

¿QUÉ SABEMOS DE LOS PECES ÓSEOS MARINOS DEL NEÓGENO EN CHILE? DIVERSIDAD E IMPLICACIONES BIOGEOGRÁFICAS

Pablo OYANADEL-URBINA^{1,6*}

Jaime A. VILLAFÑA^{1,2}

Karina E. BULDRINI³

Héctor RAMOS-ROJAS^{1,7}

Yusse HERNÁNDEZ-MORA^{1,7}

Martín CHÁVEZ-HOFFMEISTER⁴

Sven N. NIELSEN⁵

Jorge A. CAMPOS-MEDINA^{1,6}

Sandra REBOLLEDO⁸

Marcelo M. RIVADENEIRA^{1,7,9}

¹ Laboratorio de Paleobiología, Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas, Av. Ossandon 877, Coquimbo, Chile.

² Centro de Investigación en Recursos Naturales y Sustentabilidad, Universidad Bernardo O'Higgins, Santiago, Chile.

³ Área de Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

⁴ Corporación de Investigación para el Desarrollo de la Paleontología e Historia Natural, Atacama, Caldera, Chile.

⁵ Instituto de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

⁶ Área de Investigación y Desarrollo, Therium SpA, Paleontología y Patrimonio.

⁷ Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile.

⁸ Departamento de Prehistoria, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona, España.

⁹ Departamento de Biología, Universidad de La Serena.

*Autor de correspondencia: pablo.oyanadel@ceaza.cl

RESUMEN: durante el Neógeno ocurren intensos eventos, oceanográficos y climáticos, que influyeron sobre la fauna marina de Chile desde el pasado hasta la actualidad. Estudios enfocados en la evaluación del efecto de estos eventos sobre la diversidad de mamíferos, aves y tiburones han sido previamente abordados. Sin embargo, las interacciones de estos eventos con los peces óseos como grupo de estudio no han sido analizados en detalle. Este trabajo compara la diversidad de peces óseos del Neógeno con la actualidad y da a conocer lo que sabemos de su diversidad. Se procesaron los datos disponibles de la presencia de peces óseos marinos en formaciones neógenas de Chile y la actualidad. Se comparó la composición del registro fósil de peces neógenos con el registro de peces actuales a 3 niveles taxonómicos distintos (familia, género y especie). Finalmente, se analizaron los rangos de distribución de los taxa fósiles que sobrevivieron con el objetivo de realizar aproximaciones de las dinámicas paleobiogeográficas. Nuestros resultados muestran que la diversidad actual de peces óseos marinos en Chile es de 624 géneros (1.196 especies), mientras que para el Neógeno se han reportado 65 géneros (46 especies). Comparado con la diversidad actual, el registro fósil de peces es representado por un 3,9% a nivel de especie, 10,4% a nivel de género y 23,4% a nivel de familias, lo que puede ser relacionado con la baja cantidad de estudios enfocados en fósiles de este grupo. Del total de 46 especies fósiles reportadas, sólo una se encuentra actualmente presente en las costas de Chile. A nivel genérico, un 38,5% se encuentra actualmente ausente en la región y un 61,5% sobrevive. En relación a los géneros ausentes actualmente, un 20% corresponde a extinción global y un 80% a extinción regional. Estos cambios en las dinámicas biogeográficas de peces óseos del pasado al reciente, podrían estar relacionadas con los intensos eventos climáticos y oceanográficos que han ocurrido en los últimos 23 millones de años. Los análisis de rarefacción y de extrapolación de especies confirman que a pesar de que han aumentado los trabajos sobre

peces óseos en los últimos años, todavía se podrían encontrar un mayor número de taxa si se aplica un mayor esfuerzo de muestreo. Estudios futuros podrían ayudarnos a comprender de mejor manera el efecto de los cambios climáticos y oceanográficos sobre los peces del Neógeno de Chile.

RESUM: Durant el Neogen ocorren intensos esdeveniments, oceanogràfics, i climàtics, que van influir sobre la fauna marina de Xile des del passat fins a l'actualitat. Estudis enfocats en l'avaluació de l'efecte d'aquests esdeveniments sobre la diversitat de mamífers, ocells i taurons han sigut prèviament abordats. No obstant això, les interaccions d'aquests esdeveniments amb els peixos ossis com a grup d'estudi no han sigut analitzats detalladament. Aquest treball analitza la diversitat de peixos ossis del Neogen comparat amb l'actualitat i dona a conèixer que sabem de la seua diversitat. Es van analitzar les dades disponibles de la presència de peixos ossis marins en formacions *neógenas de Xile i l'actualitat. Es va comparar la composició del registre fòssil de peixos neògens amb el registre de peixos actuals a 3 nivells taxonòmics diferents (família, gènere i espècie). Finalment, es van analitzar els rangs de distribució dels *taxa fòssils que van sobreviure amb la finalitat de realitzar aproximacions de les dinàmiques *paleobiogeogràfics. Els nostres resultats mostren que la diversitat actual de peixos ossis marins a Xile és de 624 gèneres (1.196 espècies), mentre que per al Neogen s'han reportat 65 gèneres (46 espècies). Comparat amb la diversitat actual, el registre fòssil de peixos és representat per un 3,9% a nivell d'espècie, 10,4% a nivell de gènere i 23,4% a nivell de famílies, la qual cosa pot ser relacionat amb la baixa quantitat d'estudis enfocats en fòssils d'aquest grup. Del total de 46 espècies fòssils reportades, només un 4% es troba actualment present en les costes de Xile. A nivell genèric, un 38.5% es troba actualment absent a la regió i un 61.5% sobreviu. En relació als gèneres absents actualment, un 20% correspon a extinció global i un 80% a extinció regional. Aquests canvis en les dinàmiques biogeogràfiques de peixos ossis del passat al recent, podrien estar relacionades amb els intensos esdeveniments climàtics i oceanogràfics que han ocorregut en els últims 23 milions d'anys. Les anàlisis de rarefacció i d'extrapolació d'espècies confirmen que a pesar que han augmentat els treballs sobre el grup en els últims anys, encara es podrien trobar un major número de *taxa si s'aplica un major esforç de mostreig. Estudis futurs podrien ajudar-nos a comprendre de millor manera l'efecte dels canvis climàtics i oceanogràfics sobre els peixos del Neogen de Xile.

ABSTRACT: during the Neogene occurred intense oceanographic and climatic events which had an effect on the marine fauna from the past to the present. Studies focused on the evaluation of the effect of these events on the diversity of mammals, birds and sharks have been previously addressed. However, the interactions of these events with bony fishes as a study group have not been analyzed in detail. This work analyzes the diversity of bony fishes from the Neogene compared to today and reveals what we know about their diversity. We analyzed the available data on the presence of marine bony fishes from Neogene formations in Chile and today. The composition of the fossil record of Neogene fishes was compared to the current fish record at 3 different taxonomic levels (family, genus, and species). Lastly, the distribution ranges of the surviving fossil taxa were analyzed in order to make approximations of the paleobiogeographic dynamics. Our results show that the current diversity of marine bony fish in Chile is composed of 624 genera (1,196 species), whereas from the Neogene 65 genera (46 species) have been reported. Compared to the current diversity, the fossil record of fishes is represented by 3.9% at the species level, 10.4% at the genus level and 23.4% at the family level, which can be related to the low number of studies focused on fossils of this group. Of the total of 46 fossil species reported, only 4% is currently present along the coast of Chile. At a generic level, 38.5% are currently absent in the region whereas 61.5% survived. In relation to the genera currently absent in the region, 20% are globally extinct and 80% regional extinct. These changes in the biogeographic dynamics of bony fishes from the past to the recent could be related to the intense climatic and oceanographic events that have occurred in the last 23 million years. The rarefaction and extrapolation analyses confirm that although the studies focused on the group have increased in the last years, a higher number of taxa could still be found if the sampling effort is increased. Future studies could help us to a better understanding of the effects of climatic and oceanographic changes on the group during the Neogene of Chile.

