



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE
VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

Los macro-invertebrados de la Formación Castillo (Estado Lara):
taxonomía, paleoecología e implicaciones para la reconstrucción
paleoambiental del Mioceno temprano de la Cuenca de Falcón.

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad
Central de Venezuela, por el bachiller
Carlos Javier Cáceres Delgado
como requisito parcial para optar al
título de Licenciado en Biología.

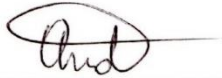
Tutor: M.Sc. Andrés Solórzano
Asesora: M.Sc. Sheila Marques Pauls

CARACAS, VENEZUELA

NOVIEMBRE - 2016

ACTA

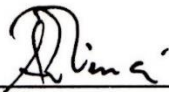
Quienes suscriben, miembros del Jurado designado por el Consejo de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, para examinar el Trabajo Especial de Grado titulado **“Los macro-invertebrados de la Formación Castillo (Estado Lara): taxonomía, paleoecología e implicaciones para la reconstrucción paleoambiental del Mioceno temprano de la Cuenca de Falcón”**, presentado por el Br. **Carlos Javier Cáceres Delgado**, titular de la Cédula de Identidad no. 20.014.963, a los fines de cumplir con el requisito para optar al título de Licenciado en Biología, consideramos que este trabajo cumple con los requisitos exigidos por esta Casa de Estudios y es aprobado en nombre de la Universidad Central de Venezuela por el Jurado examinador, abajo firmantes, en la ciudad de Caracas a los 23 días del mes de noviembre de 2016.



Andrés Solórzano Barreto
C.I. 17.571.825
TUTOR (IVIC)



Sheila Marques Pauls
C.I. 80.852.308
ASESOR ACADEMICO (UCV)



Ascanio Daniel Rincón
C.I. 11.297.276
JURADO (IVIC)



Ana Teresa Herrera
C.I. 14.666.972
JURADO (UCV)



Universidad Central de Venezuela
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología
Dirección

CONSTANCIA

El Consejo de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, certifica que en su sesión del día 18/01/2016, acordó otorgar la **Mención Honorífica** al Trabajo Especial de Grado del bachiller **Cáceres D., Carlos J.**; titular de la cédula de identidad No. 20.014.963, titulado: **"Los macro-invertebrados de la Formación Castillo (Estado Lara): taxonomía, paleontología e implicaciones para la reconstrucción paleoambiental del Mioceno temprano de la Cuenca de Falcón"**; considerando la originalidad, independencia y creatividad en la elaboración del mismo, así como la sobresaliente calidad del trabajo escrito y la presentación oral.

Constancia que se expide a petición de la parte interesada a los veinte días del mes de enero del año dos mil diecisiete.


Dr. Jesús Guillermo Romero Muñoz
Presidente de
Consejo de la Escuela de Biología

/br.-

“Hacia el 70 Aniversario de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias UCV”
Teléfono: 6051635, Email: dirbio3@ciens.ucv.ve

RESUMEN

La fauna de la Formación Castillo (Oligoceno temprano a Mioceno temprano, Cuenca de Falcón) reviste una gran importancia desde el punto de vista paleontológico, ya que contiene algunos de los mamíferos más antiguos de Venezuela. Adicionalmente, en ésta Formación se ha mencionado previamente una gran diversidad de invertebrados, que no han sido descritos en detalle. Debido a la sensibilidad de éste grupo a los cambios ambientales y su utilidad como bioindicadores, la investigación paleoecológica usando macro-invertebrados puede permitir complementar las interpretaciones paleoambientales. En este trabajo se analizó la asociación de macro-invertebrados preservados en estratos aflorantes en una localidad de la Formación Castillo, denominada Cerro la Cruz (Mioceno temprano), evaluando distintos aspectos como su riqueza, tafonomía y paleoecología a través de análisis cualitativo y cuantitativo. La riqueza de especies reportada para la Formación Castillo en este trabajo es en general mayor a la previamente reportada, e incluye al menos 39 especies de moluscos, 4 de crustáceos, un cnidario y un briozoario. La depredación parece ser constante en la secuencia estudiada y sugiere la existencia de comportamiento específico de los depredadores. Además el análisis de los macro-invertebrados resultó en una nueva evaluación del paleoambiente de sedimentación de esta unidad. El paleoambiente inferido en Cerro la Cruz es marino, somero, de poca profundidad (<30 m), de aguas cálidas y salinidad relativamente estable, con influencia continental limitada. Se observa además la gradación entre 3 ambientes generalmente asociados: pradera de fanerógamas, lagunas costeras – arrecifales y manglares. Los análisis cualitativo, cuantitativo descriptivo y exploratorios sugieren que existe ciclicidad ambiental en la secuencia, con asociaciones hacia el tope y la base posiblemente con paleoambientes similares. Ésta hipótesis se puso a prueba mediante la aplicación de test estadísticos, y aunque parecen tener cierto soporte empírico, los resultados no son concluyentes.

PALABRAS CLAVE: Macroinvertebrados, Paleoambiente, Cerro la Cruz, Formación Castillo, Bioestratigrafía, Cuenca de Falcón.

AGRADECIMIENTOS

A Natura, por ser fuente inagotable de asombro. Conocerla es mi razón de existir y descubrir sus secretos mi gusto por la ciencia.

A ustedes por hacerlo todo posible. En especial a ti por ser el pilar a partir del que construí todo, y a ti por involuntariamente enseñarme a amar la ciencia. A ustedes por ser insoportables y enseñarme a ser independiente.

A ustedes, los que escogí, por estar ahí en cualquier momento, con botellas o sin ellas, con dinero y felicidad o sin ninguna de las dos. Por ser las columnas sobre las que apoyé muchas cosas cuando el mundo se caía. Son compañeros de mi vida.

A ustedes dos, por motivarme al trabajo con invertebrados. Tu que te moriste antes de tiempo, y tú que sigues nadando contracorriente ayudándonos a todos. A ustedes que sin querer me mostraron que es más interesante explicar las cosas con números y modelos, pero que ello requiere en muchos casos las pruebas más grandes de humildad.

A ustedes y a su laboratorio, por aceptarme dentro del bote para trabajar y por el aprecio aun cuando elegí dedicarme a otro campo. Las cosas que aprendí ahí no son de exclusivo uso en su campo sino que han servido de base a mi desarrollo personal y profesional. Su influencia ha hecho el trabajo con invertebrados un verdadero placer.

A ustedes y su laboratorio por aceptarme y permitirme trabajar con lo que siempre quise, por su apoyo y excelente actitud. En especial a ti, por soportarme por todo este tiempo y cargar con el peso de la tutoría a pesar que no era tu deber; y a ti, por la motivación, enseñanzas, ideas y el ejemplo de constancia, trabajo duro y pasión por el área donde estás. Gran parte de esto es gracias a su trabajo y al equipo que forman. A ti de nuevo, por darle los últimos toques al manuscrito, hacer que fuese más comprensible para todos y ayudarme con las cosas que no manejo.

Por último a ti pero no porque hayas sido minoritaria. No sólo lo que me diste fue la base sobre la que construí gran parte de este trabajo, sino las cosas intangibles son aún más valiosas y las que más aprecio. Es en gran parte gracias a ti que logré esto, con tu apoyo subí la cara cuando el mundo la bajó y abrí los ojos cuando los cerré. Todo lo que me has dado sólo puedo retribuirlo con muchos aplausos.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	V
INDICE DE FIGURAS.....	VII
INDICE DE TABLAS	VIII
INDICE DE ANEXOS.....	VIII
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Consideraciones generales.	1
1.2 Reconstrucciones paleoambientales.....	3
2. ANTECEDENTES.....	5
2.1 Importancia de la biota del Cenozoico en Venezuela.....	5
2.2 Los moluscos y otros macroinvertebrados del Neógeno de Venezuela.....	6
2.3 La Formación Castillo, aspectos geológicos y paleontológicos	8
3. OBJETIVOS.....	13
4. METODOLOGÍA.....	14
4.1 Área de estudio.....	14
4.2. Aspectos geológicos.	14
4.3 Muestreo.....	15
4.4 Determinación de patrones paleoecológicos y tafonomía (muestreo cuantitativo).....	15
4.5 Estimación de la riqueza de especies (muestreo cualitativo).....	16
4.6 Procesamiento de las muestras.....	16
4.7 Taxonomía.	17
4.8 Repositorio de ejemplares	18
4.9 Tratamiento y análisis de los datos.	19
4.9.1 Aspectos tafonómicos.....	19
4.9.2 Análisis Multivariados.....	20
5. RESULTADOS	22
5.1 Paleontología Sistemática. Basado.....	22
5.2 Otros macroinvertebrados de Cerro La Cruz	58
5.3 Evaluación del tipo de muestreo por estrato.....	58
5.4 Abundancia relativa.	60

5.5 Aspectos tafonómicos.....	63
5.5.1 Grado de Fragmentación.....	63
5.6 Patrones paleoecológicos.....	64
5.6.1 Preferencias alimentarias.....	64
5.6.2 Depredación.....	65
5.7 Resultados de los análisis cuantitativos.....	67
5.7.1 Análisis de agrupaciones (Cluster analysis).....	67
5.7.2 Detrended Correspondence Analysis (DCA).....	68
5.7.3 Calibración del DCA.....	69
5.7.4 Resultados de los análisis NMDS, CAP, ANOSIM y SIMPER.....	70
6. DISCUSIÓN.....	73
6.1 Sensibilidad del muestreo y riqueza de especies.....	73
6.1.1 Riqueza de especies.....	73
6.1.2 Sensibilidad del muestreo.....	75
6.2 Aspectos tafonómicos.....	76
6.2.1 Grado de Fragmentación.....	76
6.3 Aspectos paleoecológicos.....	78
6.3.1 Preferencias alimentarias.....	78
6.3.2 Depredación.....	79
6.3.3 Hábitats y hábitos ecológicos.....	81
6.4 El paleoambiente de Cerro la Cruz.....	85
6.4.1 Una aproximación cualitativa.....	85
6.4.2 Una aproximación cuantitativa.....	90
6.4.2.1 Ciclicidad ambiental.....	90
6.4.2.2 Pruebas estadísticas.....	91
7. CONCLUSIONES.....	94
8. LIMITACIONES Y RECOMENDACIONES PARA ESTUDIOS FUTUROS.....	95
9. REFERENCIAS.....	98
10. ANEXOS.....	106

INDICE DE FIGURAS

Figura 1: Columna estratigráfica de Cerro La Cruz, Formación Castillo (Estado Lara, Venezuela).....	11
Figura 2: Localización de la zona de estudio.....	14
Figura 3: Imagen aérea con la ubicación (Izquierda) de la secuencia estratigráfica de Cerro La Cruz.	16

Figura 4: Estructuras morfológicas del esqueleto algunos grupos de invertebrados encontrados en Cerro la Cruz.....	18
Figura 5: Taxa de crustáceos, briozoarios, corales y escafópodos encontrados en Cerro la Cruz.....	28
Figura 6: Algunos bivalvos encontrados en Cerro la Cruz.....	36
Figura 7: Algunos bivalvos y gastrópodos encontrados en Cerro la Cruz.....	51
Figura 8: Algunos gastrópodos encontrados en Cerro la Cruz.....	57
Figura 9: Comparación entre el número de taxa registrados en los dos tipos de muestreo: <i>Surface picking</i> y muestreo con cuadratas.....	59
Figura 10: Curva de acumulación de especies para el muestreo cuantitativo con cuadratas de 50x50cm en Cerro la Cruz.....	60
Figura 11: Abundancia relativa de los moluscos y los géneros más frecuentes en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz.....	61
Figura 12: Presencia de epibiontes y algunos organismos usados como indicadores ambientales en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz.....	62
Figura 13: Porcentaje de individuos fragmentados y no fragmentados por clase de moluscos a lo largo de la secuencia estratigráfica en Cerro la Cruz.....	63
Figura 14: Proporción de moluscos con dieta detritívora y suspensívora en la secuencia de Cerro la Cruz.....	64
Figura 15: Presencia de perforaciones (<i>drilling</i>) en fósiles de moluscos colectados en Cerro la Cruz.....	66
Figura 16: Análisis de Agrupaciones utilizando el método de Ward, basado en la abundancia promedio de moluscos por estrato.....	67
Figura 17: Ordenación de las unidades muestrales (cuadratas) con el análisis DCA (<i>Detrended Correspondence Analysis</i>) en base a la abundancia de moluscos en Cerro la Cruz.....	68
Figura 18: Asociación de la proporción de organismos detritívoros y suspensívoros en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz y los scores de las cuadratas en el eje DCA1.....	69
Figura 19: Ordenación NMDS de las unidades muestrales (cuadratas) agrupadas de acuerdo al resultado del análisis de cluster.....	70
Figura 20: Ordenación de las unidades muestrales resultantes del análisis discriminante basado en coordenadas principales (CAP).....	71
Figura 21: Resumen de información cualitativa inferida para la secuencia estratigráfica en Cerro la Cruz.....	87

Figuras en anexos:

Figura 22: Gráfico de dispersión de los residuos.....	108
---	-----

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resumen de los resultados estadísticos de la prueba ANOSIM.....	72
Tabla 2. Resumen de estadísticos para prueba SIMPER, con los taxa más abundantes en la secuencia. .	73
Tablas en anexos:	
Tabla 3: Resumen de pruebas de normalidad de datos usados en la regresión.....	108
Tabla 4: Resumen de estadísticas de regresión.....	108
Tabla 5: Análisis de varianza de Regresión.....	108

INDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Taxa de macroinvertebrados tentativamente identificados en Cerro La Cruz.....	106
Anexo 2. Evidencias de depredación encontradas en Cerro La Cruz.....	107
Anexo 3. Detalles de Regresión Lineal realizada en Calibración del DCA.....	108
Anexo 4. Presencia de especies por estrato en la Secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz.....	109
Anexo 5. Glosario.....	111

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Consideraciones generales. La paleontología estudia evidencias de la vida del pasado a través de los fósiles (restos de cualquier organismo o marcas de su existencia), lo que permite reconstruir, en conjunto con otras ramas de las geociencias, la historia de la vida sobre la tierra (Simpson, 1985; Di Pasquo et al., 2008). La paleontología integra tanto el conocimiento biológico como el geológico, ya que además de estudiar la morfología de los organismos antiguos, también evalúa el contexto del ambiente sedimentario en donde se encuentra un fósil (Di Pasquo et al., 2008). A su vez, la paleoecología, como subrama de la paleontología, estudia las posibles interrelaciones entre los organismos y su ambiente, con base en la evidencia disponible en el registro fósil y su contexto geológico. En los estudios paleoecológicos modernos se suelen emplear herramientas estadísticas y numéricas para plantear y evaluar hipótesis, que permiten explicar la evolución de los ecosistemas en el tiempo (Benton y Harper, 2009).

La principal diferencia entre la paleoecología y la ecología es la escala temporal que aborda cada una (McKerrow, 1978; Boucot, 1982). La ecología aborda una escala temporal humana (con un máximo de décadas, y con posibilidad de tener datos de pocos cientos de años atrás) con la ventaja de poder observar y registrar directamente los cambios en poblaciones o comunidades por alteraciones de parámetros ambientales, además de las interacciones con otros organismos. La paleoecología, en cambio, estudia distribuciones y asociaciones bióticas en una escala de millones de años (tiempo geológico), por lo que usualmente también considera el cambio evolutivo y eventos no observables en el tiempo ecológico, tales como gradientes climáticos prolongados, transgresiones y regresiones marinas. Boucot (1982) reconoce la importancia de que los estudios ecológicos también tomen en cuenta la perspectiva paleoecológica, ya que proporciona información histórica de los fenómenos que dieron forma, no sólo a los ecosistemas, sino también a los paisajes actuales.

Los fósiles son encontrados usualmente en estratos sedimentarios, y/o en sedimentos no consolidados, y la bioestratigrafía es rama de la geología que se encarga del estudio de las sucesiones faunales en los estratos geológicos, siendo posible identificar en algunos casos agrupaciones de estratos que indican cambios evolutivos y/o composición taxonómica de ciertos los organismos como resultado de variaciones ambientales o de efectos evolutivos (Di Pasquo et al., 2008). La bioestratigrafía también es considerada un método de datación relativa de los estratos, ya que es posible utilizar la presencia de un taxón determinado dentro de una

asociación de estratos, para determinar el intervalo temporal en el cual ocurrió la sedimentación de los mismos (Fastovsky y Weishampel, 2009). Estos fósiles guía idealmente serían organismos: (1) cuya distribución sea independiente de un ambiente específico (organismos eurióticos), (2) de evolución rápida, (3) de distribución geográfica amplia, (4) abundantes, (5) fácilmente preservables y, (6) reconocibles fácilmente (Bogs, 2006). En la bioestratigrafía moderna, los fósiles guías más ampliamente utilizados son algunos microinvertebrados como los foraminíferos y organismos fitoplanctónicos como las diatomeas; aunque el polen y las esporas de plantas también son de uso común (Brenchley y Harper, 1998). De los macroinvertebrados, los moluscos en especial tienen un importante valor bioestratigráfico (Bogs, 2006).

El Phylum Mollusca es el taxón de invertebrados más diverso después del Phylum Arthropoda. Los moluscos comprenden más de 80.000 especies entre vivientes y fósiles, habitando una gran diversidad de ambientes marinos, dulceacuícolas y terrestres; pudiendo ser bentónicos, planctónicos, epifaunales e infaunales (Hickman et al., 2001). Los moluscos presentan simetría bilateral (aunque algunos grupos secundariamente se tornan asimétricos), no poseen segmentación corporal y la mayor parte de las veces presentan una cabeza definida (Hickman et al., 2001). La mayoría de los grupos presentan una concha secretada por el manto. La concha está formada principalmente por carbonatos que se asocian con una matriz proteica (Camacho, 2008). Es la naturaleza calcárea de ésta la que permite su mayor probabilidad de fosilización, y debido a ello los moluscos se encuentran bien representados en el registro geológico, desde principios del periodo Cámbrico (~560 Ma).

Dentro del Phylum Mollusca, la clase Gastropoda es la más diversa con 80% de las especies del Phylum. Estos se caracterizan por tener una concha con morfología variable dentro del grupo a nivel ontogénico y sistemático (Camacho y Del Río, 2008). Son uno de los grupos más importantes en la bioestratigrafía debido a su abundancia y diversidad. Además su estudio permite inferir variables ambientales como batimetría, ambiente de sedimentación, e interacciones biológicas, tales como la depredación (Camacho y Del Río, 2008; Hendy, 2013). Otra clase destacada dentro de Mollusca es Bivalvia, caracterizada por tener una concha compuesta por dos valvas articuladas que pueden ser iguales o sub-iguales y que se unen a través de músculos y por un ligamento proteico (Hickman et al., 2001). Pueden ser de tamaño variable, habitan ambientes acuáticos diversos (Hickman et al., 2001), y representan una fuente alimentaria importante para organismos depredadores como asteroideos, gastrópodos carnívoros, peces, entre otros. Las características morfológicas de las valvas son indicadoras de

estrategias de vida y de las condiciones ambientales donde viven (Camacho et al., 2008). A pesar de que en general poseen poca utilidad bioestratigráfica, debido a que dependen de las condiciones de deposición y a que su velocidad evolutiva es lenta, los bivalvos permiten establecer zonaciones locales útiles para diferenciar biozonas.

Además de los moluscos, los crustáceos (Crustacea) también son comunes en el registro fósil. El Subphylum Crustacea es el cuarto taxón más diverso entre los animales metazoos y su origen data de principios del Cámbrico. Los crustáceos modernos son un grupo con alta diversidad en el Caribe (Boschi, 2000), y de estos, los decápodos son un grupo común en el registro de macroinvertebrados fósiles del Cenozoico (65-0 Ma). Según Feldmann y Schweitzer (2006) el patrón de distribución de muchos decápodos durante el Cenozoico es anfitropical, lo cual implica la factibilidad de encontrar alta diversidad de crustáceos en el registro fósil alrededor de la franja ecuatorial. Los decápodos presentan un amplio rango de adaptaciones a distintos ambientes; y si bien algunos son pelágicos, la mayoría presenta hábitos bentónicos, lo cual está asociado a la aparición de icnofósiles (pistas y huellas de actividad biológica de los organismos preservadas en el registro fósil) con alto valor bioestratigráfico y paleoambiental (Aguilera et al., 2008). Aun cuando en los estudios bioestratigráficos los decápodos no son usados como fósiles guía, éstos al igual que los bivalvos proporcionan información útil para estimar biozonas, batimetría y posibles ambientes de sedimentación.

Finalmente, el término macroinvertebrado no tiene una categorización taxonómica, en cambio corresponde a una delimitación artificial (comúnmente utilizada en la biología), para referirse a los invertebrados que por su tamaño relativamente grande (usualmente mayores $\geq 0,5$ mm) son visibles al ojo humano (Rosenberg, 1996).

1.2 Reconstrucciones paleoambientales. A lo largo del tiempo geológico se han producido importantes cambios climáticos, desplazamientos de placas tectónicas y cambios en el nivel del mar. El registro de estos eventos está contenido usualmente dentro de rocas sedimentarias, porque los cambios que afectan el ambiente también afectarán la naturaleza de las rocas depositadas (Nichols, 2009). El principal objetivo de los estudios sedimentológicos es intentar generar una reconstrucción del ambiente particular en donde ocurrió la sedimentación de una unidad estratigráfica, considerando características químicas, físicas y biológicas (McKerrow, 1978; Nichols, 2009). En general, la información sedimentaria es la evidencia clave para la interpretación ambiental en muchas circunstancias, basada en observaciones litológicas, granulometría, y estructuras sedimentarias que permitan la discriminación de facies

como reflejo del ambiente de deposición (Reading, 1996; Nichols, 2009). Los fósiles asociados pueden, al menos en algunos casos, ayudar a confirmar o complementar la interpretación hecha con base a la evidencia sedimentológica (Brenchley y Harper, 1998; Nichols, 2009). Los fósiles son particularmente importantes en discriminar entre diferentes facies de lutita que proporcionan poca información sedimentológica. Los fósiles además pueden aportar datos relativos a la firmeza del sustrato, tasa de sedimentación y paleobatimetría (Brenchley y Harper, 1998; Nichols, 2009). Según Fleisher y Lane (1999) existen tres pasos básicos para el análisis paleoambiental:

1. Colecta de datos. Incluye muestreo de fósiles, rocas y sedimento en la localidad de interés, además del levantamiento de la litología y contexto geológico del lugar de estudio. El tipo de datos que se coleccionarán dependen de la hipótesis y pregunta de estudio.
2. Interpretación de datos. Los patrones paleoecológicos usando fósiles de organismos se establecen utilizando conocimientos de ecología de los taxa en cuestión y sus equivalentes modernos en ambientes actuales; así como estudiando la distribución de taxa fósiles en ejemplos de ambientes antiguos reconocidos (es decir, estudiar la asociación basada en antecedentes de reconstrucciones similares).
3. Integrar información paleoecológica de múltiples fuentes (aproximación multiproxy). Para una correcta interpretación paleoambiental se hace necesaria la integración de la información del material coleccionado, su entorno geológico sedimentario, así como información de cómo evolucionan los ecosistemas en el tiempo, modelos, información geológica, paleontológica y física.

En la actualidad, los invertebrados bentónicos son uno de los grupos más usados para estudios de calidad ambiental debido a su potencial como bioindicadores (Borgmann et al, 2004), y también son un grupo relevante en la interpretación paleoambiental. Los invertebrados tienen un conjunto de ventajas que hacen favorable su uso como marcadores paleoambientales (McKerrow, 1978; Boucot, 1982, Boggs, 2006), entre las que destacan:

1. Suelen ser más abundantes que los vertebrados en el registro fósil, por lo que permiten estudiar variaciones de abundancia a lo largo de secuencias estratigráficas y abordarlas de forma cuantitativa.
2. Muchos son sésiles o con poca movilidad en general, además que tienden a tener intervalos de hábitat reducidos, por lo que pueden revelar cambios ambientales

con gran sensibilidad, además de aportar evidencia que permita inferir las condiciones del hábitat local.

Como se mencionó previamente, Boucot (1982) reconoce la significancia del estudio de la paleoecología y la necesidad de tomar en cuenta la mayor cantidad de fuentes de evidencia posible (aproximación *multiproxy*) para estimar los cambios de la biodiversidad en el tiempo, con el objeto de sustentar hipótesis biogeográficas y evolutivas que permitan entender mejor los ecosistemas antiguos y las especies presentes en ellos.

Actualmente para elaborar hipótesis paleoecológicas más robustas se emplean distintas herramientas estadísticas de análisis multivariado, las cuales permiten un estudio más riguroso de las asociaciones de fósiles de invertebrados, más allá de la diversidad de especies en un sitio determinado o su edad relativa (Toledo et al., 2009; Hendy, 2013; Hendy et al., 2015). Esta técnica también permite estudiar la relación de las comunidades fósiles con su contexto sedimentario en conjunto, por lo que puede ser una técnica útil para reconstruir paleoambientes con mayor precisión.

2. ANTECEDENTES

2.1 Importancia de la biota del Cenozoico en Venezuela. El número de trabajos relativos a la paleontología de Venezuela se ha incrementado notablemente durante las dos últimas décadas. A diferencia de los trabajos del siglo XX, meramente centrados en aspectos taxonómicos, en las últimas décadas se ha prestado un especial énfasis a los aspectos evolutivos, paleoecológicos, biogeográficos, paleoambientales y paleoclimáticos relativos a la presencia de los organismos fósiles en Venezuela (Sánchez-Villagra et al., 2010; Rincón et al., 2008, 2009, 2011, 2014, 2015, 2016a, 2016b; Langer et al., 2014; Solórzano et al., 2015; Solórzano and Rincón, 2015; Cáceres et al., 2016; Ferreira et al., 2015, 2016). Aunque el principal grupo de estudio han sido los vertebrados (e.g. Sánchez-Villagra et al., 2010; Rincón et al., 2014, 2015, 2016), los invertebrados, y especialmente aquellos presentes en localidades del Neógeno con alta riqueza de especies y una buena preservación de organismos (como en las Formaciones Cantaure y Cubagua), también han sido estudiados aportando datos biogeográficos y ambientales relevantes (e.g. Landau y Marques da Silva, 2010; Landau et al., 2016; Cáceres et al., 2016). Sin embargo, se observa una clara tendencia a realizar interpretaciones ambientales con base en aspectos meramente cualitativos (e.g. Landau et al., 2016).

Por su posición geográfica privilegiada, la fauna del Cenozoico de Venezuela puede proveer información importante para la reconstrucción de la biodiversidad del pasado del subcontinente Suramericano, así como las posibles rutas de dispersión de la biota en el Caribe, y el centro y norte de América (Rincón et al., 2008, 2009, 2011; Solórzano et al., 2015). Con base en la fauna estudiada en el Neógeno de Venezuela, se ha observado el profundo impacto que tuvieron dos eventos geológicos en la evolución de la biota suramericana en el norte del continente. Una de ellas está relacionada con el impacto sobre los organismos marinos del Proto-Caribe, como resultado de los cambios oceánicos asociados al emplazamiento del Istmo de Panamá en su posición actual (Landau y Marques da Silva, 2010; Montes et al., 2015; Landau et al., 2016; O’Dea et al., 2016), mientras que el otro evento está relacionado con la antigua organización de los sistemas fluviales en el norte de Suramérica (Díaz de Gamero, 1996; Dahdul, 2004; Aguilera y Rodríguez de Aguilera, 2004; Sánchez-Villagra et al., 2004; Aguilera et al., 2013; Rincón et al., 2014). Hasta la fecha, la mayor cantidad de información geológica y paleontológica disponible para estudiar el efecto de estos eventos en la biota del país proviene de la fauna de vertebrados del Mioceno medio a tardío de la zona de Urumaco (Estado Falcón, Venezuela), mientras que el conjunto de macroinvertebrados fósiles mejor conocidos provienen del Mioceno temprano de la Formación Cantaure, y del Mioceno tardío a Plioceno de la Formación Cubagua (Landau y Marques da Silva, 2010; Landau et al., 2016). Recientemente, estudios detallados en la Formación Castillo (estado Lara, Venezuela), han permitido reconocer un conjunto importante de vertebrados continentales previamente desconocidos para el país y para el norte del subcontinente (Rincón et al., 2014, 2016b; Solórzano y Rincón, 2015; Solórzano, 2016; Ferreira et al., 2016; Núñez-Flores et al., 2017). El estudio de la biota presente en esta Formación puede proveer nuevas evidencias para comprender la evolución de la fauna de vertebrados e invertebrados y los paleoecosistemas en el norte de Suramérica (Rincón et al., 2014).

2.2 Los moluscos y otros macroinvertebrados del Neógeno de Venezuela. Al ser Venezuela un país eminentemente petrolero, los estudios geológicos y estratigráficos han sido muy comunes durante la fase de exploración del petróleo. Éstas investigaciones se han enfocado principalmente en la datación geológica usando microfósiles, así como en la descripción sedimentológica, estratigráfica y petrográfica de las formaciones geológicas que presentan un mayor potencial petrolero. A pesar de esto, la caracterización de los macrofósiles de invertebrados en las distintas formaciones geológicas es relativamente poco común.

Algunas de las primeras revisiones taxonómicas de invertebrados fósiles en el país fueron hechas por Hodson y Hodson (1931) y Van Straelen (1933), quienes describieron la fauna de moluscos y decápodos de algunas formaciones en la Cuenca de Falcón, respectivamente. Otros estudios taxonómicos relevantes con moluscos fósiles fueron llevados a cabo por Weisbord (1962, 1964a), quien revisó el estatus taxonómico de los gastrópodos y bivalvos fósiles del Cenozoico tardío del norte de Venezuela. Jung (1965) describió parte de los moluscos fósiles de algunas localidades de la Cuenca de Falcón como la Formación Cantaure. Más recientemente, Landau y colaboradores (Landau et al., 2007, 2015, 2016; Landau y Marques da Silva, 2010) han hecho revisiones taxonómicas y sistemáticas extensivas de gastrópodos de las formaciones Cantaure (Mioceno temprano, Estado Falcón) y Cubagua (Mioceno tardío a Plioceno, Estados Sucre y Nueva Esparta). Estudios adicionales en invertebrados, han sido también llevado a cabo con corales (Weisbord, 1968; Johnson et al., 2009; Griffiths et al., 2013; Griffiths, 2015), poliquetos, escafópodos (Weisbord, 1964b), erizos y otros equinodermos (Weisbord, 1969; Mihaljević et al., 2010), briozoarios (Weisbord, 1967; Rucker, 1967; Rey, 1996), cirrípedos (Weisbord, 1965) y decápodos (Aguilera et al., 2008). Estos últimos trabajos se han realizado en distintas formaciones geológicas del Neógeno. Cabe destacar que la taxonomía en la mayoría de los trabajos es el enfoque principal, y que en muchos casos la búsqueda de patrones evolutivos (Collins et al., 2009), ambientales (Sánchez-Villagra et al., 2004; Landau et al., 2016) y/o biogeográficos queda relegada a segundo plano.

Si bien la diversidad de invertebrados fósiles del Neógeno ha sido estudiada extensivamente en algunas formaciones sedimentarias del Caribe como la Formación Gatún en Panamá (e.g. Woodring, 1957; Collins y Coates, 1999), los estudios cuantitativos acerca de las comunidades de invertebrados y la paleoecología de éstas son de data reciente. Hendy (2013) estudió la variación espacial y estratigráfica de los paleoambientes en el Mioceno de la Formación Gatún (Panamá), usando métodos multivariados para analizar los cambios en las comunidades de macroinvertebrados a lo largo del tiempo. Hendy et al. (2015) realizaron un estudio similar en la Península de la Guajira Colombiana, usando también macroinvertebrados fósiles y métodos cuantitativos para estimar la variación ambiental a lo largo de secciones estratigráficas en distintas localidades de muestreo. Cabe destacar que en Venezuela, análisis similares a los realizados por Hendy (2013) y Hendy et al. (2015) no han sido realizados hasta ahora. Aunque la taxonomía de los macroinvertebrados fósiles ha sido estudiada en conjunto con la de los vertebrados en algunas ocasiones (e.g. Sánchez-Villagra et al., 2000, 2001), en pocos estudios se toma en cuenta su presencia como indicadores de ambientes de

sedimentación, y hasta ahora no ha sido realizado un estudio cuantitativo detallado de los invertebrados fósiles presentes en la Formación Castillo o en otras formaciones en el país, lo que es de suma importancia para la interpretación paleoambiental de las formaciones.

En la Formación Castillo y más particularmente en la localidad de Cerro La Cruz, se han registrado hasta el momento al menos 20 especies de invertebrados marinos (Sánchez-Villagra et al., 2000), sin embargo las prospecciones paleontológicas adelantadas por miembros del Laboratorio de Paleontología IVIC sugieren que esta diversidad podría ser mucho mayor. Diversos estudios han evaluado aspectos taxonómicos, ecológicos y paleoambientales de esta localidad. Una aproximación desde la litología y la paleontología de vertebrados revelan la existencia de fauna asociada a ambientes locales con influencia continental (Rincón et al., 2014, 2016b; Ferreira et al., 2016; Solórzano, 2016), dentro de una zona dominada por ecosistemas marinos costeros (Rincón et al., 2014; Nuñez-Flores et al., 2017). A pesar de la abundancia relativa de los macroinvertebrados de Cerro La Cruz, la taxonomía de los mismos no ha sido hasta el momento evaluada con detalle, a pesar de ser notable la gran susceptibilidad de este grupo a cambios ambientales (Boucot, 1982; Brenchley y Harper, 1998).

2.3 La Formación Castillo, aspectos geológicos y paleontológicos. Wheeler (1960) realizó la descripción original de la Formación Castillo con base en afloramientos de la localidad de Cerro Castillo, ubicada unos 27 km al sur de Dabajuro, Municipio Buchivacoa, Estado Falcón. Esta Formación se depositó en la Cuenca de Falcón, la cual se extiende por los estados Falcón, Lara, Zulia y Yaracuy (noroccidente de Venezuela), y sus afloramientos ocupan una extensa zona semicircular a lo largo de los dos primeros estados (Rincón et al., 2014). La Cuenca de Falcón está situada en el límite de interacción de las placas tectónicas del Caribe y Suramérica. La génesis de esta cuenca está controlada por la conjugación de diferentes fases de complejos movimientos tectónicos (Baquero et al., 2009), que involucran el emplazamiento de las Napas de Lara, seguido de un colapso tectónico con subsecuentes formación de grabenes (fallas normales) durante el Eoceno tardío a Mioceno temprano. Luego, durante el Mioceno medio ocurrió una inversión tectónica y fallamiento/plegamiento de toda la secuencia (Baquero et al., 2009). El registro sedimentario de la Cuenca de Falcón ha sido continuo desde el Eoceno tardío, excepto por algunas inconformidades angulares y/o erosionales de extensión regional (Audemard, 1993, 2001).

La litología de la Formación Castillo se caracteriza por ser altamente variable, tanto lateral como verticalmente, así como por la presencia de capas gruesas de rocas arenisca y

conglomerados (Wheeler, 1960). En la localidad tipo (Cerro Castillo, Estado Falcón), la parte inferior de la Formación muestra un predominio de rocas limolita y arcilla, de colores grises, compactas y masivas. La lutita es físil (se separa en láminas finas), marrón oscuro, calcárea, con delgadas capas de carbón. La arenisca es de grano medio a grueso, con estratificación cruzada y se presentan en capas de 1 a 40 m de espesor. La parte superior de la unidad se caracteriza por el predominio de arenisca y conglomerado. La arenisca es similar a las de la parte inferior, pero contienen delgados lentes de conglomerados con guijarros de cuarzo blanco, cuarzo ahumado y arenisca calcárea, cementada generalmente por óxidos de hierro; la limolita y lutita en esta parte de la formación son arenosas, grises, amarillas, rojas o púrpuras y localmente calcáreas (Wheeler, 1960).

En Cerro La Cruz (norte de Carora, Estado Lara), Rincón et al. (2014) describen detalladamente 367 metros de secuencia sedimentaria compuesta por una intercalación de paquetes sedimentos siliciclásticos y carbonáticos, con predominio de lutita (Fig. 1), reconociendo la presencia de cuatro unidades litológicas claramente diferenciables. La unidad inferior está compuesta predominantemente de sedimentos siliciclásticos (principalmente lutita no fosilífera con algunos niveles de arenisca y conglomerado). Suprayacentemente, la secuencia se caracteriza por una predominancia de sedimentos carbonáticos (principalmente caliza bioclástica) intercalados de lutita (generalmente fosilífera) y escasos niveles con arenisca. Seguidamente, la caliza es menos abundante y la lutita menos fosilífera, y además se encuentran dos niveles arenoso-limoso en donde se han encontrado vertebrados continentales y de agua dulce. La unidad superior es similar a la unidad basal, estando dominada principalmente por sedimentos siliciclásticos (lutita intercalada de arenisca; Rincón et al., 2014). Esta localidad ha sido fechada mediante análisis de isótopos de Estroncio ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) arrojando edades comprendidas entre 17,21 y 19,27 Ma (Rincón et al., 2014), lo que sugiere una edad Mioceno temprano para esta localidad (Fig. 1).

Trabajos de campo previos han reconocido la abundancia de vertebrados e invertebrados fósiles en afloramientos de la Formación Castillo, si bien estos últimos no han sido estudiados en detalle. Hasta el momento, se han reportado tres localidades con presencia de restos de vertebrados en la Formación Castillo: 1) Cerro La Cruz, Norte de Carora, Estado Lara (Sánchez-Villagra et al., 2001, 2010; Rincón et al., 2014; Solórzano, 2016); 2) Bariro, Este de Coro, Estado Falcón (Sánchez-Villagra et al., 2010), y 3) Siquisique, Estado Lara (Brochu & Rincón, 2004). Entre éstas, Cerro La Cruz es la localidad mejor estudiada de la Formación Castillo desde el punto de vista geológico y paleontológico. En esta localidad se ha reconocido

una alta complejidad de asociaciones de invertebrados fósiles la cual se repite, en general, durante la sedimentación Neógena de la Cuenca de Falcón. Diferentes prospecciones geológicas y paleontológicas llevadas a cabo en esta localidad han permitido reconocer la presencia de distintos grupos de vertebrados marinos y en menor medida terrestres (Rincón et al., 2014, 2016; Solórzano y Rincón, 2015; Solórzano, 2016; Ferreira et al., 2016; Nuñez-Flores et al., 2017). Mientras que los invertebrados han recibido poca atención (Wheeler, 1960; Sánchez-Villagra et al., 2000).

El paleoambiente de la Formación Castillo ha sido interpretado en múltiples oportunidades usando diversas líneas de evidencia. Las primeras interpretaciones paleoambientales en la Formación Castillo fueron hechas por Wheeler (1960) que interpretó el paleoambiente como marino marginal a continental basado en la sedimentología y fauna presente en la localidad tipo de la Formación, Cerro Castillo. Posteriormente, Lorente (1986) examina material palinológico, concluyendo que el ambiente de sedimentación en esta Formación es variable, pero típico de llanuras costeras. Trabajos posteriores, concluyeron que el ambiente sedimentario de esta Formación es principalmente marino-costero, aunque algunos taxa indican ambientes fluviales relacionados con el antiguo curso del Río Orinoco, también conocido como el proto-Orinoco (Díaz de Gamero, 1996; Sánchez-Villagra et al., 2000; 2004; Dahdul, 2004; Aguilera y Rodríguez de Aguilera, 2004; Aguilera et al., 2013).

Un estudio más reciente hecho por Rincón et al. (2014) incluye dentro de su interpretación información tectónica, geocronológica, litológica y paleontológica, para inferir los cambios ambientales en la Cuenca de Falcón durante el Mioceno temprano, además de generar conclusiones relevantes respecto a la hipótesis del Proto-Orinoco en este intervalo temporal.

