



UCSC

**UNIVERSIDAD CATÓLICA DE LA SANTÍSIMA CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS**

**IDENTIFICACIÓN DE UNA ZONA DE ALIMENTACIÓN DEL GÉNERO
CARCHARHINUS PARA EL PASADO EN CHILE**

Por

MATÍAS IGNACIO ARIZ MÉNDEZ

**MEMORIA PARA OPTAR AL
TÍTULO PROFESIONAL DE BIÓLOGO MARINO**

Profesor guía: JAIME ANDRÉS VILLAFANA NAVEA

Profesor co-guía: CARLOS LARA PEÑA

Concepción, Chile

2026

CONSTANCIA

Esta Memoria de Título corresponde a una Habilitación Profesional ejecutada bajo la modalidad vía académica, con dedicación exclusiva durante un semestre académico, y enfocada íntegramente en la realización del trabajo de investigación aquí expuesto. El trabajo se desarrolló en la UCSC, bajo la guía del Dr. Jaime Villafaña Navea y co-guía del Dr. Carlos Lara Peña.

A mi mamá, papá y abuelita, por el amor, apoyo incondicional y enseñarme a perseverar.

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto FONDECYT Postdoctoral N° 3230610 del Dr. Jaime Villafaña Navea.

Al proyecto FONDECYT Regular N° 1230420 del Dr. Carlos Lara Peña.

A mi profesor guía, el Dr. Jaime Villafaña Navea, por acompañarme en cada paso académico que he dado desde la ejecución de mi seminario de investigación hasta el presente, por compartir conmigo sus conocimientos, por apoyarme en cada ocasión en la que he necesitado ayuda, por su paciencia, por su buena onda, por potenciar mis conocimientos y por brindarme la confianza necesaria para creer en mí y en mis propias capacidades.

A mi profesor co-guía, el Dr. Carlos Lara Peña, por brindarme su ayuda en cada ocasión en la que lo necesité, por su responsabilidad, por atender a mis consultas cada vez en la que toqué la puerta de su oficina, por su buena onda, su cercanía y su compromiso con mi proceso académico.

A los investigadores Dr. Bryan Huerta de University of Southern Mississippi en Estados Unidos, Dr. Jurgen Kriwet de la University of Vienna en Austria y a CSIRO de Australia por proporcionarme fotografías del material necesario para llevar a cabo mi investigación.

A Karina Buldrini Oviedo, Curadora del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, por su completa gestión y atención durante mi visita al Museo para la revisión del material fósil.

A mis amigos, mis sangres, Anita, Barbara, Cono y Pagani, por estar presentes conmigo desde el segundo año, por todos los momentos de compañerismo, de alegría y de estrés que pasamos juntos, porque junto a ustedes el camino fue más bonito y por demostrarme que hasta en los momentos más difíciles puedo contar con ustedes.

Y en especial, a mi familia, mi mamita hermosa, mi padre, abuelita, hermana y tíos, por estar presentes en cada paso que he dado en mis estudios, por apoyarme de manera incondicional, por soportar mis momentos de estrés, acompañarme en las buenas y en las malas, por nunca dejar de creer en mí y por enseñarme que la vida nos puede presentar miles de obstáculos, pero que siempre es posible seguir adelante.

TABLA DE CONTENIDOS

Resumen	vii
Abstract.....	viii
Introducción.....	1
Periodo Neógeno en Chile	1
Formación Bahía Inglesa, Chile.....	2
Registro fósil como herramienta de reconstrucción paleoecológica	2
Especies del género <i>Carcharhinus</i> en estudio	4
Áreas de agregación de tiburones	6
Hipótesis	9
Objetivos.....	10
Objetivo General.....	10
Objetivos Específicos	10
Métodos	11
Ubicación del material fósil recolectado	11
Mediciones de dientes fósiles	12
Revisión del material fósil en el Museo Nacional de Historia Natural	14
Medición de dientes actuales	15
Resumen de dientes actuales.....	17
Estimaciones de tamaño corporal	18
Estimaciones de edad.....	19
<i>Estimación de edad C. limbatus</i>	19
<i>Estimación de edad C. brachyurus</i>	20
Análisis de las características de la Formación Bahía Inglesa.....	21
Visualización y análisis de datos	22
Resultados.....	23
Identificación del material fósil del género <i>Carcharhinus</i> depositado en el Museo Nacional de Historia Natural, Colección Valenzuela.....	23
Altura de los dientes fósiles de las especies del género <i>Carcharhinus</i>	24
Tamaño corporal y edad estimada para <i>C. brachyurus</i>	25

<i>Estimación de tamaño corporal C. brachyurus</i>	25
<i>Estimación de edad C. brachyurus</i>	27
Tamaño corporal y edad estimada para <i>C. limbatus</i>	28
<i>Estimación de tamaño corporal C. limbatus</i>	28
<i>Estimación de edad C. limbatus</i>	31
Tamaño corporal estimado para <i>C. albimarginatus</i> , <i>C. leucas</i> y <i>C. obscurus</i>	32
<i>Estimación de tamaño corporal C. albimarginatus</i>	32
<i>Estimación de tamaño corporal C. leucas</i>	32
<i>Estimación de tamaño corporal C. obscurus</i>	33
Características ecológicas, oceanográficas, geográficas y batimétricas de la Formación Bahía Inglesa.....	34
Discusión	36
Registro fósil de <i>Carcharhinus</i> en Chile y América.....	36
Presencia pasada y presente de los tiburones del género.....	38
<i>Distribución paleobiogeográfica de Carcharhinus en el Neógeno</i>	38
<i>Extinción local parcial del género Carcharhinus en la costa de Chile</i>	39
Dientes fósiles.....	40
Estimación de tamaño corporal y edad	41
<i>Antecedentes metodológicos en la estimación de tamaño de tiburones fósiles</i>	41
<i>Estimación de tamaño corporal en el género Carcharhinus</i>	42
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	42
<i>Carcharhinus limbatus</i>	43
<i>Carcharhinus albimarginatus</i>	43
<i>Carcharhinus leucas</i>	43
<i>Carcharhinus obscurus</i>	44
Bahía Inglesa como área de agregación de tiburones	45
<i>Presencia de presas potenciales para el pasado</i>	46
<i>Profundidad descrita de la Formación Bahía Inglesa</i>	47
<i>Características oceanográficas de la Formación Bahía Inglesa</i>	48
<i>Proporción de individuos adultos del género Carcharhinus</i>	48
<i>Formación Bahía Inglesa como área de alimentación</i>	49
Conclusiones.....	50
Referencias bibliográficas	51

RESUMEN

Durante el Neógeno, la costa de Chile registró la mayor diversificación de peces cartilaginosos del género *Carcharhinus*, coexistiendo con una amplia diversidad de vertebrados marinos. La Formación Bahía Inglesa posee un amplio registro fósil de mamíferos marinos, peces óseos y alta abundancia de tiburones del género *Carcharhinus*. Los tiburones *Carcharhinus* en estudio, poseen un crecimiento lento, maduración tardía y patrones migratorios en aguas tropicales y templadas. En sus ciclos de vida se identifican zonas de agregación con potenciales funciones ecológicas tales como crianza, reproducción o alimentación. Con el objetivo de evaluar una posible zona de alimentación para el pasado de la Formación Bahía Inglesa, se evaluaron sus características ecológicas, oceanográficas, geográficas y batimétricas y, en paralelo, mediante dientes fósiles se estimaron los tamaños corporales de 5 especies del género *Carcharhinus* mediante un enfoque morfométrico a partir de PCA. Para *C. limbatus* y *C. brachyurus* se estimaron además las edades bajo 3 escenarios mediante modelos de crecimiento de Von Bertalanffy. Para *C. albimarginatus*, *C. leucas* y *C. obscurus* el tamaño corporal fue estimado bajo un solo escenario. Los resultados indican una predominancia de individuos subadultos-adultos para *C. brachyurus*, *C. limbatus*, *C. albimarginatus* y *C. obscurus*, siendo únicamente los individuos de *C. leucas* consistentes con juveniles. El Modelo Gaussiano de mezcla finita indica que la distribución de las estimaciones se concentra en un grupo cercano o sobre el primer tamaño y edad de madurez de las especies. Los resultados y las características de la Formación Bahía Inglesa sugieren que esta zona habría funcionado como un área de alimentación para tiburones subadultos y adultos durante el Neógeno. Este estudio contribuye a completar la historia de vida del género *Carcharhinus* y se fortalece la reconstrucción paleoecológica de la Formación Bahía Inglesa, a partir de las estimaciones de tamaño corporal y edad de los tiburones.

Palabras clave: Formación Bahía Inglesa, Dientes, Fósiles, Tamaño corporal, Zona de alimentación.

ABSTRACT

During the Neogene, the coast of Chile recorded the greatest diversification of cartilaginous fishes of the genus *Carcharhinus*, coexisting with a wide diversity of marine vertebrates. The Bahía Inglesa Formation possesses an extensive fossil record of marine mammals, bony fishes, and a high abundance of sharks of the genus *Carcharhinus*. The *Carcharhinus* sharks under study show slow growth and late maturation, as well as migratory patterns in tropical and temperate waters. Throughout their life cycles, aggregation zones with potential ecological functions such as nursery, reproductive, or feeding areas are identified. With the objective of evaluating a possible feeding zone for the past of the Bahía Inglesa Formation, its ecological, oceanographic, geographic, and bathymetric characteristics were evaluated and, in parallel, body sizes of five species of the genus *Carcharhinus* were estimated from fossil teeth using a morphometric approach based on PCA. For *C. limbatus* and *C. brachyurus*, ages were also estimated under three scenarios using Von Bertalanffy growth models. For *C. albimarginatus*, *C. leucas*, and *C. obscurus*, body size was estimated under a single scenario. The results indicate a predominance of subadult–adult individuals for *C. brachyurus*, *C. limbatus*, *C. albimarginatus*, and *C. obscurus*, with only *C. leucas* individuals being consistent with juveniles. The Finite Gaussian mixture model indicates that the distribution of the estimates is concentrated in a group close to or above the first size and age at maturity of the species. The results and the characteristics of the Bahía Inglesa Formation suggest that this area would have functioned as a feeding area for subadult and adult sharks during the Neogene. This study contributes to completing the life history of the genus *Carcharhinus* and strengthens the paleoecological reconstruction of the Bahía Inglesa Formation, based on body size and age estimates of sharks.

Key words: Bahía Inglesa Formation, Body size, Feeding area, Fossils, Teeth.

INTRODUCCIÓN

Periodo Neógeno en Chile

Existe un amplio registro fósil de peces cartilagosos a lo largo de la costa de Sudamérica, siendo mas común y predominante la costa Pacífica Templada de Sudamérica (PTSA) (Carrillo-Briceño et al. 2014; Villafaña & Rivadeneira 2018). La mayor diversificación de peces cartilagosos del género *Carcharhinus* en Chile, ocurre durante el Periodo Neógeno (23 a 2.6 Millones de años), mientras que su presencia fósil más antigua proviene del Cretácico superior (Paillard et al. 2021; Collareta et al. 2022).

El Periodo Neógeno se caracteriza por la ocurrencia de diversos eventos ecológicos, geológicos y oceanográficos, tales como la activación de surgencias costeras en Chile y Perú (Tsuchi 2002), formación y altura máxima alcanzada por la Cordillera de los Andes (Seyfried et al. 1998; Garziona et al. 2008), eventos de extinciones y recambios faunísticos de organismos marinos (Valenzuela-Toro et al. 2013; Pimiento et al. 2017) y el registro fósil de una amplia diversidad de vertebrados marinos, incluidos peces cartilagosos (Chávez-Hoffmeister & Villafaña 2023).

Específicamente, en la costa del Océano Pacífico de Chile, ha sido reportada una alta diversidad de condriictios, incluyendo carcharhínidos (orden Carcharhiniformes y familia Carcharhinidae) (Villafaña & Rivadeneira 2014, 2018). Las especies del género *Carcharhinus* forman parte de una de las familias más diversas de tiburones en la actualidad, con un total de 36 especies abarcando una distribución a escala global (Garrick 1982; Ebert et al. 2013). A pesar de la amplia diversidad actual de especies del género, no existe conocimiento acerca de aquellas especies que estuvieron presentes en la costa de Chile durante el pasado, de lo cual se destaca que se han logrado, en su mayoría, solo identificaciones a nivel de género (Chávez-Hoffmeister & Villafaña 2023).

Formación Bahía Inglesa, Chile

La ciudad de Caldera, en específico, la Formación Bahía Inglesa (27°S) ubicada en la región de Atacama, posee una edad asociada al Mioceno (23-5.3 Ma) basada principalmente en depósitos sedimentarios continentales y marinos, así como en base a estudios micropaleontológicos (Marchant et al. 2000; Carreño-Chavarría 2012). Bahía Inglesa ha sido descrita como una zona de alta presencia fósil de mamíferos marinos tales como dugónidos, ballenas, fócidos y delfines (Gutstein et al. 2008; Canto et al. 2010; Valenzuela-Toro et al. 2013; Pyenson et al. 2014; Valenzuela-Toro et al. 2016). Sumado a lo anterior, se describe una alta diversidad de especies presas en gran abundancia, tales como peces óseos (Oyanadel-Urbina et al. 2021, 2025).

En términos batimétricos, se atribuye a la Formación Bahía Inglesa como una región oceánica de margen continental ubicada entre los 140 a 200 m bajo el nivel del mar, la cual alcanzó hasta 500 m de profundidad en el talud continental superior durante el Neógeno (Marchant et al. 2000; Carreño-Chavarría 2012). Lo señalado anteriormente se fundamenta en facies sedimentarias y formaciones de foraminíferos bentónicos (Le Roux et al. 2016). Por otra parte, por medio de reconstrucciones paleoambientales en base a la diversidad fósil de peces óseos de la Formación Bahía Inglesa, se describe a la zona como un ambiente pelágico (Oyanadel-Urbina et al. 2021). Esta descripción coincide con estudios que afirman la presencia de un ambiente deposicional batipelágico superior con una alta abundancia fósil (Oyanadel-Urbina et al. 2021).

Registro fósil como herramienta de reconstrucción paleoecológica

La importancia del registro fósil recae en su utilización como una herramienta útil para generar reconstrucciones, análisis y conclusiones sobre cuáles eran las condiciones ambientales y geográficas del pasado y a las que se encontraba expuesta una amplia diversidad de especies marinas (Bustamante et al. 2014; Pyenson et al. 2014; Pimiento et al. 2017, 2024; Landini et al. 2019). De esta forma, pueden ser comprendidos patrones ecológicos, climáticos y cómo las condiciones ambientales y geográficas pudieron influenciar y modular la historia de vida de las especies. A pesar del rico registro fósil de peces cartilaginosos reportados para localidades en

Chile (Carrillo-Briceño et al. 2013, 2016; Suárez 2015; Villafaña et al. 2020), los análisis enfocados en características ecológicas del grupo, como el tipo de hábitat y los tamaños corporales, son escasos. En este contexto, Villafaña & Rivadeneira (2018) postulan que el tamaño corporal tuvo un rol importante en los cambios biogeográficos a través del tiempo, pero sin detallar acerca de cómo eran los tamaños de los condriictios del pasado de Chile y cómo esto cobra relación con las zonas en donde habitaban y a la determinación de estas áreas como zonas de crianza o de alimentación.

La estimación del tamaño corporal a partir de dientes fósiles en tiburones ha sido un área con investigaciones centradas en su mayoría en el tiburón extinto *Otodus megalodon* (Pimiento & Balk 2015; Viciano et al. 2018; Perez et al. 2021a), a partir del cual se ha logrado estimar tanto su longitud total como su masa corporal en base al tiburón blanco *Carcharodon carcharias*, debido a sus similitudes morfológicas y estructuras dentales (Gottfried et al. 1996; Shimada 2002, 2019). Un trabajo basado en *Carcharodon carcharias*, estimó la distribución del tamaño corporal de esta especie, asociando los resultados a la presencia de zonas paleontológicas de cría y de alimentación. Se describe para la localidad de Caldera, una alta presencia de individuos adultos y subadultos. Además, ha sido registrada la presencia del ejemplar más grande de la especie (Villafaña et al. 2020). A pesar de esto, las investigaciones centradas en la estimación de tamaño corporal para otros tiburones, como los del género *Carcharhinus* a partir de material fósil son escasas.

Uno de los pocos estudios que se han centrado en el tamaño corporal y el tipo de hábitat de especies del género *Carcharhinus* determinó, a partir de dientes aislados, la presencia de una zona pasada de crianza para *C. brachyurus* presente en Perú para el Mioceno Tardío (Landini et al. 2017), estimando no tan solo el tamaño corporal de los especímenes, sino que también sus edades. Así, otros grupos taxonómicos u otras especies del género *Carcharhinus* no han sido considerados en Chile, pero sí en otras regiones de la costa Pacífica de Sudamérica.

Especies del género *Carcharhinus* en estudio

Entre las especies descritas del género *Carcharhinus* que se extendieron por la costa de Chile durante el periodo Neógeno y que se hallan las investigadas en el presente estudio a partir de dientes fósiles superiores aislados, son: *C. brachyurus*, *C. albimarginatus*, *C. obscurus*, *C. leucas*, *C. limbatus* y *C. perezi*.

En el caso del tiburón cobrizo *Carcharhinus brachyurus* (Günther, 1870), los machos alcanzan su madurez entre los 2000 y 2200 mm de longitud total (LT). Por otra parte, las hembras maduran entre los 2400 y 2700 mm LT (Ebert et al. 2013). Referente a sus periodos de vida, para las costas del sur de Australia la población de *C. brachyurus* registra edades máximas de 25 años para machos y 31 años para las hembras, exhibiendo un ciclo de vida con maduración sexual tardía, crecimiento lento y edades avanzadas (Garrick 1982; Walter & Ebert 1991; Drew et al. 2017). Este tiburón en particular se caracteriza por distribuirse tanto en regiones templadas como cálidas, lo cual permite describir que posee conductas migratorias estacionales relacionadas a las variaciones de temperatura (Ebert et al. 2013). Su presencia se ha documentado para las costas del sur de Australia y África, Nueva Zelanda, el Mediterráneo, el Atlántico nororiental y sudoccidental (Smale 1991; Psomadakis et al. 2009). *C. brachyurus* se distingue por ser un depredador ictiófago demersal y pelágico (Luis Lucifora et al. 2005).

El tiburón de puntas plateadas *Carcharhinus albimarginatus* (Rüppell, 1837) es un tiburón vivíparo de ambientes tropicales y aguas pelágicas que posee un ciclo estimado de reproducción de dos años (Smart et al. 2017b). Se alimenta principalmente de peces óseos, condriictios y moluscos, puede alcanzar un tamaño corporal máximo de 2750 mm LT y registra su madurez sexual a los 1600 mm LT (Ebert et al. 2013). Este tiburón puede llegar a presentar un amplio rango de distribución, pero fragmentado, a nivel global (Smart et al. 2017a). Con respecto a su hábitat, se le ha descrito un comportamiento de permanencia en arrecifes de coral pero con patrones de migraciones hacia aguas más profundas, posiblemente producto de su alimentación (Garrick 1982; Espinoza et al. 2015).

El tiburón arenoso *Carcharhinus obscurus* (Lesueur, 1818) es la especie de mayor tamaño del género, la cual alcanza una longitud total máxima de 4200 mm LT y presenta su madurez sexual entre 2570 y 2650 mm LT (Ebert et al. 2013). Al igual que las especies ya descritas para el género, *C. obscurus* abarca una distribución a nivel global, habita ambientes templados,

tropicales y subtropicales, lo que indica un amplio rango óptimo de tolerancia (Ebert et al. 2013; Hoffmayer et al. 2014). Esta especie posee una dieta basada en peces, crustáceos y condrictios de tallas menores que pueden llegar a ser de la misma especie. *C. obscurus*, al igual que otras especies del mismo género. Se identifica por mostrar un crecimiento lento, ser una especie longeva y con una madurez sexual tardía (Garrick 1982; Ebert et al. 2013; Natanson et al. 2014).