Palabras clave: Mioceno, Plioceno, fósiles, extinción

Paraules clau: miocé, pliocé, fòssils, extinció

Keywords: Miocene, Pliocene, fossils, extinction

1. INTRODUCCIÓN

Los peces son los vertebrados vivientes más antiguos sobre la faz de la Tierra. Con más de 500 millones de años de presencia en nuestro planeta, y más de 32.000 especies vivientes (Nelson *et al.*, 2016), los peces nos sorprenden con su diversidad y capacidad de adaptación, que les ha permitido habitar casi la totalidad de ambientes acuáticos del planeta (Froese & Pauli, 2022), y maravillarnos con su diversidad de formas y colores (Nelson *et al.*, 2016).

A pesar de su apariencia sencilla, las investigaciones recientes revelan que los peces poseen un comportamiento complejo, experimentando dolor, aprendizaje e incluso placer (Balcombe, 2016; Bshary & Brown, 2014; Pérez-Matus & Egaña, 2021). Ya en décadas anteriores llamaba la atención su conducta e interacción con el medio ambiente, conformando una sección sumamente relevante de las tramas tróficas y comunidades acuáticas (Pérez-Matus, *et al.*, 2012), llegando a ser incluso los predadores tope de algunos ecosistemas (Nelson, *et al.*, 2016).

El estudio de los peces vivientes en Chile se remonta al siglo XVI con el sacerdote jesuita Juan Ignacio Molina, el primer naturalista que describió la flora y la fauna de Chile utilizando el sistema de nomenclatura binominal (i.e., género y especie). En ese entonces, Molina (1782) enumera once especies de peces en territorio chileno. En los albores de la emancipación, los aportes de Claudio Gay (1854), Antoine Alphone Guichenot (1848), Edwyn Reed (1897) Rodulfo Amando Philippi (1887a), Bernardino Quijada (1913), entre otros, ayudan a incrementar el listado de peces que habitan en Chile. Estos naturalistas realizan ensayos y descripciones, dando las bases del conocimiento de este grupo de organismos y su diversidad en el territorio. A mediados del siglo XX, el listado de peces vivientes en Chile alcanzaba las 348 especies (Fowler, 1945), incluyendo lampreas, mixinos, peces óseos y cartilagosos. En el mismo orden de magni-

tud está el listado de Mann (1954), que incluye valiosa información del modo de vida de cada especie, así como su rango de distribución geográfica. A estos listados le siguen los aportes de De Buen (1959), y Bahamonde y Pequeño (1975), entre otros. Hacia finales del siglo XX el listado de Pequeño (1989) alcanzaba las 1.016 especies, mientras que el listado sistemático actualizado más reciente reporta un total de 1.307 especies de peces en las aguas territoriales de Chile (Hüne, 2019).

Si bien el estudio del registro fósil de peces en Chile comenzó tan tempranamente como el de los peces vivientes, no tuvo un crecimiento tan sostenido en el tiempo. Los primeros reportes de peces fósiles fueron realizados por Philippi (1887b), quien describe huesos craneales de un pez óseo proveniente de Tubul, región del Biobío, y dientes de condriictios del centro y norte de Chile. Le siguieron los trabajos de Wilkens (1904), Gigoux (1913), Wetzel (1930) y Oliver-Schneider (1936), que aumentaron el conocimiento sobre los peces cartilaginosos fósiles de varias localidades del país. Más recientemente, diversos autores han realizado actualizaciones sobre el conocimiento de los peces cartilaginosos (Suárez, 2015; Villafaña & Rivadeneira, 2018; Villafaña *et al.*, 2019) y óseos de Chile (Arratia, 2015; Oyanadel-Urbina *et al.*, 2021; Schwarzhans, & Nielsen 2021) en el registro fósil de Chile.

En la actualidad sabemos que los peces fósiles en Chile son abundantes, y están presentes en depósitos que abarcan desde el Paleozoico al Cuaternario (Arratia & Schultze, 1999). Su estudio se ha enfocado principalmente en el registro mesozoico (Arratia, 2015 y referencias allí citadas; Otero, 2022), mientras para el Cenozoico los trabajos abordan más frecuentemente a los peces cartilaginosos (Long, 1993; Suárez & Marquardt, 2003; Suárez *et al.*, 2004; Carrillo-Briceño, *et al.*, 2013; Suárez, 2015; Partarrieu *et al.*, 2018; Villafaña *et al.*, 2019a, b). Para el Cuaternario, se cuenta con estudios de huesos, dientes y otolitos de peces en contextos asociados a ocupaciones humanas, en la transición Pleis-

toceno-Holoceno y durante todo el Holoceno (Llagostera, 1977, 1979; Llagostera *et al.* 1997; Massone & Torres, 2004; Legoupil *et al.*, 2007; Prieto *et al.*, 2007; Vargas, 2008; Torres, 2009, 2020; Torres & Ruz, 2011; Legoupil *et al.*, 2011; Olguín *et al.*, 2014; Béarez *et al.*, 2015, 2016; Morello *et al.*, 2015; Rebolledo *et al.*, 2016, 2021a, b; Castillo *et al.*, 2017; entre otros).

En el caso de los peces óseos, para el Paleógeno se tienen escasos reportes de ambientes marinos (Otero, 2019), mientras que para el Neógeno se han descrito peces óseos de ambientes acuáticos continentales (Azpelicueta & Rubilar, 1997, 1998), y marinos (Long, 1993; Walsh, 2001; Nolf, 2002; Gutsstein *et al.*, 2008; Pérez, 2017; Pérez *et al.*, 2018; Oyanadel-Urbina *et al.*, 2021; Palacios, 2019; Schwarzhans & Nielsen, 2021).

En los últimos años se han realizado avances significativos en el conocimiento de la diversidad de peces en el territorio nacional, tanto vivientes como fósiles, pero aún son escasos los trabajos con enfoque comparativo biogeográfico, o que aborden en su conjunto el registro fósil y el actual. Briggs (1974) resume los principales estudios abocados a comprender los patrones zoogeográficos modernos de los peces de Chile. Los primeros hallazgos son atribuidos a Norman (1937), quien definió el límite norte de la 'región Patagónica' en la zona de Chiloé (i.e., 42°S). Posteriormente, Mann (1954), en su monumental monografía definió la existencia de dos 'conjuntos' faunísticos dentro el área temperado-cálida: una de 'invasores septentrionales' desde Perú hasta el área de Talcahuano (37°S), y otra de 'aguas frías Subantárticas', desde Talcahuano a Chiloé. Sin embargo, López (1962) posiciona el límite norte de la región Patagónica en la costa de Valdivia (i.e., 40°S), una conclusión compartida por Ojeda *et al.* (2000). Briggs y Bowen (2012), en su revisión biogeográfica global con énfasis en peces, indican la existencia dos provincias biogeográficas mayores a lo largo de la costa Pacífica suroriental, aunque posicionan el límite entre la zona de

los fiordos (i.e., 46°S), más al sur que estudios previos. Sielfeld *et al.* (2010) investigaron cómo las incursiones de aguas tropicales hacia la zona temperada de Perú y Chile, que se producen durante 'El Niño', modifican la estructura zoogeográfica de los peces.

