

TRABAJO DE GRADO

Yenny Paola Valencia Giraldo
yvalenc1@eafit.edu.co

Universidad EAFIT
Escuela de Ciencias
Departamento de Ciencias de la Tierra
Geología
Medellín, Colombia
2016

**ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO DE MALACOFAUNA NEÓGENA EN EL
CARIBE SUR (FORMACIONES JIMOL Y CASTILLETES, CUENCA
COCINETAS)**

YENNY PAOLA VALENCIA GIRALDO

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de:

Geóloga

Asesor

Andrés L. Cárdenas Rozo Ph.D.

UNIVERSIDAD EAFIT
ESCUELA DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS DE LA TIERRA
MEDELLÍN, COLOMBIA

2016

LA CONCHA

*Tersa, pulida, rosada
¡cómo la acariciarían,
sí, mejilla de doncella!*

*Entreabierta, curva, cóncava,
su albergue, encaracolada,
mi mirada se hace dentro.
Azul, rosa, malva, verde,
tan sin luz, tan irisada,
tardes, cielos, nubes, soles,
crepúsculos me eterniza.*

*En el óvalo de esmalte
rectas sutiles, primores
de geometría en gracia,
la solución le dibujan,
sin error, a aquel problema
propuesto
en lo más hondo del mar.*

*Pero su hermosura, inútil,
nunca servirá. La cogen,
la miran, la tiran ya.
Desnuda, sola, bellísima
la venera, eco de mito,
de carne virgen, de diosa,
su perfección sin amante
en la arena perpetua.*

Pedro Salinas

RESUMEN

Mediante el estudio de parámetros de diversidad y su tratamiento estadístico en 9 muestras de las Formaciones Jimol y Castilletes del Mioceno medio (14,2-17,9Ma) de la Cuenca Cocinetas en La Guajira, se describieron las variaciones en la diversidad y paleoecología de su malacofauna (bivalvos y gasterópodos). Se distinguieron 95 especies distribuidas en 47 géneros, las asociaciones fósiles y su paleoecología indica ambientes marinos someros cercanos a la costa. Las muestras fueron analizadas mediante distintos métodos (i.e cálculo de índice de diversidad, análisis clúster, análisis de correspondencia sin tendencia, curva de acumulación de especies) que permitieron evaluar la respuesta de la malacofauna a factores limitantes (e.g salinidad) influenciados principalmente por oscilaciones del nivel relativo del mar. El estudio de la morfometría de la especie de bivalvo *Anadara zuliana*, como especie de control ante estas variaciones permitió una interpretación paleoambiental correspondiente con estos análisis.

Palabras clave: moluscos, paleoecología, diversidad, morfometría, Caribe, Mioceno.

TABLA DE CONTENIDO

1. Introducción	1
2. Área de estudio	2
3. Geología	3
4. Metodología	5
Adquisición de datos faunísticos	5
Análisis e interpretación	5
5. Resultados	8
Paleoecología	8
Análisis de diversidad	11
Curva de rarefacción, riqueza e índices de diversidad	11
Curva rango-abundancia	13
Análisis clúster	15
Análisis de correspondencia sin tendencia	15
Morfometría de la especie <i>Anadara zuliana</i>	16
6. Discusión	19
Cambios paleoecológicos	19
Comparación entre formaciones del Mioceno	22
Cambios poblacionales	23
7. Conclusiones	25
8. Referencias	26
9. Anexo	28
Anexo 1	28

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización y geología del área de estudio. Sobre esta se encuentran las muestras que fueron analizadas.	2
Figura 2. Ubicación estratigráfica de las muestras utilizadas en este estudio (1 a 9) a lo largo de las Formaciones Jimol y Castilletes. Columnas estratigráficas tomadas de Moreno et al. (2015).	4
Figura 3. Estructura trófica de las muestras para ambientes marinos del Cenozoico ubicadas en la CC. Modificado de Scott (1978).....	10
Figura 4. Curva de acumulación de especies a lo largo de las muestras 1 a 9.	11
Figura 5. Distribución de los índices de Shannon y Simpson, riqueza según la curva de rarefacción, así como la equidad y dominancia de las especies a lo largo de las muestras 1 a 9.	13
Figura 6. Curva rango-abundancia que muestra la distribución de los bivalvos en las 9 muestras.	14
Figura 7. Curva rango-abundancia que muestra la distribución de los gasterópodos en las 9 muestras.	14
Figura 8. Análisis clúster q-modo para las muestras 1 a 9.	15
Figura 9. Análisis de correspondencia sin tendencia para las muestras objeto de estudio..	16
Figura 10. Medidas de longitud y ancho registradas en las valvas de la especie <i>Anadara zuliana</i>	16
Figura 11. Expresión gráfica de las medidas obtenidas, a la izquierda datos con una elipse de correlación del 95%, a la derecha correlación lineal por MCO.	17
Figura 12. Comparación entre las curvas generadas a partir de datos de diversidad (media móvil del índice de Shannon y la riqueza según análisis de rarefacción), inferencias ambientales y morfometría. Modificado de Hendy et al., (2015).	20
Figura 13. Interpretación esquemática sobre los cambios ambientales en las muestras con base en algunos géneros representativos a. <i>Turritella</i> , b. <i>Crucibulum</i> , c. <i>Anadara</i> , d. <i>Apiocardia</i> , e. <i>Calotrophon</i> , f. <i>Macrocallista</i> , g. <i>Panchione</i> , h. <i>Tucetona</i> , i. <i>Cymatophos</i> , j. <i>Dallocardia</i> , k. <i>Mytilus</i> , l. <i>Architectonica</i> , m. <i>Polystira</i> , n. <i>Conus</i> , o. <i>Saccella</i> . *Las profundidades fluctúan entre 5-50m.	21
Figura 14. Ubicación de localidades de malacofauna del Mioceno medio en el Caribe sur. Las Formaciones en rojo indican mayor asociación, la formación en azul también fue comparada. Modificado de Hendy et al. (2015).	22
Figura 15. Análisis clúster para las Formaciones Gatún (1), Cantaure (2), Jimol y Castilletes (3).	23

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Localidades usadas en este estudio organizadas estratigráficamente (base a tope), con el número de referencia de las muestras usadas en estudios anteriores (Hendy et al., 2015), colectadas en las coordenadas especificadas.....	2
Tabla 2. Hábitos de vida de los bivalvos registrados en las muestras con base en la información de Todd (2001) http://nmita.geology.uiowa.edu/database/bivalves/Bivalve_eco.html	8
Tabla 3. Hábitos de vida de los gasterópodos registrados en las muestras con base en la información de Todd (2001) http://nmita.geology.uiowa.edu/database/mollusc/Gastropod_diet.html	9
Tabla 4. Zona bentónica media calculada para cada una de las muestras, arrojando un promedio de 3, ambiente cercano a la costa (5-15m).....	10
Tabla 5. Valores de riqueza, número de especímenes, dominancia e índices de diversidad calculados para cada una de las muestras.....	12
Tabla 6. Valor P determinado para cada una de las medidas de largo y ancho en las muestras. Además, se señala si las asociaciones son similares o diferentes, teniendo en cuenta que $p > 0,05$	18
Tabla 7. Promedio de las medidas de alto y ancho para cada una de las muestras en mm. Las muestras se encuentran en orden estratigráfico.	18

1. INTRODUCCIÓN

La cuenca Cocinetas (CC) ubicada en la península de la Guajira contiene un registro fósil que permite el desarrollo de interpretaciones paleoambientales, paleobiogeográficas, paleogeográficas, paleoceanográficas y cronoestratigráficas; lo cual representa un punto clave para comprender las dinámicas biológicas y geológicas que tuvieron lugar en el noroeste de Suramérica durante el Neógeno (Moreno et al., 2015; Jaramillo et al., 2015).

Con base en las asociaciones fósiles de estas formaciones, las cuales son muy similares (comparten más de 70 especies) se han realizado interpretaciones paleoambientales y se propuso un marco cronoestratigráfico (quimioestratigrafía con isótopos $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$); lo cual permitió entender la distribución de biofacies y reconstruir cambios relativos del nivel del mar, mostrando un gradiente de profundo representado por la Formación Jimol a somero dado por la Formación Castilletes (Hendy et al., 2015). En este sentido, la fauna de moluscos de CC que se encuentra en rocas neógenas representan un registro paleobiológico de los últimos 20 millones de años (Hendy et al., 2015). Esto demuestra el potencial del mismo y puede convertirse en un insumo importante para comprender la diversidad de malacofaunas en la parte sur del Caribe.

En este trabajo a partir de 9 muestras localizadas en CC pertenecientes a las Formaciones Jimol y Castilletes (Fig. 2, Tabla 1) se realizó un análisis paleoecológico, que incluyó: análisis de diversidad (i.e riqueza, índices de diversidad (Shannon y Simpson, equidad, dominancia), similitudes faunísticas (i.e clúster q-modo, análisis de correspondencia) y finalmente, un análisis morfométrico basado en el tamaño de las poblaciones de la especie *Anadara zuliana* a lo largo del Burdigaliano y Langiniano. A partir de estos datos se pretende comprender la respuesta de los moluscos analizados en términos de paleoecología, diversidad y morfología ante las variaciones ambientales y la presencia de factores limitantes (i.e estabilidad ambiental, salinidad) a lo largo del tiempo.

El análisis paleoecológico permitió determinar que la diversidad de la Formación Jimol presenta un aumento progresivo a medida que se hace más joven estratigráficamente y es relativamente más baja que la de la Formación Castilletes. La Formación Castilletes, por su parte es más diversa a medida que se asciende en la estratigrafía, quizás estas representan algunas variaciones producto de cambios ambientales (i.e oscilaciones del nivel relativo del mar, dinámicas de la red trófica, cambios en salinidad). Finalmente, las poblaciones de *Anadara zuliana* han cambiado durante el Burdigaliano y Langiniano probablemente como resultado de la presencia de factores limitantes como salinidad, cambios en el sustrato y variaciones ambientales que modifican la dinámica de la red trófica (i.e disponibilidad de alimentos, predación).

2. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en CC localizada en el flanco oriental de la Península de La Guajira, al norte de Colombia que limita al norte con la Serranía de Macuira, al sur con la Serranía de Cocinas (la cual coincide con la Falla Cuisa), al oeste con la Serranía de Jarara (Hendy et al., 2015) y al este con el mar Caribe (Fig.1).

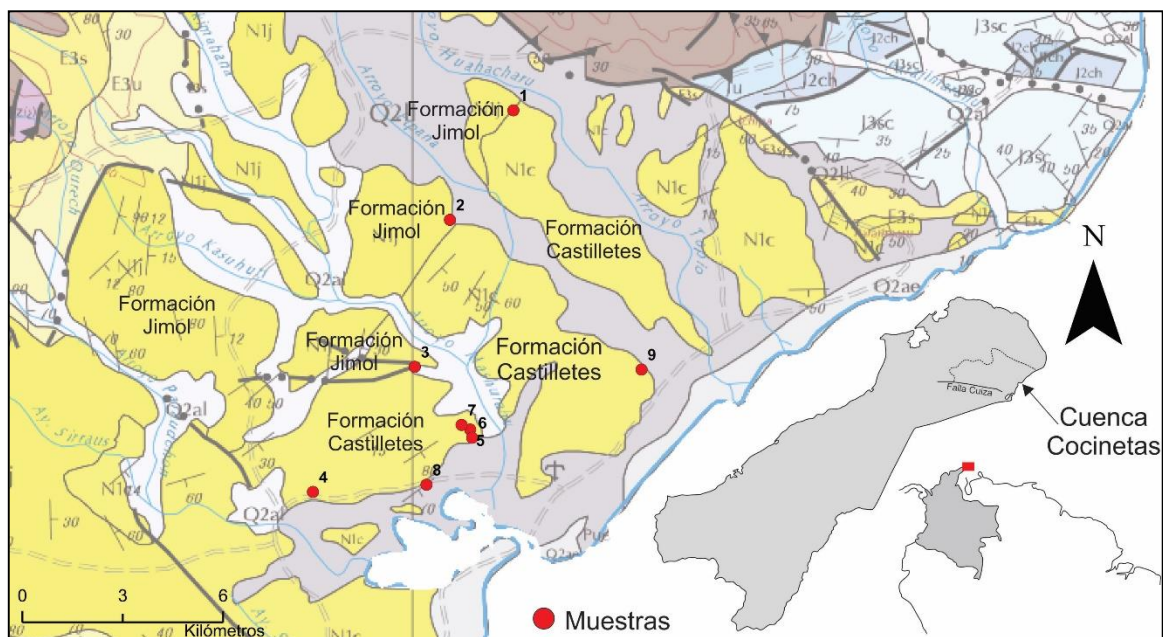


Figura 1. Localización y geología del área de estudio. Sobre esta se encuentran las muestras que fueron analizadas.