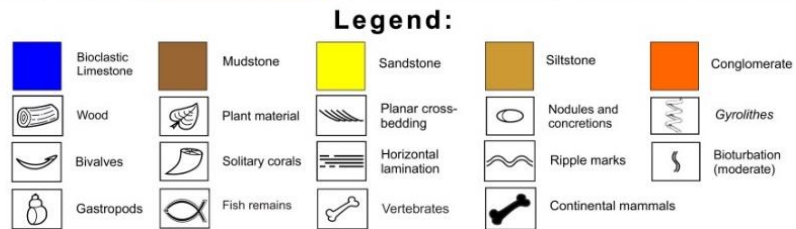
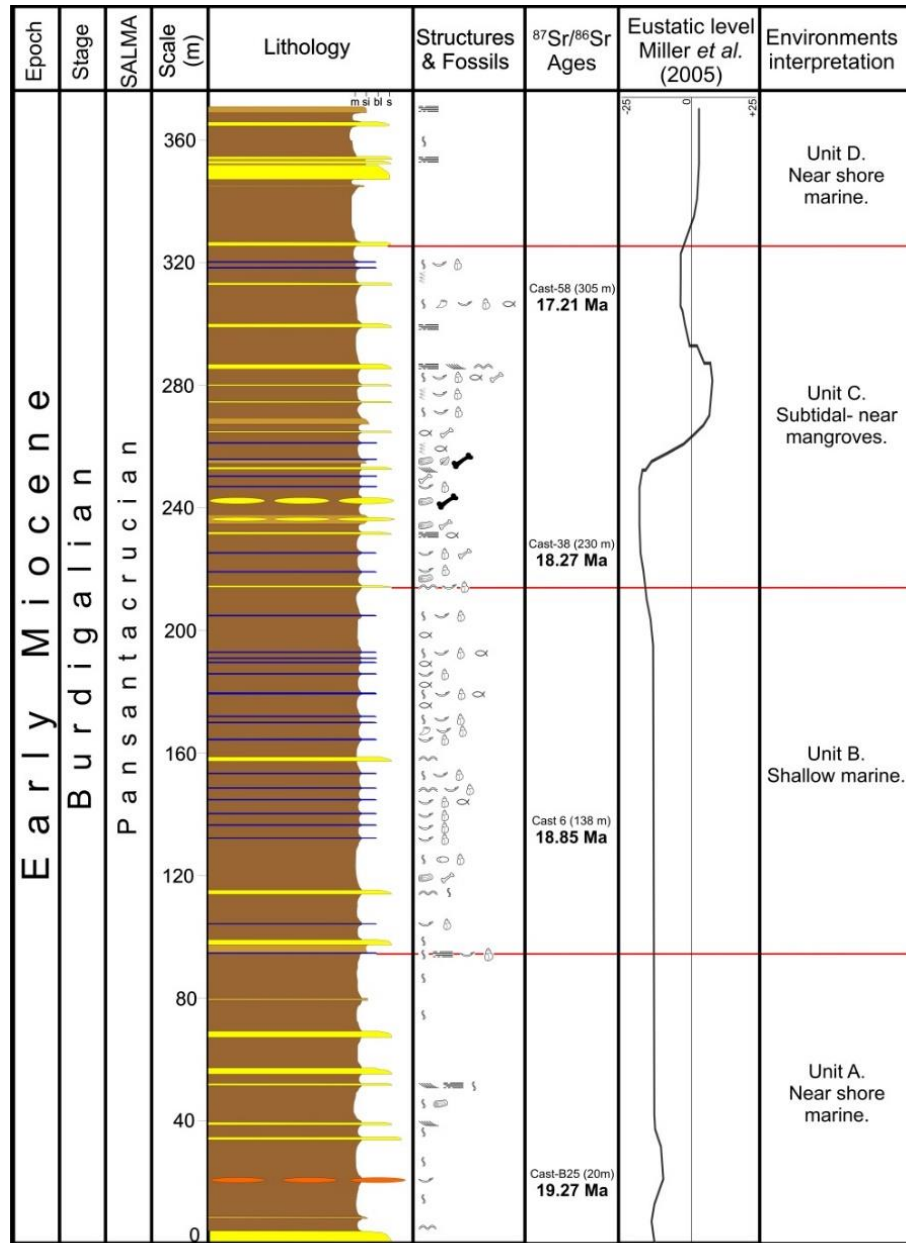


Figura 1: Columna estratigráfica de Cerro La Cruz, Formación Castillo (Estado Lara, Venezuela). Tomado de Rincón et al. (2014).

Es por ello, que se ha sugerido que la secuencia estratigráfica de Cerro La Cruz (Formación Castillo) fue depositada principalmente un complejo marino-costero posiblemente asociado a fases transgresivas y regresivas (Rincón et al., 2014; Solórzano y Rincón, 2015; Nuñez-Flores et al., 2017). Además, la asociación de vertebrados continentales junto a restos de origen vegetal (madera y hojas), sugiere la existencia de un mosaico de ambientes tropicales compuestos por ríos de bajo caudal, bosques húmedos y sabanas bajas (Rincón et al., 2014, 2016; Solórzano, 2016; Ferreira et al., 2016). Adicionalmente parece no existir evidencias claras del paso de ríos con caudal importante hacia las Cuencas de Falcón o Maracaibo durante el Mioceno temprano (Rincón et al., 2014).

La compleja caracterización de los ambientes sedimentarios identificados en esta secuencia hasta el momento (Rincón et al., 2014, 2016; Solórzano y Rincón, 2015; Solórzano, 2016; Ferreira et al., 2016; Nuñez-Flores et al., 2017) y las implicaciones evolutivas y paleoambientales que tiene el estudio de la fauna en la Cuenca de Falcón, justifican la realización del presente trabajo, en el cual se propone reconstruir el paleoambiente de esta sección estratigráfica a través del estudio cualitativo y cuantitativo de las asociaciones de invertebrados en Cerro la Cruz, con el objetivo de complementar la interpretación paleoambiental de la Formación Castillo.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo General: Reconstruir el paleoambiente sedimentario de una sección estratigráfica de la Formación Castillo (Cerro La Cruz, Mioceno temprano, Estado Lara) a partir de evidencias de los hábitats e información ecológica de los macroinvertebrados marinos fósiles.

3.2 Objetivos Específicos:

- Determinar la diversidad, riqueza y patrones de distribución espaciales y temporales de los macroinvertebrados encontrados en distintos estratos de Cerro la Cruz.
- Reconocer patrones paleoecológicos en la asociación de invertebrados de Cerro la Cruz, basados principalmente en posibles evidencias de depredación, y comparación con especies modernas relacionadas.
- Generar una interpretación del paleoambiente, integrando múltiples líneas de evidencia como información taxonómica, paleoecológica, tafonómica, datos geológicos y datos de distribución y abundancia de los organismos.

4. METODOLOGÍA

4.1 Área de estudio. El área de estudio comprende una sección estratigráfica ubicada 20 Km al noreste de la Ciudad de Carora, en el estado Lara (10°22'05.16"N y 70°04'14.45"W). Esta localidad ha sido denominada por diferentes autores como Cerro La Cruz (Fig. 2). En ella afloran las rocas sedimentarias pertenecientes a la Formación Castillo (Mioceno temprano), donde se colectaron en diferentes estratos macroinvertebrados fósiles marinos.

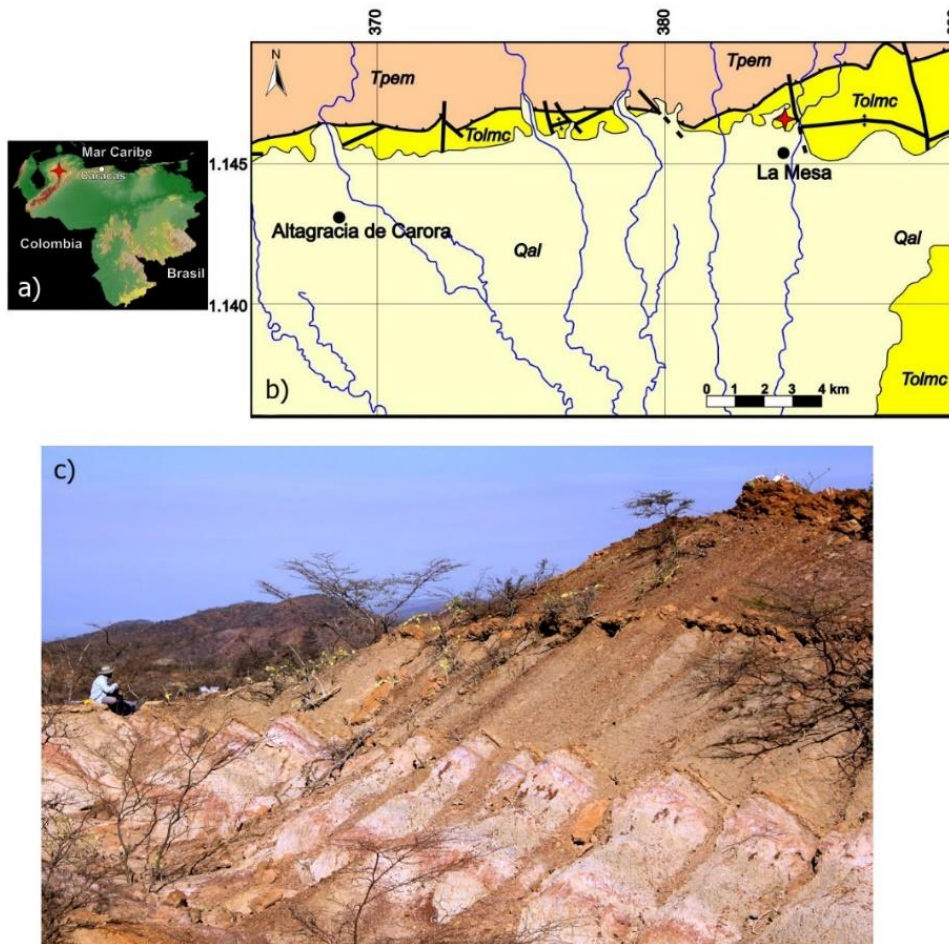


Figura 2: Localización de la zona de estudio. a) Ubicación del área de muestreo en Venezuela. b) Mapa geológico de la localidad de muestreo. En ambas figuras, la zona de estudio está marcada con una estrella roja. c) detalle de los estratos aflorantes en la localidad de muestreo. Abreviaturas: Tpem: Formación Matatere (Eoceno), Tolmc: Formación Castillo (Mioceno temprano) Qal: Aluvial (Cuaternario). Modificado de Rincón et al. (2014).

4.2. Aspectos geológicos. En la formación se reconocen cuatro unidades sedimentarias bien diferenciadas (Figura 3), basadas en características como composición rocosa (litología), evidencias de actividad biológica pasada (bioturbación), características de los granos de sedimento (granulometría), y fósiles de vertebrados e invertebrados presentes en la secuencia

de estratos. El muestreo de este estudio se realizó en la localidad de Cerro La Cruz, con especial énfasis en las dos unidades sedimentarias con mayor abundancia y diversidad de invertebrados fósiles reconocidas por Rincón et al. (2014), con edades comprendidas entre 18,85 y 17,21 Ma (Fig. 3).

- **Unidad B:** Con un espesor sedimentario de 118 m, consistente de capas alternadas de rocas del tipo lutita, caliza bioclástica y arenisca, altamente fosilífera, con gran abundancia de invertebrados, peces y bioturbación conspicua.
- **Unidad C:** Espesor sedimentario de 110 m, consiste de capas alternadas de rocas lutita, arenisca y caliza bioclástica, más conspicua que la anterior. La unidad es altamente fosilífera, conservando una gran diversidad de invertebrados marinos, además de restos de mamíferos y reptiles continentales, ya que ha sido interpretado como un ambiente de manglares.

4.3 Muestreo. Inicialmente se realizaron dos tipos de muestreo. Uno de tipo cuantitativo, con la finalidad de evaluar los aspectos tafonómicos (proceso de fosilización y estado de preservación de los fósiles), y el otro cualitativo para determinar la taxonomía y diversidad de organismos presentes en la Formación Castillo de Cerro La Cruz. El muestreo se realizó en un área reducida a lo largo de una parcela de aproximadamente 320m de largo y 100 de ancho, cortando perpendicularmente todas las unidades sedimentarias aflorantes en Cerro La Cruz (Fig. 3). Esta área de muestreo tiene una dirección (rumbo) N85O (Fig. 3). El buzamiento (inclinación) general de los estratos de Cerro La Cruz varía entre 20-40°N (Rincón et al., 2014). La secuencia sedimentaria de Cerro La Cruz está compuesta por una sucesión de estratos rocosos los cuales presentan espesores que varían entre 20 cm y 2 m. De estos se muestrearon un total de 18 estratos de sedimento no consolidado (lutita, arenisca) en total, 9 en la Unidad B y 9 en la Unidad C.

4.4 Determinación de patrones paleoecológicos y tafonomía (muestreo cuantitativo). Se tomaron 6 muestras en cada uno de los 18 estratos, utilizando como unidad de muestreo cuadratas de 50x50 cm colocadas aleatoriamente a lo largo del nivel. Debido a que un estrato es un conjunto litológico de composición homogénea, separado de estratos infra o suprayacentes por planos stratigráficos bien definidos, dentro de cada estrato las cuadratas se ubicaron en un solo plano, no abarcando estratos contiguos. En cada cuadrata, se colectaron todos los fósiles localizados en los primeros 2 cm superficiales junto con el sedimento en el cual estaban embebidos, usando una pala pequeña. Se determinó la localización geográfica de la zona de muestreo en la localidad con un GPS (Garmin).

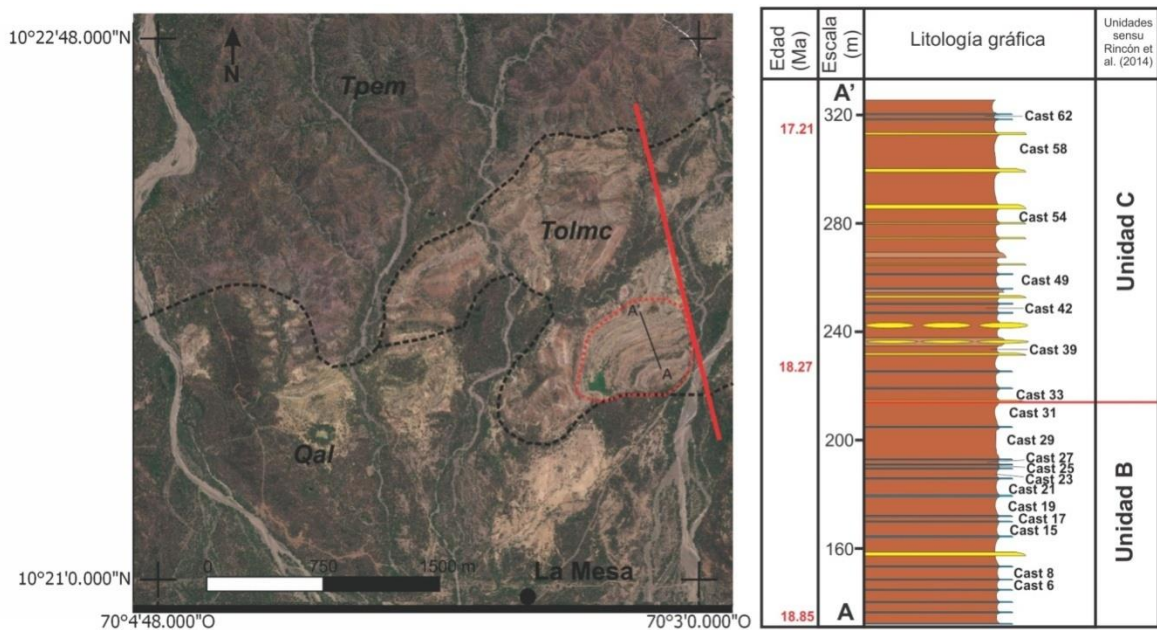


Figura 3: Imagen aérea con la ubicación (Izquierda) de la secuencia estratigráfica de Cerro La Cruz. Disposición estratigráfica de los niveles muestreados (Derecha). En la imagen aérea la sección entre A y A' representa la transecta a lo largo de la cual se colectaron las muestras. La línea roja continua representa una falla dextral ubicada al oeste del área muestreada. El círculo punteado de color rojo muestra los afloramientos de Cerro La Cruz. En líneas punteadas de color negro se muestra los límites entre las unidades geológicas aflorantes en la zona. Abreviaturas: Tpem: Formación Matatere (Eoceno), Tolmc: Formación Castillo (Mioceno temprano) Qal: Aluvial (Cuaternario). Modificado de Rincón et al. (2014).

4.5 Estimación de la riqueza de especies (muestreo cualitativo). Se colectaron los ejemplares fósiles más completos presentes en cada estrato, a fin de determinar la diversidad y composición de especies en cada unidad. Esto se hizo realizando una colecta superficial de macroinvertebrados a lo largo de un recorrido de 100 m dentro de cada uno de los 18 estratos muestreados.

4.6 Procesamiento de las muestras. El material colectado en el muestreo cuantitativo (cuadratas) fue procesado en dos etapas en el laboratorio:

- **Tamizado:** Se tamizó cada una de las muestras de sedimento a través de una batería de tamices de 5, 2 y 1mm de apertura de poro. Para la segunda etapa de procesamiento se utilizaron las fracciones mayores a 2mm.
- **Selección y conteo:** Para la selección y conteo de los organismos obtenidos por el muestreo cuantitativo se definieron *a priori* los siguientes criterios, determinados con base en las características diagnósticas de los organismos, morfología corporal y estado de preservación:

- Moluscos gastrópodos con conchas turritelliformes o con espiras muy altas. Fueron seleccionados los que presentaban un número mayor de 3 vueltas de espira completas. Los moldes internos fueron descartados, debido a que no preservan ninguna característica diagnóstica para identificación de éstos grupos de organismos.
- Otros gastrópodos. Se tomaron en cuenta sólo los ejemplares que presentaban más del 50% del cuerpo y además tenían preservada la ornamentación de la concha (que es una característica diagnóstica en muchos casos). Los moldes fueron tomados en cuenta solo si conservaban la ornamentación, o si la forma de la concha es diagnóstica para algún taxón particular.
- Los bivalvos fueron cuantificados si al menos una de las valvas estaba presente en su totalidad. En el caso de los moldes, al igual que en los gastrópodos, sólo fueron tomados en cuenta si la ornamentación se preservó, o si la forma de las valvas es un carácter diagnóstico del taxón.
- Los crustáceos fueron cuantificados exclusivamente en caso de preservación del caparazón. La presencia de quelas completas o partes de ellas (própodos, dactilos desarticulados) fue tomada en cuenta de forma cualitativa, debido a su carencia de resolución taxonómica.
- Organismos epibiontes y con formas de vida coloniales como briozoarios, corales y cirrípedos. Se tomaron en cuenta de forma cualitativa (presente/ausente). En el caso particular de los epibiontes, fue contabilizada la frecuencia de aparición de individuos o colonias sobre cada organismo hospedador (i.e. Una concha con epibiontes adheridos representa una ocurrencia en la frecuencia de aparición de dicho epibionte).

4.7 Taxonomía. Los especímenes colectados en ambos muestreos se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible, usando bibliografía especializada para los diferentes grupos de invertebrados, como moluscos (Hodson y Hodson, 1931; Jung, 1965; Weisbord, 1962, 1964a, 1964b; Landau y Marques da Silva, 2010; Landau et al., 2016), crustáceos (Van Straelen 1933; Feldmann y Schweitzer, 2004; Aguilera et al., 2008) y otros invertebrados (Duncan, 1863; Vaughan 1919; Coryell & Ohlsen, 1929; Weisbord, 1965, 1967; Rucker, 1967; Herrera et al. 2008; O’Dea , 2009). La morfología general de los organismos estudiados y la terminología asociada a las estructuras del esqueleto se muestra en la Figura 4. Una vez identificados, se procedió a realizar un inventario de las especies presentes por estrato (listado de especies), y

posteriormente se calculó la abundancia relativa de las especies por estrato. Se evaluó la eficiencia del muestreo, mediante la construcción de curvas de acumulación de especies utilizando el programa PAST 3.08 (Hammer et al., 2001).

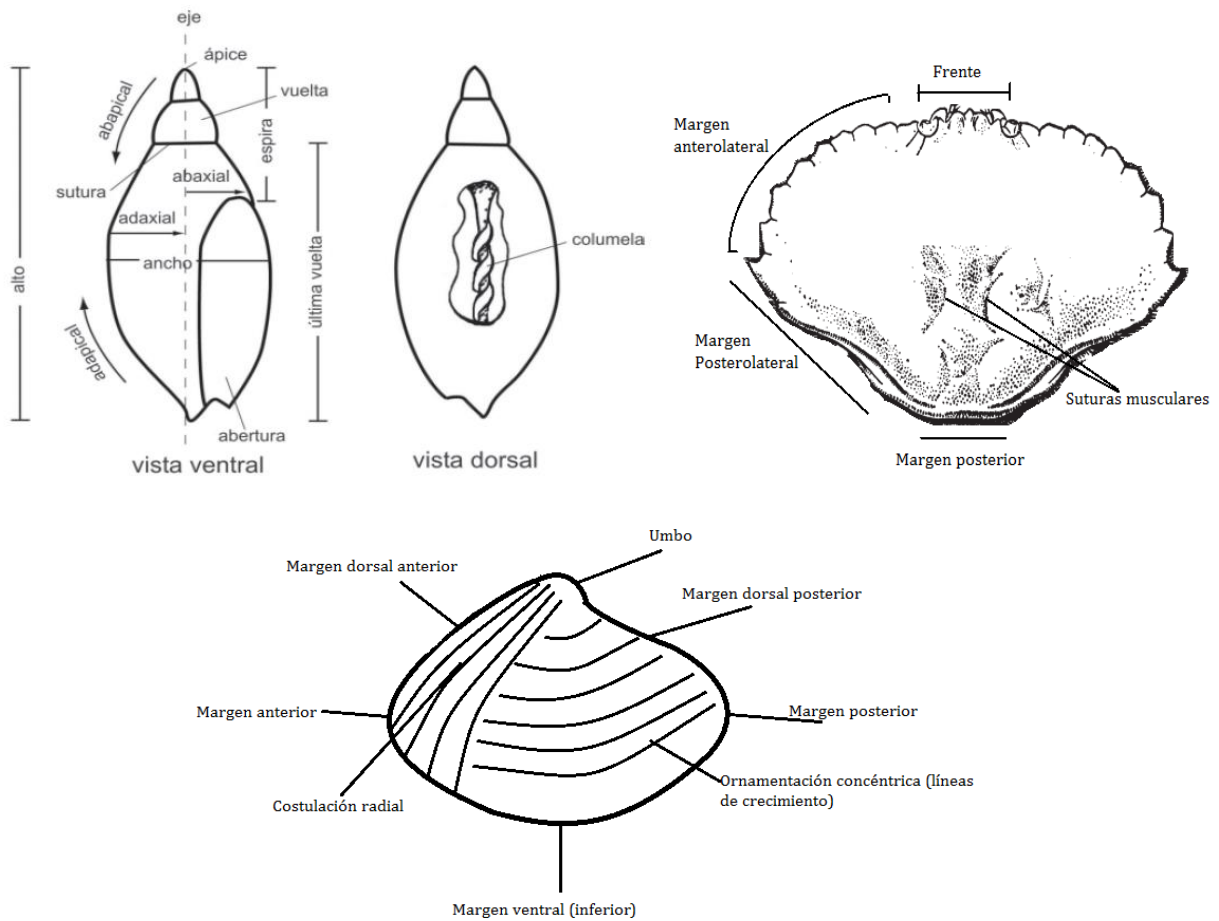


Figura 4: Estructuras morfológicas del esqueleto algunos grupos de invertebrados encontrados en Cerro la Cruz. A) Morfología general de la concha de gastrópodos (Modificado de Camacho y del Río, 2008), B) Morfología general del caparazón de un cangrejo braquiuro (Modificado de Schmidt, 1996) C) Morfología general externa de la concha en Bivalvos.

4.8 Repositorio de ejemplares. Todas las muestras estudiadas fueron catalogadas y depositadas en la colección de fósiles del Laboratorio de Paleontología (IVIC). La colección de los especímenes fósiles que se estudiaron está enmarcada en el Proyecto Paleomaps de Venezuela, del Laboratorio de Paleontología-IVIC, el cual cuenta con el permiso No. IVIC-1096 otorgado por el Instituto de Patrimonio Cultura (IPC).

4.9 Tratamiento y análisis de los datos. Una vez identificados los invertebrados hasta el nivel taxonómico más bajo posible, se construyó una matriz de abundancia con los datos del muestreo cuantitativo. El tratamiento de los datos se rigió por los siguientes criterios:

- Para los análisis multivariados fueron usados únicamente los datos de abundancia de moluscos. Los otros grupos de invertebrados como crustáceos (incluyendo cirrípedos), briozoarios (como *Discoporella*), corales (como *Diploastraea*) y aquellos moluscos difíciles de cuantificar por lo fragmentario de sus esqueletos (como *Ostraea* sp.) fueron incluidos de forma cualitativa. *Turritella* también fue incluido de forma cualitativa en los análisis descriptivos puesto que su gran abundancia dificulta la visualización de la distribución de puntos en los gráficos de dispersión.
- Los análisis cuantitativos se hicieron con base a género, debido a la gran diferencia en número de especies en algunos de los géneros reportados (e.g. *Turritella* vs. *Caryocorbula*), a las dificultades en la identificación de muchas especies (e.g. *Cancellaria*), y a que usualmente el hábitat de muchas de las especies de un mismo género tienden a ser similares (Allmon, 1996).
- Aquellos géneros que mostraron una frecuencia de aparición menor a 3 unidades muestrales (cuadratas o estratos según corresponda) en todos los niveles estudiados, sólo fueron tomados en cuenta de forma cualitativa. Igualmente aquellas unidades muestrales con presencia de menos de 3 géneros de moluscos fueron excluidas del análisis cuantitativo, con objeto de reducir el peso de los géneros muy raros (singletons, doubletons), y para no introducir información redundante a los análisis (Hendy, 2013)
- Se transformó los datos con la función $y = \log_{10} x + 1$, siendo x la abundancia de un taxón cualquiera de los registrados. Se usó esta transformación debido a la gran abundancia de gastrópodos del género *Turritella* comparada a otros taxa presentes en la secuencia estratigráfica.

4.9.1 Aspectos tafonómicos. Se utilizaron las muestras del muestreo cuantitativo para inferir posibles procesos ocurridos durante la vida, posterior a la muerte y antes de la fosilización de los organismos (Benton y Harper, 2009). El análisis tafonómico se concentró en dos aspectos principales:

- Depredación: Se comparó el total de individuos con evidencias de depredación de tipo perforación (*drilling*), respecto al total de organismos del mismo género registrados en todas las muestras, a fin de determinar la frecuencia de depredación sobre éste. El

mismo procedimiento se realizó para cada taxa, en cada estrato, a fin de estimar posibles cambios de frecuencia de bioerosión por perforaciones en cada género a lo largo de la secuencia. Por último, se calculó el porcentaje del total general que representa la frecuencia de perforaciones en cada género, esto con el objeto de determinar cuáles son los géneros de moluscos más depredados y probablemente el recurso alimenticio más importante para moluscos depredadores.

- **Fragmentación:** Se comparó el total de individuos por clase fragmentados, fracturados y retrabajados en cada estrato a lo largo de la columna y en total. Además se calculó el promedio de fósiles fragmentados para determinar la variabilidad de la fragmentación en la secuencia. Por último, se comparó el número de valvas desarticuladas (si las hubiere) con el total de bivalvos por género. Estos datos servirán de evidencias indirectas para interpretar la energía del medio donde se sedimentó la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz.

4.9.2 Análisis Multivariados. Para agrupar y ordenar las muestras en función de los organismos presentes, otras características de los mismos y así determinar si existe ciclicidad ambiental en la secuencia estudiada, se aplicaron los siguientes análisis multivariados exploratorios:

- **Análisis de Clúster:** Dada la variabilidad de los datos obtenidos en el muestreo cuantitativo, se utilizó el Método de Ward como método aglomerativo en el análisis de agrupaciones, basado en una matriz de disimilitud usando la distancia Bray-Curtis sobre las abundancias promedio de moluscos por estrato. El objetivo de este método es agrupar las unidades muestrales (i.e. cuadratas) de manera que la variabilidad intragrupo sea menor que la variabilidad intergrupo (Legendre y Legendre, 1998). Estos autores establecen que el método debe utilizarse con datos métricos (e.g. euclídeos), pero que el uso de un coeficiente de distancia asimétrico adecuado (como el de Bray-Curtis) permite el uso del Método de Ward con datos de abundancia de especies. Las características de este método de agrupamiento, así como el tipo de datos colectados en el muestreo (con alta variabilidad), fueron usadas como criterio a la hora de seleccionar el Método de Ward entre otros métodos de uso más frecuente, como el UPGMA. Este análisis se realizó usando el programa PAST 3.08 (Hammer et al., 2001)
- **Detrended Correspondence Analysis (DCA):** El DCA es una técnica de ordenación de uso común en el análisis paleoecológico (Hendy, 2013; Correa-Metrio et al, 2014). En este análisis de ordenación se evita el denominado efecto de arco, artefacto que se

produce en otros análisis semejantes cuando se analizan gradientes muy largos o data muy incompleta, lo que es muy común en muestras paleontológicas (Legendre y Legendre, 1998; Quinn y Keough, 2002; Hendy, 2013). Se usaron los datos obtenidos del muestreo cuantitativo, incluyendo de forma complementaria la abundancia de *Turritella*, con el objetivo de hacer más interpretable el gráfico resultante (debido a que la abundancia de éste género tiene gran inercia sobre la data), y describir de manera más sencilla la distribución relativa de las muestras en el espacio de las especies. Este análisis se realizó con el paquete *Vegan* (Oksanen et al., 2016), y se graficó usando el paquete *ggplot2*, ambos disponibles en el lenguaje R.

- **Calibración del DCA:** Con el objetivo de calibrar la interpretación del DCA (i.e interpretar el gradiente paleoambiental subyacente), se utilizó un modelo lineal estándar, utilizando como variable independiente la proporción de abundancia entre los organismos detritívoros y suspensívoros (por cuadrata) a lo largo de la secuencia (transformada con la función mencionada anteriormente). Esta relación produce un índice positivo: cuando los valores son menores a la unidad y cercanos a cero, e indican una dominancia relativa de suspensívoros; mientras que aquellos mayores a la unidad, sugieren la dominancia relativa de detritívoros. Como variable dependiente se utilizó el score de cada localidad en el eje DCA1 sin transformar. Este tipo de análisis complementarios son recomendados por Hendy (2013) para fundamentar la interpretación de la tendencia de los datos de forma cuantitativa. Este modelo se realizó seleccionando aleatoriamente una submuestra (n = 40) de los datos usados en el DCA, utilizando el paquete *Stats*, y se graficó usando el paquete *ggplot2* ambos disponibles en el lenguaje R.
- **Prueba de hipótesis y ordenaciones adicionales:** Con objeto de poner a prueba la existencia de diferencias significativas entre los grupos de estratos inferidos por el análisis de agrupaciones (Clúster) o detectar la existencia de grupos alternativos, se usaron los análisis: NMDS, CAP, ANOSIM y SIMPER. A diferencia del DCA, en este caso, la presencia de *Turritella* si fue tomada en cuenta de forma cuantitativa, puesto que no existe razón justificada para excluir éste género de las pruebas de hipótesis. Para realizar estos análisis, se tomó un subconjunto aleatorio (n = 50) de las unidades muestrales usadas en el DCA.
 - **N-MDS (non-metric multidimensional scaling):** Es un método de ordenación no métrica, que ordena objetos en un espacio multidimensional reducido

utilizando un índice de similitud o disimilitud (Legendre y Legendre, 1998). Se usó este análisis para estudiar la estructura de los datos agrupados y determinar si se ordenan según lo reportado en el análisis de agrupaciones o si por el contrario existen agrupaciones alternativas. Este análisis se llevó a cabo empleando el índice de disimilitud Bray-Curtis. Esta ordenación fue realizada en el programa PAST 3.08. (Hammer et al., 2001)

- **CAP (Canonical Analysis of Principal Coordinates)**: Es un método desarrollado para estudiar hipótesis de agrupamiento basada en el análisis discriminante de coordenadas principales usando un índice de similitud o disimilitud dado (Anderson y Willis, 2003). Este método de ordenación se utilizó para determinar si el agrupamiento resultante del análisis de clúster es eficiente como separador de unidades muestrales, y como método alternativo al N-MDS para agrupar los estratos en la secuencia estratigráfica basado en una hipótesis *a priori* (Anderson y Willis, 2003). En este análisis se usó el índice de disimilitud Bray-Curtis y cómo hipótesis la agrupación propuesta por el análisis de clúster. Esta ordenación se hizo a través de una función de programación propia basada en la función *CAPdiscrim*, disponible en el paquete *BiodiversityR* (Kindt y Coe, 2005), disponible en el lenguaje R.
- **ANOSIM (Analysis of Similarities)**: Es una prueba estadística que evalúa diferencias entre matrices de similitud y disimilitud (Legendre y Legendre, 1998), y reporta si las diferencias entre grupos de unidades muestrales son significativas o no. Se utilizó esta prueba estadística como criterio principal para determinar si los grupos encontrados en los análisis previos son significativamente distintos entre sí. Esta prueba fue realizada con el programa PAST 3.08 (Hammer et al., 2001).
- **SIMPER (Similarity percentage)**: Se usó esta prueba estadística para determinar cuáles de las especies son responsables de las diferencias observadas entre grupos de estratos en la secuencia y en qué grado. Esta prueba fue hecha con el programa PAST 3.08 (Hammer et al., 2001).

5. RESULTADOS

5.1 Paleontología Sistemática. Basado en el análisis de aproximadamente 5300 elementos esqueléticos fue posible reconocer la presencia de al menos 43 taxa dentro de la asociación

estudiada en Cerro La Cruz. Estos incluyen 4 Phylum, 27 Familias, 32 géneros y 43 especies (Anexo 4) descritas en base a las características morfológicas diagnósticas, biocron, y distribución geográfica. Es importante mencionar que solamente un espécimen de cada uno de los taxa identificados en Cerro La Cruz fue catalogado en la Colección de Paleontología IVIC. El resto de los especímenes no fueron catalogados, pero se menciona la cantidad de los mismos que fue revisado.

Phylum ARTHROPODA Laetrelle, 1829

Orden DECAPODA Laetrelle, 1802

Infraorden BRACHYURA Laetrelle, 1802

Familia AETHRIDAE Dana, 1851

Género *Eriosachila* Blow & Manning, 1996.

Comentarios. *Eriosachila* es un género de cangrejos extinto, cercanamente relacionado con géneros actuales como *Osachila* y *Hepatus* (Blow y Manning, 1996). Especies recientes de este género habitan ambientes marinos muy variados, generalmente con fondos blandos y mixtos, tanto de grava, arena, fango, y fondos con vegetación (Moscoso, 2012).

Biocron y distribución. Eoceno al Mioceno *vide* Schweitzer et al. (2005); Neotropical (Schweitzer et al. 2002).

Eriosachila rathbunae Maury, 1930

Material. Caparazón; IVIC-P-3541 (Fig. 5-A). 5 caparazones adicionales.

Descripción. Caparazón suboctagonal, más ancho que largo. Margen anterolateral redondeado, con espinas anterolaterales poco desarrolladas y en forma de lóbulos. Regiones del caparazón bien definidas, con 8 protuberancias prominentes. Frente ligeramente deprimido, con una hendidura media. Frente amplia, aproximadamente de un cuarto de la longitud de la anchura del caparazón.

Comentarios. La forma del caparazón, estructura de las espinas y ángulos anterolaterales, las protuberancias y su distribución en la superficie del caparazón, además de la hendidura en la frente son los caracteres diagnósticos del género y de la especie (Blow y Manning, 1996). Hasta ahora esta especie sólo ha sido descrita para el Mioceno de la Cuenca de Falcón (Feldmann y Schweitzer, 2004).

Familia HEXAPODIDAE Miers, 1886

Género *Palaeopinnixa* Vía, 1959

Palaeopinnixa perornata Collins & Morris, 1976

Material: Caparazón; IVIC-P-3542 (Fig. 5-B). 2 caparazones adicionales.

Descripción. Caparazón subcuadrangular, más ancho que largo, alcanzando su máxima anchura cerca del margen posterolateral. Ángulos anterolaterales lisos, cortos y muy redondeados. Frente muy amplia representando aproximadamente un tercio del ancho del caparazón, prácticamente recta, al igual que el margen posterior. Regiones del caparazón poco definidas, suturas musculares excavadas.

Comentarios. La profundidad de la sutura, forma general del caparazón y ausencia de ornamentación (en este caso también involucrando procesos tafonómicos) son los caracteres diagnósticos de esta especie (Collins y Morris, 1976). *P. perornata* es la única especie de la familia Hexapodidae reportada para la Formación Castillo (Feldmann y Schweitzer, 2004). Adicionalmente esta especie, únicamente reconocida por su registro fósil, también fue reportada por Collins y Morris (1976) para Barbados.

Biocron. Mioceno temprano a tardío *fide* Feldmann y Schweitzer (2004).

Phylum BRYOZOA Ehrenberg, 1831

Clase GYMNOLAEMATA Allman, 1856

Orden CHEILOSTOMATA Busk, 1859

Familia CUPULADRIIDAE Laggaij, 1952

Género *Discoporella* d'Orbigny, 1852

Comentarios. *Discoporella* es un género de briozoos cupuládridos de vida libre, restringidos principalmente a ambientes arenosos y fangosos, sin corales y fanerógamas marinas (O'Dea et al. 2004). Junto con *Cupuladria* (otro género de la misma familia), son parte importante de la comunidad de los invertebrados bentónicos filtradores de los ambientes arenosos del Caribe (O'Dea et al. 2004).

Distribución. Pantropical (O'Dea et al. 2004).

Discoporella sp.

Material. Colonia completa; IVIC-P-3543 (Fig. 5-C). 10 colonias adicionales fragmentarias.

Descripción. Colonia discoidal, levemente cónica y de baja altura respecto a la anchura, de centro ligeramente prominente y erosionado. Zooides distribuidos regularmente en hileras radiales. Autozooides más altos que anchos, alcanzando su anchura máxima hacia el centro del opesio, estando este último perforado lateralmente por poros. Superficie inferior de la colonia con diminutas granulaciones, pero sin poros.

Comentarios. Herrera-Cubilla et al. (2008) plantean que el registro fósil de los cupuládridos es de los más completos de los briozoos en el Neógeno del Caribe. Estos mismos autores utilizaron un conjunto de caracteres morfométricos para diferenciar especies de *Discoporella* previamente asignadas a *D. umbellata*, (especie considerada cosmopolita y de amplia distribución) y/o ubicadas dentro del género pero sin identificación específica en ambas costas de Panamá. El material estudiado muestra las características diagnósticas del género, y aunque algunos especímenes se encuentran relativamente bien preservados, no fue posible identificarlos a nivel de especie debido a que se hace necesario de un alto número de ejemplares (Herrera-Cubilla et al., 2008). Este género ha sido reportado para varias localidades del Caribe (Herrera-Cubilla et al. 2008) y también para Venezuela (Rucker, 1967; Weisbord, 1967). Sin embargo, es registrado por primera vez en la Formación Castillo, y además por su edad representa la evidencia más antigua del género en el país.

Phylum CNIDARIA Verril, 1865

Clase ANTHOZOA Ehrenberg, 1834

Orden SCLERACTINIA Bourne, 1900

Familia DIPLOASTRAEIDAE Chevalier & Beauvais, 1987

Género *Diploastrea* Matthai, 1914

Comentarios. *Diploastrea* es un género de corales pétreos masivos y formadores de arrecife, con un único representante actual (*D. heliopora*) restringido a las zonas tropicales de la región Indo-Pacífica (Veron, 2000). En el registro fósil, el género cuenta con 11 especies descritas y una distribución Pantropical. Sin embargo, el género desaparece del registro fósil del Caribe durante el límite Oligo-Mioceno (Huang et al., 2014).

Biocron y distribución. Eoceno al Reciente (Huang et al., 2014); Pantropical (Veron, 2000).

Diploastrea cf. crassolamellata Duncan, 1863

Material. Colonia aislada; IVIC-P-3544 (Fig. 5-D), Colonia aislada, IVIC-P-3580 (Fig. 5-F). 6 Colonias adicionales.

Descripción. Colonia pequeña, plocoide, con el extremo superior de los coralitos rotos, los cuales están unidos por las epitecas y se originan en una base común. Poseen un diámetro entre 6 y 6.5 mm, con 24 septos dispuestos en 3 ciclos (6+6+12), siendo los de primer orden ligeramente sinuosos, alcanzando la columela y con costas. En la epiteca los septos de segundo y tercer orden se fusionan cerca de la columela, superficie de los septos granulada. Columela trabecular bien desarrollada.

Comentarios. Las muestras fueron identificadas como *D. cf. crassolamellata* a pesar de que los coralitos están rotos por debajo del nivel de la superficie de los cálices, donde se observaría una de las características diagnósticas del género, el ensanchamiento del margen superior de los septos primarios hacia la pared del coralito. Sin embargo, las muestras presentan un conjunto de otras características descritas para la especie por distintos autores. Las colonias pequeñas de esta especie están constituidas por un número reducido de coralitos que surgen de una diminuta base o pedúnculo (Coryell & Ohlsen, 1929), las cuales son ilustradas por Vaughan (1919) y también están presentes en algunas muestras. Los cálices de los coralitos pueden fosilizar como moldes según lo mencionado por Duncan (1863), ilustrado por Vaughan (1919) y también presente en una de las muestras (Fig. 5-F). El diámetro de los coralitos está dentro del intervalo mencionado para la especie por varios autores (Duncan 1863, Vaughan 1919, Coryell & Ohlsen 1929, Huang et al. 2014). El número de ciclos de septos es variable entre los coralitos de la especie (generalmente entre 3 y 4), aunque en colonias jóvenes, donde los coralitos son pequeños, hay tres ciclos (Duncan 1863), tal como en las muestras. En algunos coralitos los septos pueden ser sinuosos, curvados, y los del 2do y 3er ciclo pueden estar fusionados entre sí y a la columela, formándose espacios interseptales junto a la pared del coralito (Duncan 1863, Vaughan 1919). Todas estas características son observadas en las muestras, a excepción del ensanchamiento del margen superior de los septos hacia la pared del coralito. En el área que abarca el Caribe, América Central y sur de Estados Unidos se han reportado al menos 4 especies de *Diploastrea* (Duncan 1863, Vaughan 1919, Coryell & Ohlsen 1929, Wells 1932, Budd et al. 1992), las cuales presentan una morfología muy similar. Por ello para lograr una identificación segura de las muestras se hace necesario una revisión de los holotipos de las especies del género para establecer diferencias más claras entre las especies presentes en el Proto-Caribe y determinar si el material estudiado pertenece efectivamente al

taxón. *D. crassolamellata* ha sido reportada en numerosas localidades en formaciones del Eoceno y Oligoceno del Caribe, incluyendo Venezuela, y más particularmente en la secuencia Oligocena de la Formación Castillo (Johnson et al., 2009). Varios autores afirman que durante la transición entre el Oligoceno y el Mioceno ocurrió la extinción de numerosos géneros de corales en el Caribe (e.g. *Diploastrea*, *Astrocoenia*, *Astreopora* y *Stylocoeniella*), aunque algunos de ellos aún persisten en la región Indo-Pacífica (Budd, 2000; Johnson et al. 2009). Según Edinger y Risk (1994) muchos de estos géneros se extinguieron localmente o redujeron su área de distribución de forma importante al final del Oligoceno, no obstante la desaparición definitiva de estos grupos pudo haberse prolongado hasta mediados del Mioceno. Registros más recientes (Zapata et al., 2016) extienden el biocron de *D. crassolamellata* en el Caribe hasta principios del Mioceno (Aquitaniense, ~22Ma), en concordancia con la proyección de Edinger y Risk (1994). Sin embargo, la presencia de esta especie en los estratos bien datados de Cerro La Cruz (18-17 Ma; Burdigaliense), representarían la última aparición del género en el registro fósil del Caribe antes de su extinción.