La distribución biogeográfica de los peces óseos observados en la actualidad, son resultado de complejos procesos geológicos, oceanográficos y climáticos ocurridos en el pasado. En particular, durante el Neógeno ocurrieron significativos fenómenos de este tipo, como el alzamiento de la Cordillera de los Andes (Blisniuk *et al.*, 2005), el comienzo de la hiperaridez del desierto de Atacama (Hartley & Chong, 2002) y la activación de surgencia costera (Dekens *et al.*, 2007), los que inciden fuertemente en la fauna marina (Rivadeneira & Marquet, 2007; Kiel & Nielsen, 2010). Si bien existen estudios que evalúan el efecto de estos eventos sobre la diversidad de mamíferos, aves y tiburones (Cione *et al.*, 2007; Valenzuela-Toro *et al.*, 2013; Villafaña & Rivadeneira, 2014, 2018; Benites-Palomino *et al.* 2022), los efectos de estos eventos sobre los distintos grupos de peces óseos aún no han sido analizados en detalle.

Este trabajo actualiza y analiza la diversidad de peces óseos del Neógeno comparado con la actualidad, dando a conocer lo que sabemos de su diversidad y biogeografía desde el pasado al presente, destacando las principales diferencias y similitudes detectadas, relacionando estas variaciones con los fenómenos climáticos ocurridos durante este periodo.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Con la finalidad de comparar la distribución biogeográfica de los taxa del Neógeno con el presente, se recolectó información sobre la presencia y distribución de los peces en Chile en la actualidad y en el pasado. Para ello se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva, abarcando literatura científica especializada y generando una base de datos para ser analizada.

a) Base de datos: Para el registro fósil se recolectó información de todas las taxa descritas para el Neógeno de Chile (23 a 2.6 Ma, Fig. 1). Entre las variables se encuentran: localidad, formación geológica, edad máxima y mínima asociada. Toda esta información fue obtenida de artículos científicos, resúmenes de congresos y tesis. La información recopilada fue complementada con la revisión de los ejemplares depositados en colecciones de peces óseos del Museo Nacional de Historia Natural (SGO.PV).

Para la diversidad actual de peces se tomó la lista sistemática actualizada publicada por Hüne (2019), y la diversidad de peces depo-

sitada en la Colección Ictiológica del Museo Nacional de Historia Natural (MNHNCL-ICT), adicionando aquellas especies presentes en el repositorio y no incluidas en este listado. A partir de esta lista se elaboró una planilla incluyendo para cada especie: datos taxonómicos (Clase, Orden, Familia, Género, Especie), distribución geográfica y referencias, corroborando la taxonomía y distribución en WORMS (World Register of Marine Species) y FishBase. Para el presente análisis se consideraron exclusivamente los peces óseos (Clase Actinopterygii) marinos, excluyendo aquellos de aguas continentales.

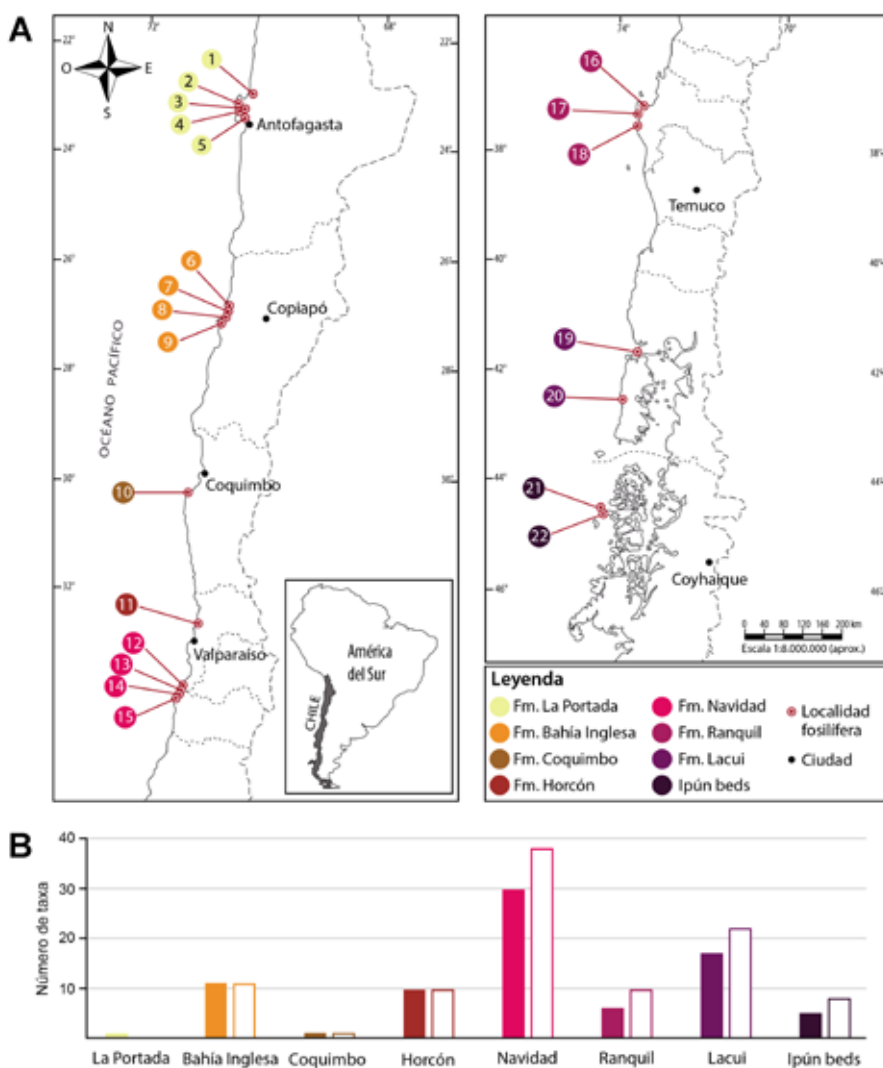


Fig. 1. A) fosilíferas con registro de peces neógenos. (1-5) Fm. La Portada: 1) Pampa Mejillones 2) Caleta La Herradura; 3) Cuenca del Tiburón 2; 4) Cuenca del Tiburón 1; 5) La Portada (Suárez et al., 2003; Oyanadel-Urbina et al., 2018). (6-9) Fm. Bahía Inglesa: 6) Norte Bahía Caldera; 7) Mina Fosforita; 8) Bahía Inglesa; 9) Los Dedos (Long, 1993; Palacios, 2019; Oyanadel-Urbina et al., 2021). (10) Fm. Coquimbo: El Rincón (Long, 1993). (11) Fm. Horcón: Horcón-Maitencillo (Carrillo-Briceño, 2011). (12-15) Fm. Navidad: 12) Río Rapel; 13) Punta Perro (PPS, PPN, PPP); 14) Punta Alta; 15) Matanzas (Nolf, 2002; Schwarzhans & Nielsen, 2021). (16-18) Fm. Ranquil: 16) Punta El Fraile; 17) Ranquil; 18) Lebu* (Pérez et al., 2021; Schwarzhans & Nielsen, 2021). (19-20) Fm. Lacui: 19) Punta Chocoi; 20)

Cucao (Schwarzhans & Nielsen, 2021). (21-22) Ipún beds: 21) Isla Ipún (IPN14, IPN16; IPN18); 22) Isla Lemo (LEM01) (Schwarzhans & Nielsen, 2021). *Lebu posee afloramientos tanto de Fm. Navidad como de Fm. Ranquil. B), riqueza a nivel de familia (barra color sólido) y género (barras relleno blanco) en las formaciones con registro de peces neógenos.

