

## LA ASOCIACION BENTONICA DEL BIVALVO MIOCENICO *NUCULANA* *FUNDATIONIS*: INDICE DE CONDICIONES DISAEROBICAS EN SEDIMENTOS CLASTICOS FINOS

Rudolf Fischer<sup>1</sup> & Teresita Aguilar<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Hannover, D-30167  
Hannover, Alemania.

<sup>2</sup>Escuela Centroamericana de Geología, Apdo 35, 2060 Universidad  
de Costa Rica, San José, Costa Rica.

(Recibido 5/7/1995; Aceptado 11/10/1995)

**ABSTRACT:** A fauna of benthic bivalvs, recolected from pelitic rocks of the Roca Carballo Member (Punta Carballo Formation) near Esparza, Puntarenas Province, Costa Rica, is composed of autochthonous and parautochthonous elements. The assemblage, characterized by low diversity and equity, is part of a former biocenosis. *N. (Nuculana) fundationis* n.sp. is the principal element of the association and is accompanied by *Harvella* aff. *sincola*, *Caryocorbula oropendula*, *Chione falconensis*, *Dosinia delicatissima*, *Tagelus cebus* and *Anadara singewaldi*. Other species of bivalvs are rare and facultative elements. The association colonized the soft, fine grained substrate of an subtidal estuary, wherein poikilo-aerobic conditions governed.

**RESUMEN:** Una fauna de bivalvos bentónicos, recolectada en capas lutíticas del Miembro Roca Carballo (Formación Punta Carballo), cerca de Esparza (Provincia de Puntarenas, Costa Rica) está compuesta de especímenes autóctonos y parautóctonos. La fauna de escasa diversidad y poca equidad es parte de una biocénosis fosilizada. El elemento principal es *N. (Nuculana) fundationis* n.sp. con la cual *Harvella* aff. *sincola*, *Caryocorbula oropendula*, *Chione falconensis*, *Dosinia delicatissima*, *Tagelus cebus* y *Anadara singewaldi* están asociadas. Otras especies de bivalvos son elementos facultativos de la asociación. La asociación colonizó el fondo de un estuario sublitoral con un substrato poiquilo-aeróbico.

### INTRODUCCION

En la Escuela Centroamericana de Geología, se encuentra depositada una pequeña colección de fósiles procedente del "Río Esparza" desde 1979. El material fue recolectado por R. Madrigal, S. Paniagua, G. Pinilla y T. Aguilar. La revisión reciente del material dió a conocer una especie de bivalvos desconocida hasta la fecha, como miembro de una asociación con otros bivalvos endobentónicos. Por este motivo, surgió la necesidad de un reconocimiento más detallado de la localidad y de nuevas recolectas de material.

El lugar del hallazgo se ubica en el puente sobre el Río Esparza, cerca del poblado Mojón de la ciudad de Esparza (Provincia de Puntarenas, Costa Rica; Coordenadas Lambert 218 300 N, 462

300 E; Fig. 1). Allí afloran cerca de 15 m de rocas clásticas, lajeadas y muy fosilíferas. Esta secuencia forma parte de la sección basal del Miembro Roca Carballo (KUYPERS 1979), miembro medio de la Formación Punta Carballo (v. SPRECHMANN 1984:151; LAURITO 1988). Se hizo una recolecta por horizontes en 4 capas seguidas, acompañada por estudios tafonómicos. El presente trabajo describe los resultados más importantes obtenidos.

### LITOESTRATIGRAFIA Y EDAD ESTRATIGRAFICA

La sección está compuesta de capas lajeadas de rocas clásticas finas. La base está formada por una secuencia de:

