B.

Holotipo. BA Pal 17(12) R44/3 (Fig. 3B; Menéndez, 1965, lám. V, fig. 8; Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1, figs. 8a–8c).

Otro material ilustrado. BA Pal 17(13) M51/0 (Fig. 3B); BA Pal 17(12) E42/1 (Fig. 3C).

Estratotipoyedad. Formación Agua Colorada, miembro superior; Carbonífero tardío (Pennsylvaniano).

Localidad tipo. Río Tambillos, Sierra de Famatina, provincia de La Rioja, Argentina.

Diagnosis emendada. Espora radial trilete, cavada, de contorno subtriangular redondeado a subcircular, en vista polar. Exina separada en dos capas, llegando a formar un cuerpo interno distintivo; en la zona ecuatorial la exoexina está engrosada formando un cíngulo relativamente estrecho, de ancho constante y de superficie regularmente granular. Margen interno del cíngulo nítido. Marca trilete, simple o con delgados labios, nítida y con rayos rectos que pueden alcanzar las proximidades del borde del cuerpo central. Intexina delgada, laevigada, de margen paralelo al contorno. Exoexina escabrada en la cara proximal; sobre la superficie de la cara distal y sobre el cíngulo se observan pequeños granos, conos y espinas, dispuestos homogéneamente y separados por distancias igual o mayores a sus diámetros basales. Cara proximal plana, levigada; cara distal levemente convexo, finamente esculturada.

Emended diagnosis. Radial trilete spore, cavate, subtriangular to subcircular outline in polar view. Exine separated into two layers, forming a distinct inner body; in the equatorial zone, the exoexine is thickened, forming a relatively narrow cingulum of constant width and a regularly granular surface. Inner margin of the cingulum distinct. Trilete mark, simple or with thin lips, distinct, with straight

rays that may reach close to the edge of the central body. Intexine thin, laevigate, with a margin parallel to the outline. Exoexine scabrate on the proximal face; on the surface of the distal face and on the cingulum, small grains, cones, and spines are observed, arranged homogeneously and separated by distances equal to or greater than their basal diameters. Proximal face flat, laevigate; distal face slightly convex, finely sculpted.

Dimensiones. Diámetro ecuatorial total 53 (55,6) 65 × 47 (50,8) 58 μm; diámetro del cuerpo central 47 (51,0) 60 × 40 (46,0) 56 μm (5 ejemplares).

Observaciones y comparaciones. Originalmente, Menéndez (1965) refirió esta especie al género *Lycospora* Schopf, Wilson & Bentall, 1944 emend. Potonié & Kremp, 1954. La enmienda de Somers *et al.* (1972, pp. 1–110) para este género dejó bien en claro que en él se pueden incluir esporas cingulizadas y cinguladas. Según la revisión del género realizada por Beck (2012), aunque no consideró a *L. brevigranulata* en sus estudios, esta especie podría incluirse en el Grupo *Lycospora granulata* Beck, 2012. A este Grupo asignó esporas caracterizadas por una escultura distal microespinosa, prominente y densa; mientras que la cara proximal puede ser levigada y veces finamente microgranulada. Debido a que la naturaleza de exoexina que presentan los ejemplares de la Mina Río Tambillos: cara distal y cingulo ornamentado con gránulos y no por conspicuas espinas densamente dispuestas, entendemos que esta especie debería referirse al género *Densoisporites* según la enmienda de Bharadwaj & Kumar (1972).

Densoisporites brevigranulatus (Menéndez, 1965) nov. comb. se diferencia del resto de las especies del género por su exoexina finamente esculturada por gránulos en su cara distal, el cingulo de ancho constante y bien definido y, el cuerpo central grande, en relación con el diámetro total, y éste está separado del cingulo por un cavum muy angosto.

Turma: *Hilates* Dettmann, 1963

Género: *Coptospora* Dettmann, 1963

Especie tipo. *Coptospora striata* Dettmann, 1963 [designación original].

Coptospora famatinensis (Menéndez, 1965) nov. comb.

Figs. 3ET, 4A–E

1965 *Anulatisporites famatinensis* Menéndez, p. 65, lám. IV, figs. 1–2.

1965 *Anulatisporites granulatus* Menéndez, pp. 65–66, lám. IV, figs. 6–7.

2018 *Anulatisporites famatinensis* Menéndez emend. Gutiérrez & Balarino, p. 14, pl. 3, figs. 1–9.

2025 *Anulatisporites famatinensis* Menéndez emend. Gutiérrez & Balarino, 2018; Gutiérrez *et al.*, Archivo Suplementario 1, pp. 190, 191, Figs. A–H.

2025 *Anulatisporites granulatus* Menéndez emend. Gutiérrez & Balarino, 2018; Gutiérrez *et al.*, Archivo Suplementario 1, pp. 194, 195, Figs. A–H.

Holotipo. Menéndez, 1965, pl. IV, fig. 2.

Neotipo. BA Pal 17(2) T38/0 (Fig. 3E; Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1, Figs. Aa–b).

Lectotipos. BA Pal 17(3) P39/0 (Fig. 3F), BA Pal 17(3) P39/0 (Fig. 3F; Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1, figs. Ca, Cb), BA Pal 17(1) M45/0 (Fig. 3G), BA Pal 17(4) X39/0 (Fig. 3H), BA Pal 17(4) O41/4 (Fig. 3K), BA Pal 17(13) G42/4 (Fig. 3N), BA Pal 17(1) S35/1 (Fig. 4A), BA Pal 17(1) K41/0 (Fig. 4C), BA Pal 17(1) H41/0 (Fig. 4D), BA Pal 17(1) H45/2 (Fig. 4E), BA Pal 17(4) M39/3 (Fig. 4I), BA Pal 17(13) L35/2 (Fig. 4L).