Phylum MOLLUSCA Linnaeus, 1758

Clase SCAPHOPODA Bronn, 1862

Orden DENTALIIDA Da Costa, 1776

Familia DENTALIIDAE Gray, 1834

Género *Dentalium* Linnaeus, 1758

Comentarios. *Dentalium* es un género de escafópodos marinos, semi infaunales, detritívoros, muy diverso y de amplia distribución, comúnmente asociados a fondos fangosos y de arena fina (Díaz y Puyana, 1994). Son abundantes tanto en la actualidad como en el registro fósil.

Biocron y distribución. Silúrico al Reciente; Cosmopolita.

Dentalium bocasense Olsson, 1922

Material. Espécimen incompleto; IVIC-P-3580 (Fig. 5-E). 265 especímenes fragmentarios adicionales.

Descripción. Concha en sección transversal prácticamente circular, curvada, de costillas principales pronunciadas y afiladas, con una ornamentación secundaria discreta dispuesta en el centro cóncavo de los interespacios de las costillas primarias.

Comentarios. Esta especie fue reportada inicialmente para el Mioceno de Costa Rica, la Formación Gatún (Panamá) y la Formación la Rosa (Zulia, Venezuela) por Jung (1965); y para

la localidad de estudio por Rincón et al. (2014). La morfología de la ornamentación de la concha fue establecida por Olsson (1922) como carácter diagnóstico de la especie, pero dado a que la morfología en las especies del género es poco variable sería conveniente realizar un estudio más detallado de los especímenes asignados a este taxón para revisar posibles sinonimias.

Biocron. Mioceno temprano (Jung, 1965).

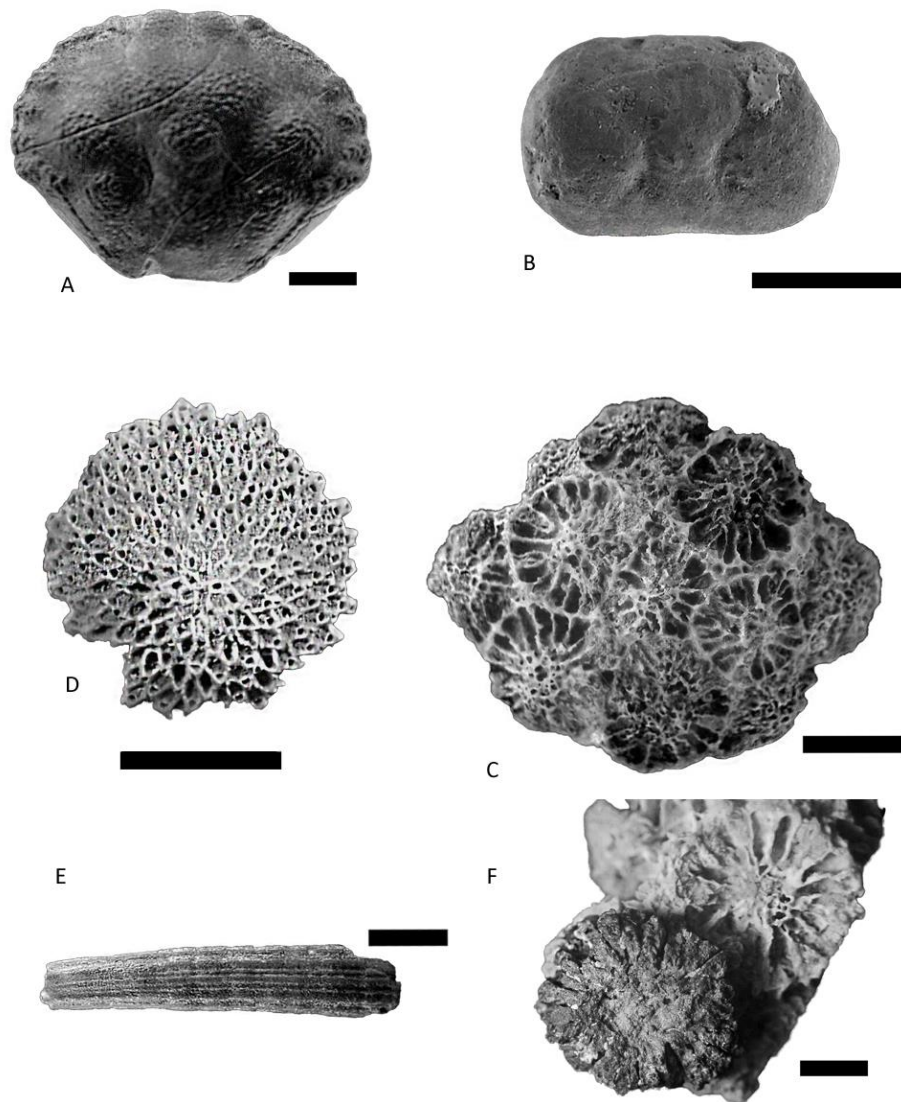


Figura 5: Taxa de crustáceos, briozoarios, corales y escafópodos encontrados en Cerro la Cruz.
A) **IVIC-P-3541:** caparazón de *Eriosachila rathbunae*, B) **IVIC-P-3542:** caparazón de *Paleopinnixa perornata*, C) **IVIC-P-3543:** colonia de *Discoporella* sp., escala 2mm D) **IVIC-P-3544:** colonia de *Diploastrea* cf. *crassolamellata*; E) **IVIC-P-3580:** concha de *Dentalium bocasense*. Barras de escala 5mm.
F) **IVIC-P-3580:** Detalle de colonia de *Diploastrea* cf. *crassolamellata*, molde de zooide. Escala 2mm.

Clase BIVALVIA Linnaeus, 1798
Orden NUCULANIDA Carter et al. 2000
Familia NUCULANIDAE Adams & Adams, 1858
Género *Adrana*, Adams & Adams, 1858

Comentarios. *Adrana* es un género de bivalvos infaunales, detritívoros y de locomoción facultativa (Alberhan et al. 2004) asociados a fondos arenosos y fangosos someros (Díaz y Puyana, 1994).

Biocron y distribución. Paleoceno al Reciente (Sessa et al., 2012); Cuenca del Caribe.

Adrana tellinoides Sowerby, 1823

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3545 (Fig. 6-A). 9 especímenes adicionales.

Descripción. Valvas frágiles, aplanadas y de forma lanceolada, ornamentadas por líneas de crecimiento concéntricas muy discretas. Margen dorsal muy alargado y prácticamente recto, umbo muy discreto, desplazado ligeramente hacia el frente. Margen frontal y posterior redondeado, este último muy proyectado. Margen ventral arqueado.

Comentarios. La morfología de las valvas es característica del género (Weisbord, 1964a; Jung, 1969). Otros caracteres diagnósticos de la especie (como la charnela) no pudieron ser revisados debido a que no se encontraron fósiles desarticulados. El género y la especie han sido reportados en diversas oportunidades en Venezuela (Plioceno; Weisbord, 1964a), y para otras localidades del Caribe (Mioceno tardío; ~11.6-5.0 Ma; Trinidad y Tobago y Panamá; Woodring, 1957; Jung, 1969). Considerando que esta especie es más común en sedimentos del Mioceno tardío a Plioceno, su presencia en la Formación Castillo parece constituir el registro más antiguo de la especie.

Biocron. Mioceno temprano al Reciente (Jung, 1969).

Género *Nuculana* Link, 1807

Comentarios. *Nuculana* es un género de bivalvos infaunales detritívoros, de locomoción facultativa y asociados a fondos blandos –principalmente lodosos– (Díaz y Puyana, 1994). Se caracteriza por tener la concha oval-triangular y equivalva, ligeramente inflada y con el margen posterior proyectado. Las valvas suelen estar ornamentadas con líneas de crecimiento concéntricas bien definidas (Morley, 1971).

Biocron y distribución. Silúrico – Reciente (Liljedahl, 1994); Cosmopolita (Morley, 1971).

Nuculana (Sacella) gracillima Jung, 1965

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3546 (Fig. 5-B). 52 especímenes completos adicionales.

Descripción. Forma de la concha típica del género con el margen dorsal anterior ligeramente convexo y el dorsal posterior ligeramente cóncavo. Extremo posterior muy proyectado posteriormente y subagudo. Umbo bajo, valvas ornamentadas con líneas de crecimiento concéntricas más espaciadas y prominentes en la región paleal. Centro de la concha inflado.

Comentarios. El material revisado presenta las características típicas del género y de la especie (Jung, 1965), con ligeras variaciones en la ornamentación que parecen estar asociadas principalmente a factores tafonómicos. Descrita por Jung (1965) para la Formación Cantaure (Mioceno temprano, Falcón), esta especie ha sido reportada previamente para la localidad de estudio por Sánchez-Villagra et al. (2000) y Rincón et al. (2014). También fue registrada por Hendy et al. (2015) para la Formación Jimol (Mioceno temprano, Colombia).

Biocron. Mioceno temprano *vide* Hendy et al. (2015)

Nuculana aff. forcarti Jung, 1965

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3547 (Fig. 6-C). 63 especímenes completos adicionales.

Descripción. Forma de la concha típica de *Nuculana*. Valvas ornamentadas con líneas de crecimiento muy finas. Cercano al margen dorsal posterior presenta una quilla similar a la presente en *Caryocorbula*, que termina cerca del extremo posterior.

Comentarios. Este morfotipo presenta una morfología similar a *N. gracillima*, diferenciándose de esta última por la ornamentación de las valvas, por presentar valvas más largas respecto a la altura, así como el extremo posterior y anterior se encuentran más proyectado. Además, el margen dorsal posterior es menos cóncavo que en *N. gracillima*. El morfotipo aquí descrito es similar a *N. forcarti* (*sensu* Jung, 1965), en cuanto a la morfología de las valvas y la ornamentación, pero se diferencia de ésta en el desarrollo de la quilla (está más desarrollada en el material estudiado). De tal forma, es posible que se trate de una especie afín o una variedad morfológica de *N. forcarti*. Esta especie ha sido previamente mencionada para el Mioceno temprano de la Formación Cantaure (Península de Paraguaná, Cuenca de Falcón).

Nuculana sp.

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3548 (Fig. 6-D). 143 especímenes adicionales.

Descripción. Forma de la concha típica de *Nuculana*. Umbo bajo, ligeramente desplazado frontalmente, margen dorsal anterior cóncavo, más fuertemente hacia la región anterior, donde

se proyecta ligeramente hacia arriba. Margen dorsal posterior cóncavo, muy proyectado y fuertemente curvado. Margen ventral redondeado, haciéndose más recto hacia la región posterior. Valvas infladas en la región media, aparentemente ornamentadas con líneas de crecimiento, más gruesas en la región paleal y más finas hacia el borde de las valvas.

Comentarios. Este morfotipo presenta características similares a *N. gracillima* (principalmente la ornamentación), pero se diferencia de esta especie en la morfología de los márgenes dorsales, la presencia de la proyección dorsal frontal y en el desarrollo del extremo posterior (ligeramente más desarrollado en *Nuculana sp.*). Debido a que sólo se encontraron moldes, y a que la ornamentación, que es diagnóstica en muchas especies como *N. gracillima*, se presenta pobremente preservada, no fue posible determinar si se trata de una especie nueva o de alguna otra especie del género ya descrita para el Mioceno del Caribe.

Orden ARCIDA Stoliczka, 1871

Familia ARCIDAE Lamark, 1809

Género *Anadara* Gray, 1847

Comentarios. *Anadara* es un género de bivalvos de concha oval, oblonga o subtrapezoidal, ornamentada con costillas radiales anchas. Suelen habitar fondos blandos, arenosos, fangosos, mixtos y en ocasiones con fanerógamas marinas, y también ambientes con salinidad relativamente reducida (Díaz y Puyana, 1994; Hendy et al., 2015). Presentan locomoción facultativa, hábito semi-infaunal y dieta suspensívora (Mikkelsen y Bieler, 2008). En Venezuela, y particularmente en la localidad de muestreo, se han reportado previamente diferentes especies asignadas al género (Hodson et al. 1927; Jung 1965, 1989; Sánchez-Villagra et al. 2000; Rincón et al. 2014).

Biocron y distribución. Cretácico – Reciente (Morley, 1971); Cosmopolita (Morley, 1971).

Anadara (Rasia) mirandana Hodson, 1927

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3549 (Fig. 6-E). 20 especímenes adicionales.

Descripción. Concha oblonga ligeramente inflada, con el margen posterior proyectado y prominente, y el margen anterior menos desarrollado. Margen dorsal anterior corto y recto, posterior más largo y angulado. Umbo pronunciado y curvado. Margen ventral muy redondeado en la sección posterior y anterior, siendo menos curvo en la sección media. Valvas ornamentadas con costillas radiales anchas, además de líneas de crecimiento concéntricas.

Comentarios. La morfología de las valvas, el margen ventral, las longitudes relativas de los márgenes dorsales, así como la forma de la concha permiten diferenciar esta especie de las otras presentes en el género (Hodson et al., 1927). Inicialmente reportada por Hodson et al. (1927) para la Formación La Rosa (Mioceno temprano, Edo. Zulia), también fue reportada por Sánchez-Villagra et al. (2000) para Cerro La Cruz.

Biocron. Burdigaliense, Mioceno temprano (20.4-15.97Ma) *fide* Sánchez-Villagra et al. (2000).

Anadara (Rasia) tirantensis Hodson, 1927

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3550 (Fig. 6-F). 11 especímenes completos.

Descripción. Forma similar a *mirandana*, aunque las valvas son ligeramente infladas y con el margen posterior menos proyectado. Margen dorsal posterior corto, culminando en un ángulo pronunciado; margen dorsal anterior más corto que el posterior. Umbo pronunciado ocupando aproximadamente un tercio del ancho total del margen dorsal. Margen ventral muy redondeado en toda su extensión. Valvas ornamentadas con costillas radiales anchas, y con marcas de crecimiento concéntricas.

Comentarios. La morfología general de las valvas, las longitudes relativas de los márgenes y su forma permiten asignar el material revisado a la especie (Hodson et al., 1927). Si bien es similar a *A. mirandana*, se diferencia de ésta en la forma y longitud relativa de los márgenes dorsales (deprimidos hacia el margen ventral y más cortos que en *A. mirandana*). Además se distinguen en la forma del margen ventral (completamente redondeado en *A. tirantensis*), y la prominencia de la región posterior de las valvas (mucho más pronunciada en *A. mirandana*). Inicialmente reportada por Hodson et al. (1927) para el estado Falcón, también fue registrada por Hendy et al. (2015) para la Formación Castilletes (Mioceno de Colombia). Este es el primer registro de la especie para la Formación Castillo.

Biocron. Mioceno temprano (20.4Ma) a medio (13.8Ma) *fide* Hendy et al. (2015).

Orden CARDIIDA Ferussac, 1822

Familia SEMELIDAE Stolicza, 1870

Género *Semele* Schumacher, 1817

Comentarios. *Semele* es un género de bivalvos detritívoros infaunales, de movilidad facultativa asociados a fondos blandos y vegetados someros (Díaz y Puyana, 1944; Aberhan et al., 2004).

Biocron y distribución. Paleoceno-Reciente (Beal, 1948); Pantropical (Morley, 1971).

Semele zuliana Hodson & Hodson, 1931

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3551 (Fig. 6-G). 2 especímenes completos.

Descripción. Valvas oblongas ornamentadas con pliegues concéntricos, haciéndose éstos más prominentes hacia el margen ventral. Umbo ligeramente proyectado y desplazado posteriormente. Margen dorsal anterior ligeramente convexo; margen dorsal posterior ligeramente cóncavo en la sección próxima al umbo y luego prácticamente recto. Márgenes anterior, posterior y ventral redondeados, estando el último ligeramente proyectado posteriormente.

Comentarios. Además de la forma de las valvas, la ornamentación es diagnóstica para esta especie (Hodson y Hodson, 1931). Fue originalmente descrita por Hodson y Hodson (1931) para la Formación La Rosa (Mioceno temprano del estado Zulia). Éste es el primer registro confirmado de la especie para la Formación Castillo.

Biocron. Mioceno temprano (Hodson y Hodson, 1931).

Semele sp.

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3552 (Fig. 6-H). 42 especímenes adicionales.

Descripción. Concha suboval ligeramente oblonga, equivalva. Margen dorsal anterior semicircular, dorsal posterior mediana a fuertemente cóncavo en la región próxima al umbo. Extremo posterior ligeramente proyectado y arqueado. Margen ventral ligeramente convexo. Umbo discreto, ligeramente proyectado posteriormente, y subagudo. Superficie de las valvas ornamentada con líneas de crecimiento finas.

Comentarios. A pesar de mostrar una morfología de las valvas típica del género, otras estructuras como la morfología del seno paleal (diagnóstica para el taxón), no pudo ser observado puesto que no se encontraron ejemplares desarticulados. Este morfotipo se diferencia de *Semele zuliana* en la forma de las valvas (más alta en esta especie) y la ornamentación. Material de morfología similar fue reportado por Sánchez-Villagra et al. (2000) para la localidad de estudio.

Familia TELLINIDAE Blainville, 1814

Género *Macoma* (*Psammacoma*) Dall, 1900

Comentarios. *Macoma* es un género muy diverso de bivalvos infaunales filtradores y detritívoros facultativos, de locomoción facultativa, usualmente asociados a fondos blandos y fondos con vegetación someros (Díaz y Puyana, 1944; Aberhan et al., 2004).

Biocron y distribución. Eoceno-Reciente (Olsson, 1930); Pantropical (Morley, 1971).

Macoma (Psammacoma) sp.

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3553(Fig. 6-I). 147 especímenes adicionales.

Descripción. Concha inequilateral y delgada, poco inflada, con el margen posterior más corto que el anterior, umbo ligeramente proyectado, agudo o subagudo. La superficie de las valvas suele estar ornamentada por líneas de crecimiento.

Comentarios. La forma de las valvas y la ornamentación son características del grupo (Jung, 1965). El género ha sido reportado en diversas ocasiones para el país, el Caribe y otras localidades del Neotrópico (Jung, 1965, Rincón et al., 2014, Hendy et al., 2015), incluyendo Cerro La Cruz (Sánchez-Villagra et al., 2000). Muchos de los ejemplares encontrados son similares morfológicamente a *Psammacoma gatunensis*, especie previamente reportada por Hodson y Hodson (1931) para el estado Falcón y por Sánchez-Villagra et al. (2000) para la localidad de estudio. Las características diagnósticas de las especies dentro de este género suelen estar asociadas a la superficie interna de las valvas y desafortunadamente no se encontró material desarticulado, por lo que no pudo ser identificada a nivel específico. Sin embargo, es posible que existan dos o más morfotipos diferentes dentro de las muestras asignadas a este género.

Familia CARDIDAE Lamarck, 1809

Género *Trigoniocardia* Dall, 1900

Comentarios. *Trigoniocardia* es un género de bivalvos suspensívoros infaunales, de locomoción facultativa (Alberhan et al. 2004) usualmente asociados a fondos blandos de sedimento fino (Díaz y Puyana, 1994).

Biocron y Distribución. Eoceno-Reciente (Jung, 1972); Pantropical (Morley, 1971).

Trigoniocardia antillarum d'Orbigny, 1853

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3554 (Fig. 6-J). 15especímenes completos.

Descripción. Concha pequeña, inflada, más alta que larga, ornamentada con costillas radiales gruesas y noduladas. Umbo prominente, ligeramente desplazado frontalmente. Margen anterior fuertemente redondeado. Margen posterior ligeramente convexo y truncado. Margen dorsal anterior más corto que el posterior, estando ambos fuertemente angulados en la región próxima al umbo.

Comentarios. *Trigoniocardia antillarum* es una especie moderna común en el Caribe hasta Brasil (Díaz y Puyana, 1994). En el registro fósil ha sido reportada para varias localidades en la Cuenca del Caribe en sedimentos del Mioceno tardío hasta el Plioceno (Weisbord, 1964a; Jung, 1969; Aguilera, 2004). Adicionalmente Jung (1965) reportó una valva aislada asignable al taxón en la Formación Cantaure (Mioceno temprano), pero debido a lo escaso del material no avanzó en la taxonomía. Este es el reporte que confirma la aparición en el Mioceno temprano, y consiste en el registro fósil más antiguo de la especie. Además es por primera vez registrado para la Formación Castillo.

Biocron. Del Mioceno temprano (este trabajo) al Reciente (Díaz y Puyana, 1994).

Trigoniocardia sp.

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3555 (Fig. 6-K). 28 especímenes completos adicionales.

Descripción. Concha subcuadrada, con el margen posterior truncado. Las valvas se encuentran ornamentadas por costillas radiales noduladas y prominentes, siendo los espacios entre ellas cóncavos.

Comentarios. Como fue mencionado previamente, este género ha sido reportado en distintas localidades del Neotrópico y el Caribe (Maury, 1924; Pilsbry y Olsson, 1941; Woodring, 1957), incluyendo formaciones geológicas de Venezuela (Jung, 1965, 1989). El material revisado es morfológicamente similar a *Anadara inutilis*, no obstante se diferencia de esta última por presentar el umbo mucho más prominente, presentar costillas más pronunciadas con nódulos sobre estas, y la ausencia de la ornamentación concéntrica característica de *A. inutilis*. Debido al estado de mala preservación del material no fue posible identificar a qué especie es asignable, no obstante, algunos de los organismos revisados son morfológicamente similares a *Trigoniocardia hannai*, reportada por Jung (1965) para la Formación Cantaure.

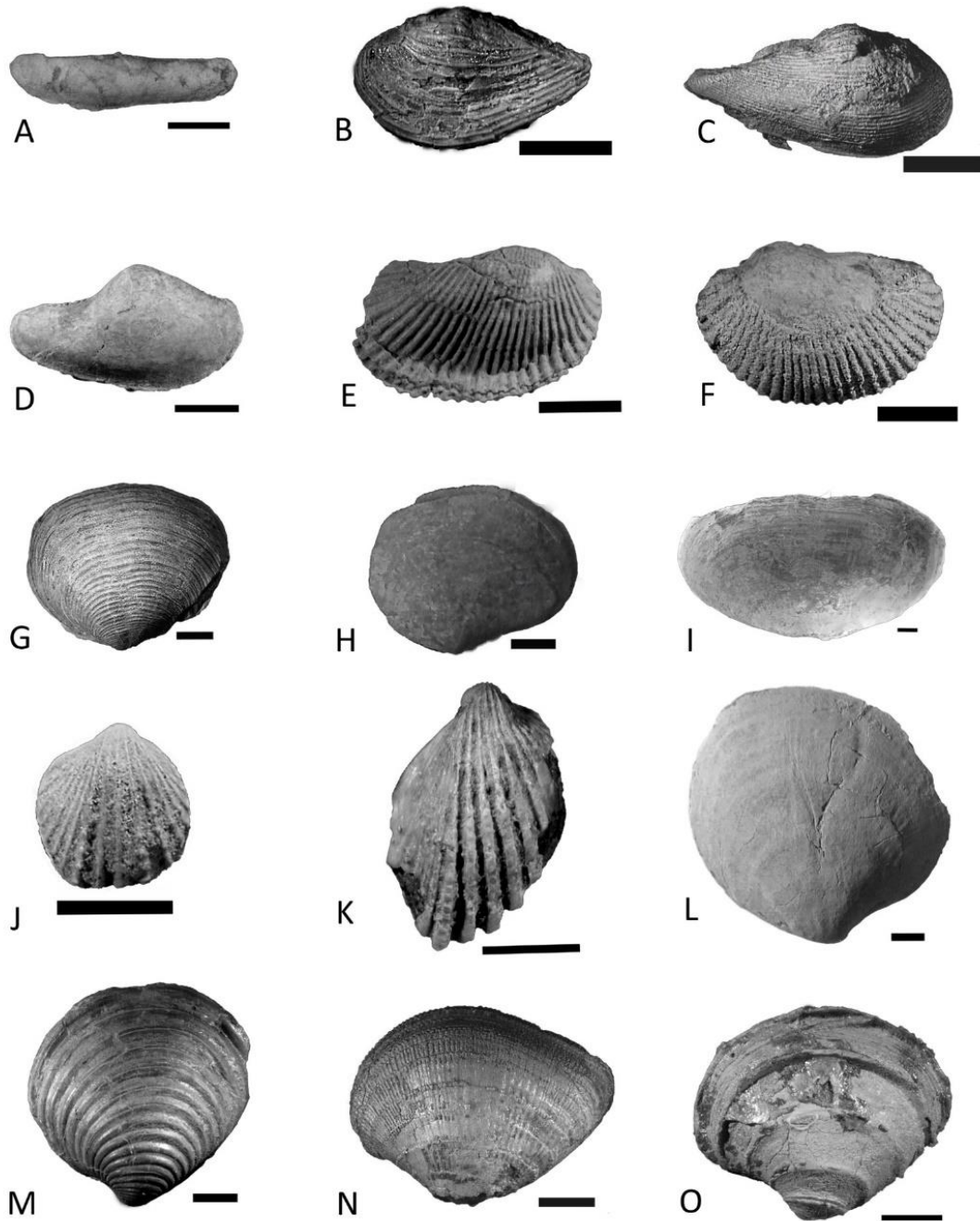


Figura 6: Algunos bivalvos encontrados en Cerro la Cruz. A) IVIC-P-3545: *Adrana tellinoides*; B) IVIC-P-3546: *Nuculana (Sacella) gracillima*; C) IVIC-P-3547: *Nuculana* aff. *N. forcarti*; D) IVIC-P-3548: *Nuculana* sp. E) IVIC-P-3549: *Anadara (Rasia) mirandana*, F) IVIC-P-3550: *Anadara (Rasia) tirantensis*; G) IVIC-P-3551: *Semele zuliana*; H) IVIC-P-3552: cf. *Semele* sp.; I) IVIC-P-3553: *Macoma (Psammacoma)* sp.; J) IVIC-P-3554: *Trigoniocardia antillarum*, escala 2mm; K) IVIC-P-3555: *Trigoniocardia* sp.; L) IVIC-P-3556: *Cyclinella cyclica*; M) IVIC-P-3557: *Clementia (Clementia) dariena*; N) IVIC-P-1544: *Chionopsis tegulum*, O) IVIC-P-149: *Liromissus quirosensis*. Barras de escala 5mm.

Familia VENERIDAE Rafinesque, 1815

Género *Cyclinella* Dall, 1902

Comentarios. *Cyclinella* es un género de bivalvos suspensívoros, infaunales y de locomoción facultativa asociados a fondos de arena fina y fondos fangosos (Aberhan et al., 2004; Díaz y Puyana, 1994).

Biocron y distribución. Oligoceno-Reciente (Woodring, 1957); Neotropical.

Cyclinella cyclica (Guppy, 1866)

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3556 (Fig. 6-L). 25 especímenes adicionales.

Descripción. Concha subovoide, equivalva, inflada y más alta que larga. Margen anterior menos proyectado que el posterior. Margen dorsal anterior ligeramente cóncavo, similar al posterior en longitud y concavidad. Umbo ligeramente pronunciado, subagudo, producido levemente hacia atrás. Margen ventral pronunciado anteriormente, muy cóncavo. Valvas ornamentadas con líneas de crecimiento concéntricas.

Comentarios. La morfología de la concha y la ornamentación con líneas de crecimiento concéntricas es la característica diagnóstica de la especie (Jung, 1965). *Cyclinella cyclica* ha sido reportada en varias oportunidades para Venezuela, incluyendo la localidad de estudio (Jung, 1965; Rincón et al., 2014). También ha sido reportada para otras localidades en el Caribe, como la Formación Tubará (Plioceno temprano, Colombia; Anderson, 1929), y la Formación Ferrotepec (Mioceno medio de México, Perrilliat, 1987).

Biocron. Mioceno temprano (~23.03Ma) a Plioceno temprano (3.6 Ma) *vide* Landau et al. (2007) y Anderson (1929).

Subfamilia METRINICINAE Gray, 1847

Género *Clementia* Gray, 1847

Comentarios. *Clementia* es un grupo de bivalvos con movilidad facultativa, de dieta suspensívora y hábito infaunal (Hendy et al., 2009), que habitan fondos fangosos y mixtos intermareales (Bernard et al., 1993). Este género está actualmente restringido a la región Indo-Pacífica (Sartori y Gofas, 2016), no obstante existen numerosos reportes del género en el Neógeno del Caribe (e.g. Woodring, 1957; Jung, 1965; Sánchez-Villagra et al., 2000).

Biocron y distribución. Eoceno al Cuaternario (48,6-0,012 Ma); Cosmopolita (Sartori y Gofas, 2016).

Clementia (Clementia) dariena Conrad, 1855

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3557(Fig. 6-M). 13 especímenes completos adicionales.

Descripción. Valvas de forma similar a *Cyclinella cyclica*, aunque con el umbo más prominente. Superficie de las valvas ornamentadas con pliegues concéntricos muy pronunciados, siendo más acentuada la ornamentación hacia el margen ventral, y la separación entre ellos más excavada.

Comentarios. *C. dariena* es un bivalvo relativamente común en los yacimientos fósiles del Mioceno del país, siendo reportada para la localidad de estudio (Sánchez-Villagra et al., 2000, Rincón et al., 2014), y también en otras formaciones geológicas del país (Formación Cantaure y Formación Socorro; Jung, 1965) y del Caribe (Olsson, 1922; Woodring, 1957).

Biocron. Eoceno al Plioceno (Olsson, 1922; Durham et al., 1949).

Subfamilia VENERINAE Rafinesque ,1815

Comentarios. Dentro de esta subfamilia están incluidos los géneros *Chione*, *Chionopsis* y *Liromissus*, aunque en algunos trabajos los dos últimos géneros, han sido considerados subgéneros de *Chione* (con *Liromissus* incluido dentro de *Lirophora*; Woodring, 1982). *Chionopsis* fue reconocida como un género propio por Coan y Valentich-Scott (2012), mientras que *Liromissus* fue redescrito como género por Roopnarine (1997).

Género *Chionopsis* Olsson, 1932

Comentarios. *Chionopsis*, al igual que *Chione*, es un género de bivalvo suspensívoro infaunal, de movimiento facultativo (Aberhan et al., 2004; Hendy et al., 2009), usualmente asociados a fondos blandos y en ocasiones a fanerógamas marinas, en ambientes someros (Díaz y Puyana, 1994).

Biocron y distribución. Oligoceno-Reciente (Dockery, 1982); Tropical.

Chionopsis tegulum Brown & Pilsbry, 1911

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-1544 (Fig. 6-N). 115 especímenes adicionales.

Descripción. Concha subtriangular, ligeramente oblonga y equivalva, con el margen anterior pronunciado y el posterior proyectado. Margen dorsal anterior ligeramente cóncavo y largo, dorsal posterior corto y prácticamente recto, exceptuando la sección distal donde se curva fuertemente para unirse al margen ventral. Umbo dirigido posteriormente. Margen ventral muy

redondeado en la sección posterior, pero ligeramente más recto en la región anterior. Superficie de las valvas ornamentadas con líneas de crecimiento concéntricas y ornamentación reticulada.

Comentarios. La morfología de las valvas y la ornamentación de su superficie permiten asignar el material estudiado a la especie (Jung, 1965). Reportada inicialmente por Brown y Pilsbry (1911) para Panamá, esta especie ha sido reportada para distintas localidades de Ecuador (Marks, 1951) y Venezuela (Hodson et al., 1927; Jung, 1965), incluyendo la localidad de estudio (Sánchez-Villagra et al., 2000).

Biocron. Del inicio del Burdigaliense (Mioceno temprano) al final del Tortoniense (Mioceno tardío) *vide* Sánchez-Villagra et al. (2000) y Hendy (2013).

Género *Liromissus* Roopnarine, 1997

Liromissus quirosensis (= *Chione quirosensis*) Hodson, 1927

Material. Valva desarticulada; IVIC-P-149 (Fig. 6-0). 1 espécimen completo adicional.

Descripción. Concha típica de Venerinae (ver *Chionopsis*), ornamentada con pliegues concéntricos fuertes.

Comentarios. *Liromissus* es un género de bivalvos endémico de la Cuenca de Falcón (Venezuela; Roopnarine, 1997). La especie fue inicialmente descrita por Hodson et al. (1927) para el estado Falcón, quien la incluyó dentro de *Lirophora*. Roopnarine (1997) realizó un estudio morfológico de la ornamentación de las valvas en el material asignado a la especie y la definió como carácter diagnóstico al describir el género, siendo hasta la fecha monoespecífico. Esta especie fue reportada por Sánchez-Villagra et al. (2000) y Rincón et al. (2014) para la localidad de estudio. Esta especie además se encuentra en otras localidades de Venezuela (Formación Cantaure; Roopnarine, 1997)

Biocron. Mioceno temprano a medio (Roopnarine, 1997).

Orden PHOLADIDA Gray, 1854

Familia CORBULIDAE Lamarck, 1818

Comentarios. Corbulidae es una familia de bivalvos suspensívoros estacionarios, de hábito infaunal asociados a fondos blandos (arenosos, fangosos y mixtos), siendo común en ambientes someros (Díaz y Puyana, 1994, Abheran et al., 2004). Esta familia es muy diversa tanto en el registro fósil como en la actualidad. La taxonomía de la familia es compleja, en especial la del género *Corbula*; ya que dentro de éste solían ser clasificados numerosos taxa actualmente separados (Anderson y Roopnarine, 2005).

Género *Caryocorbula* Gardner, 1926

Comentarios. Se caracteriza por presentar una concha asimétrica e inequivalva, siendo la izquierda la más pequeña, inflada y gruesa, en muchos casos oblonga, la charnela con dientes rudimentarios, sin lúnula y periostraco delgado. Seno paleal reducido o ausente, la ornamentación de las valvas suele ser prominente (Díaz y Puyana 1994, Morley 1971). Este género contiene algunas de las especies de moluscos más abundantes en el Neógeno del Caribe (Jackson et al., 1999).

Biocron y distribución: Triásico a Reciente (McRoberts et al., 1995); Cosmopolita (Morley, 1971).

Caryocorbula fortis Jung, 1965

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3558 (Fig. 7-A). 469 especímenes adicionales.

Descripción. Concha pequeña (>20mm) inequivalva, valvas infladas y oblongas, siendo la derecha más grande que la izquierda. Quilla principal poco prominente y dirigida hacia el margen posterior. El margen posterior presenta una prolongación muy pronunciada, siendo esta más fuerte en la valva derecha que en la izquierda. Margen ventral ligeramente cóncavo, al igual que el margen postero-dorsal. Valvas ornamentadas con costillas concéntricas que se hacen más pronunciadas hacia el margen ventral, siendo ésta más fuerte en la valva derecha que en la izquierda.

Comentarios. La presencia de la proyección posterior en las valvas es el carácter diagnóstico de la especie (Jung, 1965), y permite diferenciarla de las demás especies dentro del género y la familia. La ornamentación en el material examinado parece ser vulnerable a la erosión, estando en algunos casos poco preservada, por lo que se observaron variaciones de ella. Descrita por Jung (1965) para el estado Falcón, también ha sido reportada para localidades de Colombia como la Formación Jimol, y la Formación Castilletes (Mioceno temprano) por Hendy (2013) y Thomas (1972). Este es el primer reporte de la especie para la Formación Castillo.

Biocron. Del inicio del Burdigaliense (Mioceno Temprano, 20.44Ma) al final del Langhiense (Mioceno Medio, 13.82Ma) *vide* Jung (1965) y Hendy (2013).

Caryocorbula urumacoensis Hodson & Hodson, 1931

Material. Bivalvo completo; IVIC-P-3559 (Fig. 7-B). 184 especímenes adicionales.

Descripción. Presenta una morfología de las valvas similar a *C. fortis*. El margen posterior presenta una prolongación subaguda discreta, ligeramente más pronunciada en la valva

derecha que en la izquierda. La morfología de la prolongación suele tener variaciones entre los organismos asignados a esta especie.

Comentarios. La forma y grado de desarrollo de la prolongación y la prominencia de la quilla principal son las principales características diagnósticas de esta especie. *Corbula democraciana* es de morfología similar a *C. urumacoensis*, aunque ambas se diferencian principalmente en la ornamentación (mucho más prominente y espaciada en la primera), y tamaño (siendo más grande la primera; Hodson, 1931). Esta especie fue reportada inicialmente para el miembro medio de la Formación Urumaco (Mioceno tardío, Estado Falcón) por Hodson (1931). Posteriormente fue reportada por Barrios (1960) para la Formación Tubará (Plioceno temprano, Colombia). Este es el primer reporte de la especie para la Formación Castillo, y extiende el biocron de la especie hasta el Mioceno temprano.

Biocron. Mioceno temprano (presente trabajo) al Plioceno temprano (Barrios, 1960).

Clase GASTROPODA Cuvier, 1797

Familia Architectonicidae Gray, 1850

Género *Architectonica* Röding, 1798

Comentarios. *Architectonica* es un género de gastrópodos epifaunales carnívoros, asociados comúnmente a fondos arenosos de aguas someras (Morley 1971, Díaz y Puyana 1994).

Biocron y distribución. Jurásico al Reciente (Díaz y Puyana, 1994); Pantropical (Morley, 1971).

Architectonica nobilis Röding, 1798

Material. Espécimen completo; IVIC-P-3560 (Fig. 7-D). 7 especímenes adicionales.

Descripción. Concha cónica, de espira baja y comprimida longitudinalmente, con base plana muy ancha. Las vueltas forman bandas espirales, ornamentadas con surcos colabiales y gránulos en algunos casos.

Comentarios. *Architectonica nobilis* es una especie moderna común en el Caribe hasta Brasil (Díaz y Puyana, 1994). La forma de la concha es muy distintiva en este género (Landau et al. 2007), siendo reportada en varias ocasiones para Venezuela (Hodson et al., 1927; Jung, 1965; Landau et al., 2007, 2016), así como para la localidad de estudio (Rincón et al. 2014). Esta especie es probablemente la que posee un biocron y distribución geográfica más amplia entre los gastrópodos de la América tropical (Landau y Marques da Silva, 2010).

Biocron y distribución. Mioceno temprano a reciente (Landau y Marques da Silva, 2010); Regiones tropicales y subtropicales de América (Landau y Marques da Silva, 2010).

Orden NEOGASTROPODA Thiele, 1929

Familia BUCCINIDAE Rafinesque, 1815

Género *Cymatophos* Pilsbry & Olson, 1941

Comentarios. *Cymatophos* es un género de gastrópodos carnívoros epifaunales (Hendy et al., 2009). Si bien el género está bien representado en sedimentos marinos del Mioceno para todo el Caribe y la costa Pacífica de América, el género está extinto en el Caribe en la actualidad (Woodring, 1964).

Biocron y distribución. Eoceno al Reciente; Regiones tropicales de América (Woodring, 1964).

Cymatophos paraguayensis Hodson & Hodson, 1931

Material. Espécimen incompleto; IVIC-P-3561(Fig. 7-D). 4especímenes incompletos adicionales.

Descripción. Concha alargada ahusada, de espira alta. Vueltas ligeramente más convexas abapicalmente, ornamentadas espiralmente y con várices poco prominentes, más pronunciadas en la última vuelta. Canal sifonal corto, apertura suboval.

Comentarios. La ornamentación y forma de la concha son diagnósticas para el género (Hodson y Hodson, 1931), la cual ha sido únicamente reportada en la Formación Cantaure (Venezuela). Otra especie morfológicamente similar, *C. cocoditoensis* (Hodson y Hodson, 1931), presenta vueltas más convexas que *C. paraguayensis* en toda su extensión y suturas más discretas. Jung (1965) plantea que similitudes morfológicas entre *C. paraguayensis* y *C. hodsoni* (taxón del Mioceno de Perú) sugieren que ambas son sinónimos. Sin embargo, hasta el momento no se ha estudiado en detalle este tema. Este es el primer reporte del género y la especie para Cerro La Cruz.

Biocron y distribución. Mioceno temprano (Jung, 1965); Cuenca de Falcón, Venezuela.

Familia CANCELLARIIDAE Forbes & Hanley, 1851

Género *Cancellaria* Lamarck, 1799

Comentarios. *Cancellaria* es un género muy diverso de gastrópodos depredadores, cuyos representantes modernos se encuentran asociados a fondos blandos y en muchos casos a fanerógamas marinas (Díaz y Puyana, 1994). Dentro del género se encuentran registrados

numerosos subgéneros, siendo la morfología de la apertura, la ornamentación, la protoconcha y la presencia de várices en las vueltas, características diagnósticas a nivel de especie (Landau et al., 2016).

Biocron y distribución. Cretácico al Reciente; Cosmopolita.

Cancellaria sp.

Material. Espécimen fragmentario; IVIC-P-3562(Fig. 7-E). 30especímenes incompletos adicionales.

Descripción. Concha oval a suboval (3-15mm de anchura máxima), con las vueltas convexas a ligeramente convexas, ornamentadas reticularmente, con un ombligo pequeño adyacente al canal sifonal. Apertura amplia y ovalada. Algunos de los individuos estudiados presentan várices en la última vuelta de la concha.

Comentarios. La forma general de la concha, la ornamentación, y la morfología de las vueltas permiten asignar el material de estudio al taxón (Landau et al., 2007, 2016).Debido al estado del material (en muchas oportunidades fragmentado y/o erosionado superficialmente), y a la gran diversidad del género durante el Neógeno en el Caribe (Landau et al., 2007, 2016) no es posible identificar la especie, pero es muy probable que se encuentren varias especies y subespecies dentro del material asignado al taxón. Este grupo ha sido reportado en otras ocasiones para el país (Hodson et al., 1927, Hodson y Hodson, 1931; Jung, 1965; Aguilera, 2004), aunque este es el primer registro del género para la Formación Castillo.

