

Revisión taxonómica del género *Ammonia* (Foraminifera: Rotaliida) para Colombia,
basada en rasgos morfológicos

Andrea Paola Ojeda Rincón

Trabajo de Grado para Optar el Título de Bióloga

Director

Angélica María Ballesteros Prada

Doctora en Biología

Codirectora

Diana Marcela Sánchez Lobo

Bióloga

Codirector

German David Patarroyo Camargo

Doctor en Geología

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2026

Dedicatoria

Comenzar este proceso fue todo un reto, desde un inicio lo veía como una gran montaña justo en frente de mí y el miedo de no poder escalar esa montaña o de tropezarme en el camino siempre estuvo presente. Me siento orgullosa de haber logrado llegar a la cima dando pequeños pasos con mucho esfuerzo y dedicación. Quiero dedicarme este logro para recordarlo siempre que dude de mí misma y para no olvidar que los tropiezos también son parte del camino.

También quiero dedicarlo a todas las personas que fueron parte ese camino e hicieron posible la realización del trabajo.

A la profe Angelica, con quien estaré siempre agradecida por compartir su conocimiento sobre foraminíferos conmigo, por todas las reuniones que tuvimos, por su paciencia y comprensión en cada parte proceso, por la tranquilidad y seguridad que transmite y por ser una fuente de inspiración a nivel personal y profesional.

A mi mamá, Fabiola, una increíble mujer que estuvo en cada paso que di y me apoyo en cada momento. Quien sabía justamente que decir y me brindaba calma. A mi papá y a mis hermanos Sergio y Diego, quienes son personas muy fuertes y siempre han estado ahí alentándome, apoyándome y aconsejándome. A mi nono José, un hombre sabio y genial quien sé que estaría muy orgulloso de mí. A mi sobrino Camilo, quien es muy gracioso y alegre de una forma muy bonita mi vida.

A Juliana, una profesional y persona increíble, porque su acompañamiento me ha permitido ser valiente y realizar cosas que parecían difíciles o imposibles para mí.

A mis amigos Isabella y German, porque la vida se siente más bonita y real cuando estoy con ellos. A Gaby, Lucy y Camila a quienes admiro un montón y me alegra poder ver como cada una alcanza logros que ni imaginábamos cuando nos conocimos.

Agradecimientos

Agradezco a Dios. A mi familia, Fabiola, Luis Jesús, Sergio y Diego, así como a Juliana, Camilo, Mariela y a mi pequeño Toby. También a mis amigos Isabella, Germán, Gaby, Juan, Mau, Mich, Lucy, Cami, Paula y Nico. Quienes directa o indirectamente hicieron posible la realización de mi trabajo y por quienes me siento muy agradecida.

A mi directora Angélica Ballesteros, quien me enseñó todo lo que he aprendido sobre el pequeño y desconocido mundo de los foraminíferos desde la paciencia y la comprensión y a mis codirectores Diana Sánchez y Germán Patarroyo por sus enseñanzas y apoyo durante mi formación y el desarrollo del presente trabajo.

A las colecciones del Instituto Colombiano del Petróleo y Energías de la Transición, de STRATOS–Consultoría Geológica y de la Universidad Nacional de Colombia, por permitir la revisión del material analizado. Asimismo, a Daniel Rincón y Claudia Cárdenas del ICPET, por su colaboración y amabilidad durante los trámites realizados. A Gladys Bernal y Lizeth Puerres, así como a Isabel, Valeria y Leidy quienes fueron muy cordiales y me brindaron su apoyo durante mi visita al LabCAT.

Al Laboratorio de Hidrobiología y ADN Ambiental por el apoyo brindado y el acceso a los equipos. Al profesor Edwin López por guiarme y brindarme cordialmente su ayuda. A Valentina, Melissa y a todos los miembros del semillero porque su presencia alegraba el día en el laboratorio.

Y finalmente, agradezco a Marcelo Esquivel del Servicio de Microscopía y Rayos X del Departamento de Caracterización de Materiales del Centro Atómico Bariloche (CNEA), por la asistencia técnica brindada, y a Antonio Segura, por su ayuda en la implementación de la metodología para la toma de fotografías SEM.

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción	16
1. Objetivos	20
1.1 Objetivo General	20
1.2 Objetivos Específicos.....	20
2. Marco Referencial.....	21
2.1 Filo Foraminifera	21
2.2 Generalidades del género <i>Ammonia</i>	24
2.3 Tendencias en la taxonomía del género (Agrupamiento y separación)	25
2.4 Enfoque molecular y morfométrico	27
2.5 Retos en la taxonomía del género <i>Ammonia</i>	29
2.6 Estado taxonómico actual del género <i>Ammonia</i> en Colombia.....	29
3. Metodología	30
3.1 Revisión del estado actual del conocimiento del género <i>Ammonia</i> en Colombia	30
3.2 Revisión de ejemplares del género <i>Ammonia</i> depositados en colecciones científicas	31
3.2.1 Visita a colecciones y obtención del material.....	31
3.2.2 Toma de fotografías	34
3.2.3 Medición y evaluación de los caracteres de la conchilla	35
3.3 Comparación y diferenciación de las conchillas de los ejemplares revisados del género <i>Ammonia</i>	39

3.3.1 Análisis de componentes principales (ACP).....	39
3.3.2 Análisis clúster.....	40
3.3.3 Análisis discriminante (DA)	40
3.4 Descripción e identificación taxonómica de las especies del género <i>Ammonia</i> presentes en Colombia.....	42
4. Resultados	42
4.1 Estado actual del conocimiento del género <i>Ammonia</i> en Colombia.....	42
4.2 Revisión de ejemplares del género <i>Ammonia</i> depositados en colecciones científicas	48
4.3 Comparación y diferenciación de las conchillas de los ejemplares revisados del género <i>Ammonia</i>	50
4.3.1 Análisis de componentes principales (ACP).....	50
4.3.2 Análisis clúster.....	52
4.3.3 Análisis discriminante (DA)	55
4.4 Descripción e identificación taxonómica de las especies del género <i>Ammonia</i> presentes en Colombia.....	59
5. Discusión.....	94
6. Conclusiones	98
7. Recomendaciones	99
Referencias Bibliográficas	101
Apéndices.....	114

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1. Procedencia, autoría, identificación y cantidad de ejemplares de tres colecciones científicas revisados en el presente estudio.	33
Tabla 2. Caracteres morfológicos y morfométricos examinados en las conchillas de los especímenes del género <i>Ammonia</i>	38
Tabla 3. Recopilación de trabajos con base a la revisión bibliográfica del género <i>Ammonia</i> en Colombia.....	44
Tabla 4. Reportes de especies del género <i>Ammonia</i> en estudios previos e identificación dada en el presente estudio.....	97

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1. Morfología de la conchilla de los foraminíferos.	22
Figura 2. Fotografías tomadas en microscopía óptica en vista de perfil (A), umbilical (B) y espiral (C) de un ejemplar del género <i>Ammonia</i>	34
Figura 3. Caracteres morfológicos y morfométricos examinados en las conchillas de los especímenes del género <i>Ammonia</i>	37
Figura 4. Localización de los registros del género <i>Ammonia</i> en Colombia según la revisión bibliográfica.	46
Figura 5. Análisis de componentes principales de todos los especímenes teniendo en cuenta los caracteres cuantitativos.	52
Figura 6. Dendrograma del análisis clúster (método UPGMA) de todos los especímenes teniendo en cuenta todos los caracteres morfológicos y morfométricos analizados.	54
Figura 7. Análisis discriminante de todos los morfogrupos teniendo en cuenta 18 de los caracteres morfológicos y morfométricos analizados.	56
Figura 8. Análisis discriminante de los morfogrupos 3, 5, 6 y 7 teniendo en cuenta 19 de los caracteres morfológicos y morfométricos analizados.	57
Figura 9. Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 1 y 2.	82
Figura 10. Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 2 y 3.	84

Figura 11. Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 3 y 4.	86
Figura 12. Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 5 y 6.	88
Figura 13. Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 6 y 7.	90
Figura 14. Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 8 y 9.	92
Figura 15. Fotografías ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos del morfogrupo 9.	93

Lista de Apéndices

Apéndice A. Descripción de cómo se midieron y evaluaron los caracteres morfológicos y morfométricos de la conchilla presentados en la Tabla 2.	114
Apéndice B. Contribución de los caracteres cuantitativos a los componentes 1 y 2 del análisis de componentes principales realizado con todos los especímenes.	117
Apéndice C. Correlograma con las correlaciones de Spearman significativas entre los caracteres cuantitativos.	118
Apéndice D. Análisis de componentes principales de los especímenes del grupo 3 teniendo en cuenta los caracteres cuantitativos.	118
Apéndice E. Análisis discriminante teniendo en cuenta todos los morfogrupos y caracteres morfológicos y morfométricos analizados.	119
Apéndice F. Análisis discriminante de los morfogrupos 3, 5, 6 y 7 teniendo en cuenta todos los caracteres morfológicos y morfométricos analizados.	120
Apéndice G. Contribución de los caracteres a los dos primeros ejes de los análisis discriminantes realizados con todos los morfogrupos.	121
Apéndice H. Contribución de los caracteres a los dos primeros ejes de los análisis discriminantes realizados con los morfogrupos 3, 5, 6 y 7.	122
Apéndice I. Rangos y categorías de los 39 caracteres morfológicos y morfométricos para cada morfogrupo identificado.	123
Apéndice J. Análisis del método del codo aplicado para determinar el número óptimo de grupos del análisis clúster (Figura 6).	124

Apéndice K. Lectotipo y paralectotipos de <i>Ammonia beccarii</i>	125
--	-----

El siguiente apéndice está adjunto y puede visualizarse en la base de datos de la biblioteca UIS:

Apéndice L. Matriz obtenida de la evaluación de 39 caracteres morfológicos y morfométricos en las conchillas de 128 ejemplares del género *Ammonia* depositados en colecciones científicas colombianas.

Glosario

Abertura primaria: orificio u orificios principales en la conchilla del foraminífero que comunican con el entorno.

Aberturas secundarias: orificios formados adicionalmente a la abertura primaria, pueden ser suplementarias (comunican con las cámaras) o accesorias (no comunican con las cámaras).

Bead: protuberancia pequeña, redondeada o hemisférica, se presenta en la superficie de la conchilla, formando hileras a lo largo de las suturas septales, septulares o hemiseptulares. Generalmente imperforada o poco perforada.

Botón umbilical: protuberancia redondeada, más o menos independiente, en el centro del ombligo, a menudo separada de las puntas de las folias por una depresión profunda y circular.

Cámaras: cada una de las cavidades o celdillas que forman la conchilla de los foraminíferos, las cuales están separadas entre sí por tabiques o septos y conectadas por agujeros intercamerales.

Espinas periféricas: varillas finas que se ubican en el contorno de la conchilla.

Feathered grooves: adornado por numerosos surcos paralelos que se extienden en dirección más o menos perpendicular desde el surco o fisura sutural hacia la superficie de la cámara.

Folia: porción anexa a la cámara principal que se ubica hacia el ombligo y recubre una cavidad independiente. Generalmente de contorno triangular y a menudo con textura diferenciada (porosidad).

Lado/Cara/Vista espiral: parte de la conchilla trocoespiral donde se ven las cámaras de todas las vueltas y el prolóculo, también se llama lado dorsal.

Lado/Cara/Vista umbilical: parte de la conchilla trocoespiral donde sólo se ven las cámaras de la última vuelta alrededor del ombligo, también se llama lado ventral.

Laminación secundaria: depósito secundario de calcita sobre la superficie de la conchilla, que comúnmente engrosa y eleva considerablemente la pared. Se suele presentar en diferentes áreas de la conchilla como en las folias y suturas.

Muesca: hendidura única en posición sutural que marca el límite entre la cámara principal y su folia, y puede extenderse hasta un pliegue interno.

Omblico: en una conchilla trocoespiral, en la vista umbilical, es un espacio cónico donde convergen los bordes internos de las cámaras de la misma vuelta, puede estar abierto o parcial o completamente cubierto por diferentes estructuras (e.g. botón).

Patrón reticulado de costillas de calcita: red de crestas elevadas, con una apariencia similar a un panal, en la superficie de la conchilla.

Periferia: contorno de la conchilla.

Poros: pequeñas perforaciones a través de la pared de la conchilla.

Prolóculo: primera cámara de la conchilla.

Pústulas: protuberancias inflacionarias hemisféricas a subcónicas de la lámina externa, se pueden presentar en distintas áreas, como alrededor o sobre las folias o en el botón umbilical.

Surco o fisura sutural: depresión o hendidura alargada que es producida por el adelgazamiento local de la lámina externa, de acuerdo con su ubicación se suele denominar como surco (en una sutura radial) y fisura (en una sutura espiral).

Sutura: línea de unión entre cámara adyacentes (sutura radial/intercameral) o entre vueltas adyacentes (sutura espiral).

Trocoespiral: enrollamiento en el cual la disposición de las cámaras se da en una espiral baja a alta y no al mismo nivel (plano), los lados espiral y umbilical son diferentes.

Tubérculo: protuberancia redondeada, hemisférica o subcónica que se presenta en la región del ombligo, pueden presentarse varios.

Vuelta: en una conchilla espiral, un solo giro de 360°.

Resumen

Título: Revisión taxonómica del género *Ammonia* (Foraminifera: Rotaliida) para Colombia, basada en rasgos morfológicos^{1*}

Autor: Andrea Paola Ojeda Rincón^{2**}

Palabras Clave: descripciones taxonómicas, foraminíferos bentónicos, morfometría tradicional, revisión bibliográfica.

Descripción: *Ammonia* (Foraminifera: Rotaliida) es un género ampliamente distribuido en ambientes litorales y neríticos actuales y pasados, de gran relevancia como bioindicador y *proxy* paleoambiental. Sin embargo, la alta variabilidad morfológica de sus conchillas ha generado discusión sobre su taxonomía. En Colombia existen diversos reportes del género, pero los problemas en su delimitación taxonómica impiden reconocer con certeza cuántas especies están presentes en el país. El objetivo del presente estudio fue determinar la riqueza de especies del género *Ammonia* en Colombia a partir del análisis morfológico y morfométrico de especímenes depositados en colecciones científicas. Para esto se documentó la riqueza de especies reportadas del género en Colombia a partir de una revisión bibliográfica y se analizaron 128 ejemplares depositados en tres colecciones micropaleontológicas. Para su análisis se evaluaron 39 caracteres morfológicos en fotografías de microscopía óptica. Posteriormente, se realizaron análisis multivariados (análisis de componentes principales, clúster y discriminante) con el propósito de analizar la variación entre las conchillas, identificar agrupamientos y establecer caracteres distintivos. Se reconocieron nueve morfogrupos, diferenciados principalmente por el tamaño del botón umbilical, el número de cámaras en la última vuelta, el diámetro de cada vuelta y el desarrollo de pústulas en las folias. Siete morfogrupos corresponden a especies del género *Ammonia* y dos a los géneros *Acarotrochus* y *Discorbis*. Además, no se confirmó la presencia de algunas especies reportadas en la literatura (*Ammonia beccarii*, *Ammonia limnetes* y *Ammonia differens*) y se plantean nuevos registros del género para Colombia. Estos resultados indican que la riqueza conocida del género *Ammonia* en Colombia no está adecuadamente representada y sugieren que es necesario reevaluar el uso de ciertos nombres científicos, como *A. beccarii*. Asimismo, resaltan la utilidad de los caracteres morfológicos y morfométricos para la identificación de especies y representan una contribución para futuras investigaciones ecológicas, paleoambientales y bioestratigráficas.

^{1*} Trabajo de Grado

^{2**} Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Directora: Angélica María Ballesteros Prada. Doctora en Biología. Codirectora: Diana Marcela Sánchez Lobo. Bióloga. Codirector: German David Patarroyo Camargo. Doctor en Geología.

Abstract

Title: Taxonomic revision of the genus *Ammonia* (Foraminifera: Rotaliida) in Colombia, based on morphological characters^{3*}

Author: Andrea Paola Ojeda Rincon^{4**}

Key Words: benthic foraminifera, literature review, taxonomic description, traditional morphometrics.

Description: *Ammonia* (Foraminifera: Rotaliida) is a common genus in moderns and fossil littoral and neritic environments and it is widely used as a bioindicator and paleoenvironmental proxy. However, the high morphological variability of its tests led to debate over its taxonomy. In Colombia, several species of the genus have been reported, but problems in its taxonomic delimitation difficult a reliable assessment of how many species are present in the country. The aim of this study was to determine the species richness of the genus *Ammonia* in Colombia based on morphological and morphometric analysis of specimens deposited in scientific collections. A literature review was conducted and 128 specimens from three micropaleontological collections were analysed. A total of 39 morphological characters were evaluated in optical microscopy images. Then, multivariate analysis (principal component analysis, cluster analysis and discriminant analysis) were performed to analyse test variation, identify clusters and establish distinctive characters. Nine morphogroups were recognized which differed by the size of the umbilical boss, the numbers of chambers in the last whorl, the diameter of each whorl and the development of pustules on the folia. Seven morphogroups correspond to species of the genus *Ammonia* and two belong to the genera *Acarotrochus* and *Discorbis*. Differences with previous literature were identified, as the presence of some species (*Ammonia beccarii*, *Ammonia limnetes* y *Ammonia differens*) could not be confirmed in the country and new reports of the genus for Colombia were found. These results indicate that the species richness of the genus is not correctly represented and suggest that the use of some scientific names, such as *A. beccarii*, should be reevaluated. Additionally, this study shows the utility of morphological and morphometrics characters in species discrimination and contributes for future ecologic, paleoecological and biostratigraphic studies.

^{3*} Degree Work

^{4**} Faculty of Science, Department of Biology. Director: Angélica María Ballesteros Prada. PhD in Biology. Co-director: Diana Marcela Sánchez Lobo. B.S. in Biology. Co-director: German David Patarroyo Camargo. PhD in Geology.

Introducción

El género *Ammonia* pertenece al filo Foraminifera (Hayward *et al.*, 2025) y es uno de los géneros más abundantes a nivel mundial (Hayward *et al.*, 2004). Se caracteriza por tener una amplia distribución espacial y temporal, debido a que se encuentra tanto en ambientes litorales y neríticos como en regiones templadas y tropicales (Murray, 2006), y aparece en el registro fósil a partir del Mioceno (Loeblich & Tappan, 1988). Estas características han permitido su estudio desde diferentes campos, donde es frecuentemente utilizado como *proxy* paleoambiental (Gupta & Platon, 2006; Yao *et al.*, 2014) o como bioindicador en monitoreos de calidad ambiental en sistemas marino-costeros (Pregolato *et al.*, 2018; Rositasari *et al.*, 2018).

A pesar de ser un género ampliamente estudiado, su taxonomía es confusa y ha sido debatida por décadas (Haynes, 1992; Holzmann, 2000). Su identificación, como la de todos los foraminíferos, se basa en la descripción de los caracteres morfológicos de sus conchillas (Loeblich & Tappan, 1988). Sin embargo, la alta variabilidad morfológica que exhiben ha dificultado su identificación a nivel de especie (Holzmann, 2000; Richirt *et al.*, 2019). La existencia de diferentes morfotipos y el número de especies dentro del género siempre han sido objeto de discusión. Algunos autores consideran que los morfotipos corresponden a especies distintas (Holzmann, 2000), mientras otros plantean que los morfotipos son ecofenotipos de una o unas pocas especies (Schnitker, 1974; Walton & Sloan, 1990; Parada-Ruffinatti, 1992).

Estudios moleculares recientes realizados con ejemplares del género *Ammonia* respaldaron la existencia de múltiples especies. En ellos se ha demostrado que ejemplares morfológicamente distintos, considerados variedades o tipos de una misma especie, se diferencian por secuencias de ADN ribosomal (Pawlowski *et al.*, 1995; Holzmann, 2000; Holzmann & Pawlowski, 2000). En

vista de ello, se han realizado estudios que integran análisis moleculares y morfométricos, con el objetivo de establecer caracteres morfológicos *a posteriori* que permitan diferenciar entre especies (Hayward *et al.*, 2004; Richirt *et al.*, 2019; Bird *et al.*, 2020). Uno de los estudios más extensos en el tema, es el trabajo publicado por Hayward *et al.* (2021), en el cual se llevaron a cabo análisis moleculares, morfométricos y biogeográficos de ejemplares a nivel mundial y se reconocen y describen morfológicamente 67 especies e infraespecies de *Ammonia* y géneros relacionados como *Acarotrochus* y *Pseudoeponides*.

En los estudios taxonómicos recientes del género *Ammonia* se ha implementado el uso de este enfoque integral, que requiere de análisis moleculares y morfométricos con fotografías SEM (*Scanning Electron Microscope*; eg. Richirt *et al.*, 2019; Hayward *et al.*, 2021). Estas metodologías a pesar de ser muy precisas, no son de fácil acceso, pueden resultar costosas y requieren de especímenes vivos, lo cual impide su aplicación en estudios a gran escala o en los que se disponga de material fósil (Pavard *et al.*, 2021; Schönfeld *et al.*, 2021). No obstante, este enfoque ha permitido esclarecer la taxonomía dentro del género y ha indicado que sí es posible diferenciar morfológicamente a las especies (Richirt *et al.*, 2019; Hayward *et al.*, 2021), por lo que actualmente la identificación taxonómica basada en caracteres morfológicos es viable. Por ejemplo, Schönfeld *et al.* (2021) por medio del análisis de 22 caracteres morfométricos y biométricos identificaron seis especies distintas del género en Bellaria (Italia) y señalan que este método permitió una identificación robusta, sin la necesidad de realizar análisis genéticos. Por otro lado, se ha incentivado la identificación de especies por medio de un estereomicroscopio, el cual es un equipo más accesible que permite una identificación más rápida que al usar microscopía SEM (Pavard *et al.*, 2021).

En Sudamérica, Centroamérica y el Caribe Insular se han realizado pocos estudios taxonómicos sobre el género *Ammonia*. Dentro de los cuales se encuentran los trabajos realizados por Walton & Sloan (1990) quienes realizaron una revisión geográfica y morfológica del género *Ammonia* e incluyeron registros de varios países del Caribe y Pacífico de la región; Holzmänn & Pawlowski (1997) y Holzmänn (2000), donde se analizan especímenes del género a nivel molecular y morfológico de La Ligua, Chile; y Hayward *et al.* (2003) que describen y designan un lectotipo para la especie *A. tepida* a partir de las muestras originales provenientes de Puerto Rico.

En los trabajos realizados por Hayward *et al.* (2021) también se analizan ejemplares de Sudamérica, Centroamérica y el Caribe Insular, pero para Sudamérica solo incluyen registros de Argentina, Brasil, Chile, Ecuador y Venezuela (Bermúdez & Seiglie, 1963; Golik & Phleger, 1977; Boltovskoy *et al.*, 1980; Loeblich & Tappan, 1988; Holzmänn & Pawlowski, 1997; Debenay *et al.*, 1998; Holzmänn, 2000; Duleba & Debenay, 2003; Vilela, 2003; Encinas *et al.*, 2006; Eichler *et al.*, 2007; Cusminsky *et al.*, 2009; Fernandez & Zapata, 2010; Raposo *et al.*, 2016; Belart *et al.*, 2017; Damasio *et al.*, 2020; Yamashita *et al.*, 2020).

Para Colombia se observa un vacío de información, el único estudio con un enfoque taxonómico del género *Ammonia* en el país, se realizó por Parada-Ruffinatti (1992), quien concluyó que la especie *Ammonia beccarii* presenta múltiples ecofenotipos y por ello, sugiere que otras de las especies descritas en el país se traten como *formas* de esta especie. A pesar de lo anterior, en múltiples trabajos realizados en Colombia se han reportado diferentes morfotipos como especies independientes (Boltovskoy & Hincapié, 1983; Parada-Ruffinatti *et al.* 1985; Molinares *et al.*, 2012; Gómez & Bernal, 2013; Boonstra *et al.*, 2015; Delgado, 2015; Puerres, 2016; Hernández & Barragán, 2021; Cárdenas, 2021).

Teniendo en cuenta que el único estudio taxonómico del género en Colombia se realizó cuando se desconocía el contexto proporcionado por los análisis moleculares y los enfoques basados en análisis morfológicos, el presente estudio plantea la revisión de especímenes del género *Ammonia* previamente reportados y depositados en colecciones científicas del país, empleando análisis morfológicos y morfométricos, así como fotografías de microscopía óptica. Esto, con el propósito de analizar si (1) las especies conocidas del género *Ammonia* en Colombia, tanto fósiles como actuales, representan por completo la riqueza específica de estos organismos o, si (2) la riqueza específica del género en el país cambia con la aplicación de análisis morfológicos y morfométricos. Con ello se espera proporcionar una guía sobre cuáles especies están presentes en Colombia y cómo se pueden diferenciar morfológicamente, buscando facilitar su identificación y fortalecer las inferencias realizadas en estudios ecológicos, paleoambientales y bioestratigráficos.

1. Objetivos

1.1 Objetivo General

Evaluar la riqueza de especies del género *Ammonia* en Colombia, a partir de análisis morfológicos y morfométricos de la conchilla de especímenes depositados en colecciones biológicas y paleontológicas.

1.2 Objetivos Específicos

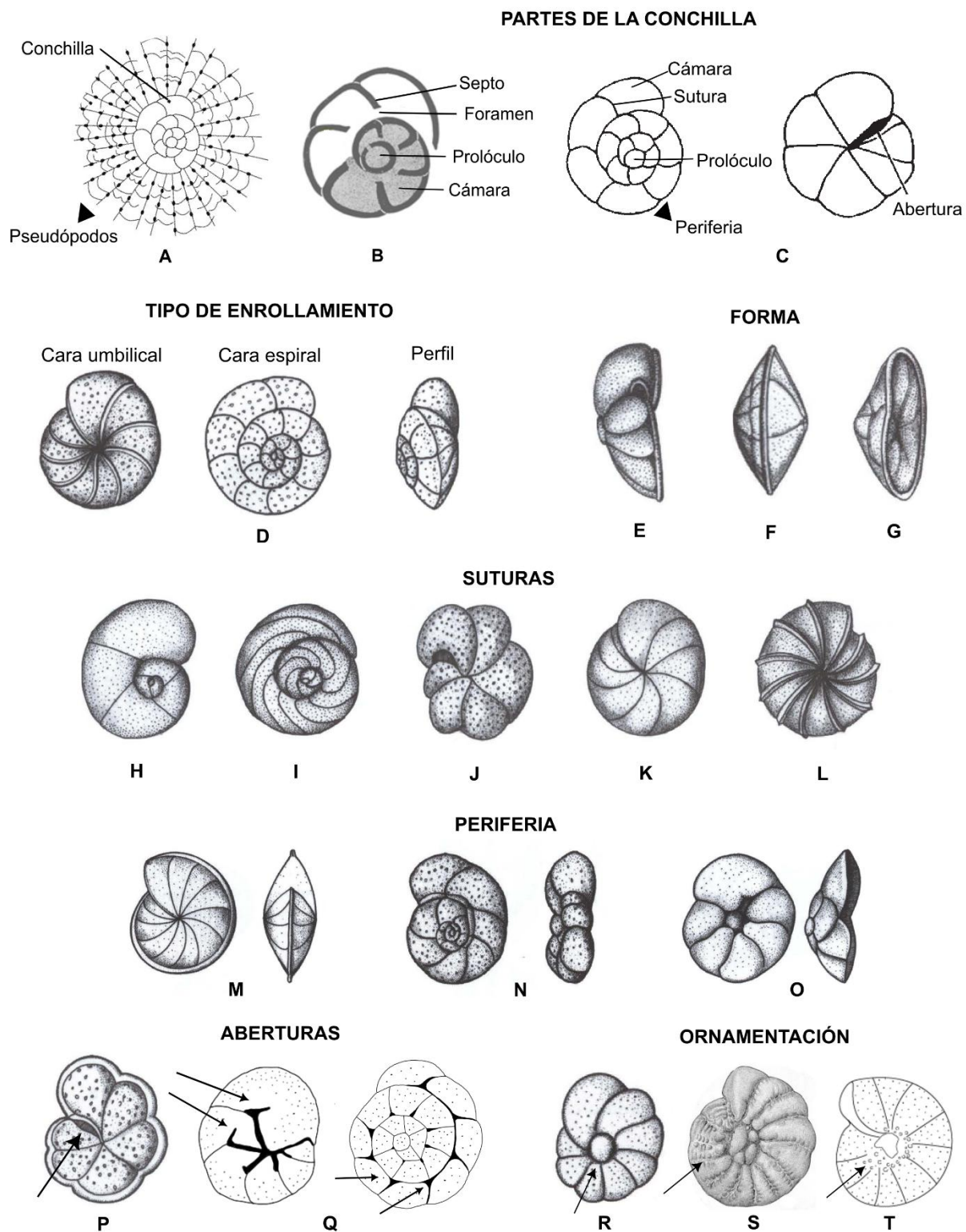
- Analizar las diferencias presentes entre las conchillas de las especies del género *Ammonia*, con base al análisis cuantitativo de los caracteres morfológicos.
- Determinar los caracteres morfológicos distintivos para cada especie del género *Ammonia* en Colombia.
- Comparar los resultados obtenidos en los análisis morfométricos con las descripciones originales de las especies y las descripciones realizadas por Hayward *et al.* (2021), y Hayward *et al.* (2004).
- Describir las especies y posibles nuevos registros del género *Ammonia* para Colombia.

2. Marco Referencial

2.1 Filo Foraminifera

El filo Foraminifera es un grupo protistas unicelulares marinos capaces de generar una conchilla que recubre y protege el citoplasma del estrés físico y biológico, y que cuentan con extensiones del citoplasma o pseudópodos (reticulopodios) que emergen hacia el exterior de la conchilla formando una red (Acosta, 2004, Murray, 2006; Hayward *et al.*, 2025). La composición de su conchilla puede ser mineral (calcita, aragonito, sílice), orgánica o de material aglutinado del medio, como partículas de sedimento, minerales o fragmentos de otros organismos (Armstrong & Brasier, 2005). Se encuentran en todos los ambientes marinos del mundo, asociados al fondo (bentónicos) o flotando en la columna de agua (planctónicos), desde estuarios y lagunas costeras hasta regiones de la zona abisal, y su registro fósil más antiguo se remonta al Cámbrico (Acosta, 2004; Nañez & Malumíán, 2008).

Los foraminíferos presentan una amplia variedad de conchillas caracterizadas por diversas estructuras (Figura 1), las cuales permiten la definición taxonómica dentro del grupo, como por ejemplo: (1) una o varias cavidades denominadas cámaras; (2) septos o tabiques internos, que separan a las cámaras entre sí; (3) suturas, que son las líneas externas de contacto entre dos cámaras; (4) un prolóculo, que corresponde a la primera cámara; (5) un contorno, el cual se conoce como periferia; (6) aberturas primarias y secundarias y múltiples poros (Acosta, 2004; Nañez & Malumíán, 2008). Las conchillas que solo tienen una cámara suelen tener una forma esférica, tubular o irregular y las conchillas con varias cámaras pueden tener formas lenticulares, planoconvexas, biconvexas, entre otras (Náñez & Malumíán, 2008).

Figura 1
Morfología de la conchilla de los foraminíferos.


