

Primeros registros fósiles de Condriictios para la Formación Venado, Mioceno Superior, provincia de Alajuela, Costa Rica

First fossils records of chondrichthyes from Venado Formation, Upper Miocene, Alajuela Province, Costa Rica

Alejandro Argüello-Sáenz^{1, 2, 5*}, César A. Laurito³, Ana L. Valerio⁴, Gustavo Quesada⁵
y Andrés Ulloa^{1, 2, 5}

¹Universidad de Costa Rica (UCR), Escuela Centroamericana de Geología (ECG), San José, Costa Rica

²Universidad de Costa Rica (UCR), Centro de Investigación en Ciencias Geológicas (CICG), San José, Costa Rica

³Museo Nacional de Costa Rica (MNCR), Departamento de Historia Natural, Investigador asociado, San José, Costa Rica

⁴Museo Nacional de Costa Rica (MNCR), Departamento de Historia Natural, San José, Costa Rica

⁵Grupo Espeleológico Anthros (GEA), San José, Costa Rica

*Autor para contacto: alejandro.arguello@ucr.ac.cr

(Recibido: 10/12/2021; aceptado: 04/03/2022)

RESUMEN: Restos dentales de seláceos fueron recolectados en la caverna Gabinarraca, en Venado de San Carlos. Estos fósiles se encontraron en litofacies tipo *grainstone*, asociados a ambientes de estuario lagunar carbonatado característicos de la Formación Venado de edad Mioceno Superior-Plioceno. Entre los restos de tiburones recuperados destacan ejemplares juveniles de *Carcharocles megalodon* asociado a ambientes sublitorales y ambientes de aguas salobres. El hallazgo de estos restos permite evidenciar que especies como el *Carcharocles megalodon* utilizaron las aguas someras del Mioceno donde actualmente se localiza Venado de San Carlos como zona de crianza.

Palabras clave: Chondrichthyes; Formación Venado; Mioceno Superior; cavernas; *Carcharocles megalodon*; Costa Rica.

ABSTRACT: Remains of selachians have been collected at the Gabinarraca cave. These fossils were found in grainstone type lithofacies from the Upper Miocene carbonated lagoon and estuarine sediments of Venado Formation. Among the sharks remains are notorious the juvenile specimens of *Carcharocles megalodon* associated to a shallow marine and brackish waters environments. The discovery of these remains shows that species such as *Carcharocles megalodon* used the shallow waters of the Miocene where Venado de San Carlos is currently located as a breeding area.

Keywords: Chondrichthyes; Venado Formation; Upper Miocene; caves; *Carcharocles megalodon*; Costa Rica.



Introducción

El registro de tiburones y rayas fósiles para Costa Rica es bien conocido, donde se ha reportado el hallazgo de alrededor de 60 especies en formaciones geológicas silicoclásticas marino someras del Mioceno al Plioceno (e.g. Río Banano, Curré, Pacacua, Roca Carballo) (Laurito y Valerio, 2011; Laurito, Valerio, Ovares, Hernández, y Pizarro, 2008; Laurito, Calvo, Valerio, Calvo, y Chacón, 2014) en contraposición, el registro de condriictios procedentes de formaciones carbonatadas es sumamente escaso y los hallazgos por lo general son puntuales (Laurito, Calvo, Valerio, Calvo, y Chacón, 2014; Laurito, 2015; Laurito y Valerio, 2008). El registro de peces fósiles en formaciones geológicas carbonatadas de Costa Rica para el Mesozoico y el Paleógeno, es desconocido hasta el momento, ello a pesar de la predominancia de formaciones nerítico carbonatadas del Campaniano, Paleoceno y Eoceno (Kruckow, 1975; Kruckow y Thies, 1990; Laurito, 1999; Laurito, 2004; Laurito y Valerio, 2008).

