

Patrimonio paleontológico

La paleontología marina en el Istmo de Panamá

Aaron O'Dea

Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, *odeaa@si.edu*
Scripps Institute of Oceanography

Félix Rodríguez

Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, *RodriguezF@si.edu*

Carlos De Gracia

Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, *decarlosf@hotmail.com*

Anthony G. Coates

Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, *coatesj@hardynet.com*

Palabras claves: Colectas, fósiles, geología, Istmo de Panamá, paleontología.

Resumen

El Istmo de Panamá tiene un rico registro fósil que ha permitido a los paleontólogos dilucidar la historia de su formación durante los últimos 10 millones de años, así como sus consecuencias ambientales, ecológicas y evolutivas para la vida en los mares de los trópicos americanos. Este artículo celebra 20 años del Proyecto de Paleontología de Panamá (*Panama Paleontology Project*, PPP), con una reseña de la paleontología marina en el Istmo. Se presenta primero, una introducción sobre la formación del Istmo y posteriormente, se ilustra la importancia de la paleontología para explicar el origen de la vida actual en los mares del área tropical de América. Se describen

además, algunas de las técnicas más apropiadas para coleccionar fósiles en la región y finalmente, se presentan cinco formaciones geológicas en las costas del Caribe y del Pacífico, como ejemplos de lugares donde, con relativa facilidad, puede realizarse el estudio de fósiles marinos.

Por último, cabe mencionar que mediante este escrito, se busca motivar a estudiantes e investigadores a introducirse en el mundo de la paleontología de las áreas tropicales.

Key words: Collecting, fossil, geology, Isthmus of Panama, paleontology.

Abstract

The Isthmus of Panama contains an extremely rich fossil record that has enabled paleontologists to assemble a fascinating account of how the Isthmus formed, and what the environmental, ecological and evolutionary consequences of its formation were to life in the seas of Tropical America. In this paper we celebrate 20 years of the Panama Paleontology Project (PPP) with an account of marine paleontology on the Isthmus with the aim of stimulating interest in students and researchers into the currently understudied world of tropical paleontology. We summarize over 100 years of paleontological research on the Isthmus of Panama, present the most up-to-date model of Isthmus formation, and describe the origins of the Caribbean and Pacific environments that prevail today. We provide a short review of the history of paleontological research on the Isthmus, illustrate the significance of Isthmian paleontological research for understanding the origin of life in Tropical American seas today, and highlight the potentials for future research. We describe the most appropriate techniques for collecting marine fossils in the region and the best ways to manage collections. Finally, we present three geological formations (the Late Miocene Gatun formation, the Pliocene Cayo Agua formation and the Plio-Pleistocene Burica formation) that occur on the Caribbean and Pacific coasts of the Isthmus. For each formation the location of outcrops, their sedimentology and their ages are presented alongside geological and paleontological evidence that describes their depositional environment. For each formation, we list areas where fossils can easily be collected, illustrate those fossils commonly found and discuss their environmental, ecological and evolutionary significance.

El Istmo de Panamá tiene un registro de la vida marina tanto en las costas del Pacífico como del Caribe de los últimos 10 millones de años (Ma), representado por los restos fosilizados de organismos con concha que alguna vez vivieron aquí (ver por ejemplo Figura 1).

A medida que emergió el Istmo, los sedimentos que fueron depositados en los mares a ambos lados de éste han sido expuestos en la superficie. Por tanto, actualmente es posible coleccionar fósiles de organismos que habitaron en ambientes que van desde las profundidades oceánicas abisales, cuando el Caribe y el Pacífico aún estaban conectados, hasta las aguas someras, como las que se ven hoy en día a lo largo del Caribe, con apenas 1Ma de edad.

El Proyecto de Paleontología de Panamá (PPP), auspiciado por el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI), se inició en 1986 con el objetivo de descubrir y estudiar la historia de la paleontología de las costas del Istmo de Panamá (Jackson y D'Croze 1997; Collins y Coates 1999). Veinte años más tarde, tras múltiples expediciones, cientos de muestras y grandes cantidades de fósiles coleccionados, el PPP ha tenido una serie de logros importantes que incluyen:

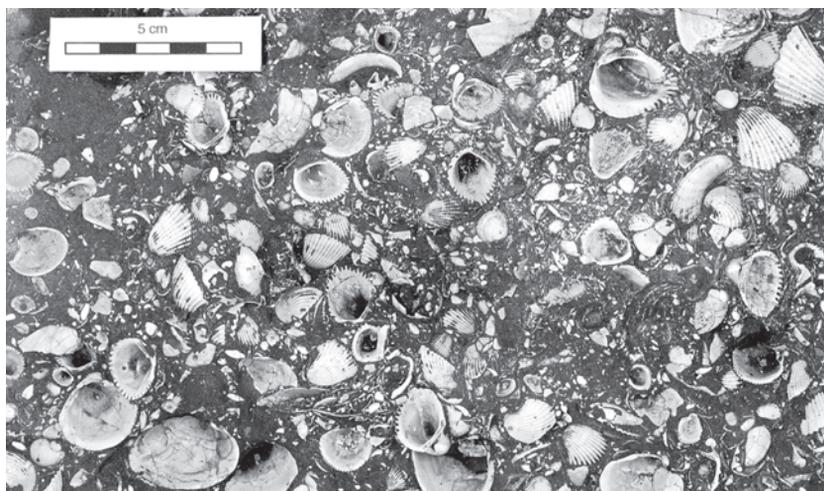


Figura 1. Abundantes fósiles de moluscos preservados en una típica roca del Plioceno del Istmo. Formación río Banano, Costa Rica. Aproximadamente 3Ma atrás.

(Foto: Aaron O'Dea)

1. La profunda comprensión de los períodos y proceso de emergencia y formación del Istmo de Panamá.
2. El registro de los efectos ambientales del cierre de vías marítimas en ambientes costeros.
3. La elucidación de la historia de la biodiversidad en el Caribe.

Los nuevos métodos de recolección, procesamiento y análisis que utiliza el PPP, se han convertido en un estándar para la investigación paleontológica en el campo y han sido adoptados para estudios similares alrededor del mundo.

En este artículo se presenta, en primera instancia, la historia geológica del Istmo de Panamá y sus efectos ambientales y ecológicos sobre los mares de la América tropical. En segundo lugar, se evalúan los aspectos esenciales de la colecta de fósiles marinos en el Istmo y, se finaliza describiendo la paleontología de cinco formaciones, ubicadas en tres regiones de Panamá (Bocas del Toro, Colón y Chiriquí) donde la colecta de sedimentos fosilíferos se torna más sencilla de realizar.

Se espera que esta revisión del tema estimule el interés de científicos, profesores y estudiantes por el fascinante estudio de la paleontología del Istmo, tan importante para entender el origen de la biota en América tropical.

Formación del Istmo de Panamá

La formación geológica del Istmo de Panamá unió Suramérica con Centro y Norteamérica, produciendo el “gran intercambio biológico americano” de animales y plantas terrestres (Stehli y Webb 1985), y simultáneamente, cortó la vía marítima que había conectado el Pacífico oriental con el Atlántico occidental por muchos millones de años (Jackson y Budd 1996).

La formación del puente terrestre que conocemos hoy fue el resultado de dos procesos geológicos interconectados: la tectónica de placas y el vulcanismo. El movimiento de las distintas placas tectónicas que forman Centro y Suramérica movieron la base ígnea del Istmo a su actual posición mientras que el vulcanismo, provocado por la subducción de las placas del Pacífico, agregó material al arco insular que es la espina dorsal del Istmo (Coates y Obando 1996).

Sedimentos y fósiles que son típicos de aguas abisales, han quedado expuestos en varias regiones alrededor de Panamá y nos dicen que en el Mioceno temprano y medio (~20Ma), Centroamérica y Suramérica estaban separadas por una vía marítima amplia y profunda. Hay una hipótesis que sugiere que la parte sur del Istmo de Panamá, para esta época, formaba un archipiélago de islas que se extendían hacia el sureste (Coates y Obando 1996), mientras que otra hipótesis sugiere que la tierra formaba una península continua (Kirby y McFadden 2005). De cualquier forma, la vía marítima entre el arco de Panamá y Suramérica se volvió más estrecha debido al movimiento de la placa suramericana en dirección noroeste, hasta que a finales del Mioceno, alrededor de 10Ma atrás, el arco de Panamá colisionó con Suramérica. El arco del Istmo cedió ante la enorme presión, creando la característica forma de S de Panamá.