Nota. Esta figura presenta ilustraciones de algunos de los caracteres morfológicos del género *Ammonia*. Para una descripción más general consultar Acosta (2004). Adaptado de Acosta (2004), Armstrong & Brasier (2005), Hottinger (2006), Bellier *et al.* (2010), Jain (2020) y Hesemann (2025). (A) Foraminífero vivo. Partes de la conchilla: (B) morfología interna, (C) morfología externa. Tipo de enrollamiento: (D) trocoespiral. Forma de la conchilla: (E) planoconvexa, (F) biconvexa, (G) cóncavoconvexa. Forma de las suturas: (H) rectas, (I) curvas. Relieve de las suturas: (J) deprimidas, (K) a ras con la superficie, (L) elevadas. Forma de la periferia: (M) quillada, (N) redondeada, (O) aguda. Abertura: (P) abertura primaria en posición extraumbilical (flecha), (Q) aberturas secundarias (flechas). Ornamentaciones: (R) botón umbilical (flecha), (S) beads y feathered grooves (flecha), (T) pústulas (flecha).

Igualmente, las cámaras de la conchilla pueden disponerse en series (e.g. uniserial, biserial, triserial) o seguir diferentes patrones de enrollamiento (e.g. planispiral, trocoespiral, miliolino). Por ejemplo, en una conchilla planispiral, las cámaras se disponen en una espiral en un mismo plano y en una conchilla trocoespiral, las cámaras se disponen en una espiral helicoidal, lo cual genera dos caras distintas, denominadas umbilical y espiral (Nañez & Malumián, 2008). Por otra parte, los rasgos como las suturas presentan variación en cuanto a su forma y relieve (e.g. suturas elevadas o a ras con la superficie). La periferia también varía según su forma (e.g. periferia quillada o redondeada) y las aberturas primarias y secundarias se diferencian según su forma, ubicación o modificaciones (Acosta 2004). Adicionalmente, las conchillas pueden exhibir una amplia cantidad de ornamentaciones que también son consideradas como criterios taxonómicos (e.g. botón umbilical, pústulas; Acosta, 2004).

2.2 Generalidades del género *Ammonia*

El género *Ammonia* pertenece al orden Rotaliida y su especie tipo es *Ammonia beccarii* (Hayward *et al.*, 2025). Se encuentra en ambientes marinos dentro de la plataforma continental y en ambientes salobres, como marismas y estuarios, alrededor de todo el mundo (Murray, 2006). Son organismos bentónicos de hábito infaunal, con una dieta posiblemente omnívora, puesto que se ha reportado que consumen diversos organismos como algas, bacterias, nematodos y copépodos (Murray, 2006; Dupuy *et al.*, 2010).

Este género ha sido ampliamente estudiado por su potencial como herramienta en monitoreos de calidad ambiental, gracias a la sensibilidad y/o tolerancia frente a condiciones extremas (Rositasari *et al.*, 2018). Por ejemplo, tras la exposición a distintas concentraciones de cobre, se han documentado respuestas como retrasos en el crecimiento o anomalías en la conchilla (Le Cadre & Debenay, 2006). Además, en el género se ha registrado tolerancia frente a ciertos tipos de contaminación, como hidrocarburos y materia orgánica, así como dominancia en zonas contaminadas (Pregolato *et al.*, 2018).

Al igual que la mayoría de los foraminíferos, los individuos de este género han sido ampliamente utilizados como *proxies* paleoambientales, debido a la capacidad de sus conchillas de preservarse en el registro fósil, con un rango temporal que va desde el Mioceno hasta el presente (Loeblich & Tappan, 1988). También por la elevada abundancia de ejemplares por muestra, que posibilita la obtención de estimaciones cuantitativas y la sensibilidad de sus poblaciones frente a variaciones en las condiciones ambientales (Armstrong y Brasier, 2005). Por ejemplo, la presencia de determinadas especies del género, así como algunos de sus caracteres morfológicos (e.g. diámetro y densidad de poros, dirección de enrollamiento) han permitido realizar inferencias

paleoambientales sobre variaciones del nivel del mar, oxigenación, temperatura, disponibilidad de nutrientes en el ambiente, entre otros (Yao *et al.*, 2014; Francois *et al.*, 2024).

En cuanto a la morfología de *Ammonia* (Figura 1), en las descripciones se plantea que posee una conchilla compuesta por calcita, con enrollamiento trocoespiral bajo, con 3 a 4 vueltas, una forma que puede ser biconvexa, planoconvexa o plana en ambos lados, y su periferia va de redondeada a quillada (Loeblich & Tappan, 1988; Hayward *et al.*, 2021). En la vista espiral, las suturas pueden estar a ras con la superficie o elevadas y también se puede presentar una fisura sutural, así como aberturas en el área donde se unen las suturas espirales y radiales (Hayward *et al.*, 2021). En la vista umbilical, el ombligo siempre está abierto y en ocasiones presenta un botón umbilical o tubérculo, las suturas están a ras con la superficie en la periferia y al bajar hacia el ombligo se genera un surco (Hayward *et al.*, 2021). La abertura primaria es un arco o hendidura que puede estar rodeada por un labio sobresaliente, su posición es extraumbilical y se sitúa en el margen de la última cámara, a lo largo de la sutura final (Loeblich & Tappan, 1988).

2.3 Tendencias en la taxonomía del género (Agrupamiento y separación)

En un principio, la identificación taxonómica del género *Ammonia* y de todo el filo Foraminifera, se basaba exclusivamente en los caracteres morfológicos de la conchilla (Loeblich & Tappan, 1988). A través de este enfoque, se descubrió la alta variabilidad morfológica que presenta el género y se reconoció la existencia de múltiples morfotipos, es decir grupos de organismos con características morfológicas similares, que no necesariamente reflejan las relaciones taxonómicas (Murray, 2006). Durante el siglo XX, diferentes autores intentaron explicar la variabilidad observada y se aplicaron dos enfoques taxonómicos conocidos como

agrupamiento y separación, que tuvieron un fuerte impacto en la taxonomía del género *Ammonia* (Holzmann, 2000; Pawlowski & Holzmann, 2008).

La separación o segregado (*splitting* en inglés) se caracteriza por la descripción de especies teniendo en cuenta diferencias morfológicas mínimas (Pawlowski & Holzmann, 2008). Por ejemplo, para el caso del género *Ammonia*, los autores consideraban que sus morfotipos correspondían a diferentes especies, subespecies y variedades (Richirt *et al.*, 2019). Esto produjo un incremento en el número de taxones descritos y varios de ellos carecían de material tipo o ilustraciones detalladas, y algunos nombres propuestos no fueron utilizados a nivel global (Richirt, 2020). Por otro lado, también se describieron especies bajo otros géneros, como *Rotalia*, *Streblus* y *Rotalina*, las cuales fueron reconocidas como parte del género *Ammonia* posteriormente (Richirt, 2020).

Por su parte, el agrupamiento (*lumping* en inglés) apoya la inclusión de morfotipos distintos en una misma especie (Pawlowski & Holzmann, 2008). Por ello, para *Ammonia* se planteó que sólo existía una única o unas pocas especies que exhibían una gran variabilidad morfológica explicada por factores ambientales (Schnitker, 1974; Poag, 1978; Walton & Sloan, 1990). Algunos de los autores que apoyaban esta postura, reconocían la existencia de más de una especie, principalmente de *A. beccarii*, *A. tepida* y/o *A. parkinsoniana*, por lo que el uso de estos nombres se extendió y se asignó una gran cantidad de ejemplares morfológicamente distintos (Hayward *et al.*, 2021). Otros autores consideraban que solo existía una única especie del género *Ammonia*, donde el estudio publicado por Schnitker (1974) se consideró una evidencia fuerte a favor de esta posición. En este, se cultivaron individuos del género *Ammonia*, los cuales fueron sometidos a distintas temperaturas y a partir de parentales aparentemente de un mismo morfotipo, se obtuvieron distintos morfotipos. Por tanto, el autor planteó que la única especie válida era *A. beccarii* y que

los otros morfotipos correspondían a fenotipos que presentan variación no genética asociada a determinado hábitat o condición ambiental (ecofenotipos; Schnitker, 1974; Haynes, 1992). De acuerdo con ello, los ecofenotipos han sido tratados como formas o variedades de una misma especie en trabajos posteriores (e.g. *A. beccarii* forma *tepida*; Walton & Sloan, 1990; Parada-Ruffinatti, 1992).

2.4 Enfoque molecular y morfométrico

En el año 1995 se realizó el primer estudio molecular en el género *Ammonia*, donde se analizaron secuencias parciales del ADN ribosómico de subunidad grande de seis morfotipos que se atribuían a la especie *Ammonia beccarii* y se encontró que morfotipos distintos presentaban diferencias en sus secuencias (Pawlowski *et al.*, 1995). Desde entonces, se han realizado múltiples estudios moleculares que han demostrado diferencias genéticas entre los grupos estudiados (Holzmann, 2000; Holzmann & Pawlowski, 2000; Hayward *et al.*, 2004; Bird *et al.*, 2020; Hayward *et al.*, 2021). En algunos casos los grupos fueron asignados a especies previamente propuestas (Pawlowski *et al.*, 1995), mientras en otros no se les asignó un nombre científico existente y se adoptó una nomenclatura en la que los grupos genotípicos definidos se enumeraron como filotipos (e.g. Filotipo T1, T2, T3; Holzmann, 2000; Holzmann & Pawlowski, 2000; Hayward *et al.*, 2004).

Tras el descubrimiento de los filotipos se hizo evidente la necesidad de definir caracteres morfológicos que permitieran su distinción, lo cual además de contribuir en el estudio taxonómico del género, podría también aplicarse en la descripción e identificación de especímenes fósiles (Holzmann, 2000). Por consiguiente, se empezaron a realizar estudios que integraron el análisis molecular y la morfometría, en los cuales se medían y evaluaban caracteres morfológicos

cuantitativos y cualitativos en ejemplares que eran posteriormente secuenciados y asignados a un filotipo (Hayward *et al.*, 2004; Richirt *et al.*, 2019; Bird *et al.*, 2020; Hayward *et al.*, 2021). Esto permitió diferenciar morfológicamente la mayoría de filotipos planteados y establecer caracteres morfológicos diagnósticos (Hayward *et al.*, 2004; Richirt *et al.*, 2019; Bird *et al.*, 2020; Hayward *et al.*, 2021).

La posibilidad de asignar nombres científicos formales a los filotipos fue un tema recurrente en la literatura desde el planteamiento de los mismos y aunque muchos autores propusieron posibles identificaciones taxonómicas que encajaban con la morfología de determinados filotipos (Holzmann, 2000; Holzmann & Pawlowski, 2000; Hayward *et al.*, 2004; Richirt *et al.*, 2019). Se llegó a la conclusión de que las descripciones originales de las especies no eran lo suficientemente detalladas para identificarlos de manera confiable (Richirt *et al.*, 2019). No obstante, en la actualidad se reconocen 28 filotipos y diferentes autores les han asignado nombres científicos formales (Schweizer *et al.*, 2011; Hayward *et al.*, 2019; Bird *et al.*, 2020; Hayward *et al.*, 2021), tales como *A. veneta* (T1), *A. aberdoveyensis* (T2), *A. batava* (T3), entre otros.

En este contexto, el estudio realizado por Hayward *et al.* (2021) se destaca por ser uno de los más extensos y completos sobre el tema hasta el momento. El cual incluye muestras a nivel mundial, y combina análisis de ADN ribosomal y análisis morfométricos con base a 42 caracteres de la conchilla. Este análisis integral permitió reconocer y describir 67 especies e infraespecies del género *Ammonia*, así como géneros relacionados como *Acarotrochus* y *Pseudoeponides*. Entre estas especies, 28 corresponden a filotipos y 39 se proponen con base a las diferencias morfológicas observadas (Hayward *et al.*, 2021).

2.5 Retos en la taxonomía del género *Ammonia*

Dados los problemas taxonómicos del género, en la mayoría de estudios se ha extendido el uso de análisis moleculares y fotografía SEM (Pavard *et al.*, 2021). A pesar de que estas técnicas son precisas y detalladas, también son costosas, requieren de mucho tiempo y su aplicación no es viable o posible en ejemplares fósiles o en estudios donde se tiene una gran cantidad de muestras (Pavard *et al.*, 2021; Schonfeld *et al.*, 2021). En estudios recientes se ha evaluado la viabilidad de otras metodologías, como en Schonfeld *et al.* (2021) que realizaron un estudio biométrico donde midieron 22 caracteres en especímenes de Bellaria (Italia) y con base a ello, lograron identificar seis especies distintas del género y plantean siete caracteres que en conjunto son útiles para la identificación de especies, sin la necesidad de realizar análisis genéticos. Por otro lado, Pavard *et al.* (2021) examinan cualitativamente dos caracteres, que habían sido previamente propuestos (en fotografía SEM) para diferenciar especímenes de tres filotipos distintos a través de un estereomicroscopio y encuentran que aunque este método sea menos preciso, es mucho más rápido que la fotografía SEM.

2.6 Estado taxonómico actual del género *Ammonia* en Colombia

El único estudio del género *Ammonia* con un enfoque taxonómico en el país se realizó en el año 1992, el cual consistió en la medición y análisis de diez rasgos morfológicos de especímenes provenientes del Caribe colombiano (Islas Barú y Múcura), el golfo de México, La Florida en la costa estadounidense y Rimini en Italia (Parada-Ruffinatti, 1992). La conclusión principal fue que la especie *Ammonia beccarii* es cosmopolita, presenta una marcada variabilidad morfológica y múltiples ecofenotipos, sugiriendo que otras de las especies descritas en el país se traten como “formas”, con cuatro formas distintas en el Caribe colombiano: *A. beccarii forma advena*, *forma*

parkinsoniana, *forma sobrina* y *forma tepida* (Parada-Ruffinatti, 1992). Por otro lado, en estudios ecológicos y paleoecológicos realizados en Colombia, se han reportado diferentes especies del género que deberán ser evaluadas (Boltovskoy & Hincapié, 1983; Parada-Ruffinatti *et al.* 1985; Molinares *et al.*, 2012; Gómez & Bernal, 2013; Boonstra *et al.*, 2015; Delgado, 2015; Puerres, 2016; Hernández & Barragán, 2021; Cárdenas, 2021).

3. Metodología

3.1 Revisión del estado actual del conocimiento del género *Ammonia* en Colombia

En primer lugar, se realizó una revisión bibliográfica sistemática de la literatura científica publicada, con el fin de determinar el estado actual del conocimiento taxonómico, la riqueza específica y la distribución geográfica y temporal del género *Ammonia* en Colombia, información que se usó como referencia para determinar si hay cambios en la riqueza de especies al aplicar los análisis morfométricos. Esta revisión bibliográfica también permitió determinar cuáles colecciones y especímenes eran óptimos para el desarrollo de trabajo.

Para ello, se realizaron búsquedas en las bases de datos Web of Science, Scopus, ScienceDirect, Scielo, Redalyc, Dialnet, JSTOR y Google académico, así como en revistas científicas nacionales (Boletín de Geología, Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras, Caldasia, Acta Biológica Colombiana, Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales) e internacionales (Journal of South American Earth Sciences, Marine Micropaleontology, Journal of Foraminiferal Research, Revista Española de Micropaleontología, Micropaleontology) y repositorios institucionales de universidades colombianas (Universidad

Industrial de Santander, Universidad Nacional de Colombia, Universidad de Caldas y Universidad EAFIT).

En las búsquedas se utilizaron las siguientes palabras claves: “*Ammonia* foraminifera Colombia”, “Colombia”, “cuenca del Caribe”, “cuenca de Panamá”, “Foraminifera”, “Foraminifera Colombia”, “foraminíferos”, “foraminíferos bentónicos”, “foraminíferos bentónicos, Colombia”, “foraminíferos Colombia”, “*Panama Basin*”, “*benthic foraminifera*” y “*Caribbean Basin*”.

Los resultados fueron sistematizados en una base de datos donde se incluyó la siguiente información: especie, morfotipo o variedad reportada del género, autor, año de publicación, localidad, edad, enfoque del estudio y presencia de imágenes, ilustraciones o descripciones de las conchillas.

3.2 Revisión de ejemplares del género *Ammonia* depositados en colecciones científicas

3.2.1 Visita a colecciones y obtención del material

Se revisaron ejemplares del género *Ammonia* depositados en las siguientes colecciones científicas:

La Colección de Micropaleontología del Instituto Colombiano del Petróleo y Energías de la Transición (ICPET, Piedecuesta, Santander), donde los especímenes fueron colectados en las cercanías de los municipios de Tubará y Juan de Acosta (Atlántico) y pertenecen a la Formación Tubará (Mioceno tardío-Plioceno).

La Colección de Microfósiles de la empresa STRATOS-Consultoría Geológica (Bucaramanga, Santander), la cual cuenta con especímenes de Bahía Honda (Isla de San Andrés).

La Colección de Foraminíferos de la Universidad Nacional de Colombia (UNAL, Sede Medellín, Antioquia), que contiene ejemplares de Islas del Rosario (Bolívar), el Golfo de Urabá y el sistema lagunar de Cispatá (Córdoba).

Para la revisión de los especímenes, se solicitó a cada colección el préstamo del material y se realizó una visita a la colección de foraminíferos de la UNAL. En la colección del Instituto Colombiano de Petróleo, los especímenes estaban organizados y fijados en casillas en las placas micropaleontológicas.

Para las colecciones de STRATOS y de la UNAL, los ejemplares provenían de muestras en las que se había realizado previamente el proceso de *picking*, pero las especies no habían sido organizadas o separadas por casillas. Adicionalmente, las tres colecciones suministraron las bases de datos disponibles sobre el material micropaleontológico.

Para todas las colecciones, los ejemplares del género se seleccionaron, organizaron y montaron en nuevas placas micropaleontológicas de repositorio, que fueron entregadas a cada colección posteriormente. Los ejemplares revisados comprendieron reportes de cinco especies (Tabla 1).

Adicionalmente, en el presente estudio se revisaron algunos reportes del género *Eponides* que presentaban caracteres morfológicos similares al género estudiado.

Tabla 1

Procedencia, autoría, identificación y cantidad de ejemplares de tres colecciones científicas revisados en el presente estudio.

Colección	Localidad	Autor	Especie reportada	Nº de ejemplares fotografiados	Nº de ejemplares examinados
ICPET	Formación Tubará Juan de Acosta (Atlántico)	Cárdenas, 2021	<i>Ammonia parkinsoniana</i> *	5	3
			<i>Ammonia tepida</i> *	1	1
	Formación Tubará Tubará (Atlántico)	Molinares <i>et al.</i> , 2007; 2012	<i>Ammonia parkinsoniana</i> *	15	15
			<i>Ammonia tepida</i> *	9	9
STRATOS	Bahía Honda (Isla de San Andrés)	Ballesteros-Prada <i>et al.</i> , 2025	<i>Ammonia</i> spp.	36	31
UNAL	Sistema lagunar de Cispatá (Córdoba)	Bernal <i>et al.</i> , 2008	<i>Eponides</i> cf. <i>parantillarum</i>	7	5
	Islas del rosario (Bolívar) (muestras superficiales)	Puerres, 2016	<i>Ammonia tepida</i>	6	2
			<i>Ammonia beccarii</i>	18	14
			<i>Ammonia limnetes</i>	21	13
	Islas del rosario (Bolívar) (núcleo de manglar)	Puerres, 2016	<i>Ammonia tepida</i>	24	13
			<i>Ammonia beccarii</i>	8	4
	Golfo de Urabá	Gómez & Bernal, 2013	<i>Ammonia differens</i>	6	6
			<i>Ammonia beccarii</i>	12	12
TOTAL	6 localidades	6 estudios	<i>Ammonia</i> (5 spp) <i>Eponides</i> (1 spp)	168	128

Nota. El asterisco (*) indica los reportes de especímenes fósiles.

3.2.2 Toma de fotografías

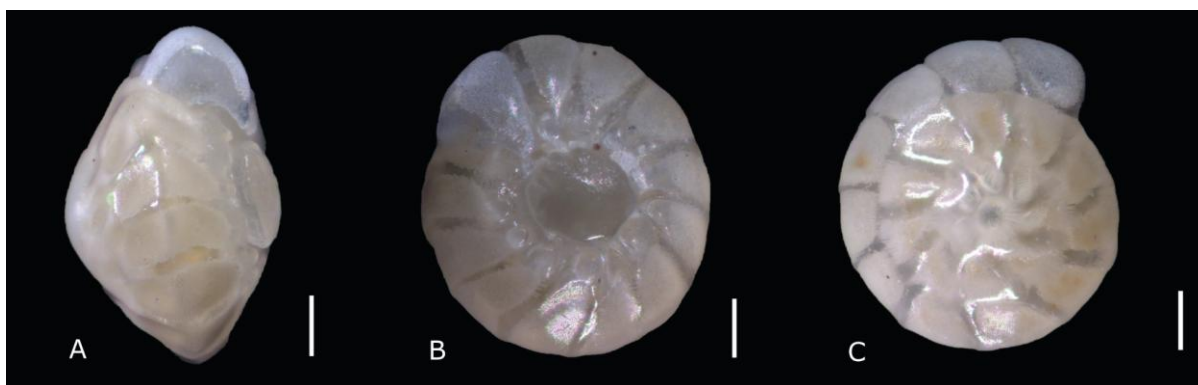
Se tomaron fotografías de un total de 168 ejemplares en tres vistas (Figura 2; Tabla 1). Las fotografías se tomaron usando un microscopio óptico (Axiolab A1 Carl Zeiss) equipado con una cámara (Axiocam ERc5s), una fuente de luz de fibra óptica (Zeiss Schott CL 1500 ECO) y el programa ZEN 2.3 (blue edition; Zeiss), en el Laboratorio de Hidrobiología y ADN Ambiental de la Universidad Industrial de Santander (UIS).

Durante la visita a la colección de foraminíferos de la UNAL, las fotografías se tomaron con un microscopio estereoscópico (Nikon SMZ18) y la cámara de un celular (iPhone 12), en el laboratorio de Ciencias Ambientales y de la Tierra de la UNAL.

Adicionalmente, se tomaron fotografías con un microscopio electrónico de barrido (FEI Inspect s50) para 35 ejemplares en el Centro Atómico Bariloche (Bariloche, Argentina). Los ejemplares para los que se tomaron estas fotografías provienen de las colecciones de la UNAL (localidad Islas del Rosario, Golfo de Urabá y Sistema lagunar de Cispatá) y STRATOS (localidad de Bahía Honda).

Figura 2

Fotografías tomadas en microscopía óptica en vista de perfil (A), umbilical (B) y espiral (C) de un ejemplar del género Ammonia.



Nota. Las barras de escala corresponden a 100 µm.

Con las fotografías de microscopía óptica se implementó la técnica de apilamiento de enfoque. De esta manera, en cada vista se tomaron una serie de fotografías parcialmente enfocadas, las cuales se compilaron en una fotografía completamente enfocada y con una profundidad de campo extendida. Esto se llevó a cabo con el software Helicon Focus 8.3.0 (Helicon Soft Ltd, 2009), empleando el método de compilación B (mapa de profundidad), con valores de suavizado por defecto (4) y valores de radio entre 8 y 34.

3.2.3 Medición y evaluación de los caracteres de la conchilla

Los caracteres de la conchilla se evaluaron únicamente en las fotografías de 128 ejemplares. Debido a que se excluyeron ejemplares en los que no fue posible la evaluación de los caracteres (e.g. conchillas considerablemente anormales o rotas) y juveniles (<1.8 vueltas; en el caso de *A. limnetes* < 1.75 vueltas). Así como, ejemplares fotografiados durante la visita a la colección de la UNAL, porque las fotografías se tomaron empleando otros equipos que no permitieron conseguir el mismo nivel enfoque y zoom que se logró con el microscopio óptico.

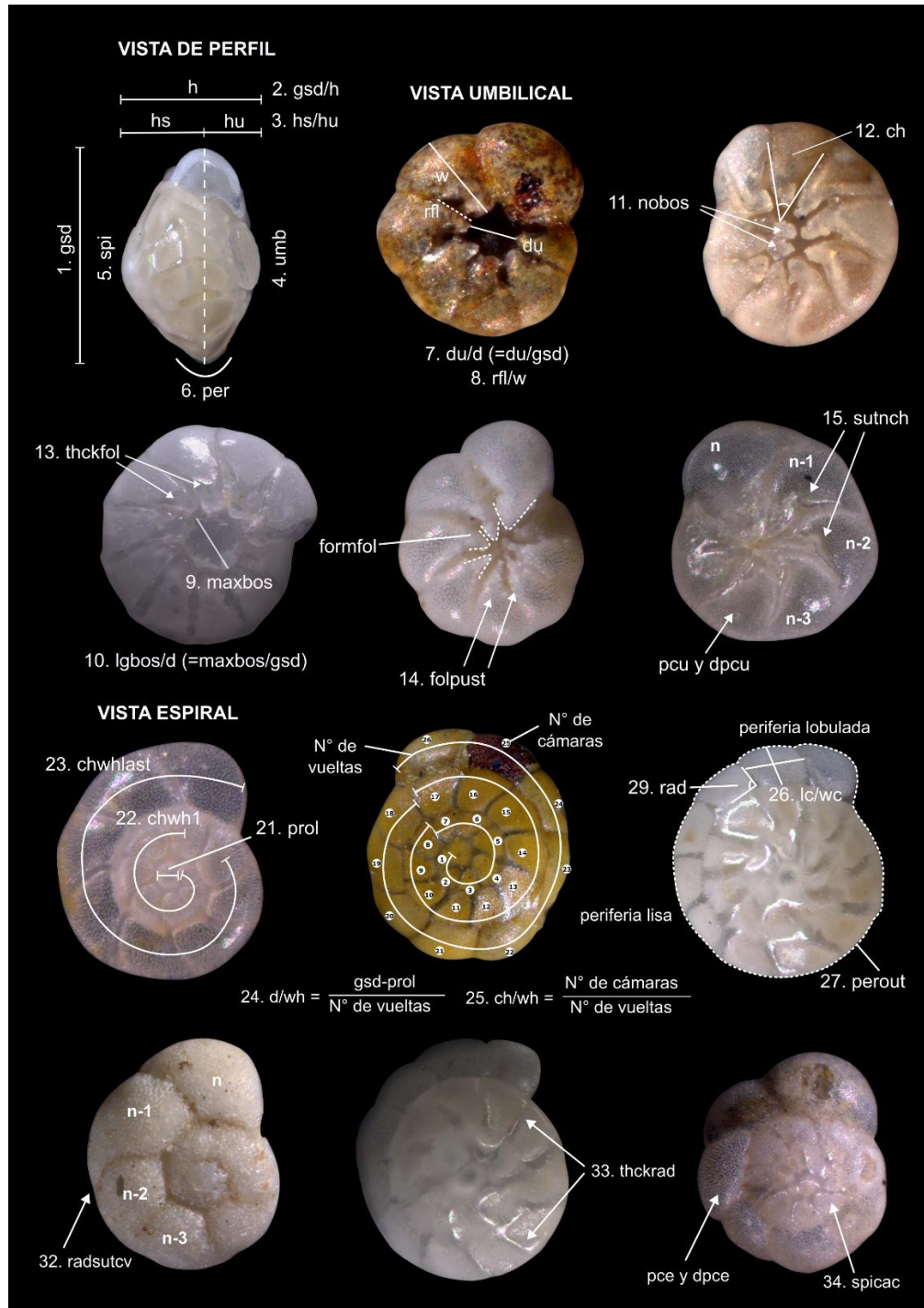
Según lo propuesto por Hayward *et al.* (2021), se examinaron 39 caracteres morfológicos y morfométricos (Tabla 2; Figura 3) de la conchilla usando el programa ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). De estos caracteres, 17 corresponden a variables cuantitativas (mediciones de longitud, cocientes, proporciones, ángulos y conteos) y 22 son variables cualitativas (evaluación de la forma, la presencia y el nivel de desarrollo de algunas estructuras en la conchilla).

Adicionalmente, en las fotografías SEM se realizó una medición del diámetro promedio de los 10 poros más cercanos a la unión entre la sutura radial ($n:n-1$) y la sutura espiral, así como, un conteo del número de poros en los $100\ \mu\text{m}^2$ más cercanos a esta misma región (densidad; Hayward *et al.*, 2021). En el Apéndice A se proporcionan descripciones detalladas de cómo fueron medidos

y evaluados los caracteres y en el glosario se incluyen definiciones para la comprensión de los mismos. Tanto el glosario como la descripción de las mediciones se realizaron tomando de referencia los trabajos publicados por Rodríguez (1982), Loeblich & Tappan (1988), Acosta (2004) y Hottinger (2006).

Figura 3

Caracteres morfológicos y morfométricos examinados en las conchillas de los especímenes del género Ammonia.



Nota. Adaptada de Hayward *et al.*, 2021.

Tabla 2

Caracteres morfológicos y morfométricos examinados en las conchillas de los especímenes del género Ammonia.

Vista	Variables cuantitativas	Nº (Hayward <i>et al.</i> , 2021)	Variables cualitativas	Nº (Hayward <i>et al.</i> , 2021)
de Perfil	Diámetro mayor de la espiral – gsd (µm)	1	Forma del lado umbilical - umb (cóncavo, plano, convexo bajo, convexo, convexo alto)	4
	Grosor - gsd/h	2	Forma del lado espiral - spi (cóncavo, plano, convexo bajo, convexo, convexo alto)	5
	Altura del lado espiral/altura del lado umbilical - hs/hu	3	Forma del perfil periférico - per ^A (agudamente u obtusamente redondeado)	6
Umbilical	Diámetro relativo del ombligo - du/d	7	Desarrollo de laminación secundaria engrosada en las folias - thckfol ^A (presencia o ausencia)	13
	Longitud relativa de los surcos suturales - rfl/w	8	Cobertura de las folias por pequeñas pústulas - folpust ^A (presencia o ausencia)	14
	Diámetro del mayor botón umbilical - maxbos (µm)	9	Muesca sutural profunda en las cámaras n ... n- 3 - sutnch ^A (ninguna, débil, moderada, fuerte)	15
	Tamaño relativo de un único gran botón umbilical - lgbos/d	10	Forma de las folias en las cámaras n ... n-3 - formfol ^A (roma, intermedia, puntiaguda)	NA
	Número de botones umbilicales o grandes tubérculos – nobos (número entero)	11	Desarrollo de <i>beads</i> a lo largo del borde de las suturas radiales - radbd ^{AB} (presencia o ausencia)	18
	Ángulo de n-1 – ch (°)	12	Desarrollo de <i>feathered grooves</i> a lo largo del borde de las suturas radiales - radgrv ^{AB} (presencia o ausencia)	19
			Folia cortada en <i>beads</i> planas por <i>feathered</i> <i>grooves</i> - folbdgrv ^{AB} (presencia o ausencia)	20
			Desarrollo de <i>beads</i> sobre el ombligo - umbds ^{AB} (presencia o ausencia)	41
			Desarrollo de espinas periféricas - spines ^{AB} (presencia o ausencia)	42
			Poros en la cara umbilical - pcu ^B (presencia o ausencia)	NA
			Distribución de poros en la cara umbilical - dpcu ^B (Sin poros, poco distribuidos, medianamente distribuidos, ampliamente distribuidos)	NA
Espiral	Diámetro máximo del prolóculo – prol (µm)	21	Desarrollo de <i>beads</i> y <i>feathered grooves</i> a lo largo del borde de la sutura espiral - spsutbd ^{AB} (presencia o ausencia)	31
	Número de cámaras en la primera vuelta - chwh1 (número decimal)	22	Curvatura de la sutura radial n-1:n-2 - radsutcv ^A (recta, ligeramente curva, curva)	32
	Número de cámaras en la última vuelta - chwhlast (número decimal)	23	Desarrollo de laminación secundaria engrosada y elevada a lo largo de las suturas radiales de la última vuelta - thckrad ^A (presencia o ausencia)	33
	Diámetro medio de cada vuelta - d/wh (µm/vuelta)	24	Desarrollo de laminación secundaria engrosada y elevada sobre el área espiral central - spicac ^A (presencia o ausencia)	34

Número medio de cámaras por vuelta - ch/wh (cámaras/vuelta)	25	Desarrollo de un patrón reticulado de costillas de calcita sobre el área espiral central - retcac^{AB} (presencia o ausencia)	35
Proporciones relativas de n-1 - lc/wc	26	Desarrollo de <i>beads</i> en la superficie de las cámaras en el lado espiral - bdch^{AB} (presencia o ausencia)	38
Proporción del contorno periférico de 360° que es liso, no lobulado - perout (%)	27	Poros en la cara espiral - pce^B (presencia o ausencia)	NA
Angulo entre la sutura radial n-1:n-2 y espiral - rad (°)	29	Distribución de poros en la cara espiral - dpce^B (Sin poros, poco distribuidos, medianamente distribuidos, ampliamente distribuidos)	NA

Nota. Adaptado de Hayward *et al.*, 2021. Entre paréntesis se indican las unidades de medida o categorías de cada carácter. Denominación de las cámaras: n = última cámara, n-1 = penúltima cámara, n-2 = antepenúltima cámara. La columna N° corresponde al número de variable en Hayward *et al.*, 2021, algunos caracteres revisados en el presente trabajo no se incluyen en el trabajo de Hayward *et al.*, 2021, por lo tanto se asignó un NA en esta columna.