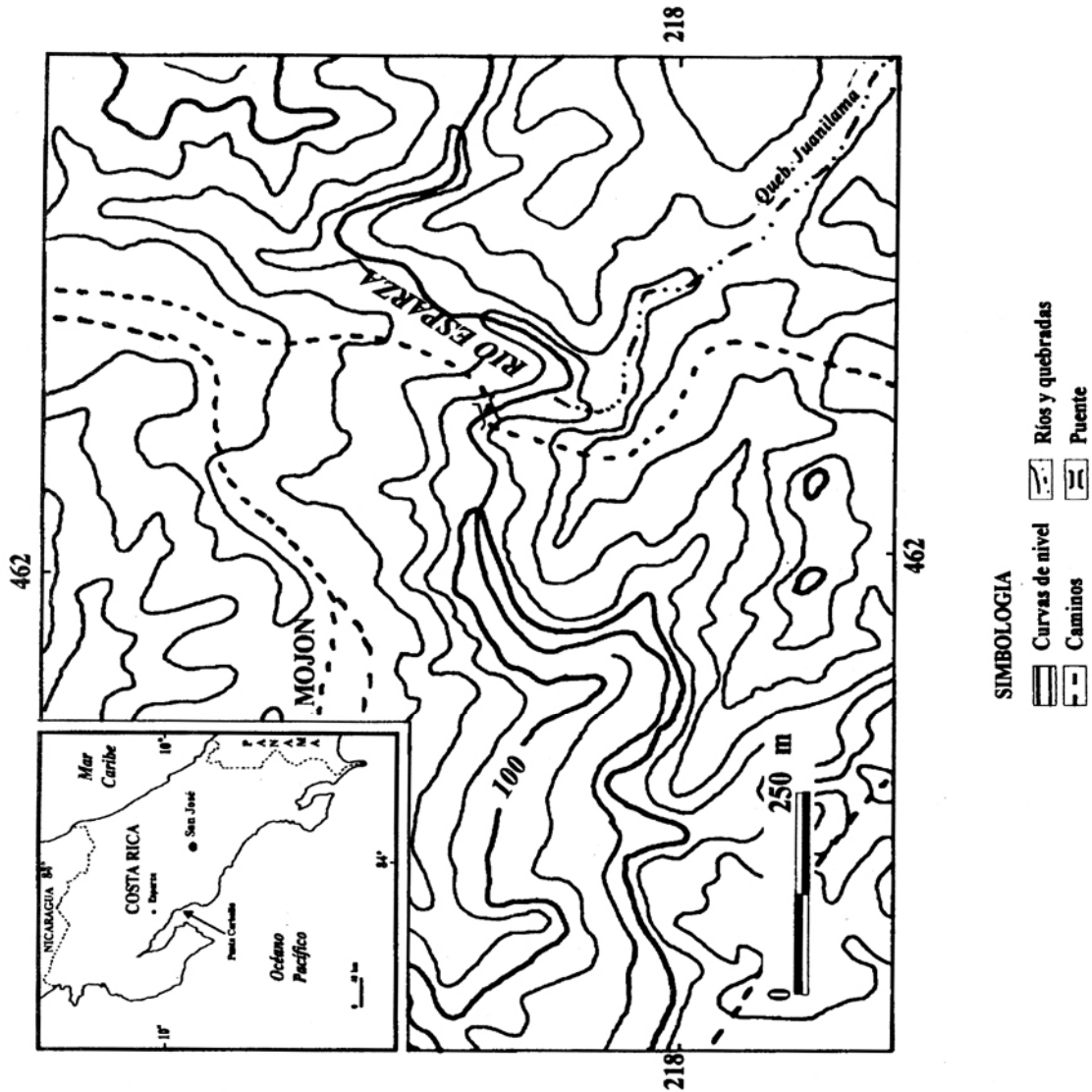
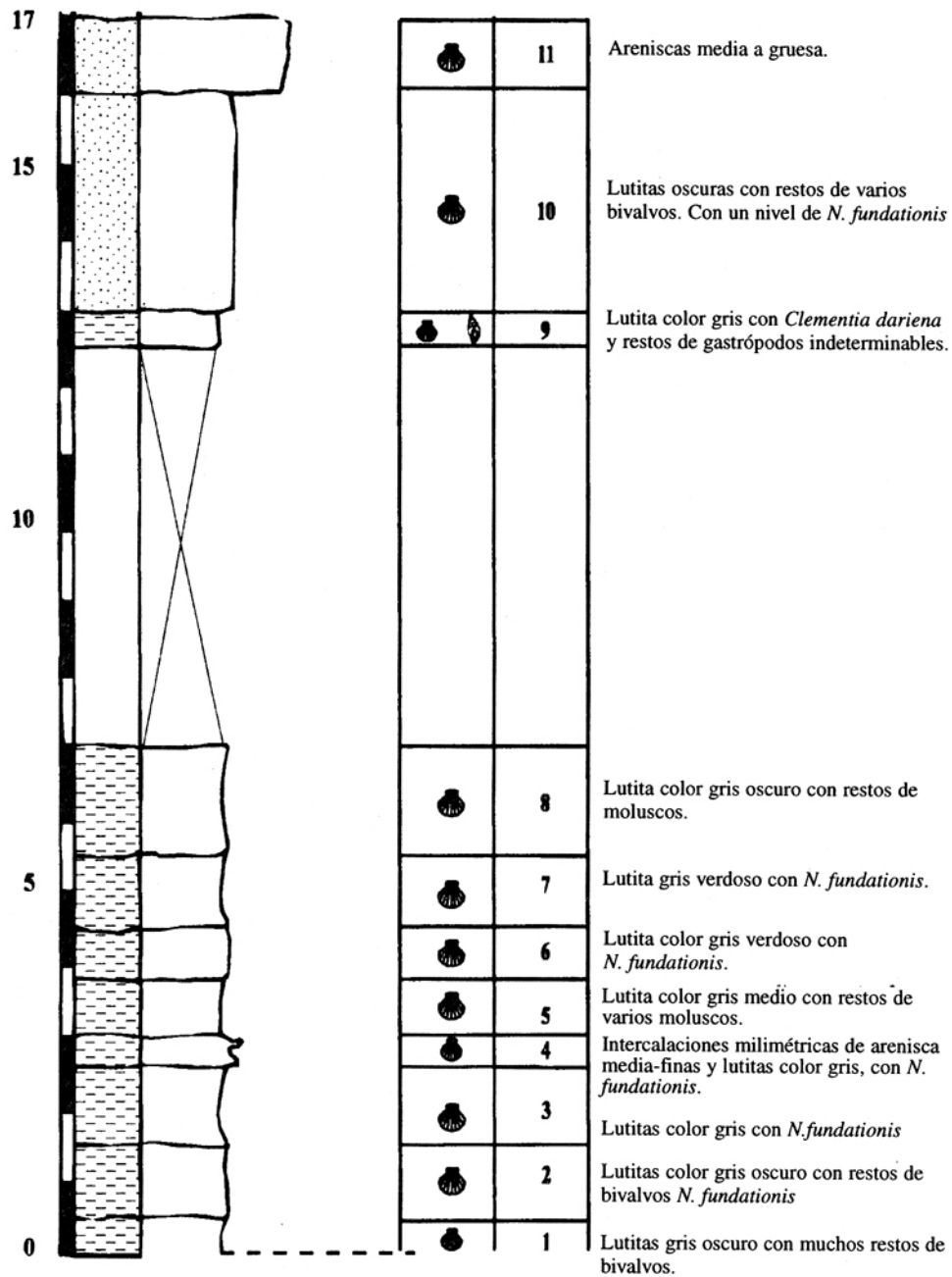


Fig. 1: Mapa de ubicación y localización del hallazgo de la nueva asociación de *Nuculana fundationis*.

arriba	capa 4	20 cm, arenita de grano mediano, gris-verduzco
	capa 3	12 cm, lutita bioturbada, verduzco-café
	capa 2	18 cm, lutita bioturbada, verduzco-café
abajo	capa 1	10 cm, lutita, laminado, gris-oscuro.

Todas las capas son de una roca muy dura, que rompe en forma de cascotes cortantes y presentan color café oscuro de meteorización. La sección completa se compone de un conjunto de capas muy comparables lito y biológicamente con las capas 1-4, estudiadas en detalle (Fig. 2).

Aunque no hay afloramientos que conecten sin interrupción el sitio Río Esparza con la región tipo y bien estudiada de la Formación Punta



Escala 1 : 100

Fig. 2: Sección litológica de las capas de la Formación Punta Carballo (Miembro Roca Carballo) que afloran en el lecho del Río Esparza (provincia de Puntarenas, Costa Rica).

Carballo (KUYPERS 1979, AMANN 1993, LAURITO 1988; v.fig.1) se correlacionan las rocas del río con las de la base del Miembro Roca Carballo (KUYPERS 1979). La paralelización se basa en la tectónica general de los alrededores y en la similitud de la litología. Además, las faunas de moluscos bentónicos recolectadas, indican un biótomo marino, con sedimentos característicos para la parte más basal del Miembro (v.AMANN 1993).