Otro material ilustrado. BA Pal 17(4) S48/2 (Fig. 3I), BA Pal 17(3) D40/0 (Fig. 3J), BA Pal 17(3) J34/4 (Fig. 3L), BA Pal 17(14) F33/0 (Fig. 3M), BA Pal 17(1) G30/1 (Fig. 3O), BA Pal 17(1) J41/0 (Fig. 3P), BA Pal 17(14) F36/4 (Fig. 4B), BA Pal 17(1) F43/2 (Fig. 4F), BA Pal 17(1) J25/4 (Fig. 4G), BA Pal 17(29) U34/1 (Fig. 4H), BA Pal 17(3) G43/0 (Fig. 4J), BA Pal 17(4) C39/3 (Fig. 4K), BA Pal 17(3) O49/1 (Fig. 4M), BA Pal 17(12) G40/1 (Fig. 4N), BA Pal 17(10) F32/0 (Fig. 4O) BA Pal 17(4) U46/3 (Fig. 4P).

Estratotipoyedad. Formación Agua Colorada, miembro superior; Carbonífero tardío (Pennsylvaniano).

Localidad tipo. Río Tambillos, provincia de La Rioja, Argentina.

Diagnosis. Espora radial trilete, hilada, de contorno subcircular, ovalado a subtriangular. Cara proximal con una marca trilete simple generalmente distintiva, recta, de longitud variable que se extiende aproximadamente desde $\frac{3}{4}$ del radio de la espora, hasta el ecuador. Cara distal con una ruptura (*hilum*), de forma y tamaño variable, con un margen interno irregular asociado con pequeños pliegues exinales. El *hilum* ocupa un área equivalente entre 0,7 y 0,8 de la cara distal. Exina lisa a finamente punteada, a veces portando pequeños corpúsculos sobre el área central, de disposición irregular. La exina que rodea el *hilum*, parece más robusta que el resto de la espora.

Emended diagnosis. Radial trilete spore, hilate, subcircular, oval to subtriangular in outline. Proximal face with a generally distinct, straight, simple trilete mark of variable length extending from approximately $\frac{3}{4}$ of the spore radius to the equator. Distal face with a rupture (*hilum*) of variable shape and size, with an irregular inner margin associated with small exinal folds. The *hilum* occupies an area equivalent to between 0.7 and 0.8 of the distal face. Exine smooth to finely punctate, sometimes bearing small, irregularly arranged corpuscles on the central area. The exine surrounding the *hilum* appears more robust than the rest of the spore.

Dimensiones. Formación Agua Colorada (120 ejemplares). Diámetro ecuatorial, 40 (73,2) 120 × 30 (63,0) 100 μm ; diámetro del *hilum* 25 (54,9) 100 × 25 (46,3) 75 μm . Ancho banda exinal periférica 4 (8,5) 17 μm . Longitud de las ramas de la lesura 1/2-5/6 del radio de la espora. Formación Santiago Temple (90 ejemplares). Diámetro ecuatorial 40 (67,4) 102 × 36(60.0)95 μm ; diámetro del *hilum* 26 (49,9) 77 × 22 (45,3) 72 μm . Ancho banda exinal periférica 3 (7,1) 12 μm . Longitud de las ramas de la lesura 1/2-3/4 del radio de la espora.

Comentarios y comparaciones. La revisión de los preparados originales ha permitido observar que unos 120 especímenes que muestran sobre la cara distal un adelgazamiento de la exina (*hilum*) de contorno irregular. Este *hilum* varía desde tenuemente definido (Figs. 3E, F, K) hasta muy bien delimitado (Figs. 4C, E, F), llegando la exina a romperse en diferente grado y forma (Figs. 4A, B, G-I, M) hasta desaparecer (Figs. 3H-J, 3L-P y 4D, K, P, P). Este *hilum* presenta variadas formas y el contorno por lo general es irregular. Dicha estructura no corresponde a un opérculo, tal como lo sugieren El Atfy *et al.* (2024, table 2), quienes refieren esta especie al género *Vestispora* Wilson & Hoffmeister, 1956 emend. Wilson & Venkatachala, 1963; género que incluye esporas cameradas, con un opérculo proximal y la pared externa levigada, escabrada, reticulada o foveolada (Wilson & Venkatachala, 1963, p. 96).

De los géneros hilados, *Coptospora* Dettmann, 1963 resulta el más adecuado para incluir esta especie, ya que comprende esporas inaperturadas o hiladas, con exina lisa a esculturada y con el *hilum* en la cara distal (Dettmann 1963, p. 88; ver Jansonius & Hills, 1976, ficha 590). Si bien la mayoría de las especies de este género carecen de una marca trilete distintiva, *C. paradoxa* Dettman, 1963 es descrita con una marca trilete tenuemente definida (Dettman, 1963), lo mismo parece mostrar el paratipo de *C. foveolata* Archangelsky & Villar de Seoane, 1996, lám. I, figs. 11-12; Gutiérrez *et al.*, 2025, Archivo Suplementario 1). La especie más próxima a *C. famatinensis* (Menéndez, 1965) nov. comb, resulta *C. santacrucensis* Perez Loinaze & Llorens, 2018, que presenta la exina lisa y una distintiva marca trilete acompañada por delgados labios (Perez Loinaze & Llorens, 2018, pp. 223, 225, figs. 5K-M). Esta última característica junto a sus menores dimensiones, separa claramente a *C. santacrucensis* (diámetro ecuatorial: ca. 24,4 μm ; diámetro del *hilum*, ca. 15,5 μm) de *C. famatinensis* (Menéndez, 1965) nov. comb. (diámetro ecuatorial: ca. 67,4 × 49,9 μm ; diámetro del *hilum*: ca. 49,9 × 45,3 μm).

Las esporas observadas no presentan un cíngulo definido, sino que la diferencia de espesor entre la zona central y la ecuatorial, es consecuencia del adelgazamiento y/o ausencia de la exina por rotura, sobre la parte central de la cara distal (*hilum*). Por ello, es excluida del género *Anulatisporites* Loose, 1934 emend. Potonié & Kremp, 1954, caracterizado por un macizo cíngulo (ver Jansonius & Hills, 1976, ficha 126).