B) Análisis: Se comparó la diversidad de géneros de peces óseos marinos en la actualidad y para el Neógeno. Se realizó un análisis de rarefacción y extrapolación. Esto implicó construir una curva suavizada de acumulación de especies mediante un remuestreo al azar de los datos, y luego comparar la riqueza de especies entre dos o más sitios de interés en el punto de la curva correspondiente al número de individuos (o muestras) del sitio con menor intensidad de muestreo de especies. Esto con la finalidad de evaluar el efecto de muestreo y analizar qué tan completo es el registro fósil de peces del Neógeno de Chile. Para la curva de rarefacción se utilizó la librería iNEXT (Hsieh *et al.*, 2016) en la interfaz gráfica RStudio. Se compararon los rangos de distribución de los taxa fósiles que perduran hasta la actualidad para realizar aproximaciones de las dinámicas paleobiogeográficas. Se consideraron como extintos regionalmente a géneros presentes en el registro fósil de la costa pacífica de Chile, pero ausentes en la actualidad. Para la comparación del rango de distribución latitudinal actual y del registro fósil, se consideró como límite sur el reporte más austral conocido. De los taxa que sobrevivieron, se evaluó el aumento o disminución de su rango de distribución latitudinal sur, considerando que hubo cambio cuando la variación fue mayor a 1° de latitud.

3. RESULTADOS

De acuerdo con la información compilada, a la fecha de esta revisión la fauna de peces óseos del Neógeno de Chile cuenta con 21 órdenes, 52 familias, 65 géneros y 46 especies (Fig. 2). Los órdenes más representados son Myctophiformes (23%) y Pleuronectiformes (14%). Las familias con el mayor número de especies fósiles son Myctophidae (23%) y Paralichthyidae (9%). Los géneros con más especies son *Citharichthys* (9%) y *Diaphus* (8%). Comparado con la diversidad actual, el registro fósil corresponde a un 3,9% a nivel de especie, 10,4% a nivel de género y 23,4% a nivel de familia.

Al analizar el esfuerzo de muestreo, la curva de rarefacción crece a medida que aumenta el número de sitios, y no muestra signos de saturación con los 65 géneros de peces fósiles encontrados; este mismo efecto es observable a nivel de familia. El índice de Chao2 alcanza valores entre 76 a 132 géneros, con un intervalo de confianza del 95%, indicando que los hallazgos actuales representan entre un 85,5% a 49,2% de la riqueza real esperada (Fig. 3).

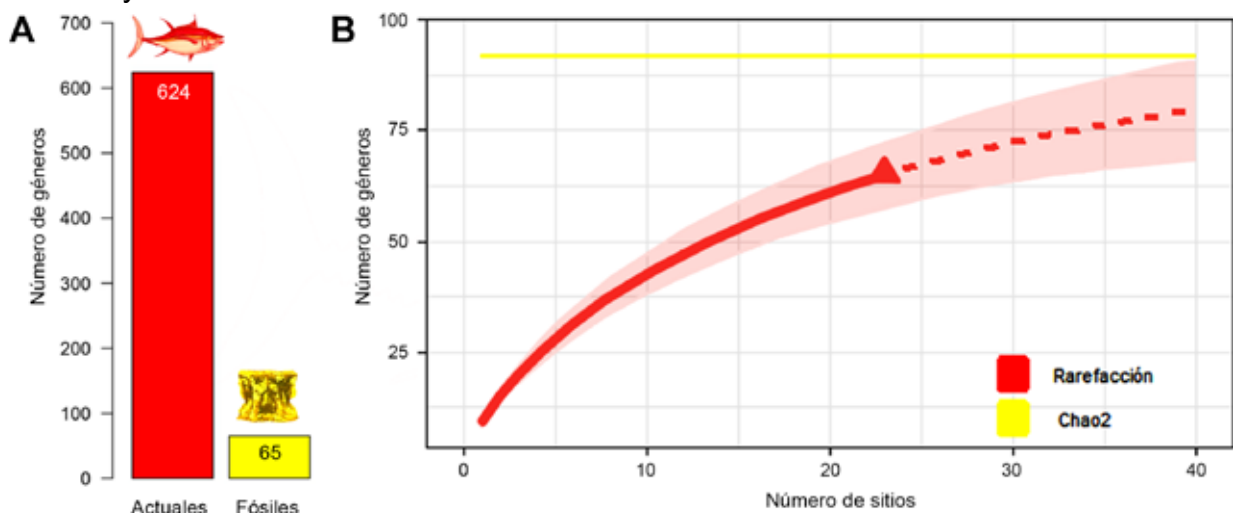


Fig. 2. A) comparación de la cantidad de géneros de peces óseos chilenos actuales versus los géneros reportados para el Neógeno (23-2.58 M.a.). B), gráfico de rarefacción de presencia-ausencia versus sitios muestreados. En rojo la curva de rarefacción de géneros de peces óseos registrados para el Neógeno de Chile con un intervalo de confianza del 95% (sombra roja). En amarillo el índice de Chao 2 (basado en presencia-ausencia) para la extrapolación de especies, con un valor de 92.

Para el análisis biogeográfico comparativo entre el Neógeno y el presente, del total de 46 especies fósiles reportadas, solo una se encuentra actualmente presente en las costas de Chile (i.e., *Sardinops sagax*).

A nivel genérico, un 38,5% desaparece y un 61,5% sobrevive. Del porcentaje que desaparece, un 20% corresponde a extinción global y un 80% a extinción regional. Respecto a los géneros que sobreviven, un 5% mantiene su rango latitudinal de distribución, un 32,5% contrae su rango y un 62,5% aumenta su rango de distribución.

4. DISCUSIÓN

Características ecológicas y de historia de vida

Este trabajo aporta a la síntesis, estado del arte y ordenamiento de la información, hasta ahora dispersa, de los peces en Chile. A nivel

taxonómico, el registro fósil muestra un gran número de taxa que habitan actualmente en zonas profundas y fondos arenosos, como los peces linterna (Myctophiformes: Myctophidae) y peces planos (Pleuronectiformes: Paralichthyidae).

La composición de la fauna de peces Neógenos es diversa y forma parte de ambientes marinos costeros y oceánicos variados, desde peces asociados a arrecifes hasta oceanódromos. Sin embargo, en Fm. Navidad, Fm. Ranquil, Fm. Lacui y otras cercanas, se han hallado peces de fondos arenosos lejanos a la costa, y peces con habilidades de sobrevivir en ambientes de agua dulce y salobre. Por otra parte, en Fm. Bahía Inglesa, Fm. Coquimbo y Fm. La Portada destacan los peces de cardúmenes y pelágicos. En estas unidades también se registra, en menor cantidad, la presencia de peces de arrecife rocoso y peces con habilidades anfídromas. En Fm. Horcón, aunque se observan peces de hábitat pelágico y oceanódromo, destacan los peces asociados a la costa, de arrecife rocoso.