El tiburón toro *Carcharhinus leucas* (Valenciennes, 1839) abarca una distribución a nivel global asociada a ambientes tropicales y subtropicales (De la Llata Quiroga 2021). Presenta un comportamiento migratorio y desplazamientos hacia aguas dulces. De esta forma es posible identificar áreas de crianza para la especie con un alto nivel de filopatría (Heupel & Simpfendorfer 2011; Ebert et al. 2013). *C. leucas* registra tamaños máximos de 3660 mm (LT). Su madurez es alcanzada entre los 2100 y 2250 mm LT respectivamente en machos y hembras, entre los 15 y 20 años de edad (Branstetter & Stiles 1987; Karl et al. 2011). Su dieta se basa en peces teleósteos, siendo un depredador generalista (Estupiñán-Montaña et al. 2017; De la Llata Quiroga 2021).

El tiburón de puntas negras *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes, 1839) exhibe comportamientos migratorios y un amplio rango de distribución a nivel global (Smart et al. 2017b). Esta especie posee preferencia por hábitats tropicales y subtropicales (Harry et al. 2019). Su presencia se describe para las costas del este y suroeste de los Estados Unidos, este y norte de África, noroeste del Mediterráneo y noroeste del Atlántico (Castro 1996; Capapé et al. 2004; Morey et al. 2008). Se estima que alcanza su madurez sexual entre los 1450 y 1600 mm LT (Castro 1996). Su dieta consiste en peces óseos, moluscos, crustáceos, rayas y tortugas (Estupiñán-Montaña et al. 2018). Se describe a los peces óseos como el componente principal de su alimentación (Garrick 1982; Matchh et al. 2021).

Finalmente, el tiburón de arrecife del Caribe *Carcharhinus perezi* (Poey, 1876) se caracteriza por habitar en ecosistemas coralinos tropicales (Garla et al. 2006). Su presencia ha sido documentada a lo largo del Atlántico occidental, desde Florida, transitando el Golfo de México, hasta alcanzar el sur de Brasil (Tavares 2009; Ramírez Palma 2020). Se distribuye hasta los 370 m de profundidad (Ebert et al. 2013). Alcanza un tamaño corporal máximo de 2950 mm LT y presenta su madurez sexual entre los 1500 y 2000 mm LT en machos y hembras

respectivamente (Ebert et al. 2013). Este tiburón vivíparo se alimenta principalmente de peces óseos (Ramírez Palma 2020).

Áreas de agregación de tiburones

Los tiburones presentan ciclos de vida prolongados, caracterizados por las áreas en donde transcurren sus primeros meses o años de vida, zonas de reproducción, transición y alimentación (Lucifora 2003; Salazar Rodríguez 2012). Estos patrones de agrupación de individuos dentro de sus ciclos de vida se pueden encontrar ligados al término de Áreas de agregación, definidas como “la coexistencia de dos o más individuos en el espacio y el tiempo debido al uso deliberado de un factor común” (McInturf et al. 2023; Andrzejczek et al. 2025). Este factor común mencionado se relaciona tanto a condiciones asociadas a características ambientales específicas, tales como condiciones térmicas favorables, como también a condiciones potenciales del ambiente que permiten cumplir con sus procesos biológicos o ecológicos, tales como alimentación, reproducción o refugio.

A partir de las áreas de agregación, es posible identificar dos zonas o áreas vitales, estas son las áreas de crianza y áreas de alimentación. Dichas áreas se definen y se determinan según características geográficas del ambiente y ecológicas de las especies. El área de crianza se distingue por ser una zona costera de poca profundidad, protegida y libre de depredadores (Heupel et al. 2007). Aquellos aspectos mencionados permiten que las hembras puedan dar a luz y los juveniles crezcan con un índice bajo de depredación (Castro 1993). Lo anterior genera y mantiene un control en el crecimiento de la población o comunidad (Bass 1978).

A través de los años se han propuesto diferentes criterios para definir a estas áreas como tal, lo que ha logrado establecer así una fragmentación en el concepto en áreas primarias y secundarias de crianza (Heupel et al. 2007; Knip et al. 2010; Landini et al. 2017). En este contexto, el área de crianza primaria es una zona en donde las hembras dan a luz y los neonatos crecen y atraviesan la primera fase de sus vidas (Bass 1978; Trujillo Moyano 2017). A su vez, el área de crianza secundaria es aquella en donde se encuentra una mayor presencia de tiburones juveniles, pero que aún no han alcanzado su madurez sexual, entendiéndose de esta forma como tiburones subadultos (Bass 1978; Heupel et al. 2007; Landini et al. 2017).

Por otra parte, las áreas de alimentación poseen como característica principal, además de presencia de tiburones adultos y subadultos, la existencia de una alta abundancia de especies presas, tanto de peces como mamíferos marinos (Martin et al. 2005; IUCN SSC Shark Specialist Group 2022). En aspectos geográficos, las áreas de alimentación sugieren zonas amplias, abiertas y de mayores profundidades que las áreas de crianza, así como también zonas costeras de arrecifes (Smale 1991; Rojas et al. 2014).

Si bien no existe una gama de criterios específicos para definir un área de alimentación como tal, a través de los años se han descrito áreas de agregación para tiburones que poseen como factor común e impulsor potencial del ambiente la obtención de recursos alimenticios (Hoffmayer et al. 2007; Cárdenas-Palomo et al. 2009; McInturf et al. 2023; Jaureguizar & Irigoyen 2024). La definición de un área de alimentación en el pasado para una o más especies, es similar a los criterios usados para el presente. Sin embargo, se deben considerar las limitaciones que puede tener el trabajar con registros fósiles, tales como las posibles brechas temporales existentes entre los dientes fósiles o el no poseer conocimiento del material fósil como dientes aislados o agrupados.

Las interacciones tróficas directas entre tiburones y mamíferos marinos durante el pasado han sido evidenciadas a través de huellas de mordeduras en los esqueletos fósiles de mamíferos marinos (Perez et al. 2021b), lo cual describe interacciones directas de depredación o carroñeo (Aguilera et al. 2008; Bianucci & Gingerich 2011; Collareta et al. 2017; Godfrey et al. 2018).

Si bien estos registros son útiles para mejorar nuestra comprensión de la ecología de los tiburones del pasado a través de interacciones directas, son escasos para determinar la presencia de zonas de alimentación de tiburones para el pasado considerando estos registros como puntuales. Con base en esto, cabe destacar que las áreas de alimentación de tiburones establecidas para el pasado son escasas y no se ha definido una serie de criterios claros para determinar estas áreas como tal (Villafaña et al. 2020).

En primera instancia, la base utilizada para definir el concepto de área de alimentación, se centra tanto en las características ecológicas, tales como la alta abundancia de tiburones con tamaños corporales adultos y la alta abundancia de potenciales especies presas (Alejo-Plata et al. 2007; Pimiento et al. 2010; Villafaña et al. 2020). Además, los criterios utilizados son las características oceanográficas, geográficas y batimétricas de la zona, lo cual respecta

principalmente al perfil del ambiente como un área abierta, de alta productividad biológica y de profundidad significativa. Castro (1993), define el concepto de “áreas de alimentación para adultos”, zonas que abarcan la mayor parte del rango de distribución de los tiburones adultos excepto por determinadas épocas en las cuales realizan migraciones con fines reproductivos o a áreas de crianza.

Los criterios que se deben considerar para determinar la presencia de un área de alimentación en el presente son similares a los descritos para la Formación Bahía Inglesa durante el Neógeno. Se sugiere en Bahía Inglesa un ambiente deposicional asociado al talud continental superior (Oyanadel-Urbina et al. 2021), una zona con actividad de surgencias costeras, rica en nutrientes y de alta productividad (Gutstein et al. 2008; Carreño-Chavarría 2012), una zona con alta abundancia de mamíferos marinos (Valenzuela-Toro et al. 2013; Pyenson et al. 2014; Valenzuela-Toro et al. 2016) y con alta presencia de peces óseos (Oyanadel-Urbina et al. 2021).

De esta forma, considerando los criterios utilizados y las características de la Formación, es posible inferir los aspectos y características ecológicas pasadas de las especies del género *Carcharhinus*, que habitaron este ambiente, en base a la estimación de los tamaños corporales y edades y su relación con las características de la Formación. Así, se propone a la Formación Bahía Inglesa como un área paleontológica de alimentación para los tiburones del género *Carcharhinus* que habitaron esta zona durante el Neógeno, con sustento en los criterios basados en las características oceanográficas, geográficas y batimétricas favorables de la Formación, en conjunto con la presencia predominante de individuos con tamaño corporales y edades equivalentes con subadultos y adultos de las especies.

En conjunto, a través de la presente investigación se fortalece la interpretación paleoecológica de la Formación Bahía Inglesa al comprender el uso de este hábitat como una zona de alimentación para tiburones del género *Carcharhinus* en el Neógeno. Lo anterior, se logra al estimar por primera vez, mediante material fósil, el tamaño corporal y edad de las especies del género *Carcharhinus* que habitaron esta zona durante el pasado y complementar esta información con las características ecológicas y ambientales propias de la Formación Bahía Inglesa para dar coherencia al ambiente como una zona de alimentación.

HIPÓTESIS

- H1: Los dientes fósiles extraídos de la Formación Bahía Inglesa corresponden a individuos del género *Carcharhinus*.
- H2: Los dientes fósiles presentan edades y tamaños corporales equivalentes a individuos adultos.
- H3: En base a las estimaciones de edad y tamaño corporal de los individuos del género *Carcharhinus* y las características ecológicas, oceanográficas, geográficas y batimétricas de la Formación Bahía Inglesa, esta zona corresponde a un área de alimentación para el pasado

OBJETIVOS

Objetivo General

Caracterizar el rol ecológico de la Formación Bahía Inglesa durante el Neógeno, evaluando su posible función como área de alimentación para especies del género *Carcharhinus*.

Objetivos Específicos

- O1: Identificar los dientes fósiles de *Carcharhinus* a nivel de especie a partir de sus morfologías y características dentales intrínsecas.
- O2: Estimar el tamaño corporal y edad de las especies del género *Carcharhinus*.
- O3: Analizar si las características ecológicas de las especies y las condiciones oceanográficas, geográficas y batimétricas de la Formación Bahía Inglesa podrían atribuirse a una zona de alimentación para el pasado.

MÉTODOS

Ubicación del material fósil recolectado

Las muestras utilizadas en este trabajo son parte de la colección Valenzuela depositada en el Museo Nacional de Historia Natural en Santiago, material fósil que fue colectado por un privado y decomisado acorde a la Ley N° 17.288. Estos fósiles provienen de localidades fosilíferas pertenecientes a la Formación Bahía Inglesa, ubicada en la cuenca de Caldera, norte de Chile (Fig. 1). Se estima que la edad de estos registros fósiles se encuentra entre los 15 - 2.6 Ma, periodo correspondiente al Mioceno medio – Plioceno tardío (Le Roux et al. 2016; Martínez et al. 2025).

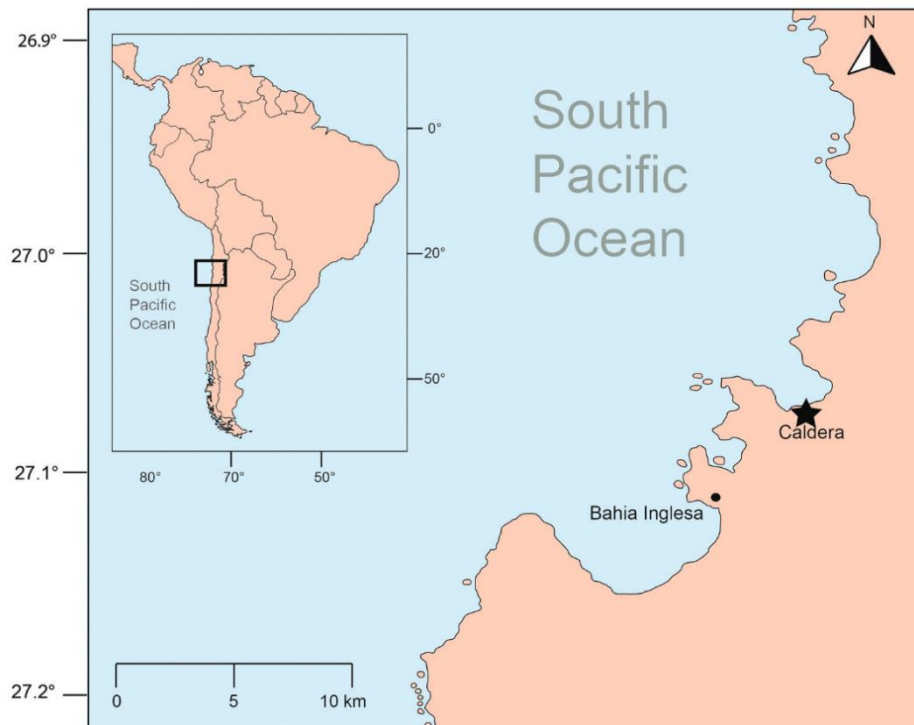


FIGURA 1

Sitio de ubicación de los dientes fósiles del género *Carcharhinus*. Formación Bahía Inglesa (27°S). Mapa modificado de Villafaña et al. (2023).

Mediciones de dientes fósiles

Una vez realizada la identificación taxonómica de los dientes se llevó a cabo la medición de cada una de las muestras correspondientes a las 6 especies de *Carcharhinus* (*C. albimarginatus*, *C. brachyurus*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. obscurus* y *C. perezi*). Las mediciones se realizaron a partir de la base de datos de dientes fósiles de la colección Valenzuela proveniente del Museo Nacional de Historia Natural en Santiago. Para llevar a cabo las mediciones, en esta investigación sólo fueron seleccionados los dientes fósiles superiores, ya que los dientes inferiores no poseen caracteres diagnósticos claros para diferenciar entre las especies (Shimada 2002). Además, ha sido descrito que, en diversos géneros de tiburones, los dientes superiores poseen una proporcionalidad directa con el tamaño corporal (Gottfried et al. 1996; Adnet 2006; Landini et al. 2017).

Se utilizó el programa Image Pro-Plus versión 4.5 para realizar las mediciones de cada uno de los dientes a partir de fotografías provenientes de una colección previamente existente, las cuales fueron tomadas en vista lingual. En su mayoría, cada imagen poseía un total de 30 dientes fósiles, separados entre sí, junto con una regla de 3 o 5 centímetros ubicada en la parte inferior de la fotografía. Cada una de estas imágenes se encontraba categorizada con un respectivo código, en donde a partir de esto se poseía un orden determinado para realizar las mediciones y otorgar así un número específico a cada pieza dental (Fig. 2).

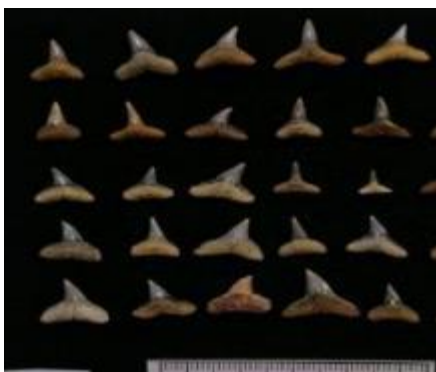


FIGURA 2:

Fotografía de dientes fósiles del género *Carcharhinus*, perteneciente a la colección de fósiles del Museo Nacional de Historia Natural.

Las mediciones de cada uno de los dientes fueron realizadas a partir de su respectiva imagen dentro del programa Image Pro-Plus, donde era medida la escala según la regla (en cm) que se encuentra en cada imagen. Cada uno de los dientes fue medido trazando el ancho completo de la raíz y el alto desde el punto más bajo de la raíz hasta el punto máximo de la cúspide (Fig. 3). Se debe destacar que fue utilizado el mismo criterio de medición y consideración para cada una de las medidas. Posterior a la obtención de las medidas, estas fueron trasladadas a una planilla Excel, en donde fueron categorizadas según alto y ancho. Dentro de las fotografías pertenecientes a la colección fósil, se presentaron dientes en posiciones incorrectas, es decir, rotados o desalineados para llevar a cabo una correcta medición. Los dientes en posiciones incorrectas fueron marcados e ingresados dentro de la planilla Excel como “Rotados”.

El material fósil de esta investigación no poseía información adicional acerca de las ubicaciones exactas y fechas específicas en donde fue extraído, por lo que se trabajó bajo el supuesto de que cada pieza fue tomada dentro de todo el rango de distribución de la Formación Bahía Inglesa.

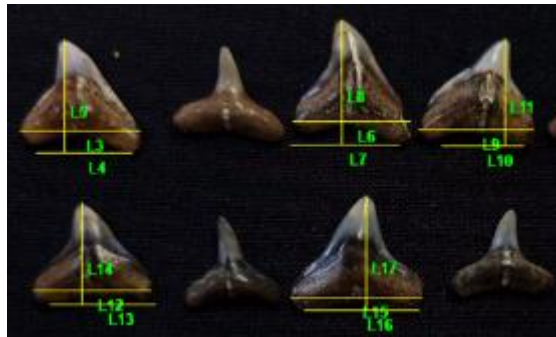


FIGURA 3:

Medición de alto y ancho de dientes fósiles pertenecientes a la especie *Carcharhinus obscurus* utilizando el programa Image Pro-Plus, versión 4.5. L3) Ancho, L5) Alto, L4) Línea recta de ayuda trazada en el punto más bajo del diente.

Revisión del material fósil en el Museo Nacional de Historia Natural

En octubre de 2024 se realizó una visita al Museo Nacional de Historia Natural con el fin de ordenar y revisar el material fósil perteneciente a la colección Valenzuela. El trabajo realizado se basó en ordenar los dientes que se encontraban desorganizados, rotados y desalineados en las fotografías para poder ser medidos posteriormente de forma correcta. Los dientes fósiles fueron organizados según sus códigos y distribuidos en el mismo orden que lo indicado por las fotografías. Posteriormente fueron fotografiados junto con una regla para determinar la escala de medición y su respectivo código de clasificación (Fig. 4). El procedimiento de medición fue el mismo aplicado para las mediciones anteriores.

Adicionalmente a la toma de fotografías, se realizó una revisión de la asignación taxonómica de las especies de *Carcharhinus* en base a las características morfológicas. Se llevó a cabo por medio de características visuales de cada una de las piezas fósiles, sus tamaños, proporciones, forma, coloraciones y marcas característica. Para comprobar las identificaciones taxonómicas de las especies de *Carcharhinus* se utilizó la nomenclatura dental y caracteres diagnósticos sugeridos por Cappetta (2012) y Chávez-Hoffmeister & Villafaña (2023).



FIGURA 4:

Fotografía de dientes fósiles pertenecientes a la colección del género *Carcharhinus* tomada en la visita al Museo Nacional de Historia Natural. Aplicación de la revisión correspondiente y ordenamiento de la posición de los dientes.

Medición de dientes actuales

Con el propósito de establecer la relación entre el tamaño del diente y el tamaño corporal y posteriormente establecer esta conversión con los dientes fósiles, se necesitaba poseer muestras de dientes actuales de las especies en conjunto con sus respectivos tamaños corporales.