La zona de Venado de San Carlos corresponde con una de las mejores exposiciones sedimentarias del Mioceno de Costa Rica para la Zona Norte del país. Aflora una secuencia de calizas, lutitas, limolitas y areniscas (con aporte volcanoclástico) de la Formación Venado asociados a ambientes marino someros (Malavassi y Madrigal, 1970; Obando, 1986; Sen Gupta, Malavassi, L. y Malavassi, E., 1986). La Formación Venado posee edades que van de Mioceno medio a Mioceno Superior (Echandi, 1986; Kamp, 1985; Malavassi y Madrigal, 1970; Sen Gupta et al., 1986). En las facies carbonatadas se encuentra un karst bien desarrollado, con presencia de sistemas de cuevas, sumideros, surgencias y ríos subterráneos. El sistema kárstico de cuevas de Venado alcanza casi los 5 km de pasajes subterráneos, siendo la cueva Gabinarraca la de mayor longitud del país, con un desarrollo de ~2351 m de pasajes (Argüello, 2021; Ulloa, Argüello, Obando y Vargas, 2021, Ulloa, Aguilar, Goicoechea y Ramirez, 2011). Dado que la mayoría, de calizas en el sector se encuentran cubiertas por materiales volcánicos del Pleistoceno al Reciente, aunado al intenso fallamiento que afecta y limita los afloramientos, las cuevas corresponden a las mejores exposiciones continuas de las facies carbonatadas de la Formación Venado en la zona (Argüello, 2021). Este trabajo describe por primera vez y en detalle tres hallazgos fósiles de restos dentales de seláceos, los cuales fueron recuperadas en la cueva Gabinarraca, la cual, se desarrolla en litofacies carbonatadas tipo *grainstone* de la Formación Venado. Asimismo, se analizan las implicaciones paleogeográficas y paleoecológicas de estos hallazgos.

Hallazgo fósil

El presente estudio corresponde con el primer reporte oficial sobre los hallazgos fósiles de peces en cuevas en Costa Rica. El hallazgo se dio en la cueva Gabinarraca, localizada en Venado de San Carlos (Fig. 1), la cual es una de las pocas cuevas abiertas al turismo en Costa Rica (Ulloa y Goicoechea, 2013). El material dental recuperado se encuentra depositado en la colección de fósiles y minerales del Museo Nacional de Costa Rica, bajo los acrónimos CFM-5299, 5300 y 5301. El primer hallazgo se dio en el año 2004, corresponde con el espécimen CFM-5300, el cual fue encontrado por el espeleólogo Gustavo Quedada y el fósil se encontraba *in situ*. El espécimen CFM-5301 fue hallado por Alejandro Argüello en el año 2017 y también se encontraba *in situ*. Estos dos hallazgos se encontraban en litofacies tipo *grainstone*, de acuerdo con clasificación de Dunham (1962). El espécimen CFM-5299 fue encontrado por el guía de las cavernas Alonso Carvajal, el día 22/08/2017. Este último espécimen se encontró en el lecho del río subterráneo que transita por la caverna, por lo que el espécimen presentaba evidencias de erosión y no pudo ser caracterizado. En la figura 1 se muestra un mapa de ubicación con la localidad de Venado de San Carlos, así como el detalle de los hallazgos dentro de la cueva.

Contexto geológico

La Formación Venado aflora en la parte norte de Costa Rica, principalmente en los alrededores del poblado de Venado de San Carlos, donde se encuentra expuesta a lo largo de los ríos La Muerte, Burío, Quebrada El Túnel, Jicarito, Pataste y algunas quebradas menores, aunque esta formación también presenta afloramientos aislados en los alrededores de Florencia (Obando, 1986), Quebrada el Pato y Santa Eulalia (Echandi, 1986). La Formación Venado se encuentra constituida por calizas