Familia CONIDAE Fleming, 1822

Género *Conus* Linnaeus, 1758

Comentarios. *Conus* es un género hiperdiverso de gastrópodos depredadores de distribución pantropical, asociados principalmente a fondos blandos. Diversas clasificaciones genéricas han sido propuestas para la familia Conidae (Emerson y Old, 1963; Tucker y Tenorio, 2009), con base a la forma de la concha, ornamentación, patrones de colores y características de la rádula, con resultados muy variados. Algunos autores han reconocido la validez de un solo género, *Conus* (Woodring, 1970; Röckel et al., 1995; Hendricks, 2008), aunque más recientemente, Tucker y Tenorio (2009) publicaron una nueva clasificación de la familia Conidae, estableciendo numerosos géneros nuevos. En este trabajo seguiremos la clasificación sistemática de Hendricks (2008), reconociendo todos los miembros de la familia Conidae dentro del género *Conus*.

Biocron y distribución. Cretácico temprano al Reciente; Pantropical (Morley, 1971).

Conus sp.

Material. Especimen fragmentario; IVIC-P-1417 (Fig. 7-F). 13 especímenes fragmentarios.

Descripción. Concha cónica con abertura larga y estrecha, siendo el labio externo delgado y afilado. La espira suele ser baja, con suturas bien definidas y vueltas estrechas. Canal sifonal ancho, con el canal anal sobre el hombro.

Comentarios. La característica diagnóstica del género es la forma de la concha (Morley 1971), pero debido al estado fragmentario del material, y a la complejidad de la taxonomía del grupo, fue imposible identificar a cual especie pertenece las muestras. Fósiles asignables al género han sido reportados en múltiples ocasiones para el país (Jung, 1965, 1989; Aguilera, 2004; Thomas y MacDonald, 1970; Landau et al. 2016), no obstante, este es el primer reporte del género para el área de estudio.

Familia CYSTISCIDAE Stimpson, 1865

Subfamilia PERSICULINAE Covert & Covert, 1995

Género *Persicula* Schumacher, 1817

Comentarios. *Persicula* es un género de gastrópodos carnívoros epifaunales (Hendy et al., 2009) que suelen estar asociados a fondos arenosos y a la zona intermareal (Díaz y Puyana, 1994).

Biocron y distribución. Eoceno medio al Reciente (Eames, 1951); Pantropical (Morley, 1971).

Persicula mirandana Hodson, 1927

Material. Especimen completo; IVIC-P-3563 (Fig. 7-G). 56 especímenes incompletos.

Descripción. Concha pequeña y subcilíndrica, de abertura larga y estrecha, ligeramente curvada. Espira redondeada y baja de altura. Labio externo ligeramente más pronunciado apicalmente. Canal sifonal corto.

Comentarios. *Persicula mirandana* es una especie que exhibe una gran variación intraespecífica; siendo hasta el momento solo reportada para la Formación Cantaure. Además de la forma de la concha, la morfología del labio externo, la espira y la abertura son congruentes con las características diagnósticas definidas por Landau et al. (2016) para la especie. Este es el primer reporte del taxón para la Formación Castillo.

Biocron. Mioceno temprano a medio (Landau et al. 2016)

Familia MURICIDAE Rafinesque, 1815

Género *Eupleura* Adams & Adams, 1853

Comentarios. *Eupleura* es un género de gastrópodos epifaunales depredadores extinto en la Cuenca del Caribe y actualmente representado en el Atlántico Norte y el Pacífico (Hendy et al., 2009; Landau et al., 2016). Generalmente viven asociados a fondos arenosos marinos, y a canales de marea entre parches de manglares (Gregory y Shubhabrata, 2008).

Biocron y distribución. Paleoceno al Reciente (Sessa et al., 2009); Atlántico Norte y Pacífico Este (Landau et al., 2016).

Eupleura cf. kugleri Jung, 1965

Material. Especimen fragmentario; IVIC-P-3564 (Fig. 7-h). 4 especímenes fragmentarios y moldes.

Descripción. Concha pequeña y fragmentada, de espira alta y vueltas infladas, ornamentadas axialmente por pliegues pronunciados que se hacen más prominentes y afilados en la última vuelta. La concha se encuentra ornamentada horizontalmente por espirales bien desarrollados, siendo los espacios entre estos lisos probablemente debido a tafonomía. Protoconcha, apertura y canal sifonal no preservado.

Comentarios. *Eupleura kugleri* fue originalmente descrita por Jung (1965) para la Formación Cantaure, y el material de Cerro La Cruz presenta las características diagnósticas de la especie. La última estructura del labio externo de la apertura no se encuentra preservada en el material colectado en el muestreo, pero la ornamentación y la forma de las vueltas y la espira concuerdan con la descripción de Jung (1965). Una característica morfológica notoria de esta especie es la presencia de ornamentación espiral muy prominentes en la última vuelta. En parte del material revisado se hayan preservados surcos y rastros de ornamentación con una disposición y morfología similar a la propuesta por Jung (1965). Esta ornamentación también se encuentra presente en la parte interna de la concha, por lo que es probable que este carácter se preserve en los moldes internos. Material de colección revisado (moldes) también presenta la prolongación típica del labio externo de la especie, además de la ornamentación descrita. Landau et al. (2016) mencionan la presencia de tres nódulos entre las várices de la última vuelta, pero esta característica no está presente en los fósiles revisados, por lo que el hallazgo de fósiles mejor preservados confirmará la identificación taxonómica. *E. kugleri* también ha sido reportada para la Formación Castilletes (Colombia) por Hendy et al. (2015).

Biocron. Burdigaliense (Mioceno temprano) al Plioceno (Landau et al., 2016).

Familia OLIVIDAE Latreille, 1825

Género *Oliva* Brugière, 1789

Comentarios. *Oliva* es un género muy diverso de gastrópodos epifaunales carnívoros (Hendy et al. 2009). Suelen estar asociados a fondos arenosos y el grupo presenta gran plasticidad morfológica (Díaz y Puyana, 1994).

Biocron y distribución. Eoceno medio al Reciente; Pantropical.

Oliva sp.

Material. Especimen fragmentario; IVIC-P-3565 (Fig. 7-I). 4 especímenes incompletos.

Descripción. Concha alargada y delgada, de forma suboval, con espira baja y vueltas lisas. Última vuelta ancha, con el labio externo fragmentado, apertura alargada y estrecha. Canal sifonal corto, ápice de la espira subagudo.

Comentarios. El género ha sido reportado anteriormente para el país en diversas oportunidades (Aguilera, 2004; Jung, 1965; Landau y Marques da Silva, 2010). Cabe destacar que el material colectado corresponde a individuos juveniles, lo que adicionado a la variabilidad morfológica del género, y al mal estado de preservación de los fósiles, impidió refinar la taxonomía. Dentro del material colectado probablemente estén presentes dos o más morfotipos, por lo que el hallazgo de fósiles mejor preservados ayudará a determinar la diversidad del grupo en la Formación.

Familia TEREBRIDAE March, 1852

Género *Terebra* Bruguer, 1789

Comentarios. *Terebra* es un género muy diverso de gastrópodos epifaunales y carnívoros (Hendy et al. 2009) asociados a fondos arenosos principalmente y fangosos en algunos casos (Díaz y Puyana, 1994).

Biocron y distribución. Eoceno al Reciente; Cosmopolita.

Terebra sp.

Material. Especimen fragmentado; IVIC-P-3566 (Fig. 7-J). 14 especímenes incompletos.

Descripción. Concha angosta y turriforme, de espira alta, más ancha en la sección media. Vueltas ornamentadas con pliegues axiales, ligeramente prominentes. Ornamentación

subsutural discreta, aparentemente conformada por pliegues espirales menos pronunciados que los axiales. Última vuelta no preservada.

Comentarios. La forma de la concha y la ornamentación son diagnósticas del género, si bien esta presenta una alta variabilidad dentro del grupo (Morley, 1971). Jung (1965) reportó material morfológicamente similar para la Formación Cantaure, reportándolo como *Strioterebrum* sp., taxón relacionado con el género *Terebra*, aunque considerado subgénero de este por Díaz y Puyana (1994), y un género aparte por Landau y Marques da Silva (2010). Dada la fragmentación y la erosión del material no fue posible identificar a nivel de especie.

Familia NATICIDAE Guilding, 1834

Género *Natica* Scopoli, 1777

Comentarios. *Natica* es un género diverso de gastrópodos depredadores y en algunos casos carroñeros, asociados principalmente a fondos arenosos pero también con representantes asociados a fondos fangosos y mixtos (Díaz y Puyana, 1994).

Biocron y distribución. Devónico al Reciente; Cosmopolita.

Natica sp.

Material. Espécimen completo; IVIC-P-3567 (Fig. 7-K). 77 especímenes adicionales.

Descripción. Concha globosa con ombligo ancho, y un surco central medial, que forma con el callo un lóbulo pequeño, que se extiende hacia la mitad del labio interno de la apertura y sobre la porción superior del ombligo. La última vuelta es mucho más ancha que las anteriores, fuertemente convexa y con la apertura semicircular holostomada.

Comentarios. La forma del ombligo y la morfología de la última vuelta y la apertura permiten asignar el material estudiado al taxón. El género ha sido reportado para el país en diversas oportunidades (Jung 1965, 1989; Hodson *et al.* 1927; von der Orsten 1957; Landau *et al.*, 2016), sin embargo la pobre preservación evita que pueda ser identificada a nivel de especie. Este es el primer reporte para la localidad de estudio.

Género *Sinum* Röding, 1798

Comentarios. *Sinumes* un género de gastrópodos carnívoros infaunales (Alberhan *et al.* 2004) asociados a fondos arenosos y fangosos en ambientes marinos someros (Díaz y Puyana, 1994).

Biocron y distribución. Paleoceno al Reciente; Cosmopolita (Sessa et al. 2009).

Sinum gatunense Toulou, 1909

Material. Espécimen completo; IVIC-P-3569 (Fig. 7-L). 3 especímenes fragmentarios adicionales.

Descripción. Concha muy aplanada axialmente, con la última vuelta mucho más ancha que las anteriores. Protoconcha y primeras vueltas pobremente preservadas, poco prominentes. La ornamentación de la concha consta principalmente de líneas espirales discretas.

Comentarios. La forma de la concha y la ornamentación es diagnóstica para el género y la especie (Landau et al., 2016). Esta especie ha sido reportada en múltiples oportunidades para localidades en el Mioceno medio y tardío del Caribe (Maury, 1917; Woodring, 1957) y para el Mioceno medio de Venezuela (Jung, 1989). Este consiste en el primer reporte para la Formación Castillo, y expande el biocron de la especie al Mioceno temprano.

Biocron. Mioceno temprano (presente trabajo) al Plioceno (Woodring, 1957).

Familia TURRIDAE Swainson, 1840

Género *Clathrodrillia* Dall, 1918

aff. *Clathrodrillia* sp.

Material. Espécimen fragmentario; IVIC-P-3569 (Fig. 7-M).

Descripción. Concha turriforme con vueltas más o menos convexas, con hombro y ornamentadas con costillas prosoclinas sinuosas, ligeramente más pronunciadas adapicalmente. Sutura cubierta por una banda espiral gruesa.

Comentarios. El material examinado presenta características del género *Clathrodrillia*, que suele estar asociado a fondos arenosos y arenoso-fangoso (Díaz y Puyana, 1994). Sin embargo, no es posible hacer una identificación confiable debido a la pobre preservación del material. El género ha sido reportado en varias ocasiones para el Mioceno de Venezuela y en la Cuenca de Falcón (Jung, 1965; Landau et al. 2016).

Familia CALIPTRAEIDAE Lamarck, 1809

Género *Crucibulum* Schumacher, 1817

Comentarios. *Crucibulum* es un género de gastrópodos epifaunales suspensívoros, de locomoción facultativa (Hendy et al. 2009) caracterizada por tener una concha pateliforme o

cónica de base circular, con el ápice central o desplazado posteriormente y de ornamentación variable (Díaz y Puyana 1994).

Biocron y distribución. Cretácico al Reciente (Morley, 1971); Cosmopolita.

Crucibulum (Dispotaea) equadorensis Olsson, 1932

Material. Espécimen completo deformado; IVIC-P-3570 (Fig. 7-N).

Descripción. Concha subcónica, aplanada axialmente por tafonomía, con el ápice ligeramente desplazado posteriormente; ornamentada con pliegues radiales prominentes, más regulares hacia el centro de la concha.

Comentarios. El carácter diagnóstico para discriminar entre los géneros pertenecientes a la familia es la morfología de la lámina presente en la región interna de la concha (Díaz y Puyana, 1994), cuya función es de sostén a las partes blandas del animal. Ésta estructura no se preservó en el material revisado. No obstante, Landau et al. (2016) establece que el carácter diagnóstico de ésta especie es la ornamentación, y según este criterio el espécimen encontrado es indiferenciable del ilustrado por Landau et al. (2016). Fósiles asignables a la especie han sido reportados previamente para la Formación Cantaure (Jung, 1965; Landau et al., 2016), y la Formación Progreso (Mioceno medio de Ecuador; Landau et al., 2016). Este es el primer registro del género y la especie para la Formación Castillo.

Biocron. Mioceno temprano a medio (Landau et al., 2016).

Orden PTENOGLOSSA Gray, 1853

Familia EPITONIIDAE Berry, 1910

Género *Cirsotrema* Mörch, 1852

Comentarios. *Cirsotrema* es un género cuyos representantes actuales son gastrópodos epifaunales y depredadores errantes (Hendy et al. 2009), caracterizados por tener una concha turriforme, y vueltas ornamentadas por costillas axiales muy prominentes (Morley, 1971). Suelen estar asociados a corales blandos, anémonas y corales pétreos de los que se alimentan (Petuch y Myers, 2014)

Biocron y distribución. Paleoceno-Reciente (Palmer y Brann, 1965); Pantropical (Morley, 1971).

Cirsotrema undulatum Jung, 1965

Material. Espécimen fragmentario; IVIC-P-3571 (Fig. 7-O).

Descripción. Concha típica de *Cirsotrema*, con vueltas infladas y suturas bien definidas, ornamentada con numerosas costillas axiales (16 por vuelta).

Comentarios. La forma de la concha y la ornamentación son diagnósticas para el género (Jung, 1965). Esta especie ha sido únicamente reportada para la Formación Cantaure (Landau et al., 2016). Este es el primer reporte del taxón para la Formación Castillo.

Biocron. Mioceno temprano a medio (Landau et al., 2016).

Orden SORBEOCONCHA Ponder & Lindberg, 1997

Familia Modulidae Fischer, 1884

Género *Trochomodulus* Landau et al. 2014

Comentarios. El género *Trochomodulus* fue recientemente propuesto por Landau et al. (2014), para agrupar algunas formas modernas y fósiles estrechamente relacionadas al género *Modulus*. Representantes de éste último género, habitan generalmente fondos blandos y mixtos, con presencia de vegetación como fanerógamas marinas a poca profundidad, y suelen ser un componente importante de este tipo de hábitats (Houbrick, 1980).

Biocron y distribución. Mioceno temprano al Reciente; América tropical (Landau et al., 2016).

Trochomodulus sp.

Material. Espécimen completo en matriz de óxido; IVIC-P-3573 (Fig. 8-A). 2 especímenes adicionales.

Descripción. Concha cónica troquíforme, de espira alta y base ancha. Vueltas rectas, con ornamentación espiral conformada por cordones gruesos, ligeramente más prominentes adapicalmente, sutura acanalada.

Comentarios. La forma de la concha y la ornamentación, además de la morfología de la sutura son diagnósticas para el género (Landau et al., 2014), sin embargo la especie no pudo ser identificada debido a la pobre preservación del material disponible. El género ha sido reportado en múltiples oportunidades para el país (Landau y Marques da Silva, 2010; Landau et al., 2016), aunque es por primera vez identificado en la localidad de estudio.

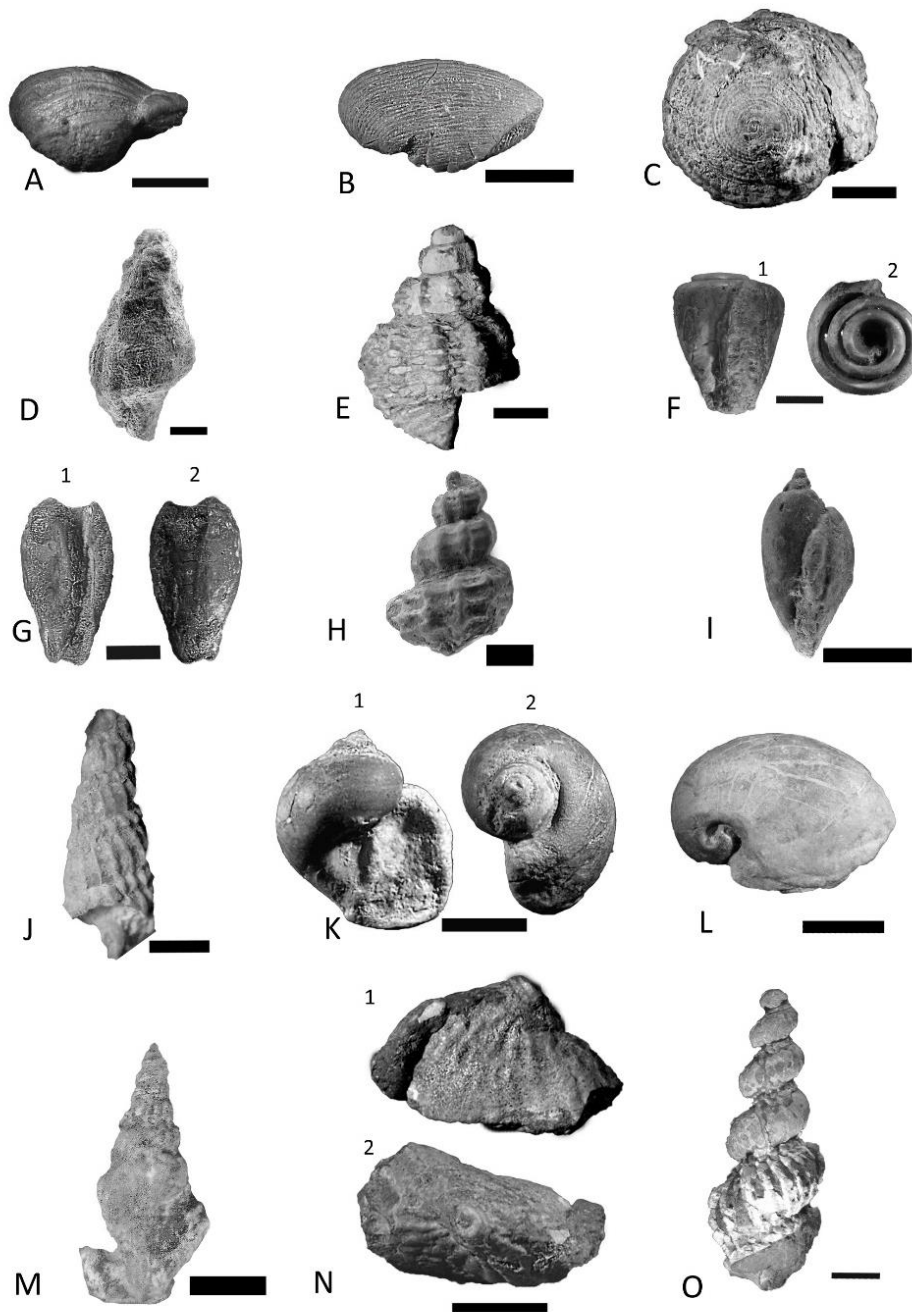


Figura 7: Algunos bivalvos y gastrópodos encontrados en Cerro la Cruz. A) IVIC-P-3558: *Caryocorbula fortis*; B) IVIC-P-3559: *Caryocorbula urumacoensis*; C) IVIC-P-3560: *Architectonica nobilis*; D) IVIC-P-3561: *Cymatophos paraguayensis* E) IVIC-P-3562: *Cancellaria* sp.; F) IVIC-P-1417: *Conus* sp., G) IVIC-P-3563: *Persicula mirandana*, escala 2mm 1: Vista apertural, 2: Vista dorsal; H) IVIC-P-3564: *Eupleura* cf. *kugleri* escala 2mm ; I) IVIC-P-3565: *Oliva* sp.; J) IVIC-P-3566: *Terebra* sp. escala 2mm; K) IVIC-P-3567: *Natica* sp. 1: Vista apertural, 2: Vista apical; L) IVIC-P-3568: *Sinum gatunense*; M) IVIC-P-3569: aff. *Clathrodrillia* sp. escala 2mm; N) IVIC-P-3570: *Crucibulum (Dispotaea) equadorensis*, 1: Vista apical, 2: Vista lateral; O) IVIC-P-3571: *Cirsotrema undulatum*. Barras de escala 5mm.

Familia POTAMIDIDAE Adams & Adams, 1854

Género *Dentimides* Landau et al., 2016

Comentarios. *Dentimides* es un género monoespecífico que solo incluye formas fósiles presentes en la Cuenca del Caribe y las regiones tropicales de la costa este del Pacífico (Landau et al., 2016). *Dentimides suprasulcatus* estaba clasificada previamente dentro del género *Potamides*, por lo que ambos géneros están cercanamente relacionados. En ecosistemas modernos, *Potamides* es un gastrópodo epifaunal herbívoro (Hendy et al., 2009) asociado a fondos arenosos y fangosos con fanerógamas marinas, algas y en especial con manglares; siendo éste un hábito ecológico común dentro de la familia Potamididae (Reid et al., 2008).

Biocron. Oligoceno al Plioceno temprano *vide* Landau et al., (2016).

Dentimides suprasulcatus (Gabb, 1873)

Material. Espécimen fragmentario; IVIC-P-3574 (Fig. 8-B). 4 especímenes incompletos.

Descripción. Concha cónica, de perfil ligeramente convexo, más ancha en la sección media que en la sección abapical. La ornamentación de las vueltas consiste en bandas noduladas prominentes. Canal sifonal muy corto.

Comentarios. La forma de la concha, la ornamentación y su desarrollo, además de la morfología del labio externo son las características diagnósticas del género (Landau et al., 2016). El material revisado es indistinguible de *D. suprasulcatus*, descrita por Jung (1965) para la Formación Cantaure, y registrada en otras oportunidades para localidades del Oligoceno al Plioceno del Atlántico y Pacífico de América (Woodring, 1957, 1982; Hendy, 2013). Este es el primer reporte del taxón para la Formación Castillo.

Familia TURRITELLIDAE Lovén, 1847

Género *Turritella* Lamarck, 1799

Comentarios: *Turritella* es un género de gastrópodos suspensívoros, con gran diversidad en el registro fósil y en la actualidad (Allmon, 1988). Debido a la gran variabilidad intraespecífica del género (y de la familia), Landau et al. (2016) sugiere la necesidad de hacer una revisión extensiva del género en la secuencia Neógena del Caribe, proponiendo el uso de caracteres y criterios como los planteados por Allmon (1996), en conjunto con variaciones ontogenéticas con la finalidad de definir (o redefinir) taxa en forma más estricta. Formas actuales de *Turritella* se encuentran asociadas habitualmente a fondos blandos (Díaz y Puyana, 1994; Alberhan et al.,

2004). Morfológicamente el género se caracteriza por tener concha alta y cónica (turritelliformes) con numerosas vueltas en la espira, usualmente con ornamentación espiral, en algunos casos presentando carinas muy pronunciadas, apertura pequeña, usualmente redondeada o subcuadrada, columela lisa y cóncava, labio delgado, arqueado y prosoclineo en la sutura (Morley, 1971; Díaz y Puyana, 1994). El material asignado a éste género fue clasificado usando la anchura de la última vuelta de la espira preservada como muy pequeño (<3mm), pequeño (3-8 mm), mediano(8-15 mm), grande (16-25 mm) y muy grande (>25mm). Es importante señalar que este fue el género que mostró una mayor diversidad de especies dentro de la secuencia muestreada.

Biocron y distribución. Cretácico al Reciente (Morley, 1971); Cosmopolita.

Turritella larensis Hodson, 1926

Material. Espécimen incompleto; IVIC-P-3574(Fig. 7-C). 138 especímenes incompletos.

Descripción: Concha cónica turritelliforme, robusta, relativamente gruesa respecto a la altura, tamaño de grande a muy grande. Protoconcha, primeras y últimas vueltas de la espira ausentes en todas las muestras, vueltas ligeramente cóncavas o prácticamente rectas, con ornamentación espiral pronunciada y en mayor medida hacia el centro, y con un cordón espiral bajo la sutura que aumenta en grosor al incrementar el número de vueltas en la espira. Carina muy prominente, que incrementa de anchura en las vueltas próximas a la apertura sin ocultar la sutura la mayor parte de las ocasiones. En algunos casos la quilla se curva hacia arriba distalmente. La carina parece estar ornamentada con costillas similares a la ornamentación espiral.

Comentarios. Al describir algunos de los representantes de la Familia Turritellidae de Venezuela, Hodson (1926) reportó materiales con morfologías muy similares como especies y subespecies diferentes entre las cuales se encuentran *T. montanitensis*, *T. zuliana* y *T. robusta friedai*. Además llama la atención que muchas de esas especies fueron descritas e ilustradas principalmente con base en especímenes fragmentados (Hodson, 1926). *Turritella larensis (sensu lato)* presenta los siguientes caracteres diagnósticos: vueltas rectas o ligeramente cóncavas, presencia de dos cordones espirales prominentes, uno aproximadamente en el centro de las vueltas y otro directamente bajo la sutura o cercana a esta, además de una carina muy pronunciada, curvada apicalmente y que contacta con la sutura (Hodson, 1926). Estas características están presentes en el material revisado, lo cual permite asignarlo al taxón. Además de esto, se encontró material con presencia de 4 cordones de disposición similar a *T.*

abrupta. Sin embargo, es necesaria una revisión detallada de los holotipos descritos por Hodson (1926) para determinar posibles sinonimias con especies morfológicamente similares. Además de haber sido reportada por Hodson (1926) en los estados Lara, Falcón y Zulia, esta especie ha sido reportada previamente en la Formación Castilletes (Mioceno temprano de Colombia; Thomas, 1972), y para Cerro La Cruz por Rincón et al. (2014).

Biocron. Burdigaliense (Mioceno temprano, 20.44Ma) a Langhianense (Mioceno medio, 13.82Ma) *fide* Thomas (1972).

Turritella abrupta Speiker, 1922

Material. Espécimen incompleto; IVIC-P-3577 (Fig. 7-D). 438 especímenes adicionales.

Descripción. Concha cónica turritelliforme, robusta y generalmente de tamaño similar al de *T. larensis*. Protoconcha y últimas vueltas de la espira ausentes. Vueltas ligeramente cóncavas, con cuatro costillas espirales principales, siendo las dos de la periferia ligeramente pronunciadas. Quilla pronunciada, pero en menor medida que *T. larensis*, incrementando de anchura al acercarse a la abertura, ocultando la sutura en los casos en los cuales está dirigida abapicalmente.

Comentarios. Esta especie es similar a *T. larensis*, siendo la principal diferencia el grado de desarrollo de la carina, y su forma, además la ausencia de ornamentación espiral en ésta (Hodson, 1926). Los individuos de esta especie suelen ser de menor tamaño, y las primeras vueltas de la espira presentan una morfología similar a *T. gilbertharrisi*, aunque ambas especies se diferencian en el nivel de desarrollo de la costulación espiral (mucho más desarrollado y variable en *T. gilbertharrisi*), y la forma de las vueltas de *T. abrupta* respecto a la especie anterior. Si bien la carina está presente de forma leve en las primeras vueltas nepiónicas, ésta es diferenciable de la ornamentación espiral (Hodson, 1926) debido a su prominencia. Inicialmente reportada para el estado Falcón por Hodson (1926), material morfológicamente similar a la especie también fue reportado para la localidad de estudio por Sánchez-Villagra et al. (2000) bajo *T. montanitensis*. El taxón también ha sido reportado para la Formación Castilletes (Colombia; Hendy et al., 2015).

Biocron: Oligoceno-Mioceno, *fide* Hodson (1926).

Turritella venezuelana Hodson, 1926

Material. Espécimen incompleto; IVIC-P-3576(Fig. 8-E). 1732 especímenes adicionales.

Descripción. Concha cónica turritelliforme, delgada respecto a la altura; de tamaño variable entre muy pequeña y mediana, muy raramente grande. Vueltas ligeramente convexas, haciéndose más pronunciadas abapicalmente, con una sutura bien diferenciada. La ornamentación espiral consta de cinco a seis cordones horizontales gruesos que se hacen más prominentes y espaciados hacia la porción más ancha de la vuelta y una costulación microscópica entre los espacios de los cordones. Protoconcha redondeada, aparentemente bicostulada. Abertura holostomada, más o menos redondeada.

Comentarios: La forma de las vueltas y la morfología de la costulación permiten asignar al ejemplar a la especie (Hodson, 1926). Se diferencia de *T. matarucana* principalmente en la forma de las vueltas que son más aplanadas distalmente, y en el grado de desarrollo de la ornamentación espiral (mucho más prominente y menos numerosa en *T. venezuelana*; Hodson, 1926; Jung, 1965). En el material estudiado además se encontraron ejemplares con morfología variable, en especial en la sutura (en algunos casos muy excavada) y en las vueltas (con deformaciones axiales que conferían a la vuelta un perfil más recto e irregular adaxialmente). Ha sido reportada en varias ocasiones para distintas localidades del país y Panamá (Hodson, 1926, Hodson et al. 1927; Jung, 1965; Woodring, 1957) y más recientemente para la localidad de estudio (Sánchez-Villagra et al., 2000; Rincón et al., 2014).

Biocron: Oligoceno tardío (28.4Ma) a Mioceno temprano tardío, 15.97Ma.

Turritella matarucana Hodson, 1926

Material. Espécimen incompleto; IVIC-P-3577 (Fig. 8-F). 568 especímenes adicionales.

Descripción. Morfológicamente similar a *T. venezuelana*, pero con vueltas más infladas, costulación discreta y numerosa. Protoconcha y apertura no preservadas.

Comentarios. Jung (1965) y Landau et al. (2016) destacan la similitud morfológica entre *T. venezuelana* y *T. matarucana*. El último autor resalta caracteres basados en la morfología de las vueltas y de la ornamentación en *T. matarucana* (ver Landau et al., 2016). Al igual que en *T. venezuelana* se registraron ejemplares con deformaciones producto de procesos post-mortem. Esta especie ha sido reportada en diversas localidades de la Cuenca del Caribe y Venezuela como la Formación Gatún (Panamá, Woodring, 1957), la Formación Caujarao (Venezuela, Woodring, 1957). Éste es el primer reporte de la especie para la Formación Castillo.

Biocron. Mioceno temprano al Plioceno (Hodson et al., 1927).

Turritella gilbertharrisi Hodson, 1926

Material. Espécimen incompleto; IVIC-P-3578 (Fig. 8-G). 132 especímenes completos.

Descripción. Concha cónica turriteliforme ancha respecto a la altura, de tamaño variable entre pequeño y mediano. Protoconcha y últimas vueltas no preservadas en ninguna muestra. Vueltas rectas, con suturas muy discretas, costulación espiral siendo las costillas centrales ligeramente menos pronunciadas que la peribasal, que hace contacto con la sutura. La ornamentación se hace más prominente distalmente.

Comentarios. Como se mencionó anteriormente, las primeras vueltas en algunos ejemplares de *T. abrupta* son similares a esta especie. La forma de las vueltas, además del grado de desarrollo de la ornamentación espiral permiten asignar los fósiles a *T. gilbertharrisi* (Hodson, 1926). Esta especie fue inicialmente reportada para los estados Zulia y Falcón (Venezuela; Hodson, 1926), y posteriormente para la Formación Chira (Eoceno de Perú; Olsson, 1931). Un registro más reciente fue hecho por Landau et al. (2016) para la Formación Cantaure, en el cual redescrive la especie con base en parámetros morfológicos de la ornamentación. En esta redescrición, el autor destaca como caracteres diagnósticos la distancia entre la costulación y la presencia de granulación fina sobre esta. Si bien esta característica se encuentra presente en algunos de los ejemplares revisados, esta ornamentación no debería ser considerada diagnóstica puesto que es altamente susceptible a la erosión. Hendy et al. (2015) registraron *Turritella machapoorensis* para la Formación Castilletes (Colombia), especie morfológicamente muy similar a *T. gilbertharrisi*. Este es el primer reporte de la especie para la Formación Castillo.

Biocron. Eoceno tardío (~38Ma, Olsson, 1931) a (Mioceno temprano, ~15.97Ma).

Torculoidella cocoditana Hodson, 1926

Material. Espécimen incompleto; IVIC-P-3579 (Fig. 8-H). 59 especímenes adicionales.

Descripción. Concha cónica turritelliforme, de pequeño tamaño. Protoconcha y últimas vueltas de la espira ausentes. Vueltas cóncavas, con suturas pronunciadas, y costulación espiral prominente y espaciada, siendo los espacios entre ellas cóncavos. Las dos primeras crestas están más cercanas entre sí y próximas a la plataforma, mientras que la tercera, más prominente se encuentra en el extremo abapical de la vuelta, justo antes de la sutura.

Comentarios. Inicialmente reportada como una subespecie de *T. berjadinensis* (descrita como *T. berjadinensis cocoditana*) por Hodson (1926), este taxón fue recientemente reclasificado al género *Torculoidella* por Landau et al. (2016). Al igual que en otras especies (como *T.*

gilbertharrisi), este autor realiza una redescipción de la especie tomando en cuenta la morfología de la ornamentación de la concha, y destaca caracteres diagnósticos basados en esta, estando el material revisado en concordancia con lo descrito lo que permite asignar los ejemplares al taxón. Descrita para el estado Falcón, fue registrada posteriormente por Jung (1965) en la Formación Cantaure, y las formaciones Jimol y Castilletes en Colombia (Hendy et al., 2015). Este es el primer reporte de la especie para la Formación Castillo.

Biocron. Burdigaliense (20.44Ma) al final del Langhianense (13.82Ma) *vide* Hendy et al. (2015).

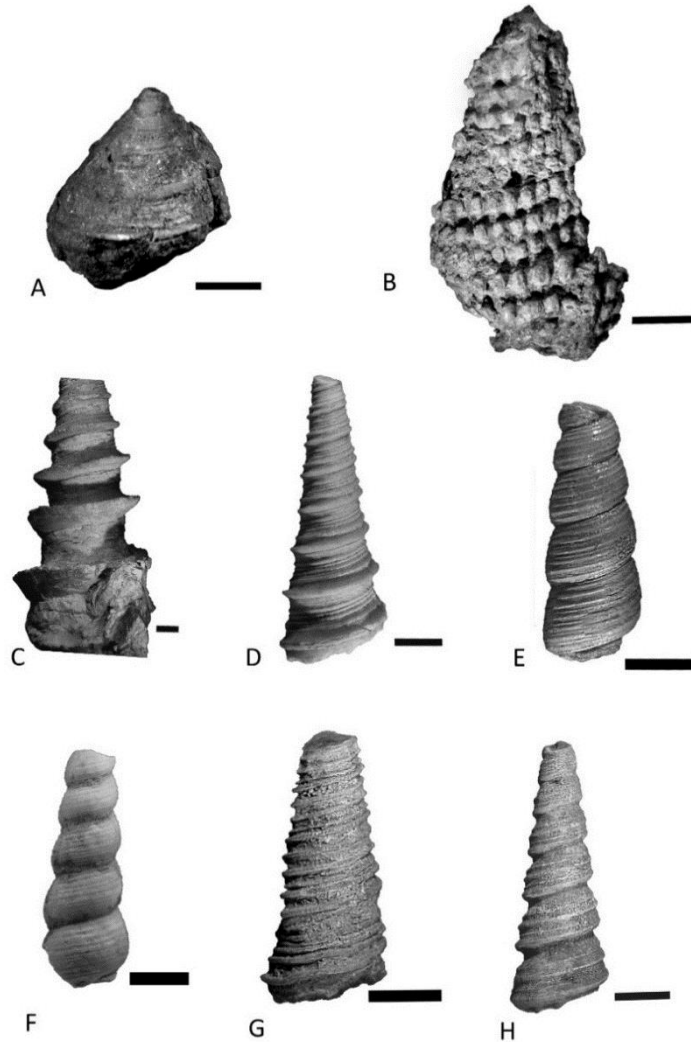


Figura 8: Algunos gastrópodos encontrados en Cerro la Cruz. A) **IVIC-P-3572:** *Trochomodulus* sp.; B) **IVIC-P-3573:** *Dentimides suprasulcatus*, C) **IVIC-P-3574:** *Turritella larensis*; D) **IVIC-P-3575:** *Turritella abrupta*; E) **IVIC-P-3576:** *Turritella venezuelana*, F) **IVIC-P-3577:** *Turritella matarucana*; G) **IVIC-P-3578:** *Turritella gilbertharrisi*; H) **IVIC-P-3579:** *Turritella (Torculoidella) cocoditana*. Barras de escala 5mm.

5.2 Otros macroinvertebrados de Cerro La Cruz. Además de los taxa descritos en la sección anterior también se determinó la presencia de algunos fósiles que no fueron incluidos en las descripciones taxonómicas debido a su naturaleza fragmentaria y/o al mal estado de preservación, lo cual imposibilitó una identificación confiable. Dentro de los moluscos se registró la presencia tentativa de los gastrópodos *Cerithium* sp., *Strombina* sp., *Trigonostoma* sp., de los bivalvos *Venericardia* sp., *Trachycardium* sp., *Anadara cornellana*, *Anadara tamarana* y dos fósiles asignados a la familia Mytilidae. Además de gastrópodos probablemente miembros de la subfamilia Photinae (posiblemente *Antillophos*), y de la familia Epitoniidae (distinto de *Cirsotrema*).

Dentro de los crustáceos se registró la presencia de material fragmentario que se asigna al género *Calappa*, además de numerosas quelas desarticuladas con características similares a las presentes en los camarones thalassinidos del género *Callianassa*, así como otras típicas de cangrejos de la familia Portunidae (Feldmann y Schweitzer, 2004). Solo futuros muestreos adicionales permitirán confirmar o refutar la presencia de los moluscos y crustáceos mencionados, y en caso de confirmarse incrementaría a 56 el número de taxa registrados en la fauna de macroinvertebrados de Cerro La Cruz durante los muestreos realizados en el presente trabajo. Algunos de estos taxa están ilustrados en el Anexo 1.

5.3 Evaluación del tipo de muestreo por estrato. Inicialmente el muestreo de extracción de muestras selectivas de la superficie (*surface picking*) fue realizado con el fin de determinar la riqueza de especies de Cerro La Cruz. Sin embargo, los mayores valores de riqueza fueron obtenidos mediante el muestreo de cuadratas. En la figura 9, se muestra el número de taxa obtenidos por cada método de muestreo para cada estrato y se evidencia claramente que el muestreo con cuadratas parece tener una mayor sensibilidad para determinar la diversidad taxonómica en la secuencia de estratos estudiados. El número de taxa encontrados por cuadrata oscila entre 3 y 21, mientras que por estrato varía entre 11 y 28 (18,4 taxa en promedio por estrato). Los estratos que presentaron una mayor diversidad taxonómica se ubican hacia el centro (Estratos Cast 19, 23, 27, y en especial Cast 29) y el tope (Cast 62) de la secuencia. Mientras que la abundancia de fósiles se comporta de forma variable a lo largo de la secuencia, siendo los estratos con mayor abundancia los niveles Cast 6, 29, 39 y 62 (536, 597, 455 y 645 individuos respectivamente, fig. 9).

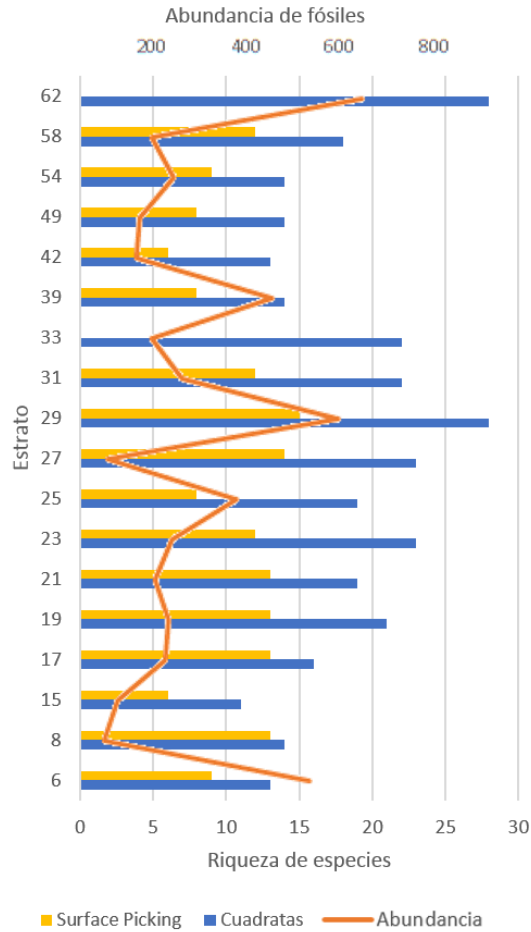


Figura 9: Comparación entre el número de taxa (riqueza) y la abundancia (número de individuos) registrados en los dos tipos de muestreo: *Surface picking* y muestreo con cuadratas en los 18 estratos muestreados. Nótese que mediante el método de cuadratas en todos los estratos se registró un mayor número de especies.

Para evaluar la eficiencia del muestreo con cuadratas, y utilizando los datos de riqueza de especies de moluscos registradas en cada cuadrata, se construyó una curva de acumulación de especies mostrada en la figura 10. La forma de la curva sugiere que las especies más comunes en la localidad ya fueron probablemente reportadas, mientras que la pendiente, ligeramente ascendente, indica que un mayor esfuerzo de muestreo podría incrementar la riqueza de especies.

