

BIOEROSIÓN POR POLIQUETOS ESPIÓNIDOS (POLYCHAETA, SPIONIDAE) EN MOLUSCOS MARINOS DEL CUATERNARIO CARIBEÑO DE COLOMBIA

Por

Rosa Domènech, Jordi Martinell & Jaime de Porta¹

Resumen

Domènech, R., J. Martinell & J. de Porta: Bioerosión por poliquetos espionidos (Polychaeta, Spionidae) en moluscos marinos del Cuaternario caribeño de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 32(124): 411-419, 2008. ISSN 0370-3908.

Caulostrepsis es el icnogénero que designa las perforaciones realizadas por presumibles poliquetos espionidos. Entre otros substratos, es frecuente su presencia tanto en conchas de moluscos actuales como fósiles. En el presente trabajo se estudia este tipo de trazas en especímenes recolectados en sedimentos marinos cuaternarios de Colombia. Este hallazgo representa el primer registro de cualquier tipo de bioerosión en fósiles colombianos.

Palabras clave: paleoecología, parasitismo, icnología, bioerosión, Cuaternario, Colombia.

Abstract

Caulostrepsis is the icnogenus that designates borings made by presumable spionid polychaetes. Among other substrates, its presence is frequent both in shells of Recent and fossil molluscs. In the present paper this type of traces is studied in specimens gathered in marine Quaternary sediments of Colombia. This find represents the first record of any kind of bioerosion in Colombian fossils.

Key words: paleoecology, parasitism, ichnology, bioerosion, Quaternary, Colombia.

¹ Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Geologia, Universitat de Barcelona, C/ Martí i Franquès s/n, 08028, Barcelona; rosa.domenech@ub.edu; jmartinell@ub.edu; j.deporta@telefonica.net

Introducción

Los organismos manifiestan su comportamiento ecológico de formas diversas, siendo una de ellas mediante las marcas o improntas dejadas en el medio que les rodea (físico o biológico). En geología, la alteración del medio debida a la actividad de los organismos llega a comportar tales modificaciones en las características de sedimentos y rocas que su análisis se revela como fundamental en estudios aplicados (Pemberton, 1992; McIlroy, 2004). En paleontología, las trazas preservadas en el registro fósil resultan de primordial importancia en la interpretación paleoecológica y evolutiva ya que a menudo indican la existencia de organismos no preservados de otra forma en el registro fósil. Para diferenciar las marcas (registro indirecto) del registro directo de los organismos, se habla de trazas o pistas fósiles (*trace fossils*) y de fósiles corporales (*body fossils*), respectivamente.

La icnología es la rama de la ciencia que se ocupa del estudio de las trazas producidas por los organismos en el substrato, ya sea éste blando o duro. Si bien es evidente que tales estructuras no son exclusivas del comportamiento de los organismos del pasado, el desarrollo de la icnología se ha producido fundamentalmente en el campo de la paleontología debido a la relevante información que proporcionan acerca de ellos.

Ciñéndonos al tipo de substrato afectado, en icnología se distinguen los procesos de bioturbación de los de bioerosión. La bioturbación se produce en sedimentos blandos, mientras que la bioerosión tiene lugar sobre substrato duro. El presente artículo muestra un ejemplo de bioerosión en el registro fósil, por lo que obviaremos mayor detalle del campo de la bioturbación.

El término bioerosión fue propuesto por Newman (1966) (véase también Ekdale et al., 1984) como una abreviatura de “erosión biológica” y su definición abarca los procesos de desgaste llevados a cabo por organismos sobre substratos consolidados, ya sean de origen orgánico o inorgánico. Los substratos susceptibles de bioerosión cubren un amplio espectro, siendo los de naturaleza calcárea los más afectados. Los organismos bioerosionadores también pertenecen a un amplio abanico de grupos, desde los hongos microscópicos hasta los vertebrados, con representantes en prácticamente todos los grandes taxones vegetales y animales. Muchos de ellos son grupos no esqueletizados, por lo que su presencia como cuerpos fósiles en el registro geológico es escasa o nula.

Las trazas de bioerosión pueden deberse a procesos de coacción (es decir, de interacción entre especies) como

la depredación, el parasitismo y el comensalismo, o bien puede tratarse de procesos de reacción (o sea, de interacción entre una especie y el medio físico), cuando el substrato es inerte. Por todo ello, las trazas toman formas muy diversas (surcos, túneles, impresiones, dentelladas, perforaciones, traumatismos) en función de los objetivos del productor (fijación al substrato, excavación de habitáculos, ramoneo, ataques de depredadores) (Bromley, 1970; Warme, 1975; Martinell, 1989), de su morfología y del procedimiento de excavación.

Los esqueletos calcáreos de los invertebrados marinos se pueden comportar como substratos duros de pequeñas dimensiones en los que la actividad bioerosiva llega a ser muy importante. Además, pueden reflejar tanto comportamientos de coacción como de reacción. Si la bioerosión de la concha se produce en el esqueleto del animal vivo, entonces éste preservará procesos de coacción, mientras que si se produce una vez muerto lo que se preservará son procesos de reacción. Resulta fundamental distinguir ambos casos para evitar interpretaciones erróneas en estudios paleoecológicos.