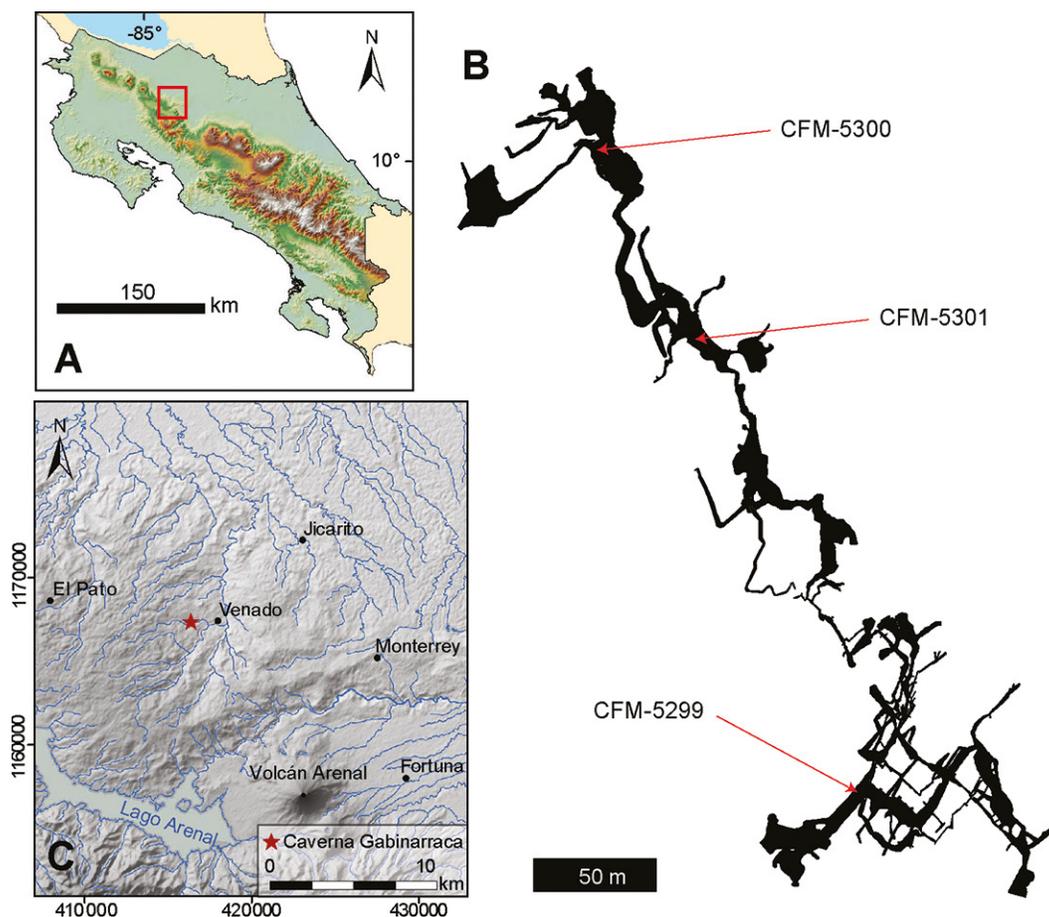


Fig. 1: A) Mapa Regional, el rectángulo rojo muestra la zona de estudio de la parte C. B) Contorno de la Caverna Gabinarraca donde se señalan los sitios donde se dieron los hallazgos fósiles. Contorno de la caverna modificado de Ulloa y Vargas (2021). C) Mapa a detalle de la zona de estudio, con las principales locaciones, la estrella roja muestra la ubicación de la caverna Gabinarraca.

(*grainstone*, *packstone* y *wackestone*), lutitas, limolitas y areniscas tonalidad azul/verdosa, con algunos horizontes bituminosos y capas de carbón (Argüello, 2021; Malavassi y Madrigal, 1970). Contemporáneamente a la Formación Venado, se presentan intrusiones de finales del Mioceno correlacionadas con la Formación Grifo Alto, los cuales fueron contemporáneos y afectaron al proceso de depositación de los sedimentos. La zona presenta una cobertura de materiales volcánicos recientes, que van desde lavas y lahares asociadas a la Formación Monteverde, además de depósitos piroclásticos recientes (Rojas, 2019; Argüello, 2021).

Malavassi, y Madrigal (1970) la ubican en Mioceno Medio a Mioceno Superior por la presencia de fósiles de ostrácodos, pelecípodos y foraminíferos, la ELF (Kamp, 1985; en Echandi, 1986) la sitúa en el Mioceno Superior basado en *Globigerinoides trilobus* y *G. quadrilobatus*, así como en algunos gasterópodos. Kamp (1985) en Echandi (1986) por medio de análisis palinológicos le asigna una edad de Mioceno Medio o “más joven”. Sen Gupta et al. (1986), ubican la Formación Venado en la edad Tortoniano-Messiniano (Mioceno Superior), basándose en foraminíferos bentónicos (ecofenotipos de *Ammonia parkinsoniana*) y foraminíferos plantónicos (*Globigerina praebulloides* Blow), así como Ostrácodos del género *Radimella*. Echandi (1986) destaca la presencia de fauna bentónica, restos vegetales, gasterópodos y bivalvos (*Pecten* sp.).