Adicionalmente a los muestreos realizados, se revisaron los ejemplares de moluscos provenientes de Cerro La Cruz depositados en la colección de Paleontología IVIC. En esta colección están presentes algunos taxa que no fueron encontrados durante el muestreo, incluyendo individuos de los géneros *Melongena*, *Fusinus*, *Arcinella*, entre otros. Finalmente, es importante mencionar que además de los macroinvertebrados, el muestreo con cuadratas

permitió la recolección de material fósil adicional, incluyendo otolitos de peces, dientes de tiburones y rayas, restos indeterminados de vertebrados (posiblemente fragmentos de caparazones de tortuga) y madera fósil.

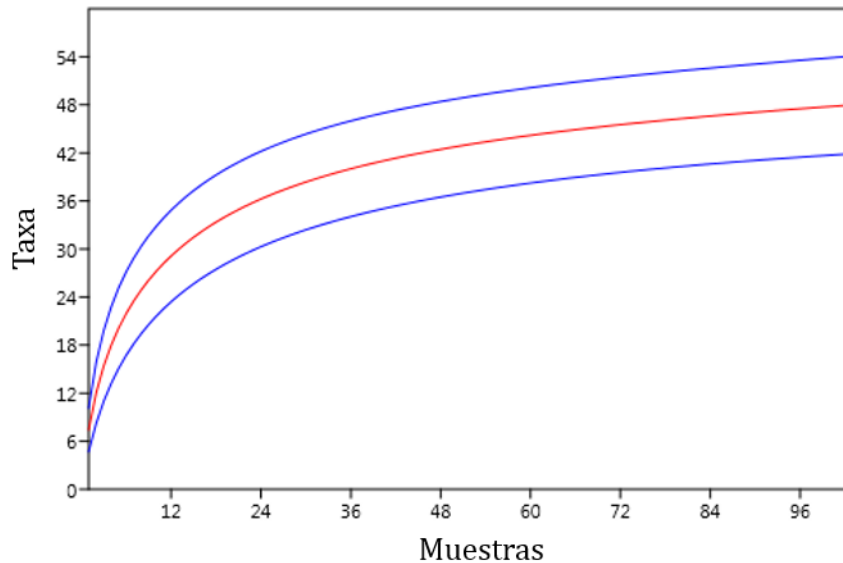


Figura 10: Curva de acumulación de especies de moluscos para el muestreo cuantitativo con cuadratas de 50x50cm en Cerro la Cruz. Las líneas azules superiores e inferiores representan el intervalo de 95% de confianza.

5.4 Abundancia relativa. La abundancia relativa de las 3 clases de moluscos (taxa más abundante en la secuencia estratigráfica, representando más del 95% del total de los organismos reportados) se muestra en la Figura 11-A. En general, los gastrópodos son el grupo más abundante de moluscos, siendo más numerosos hacia el centro de la secuencia. Los bivalvos, son más frecuentes en el tope y la base de la columna estratigráfica, en especial en el nivel Cast 62. Los escafópodos, son más comunes en la base de la secuencia.

La variación de abundancia relativa de los 13 géneros de moluscos más frecuentes en la secuencia sedimentaria estudiada se muestra en la Figura 11-B. Las categorías de abundancia se establecieron con base en la proporción de individuos del género respecto al total de organismos en el estrato (tomando en cuenta únicamente los géneros mencionados en el gráfico). Las categorías se definieron como: abundante (>50%), común (20-50%), poco común (10-20%) y raro (<10%).

El género de molusco más abundante en Cerro La Cruz fue *Turritella*, representando el 63% de todos los individuos registrados en la secuencia estratigráfica. La dominancia en términos de abundancia del género es notoria en todos los estratos excepto en el nivel Cast 62,

donde es un taxón con baja abundancia (7%), lo cual parece sugerir que ocurrió algún tipo de cambio en las condiciones ambientales. La mayor parte de los géneros reportados son poco comunes o raros, con abundancias inferiores al 20% en todos los estratos (Figura 11-B).

El segundo género más abundante en Cerro La Cruz fue *Caryocorbula*, estando también presente en todos los niveles aunque con abundancias variables y con los mayores valores hacia la parte central de la secuencia. Otro taxón relativamente frecuente en toda la secuencia fue *Chionopsis tegulum*, presente en 13 de los 18 estratos muestreados. Su abundancia fue relativamente baja en todos los estratos, pero en los niveles superiores (Cast 62) es más común. Otros taxa relativamente frecuentes son *Natica*, *Dentalium*, *Psammacoma* y *Semele*, aunque sus abundancias siempre fueron relativamente bajas, y ubicados dentro de la categoría de raras (Figura 11-B).

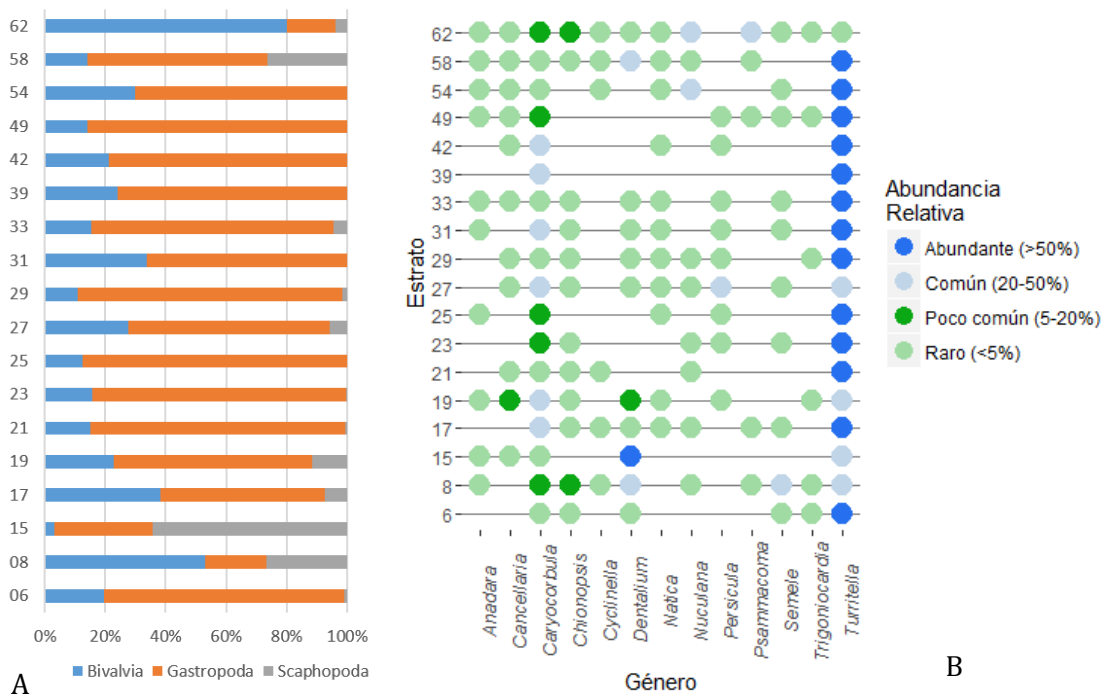


Figura 11: Abundancia relativa de los moluscos y los géneros más frecuentes en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz. A) Abundancia relativa por clase de Moluscos y, B) Abundancia relativa de los 13 géneros de moluscos más frecuentes de la secuencia. Nótese la dominancia de *Turritella* a lo largo de casi todos los estratos.

Algunos de los organismos encontrados en Cerro La Cruz son relevantes debido a que sus nichos ecológicos pueden ser utilizados como bioindicadores ambientales. La distribución de estos organismos en la secuencia se muestra en la Figura 12, donde se observa que en general tienen una distribución limitada a unos pocos estratos. Un ejemplo de ello es el

briozoa *Discoporella* sp., el cual se encuentra restringido hacia el centro de la secuencia. Algo similar ocurre con otros taxa de moluscos herbívoros (e.g. *Trochomodulus* sp., *Crucibulum* sp. y *Dentimides* sp.). En las unidades muestrales donde se registró *Discoporella* sp. no suelen estar presentes los géneros de gastrópodos herbívoros y tampoco los corales (tanto epibiontes como *Diploastrea*).

Las colonias coralinas de *Diploastrea* cf. *crassolamellata* sólo fueron registradas en 3 estratos: Cast 58 donde presentaron la mayor abundancia, siendo el taxón menos abundante hacia la base (Cast 15) y centro (Cast 25) de la secuencia. Las colonias de corales epibiontes fueron más abundantes hacia el centro y el tope de la columna (Figura 12).

La presencia de cirrípedos y briozoarios adheridos sobre conchas de moluscos es discontinua a lo largo de la columna, siguiendo un patrón similar al de las colonias coralinas epibiontes. No obstante, los cirrípedos son mucho más abundantes en la base de la secuencia, mientras que los briozoos son más comunes hacia el centro. Cabe destacar que el sustrato más común de fijación para estos grupos son conchas de distintas especies de *Turritella*. Los decápodos (aff. *Callianassa* sensu Feldmann y Schweitzer, 2004) son frecuentes a lo largo de toda la secuencia.

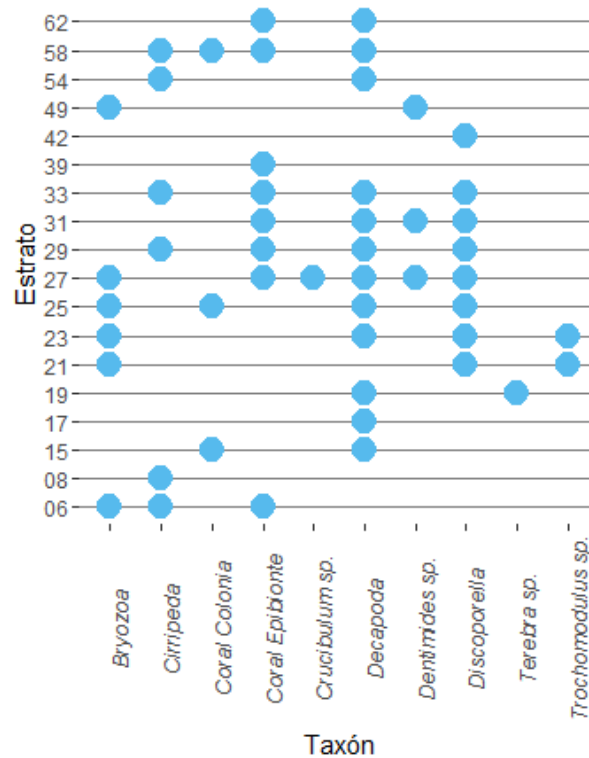


Figura 12: Presencia de epibiontes y algunos organismos usados como indicadores ambientales en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz.

5.5 Aspectos tafonómicos.

5.5.1 Grado de Fragmentación. En general, los fósiles colectados en Cerro La Cruz no están bien preservados y muestran índices de fragmentación altos (Figura 13). El porcentaje de fragmentación se mantiene más o menos constante en todos los grupos estudiados, para todos los niveles. Los bivalvos son el grupo mejor preservado y su porcentaje de fragmentación es muy variable ($\sim 31 \pm 17\%$ de individuos en promedio fragmentados/fracturados por nivel), aunque suelen estar en mejor estado de preservación que otros taxa reportados, incluyendo los decápodos, corales y briozoos. Además a diferencia de los otros grupos, la presencia de moldes es mucho más común en los bivalvos que en los otros taxa, a lo largo de toda la columna. La presencia de bivalvos desarticulados es poco frecuente. A lo largo de toda la columna sólo fueron registrados 21 casos de valvas desarticuladas, en su gran mayoría (17 casos) pertenecientes a individuos del género *Caryocorbula*. Esta frecuencia representa $\sim 3\%$ del total de organismos del taxón registrados en todos los estratos.

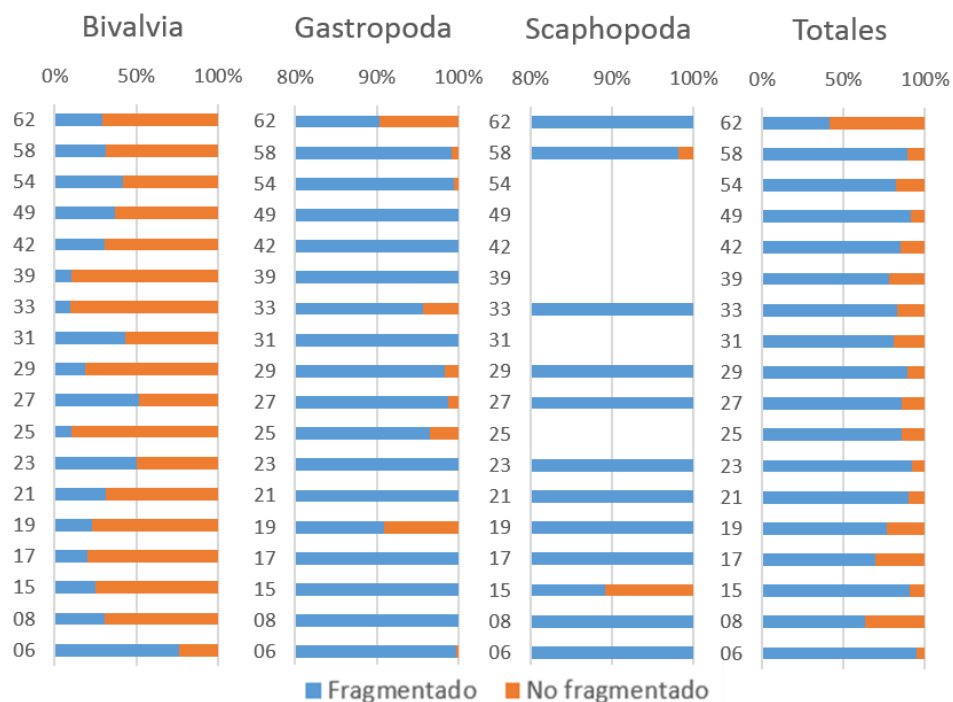


Figura 13: Porcentaje de individuos fragmentados y no fragmentados por clase de moluscos a lo largo de la secuencia estratigráfica en Cerro la Cruz. Nótese que el nivel Cast 62 presenta una alta proporción de ejemplares de bivalvos completos.

A diferencia de los bivalvos, la fragmentación en gastrópodos y escafópodos es muy alta a lo largo de toda la secuencia ($98 \pm 3\%$ y $99 \pm 3\%$ en promedio, respectivamente). Las

estructuras de la concha más sensibles a la fragmentación fueron la protoconcha, la última vuelta, el canal sifonal y la apertura en gastrópodos y los extremos de la concha en escafópodos. Al igual que la fragmentación, la fractura y deformación de las conchas son relativamente menos frecuentes en los bivalvos que en los gastrópodos. No obstante en ambos grupos se observó que la erosión superficial es pronunciada y por ende la pérdida parcial o total de la ornamentación es bastante común, lo que en muchos casos dificultó la identificación taxonómica.

5.6 Patrones paleoecológicos.

5.6.1 Preferencias alimentarias. La asociación de macroinvertebrados de Cerro la Cruz está compuesta en su mayoría por especies de dieta suspensívora y detritívora (figura 14). Los suspensívoros más comunes son *Turritella* y *Caryocorbula*, mientras que los detritívoros más abundantes son *Nuculana*, *Psammacoma*, *Dentalium* y *Semele*. Organismos con dieta herbívora y carnívora son más raros (ver detalles en sección 5.1).

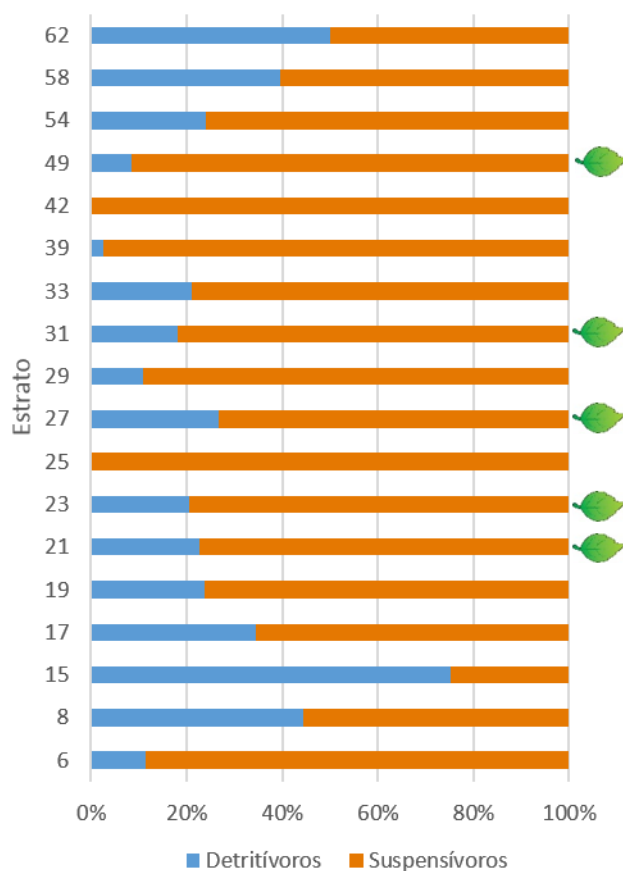


Figura 14: Proporción de moluscos con dieta detritívora y suspensívora en la secuencia de Cerro la Cruz. Los estratos marcados con hojas representan estratos donde se encontraron taxa herbívoros.

La variación en las proporciones promedio de organismos detritívoros y suspensívoros por cada estrato se muestra en la figura 14. Esta distribución puede que sea reflejo de procesos ecológicos y abióticos que pudieron influir en la estructura de las paleocomunidades preservadas en Cerro la Cruz. Los organismos de dieta suspensívora son en general más abundantes que los detritívoros, excepto hacia la base y el tope de la secuencia estudiada, en donde la proporción de éstos últimos aumenta. Por su parte los géneros herbívoros son poco comunes en relación a los anteriores, encontrándose únicamente en cinco de los estratos muestreados y particularmente hacia el centro de la secuencia, coincidiendo con proporciones bajas (<25%) de organismos detritívoros (Figura 14).

5.6.2 Depredación. La evidencia de depredación más común en el registro fósil de invertebrados en Cerro la Cruz es la presencia de orificios subcirculares que atraviesan la concha de algunos moluscos (Anexo 2, figura 1-A). El proceso de perforar la concha también es conocido como *drilling* (Boucot, 1982), y son realizados por la abrasión mecánica de la rádula de gastrópodos depredadores durante la vida de los mismos como mecanismo de alimentación (Farinati et al., 2006). Dentro de los géneros reportados en la sección anterior, sólo 11 presentaron evidencias de depredación (*drilling*) en la secuencia estudiada (Figura 15) incluyendo los bivalvos *Caryocorbula*, *Chionopsis*, *Semele*, *Psammacoma*, *Cyclinella*, *Nuculana* y *Anadara*, los gastrópodos *Turritella*, *Natica* y *Oliva*, y el escafópodo *Dentalium*. Los géneros con mayor frecuencia absoluta de perforaciones (Figura 15-A) son *Caryocorbula* que representa el 46,2% del total, y *Turritella* representando 25,4%. Otros géneros relevantes son *Psammacoma* (~12%) y *Nuculana* (~8%).

La proporción entre todos los especímenes identificados y con perforaciones a lo largo de la secuencia analizada (Figura 15-B), indican que *Psammacoma* y *Caryocorbula* son, con 37,9% y 31,1% respectivamente, los organismos más frecuentemente perforados por depredadores. *Cyclinella* (~27%) y *Nuculana* (~13%) también mostraron comúnmente evidencias de depredación. Hay que destacar que sólo aproximadamente el 4% de todos los especímenes revisados de *Turritella*, el género más abundante y común en todos los estratos de Cerro La Cruz, muestra perforación por acción de depredadores.

El género *Caryocorbula* fue el más consistentemente depredado a lo largo de la secuencia estudiada, estando ausente sólo en un estrato (Cast 15); aunque esto posiblemente se relacione con la baja abundancia del taxón en el nivel (Figura 15-C). En el resto de los niveles, *Caryocorbula* suele presentar frecuencias superiores al 15% de los organismos totales

registrados, siendo probablemente una de las principales fuentes de alimentación para gastrópodos depredadores. Otros géneros depredados intensamente aunque de forma puntual fueron *Psammacoma* y *Nuculana*, abundantes hacia los niveles superiores.

Se observó que las perforaciones están presentes con mayor frecuencia (73%) en bivalvos de hábito infaunal y en menor medida en gastrópodos (25,9%) y escafópodos (1,1%). La gran mayoría de los géneros que muestran depredación son de dieta suspensívora o detritívora (organismos con baja movilidad), además de dos individuos juveniles de géneros de gastrópodos depredadores (*Natica* y *Oliva*) aunque ambos con una baja incidencia de *drilling* (0,2% del total cada uno).

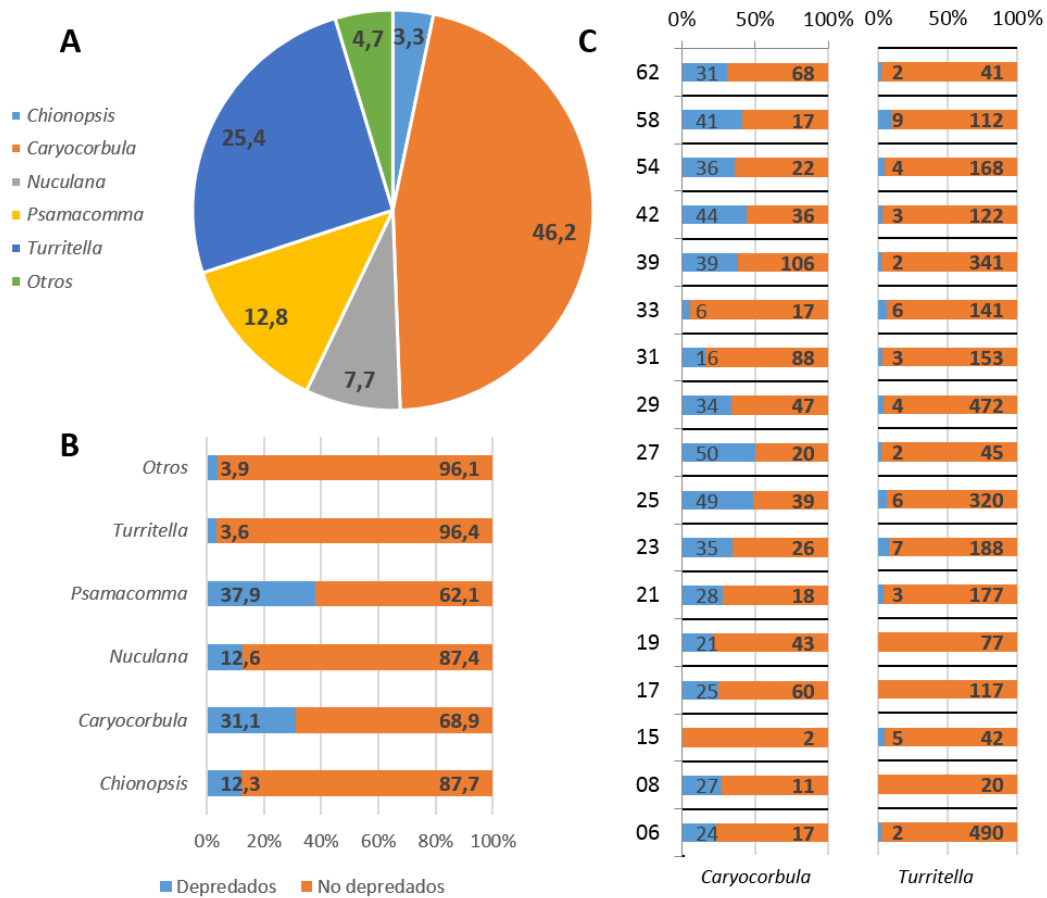


Figura 15: Presencia de perforaciones (*drilling*) en fósiles de moluscos colectados en Cerro la Cruz. A) Frecuencia de individuos con evidencias de depredación (por género) respecto al total de fósiles con *drilling* en toda la secuencia. B) Porcentaje de individuos perforados por depredadores y sin perforaciones respecto al total de ejemplares muestreados por estrato, C) Porcentaje de individuos con perforaciones respecto al total de ejemplares muestreados en total en toda la columna de *Turritella* y *Caryocorbula*.

Además del *drilling*, existen otras evidencias de depredación, tales como la destrucción parcial de la última vuelta o de parte de la concha en gastrópodos dejando únicamente la columela, atribuible a cangrejos depredadores como *Calappa* y *Eriosachila*; así como el aplanamiento de las valvas en bivalvos, atribuible a rayas y otros peces (Boucot, 1982). Estas evidencias están presentes no sólo en los fósiles colectados sino también en el material de colección revisado. Estos dos casos se ilustran en el Anexo 2, un bivalvo (Anexo 2, figura 1-B, material colectado) evidencia depredación probablemente debido a acción de depredadores vertebrados. De igual forma, un ejemplar gastrópodo (Anexo 2, figura 1-C, material de colección) posee evidencias de que fue posiblemente depredada por decápodos de grandes dimensiones

5.7 Resultados de los análisis cuantitativos.

5.7.1 Análisis de agrupaciones (Cluster analysis). Las agrupaciones de estratos obtenidas usando el análisis de clúster según el método de Ward, basado en las abundancias promedio por estrato se muestran en la Figura 16.

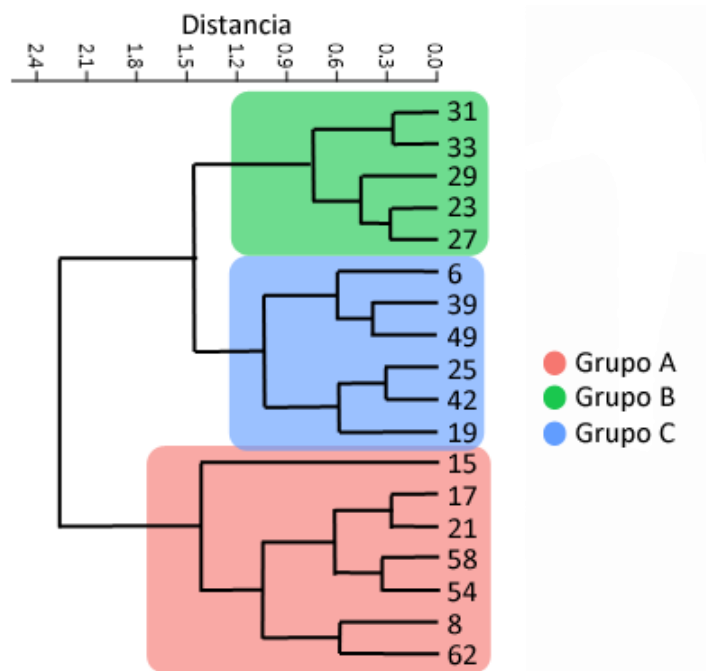


Figura 16: Análisis de Agrupaciones utilizando el método de Ward, basado en la abundancia promedio de moluscos por estrato. Nótese la similitud entre estratos de la base y el tope de la secuencia.

Se observan tres grupos definidos de acuerdo a su similitud: el grupo (A) integrado por los estratos Cast 8, 15, 17, 21, 54, 58 y 62; el grupo (B) conformado por los estratos Cast 23, 27,

29, 31 y 33; y el grupo (C) constituido por los estratos Cast 6, 19, 25, 39, 42 y 49. Las agrupaciones antes mencionadas sugieren que el principal factor discriminante entre los grupos es la abundancia relativa de *Turritella*, pero otros taxa también parecen estar contribuyendo en la diferenciación y agrupamiento de los estratos, lo que podría ser reflejo de la presencia de paleoambientes similares a lo largo de la secuencia (i.e. ciclicidad ambiental).

5.7.2 Detrended Correspondence Analysis (DCA). Los resultados de la ordenación se muestran en la Figura 17. Las especies de moluscos detritívoros *Nuculana*, *Adrana*, *Psammacoma* y *Dentalium* están asociadas a la región negativa del eje DCA1, y son más comunes en los estratos ubicados hacia el tope y la base de la secuencia, al igual que los suspensívoros *Clementia*, *Chionopsis*, *Trigoniocardia* y *Anadara*. Por otra parte, *Turritella* y *Caryocorbula* están asociadas a la región positiva de este eje, al igual que otros taxa de moluscos entre los que se encuentran *Terebra*, *Trochomodulus*, *Conus*, y *Persicula* (Figura 17).

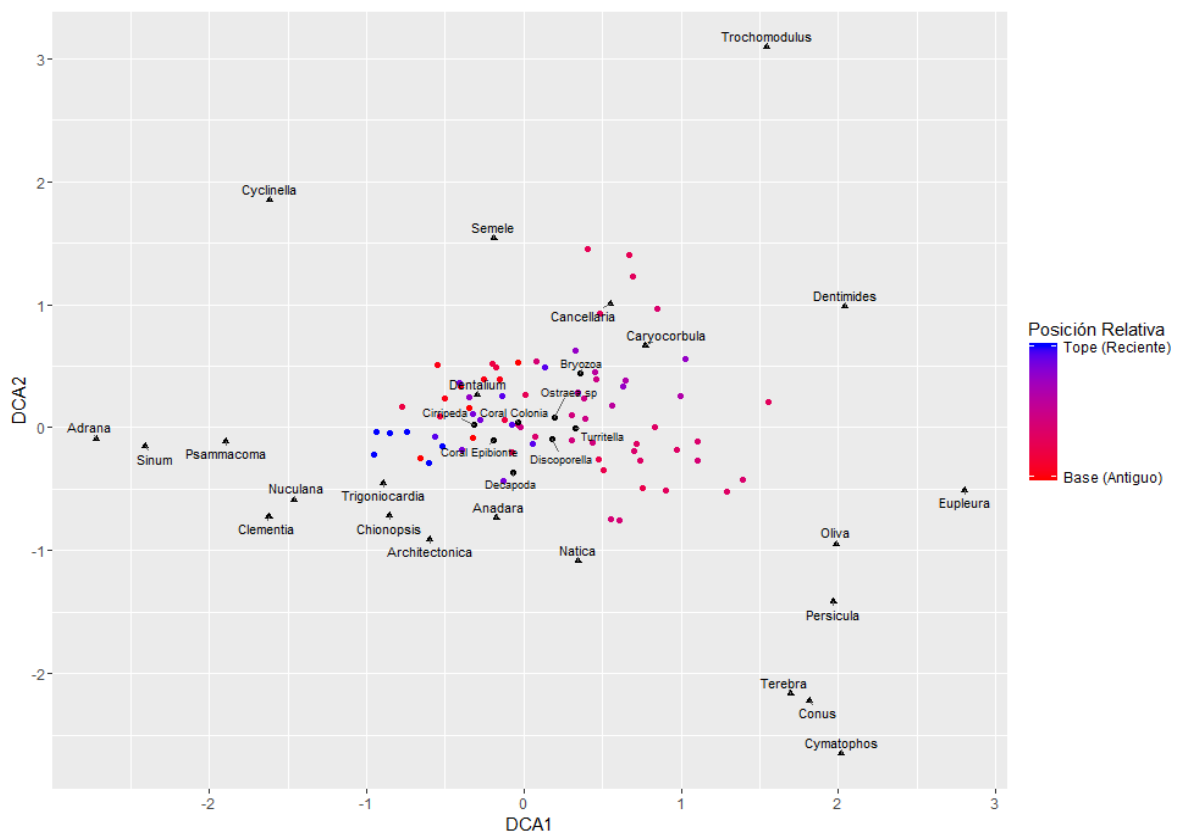


Figura 17: Ordenación de las unidades muestrales (cuadratas) con el análisis DCA (Detrended Correspondence Analysis) en base a la abundancia de moluscos en Cerro la Cruz.

Los organismos epibiontes están distribuidos de manera aproximadamente uniforme alrededor del origen del gráfico, estando los cirrípedos y corales en la región negativa. Este patrón sugiere que estos organismos son más abundantes en el tope y base de la columna, mientras que los briozoarios (cupuládridos e incrustantes) y *Ostraea* se encuentran en la región positiva del eje, indicando que estos grupos son más comunes hacia el centro de la columna estratigráfica. Las unidades muestrales tomadas hacia la base y el tope de la secuencia se encuentran adyacentes entre sí en la región negativa del eje, mientras que la dispersión de las muestras de estratos hacia el centro es ligeramente mayor, ubicándose del lado positivo del eje DCA1. La tendencia observada a lo largo del eje DCA2 parece no tener significación paleoecológica *a priori*. Aunque, el patrón obtenido en el análisis de DCA es congruente con los resultados obtenidos en el análisis de agrupaciones, y plantea la existencia de ambientes sedimentarios similares hacia la base y el tope de la secuencia (i.e. ciclicidad ambiental).

5.7.3 Calibración del DCA. Se realizó una regresión lineal para determinar si la presencia de organismos con los hábitos alimentarios detritívoros y suspensívoros refleja un gradiente temporal de paleoambientes. En éste análisis se utilizó como variable predictora la proporción de detritívoros y suspensívoros y como variable dependiente los Scores del eje DCA1 obtenidos de la ordenación. El gráfico de dispersión de la regresión se muestra en la Figura 18.

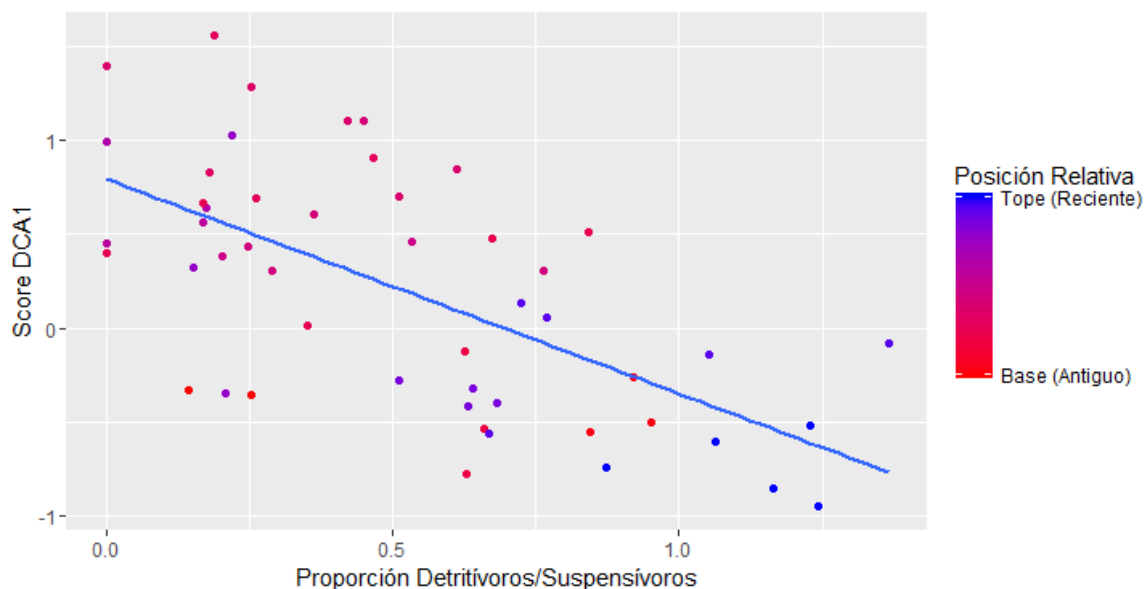


Figura 18: Asociación de la proporción de organismos detritívoros y suspensívoros en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz y los scores de las cuadratas en el eje DCA1. Detalles de la regresión se muestran en el Anexo 3. $R = -0.6214$ $R^2 = 0.3862$

Existe una correlación negativa significativa (Figura 18) entre los Scores del eje DCA1 y las proporciones calculadas ($\sim -0,62$, $p < 0.05$) lo que indica que al incrementar la proporción

detritívoro/suspensívoro, el score de la unidad muestral es más negativo (Figura 18), mientras que al aumentar la relación el score se hace más positivo. Este comportamiento implica que las unidades muestrales con scores más negativos tienen mayor abundancia relativa de especies detritívoras. El modelo presentado explica aproximadamente el 39% de la variabilidad observada en las muestras.

5.7.4 Resultados de los análisis NMDS, CAP, ANOSIM y SIMPER. Los análisis y pruebas realizados con el fin corroborar o no diferencias significativas o determinar la existencia de grupos de estratos alternativos, a los inferidos por el análisis de agrupaciones y el DCA, son consistentes con lo anterior, pero no son concluyentes.

El resultado de la ordenación a través del NMDS muestra (Figura 19) que los grupos definidos por el Método de Ward no parecen ser discriminables entre sí, y el gráfico de dispersión no muestra grupos de muestras bien definidos alternativos a los propuestos. El valor de estrés (0.232) y la correlación con los ejes ($R^2(x) = 0.5334$, $R^2(y) = 0.2283$) indican que la variabilidad de la data es alta, lo cual podría predisponer a error tipo I en pruebas de hipótesis estadísticas.

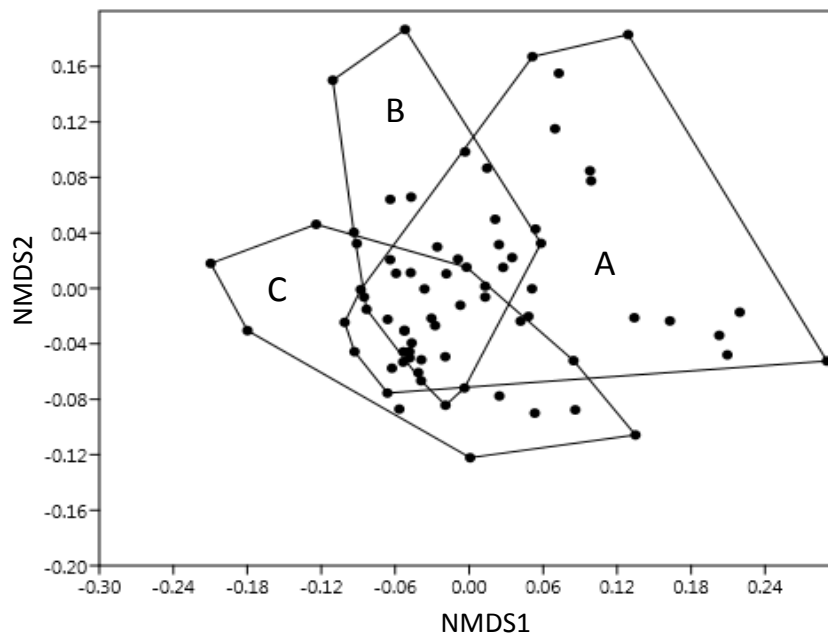


Figura 19: Ordenación NMDS de las unidades muestrales (cuadratas) agrupadas de acuerdo al resultado del análisis de cluster. Estrés = 0.2322, $R^2(x) = 0.5334$, $R^2(y) = 0.2283$

Debido al resultado obtenido en el NMDS, se ordenó la submuestra de unidades muestrales a través del análisis discriminante basado en coordenadas principales (CAP) usando

como hipótesis de agrupamiento *a priori* los grupos formados en el análisis de clúster. La ordenación resultante del CAP se muestra en la Figura 20. Al contrario de los resultados obtenidos por el NMDS, en esta ordenación la distribución de los grupos en el espacio es más discreta y separada, lo que sugiere que la agrupación resultante del análisis de clúster describe eficientemente la variabilidad de las unidades muestrales. No obstante, la dispersión de los datos dentro de los grupos indica que la composición de estos es relativamente heterogénea (Figura 20).

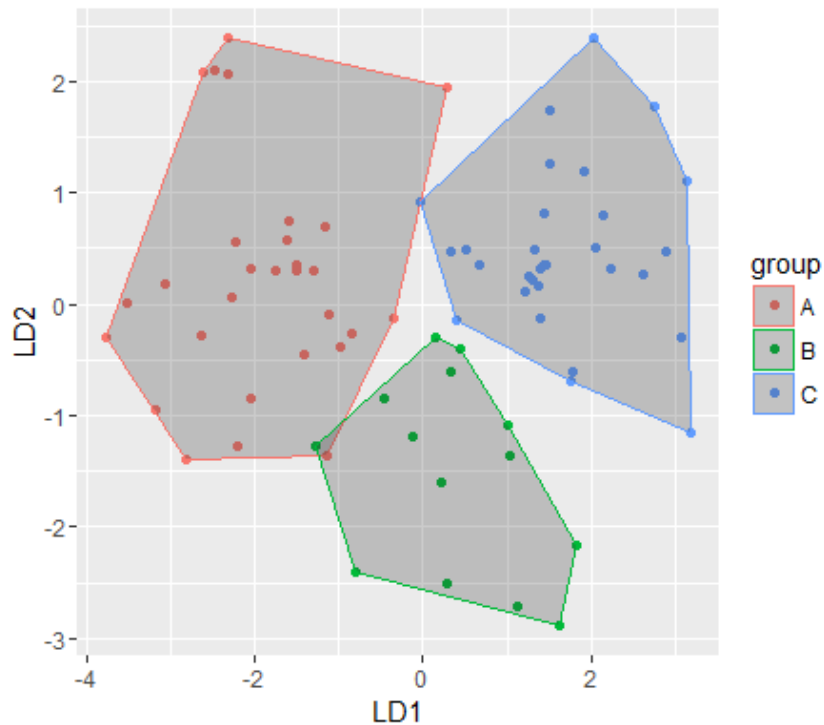


Figura 20: Ordenación de las unidades muestrales resultantes del análisis discriminante basado en coordenadas principales (CAP). Permutaciones = 999, número de ejes en PCoA (m)= 8, porcentaje de reclasificación exitoso: A = 83.3%; B = 58.8%, C = 88.5% $p \sim 0,001$.