Fueron facilitadas fotografías de mandíbulas por los investigadores Dr. Bryan Huerta de University of Southern Mississippi, en Estados Unidos, Dr. Jurgen Kriwet de la University of Vienna en Austria (Fig. 5) y mandíbulas depositadas en la colección del CSIRO, Australia (Fig. 6). Se obtuvieron además, las mediciones de dientes actuales realizadas por Landini et al (2017) en su investigación con *C. brachyurus*. Las fotografías facilitadas, en general, corresponden a mandíbulas de: *C. obscurus*, *C. albimarginatus*, *C. perezi*, *C. brachyurus* y *C. limbatus*. Con respecto a los datos adicionales correspondientes de cada muestra facilitada, solo para *C. brachyurus* y *C. limbatus* se poseen mandíbulas de un individuo de cada sexo en conjunto con sus respectivos tamaños corporales. Por otra parte, y con datos adicionales escasos, para las especies *C. albimarginatus*, *C. leucas* y *C. obscurus* se posee información acerca de un individuo macho o un individuo hembra con su respectivo tamaño corporal (Tabla 1). Finalmente, *C. perezi* es la única especie de la cual no se lograron obtener muestras actuales con los datos adicionales necesarios.

Se efectuaron las mediciones solamente de los dientes superiores producto de su representatividad de acuerdo con lo propuesto por Shimada (2002) Se utilizó el mismo procedimiento de medición descrito para los dientes fósiles. No obstante, se poseía la única diferencia de que cada fotografía constaba de una mandíbula completa y no de dientes separados entre sí por un espacio en específico como en el caso de los dientes fósiles aislados. Cabe destacar que los dientes que eran de tamaños muy pequeños en comparación con los demás dientes fueron descartados, tales como los dientes funcionales (en fila) y los posteriores (últimos de la mandíbula), para evitar valores atípicos dentro de los resultados.

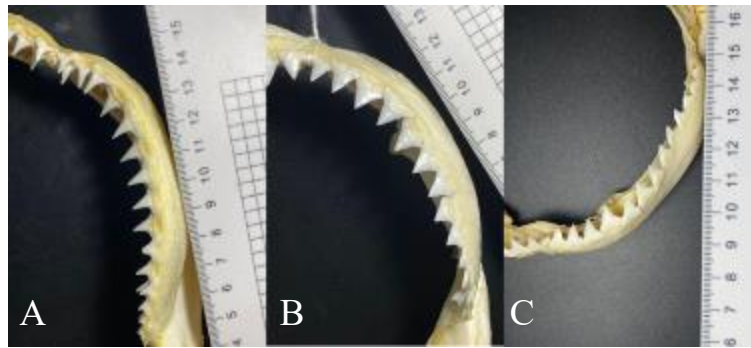


FIGURA 5:

Fotografías facilitadas por los investigadores Dr. Bryan Huerta y Dr. Jurgen Kriwet. A) *C. limbatus*, hembra, 144 cm LT. B) *C. leucas*, hembra, 151 cm LT. C) *C. albimarginatus*.

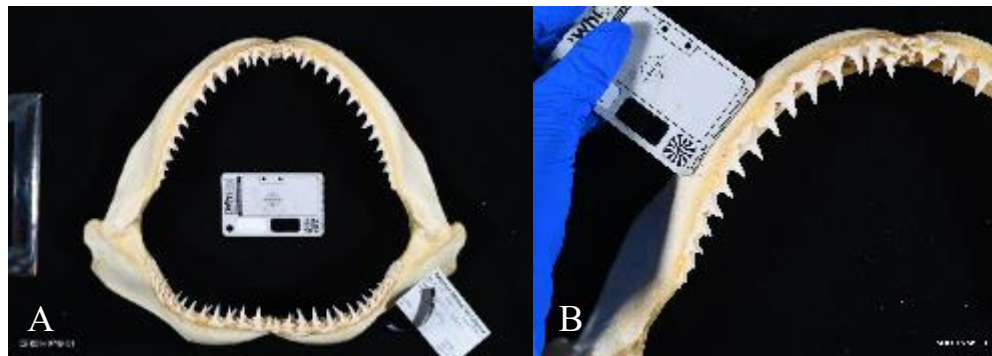


FIGURA 6:

Fotografías facilitadas por la colección del CSIRO, Australia. Mandíbula correspondiente a *C. limbatus*, macho, 213 cm. A) Mandíbula completa vista frontal. B) Dientes superiores laterales.

Resumen de dientes actuales

TABLA 1

Síntesis de la recopilación de las muestras de dientes actuales medidos correspondientes a especies del género *Carcharhinus* con respectivos datos adicionales.

Especies	Nº dientes actuales Medidos	Medidas LT (mm)	Sexo	Referencia
<i>C. albimarginatus</i>	15	2221	Macho	CSIRO-Australia
<i>C. brachyurus</i>	10	2921	Hembra	Landini et al. (2017)
	10	2438	Macho	
<i>C. leucas</i>	10	1510	Hembra	Jurgen Kriwet & Bryan Huerta
<i>C. limbatus</i>	17	1440	Hembra	Jurgen Kriwet & Bryan Huerta
	12	1820	Hembra	
	26	2138	Macho	CSIRO-Australia
<i>C. obscurus</i>	23	3410	Hembra	CSIRO-Australia
<i>C. perezi</i>	14	Sin datos	Sin sexo	Jurgen Kriwet & Bryan Huerta

A pesar de poseer una amplia abundancia de muestras actuales, la información adicional para cada una de las mandíbulas fue escasa (tamaño corporal (LT) y sexo). Por lo tanto, para llevar a cabo las estimaciones de tamaño fueron consideradas únicamente las especies de las cuales se posee información de sus sexos, tanto macho como hembra, en conjunto con sus respectivos tamaños corporales. Sin embargo, para las muestras de las especies de las que se contaba solo con información de un solo sexo y tamaño corporal se realizaron las estimaciones, pero bajo solo un escenario, el cual corresponde a su respectivo sexo.

En resumen, se estimó el tamaño corporal para 5 especies, mientras que se estimó la edad para solo 2 especies. Para las muestras fósiles de *C. brachyurus* y *C. limbatus* se estimaron sus tamaños corporales y edades bajo 3 escenarios diferentes. A diferencia de lo anterior, para las muestras fósiles de *C. albimarginatus*, *C. leucas* y *C. obscurus* se estimaron solo sus tamaños corporales bajo el escenario de sus respectivos sexos presentes en la información adicional de las muestras (Tabla 1).

Estimaciones de tamaño corporal

A partir del presente diseño metodológico, se obtuvo la estimación del tamaño corporal en milímetros (mm), suponiendo 3 escenarios diferentes: 1) los especímenes fósiles corresponden solo a hembras; 2) los especímenes fósiles corresponden solo a machos; 3) El sexo de los especímenes fósiles no es conocido.

Para llevar a cabo la estimación de tamaño, se realizó el método desarrollado por Landini et al. (2017), en donde a partir de las medidas de alto y ancho para cada uno de los dientes fósiles, se ejecutó un análisis de componentes principales (PCA). Para realizar el PCA se estandarizó el alto y ancho de los dientes fósiles, con la finalidad de evitar sesgos y mantener el objetivo en la correlación de las variables. Cabe destacar de manera particular, que las estimaciones se realizaron utilizando PC1, ya que esta componente puede ser interpretada como una medida de tamaño, producto de poseer la mayor proporción de la variabilidad total del conjunto de datos, o en este caso, de medidas en alto y ancho (Klingenberg 2016).

Con respecto a las mediciones para los individuos del presente, fue esencial contar con la medida del tamaño corporal de los individuos actuales y conocer sus sexos. Al poseer conocimiento sobre los respectivos sexos de las especies, se lograron desarrollar las estimaciones teniendo un individuo macho y una hembra, y así trabajar los especímenes fósiles bajo los respectivos diferentes escenarios posibles para el pasado. Cabe destacar que la estandarización y la PC1 en las muestras actuales se realizó solo con la media del alto y ancho de los dientes, con el objetivo de obtener solamente un resultado para el valor de conversión.

Con la finalidad de obtener un valor de conversión que logre generar un ajuste para comparar entre los dientes fósiles y actuales, se llevó a cabo una PC1 para una medida de referencia de un diente hipotético (alto = 0 mm; ancho = 0 mm). Para esto, el alto y ancho fueron estandarizados a partir de la media de la muestra total de dientes fósiles y actuales. Posteriormente, la PC1 calculada anteriormente para cada diente fue multiplicada por el valor de conversión, tanto de las muestras fósiles como actuales. Este nuevo valor derivado se denominó PC1*, el cual permitió generar un ajuste de los valores de los dientes fósiles y actuales en relación con el diente de hipotético, para poder de esta manera compararlos entre sí.

A partir de este valor, se calculó el cociente entre la PC1* actual y el tamaño corporal (mm) del individuo actual, con el objetivo de poseer un índice de relación y proporcionalidad

que describiera la relación entre la PC1* del diente con el tamaño corporal del individuo. Posteriormente, con los valores de PC1* obtenidos para los dientes fósiles, se estimó el tamaño corporal (mm) para cada uno de los individuos. El tamaño corporal se obtuvo multiplicando la PC1* fósil y el índice de relación y proporcionalidad anteriormente mencionado.

La relación entre los factores mencionados puede interpretarse como la transformación desde la escala relativa de la PC1* fósil hacia una escala real de tamaño corporal, multiplicando por el índice de relación y proporcionalidad calculado para el tamaño corporal del individuo actual. Es importante destacar que la PC1* y el índice de relación y proporcionalidad se realizaron para macho y hembra por separado. Luego, a partir del promedio de estos 2 índices, se determinó un índice “sin sexo conocido”, el cual permite estimar el tamaño corporal para la población fósil bajo este escenario.

Estimaciones de edad

Las estimaciones de edad fueron realizadas solo para *C. brachyurus* y *C. limbatus* producto de ser las especies de las cuales se posee información más robusta en cuanto a datos adicionales del sexo de los individuos.

A partir de los tamaños corporales ya estimados, con la finalidad de obtener información complementaria, se llevó a cabo la estimación de la edad en años para las muestras fósiles en base al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy. Los parámetros utilizados fueron: L_{∞} : Longitud asintótica máxima; K : Constante de crecimiento y T_0 : Tiempo teórico de longitud cero.

Estimación de edad C. limbatus

Para las muestras fósiles de *C. limbatus* se utilizaron los valores del modelo propuesto por Killam & Parsons (1989) para la población de tiburones de Florida, Estados Unidos. El modelo de Killam & Parsons (1989) fue utilizado producto de su óptima adecuación a la estimación de tamaño corporal (Killam & Parsons 1989).

Por otra parte, y con el fin de poseer información adicional, se estimó la edad de las muestras actuales para las dos especies. Con respecto a *C. limbatus*, al poseer información de sus ubicaciones, se trabajó con el modelo de Von Bertalanffy determinado para la población de la especie según su respectivo hábitat. Tal como ha sido descrito por Garrick (1982) existen variaciones y diferencias morfológicas entre las poblaciones de *C. limbatus* según su área de distribución propia. En el caso del individuo macho proveniente de Australia, se utilizó el modelo de crecimiento de Harry et al. (2019) para la población de *C. limbatus* del este y sureste de Australia (Tabla 2). Por otra parte y de manera complementaria, para la estimar la edad de la muestra actual del individuo hembra proveniente del Golfo de México, se utilizó el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy de Branstetter (1987) para *C. limbatus* del noreste del Golfo de México (Tabla 2) (Garrick 1982; Smart 2016; Harry et al. 2019).

Cabe destacar que, al no poseer el parámetro T_0 dentro del modelo de crecimiento de Harry et al. (2019), este se obtuvo a partir de la ecuación, despejando el parámetro de la fórmula:

$$T_0 = \frac{1}{K} \ln \left(1 - \frac{L_0}{L_\infty} \right)$$

Estimación de edad C. brachyurus

Con respecto a la estimación de edad para los especímenes fósiles de *Carcharhinus brachyurus*, tal como fue determinado en la metodología realizada por Landini (2017), se utilizó el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy propuesto por Walter & Ebert (1991) para la población de *C. brachyurus* del sur de África (Tabla 2). Es relevante señalar que, para la estimación de edad para los especímenes macho y hembra actuales de *C. brachyurus*, se utilizó el mismo modelo de crecimiento, producto de que estas muestras provienen, justamente, del sur de África (Walter & Ebert 1991; Landini et al. 2017).

TABLA 2

Síntesis de los modelos de crecimiento de Von Bertalanffy utilizados para la estimación de edad tanto de las muestras actuales como fósiles de las especies, junto con sus respectivos datos adicionales, tales como sexo, ubicación y referencia.

Especies	Tiempo	Sexo	Modelo de Von Bertalanffy			Ubicación	Referencia
			K	T ₀	L _∞		
<i>C. brachyurus</i>	Fósil y Actual	Macho y Hembra	0.0385	-5.57	384.8	sur de África	Walter & Ebert (1991)
<i>C. limbatus</i>	Fósil	Macho y Hembra	0.28	-0.88	166.5	Florida, Estados Unidos	Killiam & Parsons (1984)
	Actual	Macho	0.14	-2.31	263.6	Australia	Harry et al. (2019)
		Hembra	0.28	-1.50	171	Golfo de México	Branstetter (1987)

Análisis de las características de la Formación Bahía Inglesa

Con el objetivo de evaluar la consistencia de la Formación Bahía Inglesa como un área paleontológica de alimentación para tiburones del género *Carcharhinus* en estudio, fueron considerados criterios (Tabla 3) tanto en base a características ecológicas, oceanográficas, geográficas y batimétricas, como también en base a las estimaciones del tamaño corporal y edad de los tiburones. Dichos criterios, fueron planteados y adaptados en base a lo realizado por Villafaña et al. (2020). Las características de la Formación Bahía Inglesa fueron analizadas por medio de una recopilación bibliográfica.

TABLA 3

Criterios aplicados para definir a un ambiente como una zona paleontológica de Alimentación.

Tipo de características	Descripción
Ecológicas	Alta presencia de tiburones subadultos-adultos. Alta abundancia de especies presas potenciales, tales como peces óseos y mamíferos marinos.
Oceanográficas	Alta productividad biológica y alto aporte de nutrientes.
Geográficas y batimétricas	Zona amplia, abierta y de alta profundidad.

Las características y antecedentes de la Formación Bahía Inglesa fueron analizadas por medio de una recopilación bibliográfica, evaluando las características como análogos para asociar a un ambiente como una zona de alimentación de tiburones.

Visualización y análisis de datos

Para visualizar la distribución y proporción de las medidas de alto de los dientes para las especies, se realizaron gráficos de histogramas, donde se utilizó la altura (mm) de los dientes de cada una estas. Además, se realizaron histogramas para los tamaños corporales y edades estimadas para las especies. Se incorporaron intersecciones en el primer tamaño corporal y edad de juveniles y adultos, en conjunto con flechas intersecadas en la media de cada grupo de individuos.

Para analizar la distribución de las medidas de tamaño corporal (TL) y edad (años) de los especímenes fósiles y de acuerdo a lo realizado en estudios anteriores (Villafaña et al. 2020), se llevó a cabo un Modelo Gaussiano de mezcla finita con el fin de evaluar la combinación de las distribuciones de los grupos según sus respectivas frecuencias.

De esta forma se analizó la estructura de la distribución de los tamaños corporales y edades de los especímenes al observar una o más componentes de agrupaciones de datos. Se debe destacar, que el Modelo Gaussiano de mezcla finita se graficó en los histogramas de estimación de tamaño corporal y edad para las 5 especies.

Para clasificar a los individuos de cada especie como juveniles o adultos, se consideró la proporción de individuos cuyo tamaño y edad estimada se encuentra por sobre o bajo el primer tamaño y edad de madurez sexual de cada especie. Por lo tanto, fueron establecidos 2 criterios: 1) Si la proporción de individuos que posee un tamaño o edad sobre su madurez sexual es $\geq 50\%$, estos se definen como adultos. 2) Si la proporción de individuos que posee una talla o edad bajo su madurez sexual es $> 50\%$, estos se definen como juveniles.

Para analizar los criterios utilizados para definir a la Formación Bahía Inglesa como un área de alimentación, se llevó a cabo una tabla síntesis con las características ecológicas, oceanográficas, geográficas y batimétricas de la Formación. Se incluyó una descripción de cada característica del ambiente en consideración con su respectivo método de interpretación.

RESULTADOS

Identificación del material fósil del género *Carcharhinus* depositado en el Museo Nacional de Historia Natural, Colección Valenzuela

De acuerdo con la identificación total por medio de características morfológicas dentales intrínsecas de cada una de las especies, fueron reconocidos 336 dientes fósiles del género *Carcharhinus*, de los cuales 279 dientes fueron reconocidos a nivel de especie y se conservan 57 dientes identificados a nivel de género.

Del total del material fósil reconocido, se identificaron 6 especies, estas son *C. albimarginatus*, *C. brachyurus*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. obscurus* y *C. perezii*. Las especies del género que presentaron una mayor abundancia fueron *C. perezii* y *C. brachyurus*, abarcando 95 y 86 piezas dentales fósiles respectivamente (Tabla 4). La especie de la cual se posee un menor registro fósil es *C. obscurus* con un total de 19 piezas dentales (Tabla 4).

TABLA 4

Número de dientes fósiles correspondientes a las especies del género *Carcharhinus* provenientes de la Formación Bahía Inglesa, norte de Chile. Colección Valenzuela, MNHN.

Especies	Nº dientes fósiles
<i>C. albimarginatus</i>	37
<i>C. brachyurus</i>	86
<i>C. leucas</i>	21
<i>C. limbatus</i>	21
<i>C. obscurus</i>	19
<i>C. perezii</i>	95

Altura de los dientes fósiles de las especies del género *Carcharhinus*

Referente a las medidas de altura de las muestras fósiles (Fig. 7A-7F), la mayoría de las especies muestran medias totales entre los 9 y 10 mm de alto. Los dientes fósiles pertenecientes a *C. albimarginatus* (Fig. 7A) se distribuyen en un rango desde 2 hasta 16 mm y una media de 10 mm de alto. Los dientes de *C. brachyurus* (Fig. 7B) se distribuyen entre los 3.5 a los 11.4 mm de alto, con una media de 9.1 mm de alto. *C. leucas* (Fig. 7C) presenta medidas entre 8 y 18.5 mm de alto y una media de 10.8 mm de alto. Los dientes pertenecientes a *C. limbatus* (Fig. 7D) poseen un rango de distribución entre 6.5 y 12.6 mm de alto, con una media de 9.3 mm de alto. Los dientes fósiles de *C. obscurus* (Fig. 7E) alcanzan una media de 12.8 mm de alto y se distribuyen entre 8.2 y 18.7 mm de alto. Finalmente, los dientes fósiles de *C. perezi* (Fig. 7F) se distribuyen entre 3.8 y 12.2 mm de alto, con una media de 9.7 mm de alto.