^A carácter modificado a partir del propuesto por Hayward *et al.*, 2021.

^B carácter no incluido en los análisis estadísticos debido a que no se presentó o no fue posible evaluarlo adecuadamente.

3.3 Comparación y diferenciación de las conchillas de los ejemplares revisados del género

Ammonia

3.3.1 Análisis de componentes principales (ACP)

Con el fin de identificar patrones de variación morfológica entre las conchillas de los ejemplares y determinar cuáles variables son las que más contribuyen en la explicación de dicha variación, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) en el software R (R Core Team, 2025). Para este análisis se utilizó una matriz en la que solo se incluyeron 17 caracteres cuantitativos (Tabla 2). A los valores faltantes se les asignó la media del carácter analizado

teniendo en cuenta la totalidad de individuos y en vista de que los caracteres presentan unidades distintas, la matriz fue estandarizada (se restó la media y se dividió por la desviación estándar).

3.3.2 *Análisis clúster*

Con el propósito de definir agrupamientos que sirvieran como base para análisis posteriores, se llevó a cabo un análisis clúster sobre una matriz calculada con la distancia de Gower y se realizó un dendrograma con el método UPGMA, en el software R (R Core Team, 2025). La matriz utilizada en este análisis incluyó 17 caracteres cuantitativos y 10 cualitativos (Tabla 2), estos últimos fueron codificados a números. Se optó por conservar los valores faltantes y la matriz no fue estandarizada, dado que la distancia elegida omite los valores faltantes en los cálculos y no requiere una estandarización previa (Borcard *et al.*, 2011). Para la definición de los grupos se utilizó el método del “codo”, el cual analiza la variación intra-grupo como función de la cantidad de grupos (el número óptimo de grupos es aquel que, al ir subdividiendo los grupos, los subgrupos resultantes no disminuyen de manera significativa la variación intra-grupo; Palacio *et al.*, 2020). Con base a ello, se definieron morfogrupos para los que también se tuvo en cuenta la coherencia morfológica de los ejemplares y los criterios taxonómicos utilizados en la literatura especializada (Hayward *et al.*, 2021).

3.3.3 *Análisis discriminante (DA)*

Se realizó un análisis discriminante en el programa PAST (Hammer, 2001) con el objetivo de describir y explorar la separación entre los morfogrupos y evaluar la contribución relativa de los distintos caracteres morfológicos y morfométricos. En los morfogrupos determinados con base al análisis clúster, se excluyeron o reasignaron algunos ejemplares, para los cuales el agrupamiento

no fue congruente con las diferencias morfológicas observadas, teniendo en cuenta el estado de preservación de los individuos, la presencia de anomalías en la conchilla y los caracteres morfológicos considerados en la delimitación de especies en la literatura (Hayward *et al.*, 2021).

Si bien, los datos no cumplen con todos los supuestos requeridos (Zuur *et al.*, 2007), se realizó este análisis para mantener la comparabilidad con estudios previos (Bird *et al.*, 2020; Hayward *et al.*, 2021). A su vez, con el objetivo de evaluar la robustez de los patrones frente a la selección de variables se realizaron dos análisis discriminantes: el primero de ellos se realizó usando todos los caracteres cuantitativos y cualitativos (27) con base al enfoque metodológico propuesto por otros autores (Bird *et al.*, 2020; Hayward *et al.*, 2021). En el segundo, se redujo el número de caracteres empleados a 18, teniendo en cuenta caracteres que previamente han sido reportados como distintivos en la literatura (hs/hu, spi, per, lgbs/d, thckfol, folpust, sutnch, formfol, ch/wh, perout, spicac; Tabla 2) (Hayward *et al.*, 2021) y caracteres que tuvieron una contribución relevante en los dos primeros componentes del ACP (Apéndice B). Además, se eliminaron caracteres que presentaron una correlación >0.90 con otro carácter (Apéndice C).

En ambos análisis, los caracteres cualitativos fueron codificados a números, a los valores faltantes se les asignó la media de su respectivo morfogrupo y la matriz fue normalizada (logaritmo) y estandarizada (valores en rango de 0 a 1). Adicionalmente, los individuos no agrupados y los grupos que presentaron un número muy pequeño de individuos no fueron incluidos en el análisis.

3.4 Descripción e identificación taxonómica de las especies del género *Ammonia* presentes en Colombia

Se realizó una descripción taxonómica de los morfogrupos planteados con base a los análisis estadísticos. En ella se incluyó el diámetro y la densidad de los poros, los cuales son considerados como caracteres diagnósticos por diversos autores (Richirt *et al.*, 2019; Hayward *et al.*, 2021). Además, se realizaron figuras para los morfogrupos incluyendo tanto fotografías de microscopía óptica como SEM. Por otro lado, se brinda la identificación taxonómica propuesta para cada morfogrupo tomando como base el trabajo de Hayward *et al.* (2021), así como descripciones originales de las especies u otras descripciones encontradas en la literatura.

4. Resultados

4.1 Estado actual del conocimiento del género *Ammonia* en Colombia

A partir de la revisión bibliográfica, se encontraron 22 estudios publicados entre los años 1983 y 2025 (Tabla 3), la mayoría corresponden a artículos científicos y en menor medida tesis de pregrado y posgrado.

En estos trabajos se reportan seis especies del género *Ammonia* y cuatro variedades de la especie *A. beccarii*. Trece de los trabajos incluyen ilustraciones o fotografías, obtenidas mediante estereoscopio o SEM y en cuatro de ellos se proporciona una descripción morfológica de los especímenes reportados.

La mayoría de estos estudios (17) están enfocados en análisis ecológicos, donde estudian la distribución de las comunidades de foraminíferos y su relación con diferentes variables

ambientales. Cinco trabajos se centran en reconstrucciones paleoambientales y/o análisis bioestratigráficos, y solo uno aborda explícitamente los problemas taxonómicos dentro del género *Ammonia*, a través del análisis y la comparación de especímenes del Caribe Colombiano con ejemplares de Italia y Estados Unidos (Parada-Ruffinatti, 1992).

En cuanto al rango temporal (Figura 4) se registraron trabajos enfocados en el estudio de sedimentos fósiles del Mioceno (4) y Plioceno (2), y también en sedimentos superficiales, en los cuales se analiza tanto la fauna moderna (8) como actual (9).

Tabla 3

Recopilación de trabajos con base a la revisión bibliográfica del género Ammonia en Colombia.

	Boltovskoy e Hincapié, 1983	Parada-Ruffinatti <i>et al.</i> , 1985	Losada y Parada-Ruffinatti, 1986	Miranda y Parada-Ruffinatti, 1987	Duque-Caro, 1990*	Parada-Ruffinatti y Tchegliakova, 1990	Parada-Ruffinatti, 1992	Delgado y Parada-Ruffinatti, 1995	Ortiz y Acosta, 2003	Molinarés <i>et al.</i> , 2007; 2012*	Vargas, 2011	Gómez y Bernal, 2013	Boonstra <i>et al.</i> , 2015*	Delgado, 2015*	Puerres, 2016	Hernández y Barragán, 2021	Cárdenas, 2021*	Henao-Castro y Navas, 2022	Patarroyo <i>et al.</i> , 2024	Barragán, 2024	Mora, 2024	Ballesteros-Prada <i>et al.</i> , 2025
<i>A. advena</i>		x																				
<i>A. beccarii</i>		x		x	x		x	x	x		x	x			x	x				x		
<i>A. beccarii</i> var. <i>advena</i>						x																
<i>A. beccarii</i> var. <i>parkinsoniana</i>			x					x														
<i>A. beccarii</i> var. <i>sobrino</i>		x	x			x			x													
<i>A. beccarii</i> var. <i>tepida</i>		x	x			x		x														
<i>A. differens</i>												x										
<i>A. limnetes</i>															x							
<i>A. parkinsoniana</i>	x									x			x	x		x	x					
<i>Ammonia</i> spp.						x											x	x	x	x	x	x
<i>A. tepida</i>										x			x	x	x	x	x					
Imágenes	x	x	x			x	x			x	x	x	x	x	x						x	
Descripción	x						x						x	x								
Edad	Ac	Ac	Ac	Ac	M	Ac	Ac	Ac	Mo	P	Ac	Ac	M	M	Mo	Mo	M/P	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo
Localidad	C	C	C	C	C	P	C	C	C	C	C	C	A	C	C	C	C	C	C	C	C	C
Ambiente	Ma	E/LM	L	L	-	Li		Pl	Pl	-	E/Ma	Ma	-	-	Ma/M	M	-	Pc	Li	Pc	L	Ma
Enfoque	E	E	E	E	P	E	T	E	E	P	E	E	P	P	E	E	B/P	E	E	E	E	E
Tipo de trabajo	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	T	A	A	T	T	T	T	A	A	T	T	R

Nota. Descripción basada en la revisión de la literatura (n = 22 estudios). Edad: Actuales (Ac), Modernos (Mo), Plioceno (P), Mioceno (M). Localidad: Caribe (C), Pacífico (P), Amazonas (A). Ambiente: manglar (Ma), estuario (E), laguna costera (L), marino (M), playa (Pl), litoral (Li), plataforma continental (Pc). Enfoque: ecológico (E), bioestratigráfico (B), paleoambiental (P), taxonómico (T). Tipo de trabajo: artículo científico (A), tesis de pregrado o maestría (T), resumen de congreso (R). El asterisco (*) indica los reportes de especímenes fósiles.

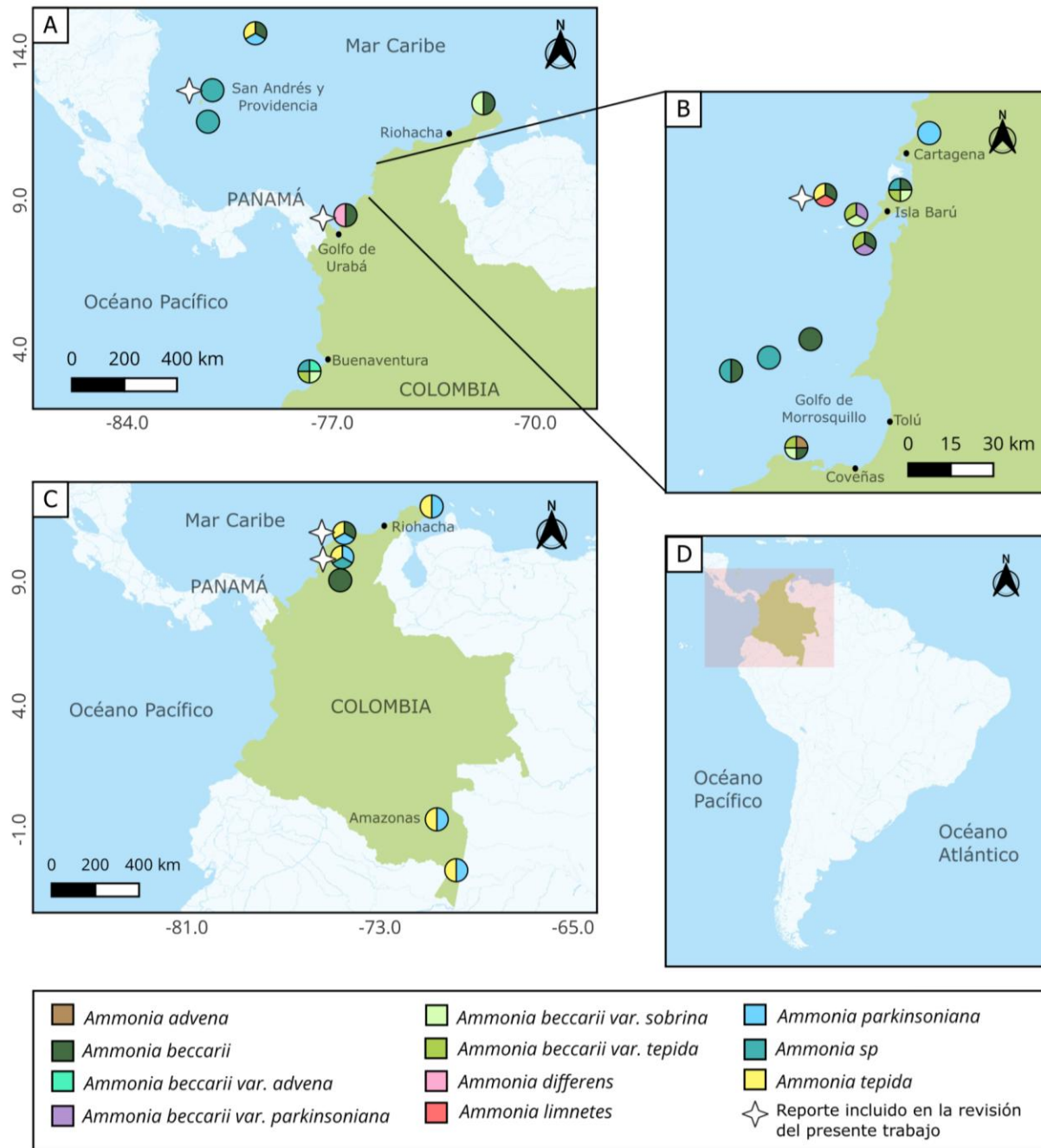
Los trabajos de sedimentos superficiales se realizaron principalmente en ambientes marino-marginales o transicionales como lagunas costeras, manglares, estuarios, playas y zonas litorales del Caribe y el Pacífico colombiano (Figura 4). Los especímenes provenientes de muestras del Mioceno y Plioceno se localizaron en la zona del Caribe y Amazonía.

El primer reporte en sedimentos superficiales del género *Ammonia* fue publicado por Boltovskoy e Hincapié (1983), quienes indicaron la presencia de *A. parkinsoniana* en el manglar de Tesca, Cartagena. Posteriormente, Parada-Ruffinatti *et al.* (1985), registraron *A. advena* y tres variedades de *A. beccarii* (*tepida*, *parkinsoniana* y *sobrina*) entre la desembocadura del río Sinú y Coveñas.

A partir de allí, en varios trabajos se reportaron las variedades de *A. beccarii* (*parkinsoniana*, *tepida* y *sobrina*) en diferentes zonas del Caribe, como en el cinturón de manglar en la ciénaga de Cocoliso (archipiélago de Nuestra Señora del Rosario; Losada & Parada-Ruffinatti, 1986), en ambientes de playa y laguna costera de la Isla Barú (Miranda & Parada-Ruffinatti, 1987; Delgado & Parada-Ruffinatti; 1995) y en la playa Pílon de Azúcar de la Guajira (Ortiz & Acosta, 2003). A su vez, Parada-Ruffinatti y Tchegliakova (1990) realizaron el primer reporte del género para el Pacífico colombiano, específicamente en Playa Blanca, Isla Gorgona. En este trabajo se reportaron tres variedades de *A. beccarii*: *advena*, *tepida* y *sobrina*.

Figura 4

*Localización de los registros del género *Ammonia* en Colombia según la revisión bibliográfica.*



Nota. (A) Reportes de sedimentos superficiales, (B) Acercamiento a la costa de los departamentos de Sucre, Bolívar y Córdoba (C) Reportes de sedimentos fósiles, (D) Mapa de ubicación.

En 1992, Parada-Ruffinatti (1992) llevó a cabo el único trabajo que buscó esclarecer los problemas taxonómicos dentro del género *Ammonia*, allí reportó la presencia de la especie *A. beccarii* en el Caribe colombiano y planteó que los demás morfotipos presentes correspondían a ecofenotipos o variedades de esta especie. No obstante, estudios posteriores optaron por reconocer estas variedades como especies independientes, como por ejemplo en el trabajo de Gómez y Bernal (2013), quienes señalaron la presencia de *A. beccarii* abundantemente y *A. differens* en menor proporción en el golfo de Urabá; Puerres (2016) que registró las especies *A. beccarii*, *A. limnetes* y *A. tepida* en Islas del Rosario; y Hernandez y Barragán (2021) que reportó la presencia de *A. beccarii*, *A. parkinsoniana* y *A. tepida* en el atolón Cayo Serrana (Archipiélago de San Andrés y Providencia). Por otro lado, varios autores indicaron la presencia de especímenes del género (*Ammonia* spp.) en el Caribe, específicamente en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad (Henao-Castro & Navas, 2022), en la plataforma continental externa al frente del Golfo de Morrosquillo en el Cinturón Plegado del Sinú (Barragán, 2024) y en las Islas Barú (Mora, 2024), Providencia (Patarroyo *et al.*, 2024) y San Andrés (Ballesteros-Prada, 2025).

El primer trabajo donde se reportó el género en sedimentos fósiles fue publicado por Duque-Caro (1990), en él se registra *A. beccarii* en sedimentos del Mioceno de la formación Carmen y Cerrito en la sección de Carmen – Zambrano. Posteriormente, las especies *A. parkinsoniana* y *A. tepida* se reportaron en sedimentos miocenos-pliocenos de la Formación Tubará (Molinares *et al.*, 2007; Molinares *et al.*, 2012; Cárdenas, 2021); en sedimentos del Mioceno medio-superior de la zona de la Amazonia colombo/peruana (Boonstra *et al.*, 2015) y en sedimentos del Mioceno temprano-medio de las Formaciones Jimol y Castilletes en la Alta Guajira (Delgado, 2015).

4.2 Revisión de ejemplares del género *Ammonia* depositados en colecciones científicas

Tras la revisión del material en las diferentes colecciones micropaleontológicas se obtuvieron aproximadamente 11.000 fotografías parcialmente enfocadas y 500 fotografías compiladas de 168 especímenes.

Entre estos ejemplares, en 128 fue posible evaluar los caracteres morfológicos y morfométricos de la conchilla planteados (Apéndice L) y en algunos caracteres se implementaron diferentes rangos para facilitar su interpretación y comparación (Apéndice I). Los resultados evidenciaron que el diámetro de las conchillas fue variable y se encontraron tanto conchillas pequeñas ($gsd < 300 \mu m$) como grandes ($gsd > 600 \mu m$). Estas conchillas presentaron un lado umbilical principalmente cóncavo o plano y en menor medida convexo y un lado espiral que varió entre plano a altamente convexo. El perfil periférico en su mayoría fue obtusamente redondeado y muy pocos especímenes presentaron un perfil agudamente redondeado.

En la vista umbilical, el diámetro del ombligo en todos los individuos abarcó menos del 50% de la conchilla. La longitud de los surcos suturales fue un carácter altamente variable, en el cual se obtuvo tanto surcos suturales poco extendidos como surcos que se extienden casi hasta la periferia ($rfl/w = 23 - 95\%$). El botón o tubérculo umbilical no se presentó en todos los ejemplares, sin embargo algunos de ellos tuvieron entre 1 y 3 botones o tubérculos de tamaño variable ($maxbos = 14 - 242 \mu m$; $lgbos/d = 0.05 - 0.4$).

Por otro lado, algunos ejemplares presentaron desarrollo de laminación secundaria en las folias, así como de pústulas en esta misma región. La mayoría de ejemplares presentaron desarrollo débil a fuerte de la muesca sutural. En ninguno de los especímenes se evidenció el desarrollo de *beads* y *feathered grooves* en las suturas o folias, ni tampoco de *beads* en la región del ombligo o de espinas periféricas.

En cuanto a las mediciones de la vista espiral, los individuos presentaron entre 1.75 a 3.3 vueltas y se registraron diámetros grandes ($>200\text{ }\mu\text{m}$) y pequeños (<100) para cada una de ellas. El número total de cámaras de la conchilla osciló entre 10 y 31, en la primera y última vuelta los ejemplares tuvieron de 4 a 9 y de 5 a 12.5 cámaras, respectivamente. La primera cámara o prolóculo tuvo un tamaño variable ($\text{prol} = 11 - 99\text{ }\mu\text{m}$).

La periferia de la conchilla fue principalmente lobulada ($\text{perout} < 50$) en algunos ejemplares y lisa en otros. En cuanto a los caracteres cualitativos, se encontró que una baja cantidad de ejemplares poseen laminación secundaria sobre las suturas de la última vuelta, pero una mayor cantidad presentaron desarrollo de este carácter en las suturas del área espiral central. Otros de los caracteres no se observaron en los ejemplares como el desarrollo de un patrón reticulado en el área espiral central, así como de *beads* y *feathered grooves* en la superficie de las cámaras o en la sutura espiral.

Respecto a los caracteres relacionados con la presencia y distribución de los poros (pcu , pce , dpcu , dpce), se encontró que la mayoría de ejemplares presentaron poros ampliamente distribuidos en vista espiral y umbilical. Sin embargo, para algunos individuos no se observaron poros en la vista umbilical. Estos cuatro caracteres no pudieron evaluarse en múltiples ejemplares debido a su estado de preservación, por consiguiente no se incluyeron en los análisis estadísticos realizados.

4.3 Comparación y diferenciación de las conchillas de los ejemplares revisados del género

Ammonia

4.3.1 *Análisis de componentes principales (ACP)*

En el análisis de componentes principales (Figura 5) los dos primeros componentes explicaron el 49.6% de la variación total de los datos. Los caracteres morfológicos que presentaron mayor contribución en el componente 1 fueron el tamaño relativo de un único gran botón umbilical ($lgbos/d$), el diámetro del mayor botón umbilical ($maxbos$), el número de cámaras en la última vuelta ($chwhlast$), el número medio de cámaras por vuelta (ch/wh), el diámetro relativo del ombligo (du/d), y en menor medida el número de botones umbilicales o tubérculos grandes ($nobos$). En cuanto al componente 2, se destacaron principalmente el diámetro medio de cada vuelta (d/wh) y del prolóculo ($prol$). Por otro lado, el diámetro mayor de la conchilla (gsd) se encontró asociado a ambos componentes.

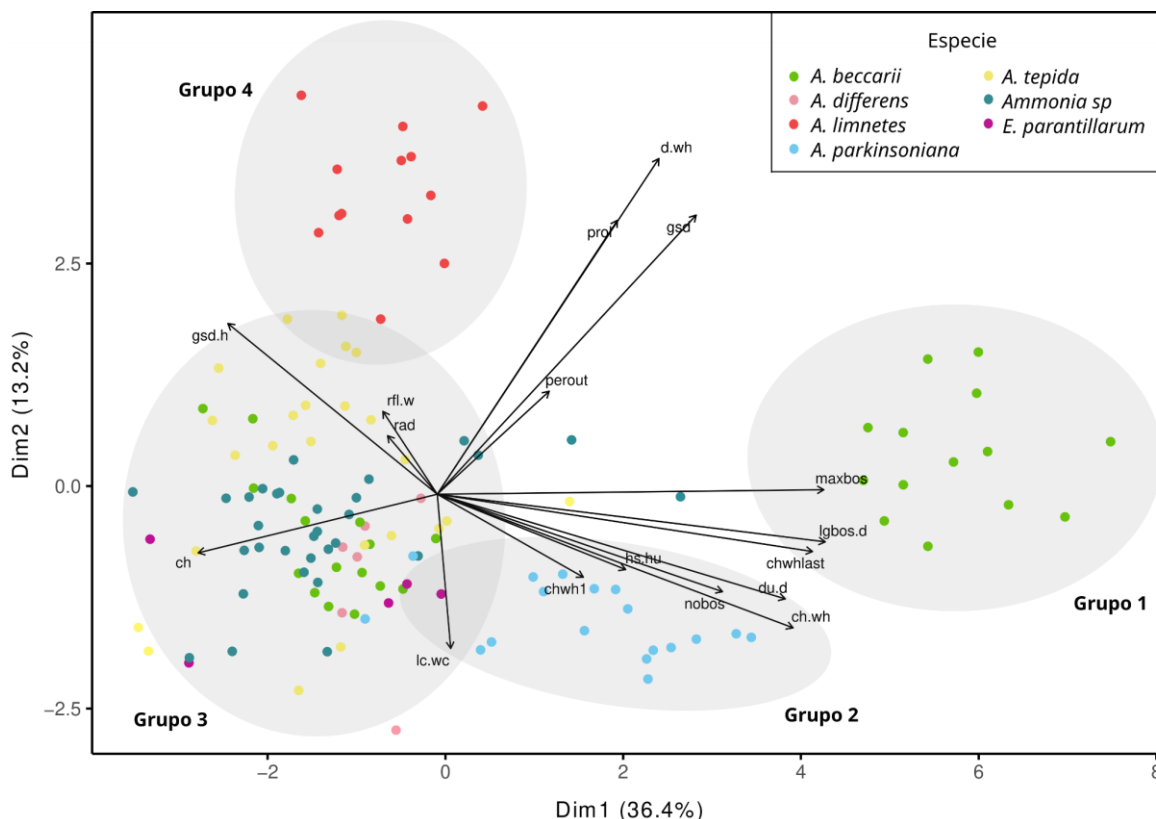
El componente 1 marcó un gradiente de acuerdo al tamaño del mayor botón umbilical o tubérculo (Figura 5). De esta manera, se identificó un grupo (grupo 1) con un botón umbilical o tubérculo de gran tamaño ($lgbos/d = 0.2 - 0.4$; $maxbos = 119 - 242 \mu m$), otro grupo (grupo 2) con botón umbilical o tubérculo de tamaño medio ($lgbos/d = 0.05 - 0.2$; $maxbos = 15 - 63 \mu m$) y un tercer grupo (grupo 3) con botón umbilical o tubérculo pequeño o ausente ($lgbos/d = 0 - 0,08$; $maxbos = 0 - 22 \mu m$). Un cuarto grupo (grupo 4) se logró identificar gracias al componente 2, en el que los caracteres del botón umbilical o tubérculo son similares a los del grupo 3 ($lgbos/d = 0 - 0,07$; $maxbos = 0 - 37 \mu m$), pero se diferencia en que posee mayor diámetro de la conchilla (grupo 4 $gsd = 381 - 526 \mu m$; grupo 3 $gsd = 178 - 477 \mu m$), del prolóculo (grupo 4 $prol = 52 - 99 \mu m$; grupo 3 $prol = 11 - 65 \mu m$) y de cada vuelta (grupo 4 $d/wh = 174 - 248 \mu m/vuelta$; grupo 3 $d/wh = 64 - 175 \mu m/vuelta$).

La elipse de confianza del grupo 1 no presentó solapamiento con los otros grupos planteados. En contraste si se evidenció solapamiento en el caso del grupo 3, donde su elipse se solapó con las del grupo 2 y 4 (Figura 5). El grupo 1 está compuesto únicamente por reportes de la especie *A. beccarii* provenientes de Islas del Rosario (muestras superficiales), el grupo 2 está representado por la mayoría de reportes de la especie *A. parkinsoniana* de la Formación Tubará, el grupo 3 está compuesto por reportes de múltiples especies (*A. beccarii*, *A. differens*, *A. parkinsoniana*, *A. tepida*) de la mayoría de localidades e individuos indeterminados de Bahía Honda y el grupo 4 agrupó todos los reportes de la especie *A. limnetes* de Islas del Rosario (Núcleo de manglar).

En vista de que en el grupo 3 no se observó homogeneidad en la morfología, identificación y procedencia de los especímenes, se realizó nuevamente un ACP incluyendo solo a los ejemplares de este grupo (80 individuos). Sin embargo, en este análisis no fue posible identificar patrones de agrupamiento adicionales (Apéndice D).

Figura 5

Análisis de componentes principales de todos los especímenes teniendo en cuenta los caracteres cuantitativos.



Nota. Los colores de la leyenda indican el nombre científico que se le asignó a cada individuo en la colección y se muestran las elipses del 95% de confianza de los grupos planteados con base a este análisis.

4.3.2 Análisis clúster

El método del codo indicó que el número óptimo de grupos es tres (Apéndice J). El grupo 1 se denominó como el morfogrupo 1 y agrupó todos los reportes de *A. beccarii* de Islas del Rosario (muestras superficiales) y un reporte de *A. parkinsoniana* de la Formación Tubará (Figura 6). El

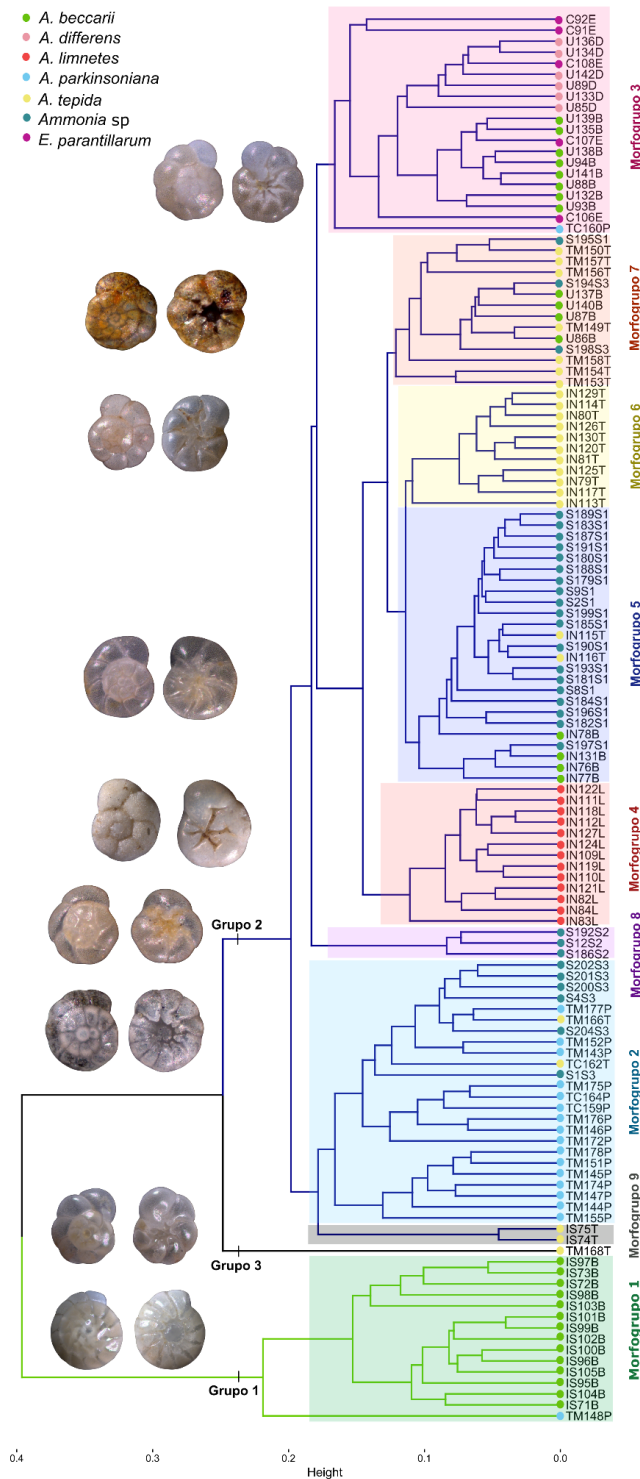
grupo 2 agrupó reportes de la mayoría de especies y localidades estudiadas, en él se identificaron ocho subgrupos que fueron determinados como morfogrupos independientes. El grupo 3 está conformado por un único individuo (TM168T) de la Formación Tubará, que no se logró identificar como un morfogrupo independiente ni asociar a uno planteado, según los caracteres morfológicos observados.