Las 9 muestras utilizadas fueron colectadas como parte de la campaña de Hendy et al. (2015) entre los años 2011 y 2013. Estas se extienden cerca de la Costa Caribe y están distribuidas entre las Formaciones Jimol y Castilletes (Mioceno temprano-medio) (Fig. 1, Tabla 1).

Nº	Muestra	Longitud	Latitud	Formación	Edad
9	290832	-71,25941	11,96218	Castilletes	Langiniano
8	290644	-71,32069	11,93064	Castilletes	Langiniano
7	730014	-71,31056	11,94723	Castilletes	Langiniano
6	290846	-71,30762	11,94363	Castilletes	Langiniano
5	290841	-71,30817	11,94594	Castilletes	Langiniano
4	290685	-71,35290	11,92897	Castilletes	Burdigaliano
3	290808	-71,32367	11,96358	Jimol	Burdigaliano
2	290819	-71,3133	12,0045	Jimol	Burdigaliano
1	290816	-71,29501	12,0349	Jimol	Burdigaliano

Tabla 1. Localidades usadas en este estudio organizadas estratigráficamente (base a tope), con el número de referencia de las muestras usadas en estudios anteriores (Hendy et al., 2015), colectadas en las coordenadas especificadas.

3. GEOLOGÍA

La estratigrafía Cenozoica de la cuenca fue descrita por primera vez por Renz (1960), quien propuso los nombres, secciones tipo y ambientes depositacionales para las formaciones Guasare, Siamana, Uitpa, Jimol y Tucacas. Rollins (1965) redefinió algunas unidades con base en dataciones relativas de fósiles, proponiendo las formaciones Macarao y Castilletes en vez de Guasare y Tucacas. Posteriormente, Moreno et al. (2015) realizaron una re-descripción de las unidades Siamana, Uitpa, Jimol, Castilletes y la descripción de una nueva unidad litoestratigráfica correspondiente a la Formación Ware. Esto con base en un mapeo geológico, descripciones litofaciales y una extensiva recolección de microfósiles, plantas, invertebrados y vertebrados tanto marinos como terrestres (Fig. 2).

Fueron medidas un total de 26 secciones estratigráficas (4 para la Formación Jimol y 21 para la Formación Castilletes) a lo largo de unas transectas definidas en CC, luego fueron correlacionadas con base en observaciones de campo, composición faunística y análisis isotópicos de $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, posteriormente a partir de estas secciones se consolidaron los estratotipos de cada una de las formaciones (Moreno et al., 2015) (Fig.2).

La secuencia de la Formación Jimol localizada al suroriente de la Serranía de Jarará, con un espesor de 203 m, está compuesta por areniscas calcáreas grises, bioesparitas de color amarillo a gris claro, limolitas cafés y lodolitas (Renz, 1960; Rollins, 1965; Zapata, 2010; Moreno et al., 2015) (Tabla 1, Fig. 2).

La secuencia de la Formación Castilletes está localizada entre el Valle de Patajau y la población de Macaraipao en la parte central de CC, con un espesor de 421 m. Está compuesta por lodolitas masivas grises, lodolitas y limolitas fosilíferas, bioesparitas y areniscas fosilíferas de grano medio a conglomeráticas (Renz, 1960; Rollins, 1965; Zapata, 2010; Moreno et al., 2015) (Fig. 2).

El contacto entre ambas unidades fue definido con base en cambios faciales dentro de la sucesión estratigráfica que va de unidades litológicas de grano grueso y bien cementadas a una más fina e inconsolidada que subyace a la Formación Castilletes y variaciones en las expresiones topográficas de ambas formaciones (Moreno et al., 2015).

Las asociaciones estratigráficas y los resultados de los análisis isotópicos indican que estas unidades contienen fósiles del Mioceno temprano al Mioceno medio, lo que permite ubicar las asociaciones de malacofauna en un amplio contexto geológico que permite comprender cómo estas faunas se relacionan con la historia evolutiva y bioestratigráfica del sur del Caribe durante el Neógeno (Hendy et al., 2015).

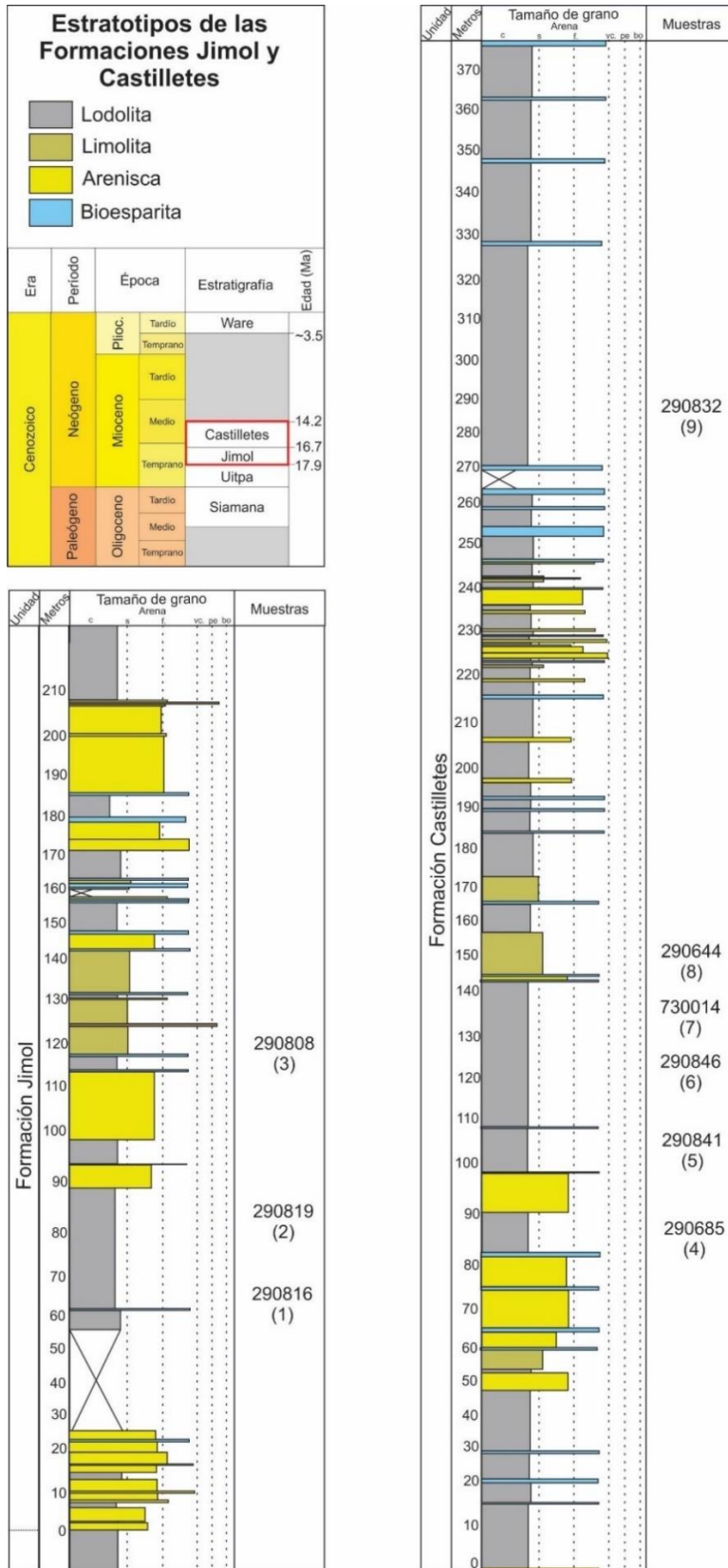


Figura 2. Ubicación estratigráfica de las muestras utilizadas en este estudio (1 a 9) a lo largo de las Formaciones Jimol y Castilletes. Columnas estratigráficas tomadas de Moreno et al. (2015).

4. METODOLOGÍA

La metodología de este trabajo consta de las siguientes fases: 1. Adquisición de datos faunísticos, 2. Análisis e interpretación de resultados.

4.1 Adquisición de datos faunísticos

4.1.1 Toma de muestras

Las muestras analizadas están distribuidas en 9 localidades en CC (Tabla 1, Fig.1). Las muestras 1 y 2 de la Formación Jimol fueron datadas previamente con isótopos de estroncio ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$), arrojando edades en un rango entre 16,6- 17,25Ma (Hendy et al., 2015). Además, con base en su posición estratigráfica las demás muestras fueron ordenadas en el tiempo (Fig.2).

4.1.2 Datos faunísticos

Para determinar el contenido faunístico de las muestras estas fueron tamizadas utilizando las mallas ASTM números 5 y 6, con el fin de recobrar especímenes mayores a 4mm, que permitieran una identificación macroscópica. Luego de esto se hizo la identificación taxonómica (a nivel de especie), con base en la clasificación propuesta por Hendy et al. (2015), ya que esta hace una revisión extensiva de la bibliografía que puede aportar al conocimiento de los fósiles presentes en CC (e.g. Jung, 1965; Todd, 2001). Se determinó la abundancia de cada grupo taxonómico mediante conteo, los resultados taxonómicos obtenidos fueron registrados en una matriz de datos (muestras vs número de especímenes por especie). Estos datos reflejan 1500 especímenes, 47 géneros y 95 especies (Anexo 1).

Finalmente, para tener una especie control en este ejercicio paleoecológico, se hizo un análisis morfométrico de la especie *Anadara zuliana* con base en sus medidas de tamaño (longitud y ancho de las valvas) (Tabla 6).

4.2 Análisis e interpretación

4.2.1 Paleoecología

Se realizó una descripción de los moluscos según la plataforma *Neogene Marine Biota of Tropical America* (NMITA: <http://nmita.geology.uiowa.edu/>; Todd, 2001). Para los géneros de bivalvos su forma de alimentación, modo de vida y ambiente depositacional y para los gasterópodos su modo de alimentación y ambiente depositacional (Tablas 2 y 3).

4.2.2 Zona bentónica media (ZBM)

Para comprender el ambiente depositacional predominante se calculó la ZBM, que consistió en la asignación de valores a los ambientes depositacionales de las especies reportadas en el Anexo 1. Los valores de la ZBM varían entre 0-5: 0 para agua dulce, 1 para estuarios, 2 para el área costera (0-5m), 3 cercano a la costa (5-15m), 4 plataforma interna (15-50m), 5 plataforma externa (50-200) y 6 abismal (>200m) (Hendy et al., 2015). Una vez establecido se calculó el promedio por muestra y este valor determinó la ZBM (Tabla 4).

4.2.3 Análisis de diversidad

La diversidad puede ser representada por un mayor número de especies o por un mayor contenido de categorías taxonómicas superiores (i.e. géneros, familias, etc.). Sin embargo, debido a que el muestreo no se realizó con la misma intensidad (i.e. mismos gramos o área de muestreo en todas las muestras); para determinar la riqueza sin este sesgo, se utilizó el método de rarefacción (Sanders, 1968). Esta técnica genera una curva de acumulación de especies para cada muestra y luego éstas se pueden comparar en un punto de corte dado. Para este caso en específico, fue de 19 especímenes ya que fue el menor número de especímenes hallados correspondientes a la muestra 1 (Fig.9).

Luego con base en el Anexo 1 y el *Software Past*® fueron determinados los siguientes parámetros: dominancia (i.e. la predominancia de una especie en particular en una muestra), índice de Simpson (i.e. establece una relación entre dominancia y diversidad), índice de Shannon (i.e. calcula la distribución de las muestras) y equidad (i.e. grado de uniformidad de las abundancias relativas de las especies en una muestra) (Tabla 5, Fig.4).

4.2.4 Curva rango-abundancia

La distribución de la abundancia de las especies es una descripción del número de individuos observados para cada una de las especies diferentes halladas en una comunidad. Esta distribución puede presentarse visualmente en un diagrama rango-abundancia donde la abundancia relativa se grafica en una escala logarítmica en el eje Y contra el rango en el eje X (McGill et al., 2007).

Para realizar esta gráfica se calculó para el eje Y la abundancia relativa (abundancia de cada especie dividida entre el número de especímenes de la muestra) obtenida en el Anexo 1, el rango asignado para el eje X comprendió valores entre 1-30 según el número de especies presentes en cada muestra (Anexo 1). A partir de las pendientes de estas gráficas, se realizaron inferencias en términos de equidad y diversidad. A mayor pendiente menor diversidad, a menor pendiente mayor diversidad (Lynch & Neufield, 2015) (Figs. 5 y 6).