El gran avance en los estudios sobre bioerosión se produjo a partir de los trabajos de R. Bromley (Bromley, 1970; Bromley, 1972; Bromley & d’Alessandro, 1983). Sin embargo, el reconocimiento de su existencia y de su potencial interés en geología se halla ya en la famosa obra “*Principles of Geology*” (Lyell, 1830). En ella, el autor describe con detalle y precisión las perforaciones realizadas por el bivalvo actual *Lithophaga* en los pilares de las columnas del templo de Júpiter Serapis (Puzzuoli, Italia), que le sirvieron para demostrar movimientos de subsidencia. Es pues en este tratado, reconocido como una de las obras fundamentales de la geología, donde se describen e interpretan por vez primera procesos bioerosivos relacionados con fenómenos geológicos. A pesar de estas interesantes observaciones, los estudios sobre bioerosión se limitaron durante décadas a aspectos muy puntuales, relacionados casi siempre con paleoacantilados de diferentes períodos geológicos.

La nominación de las trazas de bioerosión se basa en su morfología y es independiente de la nomenclatura de sus posibles productores. Los nombres binomiales con que se identifican siguen una normativa equivalente a la de géneros y especies biológicos, hablándose de icnogéneros e icnoespecies.

Un ejemplo de bioerosión en el Cuaternario colombiano

Durante un reconocimiento geológico por el Neógeno y Cuaternario del N de Colombia, uno de los autores (J. de P.) tuvo la oportunidad de recolectar muestras paleon-

tológicas en un yacimiento holoceno cercano a la Ciénaga El Totumo (Departamento de Bolívar).

Entre el material muestreado aparecieron numerosas conchas de moluscos con trazas evidentes de bioerosión, cuyo estudio constituye el motivo principal de este artículo. Si bien en el ámbito de la icnología existe una cita de trazas de bioturbación en el Mesozoico continental de Colombia, referida a icnitas de dinosaurios bípedos (**Buffetaut**, 2000), cabe resaltar que la presente constituye la primera referencia sobre actividad bioerosiva en el registro fósil colombiano.

Características geológicas regionales

Desde un punto de vista estructural, en el NE de Colombia se han distinguido dos grandes áreas o regiones que pertenecen a las provincias sedimentarias continental y oceánica, respectivamente. La provincia continental se localiza al oriente mientras que la provincia oceánica está al occidente (**Duque-Caro**, 1979; 1984). Ambas provincias están separadas por un importante accidente tectónico, la falla de Romeral, conocida también con los nombres de sutura o lineamiento de Romeral (figura 1).

La provincia continental representa una unidad estable cuyos sedimentos descansan sobre la corteza continental. La provincia oceánica corresponde a una unidad inestable que recubre la corteza oceánica y se caracteriza por un importante espesor de sedimentos. En ella se han

diferenciado dos elementos estructurales bien delimitados por las fallas de Romeral y del Sinú: el Cinturón de San Jacinto y el Cinturón del Sinú.

Los dos cinturones son paralelos y tienen una dirección general NE-SW, si bien el Cinturón del Sinú gira en dirección NW en la región de Cartagena-Barranquilla. Ambos cinturones presentan diferencias en litología y edad. El Cinturón de San Jacinto está formado por los anticlinorios de San Jerónimo, San Jacinto y Luruaco. Se trata de anticlinales estrechos y alargados en sentido N-S.

El carácter más significativo del Cinturón del Sinú es la presencia de un volcanismo de lodo. Algunos de estos volcanes son actualmente activos y se emplazan en las proximidades de la Ciénaga El Totumo.

Características del afloramiento

La costa al N de Cartagena de Indias es en general una costa baja en la que se desarrollan algunas ciénagas, solamente interrumpida por pequeños promontorios acantilados como son de S a N: Los Morritos, Punta Canoas, Punta de Piedra y el Faro de Galerazamba.

El afloramiento de la Ciénaga El Totumo se localiza en los alrededores de Galerazamba (Departamento de Bolívar), junto a la antigua vía del algodón que enlaza el Faro de Galerazamba con la Vía del Mar (figura 2), a unos 2 Km de

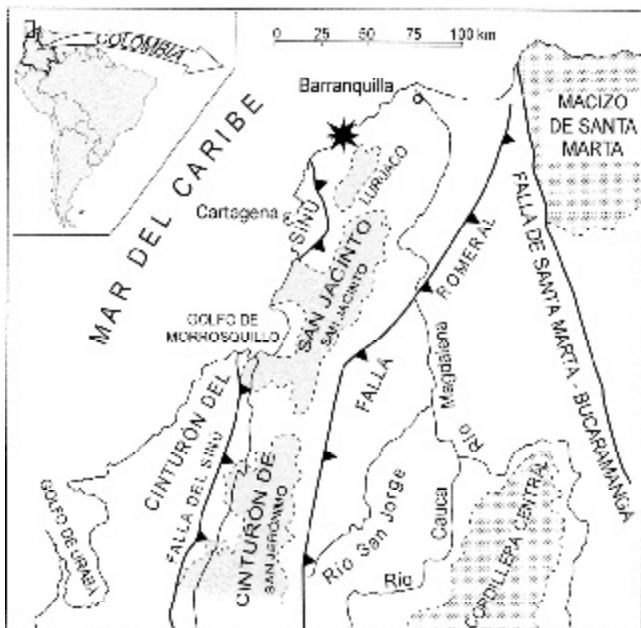


Figura 1. Contexto geológico del NE de Colombia. La estrella ubica el área de la Ciénaga El Totumo, ampliada en la Figura 2.