Obando (1986) menciona que la Formación Venado se depositó en un ambiente de aguas marinas y salobres, en tierras bajas, con un aporte importante de sedimentos continentales. Echandi, (1986) describe un ambiente de sedimentación que va desde litoral hasta infralitoral, asociados a pantanos marinos y marismas de poca profundidad y alto aporte volcánico. Calvo

y Bolz (1987) describen a detalle dos sistemas deposicionales para la formación: un sistema lagunar o retrobarra (compuesto por lumaquelas, areniscas fosilíferas y lentes de carbón) y una barra arenosa carbonatada (producto del detrito de moluscos y balánidos). Algunas de las interpretaciones paleoambientales sugieren un estuario lagunar con barra arenosa, con un considerable aporte de material volcánico e influencia fluvial (Calvo y Bolz, 1987). Recientemente, Argüello (2021) realiza un mapeo geológico detallado de la zona de Venado, y caracteriza las fallas y cuevas de la zona, donde resalta un importante control estructural interrumpe la continuidad de la secuencia sedimentaria.

Paleontología

Clase Chondrichthyes Huxley 1880
 Subclase Elasmobranchii Bonaparte 1838
 Corte Euselachii Hay 1922
 Subcorte Neoselachii Compagno 1977
 Superorden Squalomorphii Compagno 1973
 Orden Lamniformes Berg 1958
 Familia Otodontidea Glickman 1964
 Género: *Carcharocles* Jordan y Hannibal 1923
Carcharocles megalodon (Agassiz, 1835)

Otodus (Megaselachus) megalodon (Agassiz, 1835)

Mioceno Medio – Plioceno temprano de 15.9 a 3.6 Ma cf. Boessenecker, R.W. Ehret, Long, Churchill, Martin, y Boessenecker, S. J., 2019 y a 2, 6 Ma cf. Pimiento y Clements (2014).

Sinonimia: A continuación, se indican algunas de las sinonimias más comunes utilizadas tradicionalmente para la especie. Para una exhaustiva revisión se recomienda consultar a Cappetta (1970), Antunes y Jonet (1970), Laurito (1999) y Mikuž (2015).

- *Carcharocles megalodon* (Agassiz, 1843) en Müller, 1969.
- *Procarcharodon megalodon* (Agassiz) en Longbottom, 1979.
- *Carcharodon megalodon* Agassiz en Bendix-Almgreen, 1983.
- *Megaselachus megalodon* (Agassiz, 1835) en Schultz, 2013.
- *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz 1835) en Trif y Codrea, 2017.
- *Otodus megalodon* (Agassiz, 1835) en Maisch, Becker y Chabertlain Jr., 2018.
- *Otodus megalodon* (Agassiz, 1835) en Laurito, Valerio y Calvo (2022).

Material: El CFM-5299 (no ilustrado) corresponde a un fragmento erodado compuesto por parte de la corona y la porción mediana de la raíz. El CFM-5300 corresponde a un ejemplar juvenil casi completo de cual se perdió parte lóbulo radicular mesial y el ápice de la corona (ver figuras 2 a, b y c).

Descripción: Diente superior lateral derecho de corona alta triangular con filos aserrados y serramiento uniforme. Altura total 63 mm y ancho total inferido 54 mm, altura de la corona 44 mm y ancho inferido de la corona 50 mm; el filo mesial es ligeramente convexo y el filo comisural es ligeramente cóncavo. La cara lingual de la corona es inflada y presenta una pequeña escotadura que marca la transición al talón comisural que es muy reducido, corto, aserrado con denticulaciones progresivamente más pequeñas y de contorno redondeado; su límite con la raíz está marcado por un cuello corto y ancho en sentido mesio-distal, tipo “chevron”. Por otra parte, la cara labial de la corona es ligeramente cóncava y presenta una hendidura en su parte mediana.

La raíz presenta una cara lingual ligeramente inflada, corta y alargada con bordes rectos; una cara basal casi plana e inclinada y no se observa un foramen nutricio propiamente dicho; la cara labial presenta un lóbulo radicular comisural ligeramente protuberante.