Figura 2. Formación del Istmo de Panamá.

Reconstrucciones de partes emergentes del Istmo de Panamá durante los últimos 10Ma. Las flechas indican la dirección del principal flujo de agua a través de la vía marítima centroamericana

(Schneider y Schmittner 2006. Redibujado de Coates y Obando 1996; Coates *et al.* 2003; Coates *et al.* 2004; Coates *et al.* 2005)



La geología del Istmo sufrió una secuencia de rápidos eventos a partir de los 10Ma. Inicialmente éste se hundió, lo cual una vez más profundizó el estrecho Pacífico-Caribe (Coates *et al.* 2003; Coates *et al.* 2004). Posteriormente, empezó a levantarse una vez más, produciendo la emergencia de tierra firme alrededor de 5Ma atrás, aunque persistieron conexiones marinas poco profundas en las cuencas de Limón, Canal y Darién (Figura 2). La tasa de levantamiento del Istmo aumentó y dichas conexiones se volvieron progresivamente más estrechas y menos profundas hasta que, finalmente, se cerró y se selló el estrecho Pacífico-Caribe (Collins *et al.* 1995).

Calcular una fecha definitiva del cierre final del Istmo ha resultado ser un asunto complejo para los científicos. El registro fósil marino nos muestra que la mayoría de los cambios biológicos y ambientales que ocurrieron dentro del mundo marino en respuesta al cierre, ya habían terminado hace 3.5Ma a 3.1Ma (ver Coates y Obando 1996; Kirby y Jackson 2004; Teranes *et al.* 1996; O'Dea *et al.* 2007), pero esto no significa necesariamente que la última gota de agua del Pacífico entrara al Caribe en ese momento. De hecho, el registro fósil terrestre sugiere que la coalescencia final de la tierra ocurrió mucho después, hace unos 2.5Ma cuando la mezcla de las faunas del norte y del sur estaba en su máximo nivel (Webb 1985). Esta paradoja puede resolverse si consideramos que la existencia de una conexión marina poco profunda entre ambas costas hubiera sido insuficiente para garantizar la mezcla a gran escala entre ambos océanos, separando las poblaciones de animales marinos e introduciendo la diferenciación de los respectivos ambientes marinos; pero, al mismo tiempo, también constituirían un obstáculo para la migración masiva de animales y plantas terrestres que no podían cruzar extensiones de agua.

Para entender bien los efectos biológicos de dicho cierre, es necesario primero examinar los ambientes y la ecología de los mares a ambos flancos de este lugar en el presente. Debido a que el área es una barrera física para la mezcla de las aguas del Pacífico y del Caribe, Panamá tiene actualmente dos costas muy diferentes (Jackson y D'Croz 1997).

La costa del Pacífico experimenta el afloramiento estacional de aguas frías y ricas en nutrientes, lo cual estimula la productividad planctónica a gran escala, que hace que las comunidades bentónicas sean dominadas por organismos heterótrofos que, a su vez, alimentan pesquerías comer-

cialmente rentables (D’Croz y Robertson 1997). La productividad elevada provocada por el afloramiento se suma a los altos niveles de escorrentía producto de la alta precipitación, la cual aumenta el aporte de nutrientes de origen terrestre. Los arrecifes de coral son incapaces de competir por luz y nutrientes con las abundantes algas planctónicas y por consiguiente son más escasos a lo largo de las costas del Pacífico.

La costa del Caribe, por el contrario, no experimenta afloramiento y por consiguiente muchas regiones tienen bajos niveles de nutrientes y productividad planctónica. Sin competencia de algas planctónicas, los arrecifes de coral y pastos marinos son capaces de prosperar y dominar la ecología bentónica de muchas de estas costas. Sin embargo, algunas áreas como la Bahía de Almirante en Bocas del Toro también experimentan altos niveles de nutrientes debido a escorrentías localizadas, afectando negativamente el crecimiento de los corales y de los pastos marinos y, promoviendo comunidades heterótrofas bentónicas (Best y Kidwell 2000). Así, mientras la costa del Pacífico está casi completamente dominada por comunidades heterótrofas bentónicas, la costa del Caribe contiene un mosaico mucho más diverso de tipos de comunidades bentónicas que van desde los sistemas dominados por formas auto y mixotróficas hasta los dominados por heterótrofos (O’Dea *et al.* 2007).

A medida que el Istmo se levantaba lentamente a lo largo de los milenios, los sedimentos marinos que estaban sumergidos fueron llevados a la superficie. Estos sedimentos y los fósiles que contienen, dan a los paleontólogos la oportunidad de estudiar la biología y ecología de los animales y plantas que alguna vez vivieron en los mares alrededor del Istmo y además, han permitido demostrar cómo la interrupción de la vía marítima del trópico americano provocó un cambio profundo en el entorno, la ecología y la evolución del Caribe.

Antes del cierre, los mares costeros del Caribe eran muy parecidos a los del Pacífico de hoy día, con un ambiente de fuerte afloramiento y comunidades bénticas dominadas por organismos heterótrofos (O’Dea *et al.* 2007). Los modelos de las corrientes oceánicas globales muestran que la mayoría de las aguas superficiales que fluían a través de una vía marítima centroamericana abierta, lo harían desde el Pacífico tropical oriental hacia el Caribe (Schneider y Schmittner 2006), ayudando a

explicar por qué la costa del Caribe era muy parecida a la del Pacífico (O'Dea *et al.* 2007).

Al tiempo que la vía marítima se restringía, hace unos 4Ma, la influencia del Pacífico en el Caribe se redujo, con la disminución de la fuerza del afloramiento y el cambio en la composición de las comunidades bentónicas. El efecto del afloramiento ya había cesado hace aproximadamente 3Ma atrás, lo que sugiere que la vía marítima ya estaba efectivamente cerrada para esta época. En respuesta a estos sorprendentes cambios ambientales, las comunidades bentónicas marinas del Caribe sufrieron una transformación que incluyó: una reducción dramática en la proporción de organismos heterótrofos y un aumento concomitante en la proporción de organismos autótrofos y mixótrofos (O'Dea *et al.* 2007). Esto indica que el ambiente típico y la estructura ecológica general que conocemos hoy, se iniciaron durante las etapas finales del cierre de la vía marítima del trópico americano, hace alrededor de 3.5Ma.

Los efectos del cierre sobre la vía marítima del Istmo no se limitaron a las costas centroamericanas, sino que se sintieron mucho más allá. Por ejemplo, existe buena evidencia de que los patrones globales de circulación de aguas oceánicas, se alteraron debido a la formación del Istmo, y estos cambios pudieron haber dado inicio a la glaciación del hemisferio Norte (Cronin y Dowsett 1996), creando las condiciones que han dominado el clima global durante los últimos 2Ma. El cierre incluso, ha sido indicado como una influencia clave en la evolución temprana de los seres humanos (Stanley 1996).

Las poblaciones de especies marinas previamente existentes tanto en el Pacífico oriental como en el Caribe se dividieron en dos con la formación del Istmo (Jackson y D'Croze 1997). Algunos grupos se extinguieron en el Caribe o en el Pacífico, dependiendo de sus preferencias ecológicas y ambientales, mientras que otros siguieron existiendo en ambos océanos. Dado que se detuvo el flujo genético entre especies que sobrevivieron en ambos lados, las poblaciones separadas divergieron y siguieron sus propios caminos evolutivos. Es posible muchas veces ver ejemplos de animales que son similares en apariencia tanto en el Caribe como en el Pacífico oriental, tales como los erizos punta de lápiz (*Eucidaris*), los trambollos (*Labrisomidae*) y los camarones tamarú (*Alpheidae*) (Jackson y

D’Croz 1997:Figura 2-15). Éstas, son especies descendientes de un único ancestro, cuyo ámbito geográfico incluía tanto el Pacífico oriental como el Caribe cuando estaba abierta la vía marítima del Istmo, y muchas veces muestran interesantes diferencias en morfología e incluso conducta. Más aún, el nivel de afinidad entre estas especies se relaciona con el tiempo que llevan ambas separadas, y esto puede analizarse para estimar en qué momento ambas fueron capaces de intercambiar material genético por última vez.

Historia de la paleontología en Panamá

El escenario que se presenta a raíz de la formación del Istmo de Panamá, resulta de muchísimo interés para innumerables científicos que han sido atraídos por el gigantesco laboratorio natural que representa su cierre y los cambios geológicos y biológicos asociados a éste.