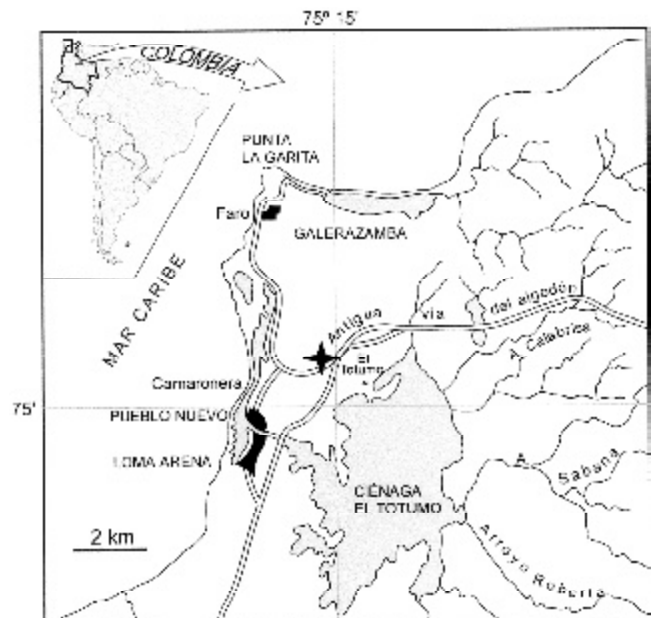


Figura 2. Situación geográfica de la Ciénaga El Totumo, Departamento de Bolívar, Colombia. La estrella señala el afloramiento muestreado.

la actual línea de costa y a 1250 m de la actual Ciénaga El Totumo. El depósito está formado por limos y arcillas holocenos de color claro de 1 m de potencia máxima que fosilizan la Formación Arjona, del Mioceno medio (Barre-ra, 2000). Estos sedimentos están relacionados con el antiguo cauce del río Magdalena y son muy ricos en conchas de moluscos marinos, especialmente bivalvos. La fauna recolectada coincide con la descrita por Cosel (1986) en la Ciénaga de Santa Marta (Departamento del Magdalena), aunque es mucho menos diversificada.

Además de los depósitos holocenos de ciénaga, a lo largo de esta misma costa se conservan otros materiales cuaternarios, como las formaciones arrecifales pleistocenas (Page, 1983; Vernet, 1989a y b), o las numerosas terrazas marinas holocenas situadas a diversas alturas sobre el nivel del mar, cuyas dataciones oscilan entre los 1.450 y los 5.000 años AP.

Material estudiado

Entre el material recolectado se han reconocido las siguientes especies de moluscos: *Anadara ovalis* (Bruguière 1798), *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828), *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin 1971), *Protothaca pectorina* (Lamarck 1818), *Melongena melongena* (Linné 1758) y *Neritina virginea* (Linné 1758). Como fauna acompañante, cabe señalar la presencia esporádica de cirrípedos (balanos) y algunas colonias de briozoos (*Aplousina tuberosa* Canu y Bassler 1928, por ejemplo) (plancha 1, fig. 6). El conjunto se identifica como característico de medios de salinidad reducida y de manglares (Díaz & Puyana, 1994). La datación por radiocarbono sobre la malacofauna indica una edad de 4.150 ± 50 años AP (Porta *et al.*, en prensa).

Sobre las conchas de ciertas especies de moluscos (dos de bivalvos y una de gasterópodos) se observan evidentes trazas de bioerosión, atribuibles en su práctica totalidad a la actividad de anélidos poliquetos perforadores. A continuación se describen las trazas halladas sobre la malacofauna del yacimiento de El Totumo para, seguidamente, comentar la actividad bioerosiva por anélidos y su registro fósil. Por último, se discute algunos aspectos relacionados con la interpretación paleoecológica de dichas perforaciones y con su incidencia en la actualidad.

Análisis de las trazas de bioerosión en los moluscos del yacimiento El Totumo

El estudio icnológico de las conchas de moluscos recolectadas en este yacimiento revela la presencia casi exclusiva de la icnoespecie *Caulostrepsis taeniola* Clarke 1908, traza de bioerosión atribuida a la actividad perfora-

dora de poliquetos espionidos (Polychaeta, Spionidae). En el yacimiento El Totumo, esta estructura es abundante en las conchas de dos especies de bivalvos (*C. rhizophorae* y *A. brasiliana*) y del gasterópodo *M. melongena*. Resalta el hecho de que la relación traza/huésped es única para cada caso, tal como se describe a continuación.