Las rocas de la Formación Punta Carballo (especialmente del Miembro Roca Carballo) fueron conocidas como muy fosilíferas, antes de darle su rango litoestratigráfico formal (v. HOFFSTETTER 1960:276-280). HAAS 1942, publicó una amplia lista de moluscos sugiriendo una edad de Mioceno Medio para la formación. WOODRING (1973) presentó una lista de 47 especies de moluscos, basada en muestras recolectadas en el área tipo de la Formación Punta Carballo. Además, constató marcadas afinidades paleogeográficas con Perú y dató los depósitos fosilíferos como del "Late Early Miocene" (Woodring, 1978:180). A partir de los trabajos de la Campaña Geológica que realizó la Escuela Centroamericana de Geología en 1985 (v. LAURITO, 1988) se subdivide la Formación Punta Carballo en tres Miembros, los Miembros Caletas, Roca Carballo y Mata de Limón (v. DENYER & ARIAS 1994: fig. 3-2). Esas unidades están superpuestas pero también se interdigitan lateralmente. Se le admite al Miembro Roca Carballo un rango bioestratigráfico del Mioceno Medio (HAAS 1942) hasta el Mioceno Superior (FISCHER 1981 a,b; AMANN 1993).

#### OBSERVACIONES TAFONOMICAS

Todas las capas estudiadas son fosilíferas, pero cada una presenta su propio espectro de especies bentónicas (Fig. 3). La preservación de todos los moluscos es uniforme: independientemente de la composición textural y mineralógica original de las conchas, se observa una delgada capa de calcita sobre moldes o improntas, que por lo general se pierden durante la preparación en el laboratorio. Sobresalen uniformemente los bivalvos. Hallazgos de otros organismos son esporádicos y se encuentran sólo en las capas 1 y 2 (pequeños gasterópodos, muy pocos fragmentos de equinodermos y de cangrejos). La mayoría (80%) de los bivalvos está preservada con las valvas articuladas, las valvas desarticuladas no presentan huellas de

una adicional destrucción postmortal. Se observa un arreglo de las conchas paralelo a la estratificación. Las valvas desarticuladas están en posición estable.

Se presentan ciertas diferencias respecto a las observaciones descritas, entre los especímenes de diferentes especies. 5% de las valvas articuladas de *Nuculana foundationis* presentan una posición perpendicular o inclinada a la estratificación. Dos ejemplares articulados (capa 2) están preservados en forma "cono en cono", o sea, un individuo de menor tamaño está metido entre las valvas de un individuo de tamaño mayor. Esto es un índice de la influencia por lo menos esporádica, de movimiento de aguas. *Harvella* aff. *sincola* y *Caryocorbula oropendula* están documentadas exclusivamente por valvas articuladas. Las valvas poco frecuentes de péctenes (*Argopecten* aff. *levicostatus* en capa 1 y 2; *Amusium* sp. en capa 2) siempre están desarticuladas. También las valvas de la especie semi-endobentónica (frecuente sólo en capa 2), *Anadara (Rasia) singewaldi*, están, por lo general, desarticuladas, aunque se encuentran algunas pocas articuladas.

Las valvas de cada especie se presentan en un tamaño preferencial, del cual no hay mucha variación. Esto significa que la clasificación se debe a causas primarias, biológicas y no tanto a secundarias, como retrabajo y transporte.

Las observaciones expuestas permiten sugerir la parautoctonía de la mayoría de los bivalvos. Las formas endobentónicas no están preservadas en su posición vital, pero sus restos documentan una restringida influencia de transporte postmortal. En general, su tafótomo coincide con el biótomo original. Por su frecuencia, la buena preservación de las valvas y por ocurrir también en forma de valvas articuladas, se interpreta la especie semiendobentónica *Anadara (Rasia) singewaldi* como isotópica, ya que a pesar de ciertas alteraciones postmortales, todavía se encuentra en su biótomo original. Las especies epibentónicas, finalmente, son elementos alóctonos.

La fauna de bivalvos bentónicos abarca las siguientes especies:

- Nuculana (Nuculana) foundationis* n.sp.
- Anadara (Rasia) singewaldi* SPIEKER 1922
- Argopecten* aff. *levicostatus* (TOULA 1909)
- Amusium* sp.
- Dosinia (Dosinia) delicatissima* BROWN & PILSBRY 1913
- Cyclinella cyclica* (GUPPY 1866)

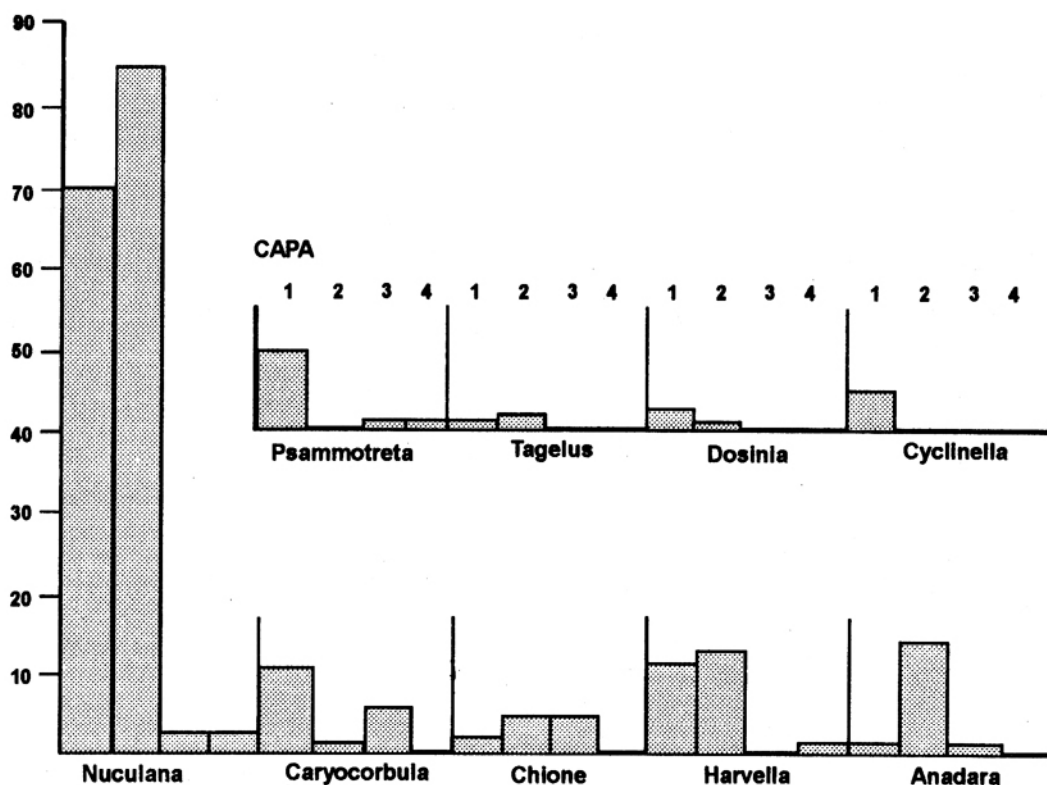


Fig. 3: Variación de la distribución numérica de los individuos por género, encontrados en 4 capas consecutivas de la base de la sección Río Esparza (Miembro Roca Carballo, Mioceno).