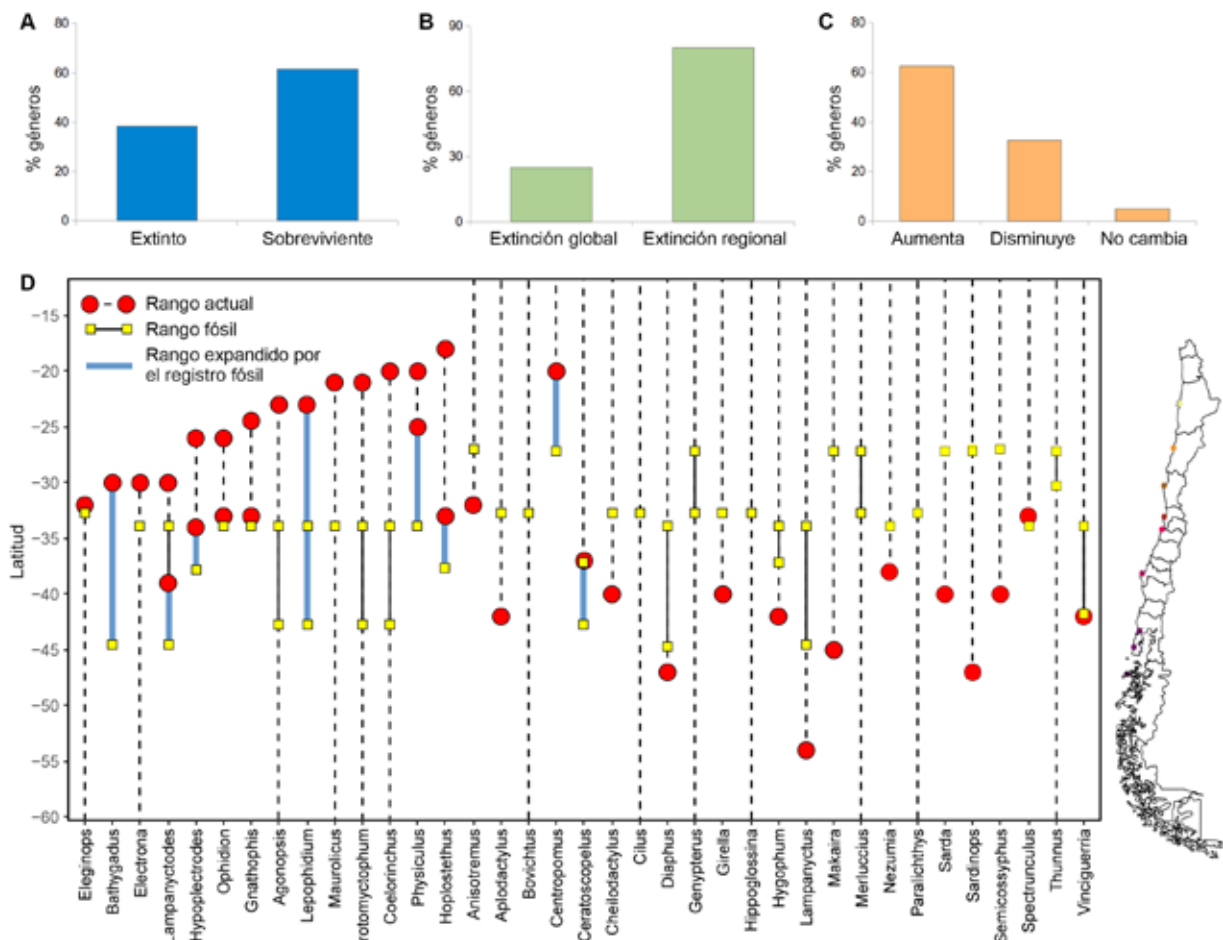


Fig. 3. Cambios en la diversidad de peces óseos del Neógeno a nivel de género. A), Porcentaje de géneros extintos y sobrevivientes; B), Porcentaje de géneros extintos global y regionalmente; C), Porcentaje de géneros que aumentan, disminuyen o no cambia su rango latitudinal sur. D), distribución pasada y actual de algunos géneros y sus cambios.

Comparación registro fósil y actual

Los resultados de este estudio muestran que la composición faunística entre el pasado y el presente no difiere significativamente en los distintos niveles taxonómicos. Los peces linterna (Myctophiformes) se encuentran entre los más diversos tanto en la actualidad como en el pasado de Chile. Esto es similar para los peces planos (Pleuronectiformes) y Perciformes, los cuales fueron abundantes en el Neógeno, y en la actualidad se encuentran entre los 10 órdenes con mayor número de especies (28 y 20 especies respectivamente). A nivel de familia, los peces linterna (Myctophidae) y los macroúridos (Macrouridae) son registrados con una alta riqueza relativa de taxa, tanto en el pasado como en el reciente de Chile. La familia de lenguados arenosos (Paralichthyidae) es la segunda más representada en el pasado con un 9,6% (21 de 218), mientras que en la actualidad corresponde tan solo a un 0,9% (11 de 1,196). A nivel genérico, los peces linterna (*Diaphus*) son uno de los géneros más diversos y abundantes, tanto en el registro fósil como en la fauna íctica actual de Chile. Por otra parte, llama la atención que *Citharichthys*, el género con mayor número de especies registrado en el pasado, actualmente no está presente en Chile, reportándose en el Pacífico desde el norte de Perú al norte de California solo las especies *C. gilberti* y *C. platophrys* (Froese & Pauly, 2022).

Biogeografía

Los cambios en las dinámicas biogeográficas de peces óseos del pasado al reciente podrían estar relacionados con los intensos eventos climáticos y oceanográficos a escala global y local que han ocurrido en los últimos 23 millones de años. Por ejemplo, el lenguado boca grande (*Citharichthys gilberti*) y el lenguado enano (*C. platophrys*) habitan en la actualidad a bajas profundidades de zonas tropicales, desde California hasta el norte de Perú (Froese & Pauly, 2022). La presencia en el pasado de ambas especies típicamente tropicales coincide con el registro fósil de es-

pecies de otros grupos de peces con similares preferencias termales en el Neógeno de Chile (Partarrieu *et al.*, 2018; Guicharrouse-Vargas *et al.*, 2021). De acuerdo con otros autores, la ausencia de especies tropicales en la actualidad podría estar relacionada a la baja de temperatura que ocurrió en la transición Neógeno-Cuaternario a escala global (Villaña & Rivadeneira, 2018). Adicionalmente, la formación de los casquetes polares en ambos hemisferios contribuyó a un descenso de los niveles del mar (Lambeck & Chappell, 2001; Van der Meer *et al.*, 2017), lo cual pudo haber afectado a los peces óseos costeros de Chile debido a la reducción de su hábitat, como es observado en otros grupos de peces del mismo periodo (Cione *et al.*, 2007). Es de esperarse que un incremento en nuestro conocimiento de las ictiofaunas extintas en Chile, con un adecuado control estratigráfico, faciliten el desarrollo de estudios detallados que permitan evaluar la multiplicidad de factores que han guiado estos cambios en la composición taxonómica.