4.2.5 Análisis clúster q modo

El análisis clúster q modo, es un método multivariado que permite agrupar un conjunto de individuos en grupos homogéneos, basado en una matriz que contiene el conteo de especies presentes en diferentes localidades o niveles estratigráficos (Everitt et al., 1981). Se eligió el q modo ya que analiza las distancias de la matriz de datos entre todos los pares de muestras. Para su construcción se usó el *software Past*®, a partir de la matriz del Anexo 1. Se eligió la distancia Bray-Curtis debido a que muestra las relaciones ecológicas entre las especies que componen las muestras y el método a través de un promedio de media aritmética no ponderada (UPGMA), el cual se define como el promedio de las distancias entre dos pares de objetos, asignando la misma importancia a ambas abundancias (Fig. 7).

4.2.6 Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)

El DCA permite calcular los puntajes de los taxa simultáneamente con el de la muestra, graficándolos sobre los mismos ejes y escalas permitiendo identificar fácilmente gradientes paleoecológicos (Hammer & Harper, 2006). Esto se debe a que el DCA produce unos puntajes tanto para las especies como para las muestras, indicando la posición relativa de las especies respecto a la forma en que varían con el tiempo (Hill & Gauch, 1980). Este análisis fue realizado en el *software Past* ® usando los datos del Anexo 1 (Fig. 8).

4.2.7 Morfometría

La morfometría se refiere a la medición de la forma y tamaño de los organismos o sus partes y el análisis de dichas medidas (Hammer & Harper, 2006). Se analizó la longitud y altura de las valvas de especímenes pertenecientes a la especie *Anadara zuliana* en todas las muestras excepto la 1, donde la especie está ausente. Para ello, se utilizó la prueba estadística t. Esta prueba permite ver si dos muestras son tomadas de poblaciones con medias iguales. Por tanto, se partió de una hipótesis nula que afirma que todas las muestras fueron tomadas de poblaciones con medias idénticas, contrario a una hipótesis alterna que plantea que las muestras fueron tomadas de poblaciones con medias diferentes (Tabla 7).

5. RESULTADOS

5.1 Paleoecología de los moluscos

Se identificaron un total de 47 géneros, 30 géneros de gasterópodos y 17 géneros de bivalvos (Anexo 1). Estos grupos taxonómicos tienen diferentes ecologías como lo representan las tablas 2 y 3.

BIVALVOS				
Género	Relación con el sustrato	Tipo de alimentación	Movilidad	Ambiente depositacional
<i>Anadara</i>	Epifaunal	Suspensívoro	Móvil y sedentario	Diversos fondos marinos, marginal marino
<i>Apiocardia</i>	Epifaunal	Suspensívoro	Móvil	Ambiente marino somero
<i>Arcinella</i>	Epifaunal	Suspensívoro	Inmóvil	Praderas submareales
<i>Chama</i>	Epifaunal	Suspensívoro	Inmóvil	Ambiente cercano a la costa, cementada en sustratos duros de aguas someras
<i>Chionopsis</i>	Infaunal sifonado	Suspensívoro	Móvil	Zonas intermareales someras
<i>Crassostrea</i>	Epifaunal	Suspensívoro	Inmóvil	Marino marginal
<i>Dallocardia</i>	Infaunal sifonado	Suspensívoro	Móvil	Submareal poco profundo
<i>Eucrassatella</i>	Semi infaunal	Suspensívoro	Móvil	Submareal poco profundo
<i>Glyptoactis</i>	Infaunal sin sifón	Suspensívoro	Móvil	Intermareal somero
<i>Hexacorbula</i>	Infaunal sifonado	Suspensívoro	Sedentario	Fondo de arena y grava, costa afuera.
<i>Lirophora</i>	Infaunal sifonado	Suspensívoro	Móvil	Zonas intermareales
<i>Macrocallista</i>	Infaunal sifonado	Suspensívoro	Móvil	Enterrada en fondos arenosos, intermareal somera
<i>Mytilus</i>	Epifaunal	Suspensívoro	Sedentario	Ambientes intermareales, submareal poco profundo
<i>Panchione</i>	Infaunal sifonado	Suspensívoro	Móvil	Intermareal somero
<i>Pitar</i>	Infaunal sifonado	Suspensívoro	Móvil	Ambientes costeros, sustratos arenosos
<i>Saccella</i>	Infaunal sifonado	Detritívoro	Móvil	Aguas profundas, fuera de la plataforma incluso batial
<i>Tucetona</i>	Epifaunal	Suspensívoro	Móvil	Zonas intermareales, en arena

Tabla 2. Hábitos de vida de los bivalvos registrados en las muestras con base en la información de Todd (2001) http://nmita.geology.uiowa.edu/database/bivalves/Bivalve_eco.html

GASTERÓPODOS

Género	Tipo de alimentación	Ambiente depositacional
<i>Antillophos</i>	Carnívoro depredador	Marino somero, costa afuera.
<i>Architectonica</i>	Carnívoro navegador	Marino somero, costa afuera.
<i>Bivetiella</i>	Carnívoro	Áreas litorales, fondos detríticos o fangosos
<i>Calotrophon</i>	Carnívoro depredador	Aguas someras, sobre fondos de arena gruesa
<i>Conus</i>	Carnívoro depredador	Sublitoral a profundo, arena o rocas.
<i>Crassispira</i>	Carnívoro depredador	Aguas someras, bajo rocas y corales
<i>Crepidula</i>	Suspensívoro	Aguas someras, sobre sustratos suaves
<i>Crucibulum</i>	Suspensívoro	Aguas marinas someras
<i>Cruziturrícula</i>	Carnívoro depredador	Marino somero
<i>Cymatophos</i>	Carnívoro depredador	Intermareal a submareal
<i>Cymia</i>	Carnívoro depredador	Intermareal profundo
<i>Eupleura</i>	Carnívoro depredador	Intermareal profundo
<i>Glossalaux</i>	Carnívoro depredador	Marino somero, costa afuera
<i>Knefastia</i>	Carnívoro depredador	Marino somero
<i>Melongena</i>	Carnívoro depredador	Marino marginal, fondos arenosos y lodosos.
<i>Muracypraea</i>	Herbívoro, omnívoro	Aguas más profundas
<i>Naticarius</i>	Carnívoro depredador	Marino somero, costa afuera
<i>Oliva</i>	Carnívoro depredador	Marino somero, costa afuera
<i>Petalocochnus</i>	Suspensívoro	Marino somero
<i>Polinices</i>	Carnívoro depredador	Marino somero
<i>Polystira</i>	Carnívoro depredador	Marino somero, costa afuera.
<i>Terebra</i>	Carnívoro depredador	Aguas cálidas, marino marginal
<i>Polystira</i>	Carnívoro depredador	Marino somero, costa afuera.
<i>Siphonochelus</i>	Carnívoro depredador	Intermareal profundo
<i>Stigmalaux</i>	Carnívoro depredador	Marino somero, costa afuera
<i>Strioterebrum</i>	Carnívoro depredador	Aguas profundas
<i>Strombina</i>	Carnívoro depredador	Marino somero
<i>Turbinella</i>	Carnívoro depredador	Submareal poco profundo, sobre fondos de arena o lodo
<i>Turritella</i>	Suspensívoro	Ambiente marino somero, sublitoral
<i>Vokesimurex</i>	Carnívoro	Aguas poco profundas, sustratos arenosos y fangosos

Tabla 3. Hábitos de vida de los gasterópodos registrados en las muestras con base en la información de Todd (2001) http://nmita.geology.uiowa.edu/database/mollusc/Gastropod_diet.html

Debido a sus asociaciones con un sustrato particular limitados por condiciones de profundidad, salinidad y oxigenación los bivalvos y gasterópodos son importantes en análisis paleoambientales (Doyle, 1996). En términos de alimentación, las muestras de bivalvos están representadas en un 95% por suspensívoros y solo un 5% son detritívoros. En el caso de los gasterópodos 84% de los géneros tienen un modo de vida carnívoro, 13% son suspensívoros y solo un 3% refleja herbívoros. Con relación al modo de vida, los bivalvos están representados en un 58% por organismos infaunales y en un 42% por epifaunales, en términos de movilidad el 70% de los mismos son no sésiles.

Estos datos fueron expresados en un diagrama ternario que determina la distribución de los organismos en relación a ambientes marinos someros (Scott, 1978). De acuerdo con los datos obtenidos en las muestras utilizadas en este estudio, las asociaciones faunísticas de malacofauna muestran una tendencia hacia ambientes de bancos de ostras, cercanos a la costa y de plataforma interna (Fig.3).

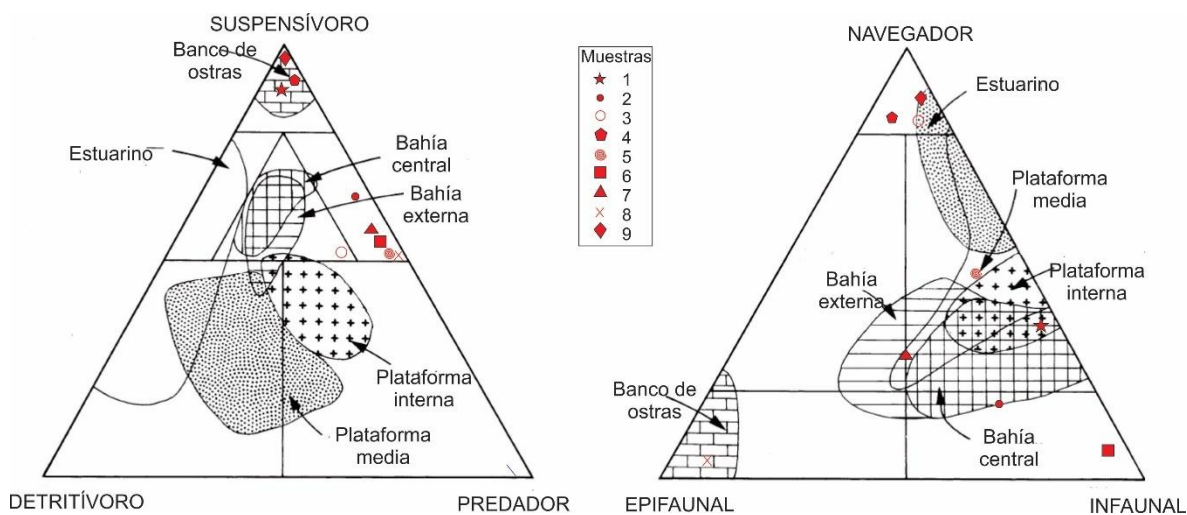


Figura 3. Estructura trófica de las muestras para ambientes marinos del Cenozoico ubicadas en la CC. Modificado de Scott (1978)

Adicional a este análisis, se calculó la zona bentónica media (ZBM), según la clasificación propuesta por Hendy et al. (2015). El cálculo realizado para cada una de las muestras indica una media de 3 (Tabla 4), lo que indica que todas las muestras son preferencialmente de ambientes cercanos a la costa, con una profundidad menor a los 15m. Más del 50% de los géneros indican ambientes marinos someros y podrían estar asociados a condiciones estuarinas.

	Muestras								
	Jimol			Castilletes					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Zona bentónica media	3,14	3,36	3,14	3,00	3,19	3,54	3,04	3,21	3,21

Tabla 4. Zona bentónica media calculada para cada una de las muestras, arrojando un promedio de 3, ambiente cercano a la costa (5-15m).

5.2 Análisis de diversidad

5.2.1 Curva de rarefacción, riqueza e índices de diversidad

De las 9 muestras analizadas, 3 pertenecen a la Formación Jimol y 6 a la Formación Castilletes (Tabla 1, Figs.1 y 2), se recobraron un total de 1500 especímenes, 622 bivalvos y 878 gasterópodos, donde se identificaron un total de 83 géneros y 95 especies (Anexo 1). El género más predominante de los bivalvos (presente en el 90% de las muestras) es *Anadara*, otros géneros que se destacan por su presencia en más del 50% de las muestras son los bivalvos *Apiocardia* y *Macrocallista* y los gasterópodos *Conus*, *Cymatophos*, *Oliva*, *Polystira* y *Turritella*. Se determinó la riqueza (S) con base en la curva de rarefacción (Fig. 4), número de especímenes, dominancia (D) y equidad, aparte de esto se calcularon los índices de diversidad de Shannon y Simpson para estas especies (Tabla 5).

La curva de acumulación de especies indica que la muestra 7 es la más diversa y le siguen las muestras 5, 8, 3, 2, 9, 1, 6 y 4 respectivamente (Fig. 4). Se esperaría encontrar para la Formación Jimol al menos 7 especies en un muestreo aleatorio y para la Formación Castilletes 3 especies. La diversidad de la muestra 7 es consistente con la equidad calculada, contrario a la muestra 4 que es la menos diversa debido a la alta dominancia que posee (Tabla 5).