Los resultados del CAP sugieren que la agrupación resultante del análisis de clúster es significativa, es decir, los grupos describen la variabilidad de las unidades contenidas en ellas de forma eficiente, lo cual es congruente con el bajo porcentaje de error al reclasificar unidades entre grupos (Jackknife). El porcentaje de clasificaciones exitosas es más bajo para el grupo B (58.8%), lo que sugiere que su composición y abundancia de especies es similar a la de otros grupos; no obstante, la cantidad de ejes necesarios (PCoA (m)= 8) para separar los datos implica que en general las diferencias entre tres grupos es baja.

Los resultados de la prueba ANOSIM (utilizada para determinar el grado de semejanza entre muestras) se muestran en la Tabla 1, y sugieren la existencia de diferencias significativas en los grupos de estratos formados por el análisis de clúster ($p=0,0006$). No obstante, el bajo valor de R ($R = 0,3279$) indica que es probable que la existencia de éstas diferencias sea el producto de la variación intrínseca de los datos más que a diferencias *per se* entre grupos, lo que sugiere la existencia de error tipo I. Considerando los resultados de la prueba ANOSIM para la comparación directa entre los grupos, se observa que el grupo A es significativamente diferente de los grupos B y C, mientras que el grupo B no es significativamente distinto al Grupo C. Cabe destacar que el grupo B es más similar al A, que el C a éste último.

Tabla 1. Resumen de los resultados estadísticos de la prueba ANOSIM.

Permutaciones	9999		
p(same):	0,0006		
R	0,3279		
Rango medio dentro de grupos	59,46		
Rango medio entre grupos	84,54		
Grupo	C	A	B
C		0,0057	0,1584
A	0,0057		0,0219
B	0,1584	0,0219	

Con el análisis SIMPER se identificaron las especies responsables de las diferencias observadas entre los grupos de estratos de la secuencia (Tabla 2). En ésta se observa que el contraste entre los grupos se debe principalmente a la presencia y abundancia de *Turritella* y *Caryocorbula* (explicando $\sim 75\%$ de la varianza), mientras que otros taxa colaboran en la diferenciación de los grupos de forma minoritaria (como *Cancellaria*, *Chionopsis*, *Natica*, *Anadara*, *Semele* y *Nuculana* que explican en conjunto $\sim 20\%$ de la varianza; Tabla 2). Hay que destacar la similitud en las abundancias de los taxa entre los grupos B y C, en congruencia con lo reportado en el análisis CAP. Las condiciones metodológicas del muestreo, los resultados de la prueba ANOSIM en conjunto con lo obtenido del NMDS y la gran dispersión observada en los grupos del CAP, sugieren que las diferencias observadas podrían deberse a variabilidad intragrupo y no entre grupos, y por ende no son significativas.

Tabla 2. Resumen de estadísticos para prueba SIMPER, con los taxa más abundantes en la secuencia.

Taxón	Disim. Prom.	Contr. %	% Acum	Abund. A	Abund. B	Abund. C
<i>Turritella</i>	0,3574	47,59	47,59	0,9	1,02	1,15
<i>Caryocorbula</i>	0,2018	26,88	74,47	0,663	0,802	0,879
<i>Cancellaria</i>	0,03454	4,6	79,07	0,356	0,278	0,347
<i>Chionopsis</i>	0,03358	4,471	83,54	0,381	0,52	0,148
<i>Natica</i>	0,03113	4,146	87,69	0,287	0,381	0,322
<i>Anadara</i>	0,02433	3,24	90,93	0,303	0,216	0,28
<i>Semele</i>	0,02024	2,696	93,62	0,284	0,35	0,13
<i>Nuculana</i>	0,01757	2,34	95,96	0,56	0,241	0,0502

6. DISCUSIÓN

6.1 Sensibilidad del muestreo y riqueza de especies.

6.1.1 Riqueza de especies. Estudios previos reportaron la presencia 20 especies de moluscos, artrópodos, y cnidarios en Cerro la Cruz (Sánchez-Villagra et al. 2000, Feldmann y Schweitzer 2004, Rincón et al., 2014). La riqueza reportada en este trabajo es mucho mayor, e incluye al menos 43 taxa), de los cuales 27 son registrados por primera vez para la Formación Castillo: *Discoporella* sp., *Diploastrea* cf. *crassolamellata*, *Adrana tellinoides*, *Nuculana* aff. *forcarti*, *Nuculana* sp., *Anadara* (*Rasia*) *tirantensis*, *Semele zuliana*, *Trigoniocardia antillarum*, *Trigoniocardia* sp., *Caryocorbula fortis*, *C. urumacoensis*, *Cymatophos paraguayensis*, *Cancellaria* sp., *Conus* sp., *Persicula mirandana*, *Eupleura* cf. *klugeri*, *Oliva* sp., *Terebra* sp., *Natica* sp., *Sinum gatunense*, *Clathrodrillia* sp., *Crucibulum* (*Dispotaea*) *ecuadorensis*, *Cirsotrema undulatum*, *Trochomodulus* sp., *Dentimides suprasulcatus*, *Turritella matarucana* y *Turritella gilbertharrisi*.

Al comparar la diversidad taxonómica encontrada para cada Phylum con la previamente mencionada para la Formación Castillo se obtuvieron resultados discordantes. En el caso de los crustáceos, la riqueza de especies reportada en este estudio es menor que las 11 reportadas por Feldmann y Schweitzer (2004). En los bivalvos y gastrópodos es mucho más alta respecto a estudios previos. Algunas de las especies reportadas por Sánchez-Villagra et al. (2000) también fueron reportadas en el presente estudio (e.g. *Liromissus quirosensis*, *Turritella venezuelana*, *Cyclinella cyclica*, *Chionopsis tegulum*, *Semele* sp.).

Rincón et al. (2014) mencionan la presencia de colonias coralinas y corales solitarios en algunos de los niveles de Cerro la Cruz, aunque sin identificación específica. En este estudio se

reporta por primera vez la presencia de colonias de corales escleractinios (*Diploastrea*) y epibiontes adheridos a conchas de moluscos (probablemente otros corales escleractinios o colonias de *Diploastrea* aún adheridas a su sustrato).

La riqueza de especies en Cerro la Cruz y la Formación Castillo (43 spp. de invertebrados confirmadas + 11 spp. tentativas) es baja comparada con otras localidades del Neógeno de Venezuela como la Formación Cubagua, donde se reportaron 126 especies de gastrópodos (Landau y Marques da Silva, 2010), o la Formación Cantaure (146 spp. Jung, 1965; 393 spp. Landau et al., 2016 únicamente reportando gastrópodos). Incluso la diversidad de Cerro La Cruz es baja comparada con otras localidades del Caribe como Formación Gatún (Panamá; ~189 spp. *sensu* Hendy, 2013; ~385 spp. *sensu* Woodring, 1957) y la Formación Jimol (Colombia; 118 spp. *sensu* Hendy et al., 2015). La riqueza de especies reportada para Cerro la Cruz es menor inclusive que la encontrada en muchos ecosistemas marino-costero modernos, y se asemeja más a la reportada para algunas lagunas estuarinas y costeras (Reizopoulou y Nicolaidou, 2004). Esto podría ser reflejo de condiciones ambientales particulares actuando en conjunto con la acción de procesos tafonómicos, o bien de sesgos muestrales. Como la curva de acumulación de especies no alcanzó la asíntota, y la diversidad todavía se incrementa con el aumento del número de muestras, esto sugiere que localidad aún está submuestreada y sugiere que la baja diversidad no estaría relacionada con un sesgo muestral, aunque otros aspectos del estudio reflejan la interacción de factores ecológicos y abióticos que pudieran estar funcionando como controles de la diversidad taxonómica. Observaciones similares fueron hechas por Núñez-Flores et al. (2017) para la fauna de peces fósiles de Cerro La Cruz, respecto con otras localidades en el Caribe y el país.

Boucot (1982) menciona que existe una correlación entre la dominancia y la diversidad de especies en las comunidades bénticas, de forma tal que a medida que incrementa la proporción de una especie en una muestra paleontológica de invertebrados bénticos, la diversidad disminuye de forma logística. La correlación entre la dominancia y la diversidad indica la presencia de factores ambientales que se alejan de la normalidad, constituyendo una situación restrictiva en la cual el número de especies disminuye de forma significativa hasta que unos pocos taxa tienen capacidad de soportar las condiciones del ambiente (Boucot, 1982). Éste patrón es observable en la secuencia estratigráfica estudiada con los invertebrados y la marcada dominancia de *Turritella*, y además en otro estudio realizado con peces dominado por *Equetulus* (Núñez-Flores et al., 2017).

El buen control estratigráfico de la secuencia sedimentaria de Cerro la Cruz (Rincón et al., 2014), permite que los taxa previamente descritos puedan ser evaluados en un contexto cronológico y bioestratigráfico. En este sentido el biocron de cinco especies fue actualizado. El registro de *Trigoniocardia antillarum*, *Adrana tellinoides*, *Caryocorbula urumacoensis*, *Sinum gatunense* representan el reporte más antiguo de éstas especies. Por otra parte, el hallazgo de *Diploastrea cf. crassolamellata* es el reporte más reciente del género en el Caribe y plantea la existencia de relictos del género durante el final del Mioceno temprano en la Cuenca de Falcón, antes de su extinción.

6.1.2 Sensibilidad del muestreo. El muestreo de sedimento efectuado por área (cuadratas) y/o volumen (sacos de sedimento, también denominado *bulk-sampling*) son los métodos más adecuados para determinar la riqueza de invertebrados fósiles (Boucot, 1982). Este método puede ser aplicado también para otros grupos de vertebrados, particularmente microvertebrados. El *bulk sampling* ya fue empleado en trabajos previos en Cerro la Cruz para estudiar los peces fósiles de la localidad, dando como resultado la descripción de una compleja asociación de peces óseos, incluyendo la presencia de dos nuevas especies para la ciencia (Núñez-Flores et al., 2017). El muestreo superficial (*surface picking*) también se utilizó para coleccionar otolitos en dicho estudio, no obstante, se notó que este método sesgaba la muestra hacia fósiles más grandes, que son los más fácilmente observables, mientras que los más pequeños (<2 mm), que a la vez comprenden la mayor diversidad taxonómica, usualmente no fueron colectados.

En el caso particular de este trabajo, es la metodología de cuadratas la que mostró una mayor sensibilidad para determinar la riqueza de especies presentes en Cerro la Cruz que el *surface picking*, pues permitió el reconocimiento de taxa de pequeño tamaño como *Persicula*, *Trigoniocardia antillarum*, *Discoporella* y *Adrana*, así como otros que no habían sido reportados hasta ahora para la Formación Castillo, con la ventaja añadida de ser colectados en menor tiempo de ejecución en campo. Una desventaja del muestreo con cuadratas es que parece no ser sensible a la presencia de taxa de gran tamaño y baja abundancia en Cerro La Cruz (e.g. *Fusinus* y *Melongena*), los cuales si fueron colectados por *surface picking* en exploraciones anteriores y se encuentran actualmente depositados en la Colección del Laboratorio de Paleontología – IVIC.

Por otra parte, el *surface picking* empleado en el presente trabajo presentó una eficacia relativamente baja, ya que en general no ayudó a incrementar la riqueza de especies

encontradas en cada estrato mediante el muestreo con cuadratas. Considerando que algunos taxa de gran tamaño son registrados con menor frecuencia en el muestreo por cuadratas, el empleo del *surface picking* se hace necesario para complementar la información de diversidad, aunque el esfuerzo de muestreo debe ser mucho mayor que el realizado en el presente trabajo.

6.2 Aspectos tafonómicos

6.2.1 Grado de Fragmentación. En general, los fósiles encontrados en Cerro La Cruz están en mal estado de preservación, puesto que gran parte del material colectado se encuentra fragmentado y/o erosionado. Los ejemplares examinados en la Colección IVIC estaban en condiciones de preservación similares, y el grado de fragmentación y erosión es similar a lo largo de la secuencia estratigráfica.

Es posible que parte de los fósiles se encontraran en mal estado debido al método de muestreo: el material se colectó de la superficie de los sedimentos donde están más expuestos a la acción de procesos erosivos. Además, las muestras se tomaron excavando en el sedimento, lo que pudo provocar un cierto grado de fragmentación adicional (a pesar de haberse realizado con sumo cuidado). No obstante, las diferencias en la proporción de fósiles fragmentados parecen estar más relacionadas con la forma de la concha puesto que la morfología más masiva de los bivalvos parece ser menos propensa a la rotura.

Se ha sugerido que la erosión y la proporción de bivalvos desarticulados/articulados, además de otras variables relacionadas a la litología y presencia de icnofósiles permiten estimar la energía del oleaje, de las mareas y corrientes (Boucot, 1982; Brenchley y Harper, 1998). Así mismo Hendy (2013) establece además de los criterios mencionados, la densidad de elementos esqueléticos en la muestra como evidencia en el análisis de la energía del medio sedimentario. A pesar de que el material se erosionó superficialmente en su mayoría, la tasa de desarticulación es muy baja y relativamente constante a lo largo de la columna, siendo *Caryocorbula* el género que más frecuentemente muestra valvas desarticuladas.

Debido a que no hay un patrón claro de fragmentación, la baja desarticulación y la erosión de las conchas probablemente pueden deberse a procesos tafonómicos azarosos, no necesariamente vinculados a la energía del medio. Algunos autores (Boucot, 1982; Brenchley y Harper, 1998) discuten estos dos factores (erosión y proporción de valvas desarticuladas), y cómo su interpretación puede introducir ruido o errores en los análisis, incluyendo sobreestimación de la energía debido a interpretación equivocada de procesos erosivos ambientales (no vinculados a energía en el paleoambiente). En algunos casos, también la

densidad de elementos esqueléticos en el estrato también está sometida a distorsiones, puesto que grandes acumulaciones de fósiles pueden deberse a transporte posterior al proceso de fosilización (Boucot, 1982).

En cualquier caso, antes de utilizar las asociaciones de fósiles para reconstruir comunidades de manera confiable, debe estimarse el grado de transporte del material de su hábitat original o si éste se encuentra mezclado con miembros de otras comunidades (Brenchley y Harper, 1998). La fauna encontrada en Cerro La Cruz puede ser clasificada como una “asociación adyacente” (*sensu* Brenchley y Harper, 1998), ya que está compuesta de conchas que han sido desplazadas de su posición de vida pero se cree que están en su hábitat original. En este tipo de asociación, los bivalvos pueden estar desarticulados, pero la fractura y abrasión producto de la energía en el paleoambiente es rara. Los yacimientos de asociaciones de fósiles adyacentes tienen una composición de especies similar, sugiriendo que no han sido mezcladas con otras comunidades. Esto hace posible considerar el uso de la información que provee la fauna de Cerro La Cruz como valiosa para la reconstrucción paleoambiental.

En la secuencia estudiada en Cerro la Cruz se encuentran representadas dos tipos de concentraciones de fósiles *sensu* Brenchley y Harper (1998):

- Concentraciones de calizas, que se generan en episodios de alta energía de corta duración. Este tipo de concentración está representada en los niveles de caliza bioclástica (denominados *wackstone* y *packstone* por Rincón et al., 2014), los cuales no fueron muestreados por su dureza.
- Concentraciones compuestas, estas muestran cambios en la composición taxonómica en capas sucesivas, depositados en intervalos de tiempo largos, asociados a tasas de sedimentación lenta. Este tipo de concentraciones se observa en los estratos de lutita muestreados.

Además de estos criterios, algunos icnofósiles y rastros suelen ser usados para interpretar la energía en el ambiente depositacional. Rincón et al. (2014) reportaron marcas de oleaje en algunos de los niveles de Cerro la Cruz (específicamente en la base de la unidad B), interpretándolas en conjunto con icnofósiles como *Thalassinoides* y *Ophiomorpha* como indicadores de ambientes someros con poca agitación de agua y mínima perturbación *postmortem*, lo cual es congruente con las características de los fósiles de macroinvertebrados encontrados y la baja desarticulación. Las corrientes de baja energía también pueden originar marcas de oleaje en el sedimento (McKerrow, 1978), no obstante este tipo de rastros también pueden deberse a episodios esporádicos de alta energía.

De acuerdo con la evidencia planteada, la secuencia de Cerro la Cruz parece haberse depositado en un ambiente de baja energía, con episodios esporádicos de agitación intensa, siendo la gran fragmentación observada en los fósiles probablemente producto de la preservación sobre la superficie de los sedimentos.

6.3 Aspectos paleoecológicos

6.3.1 Preferencias alimentarias. Varios autores han sugerido la importancia de los hábitos alimentarios y ecológicos de los organismos como indicadores de variables ambientales que muchas veces son aplicables a paleocomunidades en el registro fósil, al menos de manera parcial (Boucot, 1982; Brenchley y Harper, 1998).

Allmon (1988) destaca que a pesar de la falta de información en los gastrópodos turritelidos actuales, la dieta más común del grupo es suspensívora, existiendo algunas excepciones con especies detritívoras o inclusive detritívoras facultativas. Por otra parte, la plasticidad trófica debida a cambios en la disponibilidad de alimento y variación en el ambiente ha sido reportada en una especie moderna del bivalvo *Macoma* (*M. balthica*), y parece ser una característica común en otros géneros de bivalvos de la familia Tellinidae (Tornroos et al., 2015).

La disponibilidad de materia orgánica en el sedimento y en la columna de agua son críticas en la determinación de la composición de especies en las comunidades bénticas (Boucot, 1982; Brenchley y Harper, 1998). Por ejemplo grandes acumulaciones de *Turritella* y otros géneros de Turritellinae, pueden ser interpretados como indicadores ambientales de alta productividad en la columna de agua (i.e. gran abundancia de fitoplancton; Allmon, 1988). Hoy en día en el Caribe, grandes acumulaciones de conchas de *Turritella* ocurren en algunas áreas de surgencia (e.g. costa norte de Venezuela; Allmon, 1988; Leigh et al., 2014).

El patrón observado en la abundancia relativa promedio de macroinvertebrados con relación a sus preferencias alimentarias es consistente con la existencia de gran disponibilidad de nutrientes en la columna de agua, y posiblemente con la existencia de episodios de sustratos ricos en materia orgánica y compuestos por sedimentos finos probablemente con propensión a anoxia. Cabe destacar que gran parte de los suspensívoros reportados en este estudio pertenecen al género *Turritella*, el cual es muy abundante en Cerro la Cruz, y también en otras localidades del Mioceno de Venezuela y el Caribe (Hendy et al., 2015; Landau et al., 2016).

A pesar que el patrón de distribución de organismos en base a su dieta observado en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz se ve reforzado por la presencia de *Turritella*, el mismo patrón se mantiene al excluir éste género del análisis. Por ello, se considera probable que la

gran abundancia de *Turritella* y la distribución de los demás organismos en Cerro la Cruz obedece a factores ecológicos como la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua y en el sedimento. La asociación de macroinvertebrados fósiles en la Formación Castillo posiblemente representa paleocomunidades influenciadas por nutrientes provenientes de corrientes marinas del proto-Caribe (las cuales fluían de oeste a este; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999), materia orgánica en suspensión y de alta productividad de fitoplancton, con episodios de fondos ricos en materia orgánica.

6.3.2 Depredación. Las relaciones tróficas entre los moluscos encontrados en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz parecen estar caracterizadas principalmente por la presencia de presas de hábito infaunal (principalmente bivalvos) que son consumidas generalmente por depredadores con capacidad de excavar y/o extraer las presas del sustrato.

Algunos de los depredadores perforadores de conchas más comunes en ecosistemas marinos y salobres de fondos blandos pertenecen a la familia Naticidae (Morley, 1971). Los Naticidos (e.g. *Natica*, *Sinum*) son depredadores típicamente infaunales, y se desplazan a través del sedimento en busca de presas, usualmente otros moluscos que viven enterrados en el fondo. Otro depredador de hábito similar, *Persicula*, tiene un comportamiento parecido al depredar foraminíferos bentónicos y otras presas de pequeño tamaño. Depredadores como los gastrópodos de las familias Muricidae, Olividae y Cancellaridae que suelen ser epifaunales o semi-infaunales, se desplazan sobre el sedimento buscando presas, aunque los murícidos también pueden excavar para extraer presas de hábito infaunal enterradas a poca profundidad (Kelley y Hansen, 2003). Representantes de estas familias ocurren en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz, así como en otras localidades del Neógeno de Venezuela y el Caribe (Hodson y Hodson, 1931; Jung, 1965; Landau y Marques da Silva, 2010, Landau et al., 2016); por lo que probablemente también fueron depredadores comunes de la malacofauna durante el Mioceno en la Cuenca de Falcón, como lo son hoy. Las perforaciones encontradas en las conchas de muchos de los moluscos son evidencia de esto.

Otros invertebrados depredadores de hábito epifaunal, pero de mayor talla reportados para la localidad son el gastrópodo *Melongena* y el cangrejo *Calappa*, los cuales suelen alimentarse principalmente de organismos epifaunales destruyendo total o parcialmente sus conchas. No obstante, también existen otros depredadores moluscos de gran tamaño con capacidad de perforación (Boucot, 1982; Dietl y Alexander, 2003) que al igual que los mencionados anteriormente pueden alimentarse de moluscos de hábito infaunal. Allmon (1988) sugiere que muchas de las especies de la familia Turritellidae son consumidas

frecuentemente por moluscos depredadores de gran tamaño como *Melongena* y crustáceos como *Calappa* y *Callinectes*. En muchos casos, estos depredadores destruyen total o parcialmente las conchas de los organismos que depredan (Allmon, 1988, Boucot, 1982, Kelley y Hansen, 2003). En Cerro La Cruz, las conchas de *Turritella* presentan evidencias de depredación por *drilling* con una frecuencia relativamente baja (4%), mientras que evidencias de depredación por cangrejos no fueron observadas aunque es posible que se deba a la pobre preservación del material.

Diversos autores (Anderson, 1992; Harper et al., 1998; Kitchell, 1986, Sickler et al., 1996) han estudiado la selectividad de los depredadores sobre las presas correlacionando el diámetro de la perforación (que es indicadora del tamaño del depredador) y el tamaño de la presa a lo largo del tiempo geológico, obteniendo diferentes resultados. La tendencia general es el incremento en la especificidad no sólo del tamaño y especie de la presa, sino también a la localización de la perforación (Kelley y Hansen, 2003). La escogencia de la presa por parte de los naticidos no ocurre al azar, sino más bien suele estar caracterizada por una alta selectividad respecto a la especie y al tamaño de la presa (Kelley y Hansen, 2003). Trabajos con naticidos actuales muestran que la selección es consistente con un modelo de depredación en el cual la escogencia de la presa sigue una relación de costo/beneficio, y que usualmente la presa con proporción más cercana al óptimo es escogida para manipulación y ataque (Kitchell et al., 1981). Presas con un tamaño muy grande suelen ser poco propensas a ser depredadas, y factores como la morfología de la concha y la ornamentación también influyen en la selección (Kelley y Hansen, 2003). A pesar de haber excepciones en la selectividad y al patrón de costo/beneficio (Dietl y Alexander, 2000), el comportamiento selectivo no es exclusivo de la familia Naticidae. Los hábitos de depredación de otros moluscos depredadores como los de las familias anteriormente mencionadas parecen ser congruentes con éste modelo alimentario (Kelley y Hansen, 2003).

Los depredadores encontrados en Cerro La Cruz suelen ser pequeños, y esto implica de acuerdo con la evidencia presentada que *Caryocorbula*, el género de bivalvo con mayor frecuencia de perforaciones en sus valvas y el más común a lo largo de la secuencia, pudo haber sido un recurso alimentario muy importante para los depredadores moluscos de talla pequeña en las paleocomunidades del Mioceno temprano, siendo seleccionado frecuentemente para ataque y consumo debido a su pequeño tamaño respecto a otros bivalvos infaunales encontrados en la localidad. Kelley y Hansen (2003) reportan que la presencia de conquiolina en abundancia (proteínas que conforman la matriz de las conchas en los moluscos para la

cristalización de aragonita) en las valvas de algunos de los miembros de esta familia puede disuadir a posibles depredadores perforadores, por lo que es probable que haya existido un conjunto reducido de especies que accedieran a esta fuente alimentaria. Otros estudios indican que no parece haber una selectividad hacia los corbulidos como presa al menos en el Oligoceno (Sickler et al., 1996). Otros moluscos bivalvos como *Psammacoma* y *Nuculana*, también pudieron haber sido recursos alimentarios relevantes para depredadores perforadores de mayor tamaño o para otros menos selectivos.

La depredación sobre miembros de comunidades relativamente sedentarias (constituidas principalmente por organismos detritívoros y suspensívoros o de movilidad reducida, como parece ser la que existía en Cerro la Cruz) tiene la capacidad de alterar de forma notoria su estructura al remover taxa de fácil consumo, en especial para depredadores vertebrados como peces demersales como rayas y bagres (Boucot, 1982). La selectividad de presas también puede tener un efecto disruptivo en las comunidades, puesto que usualmente presas muy pequeñas o de gran tamaño no suelen ser atacadas y consumidas (Sheehan y Lesperance, 1978). Una revisión más detallada de los patrones de depredación encontrados en las conchas de moluscos de Cerro La Cruz es necesaria para determinar la presencia de posibles depredadores (inferida en base a la estructura y forma de la perforación, que suele ser diagnóstica *sensu* Boucot, 1982), así como la existencia de patrones paleoecológicos como los mencionados de forma que su análisis colabore en la comprensión del ambiente y las paleocomunidades presentes en la Formación Castillo y la Cuenca de Falcón.

6.3.3 Hábitats y hábitos ecológicos. Las paleocomunidades en la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz están compuestas principalmente por organismos de hábito infaunal asociadas a fondos arenosos mixtos y fangosos principalmente, y en algunos casos posiblemente asociaciones adaptadas a tolerar variaciones ligeras en la salinidad. Algunos de los representantes actuales de los taxa registrados en el muestreo son de común ocurrencia sobre fondos cubiertos por macroalgas y fanerógamas marinas (*Trochomodulus*, *Chionopsis*, *Cancellaria*) y ambientes de aguas salobres (*Psammacoma*, *Semele*), lagunales arrecifales (*Diploastrea*) y manglares (*Dentimides*).

La presencia de organismos indicadores (estenoicos) y la proporción de animales epifaunales/infaunales en una localidad en conjunto con la litología, pueden suministrar información importante acerca de la influencia de ambientes terrestres marginales (e.g. sabanas y bosques costeros, ríos), así como de la disponibilidad y procedencia de los nutrientes

en las paleocomunidades béticas (Boucot, 1982). Algunos de los organismos indicadores más relevantes en Cerro La Cruz son *Diploastrea*, *Dentimides*, *Discoporella*, *Ostrea*, *Terebra* y *Trochomodulus*, cada uno indicador de algún hábitat en particular.

Diploastrea es un género de coral escleractinio hoy en día restringido a la región indo-pacífica y es común en las lagunas de arrecifes coralinos. Este género presenta una capacidad limitada de soportar aguas de bajas temperaturas pero es resistente a la turbidez (Edinger y Risk, 1994). Durante el Paleógeno *Diploastrea* tuvo una amplia distribución que incluía los ambientes marino-costeros del Proto-Caribe y al igual que otros corales, los representantes actuales de *Diploastrea* toleran intervalos de salinidad muy limitados, y son exclusivamente marinos (Edinger y Risk, 1994). Los briozoarios cupuládridos de vida libre como *Discoporella* también son estenohalinos (Herrera-Cubilla et al., 2008) y la presencia de ambos géneros (*Diploastrea* y *Discoporella*) en Cerro la Cruz, sugiere la presencia de ambientes marinos de salinidad estable al menos en los estratos donde éstos se encuentran (Figura 12).

Por otra parte los gastrópodos *Dentimides*, y en general miembros de la familia Potamididae, son de común ocurrencia en manglares y ambientes vegetados con los que comparten una historia evolutiva común y suelen ser resistentes a la desecación y a cambios bruscos de salinidad (Reid et al., 2008). En Cerro La Cruz, *Dentimides* se encuentra hacia el centro de la secuencia siendo más común en el nivel Cast 49. Cabe destacar que gran parte del material asignado al género, fue encontrado en el nivel suprayacente a donde Rincón et al. (2014) reporta restos de vertebrados continentales y madera fosilizada. En este estudio, en el estrato Cast 49 se encontró una abundancia de dientes de tiburón de pequeño tamaño, y restos probablemente pertenecientes a caparazones de tortuga. Los gastrópodos *Trochomodulus*, encontrados en los estratos Cast 21 y 23, al igual que los géneros pertenecientes a la familia Modulidae, son comunes en fondos con vegetación y praderas de fanerógamas (Díaz y Puyana, 1994).

Una especie moderna de gastrópodo del género *Terebra*, *T. gouldi*, presenta una alta selectividad al ambiente donde vive; evitando zonas rocosas, áreas con alta densidad de fanerógamas marinas o fondos compactos, además de ser intolerante a sustratos con alta concentración de H₂S (indicativo de anoxia) y suele preferir hábitats con baja energía de oleaje (Boucot, 1982). Esta selectividad también está presente en otras especies del género al menos respecto el sustrato (Boucot, 1982), por lo que la presencia de *Terebra* sp en el estrato Cast 19 puede ser indicativa de condiciones ambientales similares a las planteadas para *T. gouldi*.

Los macroinvertebrados presentes en la secuencia estudiada sugieren la presencia de al menos tres ecosistemas marinos que suelen estar asociados en la actualidad (compartiendo un flujo de energía y especies entre ellos), y que además se suelen presentar en una sucesión espacial: 1) manglares junto a la costa, 2) luego las praderas de fanerógamas/laguna arrecifal-costera, 3) arrecifes coralinos. En los estratos muestreados, están presentes organismos representantes de los dos primeros ambientes con cierto grado de variabilidad. Núñez-Flores et al. (2017) reportó la presencia de una colonia de coral masiva de gran tamaño (aff. *Montastrea*) en una localidad muy cercana (~500 m) a la columna estratigráfica estudiada, además de reportar peces de hábito demersal, y de ambientes lagunal y arrecifal, es decir, provenientes de hábitats similares a los encontrados en este trabajo.

Otra línea de evidencia la proveen tiburones de pequeño tamaño (aff. *Carcharhinus*) en algunos de los estratos ubicados hacia el medio de la secuencia de Cerro la Cruz. Sánchez et al. (2015) realizaron un análisis con el cual define áreas de cría de neonatos y juveniles de tiburones en algunas localidades del Mioceno de la Cuenca de Falcón a través de criterios establecidos para definir áreas de cría actuales (Heupel et al., 2007). Éstas áreas suelen ser cercanas o estar directamente localizadas en ecosistemas de manglar y praderas de fanerógamas, y la permanencia en ellas aumenta las probabilidades de sobrevivencia de los juveniles al limitar la depredación por parte de peces óseos de mayor tamaño y de tiburones adultos o de mayor edad, además de ser ambientes donde el alimento es relativamente más abundante (Sánchez Leonardo, comunicación personal).

Algunos autores señalan la utilidad de usar especies no tan comunes o más bien raras en el registro fósil para caracterizar comunidades marinas, pero también destacan lo cuidadoso que se debe ser al tomar dichos taxa como indicadores definitivos de la afinidad ambiental de una asociación de fósiles (Boucot, 1982; McKerrow, 1978, Allmon, 1988). Los hábitos ecológicos de las especies menos abundantes en Cerro la Cruz y el conjunto de evidencias anteriores son consistentes con lo inferido con base a las especies más comunes, las preferencias alimentarias y a los epibiontes encontrados, lo que indica que en este caso su presencia es probablemente consecuencia de las condiciones del paleoambiente.

La presencia de fondos anóxicos es una característica común en algunos ambientes de manglar y fondos con presencia de abundante materia orgánica, pero la disponibilidad de oxígeno en el sustrato también depende de la energía del medio y la granulometría del sedimento (Boucot, 1982; Castro y Huber, 2004). La resistencia a la anoxia es una característica típica de los organismos infaunales, y muchos de los representantes actuales de los taxa

identificados en Cerro la Cruz que son de hábito infaunal o semi-infaunal (e.g. *Turritella*, *Caryocorbula*, *Nuculana* y *Psammacoma*) tienen capacidad de tolerar la anoxia en distintos grados (Allmon, 1988; Díaz y Puyana, 1994; Tornroos et al., 2015). Otros organismos también registrados en este estudio y previamente reportados para la localidad, como los decápodos afines a *Callinassa* son excavadores activos del sedimento y son comunes en fondos con concentraciones relativamente bajas de oxígeno.

Un taxón que suele estar asociado a sustratos consolidados y biogénicos, incluyendo raíces de manglar y sectores rocosos de la zona intermareal es *Ostraea*; y muchas veces comparte este hábitat con individuos de la familia Mytilidae (Petuch y Myers, 2014). Las ostras son más comunes en los estratos desde el centro hacia el tope de la secuencia, siendo posible indicador de la presencia de manglares o ambientes salobres; hipótesis que es congruente con la distribución de *Dentimides*. Sin embargo también se ha considerado que los bancos de ostras reflejan condiciones marinas de sustratos duros y/o rocosos (Brenchley y Harper, 1998).

Debido a la gran abundancia de *Turritella*, se analizó detalladamente su variación en la secuencia sedimentaria. Este género generalmente representa más del 30% de los moluscos reportados en cada nivel, sin embargo en tres estratos ubicados hacia el tope y la base de la secuencia (Cast 8, 15 y 62), se observa una menor dominancia relativa de este género, lo cual podría estar relacionado con la disponibilidad de alimento en suspensión, pero también con parámetros ambientales limitantes o alteraciones en los ciclos de vida de la especie.

Los epibiontes reportados en este trabajo suelen ser organismos oportunistas, que se adhieren comúnmente sobre conchas y otros sustratos biogénicos, incluyendo fanerógamas en el caso de los briozoarios (Castro y Huber, 2004). En Cerro La Cruz, los epibiontes como los cirrípedos son mucho más frecuentes en estratos ubicados en la base y el tope de la secuencia. Boucot (1982) reconoce que la colonización postmortem sobre braquiópodos y bivalvos está relacionada con la presencia de áreas relativamente extensas de sustrato biogénico disponible, potencialmente colonizable por epibiontes. Este fenómeno es común especialmente en el estrato Cast 6 y Cast 58, lo que implicaría que en algunos de los niveles del área de estudio la abundancia de conchas de *Turritella* y fragmentos de las mismas conformarían un sustrato duro disponible donde las larvas de epibiontes (incluyendo reclutas de corales masivos) podrían establecerse. Las colonias coralinas son más frecuentes hacia el tope de la secuencia (Cast 58) donde se observó que conchas de *Turritella* fueron el sustrato para el establecimiento de pequeñas colonias coralinas de *Diploastrea*.

Hay que destacar que los cirrípodos son más abundantes hacia la base de la columna y los corales en el tope, mientras que los briozoarios son más comunes hacia el centro. Los cirrípodos suelen ser muy tolerantes a la desecación, a cambios extremos de salinidad del agua y tienden a estar asociados a ambientes donde existan corrientes u oleaje que aporten abundante materia orgánica en suspensión como en la zona intermareal (Castro y Huber, 2004). Esto último es congruente con lo observado en las preferencias alimentarias de los organismos por nivel, y con la gran abundancia de *Turritella* en el nivel Cast 6 donde los cirrípodos son más comunes, es decir, ambientes donde se sugiere la existencia de altas concentraciones de materia orgánica en suspensión. También es importante destacar que algunos de los turritelidos de mayor tamaño se colectaron en este estrato (Cast 6) y otros adyacentes hacia la base de la secuencia. A pesar de que los cirrípodos también están presentes en estratos hacia el tope y centro de la columna estratigráfica, la frecuencia de aparición es mucho menor comparada a la observada en la base.

Los briozoarios (epibiontes incrustantes) son más comunes hacia el centro de la secuencia de Cerro La Cruz, y al igual que los corales, suelen ser vulnerables a la desecación así como a variaciones de salinidad pronunciadas típicas de zonas intermareales y estuarios, por lo que suelen encontrarse más frecuentemente en la región submareal y en zonas donde la influencia continental es baja (Hickman et al., 2001; Castro y Huber, 2004).

6.4 El paleoambiente de Cerro la Cruz

6.4.1 Una aproximación cualitativa. Se ha interpretado que la Formación Castillo se depositó durante el Oligoceno tardío a Mioceno temprano en diferentes ambientes sedimentarios que varían entre facies de aguas someras y salobres, a facies continentales locales (Wheeler, 1960; Lorente, 1987; Sánchez-Villagra et al., 2001; Johnson et al., 2009; Rincón et al., 2014). El análisis cualitativo de la asociación de fósiles es concordante con lo interpretado previamente para el paleoambiente de Cerro la Cruz, no obstante el estudio de los macroinvertebrados fósiles presentes en la secuencia estratigráfica permite refinar la interpretación del paleoambiente donde se depositó. Un resumen de la información cualitativa obtenida de los macroinvertebrados descritos y mencionados en las secciones anteriores se muestra en la figura 21. Las evidencias presentadas sugieren que los ambientes de la secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz son predominantemente marino costeros con una influencia continental generalmente limitada, aunque dicho aporte se incrementa hacia la base y el tope de la secuencia. Además, algunos taxa indicadores (organismos adaptados morfofisiológicamente a hábitats particulares) sugieren la presencia de distintas facies dentro de un ambiente marino-

costero: 1) manglares, 2) praderas de fanerógamas/laguna arrecifal-costera, 3) arrecifes coralinos.

Esta interpretación es similar a la propuesta utilizando la litología y algunos icnofósiles (Rincón et al., 2014) como *Thalassinoides* y *Ophiomorpha* reportados previamente para la localidad por los mismos autores. Estas huellas fósiles encontradas en los sedimentos son atribuidas a camarones thalassínidos como *Callianassa*, que construyen madrigueras de estructura similar (Boucot, 1982; Aguilera et al., 2008). La distribución paleoambiental de *Thalassinoides* es variada, incluyendo planicies de marea en zonas costeras y de talud continental e inclusive depósitos de agua profunda (Ekdale et al., 1984; Myrow, 1995).

Ophiomorpha, el otro tipo de icnofósil registrado es común en la zona sublitoral de playas arenosas costeras, no obstante, no se encuentran confinados a estos ambientes puesto que también pueden ocurrir en lagunas costeras, estuarios, y otros ambientes donde la salinidad y la energía de las aguas son moderadamente altas y el sustrato consiste principalmente de arena (Frey et al., 1978). La asociación *Thalassinoides-Ophiomorpha* pueden haberse desarrollado en sustratos de la zona submareal con aguas someras y relativamente oxigenadas, que al parecer eran comunes en Cerro la Cruz (Rincón et al. 2014). Sin embargo es notorio que los icnofósiles *Thalassinoides-Ophiomorpha* son mucho más comunes en estratos de arenisca (Rincón et al. 2014) que en los estratos de lutita muestreados en este trabajo, los cuales indican ambientes de sustratos arenosos de mediana a alta energía.

Otro icnotaxón abundante en la secuencia de Cerro la Cruz es *Gyrolithes*, de común ocurrencia en ambientes de aguas salobres y de manglar incluyendo la región intermareal (Rincón et al., 2014) y son atribuidos a poliquetos de la familia Capitellidae por Powell (1977). *Gyrolithes* evidencia la presencia de organismos con capacidad de excavar en profundidad y son comunes en zonas marino costeras. La estructura tubular helicoidal permite el refugio al organismo en ambientes con variaciones de salinidad extremas (Beynon y Pemberton, 1992; Buatois et al., 2005; Netto et al., 2007). El camarón *Axianassa australis* produce galerías en forma de espirales idénticas a *Gyrolithes* (Dworschak y Rodríguez, 1997; Felder, 2001), y cinco de las seis especies actuales del género *Axianassa* habitan la zona intermareal cerca de ecosistemas de manglar, mientras que una sola de las especies vive en agua profunda (Dworschak and Rodríguez, 1997; Netto, 2007). La presencia de este icnotaxón en conjunto con restos de madera asociados con conchas de ostras, fueron interpretados por Rincón et al. (2014) como períodos en que existía agua salobre, probablemente lagunas cerca de manglares. Esta interpretación es congruente con la presencia de gran cantidad de organismos fósiles

típicos de lagunas arrecifales (como *Diploastrea*) y la presencia aparente de comunidades estuarinas, que parece ser más importante hacia el final de la secuencia.