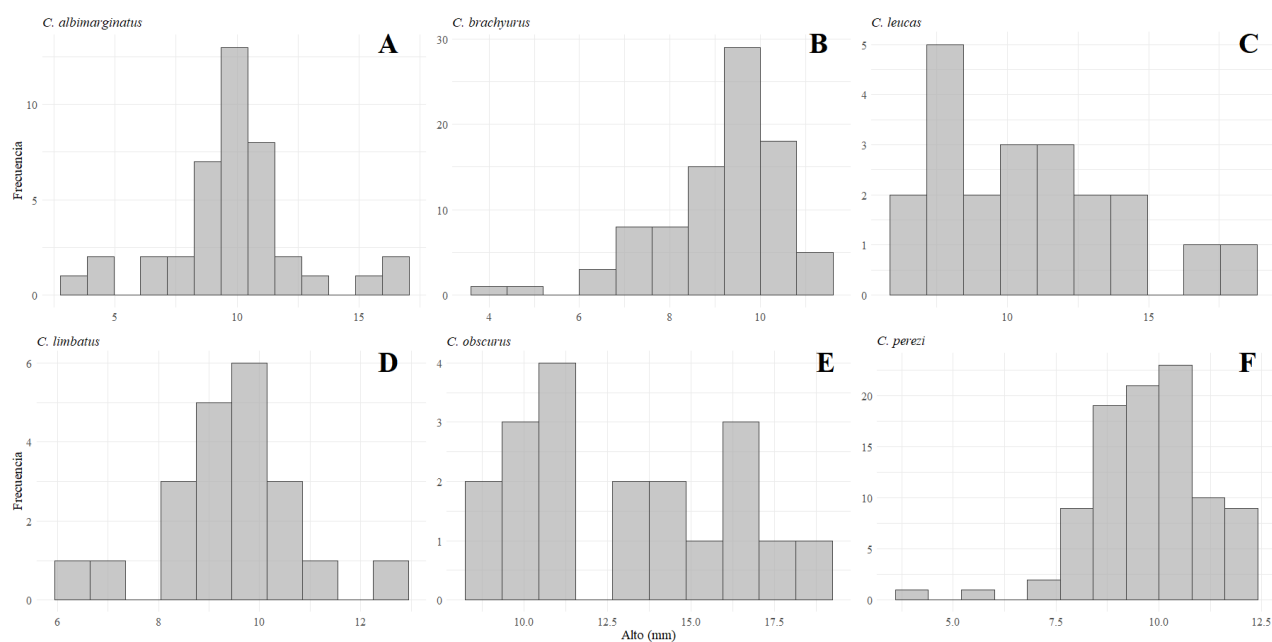


FIGURA 7:

Distribución y frecuencia de las medidas de altura (mm) correspondientes a los dientes fósiles de las 6 especies del género *Carcharhinus* depositados en la colección Valenzuela del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN).

Tamaño corporal y edad estimada para *C. brachyurus*

*Estimación de tamaño corporal *C. brachyurus**

Las estimaciones para *C. brachyurus* (Fig. 8) demuestran que los especímenes presentaron tamaños corporales dentro de un rango que va desde 900 mm hasta 2600 mm de longitud total (TL). El primer tamaño corporal de individuos adultos ocurre a los 2000 y 2400 mm LT en machos y hembras respectivamente.

Las estimaciones llevadas a cabo suponen 3 escenarios fósiles. Bajo el primer escenario, el cual supone que los especímenes fósiles corresponden solo a hembras (Fig. 8; A) se registra una media de 2100 mm LT. Se obtiene que solo el 22% del total corresponde a individuos adultos (≥ 2400 mm LT). Por otra parte, el 70% de los especímenes posee tamaños corporales entre 1700 y 2400 mm. El Modelo Gaussiano de mezcla finita (GMM) afirma que el conjunto de tamaños representa una distribución de mayor proporción en la segunda componente con un 95% de los especímenes (Tabla 5) y una media de 2140 mm LT (± 254).

En cuanto al segundo escenario, el cual se ejecuta bajo el supuesto de que los especímenes fósiles corresponden a solo machos (Fig. 8; B), se registra una media de 1902 mm LT. Con respecto a la distribución de los tamaños corporales, en proporción, el 34% de los especímenes presenta tamaños corporales consistentes con individuos machos adultos (≥ 2000 mm LT). El 53% de los especímenes posee tamaños corporales entre 1600 y 2000 mm TL. En lo que respecta al GMM, la mayor parte de los individuos se agrupa en la segunda componente, la cual registra una media de 1887 mm (± 224) y representa al 95% del total de los especímenes (Tabla 5).

La estimación bajo el escenario de individuos con sexo desconocido (Fig. 8; C) indica que la media es de 1976 mm LT. El porcentaje de individuos con tamaños corporales adultos es del 55% del total de la muestra. El 45% de los individuos poseen tamaños corporales bajo la talla de madurez. El GMM (Tabla 5) demuestra que la segunda componente posee la mayor proporción del total de especímenes con un 95% de la muestra total y una media de 2012 mm LT (± 239).

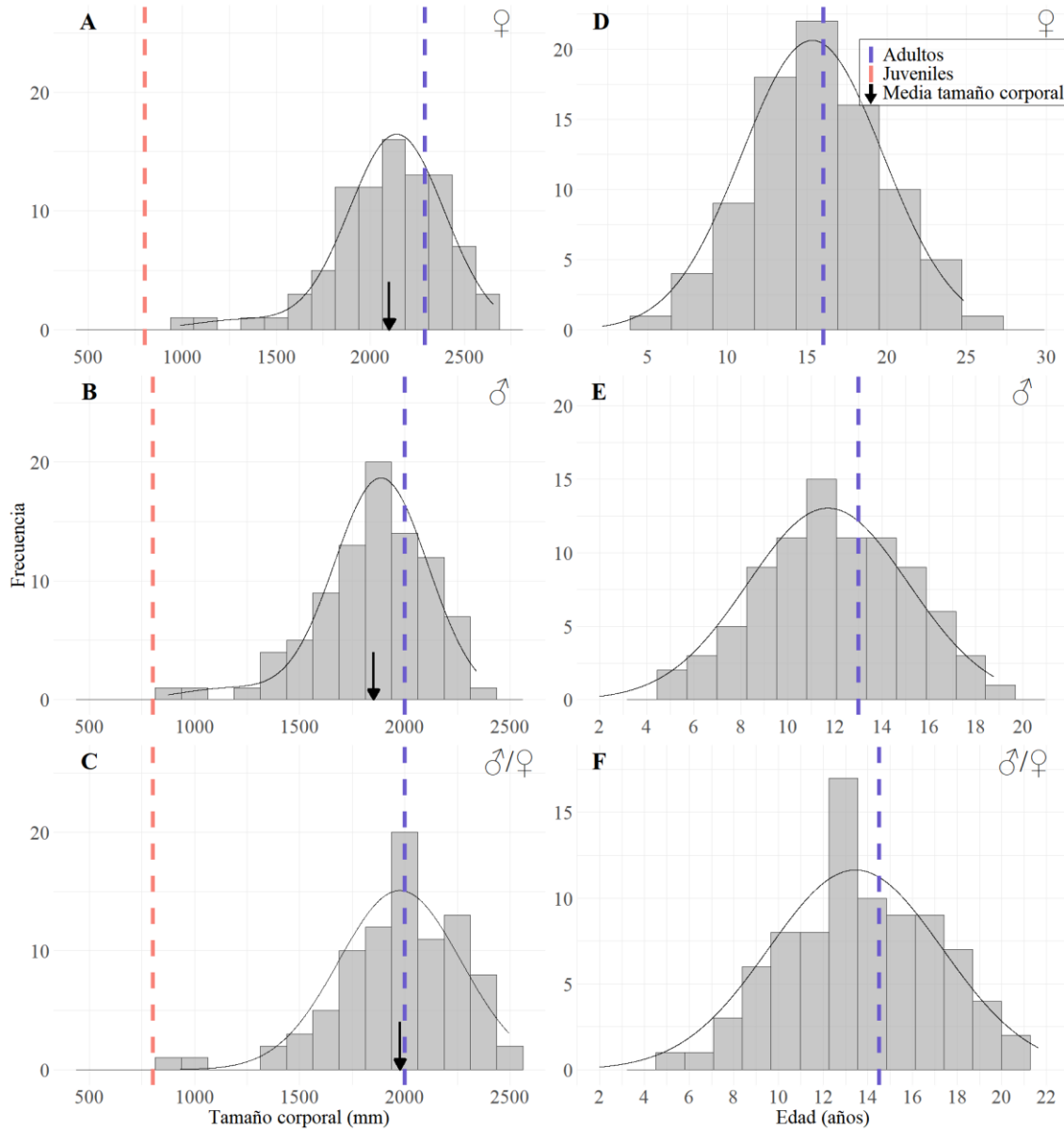


FIGURA 8:

Distribución y frecuencia de tamaños corporales (mm) y edades (años) combinado con un Modelo Gaussiano de mezcla finita. Estimación correspondiente a *C. brachyurus* bajo 3 escenarios diferentes: A, D: Los especímenes fósiles corresponden a solo hembras; B, E: Los especímenes fósiles corresponden a solo machos; C, F: Los especímenes fósiles no poseen sexo conocido. Las líneas corresponden al primer tamaño corporal y edad descrita para juveniles y adultos.

TABLA 5

Parámetros obtenidos a partir del Modelo Gaussiano de mezcla finita con 2 componentes bajo los 3 escenarios de estimación de tamaño corporal (mm) para *C. brachyurus*. Los valores destacados en gris corresponden al componente con mayor proporción de individuos en cada escenario de estimación

<i>C. brachyurus</i>				
Componentes	Parámetros	Escenarios según sexos		
		Macho	Hembra	Sin sexo conocido
1	Media	1158	1313	1226
	SD	224	254	239
	Proporción	0.048	0.048	0.046
2	Media	1887	2140	2012
	SD	224	254	239
	Proporción	0.95	0.95	0.95

Estimación de edad C. brachyurus

En lo que respecta las estimaciones de edad a partir de los tamaños corporales ya determinados, se observa bajo los 3 escenarios supuestos, una distribución normal de las edades de los especímenes. Para el tercer escenario de estimación, donde el sexo de los individuos es desconocido, se considera una edad adulta a los 14.5 años, siendo esta la media entre las edades de adultez entre machos y hembras para la especie.

Las edades obtenidas bajo el primer escenario de estimación, en donde todos los especímenes fósiles corresponden solo a hembras (Fig. 8; D), presentan un rango desde 2 hasta 25 años, siendo este escenario en el cual se observan los especímenes más longevos de la especie. La media es de 15 años. Del total de especímenes, el 48% posee una edad ≥ 16 años. El modelo gaussiano de mezcla finita (GMM) identifica una sola componente en la distribución de los datos (Tabla 6), con una media de 15 años (± 4).

En el contexto del segundo escenario de estimación, en donde los especímenes fósiles corresponden solo a machos (Fig. 8; E), se obtuvieron edades en un rango desde 2 hasta 19 años. Esta estimación es en la cual se alcanzan las menores edades de los especímenes. La media del total se registra a los 12 años. El 36% del total de los especímenes se encuentra sobre la edad

adulta (≥ 13 años). El GMM (Tabla 6) identifica un solo grupo de especímenes con una media de 12 años (± 3).

Finalmente, bajo el escenario correspondiente a especímenes fósiles de sexo desconocido (Fig. 8; F), los resultados demuestran edades comprendidas desde 2 hasta 21 años, con una media de 13 años. Con respecto a la edad de adultez, el 39% de los especímenes se encuentra sobre la edad determinada (≥ 14.5 años). El GMM (Tabla 6) identifica una sola componente con respecto a la distribución de las edades, con una media de 13 años (± 4).

TABLA 6

Parámetros obtenidos a partir del Modelo Gaussiano de mezcla finita con 2 componentes bajo los 3 escenarios de estimación de edad (años) para *C. brachyurus*. Los valores destacados en gris corresponden al componente con mayor proporción de individuos en cada escenario de estimación.

<i>C. brachyurus</i>				
Componentes	Parámetros	Escenarios según sexos		
		Macho	Hembra	Sin sexo conocido
1	Media	12	15	13
	SD	3	4	4
	Proporción	1.00	1.00	1.00

Tamaño corporal y edad estimada para *C. limbatus*

Estimación de tamaño corporal C. limbatus

En torno a la estimación de tamaño corporal de *C. limbatus*, bajo 3 escenarios diferentes, cabe destacar que el tamaño corporal en donde se registra la primera madurez sexual para *C. limbatus* se ha descrito a los 1350 y 1200 mm LT para machos y hembras respectivamente. Bajo el escenario de estimación en donde no se posee un sexo conocido, el primer tamaño corporal de adultez se determinó en 1275 mm, el cual fue obtenido mediante la media de primera madurez sexual de machos y de hembras.

Bajo el supuesto escenario en el cual los especímenes fósiles corresponden solo a hembras para *C. limbatus* (Fig. 9; A), se obtiene que la media del total se registra en 1358 mm LT. El 76% de individuos posee un tamaño corporal consistente con individuos adultos, siendo tamaños ≥ 1200 mm LT, entre 1224 y 1720 mm LT. Con respecto al GMM (Tabla 7), se obtuvo una sola componente con una media de 1358 mm LT (± 199).

Referente al segundo escenario de estimación, el cual supone que los especímenes fósiles corresponden solo a machos (Fig. 9; B), se obtiene que la media total de los especímenes recae en 1208 mm LT. En lo que respecta a las proporciones, un 21% de los individuos posee un tamaño corporal adulto ≥ 1350 mm LT, entre 1350 y 1529 mm LT. El GMM (Tabla 7) indica que, de la distribución de los datos, identifica una sola componente de media 1207 mm LT (± 200).

Finalmente, bajo el escenario en donde no se posee un sexo conocido para los especímenes fósiles (Fig. 9; C), se obtuvieron tamaños desde 906 hasta 1625 mm LT. La media del total de especímenes es de 1282 mm LT. Se identifica que el 66% de los individuos posee un tamaño corporal adulto ≥ 1275 mm LT, entre 1285 y 1625 mm LT. El GMM (Tabla 7) indica que la distribución de los tamaños es representativa para solo una componente de media 1283 mm LT (± 188).

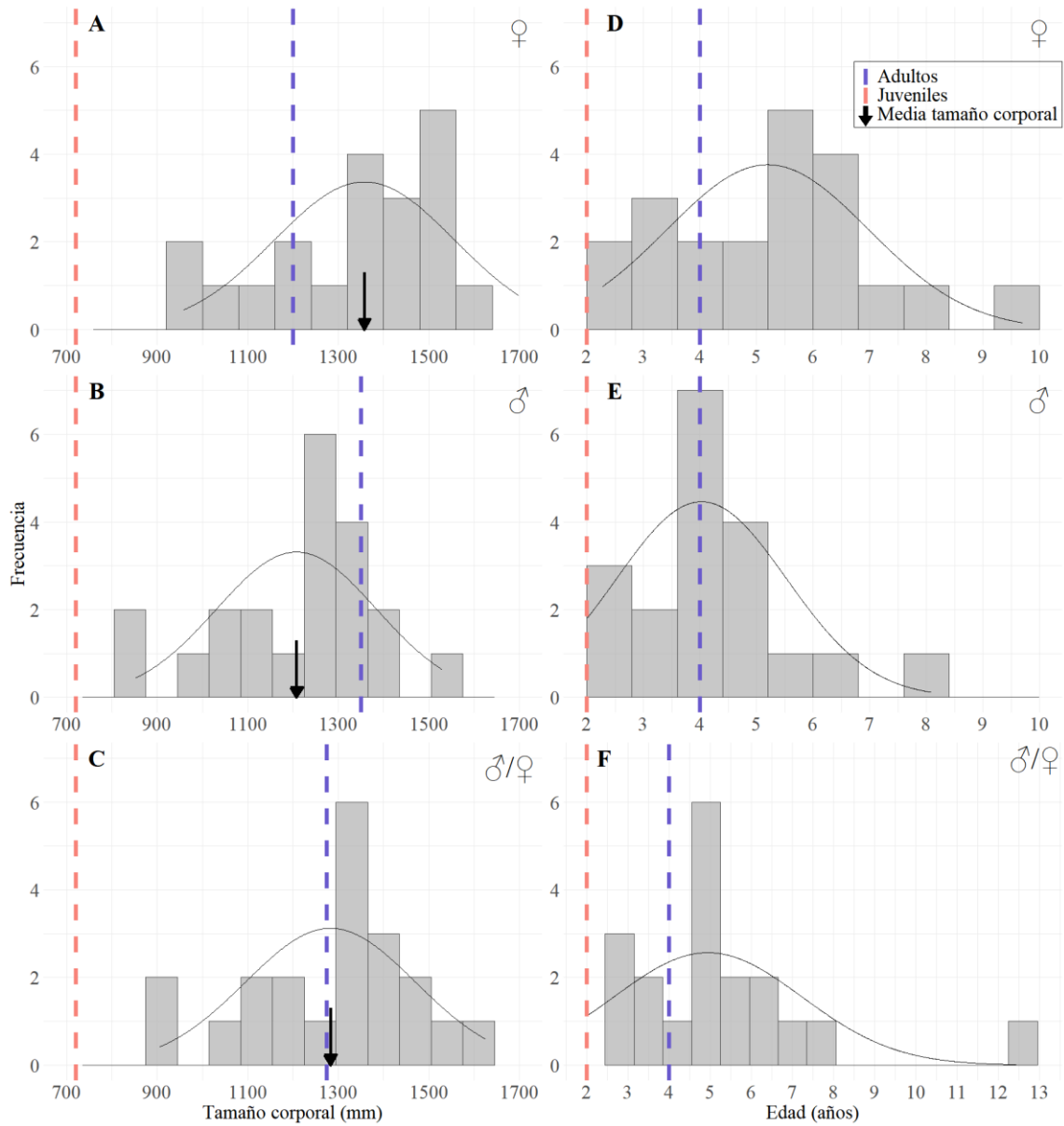


FIGURA 9:

Distribución y frecuencia de tamaños corporales (mm) y edades (años) combinado con un Modelo Gaussiano de mezcla finita. Estimación correspondiente a *C. limbatus* bajo 3 escenarios diferentes: A, D: Los especímenes fósiles corresponden a solo hembras; B, E: Los especímenes fósiles corresponden a solo machos; C, F: Los especímenes fósiles no poseen sexo conocido. Las líneas corresponden al primer tamaño corporal y edad descrita para juveniles y adultos.

TABLA 7

Parámetros obtenidos a partir del Modelo Gaussiano de mezcla finita con 2 componentes bajo los 3 escenarios de estimación de tamaño corporal (mm) para *C. limbatus*. Los valores destacados en gris corresponden al componente de mayor proporción de individuos en cada escenario de estimación.

		<i>C. limbatus</i>		
Componentes	Parámetros	Escenarios según sexos		
		Macho	Hembra	Sin sexo conocido
1	Media	1207	1358	1283
	SD	177	199	188
	Proporción	1.00	1.00	1.00

Estimación de edad C. limbatus

La madurez en *C. limbatus* tiene lugar entre los 4 y los 7 años aproximadamente, sin una diferenciación de edad de madurez descrita entre machos y hembras.

Los resultados del primer escenario, en donde los especímenes fósiles corresponden solo a hembras (Fig. 9; D), demostraron edades en un rango entre 2 y 10 años con una media de 5 años. Del total de los especímenes, el 71% posee una edad ≥ 4 años, abarcando un rango entre 4 y 10 años. Con respecto al Modelo Gaussiano de mezcla finita (GMM), el análisis de los parámetros (Tabla 8) indica una componente que posee una media de 5 años (± 1.8).

En el segundo escenario de estimación, en donde los especímenes corresponden solo a machos (Fig. 9; E), las edades abarcan un rango entre 2 y 8 años. La media de la muestra total es de 4 años. La proporción de individuos maduros es del 61% del total de especímenes, con un rango entre 4 a 8 años de edad. Con respecto al GMM (Tabla 8), la distribución de las edades arroja una componente principal, con una media de 4 años (± 1.5).

Bajo el escenario de especímenes fósiles sin sexo conocido (Fig. 9; F), se obtienen edades entre 2 y 12 años. En el presente escenario se registra la edad máxima estimada para *C. limbatus*. La media de la muestra total es de 5 años. El 66% del total de los individuos posee edades ≥ 4 años, abarcando un rango entre 4 a 12 años. Con respecto al GMM (Tabla 8), la distribución de las edades se ajusta a una sola componente con una media de 5 años (± 2.3).