Sesgos de muestreo y tafonómicos

La baja representatividad de géneros y especies actuales en el registro fósil podría deberse a una serie de factores vinculados a las técnicas de muestreo y determinación taxonómica, así como a los procesos tafonómicos que actúan sobre los materiales. Entre los primeros, se advierte un escaso esfuerzo de muestreo a lo largo de la costa chilena, y un bajo nivel de determinación taxonómica, que se traduce en que la mayoría de los registros fósiles solo han sido podido ser asignados a nivel de género. Lo anterior se debe, en gran medida, a la dificultad intrínseca de identificación de restos aislados, así como la falta de disponibilidad de colecciones osteológicas de referencia que permitan realizar comparaciones detalladas de los elementos óseos para la caracterización de las especies. Esto dificulta las comparaciones detalladas de la riqueza taxonómica entre localidades y/o temporalidades.

Por su parte, los otolitos son los elementos que han permitido realizar el mayor número de determinaciones taxonómicas a nivel de especie, posibilitando una mayor resolución de la riqueza de los conjuntos ícticos disponibles a la fecha. No obstante, es importante tener en consideración los posibles sesgos tafonómicos asociados a la preservación de los otolitos para las distintas especies, lo que podría afectar la representación de los taxa registrados, y la conformación de los conjuntos sometidos a análisis.

Los análisis de rarefacción, sumados a los análisis de extrapolación de especies, confirman que a pesar de que en los últimos años han aumentado los trabajos sobre los peces óseos Neógenos de Chile, todavía podría aumentar significativamente el número de taxa si se aplica un mayor esfuerzo de muestreo, ya sea identificando otras localidades como profundizando el conocimiento en las localidades ya estudiadas.

5. CONCLUSIONES

La disminución significativa en la abundancia de algunas especies costeras, evidenciadas en las últimas décadas producto del impacto humano, pone de manifiesto la necesidad de entender las dinámicas de distribución espacial de los peces a lo largo de su historia, así como los fenómenos de extinción local y regional. En este sentido, conocer la riqueza taxonómica de la costa chilena moderna ya es en sí un ejercicio que requiere considerar las variaciones de diversidad y de abundancia de los peces óseos. Esto implica, entre otras variables, incluir análisis de momentos más recientes como el Cuaternario, a la luz de la evidencia paleontológica y arqueológica.

Ante un escenario de evidente cambio climático global, conocer estas dinámicas es fundamental para la implementación de planes de conservación y establecimiento de áreas de resguardo.

6. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al proyecto ANID-FONDECYT 1200843 MMR-SNN. Al Área de Investigación y Desarrollo, Therium SpA.

7. BIBLIOGRAFÍA

ARRATIA, G. (2015). Los peces osteíctios fósiles de Chile y su importancia en los contextos paleobiogeográfico y evolutivo. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 63, 35-83.

ARRATIA, G. & SCHULTZE H.P. (1999) Mesozoic fishes from Chile, en: G. ARRATIA y H.-P. SCHULTZE (eds.), *Mesozoic Fishes 2—Systematics and Fossil Record*, pp. 565–593; Verlag Dr. F. Pfeil (München).

AZPELICUETA, M.M., & RUBILAR, A. (1997). A fossil siluriform spine (Teleostei, Ostariophysi) from the Miocene of Chile. *Andean Geology*, 24(1): 109-113.

AZPELICUETA, M.M. & RUBILAR, A. (1998). A Miocene Nematogenys (Teleostei: Siluriformes: Nematogenyidae) from South-Central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(3): 475–483.

BAHAMONDE, N. & PEQUEÑO, G. (1975). Peces de Chile: Lista sistemática. *Publicación Ocasional N°21*, Museo Nacional de Historia Natural. Santiago, pp.3-20.

BALCOMBE, J. (2016). What a fish knows: The inner lives of our underwater cousins. *Scientific American/Farrar, Straus and Giroux*. 293 pp.

BÉAREZ, P., JACKSON, D., MOLLARET, & N., (2015). Early Archaic fishing (12,600-9,200 cal yr BP) in the Semiarid North Coast of Chile. *Journal of Island & Coastal Archaeology* 10: 133–148.

- BÉAREZ, P., FUENTES-MUCHERL, F., REBOLLEDO, S., SALAZAR, D., & OLGUÍN, L., 2016. Billfish foraging along the northern coast of Chile during the Middle Holocene (7400-5900 cal BP). *Journal of Anthropological Archaeology* 41, 185-195.
- BENITES-PALOMINO, A., VALENZUELA-TORO, A. M., FIGUEROA-BRAVO, C., VARAS-MALCA, R. M., NIELSEN, S. N., GUTSTEIN, C. S., & CARRILLO-BRICEÑO, J. D. (2022). A new marine mammal assemblage from central Chile reveals the Pliocene survival of true seals in South America. *Historical Biology*, 1-13.
- BLISNIUK, P. M., STERN, L. A., CHAMBERLAIN, C. P., IDLEMAN, B., & ZEITLER, P. K. (2005). Climatic and ecologic changes during Miocene surface uplift in the Southern Patagonian Andes. *Earth and Planetary Science Letters*, 230(1-2), 125-142.
- BRIGGS, J.C. (1974). *Marine zoogeography*. New York, USA: McGraw-Hill. 475 pp
- BRIGGS, J. C. & BOWEN, B.W. (2012) A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography*, 39(1): 12-30.
- BSHARY, R., & BROWN, C. (2014). Fish cognition. *Current Biology*, 24(19): R947-R950.
- CARRILLO-BRICEÑO, J. D. (2011). Significado paleoambiental y paleoecológico de la fauna marina del Plioceno de la Fm. Horcón, Región de Valparaíso, Chile central. (Tesis de maestría, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso).
- CARRILLO-BRICEÑO, J. D., GONZÁLEZ-BARBA, G., LANDAETA, M. F., & NIELSEN, S. N. (2013). Condrictios fósiles del Plioceno superior de la Formación Horcón, Región de Valparaíso, Chile central. *Revista chilena de historia natural*, 86(2): 191-206.
- CASTILLO, C., BALLESTER, B., CALÁS, E., LABARCA, R. Y GALLARDO, F. (2017). La ruta de los peces más allá del litoral: Sobre el ciclo del pescado seco en el Desierto de Atacama (Periodo Formativo). >n F. Gallardo, B. Ballester & N. Fuenzalida (Eds.), *Monumentos funerarios de la costa del Desierto de Atacama. Los cazadores recolectores marinos y sus intercambios (500 a.C.-700 d.C.)* (pp. 55–68). Serie Monográfica de la Sociedad Chilena de Arqueología No7.
- CIONE, A. L., MENNUCCI, J. A., Santalucita, F., & Hospitaleche, C. A. (2007). Local extinction of shark of genus *Carcharias* Rafinesque, 1810 (Elasmobranchii, Odontaspidae) in the eastern Pacific Ocean. *Andean Geology* 1:139-145
- DE BUEN, F. (1959). Notas preliminares sobre la fauna marina preabismal de Chile, con descripción de una familia de rayas, dos géneros y siete especies nuevos. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 27(3), 171-202.
- DEKENS P. S., RAVELO A. C., & MCCARTHY M. D. 2007. Warm upwelling regions in the Pliocene warm period. *Paleoceanography*, 22: 1-12
- FOWLER, H. W. (1945). *Fishes of Chile. Systematic catalog*. Apartado de la Revista Chilena de Historia Natural, Part I and II, 1-171.
- FROESE R., & PAULY, D. (2022) FishBase. World Wide Web electronic publication, versión (02/2022). Acceso en varias ocasiones durante 2019-2022. <https://www.fishbase.org>.
- GAY, C. (1854). *Historia física y política de Chile*. Zoología, Tomo 8, 499 pp.
- GIGOUX, E. (1913). Terrenos y fósiles de Caldera. *Actes Societé Scientifique du Chili*, 23(2), 47-56.