Dentro del grupo 2 se determinaron los siguientes morfogrupos: el morfogrupo 2 principalmente está compuesto por reportes de *A. parkinsoniana* de la Formación Tubará, pero también incluyó algunos reportes de *A. tepida* de esta misma unidad geológica y de *Ammonia* sp de Bahía Honda. El morfogrupo 3 incluyó la mayoría de reportes de *A. differens* y *A. beccarii* del Golfo de Urabá, así como reportes del género *Eponides* del sistema lagunar de Cispatá y un reporte de la especie *A. parkinsoniana* de la Formación Tubará. El morfogrupo 4 incluyó todos los reportes *A. limnetes* de Islas del Rosario (núcleo de manglar). El morfogrupo 5 está conformado por reportes de *Ammonia* sp de Bahía Honda y también se agruparon reportes de *A. beccarii* y *A. tepida* de Islas del Rosario (núcleo de manglar). El morfogrupo 6 incluyó la mayor parte de los reportes de *A. tepida* de Islas del Rosario (núcleo de manglar). El morfogrupo 7 incluyó reportes de *A. tepida* de la Formación Tubará en conjunto con reportes de *A. beccarii* del Golfo de Urabá y *Ammonia* sp de Bahía Honda. El morfogrupo 8 agrupa tres individuos (S186S2, S12S2, S192S2) de *Ammonia* sp de Bahía Honda.

Adicionalmente, se planteó otro subgrupo de acuerdo a las diferencias morfológicas observadas, el cual se denominó como morfogrupo 9 e incluyó dos registros de *A. tepida* de muestras superficiales de Islas del Rosario (IS74T y IS75T).

Figura 6

Dendrograma del análisis clúster (método UPGMA) de todos los especímenes teniendo en cuenta todos los caracteres morfológicos y morfométricos analizados.



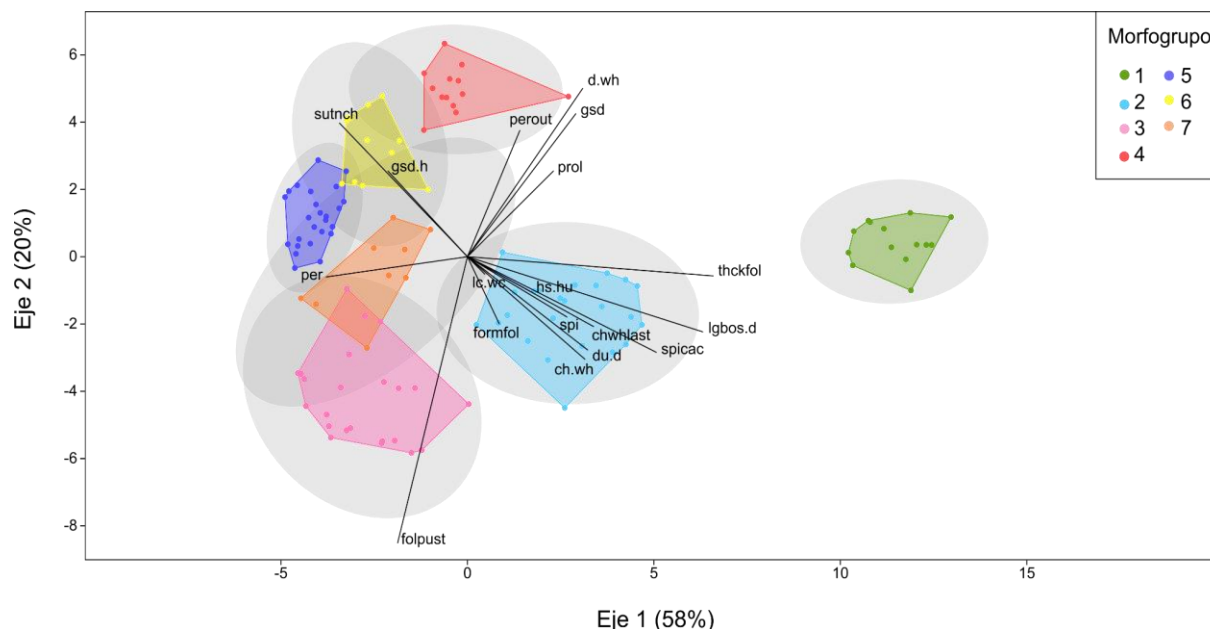
4.3.3 *Análisis discriminante (DA)*

El análisis discriminante, en el cual se redujo el número de variables (Figura 7), indicó que los dos primeros ejes explicaron el 78% de la varianza y que el 96% de individuos fueron clasificados en su morfogrupo original. Los caracteres que tuvieron mayor contribución para los dos primeros ejes (Apéndice G), y por lo tanto son fundamentales en la distinción de los grupos, fueron el tamaño relativo de botón umbilical (lgbos/d), el diámetro medio de cada vuelta (d/wh), el desarrollo de pústulas en las folias (folpust) y el número de cámaras en la última vuelta (chwhlast). Los caracteres con mayor contribución en este análisis coinciden con los reportados para el análisis que incluyó todas las variables (Apéndice E y G). Puntualmente, en ambos análisis los caracteres lgbos/d, folpust, d/wh y chwhlast fueron relevantes para los dos primeros ejes. Sin embargo, algunos caracteres que fueron eliminados en el análisis reducido, como el desarrollo de laminación secundaria en las suturas de la última vuelta (thckrad) y otros caracteres relacionados con el botón umbilical (maxbos, nobos) mostraron una contribución alta en el análisis con todas las variables.

En ambos análisis se observó un patrón similar de solapamiento entre los morfogrupos, en el cual no se observó solapamiento de la elipse y polígono del morfogrupo 1 con ningún grupo. Por otro lado, no se evidenció un solapamiento considerable entre los polígonos de los otros grupos, pero sí se evidencia solapamiento al tener en cuenta las elipses. Específicamente, la elipse del morfogrupo 7 se solapó con las elipses de la mayoría de grupos y los otros morfogrupos se solaparon con sus grupos vecinos.

Figura 7

Análisis discriminante de todos los morfogrupos teniendo en cuenta 18 de los caracteres morfológicos y morfométricos analizados.



El eje 1 permitió diferenciar el morfogrupo 1 (Figura 7), que se caracterizó por poseer un botón umbilical de gran tamaño ($lgbos/d = 0.2 - 0.4$; $maxbos = 119 - 242 \mu m$) y laminación secundaria elevada y engrosada en las folias (*thckfol*). El morfogrupo 2 también se diferenció por este eje presentando botón umbilical o tubérculos, pero de menor tamaño ($lgbos/d = 0.05 - 0.2$; $maxbos = 15 - 63 \mu m$) en comparación con el morfogrupo 1. Por otro lado, los individuos de los otros morfogrupos se encuentran más cercanos y presentaron solapamiento. En general estos grupos no poseen botón umbilical/tubérculo o tienen valores bajos para las variables relacionadas con su tamaño ($lgbos/d = 0 - 0.08$; $maxbos = 0 - 37 \mu m$).

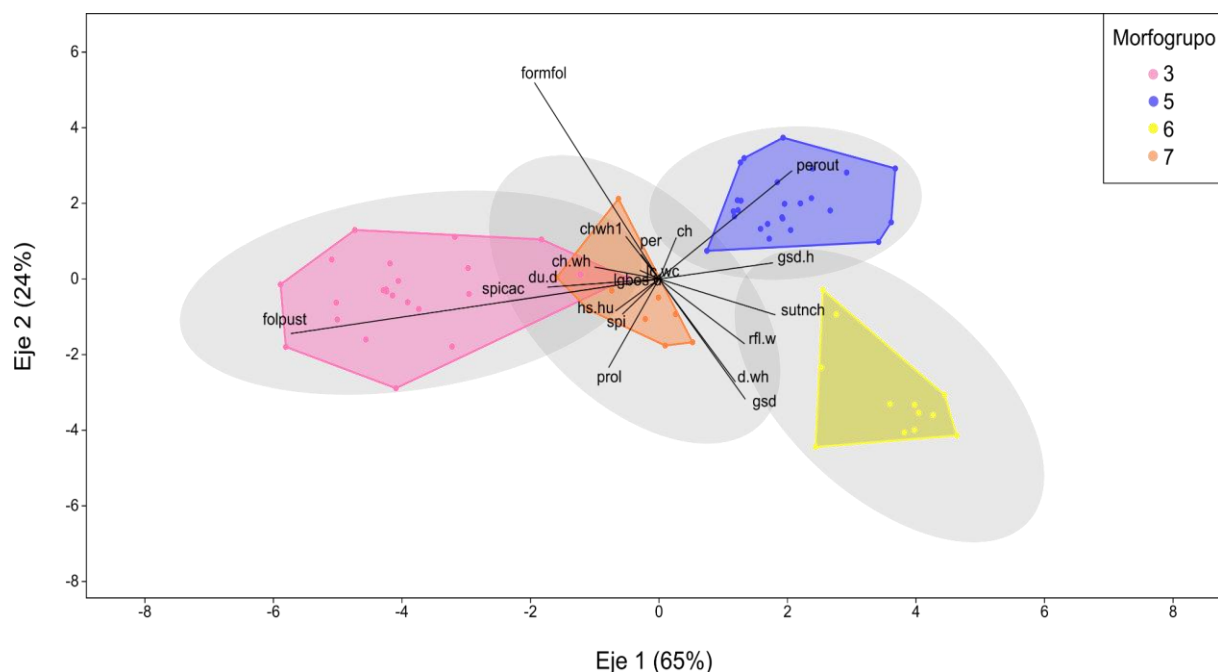
Entre ellos, el morfogrupo 3 se distinguió por la presencia de pústulas en las folias (*folpust*); el morfogrupo 4 presentó diámetros mayores ($gsd = 381 - 526 \mu m$; $d/wh = 174 - 248 \mu m/vuelta$) en relación con los morfogrupos 3, 5, 6 y 7 ($gsd = 178 - 477 \mu m$; $d/wh = 64 - 175 \mu m/vuelta$), así

como una periferia más lisa (perout = 0,7 - 1); el morfogrupo 6 se caracterizó por el desarrollo de una muesca sutural moderada a fuerte; y los morfogrupos 5 y 7 no se encontraron asociados a alguna variable en específico que los diferenciara de los otros grupos.

Por otro lado, en el análisis que incluyó todos los caracteres (Apéndice E), los morfogrupos se encontraron asociados a los mismos caracteres que en el análisis reducido. Sin embargo, el morfogrupo 1 también estuvo asociado con el desarrollo de laminación secundaria elevada y engrosada en las suturas de la última vuelta (thckrad) y el morfogrupo 4 con la curvatura de la sutura n-1:n-2 (radsutcv), lo cual indica que este suele ser curva en este grupo.

Figura 8

Análisis discriminante de los morfogrupos 3, 5, 6 y 7 teniendo en cuenta 19 de los caracteres morfológicos y morfométricos analizados.



Nota. Para la elección de los caracteres se tuvieron en cuenta caracteres reportados como distintivos en Hayward *et al.* (2021) y con mayor contribución para los primeros 3 componentes del ACP (Apéndice D).

En vista del solapamiento entre las elipses de los morfogrupos, se decidió repetir los análisis (con todos los caracteres y con las variables reducidas) excluyendo los morfogrupos 1, 2 y 4, debido a que se habían identificado como grupos independientes según el ACP (Figura 5). En el análisis discriminante con las variables reducidas (Figura 8), los dos primeros ejes explicaron el 89% de la varianza y los caracteres folpust, prol, d/wh y la forma de las folias (formfol) tuvieron mayor contribución en estos ejes (Apéndice H). En este análisis los polígonos de los morfogrupos 5 y 6 se encontraron totalmente separados y el solapamiento entre los morfogrupos 3 y 7 se mantuvo. También se evidenció solapamiento en las elipses de los morfogrupos, pero este disminuyó con respecto al análisis anterior.

En este análisis el morfogrupo 3 se caracterizó además por el desarrollo de laminación secundaria sobre el área espiral central (spicac). El morfogrupo 5 se diferenció por tener una periferia mayormente lisa (perout = 0.6 - 1). El morfogrupo 6 presentó surcos suturales extensos (rfl/w = 0,7 - 1), folias romas en las últimas cámaras (formfol) y diámetros mayores (morfogrupo 6 gsd = 279 - 477 μm ; morfogrupos 3, 5 y 7 gsd = 178 - 391 μm ; morfogrupo 6 d/wh = 115 - 175 $\mu\text{m/vuelta}$; morfogrupos 3, 5 y 7 gsd = 64 - 147 $\mu\text{m/vuelta}$). El morfogrupo 7 no se encontró asociado a algún carácter en particular.

Por otro lado, en el análisis con todas las variables (Apéndice F), los caracteres folpust y d/wh también tuvieron una contribución alta en los dos primeros ejes, pero los otros caracteres (prol, formfol) no fueron relevantes en este análisis. En contraste con el análisis reducido, en este análisis el solapamiento entre los morfogrupos 3 y 7 disminuye y el morfogrupo 5 también se encontró asociado a la variable forma del lado umbilical, la cual tiende a ser plana.

4.4 Descripción e identificación taxonómica de las especies del género *Ammonia* presentes en Colombia

Los análisis morfológicos y morfométricos evidenciaron coincidencias y diferencias con respecto a las denominaciones taxonómicas que habían sido asignadas previamente a las especies estudiadas en este trabajo. Tras la revisión de los reportes de cinco especies del género *Ammonia*, se encontraron nueve morfogrupos, de los cuales siete se asociaron con especies del género *Ammonia* y dos a otros géneros. A continuación, se presenta la descripción taxonómica de las especies y morfogrupos identificados y en el apéndice I se proporcionan los rangos y categorías de los caracteres examinados para cada morfogrupo.

Phylum FORAMINIFERA d'Orbigny 1826

Class GLOBOTHALAMEA Pawlowski *et al.* 2013

Order ROTALIIDA Lankester, 1885

Superfamily ROTALIOIDEA Ehrenberg 1839

Family AMMONIIDAE Saidova 1981

Genus *Ammonia* Brünnich 1771

***Ammonia convexa* (Morfogruppo 1)**

Figura 9. A - H

Especie tipo: *Streblus convexa* Collins 1958

Rango temporal: Modernos

Distribución geográfica y ecológica en Colombia: ambientes marinos entre 5 y 8 m de profundidad en el Archipiélago de Islas del Rosario.

Descripción: conchilla mediana a grande (gsd = 483 - 691 μm) con forma biconvexa o planoconvexa (gsd/h = 1.5 - 1.8). El lado espiral es altamente convexo y el umbilical es convexo o plano. El perfil periférico es agudo u obtusamente redondeado y la periferia es principalmente lisa (perout = 0.6 - 0.9), aunque en las últimas cámaras suele ser ligeramente lobulada. Presenta entre 2.4 a 2.8 vueltas, las cuales tienen un diámetro mediano a grande (d/wh = 168 - 237 μm /vuelta), y 10 a 12.5 cámaras en la última vuelta. En la vista espiral, las cámaras tienen forma trapezoidal y las suturas son rectas a ligeramente curvas. En el área espiral central, las suturas presentan laminación secundaria elevada y engrosada. En la última vuelta se suele presentar una combinación de suturas elevadas con laminación secundaria, a ras con la superficie y ligeramente deprimidas en las últimas tres cámaras. En la vista umbilical, las cámaras son triangulares y las suturas son rectas. Hacia la periferia de la conchilla, las suturas suelen estar a ras con la superficie

o deprimidas y a medida que se acercan al ombligo presentan un surco sutural de longitud variable ($rfl/w = 29 - 89 \%$). No presenta una muesca sutural o esta es débil. Las folias son alargadas y presentan laminación secundaria engrosada. En la región central del ombligo hay un botón umbilical, el cual se caracteriza por ser de gran tamaño ($lgbos/d = 0.2 - 0.4$; $maxbos = 119 - 242 \mu m$) y tiene forma esférica o irregular. En ambas vistas poseen pequeños poros (diámetro $0.9 - 1.1 \mu m$) ampliamente distribuidos en las cámaras, con una densidad de 8 a 11 poros/ $100 \mu m^2$.

Comentarios: los individuos del morfogrupo 1 fueron previamente identificados como *A. beccarii*. Sin embargo, algunos de sus rasgos difieren con lo que se ha planteado en las descripciones de esta especie (Vaiani *et al.*, 2019; Hayward *et al.*, 2021; Schonfeld *et al.*, 2021). Particularmente, en *A. beccarii* el tamaño de la conchilla es mayor ($gsd = 1000 - 1700 \mu m$), hay más vueltas ($wh = 2.5 - 4$) y cámaras en la última vuelta ($chwhlast = 12 - 16$), un perfil más compacto ($gsd/h \sim 3.5$), una periferia quillada y surcos o fisuras en las suturas radiales y espirales del lado espiral (Vaiani *et al.*, 2019; Hayward *et al.*, 2021; Schonfeld *et al.*, 2021).

No obstante, se ha reportado que algunos de los caracteres previamente mencionados podrían variar en juveniles (e.g. conchillas con forma biconvexa poco comprimidas $gsd/h \sim 2$) y también hay diferentes planteamientos sobre sus dimensiones. Por ejemplo, Hayward *et al.* (2021) plantean que tiene de 12 a 16 cámaras en la última vuelta, pero Vaiani *et al.* (2019) indican que es poco común que los individuos presenten más de 13 cámaras. Sin embargo, en las descripciones hay un consenso en que las conchillas de esta especie están muy ornamentadas, presentando *beads* y *feathered grooves* en las suturas de ambas vistas (Apéndice K; Vaiani *et al.*, 2019; Hayward *et al.*, 2021; Schonfeld *et al.*, 2021) y se ha sugerido que esta ornamentación se presenta incluso en juveniles (Schonfeld *et al.*, 2021).

Este morfogrupo es similar a las especies *A. convexa* y *A. abramovichae* en varios de los caracteres analizados, como en el diámetro de la conchilla ($gsd = 500 - 700 \mu m$), el número de vueltas ($2.5 - 3$) y de cámaras en la última vuelta ($chwhlast = 9.5 - 13$), la forma biconvexa o planoconvexa, el perfil periférico agudo u obtusamente redondeado sin quilla, la periferia principalmente lisa y ligeramente lobulada en las últimas cámaras. También, en la presencia de laminación secundaria elevada y engrosada sobre las folias, la ausencia o el desarrollo débil de una muesca sutural, la presencia de un único botón umbilical y las suturas limbadas y con desarrollo de laminación secundaria elevada y engrosada.

Hayward *et al.* (2021) han señalado que estas dos especies son muy similares, pero que se diferencian por el tamaño del botón umbilical, el cual es más grande en *A. convexa* ($lgbos/d = 0.3 - 0.4$) y un poco más pequeño en *A. abramovichae* ($lgbos/d = 0.15 - 0.3$). Así como por la elevación de las suturas en la vista espiral, las cuales están más elevadas en *A. convexa* y la porosidad, puesto que *A. convexa* presenta poros más grandes (diámetro de los poros = $1 - 2.3 \mu m$ cf. *A. abramovichae* = $0.8 - 2 \mu m$).

En los individuos del morfogrupo 1, el botón umbilical y los poros presentaron tamaños ($lgbos/d = 0.2 - 0.4$; diámetro poros = $0.9 - 1.1$) que se encuentran en los rangos de ambas especies. Sin embargo, en las fotografías SEM se evidencia que las suturas del lado espiral están muy elevadas como en *A. convexa*. Teniendo en cuenta lo anterior, se plantea que el morfogrupo 1 corresponde a la especie *A. convexa*.

***Ammonia parkinsoniana* (Morfogruppo 2)**

Figura 9. I - K; Figura 10. A - E

Especie tipo: *Rosalina parkinsoniana* d'Orbigny 1839**Rango temporal:** Mioceno tardío - Presente.**Distribución geográfica y ecológica en Colombia:** ambientes de manglar en la Isla de San Andrés y sedimentos del Mioceno tardío-Plioceno de la Formación Tubará.

Descripción: conchilla de tamaño pequeño a mediano ($gsd = 186 - 402 \mu m$) con forma biconvexa a cóncavoconvexa ($gsd/h = 1.9 - 2.6$). El lado espiral generalmente es convexo y el lado umbilical es convexo, plano o cóncavo. El perfil de la periferia suele ser obtusamente redondeado y la periferia es mayormente lisa en algunos ejemplares y en otros lobulada ($perout = 0 - 1$). Presenta entre 1.8 a 3.1 vueltas, con un diámetro pequeño a mediano para cada una de ellas ($d/wh = 87 - 172 \mu m/vuelta$) y de 7 a 11 cámaras en la última vuelta. En la vista espiral, las cámaras tienen forma trapezoidal y las suturas son rectas a ligeramente curvas. La mayoría de las suturas están a ras con la superficie, pero en las últimas cámaras pueden estar ligeramente deprimidas. En la vista umbilical, las cámaras son triangulares y las suturas son rectas. Hacia la periferia de la conchilla las suturas suelen estar a ras con la superficie y hacia el ombligo presentan un surco sutural de longitud variable ($rfl/w = 23 - 83\%$), que en ocasiones puede presentar pústulas alrededor. No presentan una muesca sutural o se desarrolla débil a moderadamente. Algunas folias presentan laminación secundaria elevada y engrosada. En la región del ombligo, existe un único botón umbilical o de 2 a 3 tubérculos, los cuales tienen un tamaño pequeño a mediano ($lgbos/d = 0.05 - 0.2$; $maxbos = 15 - 63 \mu m$) y una forma irregular o redondeada. Ambas vistas presentan pequeños poros ampliamente distribuidos en las cámaras. Sin embargo, en varios especímenes no fue posible examinar la porosidad debido a su estado de preservación.

Comentarios: la mayoría de individuos del morfogrupo 2 se encuentran identificados como *A. parkinsoniana* y algunos de los caracteres coinciden con los reportados para esta especie. Por ejemplo, *A. parkinsoniana* presenta una conchilla comprimida ($gsd/h = 2 - 2.5$), una forma cóncavoconvexa, planoconvexa o biconvexa, cámaras y suturas sin ornamentación en la vista espiral, presencia de laminación secundaria en las folias y botón umbilical (Hayward *et al.*, 2021).

Sin embargo, algunas dimensiones son menores en comparación con las reportadas por Hayward *et al.* (e.g. $gsd = 450 - 700 \mu m$; 2021) o son similares a las de ejemplares pequeños o juveniles (e.g. juveniles $lgbos/d = 0.12 - 0.16$; adultos $lgbos/d = 0.2 - 0.3$ y $maxbos = 60 - 160 \mu m$). Schonfeld *et al.* (2021) han reportado especímenes con valores menores en estos caracteres (e.g. $gsd = 115 - 342 \mu m$; $maxbos = 5 - 57 \mu m$) y señalan que posiblemente las diferencias se deben a la metodología empleada. Esto, teniendo en cuenta que en Hayward *et al.* (2021) las mediciones se proponen con base a un número determinado de individuos de la tanatocenosis y por el contrario, Schonfeld *et al.* (2021) analizan la fauna total (organismos vivos y muertos). Por otro lado, se ha planteado que esta especie posee un único botón umbilical (Hayward *et al.*, 2021) y algunos de los individuos analizados presentaron de 2 a 3 tubérculos. Sin embargo, Schonfeld *et al.* (2021) señalan que en especímenes juveniles el botón umbilical puede estar ausente o es reemplazado por unas cuantas protuberancias.

De acuerdo con lo anterior, se afirma que el morfogrupo 2 corresponde a la especie *A. parkinsoniana*. Es posible que algunos de los ejemplares analizados correspondan a juveniles de esta especie, pero es necesario evaluar la posibilidad de ampliar el rango de los caracteres propuestos en la literatura (e.g. gsd , $lgbos/d$). Adicionalmente, algunos de los ejemplares presentan caracteres propios de formas microséricas (Schonfeld *et al.*, 2021), puesto que presentaron un

prolóculo de menor tamaño ($\text{prol} < 22 \mu\text{m}$) y un mayor número de cámaras (> 21) en comparación con el resto del grupo.

***Ammonia* cf. *haigi* (Morfogrupo 3)**

Figura 10. F - K; Figura 11. A - B

Especie tipo: *Ammonia haigi* Hayward & Holzmann 2021

Rango temporal: Actuales

Distribución geográfica y ecológica en Colombia: zonas de manglar en el sistema lagunar de Cispatá y el golfo de Urabá.

Descripción: conchilla pequeña a mediana ($\text{gsd} = 217 - 329 \mu\text{m}$) con forma cóncavoconvexa a planoconvexa ($\text{gsd/h} = 1.6 - 2.3$). El lado espiral suele ser convexo o ligeramente convexo y el lado umbilical cóncavo o plano. El perfil periférico es obtusamente redondeado y la periferia suele ser mayormente lobulada ($\text{perout} < 0.50$), aunque algunos ejemplares presentaron una periferia más lisa (e.g. $\text{perout} = 0.78$). Presenta entre 2.1 y 3 vueltas, un diámetro pequeño a mediano para cada vuelta ($\text{d/wh} = 79 - 123 \mu\text{m/vuelta}$) y de 6 a 9 cámaras en la última vuelta. En la vista espiral, las cámaras son trapezoidales y las suturas son rectas a ligeramente curvas. Sobre el área espiral central, las suturas están a ras con la superficie y en algunos especímenes presentan laminación secundaria plana o ligeramente elevada. En la última vuelta, las suturas están a ras con la superficie y en las últimas cámaras están deprimidas. En la vista umbilical, las cámaras son triangulares y las suturas rectas. Hacia la periferia, las suturas están a ras con la superficie o deprimidas y hacia el ombligo presentan un surco sutural de longitud variable ($\text{rfl/w} = 24 - 81\%$). No presentan una muesca sutural o su desarrollo es débil. Las folias están cubiertas por pequeñas pústulas en la mayoría de individuos. En ocasiones, en la región

central del ombligo se observa un pequeño botón o tubérculo ($lgbos/d = 0 - 0.08$; $maxbos = 0 - 22 \mu m$). En ambas vistas, hay pequeños poros (diámetro = $1.1 - 1.8 \mu m$) ampliamente distribuidos en las cámaras, con una densidad de $4 - 8$ poros/ $100 \mu m^2$.

Comentarios: el morfogrupo 3 agrupa especies previamente designadas como *A. beccarii*, *A. differens* y *Eponides* cf. *parantillarum* procedentes de la colección de la UNAL. Los ejemplares fueron seleccionados a partir de muestras en las que se había realizado previamente el proceso de *picking* y las bases de datos sobre este material no permitieron reconocer a los ejemplares reportados. En vista de ello, se optó por seleccionar los individuos para la revisión teniendo en cuenta las fotografías SEM de los trabajos a los cuales pertenecían estas muestras (Bernal *et al.*, 2008; Gómez & Bernal, 2013). Del estudio realizado por Gómez y Bernal (2013) se seleccionaron individuos de dos especies distintas, *A. beccarii* y *A. differens*, teniendo en cuenta el desarrollo de laminación secundaria en las suturas de la vista espiral. En particular, las fotografías publicadas de *A. differens* muestran un desarrollo de este carácter y en las fotografías de *A. beccarii* no se observa. Es posible que algunos ejemplares no reflejen de manera exacta lo que las autoras reportaron bajo los nombres *A. beccarii*, *A. differens* y *E. parantillarum*, debido a la manera en cómo se seleccionaron los individuos de este morfogrupo.

Teniendo en cuenta lo anterior, los individuos identificados como *A. beccarii* presentan diferencias en varios de los caracteres planteados para la especie (gsd , $chwhlast$, per , $maxbos$, $lgbos/d$ y diámetro de los poros) (Hayward *et al.*, 2021). Además, en ellos no se evidencian *feathered grooves* y *beads*, ornamentaciones características de esta especie (Hayward *et al.*, 2021). Por otro lado, los individuos estudiados difieren de la especie *A. differens* en que esta última posee una muesca sutural fuertemente desarrollada, una conchilla comprimida ($gsd/h \sim 2.8$), no presenta botón umbilical o tubérculos y tampoco ornamentación en ninguna de sus vistas (Hayward *et al.*,

2021). Por lo tanto, esta especie no presenta pústulas en las folias o laminación secundaria sobre el área espiral central.

En cuanto a los individuos identificados bajo el nombre *Eponides* cf. *parantillarum*, se observan diferencias con la descripción planteada por Galloway & Hemingway (1941). Estos autores señalan que la conchilla de este taxón es biconvexa, las suturas en la vista espiral son muy oblicuas, el perfil periférico es agudamente redondeado y presenta una quilla. Sin embargo estas características no se observaron en los individuos estudiados y en la descripción no se menciona la presencia de pústulas, lo cual fue característico en la mayoría de individuos.

Este morfogrupo se asemeja a varias especies que hacen parte del morfogrupo *tepida* planteado en Hayward *et al.* (e.g. *A. aberdoveyensis*, *A. confertitesta*, *A. veneta*, *A. kitazatoi* y *A. haigi*; 2021). No obstante, el morfogrupo es más similar a las especies *A. veneta* y *A. haigi*. La mayoría de los caracteres (chwhlast, gsd/h, spi, umb, per, perout, du/d, maxbos, lgbos/d, folpust, spicac) de este morfogrupo coinciden con los planteados para la especie *A. veneta* en Hayward *et al.* (2021). Sin embargo, esta especie presenta folias imperforadas (sin presencia de poros), lo cual difiere con lo observado en los especímenes de este grupo.

Por el contrario, la especie *A. haigi* si presenta folias perforadas como en este morfogrupo. También se observan similitudes con esta especie en el diámetro de la conchilla (gsd = 0.25 - 0.4 μ m) y ombligo (du/d = 0.1 - 0.2 cf. du/d morfogrupo 3 = 0.07 - 0.3), el número de cámaras en la última vuelta (chwhlast = 7 - 9) y el tamaño del botón umbilical o tubérculo (lgbos/d = 0 - 0.015; maxbos = 0 - 60 μ m; Hayward *et al.*, 2021). Además, esta especie también presenta un perfil periférico obtusamente redondeado, un lado espiral convexo, la periferia mayormente lobulada y desarrollo de pústulas en las folias y de laminación secundaria en las suturas de la vista espiral. No

obstante, algunos caracteres como el desarrollo débil a moderado de la muesca sutural y una forma biconvexa no se evidenciaron en el morfogrupo (Hayward *et al.*, 2021).