TABLA 8

Parámetros obtenidos a partir del Modelo Gaussiano de mezcla finita con 2 componentes bajo los 3 escenarios de estimación de edad (años) para *C. limbatus*. Los valores destacados en gris corresponden al componente de mayor proporción de individuos en cada escenario de estimación.

		<i>C. limbatus</i>		
Componentes	Parámetros	Escenarios según sexos		
		Macho	Hembra	Sin sexo conocido
1	Media	4	5.2	5
	SD	1.50	1.8	2.3
	Proporción	1.00	1.00	1.00

Tamaño corporal estimado para *C. albimarginatus*, *C. leucas* y *C. obscurus*

Se debe destacar que, las estimaciones de tamaño corporal de las especies *C. albimarginatus*, *C. leucas* y *C. obscurus* se realizaron solo bajo un escenario específico producto de la limitada información adicional, particularmente la ausencia de uno de los sexos para cada especie.

Estimación de tamaño corporal C. albimarginatus

Los tamaños estimados para *C. albimarginatus* (Fig. 10), se sitúan en un rango que abarca entre 600 y 2700 mm LT, con una media de 1722 mm LT. Del total de los individuos, el 71% posee un tamaño corporal ≥ 1600 mm LT. En lo que respecta al GMM (Tabla 9), se obtiene una mayor proporción de especímenes en la segunda componente (65%) con una media de 1749 mm LT (± 157).

Estimación de tamaño corporal C. leucas

En cuanto a la estimación de tamaño de los especímenes de *C. leucas* bajo el escenario de solo individuos hembras (Fig. 10), el total de los especímenes presentó tamaños corporales en un rango entre 821 y 2031 mm LT, con una media de 1229 mm LT. El 14% de los individuos

posee un tamaño corporal ≥ 1800 mm LT. Con respecto al GMM (Tabla 9) el 75% de los especímenes se ajusta a la segunda componente con una media de 1354 mm LT (± 323).

Estimación de tamaño corporal C. obscurus

Por último, la estimación de tamaño corporal de los especímenes correspondientes a la especie *C. obscurus* bajo un escenario de solo hembras (Fig. 10) abarcó un rango de tamaño entre 1757 y 3633 mm LT. La media se registró en 2643 mm LT. El 53% del total de los especímenes posee un tamaño corporal ≥ 2570 mm LT. Por otra parte, el GMM (Tabla 9) identifica una sola componente dentro de la distribución de los tamaños, con una media en 2643 mm LT (± 602).

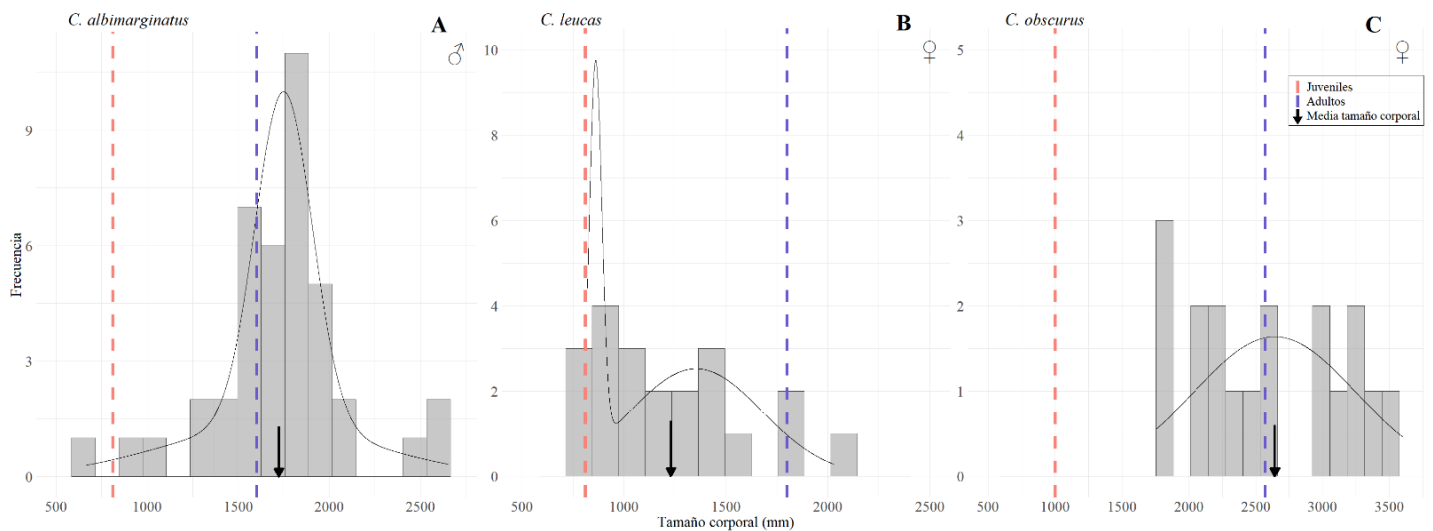


FIGURA 10:

Distribución y frecuencia de tamaños corporales (mm) combinado con un Modelo Gaussiano de mezcla finita correspondiente a *C. albimarginatus*, *C. leucas* y *C. obscurus*. Se estiman a los especímenes fósiles bajo escenarios de solo machos para *C. albimarginatus* y solo hembras para *C. leucas* y *C. obscurus*. Las líneas corresponden al primer tamaño corporal descrito para juveniles y adultos de las especies.

TABLA 9

Parámetros obtenidos a partir del Modelo Gaussiano de mezcla finita con 2 componentes bajo los escenarios de estimación específicos de tamaño corporal (mm) para *C. albimarginatus*, *C. leucas* y *C. obscurus*. Los valores destacados en gris corresponden al componente de mayor proporción de individuos en su respectivo escenario de estimación.

Componentes	Parámetros	<i>C. albimarginatus</i>	<i>C. leucas</i>	<i>C. obscurus</i>
		Macho	Hembra	Hembra
1	Media	1673	860	2643
	SD	588	31	602
	Proporción	0.35	0.25	1.00
2	Media	1749	1354	
	SD	157	323	
	Proporción	0.65	0.75	

Características ecológicas, oceanográficas, geográficas y batimétricas de la Formación Bahía Inglesa

Mediante la recopilación bibliográfica realizada en base a los antecedentes y características ecológicas, oceanográficas, geográficas y batimétricas de la Formación Bahía Inglesa, se logra establecer una reconstrucción y caracterización de su ambiente depositacional (Tabla 10). Los resultados indican una zona con una alta abundancia de posibles especies presas para el género *Carcharhinus*, un ambiente trófico favorable, de alta productividad biológica y alto aporte de nutrientes asociado a la presencia de surgencias costeras, así como también una zona interpretada como región oceánica de margen continental que habría alcanzado una profundidad máxima de 500 m aproximadamente.

Tales características son consistentes con los criterios definidos y permiten inferir condiciones ambientales compatibles con la interpretación de la Formación Bahía Inglesa como una posible zona de alimentación para tiburones del género *Carcharhinus* durante el Neógeno.

TABLA 10

Características ecológicas, oceanográficas, geográficas y batimétricas de la Formación Bahía Inglesa en conjunto con los respectivos métodos de interpretación.

Tipos de características	Descripción	Método de interpretación	Referencias
Ecológicas	Alta abundancia fósil de ballenas (Balaenopteridae) lo que sugiere posibles eventos de carroñeo. Alta abundancia fósil de peces, las cuales son posibles presas potenciales del género <i>Carcharhinus</i> .	Interpretación paleoecológica directa basada en registros fósiles y en asociaciones faunísticas.	Pyenson et al. 2014; Oyanadel-Urbina et al. 2021.
Oceanográficas	Ambiente caracterizado por la presencia de corrientes de surgencias costeras, alto aporte de nutrientes y productividad biológica. Ambiente trófico favorable y de elevada productividad.	Levantamiento y análisis de secciones estratigráficas. Interpretaciones paleoecológicas basadas en asociaciones faunísticas de foraminíferos bentónicos.	Marchant et al. 2000; Carreño-Chavarría 2012; Le Roux et al. 2016.
Geográficas y batimétricas	Ambiente con rápidos procesos de deposición atribuido a ascensos y descensos rápidos en el nivel del mar. Ambiente depositacional descrito como región oceánica de margen continental que alcanzó profundidades de 500 m. Profundidad media de 252 m.	Levantamientos y análisis de secciones estratigráficas, análisis sedimentológicos e interpretaciones paleoecológicas en base a asociaciones faunísticas.	Carreño-Chavarría 2012; Oyanadel-Urbina et al. 2021.

DISCUSIÓN

Registro fósil de *Carcharhinus* en Chile y América

En Chile existe un amplio registro fósil de peces cartilagosos para el Neógeno, el cual ha sido mencionado y descrito por diversos autores (Suárez & Marquardt 2003; Suárez et al. 2004; Gutstein et al. 2008; Villafaña & Rivadeneira 2013). Con respecto al género *Carcharhinus*, recientemente se ha analizado la presencia de taxones fósiles de elasmobranquios en el norte de Chile y se ha incluido al género *Carcharhinus* para Formación Bahía Inglesa (Chávez-Hoffmeister & Villafaña 2023). Sin embargo, estudios previos sólo habían mencionado la presencia de especies del género, sin realizar descripciones en detalle o incluyendo ilustraciones que permitieran observar caracteres diagnósticos para la identificación a nivel de especie (Suárez & Marquardt 2003; Suárez et al. 2004).

La alta abundancia fósil de *C. brachyurus*, documentada en la PTSA y la costa occidental de Norteamérica ha sido una herramienta útil para completar la paleo biogeografía de la especie (Benavides et al. 2011; Landini et al. 2020). A través de su investigación, Landini et al. (2020) mencionan que la expansión del rango de distribución de *C. brachyurus* en la costa Pacífica de Sudamérica tiene lugar durante el Mioceno. Específicamente, desde el Mioceno temprano hasta el tardío existe un incremento en su rango de distribución latitudinal e intercambios faunísticos temporales asociados a la abierta Vía marítima panameña.

Posteriormente durante el Plioceno ocurre la formación del Istmo de Panamá (Duque Caro 1990; Lunt et al. 2007), donde se producen cambios biogeográficos en América central y se genera la segregación geográfica de *C. brachyurus* tanto para el Atlántico occidental como para la PTSA, en donde *C. brachyurus* alcanza las costas de Chile. A su vez, fósiles de *C. brachyurus* para localidades más jóvenes han sido descritos para el Plioceno superior en la Formación Horcón, Valparaíso, lo cual confirma el aumento del rango de distribución latitudinal de la especie en la costa de Chile a lo largo del tiempo (Carrillo-Briceño et al. 2013). En relación con la presencia de la especie en la Formación Bahía Inglesa, los resultados de esta investigación coinciden con lo propuesto por Chávez-Hoffmeister & Villafaña (2023), quienes confirman la presencia de *C. brachyurus* para esta localidad basado en nuevo material fósil.

Por su parte, la presencia de *C. albimarginatus* en Chile ha sido reportada para las formaciones de La Portada y Bahía Inglesa durante el Plioceno y Mioceno (Suárez & Marquardt 2003; Suárez et al. 2004; Chávez-Hoffmeister & Villafaña 2023) y para Ecuador durante el Neógeno (Carrillo-Briceño et al. 2014). A través del presente estudio se fortalece con nuevos registros la presencia pasada de esta especie en Chile por medio de la identificación taxonómica y mediciones del material fósil proveniente de la localidad de Bahía Inglesa.

La presencia de *C. obscurus* ha sido reportada para Ecuador durante el Mioceno medio-tardío (Carrillo-Briceño et al. 2014), Venezuela en el Mioceno temprano-medio (Sánchez-Villagra et al. 2000), Panamá en el Mioceno tardío (Perez et al. 2017) y Chile para el Neógeno (Chávez-Hoffmeister & Villafaña 2023). La presencia pasada en Bahía Inglesa de material fósil perteneciente a la especie no había sido confirmada (Gutstein et al. 2008; Gutstein & Valenzuela-Toro 2018). Por medio de la asignación taxonómica llevada a cabo, se confirma su presencia pasada para la Formación Bahía Inglesa.

La presencia fósil de *C. limbatus* se ha descrito para la costa occidental de América, en Delaware y Florida, Estados Unidos (Purdy 1998; Maisch Iv et al. 2025) y en la península de Guajira, Colombia (Carrillo-Briceño et al. 2019) durante el Mioceno medio y Plioceno temprano. En el presente estudio, se reporta por primera vez la presencia de *C. limbatus* para la PTSA en la Formación Bahía Inglesa durante el Neógeno. Así, este nuevo registro expande el rango de distribución latitudinal conocido de la especie para el Neógeno del Pacífico de Sudamérica.

Por otra parte, en la PTSA se menciona la presencia fósil de *C. leucas* para las localidades de Zamaca y Pisco en Perú durante el Mioceno tardío (Bianucci et al. 2016; Landini et al. 2019). Con el fin de completar su historia de vida, en el presente estudio se describe por primera vez la presencia de *C. leucas* para la Formación Bahía Inglesa durante el Neógeno. Lo anterior nos permite evaluar una expansión en el rango latitudinal de esta especie hacia el sur de América durante el Neógeno, considerando que solo había sido descrita su presencia para Perú durante el Mioceno.

Finalmente, la presencia de *C. perezi* se ha descrito en Carolina del Norte y Delaware, Estados Unidos durante el Plioceno temprano (Purdy 1998), Venezuela en el Mioceno temprano-medio (Carrillo-Briceño et al. 2015) y Panamá, Formación Gatún durante el Mioceno

tardío (Pimiento et al. 2013). Es relevante señalar que, si bien existe una investigación que documenta la presencia de esta especie para la PTSA (Pimiento et al. 2013; Höltke et al. 2024), producto de la conexión de la Formación Gatún entre el océano Pacífico y Atlántico, la mayoría de los registros fósiles de *C. perezii* provienen del Atlántico Oriental Central (desde Carolina del Norte hasta Venezuela). Particularmente, la presencia fósil de *C. perezii* no había sido mencionada para la costa de Chile. El análisis biogeográfico a partir de sus registros fósiles provenientes de la Formación Bahía Inglesa permiten confirmar la expansión del rango de distribución latitudinal de la especie hacia el sur de la PTSA.

Cabe destacar que, en el presente estudio se logró la identificación de 4 especies del género *Carcharhinus*, las cuales no habían sido anteriormente confirmadas para la Formación Bahía Inglesa durante el Neógeno de Chile, lo cual de esta manera permite completar parte de la paleobiogeografía de los tiburones fósiles de Chile. Las especies descritas e identificadas son: *C. limbatus*, *C. leucas*, *C. perezii* y *C. obscurus*.

Presencia pasada y presente de los tiburones del género

Distribución paleobiogeográfica de Carcharhinus en el Neógeno

La presencia del género *Carcharhinus* a través del tiempo ha sido descrita desde el Eoceno hasta el presente, con una distribución a escala global (Paillard et al. 2021). Durante el Neógeno, en la PTSA, se caracteriza por una alta abundancia de tiburones asignados al género *Carcharhinus* (Gutstein et al. 2008; Carrillo-Briceño et al. 2013, 2019; Landini et al. 2019, 2020; Chávez-Hoffmeister & Villafaña 2023). Adicionalmente, el Neógeno se destaca por la ocurrencia de diversos eventos, tales como el cierre del Istmo de Panamá (Duque Caro 1990; Lunt et al. 2007; Pimiento et al. 2013; Villafaña & Rivadeneira 2013; Landini et al. 2020), activación de las surgencias costeras en Chile y Perú (Tsuchi 2002; Dekens et al. 2007; Carreño-Chavarría 2012), “Óptimo climático” ocurrido durante el Mioceno medio (16 Ma) con temperaturas elevadas y la posterior formación de casquetes polares durante el Plioceno (5 Ma) lo que condujo a la disminución gradual de las temperaturas (Zachos et al. 2001; Tsuchi 2002).

La distribución de los tiburones puede estar asociada directamente a la ocurrencia de estos sucesos climáticos y a sus variaciones en el transcurso del tiempo (Villafaña & Rivadeneira

2014). Villafaña & Rivadeneira (2018) por medio de reconstrucciones paleobiogeográficas, postulan que las condiciones ambientales tuvieron un papel modulador importante en los rangos de contracción o expansión en la distribución de los tiburones. En este estudio mencionado, se describe que el género *Carcharhinus* disminuyó su rango de distribución desde el Neógeno al presente en la PTSA, asociándolo a las disminuciones de la temperatura desde el Plioceno al presente, siendo más alta su presencia en latitudes mayores.

Extinción local parcial del género Carcharhinus en la costa de Chile

A través del presente estudio, se describe y confirma la presencia fósil de 6 especies del género *Carcharhinus* que habitaron la costa de Chile durante el Neógeno, las cuales son *C. albimarginatus*, *C. brachyurus*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. obscurus* y *C. perezii*. En la actualidad, en Chile solo se ha documentado la presencia de 3 especies del género (Pequeño & Sáez 2003; Bustamante et al. 2014; Morales et al. 2021) las cuales son *C. brachyurus* (Günther, 1870), *C. galapagensis* (Snodgrass & Heller, 1905) y *C. obscurus* (Lesueur, 1818).

De las especies con distribución en Chile, solo *C. brachyurus* presenta una distribución costera-oceánica, mientras que el resto se distribuye en islas oceánicas (Pequeño & Sáez 2003; Bustamante et al. 2014; Morales et al. 2021). Al comparar esta distribución, presencia y ausencia de las especies del género *Carcharhinus* desde el pasado al reciente, es acertado mencionar la existencia de una extinción local parcial del género *Carcharhinus* para la costa de Chile, la cual podría estar asociada a las variaciones en las temperaturas del mar registradas desde el Neógeno al presente y la búsqueda de aguas tropicales o subtropicales que se adecúen al rango óptimo de tolerancia de las especies, lo cual podría modular sus distribuciones (Tsuchi 2002; Villafaña & Rivadeneira 2013). De acuerdo con Cione et al. (2007), los cambios en los niveles del mar en la costa Atlántica de Sudamérica podrían haber determinado la extinción local de tiburones del género *Carcharias* (Lamniformes, Carchariidae). Así, estudios futuros podrían contribuir a entender qué características en particular podrían haber contribuido a la ausencia actual de las especies de *Carcharhinus* en la región.

Dientes fósiles

A partir de las medidas de los dientes fósiles, se evidencia que las especies con dientes de mayor tamaño son *C. obscurus* y *C. leucas*, las cuales alcanzaron medidas de 18.7 y 18.5 mm de alto respectivamente. A modo de contraste, *C. albimarginatus* y *C. brachyurus* alcanzaron un mínimo tamaño de 2 y 3.5 mm de alto y un máximo de 16 y 11.4 mm de alto respectivamente.

Lo anterior es consistente si se consideran los tamaños corporales actuales promedios de estas especies, en donde se ha descrito que *C. obscurus* y *C. leucas* alcanzan un tamaño máximo de 4200 y 3660 mm de longitud total (LT). Mientras que *C. albimarginatus* y *C. brachyurus* alcanzan un tamaño corporal máximo de 3000 y 2940 mm LT respectivamente (Ebert et al. 2013).