Discusión: El diente es asimétrico, lo que confirma se trata de un diente de posición lateral intermedia, no tan próximo a la sínfisis; la corona inflada y relativamente ancha confirma que se trata de un diente superior. Sus pequeñas dimensiones, lo

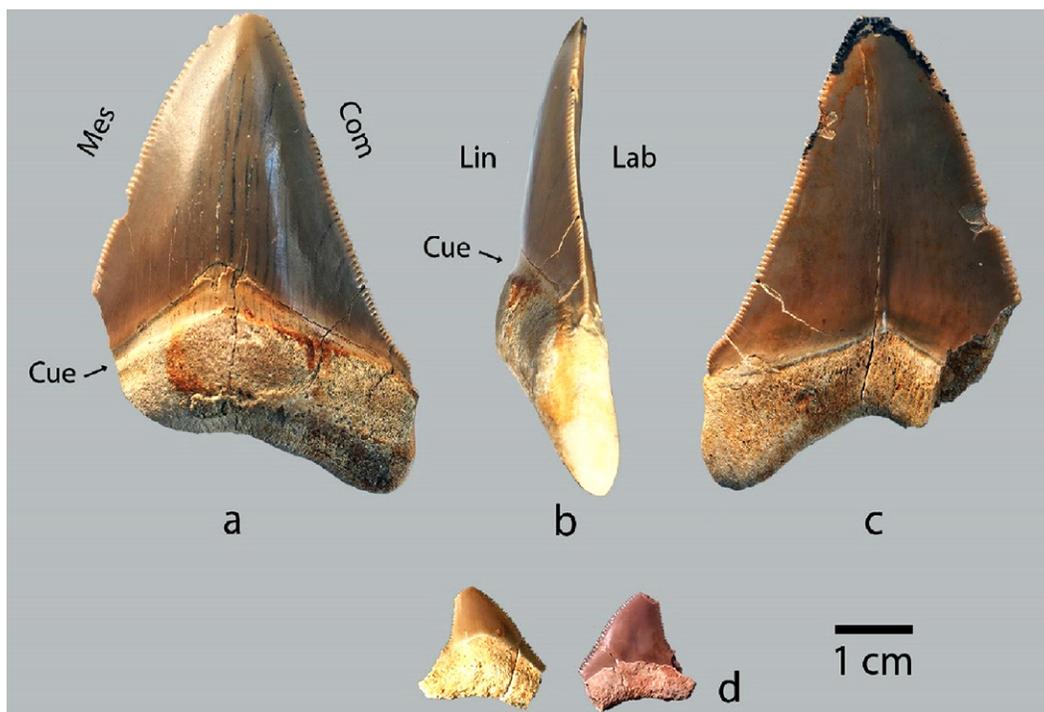


Fig. 2: *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz, 1835), ejemplar juvenil CFM-5300 en norma a. lingual Lin, b. filo mesial Mes y c. labial Lab. *Carcharhinus* sp. ejemplar CFM-5301 d. en vista lingual y labial. Otras abreviaturas: cuello lingual Cue y filo comisural Com. Escala visual 1 cm.

ubican dentro del rango intermedio de los dientes de un juvenil según el cuadro comparativo para los estadios ontogenéticos observados para *Otodus (Megaselachus) megalodon* propuestos por Pimiento (2010); Pimiento, Ehret, MacFadden y Hubbell, (2010) para la Formación Gatún en Panamá.

Las principales diferencias observadas con respecto a dientes de adultos de *Otodus (Megaselachus) chubutensis* [Ameghino, 1901 a 1902] con dimensiones similares, son:

- aspecto general de la corona, inflada; en *O. chubutensis* presenta bordes más rectos y coronas altas y angostas.
- la cara lingual es ligeramente cóncava, en *O. chubutensis* se observa una protuberancia que le da una notable convexidad en la porción media.
- cuello corto y muy ancho en sentido mesio distal que en *O. chubutensis* es relativamente más alto y angosto.

Distribución paleobiogeográfica y edad: *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz, 1835) se caracteriza por tener una distribución cosmopolita, pantropical y pan-subtropical, por lo que el registro de sus hallazgos resulta ser un hecho frecuente en las secuencias marino someras del Neógeno a nivel planetario.

En América Central ha sido descrito para el Mioceno Superior de las Formaciones Gatún (Gillette, 1984; Pimiento, Gonzales-Barba, Ehret, Hendy, MacFadden y Jaramillo, 2013; White, 1955), Chagres (Carrillo-Briceño, De Gracia, Pimiento, Aguilera, Kindkimannm Santamarina, y Jaramillo, 2015) y Chucunaque en la localidad de Lago Bayano (Perez, Pimiento, Hendy, Gonzáles-Barba, Hubbell y MacFadden, 2017) en Panamá.