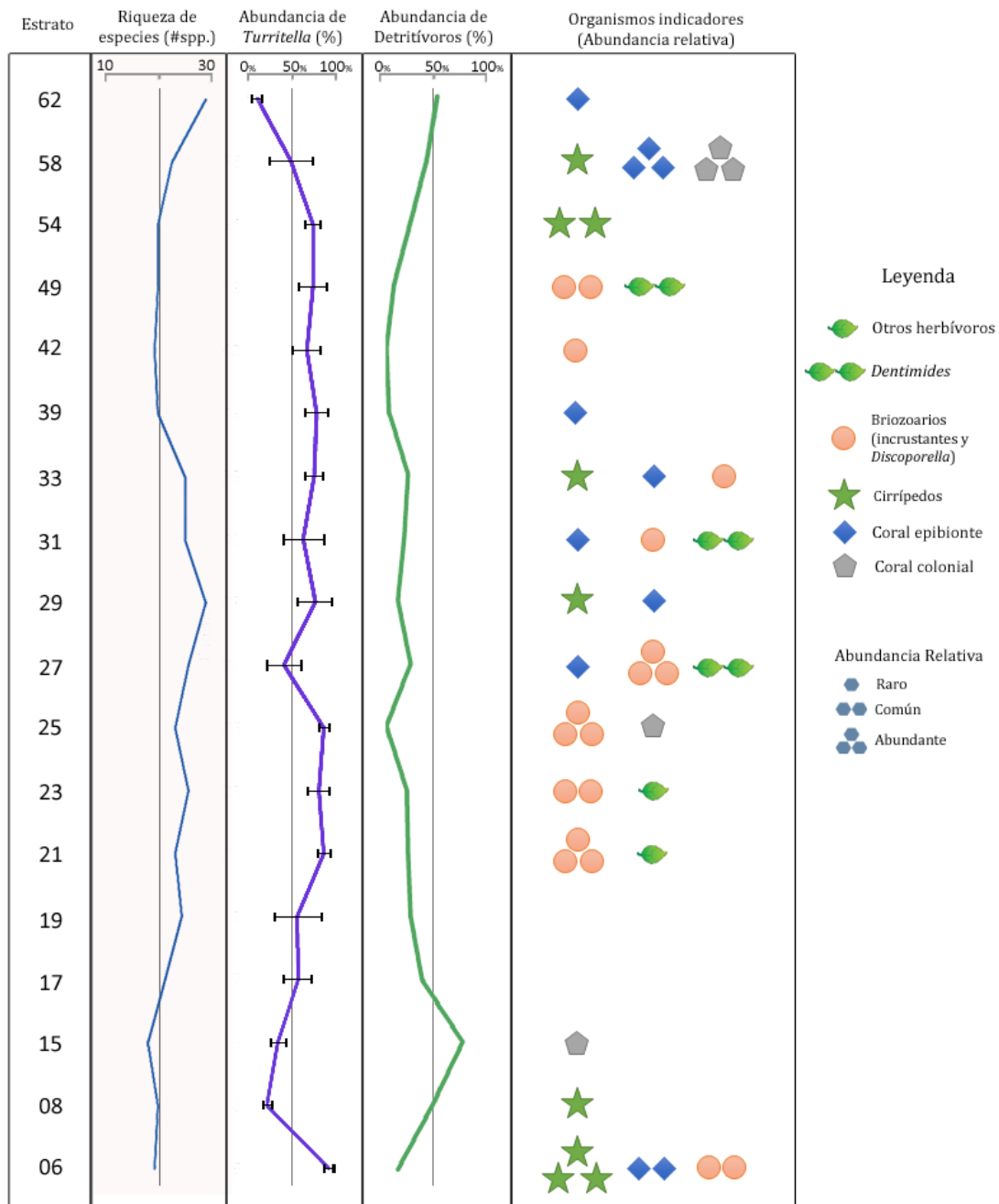


Figura 21: Resumen de información cualitativa inferida para la secuencia estratigráfica en Cerro la Cruz.

El estrato Cast 62 es un caso particular y la evidencia planteada sugiere que representa una comunidad adyacente a lagunas costeras y sistemas estuarinos. Si bien las especies reportadas en este nivel son de hábito marino principalmente, la presencia de los icnofósiles mencionados en estratos infrayacentes sugieren que el paleoambiente en que se depositó este estrato es marino costero, con salinidad relativamente estable y quizá con variación esporádica, pero cercano a ecosistemas de aguas salobres, donde es común la presencia de abundante materia orgánica en el fondo y sedimentos con predominancia de lodo (Castro y Huber, 2004) lo que se evidencia por la gran abundancia de organismos suspensívoros infaunales en el estrato. La influencia continental en este nivel también parece ser relevante puesto que los corales (muy abundantes en el estrato infrayacente: Cast 58) son más bien raros en este nivel, lo cual es congruente con la hipótesis anterior. La riqueza de especies observada en este nivel, la más alta de toda la encontrada en la secuencia sedimentaria, puede ser debida a factores tafonómicos puesto que los fósiles se encuentran en mejor estado de preservación que en los demás estratos en la secuencia.

Las líneas de evidencia descritas anteriormente indican que el ambiente de sedimentación en la localidad de Cerro la Cruz es predominantemente marino, somero de zonas tropicales, con temperaturas relativamente cálidas y estables, y en general con aguas de baja energía (al menos en los niveles de lutita muestreados). La energía parece ser ligeramente mayor en los estratos de la base (estratos Cast 6 y 8), para luego permanecer relativamente baja en estratos suprayacentes. La abundancia de cirrípedos en el nivel Cast 6 puede estar relacionada con los niveles de energía del agua, y parece representar un paleoambiente cercano una zona intermareal con fondos duros de origen biológico (conchas de *Turritella*). El estrato Cast 54 podría representar también un episodio de ambiente de alta energía de acuerdo con la presencia de cirrípedos. La disponibilidad de nutrientes en la columna de agua inferida con base en la abundancia de organismos suspensívoros es aparentemente mayor hacia el medio de la secuencia y el estrato Cast 6, mientras que los estratos con mayor abundancia de nutrientes en el sedimento se encuentran hacia el tope (estratos Cast 58 y 62, en especial éste último), y cercanos a la base (estratos Cast 8, 15 y 17). Este comportamiento parece ser cíclico a lo largo de la sedimentación de la secuencia de Cerro la Cruz, existiendo intervalos temporales en los cuales las paleocomunidades pudieron estar dominadas principalmente por organismos detritívoros y periodos en los cuales los organismos suspensívoros eran los dominantes.

De particular interés es la abundancia de organismos suspensívoros (e.g. *Turritella*), debido a que usualmente podrían estar asociados a ambientes con gran disponibilidad de

nutrientes provenientes de las aguas de surgencia (Allmon, 1988). Una posible asociación a un evento de surgencia es improbable en Cerro La Cruz, debido a la ausencia de especies indicadoras del evento como peces de aguas profundas (e.g. *Myctophis*), similares a los mencionados en la Formación Cubagua (Aguilera y Rodrigues de Aguilera, 2004). O'Dea et al. (2012) realizan un intento de caracterizar comunidades marinas, modernas y fósiles, y asociarlas con zonas de surgencia, aunque se considera que este tipo de análisis aún debe ser refinado. En general, la influencia de ambientes continentales en Cerro La Cruz (e.g. ríos) es limitada, y el reporte de fauna dulceacuícola y continental en algunos niveles representaría episodios de existencia de sistemas fluviales y ecosistemas continentales costeros locales de probablemente corta duración hacia el tope de la secuencia (Rincón et al., 2014, 2016; Solórzano, 2016). Es por ello que quizás la principal fuente de nutrientes y sedimentos en suspensión provenga de las corrientes marinas del proto-Caribe (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999).

En algunos casos, la fauna presente en los estratos indica episodios en que ocurrieron ambientes de lagunas arrecifales (*back-reef lagoon*, en especial el nivel Cast 58) de salinidad relativamente estable y fondos con vegetación probablemente cercanos a ecosistemas de manglar (niveles hacia el centro de la secuencia), con episodios estuarinos hacia el tope (estrato 62). Los macroinvertebrados fósiles encontrados en Cerro la Cruz se corresponden principalmente con fondos blandos, de ambientes marinos, y probablemente depositados en la zona submareal a poca profundidad (<30m) debido a la presencia de indicadores de fanerógamas y vegetación de fondo como *Trochomodulus*, y peces que no suelen habitar a más de 40m de profundidad (Núñez-Flores et al., 2017).

Esta interpretación es similar a la propuesta por Rincón et al. (2014) basados en la litología, la revisión paleontológica preliminar de los invertebrados fósiles, los icnotaxa y rastros presentes en la secuencia, además de los vertebrados. Con el abordaje cualitativo de este estudio no es posible diferenciar las dos unidades inferidas por estos autores con base a la litología (Litofacies). Esto se debe a dos motivos principalmente: (1) existen estratos en ambas unidades con composición y abundancia relativa de especies similar y (2) la distribución de *Dentimides* y *Ostrea* (indicadores de manglares) abarca las dos unidades en estudio, y no únicamente la unidad C, donde Rincón et al. (2014) interpretan presencia de manglares. Sin embargo, el análisis cuantitativo de la formación proporciona evidencias adicionales.

6.4.2 Una aproximación cuantitativa

6.4.2.1 Ciclicidad ambiental. En el análisis DCA las muestras se ordenaron a lo largo del eje DCA1 en un patrón similar a la secuencia de estratos en la formación. La ordenación es congruente con la hipótesis de existencia de diferencias en la disponibilidad de nutrientes en el agua (incluyendo posiblemente presencia importante de fitoplancton y materia orgánica) y en el sedimento, dentro de las asociaciones muestreadas a lo largo de la secuencia. Esto implica que las cuadratas de la base y el tope de la secuencia son similares en su composición y abundancia relativa de especies (formando el grupo A), por lo que probablemente en estos estratos existieron condiciones ecológicas y climáticas similares, lo que concuerda con lo obtenido en el análisis de clúster.

Cuando se relaciona la proporción de organismos detritívoros y suspensívoros con los Scores de las cuadratas en el eje DCA1, los resultados obtenidos son consistentes con el patrón mencionado, y por ende las muestras ubicadas en la base y el tope de la columna estratigráfica estarían relacionadas con ambientes con mayor disponibilidad de materia orgánica en el sustrato (los cuales se ubican principalmente hacia el tope de la secuencia). A pesar que este modelo no es eficiente para explicar la variabilidad del sistema (sólo explica aproximadamente 39% de la varianza), éste resultado es consistente con lo expuesto en la interpretación cualitativa, por lo que es probable que el resultado de la ordenación refleje la sucesión de paleoambientes observados en la localidad y la ciclicidad ambiental propuesta con base al análisis de clúster.

La información no explicada por el modelo probablemente sea reflejo de condiciones abióticas y ecológicas que puede que estén actuando no sólo como controles de la diversidad en las paleocomunidades de Cerro la Cruz, sino como moduladoras de la abundancia de organismos con distintas preferencias alimentarias. Algunos estudios (Boucot, 1982; Brenchley y Harper, 1998) han reportado la existencia de una correlación entre la distribución de organismos y la granulometría del sustrato, siendo la diversidad generalmente mayor en las arenas fangosas y decreciendo en fangos arenosos (mayor cantidad de fango que arena), arenas puras y prácticamente nula en fondos mayoritariamente fangosos. La tendencia es que los organismos suspensívoros suelen dominar en ambientes con menor proporción de fango, mientras que los detritívoros son más comunes en fondos más fangosos debido a la mayor abundancia de materia orgánica que constituye su alimento. La presencia de los organismos detritívoros generalmente afecta las comunidades bentónicas, puesto que la bioturbación que provocan en el sedimento origina la aparición de capas lodosas ricas en materia fecal, que es

propensa a la resuspensión. Esto aparentemente inhibe en cierto grado la colonización por parte de organismos suspensívoros (Brenchley y Harper, 1998) y permite que las comunidades sean dominadas principalmente por organismos detritívoros.

Los grupos de estratos determinados con base en el análisis de agrupaciones pueden ser considerados en un modo general como indicadores de biofacies características. El grupo de estratos A, corresponde con una biofacies de baja abundancia relativa de *Turritella* y gran densidad de organismos detritívoros. Los estratos del Grupo C, se corresponden con una biofacies dominada por organismos suspensívoros y epifaunales, asociados a vegetación de fondo. Los estratos agrupados en el grupo B, corresponden a una biofacies con un comportamiento intermedio, donde la abundancia de organismos detritívoros es alta y la presencia de suspensívoros también es relevante. En el Grupo A, es difícil determinar la procedencia de la materia orgánica del fondo en los estratos de la base (puesto que presenta especies de hábito marino principalmente). La cercanía del estrato Cast 62 a los niveles donde han sido encontradas especies de vertebrados continentales, icnofósiles y gastrópodos asociados a manglares y ecosistemas salobres (i.e. *Dentimides*), y la variación paleoambiental hacia el tope de la secuencia observada en el análisis cualitativo y cuantitativo exploratorio sugieren que la influencia continental tiene alguna implicación en la composición faunal observada en este nivel.

6.4.2.2 Pruebas estadísticas. Las pruebas estadísticas aplicadas a los grupos definidos por el análisis de clúster son consistentes con lo planteado tanto en el análisis cualitativo de la asociación de fósiles como con lo obtenido en el estudio cuantitativo descriptivo de los macroinvertebrados en la secuencia de Cerro la Cruz, aunque no totalmente.

La diferencia en la abundancia relativa de *Turritella* y *Caryocorbula* demostrada a través del análisis SIMPER (ambos suspensívoros y los géneros más abundantes en la columna), podría estar asociada a la disponibilidad de alimento en la columna de agua y en el sustrato del paleoambiente producto de variaciones ambientales en el tiempo. Esta hipótesis concuerda con los resultados de los análisis cualitativos de los modos alimentarios (figuras 20 y 21). Otros taxa relevantes en los resultados de este análisis son *Cancellaria* (depredador epifaunal) y *Natica* (depredador infaunal) cuya variabilidad y abundancia (principalmente en estratos hacia el centro y tope de la secuencia) parecen ser importantes a la hora de discriminar entre los grupos, y sugieren que la granulometría del sedimento podría jugar un papel importante en la determinación de la estructura de las paleocomunidades en Cerro la Cruz.

Las pruebas estadísticas y los análisis multivariados realizados para evaluar las diferencias entre los grupos inferidos a partir del análisis de clúster parecen indicar que no existen diferencias significativas entre los grupos de estratos cuando son analizados en conjunto. El resultado de la prueba ANOSIM señala que si bien existen diferencias significativas entre los grupos, lo cual es consistente con la estructura de los datos observada en el NMDS. Este comportamiento (valores de R mayores a cero y significativos) es posible con muestras que presentan poca o ninguna relación entre sí, pero que tienen una alta variabilidad (Legendre y Legendre, 1998).

Es llamativo que la ordenación resultante del NMDS no muestra separación de los grupos propuestos *a priori* ni genera agrupaciones nuevas que permitan describir la variabilidad de la fauna de macroinvertebrados reportada en los estratos de Cerro la Cruz. Esto implicaría que si bien existen diferencias entre las biofacies propuestas con base a las muestras colectadas, éstas posiblemente no son significativas y por ende, no explican de forma eficiente la variación temporal de paleoambientes observada en el análisis descriptivo (DCA) y en el abordaje cualitativo.

Los resultados del análisis discriminante basado en coordenadas principales (CAP) muestran que los grupos propuestos *a priori* describen las unidades muestrales contenidos en ellos con eficacia, a pesar de tener una variabilidad intrínseca relevante. En este sentido, el porcentaje de error al reclasificar muestras en el grupo B parece ser consistente con la hipótesis de que los estratos correspondientes a esta unidad representan ambientes intermedios, con disponibilidad de recursos tanto en la columna de agua como en el sedimento. El alto número de ejes de coordenadas principales ($m=8$) necesarios en el CAP para discriminar entre grupos de estratos con eficacia, sugiere que las diferencias entre ellos son mínimas al menos en la mayoría de los casos y que quizá agrupaciones de estratos alternativas podrían explicar mejor la ciclicidad observada de forma cualitativa y cuantitativa descriptiva en el paleoambiente en Cerro la Cruz. Éstos resultados también permiten inferir que el ambiente en el cual se sedimentó la secuencia pudo ser estable, obedeciendo a largos períodos de tiempo con fluctuaciones ambientales de baja intensidad (relativa estabilidad ambiental).

En este sentido, el grupo A parece incorporar estratos que podrían tener características paleoambientales diferentes. Una evidencia a favor de esto es la presencia de los niveles Cas 21 y Cas 54 en estas biofacies (ambos con una abundancia relativa de *Turritella* superior al 50%) característica que es contrastante con la abundancia relativa del género en los niveles Cas 8, 15

y 62. La abundancia de detritívoros parece ser el criterio principal de agrupamiento, pero en general el patrón de similitud en éste grupo es poco claro. Las otras biofacies tienden a tener composición de especies similar y la agrupación observada en el grupo B y C es consistente con la abundancia de *Turritella* y otros suspensívoros, en concordancia con lo observado en la prueba SIMPER.

Como primer acercamiento cuantitativo a la fauna fósil de la Formación Castillo y del país, este trabajo dio como resultado el planteamiento de la hipótesis de ciclicidad ambiental durante la sedimentación de Cerro la Cruz. A pesar que la presencia de éste fenómeno pudo ser inferida con base a la exploración cualitativa y al análisis multivariado exploratorio y descriptivo de las muestras obtenidas en este estudio, la toma de datos independientes a los usados en este trabajo es necesaria para poder resolver la agrupación de los estratos en la columna estratigráfica; por lo que los resultados de las pruebas estadísticas se consideran no concluyentes. La presencia de grupos de niveles a lo largo de la secuencia sustentados por pruebas estadísticas (como MANOVA y ANOSIM) que los hallen significativos, incrementaría la resolución de la interpretación paleoambiental en la Formación Castillo y brindaría soporte adicional a la hipótesis de recurrencia de paleoambientes en Cerro la Cruz.

7. CONCLUSIONES

- Se reconoce la presencia de al menos 54 morfotipos de macro-invertebrados en los afloramientos de Cerro La Cruz (Mioceno temprano, Formación Castillo, Estado Lara). De los cuales 46 son moluscos, cuatro crustáceos, dos cnidarios y dos briozoarios.
- *Turritella* y *Caryocorbula* son los géneros más abundantes en la sección de la formación muestreada, encontrándose en los 18 estratos estudiados.
- El género con mayor diversidad taxonómica es *Turritella*, con 5 especies representadas, seguido de *Anadara* (2 especies confirmadas y 2 tentativas), *Caryocorbula* (2 spp.) y *Semele* (2 spp.)
- Se encontró conchas con signos de depredación en toda la secuencia estratigráfica, siendo *Caryocorbula* el género más frecuentemente depredado en toda la columna.
- Se determinó un patrón de distribución cíclico de los macro-invertebrados, basados en los resultados de los análisis multivariados descriptivos y evaluación cualitativa de las asociaciones fósiles.
- Los macro-invertebrados parecen estar distribuidos en los distintos estratos de la Formación de acuerdo a hábitos alimentarios y hábitats ecológicos, existiendo estratos donde las especies detritívoras son más abundantes, y otros estratos donde las especies suspensívoras son más numerosas.
- Con base en los análisis de los hábitos ecológicos de los macro-invertebrados, en conjunto con evidencias previas sedimentológicas y paleontológicas se infiere que el ambiente en el que se sedimentó las rocas analizadas (lutitas) es predominantemente marino, somero (profundidades menores a los 30-40m), de aguas cálidas y generalmente con baja energía.
- La presencia de ciertos taxa indicadores (e.g. *Trochomodulus*, *Cancellaria*, *Chionopsis*, y de tentativamente *Cerithium*) revelan evidencia de fondos con praderas de fanerógamas y/o macroalgas. Adicionalmente, la presencia de *Dentimides* sugiere que la salinidad a lo largo de la columna estratigráfica era marina normal con poca variabilidad. Aunque está claro que existieron ambientes de aguas salobres, y con influencia de sistemas estuarinos (hacia el tope de la columna), paleoecosistemas cercanos a manglares y lagunas arrecifales someras.

8. LIMITACIONES Y RECOMENDACIONES PARA ESTUDIOS FUTUROS.

Si bien el registro fósil en Cerro la Cruz está caracterizado por material fragmentado y en general en mal estado de preservación, el buen control estratigráfico de la localidad permite interpretar las asociaciones de fósiles en un contexto temporal bien definido. El uso del análisis cualitativo en la secuencia de estratos es importante para la comprensión de la evolución de los paleoambientes representados en ella, no obstante, los análisis cuantitativos (cuando sea posible aplicarlos) podría revelar patrones paleoecológicos no evidentes a través del estudio de la composición de especies (presencia/ausencia) en la Formación Castillo y en otras localidades, por lo que el uso complementario de ambos abordajes es altamente recomendable para análisis que incorporen múltiples líneas de evidencia (*multiproxy*).

Una de las limitaciones de los análisis cuantitativos descriptivos como los usados en este estudio es que sus resultados pueden verse afectados al incluir especies muy dominantes (como *Turritella* en el caso particular de este trabajo), debido a que pueden homogenizar u opacar las diferencias entre las distintas unidades muestrales (ya sean estratos o cuadratas) impidiendo la detección o visualización de posibles patrones paleoecológicos subyacentes en la abundancia de los otros taxa menos numerosos (Boucot, 1982). Esto hace necesaria la consideración de la asociación fósil como un todo (i.e. revisar la dominancia de los taxa en toda la secuencia de estudio) para determinar si es necesaria o no la inclusión de forma cualitativa de los taxa más dominantes en los análisis descriptivos y exploratorios, como ocurrió en este estudio.

Un ejemplo de ello es la agrupación de estratos de acuerdo a la abundancia promedio de especies presentes en ellos. Si bien en el método de ordenación utilizado (DCA) las agrupaciones propuestas no son muy evidentes, otros análisis como el discriminante basado en coordenadas principales (CAP) parecen ser más sensibles a los cambios en la abundancia de las especies en Cerro la Cruz, produciendo la separación de los grupos inferidos en base al análisis de clúster de forma eficiente.

Los análisis usados en este estudio (ANOSIM y SIMPER) pueden ser herramientas útiles para evaluar posibles agrupaciones de elementos o unidades cuando se disponga de datos cuantitativos, a pesar de que la dispersión de los puntos dentro de los grupos de estratos propuestos en este estudio sugiere que su variabilidad intrínseca es alta y que puede que existan agrupamientos más informativos. Este abordaje puede aportar evidencia y soporte a hipótesis paleoambientales, además de mostrar posibles variaciones ambientales cuando éstas no sean detectables a través del análisis cualitativo o métodos de ordenación como el NMDS,

con la ventaja de determinar si las diferencias entre unidades muestrales son significativas o no, y en el caso particular del CAP, clasificar muestras colectadas *a posteriori* haciendo uso de datos previos (Anderson y Willis, 2003).

El uso de ordenaciones como las planteadas **en este estudio** debería hacerse en simultáneo con pruebas que evalúen las hipótesis paleoecológicas de manera rigurosa, así como estar acompañadas por un análisis cualitativo detallado de las especies responsables de los patrones. **Tal** como sugieren Anderson y Willis (2003), estos análisis deben utilizar índices de similitud/disimilitud y estandarizaciones iguales para poder obtener resultados interpretables y que permitan comprender mejor las tendencias subyacentes en los datos estudiados. Estas condiciones fueron cumplidas a la hora de analizar los datos, aunque se hizo evidente la necesidad de mayor cantidad de muestras para agrupar eficientemente los estratos en Cerro la Cruz. De cualquier forma, es probable que por la naturaleza de los datos que se colectan para analizar tendencias paleoambientales (datos muy fragmentarios y con gran variabilidad) **éstos** suelen producir resultados no significativos o propensos a error, como ocurrió en este estudio. Esto hace necesaria la evaluación conjunta de los análisis descriptivos y las pruebas estadísticas, con el objeto de determinar si a pesar de la variabilidad propia de los datos paleontológicos, las diferencias observadas en ellos pueden ser consideradas significativas con un criterio más sólido.

El número mínimo de individuos también es un factor importante a considerar. La sobre-estimación de la abundancia de organismos (e.g. conteo de varios fragmentos de un mismo individuo como siendo de ejemplares distintos) en el registro fósil es un problema común a la hora de abordarlo de forma cuantitativa (Boucot, 1982), por lo que es recomendable definir criterios para contabilizar los fósiles como los planteados en este estudio. El uso de estos criterios debería estar supeditado a las características de los organismos y a variables de la tafonomía (erosión, preservación de ornamentación en moldes, propensión a la fragmentación; Boucot, 1982; McKerrow, 1978) para poder recuperar posibles gradientes y patrones paleoambientales con el menor sesgo posible. Si bien es posible que en algunas muestras la abundancia de *Turritella* pudo haber sido sobre-estimada por la presencia de conchas fragmentadas, el uso de los criterios de conteo en este estudio parece haber sido efectivo en disminuir el sesgo producto de la abundancia de este género en la secuencia; por lo que se recomienda la aplicación de métodos como el usado en el estudio cuantitativo de macroinvertebrados fósiles en otras localidades en el país.

Otras técnicas de análisis cuantitativo como algunas herramientas de análisis espacial pueden proporcionar información valiosa del cambio en la morfología de las especies en el registro fósil (Bell y Legendre, 1987) y probablemente también de las asociaciones de fósiles, por lo que su uso es recomendable en estudios que abarquen áreas de muestreo más amplias que la abordada en este estudio.

Una problemática que se tomó en cuenta a la hora de hacer los análisis cuantitativos es que no fue posible obtener un conjunto independiente de muestras (diferente al usado en el DCA y el análisis de clúster) para poner a prueba las hipótesis de agrupamiento planteadas en los análisis exploratorios, debido principalmente a la complejidad metodológica del muestreo (el área se encuentra cubierta por vegetación espinosa y rocas de gran tamaño, es de difícil acceso, las condiciones climáticas de la localidad son muy severas) y a la limitación de recursos económicos y tiempo disponibles para realizar la prospección. Esta situación motivó la realización de submuestreos sobre los datos para realizar las pruebas estadísticas e implica el riesgo de obtener conclusiones redundantes y consistentes con las hipótesis establecidas *a priori* (*data fishing*) debido a la insuficiencia de muestras. El reconocimiento del efecto de este problema metodológico sobre los resultados de las pruebas estadísticas fue tomado en consideración para definir las pruebas de hipótesis hechas en ese trabajo como no significativas. A pesar de esto, el abordaje cuantitativo y cualitativo planteado aporta nuevos datos e hipótesis interesantes acerca de la evolución del paleoambiente en Cerro la Cruz y la Formación Castillo.

De cualquier forma, es necesaria la colecta de una mayor cantidad de muestras usando métodos de volumen (*bulk-sampling*) así como abarcar de forma más extensiva la secuencia para tener una comprensión más completa de los fenómenos paleoambientales que determinaron la sedimentación de Cerro la Cruz. Otros estudios cuantitativos más específicos, como la estructura de tallas de las especies de *Turritella*, su distribución a lo largo de la secuencia estratigráfica y la posible correlación de estas con la presencia de epibiontes como los cirrípedos, también pueden ser beneficiosos para la interpretación de las tendencias temporales y ecológicas en el paleoambiente de la Cuenca de Falcón.

9. REFERENCIAS

- Aberhan, B., J. Alroy, F.T. Fursich, W. Kiessling, M. Kosnik, J. Madin, M. Patzkowsky y P. Wagner. 2004. Ecological attributes of marine invertebrates. *Unpublished*
- Aguilera, O.; D. Rodrigues; F. Vega, Sánchez-Villagra M. 2008. Mesozoic and Cenozoic decapod crustaceans from Venezuela and related trace-fossil assemblages. Págs. 103-128. En: M. Sánchez-Villagra; O. Aguilera & A. Carlini (eds.) *Urumaco & Venezuelan Paleontology*, Indiana University Press, Bloomington.
- Aguilera, O.; Moraes-Santos, H.; Costa, S.; Ohe, F.; Jaramillo, C.; Nogueira, A. 2013. Ariid sea catfishes from the coeval Pirabas (Northeastern Brazil), Cantaure, Castillo (Northwestern Venezuela), and Castilletes (North Colombia) formations (Early Miocene), with description of three new species. *Swiss Journal of Palaeontology* **132 (1)**: 45-68.
- Aguilera, O.; Rodríguez de Aguilera, D. 2004. New Miocene otolith-based sciaenid species (Pisces, Perciformes) from Venezuela. In *Fossils of the Miocene Castillo Formation, Venezuela: contributions on Neotropical palaeontology* (Sánchez-Villagra, M.R.; Clack, J.A.; editors). *Special Papers in Palaeontology* **71**: 49-59.
- Allmon, W. D. 1996. Systematics and evolution of Cenozoic American Turritellidae (Mollusca: Gastropoda) I: Paleocene and Eocene coastal plain species related to "Turritella mortoni Conrad" and "Turritella humerosa Conrad." *Palaeontographica Americana* **59**: 1-134.
- Allmon, W.D. 1988. Ecology of Recent Turritelline Gastropods (Prosobranchia, Turritellidae): Current Knowledge and Paleontological Implications. *PALAIOS* **3(3)**: 259-284.
- Anderson M. J. y T. J. Willis. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* **84(2)**: 511-525
- Anderson, F. M. 1929. Marine Miocene and related deposits of North Colombia. *Proceedings of the Academy of Sciences* **18(4)**:73-213
- Anderson, L. C., 1992, Naticid gastropod predation on corbulid bivalves: Effects of physical factors, morphological features, and statistical artifacts, *Palaios* **7**:602-620.
- Anderson, L. C., Roopnarine, P.D. 2005. Role of Constraint and Selection in the Morphologic Evolution of Caryocorbula (Mollusca: Corbulidae) from the Caribbean Neogene. *Palaeontologia Electronica* **8(2)**: 18p, http://palaeo-electronica.org/paleo/2005_2/mollusca/issue2_05.htm
- Audemard, F.A. 1993. Neotectonique, Sismotectonique et Ale´a Sismique du Nord-ouest du Venezuela (système de failles d'Oca-Ancon). Ph.D. Thesis, Université Montpellier II: 369 p.
- Audemard, F.A. 2001. Quaternary tectonics and present stress tensor of the inverted northern Falcon Basin, northwestern Venezuela. *Journal of Structural Geology* **23**: 431-453.
- Baquero, M.; Acosta, J.; Kassabji, E.; Zamora, J.; Sousa, J.; Rodríguez, J.; Grobas, J.; Melo, L. y Shneider, F. 2009. Polyphase development of the Falcón basin in Northwestern Venezuela, implications for oil generation. En: James, K.H.; Lorente, M.A. y Pindell, J.L. (eds) *The origin and evolution of the Caribbean plate. Geological Society of London Special Publications* **328**: 587-612.
- Barrios, M. 1960. Algunos moluscos del Terciario Medio de Colombia. *Boletín Geológico* **6(1-3)**:213-306
- Beal, C. H. 1948. Reconnaissance of the geology and oil possibilities of Baja California, Mexico. *Geological Society of America Memoir* **31**: 38-40.
- Bell, M. A., P. Legendre. 1987. Multicharacter chronological clustering in a sequence of fossil sticklebacks. *Syst. Zool.* **36**: 52-61.
- Benton M.J., Harper D.A.T. 2009. *Introduction to Paleobiology and the Fossil Record*. Wiley-Blackwell, Sussex, England.
- Bernard, F.R., Y.Y. Cai y B. Morton. 1993. *Catalogue of the living marine bivalve molluscs of China*. Hong Kong University Press, Hong Kong. 121 pp.
- Beynon, B.M.; Pemberton, S.G. 1992. Ichnological signature of a brackish water deposit, an example from the Lower Cretaceous Grand Rapids Formation, Cold Lake Oil Sands area, Alberta. Págs. 199-221. En: Pemberton S.G. (Ed). *Applications of Ichnology to petroleum exploration*. Society of Sedimentary Geologists.
- Blow, W. C. y R. B. Manning. 1996. Preliminary descriptions of 25 new decapod crustaceans from the middle Eocene of the Carolinas, U.S.A. Tulane. *Studies in Geology and Paleontology* **29**:1-26
- Boggs, S. 2006. *Principles of sedimentology and stratigraphy*. 4ª edición. Pearson Prentice Hall, New Jersey, EEUU.

- Borgmann U., Nowierski M., Grapentine L.C., Dixon D.G. 2004. Assessing the cause of impacts on benthic organisms near Rouyn-Noranda, Quebec. *Environ. Pollut.* **129**: 39-48
- Boschi E.E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.* **13**: 1-136
- Boucot, A.J. 1982. Principles of Benthic Marine Paleocology. Primera edición. Academic Press. Londres, Reino Unido.
- Brenchley, P.J., Harper, D.A.T. 1998. Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution. Thomson Science, London, UK.
- Brochu, C.A.; Rincón, A.D. 2004. A Gavialoid Crocodylian from Lower Miocene of Venezuela. En: Sánchez-Villagra, M.R.; Clack, J.A.(eds) Fossils of the Miocene Castillo Formation, Venezuela: contributions on neotropical palaeontology. *Special Papers in Palaeontology* **71**: 61-79.
- Brown, A. P., H. A. Pilsbry. 1911. Fauna of the Gatun Formation, Isthmus of Panama. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **63(2)**:336-373
- Buatois, L.A., Gingras, M.K., Maceachern, J., Mángano, M.G., Zonneveld, J.P., Pemberton, S.G., Netto, R.G., Martin, A.J. 2005. Colonization of brackish-water systems through time, evidence from the trace-fossil record. *Palaios* **20**: 321-347.
- Budd AF, Stemann TA, Stewart RH. 1992. Eocene Caribbean reef corals: a unique fauna from the Gatuncillo Formation of Panama. *Journal of Paleontology* **66**: 570-594.
- Budd, A. F. 2000. Diversity and extinction in the Cenozoic history of Caribbean reefs. *Coral Reefs* **19**: 25-35.
- Cáceres C, Rincón AD, Solórzano A, Núñez Flores M, Ruiz-Ramoni D, L. Sánchez. 2016. The first record of the extinct crab *Necronectes* (Decapoda: Portunidae) in Venezuela. *Revista Brasileira de Paleontología* **19 (1)**: 145-148.
- Camacho H.H, del Río C.J. 2008. Gastropoda. Págs. 323-376. En: Camacho H.H. Y M. I. Longobucco (eds) Los Invertebrados Fósiles. Primera edición. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Camacho H.H, S.E. Damborenea, del Río C.J. 2008. Bivalvia. Págs. 387-440. En: Camacho H.H., M. I. Longobucco (eds) Los Invertebrados Fósiles. Primera edición. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina
- Camacho H.H. 2008. Mollusca. Págs. 293-322. En: Camacho H.H. Y M. I. Longobucco (eds) Los Invertebrados Fósiles. Primera edición. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina.
- Castro P. y M. Huber. 2004. Biología Marina. 6° Edición. McGraw-Hill Interamericana. Barcelona, España.
- Coan, E. V. y P. Valentich-Scott. 2012. *Bivalve Seashells of Tropical West America. Marine Bivalve Mollusks from Baja California to Northern Peru*. 1258 pp.
- Collins, J. S. H. y S. F. Morris. 1976. Tertiary and Pleistocene crabs from Barbados and Trinidad. *Palaeontology* **19(1)**:107-131
- Collins, J.S.H.; Portell, R.W., Donovan, S.K. 2009. Decapod crustaceans from the Neogene of the Caribbean: diversity, distribution and prospectus. *Scrip. Geol.* **138**: 55-111.
- Collins, L.S. y A. G. Coates (Eds). 1999. A paleobiotic Survey of Caribbean faunas from the Neogene of Panama. Paleontological Research Institution, Nueva York. *Bull. Am. Paleon.* **357**: 1-351.
- Correa-Metrio A., Dechnik Y., Lozano-García S., Caballero M. 2014. Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological changes from fossil data sets. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **66**: 135-143.
- Coryell H.N, Ohlsen V. 1929. Fossil corals of Porto Rico, with descriptions also of a few Recent species. *New York Academy of Sciences, Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands* **3**: 167-236.
- Dahdul, W.M. 2004. Fossil serrasalmine fishes (Teleostei, Characiformes) from the Lower Miocene of Northwestern Venezuela. En: Sánchez-Villagra, M.R.; Clack, J.A.(eds) Fossils of the Miocene Castillo Formation, Venezuela: contributions on neotropical palaeontology. *Special Papers in Palaeontology* **71**: 23-28.
- Di Pasquo M., C.R. Amenábar, C.I. Azcuy, Camacho, H.H. 2008. Paleontología. Págs. 1-11. En: Camacho H.H. Y M. I. Longobucco (Eds) Los Invertebrados Fósiles. Primera edición. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, Argentina
- Díaz, J.M. y M. Puyana. 1994. Moluscos del Caribe Colombiano: Un Catálogo Ilustrado. Primera Edición. Editorial Presencia, Santafe de Bogotá, Colombia.

- Dietl, G. P., y Alexander, R. R., 2000, Post-Miocene shift in stereotypic naticid predation on confamilial prey from the mid-Atlantic shelf: coevolution with dangerous prey. *Palaios* **15**:414-429.
- Dockery, D. T. 1982. Lower Oligocene Bivalvia of the Vicksburg Group in Mississippi. *Mississippi Department of Natural Resources Bureau of Geology* **123**:1-26
- Duncan P.M. 1863. On the fossil corals of the West Indian islands – Part I. *Quarterly Journal of the Geological Society* **19**: 406–458.
- Durham, J. W., A.N. Dusenbury, Jr, H.D. Hedberg, L. Kehrer, J.G. Marks, R.M. Stainforth, y B. Stone. 1949. The age of the Hannatoma mollusk fauna of South America; a symposium. *J. of Paleont.* **23(2)**:145-160
- Dworschak, P.C.; Rodríguez, S. 1997. A modern analogue for the trace fossil *Gyrolithes*, Burrows of the thalassinidean shrimp *Axianassa australis*. *Lethaia***30**: 41-52.
- Eames, F. E. 1951. A Contribution to the study of the Eocene in Western Pakistan and Western India: B. Description of the Lamellibranchia from standard sections in the Rakni Nala and Zinda Pir areas of the Western Punjab and in the Kohat District. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B***235**:311-482
- Edinger, E.N., M. J. Risk. 1994. Oligocene-Miocene Extinction and Geographic Restriction of Caribbean Corals: Roles of Turbidity, Temperature, and Nutrients. *Palaios* **9(6)**: 576-598.
- Ekdale, A.A.; Bromley, R.G.; Pemberton, S.G. 1984. Ichnology, The use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course **15**: 317 p.
- Emerson, W. K., y W. E. Old, Jr. 1963. Results of the Puritan-American Museum of Natural History expedition to western Mexico. 19. The Recent mollusks: Gastropoda, Strombacea, Tonnacea and Cymatiacea. *American Museum Novitates***2153**: 1–38.
- Farinati E.A., Spagnuolo J.O., Aliotta S. 2006. Bioerosión en micromoluscos holocenos del estuario de Bahía Blanca, Argentina. *Ameghiniana* **43(1)**: 45-54
- Fastovsky D.E., Weishampel D.B. 2009. *Dinosaurs - A concise natural history* Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Felder, D.L. 2001. Diversity and ecological significance of deep burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of the Americas (Decapoda, Thalassinidea). *Interciencia* **26 (10)**: 440-449.
- Feldmann, R. M., Schweitzer, C. E. 2004. Decapod crustaceans from the Lower Miocene of North-western Venezuela (Cerro La Cruz, Castillo Formation). En: Sánchez-Villagra, M.R.; Clack, J.A. (Ed) *Fossils of the Miocene Castillo Formation, Venezuela: contributions on Neotropical Palaeontology. Special Papers in Palaeontology***71**:71-86.
- Feldmann, R. M., Schweitzer, C. E. 2006. Paleobiogeography of Southern Hemisphere decapod Crustacea. *Journal of Paleontology***80**: 83-103.
- Ferreira G.S., Rincón A.D., Solórzano A., Langer M.C. 2015. The last marine pelomedusoids: a new species of Bairdemys and the paleoecology of Stereogenyina. *PeerJ***3**: e1063 DOI 10.7717/peerj.1063
- Ferreira G.S., Rincón A.D., Solórzano A., Langer M.C. 2016. Review of the fossil matamata turtles: earliest well-dated record and hypotheses on the origin of their present geographical distribution. *The Science of Nature***103**:28. DOI 10.1007/s00114-016-1355-2.
- Fleisher R., y R. Lane. 1999. Chapter 17: Applied Paleontology. Págs. 1-65. En: Beaumont E. y N. Foster (Eds) *Treatise of Petroleum Geology/Handbook of Petroleum Geology: Exploring for Oil and Gas Traps*.
- Frey, R.; Howard, J.; Pryor, W. 1978. *Ophiomorpha*, Its morphologic, taxonomic, and environmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology***23**: 199-229.
- Gregory, H., P. Shubhabrata. 2008. Predatory behavior and diet of *Eupleura sulcidentata* Dall, 1890 (Gastropoda: Muricidae) from west Florida. *The Veliger***50**: 27-30.
- Griffiths N., Muller W., Johnson K. G. Aguilera O. 2013 Evaluation of the effect of diagenetic cements on the element/ Ca ratios in aragonitic Early Miocene (16 Ma) Caribbean corals: Implications for 'deep-time' paleoenvironmental reconstructions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.***369**: 185-200.
- 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. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

- Harper, E. M., Forsythe, G. T. W., y Palmer, T., 1998, Taphonomy and the Mesozoic Marine Revolution: Preservation state masks the importance of boring predators, *Palaaios* **13**: 352-360.
- Hendricks, J.R. 2008. The Genus *Conus* (Mollusca: Neogastropoda) in the Plio-Pleistocene of the Southeastern United States. *Bulletins of American Paleontology* **375**: 1-186
- Hendy, A. J. 2013. Spatial and stratigraphic variation of marine paleoenvironments in the Middle-Upper Miocene Gatun Formation, Isthmus of Panama. *Palaaios* **28(4)**: 210-227.
- Hendy, A. J. W., D. P. Buick, K. V. Bulinski, C. A. Ferguson, y A. I. Miller. 2009. Unpublished census data from Atlantic coastal plain and circum-Caribbean Neogene assemblages and taxonomic opinions. GSA, Philadelphia, 2006.
- Hendy, A., M. Aberhan, J. Alroy, M. Clapham, W. Kiessling, A. Lin, y M. LaFlamme. 2009. Unpublished ecological data in support of GSA 2009 abstract: A 600 million year record of ecological diversification. Geological Society of America Abstracts with Programs, Vol. 41, No. 7, p. 508
- Hendy, A.J.W., D.S. Jones, F. Moreno, V. Zapata, Jaramillo, C. 2015. Neogene molluscs, shallow marine paleoenvironments, and chronostratigraphy of the Guajira Peninsula, Colombia. *Swiss Journal of Palaeontology* **134**: 45-75.
- Herrera-Cubilla, A., Dick, M. H., Sanner, J., y Jackson, J. B. C. 2008. Neogene Cupuladriidae of Tropical America. II: Taxonomy of Recent *Discoporella* from Opposite Sides of the Isthmus of Panama. *Journal of Paleontology* **82(2)**: 279–298. <http://doi.org/10.1666/06-034.1>
- Heupel, M.R., Carlson, J.K. C.A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: concepts, definitions, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series* **337**: 287-297.
- Hickman C., L. Roberts, A. Larson. 2001. Integrated Principles of Zoology. 11va Edición. McGraw Hill Higher Education. Nueva York, USA.
- Hodson, F. 1926. Some Venezuelan and Caribbean Turritellas. *Bulletins of American Paleontology*, 11(45).
- Hodson, F. H. K. Hodson, 1931. Some Venezuelan mollusks, *Bulletins of American Paleontology* **16(59-60)**: 1-132.
- Hodson, F., H. K. Hodson, y G. D. Harris. 1927. Some Venezuelan and Caribbean Mollusks. *Bulletins of America Paleontology* **13(49)**:1-160
- Houbbrick, R.S. 1980. Observations on the anatomy and life history of *Modulus* (Prosobranchia: Modulidae). *Malacologia* **20**:117-142
- Huang D., F. Benzoni, H. Fukami, N. Knowlton, N. Smith, A.F. Budd 2014. Taxonomic classification of the reef coral families Merulinidae, Montastraeidae, and Diploastraeidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zoological Journal of the Linnean Society* **171**: 277–355.
- Iturralde-Vinent M., MacPhee R. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **238**: 1-95.
- Johnson K.G., M.R. Sanchez-Villagra, O.A. Aguilera. 2009. The Oligocene–Miocene transition on coral reefs in the Falcon Basin (NW Venezuela). *Palaaios* **24**: 59-69.
- Jung, P. 1965. Miocene mollusca from the Paraguana Peninsula, Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* **49(223)**: 389-652
- Jung, P. 1969. Miocene and Pliocene mollusks from Trinidad. *Bulletins of American Paleontology* **55(247)**:293-697
- Jung, P. 1972. Mollusks from the White Limestone Group of Jamaica. *Memorias de la VI Conferencia Geologica del Caribe - Margarita, Venezuela* 465-468
- Kelley, P.H. y T.A. Hansen. 2003. The Fossil Record of Drilling Predation on Bivalves and Gastropods. En: Kelley H.A., Kowalewski, M. y T.A. Hansen (Eds). 2003. Predator-prey interactions in the fossil record. *Topics in Geobiology* **20**. Plenum Publishers, Nueva York. EE.UU. 482p
- Kindt, R. & Coe, R. (2005) Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi.
- Kitchell, J. A., 1986. The evolution of predator-prey behavior: naticid gastropods and their molluscan prey, Págs.88-110 En: M. Nitecki y J.A. Kitchell, (eds.) *Evolution of Animal Behavior: Paleontological and Field Approaches*, Oxford University Press, Oxford,
- Kitchell, J. A., Boggs, C. H., Kitchell, J. F, Rice, J. A, 1981, Prey selection by naticid gastropods: experimental tests and application to the fossil record, *Paleobiology* **7**: 533-552.
- Landau B., Marques da Silva C. 2010. Early Pliocene gastropods of Cubagua, Venezuela: Taxonomy, palaeobiogeography and ecostratigraphy. *Palaeontos* **19**:1-221.