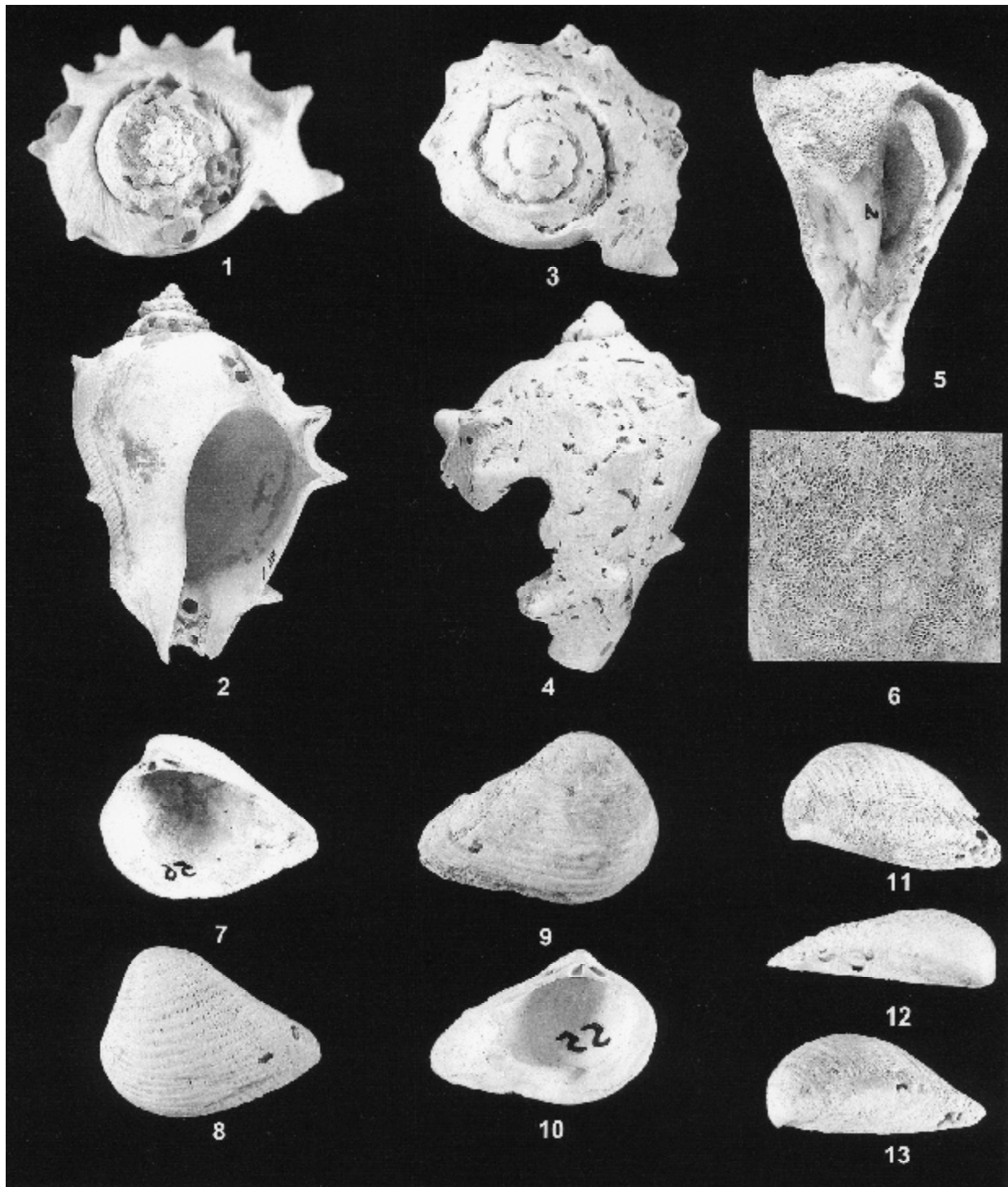
Crassostrea rhizophorae (plancha 2): la ostra de man-gle es una especie eurihalina que típicamente vive adherida a las raíces de estos árboles, formando densos racimos. Los especímenes recolectados son de tamaño medio para la especie (diámetro umbonopaleal medio: 7,2 cm), pero se llega a contabilizar hasta 85 trazas sobre una sola valva, con un promedio de 60 trazas/valva. Las valvas superiores están ligeramente más perforadas que las inferiores ($x=68$ en las valvas superiores y $x=57$ en las inferiores). En el interior de muchas de ellas se observan ampollas rellenas de fango (*mud-blisters*), resultado de la reacción de la ostra ante la infestación (plancha 2, fig. 5).

Anomalocardia brasiliana (plancha 1, figs. 7-13): se trata de un pequeño bivalvo (diámetros umbonopaleal y anteroposterior medios: 1,7 cm y 2,2 cm, respectivamente) endobentónico somero que habita fondos fangosos o arenoso-fangosos en áreas protegidas de la acción de las olas y corrientes de las zonas intermareal e infralitoral (Boehs & Magalhães, 2004). Su presencia es abundante en el yacimiento, pero sólo el 11% de las valvas izquierdas y el 15,5% de las derechas presentan *C. taeniola*. Las perforaciones siempre aparecen en la parte más posterior de las valvas, es decir, la zona más próxima a la superficie del fondo y, seguramente, la más vulnerable a la infestación en vida del animal. Asociada a las perforaciones se ha detectado asimismo alguna ampolla rellena de fango.