- GUICHARROUSSE-VARGAS, M., VILLAGAÑA, J. A., CARRILLO-BRICEÑO, J. D., OYANADEL-URBINA, P., FIGUEROA, R., PÉREZ-MARÍN, J. R., RIVADENEIRA, M. M., & KRIWET, J. (2021). The First Fossil Record of the Sawshark *Pliotrema* (Pristiophoridae) from the Neogene of the Southeastern Pacific (Chile). *Ameghiniana*, 58(2), 122-131.
- GUICHENOT, A. (1848). Historia física y política de Chile (in Gay, C.). *Zoología*. 2: 328-30.
- HARTLEY, A. J., & CHONG, G. (2002). Late Pliocene age for the Atacama Desert: Implications for the desertification of western South America. *Geology*, 30(1), 43-46.
- HSIEH, T., MA, K., & CHAO, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7(12), 1451-1456.
- HÜNE M (2019). Lista sistemática actualizada de los peces de Chile. Versión 1.4. Fundación Ictiológica. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/er28jy>
- LEGOUPIL, D., BÉAREZ, B., LEPETZ, S., SAN ROMÁN, M., SALAS, K. (2007). De La Pesca a La Caza: Evolución Económica Del Sitio Stuken 1, Al Sur Del Golfo De Penas. *Arqueología de Fuego Patagonia, levantando piedras, desenterrando huesos, develando arcanos*. 279–294.
- LEGOUPIL, D., BÉAREZ, P., LEVÈFRE, C., SAN ROMÁN, M., & TORRES, J. (2011). Estrategias de subsistencia de cazadores recolectores de Isla Dawson (Estrecho de Magallanes) durante la segunda mitad del Holoceno: primeras aproximaciones. *Magallania* 39: 153–164.
- LLAGOSTERA, A. (1977). Ocupación humana en la costa norte de Chile asociada a peces local-extintos y a litos geométricos: 9680±160 A.P. En *Actas del VII Congreso de Arqueología en Chile*. (93–113). Ediciones Kultrún.
- LLAGOSTERA, A. (1979). 9,700 years of maritime subsistence on the Pacific: An analysis by means of bioindicators in the north of Chile. *American Antiquity*, 44(2), 309–324.
- LLAGOSTERA, A., KONG, I. & IRATCHET, P. (1997). Análisis ictioarqueológico del sitio La Chimba 13 (II región, Chile). *Chungara* 29 (2): 163-179.
- LONG, J. D. (1993). Late Miocene and early Pliocene fish assemblages from the north central coast of Chile. *Tertiary Research*, 14: 117–126.
- LÓPEZ, R. (1962) Problemas sobre la distribución geográfica de los peces marinos suramericanos. *Museo Argentino Bernardino Rivadavia*, 1(3).
- LÓPEZ-ARBARELLO, A. (2004). Taxonomy of the genus *Percichthys* (Perciformes: Percichthyidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 15(4), 331-350.
- MANN, G. F. (1954). La vida de los peces en aguas chilenas. Ministerio de Agricultura y Universidad de Chile. Santiago.
- MASSONE, M., & TORRES, J. (2004). Pesas, peces y restos de cetáceos en el campamento de Punta Catalina 3 (2.300 años AP). *Magallania*, 32: 143-161.
- MOLINA, J. I. (1782). *Saggio sulla storia naturale del Chili*. 349 pp. Bologna, Stamperia di S. Tommaso d'Aquino.
- MORELLO, F., CALÁS, E., TORRES, J., BORELLA, F., SAN ROMÁN, M., MARTIN, F., CONTRERAS, L., MARTÍNEZ, I., ALFONSO-DURRUTY, M., & MASSONE, M., (2015). Punta Baxa 7: Sitio arqueológico de la costa norte de Tierra del Fuego, Estrecho de Magallanes (Chile). *Magallania* 43, 167–188.
- NELSON, J. S., GRANDE, T. C., & WILSON, M. V. (2016). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons.

- NOLF, D. (2002). Fossil record and paleobiogeography of Steindachneria (Pisces, Gadiformes). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 237: 89–95.
- NORMAN, J.R. (1937) Coast fishes. Part II. The patagonian region. *Discovery Reports*, 16: 1-150.
- OJEDA, F. P., LABRA, F., & MUÑOZ, A. (2000). Biogeographic patterns of Chilean littoral fishes. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 625–641.
- OLIVER-SCHNEIDER, C. (1936). Comentarios sobre los peces fósiles de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 40: 306-323.
- OLGUÍN, L., SALAZAR, D., JACKSON, D. (2014). Early evidence for open sea navigation and fishing on the Pacific Coast of South America (Taltal, similar to 7,000 CAL BP). *Chungará*, 46: 177–192.
- OTERO, R. A. (2019). *Loanorhynchus catrillancai* gen. et sp. nov., a new swordfish (Xiphoidei, Blochiidae) from the Middle Eocene of central Chile. *PeerJ*, 7: e6671.
- OTERO, R.A. (2022). Ray-finned fishes (Actinopterygii) from the Upper Jurassic (Oxfordian) of the Atacama Desert, Northern Chile. *PeerJ* 10:e13739.
- OYANADEL-URBINA, P.A., FOUQUET, N., VILLAFANA, J.A. Y MOURGUES, F.A. (2018). Morphological description of fossils fishes from the Plio-Pleistocene of the Pampa of Mejillones. I Congreso Chileno de Paleontología, Punta Arenas, Chile.
- OYANADEL-URBINA, P., DE GRACIA, C., CARRILLO-BRICEÑO, J. D., NIELSEN, S. N., FLORES, H., CASTELETTO, V., KRIWET, J., RIVADENEIRA, M., & VILLAFANA, J. A. (2021). Neogene bony fishes from the Bahía Inglesa formation, northern Chile. *Ameghiniana*, 58(4): 345-368.
- PALACIOS, C. (2019). Sistemática y Tafonomía de los peces óseos de la Fm. Coquimbo, en el yacimiento paleontológico Los Dedos, Región de Atacama, Chile. Trabajo de titulación presentado en conformidad a los requisitos para obtener el título de Geólogo, 208.
- PARTARRIEU, D., VILLAFANA, J. A., PINTO, L., MOURGUES, F. A., OYANADEL-URBINA, P. A., RIVADENEIRA, M. M., & CARRILLO-BRICEÑO, J. D. (2018). Neogene ‘horn sharks’ Heterodontus (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Southeastern Pacific and their paleoenvironmental significance. *Ameghiniana*, 55(6): 651-667.
- PEQUEÑO, G. (1989). Peces de Chile. Lista sistemática revisada y comentada. *Revista de Biología Marina*, 24: 1-132.
- PÉREZ, J. (2017). A New Serranid Fossil (Actinopterygii, Perciformes) From The Early Miocene Of The Arauco Region, Chile. (Master thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia).
- PÉREZ, J., OYANADEL-URBINA, P. A., & GUICHARROUSSE, M. (2018). Descripciones osteológicas de fósiles de peces óseos del museo paleontológico de Caldera, Chile.
- PÉREZ-MATUS, A., FERRY-GRAHAM, L. A., CEA, A., & VÁSQUEZ, J. A. (2007). Community structure of temperate reef fishes in kelp-dominated subtidal habitats of northern Chile. *Marine and Freshwater Research*, 58(12): 1069-1085.
- PEREZ-MATUS, A., PLEDGER, S., DIAZ, F. J., FERRY, L. A., & VASQUEZ, J. A. (2012). Plasticity in feeding selectivity and trophic structure of kelp forest associated with fishes from northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85(1): 29-48.
- PÉREZ-MATUS, A., & EGAÑA, A. C. (2021). De la mar: Historia natural de los peces de Chile continental. Ediciones UC. 456 pp.