Por otra parte, se observa que la mayoría de los especímenes muestran pequeñas esférulas sobre la exina (Figs. 3H, I, K, L, N, P y 4A, C–E, L), distribuidas heterogéneamente, por lo general concentrados en el área central de la espora. Lo mismo se ha observado en el material de Santiago Temple (ver Gutiérrez & Balarino, 2018, p. 14, pl. 3, figs. 4–5, 7). Las esférulas se ubican individualmente, en pares, en filas o en grupos sobre la exina (Figs. 3H, 3I, 3K, 3N, 4C, 4D, 4J) por lo que muy probablemente se trate de esporas de hongos (cf. *Annella* Srivastava, 1976). La presencia de estas esférulas (interpretadas como gránulos por Menéndez, 1965, p. 65) le permitió caracterizar *Anulatisporites granulatus* Menéndez, 1965 como una especie separada. Entendemos que esa separación no se justifica, por lo que se trata de la misma especie, teniendo prioridad la especie aquí descrita, y se la incluye como un sinónimo de *C. famatinensis*.

En la mayoría de los especímenes de Santiago Temple, con mejor preservación, que son incluidos en esta especie, Gutiérrez & Balarino (2018, pl. 3, figs. 1, 2, 4) describieron e ilustraron un leve espesamiento exinal sobre el área central de la cara proximal. En aquellos ejemplares sin este engrosamiento se observa que el *hilum* presenta un borde interno irregular y pliegues secundarios asociados (Gutiérrez & Balarino, 2018, pl. 3, figs. 1, 3, 5, 6).

Megaflora

Los ejemplares de megaflora de la Mina Río Tambillos que se hallan depositados en la Colección de Paleobotánica del MACN, incluyen principalmente fragmentos de pinas de *Nothorhacopteris argentinica* (Geinitz) Archangelsky, 1981 (Figs. 5A–G). Este taxón originalmente fue referido a las progimnospermas (Archangelsky, 1983), aunque posteriormente fue referida a la familia *Austrocalyxaeae* de las pteridospermas (Vega & Archangelsky, 2001). También se han identificado fragmentos de tallos de esfenofitas indeterminados (Figs. 5H–J) y una semilla (*Cordaicarpus* sp. cf. *C. cesariae* Gutiérrez *et al.*, 1992; Fig. 5K), relacionadas a las gimnospermas.

De acuerdo a los registros de la megaflora de Río Tambillos depositada en la Colección de Paleobotánica, 15 ejemplares no fueron hallados y, por lo tanto, tampoco pudieron ser revisados (ver Tabla 2). Del resto, destacamos que la muestra BAPB 3680, tal como lo señaló Menéndez (1965) fue procesada para su estudio paleopalínológico.

DISCUSIÓN

Edad y correlaciones

Como fuera mencionado previamente, la mega y microflora que ha brindado la Fm. Agua Colorada fueron referidas a las biozonas de asociación *Nothorhacopteris argentinica*-*Botrychiopsis weissiana*-*Ginkgophyllum diazii* (NBG) y *Raistrickia densa*-*Convolutispora muriornata* (DM), respectivamente. En particular la Biozona de Asociación DM, definida por Césari & Gutiérrez (2001) y revisada por Césari & Perez Loinaze (2021), fue subdividida en tres sub-biozonas de Intervalo: A, B y C. Las microfloras de la Fm. Agua Colorada representan a las tres sub-biozonas; específicamente aquellas provenientes del miembro superior fueron referidos a la Sub-biozona B, del lapso Bashkiriano tardío–Moscoviano temprano (Césari & Perez Loinaze, 2021). Por su parte la Biozona NBG fue referida al Pennsylvaniano (Archangelsky *et al.*, 1996).

En particular, el contenido de la muestra proveniente de la Mina Río Tambillos (BA Pal 17) no parece ser concluyente para respaldar su asignación a la Sub-biozona B, ya que:

- 1) presenta la mayoría de las especies diagnósticas de la Sub-biozona A (*Anapiculatisporites concinnus*, *Apiculatisporites variornatus*, *Apiculiretusispora alonsoi*, *Convolutispora muriornata*, *Cristatisporites menendezii*, *Granulatisporites austroamericanus*, *Grossusporites microgranulatus*, *Indotriradites/Cristatisporites stellatus*, *Lundbladispora* spp., *Raistrickia densa*, *Vallatisporites* spp., *Velamispores cortaderensis*, *Crucisaccites monoletus*, *Plicatipollenites* spp., *Potonieisporites* spp.; ver Césari & Perez Loinaze, 2021).

- 2) están ausente las especies diagnósticas de la Sub-biozona B, tales como *Spelaeotriletes ybertii*, y los granos de polen estriados referidos a *Striatoabieites* spp., *Protohaploxylinus* spp.

- 3) por otro lado la presencia, aunque escasa, de granos de polen bisacados referidos a *Pteruchipollenites* (*P. gracilis* y *P.* spp.) parecería un elemento que permitiría referir la palinoflora de la Mina Río Tambillos a la Sub-biozona B, ya que aparecen en asociaciones palinológicas de

la Formación Tupe, en la Sierra de Maz (Césari 1984, 1985) y la sección superior de la Fm. Agua Colorada en la vertiente oriental de la Sierra de Famatina (Gutiérrez, 1993). Valdez Buso *et al.* (2020) mencionaron la presencia de *Pteruchipollenites* spp. para una palinoflora de la Formación Guandacol; teniendo en cuenta que es la única cita del género para la sub-biozona A y no ha sido ilustrado dicho grano de polen, consideraremos dudoso este registro hasta que sea confirmada su presencia en alguna palinoflora referible a la Sub-biozona A.

Por lo tanto, tal como están definidas las biozonas (Césari & Gutiérrez, 2001; Césari & Perez Loinaze, 2021) resulta incierto referir la microflora de la Mina Río Tambillos a la Sub-biozona A o B. Aunque, si consideramos el aspecto estratigráfico, los carbones asociados a la dicha muestra son correlacionable con los carbones tupenses, ampliamente distribuidos en las cuencas neopaleozoicas del centro-oeste de Argentina (Limarino *et al.*, 2021) y que están caracterizados por asociaciones palinológicas de la Sub-biozona B (Césari & Gutiérrez, 2001; Limarino *et al.*, 2014; Césari & Perez Loinaze, 2021).