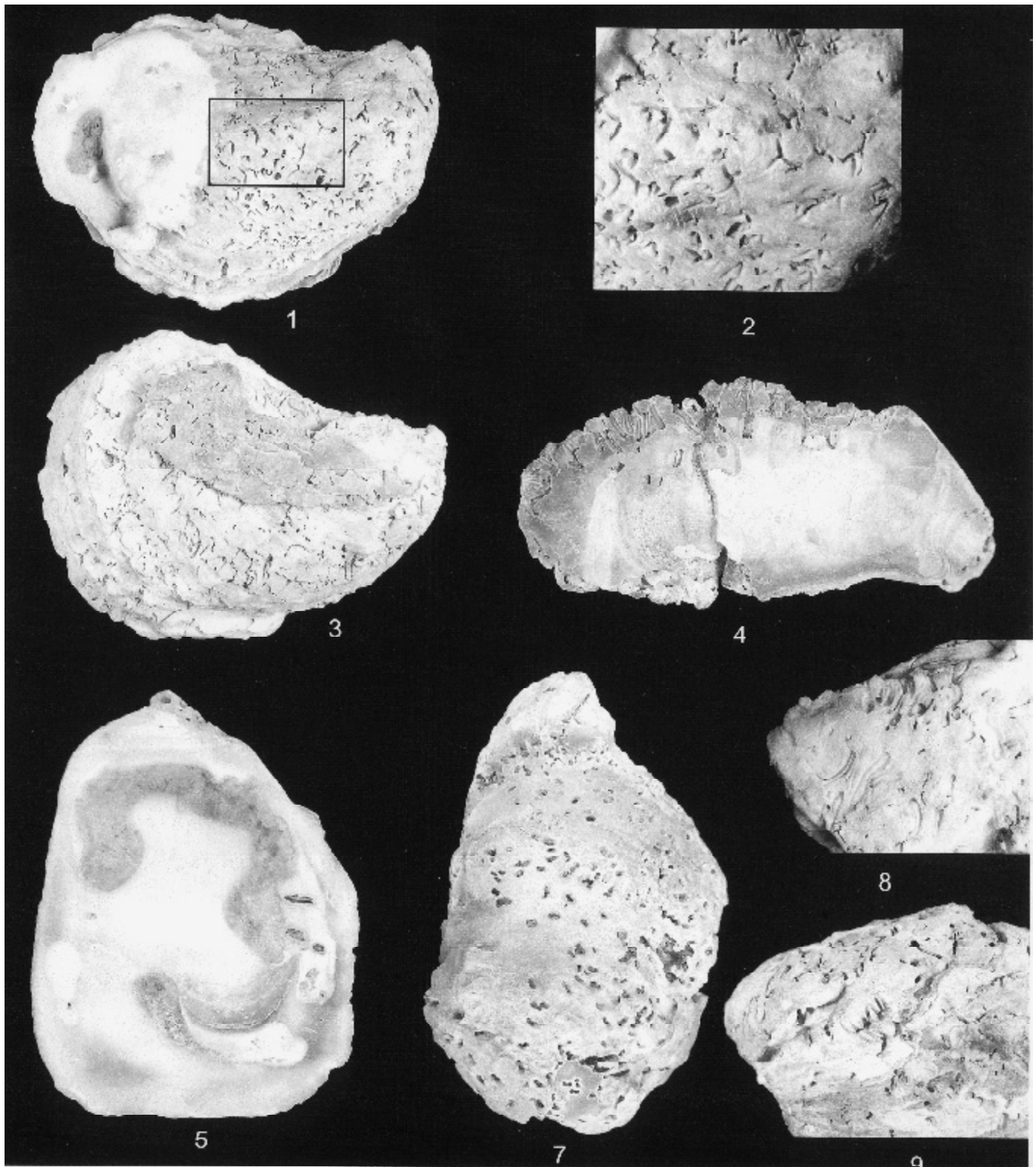
Melongena melongena (plancha 1, figs. 1-5): la totalidad de conchas recolectadas de este gasterópodo presentan *C. taeniola*. A lo largo de la espira se observa una concentración de las perforaciones sobre la línea de sutura de las vueltas, mientras que en la última vuelta aparecen trazas esporádicas o en pequeñas concentraciones. No se ha observado en esta especie la presencia de ampollas de fango. La superficie afectada y la intensidad de perforación son mucho menores que en *C. rhizophorae*.

La actividad bioerosionadora de los anélidos poliquetos

Para los neontólogos resulta conocida la actividad perforadora de los anélidos poliquetos, aunque se le haya prestado una atención relativa frente a los estudios anatómicos propiamente dichos. Ello conlleva algunas lagunas



Plancha 1. *Caulostrepsis taeniola* sobre ejemplares de distintas especies de moluscos del yacimiento de la Ciénaga El Totumo. 1-2. Vistas apical y lateral de *Melongena melongena* con balanos incrustados en diferentes partes del esqueleto. 3-4. Vistas apical y lateral de *M. melongena* con profusión de *C. taeniola* ocupando gran parte del esqueleto. 5. *Aplousina tuberosa* incrustando una gran superficie de un esqueleto de *M. melongena*. La colonización tuvo lugar con posterioridad a la muerte del gasterópodo y a la fracturación del esqueleto. 6. Detalle de la colonia anterior. 7-10. Valvas derecha e izquierda de *Anomalocardia brasiliana* en vistas externa e interna mostrando *C. taeniola* limitados a su parte posterior. 11-13. Vistas posteriores de ambas valvas de *A. brasiliana* con *C. taeniola*. Escala: figs. 1-5: x1; fig. 6: x 3; figs. 7-13: x 2.



Plancha 2. *Caulostrepsis taeniola* sobre distintos ejemplares de *Crassostrea rhizophorae* del yacimiento de la Ciénaga El Totumo. La fig. 2 corresponde a la ampliación del marco dibujado en la fig. 1. y en la fig. 5 se aprecian las ampollas de fango (*mud-blisters*) consecuencia de la actividad de los poliquetos. Escala x 1, excepto fig. 2 (x 2) y fig. 7 (x 1,5).

en la interpretación de la relación establecida entre perforador y huésped. Consúltense, sin embargo, **Martin & Britayev** (1998) para una visión de todo el grupo, y **Sako-Osoki** (1999) para un ejemplo concreto de poliquetos actuales perforadores.