Por otra parte, la altura de los dientes de *C. perezi* y *C. limbatus* son similares en cuanto a sus medidas en alto y ancho. Lo anterior concuerda con los respectivos tamaños máximos descritos en la actualidad para estas especies. *C. perezi* alcanza un tamaño máximo de 2950 mm LT y *C. limbatus* alcanza los 2860 mm LT (Ebert et al. 2013). Las conexiones anteriormente establecidas concuerdan con la relación planteada por Gottfried et al. (1996), Shimada (2002), Adnet (2006) y Landini et al. (2017), quienes mencionan que el tamaño de los dientes superiores es proporcional al tamaño corporal de los tiburones del género *Carcharhinus*. Cabe destacar que esta relación se debe considerar como conservadora al momento de contemplar la opción de la posible presencia fósil de individuos que presentaron menores tallas a las evidencias en el presente o la presencia de individuos juveniles.

Es relevante señalar que, una limitación del estudio fue la escasa información adicional del material fósil utilizado en la presente investigación, tal como lo es la ubicación y fecha específica de recolección de los dientes fósiles analizados. Producto de esto, fue necesario llevar a cabo los análisis bajo el supuesto de que cada pieza fósil proviene de todo el rango de distribución de la Formación Bahía Inglesa. Este criterio utilizado podría generar un sesgo potencial en la interpretación de los resultados, relacionado a las brechas temporales existentes en la Formación Bahía Inglesa y a la variabilidad espacial de la zona. Por lo tanto, si bien los resultados obtenidos se sustentan en interpretaciones sólidas, estos deben ser considerados de manera conservadora.

Estimación de tamaño corporal y edad

Antecedentes metodológicos en la estimación de tamaño de tiburones fósiles

La estimación de tamaño corporal ha sido un área con investigaciones centradas en su mayoría en el tiburón extinto *Otodus megalodon*, con base en las similitudes morfológicas y dentales que posee con el actual tiburón blanco *Carcharodon carcharias*. Gottfried et al (1996) reconstruyen la anatomía esquelética de *O. megalodon* y estima su tamaño corporal a partir de la altura máxima del diente más grande de la especie, el cual es comparado con mediciones de mandíbulas y tamaño corporal de *C. carcharias*. A partir de esto, establece una relación proporcional directa entre el crecimiento del diente y el aumento del tamaño corporal para las 2 especies.

Posteriormente, Shimada (2002) propuso que el crecimiento de la raíz y la corona dental en *C. carcharias* no es isométrica. Por lo tanto, sugiere que si bien, los resultados de Gottfried et al (1996) son similares a los suyos, no consideró la asimetría en el crecimiento del diente. A partir de esto, los estudios posteriores de estimación de tamaño de *O. megalodon* se han basado en las ecuaciones de Shimada (Pimiento et al. 2010; Pimiento & Balk 2015; Reolid & Molina 2015; Grant et al. 2016; Herraiz et al. 2020) y los replanteamientos de sus ecuaciones a lo largo de los años para lograr resultados aún más acertados (Shimada 2019; Shimada et al. 2021).

Un estudio más reciente propone un nuevo método de estimación de tamaño corporal para *O. megalodon* basado en que la circunferencia de la mandíbula es proporcional a la longitud total del espécimen (Perez et al. 2021a). Si bien este modelo presenta posibles fuentes de errores, tales como la variación natural en la proporcionalidad de los dientes de la especie, los resultados poseen una ligera menor variabilidad que las estimaciones de Shimada (2002) y Pimiento et al (2010).

A partir de lo mencionado anteriormente, es relevante afirmar que las estimaciones de tamaño corporal se han basado en su gran mayoría en el tiburón extinto *O. megalodon*. Mientras que las estimaciones de tamaño corporal a partir de material fósil perteneciente al género *Carcharhinus* son escasas (Landini et al. 2017).

Estimación de tamaño corporal en el género Carcharhinus

Las mediciones de los dientes fósiles del género *Carcharhinus* fueron utilizadas y aprovechadas como una herramienta valiosa para la reconstrucción del tamaño corporal y edad de las especies. Aquí, se logró llevar a cabo la estimación de tamaño corporal de 5 especies del género *Carcharhinus*. Cabe destacar, que las estimaciones para este género se había realizado previamente en un solo estudio para una sola especie (Landini et al. 2017), por lo que en la presente investigación, se logra por primera vez las estimaciones de tamaño corporal y edad de 4 especies nuevas a partir de registros fósiles.

Carcharhinus brachyurus

La estimación de tamaño para *C. brachyurus* evidenció una mayor proporción de especímenes de tallas consistentes con individuos juveniles y subadultos de la especie (Walter & Ebert 1991). Solo el escenario de individuos con sexo desconocido es en el cual se identificó una mayor proporción de individuos adultos.

Ha sido descrito que la etapa de madurez sexual para esta especie se evidencia mayoritariamente entre 2000 y 2400 mm LT para machos y hembras respectivamente. Por lo tanto, el análisis del GMM es coherente a las proporciones de individuos con respecto a las tallas de madurez sexual, ya que permite determinar que, a pesar de existir una componente principal dentro de la muestra para los 3 escenarios de estimación, la media de estos escenarios está bajo la talla de madurez sexual (Walter & Ebert 1991).

El resultado de la estimación de edad permite evidenciar que existe un mayor porcentaje de individuos juveniles. Solo en el escenario de especímenes hembras hay una proporción mayormente cercana a un 50% de individuos adultos. Ha sido descrito que la edad de primera adultez en *C. brachyurus* es alcanzada y evidenciada a los 13 y 16 años respectivamente en machos y hembras (Ebert et al. 2013).

Los resultados obtenidos son consistentes a los tamaños corporales y edades descritas para *C. brachyurus* por diversos autores en estudios de muestreos biológicos de edad y crecimiento de la especie (Smale 1991; Walter & Ebert 1991; Luis Lucifora et al. 2005; Lucifora et al. 2009).

Carcharhinus limbatus

La estimación de tamaño corporal *C. limbatus* sugiere una fuerte proporción de individuos adultos. Solo en el escenario de estimación de tamaño en donde los especímenes corresponden a machos existe una mayor abundancia de individuos subadultos (Castro 1996; Capapé et al. 2004). Es posible afirmar que los especímenes fósiles de *C. limbatus* son consistentes con subadultos-adultos de la especie (Ebert et al. 2013).

La primera edad de madurez sexual para *C. limbatus* ocurre a los 4 años. Bajo los 3 escenarios de estimación se observó una proporción mayor al 50% de individuos adultos. Bajo el escenario de estimación de solo hembras esta proporción fue más fuerte, la que abarcó al 71% de los especímenes. Se afirma el criterio para definir al grupo de individuos como adultos (Ebert et al. 2013).

Los tamaños corporales y edades estimadas en la presente investigación son consistentes con los resultados obtenidos por autores en estudios biológicos de edad y crecimiento de *C. limbatus* (Killam & Parsons 1989; Castro 1996; Capapé et al. 2004; Harry et al. 2019; Matchh et al. 2021).

Carcharhinus albimarginatus

Es relevante señalar que, el primer tamaño corporal de adultez en los machos de *C. albimarginatus* se alcanza a los 1600 mm LT (Ebert et al. 2013). Bajo la estimación de tamaño corporal de *C. albimarginatus* en un escenario de solo machos, el 71% posee un tamaño corporal sobre la madurez sexual (≥ 1600 mm LT) lo cual revela que fósiles poseen tamaños corporales consistentes con adultos (Ebert et al. 2013). Los resultados obtenidos son consistentes con los tamaños corporales actuales descritos para *C. albimarginatus* a través de estudios de edad y crecimiento (Smart et al. 2017a).

Carcharhinus leucas

Se evidencia a partir de la estimación de tamaño para los especímenes fósiles de *C. leucas*, bajo un escenario de solo hembras, que los individuos son mayormente juveniles con solo el 14% de individuos consistentes en tamaño corporal con adultos. Cabe destacar que la madurez sexual en las hembras de esta especie se alcanza a los 1800 mm LT (Ebert et al. 2013). A partir

de lo anterior se afirma que las muestras fósiles de *C. leucas* corresponden a individuos juveniles (Ebert et al. 2013).

Los resultados de la presente investigación son consistentes con los tamaños corporales que han sido descritos actualmente tanto para juveniles como para adultos de *C. leucas* por medio de estudios de edad y crecimiento (Branstetter & Stiles 1987; Martínez-Ortíz et al. 2007).

Carcharhinus obscurus

El tamaño corporal descrito en donde se presenta la primera madurez sexual para las hembras de *C. obscurus* es de 2570 mm LT. La estimación de tamaño corporal para esta especie, bajo un escenario de solo hembras y en consideración de su talla de primera madurez, permite afirmar que los especímenes fósiles corresponden a adultos, con una media de 2643 mm LT. Se define que los especímenes fósiles de *C. obscurus* corresponden a individuos adultos (Ebert et al. 2013).

Los resultados obtenidos a partir de la estimación de *C. obscurus* son consistentes a los rangos de tamaño corporal y edad descritos por autores en estudios de edad y crecimiento de la especie (Smale 1991; Natanson et al. 2014).

Las presentes estimaciones de tamaño corporal y edad para las 5 especies son útiles, no solo para concluir si los dientes fósiles corresponden a juveniles, subadultos o adultos de sus respectivas especies, sino que también permiten completar la paleoecología de la Formación Bahía Inglesa y analizar el rol y el objetivo de las agrupaciones de tiburones del género *Carcharhinus* según la etapa de desarrollo predominante de cada especie.

Por otra parte, es pertinente señalar que las estimaciones de tamaño corporal y edad llevadas a cabo para las 5 especies del género *Carcharhinus* son consistentes y se encuentran dentro de los rangos descritos por diversos autores (Branstetter & Stiles 1987; Smale 1991; Walter & Ebert 1991; Castro 1996; Capapé et al. 2004; Martínez-Ortíz et al. 2007; Ebert et al. 2013; Natanson et al. 2014; Drew et al. 2017; Smart et al. 2017a; Harry et al. 2019). Por lo tanto, los resultados de la presente investigación, a través del método de Landini et al. (2017), son acertados para cada especie del género *Carcharhinus* en estudio.

Bahía Inglesa como área de agregación de tiburones

TABLA 11

Posibles presas potenciales del género *Carcharhinus* para el pasado de Chile.

Referencias: 1: Oyanadel-Urbina et al. (2021); 2: Tavares & Provenzano (2000); 3: Smale (1991); 4: González-Pestana et al. (2021); 5: Simpfendorfer et al. (2001); 6: Lucifora et al. (2005); 7: Estupiñán-Montaño et al. (2018); 8: Martínez-Ortiz et al. (2007); 9: Oyanadel-Urbina et al. (2025).

Taxones Fósiles de Bahía Inglesa(1)	Posibles presas potenciales	Presas actudienteales	Especies actualmente presentes en Chile*(9)
<i>Anisotremus sp.</i>	X	<i>Anisostremus virginicus</i> ⁽²⁾	<i>Anisotremus scapularis</i> *
<i>Genypterus sp.</i>		<i>Genypterus capensis</i> ⁽³⁾	<i>Genypterus blacodes</i> *
			<i>Genypterus chilensis</i> *
			<i>Genypterus maculatus</i> *
Labridae indet.			<i>Anampses caeruleopunctatus</i> *
			<i>Anampses femininus</i> *
<i>Makaira sp.</i>			<i>Makaira nigricans</i> *
<i>Merluccius gayi</i>	X	<i>Merluccius gayi</i> ^{*(4)}	<i>Merluccius gayi</i> *
			<i>Merluccius australis</i> *
			<i>Merluccius hubbsi</i> *
			<i>Merluccius polylepis</i> *
<i>Sarda sp.</i>	X	<i>Sarda sp.</i> ^{*(5)}	<i>Sarda chiliensis</i> *
			<i>Sarda Sarda chilensis</i> *
<i>Sardinops aff. S. sagax</i>	X	<i>Sardinops sagax</i> ^{*(5)}	<i>Sardinops sagax</i> *
Sciaenidae indet.	X	<i>Micropogonias furnieri</i> ^{*(6)}	<i>Micropogonias furnieri</i> *
		<i>Larimus argenteus</i> ⁽⁷⁾	<i>Larimus pacificus</i> *
		<i>Umbrina roncadior</i> ⁽⁴⁾	<i>Larimus gulosus</i> *
			<i>Umbrina reedi</i> *
			<i>Umbrina xanti</i> *
Scombridae indet.	X	<i>Katsuwonus pelamis</i> ^{*(4)}	<i>Katsuwonus pelamis</i> *
		<i>Scomber japonicus</i> ^{*(6)}	<i>Scomber japonicus</i> *
		<i>Scomberomorus sierra</i> ^{*(7)}	<i>Scomberomorus sierra</i> *
		<i>Auxis thazard</i> ^{*(7)}	<i>Auxis thazard</i> *
<i>Thunnus sp.</i>	X	<i>Thunnus albacares</i> ^{*(7)}	<i>Thunnus albacares</i> *
		<i>Thunnus maccoyii</i> ⁽⁵⁾	<i>Thunnus alalunga</i> *
			<i>Thunnus obesus</i> *
			<i>Thunnus thynnus</i> *
<i>Xiphias gladius</i>	X	<i>Xiphias gladius</i> ^{*(8)}	<i>Xiphias gladius</i> *

Presencia de presas potenciales para el pasado

La Formación Bahía Inglesa ha sido descrita como una región oceánica de margen continental (Carreño-Chavarría 2012) que alcanzó hasta 500 m de profundidad. En su estudio, Oyanadel-Urbina et al. (2021) afirman que la formación fue depositada en un ambiente suboceánico a oceánico, siendo uno de los depósitos del periodo Neógeno con la mayor abundancia de vertebrados marinos. Durante el Neógeno, se describe para esta formación una alta abundancia de peces óseos, los cuales concuerdan con las presas actuales de los tiburones del género *Carcharhinus* (Smale 1991; Tavares & Provenzano 2000; Simpfendorfer et al. 2001; Martínez-Ortiz et al. 2007; Lucifora et al. 2009; Estupiñán-Montaña et al. 2018; González-Pestana et al. 2021; Oyanadel-Urbina et al. 2025)

En la presente investigación se llevó a cabo un análisis comparativo de las posibles presas potenciales del género *Carcharhinus* para el pasado de Chile (Tabla 11). A partir de la información en detalle, se observa que existen taxones fósiles de peces óseos depositados en Bahía Inglesa durante el Neógeno (Oyanadel-Urbina et al. 2021) que coinciden como presas actuales del género *Carcharhinus*, al formar parte de sus dietas actuales en diversas áreas de distribución (Smale 1991; Tavares & Provenzano 2000; Simpfendorfer et al. 2001; Martínez-Ortiz et al. 2007; Lucifora et al. 2009; Estupiñán-Montaña et al. 2018; González-Pestana et al. 2021). Tales taxones fósiles coincidentes son: *Anisostremus sp.*, *Merluccius gayi*, *Sardinops sagax*, *Xiphias gladius*, *Sarda sp.*, *Thunnus sp.* y especies de las familias Sciaenidae y Scombridae (Tabla 10).

Un caso representativo de los taxones fósiles coincidentes es el de *C. brachyurus*, especie la cual se alimenta actualmente de *Merluccius gayi* en el norte de Perú (González-Pestana et al. 2021), especies de la familia Sciaenidae en Argentina (Lucifora et al. 2009) y *Genypterus capensis* y *Scomber japonicus* en el sur de África (Smale 1991). Otro ejemplo es el de *C. limbatus*, especie la cual se alimenta actualmente de *Sardinops sagax* en Venezuela y de *Thunnus albacares* en la costa de Ecuador (Tavares & Provenzano 2000; Estupiñán-Montaña et al. 2018).

Cabe destacar que, si bien ciertos taxones fósiles coinciden con la dieta del género *Carcharhinus* en el presente, se deben interpretar estos análisis con prudencia y bajo la consideración de las brechas temporales existentes. Aunque los taxones fósiles co-ocurren

durante el Neógeno en Bahía Inglesa, se debe considerar la amplia ventana temporal al momento de interpretar los resultados como una interacción trófica directa.

Por otra parte, la alta abundancia fósil de ballenas (Balaenopteridae) para la zona de Caldera ha sido reportada por Pyenson et al. (2014), quienes proponen la ocurrencia de posibles eventos de varamientos masivos. Si bien, estas especies no forman parte de la dieta directa de los tiburones del género *Carcharhinus*, se menciona que la presencia de dientes fósiles en la zona podrían estar asociados a eventos de carroñeo sobre estos mamíferos marinos, como se ha reportado en la actualidad en especies del género y especies del orden Carcharhiniformes (Lunt et al. 2007; Fallows et al. 2013).

Profundidad descrita de la Formación Bahía Inglesa

A modo de contextualización, el ambiente depositacional en donde fueron hallados los dientes de *C. brachyurus* en la Formación Pisco se describe como una zona costera de menos de 30 m de profundidad, asociándolo así de forma aún más directa a una zona de crianza secundaria para la especie (Heupel et al. 2007; Landini et al. 2017).

A diferencia del ambiente depositacional de los fósiles de *C. brachyurus* de la Formación Pisco, como fue mencionado anteriormente, el paleoambiente de la Formación Bahía Inglesa se describe como una región oceánica de margen continental que alcanzó profundidades de hasta 500 m (Carreño-Chavarría 2012). Adicionalmente, Oyanadel-Urbina et al. (2021) por medio de interpretaciones paleoecológicas, detallan una profundidad media de 252 m para la Formación Bahía Inglesa. Las circunstancias de depositación de esta formación han sido atribuidas a ascensos y descensos rápidos del nivel del mar, en conjunto con tormentas marinas y rápidos procesos de deposición (Carreño-Chavarría 2012).

Es relevante señalar que, el ambiente depositacional para la Formación Bahía Inglesa concuerda con los hábitats descritos para individuos adultos de tiburones en la actualidad (Domeier & Nasby-Lucas 2008; Espinoza et al. 2014), en particular para aquellas especies que habitan en zonas de agregación con fines alimenticios.

Características oceanográficas de la Formación Bahía Inglesa

A través de investigaciones que describen las características del ambiente de la Formación Bahía Inglesa por medio de secciones estratigráficas y estudio de foraminíferos bentónicos (Marchant et al. 2000; Carreño-Chavarría 2012; Le Roux et al. 2016), se han reconstruido las características oceanográficas de la Formación. El ambiente de la Formación se caracterizó por la presencia de corrientes de surgencias costeras, alto aporte de nutrientes (Carreño-Chavarría 2012) y alta productividad (Le Roux et al. 2016) por medio de diatomitas y estratos ricos en fosforita. Marchant et al. (2000) describen para este ambiente la presencia de aguas subpolares, así como también eventos de aguas subtropicales. Se evidencia además la presencia de moluscos fósiles característicos de condiciones de surgencias.

Las condiciones oceanográficas de la Formación Bahía Inglesa, la alta productividad asociada al ambiente y la presencia de corrientes de surgencia sugieren un entorno trófico favorable y de condiciones compatibles con una elevada productividad biológica. Las características de la Formación mencionadas proporcionan una base de origen clave para interpretar la zona como un área ecológica de agregación de tiburones (Castro 1993; Domeier & Nasby-Lucas 2008; Knip et al. 2010; McInturf et al. 2023).

*Proporción de individuos adultos del género *Carcharhinus**

Por medio de la estimación de tamaños corporales para 5 de estas especies, se evidencia una amplia abundancia de individuos con tamaños subadultos-adultos. Las especies *C. limbatus*, *C. albimarginatus* y *C. obscurus* son la que presentan resultados consistentes a individuos adultos (Ebert et al. 2013). Por otra parte, los individuos de *C. brachyurus* presentan una mayor consistencia en tamaños corporales y edades con subadultos (Walter & Ebert 1991), mientras que los individuos de *C. leucas* son consistentes en tamaños corporales con juveniles (Ebert et al. 2013).