Los primeros estudios en paleontología y geología en Panamá datan del siglo diecinueve. Los trabajos publicados por Wagner en 1861 son los más antiguos que se conocen. Posteriormente, en 1874, Maack publicó un reporte sobre la geología y la historia natural de Panamá. Sin duda, las obras de construcción del Canal tanto por los franceses en 1880, como por los estadounidenses en 1904, atraerían el interés de los geólogos que en ellas participaron. Es así como Hill (1898) publicó la *Historia geológica del Istmo de Panamá y algunas áreas de Costa Rica*. Entre los años 1907 y 1915, E. Howe (1907, 1908, 1915) presentó una serie de artículos sobre geología y paleontología del Canal de Panamá. Durante este mismo período Brown y Pilsbry realizaron un inventario de la fauna y flora de la formación Gatún y, en 1912, Dall documentó una serie de nuevas especies de fósiles de conchas de Panamá y Costa Rica.

Sin embargo, no todos los trabajos de geología y paleontología de Panamá estuvieron basados o circunscritos al área del Canal; en 1901 Hershey hizo observaciones geológicas en las provincias centrales, específicamente en Veraguas y, Sapper (1937), realizó estudios de la geología de la provincia de Chiriquí. A partir de entonces, una larga lista de renombrados científicos continúa trabajando con rocas y fósiles de Panamá.

Dentro del área de la paleontología marina se destacan los trabajos de W. Woodring sobre la geología y la paleontología de la Zona del Canal y

de las áreas adyacentes, realizados entre los años 1949 y 1982 (Woodring y Thompson 1949; Woodring 1957, 1973). Otro científico destacado fue A. Olsson, paleontólogo, geólogo y malacólogo, quien se dedicó por varias décadas a recorrer el Istmo de Panamá en busca de afloramientos fosilíferos (Olsson 1922, 1942).

No fue sino hasta el año 1986 cuando investigadores como Jeremy B. C. Jackson y Anthony G. Coates, fundaron el PPP dándole un nuevo enfoque al estudio de la paleontología, al innovar en la forma de hacer colecciones y procesar la información. Este proyecto atrajo el interés de estudiantes de paleontología y geología de todas partes del mundo.

Colectando fósiles en el Istmo de Panamá

Ubicación

Las altas temperaturas, las intensas precipitaciones, y crecimiento excesivo de vegetación que es típico de los trópicos, hace que los sedimentos expuestos sean rápidamente alterados y los fósiles sean inútiles. Debido a ello, los sitios paleontológicos más importantes suelen localizarse en: 1) Costas cortadas por las olas y márgenes de ríos donde la acción del agua expone constantemente la roca subyacente, 2) minas activas donde se está constantemente removiendo material o, 3) áreas de construcción donde se excava hasta la roca madre tales como, por ejemplo, algunas áreas del Canal.

El trabajo de encontrar localidades fosilíferas se facilita mediante el uso de mapas de campo (tanto topográficos como geológicos), referencias de estudios previos en la región así como por una comprensión básica de la geología y la sedimentología.

Debido a que el Istmo es fundamentalmente un arco insular volcánico, creado por la subducción de las placas de Cocos y Nazca, la roca de la que está hecha la espina central del arco istmeño esta constituida por una roca intrusiva llamada granodiorita que se origina del enfriamiento del magma. Otras rocas comunes, como es el caso de las tobas, se originan por el ascenso a la superficie de magma de volcanes (Figura 3). Ninguna de estas rocas ígneas contiene fósiles.

En cambio, es común encontrar fósiles en rocas sedimentarias, constituidas por materiales que originalmente fueron depositados en

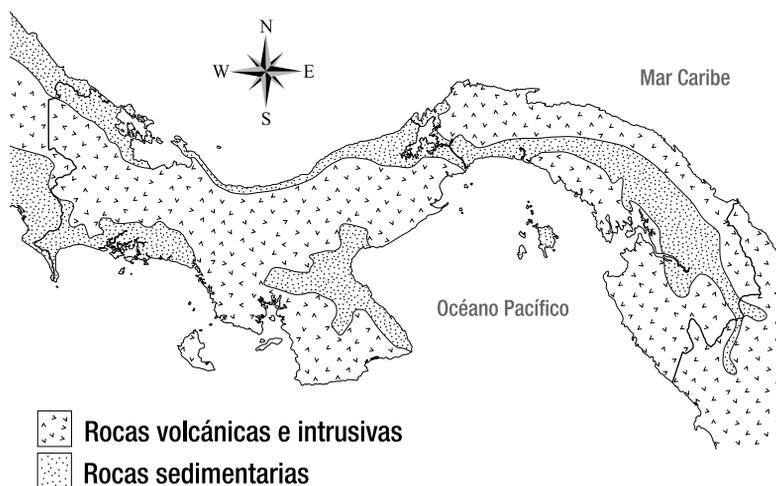


Figura 3. Geología generalizada de Panamá mostrando la extensión aproximada de las rocas sedimentarias *versus* las rocas volcánicas e intrusivas. (Mapa: Aaron O'Dea)

cuencas marinas. Las secciones costeras y otras áreas de Panamá que estuvieron alguna vez sumergidas, están usualmente compuestas de estos sedimentos, y por ende el investigador que busca fósiles marinos debe concentrarse en estas áreas (Figura 3). Para información más detallada sobre la abundancia de rocas sedimentarias marinas fosilíferas en Panamá se recomienda consultar; Coates *et al.* (1992); Coates *et al.* (2003); Coates *et al.* (2004); Coates *et al.* (2005); Collins (1993); Collins y Coates (1993, 1999); Collins *et al.* (1995); Johnson y Kirby (2006); O'Dea *et al.* (2007); Olsson (1922, 1942) y Woodring (1973).

Permisos, equipo y seguridad

Emprender investigaciones paleontológicas requiere la obtención de los respectivos permisos oficiales. La mejor manera de obtener experiencia en esta disciplina, es a través de la participación como asistente en algún proyecto que esté en marcha. La colaboración como voluntario o voluntaria seguramente será bienvenida por los coordinadores.

El equipo apropiado y la seguridad son tan importantes como la planificación previa para asegurar una exitosa colecta de fósiles. El pico geo-

lógico (Figura 4) es una herramienta esencial, debe estar hecho todo de metal en lugar de tener mango de madera y debe contar con un lado puntiagudo y un borde plano para ayudar a picar y partir rocas de distintos tipos. Se deben llevar botas y/o sandalias resistentes y usar ropa holgada. Si no se cuenta con un sistema de posicionamiento global (GPS), resulta útil una brújula. Es esencial tener un cuaderno de campo para anotar y describir las ubicaciones, número y tipo de muestras tomadas, para dibujar secciones y para hacer descripciones sedimentológicas. Se requiere además, una cámara para registrar información importante sobre dónde se tomaron muestras individuales o la sedimentología local. Las bolsas de tela suelen ser adecuadas para guardar y transportar las muestras colectadas. Sin embargo, para proteger mejor fósiles delicados como dólares de arena, tenazas de cangrejo, huesos de vertebrados y conchas frágiles, las muestras se deben envolver suavemente en papel toalla y colocar en una caja de metal o plástico con tapa.



Figura 4. Típicas muestras de bulto (izquierda) y a mano (derecha) con el pico geológico como escala de referencia. (Foto: Aaron O'Dea)

Respecto a la seguridad, vale la pena hacer algunas recomendaciones. Si se trabaja en canteras activas, los trabajadores de las mismas deben estar informados de la presencia del colector. Las colectas deben hacerse lejos de la excavación activa, de maquinaria pesada y de áreas donde puedan caer rocas. Es imprescindible usar casco. En las regiones costeras existen muchos peligros potenciales, incluyendo las mareas, las olas y los cambios súbitos del clima. Si el acceso a un sitio es por el mar, es esencial contar con un chaleco salvavidas, además de un botero con experiencia. Si se explora a lo largo de ríos, hay que estar al tanto de corrientes, de la elevación del nivel del mar y de las crecidas. En todo caso es esencial mantener comunicación con quienes puedan socorrer en una emergencia.