Si bien se ha avanzado considerablemente en la caracterización de las sub-biozonas (A, B, C) de la Biozona DM, desde que fueran propuestas por Césari & Gutiérrez (2001) y Césari & Perez Loinaze (2021), no parecen ser suficientes la presencia de *Spelaeotriletes ybertii*, y los granos de polen bisacados estriados (*Striatoabieites* spp., *Protohaploxypinus* spp.) en la Sub-biozona B para separarla de la Sub-biozona A. Por lo que se debería continuar en la caracterización de la Sub-biozona B con la presencia de algún otro taxa (especies y/o géneros) que las defina, como podría ser la presencia de *Pteruchipollenites* spp.

Paleoambientes

La palinoflora de la Fm. Agua Colorada, en la Mina Río Tambillos (Tabla 3), está compuesta en forma dominante por esporas triletes y monoletes (84%), y complementan los granos de polen (15,2%). En forma relictual aparecen palinomorfos de alga (0,7%) y esporas de hongo (0,4%). Entre las esporas se destacan aquellas vinculadas con los helechos (32,8%), progimnospermas (17,1%), licofitas (13,5%), esfenópsidas (12,5%) y briofitas (7,3%). Por su parte, los granos de polen están principalmente relacionados a las coníferas (14,9%).

La megaflore está compuesta principalmente por fragmentos de frondes de Pteridospermales (*Nothorhacopteris argentinica*), tallos de esfenofitas indeterminados y una semilla relacionada a las gimnospermas.

Esta flora, relativamente homogénea y fragmentaria, fue recuperada del miembro superior de la Fm. Agua Colorada (facies E). Estas rocas se habrían formado en un ambiente de sedimentación fluvial meandriforme con una llanura de inundación ampliamente desarrollada (ver Limarino, 1989). Los carbones que caracterizan esta facies son correlacionables con aquellos de la etapa glacial terminal (Limarino *et al.*, 2014). Luego de la glaciación carbonífera, durante el Pennsylvaniano, en la Cuenca Paganzo se observa una tendencia general de aumento de temperatura y humedad ambiente, con una mayor disponibilidad de agua y temperaturas que habrían variado de templado a templado cálido (López Gamundi *et al.*, 1992). Estas condiciones ambientales, combinadas a un relieve más maduro de la cuenca, habría generado el desarrollo de sistemas fluviales meandriformes de alta sinuosidad y con amplias planicies de inundación frecuentemente anegadas. En estos ambientes habrían prosperado importantes coberturas vegetales que produjeron la formación de carbones ampliamente representados en la Cuenca Paganzo (facies E).

De acuerdo al registro microflorístico se infiere que, en el área de Río Tambillos, en las amplias planicies de inundación del sistema fluvial, habrían prosperado los siguientes paleocomunidades:

(1) una comunidad con requerimientos hidro-higrófilos a higró-mesófilos, desarrolladas alrededor de las cuencas pantanosas, límnicas o palustres, que exhibían un aspecto herbáceo y aparecen principalmente representada por helechos, pteridospermas, progimnospermas, esfenofitas y licófitas.

(2) una segunda comunidad, con requerimientos mesófilos, se habría desarrollado en los sectores más altos de la planicie y en las tierras altas aledañas, habrían estado integradas por las coníferas y cordaitales.

CONCLUSIONES

Luego de una exhaustiva revisión, la palinoflora identificada de la Mina Río Tambillos incluye 84 especies de palinomorfos, consistiendo de esporas triletes (60 especies) y monoletes (2), granos de polen monosacados (15) y bisacados (1), palinomorfos de algas (4) y esporas de hongos (2).

Se proponen las siguientes combinaciones: *Punctatisporites opacus* (Menéndez, 1965) nov. comb., *Densoisporites brevigranulatus* (Menéndez, 1965) nov. comb. y *Coptospora famatinensis* (Menéndez, 1965) nov. comb.

Se proponen la enmienda de las diagnósis de *Calamospora smileyana* Menéndez, 1965 y *Leiotriletes clarus* Menéndez, 1965.

Se confirma la correspondencia de la palinoflora de la Mina Río Tambillos a la Sub-biozona B (de la Biozona DM), referida al lapso Bashkiriano tardío-Moscoviano temprano.

Si bien la megaflora proveniente de la Fm. Agua Colorada en Río Tambillos está escasamente representada por unos pocos ejemplares fragmentarios, en esta contribución se ilustran por primera vez aquellos más representativos y mejor preservados (*Nothorhacopteris argentinica*, *Cordaicarpus* sp. cf. *C. cesariae*, tallos de esfenofitas indeterminada), aportando al conocimiento de la composición megaflorística local asociada a la palinoflora. Asimismo, se reafirma la pertenencia de la megaflora a la Biozona NBG.

En el área de Río Tambillos, se habría desarrollado un sistema fluvial con amplias planicies de inundación, donde en las periferias de las cuencas pantanosas, límnicas o palustres, se habría desarrollado una paleocomunidad vegetal de hábito herbáceo (helechos, progimnospermas, pteridospermas, esfenofitas y licófitas), con requerimientos hidro-higrófilos a higró-mesófilos. En los sectores más altos de la planicie de inundación y en las tierras altas aledañas se habría desarrollado una comunidad con requerimientos mesófilos de porte subherbáceo a arbóreo (coníferas y cordaitales).

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Georgina del Fueyo y al Sr. Luis Lezama por la gentileza de permitir el acceso a la Colección Nacional de Paleobotánica del Museo Argentino de Ciencia Naturales. Se desea expresar nuestro sincero agradecimiento a los revisores anónimos y a los editores cuyas sugerencias y observaciones mejoraron considerablemente la versión original del manuscrito.

INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA

La información suplementaria (1 y 2) está disponible en el DOI del artículo: 10.22179/REVMACN.28.952

REFERENCIAS

- Andrews, H. N., & Phillips, T. L. (1968). *Rhacophyton* from the Upper Devonian of West Virginia. *Journal of the Linnean Society (Botany)*, 61(384), 37–64.
- Andrews, H. N., Gensel, P. G., & Forbes, W. H. (1974). An apparently heterosporous plant from the Middle Devonian of New Brunswick. *Palaeontology*, 17(2), 387–408.
- Andrews, H. N., Gensel, P. G., & Kasper, A. E. (1975). A new fossil plant of probable intermediate affinities (Trimerophyte–Progymnosperm). *Canadian Journal of Botany*, 53(16), 1719–1728.
- Archangelsky, S. (1983). *Nothorhacopteris*, a new generic name for some monopinnate fronds of Gondwanaland (= *Rhacopteris ovata* auct. and *Pseudorhacopteris* Rigby, 1973). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 38(3–4), 151–172.
- Archangelsky, S., & Arrondo, O. G. (1966). Elementos florísticos del Pérmico argentino. II. *Rhacopteris chubutiana* n. sp. de la Formación Nueva Lubecka, provincia de Chubut, con notas sobre las especies argentinas del género *Rhacopteris*. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, Sección Paleontología*, 5, 1–16.
- Archangelsky, S., & Cúneo, N. R. (1987). Ferugliocladaeaceae, a new conifer family from the Permian of Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 51(1–3), 3–30.
- Archangelsky, S., & Cúneo, N. R. (1991). The Neopaleozoic succession from northwestern Argentina: A new perspective. En H. Ulbrich & A. C. Rocha-Campos (Eds.), *Gondwana Seven Proceedings: Papers Presented at the Seventh International Gondwana Symposium* (pp. 472–480). Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- Archangelsky, S., & Villar de Seoane, L. (1996). Estudios palinológicos de la Formación Baqueró (Cretácico), provincia de Santa Cruz, Argentina. VII. *Ameghiniana*, 33(3), 307–313.

- Archangelsky, S., González, C. R., Cúneo, N. R., Sabbatini, N., Césari, S. N., Aceñolaza, F. G., García, G. B., Buatois, L. A., Ottone, E. G., Mazzoni, A., Hünicken, M. A., & Gutiérrez, P. R. (1996). Paleontología, bioestratigrafía y paleoecología de las cuencas Paganzo, Calingasta-Uspallata, Río Blanco y San Rafael. En S. Archangelsky (Ed.), *El Sistema Pérmico en la República Argentina y en la República Oriental del Uruguay* (pp. 177–201). Academia Nacional de Ciencias.
- Azcuy, C. L., & Morelli, J. R. (1970). Geología de la comarca Paganzo-Amaná. El Grupo Paganzo: Formaciones que lo componen y sus relaciones. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 25(4), 405–429.
- Azcuy, C. L., Carrizo, H. A., & Caminos, R. (1999). Carbonífero y Pérmico de las Sierras Pampeanas, Famatina, Precordillera, Cordillera Frontal y Bloque de San Rafael. En R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina* (Anales, 29, pp. 261–318). Instituto de Geología y Recursos Minerales.
- Azcuy, C. L., Carrizo, H. A., & Iannuzzi, R. (2011). Frondes rhacopterídeas del Neopaleozoico de América del Sur: Taxonomía y evolución morfológica. *Acta Geológica Lilloana*, 23(1–2), 3–26.
- Azcuy, C. L., Gutiérrez, P. R., & Barreda, V. D. (1982). Algunas miosporas carbónicas de la Formación Agua Colorada, provincia de La Rioja. *Ameghiniana*, 19(3–4), 289–302.
- Balme, B. E. (1963). Plant microfossils from the Lower Triassic of Western Australia. *Palaeontology*, 6(1), 12–40.
- Balme, B. E. (1995). Fossil in situ spores and pollen grains: An annotated catalogue. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 87(2–4), 81–323.
- Balme, B. E., & Hennelly, J. P. F. (1956). Sporomorphs from Australian Permian sediments. *Australian Journal of Botany*, 4(3), 240–260.
- Bek, J. (2012). A review of the genus *Lycospora*. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 174, 122–135.
- Bennie, J., & Kidston, R. (1886). On the occurrence of spores in the Carboniferous Formation of Scotland. *Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh*, 9, 82–117.
- Bharadwaj, D. C., & Kumar, P. (1972). On the status of some miospore genera from the Mesozoic Era. *The Palaeobotanist*, 19(3), 214–224.
- Bharadwaj, D. C., & Singh, H. P. (1964). An Upper Triassic miospore assemblage from the coals of Lunz, Austria. *The Palaeobotanist*, 12(1), 28–44.
- Bodebender, G. (1911). Constitución geológica de la parte meridional de la provincia de La Rioja y regiones limítrofes. República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, 19(1), 2–211.
- Bodebender, G. (1913). Contribución al conocimiento geológico de la República Argentina. I. Descripciones generales. El Nevado de Famatina (provincia de La Rioja). *Anales del Ministerio de Agricultura de la Nación, Sección Geología, Mineralogía y Minería*, 16(1), 1–69.
- Borrello, A. V. (1956). Recursos minerales de la República Argentina. 3. Combustibles sólidos minerales. *Revista del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales y Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Ciencias Geológicas*, 5, 1–665.
- Candiani, J. C., Canelo, H. N., Astini, R. A., Colombi, C. E., Cecenarro, J. F., & Varas, R. E. (2022). *Hojas Geológicas 2969-30 Vichigasta, 2969-36 Talampaya y 2966-31 Los Colorados, provincias de La Rioja y San Juan (Escala 1:100.000)*. *Boletín*, 452, 1–94. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino.
- Carrizo, H. A., & Azcuy, C. L. (2004). Fitozona de intervalo (Carbonífero tardío) en la Formación Agua Colorada, noreste del Sistema del Famatina, provincia de Catamarca. En F. G. Aceñolaza et al. (Coords.), *Simposio Bodebender INSUGEO. Miscelánea* (Vol. 13, pp. 27–28).
- Césari, S. N. (1984). Palinología de la Formación Tupe (Paleozoico superior), Sierra de Maz, provincia de La Rioja. *I. Ameghiniana*, 21(1), 85–102.
- Césari, S. N. (1985). *Bioestratigrafía y aspectos paleoambientales de la Formación Tupe en el faldeo oriental de la Sierra de Maz, provincia de La Rioja, República Argentina* (Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires).
- Césari, S. N., & Gutiérrez, P. R. (2001). Palynostratigraphic study of the Upper Paleozoic central-western Argentinian sequences. *Palynology*, 24, 113–146.
- Césari, S. N., & Perez Loinaze, V. S. (2021). Update of the Pennsylvanian palynostratigraphy from central-western Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 106, Article 102933.
- Césari, S. N., Limarino, C. O., Spalletti, L. A., Colombo Piñol, F., Perez Loinaze, V. S., Ciccioli, P. L., & Friedman, R. (2019). New U–Pb zircon age for the Pennsylvanian in Argentina: Implications for palynostratigraphy and regional stratigraphy. *Journal of South American Earth Sciences*, 92, 400–416.
- Clement-Westerhof, J. A. (1984). Aspects of Permian palaeobotany and palynology. IV. The conifer *Ortiseia florin* from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentinian Alps (Italy), with special reference to a revised concept of the Walchiaceae (Göppert) Schimper. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 41(1–2), 51–166.
- D'Ovidio, S. C. (1986). *Contribución al conocimiento geológico de la porción centro-sur de la depresión tectónica de Cosme, provincia de La Rioja* (Tesis de licenciatura inédita, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires).
- De Alba, E. (1979a). El Sistema de Famatina. En *Actas del II Simposio de Geología Regional Argentina* (Vol. 1, pp. 349–395).
- De Alba, E. (1979b). Descripción geológica de la Hoja 16d, Chilecito, provincia de La Rioja. *Boletín del Servicio Geológico Nacional*, 163, 1–87.