- Landau, B., R. Petit, C. M. Silva. 2007. The Pliocene Cancellariidae (Mollusca: Gastropoda) of the Cubagua Formation (Cerro Negro Member) from Cubagua Island, with a new species from the Miocene Cantaure Formation, Venezuela. *The Veliger* **49(1)**: 27-43
- Landau, B.M. Marques da Silva, C. y A. Heitz. 2016. Systematics of the Gastropods of the Lower-Middle Miocene Cantaure Formation, Paraguaná Formation, Paraguaná Peninsula, Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* **389-390**
- Landau, B.M., Marques da Silva, C. y G.J. Vermeij. 2015. First record of buccinid genus *Chauvetia* (Mollusca: Gastropoda) from the fossil record of the New World (Miocene, Venezuela) and its paleobiogeographic implications. *Journal of Paleontology*, 89(3):487-493.
- Langer M. C., Rincón A, Ramezani J., Solórzano A., Rauhut O.W.M. 2014. New dinosaur (Theropoda, stem-Averostra) and maximum age (Rhaetian, Late Triassic) of the La Quinta Formation, Venezuelan Andes. *Royal Society Open Science* **1**: 140-184. DOI: 10.1098/rsos.140184
- Legendre, P. yL. Legendre. 1998. Numerical Ecology. Second English Edition. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Leigh, E. G., Dea, A. O., Vermeij, G. J. 2014. Historical biogeography of the Isthmus of Panama, *Biological Reviews* **89**: 148-172. DOI: 10.1111/brv.12048
- Liljedahl, L. 1994. Silurian nuculoid and modiomorphid bivalves from Sweden. *Fossils and Strata* **33**: 1-89
- López, V.M.; Brineman Jr., J.H. 1943. Estudio geológico y minero del yacimiento de mercurio de San Jacinto, estado Lara. Ministerio de Fomento, *Revista de Fomento* **5 (50)**: 29-61.
- Lorente, M. A., 1986. Palynology and Palynofacies of the Upper Tertiary in Venezuela, Dissert. Botánica **99**, Cramer Ed., Berlín, Stuttgart.
- Marks, J. G. 1951. Miocene stratigraphy and paleontology of Southwestern Ecuador. *Bulletins of American Paleontology*. **33(139)**:1-448
- Maury, C. J. 1917. Santo Domingo type sections and fossils. *Bulletins of American Paleontology* **5(30)**:1-43
- Maury, C. J. 1924. Fossils Terciarios Do Brazil. *Servico Geologico E Mineralogico Do Brazil Monographia* **49**
- McKerrow, W. S (Ed). 1978. The Ecology of Fossils. Duckworth & Co. Trowbridge y Esher, Inglaterra.
- McRoberts, C. A., C. R. Newton, A. Allasinaz. 1995. End-triassic bivalve extinction: Lombardian Alps, Italy. *Historical Biology* **9**:297-317
- Mihaljević, M., Klug, C., Aguilera, O., Lüthi, T., Sánchez-Villagra, M.R. 2010. Palaeodiversity of Caribbean Echinoids Including New Material from the Venezuelan Neogene. *Palaeontologia Electronica* **13(3)**: 20-36p; http://palaeo-electronica.org/2010_3/224/index.html
- Mikkelsen, P. M., R. Bieler. 2008. Seashells of Southern Florida. Living marine mollusks of the Florida Keys and regions. Princeton University Press. Miami, EE.UU p: 1-503
- Montes, C., et al. 2015. Middle Miocene closure of the Central American Seaway. *Science* **348**: 226-229.
- Morley, A. D. 1971. Tertiary Faunas. Volume 1: The Composition of Tertiary Faunas. 1° Edición Allen & Unwin, London 571 pp
- Moscoso, V. 2012. Catálogo de crustáceos decápodos y estomatópodos del Perú. *Boletín dell Instituto Marino de Perú* **27(1)**: 8-207.
- Myrow, P. 1995. Thalassinoides and the Enigma of Early Paleozoic Open-Framework Burrow Systems. *Palaios* **10 (1)**: 58-74.
- Netto, R.G.; Buatois, L.A.; Gringas, M.K.; Mángano, M.G.; Ballisteri, P. 2007. *Gyrolithes* as a multipurpose burrow, an ethologic approach. *Revista Brasileira de Paleontologia* **13**: 61-69.
- Nichols, G. 2009. Sedimentology and Stratigraphy. Wiley-Blackwell Publication, second edition: 419 p.
- Núñez-Flores M, Rincón AD, Solórzano A, Sánchez L, Cáceres C. 2017. Fish-otoliths from the early Miocene of the Castillo Formation, Venezuela: a view into the proto-Caribbean teleostean assemblages. *Historical Biology* DOI: 10.1080/08912963.2017.1282474
- Aguilera, O.A. 2004. Tesoros Paleontológicos de Venezuela. Editorial ARTE, Caracas, Venezuela.
- O'Dea A., Harilaos A. L., A. G. Coates, R. I. Eytan, S. A. Restrepo-Moreno, A. L. Cione, L. S. Collins, et al. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science advances*, **2**. DOI: 10.1126/sciadv.1600883
- O'Dea, A. 2009. Relation of form to life habit in free-living Cupuladriid Bryozoans. *Aquat. Biol.* **7**:1-18
- O'Dea, A.O., Herrera-Cubilla, A., Fortunato H., J.B.C. Jackson. 2004. Life history variation in cupuladriid bryozoans from either side of the Isthmus of Panama. *Marine Ecology Progress Series* **280**: 145-161.

- Oksanen, J., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. y H. Wagner (2016). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olsson, A. A. 1922. The Miocene of Northern Costa Rica. *Bulletins of American Paleontology* **9(39)**:1-309
- Olsson, A.A. 1930. Contributions to the Tertiary Paleontology of Northern Peru: Part 3, Eocene Mollusca. *Bulletins of American Paleontology* **17(62)**:1-164
- Palmer, K. V. y D. C. Brann. 1965. Catalogue of the Paleocene and Eocene mollusca of the southern and eastern United States. Part 1. Pelecypoda, Amphineura, Peteropoda, Scaphopoda and Cephalopoda. *Bulletins of American Paleontology* **48**:1-471
- Perrilliat, M.C. 1987. Gasterópodos y un cefalópodo de la formación Ferrotepec (Mioceno Medio) de Michoacán. *Paleontología Mexicana* **52**:1-58
- Petuch, E. J. y R.F. Myers 2014 Molluscan communities of the Florida Keys and adjacent areas: their ecology and biodiversity. CRC Press, 320 p.
- Pilsbry H.A. y A.A. Olsson. 1941. A Pliocene fauna from Western Ecuador. *Proceedings of the Natural Sciences of Philadelphia* **93**:1-79
- Powel, E. 1977. The relationship of the trace fossil *Gyrolithes* (= *Xenohelix*) to the family Capitellidae (Polychaeta). *Journal of Paleontology* **51**: 552-556.
- Quinn, G., Keough, M. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. 1st Edition, Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Reid, D. G.; Dyal, P., Lozouet, P., Glaubrecht, M., y S. T. Williams. 2008. "Mudwhelks and mangroves: The evolutionary history of an ecological association (Gastropoda: Potamididae)". *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **47** (2): 680–699.
- Reizopoulou, S., A. Nicolaidou. 2004. Benthic diversity of coastal brackish-water lagoons in western Greece. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **14**: S93 – S102.
- Rey, O. T., 1996. Estratigrafía de la Península de Paraguaná, Venezuela, *Revista de la Facultad de Ingeniería* **11(1)**: 35-45.
- Rincón A. D., H. G. McDonald, A. Solórzano, M. Núñez Flores, D. Ruiz-Ramoni. 2015. A new enigmatic Late Miocene mylodontoid sloth from northern South America. *Royal Society Open Science* 2. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsos.140256>
- Rincón A. D., Solórzano A, Benammi M, Vignaud P, McDonald HG. 2014. Chronology and geology of an Early Miocene mammalian assemblage in North of South America, from Cerro La Cruz (Castillo Formation), Lara State, Venezuela: implications in the "changing course of Orinoco River" hypothesis. *Andean Geology* **41** (3): 507-528.
- Rincón A. D., Solórzano A, Macsotay O, McDonald HG, Núñez-Flores M. 2016a. A new Miocene vertebrate assemblage from the Río Yuca Formation (Venezuela): the northern-most record of typical Miocene mammals of high latitude (Patagonian) affinities in South America. *Geobios*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.geobios.2016.06.005>
- Rincón A. D., Solórzano A, McDonald HG, Núñez Flores, M. 2016b. *Baraguatherium takumara*, Gen. et Sp. Nov., the Earliest Mylodontoid Sloth (Early Miocene) from Northern South America. *Journal of Mammalian Evolution*, DOI 10.1007/s10914-016-9328-y
- Rincón, A.D., F.J. Prevosti, and G.E. Parra. 2011. New saber-toothed cat records (Felidae: Machairodontinae) for the Pleistocene of Venezuela, and the Great American Biotic Interchange. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31(2)**:468–478.
- Rincón, A.D., G. Parra, F.J. Prevosti, M.T. Alberdi, and C.J. Bell. 2009. A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene–Pleistocene El Breal de Orocuá locality, Monagas State, Venezuela. In Papers on Geology, Vertebrate Paleontology and Biostratigraphy, in honor of Mike O. Woodburne, ed. B. Albright. *Bulletin of the Museum of Northern Arizona* vol. **65**, 593–620.
- Rincón, A.D., R.S. White, and G. McDonald. 2008. Late Pleistocene cingulates (Mammalia: Xenarthra) from Mene de Inciarte tar pits, Sierra de Perijá, western Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28(1)**:197–207.
- Rincón, A.D., Solórzano, A., McDonald, H.G. 2010b. New mammal records from the Early Miocene Castillo Formation of Venezuela. En: Anniversary No. 70, Meeting Society of Vertebrate Paleontology Pittsburgh, Special Issue **28 (3)**: 151a.

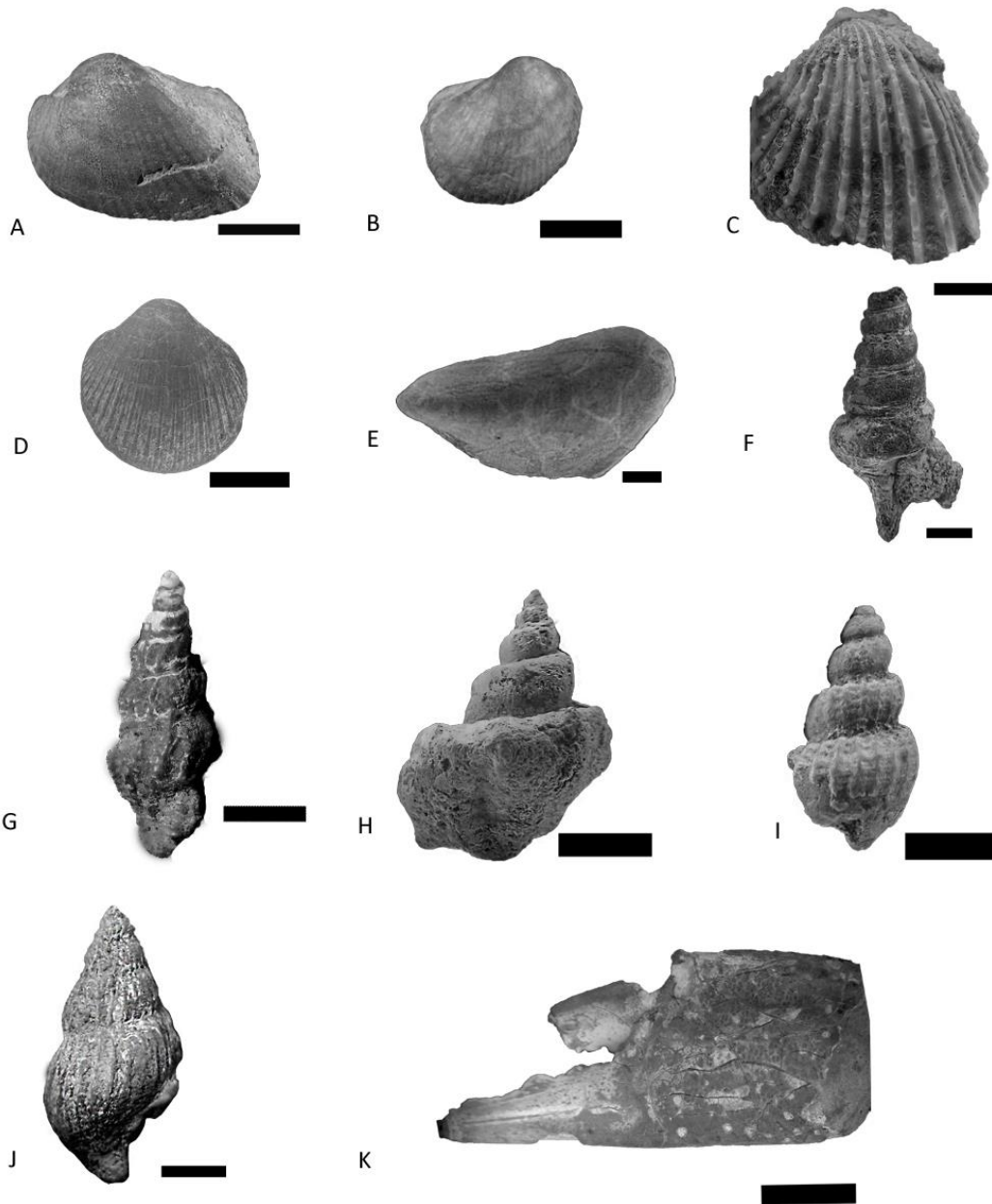
- Rincón, A.D., Solórzano, A., Mendoza, M. 2010a. El registro de vertebrados del Mioceno temprano de la Formación Castillo, estado Lara, Venezuela. En: Simposio No. 40, Aniversario del Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Resúmenes: p. 120.
- Röckel, D., W. Korn, y A. J. Kohn. 1995. Manual of the living Conidae, volume 1: Indo-Pacific region. Verlag Christa Hemmen, Wiesbaden, Germany, 517 pp.
- Roopnarine, P.D. 1997. Endemism and Extinction of a New Genus of Chionine (Veneridae: Chioninae) Bivalve from the Late Neogene of Venezuela. *Journal of Paleontology* **71(6)**: 1039-1046
- Rosenberg, D.M. 1996. Use of Aquatic insects in biomonitoring. Págs. 87-97. En: Merritt R.W. y K.W. Cummins. (Eds.). An introduction to the aquatic insects of North America. 3ra edición Kendall/Hunt Publishing Company.
- Rucker J.M. 1967. Paleocological analysis of cheilostome Bryozoa from Venezuela-British Guiana shelf Sediments. *Bulletins of Marine Science***17(4)**: 787-839
- Sánchez, L., Solórzano A., Cáceres, C., Núñez-Flores, M., Reyes A., Tavares R-M., A.D. Rincón. 2015. A Multispecific shark nursery area in the Late Miocene of Caujarao Formation, Venezuela. Annual meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Program and Abstract Book, p: 206.<http://vertpaleo.org/PDFS/SVP-2015-Program-and-Abstract-Book-9-22-2015.aspx>
- Sánchez-Villagra M., T.M. Scheyer. 2010. Fossil Turtles from the Northern Neotropics: The Urumaco Sequence Fauna and Finds from Other Localities in Venezuela and Colombia. Págs: 171-191. En: M. Sánchez-Villagra; O. Aguilera & A. Carlini (eds.) Urumaco & Venezuelan Paleontology, Indiana University Press, Bloomington.
- Sánchez-Villagra, M., Aguilera, O., Sánchez, R., Carlini, A. A. 2010. The Fossil Vertebrate Record of Venezuela of the Last 65 Million Years. Págs. 19-51. En: M. Sánchez-Villagra; O. Aguilera & A. Carlini (eds.) Urumaco & Venezuelan Paleontology, Indiana University Press, Bloomington.
- Sánchez-Villagra, M., Asher, R.J., Rincón, A.D., Carlini, A.A., Meylan, P., Purdy, R.W. 2004. New faunal reports for the Cerro La Cruz Locality (Lower Miocene, Northwestern Venezuela). En: Sánchez-Villagra, M.R.; Clack, J.A.; (Eds.) Fossils of the Miocene Castillo Formation, Venezuela: contributions on Neotropical palaeontology. *Special Papers in Palaeontology***71**: 105-116.
- Sánchez-Villagra, M., Gasparini, Z., Lozsán, R., Moody, J., Uhen, M.D. 2001. New discoveries of vertebrates from a near-shore marine fauna from the Early Miocene of northwestern Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift***75**: 227-232.
- Sánchez-Villagra, M.R., Burnham, R.J., Cambell, D.C., Feldmann, R.M., Gaffney, E.S., Kay, R.F., Lozsán, R., Purdy, R., Thewissen, J.G.M. 2000. A new near-shore marine fauna and flora from the early Neogene of northwestern Venezuela. *Journal of Paleontology***74(5)**: 957-968.
- Schmidt, G.A. 1996. Manual de Identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro. Editorial Plêiade. São Paulo, Brasil.
- Schweitzer, C. E., G. Gonzalez-Barba, R. M. Feldmann, D. A. Waugh. 2005. Decapoda (Thalassinidea and Paguroidea) from the Eocene Bateque and Tepetate formations, Baja California Sur, Mexico: systematics, cuticle microstructure, and paleoecology. *Annals of Carnegie Museum* **74(4)**:275-293
- Schweitzer, C. E., R. M. Feldmann, G. Gonzales-Barba, F. J. Vega. 2002. New crabs from the Eocene and Oligocene of Baja California Sur, Mexico and an assessment of the evolutionary and paleobiogeographic implications of Mexican fossil decapods. *Journal of Paleontology* **76(6)**:1-43
- Sessa, J. A., M. E. Patzkowsky, T. J. Bralower. 2009. Impact of lithification on the diversity, size distribution, and recovery dynamics of marine invertebrate assemblages. *Geology* **37(2)**:115-118
- Sessa, J. A., T. J. Bralower, M. E. Patzkowsky, J. C. Handley, L. C. Ivany. 2012. Environmental and biological controls on the diversity and ecology of Late Cretaceous through early Paleogene marine ecosystems in the US Gulf Coastal Plain. *Paleobiology* **38(2)**:218-239
- Sheehan P. M., P. J. Lesperace (1978) Effect of predation on the population dynamics of a Devonian brachiopod. *Journal of Paleontology***52**: 812-818.
- Sickler, R. N., Kelley, P. H., Hansen, T. A, 1996, Prey selectivity of naticid gastropods from Tertiary sediments of the United States Coastal Plain, *Geol. Soc. Am. Abstr. Progl.* **28(6)**: 64
- Simpson, G. 1985. Fósiles e Historia de la Vida. 1ra Edición. Prensa Científica S.A. Cantabria, Barcelona, España.
- Solórzano A., Rincón A.D., McDonald H.G. 2015. A new mammal assemblage from the late Pleistocene El Breal de Orocuá, Northeast of Venezuela. En: John M. Harris (ed). La Brea and beyond: the

- paleontology of asphalt-preserved biotas *Science Series* (Los Angeles County Museum) **42**: 125–150.
- Solórzano A., Rincón A.D. 2015. The earliest record of a bony-toothed bird of South America from the Early Miocene of Venezuela, with a reexamination of Venezuelan pelagornithids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2014.995188
- Solórzano, A. 2016. Los Crocodylia del Mioceno temprano de la Formación Castillo (Venezuela): taxonomía y paleoecología. Tesis de Maestría, Centro de Estudios Avanzados, IVIC, Venezuela.
- Thomas D. J., W. D. MacDonald. 1970. The Cantaure Formation of the Paraguaná Peninsula. *Boletín Informativo de la Asociación Venezolana de Geología. Minería y Petróleo* **13**:177-179
- Thomas, D. J. 1972. The Tertiary geology and systematic paleontology (phylum Mollusca) of the Guajira Peninsula, Colombia, South America. *Tesis de Doctorado. State University of New York en Binghampton* 138 pp.
- Toledo, M. B. de, Barth, O., Silva M., Cleverston G., y M. A. Barros. 2009. Testing multivariate analysis in paleoenvironmental reconstructions using pollen records from Lagoa Salgada, NE Rio de Janeiro State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **81(4)**: 757-768
- Törnroos, A., Nordström, M. C., Aarnio, K., & Bonsdorff, E. 2015. Environmental context and trophic trait plasticity in a key species, the tellinid clam *Macoma balthica* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **472**: 32–40. <http://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.06.015>
- Tucker, J. K., & M. J. Tenorio. 2009. Systematic Classification of Recent and Fossil Conoidean Gastropods, with Keys to the Genera of Cone Shells. ConchBooks, Hackenheim, Germany, 294 pp.
- Van Straelen V. 1933. Sur des crustacés décapodes cénozoïques du Venezuela. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **9(10)**: 1-14.
- Vaughan T.W. 1919. Fossil corals from Central America, Cuba, and Porto Rico with an account of the American Tertiary, Pleistocene, and Recent coral reefs. *United States National Museum Bulletin* **103**: 189–524.
- Veron J.E.N. 2000. Corals of the world. Australian Institute of Marine Science. Townsville, Australia.
- Von der Osten, E. 1957. A fauna from the lower Cretaceous Barranquin Formation of Venezuela. *Journal of Paleontology* **31(3)**:571-590
- Weisbord, N.E.1962. Late Cenozoic Gastropods from Northern Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* **42(193)**:7-672
- Weisbord, N.E.1964a. Late Cenozoic Pelecypods from Northern Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* **45(204)**:5-564
- Weisbord, N.E.1964b. Late Cenozoic scaphopods and serpulid Polychaetes from Northern Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* **47(214)**:111-203
- Weisbord, N. E., 1965. Some Late Cenozoic cirripeds from Venezuela and Florida. *Bulletins of American Paleontology* **50(225)**: 145.
- Weisbord, N. E., 1967. Some Late Cenozoic bryozoa from Cabo Blanco, Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* **53(237)**: 1-247.
- Weisbord, N. E., 1968. Late Cenozoic stony corals from northern Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* **55 (246)**: 1-288.
- Weisbord, N. E. 1969. Some late Cenozoic Echinoidea from Cabo Blanco, Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* **56(252)**: 277-371
- Wells JW. 1932. Corals of the Trinity group of the Comanchean of Central Texas. *Journal of Paleontology* **6**: 225–256.
- Wheeler, C.B. 1960. Estratigrafía del Oligoceno y Mioceno inferior de Falcón occidental y nororiental. En *Congreso Geológico Venezolano, No. 3, Memorias* **1**: 407-465.
- Woodring, W. P. 1957. Geology and Paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. *United States Geological Survey Professional Paper* **306(A)**
- Woodring, W. P. 1982. Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama: Description of Tertiary mollusks (Pelecypods: Propeamussiidae to Cuspidariidae). *United States Geological Survey Professional Paper* **306(F)**
- Zapata P.A., Flórez P., Klaus, J., Renema W., Jaramillo, C., Pretkovic V. y J.C. Braga. 2016. Early Miocene reefs in the Siamaná Formation, La Guajira – NE Colombia. 13th International Coral Reef Symposium, Hawaii p: 385.

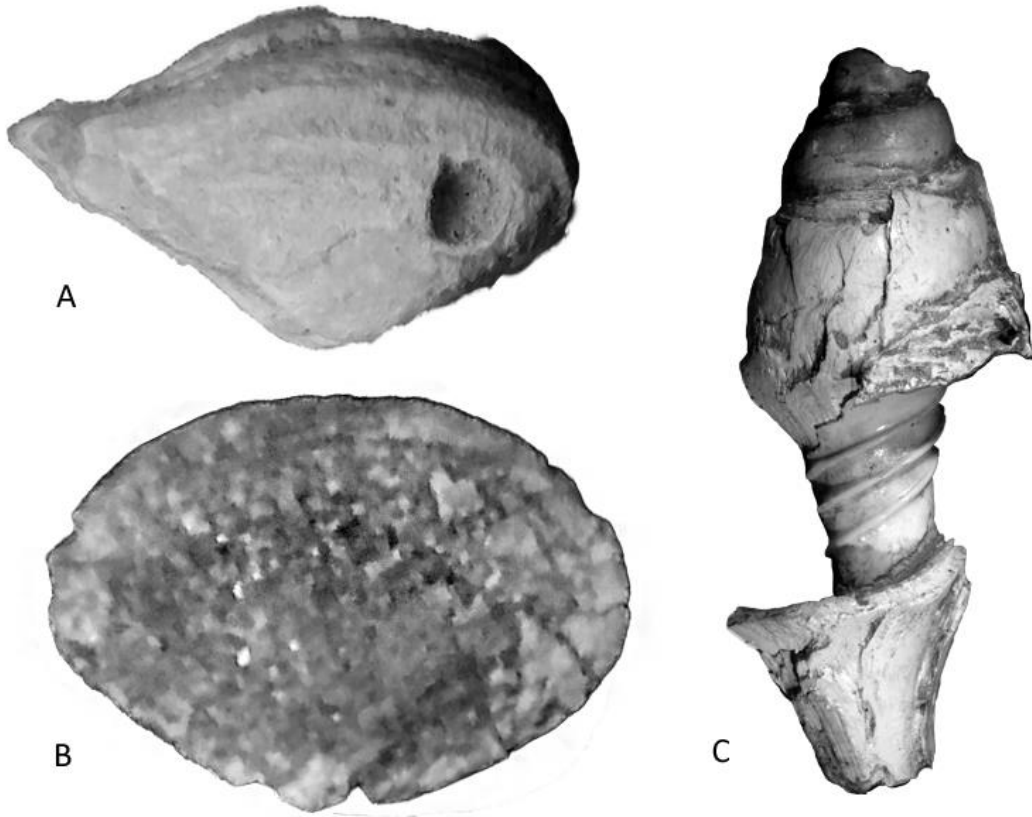
10. ANEXOS

Anexo 1. Taxa de macroinvertebrados tentativamente identificados en Cerro La Cruz.

A) *Anadara cornellana*, B) *Anadara tamarana*, C) *Venericardia* sp. D) *Trachycardium* sp. E) Mytilidae indet. F) *Cerithium* sp., G) *Strombina* sp., escala 2mm H) *Trigonostoma* sp. I) *Antillophos* sp. , J) Epitoniidae indet. K) Quela de Portunidae. Barras de escala 5mm.



Anexo 2. Evidencias de depredación encontradas fósiles en Cerro La Cruz. A) Perforación (*Drilling*) en *Caryocorbula fortis*, B) Concha de bivalvo deformada y aplanada lateralmente, con fracturas circulares en los bordes (posible evidencia de depredación por peces) C) Concha de Gastrópodo con la última vuelta fragmentada, posiblemente por depredación de macroinvertebrados de gran tamaño y cangrejos.



Anexo 3. Detalles de Regresión Lineal realizada en Calibración del DCA.

Comprobación de supuestos:

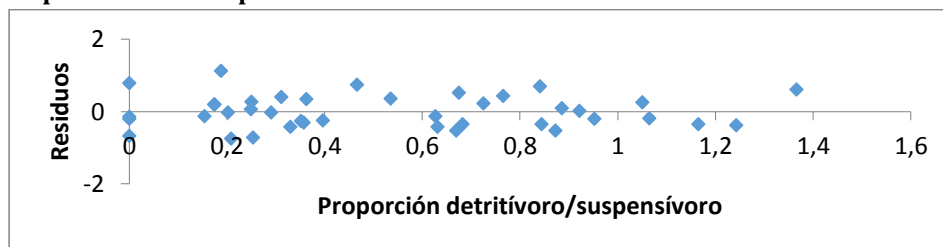


Figura 22: Gráfico de dispersión de los residuos. Se observa la homogeneidad en la dispersión a lo largo de los distintos niveles del eje X.

El patrón de distribución de los residuos a lo largo del eje X (figura 22) es consistente con la existencia de homogeneidad de varianza en los datos usados en el modelo.

Las pruebas de normalidad para los datos se muestran en la tabla 3:

Tabla 3: Resumen de pruebas de normalidad de datos usados en la regresión

Estadístico	P. detritívoro/suspensívoro	Score DCA1
N	40	40
Shapiro-Wilk W	0,947	0,9728
p(normal)	0,05964	0,4395
Anderson-Darling A	0,7095	0,3523
p(normal)	0,05909	0,4499
p(Monte Carlo)	0,0604	0,4516

Las estadísticas mostradas en la tabla anterior indican que no es posible rechazar la hipótesis nula de no desviación de la normalidad de los datos. Se concluye que los datos usados en la regresión tienen distribución normal.

En las tablas 3 y 4 se muestra el resumen de estadísticas de la regresión lineal hecha con la submuestra de datos usados en el DCA.

Tabla 4: Resumen de estadísticas de regresión

Estadístico	
Coefficiente de correlación múltiple	-0,6214
Coefficiente de determinación R ²	0,3862
R ² ajustado	0,3700
Error típico	0,4539
Observaciones	40

El resumen de estadísticas (Tabla 4) indica que existe una correlación negativa entre el Score DCA1 y la proporción detritívoro/suspensívoro. El modelo lineal para esta relación explica aproximadamente el 39% de la varianza de los datos, por lo que no es eficiente explicando la variabilidad observada.

Tabla 5: Análisis de varianza de Regresión.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de los cuadrados	F	p
Regresión	1	4,9279	4,9279	23,9121	<0,001
Residuos	38	7,8312	0,2060		
Total	39	12,7591			

El análisis de varianza de la regresión (tabla 5) indica que existe una correlación significativa entre los datos, por lo que se rechaza la hipótesis nula de no correlación entre las variables Score DCA1 y proporción detritívoro/suspensívoro.

Anexo 4. Tabla de presencia de especies por estrato en la Secuencia estratigráfica de Cerro la Cruz.

Taxón	Estrato																	
	6	8	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	39	42	49	54	58	62
Phylum Mollusca																		
Clase Bivalvia																		
<i>Adrana sp.</i>																		x
<i>Anadara cornellana*</i>																		x
<i>Anadara mirandana</i>	x		x			x		x		x	x	x	x		x	x	x	x
<i>Anadara tamarana*</i>																		x
<i>Anadara tirantensis</i>		x			x						x	x						x
<i>Caryocorbula fortis</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Caryocorbula urumacoensis</i>			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x
<i>Liromissus quirosensis</i>			x															
<i>Chionopsis tegulum</i>	x	x		x	x	x	x		x	x	x	x					x	x
<i>Clementia dariena</i>										x						x	x	x
Mytilidae indet.*												x						x
<i>Nuculana gracillima</i>				x		x	x			x	x					x	x	x
<i>Nuculana sp.</i>		x					x				x		x			x		x
<i>Nuculana sp.2</i>									x									x
<i>Ostraea sp.</i>					x	x	x		x	x	x	x		x	x		x	x
<i>Psammacoma sp.</i>	x	x		x			x								x		x	x
<i>Semele sp.</i>	x	x		x		x	x		x	x	x	x			x	x		x
<i>Semele zuliana</i>																		x
<i>Trachycardium sp.</i>										x			x		x			
<i>Trigoniocardia antillarum</i>					x			x		x			x		x			x
<i>Trigoniocardia sp.</i>	x	x								x	x							x
<i>Venericardia sp.*</i>							x	x	x									
Clase Gastropoda																		
<i>Antillophos sp.*</i>							x		x	x						x		x
<i>Architectonica sp.</i>									x	x			x		x			x
<i>Cancellaria sp.</i>			x	x	x	x			x	x		x		x	x	x	x	x
<i>Cerithium sp.*</i>															x			
<i>Cirsotrema undulatum</i>													x					
<i>Clathrodrillia sp.</i>					x													
<i>Conus sp.</i>							x		x	x							x	
<i>Crucibulum sp.</i>									x									
<i>Cyclinella sp.</i>		x		x	x	x										x	x	x
<i>Cymatophos paraguayensis</i>					x					x								
<i>Eupleura klugeri</i>							x			x								
Epitoniidae indet.*							x											
<i>Natica sp.</i>				x	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Oliva sp.</i>					x			x				x						
<i>Persicula sp.</i>					x		x	x	x	x	x	x		x	x			x
<i>Potamides sp.</i>									x		x				x			
<i>Sinum gatunense</i>																		x
<i>Strombina sp.*</i>					x													
<i>Terebra sp.</i>					x													
<i>Trigonostoma sp.*</i>															x			
<i>Trochomodulus sp.</i>						x	x											
<i>Turritella abrupta</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x

<i>Turritella larensis</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x								
<i>Turritella cocoditana</i>									x			x			x	x				x
<i>Turritella gilbertharrisi</i>	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x					x
<i>Turritella matarucana</i>	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x		x	
<i>Turritella venezolana</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x					
Clase Scaphopoda																				
<i>Dentalium sp.</i>	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x							x	x
Phylum Arthropoda																				
Subphylum Crustacea																				
Infraclase Cirripedia	x	x										x							x	
Orden Decapoda																				
<i>Eriosachila rathbunae</i>												x	x	x						
Thalassinidae				x	x	x		x	x	x	x	x	x					x	x	x
Portunidae																				x
<i>Calappa sp.</i>														x						
<i>Palaeopinnixa perornata</i>								x					x							
Phylum Cnidaria																				
Coral (Epibionte indet.)	xx								x	x	x	x	x						x	x
Orden Scleractinia																				
<i>Diploastrea sp.</i>				x					x											x
Phylum Bryozoa																				
Bryozoa indet.	x					x	x	x	x								x			x
Orden Cheilostomata																				
<i>Discoporella sp.</i>						x	x	x	x	x	x	x				x				

* Tentativamente identificado para la Formación Castillo.

Anexo 5. Glosario

- **Arenisca.** Roca sedimentaria de tipo detrítico, de color variable, que contiene granos de arena de tamaño entre 0,063 y 2 mm.
- **Biocrón.** Intervalo de tiempo correspondiente a la duración de una especie, de un taxón en particular o de una biozona.
- **Biofacies.** Facies definidas con base a su contenido y características biológicas (e.g. tipo de biota).
- **Bioturbación.** Consiste en la biodegradación o alteración de un componente o substrato carbonático (sedimento o roca) por actividad de algún organismo. En ocasiones es posible distinguir las galerías, pistas o rastros, individualmente, pero a veces el grado de bioturbación es tan elevado que ello no es posible.
- **Caliza.** Roca sedimentaria compuesta mayoritariamente por carbonato de calcio (CaCO_3), generalmente calcita. También puede contener pequeñas cantidades de minerales como arcilla, hematita, siderita, cuarzo, que pueden modificar (a veces sensiblemente) el color y el grado de coherencia de la roca. Numerosos organismos utilizan el carbonato de calcio para construir su esqueleto mineral. Tras la muerte de esos organismos, se produce en muchos entornos la acumulación de esos restos minerales en grandes cantidades, por lo que constituyen el origen de los sedimentos de la gran mayoría de las calizas.
- **Cenozoico.** Es una división de la escala temporal geológica. Es la era geológica que se inició hace unos 66 millones de años y que se extiende hasta la actualidad. Al Cenozoico también se le llama la era de los mamíferos, animales que, al extinguirse los dinosaurios a finales del Cretácico, sufrieron una extraordinaria radiación adaptativa y pasaron a ser la fauna característica.
- **Escala temporal geológica.** También conocida como escala de tiempo geológico o tabla cronoestratigráfica internacional, es el marco de referencia para representar los eventos de la historia de la Tierra y de la vida ordenados cronológicamente. Establece divisiones y subdivisiones de las rocas según su edad relativa y del tiempo absoluto transcurrido desde la formación de la Tierra hasta la actualidad. Estas divisiones están basadas principalmente en los cambios faunísticos observables en el registro fósil y han podido ser datadas con cierta precisión por métodos radiométricos.
- **Estratos o capas.** Son unidades de roca de forma generalmente tabular o lenticular, que poseen alguna unidad litológica o estructural particular y se distinguen de otros estratos con los que esta intercalado. El término estrato se emplea para una capa mayor de 1 cm de espesor reconocible entre capas supra e infrayacentes. Cuando se presentan en menos de 1 cm de espesor se denomina laminaciones.
- **Facies.** Característica litológica y/o biológica de un depósito sedimentario, producto del ambiente de depositación.
- **Fósil.** Cualquier resto o impresión de un organismo de una era geológica pasada que se ha conservado por procesos naturales, generalmente por mineralización.
- **Iconofósiles.** Son estructuras etológicas fósiles (producidas por actividad de los organismos como huellas, rastros, impresiones, etc) individualmente identificables que reflejan en mayor o menor grado la morfología del organismo que las produjo. Los iconofósiles presentan características propias que les hacen identificables y permiten su clasificación como para taxa: icnogéneros e icnoespecies.
- **Laguna (lagoon).** Es un ambiente de sedimentación transicional entre marino y continental. Se trata de un cuerpo de agua estancada, normalmente somero, que está separado del mar abierto por una barra, o cualquier otra barrera física, de tal modo que la energía de las olas lo afecta en bajo grado. Puede recibir agua de mar a través de un pasaje de marea o de las olas que ocasionalmente rompen sobre la barrera. Por otro lado puede recibir agua dulce de los ríos o arroyos de ambientes continental. Por lo tanto la salinidad en este tipo de ambientes puede ser muy variable.
- **Litofacies.** Facies definidas con base a sus características litológicas.
- **Lutita.** Roca sedimentaria compuesta por partículas del tamaño de las de arcilla y del limo (menos de 0,063 mm). Estas rocas detríticas de grano fino constituyen más de la mitad de todas las rocas sedimentarias. Las partículas de estas rocas son tan pequeñas que no pueden

identificarse con facilidad sin grandes aumentos y por esta razón, resulta más difícil estudiar y analizar las lutitas que la mayoría de las otras rocas sedimentarias.

- **Mioceno.** Es una división de la escala temporal geológica, es la cuarta época geológica de la era Cenozoica y la primera época del periodo Neógeno. Comenzó hace 23,03 millones de años y terminó hace 5,3 millones de años.
- **Mudstone.** También referido como caliza lodosa. Es una roca carbonatada lodosa, que de acuerdo con la clasificación de Dunham presenta un máximo de 10% de fragmentos de organismos.
- **Packstone.** También referido como caliza granular lodosa. Es un término de la clasificación textural de rocas (Dunham, 1952) que alude a las rocas carbonatadas constituidas por granos carbonáticos y matriz de micrita. Los granos están en contacto unos con otros y constituyen entre el 50 y 90% del total de la roca.
- **Tafonomía.** Ciencia que intenta explicar todos los sucesos que afectaron a un resto de un organismo del pasado, desde que el individuo murió hasta que son encontrados sus fósiles en el registro estratigráfico.
- **Transgresión (opuesto a regresión).** Expansión gradual de un mar somero que resulta en la inundación progresiva de tierra firme, tal como cuando el nivel del mar sube o la tierra se hunde.
- **Wackstone.** También referido como caliza lodosa. Es una roca carbonatada lodosa, que de acuerdo con la clasificación de Dunham presenta entre 10 y 50% de particular carbonática soportadas por lodo.