Tomando muestras en el campo

La calidad de la preservación de los fósiles varía considerablemente de un lugar a otro, según el tipo de sedimento en que se encuentre, el nivel de exposición a la intemperie, la cual conlleva la oxidación de fósiles y sedimentos, y a la lluvia, que produce acidificación y la disolución del material carbonatado. El material que haya sido excavado poco tiempo atrás casi siempre proveerá fósiles mejor preservados. Los sedimentos de grano más fino (lodolitas, limolitas) generalmente preservan sus fósiles mejor que los sedimentos de granos más gruesos (areniscas), ya que estos últimos



Figura 5. Miles de conchas fósiles del género *Turittella* lavadas por la lluvia en la formación Gatún (~10Ma), Colón (Las Lomas, Sabanitas).

(Foto: Aaron O'Dea)

permiten el movimiento de aire y agua a través de los sedimentos, produciéndose mayor desgaste. Algunos sedimentos de grano muy grueso han perdido todos sus fósiles debido a la erosión.

En el campo, es importante evaluar los procesos de erosión de las muestras, para incluso inferir aquello que pudo haberse perdido. Las conchas

erosionadas son usualmente mucho más frágiles y se desmoronan fácilmente cuando se manipulan, mientras que los fósiles marinos muy bien preservados son duros, como las conchas que pueden encontrarse en la playa hoy, e incluso pueden conservar sus patrones de color originales, después de varios millones de años de estar incrustadas en sedimentos (ver por ejemplo Figura 6).

Hay dos métodos principales para tomar muestras en un afloramiento fosilífero y ambos tienen sus ventajas y desventajas (Tabla 1). El primero y más tradicional es el que se conoce como colecta a mano y consiste sencillamente en buscar fósiles bien preservados a lo largo de los afloramientos de roca. Las rocas fosilíferas del Neógeno en el Istmo de Panamá son aún lo suficientemente suaves como para remover los fósiles de éstas sin mayor problema. Muchas veces, especialmente después de lluvias torrenciales, los sedimentos se lavan y quedan fósiles sobresaliendo que pueden ser fácilmente sacados

a mano (Figuras 1 y 5), o usando un pico geológico o un cuchillo sin filo para los fósiles empotrados. Si se encuentra un horizonte o grupo de horizontes estratigráficos muy fosilíferos, es una buena idea seguirlo horizontalmente, una tarea que permite también observar cambios laterales en la biología y el ambiente de un fondo marino antiguo.

Una colecta a mano le da al paleontólogo la oportunidad de hacer un sondeo relativamente rápido de un área amplia en busca de conchas, dientes y huesos grandes bien preservados. Sin embargo, ya que se colectan con preferencia los fósiles grandes y bien preservados, la colección resultante tiende a no ser representativa (Figura 4). Por ejemplo, la principal proporción de los fósiles en un cúmulo de moluscos está compuesta de



Figura 6. Concha fósil de *Siphocypraea* (familia Cypraeidae) mostrando la preservación del patrón de color original. Formación Escudo de Veraguas del Plioceno (~3Ma), Bocas del Toro.

(Foto: Aaron O'Dea)

conchas pequeñas, frágiles y poco llamativas, las cuales quedarían completamente excluidas de una colecta a mano, llevando al paleontólogo, una vez regrese al laboratorio, a conclusiones erradas sobre la ecología y el ambiente marino pasado.

Tabla 1. Comparación de los dos métodos de muestreo de fósiles (ver Figura 4).

	Colecta a mano	Colecta en bulto
Función	Colecta rápida de muestras grandes y bien preservadas de afloramientos superficiales.	Colecta <i>in situ</i> de sedimentos completos de rocas sin erosionar, bajo la superficie, para ser procesados en el laboratorio. Generalmente de 10kg o más.
Pros	Fácil de hacer, bueno para buscar fósiles raros o bien preservados, provee una impresión preliminar del ambiente y la ecología.	Provee estimados excelentes de la diversidad y estructura ecológica del conjunto de seres vivientes.
Contras	Las colectas no representan el conjunto de seres vivientes, los estimados de diversidad son mucho menores que la diversidad real, la estructura ecológica no puede evaluarse a cabalidad.	Extracción y procesamiento difíciles y prolongados.

El segundo método, utiliza el muestreo en bulto del sedimento entero y, a pesar que requiere mucho más esfuerzo para coleccionar, provee una mejor visión de la fauna y flora total que existió en el momento de la depositación. Una muestra en bulto normalmente está constituida por unos 10kg de sedimento compactado (Figura 4) y para asegurar una buena replicación estadística se toman de cinco a diez muestras en una sola localidad, las cuales son llevadas de vuelta al laboratorio y lavadas para remover los fósiles. Para lograr la muestra más representativa de lo que alguna vez vivió en los antiguos mares, es esencial que la muestra se tome de sedimentos que no esten erosionados. Usualmente la roca cuya superficie se encuentra meteorizada es de un color café claro, pero al cavar en el afloramiento unos 30cm con un pico o martillo geológico generalmente se revelan sedimentos de un color azul claro a gris. Cuando se alcanza este color el colector puede estar seguro de que las muestras estarán menos alteradas y por consiguiente serán más representativas. Se hace una colecta en bulto tomando porciones de buen tamaño y poniéndolos en una bolsa (Figura 7).

Las muestras tomadas deben ser etiquetadas inmediatamente en el campo para evitar confusión y mezcla de las muestras (Figura 4). Se deben hacer anotaciones sobre el lugar y la cantidad de muestras tomadas de cada nivel estratigráfico.

Técnicas de laboratorio

Una vez en el laboratorio, resulta útil hacer un inventario de todas las muestras tomadas. Las muestras a mano deben ser lavadas cuidadosamente con agua, usando un poco de jabón en polvo, si fuese necesario, para remover el exceso de sedimento, dejándose secar completamente. Los fósiles individuales pueden entonces almacenarse en cajitas con una etiqueta apropiada.

El procesamiento de las muestras en bulto requiere mucho más trabajo. En primer lugar, se toma el peso de cada bulto antes de lavarlo, y se pone en un cubo de agua dulce por uno a tres días para disgregar los sedimentos. El tiempo necesario depende de la dureza de la roca. El sedimento ya suelto se lava utilizando tamices de 2mm y 500µm para retener todos los fósiles. El residuo fósil de cada fracción se debe secar completamente antes de ponerlo en cajas etiquetadas para su estudio. Si el sedimento de una muestra en bruto es difícil de disolver, se puede intentar congelar-descongelar la muestra en una solución supersaturada de sal de Glauber ($\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$) (Surlyck 1972). Las muestras se empapan en la solución y se congelan a -10°C y recalientan a 40°C repetidas veces. La acción del congelamiento cristaliza el sulfato de sodio que desintegra la matriz del sedimento pero no fractura los fósiles. Después de congelar-descongelar la muestra de 10 a 20 veces, la matriz del bloque se convierte en una baba fina que puede tamizarse con facilidad.



Figura 7. Extracción de una muestra en bulto en el río La Peña, península Burica. (Foto: Aaron O'Dea)

El residuo de muestras en bulto está compuesto normalmente por una gran cantidad de conchas y fragmentos de concha al igual que otros organismos. Los residuos mayores de 2mm pueden entonces ser revisados con una lupa estereomicroscópica y separados en los siguientes grandes grupos taxonómicos: bivalvos, gasterópodos, briozoos, equinodermos, corales, crustáceos, escafópodos y, dientes y otolitos de peces.

Estudiando las colecciones

El paso siguiente a la colecta y procesamiento de las muestras, es identificar los organismos fósiles hasta familia, género o especie, en la medida de lo posible. Esto permite hacer un estimado de la diversidad o riqueza taxonómica y llevar a cabo estudios más detallados de rasgos específicos de un taxón tales como crecimiento e historia de vida.

La identificación de taxones más comunes a nivel de especie suele ser sencilla si se cuenta con la literatura correcta y/o la asistencia de un especialista, pero la identificación de los fósiles menos comunes está usualmente tan llena de problemas taxonómicos que en ocasiones sólo es posible llegar con confianza hasta la categoría de familia.

Un buen comienzo es consultar una base de datos paleontológica de taxones fosilizados que se encuentran en el trópico americano y que esté disponible en línea y sea de acceso libre¹ o una guía en línea para la identificación de taxones marinos bentónicos.²

Ya que todos los sedimentos marinos fosilíferos del Istmo de Panamá son geológicamente jóvenes, los fósiles suelen estar lo suficientemente relacionados con las especies modernas como para usar las claves taxonómicas para organismos modernos e identificarlos hasta familia o género. Hay guías excelentes para moluscos del Pacífico y del Caribe y para otros taxones bentónicos, disponibles tanto impresas (ver por ejemplo Keen 1971) como en Internet.³ Si la formación geológica bajo estudio es muy

¹Ver por ejemplo *Neogene Marine Biota of Tropical America* (en <http://porites.geology.uiowa.edu>).