La especie *A. veneta* presenta registros de ejemplares secuenciados en varios países y Hayward *et al.* (2021) han planteado que podría ser la única especie del género *Ammonia* que es cosmopolita. En contraste, los autores indican que *A. haigi* solamente se ha reportado en Australia. A pesar de lo anterior, en el presente trabajo se plantea que el morfogrupo 3 corresponde a la especie *Ammonia* cf. *haigi*, teniendo en cuenta la presencia de poros en las folias. Sin embargo, es posible que se requieran análisis genéticos para asignarle un nombre científico con certeza.

***Ammonia advena* (Morfogrupo 5)**

Figura 12. A - H

Especie tipo: *Discorbis advena* Cushman 1922

Rango temporal: Modernos

Distribución geográfica y ecológica en Colombia: ambientes de manglar en la Isla de San Andrés y en el Archipiélago de Islas del Rosario.

Descripción: conchilla pequeña a mediana (gsd = 197 - 378 μ m) con forma planoconvexa, cóncavoconvexa o plana en ambos lados (gsd/h = 1.7 - 2.9). El lado espiral es convexo o plano y el umbilical es cóncavo o plano. El perfil periférico es obtusamente redondeado y la periferia de la conchilla es mayormente lisa (perout = 0.6 - 1), aunque un individuo presentó una periferia totalmente lobulada (195E). Presenta entre 1.9 a 3.3 vueltas, un diámetro pequeño a mediano para cada vuelta (d/wh = 82 - 121 μ m/vuelta) y entre 5 a 8 cámaras en la última vuelta. En la vista espiral, las cámaras tienen forma trapezoidal y las suturas son rectas a curvas. Estas últimas están a ras con la superficie y en ocasiones están ligeramente deprimidas en las últimas dos cámaras. En

la vista umbilical, las cámaras son triangulares y las suturas son rectas. Hacia la periferia, las suturas suelen estar a ras con la superficie y a medida que se acercan al ombligo presentan un surco sutural de longitud variable ($rfl/w = 26 - 75\%$). En la mayoría de ejemplares, hay una muesca sutural y su desarrollo es variable (débil, moderado y fuerte). Las folias suelen tener una forma puntiaguda y la de la última cámara suele ser roma. En ambas vistas, presentan poros muy pequeños (diámetro = $0.7 - 0.9 \mu m$) ampliamente distribuidos en las cámaras, con una densidad de 10 a 11 poros/ $100 \mu m^2$.

Comentarios: la mayoría de individuos que componen al morfogrupo 5 son ejemplares indeterminados (*Ammonia* sp) de Bahía Honda (Isla de San Andrés; STRATOS), pero también se agruparon cuatro ejemplares de *A. beccarii* y uno de *A. tepida* (Islas del Rosario; UNAL). El espécimen registrado como *A. tepida* (IN115T) es más similar a los reportes de *A. beccarii*, por lo que probablemente este individuo haya sido seleccionado e identificado erróneamente y no corresponda a lo que la autora Puerres (2016) reportó como *A. tepida*. Por otra parte, los ejemplares reportados como *A. beccarii* presentan diferencias en varios de los caracteres (e.g. gsd , gsd/h wh, $chwhlast$, per , $nobos$) según lo que se ha planteado en las descripciones de esta especie (Hayward *et al.*, 2021). Además, en ellos no se observan ornamentaciones como *beads* o *feathered grooves*, lo cual es característico de *A. beccarii* (Hayward *et al.*, 2021).

Este morfogrupo es similar a la especie *A. advena*. Particularmente, la fotografía del holotipo de *Streblus limnetes* (sinónimo de *A. advena*; Smithsonian National Museum of Natural History. s.f.) y la descripción planteada en Hayward *et al.* (2021) coinciden con lo que se observa para este grupo. La especie se asemeja a este morfogrupo en el tamaño de su conchilla ($gsd = 250 - 350 \mu m$), el número de vueltas ($2 - 3.5$) y de cámaras en la última vuelta ($5.5 - 8$), el diámetro del ombligo ($du/d = 0.1 - 0.25$), la forma de su conchilla (planoconvexa, plana en ambos lados), la

vista espiral sin ornamentación y el tamaño pequeño de los poros (diámetro = 0.8 - 2 μm ; Hayward *et al.*, 2021).

No obstante, algunos de los caracteres reportados en Hayward *et al.* (2021) coinciden sólo con los individuos previamente identificados como *A. beccarii*. Como es el caso del desarrollo de la muesca sutural, donde se observó que los individuos analizados generalmente presentan este carácter débil o moderadamente desarrollado y solo los reportes de *A. beccarii* presentan un desarrollo fuerte de la muesca sutural como se plantea para la especie. De manera similar ocurre con el desarrollo de pústulas en las folias o a lo largo de los surcos suturales (e.g. Figura 12. B), el cual se evidenció en un ejemplar reportado como *A. beccarii*. Por otro lado, se observa que todos los ejemplares tienden a tener una periferia lisa y en *A. advena* la periferia también puede ser lobulada (perout = 0.1 - 0.8). A pesar de ello, el morfogrupo 5 es más similar a la especie *A. advena* entre las especies planteadas en Hayward *et al.* (2021).

***Ammonia tepida* (Morfogrupo 7)**

Figura 13. G - L

Especie tipo: *Rotalia beccarii* var. *tepida* Cushman 1926

Rango temporal: Mioceno - Presente

Distribución geográfica y ecológica en Colombia: ambientes de manglar en la Isla de San Andrés y sedimentos del Mioceno tardío-Plioceno de la Formación Tubará.

Descripción: conchilla de tamaño pequeño a mediano (gsd = 178 - 391 μm) con forma cóncavoconvexa o planoconvexa (gsd/h = 1.7 - 2.3). El lado espiral suele ser ligeramente convexo a altamente convexo y el lado umbilical es cóncavo o plano. El perfil periférico es obtusamente redondeado y la periferia es mayormente lobulada (perout = 0 - 0.4). Presenta entre 2.1 a 3.3

vueltas, un diámetro pequeño a mediano para cada vuelta ($d/wh = 64 - 147$) y de 5 a 7 cámaras en la última vuelta. En la vista espiral, las cámaras tienen forma trapezoidal y las suturas son rectas o ligeramente curvas. En general las suturas están a ras con la superficie, pero tienden a estar deprimidas en las últimas 3 o 4 cámaras. En la vista umbilical, las cámaras tienen forma triangular y las suturas son rectas. Hacia la periferia las suturas están a ras con la superficie o deprimidas y hacia el ombligo presentan un surco sutural de longitud variable ($rfl/w = 26 - 58\%$). Hay desarrollo de débil a moderado de una muesca sutural. La forma de la folia en la última cámara suele ser roma y las folias de las cámaras anteriores suelen ser más puntiagudas. Algunos individuos de este morfogrupo presentan poros de tamaño pequeño, aunque en la mayoría no fue posible examinar la porosidad debido a su estado de preservación.

Comentarios: el morfogrupo 7 está compuesto por ejemplares indeterminados de Bahía Honda (Isla de San Andrés; STRATOS) y ejemplares identificados como *A. tepida*. Caracteres como el tamaño de la conchilla (cf. 250 - 350 μm), el número de vueltas (cf. 2.5 - 3), el diámetro del ombligo, la periferia mayormente lobulada, la forma del lado espiral y umbilical, la forma de las suturas en la vista espiral y la ausencia de botón umbilical son similares con los planteados para *A. tepida* (Hayward *et al.*, 2003). Para esta especie se ha señalado el desarrollo de pústulas alrededor de los surcos y en las folias y de laminación secundaria en las suturas de las primeras vueltas, así como de pequeños *beads* en el ombligo (Hayward *et al.*, 2003; 2021). Sin embargo, estos caracteres no se apreciaron en ninguno de los especímenes revisados.

De acuerdo con Hayward *et al.* (2021), los caracteres distintivos de la especie son la periferia lobulada, el número reducido de cámaras en la última vuelta, el desarrollo débil a fuerte de la muesca sutural, el tamaño pequeño de los poros y la presencia de *beads* en el ombligo. Aunque no se pudo revisar y/o medir la porosidad en todos los ejemplares del grupo, se observaron

poros muy pequeños en algunos de ellos. Además, algunos ejemplares (TC162T y TM166T) de la misma procedencia e identificados como *A. tepida* originalmente, se agruparon en el morfogrupo 2 correspondiente a *A. parkinsoniana*, por la presencia de una protuberancia en el ombligo que se reconoció como un botón o tubérculo umbilical. Sin embargo, existe la posibilidad de que en realidad corresponda a una *bead* y estos individuos hagan parte de este morfogrupo. Teniendo en cuenta lo anterior y que la mayoría de caracteres distintivos de la especie son similares a los observados en este morfogrupo se afirma que corresponde a la especie *A. tepida*.

***Ammonia* sp1 (Morfogrupo 8)**

Figura 14. A - H

Especie tipo: no posee

Rango temporal: Modernos

Distribución geográfica y ecológica en Colombia: ambientes de manglar en la Isla de San Andrés.

Descripción: conchilla pequeña ($gsd = 191 - 219 \mu m$) con forma cóncavoconvexa o planoconvexa ($gsd/h = 1.5 - 1.8$). El lado espiral es altamente convexo o convexo y el umbilical es cóncavo o plano. El perfil periférico es obtusamente redondeado y la periferia de la conchilla tiende a ser más lobulada ($perout = 0.09 - 0.64$). Posee entre 1.8 a 1.9 vueltas, un diámetro pequeño para cada vuelta ($d/wh = 82 - 91 \mu m/vuelta$) y entre 5.5 a 6 cámaras en la última vuelta. En la vista espiral, las cámaras tienen forma trapezoidal y las suturas son rectas a ligeramente curvas. Sobre el área espiral central, las suturas presentan laminación secundaria elevada y engrosada. En la última vuelta, las suturas están deprimidas o a ras con la superficie. En la vista umbilical, las cámaras son triangulares y las suturas son rectas. Hacia la periferia suelen estar a ras con la

superficie o deprimidas en las últimas cámaras y hacía el ombligo presentan un surco sutural que se extiende más allá de la mitad de la cámara adyacente ($rfl/w = 49 - 69 \%$). Poseen una muesca sutural débil. Las folias suelen ser pequeñas y cortas. En ambas vistas, presentan pequeños poros (diámetro = $0.9 - 1.3 \mu m$) ampliamente distribuidos en las cámaras, con una densidad de 5 a 7 poros/ $100\mu m^2$.

Comentarios: el morfogrupo 8 está compuesto únicamente por tres individuos indeterminados de Bahía Honda (San Andrés; STRATOS). En el material de esta colección se observaron más individuos del morfogrupo. Sin embargo, no fue posible analizar un mayor número de ejemplares debido a que muchos no presentaban la última cámara o parte de la conchilla estaba rota y por lo tanto no era posible evaluar los caracteres en ellos. Aunque el número reducido de individuos no permitió incluir este grupo en todos los análisis estadísticos, en el análisis clúster los individuos conforman un grupo independiente (Figura 6). Además, en las imágenes se evidencia que son un morfotipo diferente de los otros encontrados en esta misma colección (cf. morfogrupo 2, 5 y 7).

Al analizar las imágenes proporcionadas en Hayward *et al.* (2021), las especies más afines con este morfogrupo son *A. buzasi* y *A. veneta*. Algunos de los caracteres coinciden parcial o totalmente con los planteados para estas especies (Hayward *et al.*, 2021), como la forma planoconvexa de la conchilla, el perfil periférico obtusamente redondeado, la periferia mayormente lobulada y el desarrollo de laminación secundaria elevada sobre las suturas del área espiral central.

Sin embargo, se observan varias diferencias con lo propuesto por Hayward *et al.* (2021). Por ejemplo, *A. veneta* presenta conchillas de mayor tamaño ($gsd = 300 - 400 \mu m$), un mayor número de vueltas ($wh = 2 - 2.5$) y de cámaras en la última vuelta ($chwhlast = 6.5 - 8$), una muesca

sutural fuerte y presencia de pequeños botones o tubérculos y pústulas en la región del ombligo. Por otro lado, *A. buzasi* posee más vueltas ($wh = 2-3$) y cámaras en la última vuelta ($chwhlast \sim 7$), presenta *beads* o pequeños tubérculos en el ombligo, poros más pequeños (diámetro = $0.3 - 0.9 \mu m$), una densidad de poros mucho más alta ($25 - 30$ poros/ $100 \mu m^2$) (Hayward *et al.*, 2021).

Se plantea que el morfogrupo 8 se reconozca como *Ammonia* sp1. Esto, teniendo en cuenta que no fue posible relacionar este morfogrupo con alguna especie existente y que además el morfogrupo presenta un bajo número de ejemplares analizados, dimensiones relativamente pequeñas (e.g. < 2 vueltas) y la fotografía SEM de la vista umbilical no es clara.

***Ammonia* cf. *shchedrinae* (Morfogrupo 9)**

Figura 14. I - K; Figura 15. A - E

Especie tipo: *Ammonia shchedrinae* Hayward & Holzmann, 2021

Rango temporal: Modernos

Distribución geográfica y ecológica en Colombia: ambientes marinos entre 5 y 8 m de profundidad en el Archipiélago de Islas del Rosario.

Descripción: conchilla de tamaño mediano ($gsd = 360 - 390 \mu m$) con forma cóncavoconvexa o planoconvexa ($gsd/h \sim 2.4$). El lado espiral es ligeramente convexo o convexo y el umbilical es cóncavo o plano. El perfil periférico es obtusamente redondeado y la periferia de la conchilla es mayormente lobulada ($perout = 0.08$). Los individuos analizados tienen 2.3 vueltas ($d/wh = 140 - 158 \mu m/vuelta$) y 6.5 cámaras en la última vuelta. En la vista espiral, las cámaras tienen forma trapezoidal y las suturas son rectas a ligeramente curvas. La mayoría de suturas están a ras en la superficie y las de las últimas cámaras están deprimidas. En la vista umbilical, las cámaras son triangulares y las suturas son rectas. Hacia la periferia, las suturas están a ras con la

superficie o deprimidas y hacia el ombligo presentan un surco sutural que se extiende casi hasta la mitad de la cámara adyacente ($rfl/w = 42\%$). Poseen un desarrollo moderado de la muesca sutural. Las folias suelen ser cortas y con forma roma. Presentan un pequeño botón o tubérculo umbilical ($lgbos/d = 0.06 - 0.08$; $maxbos = 25 - 27 \mu m$). Ambas vistas tienen poros muy pequeños (diámetro $= 0.8 - 1 \mu m$) ampliamente distribuidos en las cámaras, con una densidad de 9 poros/ $100 \mu m^2$.

Comentarios: los dos ejemplares del morfogrupo 9 se seleccionaron con base a la similitud que tenían con especímenes identificados como *A. tepida* por Puerres (2016). Sin embargo, las conchillas de estos últimos especímenes eran más pequeñas y no poseían botón umbilical o tubérculo, como se observó en este morfogrupo. Por lo tanto, es posible que los ejemplares de este morfogrupo no correspondan a lo reportado como *A. tepida*.

Estos individuos pertenecen a la colección de la UNAL y no fueron abundantes en las muestras revisadas, razón por la cual no se logró analizar un mayor número de ejemplares. En los análisis estadísticos, ambos ejemplares (IS74T y IS75T) se encontraron asociados a diferentes grupos. Por ejemplo, en el ACP (Figura 5) se asociaron al grupo 3 y en el análisis clúster (Figura 6) se agruparon dentro del morfogrupo 2 (*A. parkinsoniana*). A pesar de ello, su morfología se distingue de la de otros morfogrupos y se diferencian del morfogrupo 2 en que tienen una periferia más lobulada, cámaras infladas y un menor número de cámaras en la última vuelta.

Este morfogrupo se asemeja a la especie *A. shchedrinae* (Hayward *et al.*, 2021). Esto, teniendo en cuenta que varios de los caracteres (wh , $chwchlast$, gsd/h , spi , umb , $perout$, $nobos$, pústulas en el ombligo) coinciden con lo planteado para esta especie en Hayward *et al.* (2021). Sin embargo, las conchillas de *A. shchedrinae* tienen un mayor diámetro ($gsd = 400 - 600 \mu m$), un perfil periférico agudamente redondeado, un desarrollo fuerte de la muesca sutural y folias en forma de gancho (Hayward *et al.*, 2021). Se plantea que el morfogrupo 9 corresponde a *Ammonia*

cf. *shchedrinae*, teniendo en cuenta que varios caracteres coinciden con los planteados para este taxón. Sin embargo, el número de individuos analizados fue muy bajo y para asignar un nombre científico formal a este morfogrupo sería necesario analizar más ejemplares.

Phylum FORAMINIFERA d'Orbigny 1826

Class GLOBOTHALAMEA Pawlowski *et al.* 2013

Order ROTALIIDA Lankester, 1885

Superfamily ROTALIOIDEA Ehrenberg 1839

Family AMMONIIDAE Saidova 1981

Genus *Acarotrochus* Kawagata 2005

***Acarotrochus lippsi* (Morfogrupo 6)**

Figura 12. I - K; Figura 13. A - F

Especie tipo: *Acarotrochus lippsi* Hayward & Holzmann, 2021

Rango temporal: Modernos

Distribución geográfica y ecológica en Colombia: ambientes de manglar en el Archipiélago de Islas del Rosario.

Descripción: conchilla mediana (gsd = 340 - 480 μm) con forma cóncavoconvexa o planoconvexa (gsd/h = 1.9 - 2.7). El lado espiral suele ser ligeramente convexo o convexo y el lado umbilical es cóncavo o plano. El perfil de la periferia suele ser obtusamente redondeado y la mayoría de individuos tienen una periferia principalmente lobulada (perout < 0.5), pero algunos ejemplares poseen una periferia más lisa (e.g. 0.7). Presentan entre 2.2 y 3.2 vueltas, un diámetro mediano para cada vuelta (d/wh = 115 -175 μm /vuelta) y de 6.5 a 8 cámaras en la última vuelta. En la vista espiral, las cámaras son trapezoidales. Sobre el área espiral central, las suturas son

rectas y están a ras con la superficie. En la última vuelta las suturas suelen ser ligeramente curvas y están deprimidas. En la vista umbilical, las cámaras son triangulares. Las suturas son rectas y presentan un surco sutural, el cual se extiende hasta la periferia de la conchilla o cerca de ella ($rfl/w = 70 - 96\%$) y puede presentar pústulas. Presenta una muesca sutural que se desarrolla moderada a fuertemente. Las folias se extienden cubriendo gran parte del ombligo y en las últimas cámaras se curvan hacia la parte de atrás de la cámara formando una especie de gancho. Lo anterior se observó en la mayoría de individuos, pero en algunos no es tan evidente (e.g. Figura 13. E-F). En las últimas cámaras la forma de las folias es roma y en las cámaras anteriores es puntiaguda. En ambas vistas presentan poros pequeños (diámetro = $1 - 1.2 \mu m$) ampliamente distribuidos en las cámaras, con una densidad de $5 - 6$ poros/ $100 \mu m^2$.

Comentarios: todos los individuos del morfogrupo 6 fueron identificados como *A. tepida* y algunos de los caracteres observados (wh, per, perout, spi, umb, rfl/w) concuerdan con lo que se ha planteado en la literatura para esta especie (Hayward *et al.*, 2003). No obstante, en su descripción se han propuesto dimensiones y caracteres que son diferentes a los observados en este morfogrupo. Por ejemplo las conchillas de la especie *A. tepida* tienden a ser más pequeñas ($gsd = 250 - 350 \mu m$), tienen poros más pequeños (diámetro = $0.4 - 1.3 \mu m$), una densidad de 20 a 30 poros/ $100 \mu m^2$ y presentan pequeñas *beads* en la región del ombligo y laminación secundaria en las suturas de las primeras vueltas (Hayward *et al.*, 2003; 2021). Además, este morfogrupo también se diferencia de *A. tepida* porque los individuos que lo componen presentan folias con una forma característica de gancho, carácter que no se plantea para *A. tepida* (Hayward *et al.*, 2003; 2021).

Los caracteres de este morfogrupo son más similares a los de la especie *Acarotrochus lippsi* descrita en Hayward *et al.* (2021). El tamaño de la conchilla de esta especie es bastante similar ($gsd = 400 - 450 \mu m$) y su forma coincide con lo reportado para este morfogrupo. También posee

una densidad de poros similar (5 - 8 poros/100 μm^2), un perfil obtusamente redondeado, una periferia lobulada y las suturas en la vista espiral están deprimidas en las últimas cámaras e incisas en la periferia. Además, algunos de los caracteres que únicamente se observaron en este morfogrupo como los surcos suturales que se extienden casi o hasta la periferia, la folias extendidas hacia ombligo y curvadas hacia atrás formando un gancho y el desarrollo fuerte de la muesca sutural, también se reportan en *A. lippsi* (Hayward *et al.*, 2021).

Sin embargo, se encontraron algunas diferencias con la descripción propuesta en Hayward *et al.* (2021). Los ejemplares analizados presentaron un menor número de cámaras en la última vuelta (cf. 8 - 9 cámaras), un rango más pequeño del diámetro de los poros (cf. 0.6 - 1.7 μm) y presencia de pequeñas pústulas a lo largo de los surcos suturales (Figura 12. J). A pesar de lo anterior, se observa que la mayoría de caracteres concuerdan con lo planteado para este taxón, por lo que se propone que el morfogrupo 6 corresponde a la especie *Acarotrochus lippsi*.

Phylum FORAMINIFERA d'Orbigny 1826

Class GLOBOTHALAMEA Pawlowski *et al.* 2013

Order ROTALIIDA Lankester, 1885

Superfamily Discorboidea Ehrenberg 1838

Family Discorbidae Ehrenberg 1838

Genus *Discorbis* Lamarck 1804

***Discorbis* sp1 (Morfogruppo 4)**

Figura 11. C - J

Especie tipo: no posee

Rango temporal: Modernos

Distribución geográfica y ecológica en Colombia: ambientes de manglar en el Archipiélago de Islas del Rosario.

Descripción: conchilla de tamaño mediano ($gsd = 380 - 520 \mu m$) con forma principalmente cóncavoconvexa o planocóncava ($gsd/h = 1.9 - 2.6$). El lado espiral es convexo o plano y el lado umbilical es cóncavo o plano. El perfil de la periferia es obtusamente redondeado y la periferia es principalmente lisa ($perout = 0.7 - 1$). Presenta entre 1.75 y 2.2 vueltas, las cuales se caracterizan por un diámetro mediano a grande ($d/wh = 174 - 248 \mu m/vuelta$) y en la última vuelta suelen presentar entre 6 y 7 cámaras. En la vista espiral, las cámaras tienen forma trapezoidal. Sobre el área espiral central las suturas están a ras con la superficie y no son discernibles. En la última vuelta las suturas son rectas a curvas, están a ras con la superficie y deprimidas en las últimas cámaras. En la vista umbilical, las cámaras tienen forma triangular y las suturas son rectas. Hacia la periferia suelen estar a ras con la superficie y hacia el ombligo presentan un surco sutural, el cual se extiende más o menos hasta la mitad de la cámara adyacente ($rfl/w = 43 - 62\%$). Presenta

una muesca sutural, la cual suele desarrollarse moderadamente a fuertemente en las últimas cámaras. La mayoría de folias suelen tener una forma puntiaguda y la folia de la última cámara suele tener una forma roma. En la vista espiral hay poros grandes (diámetro = 3.8 - 5.6 μm) ampliamente distribuidos en las cámaras, con una densidad de 1 - 2 poros/100 μm^2 . En la vista umbilical no se presentan poros.

Comentarios: todos los individuos de este morfogrupo se reportaron como *A. limnetes*. La descripción original de esta especie fue realizada por Todd & Bronnimann (1957). Algunos de los caracteres propuestos en ella (gsd, chwhlast, per y relieve de las suturas) coinciden con lo que se observa para este morfogrupo. Sin embargo, existe una gran diferencia en cuanto al tamaño de los poros, puesto que para *A. limnetes* se plantea que la conchilla está “finamente perforada” y el tamaño de los poros en este morfogrupo es grande. Todd & Bronnimann (1957) proporcionan una imagen de esta especie en su trabajo y al compararla con los individuos del morfogrupo, se observa que estos últimos se distinguen por un menor número de vueltas, una muesca sutural más marcada y cámaras un poco más anchas en la vista umbilical que se doblan por la muesca sutural.

Actualmente *A. limnetes* no es un nombre científico aceptado y se considera un sinónimo de *A. advena* (Hayward *et al.*, 2021). Sin embargo, *A. advena* se diferencia de este morfogrupo porque presenta conchillas más pequeñas (gsd = 250 - 350 μm), más vueltas (2 - 3.5), una forma planoconvexa a biconvexa, un perfil periférico agudamente redondeado, una periferia más lobulada, desarrollo de pústulas y poros más pequeños (diámetro = 0.8 - 2 μm ; Hayward *et al.*, 2021).

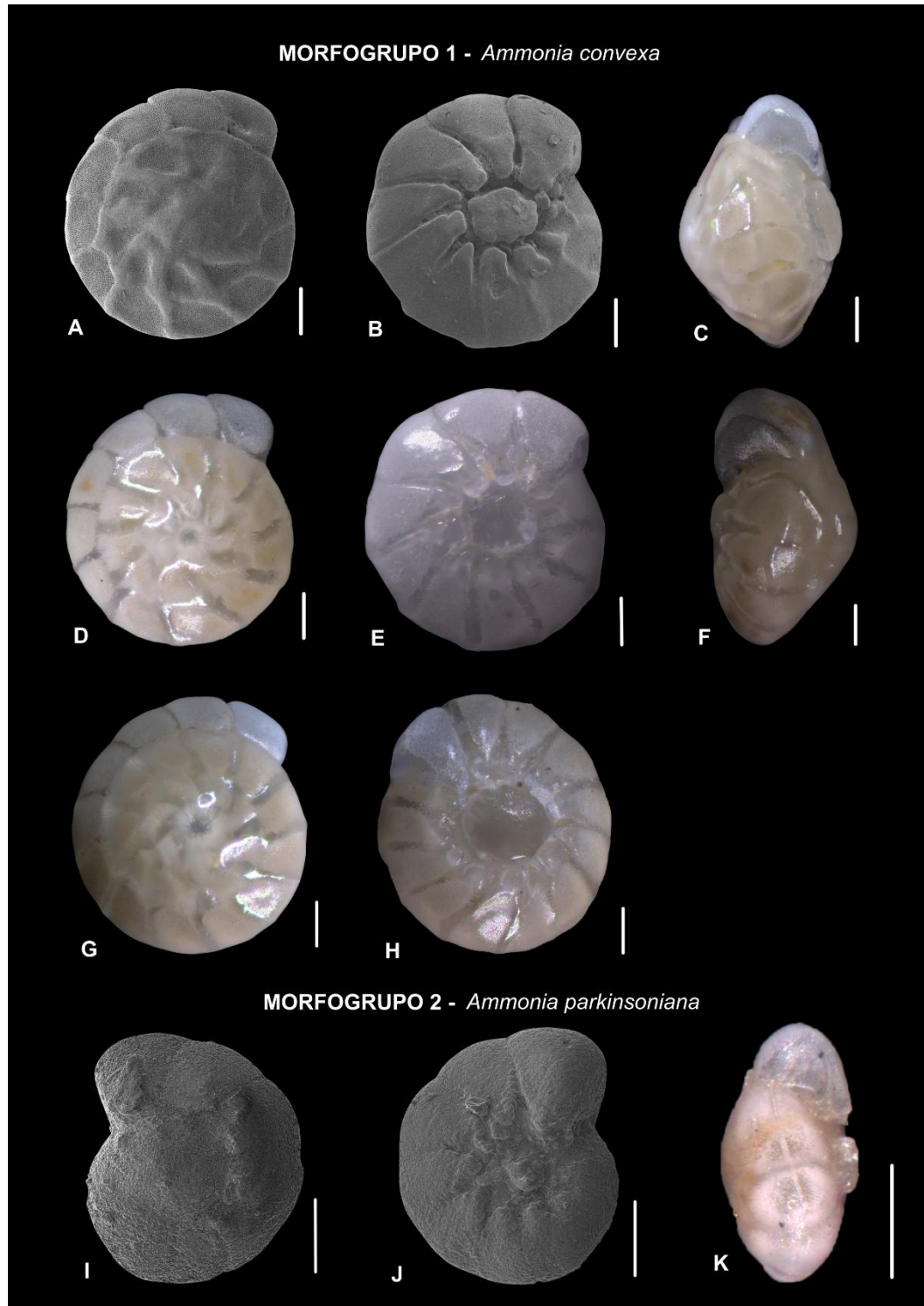
Este morfogrupo difiere de todas las especies del género *Ammonia* y géneros afines planteadas en Hayward *et al.* (2021), principalmente en su porosidad. Este carácter es más similar a lo que se ha descrito para los géneros *Rosalina* y *Discorbis*. En las descripciones de algunas

especies del género *Rosalina* se ha señalado que “la superficie espiral está gruesamente perforada y la superficie umbilical es lisa e imperforada o escasamente perforada” (Debenay, 2012). Sin embargo, en el género *Rosalina* las suturas están curvadas hacia atrás en la periferia y en la vista umbilical las cámaras se solapan fuertemente y la última cámara ocupa hasta $\frac{1}{3}$ de la última vuelta (Loeblich & Tappan, 1988), características que no se aprecian o solo se aprecian ligeramente en los especímenes revisados.

Por otro lado, se observa una gran similitud con la imagen y la descripción del ejemplar reportado como *Discorbis?* sp. A por Todd & Bronnimann (1957). Estos autores indican que la conchilla en la vista espiral está densamente perforada y en la umbilical es lisa (no presenta poros). También señalan que las regiones internas de las cámaras en la vista umbilical están curvadas, lo cual podría hacer referencia a la presencia de la muesca sutural. De acuerdo con lo anterior, se plantea que el morfogrupo 4 no corresponde al género *Ammonia* y se sugiere evaluar su afinidad con el género *Discorbis*.