- Dettmann, M. E. (1963). Upper Mesozoic microfloras from southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 77(1), 1–148.
- El Atfy, H., Bek, J., Hosny, A. M., & Uhl, D. (2024). The Carboniferous spore genus *Vestispora*: New palynological insights from Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 331, 105207.
- Elsik, W. C. (1996). Fungi. En J. Jansonius & D. C. McGregor (Eds.), *Palynology: Principles and Applications* (Vol. 1, pp. 293–305). American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation.
- Ezpeleta, M., & Gutiérrez, P. R. (2006). Nuevos elementos de la microflora de la Formación Agua Colorada (Pensilvaniano), Sistema del Famatina, La Rioja, Argentina. En *Actas del IX Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, IV Simposio del Paleozoico Superior* (Vol. 1, p. 183). Academia Nacional de Ciencias.
- Ezpeleta, M., Astini, R. A., & Dávila, F. M. (2008). Depósitos sinorogénicos en el antepaís neopaleozoico del cinturón de Famatina, centro-oeste de Argentina: Implicancias paleoambientales, paleogeográficas y tectonosedimentarias. *Revista Geológica de Chile*, 35(2), 1–25.
- Fauqué, L., & Caminos, R. R. (2006). *Hoja Geológica 2969-II, Tinogasta, provincias de La Rioja, Catamarca y San Juan*. Boletín, 276, 1–139. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino.
- Frenguelli, J. (1943). Acerca de la presencia de *Rhacopteris ovata* en el “Paganzo I” de Villa Unión, La Rioja. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, Geología*, 2, 11–47.
- Frenguelli, J. (1944). Apuntes acerca del Paleozoico superior del noroeste argentino. *Revista del Museo de La Plata, Sección Geología*, 2, 213–265.
- Geinitz, H. B. (1876). Über rhätische Pflanzen und Thierreste in den argentinischen Provinzen La Rioja, San Juan und Mendoza. En *Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Argentinischen Republik* (Suppl. Vol. 3, pp. 1–14). *Palaeontographica*. [Existe traducción al castellano publicada en 1925 en Actas de la Academia Nacional de Ciencias, 8(3–4), 335–347].
- Grenfell, H. R. (1995). Probable fossil zygnematacean algae spore genera. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 84, 201–220.
- Gutiérrez, P. R. (1987). Megasporas dispersas en la Formación Agua Colorada (Carbonífero) y su posible relación con *Bumbudendron Archangelsky*, Azcuy y Wagner (Lycophyta). En *Actas del VII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (pp. 63–66).
- Gutiérrez, P. R. (1988). *Análisis paleoflorístico, bioestratigráfico y aspectos paleoambientales de la Formación Agua Colorada en el sector sudoriental de la Sierra de Famatina, provincia de La Rioja, República Argentina* (Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires).
- Gutiérrez, P. R. (1993). Palinología de la Formación Agua Colorada (Carbonífero Superior), Sierra de Famatina, provincia de La Rioja, Argentina. I. Granos de polen. *Ameghiniana*, 30(2), 163–212.
- Gutiérrez, P. R. (1994). Fructificaciones asociadas a *Fedekurtzia Archangelsky* en el Carbonífero de la provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 31(3), 239–248.
- Gutiérrez, P. R. (1995). Nuevos registros paleoflorísticos para la Formación Agua Colorada, Carbonífero Superior, en el sector sudoriental de la Sierra de Famatina, provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 32(2), 111–128.
- Gutiérrez, P. R. (2008). Léxico Estratigráfico de la Argentina. Volumen VI: Carbonífero. Publicación 169, Serie B (Didáctica y Complementaria), 30. Asociación Geológica Argentina & Servicio Geológico Minero Argentino.
- Gutiérrez, P. R., & Balarino, M. L. (2018). The palynology of the Ordóñez Formation (Pennsylvanian) in the Chacoparaná Basin, northeast Argentina. *Acta Palaeobotanica*, 58(1), 3–26.
- Gutiérrez, P. R., Césari, S. N., & Limarino, C. O. (1986). *Bumbudendron versiforme*, a new lycophyte species from the Late Paleozoic of Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 46(3–4), 377–386.
- Gutiérrez, P. R., Ganuza, D. G., Morel, E., & Arrondo, O. G. (1992). Los géneros *Cordaicarpus* Geinitz, *Cornucarpus* Arber y *Samaropsis* Göppert (semillas platispermicas) en el Neopaleozoico de Argentina. *Ameghiniana*, 29(1), 49–68.
- Gutiérrez, P. R., Perez Loinaze, V. S., Noetinger, S., Aguado Büsser, A., & De Vito, J. V. (2025). Catálogo del material tipo de la Colección de Paleopalínología (BA Pal) del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-CONICET), Buenos Aires, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 27(2), 361–373.
- Habib, D. (1966). Distribution of spore and pollen assemblages in the Lower Kittanning Coal of western Pennsylvania. *Palaeontology*, 9(4), 629–666.
- Hemer, D. O., & Nygreen, P. W. (1967). Devonian palynology of Saudi Arabia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 5(1–2), 51–61.
- Hochuli, P. A. (1985). Palynostratigraphische Gliederung und Korrelation des Permo-Karbons der Nordschweiz. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 78(3), 719–831.
- Ibrahim, A. C. (1933). *Sporenformen des Ägirhorizonts des Ruhr-Reviers* (Tesis doctoral, Universität Berlin).
- Jansonius, J., & Hills, L. V. (1976). *Genera File of Fossil Spores*. Department of Geology, University of Calgary.
- Kosanke, R. M. (1950). Pennsylvanian spores of Illinois and their use in correlation. *Illinois State Geological Survey Bulletin*, 74, 1–128.
- Kurtz, F. (1921). Atlas de plantas fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias*, 7, 129–153.