*Chione (Lirophora) falconensis* H.K.HODSON 1927

*Harvella* aff. *sincola* (OLSSON 1922)

*Psammotreta hadra* WOODRING 1982

*Tagelus cebus* OLSSON 1922

*Caryocorbula oropendula oropendula* (OLSSON 1922)

Hallazgos adicionales poco significativos por su escasez son:

gasterópodos (4-5mm de altura, capa 1 y 2)

fragmentos de equinodermos (en capa 2)

restos de cangrejos (un fragmento de tenaza, capa 1). *Clementia dariena* (capa 9)

La composición de las tanatocénosis varía en cada capa (Fig. 4). Hay cambios de la diversidad así como de la equidad. Las especies con el mayor número de individuos son *Nuculana fundationis*,

*Harvella* aff. *sincola*, y *Caryocorbula oropendula oropendula*. Son frecuente también, pero solo en ciertas capas, individuos de *Psammotreta hadra* (en 1) y *Anadara (Rasia) singewaldi* (en 2). De cierta importancia numérica es *Dosinia delicatissima* (en capa 1 y 2). Las demás especies forman elementos numéricamente subordinados dentro de las tanatocénosis.

## SISTEMATICA

Las once especies de bivalvos bentónicos encontradas en las capas estudiadas del Río Esparza, son en su mayoría conocidas de Costa Rica. Por lo que la descripción sistemática se restringe, a unos cortos comentarios y a la descripción de la especie nueva que domina numéricamente las faunas.

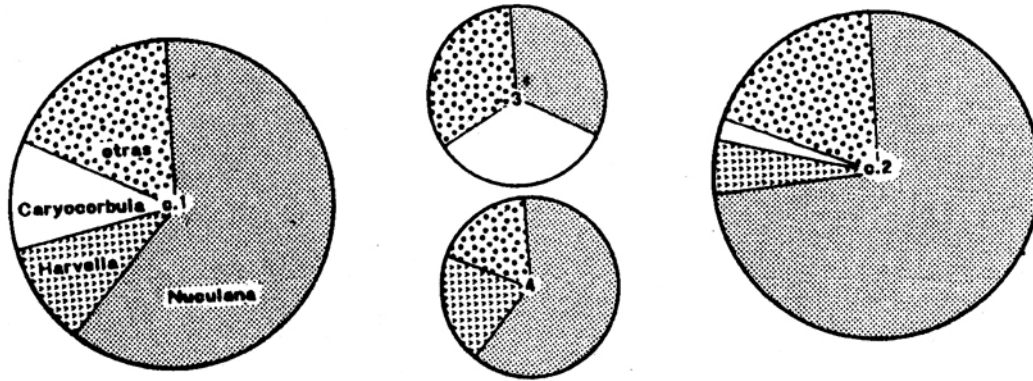


Fig. 4: Composición de las faunas de bivalvos bentónicos, encontradas en cuatro capas consecutivas de la base de la sección Río Esparza. Se explotaron de las capas 1 y 2 (c.1, c.2)  $1/4 \text{ m}^2$  y de las capas 3 y 4 sólo  $1/10 \text{ m}^2$ .

- *Anadara (Rasia) singewaldi* SPIEKER 1922 (ill.: SPIEKER, lám. 5, Fig. 12,13): es una de las especies citadas por WOODRING 1974 como "elemento peruviano" dentro de la fauna de la Formación Punta Carballo. La especie es frecuente en la capa 2 (lutita oscura, bioturbada) de la sección del Río Esparza y ocurre también en rocas lutíticas hasta areníticas de grano grueso de la Formación Punta Carballo. Según los criterios de THOMAS 1978 y de ALEXANDER 1993 se supone que *Anadara singewaldi* es una especie semiinfaunal y bisada.

- *Argopecten aff. levicostatus* (TOULA 1909) (ill.: FISCHER & FRANCO 1979, lám.1, Fig. 5,6): una especie, que presenta menos pliegues radiales (15-16) sobre su valva que la especie nominal de TOULA (21). Hay pocas valvas desarticuladas de la especie en las capas 1 y 2 del Río Esparza, pero es una forma frecuente en otras localidades miocénicas de Costa Rica.

- *Dosinia (Dosinia) delicatissima* BROWN & PILSBRY 1913 (ill.: WOODRING 1982, lám.102, Fig. 2; lám.118, Fig. 9,14): pocos individuos parautóctonos en las capas 1 y 2 (lutitas oscuras) del Río Esparza. La especie se halla en arenitas de grano medio en otras localidades miocénicas de Costa Rica (Punta Judas; vertiente Atlántica).

- *Cyclinella cyclica* (GUPPY 1866) (ill.: WOODRING 1982, lám.120, Fig. 18,19; lám.123,

Fig. 3,5): es una de las especies accesorias en la capa 1 del Río Esparza. WOODRING 1974, cita una *Cyclinella cf. betyensis* como especie a veces frecuente en el área de la Punta Carballo.

- *Chione (Liophora) falconensis* H.K.HODSON 1927 (ill.: WOODRING 1982, lám.119, Fig. 1,7): los hallazgos en las lutitas oscuras (capa 1-3) del Río Esparza comprueban la existencia de la especie en el Mioceno Medio de Costa Rica, formando un puente biogeográfico entre las localidades venezolanas (FM Falcón, FM Urumayo:HODSON 1927), panameñas (FM Alhajuela, FM Gatún: WOODRING 1982) y mexicanas (FM Ferrotepec, Michoacán: PERRILLIAT 1992).

- *Harvella aff. sincola* (OLSSON 1922) (ill. PERRILLIAT 1992, lám.2, Fig. 9,11): ejemplares de la especie son frecuentes en las lutitas oscuras del Río Esparza (capa 1,2) y raros en las arenitas (capa 4). Nuestros ejemplares coinciden bien respecto a tamaño, morfología general e incluso a la ornamentación con la especie nominal descrita por OLSSON, pero difieren de ella por presentar una microestructura diferente, similar a la descrita por OLSSON (1961:334,) para *Tumbeziconcha thracoides* (Fig.5).