Producto de la mayor presencia de individuos adultos en algunas especies y subadultos-juveniles en otras especies del género *Carcharhinus*, resulta pertinente considerar la alternativa de que la Formación Bahía Inglesa no habría cumplido un único rol ecológico. Por el contrario, producto de la mayor presencia de individuos juveniles para *C. leucas*, la Formación Bahía Inglesa podría haber funcionado también un área de transición de tiburones o como un corredor

migratorio, en función de la etapa de desarrollo de los individuos (Castro 1996; Heupel et al. 2007; Domeier & Nasby-Lucas 2008; Pimiento et al. 2010).

Por otra parte, a modo de proyección futura, se debe plantear la posible existencia de individuos fósiles con tamaños corporales menores en promedio a los evidenciados en la actualidad plantea la posibilidad de que estos no sean necesariamente juveniles, sino que adultos de menores tamaños. Lo anterior, podría estar asociado a la disminución global de la temperatura del Neógeno al presente (Tsuchi 2002; Westerhold et al. 2020) y a la regla de Bergmann, la cual describe que, frente a climas cálidos los organismos presentan tamaños menores, mientras que frente a climas más fríos presentan un tamaño mayor (Hunt & Roy 2006; Teplitsky & Millien 2014; Torres-Romero et al. 2016).

Formación Bahía Inglesa como área de alimentación

Landini et al. (2017) en su estudio estiman el tamaño corporal para *C. brachyurus* a partir de dientes fósiles aislados, determinando la presencia de una zona de crianza secundaria para la Formación Pisco en Perú, producto de una alta abundancia de individuos consistentes en tamaño con juveniles de la especie. Los resultados de la presente investigación para Chile son contrastantes a los de Landini et al. (2017) para Perú, tanto en lo que respecta a las estimaciones de tamaño corporal, como en las características geográficas de la zona.

Los antecedentes afirman la presencia pasada de *C. brachyurus* en Chile y permiten ampliar su rango de distribución latitudinal en la PTSA. Asimismo, durante el Neógeno, la Formación Pisco y la Formación Bahía Inglesa durante el Neógeno, habrían cumplido con distintos roles ecológicos para los individuos de *C. brachyurus*. A pesar de esto, se destaca que la alta abundancia de individuos subadultos-adultos es representativa para *C. limbatus*, *C. albimarginatus* y *C. obscurus*. Mientras que, la mayor predominancia de juveniles para *C. leucas* sugiere la viabilidad de la zona como un área de crianza secundaria para la especie.

Al considerar las características ecológicas, oceanográficas, geográficas y batimétricas anteriormente mencionadas de la Formación Bahía Inglesa, en conjunto con la presencia de especies presas en relación con la predominante abundancia de individuos adultos del género *Carcharhinus*, es acertado definir a la Formación Bahía Inglesa como un área de agregación de tiburones con fines de alimentación para el pasado de Chile.

CONCLUSIONES

1. Mediante características intrínsecas de cada muestra fósil, en la presente investigación se logró la identificación a nivel de especie de los dientes fósiles del género *Carcharhinus* provenientes de la Formación Bahía Inglesa.
2. En este estudio, se estimó por primera vez el tamaño corporal y edad para 5 especies del género *Carcharhinus* que habitaron la Formación Bahía Inglesa durante el Neógeno.
3. Las estimaciones de tamaño corporal y edad, en combinación con los criterios utilizados para definir a la Formación Bahía Inglesa como un área de alimentación, resultan consistentes para *C. brachyurus*, *C. limbatus*, *C. albimarginatus* y *C. obscurus*, especies que presentan una mayor predominancia de individuos subadultos y adultos.
4. En contraste, la mayor predominancia de individuos juveniles en *C. leucas* sugiere que los criterios utilizados para definir a la Formación Bahía Inglesa como un área de alimentación no se cumplen para esta especie.
5. El continuo replanteamiento de los modelos y ecuaciones utilizados para estimar la longitud total en *O. megalodon* en estudios análogos, permiten analizar como la estimación de tamaño corporal a partir de registros fósiles de tiburones presenta fuentes de variaciones y un potencial perfeccionamiento metodológico en estudios posteriores, siendo esta un área de investigación con alta proyección a futuro.
6. A partir de la integración de características oceanográficas, geográficas y ecológicas, se infiere que la Formación Bahía Inglesa fue utilizada como un área de alimentación por los tiburones del género *Carcharhinus* con tamaños corporales equivalentes a individuos subadultos-adultos, que habitaron esta zona durante el Neógeno.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adnet S (2006) Biometric analysis of the teeth of fossil and recent hexanchid sharks and its taxonomic implications. *Acta Palaeontológica Polonica* 51(3): 477-488.
- Aguilera OA, García L, Cozzuol MA (2008) Giant-toothed white sharks and cetacean trophic interaction from the Pliocene Caribbean Paraguaná Formation. *Paläontologische Zeitschrift* 82(2): 204-208. DOI: 10.1007/BF02988410.
- Alejo-Plata C, Gómez-Márquez JL, Ramos S, Herrera E (2007) Presencia de neonatos y juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) en la costa de Oaxaca, México. *Revista de biología marina y Oceanografía* 42(3): 403-413. DOI: 10.4067/S0718-19572007000300020.
- Andrzejaczek S, Chapple TK, DiGiacomo AE, Jorgensen SJ, Anderson SD, Castleton M, Kanive PE, Reimer TEJ, White TD, Block BA (2025) Seasonal patterns of adult and subadult white shark presence at coastal aggregation sites in central California. *Wildlife Research* 52(5): WR24136. DOI: 10.1071/WR24136.
- Bass J (1978) Problems in studies of sharks in the southwest indian ocean. En: *Sensory Biology of Sharks, Skates, and Rays* (pp. 545-594). Technical Information Division, Naval Research Laboratory, Washington, D.C.
- Benavides MT, Feldheim KA, Duffy CA, Wintner S, Braccini JM, Boomer J, Huvneers C, Rogers P, Mangel JC, Alfaro-Shigueto J, Cartamil DP, Chapman DD (2011) Phylogeography of the copper shark (*Carcharhinus brachyurus*) in the southern hemisphere: implications for the conservation of a coastal apex predator. *Marine and Freshwater Research* 62(7): 861-869. DOI: 10.1071/MF10236.
- Bianucci G, Gingerich PD (2011) *Aegyptocetus tarfa*, n. gen. et sp. (Mammalia, Cetacea), from the middle Eocene of Egypt: clinorhynch, olfaction, and hearing in a protocetid whale. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(6): 1173-1188. DOI: 10.1080/02724634.2011.607985.
- Bianucci G, Di Celma C, Collareta A, Landini W, Post K, Tinelli C, De Muizon C, Bosio G, Gariboldi K, Gioncada A, Malinverno E, Cantalamessa G, Altamirano-Sierra A, Salas-Gismondi R, Urbina M, Lambert O (2016) Fossil marine vertebrates of Cerro Los Quesos: Distribution of cetaceans, seals, crocodiles, seabirds, sharks, and bony fish in a late Miocene locality of the Pisco Basin, Peru. *Journal of Maps* 12(5): 1037-1046. DOI: 10.1080/17445647.2015.1115785.
- Branstetter S, Stiles R (1987) Age and growth estimates of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, from the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 20(3): 169-181. DOI: 10.1007/BF00004952.

- Bustamante C, Vargas-Caro C, Bennett MB (2014) Not all fish are equal: functional biodiversity of cartilaginous fishes (Elasmobranchii and Holocephali) in Chile. *Journal of Fish Biology* 85(5): 1617-1633. DOI: 10.1111/jfb.12517.
- Canto J, Yáñez J, Rovira J (2010) Estado actual del conocimiento de los mamíferos fósiles de Chile. *Estudios Geológicos* 66(2): 255-284. DOI: 10.3989/egeol.39778.055.
- Capapé C, Seck AA, Diatta Y, Reynaud C, Hemida F, Zaouali J (2004) Reproductive biology of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) off West and north African coasts. *Cybium: International Journal of Ichthyology* 28(4): 275-284.
- Cappetta H (2012) Chondrichthyes: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. Vol. 3E. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Alemania. 512 pp.
- Cárdenas-Palomo N, Herrera-Silveira J, Reyes Ó (2009) Distribución espacio-temporal de variables fisicoquímicas y biológicas en el hábitat del tiburón ballena *Rhincodon typus* (Orectolobiformes: Rhincodontidae) al norte del Caribe Mexicano. *Revista de Biología Tropical* 58(1): 399-412. DOI: 10.15517/rbt.v58i1.5218.
- Carreño-Chavarría CA (2012) Ambiente Deposicional de la Formación Bahía Inglesa (Neógeno) en la Cuencia de Caldera, III Región, Chile. Tesis de Grado. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Santiago de Chile. 109 pp.
- Carrillo-Briceño, Aguilera O, De Gracia C, Aguirre-Fernandez G, Kindlimann R, Sánchez-Villagra M (2016) An Early Neogene Elasmobranch fauna from the southern Caribbean (Western Venezuela). *Palaeontologia Electronica* 19(2): 1-32. DOI: 10.26879/664.
- Carrillo-Briceño JD, González-Barba G, Landaeta MF, Nielsen SN (2013) Condriactios fósiles del Plioceno Superior de la Formación Horcón, Región de Valparaíso, Chile Central. *Revista Chilena de Historia Natural* 86(2): 191-206. DOI: 10.4067/S0716-078X2013000200008.
- Carrillo-Briceño JD, Aguilera OA, Rodriguez F (2014) Fossil Chondrichthyes from the central eastern Pacific Ocean and their paleoceanographic significance. *Journal of South American Earth Sciences* 51: 76-90. DOI: 10.1016/j.jsames.2014.01.001.
- Carrillo-Briceño JD, Maxwell E, Aguilera OA, Sánchez R, Sánchez-Villagra MR (2015) Sawfishes and other elasmobranch assemblages from the Mio-Pliocene of the south Caribbean (Urumaco sequence, northwestern Venezuela). *PLOS ONE* 10(10): e0139230. DOI: 10.1371/journal.pone.0139230.
- Carrillo-Briceño JD, Luz Z, Hendy A, Kocsis L, Aguilera O, Vennemann T (2019) Neogene Caribbean elasmobranchs: diversity, paleoecology and paleoenvironmental significance of the Cocinetas Basin assemblage (Guajira Peninsula, Colombia). *Biogeosciences* 16(1): 33-56. DOI: 10.5194/bg-16-33-2019.

- Castro JI (1993) The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology of Fishes* 38(1-3): 37-48. DOI: 10.1007/BF00842902.
- Castro JI (1996) Biology of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, off the southeastern United States. *Bulletin of Marine Science* 59(3): 508-522.
- Chávez-Hoffmeister MF, Villafaña JA (2023) The Neogene record of cartilaginous fishes (Chondrichthyes: Holocephali, Elasmobranchii) from northern Chile: A review and identification guide. *Journal of South American Earth Sciences* 124: 104230. DOI: 10.1016/j.jsames.2023.104230.
- Cione AL, Tonni E, Bargo SM, Bond M, A. M. C, Carlini AA, Deschamps CM, Dozo MT, Esteban G, Goin FJ, Montalvo C, Nasif N, Noriega J, Ortiz-Jaureguizar E, Rosendo P, Prado JL, Reguero MA, Scillato-Yané GJ, Soibelzón L, Verzi DH, Vieytes C, Vizcaíno SF, Vucetich MG (2007) Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Ameghiniana* (11): 257-278.
- Collareta A, Lambert O, Landini W, Di Celma C, Malinverno E, Varas-Malca R, Urbina M, Bianucci G (2017) Did the giant extinct shark *Carcharocles megalodon* target small prey? Bite marks on marine mammal remains from the late Miocene of Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 469: 84-91. DOI: 10.1016/j.palaeo.2017.01.001.
- Collareta A, Kindlimann R, Baglioni A, Landini W, Sarti G, Altamirano A, Urbina M, Bianucci G (2022) Dental morphology, palaeoecology and palaeobiogeographic significance of a new species of requiem shark (genus *Carcharhinus*) from the Lower Miocene of Peru (East Pisco Basin, Chilcatay Formation). *Journal of Marine Science and Engineering* 10(10): 1466. DOI: 10.3390/jmse10101466.
- De la Llata Quiroga E (2021) Ecología trófica de tiburones toro juveniles (*Carcharhinus leucas*) en dos sistemas estuarinos de Costa Rica. Postgrado magister. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 92 pp.
- Dekens PS, Ravelo AC, McCarthy MD (2007) Warm upwelling regions in the Pliocene warm period. *Paleoceanography* 22(3): 2006PA001394. DOI: 10.1029/2006PA001394.
- Domeier M, Nasby-Lucas N (2008) Migration patterns of white sharks *Carcharodon carcharias* tagged at Guadalupe Island, Mexico, and identification of an eastern Pacific shared offshore foraging area. *Marine Ecology Progress Series* 370: 221-237. DOI: 10.3354/meps07628.
- Drew M, Rogers P, Huvneers C (2017) Slow life-history traits of a neritic predator, the bronze whaler (*Carcharhinus brachyurus*). *Marine and Freshwater Research* 68(3): 461. DOI: 10.1071/MF15399.

- Duque Caro H (1990) Estratigrafía, paleoceanografía y paleobiogeografía de la Cuenca del Atrato y la evolución del Istmo de Panamá. *Boletín Geológico* 31(1): 4-45. DOI: 10.32685/0120-1425/bolgeol31.1.1990.175.
- Ebert DA, Dando M, Fowler S (2013) *Sharks of the World. A Complete Guide. First Edition. Vol. 1.* Princeton University Press, United Kingdom. 609 pp.
- Espinoza M, Cappo M, Heupel MR, Tobin AJ, Simpfendorfer CA (2014) Quantifying shark distribution patterns and species-habitat associations: implications of marine park zoning. *PLoS ONE* 9(9): e106885. DOI: 10.1371/journal.pone.0106885.
- Espinoza M, Heupel MichelleR, Tobin AJ, Simpfendorfer CA (2015) Movement patterns of silvertip sharks (*Carcharhinus albimarginatus*) on coral reefs. *Coral Reefs* 34(3): 807-821. DOI: 10.1007/s00338-015-1312-0.
- Estupiñán-Montaña C, Estupiñán-Ortiz JF, Cedeño-Figueroa LG, Galván-Magaña F, Polo-Silva CJ (2017) Diet of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, and the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in the eastern Pacific Ocean. *Turkish Journal of Zoology* 41: 1111-1117. DOI: 10.3906/zoo-1610-31.
- Estupiñán-Montaña C, Pacheco-Triviño F, Cedeño-Figueroa LG, Galván-Magaña F, Estupiñán-Ortiz JF (2018) Diet of three shark species in the Ecuadorian Pacific, *Carcharhinus falciformis*, *Carcharhinus limbatus* and *Nasolamia velox*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98(4): 927-935. DOI: 10.1017/S002531541600179X.
- Fallows C, Gallagher AJ, Hammerschlag N (2013) White sharks (*Carcharodon carcharias*) scavenging on whales and its potential role in further shaping the ecology of an apex predator. *PLoS ONE* 8(4): e60797. DOI: 10.1371/journal.pone.0060797.
- Garla RC, Chapman DD, Wetherbee BM, Shivji M (2006) Movement patterns of young Caribbean reef sharks, *Carcharhinus perezi*, at Fernando de Noronha Archipelago, Brazil: the potential of marine protected areas for conservation of a nursery ground. *Marine Biology* 149(2): 189-199. DOI: 10.1007/s00227-005-0201-4.
- Garrick JAF (1982) *Sharks of the Genus Carcharhinus*. U. S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), National Marine Fisheries Service (NMFS), Seattle, WA. 194 pp.
- Garzzone CN, Hoke GD, Libarkin JC, Withers S, MacFadden B, Eiler J, Ghosh P, Mulch A (2008) Rise of the Andes. *Science* 320(5881): 1304-1307. DOI: 10.1126/science.1148615.
- Godfrey S, Ellwood M, Groff S, Verdin M (2018) Carcharocles-bitten odontocete caudal vertebrae from the Coastal Eastern United States. *Acta Palaeontologica Polonica* 63(3): 463-468. DOI: 10.4202/app.00495.2018.

- González-Pestana A, Mangel JC, Alfaro-Córdova E, Acuña-Perales N, Córdova-Zavaleta F, Segura-Cobeña E, Benites D, Espinoza M, Coasaca-Céspedes J, Jiménez A, Pingo S, Moscoso V, Alfaro-Shigueto J, Espinoza P (2021) Diet, trophic interactions and possible ecological role of commercial sharks and batoids in northern Peruvian waters. *Journal of Fish Biology* 98(3): 768-783. DOI: 10.1111/jfb.14624.
- Gottfried MD, Compagno LJV, Bowman SC (1996) Size and skeletal anatomy of the giant "megatoot" shark *Carcharodon megalodon*. En: Great White Shark. The Biology of *Carcharodon carcharias* (pp. 55-66). Elsevier. DOI: 10.1016/b978-012415031-7/50008-2.
- Grant CA, MacFadden BJ, Antonenko P, Perez VJ (2016) 3-D Fossils for K-12 education: a case example using the giant extinct shark, *Carcharocles megalodon*. *The Paleontological Society Papers* 22: 197-209. DOI: 10.1017/scs.2017.15.
- Gutstein CS, Valenzuela-Toro A (2018) Caldera. Patrimonio paleontológico. Monumentos Nacionales de Chile. 116 pp.
- Gutstein CS, Yury R, Soto Acuña S, Suárez M, Rubilar-Rogers D (2008) Fauna de vertebrados y aspectos tafonómicos del «bonebed» (Mioceno tardío) de la Formación Bahía Inglesa. Conference: Actas I Simposio Paleontología en Chile 102-108.
- Harry AV, Butcher PA, Macbeth WG, Morgan JAT, Taylor SM, Geraghty PT (2019) Life history of the common blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, from central eastern Australia and comparative demography of a cryptic shark complex. *Marine and Freshwater Research* 70(6): 834. DOI: 10.1071/MF18141.
- Herraiz JL, Ribé J, Botella H, Martínez-Pérez C, Ferrón HG (2020) Use of nursery areas by the extinct megatooth shark *Otodus megalodon* (Chondrichthyes: Lamniformes). *Biology Letters* 16(11): 20200746. DOI: 10.1098/rsbl.2020.0746.
- Heupel M, Simpfendorfer C (2011) Estuarine nursery areas provide a low-mortality environment for young bull sharks *Carcharhinus leucas*. *Marine Ecology Progress Series* 433: 237-244. DOI: 10.3354/meps09191.
- Heupel M, Carlson J, Simpfendorfer C (2007) Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series* 337: 287-297. DOI: 10.3354/meps337287.
- Hoffmayer ER, Franks JS, Driggers WB, Oswald KJ, Quattro JM (2007) Observations of a feeding aggregation of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the north central Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research* 19(2): 69-73. DOI: 10.18785/gcr.1902.08.
- Hoffmayer ER, Franks JS, Driggers WB, McKinney JA, Hendon JM, Quattro JM (2014) Habitat, movements and environmental preferences of dusky sharks, *Carcharhinus obscurus*, in the northern Gulf of Mexico. *Marine Biology* 161(4): 911-924. DOI: 10.1007/s00227-014-2391-0.