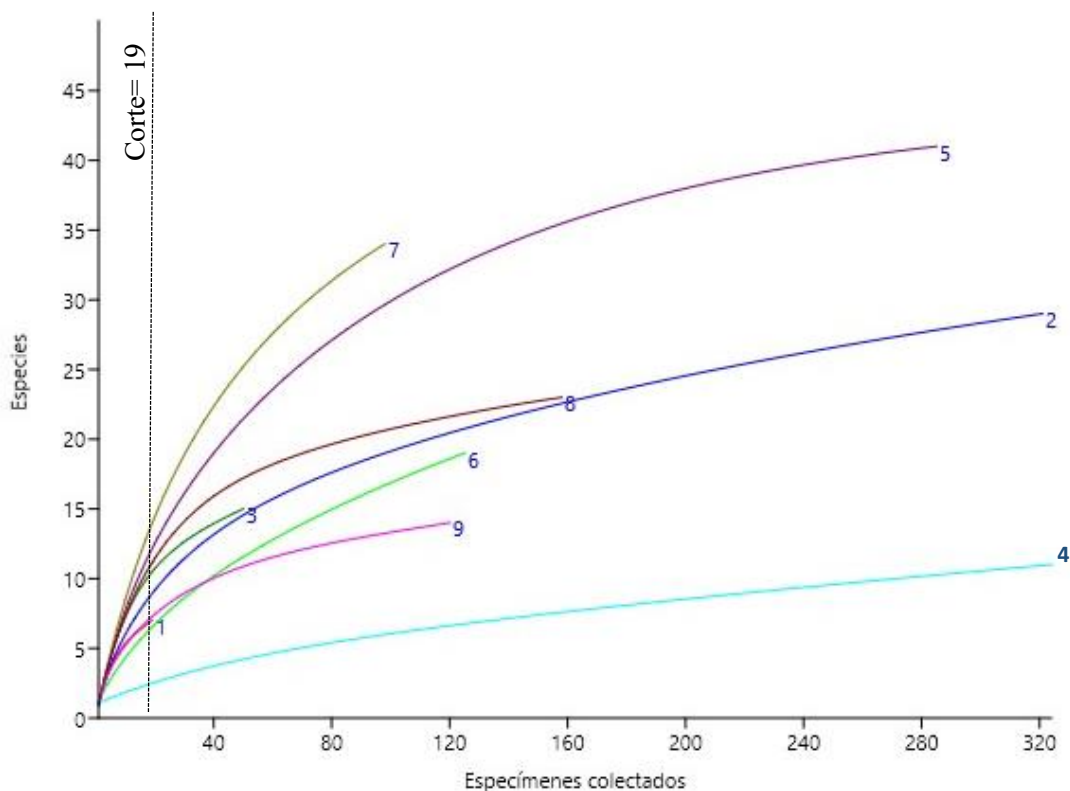


Figura 4. Curva de acumulación de especies a lo largo de las muestras 1 a 9.

	Muestras								
	Jimol			Castilletes					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Riqueza_S	7	29	15	11	41	19	34	23	14
S_Rarefacción	7	9	11	3	13	7	15	12	8
Nº de especímenes	19	321	50	324	285	125	98	158	120
Dominancia_D	0,20	0,18	0,09	0,83	0,07	0,40	0,05	0,09	0,21
Simpson 1_D	0,80	0,82	0,91	0,17	0,93	0,60	0,95	0,91	0,79
Shannon_H	1,73	2,36	2,50	0,47	3,10	1,62	3,24	2,74	1,96
Equidad	0,81	0,36	0,81	0,15	0,54	0,27	0,75	0,67	0,51

Tabla 5. Valores de riqueza, número de especímenes, dominancia e índices de diversidad calculados para cada una de las muestras.

Los resultados muestran que hay variaciones en la diversidad a nivel estratigráfico, con un aumento progresivo hacia los estratos más jóvenes de la Formación Castilletes (Fig.5). Las muestras con mayor riqueza son 7 y 5 (15 y 13 especies respectivamente), son equiparables con el índice de Shannon, pues al tener valores mayores a 3 indican que estas muestras son más diversas respecto a las otras. La muestra 8 también está cerca de este rango de valores, seguida a su vez de la muestra 3, lo que podría indicar un aumento en la diversidad de la Formación Castilletes respecto a la Formación Jimol.

Por otro lado, la dominancia es alta en la muestra 4 con un valor de 0,83 lo cual es proporcional a la cantidad de especímenes del género *Crucibulum* allí presente. La siguiente muestra más dominante corresponde al número 6, donde hay una cantidad alta del género *Panchione* (Tabla 5, Anexo 1).

En contraste, el índice de Simpson exhibe unos valores relativamente cercanos entre sí, lo que los hace relativamente constantes a lo largo de la columna estratigráfica, excepto en el caso de las muestras 4 donde la diversidad decrece considerablemente debido a la dominancia que posee (Fig.5, Tabla 5).

En términos de equidad, las muestras más equitativas son 1, 3, 5, 7 y 8, presentando a su vez valores bajos de dominancia, lo cual indica una mejor distribución de las especies dentro de estas, a diferencia de las muestras 2, 4 y 6 que se intercalan estratigráficamente y son menos equitativas debido a las dominancias de los géneros *Macrocallista*, *Crucibulum* y *Panchione* respectivamente (Tabla 5).

En general, las muestras más diversas son las 7 y 5 pertenecientes a la Formación Castilletes, dado que presentan valores altos de riqueza (15 y 13), a medida que esta aumenta, mayor diversidad se halla en una muestra.

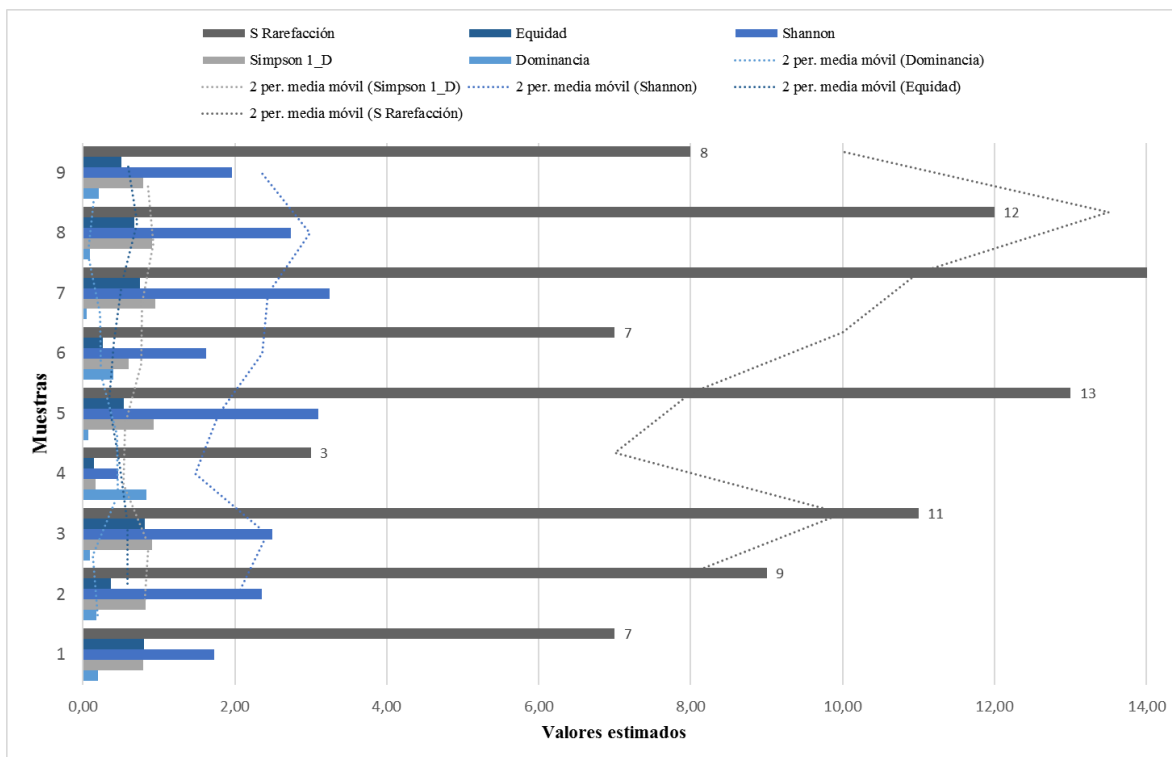


Figura 5. Distribución de los índices de Shannon y Simpson, riqueza según la curva de rarefacción, así como la equidad y dominancia de las especies a lo largo de las muestras 1 a 9.

5.2.2 Curva rango-abundancia

Este análisis fue discriminado entre bivalvos y gasterópodos con el fin de observar las variaciones a nivel de clase (Fig. 6 y 7).

Para los bivalvos se observan variaciones en la pendiente (entre -0,98 y -2.65) a lo largo de las muestras, podrían indicar un patrón en la distribución ya que las muestras 1, 3, 5, 7, 9 presentan las pendientes más suavizadas, mientras que las de las muestras 2, 4, 6 y 8 se encuentran más inclinadas, estas muestras se encuentran intercaladas entre sí a nivel estratigráfico. Las muestras 2, 4 y 6 indican menos diversidad por la distribución de su curva, probablemente asociado a la dominancia de los géneros *Macrocallista*, *Crucibulum* y *Panchione*. A parte de estas, las curvas restantes se homogenizan gradualmente (Fig. 6).

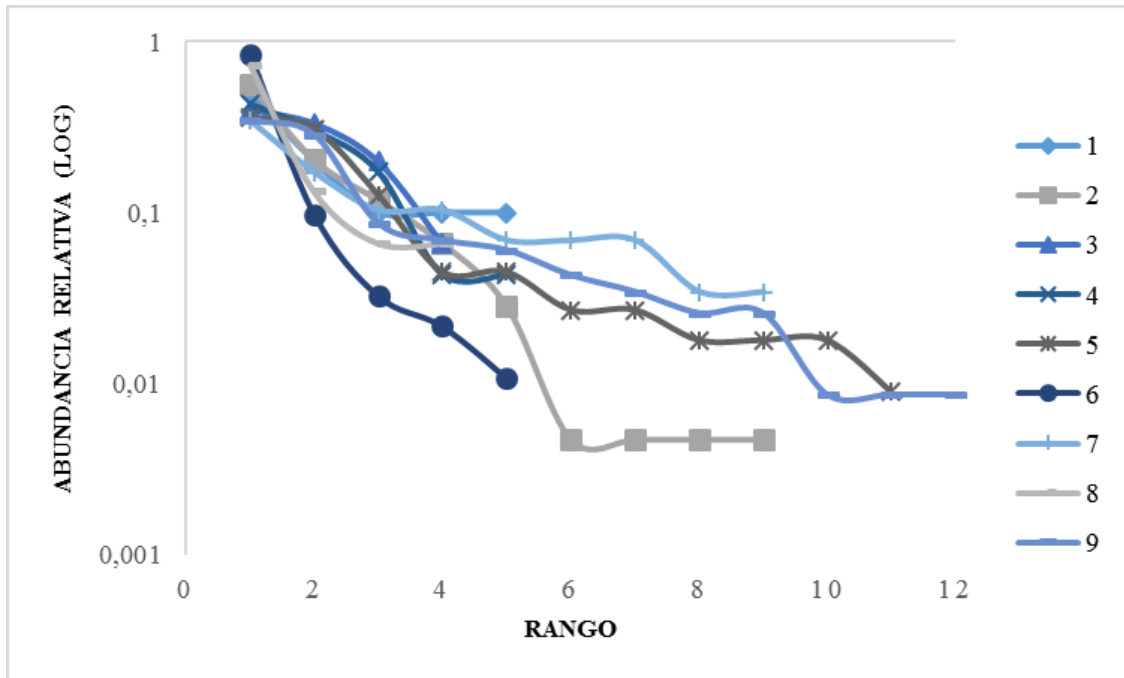


Figura 6. Curva rango-abundancia que muestra la distribución de los bivalvos en las 9 muestras.