- *Psammotreta hadra* WOODRING 1982 (ill.: WOODRING, lám.114, Fig. 15,16): una especie muy frecuente en las lutitas oscuras, no bioturbadas (capa 1) del Río Esparza y rara en las

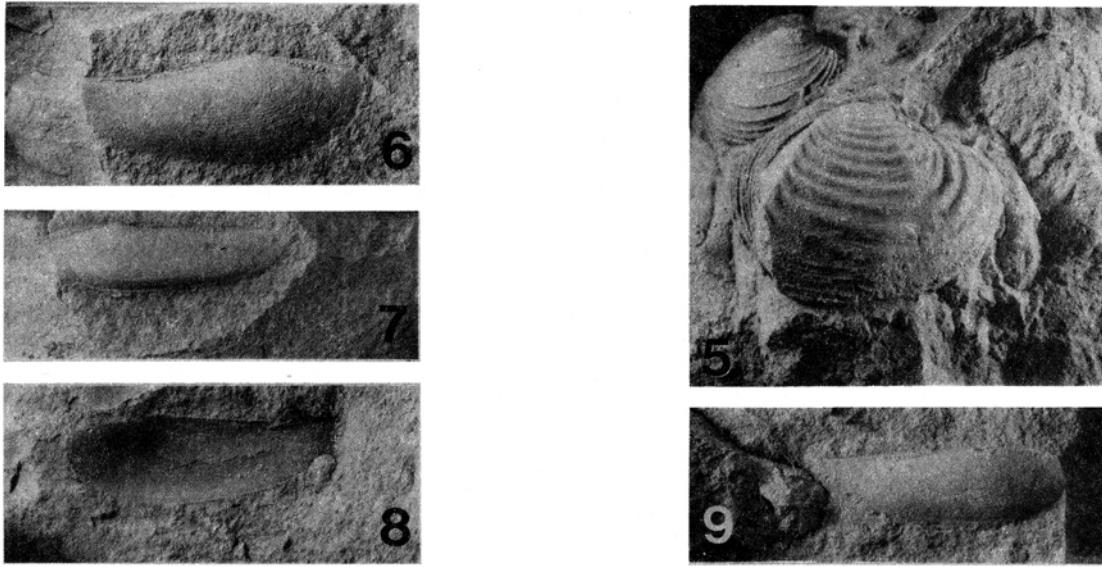


Fig. 5: *Harvella* aff. *sincola* (OLSSON, 1922). Ej. CF-4030. Capa 2; valva derecha. Molde con restos de la concha (tamaño natural)

Fig. 6: *Nuculana (Nuculana) fundationis* n.sp. Holotipo. Ej. CF-4064. Capa 2; molde de una valva izquierda (x2).

Fig. 7: *Nuculana (Nuculana) fundationis* n.sp.. Ej. CF-4093. Capa 2; individuo excepcionalmente bajo (x2).

Fig. 8: *Nuculana (Nuculana) fundationis* n.sp.. Ej. CF-4095. Capa 2; molde de una valva izquierda con restos de la concha (x2).

Fig. 9: *Nuculana (Nuculana) fundationis* n.sp. Ej. CF-4094. Capa 2; molde de una valva derecha. Umbón y punta posterior incompletos (x2).

capas 3 y 4. Hallazgos fuera de ésta localidad están relacionados con substrato arenoso (FM Gatún: WOODRING 1982; FM Punta Judas: colección de la ECG).

- *Tagelus cebus* OLSSON 1922 (ill.: OLSSON, lám.29, Fig. 9): una especie accesoria en las lutitas de las capas 1 y 2 del Río Esparza.

- *Caryocorbula oropendula oropendula* (OLSSON 1922) (ill.: OLSSON, lám.28, Fig. 12-14, 26,27): los pequeños ejemplares (5,5 mm) de ésta especie sólo se hallan en capas lutíticas (1-3) y faltan en las arenitas (capa 4). Las valvas presentan una ornamentación muy variable respecto a todos aquellos caracteres que fueron usados por WOODRING 1982 para diferenciar tres subespecies. Sin embargo, el número restringido de nuestros ejemplares no permite rechazar la subdivisión por artificial.

- *Nuculana (Nuculana) fundationis* n.sp. (Figs. 6-9)

Derivatio nominis: fundatio (lat.), la fundación, en honor a la Fundación Volkswagen,

Hannover, que hizo posible la estadía de un autor (Fischer) y la recolecta del material.

Material: alrededor de 200 ejemplares, de preservación variable, siempre con las valvas unidas, articuladas (CO-299-320; CF-4093-4095, 5017-5035).

Holotipo: ejemplar CF-4064 (= CO-298), figurado en Fig. 6.

Locus typicus: lecho del Río Esparza, puente camino Esparza - San Mateo, Coord.Lambert 218 300 N, 462 300 E.

Stratum typicum: capas lutíticas oscuras de la Formación Punta Carballo, Miembro Roca Carballo.

Edad bioestratigráfica: Mioceno Medio.

Dimensiones: Son medibles el largo y la altura de los ejemplares. El ancho está alterado por la compactación del sedimento.

l	a		l	a
19.0	7.0	holotipo	16.0	6.0
4.0	1.8		17.5	7.0
8.0	3.0		18.0	5.5
13.0	4.5		19.0	6.5



**Descripción:** Una especie de *Nuculana* (*Nuculana*) de tamaño mediano, con valvas delgadas (?), cerradas, inequilaterales y de contorno alargado. Presentan una ornamentación por estrías concéntricas de muy regular distancia, que disminuyen sólo un poco en la parte posterior de la valva. El umbón está situado en el tercio (excepcionalmente en el cuarto: Fig. 7) anterior de la valva. Forma una punta un poco elevada, causando un borde dorsal moderadamente angular (Fig. 6-8). El lado dorsal presenta una lúnula corta y un largo escudete. El borde anterior es lingüiforme; el borde ventral convexo, la parte posterior alargada con borde redondeado. Los ejemplares de altura reducida (Fig. 7,9) presentan un borde ventral casi paralelo al borde dorsal.

La charnela se compone de una fila anterior de dientes corta con un ángulo dirigido hacia el umbón, y una fila posterior más larga, de dientes más uniformes y paralelos. La preservación del material no permite reconocer un resilífero ni otros rasgos internos de la concha.

**Comparación:** El material está preservado uniformemente. La concha se alteró a una delgada capa calcítica sobre el molde, que se pierde generalmente, durante la excavación y la preparación. Todos los ejemplares parecen aplastados por la compactación. Aunque no sea posible medir el valor exacto de la compactación, el proceso no fue tan grande que no permita reconocer que las valvas están cerradas de origen. Este es el carácter diagnóstico del género *Nuculana*, a diferencia de *Yoldia* que presenta apertura pedal y sifonal. Las especies de *Nuculana* difieren de las similares del género *Adrana* por no presentar una concha casi equilateral y un borde charnelar recto. Los caracteres descritos de la morfología de la concha permiten incluir la nueva especie en el subgénero *N.*(*Nuculana*) (comp. COX et al. 1969:N235).

*N.*(*Nuculana*) *foundationis*, es la única especie del subgénero conocida hasta la fecha en la Provincia del Paleocaribe (DIAZ, M. & PUYANA, M., 1994). Tampoco hay representantes recientes en las provincias actuales Panámica y del Caribe, incluso faltan a lo largo de la costa Brasileña (RIOS 1975). Las especies recientes de *N.*(*Nuculana*) parecen preferir áreas árticas con aguas frías (comp. KEEN 1971).

La documentación fósil de la superfamilia Nuculanacea en general es muy escasa. Del Mioceno de Costa Rica sólo se ha descrito *Nuculana* (*Saccella*) *acrita epacra* (WOODRING

de areniscas finas de la Formación Coris (FISCHER & FRANCO 1979). La colección de la Escuela Centroamericana de Geología contiene además dos ejemplares de una *Nuculana* sp. de lutitas oscuras provenientes de Punta Leona (FM Punta Judas) y de una *Adrana* aff. *tonosiana* (PILSBRY & OLSSON) del Mioceno medio temprano de la FM Punta Judas. OLSSON 1922 describió varias especies de nuculanaceas del Plioceno de la Vertiente Atlántica que necesitan revisión sistemática.

**Distribución facial y temporal:** La nueva especie está relacionada con lutitas oscuras del Miembro Roca Carballo del Mioceno Medio.

**Distribución geográfica:** Una especie hasta la fecha sólo conocida en Costa Rica.

#### La asociación a *Nuculana foundationis*

Las capas de la sección son uniformemente fosilíferas. La diferencia en el número de individuos recuperados en la capa 1 (113 ejemplares) y 2 (114), en comparación con los de la capa 3 y 4 (20) se debe al diferente estilo de muestreo. Por lo que solo las faunas de las capas 1 y 2 sirven para una evaluación estadística.

Las especies de bivalvos asociadas en capas 1 y 2 son las siguientes:

1. Especie dominante de la asociación de bivalvos endobentónicos:  
*Nuculana foundationis* con 60-70% de los individuos.
2. Especies obligatoriamente asociadas con un número todavía mencionable de individuos:  
*Harvella* aff. *sincola* 7-10%  
*Caryocorbula oropendula* 1-10%
3. Especies obligatoriamente asociadas con número reducido de individuos:  
*Chione falconensis* 2-3%  
*Dosinia delicatissima* 1-3%  
*Tagelus cebus* 1-2%
4. Única especie supuestamente semiinfaunal  
*Anadara singewaldi* 1-12%

Elementos facultativos, asociados sólo a la fauna de la capa 1, son:

*Cyclinella cyclica* con 4.5 % y  
*Psammotreta hadra* con 8.0 % de los individuos.

En la capa 3 se observa una reducción de *N. foundationis*. La fauna está numéricamente domina-



da por *Caryocorbula oropendula*. *N. fundationis* se reduce más aún en la capa 4, en la cual *Psammotreta hadra* tiende a ser el elemento dominante.

Las faunas de bivalvos de todas las capas estudiadas presentan un número reducido de especies y una equidad reducida de composición. Las conchas son relativamente pequeñas. Alcanzan sólo 70-50% de los tamaños reportados en la literatura. Sólo la pequeña especie *Caryocorbula oropendula* llega a tamaños regulares. Un carácter mencionable es la ausencia del epibentos y la ausencia (capa 1) o el muy reducido desarrollo de bioturbación (capa 2 y 3).

### CONCLUSIONES PALEOCOLOGICAS

Para determinar el nicho ecológico, ocupado por la asociación descrita se usan datos aportados por el sedimento y deducibles de los requerimientos ecológicos de formas emparentadas recientes. Ninguna de las especies encontradas de bivalvos es reciente y todas están restringidas a depósitos neógenos. Por lo que sólo se puede discutir un reducido juego de factores ecológicos que influyen en la asociación fósil, deduciéndolos del conjunto de especies que actualmente representan los respectivos géneros en el área.

El sustrato colonizado por la asociación de *Nuculana fundationis* fue pelítico y de composición uniforme. El sustrato posiblemente fue, barroso, poco estable ("soupground" o "soft-ground" sensu BROMLEY 1990). Lo cual se deduce de tres observaciones: no hay esqueletos ni icnofósiles de invertebrados sedimentívoros (comp. VARGAS 1987), no hay invertebrados endobentónicos detritívoros además de *Nuculana fundationis*, una especie que mantiene el contacto con la columna del agua por sifones y, finalmente, son raras las especies epibentónicas. Tal vez, la inmediata superficie del sustrato fue más barrosa que el sedimento subyacente por la influencia de la densa población de *Nuculana fundationis*. Las especies de bivalvos sifonados y detritívoros retrabajan continuamente el sedimento y acumulan partículas muy finas sobre la superficie (ALLER 1982; BROMLEY 1990) y alteran de éste modo la calidad de la superficie e influyen en la colonización por otros organismos bentónicos.

A pesar de la influencia fundamental del sustrato en la distribución de bivalvos e invertebrados bentónicos en general (LEVINTON 1982; ALON-

GI 1989), hay muy pocas informaciones que detallen las preferencias de los organismos por un sustrato determinado. Trabajos originales (p.e. PILSBRY & LOWE 1932; HERTLEIN & STRONG 1955; CRUZ SOTO & JIMENEZ 1994) mencionan a veces al sustrato en forma general, y las monografías no dan ninguna información (OLSSON 1961; OLDROYD 1924) o sólo información muy fragmentaria (KEEN 1971) en éste respecto. Varias especies centroamericanas de *Dosinia*, *Cyclinella*, *Tagelus*, *Harvella* y *Caryocorbula* (KEEN 1971; CRUZ SOTO & JIMENEZ 1994) viven en fango.