- Höltke O, Maxwell E, Rasser M (2024) A review of the paleobiology of some Neogene sharks and the fossil records of extant shark species. *Diversity* 16(3): 147. DOI: 10.3390/d16030147.
- Hunt G, Roy K (2006) Climate change, body size evolution, and Cope's Rule in deep-sea ostracodes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(5): 1347-1352. DOI: 10.1073/pnas.0510550103.
- IUCN SSC Shark Specialist Group (2022) Important Shark and Ray Area (ISRA): Guidance document on criteria application. ISRA. Important Shark and Ray Areas.
- Jaureguizar DAJ, Irigoyen DAJ (2024) Uso de hábitat y patrones migratorios de los grandes tiburones costeros del mar argentino. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Comahue. Centro regional Universitario Bariloche, Argentina. 293 pp.
- Karl SA, Castro ALF, Lopez JA, Charvet P, Burgess GH (2011) Phylogeography and conservation of the bull shark (*Carcharhinus leucas*) inferred from mitochondrial and microsatellite DNA. *Conservation Genetics* 12(2): 371-382. DOI: 10.1007/s10592-010-0145-1.
- Killam KA, Parsons G (1989) Age and growth of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, near Tampa Bay, Florida. *Fishery Bulletin* 87(4): 845-857.
- Klingenberg CP (2016) Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution* 226(3): 113-137. DOI: 10.1007/s00427-016-0539-2.
- Knip D, Heupel M, Simpfendorfer C (2010) Sharks in nearshore environments: models, importance, and consequences. *Marine Ecology Progress Series* 402: 1-11. DOI: 10.3354/meps08498.
- Landini W, Collareta A, Pesci F, Di Celma C, Urbina M, Bianucci G (2017) A secondary nursery area for the copper shark *Carcharhinus brachyurus* from the late Miocene of Peru. *Journal of South American Earth Sciences* 78: 164-174. DOI: 10.1016/j.jsames.2017.07.003.
- Landini W, Collareta A, Di Celma C, Malinverno E, Urbina M, Bianucci G (2019) The early Miocene elasmobranch assemblage from Zamaca (Chilcatay Formation, Peru). *Journal of South American Earth Sciences* 91: 352-371. DOI: 10.1016/j.jsames.2018.08.004.
- Landini W, Collareta A, Bianucci G (2020) The origin of biogeographic segregation in the copper shark (*Carcharhinus brachyurus*): an integrative reconstruction based on neontological and paleontological data. *Vie et Milieu - Life and Environment* 70(2): 117-132.
- Le Roux JP, Achurra L, Henríquez Á, Carreño C, Rivera H, Suárez ME, Ishman SE, Pyenson ND, Gutstein CS (2016) Oroclinal bending of the Juan Fernández Ridge suggested by

- geohistory analysis of the Bahía Inglesa Formation, north-central Chile. *Sedimentary Geology* 333: 32-49. DOI: 10.1016/j.sedgeo.2015.12.003.
- Lucifora L (2003) *Ecología y Conservación de los Grandes Tiburones Costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Mar de Plata. 408 pp.
- Lucifora L, García V, Roberto M, Alicia E, Natalia H (2009) Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecological Research* 24(1): 109-118. DOI: 10.1007/s11284-008-0487-z.
- Luis Lucifora, Menni R, Escalante A (2005) Reproduction and seasonal occurrence of the copper shark, *Carcharhinus brachyurus*, from north Patagonia, Argentina. *ICES Journal of Marine Science* 62(1): 107-115. DOI: 10.1016/j.icesjms.2004.09.003.
- Lunt DJ, Valdes PJ, Haywood A, Rutt IC (2007) Closure of the Panama Seaway during the Pliocene: implications for climate and Northern Hemisphere glaciation. *Climate Dynamics* 30(1): 1-18. DOI: 10.1007/s00382-007-0265-6.
- Maisch Iv HM, Becker MA, Perez VJ, Shimada K (2025) Sharks and rays (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Peace River and Tamiami formations (Late Miocene–Early Pliocene) on the submerged continental shelf. *Palaeontologia Electronica* 28(3): a49. DOI: 10.26879/1529.
- Marchant M, Marquardt C, Blanco N, Godoy E (2000) Foraminíferos del área de Caldera (26°45'-28°S) y su utilización como indicadores cronoestratigráficos del Neogeno. *IX Congreso Geológico Chileno* 1(3): 499-503.
- Martin RA, Hammerschlag N, Collier RS, Fallows C (2005) Predatory behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Seal Island, South Africa. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85(5): 1121-1135. DOI: 10.1017/S002531540501218X.
- Martinez PR, Carrapa B, Clementz MT, Gutstein CS, Worrell WE, Hasiotis ST, Martínez-López JG, Muñoz FA (2025) Controls on late Miocene marine vertebrate bonebed genesis in northern Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 659: 112622. DOI: 10.1016/j.palaeo.2024.112622.
- Martínez-Ortíz J, Carrera-Fernández M, Galván-Magaña F, Estupiñán-Montaña C, Cedeño-Figueroa L (2007) Biología, pesquería y comercialización del Tiburón Come perro, *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1839) en aguas del Ecuador. *Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio/ Sharks in Ecuador: Case studies* 90-98.
- Matchh P, Plumlee JD, Weideli OC, Fisher M (2021) New insights into the trophic ecology of blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) from a subtropical estuary in the western Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology* 98(2): 470-484. DOI: 10.1111/jfb.14592.

- McInturf AG, Bowman J, Schulte JM, Newton KC, Vigil B, Honig M, Pelletier S, Cox N, Lester O, Cantor M, Chapple TK (2023) A unified paradigm for defining elasmobranch aggregations. *ICES Journal of Marine Science* 80(6): 1551-1566. DOI: 10.1093/icesjms/fsad099.
- Morales NA, Heidemeyer M, Bauer R, Hernández S, Acuña E, Van Gennip SJ, Friedlander AM, Gaymer CF (2021) Residential movements of top predators in Chile's most isolated marine protected area: Implications for the conservation of the Galapagos shark, *Carcharhinus galapagensis*, and the yellowtail amberjack, *Seriola lalandi*. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31(2): 340-355. DOI: 10.1002/aqc.3472.
- Morey G, Soldo A, Riera F, Serena F (2008) Records of *Carcharhinus limbatus* and *C. plumbeus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) from off the Balearic Islands (NW Mediterranean). *Cybium* 32(3): 195-200.
- Natanson LJ, Gervelis BJ, Winton MV, Hamady LL, Gulak SJB, Carlson JK (2014) Validated age and growth estimates for *Carcharhinus obscurus* in the northwestern Atlantic Ocean, with pre- and post management growth comparisons. *Environmental Biology of Fishes* 97(8): 881-896. DOI: 10.1007/s10641-013-0189-4.
- Oyanadel-Urbina P, De Gracia C, Carrillo-Briceño JD, Nielsen SN, Flores H, Casteletto V, Kriwet J, Rivadeneira MM, Villafaña JA (2021) Neogene bony fishes from the Bahía Inglesa Formation, northern Chile. *Ameghiniana* 58(4): 345-368. DOI: 10.5710/AMGH.26.05.2021.3375.
- Oyanadel-Urbina P, Villafaña J, Buldrini K, Ramos H, Hernandez Y, Chávez Hoffmeister M, Nielsen S, Campos Medina J, Rebolledo Canales S, Rivadeneira MM (2025) What do we know about Neogene bony fishes from Chile? Diversity and biogeographic implications. *Paleontologica Electronica* 28(2): 57. DOI: 10.26879/1385.
- Paillard A, Shimada K, Pimiento C (2021) The fossil record of extant elasmobranchs. *Journal of Fish Biology* 98(2): 445-455. DOI: 10.1111/jfb.14588.
- Pequeño G, Sáez ylvia (2003) Characteristics of *Carcharhinus galapagensis* from Salas y Gómez Island, Chile (Chondrichthyes: Carcharhinidae). *Revista de Biología Tropical* 51(3-4): 795-796.
- Perez V, Leder R, Badaut T (2021a) Body length estimation of Neogene macrophagous lamniform sharks (*Carcharodon* and *Otodus*) derived from associated fossil dentitions. *Palaeontologia Electronica* 24(1): 1-28. DOI: 10.26879/1140.
- Perez V, Godfrey S, Chapman P (2021b) Rare evidence of shark-on-shark trophic interactions in the fossil record. *Acta Palaeontologica Polonica* 66(4): 847-856. DOI: 10.4202/app.00911.2021.
- Perez VJ, Pimiento C, Hendy A, González-Barba G, Hubbell G, MacFadden BJ (2017) Late Miocene chondrichthyans from Lago Bayano, Panama: Functional diversity,

- environment and biogeography. *Journal of Paleontology* 91(3): 512-547. DOI: 10.1017/jpa.2017.5.
- Pimiento C, Balk MA (2015) Body-size trends of the extinct giant shark *Carcharocles megalodon*: a deep-time perspective on marine apex predators. *Paleobiology* 41(3): 479-490. DOI: 10.1017/pab.2015.16.
- Pimiento C, Ehret DJ, MacFadden BJ, Hubbell G (2010) Ancient nursery area for the extinct giant shark *Megalodon* from the Miocene of Panama. *PLoS ONE* 5(5): e10552. DOI: 10.1371/journal.pone.0010552.
- Pimiento C, González-Barba G, Ehret DJ, Hendy AJW, MacFadden BJ, Jaramillo C (2013) Sharks and rays (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the late Miocene Gatun Formation of Panama. *Journal of Paleontology* 87(5): 755-774. DOI: 10.1666/12-117.
- Pimiento C, Griffin JN, Clements CF, Silvestro D, Varela S, Uhen MD, Jaramillo C (2017) The Pliocene marine megafauna extinction and its impact on functional diversity. *Nature Ecology & Evolution* 1(8): 1100-1106. DOI: 10.1038/s41559-017-0223-6.
- Pimiento C, Kocáková K, Mathes GH, Argyriou T, Cadena E-A, Cooper JA, Cortés D, Field DJ, Klug C, Scheyer TM, Valenzuela-Toro AM, Buess T, Günter M, Gardiner AM, Hatt P, Holdener G, Jacober G, Kobelt S, Masseraz S, Mehli I, Reiff S, Rigendinger E, Ruckstuhl M, Schneider S, Seige C, Senn N, Staccoli V, Baumann J, Flüeler L, Guevara LJ, Ickin E, Kissling KC, Rogenmoser J, Spitznagel D, Villafaña JA, Zanatta C (2024) The extinct marine megafauna of the Phanerozoic. *Cambridge Prisms: Extinction 2*: 1-17. DOI: 10.1017/ext.2024.12.
- Psomadakis PN, Vacchi M, Di Muccio S, Sarà M (2009) First historical record of *Carcharhinus brachyurus* (Chondrichthyes, Carcharhiniformes) in the Mediterranean Sea. *Italian Journal of Zoology* 76(2): 201-207. DOI: 10.1080/11250000802364673.
- Purdy R (1998) The early Miocene Fish Fauna from the pollack farm site, Delaware. En: *Geology and Paleontology of the Lower Miocene Pollack Farm Fossil Site*. Delaware Vol. 21 (pp. 133-139). Delaware Geological Survey, University of Delaware.
- Pyenson ND, Gutstein CS, Parham JF, Le Roux JP, Chavarría CC, Little H, Metallo A, Rossi V, Valenzuela-Toro AM, Velez-Juarbe J, Santelli CM, Rogers DR, Cozzuol MA, Suárez ME (2014) Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1781): 20133316. DOI: 10.1098/rspb.2013.3316.
- Ramírez Palma S (2020) *Tiburón Coralino (Carcharhinus perezii)*. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias Biológicas, Bogotá D.C. 50 pp.
- Reolid M, Molina JM (2015) Registro de *Carcharocles megalodon* en el sector oriental de la Cuenca del Guadalquivir (Mioceno superior, Sur de España). *Estudios Geológicos* 71(2): e032. DOI: 10.3989/egeol.41828.342.

- Rojas YET, Osuna FP, Herrera AH, Magaña FG, García SA, Villalobos Ortíz H, Sampson L (2014) Feeding grounds of juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) in the south-eastern Gulf of California. *Hydrobiologia* 726(1): 81-94. DOI: 10.1007/s10750-013-1753-9.
- Salazar Rodríguez J (2012) Definición de caladeros como áreas de crianza para tiburones en Isla Fuerte, Bolívar – Caribe colombiano. Tesis de Grado. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. 42 pp.
- Sánchez-Villagra MR, Burnham RJ, Campbell DC, Feldmann RM, Gaffney ES, Kay RF, Lozán R, Purdy R, Thewissen JGM (2000) A new near-shore marine fauna and flora from the early Neogene of northwestern Venezuela. *Journal of Paleontology* 74(5): 957-968. DOI: 10.1666/0022-3360(2000)074%3C0957:ANNSMF%3E2.0.CO;2.
- Seyfried H, Wörner G, Uhlig D, Kohler I, Calvo C (1998) Introducción a la geología y morfología de los Andes en el norte de Chile. *Chungará (Arica)* 30(1): 7-39. DOI: 10.4067/S0717-73561998000100002.
- Shimada K (2002) The relationship between the tooth size and total body length in the white shark, *Carcharodon carcharias* (Lamniformes: Lamnidae). *Journal of Fossil Research* 35(2): 28-33.
- Shimada K (2019) The size of the megatooth shark, *Otodus megalodon* (Lamniformes: Otodontidae), revisited. *Historical Biology* 33(7): 904-911. DOI: 10.1080/08912963.2019.1666840.
- Shimada K, Becker MA, Griffiths ML (2021) Body, jaw, and dentition lengths of macrophagous lamniform sharks, and body size evolution in Lamniformes with special reference to ‘off-the-scale’ gigantism of the megatooth shark, *Otodus megalodon*. *Historical Biology* 33(11): 2543-2559. DOI: 10.1080/08912963.2020.1812598.
- Simpfendorfer CA, Goodreid A, McAuley RB (2001) Diet of three commercially important shark species from Western Australian waters. *Marine Freshwater Research* 52(1): 975-985.
- Smale MJ (1991) Occurrence and feeding of three shark species, *Carcharhinus brachyurus*, *C. obscurus* and *Sphyrna zygaena*, on the Eastern Cape coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science* 11(1): 31-42. DOI: 10.2989/025776191784287808.
- Smart JJ (2016) Life History and Demographic Modelling of Shark Species Caught in Indo-Pacific Fisheries. James Cook University, Australia. 191 pp. DOI: 10.25903/34y2-1g32.
- Smart JJ, Chin A, Baje L, Tobin AJ, Simpfendorfer CA, White WT (2017a) Life history of the silvertip shark *Carcharhinus albimarginatus* from Papua New Guinea. *Coral Reefs* 36(2): 577-588. DOI: 10.1007/s00338-016-1533-x.
- Smart JJ, Chin A, Tobin AJ, White WT, Kumasi B, Simpfendorfer CA (2017b) Stochastic demographic analyses of the silvertip shark (*Carcharhinus albimarginatus*) and the

- common blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) from the Indo-Pacific. Fisheries Research 191: 95-107. DOI: 10.1016/j.fishres.2017.03.002.
- Suárez M, Marquardt C (2003) Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranquios del Mesozoico Y Cenozoico de Chile: su valor como indicadores cronoestratigráficos. En: Congreso Geológico Chileno (pp. 1-10). Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Concepción.
- Suárez ME (2015) Tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes) fosiles de Chile. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile 63: 17-33.
- Suárez ME, Lamilla J, Marquardt C (2004) Peces Chimaeriformes (Chondrichthyes, Holocephali) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa (Región de Atacama, Chile). Revista Geológica de Chile 31(1): 105-117. DOI: 10.4067/S0716-02082004000100006.
- Tavares R (2009) Fishery biology of the Caribbean reef sharks, *Carcharhinus perezii*(Poey, 1876), in a Caribbean insular platform: Los Roques Archipelago National Park, Venezuela. Pan-American Journal of Aquatic Sciences 4(4): 500-512.
- Tavares R, Provenzano F (2000) Alimentación de los juveniles del Tiburón Macuira, *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes.1839), en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. Acta Botánica Venezuelica 20(1): 59-67.
- Teplitsky C, Millien V (2014) Climate warming and Bergmann's rule through time: is there any evidence? Evolutionary Applications 7(1): 156-168. DOI: 10.1111/eva.12129.
- Torres-Romero EJ, Morales-Castilla I, Olalla-Tárraga MÁ (2016) Bergmann's rule in the oceans? Temperature strongly correlates with global interspecific patterns of body size in marine mammals. Global Ecology and Biogeography 25(10): 1206-1215. DOI: 10.1111/geb.12476.
- Trujillo Moyano JE (2017) Tiburones en el bosque: relaciones entre múltiples atributos de la complejidad de hábitat y el uso de áreas de cría de una especie de tiburón. Tesis de Grado. Universidad Austral de Chile, Escuelas Facultad de Ciencias, Valdivia. 76 pp.
- Tsuchi R (2002) Neogene evolution of surface marine climate in the Pacific and notes on related events. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 19(3): 260-270.
- Valenzuela-Toro A, Gutstein CS, Varas-Malca R, Suárez M, Pyenson ND (2013) Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: new evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama Desert, Chile. Journal of Vertebrate Paleontology 33(1): 216-223. DOI: 10.1080/02724634.2012.710282.
- Valenzuela-Toro AM, Pyenson ND, Gutstein CS, Suárez ME (2016) A new dwarf seal from the late Neogene of South America and the evolution of pinnipeds in the southern hemisphere. Papers in Palaeontology 2(1): 101-115. DOI: 10.1002/spp2.1033.

- Viciano J, López-Lázaro S, D'Anastasio R (2018) Dientes fósiles de *Carcharocles megalodon*: la colección del Museo Universitario de Chieti (Italia). Parte I: Análisis morfométrico. *International Journal of Morphology* 36(4): 1378-1385. DOI: 10.4067/S0717-95022018000401378.
- Villafaña J, Rivadeneira MM (2014) Rise and fall in diversity of Neogene marine vertebrates on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology* 40(4): 659-674. DOI: 10.1666/13069.
- Villafaña J, Rivadeneira MM (2018) The modulating role of traits on the biogeographic dynamics of chondrichthyans from the Neogene to the present. *Paleobiology* 44(2): 251-262. DOI: 10.1017/pab.2018.7.
- Villafaña J, Hernandez S, Shimada K, Pimiento C, Rivadeneira MM, Kriwet J (2020) First evidence of a palaeo-nursery area of the great white shark. *Scientific Reports* 10: 8502. DOI: 10.1038/s41598-020-65101-1.
- Villafaña J, Chávez-Hoffmeister MF, Cumplido N, Campos-Medina J, Oyanadel-Urbina P, Rivadeneira MM (2023) The fossil distribution of two pelagic lamniform sharks *Alopias vulpinus* and *Lamna nasus*, from South America. *Historical Biology* 36(11): 2434-2442. DOI: 10.1080/08912963.2023.2259409.
- Villafaña JA, Rivadeneira MM (2013) Cambios Paleobiogeográficos de Elasmobranquios del Neógeno en el Pacífico de Sudamérica. En: XXXIII Congreso de Ciencias del Mar. Antofagasta, Chile.
- Walter JP, Ebert DA (1991) Preliminary estimates of age of the bronze whaler *Carcharhinus brachyurus* (Chondrichthyes: Carcharhinidae) from southern Africa, with a review of some life history parameters. *South African Journal of Marine Science* 10(1): 37-44. DOI: 10.2989/02577619109504617.
- Westerhold T, Marwan N, Drury AJ, Liebrand D, Agnini C, Anagnostou E, Barnet JSK, Bohaty SM, De Vleeschouwer D, Florindo F, Frederichs T, Hodell DA, Holbourn AE, Kroon D, Lauretano V, Littler K, Lourens LJ, Lyle M, Pälike H, Röhl U, Tian J, Wilkens RH, Wilson PA, Zachos JC (2020) An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. *Science* 369(6509): 1383-1387. DOI: 10.1126/science.aba6853.
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292(5517): 686-693. DOI: 10.1126/science.1059412.