En el caso de los gasterópodos, las curvas de las muestras 1, 2 y 3 correspondientes a la Formación Jimol son relativamente homogéneas en su expresión, a partir de la muestra 4 y hasta las 7 las curvas son más pronunciadas, lo que indicaría menor equidad y, por tanto, reducción en la diversidad. Las muestras 8 y 9, se suavizan gradualmente y exhiben un patrón de distribución similar (Fig. 7)

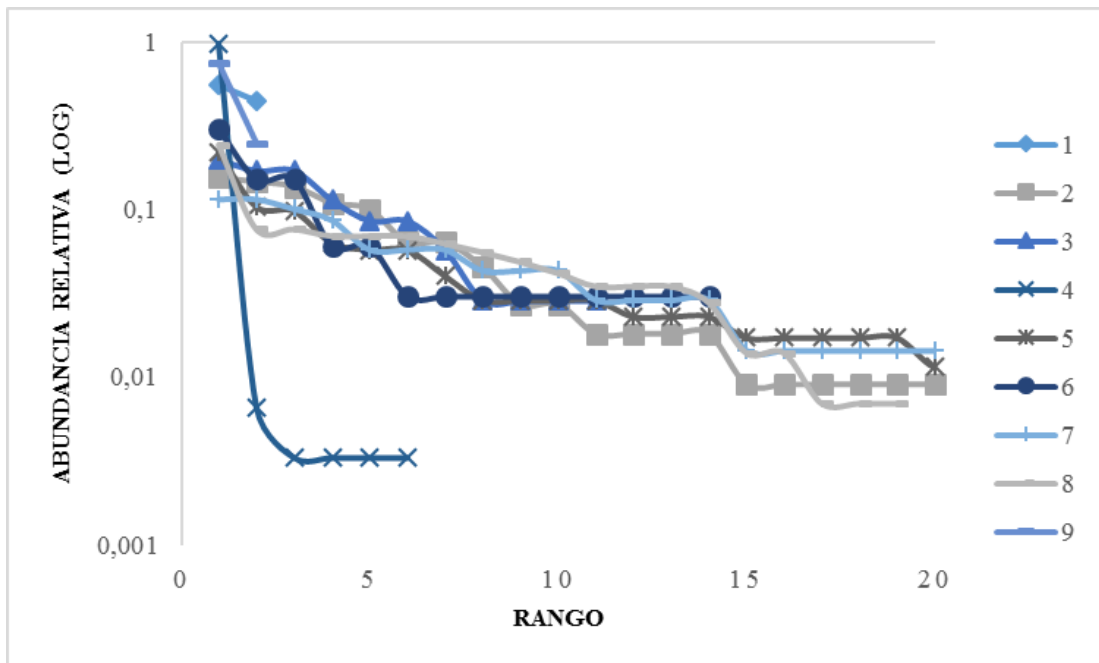


Figura 7. Curva rango-abundancia que muestra la distribución de los gasterópodos en las 9 muestras.

5.2.3 Análisis clúster

Las 95 especies determinadas en las 9 localidades con base en el contenido faunístico, se pueden distinguir en dos grandes grupos. El primero de ellos (grupo I), contiene las muestras 1 y 2 pertenecientes a la Formación Jimol y la muestra 9 de la Formación Castilletes. Este grupo podría estar asociado a biofacies *Turritella* que se distingue por *Turritella cocoditana*, *Turritella matucarana*, *Anadara*, *Melongena*, *Dallocardia*, *Potamides*, *Panchione* y *Conus Talis*. Esta biofacies refleja, además, un ambiente depositacional totalmente marino y cercano a la costa (Hendy et al., 2015).

El grupo II está compuesto de las muestras 3, 4, 5, 6, 7 y 8 pertenecientes a la Formación Castilletes. Estas reflejan la biofacies determinada como *Panchione-Anadara*, caracterizada por la presencia de las especies *Anadara zuliana*, *Crassostrea*, *Panchione*, *Potamides* y *Turritella matucarana*; se encuentra en las Formaciones Jimol y Castilletes (Hendy et al., 2015). Además, esta biofacies comprende una gama de condiciones de salinidad reducida a marinas, ya que varía entre ambientes depositacionales estuarinos y cercanos a la costa. La muestra 4 podría estar más distanciada debido a la dominancia de *Crucibulum* en su registro (Fig.8).

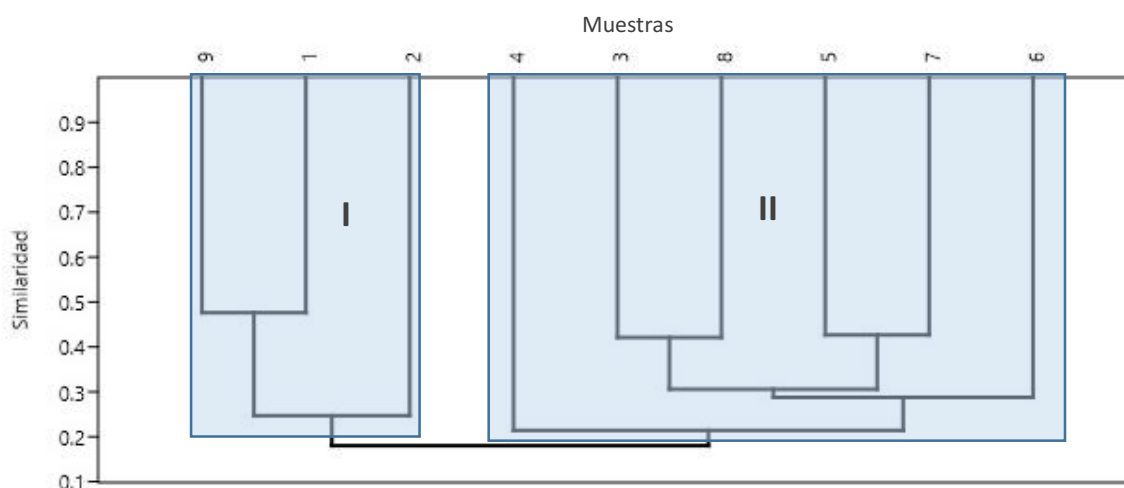


Figura 8. Análisis clúster q-modo para las muestras 1 a 9.

5.2.4 Análisis de correspondencia sin tendencia

Este análisis sobre las muestras evidencia que los taxa de ambas formaciones están relacionada entre sí, ya que los datos son distribuidos dentro de una elipse de confianza del 95%. Además, es posible distinguir las muestras en dos grupos con base en la correlación lineal que presentan, uno de ellos contiene las muestras 1, 3, 5, 6, 7 y 8, el otro grupo representado por las muestras 2, 4 y 9. Este esquema presenta gran correspondencia con el análisis clúster, puesto que las mismas asociaciones han sido agrupadas representando probablemente las mismas biofacies y, por tanto, están determinadas por gradientes ecológicos (Fig.9).

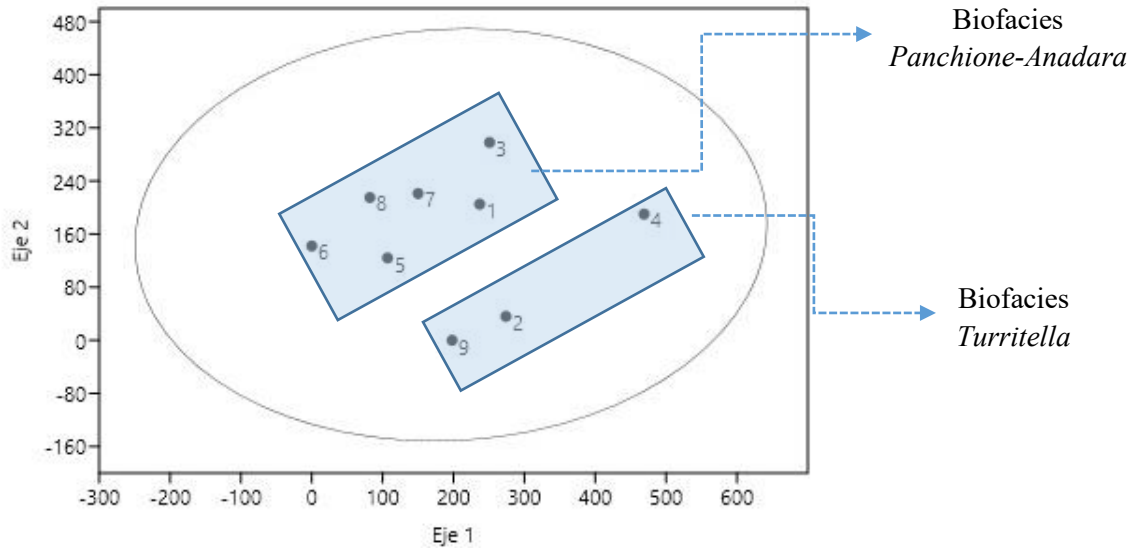


Figura 9. Análisis de correspondencia sin tendencia para las muestras objeto de estudio.

5.2.5 Morfometría de la especie *Anadara zuliana*

En total se midió la longitud y altura (Fig.10) de 95 especímenes de 8 muestras, con una longitud promedio de 10,81mm y una altura promedio de 13,37mm (Tabla 6). Los puntos fueron graficados en un diagrama XY, adicional a esto, se generó un intervalo de confianza del 95% (Fig. 11), la elipse indica una varianza igual en X y Y, mostrando una covarianza fuertemente positiva (Hammer & Harper, 2006), es decir, que ambas variables son proporcionales. Solo 4 especímenes se encuentran por fuera de esta correlación.

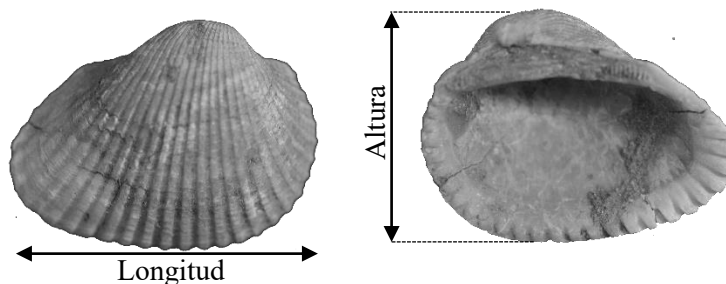


Figura 10. Medidas de longitud y altura registradas en las valvas de la especie *Anadara zuliana*.

Para entender estas variaciones, los datos fueron filtrados por una línea de regresión de mínimos cuadrados (MCO) ($r^2 = 0,74$, $p < 0,001$) La pendiente de la línea es $a = 0,89$, la cual es significativamente diferente de 1 con $p < 0,001$. Por lo que se tendría alometría positiva estadísticamente significativa, indicando cambios en la proporción entre las poblaciones (Fig.11).

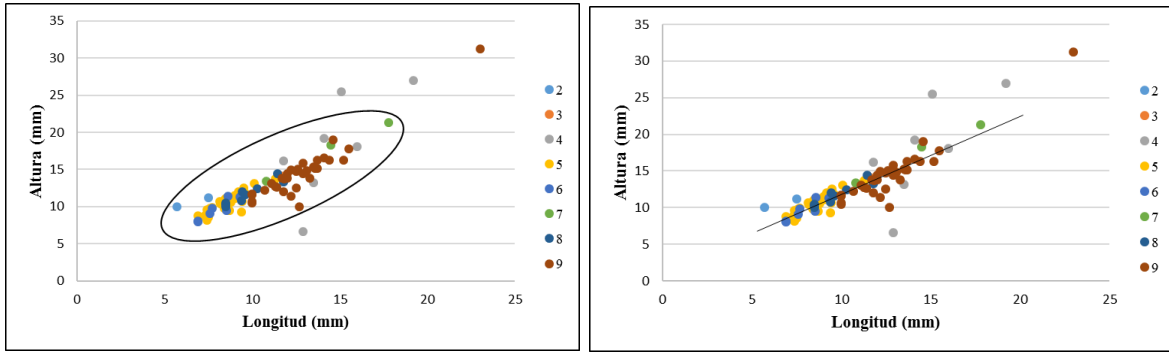


Figura 11. Expresión gráfica de las medidas obtenidas, a la izquierda datos con una elipse de correlación del 95%, a la derecha correlación lineal por MCO.

La prueba t realizada arrojó valores p tanto inferiores, como superiores a 0,05 mostrando similitudes en las poblaciones de *Anadara zuliana* entre las muestras 3, 4, 6, 7 y 9 contrario a las relaciones entre las muestras 2, 5 y 8 (Tabla 6).