El sustrato fue rico en *materia orgánica*. Esto se comprueba por el buen desarrollo de las nuculanas detritívoras y por el color oscuro de la roca, debido a sustancia orgánica y a pirita microscópica dispersas en la roca.

El contenido de *oxígeno* del sedimento está relacionado, generalmente, de forma inversa con el contenido de materia orgánica. Se postula una posición del nivel redox cerca de la superficie del sedimento. A pesar del posible intercambio con las aguas sobreyacentes, incluso los pocos centímetros más altos del sustrato, colonizados por la fauna endobentónica, sufrieron escasez de oxígeno y presentaron condiciones disaeróbicas. Esta es la posible causa para la reducida diversidad y la pequeña equidad de la fauna de bivalvos y para el pequeño tamaño de sus valvas.

Los individuos de cada especie de bivalvos presentan tamaños preferidos (v. cap. tafonomía). Esto puede estar relacionado con fluctuaciones de las condiciones de aereación de la parte más superior del sustrato, colonizado por los bivalvos descritos. La fauna se desarrolló durante una fase oxigenada (con  $>0,1$  mmol  $O_2/l$   $H_2O$ ; OSCHMANN 1994). En una fase siguiente, se reducen los contenidos de oxígeno ( $<0,1$  mmol) y la fauna endobentónica desaparece. Sólo los individuos de *Nuculana fundationis* tienden a salir del sedimento desfavorable. Se producen huellas de bioturbación por ése movimiento (capa 2) y acumulación de ejemplares bivalvos en planos de estratificación. La muerte contemporánea de las diferentes especies se refleja en el tamaño uniforme de sus valvas.

Para un ambiente con condiciones variables de oxígeno OSCHMANN 1994 introduce la palabra "poiquilo-aeróbico", restringiendo la palabra "disaeróbico" para denominar condiciones estables de escasez de oxígeno. La asociación de *Nuculana*

*fundationis* estuvo adaptada a las condiciones poiquilo-aeróbicas: domina como especie oportunística en las capas 1 y 2 y sufre la mayor reducción numérica en el transcurso de la sedimentación de la capa 4, para la cual un rico inventario de huellas de vida (endicnias) comprueba condiciones aeróbicas en el substrato.

Las especies que representan actualmente los géneros encontrados en la asociación de *Nuculana fundationis* son de aguas someras, subtidales en general y viven desde el nivel de la marea baja (*Cyclinellaingleyi*, comp. KEEN 1971:180; CRUZ SOTO & JIMENEZ 1994:86) hasta profundidades de 50-80 m. (*Tagelus affinis*, comp. KEEN 1971:246; *Harvella elegans*, comp. CRUZ SOTO & JIMENEZ 1994:43). Son típicas para aguas tropicales [con la excepción ya discutida de *Nuculana (Nuculana)*] y de salinidad marina normal. Por ser habitantes de aguas litorales se caracterizan como géneros euryhalinos.

El biótomo de la asociación de *Nuculana fundationis* está caracterizado por sedimentación tranquila y de material fino, con influencia de leves corrientes esporádicas, cerca del fondo. Esto se deduce de la preservación de conchas en forma de "cono en cono". Este tipo de preservación se conoce incluso en microfósiles (p.e. ostrácodos, ZHIRUL 1990, lám.3, Fig.29) y se requiere sólo corrientes muy suaves para conseguirlo. La continua y relativamente rápida sedimentación del material fino es, posiblemente, la razón para la ausencia de epizos sobre las conchas de *Anadara singewaldi* semiendobentónica y de la presencia de valvas acumuladas en planos de sedimentación.

El medio ambiente de la asociación fue un estuario submareal. Esta interpretación coincide con las observaciones geológicas (AMANN 1993) y sedimentológicas, además, es el ambiente preferido de muchas especies recientes de los géneros representados en la asociación (CRUZ SOTO & JIMENEZ 1994).

No hay documentación sobre asociaciones comparables, ni fósiles ni recientes de bivalvos bentónicos en el área Centroamericana. La búsqueda de asociaciones postmiocénicas que ocuparían el mismo nicho ecológico que la asociación de *N.(Nuculana) fundationis*, se dificulta además, por la ausencia de especies del subgénero en las actuales Provincias Panámica y del Caribe. Tomando en cuenta la literatura (WEISBORD 1964, JUNG 1969, WOODRING 1973, CRUZ SOTO & JIMENEZ 1994) se sugiere una sustitución

de *N.(Nuculana)* por *Nuculana (Saccella)* ssp. en el transcurso del Mioceno Superior o del Plioceno.

## AGRADECIMIENTOS

Los trabajos de campo se llevaron a cabo durante la realización del año sabático de uno de los autores (Fischer), quien agradece profundamente a la Escuela Centroamericana de Geología, San José, Costa Rica y a su director, MSc. W. Montero, por la hospitalidad ofrecida y a la Fundación Volkswagen, Hannover, que hizo posible la estadía (I/69 719). Agradecemos a la Universidad de Costa Rica por ofrecer facilidades del transporte y al Dr. Jorge Laguna, por su cooperación en los trabajos fotográficos. A los asistentes del Laboratorio de Paleontología por la ayuda en la preparación de las muestras.

## BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, R.R., 1993: Correlation of shape and habit with sediment grain for selected species of the bivalve *Anadara*. - *Lethaia* 26: 153-162.
- ALLER, R.C., 1982: The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. - En: McCALL, P.L. & TEVESZ, M.J.S. (eds.): *Animal-sediment relations. The biogenic alteration of sediments*: 53-102; Plenum Press, New York, London.
- ALONGI, D.M., 1989: Ecology of tropical soft-bottom benthos: a review with emphasis on emerging concepts. - *Rev.Biol.trop.*, 37,1: 85-100.
- AMANN, H., 1993: Randmarine und terrestrische Ablagerungsräume des neogenen Inselbogensystems in Costa Rica (Mittelamerika). - *Profil*, 4: 1-161.
- BROMLEY, R.G., 1990: Trace fossils. Biology and taphonomy. - *Spec.Topics Palaeont.*, 3: 280 págs.; Unwin Hyman, London.
- BROWN, A.P. & PILSBRY, H.A., 1913: Fauna of the Gatun Formation, Isthmus of Panama.II. - *Proc.Acad.nat.Sci.*, Philadelphia 64: 500-519.