- PHILIPPI, R.A. (1887a). Historia natural: sobre los tiburones i algunos otros peces de Chile. En: Anales de la Universidad de Chile, pp. 535-574.
- PHILIPPI, R.A. (1887b). Los fósiles Terciarios i Cuartarios de Chile. Imprenta F.A Brockhaus, Liepzig, Alemania. 256 p. 58 Lam.
- PRIETO, A., CALAS, E., MORELLO, F., TORRES, J., (2007). El Sitio Arqueológico Myren 2, Tierra Del Fuego, Chile. Magallania (Punta Arenas) 35: 89–103.
- QUIJADA, B. (1913). Catálogo Ilustrado y Descriptivo de la Colección de Peces Chilenos y Extranjeros. Santiago de Chile. Bol. Mus. Nacional, 5.
- REBOLLEDO, S., BÉAREZ, P., SALAZAR, D., Fuentes, F., (2016). Maritime fishing during the Middle Holocene in the hyperarid coast of the Atacama Desert. Quaternary International 391: 3-11.
- REBOLLEDO, S., BÉAREZ, P., ZURRO, D., SANTORO, C. M. Y LATORRE, C. (2021a). Big Fish or Small Fish? Differential Ichthyoarchaeological Representation Revealed by Different Recovery Methods in the Atacama Desert Coast, Northern Chile. Environmental Archaeology. <https://doi.org/10.1080/14614103.2021.1886647>
- REBOLLEDO, S., BÉAREZ, P. Y ZURRO, D. (2021b). Fishing during the early human occupations of the Atacama Desert coast: what if we standardize the data? Archaeological and Anthropological Sciences, 13, 152. <https://doi.org/10.1007/s12520-021-01387-0>
- REED, E. C. (1897). Catálogo de los peces chilenos. En Anales de la Universidad de Chile, pág 653- 673.
- RIVADENEIRA, M. M., & MARQUET, P. A. (2007). Selective extinction of late Neogene bivalves on the temperate Pacific coast of South America. Paleobiology, 33(3): 455-468.
- SCHWARZHANS, W. W., & NIELSEN, S. N. (2021). Fish otoliths from the early Miocene of Chile: a window into the evolution of marine bony fishes in the Southeast Pacific. Swiss Journal of Palaeontology, 140(1): 1-62.
- SIELFELD, W., LAUDIEN, J., VARGAS, M., & VILLEGAS, M. (2010). El Niño induced changes of the coastal fish fauna off northern Chile and implications for ichthyogeography. Revista De Biología Marina Y Oceanografía, 45: 705-722.
- SUÁREZ, M. E., & MARQUARDT, C. (2003). Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranchios del Mesozoico y Cenozoico de Chile y comentarios sobre su valor cronoestratigráfico. In Congreso Geológico Chileno (No. 10).
- SUÁREZ, M. E., MARQUARDT, C., LAVENU, A., MARINCOVIC, N., & WILKE, H. G. (2003). Vertebrados marinos Neógenos de la Formación la Portada, II Región, Chile. Actas X Congreso Geológico Chileno (pp. 1–9). Concepción.
- SUÁREZ, M. E., 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.
- SUÁREZ, M. E., RUBILAR-ROGERS, D., OTERO, R., VARGAS, A., & SALLABERRY, M. (2015). Tiburones, rayas y quimeras (chondrichthyes) fósiles de Chile. Publicación Occasional del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, 63: 17-33.
- TORRES, J., (2009). La pesca entre los cazadores recolectores terrestres de la Isla Grande De Tierra Del Fuego, desde la Prehistoria tiempos etnográficos. Magallania, 37: 109-138.

- TORRES, J., Ruz, J., (2011). Pescadores de la tradición cultural Englefield: Datos preliminares en la zona del Estrecho de Magallanes y mar de Otway XII Región de Magallanes, Chile. *Magallania*, 39: 165–176.
- TORRES, J., MAHÉ, K., DUFOUR, J. L., BÉAREZ P. & SAN ROMÁN, M. (2020). Characterizing seasonal fishing patterns and growth dynamics during the Middle and Late Holocene in the Strait of Magellan (Chilean Patagonia): Sclerochronological analysis of tadpole codling (*Salilota australis*) vertebrae. *The Journal of Island and Coastal Archaeology*, 17:1, 1-20.
- VALENZUELA-TORO, A. M., GUTSTEIN, C. S., VARAS-MALCA, R. M., SUAREZ, M. E., & PYENSON, N. D. (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.
- VAN DER MEER, D.G., VAN SAPAROEIA, A.V.D.B., VAN HINSBERGEN, D.J.J., VAN DE WEG, R.M.B., GODDERIS, Y., LE HIR, G. & DONNADIEU, Y., (2017). Reconstructing first-order changes in sea level during the Phanerozoic and Neoproterozoic using strontium isotopes. *Gondwana Research*, 44: 22-34.
- VARGAS, L., 2008. Peces en piedra azul algo más que huesos de peces. Memoria para optar al título de arqueóloga, Universidad de Chile.
- VARGAS, L., FALABELLA, F., & MELÉNDEZ, R., (1993). Bases para el manejo de datos ictioarqueológicos del “juel” (*Trachurus symmetricus* AYRES, 1855) (Pisces: Perciformes: Carangidae). En: *Actas Del XII Congreso Nacional de Arqueología Chilena*. pp. 355–371.
- VILLAFANA, J. A., & RIVADENEIRA, M. M. (2014). Rise and fall in diversity of Neogene marine vertebrates on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology*, 40(4): 659-674.
- VILLAFANA, J. A., & RIVADENEIRA, M. M. (2018). The modulating role of traits on the biogeographic dynamics of chondrichthyans from the Neogene to the present. *Paleobiology*, 44(2): 251-262.
- VILLAFANA, J. A., NIELSEN, S. N., KLUG, S., & KRIWET, J. (2019a). Early Miocene cartilaginous fishes (Chondrichthyes: Holocephali, Elasmobranchii) from Chile: diversity and paleobiogeographic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 96: 102317.
- VILLAFANA, J. A., MARRAMÀ, G., HERNANDEZ, S., CARRILLO-BRICEÑO, J. D., HOVESTADT, D., KINDLIMANN, R., & KRIWET, J. (2019b). The Neogene fossil record of *Aetomylaeus* (Elasmobranchii, Myliobatidae) from the southeastern Pacific. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(1): e1577251.
- WALSH, A. A. (2001). The Bahía Inglesa Formation Bonebed: Genesis and palaeontology of a Neogene konzentrat lagerstätte (Doctoral dissertation, School of Earth and Environmental Sciences, University of Portsmouth, United Kingdom).
- WETZEL, W. (1930). Die Quiriquina-Schichten als Sediment und paläontologischen Archiv. *Palaeontographica, Part A, Vol. 3*, p. 49-106.
- WILKENS, O. 1904. Revision der Fauna der Quiriquina-Schichten. *Neues Jahrbuch Mineral. Geol. Palaont.* 18, 181–284.