Figura 9

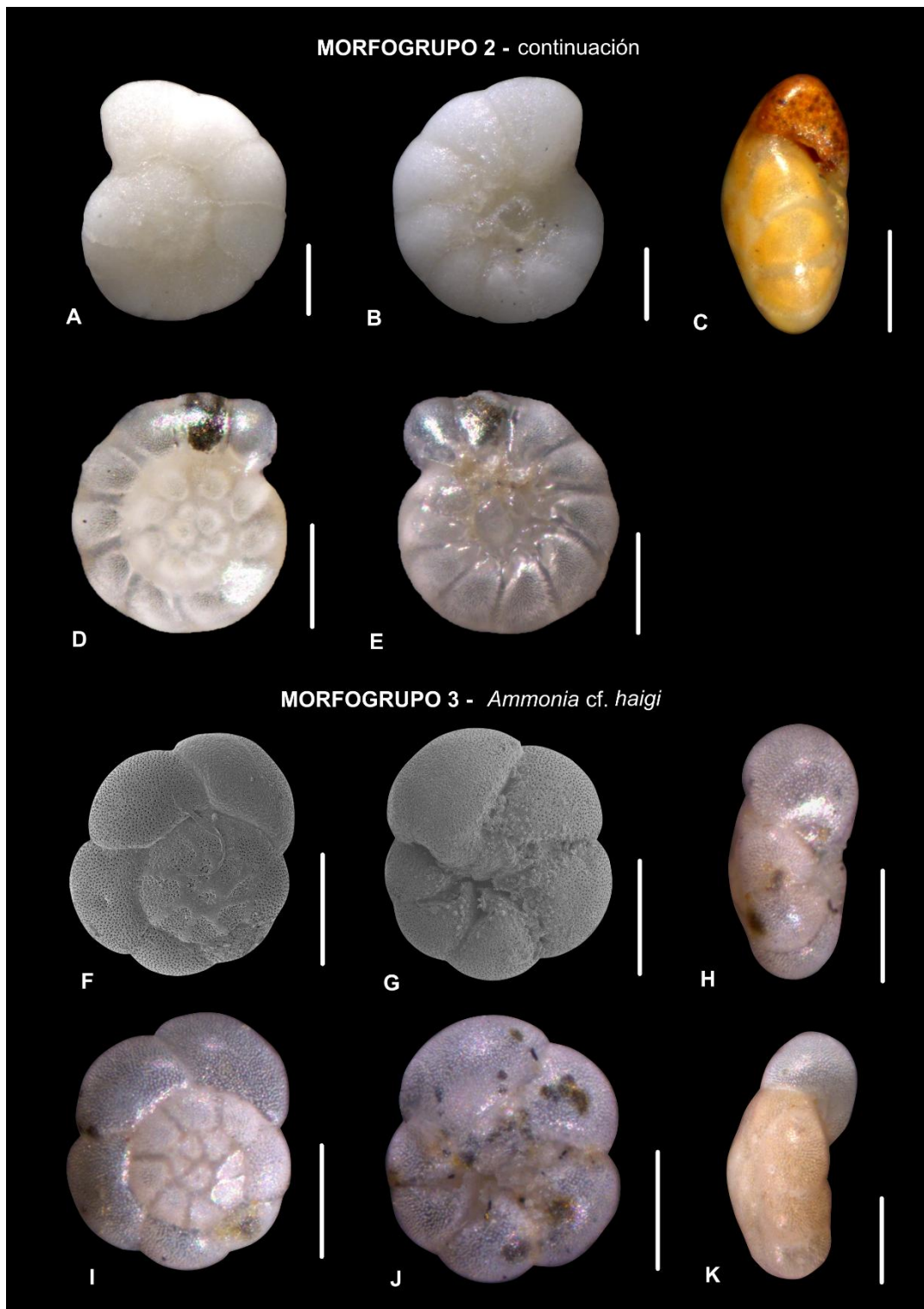
Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 1 y 2.



Nota. Morfogrupo 1, *Ammonia convexa*: (A) imagen SEM, vista espiral, IS73B; (B) imagen SEM, vista umbilical, IS71B; (C) imagen óptica, vista de perfil, IS102B; (D) imagen óptica, vista espiral, IS73B; (E) imagen óptica, vista umbilical, IS71B; (F) imagen óptica, vista de perfil, 97E; (G) imagen óptica, vista espiral, IS102B; (H) imagen óptica, vista umbilical, IS102B. Morfogrupo 2, *Ammonia parkinsoniana*: (I) imagen SEM, vista espiral, S1S3; (J) imagen SEM, vista umbilical, S1S3; (K) imagen óptica, vista de perfil, TM145P. Las barras de escala corresponden a 100 μm .

Figura 10

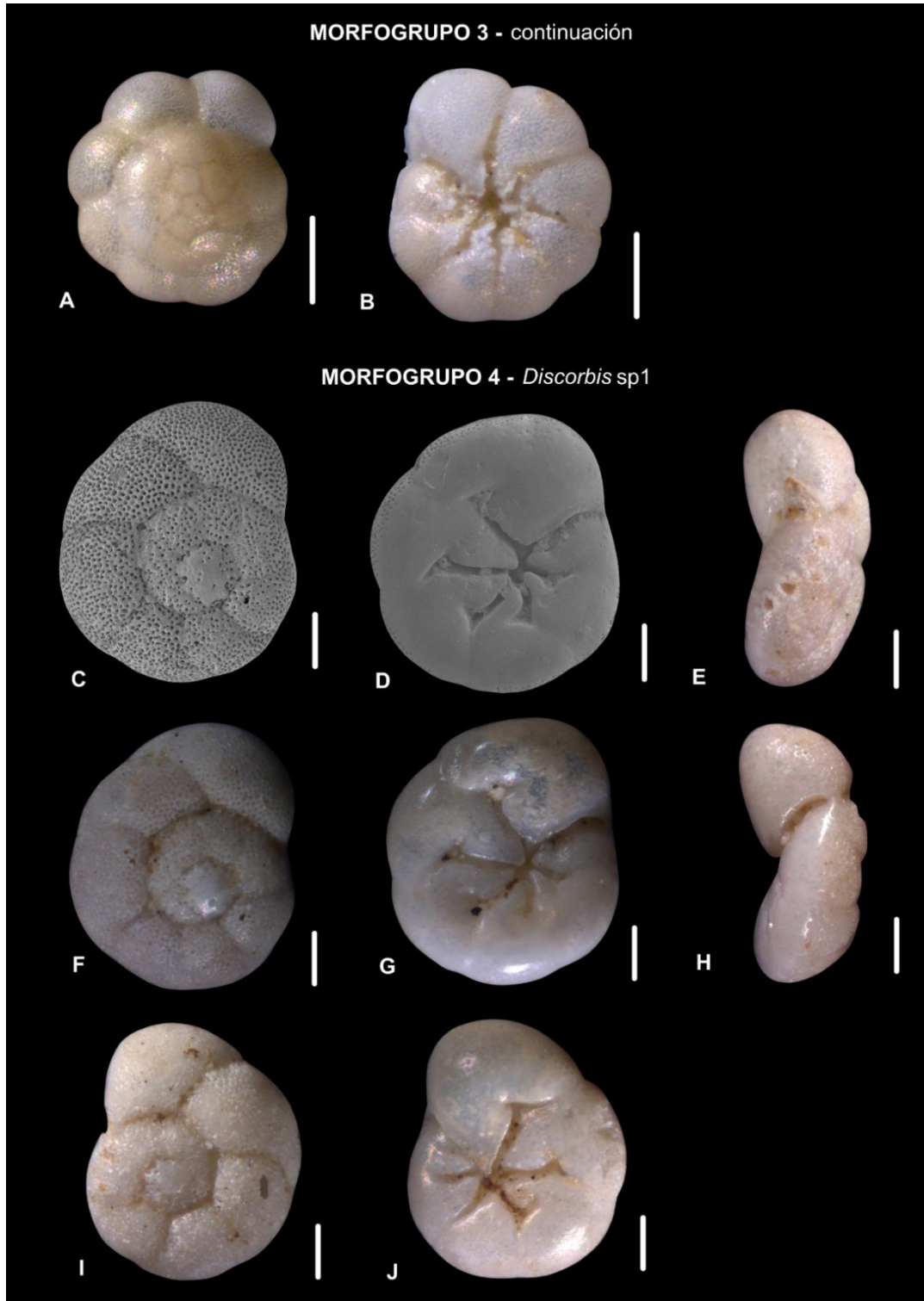
Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 2 y 3.



Nota. Morfogrupo 2, *Ammonia parkinsoniana*: (A) imagen óptica, vista espiral, S1S3; (B) imagen óptica, vista umbilical, S1S3; (C) imagen óptica, vista de perfil, TM178P; (D) imagen óptica, vista espiral, TM144P; (E) imagen óptica, vista umbilical, TM144P. Morfogrupo 3, *Ammonia* cf. *haigi*: (F) imagen SEM, vista espiral, C92E; (G) imagen SEM, vista umbilical, C92E; (H) imagen óptica, vista de perfil, C92E; (I) imagen óptica, vista espiral, C92E; (J) imagen óptica, vista umbilical, C92E; (K) imagen óptica, vista de perfil, U86B. Las barras de escala corresponden a 100 μ m.

Figura 11

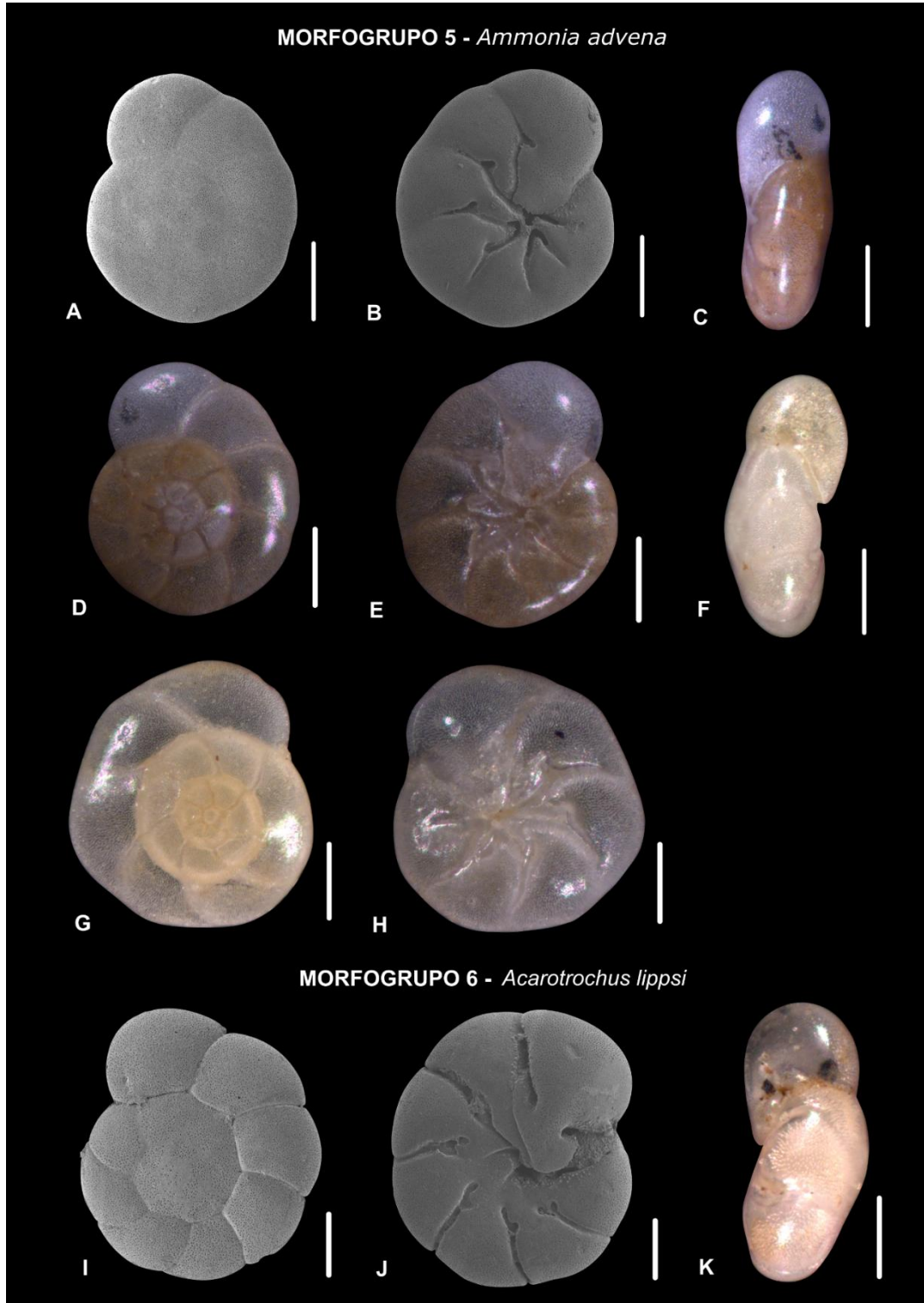
Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 3 y 4.



Nota. Morfogrupo 3, *Ammonia* cf. *haigi*: (A) imagen óptica, vista espiral, U87D; (B) imagen óptica, vista umbilical, U141D. Morfogrupo 4, *Discorbis* sp1: (C) imagen SEM, vista espiral, IN82L; (D) imagen SEM, vista umbilical, IN84L; (E) imagen óptica, vista de perfil, IN119L; (F) imagen óptica, vista espiral, IN82L; (G) imagen óptica, vista umbilical, IN84L; (H) imagen óptica, vista de perfil, IN122L; (I) imagen óptica, vista espiral, IN119L; (J) imagen óptica, vista umbilical, IN112L. Las barras de escala corresponden a 100 μm .

Figura 12

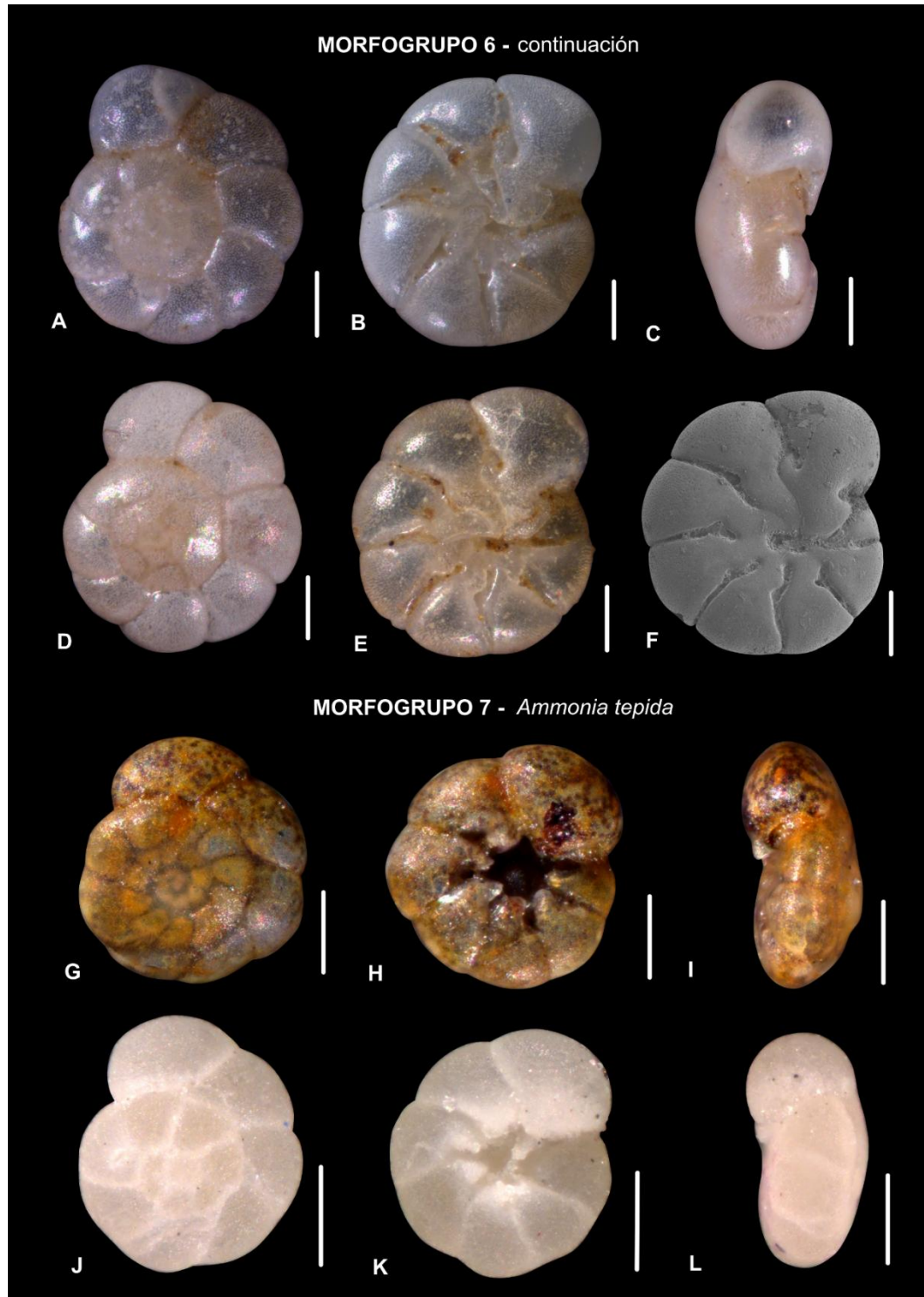
Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 5 y 6.



Nota. Morfogrupos 5, *Ammonia advena*: (A) imagen SEM, vista espiral, IN78B; (B) imagen SEM, vista umbilical, IN78B; (C) imagen óptica, vista de perfil, IN78B; (D) imagen óptica, vista espiral, IN78B; (E) imagen óptica, vista umbilical, IN78B; (F) imagen óptica, vista de perfil, S190S1; (G) imagen óptica, vista espiral, S185S1; (H) imagen óptica, vista umbilical, S185S1. Morfogrupos 6, *Acarotrochus lippsi*: (I) imagen SEM, vista espiral, IN81T; (J) imagen SEM, vista umbilical, IN79T; (K) imagen óptica, vista de perfil, IN117T. Las barras de escala corresponden a 100 μ m.

Figura 13

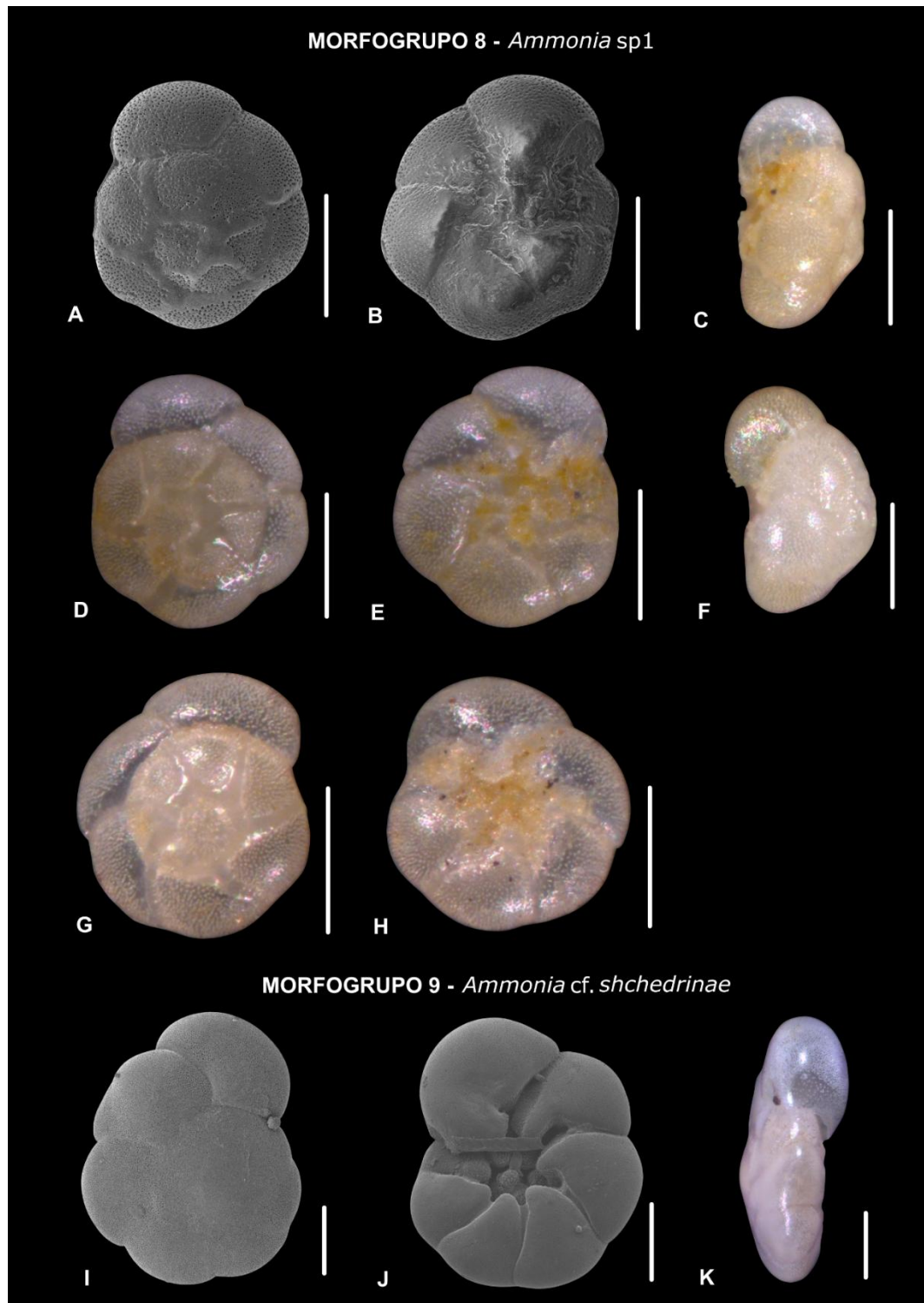
Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 6 y 7.



Nota. Morfogrupo 6, *Acarotrochus lippsi*: (A) imagen óptica, vista espiral, IN81T; (B) imagen óptica, vista umbilical, IN79T; (C) imagen óptica, vista de perfil, IN125T; (D) imagen óptica, vista espiral, IN126T; (E) imagen óptica, vista umbilical, IN81T; (F) imagen SEM, vista umbilical, IN81T. Morfogrupo 7, *Ammonia tepida*: (G) imagen óptica, vista espiral, TM149T; (H) imagen óptica, vista umbilical, TM149T; (I) imagen óptica, vista de perfil, TM149T; (J) imagen óptica, vista espiral, S194S3; (K) imagen óptica, vista umbilical, S194S3; (L) imagen óptica, vista de perfil, S194S3. Las barras de escala corresponden a 100 μm .

Figura 14

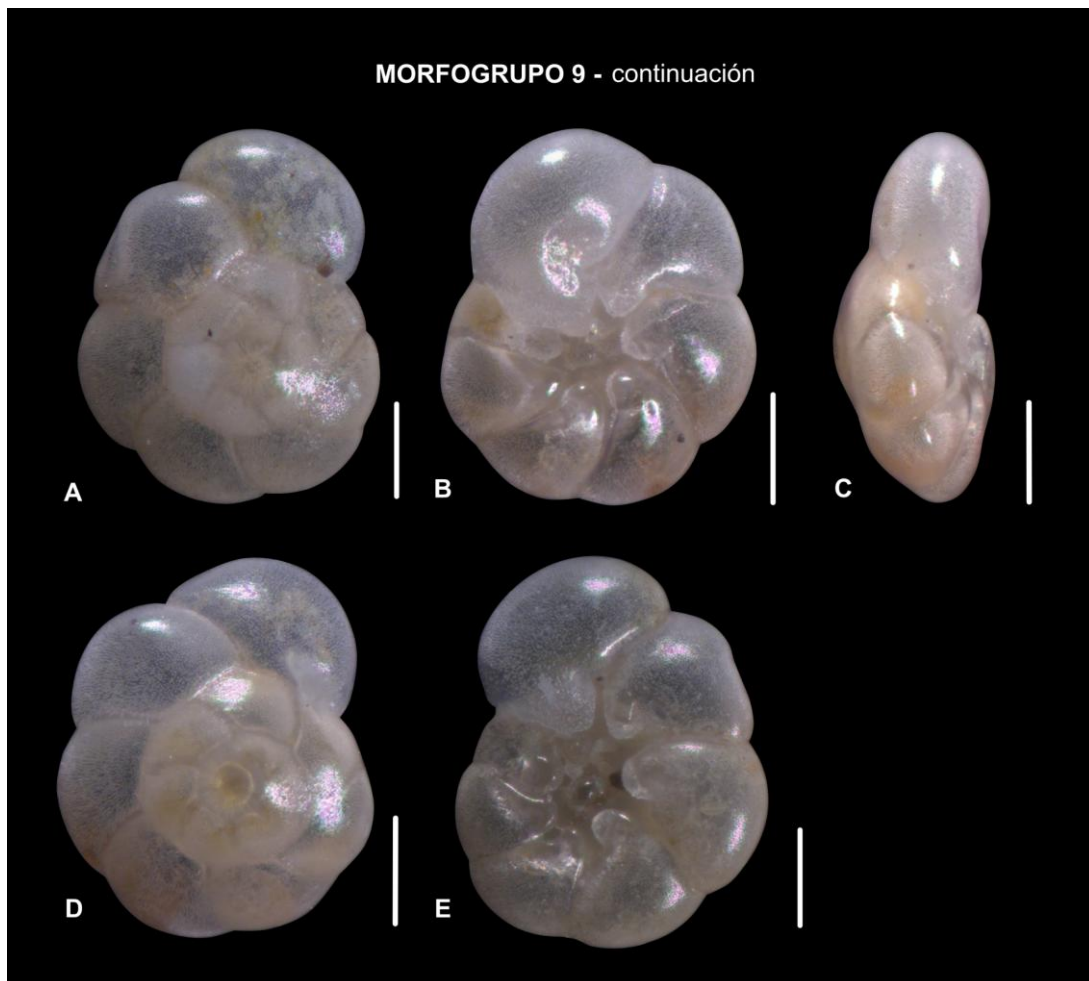
Fotografías SEM y ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos de los morfogrupos 8 y 9.



Nota. Morfogrupo 8, *Ammonia* sp1: (A) imagen SEM, vista espiral, S12S2; (B) imagen SEM, vista umbilical, S12S2; (C) imagen óptica, vista de perfil, S12S2; (D) imagen óptica, vista espiral, S12S2; (E) imagen óptica, vista umbilical, S12S2; (F) imagen óptica, vista de perfil, S186S2; (G) imagen óptica, vista espiral, S192S2; (H) imagen óptica, vista umbilical, S192S2. Morfogrupo 9, *Ammonia* cf. *shchedrinae*: (I) imagen SEM, vista espiral, IS75T; (J) imagen SEM, vista umbilical, IS74T; (K) imagen óptica, vista de perfil, IS75T. Las barras de escala corresponden a 100 μ m.

Figura 15

Fotografías ópticas de la vista espiral, umbilical y de perfil de ejemplares representativos del morfogrupo 9.



Nota. Morfogrupos 9, *Ammonia* cf. *shchedrinae*: (A) imagen óptica, vista espiral, IS75T; (B) imagen óptica, vista umbilical, IS74T; (C) imagen óptica, vista de perfil, IS74T; (D) imagen óptica, vista espiral, IS74T; (E) imagen óptica, vista umbilical, IS75T. Las barras de escala corresponden a 100 μm .

5. Discusión

La información disponible sobre el género *Ammonia* en Colombia proviene en su mayoría de reportes en estudios ecológicos y paleoecológicos de foraminíferos bentónicos. Aunque algunas de estas publicaciones incluyen comentarios sobre la taxonomía del género (Boltovskoy & Hincapié, 1983; Miranda & Parada-Ruffinatti, 1987; Molinares *et al.*, 2007; Molinares *et al.*, 2012; Mora, 2024), sólo un trabajo se enfoca específicamente en estudiar los problemas taxonómicos del mismo (Parada-Ruffinatti, 1992).

No obstante, los avances en el conocimiento del género a nivel internacional con base a características genéticas, morfológicas y geográficas (Pawlowski *et al.*, 1995; Hayward *et al.*, 2004; Hayward *et al.*, 2019; Hayward *et al.*, 2021) influyeron en la denominación e identificación de las especies reportadas en el país, lo que redujo el uso de categorías infraespecíficas como *Ammonia beccarii* var. *advena*, var. *parkinsoniana*, var. *sobrina* y var. *tepida*, y favorecieron el reconocimiento de especies independientes a la especie *A. beccarii*.

A partir de la revisión bibliográfica se observó que el género *Ammonia* está distribuido en ambientes litorales, marinos someros, de manglar, laguna costera, estuario y playa principalmente en la zona del Caribe, sin embargo, esta aparente distribución geográfica está sesgada por el

esfuerzo de muestreo, la cantidad y el enfoque de los trabajos publicados, así como por el escaso desarrollo de trabajos sobre la ecología, taxonomía y distribución de foraminíferos bentónicos actuales para el Pacífico colombiano.

En cuanto a la distribución temporal del género *Ammonia*, los reportes más antiguos corresponden a sedimentos del Mioceno, relacionados con ambientes lagunares costeros de la formación Tubará en el Caribe y la formación Pebas en la zona de la Amazonia colombiana, esta edad concuerda con reportes previos para el género (Loeblich & Tappan, 1988). Particularmente las especies *A. parkinsoniana* y *A. tepida* fueron las únicas que se encontraron en sedimentos fósiles, indicando que poseen un rango temporal más amplio que va desde el Mioceno al presente.

Por otro lado, la revisión de la literatura permitió establecer la presencia de seis especies del género *Ammonia* en Colombia (*A. advena*, *A. beccarii*, *A. differens*, *A. limnetes*, *A. parkinsoniana* y *A. tepida*), así como de cuatro variedades de la especie *Ammonia beccarii* (var. *parkinsoniana*, *sobrina*, *tepida* y *advena*). En contraste, los resultados de los análisis morfológicos y morfométricos realizados en el presente trabajo permitieron identificar la presencia de siete especies del género *Ammonia*. Cabe destacar que no fue posible localizar los especímenes analizados en los trabajos realizados por Parada-Ruffinatti (Parada-Ruffinatti *et al.*, 1985; Losada & Parada-Ruffinatti, 1986; Miranda & Parada-Ruffinatti, 1987; Parada-Ruffinatti & Tchegliakova., 1990; Delgado & Parada-Ruffinatti; 1995) y, con base en la observación de las imágenes disponibles, es probable que presenten inconsistencias en su determinación taxonómica, lo que podría aumentar el número de especies reportadas para Colombia si se estudian a futuro.

Los análisis estadísticos exploratorios sugieren que dentro del conjunto de especies identificadas existe una clara diferenciación morfológica de *A. convexa* (morfogrupo 1), lo cual sugiere su categoría como especie independiente. La mayor similitud y solapamiento observado

entre las especies *A. parkinsoniana*, *A. cf. haigi*, *A. advena*, *A. lippsi*, *A. tepida* y *Ammonia* sp1 (morfogrupos 2 - 3, 5 - 8) sugiere la presencia de límites más difusos dentro de este grupo. Sin embargo, el análisis clúster muestra que los individuos de estas especies conforman grupos independientes y en el análisis discriminante no se solapan totalmente entre ellos, lo que sugiere una diferenciación morfológica entre los grupos.

Al relacionar las especies identificadas con morfogrupos de especies planteados en la literatura (Hayward *et al.*, 2021), se encontró que dos de ellas pertenecen al morfogrupo *parkinsoniana* (*A. convexa* y *A. parkinsoniana*), una al morfogrupo *anderseni* (*A. lippsi*) y el resto hacen parte del morfogrupo *tepida*. Este último se caracteriza por agrupar especies con conchillas pequeñas y poco ornamentadas que son muy similares entre sí (Hayward *et al.*, 2021), lo cual coincide con los resultados de los análisis morfológicos y morfométricos del presente trabajo.

Por otro lado, el análisis de los caracteres propuestos por Hayward *et al.* (2021) permitió evaluar su utilidad en la diferenciación de las especies identificadas. En concordancia con dicho estudio, el tamaño del botón umbilical y el desarrollo de pústulas en las folias fueron útiles para la distinción de especies del género *Ammonia*. Aunque Hayward *et al.* (2021) reportan en su mayoría caracteres cualitativos como distintivos, en el presente estudio también se identificó que el diámetro de cada vuelta y el número de cámaras en la última vuelta fueron relevantes en la diferenciación de especies. Adicionalmente, varios caracteres señalados como distintivos por estos autores (e.g. desarrollo de laminación secundaria en las folias y en las suturas del área espiral central, desarrollo de la muesca sutural, forma de las folias y de la periferia) aportaron en la diferenciación de algunas especies, aunque su contribución en los análisis estadísticos fue menor. Por otra parte, estos autores señalan que la longitud de la fisura en la sutura espiral, la presencia de *beads* y el desarrollo de aberturas secundarias en el lado espiral son caracteres distintivos. Sin

embargo, no se evidenció presencia de *beads* en los ejemplares revisados y los otros caracteres no pudieron evaluarse en las fotografías ópticas.