- COX, L.R. et al., 1969: Systematic descriptions. - En: MOORE, R.C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, Vol.1, Mollusca 6, Bivalvia:N225-N489; Univ.Kansas, Lawrence.
- CRUZ SOTO, R.A. & JIMENEZ, J.A., 1994: Moluscos asociados a las áreas de manglar de la Costa Pacífica de América Central. - 182 págs.; Edit.Fundación UNA, Heredia.
- DENYER, P. & ARIAS, O., 1994: Estratigrafía sedimentaria. - En: DENYER, P. & KUSSMAUL, S. (Eds): Atlas geológico de la Gran Area Metropolitana, Costa Rica: 37-49; Editorial tecnol.Costa Rica, Cartago.
- DIAZ, J.M. & PUYANA, M., 1994: Moluscos del Caribe Colombiano, Un catálogo ilustrado. - 291págs.; Fundación Natura, Invemar, Bogotá.
- ETTER, W., 1994: Palökologie. - 294 págs.; Birkhäuser, Basel.
- FISCHER, R., 1981 (a): El desarrollo paleogeográfico del Mioceno de Costa Rica. - An.2ndo Congr.latinoamer.Paleont., 2: 565-579.
- FISCHER, R., 1981 (b): Die Herausformung des mittelamerikanischen Isthmus im Miozän Costa Ricas. - Zbl.Geol.Paläont., (I), 1981, 3/4: 210-221.
- FISCHER, R. & FRANCO, J.C., 1979: La Formación Coris (Mioceno; Valle Central, Costa Rica). - Inst.geogr.nac., Inf.semestral 1979, Enero a Junio: 15-71.
- HAAS, O., 1942: Miocene Molluscs from Costa Rica. - J.Paleont. 16,5: 307-316.
- HERTLEIN, L.G. & STRONG, A.M., 1955: Marine mollusks collected during the "Askoy" expedition to Panama, Colombia, and Ecuador in 1941. - Bull.amer.Mus.nat.Hist., 107, 2: 159-318.
- HODSON, F.; HODSON, H.K. & HARRIS, Gilbert D., 1927: Some Venezuelan and Caribbean mollusks. - Bull.amer.Paleont. 13,49: 160 págs.
- HOFFSTETTER, R., DENGU, G. & WEYL, R., 1960: Costa Rica. - Lexique strat.internat., V Amérique Latine, Fasc.2a Amérique Centrale: 227-306.
- JUNG, P., 1969: Miocene and Pliocene mollusks from Trinidad.- Bull.amer.Paleont.55,247: 293-657, 4.
- KEEN, A.M., 1971: Sea shells of Tropical West America. Marine mollusks from Baja California to Peru. - 2nda edit., 1064 págs.; Stanford Univ.Press, Stanford.
- KUYPERS, E.P., 1979: Analisis sedimentológico de la Formación Punta Carballo (Mioceno), Costa Rica. - Inst.geogr.nac., Inf.semestral 1979, Julio a Dic.: 77-94.
- LAURITO, C., 1988: Análisis sedimentológico de las formaciones El Fraile, en la costa suroeste de Nicaragua, Carmen y Punta Carballo, en la costa Pacífica de Costa Rica. - 117 págs. Escuela Centroamericana de Geología, Universidad de Costa Rica (tesis inédita).
- LEVINTON, J.S., 1982: Marine ecology. - 526 págs.; Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- LEWY, Z. & SAMTLEBEN, Chr., 1979: Functional morphology and palaeontological significance of the conchiolin layers in corbulid pelecypods. - Lethaia, 12: 341-351.
- OLSSON, A.A., 1922: The Miocene of Northern Costa Rica. - Bull.amer.Paleont., 9,39:173-481.
- OLSSON, A.A., 1961: Mollusks of the tropical Eastern Pacific. Panamic-Pacific Pelecypoda. - 574 págs.; Paleont.Res.Institut., Ithaca.
- OSCHMANN, W., 1988: Upper Kimmeridgian and Portlandian marine macrobenthic associations from Southern England and Northern France. - FACIES, 18: 49-82.
- OSCHMANN, W., 1994: Der Kimmeridge Clay von Yorkshire als ein Beispiel eines fossilen Sauerstoff-kontrollierten Milieus. - Beringeria, 9: 3-153.

- PERRILLAT, M.d.C., 1992: Bivalvos y gasterópodos de la Formación Ferrotepec (Mioceno Medio) de Michoacán. - *Paleont.mexic.*, 60: 49 págs.
- RIOS, E.C., 1975: Brazilian marine mollusks iconography. - 331 págs.; Río Grande-RS.
- SEYFRIED, H., SPRECHMANN, P. & AUGUI-LAR, T., 1985: Sedimentología y paleoecología de un estuario del litoral Pacífico del Istmo Centroamericano primordial (Mioceno Medio, Costa Rica). - *Rev.geol.Amer.-Central*, 3: 1-68.
- SPIEKER, E.M., 1922: The paleontology of the Zorritos Formation of the North Peruvian oil fields. - *John Hopkins Univ., Stud.Geol.* 3: 196 págs., Baltimore.
- SPRECHMANN, P. (ed.), 1984: Manual de Geología de Costa Rica. Volumen 1: Estratigrafía. - 320 págs.; Editorial Univ.Costa Rica, San José.
- TOULA, F., 1909: Eine jungtertiäre Fauna von Gatun am Panama-Kanal. - *Jb.geol.R.-Anst.* 58,4: 673-760.
- VARGAS, J.A., 1987: The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Description of the community. - *Rev.Biol.trop.*, 35,2: 299-316.
- WEISBORD, N.E., 1964: Late Cenozoic pelecypods from Northern Venezuela. - *Bull.amer.-Paleont.*, 45,204: 564 págs.
- WOODRING, W.P., 1973: Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama (Additions to gastropods, scaphopods, pelecypods: Nuculidae to Mallaeidae). - *US geol.Surv., Prof.Pap.*, 306-E: 453-539.
- WOODRING, W.P., 1974: Affinities of Miocene marine molluscan faunas on Pacific side of Central America. - *Publ.geol.ICAITI*, 4 (1973): 179-187.
- WOODRING, W.P., 1982: Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panamá. Description of Tertiary mollusks (Pelecypods: Propeamussidae to Cuspidariidae; additions to families covered in P-306-E; additions to gastropods; cephalopods). - *US geol.Surv., Prof.Pap.*, 306-F: 541-759.
- ZIHRUL, B., 1990: Mikrobiostratigraphie, Palökologie und Mikropaläontologie in Gesteinen des Unteren und Mittleren Malm am Langenberg bei Goslar/Oker. - *Clausthaler geowiss.Diss.*, 38 :220 págs.