- Laveine, J. P. (1969). Quelques pécoptéridinées houillères à la lumière de la palynologie. *Pollen et Spores*, 11(3), 619–688.
- Leguizamón, R. R., & Archangelsky, S. (1981). Dos nuevas primofilices carbónicas de las provincias de La Rioja y San Juan. *Ameghiniana*, 18(1–2), 103–112.
- Limarino, C. O. (1985). *Paleoambiente de sedimentación y estratigrafía del Grupo Paganzo en el Sistema del Famatina* (Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires).
- Limarino, C. O. (1989). Paleoambientes sedimentarios y paleogeografía de la sección inferior del Grupo Paganzo en el Sistema del Famatina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39, 145–178.
- Limarino, C. O., & Gutiérrez, P. R. (1990). Diamictites in the Agua Colorada Formation (northwestern Argentina): New evidence of Carboniferous glaciation in South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 3(1), 9–20.
- Limarino, C. O., Gutiérrez, P. R., & Césari, S. N. (1984). Facies lacustre de la Formación Agua Colorada (Paleozoico superior): Aspectos sedimentológicos y contenido paleoflorístico. En *Actas del IX Congreso Geológico Argentino* (Vol. 5, pp. 324–344).
- Limarino, C. O., Spalletti, L. A., & Colombo Piñol, F. (2010). Evolución paleoambiental de la transición glacial-postglacial en la Formación Agua Colorada (Grupo Paganzo), Carbonífero, Sierra de Narváez, noroeste argentino. *Andean Geology*, 37(1), 121–143.
- Limarino, C. O., Césari, S. N., Spalletti, L. A., Taboada, A. C., Isbell, J. L., Geuna, S., & Gulbranson, E. L. (2014). A paleoclimatic review of southern South America during the Late Paleozoic: A record from icehouse to extreme greenhouse conditions. *Gondwana Research*, 25(4), 1396–1421.
- Loose, F. (1934). Sporenformen aus dem Flöz Bismarck des Ruhrgebietes. *Arbeiten aus dem Institut für Paläobotanik und Petrographie der Brennsteine*, 4(3), 127–164.
- López Gamundí, O. R., Limarino, C. O., & Césari, S. N. (1992). Late Paleozoic paleoclimatology of central-west Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 91(3–4), 305–329.
- Luber, A. A. (1935). Les types pétrographiques de charbons fossiles du Spitsbergen. *Chimie combustible solide*, 5, 186–195. (In Russian).
- Luber, A. A., & Waltz, I. E. (1938). Classification and stratigraphic value of spores of some Carboniferous coal deposits in the USSR. *Trudy Vsesoyuznogo Nauchno-Issledovatel'skogo Geologo-Razvedochnogo Neftyanogo Instituta (VNIGRI)*, 105, 1–46.
- Menéndez, C. A. (1965). Contenido palinológico en sedimentos con *Rhacopteris ovata* (McCoy) Walk. de la Sierra de Famatina, La Rioja. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Paleontología*, 1, 45–80.
- Menéndez, C. A., & González-Amicón, O. R. (1979). Nuevos elementos de la microflora carbónica de “Las Pircas” (Formación Agua Colorada), Sierra de Famatina, La Rioja. *Ameghiniana*, 16(1–2), 65–79.
- Millay, M. A., & Taylor, T. N. (1979). Paleozoic seed fern pollen organs. *The Botanical Review*, 45(3), 301–375.
- Millay, M. A., & Taylor, T. N. (1982). The ultrastructure of Paleozoic fern spores. I. Botryopteris. *American Journal of Botany*, 69(7), 1148–1155.
- Ottone, E. G. (1989). Palynoflores de la Formación Santa Máxima (Paléozoïque Supérieur), République Argentine. *Palaeontographica Abteilung B*, 213(4), 89–187.
- Perez Loinaze, V. S., & Llorens, M. (2018). Palynology of the Baqueró Group (upper Aptian), Patagonia, Argentina: An integrated study. *Cretaceous Research*, 86, 219–237.
- Playford, G. (1965). Plant microfossils from Triassic sediments near Poatina, Tasmania. *Journal of the Geological Society of Australia*, 12(2), 173–210.
- Potonié, R. (1956). Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. Teil I: Sporites. *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch*, 23, 1–103.
- Potonié, R. (1970). Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. Teil V: Nachträge zu allen Gruppen (Turmae). *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch*, 87, 1–222.
- Potonié, R., & Kremp, G. O. W. (1955). Die Sporae dispersae des Ruhrkarbons, ihre Morphographie und Stratigraphie mit Ausblicken auf Arten anderer Gebiete und Zeitabschnitte. Teil I. *Palaeontographica Abteilung B*, 98(1–3), 1–136.
- Ravn, R. L. (1979). An introduction to the stratigraphic palynology of the Cherokee Group (Pennsylvanian) coals of Iowa. *Iowa Geological Survey Technical Paper*, 6, 1–117.
- Rothwell, G. W. (1982). New interpretations of the earliest conifers. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 37(1–2), 7–28.
- Salfity, J. A., & Gorustovich, S. A. (1983). Paleogeografía de la cuenca del Grupo Paganzo (Paleozoico Superior). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 38(3–4), 437–453.
- Schopf, J. M., Wilson, L. R., & Bentall, R. (1944). An annotated synopsis of Paleozoic fossil spores and the definition of generic groups. *Illinois State Geological Survey, Report of Investigations*, 91, 1–66.
- Smith, A. H., & Butterworth, M. A. (1967). Miospores in the coal seams of the Carboniferous of Great Britain. *Special Papers in Palaeontology*, 1, 1–324.
- Somers, Y., Alpern, B., Doubinger, J., & Grebe, H. (1972). Revision du genre *Lycospora* Schopf, Wilson & Bentall. En B. Alpern & M. Streel (Eds.), *Les Spores* (Vol. 5, pp. 9–110). Centre National de la Recherche Scientifique.