		T- test (Valor P)			
Muestras		Longitud	Altura	Diferente	Similar
2	3	0,03	0,03		
2	4	$3,31 \times 10^{-3}$	0,20		
2	5	0,02	0,99		
2	6	0,13	0,37		
2	7	0,06	0,10		
2	8	0,01	0,28		
2	9	$8,62 \times 10^{-4}$	0,15		
3	4	0,13	0,48		
3	5	$8,70 \times 10^{-4}$	$4,51 \times 10^{-3}$		
3	6	$9,97 \times 10^{-4}$	$2,89 \times 10^{-3}$		
3	7	0,37	0,32		
3	8	0,12	0,07		
3	9	0,48	0,87		
4	5	$3,88 \times 10^{-13}$	$1,41 \times 10^{-6}$		
4	6	$1,79 \times 10^{-5}$	0,01		
4	7	0,88	0,95		
4	8	$1,15 \times 10^{-4}$	0,02		
4	9	0,06	0,07		
5	6	0,15	0,13		
5	7	$1,27 \times 10^{-8}$	$2,75 \times 10^{-8}$		
5	8	$7,74 \times 10^{-4}$	0,01		
5	9	$1,47 \times 10^{-13}$	$2,41 \times 10^{-7}$		
6	7	$1,27 \times 10^{-3}$	$9,84 \times 10^{-4}$		
6	8	$3,92 \times 10^{-3}$	0,01		
6	9	$4,49 \times 10^{-6}$	$1,33 \times 10^{-3}$		
7	8	$4,95 \times 10^{-3}$	$1,90 \times 10^{-3}$		

7	9	0,29	0,17
8	9	$7,14 \times 10^{-4}$	0,03

Tabla 6. Valor P determinado para cada una de las medidas de longitud y altura en las muestras. Además, se señala si las asociaciones son similares o diferentes, teniendo en cuenta que $p > 0,05$.

Estas relaciones permiten evidenciar la significancia que hay entre las diferentes muestras, la muestra 2 es significativamente distinta respecto a la muestra 3, lo que marcaría una primera población. Al contrario, las muestras 3 y 4 y las muestras 5 y 6, las cuales son similares. Las muestras 7, 8 y 9 son significativamente diferentes (Tabla 6).

Estas relaciones y el tamaño de los especímenes de *Anadara zuliana* a lo largo de las Formaciones Jimol y Castilletes permiten asociar los datos en 6 poblaciones agrupadas por su tamaño y posición estratigráfica. La primera población está representada por la muestra 2, la segunda población por las muestras 3 y 4, seguido de la tercera población correspondiente a las muestras 5 y 6, la cuarta población consta de la muestra 7, la quinta población de la muestra 8 y finalmente, una sexta población determinada por la muestra 9 (Tabla 7).

Muestras	Promedio		Poblaciones
	Altura(mm)	Longitud(mm)	
9	12,79	14,52	P6
8	9,93	11,87	P5
7	14,37	17,67	P4
6	7,94	9,59	P3
5	8,63	10,61	
4	14,66	17,97	P2
3	11,60	14,10	
2	6,60	10,60	P1
Media	10,81	13,37	

Tabla 7. Promedio de las medidas de altura y longitud para cada una de las muestras en mm. Las muestras se encuentran en orden estratigráfico.

Los cambios en la proporción de los especímenes muestran que los tamaños de las valvas más pequeños se concentran en las muestras 2, 3, 5 y 8 mientras que las valvas de mayor tamaño se encuentran en las muestras 4, 6, 7 y 9, esto muestra un crecimiento no constante a través del tiempo (Burdigaliano-Langiniano). En particular, las poblaciones P2, P4 y P6 contienen organismos que dado su tamaño están por fuera del promedio de las medidas (Tabla 7).

6. DISCUSIÓN

6.1 Cambios paleoecológicos

Los análisis ambientales (i.e registro paleoecológico, diagrama de Scott (1978), zona bentónica media, análisis biofaciales) indican cambios en los ambientes depositacionales que van desde la plataforma interna somera (15-50m) y ambiente cercano a la costa (5-15m), asociados a bancos de ostras y estuarios. Los diagramas de Scott (1978) permitieron identificar que la Formación Jimol, se depositó en ambientes de bahía central (muestras 1 y 2) y estuarios (muestra 3). La Formación Castilletes, por su parte, se depositó en ambientes cercanos a la costa y bancos de ostras (Fig. 12). Los bancos de ostras son abundantes en ambientes marinos y se encuentran en condiciones cercanas a la costa (*nearshore*) e intermareales, el influjo de agua dulce también favorece su desarrollo (Chambers, 1841). Además, los biohermas puede desarrollarse porque la Formación Castilletes, que se encuentra en condiciones intermareales, se depositó en canales submareales a través de una bahía protegida o lagoon (Hendy et al., 2015), lo que generaría mayor acumulación de estos.

De igual forma, en la transición de la Formación Jimol a Castilletes hay un cambio biofacial de la biofacies *Turritella* a la biofacies *Anadara-Panchione*, estas biofacies descritas por Hendy et al. (2015), se caracterizan por cambios entre los ambientes de plataforma interna y cercanos a la costa mencionados, además, indican cambios en la salinidad.

En la figura 12 se encuentra una comparación entre la curva paleobatimétrica inferida a partir de los diagramas ternarios de Scott (1978) (Fig.3), las biofacies determinadas y la reconstrucción paleobatimétrica realizada por Hendy et al. (2015). Además de variaciones en el índice de diversidad de Shannon y riqueza en las muestras a través del tiempo geológico. Allí se refleja que los ambientes inferidos a través de los diagramas ternarios son correlacionables con los ambientes que presenta Hendy et al. (2015) a través de la curva paleobatimétrica obtenida y están marcados por ambientes de plataforma interna, cercanos a la costa (estuarios, bancos de ostras, bahía central y estuarinos). Las muestras son, por tanto, representativas y reflejan potencialmente las condiciones de CC, representadas por cambios relativos del nivel del mar, mostrando una gama diversa de ambientes depositacionales para la Formación Castilletes (Hendy et al., 2015).

La diversidad se ve reducida en algunos tramos de la sección, a partir de la muestra 3 se reflejan factores limitantes de la diversidad como inestabilidad ambiental dada por las variaciones frecuentes en los niveles paleobatimétricos y cambios biofaciales entre las Formaciones, reflejando cambios entre las biofacies de *Turritella* (muestras 2, 4 y 9) y *Panchione-Anadara* (muestras 1, 3, 5, 6, 7 y 8), que varían entre ambientes marinos a cercanos a la costa y estuarinos, además, presentan cambios en la salinidad (reducida a totalmente marina) (Hendy et al., 2015) (Fig.12).

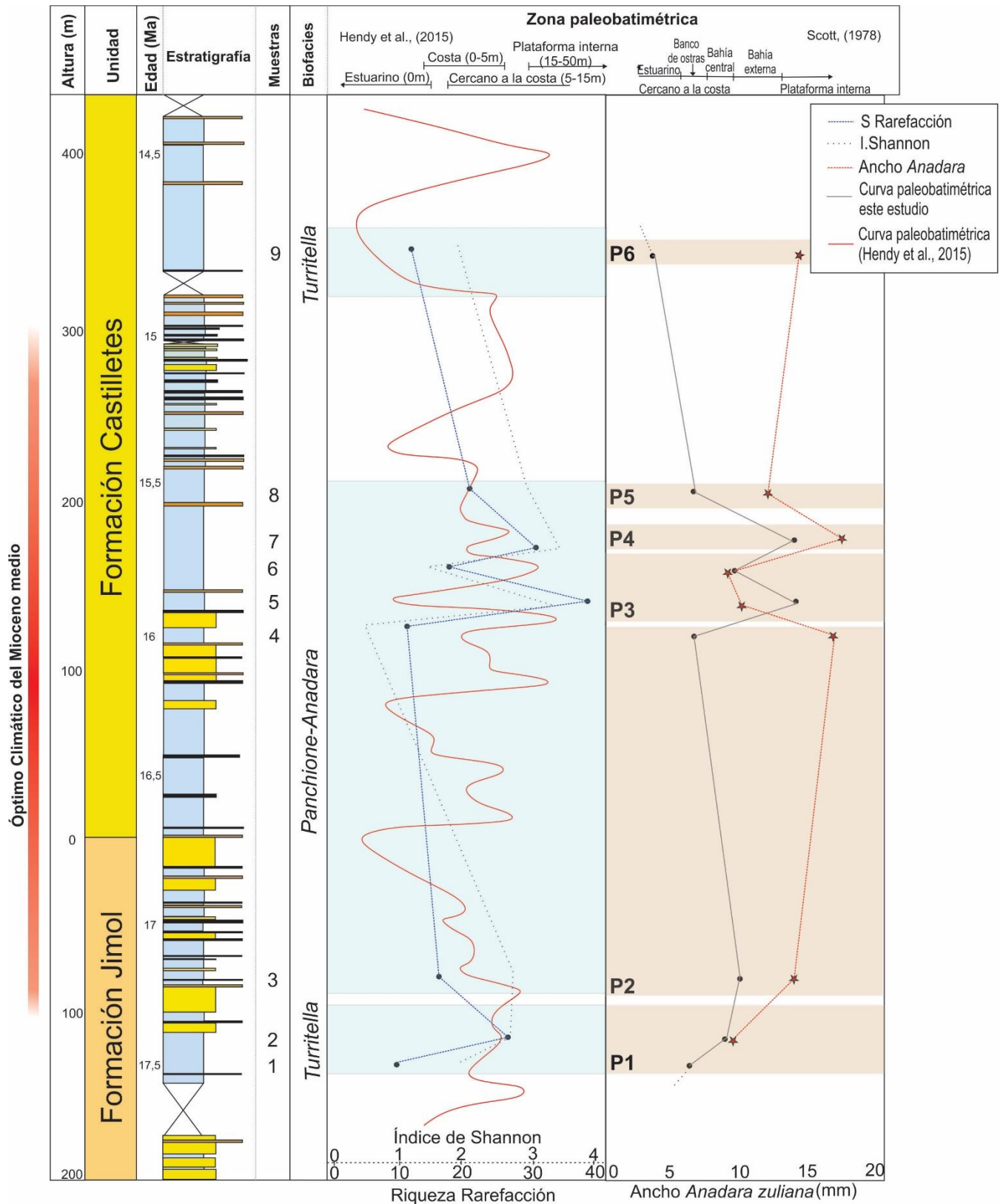


Figura 12. Comparación entre las curvas generadas a partir de datos de diversidad (media móvil del índice de Shannon y la riqueza según análisis de rarefacción), inferencias ambientales y morfometría. Modificado de Hendy et al., (2015)

En general, los ambientes están asociados y presentan cambios que reflejan las oscilaciones del nivel relativo del mar, mostrando tendencias de profundización y somerización en CC. Las muestras 1, 2 y 3 de la Formación Jimol presentan fluctuaciones poco pronunciadas lo que permite que el ambiente se mantenga constante, al igual que el gradiente de diversidad sea constante, el cual varía gradualmente hacia la muestra 3 probablemente por las asociaciones que trae consigo el cambio biofacial (biofacies *Turritella* a *Panchione-Anadara*). Las muestras 4, 5 y 6 están asociadas a fluctuaciones más abruptas y frecuentes, indicando ambientes que van desde la plataforma interna hasta estuarinos, en este sentido, los índices muestran variaciones notables en la diversidad (representada por la riqueza de especies). Las muestras 7 y 8 reflejan variaciones en la diversidad menos extremas, debido a que las oscilaciones son más cortas, mientras que la muestra 9 presenta una oscilación más amplia dada por la somerización de los ambientes (asociada a estuarios), este cambio muestra una reducción moderada en la diversidad de las especies, asociado además a la biofacies *Turritella* nuevamente (Fig 12).

Las asociaciones faunísticas entre las muestras, demuestran en igual medida las variaciones ambientales y las oscilaciones del nivel del mar, ya que en estas se encuentran especies relacionadas a ambientes marinos someros, intermareales y de plataforma interna (<50m). Por su parte, la diversidad está asociada a las interacciones tróficas entre estas asociaciones, Benton & Harper (2009) definen cinco grupos tróficos: producción primaria, herbívoros, detritívoros, suspensívoros y carnívoros. Los organismos de las Formaciones Jimol y Castilletes están determinados por dos niveles principalmente: organismos suspensívoros (epifaunales e infaunales) y organismos carnívoros depredadores, los cuales son consumidores terciarios. Por lo que es de esperarse que los bivalvos representen parte de la dieta de los gasterópodos, esto puede evidenciarse en las perforaciones que poseen conchas de géneros como *Anadara* y *Tucetona*, los cuales están sujetos a movimientos de zonas intermareales y podrían ser susceptibles a la predación (Fig.13).