²Como la que se encuentra en la página del Museo de Historia Natural de Florida (<http://www.flmnh.ufl.edu/invertpaleo/galleries.htm>).

³Ver por ejemplo, <http://www.gastropods.com>

joven, es posible incluso encontrar de esas especies aún.

Al separar en grupos tróficos diferentes (por ejemplo en plantas, herbívoros y depredadores) a todos los fósiles de una colecta en bulto, y pesarlos, el investigador puede estimar la abundancia relativa de cada grupo en el momento de la depositación. De esta manera se puede tener una idea de la estructura ecológica fundamental del antiguo océano. Comparando estas proporciones entre distintas localidades es posible construir un esquema de cambios ecológicos en los mares a través del espacio geográfico y el tiempo geológico (O'Dea *et al.* 2007).

Se pueden usar especímenes individuales de conchas para analizar las tasas de crecimiento o la fecundidad de organismos fósiles individuales (O'Dea y Okamura 2000), asimismo un análisis morfológico o químico detallado de los especímenes puede proveer datos de alta resolución sobre el ambiente en el cual vivían los organismos, incluyendo temperatura (Jones 1998), estacionalidad (O'Dea y Okamura 2000) y química del agua (Jones 1998).

Siguiendo el análisis de las muestras, es importante que la colección esté bien curada. Los especímenes deben mantenerse secos y etiquetados en un lugar seguro, preferiblemente un museo o el archivo de una universidad, de manera tal que los fósiles estén disponibles para más estudios y cualquier pregunta que surgiera de la investigación pudiese ser respondida analizando el material original.

Las formaciones

Se presentan a continuación cinco formaciones geológicas fosilíferas, elegidas por representar un interesante ámbito de condiciones ambientales y ecológicas que existieron en mares costeros tanto del Pacífico como del Caribe del Istmo durante los últimos 10Ma, y porque son de acceso relativamente fácil. La selección no es una lista completa de sitios de fósiles en Panamá. De hecho, se pueden encontrar sedimentos fosilíferos en todas las provincias de la República de Panamá, una gran parte de los cuales permanecen sin descubrir.

Para cada formación presentamos las ubicaciones más accesibles para la colecta de fósiles, la lista de los taxones más comunes y fáciles de encontrar y describimos las condiciones ambientales y ecológicas generales

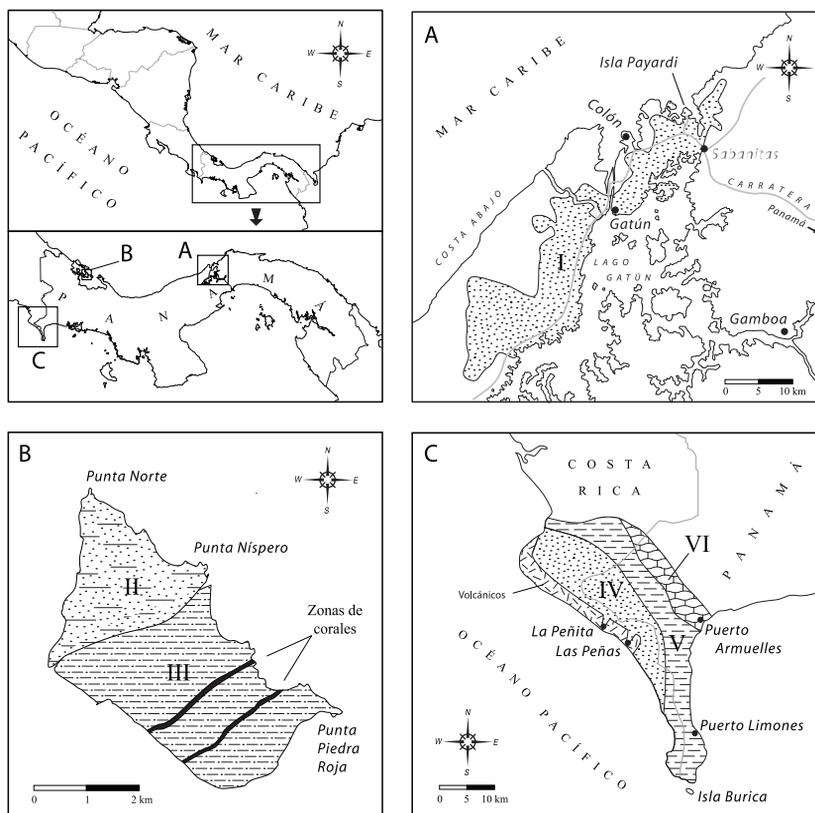


Figura 8. Mapas geológicos de las tres regiones fosilíferas de Panamá presentadas en este artículo. A. Formación Gatún del Mioceno temprano (I) en Colón. B. Formación Cayo Agua del Plioceno temprano (II) y formación Cayo Agua del Plioceno tardío (III) en la isla Cayo Agua, Bocas del Toro. C. Formación La Peña del Plioceno (IV), formación Burica del Plioceno (V) y formación Armuelles del Pleistoceno (VI), península de Burica.

[Modificado de Coates *et al.* (2005) y Collins *et al.* (1992)]

dominantes en el momento de la depositación (Figuras 8 y 9). Para descripciones estratigráficas, depositacionales y cronológicas más detalladas, se refiere al lector a Coates *et al.* (1992); Coates *et al.* (2004); Coates *et al.* (2005) y Collins y Coates (1999).

Formación Gatún (Mioceno)

Los sedimentos de la formación Gatún se depositaron en un mar poco profundo en la costa del Caribe del Istmo emergente durante el Mioceno tardío, de 12Ma a 8Ma atrás aproximadamente (Collins y Coates 1999). Normalmente están formados de arena fina, limo y lodolita con horizontes fosilíferos que preservan un rico registro de moluscos, vertebrados y plantas. Al comparar los ámbitos de profundidad de taxones similares en los océanos de hoy, los fósiles de foraminíferos bentónicos unicelulares y los fósiles de dientes de pez y otolitos encontrados en esta formación sugieren que la depositación tuvo lugar a unos 20m a 40m de profundidad (Collins *et al.* 1999).

En el campo se encontrará una clara falta de laminación en la mayoría de los sedimentos de Gatún (Figura 10a). Esto se debe a una intensa bioturbación, un proceso mediante el cual los sedimentos son constantemente alterados por el movimiento de animales en busca de alimentos o construyendo espacios sobre y a través del sedimento antes de silicificarse.

Los moluscos filtradores dominan el registro fósil del Gatún tanto en número como en peso, demostrando que la ecología en esta época estaba controlada por altos niveles de productividad planctónica, como ocurre hoy en la costa del Pacífico de Centroamérica, pero no en el Caribe (O'Dea *et al.* 2007). La cantidad de dientes grandes del tiburón *Carcharodon* (Figura 10b) es testimonio de la capacidad del ecosistema caribeño de entonces, de sustentar grandes depredadores.

Los moluscos filtradores más abundantes incluyen a miembros de las familias Arcidae y Veneridae (Figura 10b) que habitan hoy en día en mares costeros poco profundos (Jackson *et al.* 1999). Los gasterópodos

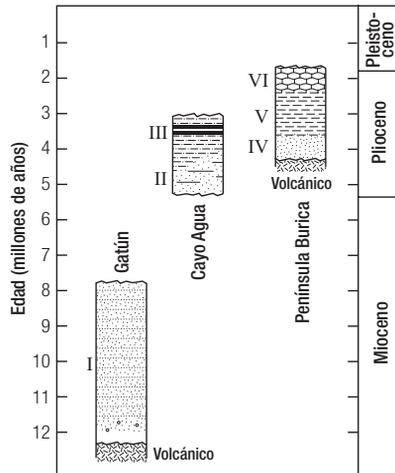


Figura 9. Estratigrafía y cronología de las formaciones fosilíferas presentadas en este artículo.

herbívoros tales como *Turritella* son también abundantes a nivel local e igualmente sugieren depositación en el Gatún en un medio de aguas poco profundas. A veces se pueden encontrar en sedimentos gatunianos grandes conchas enteras de gasterópodos depredadores como el género *Turbinella* (Figura 10b).