En Costa Rica *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz, 1835) fue inicialmente descrito para la Formación Pacagua (Crosby, 1945) y luego para la Formación Roca Carballo (Kruckow y Thies, 1990) ambas de edad Mioceno Medio, para el Mioceno Superior-Plioceno Inferior de la Formación Uscari (Laurito, 1999) y la Formación Montezuma de edad Plioceno (Laurito, 1999).

El presente hallazgo corresponde al primer registro de *Carcharocles megalodon* (Agassiz, 1835) para la Formación Venado y supondría un rango de edad Mioceno Superior-Plioceno.

Paleoecología: *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz, 1835) fue un potente nadador oceánico, lo que es confirmado por su distribución cosmopolita; también habitó en ambientes neríticos tanto continentales como insulares y ocupó como tiburón la categoría de máximo depredador en la cadena alimentaria (Laurito, 1999). Sobre manera, por su gran tamaño con una media de 17,9 m en el Mioceno Medio y 10,2 m en el Mioceno Superior (sensu Pimiento y Balk, 2015). Su dieta se basó principalmente de cetáceos (delfines y ballenas de mediano y pequeño tamaño); además de pinnípedos, sirenios, tortugas y grandes peces (Aguilera y Rodríguez de Aguilera, 2004; Orangel Aguilera, García, y Cozzuol, 2008; Cigala Fulgosi, 1990; Collareta, Lambert, Landini, Di Celma, Malinverno, Varas-Malca, Urbina, Bianucci, 2017; Godfrey, Ellwood, Groff, y Verdin, 2018).

El registro de especímenes juveniles en sedimentos sublitorales, como en el caso del presente estudio, correspondientes a un arrecife somero es evidencia de que usaron dichos ambientes como zonas de crianza según lo determinado por Pimiento, 2010; Pimiento, Ehret, MacFadden y Hubbell, 2010).

Orden Carcharhiniformes Compagno 1973
Familia Carcharhinidae Jordan y Evermann 1896
Género *Carcharhinus* Blainville 1816
Carcharhinus sp.

Material: el CFM- 5301 corresponde a un diente superior lateral derecho, fragmentado, ver figura 2 d.

Descripción: diente superior de contorno triangular con corona volcada comisuralmente y con el extremo apical roto. Faltan el talón y el lóbulo radicular mesial, por el contrario, el talón y el lóbulo radicular comisural se preservan parcialmente. La cara lingual de la corona es convexa en tanto su cara labial es plana con un inconspicuo pliegue basal de contorno triangular. Los filos son finamente aserrados y se extienden a lo largo del talón comisural. El cuello lingual es amplio, pero la raíz es relativamente baja con un foramen nutricio observable en su cara basal.

Discusión: el diente presenta una corona triangular asimétrica, lo que indica que se trata de un diente superior lateral. Debido a la pérdida del talón y lóbulo radicular mesial, no se puede determinar si la cúspide estaba o no separada del respectivo talón o si era continuo. La falta de estos elementos morfológicos no permite hacer una determinación específica.

Distribución paleobiogeográfica: el género *Carcharhinus* está presente en la Formación Río Banano en la localidad de Finca Sacramento de edad Mioceno Inferior (Laurito et al., 2014), en la Formación Punta Judas y en la localidad de Lomas de Siquirres de la Formación Río Banano, ambas del Mioceno Medio; en la Formación Curré en la sección de San Gerardo de Limoncito de edad Mioceno Superior; Formación Uscari en la localidad de Alto Guayacán de edad Mioceno Superior – Plioceno Inferior (Laurito, 1999; Laurito, 2004; Laurito y Valerio, 2008; Laurito, Valerio, Ovaes, Hernández, y Pizarro, 2008) y por último, el actual registro de la Formación Venado.

Paleoecología: como cualquier tiburón del género *Carcharhinus*, habitó las aguas cálidas y templado cálidas de las plataformas continentales e insulares y los ambientes tropicales costeros y pelágicos, tanto en aguas someras muy próximas a la costa y del mar abierto, como en áreas próximas al borde de las plataformas y en nuestro caso un visitante del arrecife sublitoral de pelectinidos.