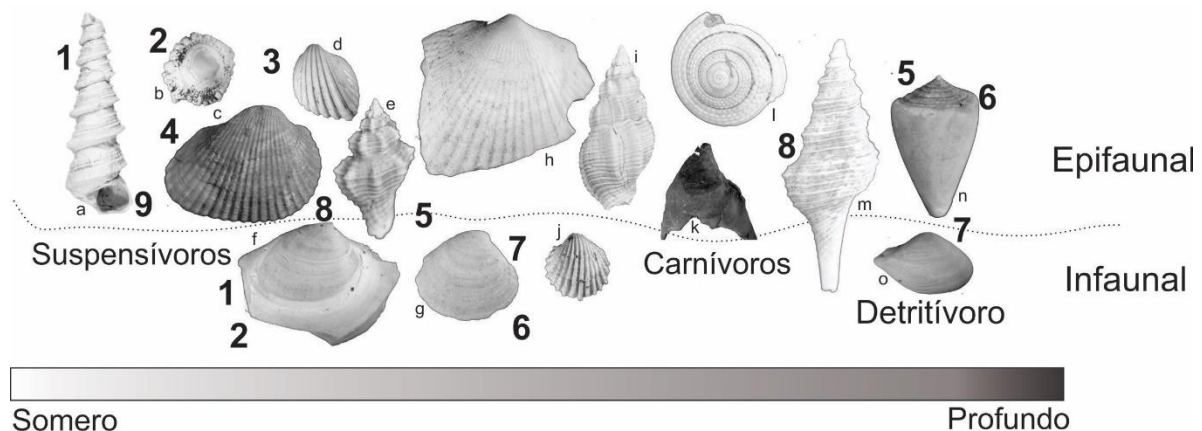


Figura 13. Interpretación esquemática sobre los cambios ambientales en las muestras con base en algunos géneros representativos a. *Turritella*, b. *Crucibulum*, c. *Anadara*, d. *Apiocardia*, e. *Calotrophon*, f. *Macrocallista*, g. *Panchione*, h. *Tucetona*, i. *Cymatophos*, j. *Dallocardia*, k. *Mytilus*, l. *Architectonica*, m. *Polystira*, n. *Conus*, o. *Saccella*. *Las profundidades fluctúan entre 5-50m.

Estas relaciones tróficas varían en función a los gradientes ecológicos, Scott (1978) menciona que los ambientes cercanos a la costa están bajo cambios hidrográficos, químicos y físicos

que a menudo son impredecibles, sin embargo, la biota se adapta a la heterogeneidad e inestabilidad de dichas condiciones. En este sentido, las muestras 2, 4 y 6 que poseen una alta dominancia de los géneros *Macrocallista*, *Crucibulum* y *Panchione*, pueden indicar la capacidad de adaptación de estos organismos a condiciones ambientales fluctuantes respecto a otros géneros (Fig.13).

Dado que las Formaciones Jimol y Castilletes fueron depositadas durante el intervalo del Óptimo Climático del Mioceno medio (~17 a ~15Ma), el último evento de mayor calentamiento durante el Cenozoico (Moreno et al., 2015; Hendy et al., 2015; Zachos, 2001), el conjunto de muestras y las medidas paleoecológicas determinadas en este estudio, podrían ayudar en la comprensión de la relación entre temperatura y malacofaunas. Es evidente que, dentro de este rango temporal, la diversidad alcanza los picos máximos (muestras 5 y 7), pero también se encuentran picos bajos (muestra 4), lo que indica que otros factores como cambios de biofacies y condiciones ambientales impuestas por cambios en el nivel base, son determinantes en la relación de la malacofauna con otros factores limitantes.

6.1.2 Comparación entre Formaciones del Mioceno

La malacofauna de las Formaciones Jimol y Castilletes es similar a otras unidades del Mioceno distribuidas a lo largo del Caribe compartiendo especies con las Formaciones Cantaure (44 y 51), Gatún (24 y 30), La Rosa (8 y8), Baitoa (6 y 8 respectivamente). Esto indica que la Formaciones más parecidas son Cantaure y Gatún (Hendy et al., 2015) (Fig.14).

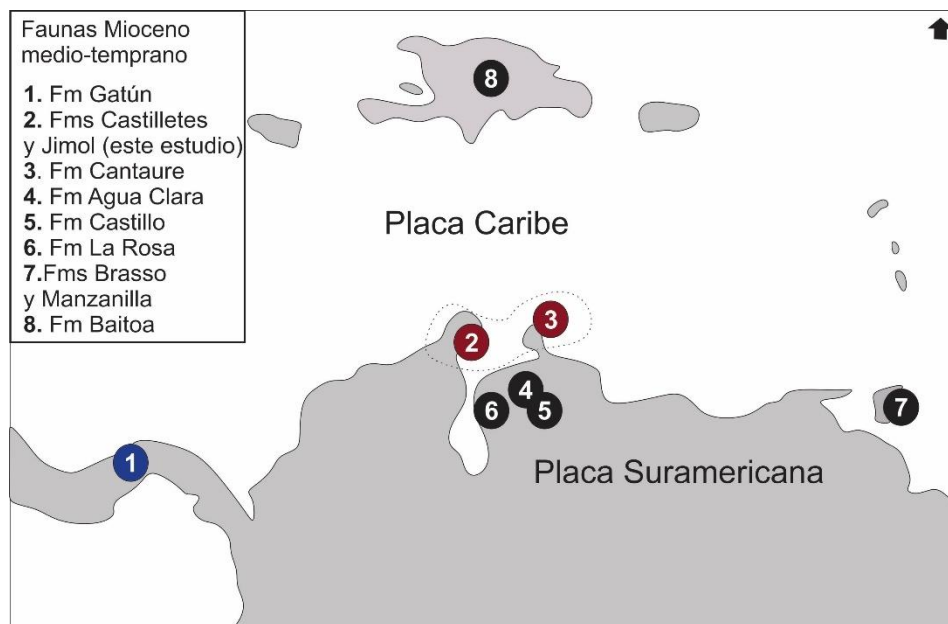


Figura 14. Ubicación de localidades de malacofauna del Mioceno medio en el Caribe sur. Las Formaciones en rojo indican mayor asociación, la formación en azul también fue comparada. Modificado de Hendy et al. (2015).

Con base en los datos obtenidos en este estudio y las listas de malacofauna reportadas por Hendy et al. (2015) para las Formaciones Jimol y Castilletes, Jung (1965) y Landuau et al. (2016) para la Formación Cantuare y Hendy (2013) para la Formación Gatún se realizó un

análisis clúster (a partir de la ausencia y presencia de datos) para comparar las Formaciones Castilletes y Jimol con la Formación Cantaure en Venezuela y la Formación Gatún en Panamá (Fig. 15). La comparación fue realizada evidencia, como ya lo había mencionado Hendy et al. (2015), que la formación con la que más comparten las unidades de la Guajira, es la Formación Cantaure en Venezuela. Además, los ambientes de estas están estrechamente asociados debido a que están relacionados a ambientes tropicales de aguas someras neríticas con con proximidad a la costa (deducido por las biofacies determinadas en este trabajo y por el estudio de Jung (1965) en Venezuela).

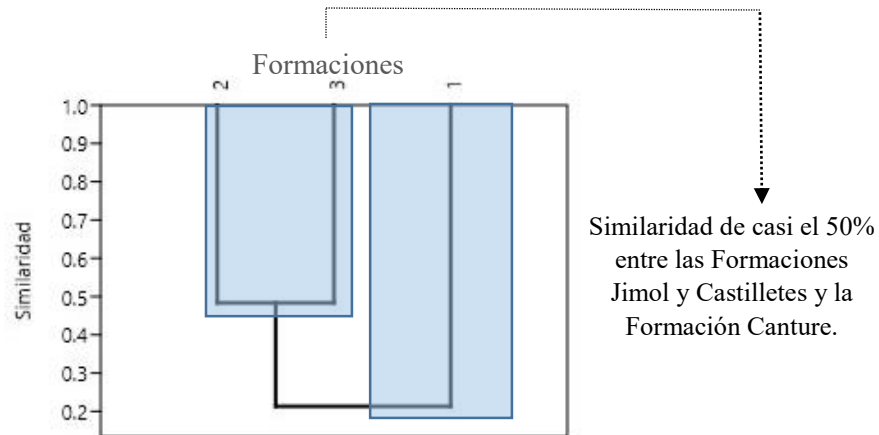


Figura 15. Análisis clúster para las Formaciones Gatún (1), Cantaure (2), Jimol y Castilletes (3).

Esto puede indicar a su vez, la presencia de provincias paleobiogeográficas, dada la cercanía entre ambas formaciones a nivel geográfico (Fig. 14). Aparte, estas unidades podrían haber sido muy similares a las condiciones actuales. Actualmente, la provincia colombo-venezolana está definida con base en la asociación de moluscos abarcando el área indicada (línea punteada en la Fig. 14), desde la desembocadura del río Magdalena hasta las costas centrales de Venezuela y posee gran cantidad de bivalvos endémicos (Díaz & Puyana, 1994). Adicionalmente, Díaz & Puyana (1994) mencionan que la existencia de estas fronteras faunísticas depende de la ocurrencia de aguas frías de surgencia (Andrade & Barton, 2005), aportando mayor cantidad de nutrientes. Evidencias micropaleontológicas (Delgado, tesis MSc., 2015) y análisis de nutrientes (Hall y Cediell, 1971), muestran que la Formación Jimol contiene un registro que indica surgencia oceánica. Por lo tanto, estas asociaciones entre formaciones cercanas al mar Caribe pueden demostrar aparte de su diversidad notable, que la fauna presente en estas formaciones ha reaccionado similarmente ante situaciones geológicas y biológicas de gran escala (i.e glaciaciones, cierre del istmo de Panamá).

6.2 Cambios poblacionales

Debido a que la especie *Anadara zuliana* se encuentra presente a lo largo del Burdigaliano-Langiniano y está bajo condiciones climáticas cálidas, favorecidas por el Óptimo Climático del Mioceno medio (Moreno et al., 2015; Hendy et al., 2015; Zachos, 2001) (Fig. 12), se esperaría que el tamaño de esta especie a lo largo de este intervalo de tiempo se viera afectada

ya que los moluscos aumentan durante intervalos de tiempo más cálido debido a sus tasas de metabolismo más altas (Vermeij, 1978). Sin embargo, estos cambios esperados no es lo que demuestran las variaciones de tamaño reportados en este estudio (Tablas 6 y 7 y Figura 12).

Al comparar las poblaciones P1 y P2 que componen la transición entre las Formaciones Jimol y Castilletes se ve que P2 es mayor en tamaño con respecto a P1. P2 es mayor con respecto a P3. P3 es menor con respecto a P4. P4 es mayor con respecto a P4 y finalmente P5 es menor con respecto a P6 (Fig. 12).

Cuando se compara esto respecto a los cambios en el nivel base y distribución de biofacies se ve que P2 representa un cambio biofacial respecto a P1 (de biofacies *Turritella* a *Panchione-Anadara*), los ambientes presentan una mayor asociación a ambientes estuarinos y de bancos de ostras, lo que podría indicar un aumento en el tamaño dada la reducción de salinidad, tal y como lo plantea Hendy et al. (2015) para esta biofacie. La reducción en tamaño de P3 respecto a P2 puede verse favorecida por cambios frecuentes en las oscilaciones del nivel relativo del mar, fluctuando entre ambientes de bahía central y plataforma externa, lo que modificaría también, los niveles de salinidad. P3 respecto a P4, muestra que está afectada por oscilaciones, que no sobrepasan límites ambientales cercanos a la costa. P4 respecto a P5, indica una rápida somerización del nivel base y finalmente P6 en relación a P5, expresa mejor la somerización en los ambientes y hay un cambio, nuevamente hacia la biofacie *Turritella* (Fig.12).

Ante esto, posiblemente son los factores como oscilaciones del nivel base, salinidad, cambios ambientales, hábitos alimenticios (debido a que las fluctuaciones paleobatimétricas aumentarán o reducirán los aportes de sedimentos finos, los cuales hacen parte de la dieta suspensívora de estos bivalvos, además, podría modificar las interacciones con depredadores carnívoros como los gasterópodos) los que restringen los cambios en tamaño de esta especie a lo largo del tiempo y no el calentamiento global.

7. CONCLUSIONES

Las muestras colectadas en la Formación Jimol y Castilletes contienen un registro importante, que representa en gran medida las condiciones paleoecológicas de CC. El tratamiento estadístico de este registro es una herramienta importante para interpretar a estos organismos, la distribución y agrupaciones que muestran (i.e curva de acumulación de especies, curva rango-abundancia, análisis clúster, análisis de correspondencia sin tendencia) permiten la identificación de la diversidad, los ambientes, factores limitantes y asociaciones faunísticas.