Se han descrito diversos icnotaxones relacionados con la bioerosión causada por gusanos en general, siendo *Maeandropolydora* Voigt 1965, *Caulostrepsis* Clarke 1908, *Trypanites* Mägdefrau 1932 y *Talpina* von Hagenov 1840 los icnogéneros más comunes en el registro fósil (**Bromley**, 1972; **Voigt**, 1975; **Bromley & d'Alessandro**, 1983; **Bromley**, 2004). Tanto *Maeandropolydora* (del que se ha propuesto un mínimo de 6 icnoespecies distintas) como *Caulostrepsis* (con otras 6 icnoespecies nominadas) se suelen asociar más concretamente a anélidos poliquetos espionidos.

Las trazas atribuidas a posibles anélidos se remontan al Cámbrico (*Trypanites*), aunque su registro fósil no empieza a ser abundante hasta mediado el Paleozoico. *Caulostrepsis*, la traza presente en las conchas estudiadas, es conocida desde el Devónico hasta la actualidad, siendo abundante en el Jurásico y el Cretácico (**Bromley**, 2004).

Estas excavaciones se identifican tanto sobre substratos inorgánicos (sobre los que es evidente que realizan trazas de habitación) como orgánicos. En este segundo caso, se debe distinguir si la bioerosión se realizó en vida del organismo o una vez muerto, para interpretar el objetivo del ataque. Aún así, se dan casos curiosos como los de *Helicotaphrichnus* (**Kern et al.**, 1974) o *Polydorichnus* (**Ishikawa & Kase**, 2007), producidos por poliquetos comensales de cangrejos ermitaños en las conchas de gasterópodos ocupadas por éstos.

Cuando la infestación se produce en el esqueleto calcáreo de un organismo vivo, el anélido suele excavar un surco o un túnel, y puede provocar la secreción de estructuras de defensa por parte del huésped, tales como bioclastraciones (**Palmer & Wilson**, 1988; **Taylor**, 1990; **Tapanila**, 2005) o ampollas que pueden llenarse de fango (*mud-blisters*) (**Martin & Britayev**, 1998).

Como la gran mayoría de bioerosionadores, los anélidos perforadores suelen carecer de un esqueleto fosilizable. Por tanto, sólo la identificación de las trazas permite determinar su presencia en el pasado geológico. Sin embargo, en el registro fósil no resulta fácil discernir entre las perforaciones realizadas realmente por poliquetos de aquéllas debidas a la actividad de otros gusanos (sipuncúlidos, forónidos, nemátodos, etc.) a causa de las similitudes morfológicas de las mismas. **Taylor & Wilson** (2003) revisan el registro fósil de las comunidades de substrato duro y proporcionan ejem-

plos de distintos tipos de explotación y simbiosis, incluyendo casos de anélidos sobre diferentes substratos.

Discusión y comentarios

El registro fósil de invertebrados marinos contiene numerosos ejemplos de relaciones interespecíficas, **reflejadas a menudo por trazas de bioerosión** (**Martinell**, 1989; **Taylor & Wilson**, 2003). Muchos de ellos corresponden a casos de explotación ecológica (depredación y parasitismo), en los cuales uno de los miembros del par obtiene un beneficio a expensas del otro. Cuando el individuo perjudicado posee un esqueleto fosilizable, entonces puede exhibir en él las marcas de la lesión que permiten identificar la relación. Otros tipos de interacciones bióticas, como la simbiosis (mutualismo, tolerancia, comensalismo) o la competición, dejan menos huellas en el huésped y por tanto suelen resultar más difíciles de detectar en los fósiles.

Los anélidos poliquetos infestan actualmente el esqueleto de huéspedes pertenecientes a grupos muy diversos, entre los que destacan los corales, los atrioquios, los moluscos y los equinodermos (**Martin & Britayev**, 1998). Igualmente, muchos grupos actuales ocupan las partes blandas de sus huéspedes, pero estos casos no son detectables en el registro fósil. La relación que se establece en estos pares ecológicos es básicamente de parasitismo o de comensalismo. El ejemplo que nos ocupa puede ser interpretado como un caso de parasitismo, a la luz de los estudios actualistas sobre este tipo de relaciones.

Maeandropolydora y *Caulostrepsis* designan túneles meandriformes excavados sobre roca o sobre conchas cuyas principales diferencias radican en la proximidad (*Caulostrepsis*) o separación (*Maeandropolydora*) entre los orificios de entrada y salida, la existencia o no de bolsones en su interior, y en el recorrido de los túneles (**Bromley & D'Alessandro**, 1983). Ambos casos se suelen interpretar como de parasitismo si la infestación se produjo sobre concha viva y los productores se describen como endoesqueletozoos (según la terminología de **Taylor & Wilson**, 2002). *Sulcichnus* (**Martinell & Domènech**, en prensa), en cambio, es una traza conocida desde el Mioceno, producida por poliquetos comensales (*Lumbrineris flabellicola* actual, por ejemplo) que viven asociados a corales ahermatípicos sobre los que excavan un surco, de manera que se interpreta el productor como un epiesqueletozoo (según la terminología de **Taylor & Wilson**, 2002).

En el ejemplo estudiado de las perforaciones en moluscos holocenos del yacimiento El Totumo se atribuye

al comportamiento parasitario de la familia Spionidae. Ello se debe a la similitud entre las trazas producidas por distintos géneros del grupo de *Polydora* sobre conchas actuales y la icnoespecie identificada (*C. taeniola*). Los espionidos (*Polydora*, *Boccardia*, *Dipolydora*) son poliquetos bien conocidos por sus infestaciones en bivalvos de valor comercial (ostras sobre todo), aunque algunos géneros del grupo perforan también otros substratos orgánicos (costas algales calcáreas, corales, briozoos, etc.).