Finalmente, los resultados de los análisis morfológicos y morfométricos sugieren que la riqueza específica del género ha sido subestimada en el país, debido a que se identificó un mayor número de especies que el reportado previamente en la literatura y en las colecciones revisadas. Además, permitieron actualizar la taxonomía del género para Colombia, al confirmar la presencia de algunas especies previamente registradas como *Ammonia parkinsoniana* y *Ammonia tepida*; identificar la presencia de *Ammonia parkinsoniana*, *Ammonia advena* y *Ammonia tepida* para la zona de manglar de San Andrés; y renombrar algunos especímenes que no concordaban morfológicamente con las descripciones originales de las especies reportadas (Tabla 4).

Tabla 4
Reportes de especies del género Ammonia en estudios previos e identificación dada en el presente estudio.

Localidad	Autor	Especie reportada	Especie identificada
Formación Tubará Juan de Acosta	Cárdenas, 2021	<i>Ammonia parkinsoniana</i>	<i>Ammonia parkinsoniana</i> (Morfogrupa 2)
		<i>Ammonia tepida</i>	<i>Ammonia tepida</i> (Morfogrupa 7)
Formación Tubará Tubará	Molinares <i>et al.</i> , 2007 y 2012	<i>Ammonia parkinsoniana</i>	<i>Ammonia parkinsoniana</i> (Morfogrupa 2)
		<i>Ammonia tepida</i>	<i>Ammonia tepida</i> (Morfogrupa 7)
Bahía Honda Isla de San Andrés	Ballesteros-Prada <i>et al.</i> , 2025	<i>Ammonia</i> spp.	<i>Ammonia parkinsoniana</i> (Morfogrupa 2)
			<i>Ammonia tepida</i> (Morfogrupa 7)
			<i>Ammonia advena</i> (Morfogrupa 5)
			<i>Ammonia</i> sp1 (Morfogrupa 8)

Sistema lagunar de Cispata	Bernal <i>et al.</i> , 2008	<i>Eponides cf. parantillarum</i>	<i>Ammonia cf. haigi</i> (Morfogruppo 3)
Islas del rosario (muestras superficiales)	Puerres, 2016	<i>Ammonia tepida</i>	<i>Ammonia cf. shchedrinae</i> (Morfogruppo 9)
		<i>Ammonia beccarii</i>	<i>Ammonia convexa</i> (Morfogruppo 1)
		<i>Ammonia limnetes</i>	<i>Discorbis</i> sp1 (Morfogruppo 4)
Islas del rosario (núcleo de manglar)	Puerres, 2016	<i>Ammonia tepida</i>	<i>Acarotrochus lippsi</i> (Morfogruppo 6)
		<i>Ammonia beccarii</i>	<i>Ammonia advena</i> (Morfogruppo 5)
Golfo de Urabá	Gómez & Bernal, 2013	<i>Ammonia differens</i>	<i>Ammonia cf. haigi</i> (Morfogruppo 3)
		<i>Ammonia beccarii</i>	<i>Ammonia cf. haigi</i> (Morfogruppo 3)

Teniendo en cuenta esto, se propone la reasignación de los registros previamente identificados como *Eponides cf. parantillarum* y *Ammonia differens* a *Ammonia cf. haigi*, así como de *Ammonia limnetes* al género *Discorbis*. Por otro lado, los ejemplares identificados como *A. beccarii* y algunos registros de *A. tepida* no mostraron correspondencia morfológica entre sí, por ello, se plantea su reasignación a diferentes especies tales como *Ammonia advena*, *Ammonia convexa*, *Ammonia cf. haigi*, *Ammonia cf. shchedrinae*, así como a *Acarotrochus lippsi* (Tabla 4).

6. Conclusiones

La revisión taxonómica del género *Ammonia* en Colombia evidenció una mayor riqueza de especies que la reportada previamente, pasando de seis especies reportadas en la literatura y cinco

en las colecciones a siete especies. Entre ellas, se reafirma la presencia de *A. advena*, *A. parkinsoniana* y *A. tepida* en Colombia y se proponen los siguientes posibles nuevos registros para el país: *Ammonia convexa*, *Ammonia* cf. *haigi* y *Ammonia* cf. *shschedrinae*. Además se encontró un morfogrupo adicional que se designa como *Ammonia* sp1 y se registró por primera vez en Colombia la especie *Acarotrochus lippsi*.

El análisis morfológico y morfométrico de la conchilla de ejemplares del género *Ammonia* depositados en colecciones biológicas y paleontológicas de Colombia permitió diferenciar las especies planteadas y proponer posibles caracteres distintivos. Adicionalmente, este enfoque permitió reevaluar la presencia de las especies *A. beccarii*, *A. limnetes* y *A. differens* y evidenció que posiblemente no se encuentran en el país.

De esta manera, el presente trabajo proporciona una actualización del conocimiento taxonómico del género en Colombia, y constituye un punto de partida esencial para futuros estudios taxonómicos y una base para análisis ecológicos, paleoambientales y bioestratigráficos.

7. Recomendaciones

Es esencial realizar un análisis de especímenes vivos de sedimentos superficiales, con el objetivo de confirmar la distribución de las especies presentes en el país y detectar la presencia de especies que no se observaron en el material de las colecciones.

Por otro lado, es necesario examinar una mayor cantidad de ejemplares de los morfogrupos 8 (*Ammonia* sp1) y 9 (*Ammonia* cf. *shschedrinae*) con el propósito de asignar nombres científicos formales y proporcionar una descripción taxonómica más robusta.

Es pertinente realizar análisis moleculares que complementen los análisis morfológicos y morfométricos. Esto con el fin de confirmar la presencia en el país e identificación taxonómica de aquellas especies asociadas a morfogrupos en los cuales la identificación basada únicamente en caracteres morfológicos resultó compleja, como es el caso de *Ammonia* cf. *haigi* (morfogrupo 3).

Cabe resaltar que la revisión bibliográfica realizada se basó en el material disponible en línea, por ello sería ideal revisar los trabajos realizados por Quiroz y Vernet (1980), Parada-Ruffinatti y Londoño (1983), Parada-Ruffinatti y Pinto (1986) y Parada-Ruffinatti (1990), los cuales corresponden a trabajos no disponibles o que solo se encuentran en formato físico y podrían contener registros de otras especies o variedades.

Finalmente, el material depositado en colecciones constituye un recurso invaluable. Por ello, sería ideal que estas instituciones cuenten con bases de datos sistematizadas y actualizadas que faciliten la consulta, organización y revisión de los ejemplares.

Referencias Bibliográficas

- Acosta, N. C. (2004). *Compendio de foraminíferos de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia.
- Armstrong, H., & Brasier, M. (2005). *Microfossils* (2.^a ed.). Blackwell Publishing.
- Ballesteros-Prada, A., Ojeda-Rincon, A. P., & Patarroyo-Camargo, G. D. (2025). Recent Benthic Foraminifera of Bahía Honda (San Andrés Island, Colombian Caribbean). En E. Vlachos, V. D. Crespo, M. Ríos-Ibañez, A. Gamonal, E. Jiménez Hidalgo, R. Guerrero-Arenas, F. A. M. Arnal, A. Allende Mosquera, & J. González-Dionis (Eds.), *Book of Abstracts of the 5th Palaeontological Virtual Congress* (pp. 108).
- Barragán, C. M. (2024). *Respuesta y variabilidad de los foraminíferos bentónicos ante los escapes de metano y las variables ambientales en la zona offshore del cinturón plegado del Sinú* (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.
- Belart, P., Frontalini, F., Laut, V., Fortes, R., Clemente, I., Raposo, D., Martins, V., Lorini, M. L., & Laut, L. (2017). Living benthic Foraminifera from the Saquarema lagoonal system (Rio de Janeiro, southeastern Brazil). *Check List*, 13(2), 1-8.
- Bellier J.-P., Mathieu R. & Granier B. (2010). *Short Treatise on Foraminiferology (Essential on modern and fossil Foraminifera)*. Carnets de Géologie - Notebooks on Geology, Brest, Book 2010/02 (CG2010_B02).
- Bernal, G., Ruiz-Ochoa, M. A., Piedrahita, M. T., & Restrepo, E. (2008). Foraminíferos en los sedimentos superficiales del sistema lagunar de Cispatá y la interacción Río Sinú-Mar Caribe Colombiano. *Boletín de Ciencias de la Tierra*, 23, 5-20.

- Bermudez, P. J., & Seiglie, G. A. (1963). Estudio sistemático de los foraminíferos del Golfo de Cariaco (Venezuela). *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela, U.D.O., Cumaná*, 2 (2), 267 pp.
- Bird, C., Schweizer, M., Roberts, A., Austin, W. E., Knudsen, K. L., Evans, K. M., Filipsson, H. L., Sayer, M. D. J., Geslin, E., & Darling, K. F. (2020). The genetic diversity, morphology, biogeography, and taxonomic designations of *Ammonia* (Foraminifera) in the Northeast Atlantic. *Marine Micropaleontology*, 155, 101726.
- Boltovskoy, E., & Hincapie, S. (1983). Foraminíferos del manglar de Tesca Cartagena, Colombia. *Rev. Española de Micropal*, 15(2), 205-220.
- Boltovskoy, E., Giussani, G., Watanabe, S., & Wright, R. C. (1980). *Atlas of benthic shelf foraminifera of the southwest Atlantic*. Junk Publishers.
- Boonstra, M., Ramos, M. I. F., Lammertsma, E. I., Antoine, P. O., & Hoorn, C. (2015). Marine connections of Amazonia: Evidence from foraminifera and dinoflagellate cysts (early to middle Miocene, Colombia/Peru). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 417, 176-194.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R* (2.^a ed.). Springer.
- Brünnich, M. T. (1771). *Zoologiae fundamenta praelectionibus academicis accommodata: Grunde i Dyrelaeren*. Apud Frider.
- Cárdenas, C. P. (2021). *Dinámica costera durante el Mioceno tardío - Plioceno temprano al norte del Cinturón Plegado Sinú - San Jacinto, Colombia* (Tesis de maestría). Universidad EAFIT, Medellín, Colombia.
- Collins, A. C. (1958). Foraminifera. *Great Barrier Reef Expedition 1928–29 Scientific Reports*, 6, 335–437.

- Cusminsky, G. C., Bernasconi, E., & Calvo-Marcilese, L. (2009). Holocene benthic foraminifera from Bahía Blanca estuary: a review and update of systematic and palaeoenvironmental aspects. *The Holocene*, 19(8), 1221-1231.
- Cushman, J. A. (1922). *Shallow-water foraminifera of the Tortugas Region*. The Carnegie Institution of Washington.
- Cushman, J. A. (1926). *Recent foraminifera from Porto Rico*. The Carnegie Institution of Washington.
- Damasio, B. V., Timoszczuk, C. T., Kim, B. S. M., Sousa, S. H. D. M. E., Bícigo, M. C., Siegle, E., & Figueira, R. C. L. (2020). Impacts of hydrodynamics and pollutants on foraminiferal fauna distribution in the Santos Estuary (SE Brazil). *Journal of Sedimentary Environments*, 5(1), 61-86.
- Debenay, J. P. (2012). *A Guide to 1,000 Foraminifera from Southwestern Pacific: New Caledonia*. IRD Editions.
- Debenay, J. P., Eichler, B. B., Duleba, W., Bonetti, C., & Eichler-Coelho, P. (1998). Water stratification in coastal lagoons: its influence on foraminiferal assemblages in two Brazilian lagoons. *Marine Micropaleontology*, 35(1-2), 67-89.
- Delgado, C., & Parada-Ruffinatti, C. (1995). Foraminíferos bentónicos de tres playas en Isla Barú (Caribe colombiano) y su relación con algunos parámetros sedimentológicos. *Acta Biológica Colombiana*, 2(9), 7-21.
<https://revistas.unal.edu.co/index.php/actabiol/article/view/20669>
- Delgado, D. (2015). *Foraminíferos de las formaciones Jimol y Castilletes (Cuenca de Cocinetas, Alta Guajira): taxonomía y significado paleoambiental* (Tesis de maestría). Universidad EAFIT, Medellín, Colombia.

- D'Orbigny, A. D. (1826). *Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes*. Crochard.
- D'Orbigny, A. (1839). Foraminifères. En R. Sagra (Ed.), *Histoire Physique, Politique et Naturelle de l'île de Cuba* (pp. 1-224). Paris A. Bertrand.
- Duleba, W., & Debenay, J. P. (2003). Hydrodynamic circulation in the estuaries of Estação Ecológica Juréia-Itatins, Brazil, inferred from foraminifera and thecamoebian assemblages. *Journal of Foraminiferal Research*, 33(1), 62-93.
- Duque-Caro, H. (1990). Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of the Panama Seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 77(3-4), 203-234.
- Dupuy, C., Rossignol, L., Geslin, E., & Pascal, P. Y. (2010). Predation of mudflat meio-macrofaunal metazoans by a calcareous foraminifera, *Ammonia tepida* (Cushman, 1926). *The Journal of Foraminiferal Research*, 40(4), 305-312.
<https://doi.org/10.2113/gsjfr.40.4.305>
- Ehrenberg, C. G. (1839). *Die Bildung der europäischen, libyschen und arabischen Kreidefelsen und des Kreidemergels aus mikroskopischen Organismen*. Bibliothèques de l'Université de Strasbourg.
- Eichler, P. P. B., Eichler, B. B., de Miranda, L. B., & Rodrigues, A. R. (2007). Modern foraminiferal facies in a subtropical estuarine channel, Bertioga, São Paulo, Brazil. *Journal of Foraminiferal Research*, 37(3), 234-247.
- Encinas, A., Hervé, F., Villa-Martínez, R., Nielsen, S. N., Finger, K. L., & Petersen, D. E. (2006). Finding of a Holocene marine layer in Algarrobo (33° 22'S), central Chile. Implications for coastal uplift. *Revista Geológica de Chile*, 33(2), 339-345.

- François, D., Areias, C., Dornelas, N., Sá-Valle, L. G., Cruz, A. P. S., Seoane, J. C. S., Vasconcelos, C., Strikis, N. M., dos Santos, D. S., Paytan, A., & Barbosa, C. F. (2024). Holocene paleo-redox conditions in a microbial dolomitic lake using benthic foraminifera as bioindicators. *Marine Micropaleontology*, 186, 102319.
- Fernández, L. D., & Zapata, J. A. (2010). Distribución de foraminíferos bentónicos (Protozoa: Foraminiferida) en la ensenada Quillaípe (41° 32'S; 72° 44'O), Chile: Implicaciones para el estudio del nivel del mar. *Revista chilena de historia natural*, 83(4), 567-583.
- Galloway, J. J., & Heminway, C. E. (1941). *The Tertiary foraminifera of Porto Rico*. New York Academy of Science.
- Gómez, E., & Bernal, G. (2013). Influencia de las características ambientales de los manglares sobre foraminíferos béticos recientes en el golfo de Urabá, Caribe colombiano. *Ciencias marinas*, 39(1), 69-82. <https://doi.org/10.7773/cm.v39i1.2175>
- Golik, A., & Phleger, F. B. (1977). Benthonic foraminifera from the Gulf of Panama. *Journal of Foraminiferal Research*, 7(2), 83-99.
- Gupta, B. S., & Platon, E. (2006). Tracking past sedimentary records of oxygen depletion in coastal waters: use of the *Ammonia-Elphidium* foraminiferal index. *Journal of Coastal Research*, 39, 1351-1355.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9pp.
- Haynes, J. R. (1992). Supposed pronounced ecophenotypy in foraminifera. *Journal of Micropalaeontology*, 11, 59-63.

- Hayward, B. W., Buzas, M. A., Buzas-Stephens, P., & Holzmann, M. (2003). The lost types of *Rotalia beccarii* var. *tepida* Cushman 1926. *The Journal of Foraminiferal Research*, 33(4), 352-354.
- Hayward, B. W., Holzmann, M., Grenfell, H. R., Pawlowski, J., & Triggs, C. M. (2004). Morphological distinction of molecular types in *Ammonia*—towards a taxonomic revision of the world's most commonly misidentified foraminifera. *Marine Micropaleontology*, 50(3-4), 237-271. [https://doi.org/10.1016/S0377-8398\(03\)00074-4](https://doi.org/10.1016/S0377-8398(03)00074-4)
- Hayward, B. W., Holzmann, M., & Tsuchiya, M. (2019). Combined molecular and morphological taxonomy of the *beccarii*/T3 group of the foraminiferal genus *Ammonia*. *Journal of Foraminiferal Research*, 49(4), 367-389.
- Hayward, B. W., Holzmann, M., Pawlowski, J., Parker, J. H., Kaushik, T., Toyofuku, M. S., & Tsuchiya, M. (2021). Molecular and morphological taxonomy of living *Ammonia* and related taxa (Foraminifera) and their biogeography. *Micropaleontology*, 67, 109-313.
- Hayward, B.W., Le Coze, F., Vachard, D., & Gross, O. (2025). *Ammonia Brünnich, 1771*. World Foraminifera Database. <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=112078>.
- Helicon Soft Ltd. (2009). *Helicon Focus*. <http://www.heliconsoft.com/heliconfocus.html>
- Henao-Castro, A., & Navas-S., G. R. (2022). Géneros de foraminíferos bentónicos en zonas mesofóticas superior y media del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad y su potencial como bioindicadores de hábitats y cambios ambientales. *Intropica*, 17(2), 262–276.
- Hernández, J. P., & Barragán, C. M. (2021). *Caracterización de foraminíferos bentónicos del núcleo NCS1 en el atolón Cayo Serrana: Distribución, variabilidad y respuesta de estos*

- ante eventos oceánicos extremos* (Tesis de pregrado). Universidad de Caldas, Manizales, Colombia.
- Hesemann, M. (2025). *The Foraminifera.eu Database*. <http://www.foraminifera.eu>.
- Holzmann, M. (2000). Species concept in foraminifera: *Ammonia* as a case study. *Micropaleontology*, 46, 21-37.
- Holzmann, M., & Pawlowski, J. (1997). Molecular, morphological and ecological evidence for species recognition in *Ammonia* (Foraminifera). *Journal of Foraminiferal Research*, 27, 311-318.
- Holzmann, M. & Pawlowski, J. (2000). Taxonomic relationships in the genus *Ammonia* (foraminifera) based on ribosomal DNA sequences. *Journal of Micropalaeontology*, 19, 85-95.
- Hottinger, L. (2006). *Illustrated glossary of terms used in foraminiferal research*. Carnets de Géologie - Notebooks on Geology, Brest, Memoir 2006/02 (CG2006_M02).
- Jain, S. (2020). Benthic Foraminifera. En *Fundamentals of Invertebrate Palaeontology* (pp. 171-192). Springer.
- Kawagata, S. (2005). *Acarotrochus lobulatus*, a new genus and species of shallow-water benthic foraminifer from Mecherchar Jellyfish Lake, Palau, NW equatorial Pacific Ocean. *The Journal of Foraminiferal Research*, 35(1): 44-49.
- Lamarck, J. B. P. A. (1804). *Suite des mémoires sur les fossiles des environs de Paris*. Annales du Muséum d'Histoire Naturelle.
- Lankester, E. R. (1885). Protozoa. En Anon (Ed.), *Encyclopaedia Britannica* (pp 830-866).
- Le Cadre, V., & Debenay, J. P. (2006). Morphological and cytological responses of *Ammonia* (foraminifera) to copper contamination: Implication for the use of foraminifera as

- bioindicators of pollution. *Environmental pollution*, 143(2), 304-317.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.11.033>
- Loeblich, A. R. & Tappan, H. (1988). *Foraminiferal Genera and Their Classification*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Losada, D., & Parada-Ruffinatti, C. (1986). Foraminíferos bentónicos y su relación con la materia orgánica particulada en el sedimento. *Caldasia*, 14(68/70) 563-584.
- Miranda, C., & Parada-Ruffinatti, C. (1987). Distribucion del foraminifero *Ammonia beccarii* (Linné) y su relacion con algunos parametros sedimentologicos en la Cienaga de los Vasquez (Isla Baru, Colombia). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 17. 49-60.
- Molinares, C. E., Martinez, J. I., Fiorini, F., & Jaramillo, C. (2007). Ambientes de acumulación y foraminíferos bentónicos de la Formación Tubará (Plioceno del Valle Inferior del Magdalena). *Boletín de Geología*, 29(2), 29-38.
- Molinares, C. E., Martinez, J. I., Fiorini, F., Escobar, J., & Jaramillo, C. (2012). Paleoenvironmental reconstruction for the lower Pliocene Arroyo Piedras section (Tubará–Colombia): Implications for the Magdalena River–paleodelta’s dynamic. *Journal of South American Earth Sciences*, 39, 170-183. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2012.04.007>
- Mora, E. A. (2024). *Influence of microplastics in the community of benthic foraminifera from a historical perspective* (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta, Colombia.
- Murray, J. W. (2006). *Ecology and Applications of Benthic Foraminifera*. Cambridge University Press.
- Nañez, C., & Malumián, N. (2008). Foraminiferida. En H. Camacho & M. Longobucco (Eds.), *Los invertebrados fósiles* (pp. 65-100). Vazquez Mazzini Editores.

- Ortiz, M. L., & Acosta, N. (2003). Inferencia de las condiciones ambientales de la playa "Pilón de azúcar" (Guajira, Colombia), a partir del conjunto de foraminíferos en una muestra de sedimento. *Acta Biológica Colombiana*, 8(2), 13–22.
<https://revistas.unal.edu.co/index.php/actabiol/article/view/26667>
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J., & Crisci, J. V. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Parada-Ruffinatti, C. (1990). Evolución de la Ciénaga de Portonaito (isla Barú, Caribe colombiano), basada en estudios de foraminíferos bentónicos y sedimentos. *Rev Asoc. Col. Cien. Biol*, 4(2), 196-210.
- Parada-Ruffinatti, C. (1992). Comparación morfológica de topotipos de *Ammonia beccarii* (Linne) con especímenes del Caribe colombiano, Golfo de Méjico y Atlántico oeste. *Acta Biológica Colombiana*, Nos 7-8, 112-123.
- Parada-Ruffinatti, C., Castillo, E., & Miranda, M. C. (1985). Ecología, sistemática y distribución de foraminíferos bentónicos entre la desembocadura del río Sinú y Coveñas, Caribe colombiano. *Caldasia*, 14(67), 299-327.
- Parada-Ruffinatti, C., & Londoño, C. (1983). *Foraminíferos bentónicos recientes del norte de Cartagena*. Universidad Nacional de Colombia.
- Parada-Ruffinatti, C., & Pinto, J. (1986). *Foraminíferos bentónicos, de isla Barú*. FEN Colombia.
- Parada-Ruffinatti, C. P., & Tchegliakova, N. N. (1990). Foraminíferos y sedimentos de Playa Blanca, Isla Gorgona. *Geología Colombiana*, 17, 227-237.

- Patarroyo, G. D., Torres, G. A., & Gómez, D. F. (2024). Foraminiferal Assemblages As Bioindicators In The Western Caribbean: Albuquerque Cay (Colombia). *Journal of Foraminiferal Research*, 54(1), 36-48.
- Pavard, J. C., Richirt, J., Courcot, L., Bouchet, P., Seuront, L., & Bouchet, V. M. (2021). Fast and reliable identification of *Ammonia* phylotypes T1, T2 and T6 using a stereomicroscope: Implication for large-scale ecological surveys and monitoring programs. *Water*, 13(24), 3563.
- Pawlowski, J., Bolivar, I., Farhni, J., & Zaninetti, L. (1995). DNA analysis of “*Ammonia beccarii*” morphotypes: One or more species?. *Marine Micropaleontology*, 26(1-4), 171-178.
- Pawlowski, J. & Holzmann, M. (2008). Diversity and geographic distribution of benthic foraminifera: a molecular perspective. *Biodivers Conserv*, 17, 317-328.
<https://doi.org/10.1007/s10531-007-9253-8>
- Pawlowski, J., Holzmann, M., & Tyszka, J. (2013). New supraordinal classification of Foraminifera: Molecules meet morphology. *Marine Micropaleontology*, 100, 1-10.
- Poag, C. W. (1978). Paired foraminiferal ecophenotypes in Gulf Coast estuaries: ecological and paleoecological implications. *Transactions of the Gulf Coast Association of Geological Societies*, 28, 395–421.
- Pregolato, L. A., Viana, R. D. A., Passos, C. C., Misailidis, M. L. y Duleba, W. (2018). *Ammonia-Elphidium* index as a proxy for marine pollution assessment, Northeast Brazil. *Journal of Sedimentary Environments*, 3(3), 176-186.
- Puerres, L. (2016). *Indicadores sedimentológicos de Eventos oceánicos energéticos extremos en el Parque Nacional Natural Islas del Rosario* (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.

- Quiroz, H. & Vernet, G. (1980). Los foraminíferos bentónicos en áreas de manglar y su relación con el ecosistema. Tierrabomba, Cartagena. En: Mem. Semin. Est. Cient. e Impac. en Ecosist. de Manglar. UNESCO, Montevideo: 225-242 pp.
- Raposo, D., Laut, V., Clemente, I., Martins, V., Frontalini, F., Silva, F., ... & Laut, L. (2016). Recent benthic foraminifera from the Itaipu Lagoon, Rio de Janeiro (southeastern Brazil). *Check List*, 12(5), 1-14.
- R Core Team. (2025). R: A language and environment for statistical computing: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <https://www.R-project.org/>
- Richirt, J., Schweizer, M., Bouchet, V. M., Mouret, A., Quinchar, S., & Jorissen, F. J. (2019). Morphological distinction of three *Ammonia* phylotypes occurring along european coasts. *Journal of Foraminiferal Research*, 49(1), 76-93. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.49.1.76>
- Richirt, J. (2020). *Le genre Ammonia (Foraminifères) dans les écosystèmes côtiers de la façade atlantique* (Tesis de doctorado). Universidad de Angers, Francia.
- Rodríguez, M. A. (1982). *Glosario ilustrado de terminos aplicados al estudio de los foraminiferos planctonicos* (Tesis de pregrado). Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Rositasari, R., Suratno, & Yogaswara, D. (2018). Determination on the chemical composition of *Ammonia beccarii* shell using SEM and EDX: Preliminary study of benthic foraminifera capacity in response to anthropogenic metal contamination in coastal areas. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 118, 012056. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/118/1/012056>

- Saidova, K. M. (1981). Taxonomy of Cenozoic Benthic Foraminifera. On an Up-to-Date System of Supraspecific Taxonomy of Cenozoic Benthonic Foraminifera. *Akademiya Nauk, Kamchatka*, 1-73.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis: *Nature Methods*, 9(7), 671–675.
- Schnitker, D. (1974). Ecotypic variation in *Ammonia beccarii* (Linné). *Journal of Foraminiferal Research*, 4, 216–223. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.4.4.217>
- Schweizer, M., Jorissen, F., & Geslin, E. (2011). Contributions of molecular phylogenetics to foraminiferal taxonomy: general overview and example of *Pseudoepionides falsobeccarii*. *Comptes Rendus Palevol*, 10(2-3), 95-105.
- Schönfeld, J., Beccari, V., Schmidt, S., & Spezzaferri, S. (2021). Biometry and taxonomy of Adriatic *Ammonia* species from bellaria–igea Marina (Italy). *Journal of Micropalaeontology*, 40(2), 195-223. <https://doi.org/10.5194/jm-40-195-2021>
- Smithsonian National Museum of Natural History. (s.f). USNM CC 64633 *Streblus limnetes* Todd & Brönnimann, 1957 [Fotografía]. Paleobiology Collections, Washington, D.C., Estados Unidos.
<https://collections.nmnh.si.edu/search/paleo/?ark=ark:/65665/3b1424282b04442deae8402d4cbdf6421>
- Todd, R., & Bronnimann, P. (1957). Recent Foraminifera and Thecamoebina from the eastern Gulf of Paria. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication*, 3, 3-43.
- Vaiani, S. C., Vai, G. B., & Borsetti, A. M. (2019). The lectotype of *Ammonia beccarii* (Linnaeus 1758) from Jacopo Bartolomeo Beccari's original samples. *Micropaleontology*, 65(6), 561-566.

- Vargas, M. E. (2011). *Foraminíferos del Golfo de Urabá y su potencial como paleoindicadores y bioindicadores de cambios ecológicos* (Tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia.
- Vilela, C. G. (2003). Taphonomy of benthic foraminiferal tests of the Amazon shelf. *Journal of Foraminiferal Research*, 33(2), 132-143.
- Walton, W. R., & Sloan, B. J. (1990). The genus *Ammonia* Bruennich, 1772; its geographic distribution and morphologic variability. *The Journal of Foraminiferal Research*, 20(2), 128-156.
- Yamashita, C., Omachi, C., Santarosa, A. C. A., Iwai, F. S., Araujo, B. D., Disaró, S. T., ... & Sousa, S. H. (2020). Living benthic foraminifera of Santos continental shelf, southeastern Brazilian continental margin (SW Atlantic): chlorophyll-a and particulate organic matter approach. *Journal of Sedimentary Environments*, 5(1), 17-34.
- Yao, J., Yu, H., Xu, X., Yi, L., Chen, G., & Su, Q. (2014). Paleoenvironmental changes during the late Quaternary as inferred from foraminifera assemblages in the Laizhou Bay. *Acta Oceanologica Sinica*, 33(10), 10-18.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Smith, G. M. (2007). *Analyzing Ecological Data*. Springer.

Apéndices

Apéndice A. Descripción de cómo se midieron y evaluaron los caracteres morfológicos y morfométricos de la conchilla presentados en la Tabla 2.