Además de organismos de concha dura, la formación de Gatún preserva un registro excelente de hojas, madera y semillas de angiospermas. El trabajo preliminar sugiere que la mayoría de este material vegetal se originó en un gran sistema de manglar. El registro de moluscos apoya también la inferencia de la existencia de un manglar adyacente, en particular por la gran abundancia de conchas del molusco filtrador *Anadara*, el cual está hoy día asociado con manglares.

A veces se pueden encontrar grandes trozos de coral mezclados con sedimentos de Gatún que a primera vista parecen fósiles. Sin embargo, muchas veces basta con pesar uno de estas piezas para confirmar que son en realidad colonias de coral removidas recientemente del actual mar con propósitos de construcción. Un coral fósil pesaría considerablemente más debido a que sus poros y hoyos estarían llenos de sedimento.

El nombre de la formación Gatún proviene del pueblo cercano y fue dado por Howe (1907). Los mejores afloramientos de esta formación

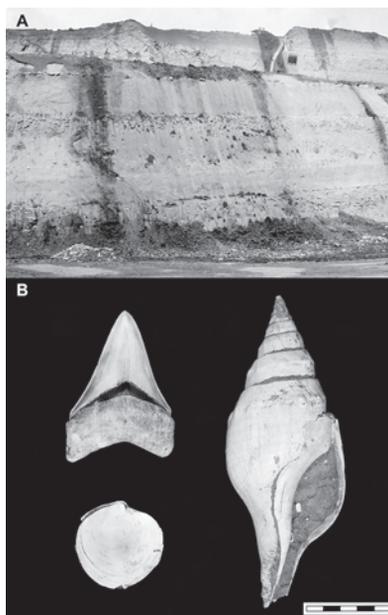


Figura 10. A. Formación Gatún B. Fósiles representativos de la formación Gatún. Diente fósil de una especie extinta de *Carcharodon*, un pariente más grande del gran tiburón blanco (arriba izquierda). Concha del bivalvo filtrador estrictamente marino *Dosinia* sp. (familia Veneridae) (abajo izquierda). Una concha grande y bien preservada de *Turbinella* sp. (derecha).

Escala de referencia = 5cm.

(Foto: Aaron O'Dea)

pueden encontrarse en la región de Sabanitas y en áreas cerca de la comunidad de Gatún en el extremo norte del Canal de Panamá (Figura 8). Por ejemplo, un pequeño montículo que aflora 50m antes de las puertas de la refinería es Isla Payardi (9° 22.957'N, 79° 49.288'W), donde existe un cúmulo de moluscos extremadamente rico, al igual que numerosos dientes de tiburón y huesos de ballena. Las nuevas construcciones comerciales y residenciales a lo largo de la autopista principal entre las ciudades de Panamá y Colón exponen frecuentemente nuevos afloramientos, en los que se recomienda llevar a cabo proyectos de investigación.

Además de ser impactados por cortes de carreteras y proyectos residenciales, los sedimentos de Gatún se ven seriamente afectados por una serie de minas abiertas para la extracción de carbonato y de arenas orientada a la producción de concreto. La más importante de éstas se puede encontrar detrás de las *suites* Las Lomas en la carretera Panamá-Colón (9° 21.316'W, 79° 50.393'W). Al momento de escribir este artículo la tasa de excavación en estas minas se estaba intensificando para alimentar la cada vez mayor demanda de concreto en Panamá.

Formación Cayo Agua (Plioceno)

La formación Cayo Agua aflora a lo largo de la costa norte de la isla Cayo Agua en la región de Bocas del Toro (Figura 8). Los sedimentos consisten casi en su totalidad de limolitas azul grisáceo que están fuertemente bioturbadas, aunque también es bastante común encontrar bandas de arenisca que revelan un origen volcánico. Todos los sedimentos fueron depositados en un mar poco profundo en la cuenca de Bocas del Toro durante el Plioceno, hace unos 3.25Ma (Collins y Coates 1999).

Las mejores ubicaciones para coleccionar fósiles de la formación Cayo Agua son las caras de los acantilados y bloques caídos en Punta Tiburón (9° 9.11'N, 82° 1.427'W), Punta Piedra Roja (9° 8.364'N, 82° 1.004'W), y Punta Norte (9° 10.493'N, 82° 2.545'W), donde siempre se puede encontrar material fresco.

La formación Cayo Agua está representada por una diversa fauna de moluscos dominada por bivalvos filtradores tales como *Varicorbula* y *Anadara*, y un cúmulo de gasterópodos dominado por herbívoros tales como *Turritella* y miembros de la familia Strombidae (Jackson *et al.* 1999). Se

pueden hallar también horizontes con abundantes corales ahermatípicos de la familia Caryophylliidae (Figura 11).

En comparación con la formación Gatún, existe un aumento en la dominancia de gasterópodos depredadores, tales como los miembros de la familia Conidae (Figura 11), también es evidente la reducción en la abundancia relativa y tamaño corporal de moluscos filtradores, el aumento en la abundancia de corales y la reducción en el tamaño de peces, con lo que se demuestra una diferencia significativa en la ecología entre las formaciones Gatún y Cayo Agua, que fue probablemente causada por una reducción en la productividad primaria planctónica debido al cierre de la vía marítima del trópico americano (O'Dea *et al.* 2007).

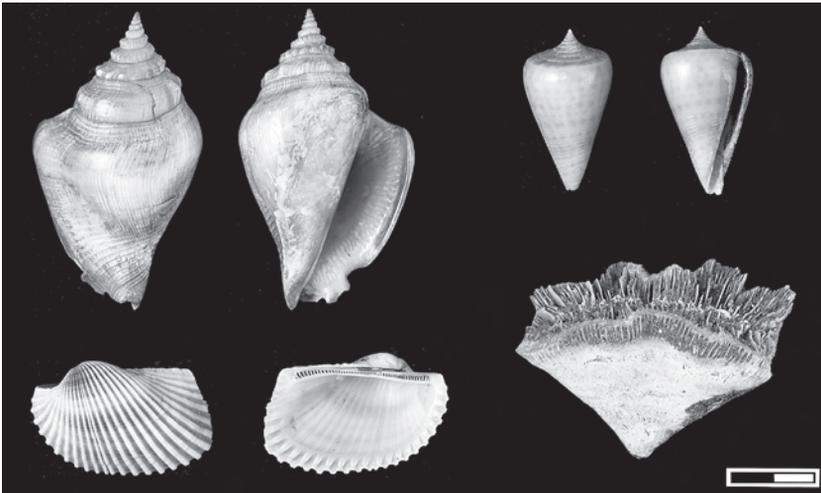


Figura 11. Fósiles representativos de la formación Cayo Agua, Bocas del Toro. Concha bellamente preservada del herbívoro *Strombus* sp. (arriba izquierda). Especie del cono depredador *Conus* sp. (arriba derecha). El bivalvo filtrador *Anadara* (familia Arcidae) (abajo izquierda). Un coral ahermatípico (que vive sin algas simbióticas) de la familia Caryophylliidae (abajo derecha). Escala = 2cm. (Foto: Aaron O'Dea)

La preservación de fósiles en la formación Cayo Agua tiende a ser excelente, ya que encontrar material fresco en áreas cortadas por las olas aumenta las probabilidades de encontrar un molusco perfectamente preservado con sus patrones y diseños originales de color (Figura 6).

Formaciones La Peñita, Burica y Armuelles (Plioceno/Pleistoceno)

La península de Burica, en el límite entre Costa Rica y Panamá en la costa del Pacífico del Istmo centroamericano (Figura 8), se origina geológicamente a partir de una cadena montañosa submarina no subducida de origen volcánico (Coates y Obando 1996). Por encima de los sedimentos volcánicos se encuentra una compleja serie de tres formaciones de sedimentos que se traslapan de manera secuencial. La más antigua es la formación La Peñita (>3.5Ma), seguida de la formación Burica (~3Ma). La más joven es la formación Armuelles (1.9-1.7Ma) (Coates *et al.* 1992). La tendencia general de estas formaciones es sumergirse en dirección norte, de manera que a medida que uno avanza a lo largo de la península en dirección sur se van encontrando sedimentos más antiguos (Olsson 1942).

La formación La Peñita aflora en los ríos en La Peñita (8° 14.283'N, 82° 57.852'W) y La Peña (8° 12.794'N, 82° 56.820'W) (Figura 8), al igual que al menos una ubicación en la Península de Osa en Costa Rica (Coates *et al.* 1992). Está compuesta principalmente por limolita con suturas de conglomerado (Olsson 1942) (Figura 9) y es localmente rica en moluscos y otros fósiles que sugieren que la depositación ocurrió en un entorno costero de aguas poco profundas. Por ejemplo, son comunes los cirrípedos que típicamente viven en condiciones intermareales y submareales y se pueden encontrar numerosas espinas del equinodermo *Eucidaris* que suele vivir en áreas expuestas a oleajes fuertes (Figura 12). Los moluscos filtradores tales como *Arca* y *Chione* dominan pero son comunes también los gasterópodos depredadores tales como *Olivella*, *Conus* y *Cancellaria*. Las distribuciones de estos moluscos hoy en día también sugieren que la formación La Peñita fue depositada en un mar costero poco profundo.

La formación Burica se superpone a la formación La Peñita y representa la extraordinaria suma de 2,800m de depósitos de turbidita fina (Figura 13a). Una turbidita es un grupo de sedimentos que se originan en la costa y la plataforma, pero que se han precipitado por la fuerte pendiente de la plataforma marina y se han redepositado en mares profundos (Coates *et al.* 1992). Como resultado de esto, los fósiles que se presentan en la formación Burica suelen ser una combinación de especies de mares poco profundos. Por ejemplo, la fauna de moluscos está dominada por las familias Nuculidae (Figura 13b) y Tellinidae, bivalvos de aguas poco profundas, así como de los

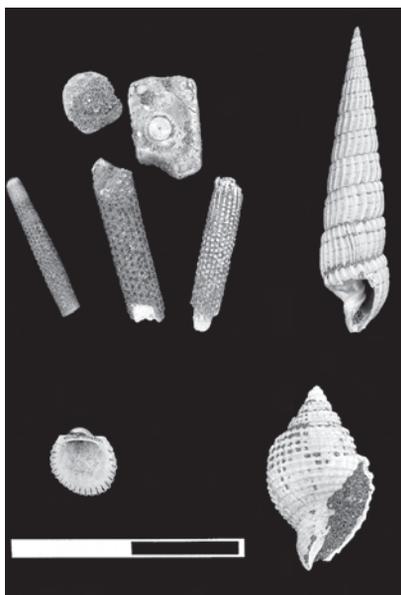


Figura 12. Fósiles representativos de la formación La Peñita. Espinas y placas del erizo marino intermareal *Eucidaris* sp., conocido como erizo punta de lápiz (arriba izquierda). El caracol carnívoro *Terebra* sp. (familia Terebridae) (arriba derecha). Bivalvo *Anadara* (familia Arcidae) (abajo izquierda). Gasterópodo depredador *Cancellaria* (familia Cancellariidae) (abajo derecha).

Escala = 2cm. (Foto: Aaron O'Dea)

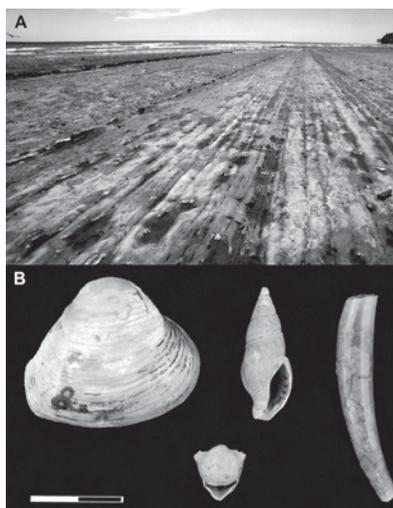


Figura 13. La formación Burica y fósiles representativos. A. Parte de la impresionante sucesión de 20km de depósitos de turbidita expuestos en marea baja a lo largo del lado oriental de la península Burica. B. La formación Burica tiene una mezcla de taxones poco profundos que incluyen Nuculidae (arriba izquierda) y Columbelloidae (centro) al igual que taxones de aguas profundas como el raro gasterópodo planctónico *Cavolinia* (abajo) y el escafópodo lodófilo *Cadulus* (derecha).

Escala = 1cm. (Foto: Aaron O'Dea)

gasterópodos Columbelloidae, Calyptraeidae y Nassariidae, pero es posible encontrar además fósiles indicadores de aguas muy profundas tales como el gasterópodo planctónico *Cavolinia* (Cavoliniidae) (Figura 13b), y el escafópodo de aguas profundas *Cadulus* (Emerson 1957) (Figura 13b), y ciertos foraminíferos bentónicos que demuestran que la parte más baja de la formación Burica se depositó a una profundidad de unos 2,000m (Collins *et*

al. 1995). La formación Burica está mejor expuesta en una impresionante sección de 20km en el lado este de la Península de Burica (Figura 13a), aunque la poca cantidad de horizontes ricos en moluscos puede hacer difícil la colecta de fósiles a través de esta sucesión. Se pueden encontrar dos horizontes donde ocurren fósiles en abundancia aflorando en áreas cerca de la boca de la quebrada Corotú ($8^{\circ} 7.821'N$, $82^{\circ} 52.292'W$) y la quebrada Calabazo ($8^{\circ} 8.777'N$, $82^{\circ} 52.497'W$).

La formación Armuelles es un depósito rico en fósiles que descansa sobre la formación Burica. Sus fósiles demuestran que se depositó en aguas marinas muy poco profundas.

Se expone mejor a lo largo del río Rabo de Puerco en Armuelles, donde se puede atravesar una sección completa de horizontes fosilíferos diferentes caminando un par de kilómetros río arriba desde donde se cruza con la carretera ($8^{\circ} 16.801'N$, $82^{\circ} 51.995'W$). En la base de la sección se pueden encontrar grandes peñascos que todavía retienen abundantes ostras, corales y briozoos. Subiendo por la sección, se puede encontrar un amplio lecho de moluscos bivalvos del género *Pinna* con ejemplares excepcionalmente bien preservados de este molusco filtrador de gran tamaño (Figura 14). Hoy, *Pinna* habita en zonas arenosas y lodosas poco profundas. Por encima del lecho de *Pinna* se encuentran una serie de horizontes de almejas y caracoles dominados por conchas de ostras y gasterópodos del género *Oliva* (ver Figura 14).

El cambio de los sedimentos de turbidita de aguas profundas (<2,000m) de la formación Burica hasta los sedimentos costeros de la formación Armuelles demuestran que durante el Plioceno tardío la región de Burica pasó por un rápido levantamiento debido a movimientos regionales de



Figura 14. Fósiles representativos de la formación Armuelles. Parte de una valva de *Pinna* (izquierda). Gasterópodo del género *Oliva* (familia Olividae) (arriba derecha). *Ostra* (abajo derecha). Son abundantes a nivel local. Escala = 2cm. (Foto: Aaron O'Dea)

las placas tectónicas en la región. Para más información sobre la historia geológica de la región ver Collins *et al.* (1995).

Conclusión

En el Istmo de Panamá se preserva un rico registro fósil que provee un recuento fascinante de 10Ma de historia geológica y biológica del Istmo centroamericano. La colecta y el estudio de fósiles es la manera más importante de investigar los procesos en patrones evolutivos a gran escala y de entender cómo la vida en los mares llegó a constituirse en lo que es hoy. Si bien se ha realizado una cantidad considerable de investigación paleontológica con fósiles del Istmo de Panamá, todavía hay una enorme cantidad y diversidad de trabajos por hacer, incluyendo la búsqueda de nuevas formaciones fosilíferas, investigar la evidencia geológica, sedimentológica y paleontológica para estimar la posición de tierras antiguas en la región y explorar cómo los organismos marinos evolucionan cuando surgen barreras en sus ámbitos geográficos, como ocurrió cuando se cortó la vía marítima del trópico americano. El éxito de estos proyectos futuros depende de que se continúe el trabajo de campo, fundamentalmente en áreas expuestas a las alteraciones antrópicas. Sólo así se descubrirán nuevos sitios, los investigadores podrán hacer observaciones directas de sedimentos y fósiles *in situ*, se colectará suficiente material y se dispondrá de la información requerida para la contrastación de hipótesis.

Agradecimientos. Quisiéramos agradecer a Jeremy Jackson, Travis Smith, Carlos Jaramillo, Eldredge Birmingham, Jill Leonard-Pingel, Gabriel Jácome, Plinio Góndola, Eric Brown y todo el personal del Laboratorio de investigaciones de Bocas del Toro y a la tripulación del R/V Urracá; igualmente a la Licenciada Celideth De León y a Recursos Minerales quienes otorgaron los permisos de colecta. A Mir Rodríguez quien tradujo el manuscrito y, a *National Geographic Society*, *Smithsonian Marine Science Network*, *National Science Foundation* y el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) por el financiamiento recibido.