Finalmente, un comentario sobre el interés de los estudios de bioerosión en el campo de la economía. El cultivo de ostras (*C. rhizophorae*, por ejemplo) y de otros moluscos (*A. brasiliana* también se cultiva y explota para consumo humano) es hoy en día una importante industria alimentaria que a menudo se ve afectada por plagas de parásitos (sobre todo, poliquetos espionidos) que infestan y dañan las conchas, reduciendo su valor comercial (Martín & Britayev, 1998). El material procedente del yacimiento El Totumo permite observar la actividad de estos poliquetos perforadores en ambientes similares al de las zonas de cultivo actuales, pero sin la influencia humana. Si bien existen numerosos artículos sobre la incidencia de poliquetos parásitos en los cultivos de moluscos y su tratamiento (Murad, 1976; Wargo & Ford, 1993; Nel *et al.*, 1996; Handley, 2002), aún no es bien conocida la influencia de factores como la contaminación de las aguas o los cambios de temperatura en la proliferación de este tipo de simbioses. Los datos del registro fósil pueden aportar patrones de referencia para evaluar el impacto de los poliquetos en poblaciones actuales de moluscos y actuar en consecuencia, además de contribuir a estudios de paleobiología conservacional y evolución temporal de las relaciones simbióticas (Rodrigues, 2007).

Conclusiones

Se ha descrito la presencia de *Caulostrepsis taeniola*, traza de bioerosión atribuida a la actividad de poliquetos espionidos, en las conchas de tres especies de moluscos (*Crassostrea rhizophorae*, *Anomalocardia brasiliana* y *Melongena melongena*) recolectadas en el yacimiento holoceno El Totumo (4.150 ± 50 años AP).

La infestación se interpreta como un caso de parasitismo entre posibles espionidos y estas especies, si bien la distribución de las trazas es distinta en cada una de ellas. En los ejemplares de bivalvos se han identificado estructuras tipo *mud-blister*, más frecuentes en *C. rhizophorae* que en *A. brasiliana*. En cambio, las conchas de *M. melongena* no las presentan en ningún caso.

La presente constituye la primera referencia sobre actividad bioerosiva en el registro fósil colombiano. Cabe esperar que este tipo de estudios prosigan, tanto sobre materiales cuaternarios como en otros más antiguos, puesto que pueden proporcionar interesante información de cariz tanto paleobiológico como estratigráfico y sedimentológico.

Se ha puesto de relieve el interés de este tipo de estudios para la mejora en la gestión del cultivo de moluscos en relación con las infestaciones por parásitos que alteran las características morfológicas de las conchas.

Agradecimientos

J. de Porta expresa su agradecimiento a Ingeominas (Sección de Bogotá y Sección de Cartagena) por la oportunidad que le brindó de visitar y muestrear el yacimiento de la Ciénaga de El Totumo así como por el apoyo logístico recibido.

Esta es una contribución al proyecto de investigación CGL2007-60507/BTE (Ministerio de Educación y Ciencia español) y se enmarca en las actividades del Grupo de Investigación "Paleobiología del Neogen Mediterráneo" de la Universitat de Barcelona.

Bibliografía

- Barrera, R., 2001. Geología de las Planchas 16-17 (Galerazamba y Barranquilla). Esc. 1:100.000. Ingeominas. Memoria explicativa.
- Boehs, G. & Magalhães, A.R.M. 2004. Simbioses asociados con *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin) (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) na Ilha de Santa Catarina e região continental adjacente, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **21**: 865-869.
- Bromley, R. G. 1970. Borings as trace fossils and *Entobia cretacea* Portlock, as an example. In: Trace fossils, T.P. Crimes & J.C. Harper (Eds.). *Geological Journal Special Issues*, **3**: 49-90.
- Bromley, R.G. 1972. On some ichnotaxa in hard substrates, with a redefinition of *Trypanites* Mägenfrau. *Paläontologische Zeitschrift*, **46**: 93-98.
- Bromley, R.G. 2004. A stratigraphy of marine bioerosion. In: The application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis, D. McIlroy (Ed.), *Geological Society Special Publication*, **228**: 455-479.
- Bromley, R.G. & D'Alessandro, A. 1983. Bioerosion in the Pleistocene of southern Italy: ichnogenera *Caulostrepsis* and *Maeandropolydora*. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **89**: 283-309.
- Buffetaut, E., 2000. A forgotten episode in the history of dinosaur ichnology: Carl Degenhardt's report on the first discovery of fossil footprints in South America (Colombia, 1839). *Bulletin de la Société Géologique de France*, **171**: 137-140.