- Srivastava, S. K. (1976). Biogenic infection in Jurassic spores and pollen. *Geoscience and Man*, 15(1), 95–100.
- Taylor, T. N., & Eggert, D. A. (1969). Preliminary study of spores from Carboniferous fructifications utilizing the scanning electron microscope. *Proceedings of the Engis Stereoscan Colloquium*, 3, 97–107.
- Tiwari, R. S., & Singh, V. (1981). Morphographic study of some dispersed trilete miospores (Sub-infraturma Var-itrileti) from the Lower Gondwana of India. *The Palaeobotanist*, 27(3), 253–296.
- Tripathi, A., Vijaya, Murthy, S., Chakraborty, B., & Das, D. K. (2012). Stratigraphic status of coal horizon in Tatapani-Ramkola Coalfield, Chhattisgarh, India. *Journal of Earth System Science*, 121(2), 537–557.
- Turner, J. C. M. (1960). Estratigrafía del tramo medio de la Sierra de Famatina y adyacencias, La Rioja. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, 42(1), 77–126.
- Turner, J. C. M. (1964). Descripción geológica de la Hoja 15C, Vinchina (provincias de Catamarca y La Rioja). *Boletín de la Dirección Nacional de Geología y Minería*, 100, 1–81.
- Turner, J. C. M. (1967). Descripción geológica de la Hoja 13b, Chaschuil (provincias de Catamarca y La Rioja). *Boletín del Instituto Nacional de Geología y Minería*, 106, 1–78.
- Turner, J. C. M. (1971). Descripción geológica de la Hoja 15d, Famatina (provincias de Catamarca y La Rioja). *Boletín de la Dirección Nacional de Geología y Minería*, 126, 1–106.
- Valdez Buso, V. V., Milana, J. P., di Pasquo, M., Paim, P. S. G., Philipp, R. P., Aquino, C. D., ... & Kneller, B. (2020). Timing of the Late Palaeozoic glaciation in western Gondwana: New ages and correlations from Paganzo and Paraná basins. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 544, 109624.
- Van Geel, B. (1976). Fossil spores of Zygnemataceae in ditches of a prehistoric settlement in Hoogkarspel (The Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 22(4), 337–344.
- Vega, J. C., & Archangelsky, S. (2001). Austrocalyxaceae, a new pteridosperm family from Gondwana. *Palaeontographica Abteilung B*, 257, 1–16.
- Venkatachala, B. S., & Bharadwaj, D. C. (1964). Sporological study of the coals from Falkenberg (Faulquemont) Colliery, Lorraine, France. *The Palaeobotanist*, 11(3), 159–207.
- Vergel, M. M., & Lech, R. R. (2001). Aspectos sedimentarios y palinología de la Formación Agua Colorada (Carbonífero Superior) en Quebrada El Arbolito, departamento Tinogasta, Catamarca, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 18(2), 229–239.
- Vergel, M. M., & Luna, F. (1992). Registros palinológicos en sedimentos del Neopaleozoico de la Sierra de Paimán, La Rioja, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 17(2), 161–168.
- Vergel, M. M., Buatois, L. A., & Mángano, M. G. (1993). Primer registro palinológico en el Carbonífero Superior del margen norte de la Cuenca Paganzo, Los Jumes, Catamarca, Argentina. En *Comptes Rendus of the XII International Congress on Carboniferous-Permian* (Vol. 1, pp. 213–227). IUGS.
- Weyland, H., & Krieger, W. (1953). Die Sporen und Pollen der Aachener Kreide und ihre Bedeutung für die Charakterisierung des mittleren Senons. *Palaeontographica Abteilung B*, 95(1–3), 2–29.
- Wilson, L. R., & Hoffmeister, W. S. (1956). Plant microfossils of the Croweburg Coal. *Oklahoma Geological Survey Circular*, 32, 1–57.
- Wilson, L. R., & Venkatachala, B. S. (1963). A morphologic study and emendation of *Vesicaspora* Schemel, 1951. *Oklahoma Geology Notes*, 23(6), 142–149.
- Ybert, J. P. (1975). Étude des miospores du bassin houiller de Candiota, Hulha Negra, Rio Grande do Sul, Brésil. *Pesquisas, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul*, 5(1), 181–242.
- Zappettini, E. O. (1980). Estudio de la mina “Envidia I” y descripción geológica de las áreas circundantes (sector Pampa de Tamberías–Real Viejo, departamento de Famatina, provincia de La Rioja) (Trabajo final de licenciatura inédito, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires).