

MOLUSCOS DEL MIOCENO Y DEL PLEISTOCENO DE LA ISLA DE SAN ANDRÉS (MAR CARIBE, COLOMBIA) Y CONSIDERACIONES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

Por

Juan Manuel Díaz M.¹ & César Fernando García-Llano²

Resumen

Díaz, J.M. & C.F. García-Llano: Moluscos del Mioceno y del Pleistoceno de la isla de San Andrés (Mar Caribe, Colombia) y consideraciones paleobiogeográficas. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **34** (130): 105-116, 2010. ISSN 0370-3908.

La isla de San Andrés es la mayor extensión emergida del archipiélago oceánico de San Andrés y Providencia, Mar Caribe suroccidental, y tuvo su origen en un atolón coralino en el Mioceno. La parte central y más elevada de la isla consiste en una cresta calcárea, formada por depósitos lagunares y arrecifales del Neógeno, que corresponde a la formación San Andrés. La cresta está rodeada por una amplia terraza de calizas arrecifales pleistocénicas (formación San Luis), las cuales están emergidas solamente en una franja que bordea la isla, mientras que su mayor extensión está sumergida y recubierta por un complejo arrecifal Reciente. Material fósil de moluscos de ambas formaciones fue colectado en varias localidades de la isla e identificado taxonómicamente. En los cuatro sitios muestreados en la formación San Andrés se obtuvo material de 19 especies de gasterópodos y a 37 de bivalvos, la mayoría de ellos relativamente bien representados en otras formaciones geológicas del Caribe ubicadas estratigráficamente entre el Mioceno tardío y el Plioceno medio. Algunos elementos presentes en esta formación, como *Ostrea haitiensis*, *Meretrix dariena* y *Siphocypraea henekeni*, eran de amplia distribución en la provincia caribeña del Mioceno. En la formación San Luis se colectó material perteneciente a 18 especies de gasterópodos y a 11 de bivalvos, la gran mayoría de ellas también presentes en la malacofauna Reciente de la región. La edad estimada de esta formación corresponde al Sangamoniano, coincidiendo cronológicamente con formaciones similares en Gran Cayman, Jamaica, Hispaniola, las Antillas Holandesas y otras islas caribeñas, con cuyas malacofaunas muestra igualmente gran similitud.

1 Corporación para Investigaciones Biológicas - CIB, Unidad de Biodiversidad, Carrera 72 A N° 78 B – 141, Medellín, Colombia. Correo electrónico: jdiaz@cib.org.co

2 Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia, Dirección Territorial Caribe, Santa Marta, Colombia. Correo electrónico: cesargarciallano@gmail.com

Palabras clave: Mar Caribe, moluscos, mioceno, pleistoceno, paleogeografía, isla San Andrés, Colombia.

Abstract

San Andres Island is the largest emerged portion of the oceanic archipelago of San Andres and Providencia, southwestern Caribbean Sea; it originated as a coralline atoll during Miocene times. The central and highest part of the island consists of a calcareous crest, the San Andrés Formation, formed by Neogene lagoonal and reefal deposits. This crest is surrounded by a calcareous platform of Pleistocene age (San Luis Formation) which emerges only along the island coast, whereas its most part is submerged and covered by a Recent reef complex. Fossil material of molluscs from these two formations was collected in various sites throughout the island and taxonomically identified. In the four sites sampled in the San Andres Formation, material belonging to 19 gastropod and 37 bivalve species was obtained, most of them relatively well represented in other geologic formations of the Caribbean region that are stratigraphically situated between the upper Miocene and the middle Pliocene. Some elements occurring in this formation, such as *Ostrea haitiensis*, *Meretrix dariena* and *Siphocypraea henekeni*, were widely distributed in the Caribbean Miocene Province. In the San Luis Formation, material belonging to 18 gastropod and 11 bivalve species was obtained, most of them also represented in the Recent molluscan fauna of the region. The estimated age of this formation is Sangamonian, hence corresponding to similar formations occurring in Grand Cayman, Jamaica, Hispaniola, the Netherlands Antilles and other Caribbean islands, with which it also shows a great similarity in the composition of the molluscan fauna.

Key words: Caribbean Sea, mollusks, miocene, pleistocene, paleogeography, San Andres Island, Colombia.

Introducción

Las malacofaunas marinas del Neógeno y del Cuaternario de Mesoamérica, del mar Caribe y del norte de Sudamérica han sido relativamente bien documentadas. Formaciones del Mioceno ricas en fósiles de moluscos se encuentran en el sur de México (Perrilliat 1960, 1978; 1992), Guatemala (Perrilliat, 1978), Costa Rica (Olsson, 1922, 1942), Panamá (Woodring, 1957, 1959a,b, 1964), Colombia (Anderson, 1929; Weisbord, 1929; Olsson, 1956), Venezuela (Hodson, *et al.* 1927; Jung, 1965), Trinidad (Maury, 1925; Rutsch, 1934; Jung, 1969), Ecuador (Marks, 1951; Olsson 1964), República Dominicana (Pflug, 1961), Puerto Rico (Maury, 1920) y Jamaica (Jung, 1972). La distribución de malacofaunas de edad pliocénica es mucho más restringida, pero son bien conocidas por su excepcional diversidad de moluscos las formaciones del Plioceno de La Florida (Olsson & Harbison, 1953), Jamaica (Woodring, 1925, 1928), Venezuela (Weisbord, 1962) y Trinidad (Jung, 1969). Por su parte, el Pleistoceno está bien representado en terrazas y arrecifes emergidos en muchas áreas, particularmente en las Antillas y otras islas caribeñas. Entre las malacofaunas mejor documentadas del Pleistoceno del Caribe, especialmente del último interglacial, se encuentran las de Cuba (Richards, 1935, Hoskins, 1964), Jamaica (Donovan & Littlewood, 1993) y Gran Cayman (Rehder, 1962, Brunt *et al.* 1973; Cerridwen & Jones, 1991).

El archipiélago de San Andrés y Providencia consiste en una serie de islas oceánicas, atolones y bancos coralinos localizados afuera de la plataforma continental del Caribe de Nicaragua. Su origen se remonta al Mioceno medio, en relación con el tecto-vulcanismo asociado a la formación del istmo centroamericano (Geister, 1992, Geister & Díaz, 1997). San Andrés se originó en un atolón coralino que a partir de Plio-Pleistoceno ha sufrido un basculamiento hacia el este, elevándose hoy hasta 100 m por encima del nivel marino actual (Geister, 1975, Geister & Díaz, 1997, 2008). La parte central de la isla consiste en una cresta calcárea (La Loma), formada por depósitos lagunares y arrecifales del Neógeno (Fig. 1) y caracterizada por facies litológicas relativamente blandas y poco cohesivas que corresponden a la formación San Andrés, denominadas localmente "caliche" (Bürgl, 1961). Actualmente, esta formación está rodeada por una amplia terraza de calizas arrecifales pleistocénicas (formación San Luis), las cuales están emergidas solamente en una franja que bordea la cresta, mientras que la periferia está sumergida y recubierta por un complejo arrecifal Reciente resultante de la transgresión marina del Holoceno. Los depósitos del Terciario documentan la situación antigua del atolón que perduró hasta el límite Plio/Pleistoceno (Geister, 1975, Geister & Díaz, 1997, 2008). La geología de la isla es bien conocida, como también la historia del desarrollo y la estructura del complejo arrecifal que la rodea (Bürgl, 1961, Geister, 1972,

1973a, 1975, **Díaz et al.** 1995, 2000, **Geister & Díaz**, 1997, 2008).

Bürgl (1961) mencionó la presencia de material fósil de cinco especies de moluscos en la formación San Andrés y de 41 en la formación San Luis, en tanto que **Geister** (1975) dio cuenta de 30 taxones supraespecíficos de moluscos en la primera y **Geister** (1973b) de 37 especies en la segunda, incluyendo un intento de interpretación paleoecológica.

El propósito principal del presente estudio fue revisar taxonómicamente y complementar los anteriores inventarios con base en nuevas colectas, así como comparar la composición de la malacofauna del Neógeno y del Pleistoceno de San Andrés con la de otras áreas en el contexto paleobiogeográfico de la región del Caribe. Por su localización estratégica entre las Antillas y el istmo mesoamericano, así como por la existencia de depósitos del Terciario y del Cuaternario con abundante material fósil de moluscos en relativo buen estado de preservación, la isla de San Andrés ofrece un escenario muy adecuado para este estudio.

Materiales y métodos

El trabajo de campo se realizó entre noviembre de 1995 y febrero de 1996. Teniendo en cuenta la distribución geográfica de las formaciones geológicas y sus facies sedimentológicas (cf. **Geister**, 1975), así como la facilidad de acceso a distintos lugares en la isla, se seleccionaron cuatro sitios para realizar el muestreo en la formación San Andrés (Figura 1): 1. Cantera de “caliche”, en inmediaciones del colegio La Sagrada Familia; 2. Cantera San Andrés en Duppy Gully Road; 3. Un corte de la carretera en Polly Hill y 4. Un corte en la Tom Hooker Road cerca de Pepper Hill. En la formación San Luis se escogieron cinco sitios, dos sobre la zona litoral de barlovento de la isla (costado oriental) y tres en la terraza litoral de sotavento (costado occidental) (Figura 1): 1. Schooner Bight; 2. Body Rock (Villa Helen); 3. Blowing Hole (Hoyo Soplador); 4. Bowiebay y 5. Jim Pond (poblado de San Luis). Algunas de las localidades en las que **Bürgl** (1961) y **Geister** (1973, 1975) colectaron fósiles no pudieron ser visitadas debido a que actualmente se encuentran en predios particulares de difícil acceso o a que han sido urbanizadas.

En la formación San Andrés el área y el tiempo de muestreo fueron variables según las características y amplitud de la roca expuesta, procurando extraer material incrustado o empotrado de los estratos altos, medios y bajos de las secciones con la ayuda de un martillo y cinceles. También se obtuvo material *ex-situ* de rocas derrumbadas de estratos altos. La utilidad de coleccionar moluscos en estratos discretos de depósitos arrecifales

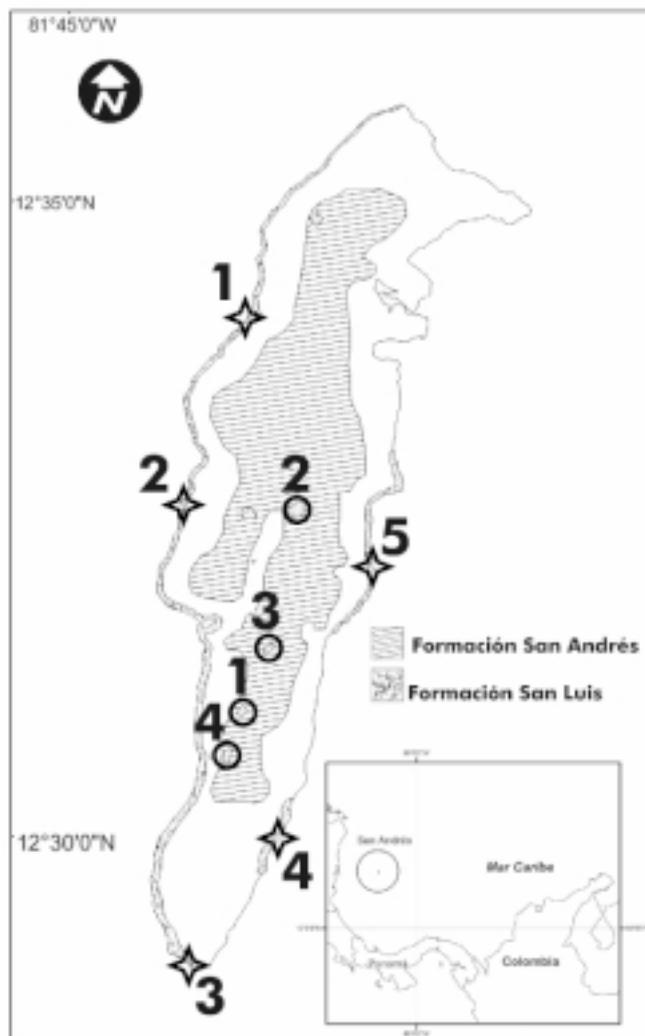


Figura 1. La isla de San Andrés en el Caribe suroccidental y localización de los sitios de muestreo de material fósil. Formación San Andrés (círculos): 1. Cantera de “caliche”, 2. cantera San Andrés, 3. carretera en Polly Hill, 4. Tom Hooker Road; Formación San Luis (estrellas): 1. Schooner Bight, 2. Body Rock (Villa Helen), 3. Blowing Hole (Hoyo Soplador), 4. Bowiebay, 5. Jim Pond (San Luis).

es cuestionable, ya que el material puede incluir simultáneamente taxones de la infauna y la epifauna (**Donovan & Littlewood**, 1993). El área muestreada en la formación San Luis correspondió a la de un recorrido en zigzag dentro de un rectángulo de aproximadamente 100 x 5 m, dispuesto paralelamente a la línea de costa, durante el cual se marcaron con cinta reflectiva las rocas que superficialmente mostraban la presencia de moluscos fósiles. Posteriormente se reubicaron las rocas marcadas y se extrajo el material con ayuda de martillo y cincel. Con una lupa de campo se inspeccionó la roca para detectar la presencia de fósiles de pequeña talla. La extracción del material

en la firmemente cementada roca exigió por lo general de varias jornadas de trabajo en cada sitio. El material fue colocado en bolsas de tela rotuladas y transportado al laboratorio para su análisis detallado e identificación.

En el laboratorio, las rocas fueron fragmentadas e inspeccionadas con una lupa, y el material fósil fue extraído cuidadosamente con ayuda de una mini taladradora provista de brocas, fresas y ruedas abrasivas. Para la identificación del material se recurrió a los trabajos paleontológicos pertinentes para la región y a literatura estándar de referencia (p.ej. **Abbott**, 1972, **Díaz & Puyana**, 1994). El material fue depositado en el Museo de Historia Natural Marino de Colombia del INVEMAR, Santa Marta, Colombia.

Resultados

En los cuatro sitios muestreados en la formación San Andrés se obtuvo material correspondiente a 19 especies de gasterópodos y a 37 de bivalvos (Tabla 1), lográndose la identificación de 38 taxones a nivel de especie y de 18 a nivel de género. Debido a los procesos diagenéticos ocurridos en el material calcáreo original, la mayoría del material examinado estuvo representado en huellas y moldes internos de conchas. Ello dificultó en muchos casos la identificación taxonómica y es la causa principal del evidente sesgo en la representatividad del muestreo hacia especies con conchas de tamaño grande.

El sitio 1 (cantera de “caliche”, Figura 2) fue el más destacado por la abundancia y diversidad de especies (13 gasterópodos y 29 bivalvos), seguido de lejos por los sitios 4 (dos gasterópodos y ocho bivalvos) y 2 (cinco gasterópodos y tres bivalvos). En el sitio 3 se encontraron solamente dos moldes del gasterópodo natícido



Figura 2. Cantera de “caliche” (sitio 1) en la formación San Andrés.

Globularia fischeri (**Dall**, 1915). La mayor diversidad de especies en el sitio 1 se debió probablemente a la variedad de estratos sedimentarios y arrecifales presentes en la sección excavada de la cantera. La composición de la fauna malacológica en este sitio sugiere la existencia de paleoambientes lagunares de alta energía en aguas de poca profundidad, con combinación de sustratos rocoso-coralinos (sugeridos por la presencia de *Calliostoma* spp., *Astraea* sp. *Turbo* cf. *castanea*, *Trivia* sp., bivalvos ostreidos, *Lima* cf. *floridana*, *Chama congregata* y *Spondylus bostrychites*, entre otros) y sedimentarios posiblemente vegetados por pastos marinos (indicados por la presencia de *Strombus gatunensis*, *Turritella* cf. *adela* y bivalvos lucínidos). El sitio 2 parece corresponder a un paleoambiente más profundo de la laguna del antiguo atolón, con predominancia de fondos sedimentarios no vegetados por pastos marinos (ausencia de bivalvos lucínidos). La escasez de material en el sitio 3 no permite hacer ninguna conjetura al respecto. Dada la predominancia de bivalvos infaunales en el sitio 4, las condiciones allí parecen haber correspondido a la zona profunda de la laguna del atolón, con predominancia de sedimentos finos.

En la formación San Luis se colectó material perteneciente a 18 especies de gasterópodos y a 11 de bivalvos, de los cuales 20 lograron identificarse a nivel de especie y nueve a nivel de género (Tabla 2). La mayoría del material consistió en fragmentos incompletos o severamente meteorizados y muy cementados, haciéndose muy difícil o imposible la identificación taxonómica de gran parte del mismo. Es innegable que en este caso hay también un sesgo hacia las especies con conchas de tamaño grande en la representatividad del muestreo. El sitio 3, con seis especies de gasterópodos y ocho de bivalvos, fue el que mayor información aportó, mientras que la obtenida de los otros tres sitios no puede considerarse en ningún caso como representativa. La heterogeneidad en la composición de la malacofauna entre los sitios, que prácticamente no comparten ningún elemento, refuerza tal circunstancia. Por lo tanto, no es posible hacer conjeturas acerca de la tanatocenosis ni de los paleoambientes en los respectivos sitios; así, la información aportada posee apenas valor como inventario parcial de la malacofauna pleistocénica del área.

Discusión

A pesar de que no se dispone de información estratigráfica detallada ni de dataciones precisas de las formaciones geológicas de la isla de San Andrés, las características litológicas y la composición de la malacofauna

Tabla 1. Especies de moluscos fósiles hallados en la formación San Andrés (“caliche”).

Taxón	Sitio				Taxón	Sitio			
	1	2	3	4		1	2	3	4
Gastropoda					Ostreidae				
Trochidae					<i>Ostrea</i> sp.	*			
<i>Calliostoma</i> sp.1	*	*			<i>Ostrea haitiensis</i> Sowerby, 1850	*			
<i>Calliostoma</i> sp.2	*				<i>Lopha folioides</i> (Woodring, 1925)	*			
<i>Solariella</i> sp.	*				Gryphaeidae				
<i>Astraea</i> sp.	*				<i>Pycnodonte</i> sp.	*			
Turbinidae					Pectinidae				
<i>Turbo</i> cf. <i>castanea</i> Gmelin, 1791	*				<i>Chlamys</i> sp.	*			
Vitrinellidae					<i>Argopecten</i> sp.1	*			
<i>Cyclostremiscus</i> sp.	*				<i>Argopecten</i> sp.2	*			
Turritellidae					<i>Caribachlamys sentis</i> (Reeve, 1853)	*			
<i>Turritella</i> cf. <i>adela</i> (Woodring, 1957)	*				<i>Aequipecten</i> sp.	*			
<i>Turritella altilira</i> Conrad, 1857		*			<i>Nodipecten</i> sp.		*		
Strombidae					Propeamusidae				
<i>Strombus gatunensis</i> Toula, 1909	*				<i>Amusium</i> sp.	*			
Crepidulidae					Spondylidae				
<i>Crucibulum gatunensis</i> (Toula, 1909)		*			<i>Spondylus bostrychites</i> Guppy, 1867	*			
Hipponicidae					Lucinidae				
<i>Hipponix</i> cf. <i>ceras</i> Woodring, 1928	*				<i>Lucinoma chiripanica</i> Olsson, 1942	*			
Cypraeidae					<i>Lucina</i> cf. <i>pensylvanica</i> (Linné, 1758)	*			
<i>Cypraea bowdenensis</i> Pilsbry, 1922		*			<i>Codakia vendryesi</i> Dall, 1903				*
<i>Siphocypraea henekeni</i> Guppy, 1867	*				<i>Myrtea</i> cf. <i>pertenera</i> Dall, 1903				*
Triviidae					Carditidae				
<i>Trivia</i> sp.	*				<i>Venericardia juncaensis</i> Maury, 1920				*
Naticidae					Chamidae				
<i>Globularia fischeri</i> (Dall, 1915)	*		*		<i>Chama congregata</i> Conrad, 1833	*			
<i>Polinices hepaticus subclausus</i> (Sowerby, 1859)	*				Cardiidae				
Marginellidae					<i>Cardium</i> cf. <i>sancti-davidis</i> Maury, 1925		*		
<i>Prunum coniforme</i> (Sowerby, 1850)				*	<i>Trachycardium lingualeonis</i> Guppy, 1866	*			*
Cancellariidae					<i>T. dominicense</i> Gabb, 1873	*			*
<i>Cancellaria scalatella</i> Guppy, 1873				*	Mactridae				
Rissoinidae					<i>Mactra estrellana</i> Olsson, 1922	*			
<i>Melanopsis cepula</i> (Guppy, 1866)		*			Tellinidae				
Bivalvia					<i>Eurytellina aequicincta</i> (Spengler, 1900)	*			
Arcidae					Veneridae				
<i>Arca transversa</i> Linné, 1758				*	<i>Chione hendersoni</i> Dall, 1903		*		
<i>Anadara modesta</i> (Grzybowski, 1899)				*	<i>Ventricolaria</i> sp.	*			
<i>Arca</i> cf. <i>hindsii</i> Olsson, 1922	*				<i>Pitar planivetus</i> (Guppy, 1866)	*			
<i>Scapharca</i> sp.	*				<i>Pitar</i> sp.	*			
Mytilidae					<i>Callista</i> sp.	*			
<i>Modiolus waringi</i> Maury, 1925	*				<i>Meretrix dariena</i> Conrad, 1856				*
Limidae					<i>Cyclinella</i> cf. <i>venezuelana</i> Hodson, 1927	*			
<i>Lima</i> cf. <i>floridana</i> Olsson, 1953	*				Corbulidae				
					<i>Corbula viminea</i> Guppy, 1866	*			
					<i>Corbula</i> sp.	*			

Tabla 2. Especies de moluscos fósiles hallados en la formación San Luis.

Taxón	1	2	3	4	5	Taxón	1	2	3	4	5
Gastropoda						Columbellidae					
Cocculinidae						<i>Columbella mercatoria</i> Linné, 1758				*	
<i>Tegula</i> sp.				*		Vasidae					
Turbinidae						<i>Vasum muricatum</i> (Born, 1778)		*			
<i>Astraea caelata</i> Gmelin, 1791		*				Olividae					
Cerithidae						<i>Olivella</i> sp.1			*		
<i>Cerithium eburneum</i> Bruguière, 1792			*			<i>Olivella</i> sp.2			*		
<i>C. litteratum</i> Born, 1778			*			Bivalvia					
Rissoinidae						Mytilidae					
<i>Rissoina</i> sp.			*			<i>Lithophaga antillarum</i> Orbigny, 1822			*		
Caecidae						Limidae					
<i>Caecum</i> sp.			*			<i>Lima scabra</i> Born, 1778			*		
Vitrinellidae						Ungulinidae					
<i>Macromphalina</i> sp.			*			<i>Diplodonta</i> sp.				*	
Turritellidae						Lucinidae					
<i>Turritella variegata</i> Linné, 1758				*		<i>Lucina pensylvanica</i> Linné, 1758	*				*
Strombidae						<i>Divaricella quadrisulcata</i> Orbigny, 1842			*		
<i>Strombus gigas</i> Linné, 1758		*			*	Chamidae					
Cypraeidae						<i>Chama macerophylla</i> Gmelin, 1791		*			
<i>Cypraea</i> cf. <i>zebra</i> Linné, 1758		*				Cardiidae					
Epitoniidae						<i>Americardia media</i>			*		
<i>Epitonium</i> sp.				*		<i>Laevicardium</i> cf. <i>pictum</i> (Ravenel, 1861)				*	
Muricidae						Tellinidae					
<i>Phyllonotus</i> sp.		*				<i>Tellina vespuciana</i> Orbigny, 1842			*		
Buccinidae						Veneridae					
<i>Pisania auritula</i> (Link, 1807)			*			<i>Periglypta listeri</i> Gray, 1838		*			

fósil confirman la existencia de dos unidades estratigráficas emergidas, además de los depósitos litorales recientes y subrecientes. Estas tres unidades habían sido ya identificadas por **Hubach** (1956), las que **Bürgl** (1961) posteriormente ubicó cronológicamente en el Reciente, el Pleistoceno y el Mioceno respectivamente.

Formación San Andrés

La mayoría de los moluscos hallados en la formación San Andrés pudieron ser identificados taxonómicamente con base en trabajos paleontológicos previos en formaciones cronológicamente ubicadas entre el Mioceno medio a tardío y el Plioceno medio de la región mesoamericana (p.ej. **Olsson**, 1942; **Perrilliat**, 1992; **Woodring**, 1957, 1959, 1964), norte de Sudamérica (p.ej. **Hodson et al.** 1927; **Maury**, 1925, **Olsson**, 1922) y las Antillas (p.ej. **Pflug**, 1961, **Weisbord**, 1962, **Woodring**, 1928). Por lo tanto, es permisible

atribuir a la formación San Andrés una edad comprendida entre 8 y 4 millones de años, en el Mioceno tardío, cercana a la transición hacia el Plioceno, corroborando las estimaciones anteriores de **Bürgl** (1961) y **Geister** (1975) en relación con la edad de las calizas del "caliche". Cabe anotar que la época comprendida entre el Mioceno medio y el Plioceno medio en esta región se caracterizó por la relativa estabilidad ambiental y la elevada diversidad biológica que antecedieron a los drásticos procesos de extinción ocurridos en el Plio-Pleistoceno a raíz del surgimiento definitivo del istmo y la inestabilidad climática (cf. **Petuch**, 1988, **Allmon et al.** 1993; **Jackson, et al.** 1993). La formación San Andrés es entonces cronológicamente posterior a la formación Providencia, en la vecina isla del mismo nombre, a cuya fauna de corales se atribuye una edad entre 22 y 15 millones de años, en el Mioceno temprano-medio (**Geister**, 1992, **Budd, et al.** 1996).

Ninguna de las cuatro especies de moluscos mencionadas por **Bürgl** (1961) del "caliche" de San Andrés, provenientes de material obtenido de la cantera del sitio 1 en el presente trabajo y de una localidad situada en inmediaciones de Cove Hill (no muestreada en este estudio), coincide con las registradas por nosotros. Ello se debe probablemente a inconsistencias en la identificación taxonómica del material por dicho autor. *Pecten ventricosus* Sowerby, registrada por **Bürgl** (1961), es un sinónimo de *Argopecten circularis* (Sowerby), una especie reciente del Pacífico americano (**Keen**, 1971), gemela del complejo de especies de *A. gibbus* (Born) del Atlántico occidental (**Abbott**, 1974); por lo tanto, el material referido por **Bürgl** (1961) corresponde muy seguramente a una de las dos especies no identificadas de *Argopecten* reseñadas en el presente trabajo. En el caso de *Dosinia acetabulum* Conrad, una forma descrita del Terciario de California y registrada por **Bürgl** (1961) a partir de un molde interno, no se conoce hasta ahora de otras formaciones del Neógeno de la región caribeña, por lo que consideramos que puede tratarse de otro lucínido, posiblemente *Codakia vendryesi* Dall, de forma y tamaño similares. *Lucina floridana* Conrad (= *Pseudomitha floridana*) es una especie reciente del Golfo de México (**Abbott & Morris** 1995), por lo que el material reseñado por **Bürgl** (1961) debe corresponder más bien a *Lucina pensylvanica* (Linné) (Fig. 3a) o a *L. chiripanica* Olsson (Fig. 3b), ambas abundantemente representadas en la formación San Andrés. En el caso de *Venericardia dominica* Weisbord, se trata probablemente de *V. juncalensis* Maury, la única pero comúnmente hallada especie del género en los depósitos de "caliche" en el presente estudio (Fig. 3c). Igualmente, *Chione spenceri* Cooke, de la cual **Bürgl** (1961) menciona la presencia de numerosos moldes, es probablemente *C. hendersoni* Dall, presente en San Andrés y en otras formaciones miocénicas del Caribe (cf. **Woodring**, 1925, **Pflug**, 1961). Finalmente, el gasterópodo reseñado por **Bürgl** (1961) como *Turritella gilbertharrisii* Hodson, descrita del Mioceno medio de Venezuela, es muy similar en tamaño y ornamentación de la concha a *T. altilira* Conrad (Fig. 3d) y a la cual se ajusta mejor el material hallado en el presente estudio. *T. altilira* fue un elemento ampliamente distribuido en la provincia caribeña del Neógeno (*sensu* **Woodring**, 1974), muy frecuente en formaciones del Neógeno de Jamaica, Venezuela, Panamá y Perú (cf. **Petuch**, 1982).

De otra parte, **Geister** (1975) listó un total de 30 taxones de moluscos a nivel de género y familia de la formación San Andrés, de los cuales 15 no fueron identificados entre el material hallado en el presente trabajo (entre ellos *Xenophora* sp., *Semicassis* sp., *Fasciolaria* sp., *Oliva* sp., *Conus* sp., *Lithophaga* sp., *Ungulinidae*, *Solen* sp. y

Pholadomya sp.). La mayor parte del material referido por dicho autor fue colectado a lo largo de varios meses de observaciones exhaustivas en muchos lugares de la isla que no pudieron visitados en el presente estudio. Por ejemplo, el material correspondiente a *Hyotissa* sp., *Solen* sp., *Conus* sp., *Lithophaga* sp. y *Pholadomya* sp. provenía de zanjas abiertas en aquel entonces para el tendido de la red de acueducto o de lugares en predios actualmente inaccesibles. Por lo tanto, los taxones listados por **Geister** (1975) complementan el presente inventario de la malacofauna del Mioceno de San Andrés, que consta hasta ahora de 73 taxones (48 Bivalvia y 25 Gastropoda), aunque solamente 56 de ellos han podido identificarse hasta especie.

A pesar de que el inventario es a todas luces incompleto, representa una muestra suficiente de la malacofauna del Neógeno de San Andrés para establecer relaciones faunísticas generales en el contexto paleobiogeográfico de la Provincia Faunística Terciaria del Caribe. Dicha provincia abarcaba el mar Caribe actual, parte del golfo de México, las costas nororientales de Sudamérica hasta Brasil y las costas del Pacífico americano comprendidas entre Nicaragua y el norte del Perú (**Woodring**, 1966, 1974). El actual istmo centroamericano era inexistente entre Colombia y Nicaragua, dejando una brecha relativamente profunda con fondos sedimentarios principalmente litoclásticos (cf. **Duque-Caro**, 1993; **Collins**, 1996). En la tabla 3 se presenta el listado de especies de moluscos de la formación San Andrés y su presencia en otras formaciones del Neógeno americano.

La mayor afinidad malaco-faunística de la formación San Andrés es aparentemente con la formación Bowden de Jamaica (cf. **Woodring**, 1925, 1928), a pesar que esta última es aparentemente más joven (Plioceno medio, cf. **Budd et al.**, 1996). Nueve gasterópodos e igual número de bivalvos de la malacofauna conocida de la formación San Andrés están también presentes en dicha formación, es decir, comparten el 32% de los elementos. A pesar de la diferencia cronoestratigráfica entre ambas formaciones, que podría ser de unos 3-4 millones de años, la afinidad faunística es entendible considerando que se trata en ambos casos de paleoambientes oceánicos con predominancia de estructuras arrecifales coralinas. Con otras formaciones terciarias de las Antillas la afinidad es menor, así: Río Mao-Gurabo-Cercado (República Dominicana, cf. **Pflug**, 1961), 20%; Antigua-Anguila-Río Collazo-San Sebastián (Puerto Rico, cf. **Maury**, 1920), 7%.

Con respecto a la malacofauna del Neógeno del istmo centroamericano, la afinidad con la formación San Andrés, a pesar de su cercanía relativa, es comparativamente baja. Doce taxa de esta última (21%) están representadas en la

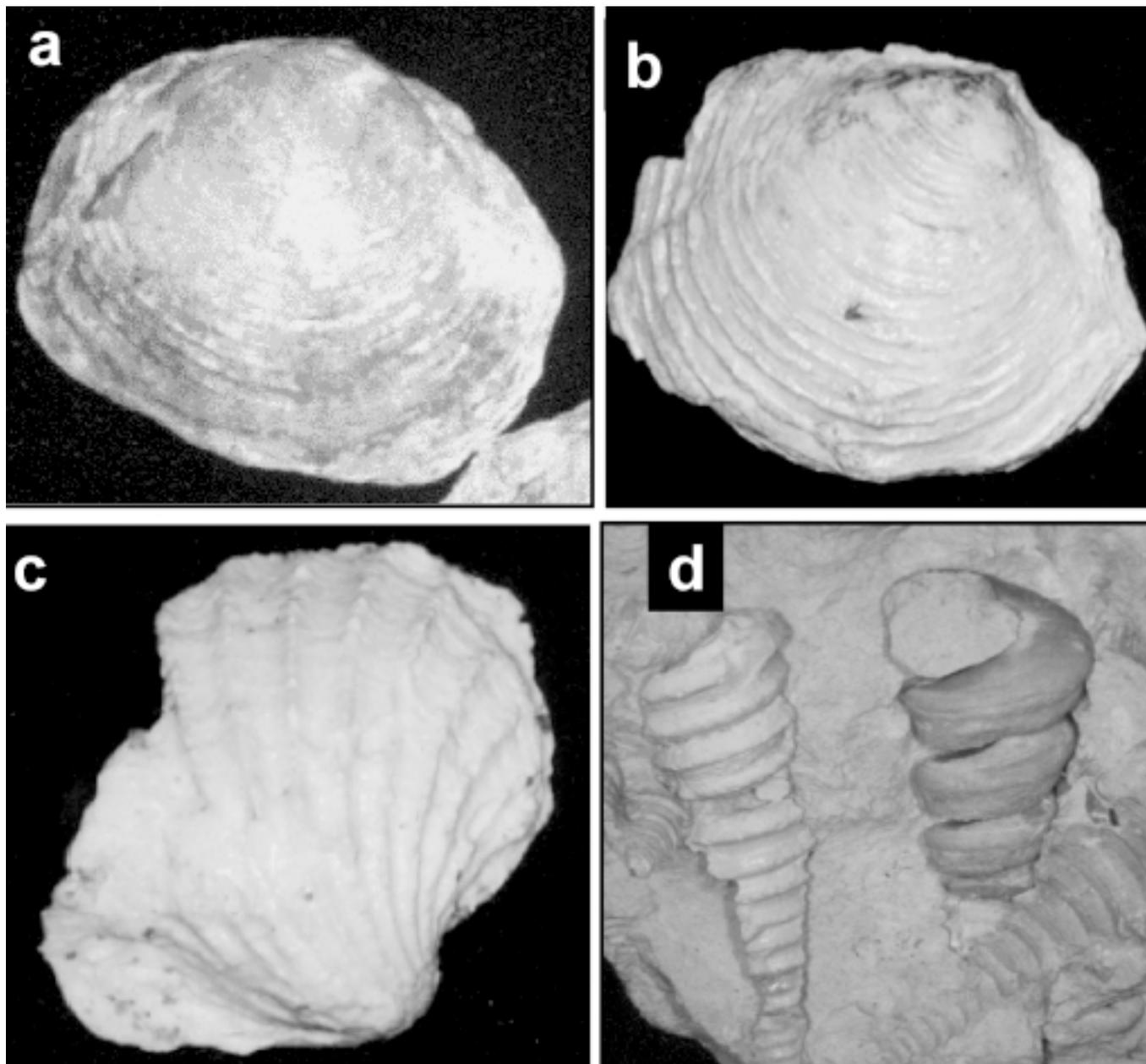


Figura 3. Conchas y moldes de algunos moluscos representativos de la formación San Andrés: **a.** *Lucina pensylvanica* (L.), **b.** *Lucina chiripanica* Olsson, **c.** *Venericardia juncaensis* Maury **d.** *Turritella altilira* Conrad. No a escala.

formación Gatún (Panamá, cf. **Toula**, 1909; **Woodring**, 1957, 1959, 1964) y apenas nueve (16%) en la formación Limón (Costa Rica, cf. **Olsson**, 1922), lo cual se explica principalmente por las diferencias físico-ambientales entre las dos áreas en tiempos mio-pliocénicos (cf. **Collins**, 1996). Aún más reducida es la afinidad con el Mio-Plioceno de la costa septentrional de Sudamérica: 14.3% con la formación Springvale (Trinidad, cf. **Maury**, 1925; **Jung**, 1969) y

9% con las formaciones de Paraguaná (Venezuela, cf. **Hodson et al.**, 1927; **Jung** 1965). Finalmente, con las formaciones más meridionales de la provincia del Terciario (Esmeraldas, Punta Gorda y Angostura, Ecuador, cf. **Olsson**, 1964, y Zorritos, norte del Perú, **Olsson**, 1932) las afinidades son bastante reducidas, 12.5% y 1.8% respectivamente, pero suficientes para mostrar la relación entre las regiones central y marginal-meridional de la provincia.

Tabla 3. Moluscos de la formación San Andrés registrados en otras formaciones de la provincia del Neógeno del Caribe. 1. Cumaná, Venezuela (**Hodson et al.** 1927, **Jung** 1965); 2. Springvale, Trinidad (**Maury** 1925, **Rutsch** 1934, **Jung** 1969); 3. Gatún y Culebra, Panamá (**Woodring** 1957, 1959a,b, 1964); 4. Zorritos, Peru (**Olsson** 1964); 5. Bowden y Falmouth, Jamaica (**Woodring** 1925, 1928, **Jung** 1972) 6. Río Mao y Gurabo, Rep. Dominicana (**Pflug** 1961); 7. Anguilla, Antigua y Sebastián, Puerto Rico (**Maury** 1920); 8. Limón, Costa Rica (**Olsson** 1922, 1942); 9. Punta Gorda, Angostura y Esmeraldas, Ecuador (**Marks** 1951, **Olsson** 1964).

Taxón	Formaciones								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Turbo castanea</i>			*		*				
<i>Turritella adela</i>			*						
<i>Turritella altilira</i>			*	*	*				
<i>Strombus gatunensis</i>			*					*	
<i>Crucibulum gatunensis</i>		*	*	*					
<i>Hipponix ceras</i>	*		*		*				
<i>Cypraea raymondrobertsi</i>					*				
<i>Siphocypraea henekeni</i>	*	*	*		*	*			
<i>Globularia fischeri</i>			*						
<i>Polinices hepaticus</i>			*			*		*	
<i>Prunum coniforme</i>				*	*				
<i>Cancellaria scalatella</i>					*				
<i>Melanopsis cepula</i>	*								
<i>Arca transversa</i>		*							
<i>Arca hindsi</i>			*						
<i>Anadara modesta</i>		*			*	*		*	
<i>Modiolus waringi</i>		*							
<i>Ostrea haitiensis</i>		*	*				*	*	

Taxón	Formaciones								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Lopha folioides</i>					*	*			
<i>Spondylus chiriquiensis</i>								*	
<i>Spondylus bostrychites</i>					*	*	*		
<i>Lucinoma chiripanica</i>									*
<i>Codakia vendryesi</i>					*	*			
<i>Myrtea pertenera</i>					*				
<i>Venericardia juncalensis</i>								*	
<i>Chama congregata</i>									*
<i>Cardium sancti-davidis</i>		*							
<i>Trachycardium lingualeonis</i>					*				
<i>Trachycardium dominicense</i>						*		*	+
<i>Maetra estrellana</i>								*	
<i>Eurytellina aequicincta</i>	*			*					*
<i>Chione hendersoni</i>				*	*	*			
<i>Pitar planivetus</i>				*	*				
<i>Meretrix dariena</i>							*	*	
<i>Cyclinella venezuelana</i>	*								
<i>Corbula viminea</i>		*			*	*			

De los moluscos de la formación San Andrés, los bivalvos *Ostrea haitiensis*, *Trachycardium dominicense* y *Meretrix dariena*, así como el gasterópodo *Siphocypraea henekeni*, son los elementos más ampliamente distribuidos. La primera se encontraba prácticamente en todo el ámbito de la provincia, desde La Florida hasta el Ecuador, incluyendo las costas mesoamericanas y suramericanas y parte de las Antillas. Otro ostreido, *Lopha folioides*, tenía una distribución aparentemente restringida en la región oceánica e insular central de la provincia en torno a las actuales Antillas y San Andrés. *Spondylus bostrychites* tenía su ámbito aparentemente restringido a las Antillas y *S. chiriquiensis* a la región del istmo centroamericano; sin embargo, ambas especies co-ocurren en San Andrés, localizada equidistantemente entre ambas regiones. *Turritella altilira*, *Siphocypraea henekeni* y *Strombus gatunensis* eran elementos característicos de la mitad meridional de la provincia caribeña del Terciario (cf. **Petuch**, 1982), incluyendo a San Andrés.

Formación San Luis

Con base en dataciones radiométricas en esqueletos coralinos, **Geister** (1972) situó la edad absoluta de las ca-

lizas superficiales del Pleistoceno de San Andrés entre 26.000 y 33.000 años, aunque sospechó una mayor edad por causa del intercambio isotópico con la atmósfera debido al alto grado de meteorización de la roca. Posteriormente, teniendo en cuenta dicha variable y el posible efecto de disolución por ácidos húmicos, **Geister** (1975) estimó una edad de alrededor de 100,000 años para la plataforma litoral emergida, es decir, en el interglacial del Sangamoniano. Con ello, la formación San Luis correspondería cronológicamente con la formación Ironshore de Gran Cayman (**Cerridwen & Jones**, 1991), la formación Falmouth de Jamaica (**Donovan & Littlewood**, 1993), la formación Boca Chica de República Dominicana (**Geister**, 1982) y las plataformas litorales emergidas de Aruba, Bonaire y Curacao (**Schubert & Szabo**, 1978).

Es un hecho reconocido que la malacofauna del Caribe ha experimentado aparentemente pocos cambios en su composición desde el último interglacial (**Petuch**, 1988; **Allmon et al.**, 1993), por lo que, si las condiciones batimétricas y los hábitats circuminsulares predominantes actuales no son muy distintos a los existentes durante el Sangamoniano, como lo sugiere **Geister** (1975, 1983) para San Andrés, es de esperar

Tabla 4. Moluscos de la formación San Luis registrados en formaciones del Pleistoceno en otras áreas del Atlántico occidental tropical. 1. Belmont, Devonshire y Spencer, Bermuda (**Richards et al.** 1969); 2. Matanzas y Pinar del Río, Cuba (según **Richards**, 1935); 3. Falmouth, Jamaica (según **Donovan & Littlewood** 1993); 4. Ironshore, Jamaica (según **Cerridwen & Jones** 1991)].

Taxón	Formaciones				Taxón	Formaciones			
	1	2	3	4		1	2	3	4
<i>Diodora cayenensis</i>	*		*		<i>Oliva reticularis</i>	*			*
<i>Cittarium pica</i>	*				<i>Bulla striata</i>	*	*	*	*
<i>Astraea tecta</i>	*		*		<i>Lithophaga antillarum</i>				*
<i>Astraea caelata</i>			*		<i>Lithophaga nigra</i>	*		*	*
<i>Cerithium eburneum</i>	*	*	*	*	<i>Lima scabra</i>		*	*	*
<i>Cerithium litteratum</i>	*	*	*	*	<i>Lucina pensylvanica</i>	*			*
<i>Rissoina bryerea</i>	*				<i>Divaricella quadrisulcata</i>	*			*
<i>Caecum floridanum</i>			*		<i>Anodontia alba</i>	*			*
<i>Strombus gigas</i>		*	*	*	<i>Codakia orbicularis</i>	*		*	*
<i>Strombus pugilis</i>	*	*			<i>Codakia costata</i>				*
<i>Hipponix antiquatus</i>	*	*	*	*	<i>Chama macerophylla</i>	*		*	
<i>Cypraea zebra</i>	*		*		<i>Laevicardium laevigatum</i>	*		*	*
<i>Polinices lacteus</i>	*	*	*		<i>Tellina listeri</i>			*	*
<i>Natica canrena</i>	*	*	*	*	<i>Arcopagia fausta</i>			*	
<i>Pisania auritula</i>				*	<i>Apolymetis intastriata</i>			*	
<i>Columbella mercatoria</i>	*	*	*	*	<i>Periglypta listeri</i>			*	*
<i>Latirus angulatus</i>	*				<i>Chione cancellata</i>	*	*	*	*

una similitud grande entre la malacofauna fósil del Sangamoniano y la actual. En efecto, con excepción de dos especies de bivalvos (*Lithophaga nigra* y *Tellina vespucciana*) y siete de gasterópodos (*Parviturboides interruptus*, *Strombus pugilis*, *Latirus angulatus* y cuatro especies de *Odostomia*.), que conjuntamente representan el 17.3% de los moluscos conocidos de la formación San Luis a nivel de especie, las demás hacen parte de la malacofauna que se encuentra actualmente alrededor de la isla y que consta por lo menos de 73 especies de bivalvos y 122 de gasterópodos (**Díaz & Puyana**, 1994). Puesto que colectas más recientes (**Díaz**, datos sin publicar) demuestran que el inventario de la malacofauna actual de esta área aún dista de ser completo, es muy probable que algunas de las especies arriba mencionadas efectivamente también estén presentes en la actualidad, aumentando aún más la similitud.

A pesar de las limitaciones que imponen las deficiencias del inventario malacológico de la formación San Luis, ello no es obstáculo para compararlo con el de otras formaciones estratigráficamente similares (Tabla 4). En la geográfica y cronológicamente cercana formación Falmouth de Jamaica, que consiste en facies coralinas y sedimentarias del Sangamoniano (cf. **Donovan & Littlewood**, 1993), están representadas 25 (48%) de las especies de la formación San

Luis. Igual similitud se evidencia con la formación Ironshore de Gran Cayman, también con facies semejantes (cf. **Cerridwen & Jones**, 1991). Paradójicamente, la similitud con las remotas formaciones pleistocénicas de Bermuda (Belmont, Devonshire y Spencer) es en conjunto aún mayor, pues en ellas están representadas 15 especies de bivalvos y 11 de gasterópodos de la formación San Luis (cf. **Richards, et al.** 1969). La menor similitud con la formación Matanzas de Cuba (3 bivalvos y 9 gasterópodos, 23%) (cf. **Richards**, 1935) se explica por la edad significativamente mayor de esta formación, estimada en el Pleistoceno temprano (cf. **Budd et al.**, 1996).

La formación San Luis representa una muestra mezclada de una serie de comunidades efímeras (características de varios hábitats arrecifales, sedimentarios, de praderas de pastos marinos y quizás de manglares), por lo que no tiene sentido efectuar comparaciones con comunidades actualmente existentes en ambientes similares, más aún cuando no existe información publicada sobre las comunidades de moluscos de hábitats particulares en el área.

Agradecimientos

Los autores agradecen a John M. Pandolfi (Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá) por su apoyo y compañía

durante el trabajo de campo, a Jörn Geister (Geologisches Institut, Universidad de Berna, Suiza) por compartir su exhaustivo conocimiento sobre la geología de San Andrés. Al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR, por el apoyo financiero y logístico.

Bibliografía

- Abbot, R.T.** 1974. *American Seashells*. 2a edición, Van Nostrand Reinhold, New York, 663 p.
- . & **P.A. Morris**. 1995. *A field guide to shells of the Atlantic and Gulf coasts and the West Indies*. 4a. Edición, Houghton Mifflin, Boston, 350 p.
- Allmon, W.D., G. Rosenberg, R.W. Portell & K.S. Schindler**. 1993. Diversity of Atlantic plain mollusks since Pliocene. *Science*, **26**: 1626-1629.
- Anderson, F.M.** 1929. Marine Miocene and related deposits of north Colombia. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **18**(4): 73-212.
- Brunt, M.A., M.E.C. Giglioli, J.D. Mather, D.J.W. Piper & H.G. Richards**. 1973. The Pleistocene rocks of the Cayman Islands. *Geol. Mag.*, **110**: 209-221.
- Budd, A.F., K.G. Johnson & T.A. Stemann**. 1996. Plio-Pleistocene turnover and extinctions in the Caribbean reef-coral fauna. Pp. 168-204 en J.B.C. Jackson, A.F. Budd y A.G. Coates (Eds.) *Evolution and environment in tropical America*. Univ. Chicago Press, Chicago, USA.
- Bürgl, H.** 1961. Contribución a la estratigrafía y litogénesis de la isla de San Andrés. *Bol. Geol.*, **7**(1-3): 5-25.
- Cerridwen, S.A. & B. Jones**. 1991. Distribution of gastropods and bivalves in the Pleistocene Ironshore Formation, Grand Cayman, B.W.I. *Carib. J. Sci.*, **27**: 97-116.
- Collins, L.S.** 1996. Environmental changes in Caribbean shallow waters relative to the closing tropical America seaway. Pp. 130-167 en J.B.C. Jackson, A.F. Budd y A.G. Coates (Eds.) *Evolution and environment in tropical America*. Univ. Chicago Press, Chicago, USA.
- Díaz, J.M. & M. Puyana**. 1994. Moluscos marinos del Caribe colombiano, un catálogo ilustrado. *Colciencias – Invemar - Fundación Natura*, Bogotá, 291 p.
- , **J. Garzón-Ferreira & S. Zea**. 1995. Los arrecifes coralinos de la isla de San Andrés, Colombia: estado actual y perspectivas para su conservación. *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Col. Jorge Álvarez Lleras, **7**: 1-150.
- , **L.M. Barrios, M.H. Cendales, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, M. López-Victoria, G.H. Ospina, F. Parra-Velandia, J. Pinzón, B. Vargas-Ángel, F.A. Zapata & S. Zea**. 2000. Áreas coralinas de Colombia. *Publ. Esp. INVEMAR*, **5**, Santa Marta, 176 p.
- Donovan, S.K. & D.T.J. Littlewood**. 1993. The benthic mollusk faunas of two contrasting reef paleosubenvironments: Falmouth Formation (late Pleistocene, last interglacial). *The Nautilus*, **107**(1): 33-42.
- Duque-Caro, H.** 1993. Los foraminíferos de la cuenca del Atrato y la evolución del istmo de Panamá. Pp. 96-109 en P. Leyva (Ed.) *Colombia Pacífico*, vol. 1, Proyecto Biopacífico, Inderena-DNP-GEF.
- Geister, J.** 1972. Nota sobre la edad de las calizas del Pleistoceno marino en las islas de San Andrés y Providencia (mar Caribe occidental, Colombia). *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.*, **6**: 135-140
- . 1973a. Los arrecifes de la isla de San Andrés (mar Caribe, Colombia). *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.*, **7**: 211-228.
- . 1973b. Pleistozäne und Rezente Mollusken von San Andres (karibisches Meer, Kolumbien) mit Bemerkungen zur geologischen Entwicklung der Insel. *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.*, **7**: 229-251.
- . 1975. Riffbau und geologische Entwicklungsgeschichte der Insel San Andres (westliches karibisches Meer, Kolumbien). *Stuttgart. Beitr. Naturk., Ser. B*, **15**: 1-203.
- . 1982. Pleistocene reef terraces and coral environments at Santo Domingo und near Boca Chica, southern coast of the Dominican Republic. *Trans. 9th Carib. Geol. Conf.*, **2**: 289-703.
- . 1983. Holozäne westindische Korallenriffe: Geomorphologie, Ökologie und Fazies. *Facies*, **9**: 173-284.
- . 1992. Modern reef development and Cenozoic evolution of an oceanic island/reef complex: Isla de Providencia (western Caribbean Sea). *Facies*, **27**: 1-70.
- & **J.M. Díaz**. 1997. A field guide to the atolls and reefs of San Andrés and Providencia (Colombia). *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, Panamá, **1**: 235-262.
- . 2008. A field guide to the atolls and reefs of San Andrés and Providencia (Colombia). *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, Panamá, **1**: 235-262.
- Hodson, F., H. Hodson & G.D. Harris**. 1927. Some Venezuelan and Caribbean mollusks. *Bull. Amer. Paleont.*, **13**(49): 1-80.
- Hoskins, C.W.** 1964. Molluscan biofacies in calcareous sediments, Gulf of Batabano, Cuba. *Amer. Assoc. Petr. Geol. Bull.*, **48**: 1680-1704.
- Hubach, E.** 1956. Aspectos geográficos y geológicos y recursos de las islas de San Andrés y Providencia. *Cuad. Geogr. Colombia*, **1**: 1-32.
- Jackson, J.B.C., P. Jung, A.G. Coates & L.S. Collins**. 1993. Diversity and extinction of tropical American mollusks and emergence of the Isthmus of Panama. *Science*, **26**: 1624-1626.
- Jung, P.** 1965. Miocene Mollusca from the Paraguaná Peninsula, Venezuela. *Bull. Amer. Paleont.*, **49** (223): 389-637.
- . 1969. Miocene and Pliocene mollusks from Trinidad. *Bull. Amer. Paleont.*, **55**(247): 293-573.
- . 1972. Mollusks from the White Limestone Group of Jamaica. *Mem. VI Conf. Geol. Caribe*, Caracas: 465-468.
- Marks, J.** 1951. Miocene stratigraphy and paleontology of southwestern Ecuador. *Bull. Amer. Paleont.*, **33**(139): 271-432.

- Maurry, C.J.** 1920. Scientific survey of Porto Rico and the Virgin Islands. N. York Acad. Sci., **3**(1): 1-77.
- Olsson, A.A.** 1925. A further contribution to the paleontology of Trinidad (Miocene horizons). Bull. Amer. Paleont., **10**(42): 1-25.
- . 1922. The Miocene of northern Costa Rica with notes on its general stratigraphic relations, part I. Bull. Amer. Paleont., **6**: 42-55.
- . 1932. Contributions to the Tertiary paleontology of northern Peru, part 5, the Peruvian Miocene. Bull. Amer. Paleont., **19**(68): 1-272.
- . 1942. Tertiary and Quaternary fossils from the Burica Peninsula of Panama and Costa Rica. Bull. Amer. Paleont., **27**(106): 1-106.
- . 1956. Colombia. Bull. Geol. Soc. Amer., Mem. **65**: 293-326.
- . 1964. Neogene mollusks from northwestern Ecuador. Paleont. Res. Inst., Ithaca, N. York, 256 p.
- & **A. Harbison.** 1953. Pliocene Mollusca of southern Florida. Acad. Nat. Sci. Philad., Monogr. **8**: 26-447.
- Perilliat, M.C.** 1960. Moluscos del Mioceno de la cuenca salina del istmo de Tehuantepec, México. Bol. Inst. Geol. Paleont. Univ. Autón. México, **8**: 1-31
- . 1978. Distribución de faunas malacológicas cenozoicas en el sur de México y norte de América Central. Bol. Inst. Geol. Paleont. Univ. Auton. México, 101:
- . 1992. Bivalvos y gasterópodos de la formación Ferrotepec (Mioceno medio) de Michoacán. Bol. Inst. Geol. Paleont. Univ. Autón. México,
- Petuch, E.J.** 1982. Geographical heterochrony: contemporaneous existence of Neogene and recent molluscan faunas in the Americas. Paleogr. Paleoclimatol. Paleoecol., **37**: 277-312.
- . 1988. Neogene history of tropical American mollusks. Coastal Education & Research Foundation, Charlottesville, Virginia, 217 p.
- Pflug, H.** 1961. Mollusken aus dem Tertiar von St. Domingo. Acta Humboldtiana, Ser. Geol. Paleont., **1**: 1-107.
- Pilsbry, H.A. & A.P. Brown.** 1917. Oligocene fossils from the neighborhood of Cartagena, Colombia, with notes on some Haitian species. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., **69**: 32-41.
- Rehder, H.A.** 1962. The Pleistocene mollusks of Grand Cayman Island, with notes on the geology of the island. J. Paleont., **36**(3): 583-585.
- Richards, H.G.** 1935. Pleistocene mollusks from western Cuba. J. Paleont., **9**(3): 253-258.
- , **R.T. Abbott & T. Skymer.** 1969. The marine Pleistocene mollusks of Bermuda. Notula Naturae, **425**: 1-10.
- Rutsch, R.** 1934. Die Gastropoden aus dem Neogen der Punta Gavilán in Nord-Venezuela. Mem. Soc. Paleont. Suisse, **54-55**: 1-169.
- Schubert, C. & B.J. Szabo.** 1978. Uranium-series ages of Pleistocene marine deposits of the islands of Curacao and La Blanquilla, Caribbean Sea. Geol. Mijnbouw., **57**: 325-332.
- Weisbord, N.E.** 1929. Miocene Mollusca of northern Colombia. Bull. Amer. Paleont., **14**(54): 1-57.
1962. Late Cenozoic gastropods from northern Venezuela. Bull. Amer. Paleont., **42**(193): 1-486.
- Woodring, W.P.** 1925. Miocene mollusks from Bowden, Jamaica: pelecypods and scaphopods. Carnegie Inst. Washington, Publ. **366**, Washington, 222 p.
- . 1928. Miocene mollusks from Bowden, Jamaica, part II, gastropods and discussion of results. Carnegie Inst. Washington, Publ. **385**, Washington, 564 p.
- . 1957. Geology and paleontology of canal zone and adjoining parts of Panama. Geology and description of Tertiary mollusks (Gastropods: Trochidae to Turritellidae). Geol. Surv. Prof. Pap., **306-A**: 1-137
- . 1959a. Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. Description of Tertiary mollusks (Gastropods: Vermetidae to Thaididae). Geol. Surv. Prof. Pap., **306-B**: 1-229.
- . 1959b. Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. Description of Tertiary mollusks (Pelecypods: Propeamussidae to Cuspidariidae; additions to families covered in paper 306-E; additions to gastropods; cephalopods). Geol. Surv. Prof. Pap., **306-F**: 1-745.
- . 1964. Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. Geology and description of Tertiary mollusks (Gastropoda: Columbelloidea to Volutidae). Geol. Surv. Prof. Pap., **306-C**: 1-293.
- . 1966. The Panama land bridge as a sea barrier. Proc. Amer. Phil. Soc., **110**: 425-433.
- . 1974. The Miocene Caribbean faunal province and its subprovinces. Verh. Naturforsch. Ges. Basel., **84**: 209-213.

Recibido: abril 27 de 2009.

Aceptado para su publicación: diciembre 28 de 2009.