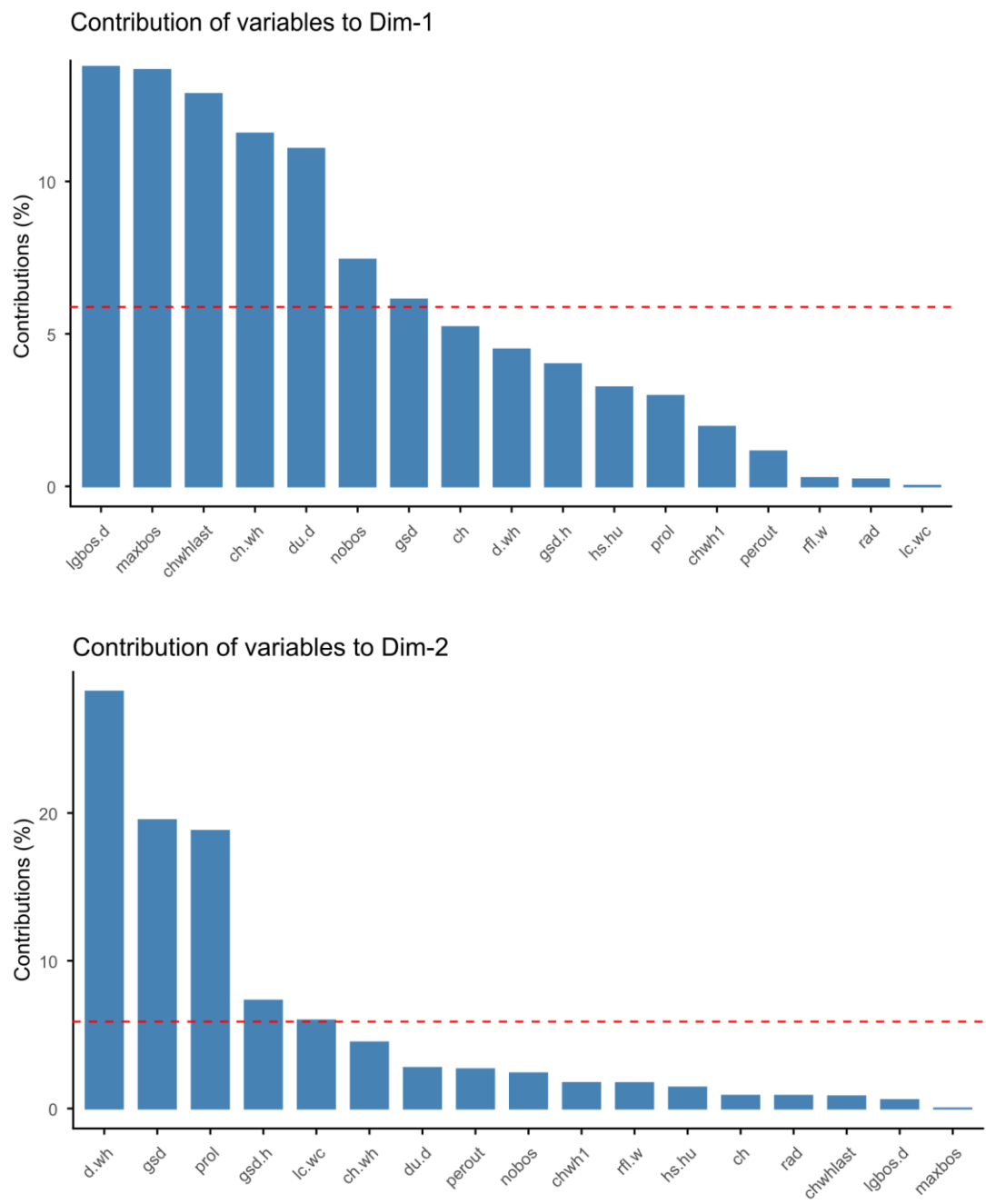
Carácter	Descripción
Diámetro mayor de la espiral (gsd)	Se midió la longitud de una línea recta, paralela al prolóculo y al ombligo, que se extiende desde el borde superior de la última cámara hasta el borde inferior de la conchilla
Grosor (gsd/h)	La altura (h) se estimó como la longitud de una línea recta que va desde la región más prominente del lado espiral a la del lado umbilical. Después, se calculó el cociente entre el gsd sobre la altura
Altura del lado espiral/umbilical (hs/hu)	Tomando de referencia la mitad de la última cámara se trazó una línea paralela al prolóculo y al ombligo. La altura de ambos lados se midió como la longitud de una línea recta que va desde la línea trazada hasta la región más prominente de aquel lado. Finalmente, se calculó el cociente entre la altura del lado espiral sobre la del umbilical
Forma del lado umbilical (umb) y espiral (spi)	Se clasificó la forma del lado umbilical/espiral en las siguientes cinco categorías: Cóncavo: presenta la parte central más deprimida que ambas o al menos una de las orillas Plano: tiene una apariencia nivelada y lisa, sin partes curvas, altas o huecas que sobresalgan considerablemente Convexo bajo: el área central está ligeramente más elevada que las orillas, dando un aspecto comprimido Convexo medio: presenta el área central con una elevación moderada con respecto a las orillas Convexo alto: el área central se encuentra muy elevada con respecto a las orillas, dando un aspecto inflado
Forma del perfil periférico (per)	Se clasificó la forma del perfil periférico en las siguientes dos categorías: Agudamente redondeado: tiene una forma ligeramente redondeada, pero puntiaguda o afilada. Se caracteriza por ser estrecho, de manera similar a un ángulo agudo Obtusamente redondeado: tiene una forma redondeada, pero roma o desafilada. Se caracteriza por ser ancho, de manera similar a un ángulo obtuso
Diámetro relativo del ombligo (du/d)	Para el diámetro más grande del ombligo entre las folias (du) se midió la longitud de una línea trazada entre las folias más distantes entre sí. Posteriormente se calculó el cociente entre el du sobre el gsd
Longitud relativa de los surcos suturales (rfl/w)	Se midió la longitud del surco de la sutura radial ubicada entre n-1 y n-2 (rfl), para ello, se estimó la longitud de una línea trazada desde el punto donde comienza n-1 hasta donde termina el surco. Se tomó el ancho de n-1 midiendo la longitud de una línea trazada por la mitad de la cámara que va desde la periferia hasta la folia de la cámara (w). Finalmente, se calculó el cociente entre rfl sobre w
Diámetro del mayor botón umbilical (maxbos)	Se midió la longitud de una línea trazada entre los dos puntos más distantes del botón umbilical o tubérculo (diámetro mayor). En los ejemplares donde había más de un botón umbilical o tubérculo la medición se realizó en el de mayor tamaño.
Tamaño relativo de un único gran botón umbilical (lgbos/d)	Se calculó el cociente entre maxbos sobre gsd

Nº de botones umbilicales o grandes tubérculos (nobos)	Se realizó un conteo de botones umbilicales y/o tubérculos, teniendo en cuenta aquellas protuberancias con forma hemisférica o esférica, que se ubicaban en la región central del ombligo y no estaban unidas a las folias de las cámaras
Ángulo de n-1 (ch[^])	Se calculó el ángulo entre dos líneas trazadas en cada una de las suturas de n-1. Los extremos de las líneas se ubicaron más allá de la mitad de la cámara y la ubicación del vértice del ángulo se colocó en el punto donde el ángulo se ajustará de manera más precisa a la superficie de la cámara
Muesca sutural profunda en las cámaras n...n-3 (sutnch)	Teniendo en cuenta el número de cámaras en las que se presenta y el grado de depresión del centro de la muesca con respecto a las orillas, se clasificó el desarrollo de muesca sutural en las siguientes cuatro categorías: Ninguna Débil: al menos una de las últimas cuatro cámaras presenta una pequeña hendidura o concavidad, en la cual el área central está ligeramente más deprimida que las orillas Moderada: al menos dos de las últimas cuatro cámaras presentan una hendidura o concavidad marcada (el área central está claramente más deprimida que las orillas) o bastante marcada (el área central está muy deprimida con respecto a las orillas) Fuerte: al menos tres de las últimas cuatro cámaras presentan una hendidura o concavidad bastante marcada, y la cuarta cámara presenta al menos una ligera hendidura o concavidad
Forma de las folias en las cámaras n...n-3 (formfol)	Se clasificó la forma de las folias en las siguientes tres categorías: Roma: todas las folias analizadas presentan una forma roma, las folias con este tipo de forma se caracterizan por ser más anchas que largas y el extremo o punta de la folia es amplio Intermedia: algunas de las folias analizadas presentan una forma roma y otras puntiaguda Puntiaguda: todas las folias analizadas presentan una forma puntiaguda, las folias con este tipo de forma se caracterizan por ser más largas que anchas y el extremo o punta de la folia es delgado y estrecho
Desarrollo de laminación secundaria engrosada en las folias (thckfol), cobertura de pústulas en las folias (folpust), beads (radbd) o feathered grooves (radgrv) en el borde de las suturas radiales, folia cortada por beads planas por feathered grooves (folbdgrv), beads en el ombligo (umbds), espinas periféricas (spines) y poros en la cara umbilical (pcu).	Se determinó la presencia o ausencia de estos caracteres
Distribución de los poros en la cara umbilical (dpcu) y espiral (dpce)	Se clasificó la distribución de los poros en las siguientes cuatro categorías: Sin poros Poco distribuidos: la distribución de los poros se restringe a la periferia de las cámaras Medianamente distribuidos: los poros están distribuidos en parte de la superficie de las cámaras, pero hay ciertas zonas donde están ausentes Ampliamente distribuidos: los poros están distribuidos uniformemente en la superficie de todas las cámaras (sin tener en cuenta las folias, los septos o suturas, o las ornamentaciones como laminación secundaria, pústulas, beads)
Diámetro del prolóculo (prol)	Se midió la longitud de una línea trazada entre los dos puntos más distantes del prolóculo
Nº de cámaras en la primera vuelta (chwh1)	Se realizó un conteo del número de cámaras de la primera vuelta, la cual comienza en la sutura que delimita el prolóculo y la segunda cámara y termina en ese mismo punto de la siguiente vuelta. En el conteo no se tomó en cuenta el prolóculo.
Nº de cámaras en la última vuelta (chwhlast)	Se realizó un conteo del número de cámaras de la última vuelta, la cual comprende las cámaras que se ubican entre n y el punto donde ésta termina en la vuelta anterior.

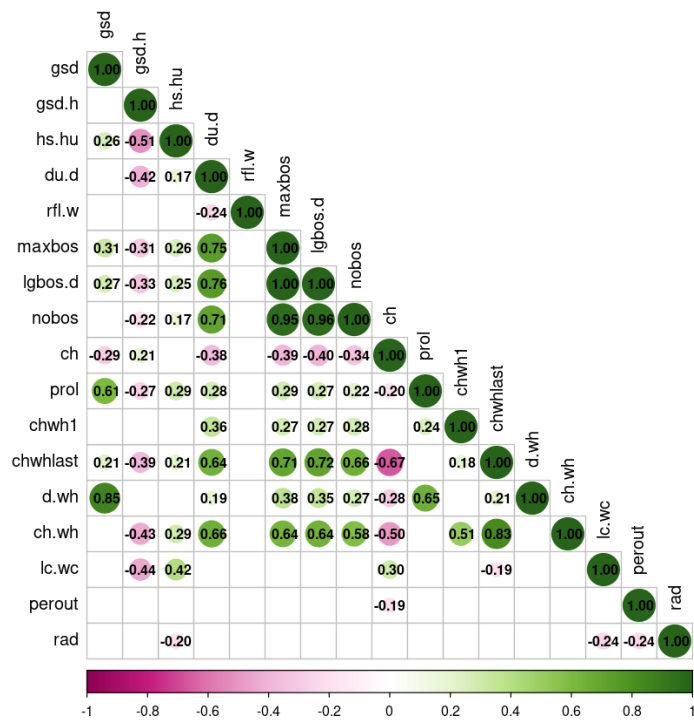
Diámetro medio de cada vuelta (d/wh)	Se estimó el número de vueltas tomando de referencia que la primera vuelta comienza en la sutura que delimita el prolóculo y la segunda cámara y termina en ese mismo punto desplazándose 360° en la espiral y así sucesivamente con las otras vueltas. Posteriormente, se calculó la diferencia entre gsd y prol, la cual se dividió en el número de vueltas.
Nº medio de cámaras por vuelta (ch/wh)	Se realizó un conteo del número total de cámaras sin tener en cuenta el prolóculo (ch) y después se dividió sobre el número de vueltas (wh).
Proporciones relativas de n-1 (lc/wc)	Se midió la longitud de una línea paralela a la periferia trazada entre los dos puntos más distantes de las suturas radiales que delimitan n-1 (lc). También, se midió la longitud de una línea perpendicular a la periferia trazada desde la sutura espiral de n-1 hasta el punto más distante de la periferia de aquella cámara (wc). Finalmente, se calculó el cociente entre lc sobre wc.
Proporción de contorno periférico de 360° que es liso (perout)	Se contó el número de cámaras que presentaban en la periferia tenían contorno lobulado. Luego, se calculó la diferencia entre chwhlast menos el número de cámaras que presentaban contorno lobulado y esta diferencia se dividió sobre chwhlast.
Ángulo entre la sutura radial n-1:n-2 y espiral (rad)	Se calculó el ángulo entre una línea trazada en la sutura radial que delimita n-1 y n-2 y otra línea trazada en la sutura espiral de n-2. Los extremos de las líneas se ubicaron en la mitad de cada una de las suturas y la ubicación del vértice del ángulo se colocó en el punto donde se unen ambas suturas.
Curvatura de la sutura radial n-1:n-2 (radsutcv)	Se clasificó la curvatura radial en las siguientes tres categorías: Recta: no se inclina a un lado ni a otro, ni hace curvas Levemente curva: se dobla o inclina ligeramente, formando un arco suave entre cámaras adyacentes Curva: se dobla o inclina formando un arco pronunciado entre cámaras adyacentes
Desarrollo de <i>beads</i> y <i>feathered grooves</i> en la sutura espiral (spsutbd), laminación secundaria engrosada y elevada en las suturas radiales de la última vuelta (thckrad), laminación secundaria elevada en el área espiral central (spicac), patrón reticulado de costillas de calcita sobre el área espiral central (retcac), <i>beads</i> sobre la superficie de las cámaras (bdch) y poros en la cara espiral (pce)	Se determinó la presencia o ausencia de estos caracteres

Nota. Denominación de las cámaras: n = última cámara, n-1 = penúltima cámara, n-2= antepenúltima cámara.

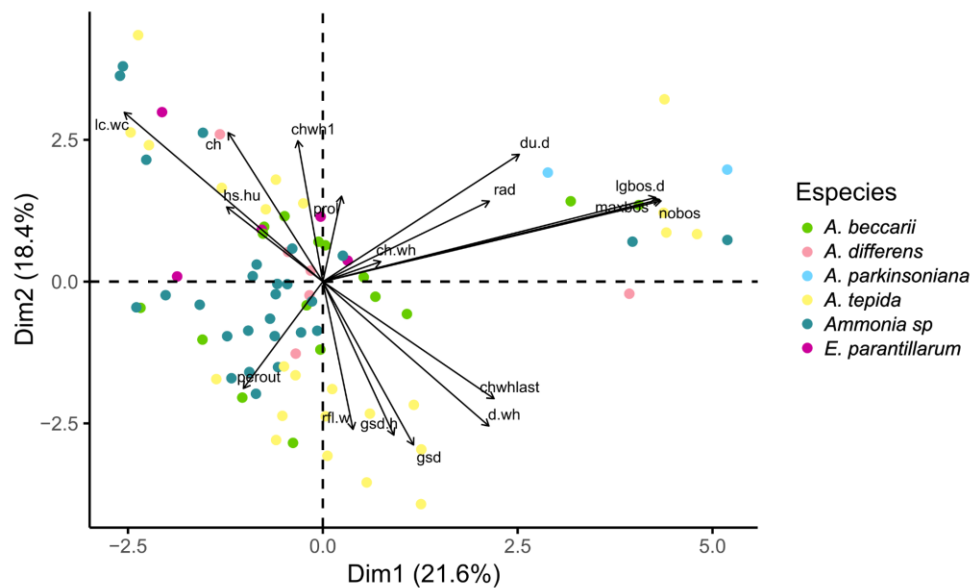
Apéndice B. Contribución de los caracteres cuantitativos a los componentes 1 y 2 del análisis de componentes principales realizado con todos los especímenes.



Apéndice C. Correlograma con las correlaciones de Spearman significativas entre los caracteres cuantitativos.

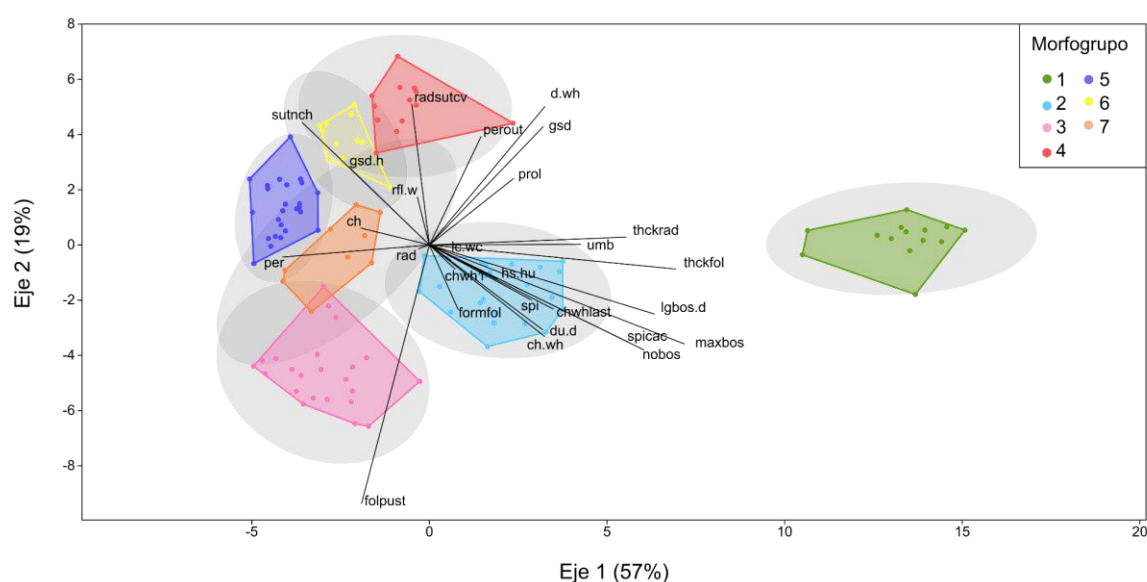


Apéndice D. Análisis de componentes principales de los especímenes del grupo 3 teniendo en cuenta los caracteres cuantitativos.



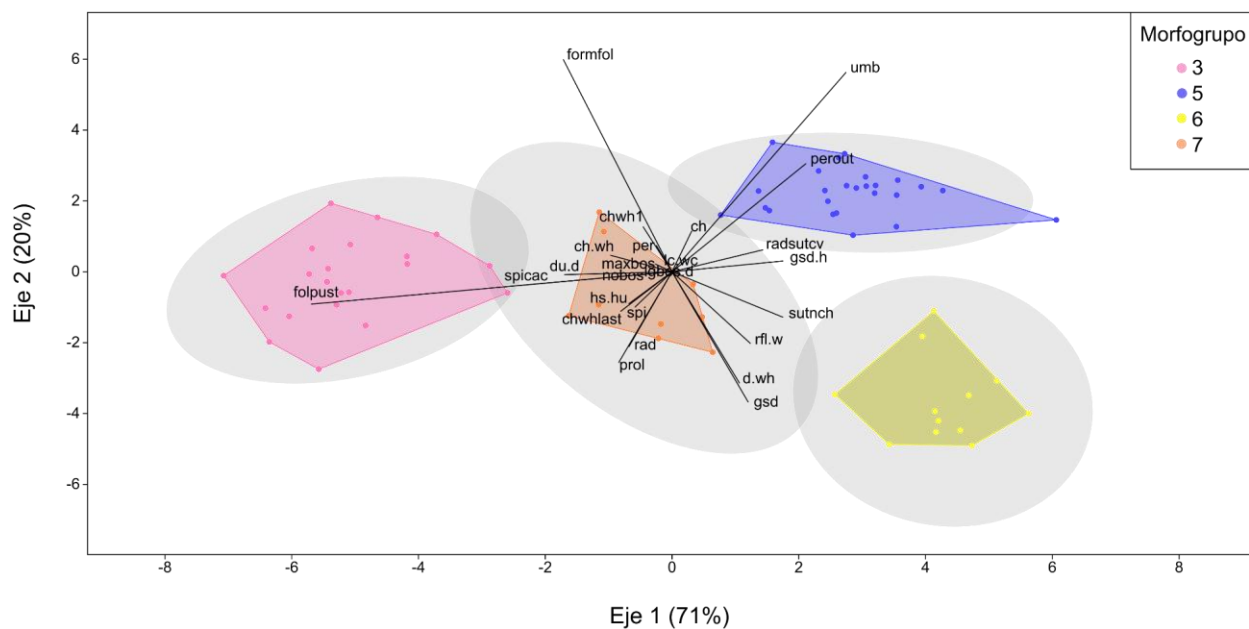
Nota. Los tres primeros componentes explicaron el 53% de la variación total y los caracteres con mayor contribución a estos componentes fueron maxbos, lgbos/d, nobos, lc/wc, du/d, gsd, gsd/h, ch, rfl/w, d/wh, chwh1, hs/hu, prol y perout.

Apéndice E. Análisis discriminante teniendo en cuenta todos los morfogrupos y caracteres morfológicos y morfométricos analizados.



Nota. La explicación de la varianza proporcionada por los dos primeros ejes fue del 76% y el porcentaje de individuos clasificados correctamente en su morfogrupo original fue del 96%. Los caracteres que tuvieron mayor contribución para los dos primeros ejes fueron maxbos, nobos y lgbos/d, folpust, thckrad, d/wh y chwhlast.

Apéndice F. Análisis discriminante de los morfogrupos 3, 5, 6 y 7 teniendo en cuenta todos los caracteres morfológicos y morfométricos analizados.



Nota. Los dos primeros ejes explican el 91% de la varianza y los caracteres con mayor contribución en estos componentes fueron folpust, chwhlast y d/wh

Apéndice G. Contribución de los caracteres a los dos primeros ejes de los análisis discriminantes realizados con todos los morfogrupos.

Análisis discriminante de todos los morfogrupos y caracteres analizados		
Variable	Axis 1	Axis 2
gsd	0,74143	1,9993
gsd/h	-1,0364	-1,1643
hs/hu	0,00109	-2,5399
umb	0,47697	0,54432
spi	0,33393	0,37439
per	-0,0070049	-0,22658
du/d	1,141	-2,6585
rfl/w	1,2926	0,22631
maxbos	5,9975	-4,9193
lgbos/d	6,2991	-0,54117
nobos	-5,3096	3,0109
ch	-0,68341	-1,3457
thckfol	0,93474	1,9796
folpust	-1,4623	-4,5796
sutnch	-0,15539	1,0014
formfol	0,32674	-1,9688
prol	1,9514	0,96924
chwhl	1,3745	-1,451
chwhlast	2,1584	-6,307
d/wh	2,9062	4,1755
ch/wh	-2,4219	1,4719
lc/wc	1,4765	-2,0124
perout	-1,5503	2,6278
rad	0,39954	0,15863
radsutcv	0,069076	-0,63298
thckrad	3,035	-0,066325
spicac	2,1488	0,11017

Análisis discriminante de todos los morfogrupos teniendo en cuenta 18 caracteres analizados		
Variables	Axis 1	Axis 2
gsd	1,1413	2,1517
gsd/h	-0,66087	-1,3058
hs/hu	0,17507	-2,33
spi	0,020854	0,41482
per	-0,5383	-0,588
du/d	1,6809	-2,1748
lgbos/d	8,2881	-3,0417
thckfol	1,1456	1,9918
folpust	-1,3147	-4,0578
sutnch	-0,36295	0,87355
formfol	0,48708	-1,6587
prol	1,6249	0,50074
chwhlast	1,5043	-4,0702
d/wh	3,5377	3,826
ch/wh	-1,3129	-0,1334
lc/wc	1,9177	-2,3248
perout	-1,2022	2,5891
spicac	1,9098	0,050977

Apéndice H. Contribución de los caracteres a los dos primeros ejes de los análisis discriminantes realizados con los morfogrupos 3, 5, 6 y 7.

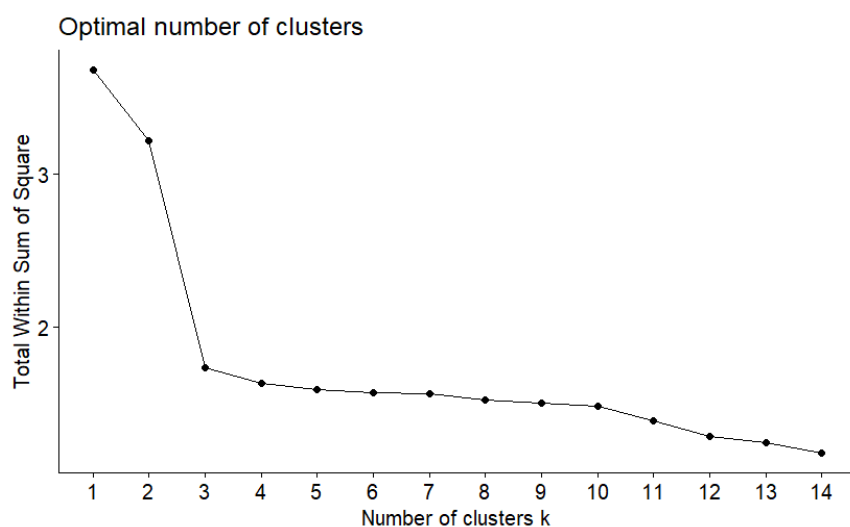
Análisis discriminante de los morfogrupos 3, 5, 6 y 7 teniendo en cuenta todos los caracteres analizados		
Variables	Axis 1	Axis 2
gsd	0,65194	2,3771
gsd/h	-0,82423	1,6229
hs/hu	-4,3795	0,3401
umb	0,88607	-0,21207
spi	1,1108	-0,33596
per	-0,31813	-0,26714
du/d	-2,6714	0,56769
rfl/w	0,69426	-2,7101
maxbos	-100,88	-28,084
lgbos/d	18,666	-4,5212
nobos	82,158	31,301
ch	-1,2969	1,3525
folpust	-5,8667	0,22489
sutnch	1,6654	-1,5262
formfol	-2,5664	2,8518
prol	-2,6604	-2,3495
chwhl	-1,4615	-0,90026
chwhlast	-4,4294	-3,8997
d/wh	3,6647	-6,0373
ch/wh	3,6297	3,2519
lc/wc	-1,6163	-3,0814
perout	2,5181	3,0897
rad	-1,7582	-2,1661
radsutev	-1,5469	0,066094
spicac	0,75622	-1,2515

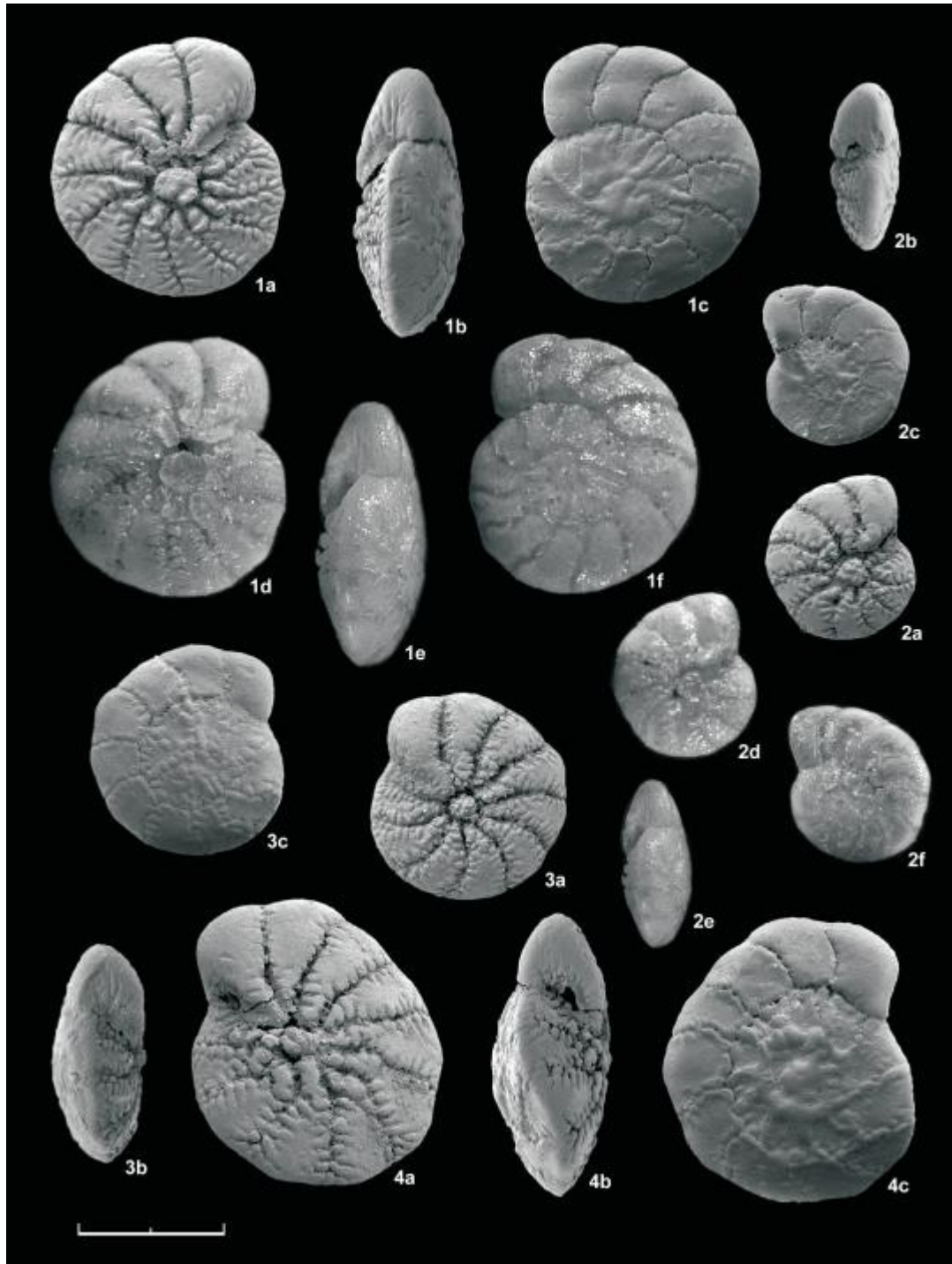
Análisis discriminante de los morfogrupos 3, 5, 6 y 7 teniendo en cuenta 19 de los caracteres analizados		
Columna1	Axis 1	Axis 2
gsd	1,0086	1,7289
gsd/h	-0,92197	2,4178
hs/hu	-2,6549	0,60949
spi	0,62101	0,20495
per	-0,45204	0,18712
du/d	-2,1519	-0,5477
rfl/w	0,24657	-2,6479
lgbos/d	-0,135	-0,099891
ch	-0,14775	1,6699
folpust	-4,5236	-0,21298
sutnch	1,5539	-1,2623
formfol	-1,5169	3,1991
prol	-3,2135	-2,6893
chwhl	0,5987	0,57838
d/wh	2,9949	-4,3752
ch/wh	-0,61259	-0,031887
lc/wc	-0,18648	-0,5067
perout	1,953	2,7791
spicac	0,44022	-0,30957

Gsd (μm)	d/wh ($\mu\text{m}/\text{vuelta}$)	Diámetro poros (μm)
pequeño 0 - 300	pequeño < 100	muy pequeño < 1
mediano 300 – 600	mediano 100 – 200	pequeño < 2
grande 600-1000	grande > 200	grande > 2

Nota. forma del lado umbilical y espiral (umb, spi): cóncavo (a), plano (f), convexo bajo (lx), convexo (x) y convexo alto (hx). Forma del perfil periférico (per): agudamente (a) u obtusamente (b) redondeado. Desarrollo de la muesca sutural (sutnch): ninguno (n), débil (w), moderado (m), fuerte (s). Forma de las folias (formfol): puntiagudas (p), intermedia (m), roma (r). Distribución poros cara umbilical y espiral: ninguna (n), poco (p), medianamente (c) o ampliamente distribuidos (a). Curvatura de la sutura radial (radsutcv): recta (n), levemente curva (lc), curva (c). Los valores de las mediciones se presentan en micrómetros (μm).

Apéndice J. Análisis del método del codo aplicado para determinar el número óptimo de grupos del análisis clúster (Figura 6).



Apéndice K. Lectotipo y paralectotipos de *Ammonia beccarii*.

Nota. Tomado de Vaiani *et al.*, 2019. La barra de escala corresponde a 500 μm .