Los datos faunísticos obtenidos a partir de las muestras indican que su asociación biofacial (i.e biofacies *Panchione-Anadara* y *Turritella*) y la paleoecología reflejan ambientes depositacionales preferencialmente cercanos a la costa. Estos ambientes, aunque pueden propiciar el desarrollo de una alta diversidad, la inestabilidad en los factores ambientales pueden reducirla e influir directamente en el desarrollo de las especies tal como lo indicaron los análisis morfométricos.

Las variaciones presentadas en la distribución de estos organismos a lo largo del tiempo geológico, están dadas principalmente por oscilaciones en el nivel relativo del mar y asociaciones paleoecológicas relacionadas con el ambiente, modo de vida y hábito alimenticio. Evidenciando que quizá estos factores limitantes son determinantes, al igual que los cambios de temperatura global para esta paleoprovincia.

8. REFERENCIAS

- Andrade, C. y Barton E. 2005. The Guajira Upwelling System. *Continental shelf Research*, **25**(9), 1003-1022p. DOI: 10.1016/j.csr.2004.12.012
- Benton, M. & Harper, D. 2009. Introduction to paleobiology and the fossil record. *Wiley-Blackwell*, Chichester, 79-100p.
- Chambers, W. & Chambers, R. 1841. *Chambers Edinburgh Journal*, 9 (417), 54p.
- Delgado, D. 2015. Foraminíferos de las Formaciones Jimol y Castilletes (Cuenca de Cocinetas, Alta Guajira): taxonomía y significado paleoambiental. Tesis de maestría, Universidad EAFIT, 114p.
- Doyle, P. 1996. *Understanding Fossils, an Introduction to Invertebrate Paleontology*. John Wiley & Sons, Chichester, 409p.
- Everitt, B., Landau, S., Leese, M. & Stahl, D. 1981. *Cluster Analysis*. John Willey & Sons, Chichester, 12-17p.
- Hall, M. y Cediél, F. 1971. Los sedimentos marinos terciarios y recientes de la península de La Guajira y su posible significado económico. *Geología Colombiana*, 8, 63-77p.
- Hammer, O. & Harper, D. 2006. *Paleontological Data Analysis*. *Blackwell*, Oxford, 8-240p.
- Hendy, A. 2013. Spatial and stratigraphic variation of marine paleoenvironments in the middle-upper Miocene Gatun Formation, Isthmus of Panama. *Palaios*, **28**(4), 210-227p. DOI: 10.2110/palo.2012.p12-024r
- Hendy, Austin J. W., Jones, Douglas S., Moreno, Federico, Zapata, Vladimir y Jaramillo, Carlos A. 2015. Neogene molluscs, shallow marine paleoenvironments, and chronostratigraphy of the Guajira Peninsula. *Colombia. Swiss Journal of Palaeontology*, 31p. DOI: 10.1007/s13358-015-0074-1
- Hill, M.O., Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, **42**(1), 47-58p. DOI: 10.1007/BF00048870
- Jaramillo, C., Moreno, F., Hendy, A.W., Sánchez, M. y Marty, D. 2015. Preface: La Guajira, Colombia: a new window into the Cenozoic neotropical biodiversity and the Great American Biotic Interchange. *Swiss Journal Paleontology*, 4p. DOI: 10.1007/s13358-015-0075-0
- Jung, P. 1965. Miocene mollusca from the Paraguaná Peninsula, Venezuela. *Bulletin of American Paleontology*, **49**(223), 389-652p.
- Landau, B., Da Silva, C. & Heitz, A. 2016. Systematics of the gastropods of the lower-middle Miocene Cantaure Formation, Paraguaná Peninsula, Venezuela. *Bulletins of American Paleontology*, 389-390, 582p.
- Lynch, M. & Neufeld, J. 2015. Ecology and exploration of the rare biosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 13p. DOI: 10.1038/nrmicro3400
- McGill, B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M. J., Benecha H. K., Dornelas M., Enquist B. J., Green J. L., He F., Hurlbert A. H., Magurran A. E., Marquet P. A., Maurer B. A.,

Ostling A., Soykan C. U., Uglund K. I., White E. P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10, 995–1015p. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01094x

Moreno, F., Hendy, A., Quiroz, L., Hoyos, N., Jones, D., Zapata, V., Zapata, S., Ballen, G., Cadena, E., Cárdenas, A., Carrillo-Briceño, J., Carrillo, J., Delgado, D., Escobar, J., Martínez, J., Martínez, C., Montes, C., Moreno, J., Pérez, N., Sánchez, R., Suárez, C., Vallejo-Pareja, M. and Jaramillo C. 2015. Revised stratigraphy of Neogene strata in the Cocineta Basin, La Guajira, Colombia. *Swiss Journal Paleontology*, 39p. DOI:10.1007/s13358-015-0071-4

Renz, O. 1960. Geología de la parte sureste de la península de La Guajira (República de Colombia). *Boletín de Geología Publicación Especial*, 3(1), 317-347p.

Rollins, J.F. 1965. Stratigraphy and structure of the Guajira peninsula, northwestern Venezuela and northeastern Colombia. *University Nebraska Studies*, 30, 1-44p.

Sanders, H.L. 1968. "Marine Benthic Diversity: A Comparative Study," *The American Naturalist* 102(925), 243-282p. DOI: 10.1086/282541

Scott, R. 1978. Approaches to trophic analysis of paleocommunities. *Lethaia* 11, 1-14p.

Todd, J. A. Neogene marine biota of tropical America. Actualizado: 24 de septiembre de 2012, en línea: <http://nmita.geology.uiowa.edu/database/mollusc/molluscintro.htm>

Vermeij, G. 1978. *Biogeography and Adaptation: patterns of marine life*. Harvard University Press, 352p.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65Ma to present. *Science*, 292(5517), 686-693p. DOI: 10.1126/science.1059412

Zapata, V. 2010. Estratigrafía de las unidades sedimentarias del Paleógeno Superior y Neógeno en la Alta Guajira, Colombia. (Master), Universidad Nacional de Colombia, 108p.

9. ANEXOS

Anexo 1

Género	Especies	Número de especies por muestra								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Anadara</i>	sp.	0	1	0	0	0	9	3	0	4
<i>Anadara</i>	<i>zuliana</i>	0	0	1	7	34	0	1	11	40
<i>Anadara</i>	<i>sp.cf.cornellana</i>	0	1	0	10	0	0	0	2	0
<i>Antillophos</i>	<i>sp. cf. gatunensis</i>	0	1	0	0	4	0	0	0	0
<i>Apiocardia</i>	<i>n. sp. aff. aminensis</i>	0	1	5	0	0	0	3	0	0
<i>Apiocardia</i>	sp.	2	1	6	0	2	1	0	1	3
<i>Architectonica</i>	<i>nobilis</i>	0	0	0	0	2	2	0	1	0
<i>Arcinella?</i>	<i>yaquensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Bivetiella</i>	<i>sp.cf.gabbiana</i>	0	0	0	0	3	0	3	5	0
<i>Calotrophon</i>	<i>sp. cf. gatunensis</i>	0	0	0	0	38	0	1	0	0
<i>Calotrophon</i>	sp.	0	0	6	0	0	0	0	8	0
<i>Chama</i>	<i>berjadinensis</i>	1	43	0	0	0	0	0	0	7
<i>Chionopsis</i>	sp.	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Conus</i>	<i>molis</i>	0	11	0	1	10	10	4	0	0
<i>Conus</i>	<i>chipolanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	10	0
<i>Crassispira</i>	<i>conica</i>	0	0	1	0	11	1	8	2	0
<i>Crassostrea</i>	sp.	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Crepidula</i>	<i>insculpta</i>	0	0	0	0	0	0	6	0	0
<i>Crucibulum</i>	<i>sp.cf.Springvaleense</i>	0	17	7	295	0	0	2	0	0
<i>Cruziturrucula</i>	sp.	0	2	0	0	0	0	0	5	0
<i>Cymatophos</i>	<i>cocoditana</i>	0	0	0	0	4	0	2	10	0
<i>Cymatophos</i>	<i>paraguensis</i>	0	0	4	2	18	0	0	7	0
<i>Cymia</i>	<i>tectum?</i>	0	0	0	0	1	0	0	11	0
<i>Dallocardia</i>	<i>sp. cf. sanctidavidis</i>	0	0	0	0	3	0	2	0	0
<i>Eucrassatella</i>	<i>venezuelana</i>	1	14	0	0	0	2	0	0	33
<i>Eupleura</i>	sp.	0	0	0	0	0	0	0	5	0
<i>Eupleura</i>	<i>kugleri</i>	0	0	0	0	17	0	0	9	0
<i>Glossalaux</i>	<i>paraguensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glyptoactis</i>	<i>paraguensis</i>	0	0	0	0	5	0	0	0	10
<i>Glyptoactis</i>	sp.	0	6	0	0	2	0	5	0	5
<i>Hexacorbula</i>	<i>cruziana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Knefastia</i>	<i>kugleri</i>	0	0	6	0	5	0	4	11	0
<i>Lirophora</i>	<i>quirosensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Macrocallista</i>	<i>sp.cf.maculata</i>	5	119	0	0	5	0	0	1	8
<i>Melongena</i>	<i>consors</i>	0	1	0	1	5	0	0	0	0

<i>Muracypraea</i>	<i>sp. cf. hyaena</i>	0	5	0	0	2	2	0	0	0
<i>Mytilus</i>	<i>sp. cf.</i>									
	<i>canoasensis</i>	0	0	0	4	14	0	10	0	0
<i>Naticarius</i>	<i>sp.</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oliva</i>	<i>sp.</i>	0	16	3	1	5	1	4	0	0
<i>Panchione</i>	<i>n. sp. aff.</i>									
	<i>macrtropis</i>	0	0	0	0	40	77	2	0	1
<i>Petaloconchus</i>	<i>sculpturatus</i>	0	7	0	0	3	0	0	0	0
<i>Pitar</i>	<i>sp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Polinices</i>	<i>sp. cf. nelsoni</i>	0	12	0	0	3	0	3	0	0
<i>Polystira</i>	<i>sp.</i>	0	0	1	0	10	1	3	35	0
<i>Saccella</i>	<i>gracillima</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Saccella</i>	<i>gnomon</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Siphonochelus</i>	<i>sp.cf.sawkinsi</i>	0	0	2	0	3	1	0	6	0
<i>Stigmalaux</i>	<i>sp.</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Strioterebrum</i>	<i>ulloa</i>	0	3	0	0	7	0	8	0	0
<i>Strombina</i>	<i>sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Terebra</i>	<i>sulcifera</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Terebra</i>	<i>dentilabris</i>	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Tucetona</i>	<i>sp. cf.</i>									
	<i>democraciana</i>	1	25	0	0	3	3	0	0	0
<i>Turbinella</i>	<i>falconensis</i>	0	15	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turritella</i>	<i>cocoditana</i>	5	0	3	0	0	0	0	0	3
<i>Turritella</i>	<i>machapoorensis</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	1
<i>Turritella</i>	<i>maturacana</i>	4	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Vokesimurex</i>	<i>sp. cf. gilli</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Ziba</i>	<i>sp.</i>	0	1	0	0	0	0	1	10	0
Morfotipo 1	<i>sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0
Morfotipo 2	<i>sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Morfotipo 3	<i>sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Morfotipo 4	<i>sp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Morfotipo 5	<i>sp.</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Morfotipo 6	<i>sp.</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Morfotipo 7	<i>sp.</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Morfotipo 8	<i>sp.</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Morfotipo 9	<i>sp.</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0
Morfotipo 10	<i>sp.</i>	0	7	0	0	0	0	0	0	0
Morfotipo 11	<i>sp.</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Morfotipo 12	<i>sp.</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Morfotipo 13	<i>sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Morfotipo 14	<i>sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Morfotipo 15	<i>sp.</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Morfotipo 16	<i>sp.</i>	0	0	0	0	4	0	0	0	0

Morfotipo 17	sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Morfotipo 18	sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Morfotipo 19	sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Morfotipo 20	sp.	0	0	0	0	5	0	0	0	0
Morfotipo 21	sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Morfotipo 22	sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Morfotipo 23	sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Morfotipo 24	sp.	0	0	0	0	0	5	0	0	0
Morfotipo 25	sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Morfotipo 26	sp.	0	0	0	0	0	5	0	0	0
Morfotipo 27	sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Morfotipo 28	sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Morfotipo 29	sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Morfotipo 30	sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Morfotipo 31	sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Morfotipo 32	sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Morfotipo 33	sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Morfotipo 34	sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Morfotipo 35	sp.	0	0	0	0	0	0	2	0	0
Morfotipo 36	sp.	0	0	0	0	0	0	7	0	0

Anexo 1. Matriz de datos que indica los géneros y las especies identificadas, así como su abundancia en cada una de las 9 muestras.