- Cosel, R. von.** 1986. Moluscos de la región de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Costa Caribe de Colombia). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, **15-16**: 79-370.
- Díaz, J. M. & Puyana, M.** 1994. Moluscos del Caribe colombiano. Un Catálogo Ilustrado. Colciencias. Fundación Natura, Invemar: 1-291.
- Duque-Caro, H.** 1979. Major structural elements and evolution of Northeast Colombia. In: J.S. Watkins, J.L. Montader, P.W. (Eds.). *Geological and Geophysical Investigations of Continental Margins*. American Association of Petroleum Geology. Mem. **29**: 329-351.
- Duque-Caro, H.** 1984. Structural style, diapirism and accretionary episodes of the Sinú-San Jacinto Terrane, southwestern Caribbean borderland. *Geological Society of America. Mem.* **162**: 303-316.
- Ekdale, A.A.; Bromley, R.G. & Pemberton, S.G.** 1984. Ichnology: The use of trace fossils in Sedimentology and Stratigraphy. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Short Courses*, **15**: 1-317.
- Handley, S.J.** 2002. Optimizing intertidal Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg) culture, Houhora Harbour, northern New Zealand. *Aquaculture Research*, **33**: 1019-1030.
- Ishikawa, M. & Kase, T.** 2007. Spionid bore hole *Polydorichnus subapicalis* new ichnogenus and ichnospecies: a new behavioral trace in gastropod shells. *Journal of Paleontology*, **81**: 1466-1475.
- Kern, J.P.; Grimmer, J.C. & Lister, K.H.** 1974. A new fossil spionid tube, Pliocene and Pleistocene of California and Baja California. *Journal of Paleontology*, **48**: 978-982.
- Lyell, C.** 1830. *Principles of Geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation*. 2 vols., Murray, 1-841.
- Martin, D. & Britayev, T.A.** 1998. Symbiotic Polychaetes: Review of known species. In: A.D. Ansell, R.N. Gibson, M. Barnes (Eds.). *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. **36**: 217-340.
- Martinell, J.** 1989. Interacción organismos/sustrato duro: la bioerosión y sus implicaciones. In: E. Aguirre (Coord.), *Paleontología, Col. Nuevas Tendencias*: 205-222, CSIC, Madrid.
- Martinell, J. & Domènech, R.** Commensalism in the fossil record: eunicid polychaete bioerosion on Pliocene solitary corals of the Western Mediterranean. *Acta Palaeontologica Polonica* (en prensa).
- McIlroy, D.** (ed.) 2004. The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis. *Geological Society of London, Special Publication*, **228**: 1-490.
- Murad-B. M., M.** 1976. Relationship between biofouling and growth of the pearl oyster *pinctada fucata* (Gould) in Kuwait, Arabian Gulf. *Hydrobiologia*, **15**: 129-138.
- Nel, R.; Coetzee, P.S. & Van Niekerk, G.** 1996. The evaluation of two treatments to reduce mud worm *Polydora hoplura* (Claparède) infestations in commercially reared oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture*, **141**: 31-39.
- Neumann, C.** 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, **11**: 92-108.
- Page, W.D.** 1983. Holocene deformation of the Caribbean coast, northwestern Colombia. Part III. Appendix A1-A20. In: H. Duque-Caro, W.D. Page, J. Cuellar (Leaders). *General geology and tectonics of Northwestern Colombia Southeastern Caribbean boreland*. 10ª Conferencia Geológica del Caribe. Fiel Trip C. Cartagena.
- Pemberton, S.G.** (ed.) 1992. Applications of ichnology to petroleum exploration – A core workshop. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop* **17**: 1-429.
- Palmer, T. & Wilson, M.A.** 1988. Parasitism of Ordovician bryozoans and the origin of pseudoborings. *Palaeontology*, **31**: 939-949.
- Porta, J. de, Julià, R. & Barrera, R.** Raised marsh deposits near Catagena de Indias, Colombia: evidence of eustatic and climatic instability during the Late Holocene. *Boletín de Geología* (en prensa).
- Rodrigues, S.** 2007. Biotic interactions recorded in shells of Recent Rhynchonelliform brachiopods from San Juan Island, USA. *Journal of Shellfish Research*, **26**: 241-252.
- Sato-Osoki, W.** 1999. Polydorid species (Polychaeta: Spionidae) in Japan, with descriptions of morphology, ecology and burrow structure. 1. Boring species. *Journal of Marine Biology Association United Kingdom*, **79**: 831-848.
- Tapanila, L.** 2005. Palaeoecology and diversity of endosymbionts in Palaeozoic marine invertebrates: Trace fossil evidence. *Lethaia*, **38**: 89-99.
- Taylor, P.D.** 1990. Preservation of soft-bodied and other organisms by bioimmuration- a review. *Palaeontology*, **33**: 1-17.
- Taylor, P.D. & Wilson, M.A.** 2002. A new terminology for marine organisms inhabiting hard substrates. *Palaios*, **17**: 522-525.
- Taylor, P.D. & Wilson, M.A.** 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, **62**: 1-103.
- Vernette, G.** 1989a. Les variations du niveau marin. Exemple de la cote colombienne des Caraïbes a l'Holocène. *Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, **45**: 81-95.
- Vernette, G.** 1989b. Impact du diapirisme argileux sur les récifs de la plate-forme colombienne des Caraïbes. *Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, **45**: 97-105.
- Voigt, E.** 1975. Tunnelbaue rezenter und fossiler Phoronidea. *Paläontologische Zeitschrift*. **49**: 135-167.
- Wargo, R.N. & Ford, S.E.** 1993. The Effect of Shell Infestation by *Polydora* sp. and Infection by *Haplosporidium nelsoni* (MSX) on the Tissue Condition of Oysters, *Crassostrea virginica*. *Estuaries*, **16**: 229-234.
- Warme, J.E.** 1975. Borings as trace fossils, and the process of marine bioerosion. In: *The study of trace fossils*, Frew R.W. ed., Springer Verlag, Berlin: 181-227.

Recibido: marzo 3 de 2008.

Aceptado para su publicación: octubre 3 de 2008.