Referencias Bibliográficas

- Best, Mairi y Susan Kidwell
2000 Bivalve taphonomy in tropical mixed siliciclastic–carbonate settings. I. Environmental variation in shell condition. *Paleobiology* 26:80–102.
- Coates, Anthony, Jeremy Jackson, Laurel Collins, Thomas Cronin, Harry Dowsett, Laurel Bybell, Peter Jung y Jorge Obando
1992 Closure of the isthmus of Panama: the near shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geological Society of America Bulletin* 104:814–828.
- Coates, Anthony y Jorge Obando
1996 The geologic evolution of the Central American Isthmus. En *Evolution and environment in tropical America*, editado por Jeremy Jackson, Ann Budd y Anthony Coates, pp. 21-56. University of Chicago press, Chicago.
- Coates, Anthony, Marie-Pierre Aubry, William Berggren y Laurel Collins
2003 Early neogene history of the Central American arc from Bocas del Toro, western Panama. *Geological Society of America Bulletin* 115:271-287.
- Coates, Anthony, Laurel Collins, Marie-Pierre Aubry y William Berggren
2004 The Geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin* 116:1327-1344.
- Coates, Anthony, Donald McNeill, Marie-Pierre Aubry, William Berggren y Laurel Collins
2005 An introduction to the geology of the Bocas del Toro Archipelago, Panama. *Caribbean Journal of Science* 41:374-391
- Collins, Laurel
1993 Neogene paleoenvironments of the Bocas del Toro Basin, Panama. *Journal of Paleontology* 67:699–710.
- Collins, Laurel, Orangel Aguilera, Pamela Borne y Steven Cairns
1999 A paleoenvironmental analysis of the Neogene of Caribbean Panama and Costa Rica using several phyla. En *A Paleobiotic Survey of Neogene Basins of the Caribbean Isthmus of Panama: Bulletins of American Paleontology* No. 357, editado por Laurel Collins y Anthony Coates, pp. 65-72.
- Collins, Laurel y Anthony Coates
1993 Marine paleobiogeography of Caribbean Panama: last Pacific influences before closure of the Tropical American Seaway. *Geological society of America annual meeting, abstracts with programs* 25:A-428.
1999 A paleobiotic survey of Caribbean faunas from the Neogene of the Isthmus of Panama. *Bulletins of American Paleontology* 357:1-351.
- Collins, Laurel, Anthony Coates, Jeremy Jackson y Jorge Obando
1995 Timing and rates of emergence of the Limón and Bocas del Toro basins: Caribbean effects of Cocos Ridge subduction?. *Geological society of America, special paper* 295:263-289.

- Cronin, Thomas y Harry Dowsett
1996 Biotic and oceanographic response to the Pliocene closing of the Central American Isthmus. *En Evolution and environment in tropical America*, editado por Jeremy Jackson, Ann Budd y Anthony Coates, pp. 76-104. University of Chicago Press, Chicago.
- Dall, William
1912 New species of fossil shells from Panama and Costa Rica. *Smithsonian Miscellaneous Collection* 59:1-10.
- D'Croz, Luis y David Robertson
1997 Coastal oceanographic conditions affecting coral reefs on both sides of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* 2:2053-2058.
- Emerson, William
1957 Three new tertiary scaphopods, with a review of the extinct western north American Siphonodentaliidae. *Science* 31:985-991.
- Hershey, Orville
1901 The geology of the central portion of the Isthmus of Panama. *University of California Bulletin* 2:235-265.
- Hill, Robert
1898 The geological history of the Isthmus of Panama and portions of Costa Rica. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 28:154-281.
- Howe, Ernest
1907 Geology of the Canal. *Economic Geology* 2:639-658.
1908 The geology of the Isthmus of Panama. *American Journal of Science* 26:212-237.
1915 Some engineering problems of the Panama Canal in their relation to geology and paleontology. *Bureau of Mines Bulletin* 86:7-88.
- Jackson, Jeremy y Ann Budd
1996 Evolution and environment: Introduction and overview. *En Evolution and Environment in Tropical America*, editado por Jeremy Jackson, Ann Budd y Anthony Coates, pp. 1-20. University of Chicago Press, Chicago.
- Jackson, Jeremy, John Todd, Helena Fortunato y Peter Jung
1999 Diversity and assemblages of Neogene Caribbean Mollusca of lower Central America. *Bulletins of American Paleontology* 357:193-230.
- Jackson, Jeremy y Luis D'Croz
1997 The ocean divided. *En Central America: A Natural and Cultural History*, editado por Anthony Coates, pp. 38-71. CT: Yale University Press, New Haven.
- Johnson, Ken y Michael Kirby
2006 The Emperador Limestone rediscovered: Early Miocene corals from the Culebra Formation, Panama. *Journal of Paleontology* 80:1-283.
- Jones, Douglas
1998 Isotopic determination of growth and longevity in fossil and modern invertebrates. *En Isotope Paleobiology and Paleoecology. Paleontological*

- Society Papers V.4*, editado por Richard Norris y Richard Corfield.
- Keen, Myra
1971 *Sea Shells of Tropical West America. Marine mollusks from Baja California to Peru*. Stanford University Press, Stanford, California.
- Kirby, Michael y Jeremy Jackson
2004 Extinction of a fast growing oyster and changing ocean circulation in Pliocene Tropical America. *Geology* 32:1025–1028.
- Kirby, Michael y Bruce MacFadden
2005 Was southern Central America an archipelago or a peninsula in the middle Miocene? A test using land-mammal body size. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 228:193-202.
- Maack, George
1874 Report on the geology and natural history of the Isthmus of Choco, of Darién, and of Panama. En *Reports of explorations and surveys to ascertain the practicability of a ship canal between the Atlantic and Pacific Oceans by way of the Isthmus of Darién*, editado por Thomas Selfridge, pp. 155-175. Washington, D. C.
- O’Dea, Aaron y Beth Okamura
2000 Intracolony Variation in zooid size in cheilostome bryozoans as a new technique for investigating palaeoseasonality. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 162:319-332.
- O’Dea, Aaron, Jeremy Jackson, Helena Fortunato, John Smith, Luis D’Croz, Ken Johnson y John Todd
2007 Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences* Vol.104 (13):5501-5006.
- Olsson, Axel
1922 The Miocene of northern Costa Rica with notes on its general stratigraphic relations. *Bulletins of American Paleontology* 9:181-192.
1942 Tertiary and Quaternary fossils from the Burica Peninsula of Panama and Costa Rica. *Bulletins of American Paleontology* 27:153-258.
- Sapper, Karl
1937 Beitrage zur Geologie von Chiriqui (Republik Panama). *Geologischen Rundschau* 28:451-453.
- Schneider, Birgit y Andreas Schmittner
2006 Simulating the impact of the Panamanian seaway closure on ocean circulation, marine productivity and nutrient cycling. *Earth and planetary science letters* 246:367–380.
- Stanley, Steve
1996 *Children of the Ice Age*. Harmony Books.
- Stehli, Francis y David Webb
1985 *The great American biotic interchange*. New York, Plenum Press.

- Surlyk, Finn
 1972 Morphological adaptations and population structures of the Danish chalk brachiopods (Maastrichtian). *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter* 19:1-57.
- Teranes, Jane, Danna Geary y Brayan Bemis
 1996 The oxygen isotope record of seasonality in Neogene bivalves from the Central American Isthmus. En *Evolution and environment in tropical America*, editado por Jeremy Jackson, Ann Budd y Anthony Coates, pp. 105-129. University of Chicago press, Chicago.
- Wagner, Moritz
 1861 Beitrage zu einer physisch-geographischen Skizze des Isthmus von Panama. *Petermann's Geographischen Mittheilungen*, pp. 1-20, mit einer Karte.
- Webb, Davis
 1985 Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. En *The Great American Interchange*, editado por Francis Stehli y David Webb, pp. 357-386. Plenum press, New York.
- Woodring, Wendel y Thomas F. Thompson
 1949 Tertiary formations of Panama Canal Zone and adjoining parts of Panama. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists* 33:223-247.
- Woodring, Wendel
 1957-1982 Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. *United States geological survey professional paper* 306:1-759.
 1973 Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. Description of Tertiary mollusks (Pelecypods: Propeamussidae to Cuspidariidae; additions to Families covered in P 306-E; additions to gastropods; cephalopods). *United States geological survey professional paper* 306-F: iii, 541-759 + pls 83-124.