Discusión

El Mioceno Superior fue la época donde se dio el acmé sedimentario de la Formación Venado y ello ocurrió en una cuenca sedimentaria poco profunda ubicada entre el paleoarco volcánico de Sarapiquí al Noreste y el entonces surgente vulcanismo asociado con los montes del Aguacate al Oeste. Paleogeográficamente los mares someros de América Central Meridional, en particular los del Costa Rica y el Sur y Suroeste de Nicaragua eran parte de un sistema de pasos oceánicos que comunicaban el Pacífico Oriental con el Mar Caribe. De allí que las faunas de tiburones y peces óseos miocénicos sean particularmente cosmopolitas con un alto grado de pantropicalidad según ha sido observados por muchos autores (Antunes y Jonet, 1970; Cappetta, 1970; Carrillo-Briceño, Aguilera y Rodríguez, 2014; Laurito, 1999)

El hallazgo de ejemplares juveniles de *Otodus (Megaselachus) megalodon* (Agassiz, 1835) en la zona, aporta a la paleogeografía del Mioceno Superior y refuerza la dinámica de la sedimentación en un ambiente somero, ya que al igual que muchos de los tiburones actuales, en su etapa juvenil suelen vivir en zonas someras para promover su desarrollo, obtener comida y evitar depredadores adultos (Heithaus, 2007; Heupel, Carlson, y Simpfendorfer, 2007). El presente registro es concordante con los ambientes sedimentarios determinados por Calvo y Bolz, (1987) tipo Estuario-Lagunar poco profundo, protegido por una barra lagunar, lo cual dichos autores dedujeron a partir del análisis microfacial de la secuencia carbonatada y las faunas de foraminíferos bentónicos, lo que nos lleva a concluir que *O. megalodon* como juvenil podía ingresar a ambientes salobres influenciados por las mareas, algo comúnmente observado en varias especies de *Carcharhinus*.

Conclusiones

Se describen los primeros registros fósiles de condricios para la Formación Venado, un diente superior lateral de *Carcharocles megalodon* que determinamos como una forma juvenil de acuerdo a sus dimensiones y un diente superior lateral derecho de un adulto de *Carcharhinus* sp.; la especie de este último no se pudo determinar por falta de ejemplares adicionales y por la pérdida de los externos distales.

El registro fósil de un juvenil de *Otodus megalodon*, reafirma la naturaleza sedimentaria de esta formación del Mioceno Superior-Plioceno, permitiendo constatar la existencia de mares someros y el desarrollo de amplios arrecifes en la zona norte del país.

Como recomendación, los hallazgos incipientes de restos de peces en la Formación Venado, justifican la importancia de densificar los estudios paleontológicos en dicha formación y así mejorar el conocimiento de la paleobiogeografía durante el tiempo pre y post cierre del istmo, tanto en la plataforma carbonatada como en las secuencias más someras.

Agradecimientos

Esta investigación fue apoyada por el Centro de Investigación en Ciencias Geológicas de la Universidad de Costa Rica (proyecto 830-B7-297). Se agradece a la familia Solís Cubero por toda la hospitalidad y apoyo durante las exploraciones geológicas y espeleológicas. También a todos los guías de las Cavernas del Venado, en especial a Alonso Carvajal, el cual nos describió el punto de hallazgo y Fausto Pérez por todo su apoyo logístico. Se agradece al Grupo Espeleológico Anthros por el apoyo durante las exploraciones espeleológicas, el mapeo y caracterización geo-espeleológica.

Referencias bibliográficas

- Aguilera, O. A., y Rodríguez de Aguilera, D. (2004). Giant-toothed White Sharks and Wide-toothed Mako (Lamnidae) from the Venezuela Neogene: Their Role in the Caribbean, Shallow-water Fish Assemblage. *Caribbean Journal of Science*, 40(3), 368–382.
- Aguilera, O. A., García, L., y Cozzuol, M. A. (2008). Giant-toothed white sharks and cetacean trophic interaction from the Pliocene Caribbean Paraganá Formation. *Paläontologische Zeitschrift*, 82(2), 204–208. doi: 10.1007/BF02988410
- Antunes, M. T., y Jonet, S. (1970). Requins de l'Helvétien supérieur et du Tortonien de Lisbonne. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa*, 16(1), 119–280, 1-20 pl.
- Argüello, A. (2021). *Estudio tectónico y kárstico de la región Venado de San Carlos, Costa Rica* (Tesis de licenciatura inédita). Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Boessenecker, R. W., Ehret, D. J., Long, D. J., Churchill, M., Martin, E., y Boessenecker, S. J. (2019). The Early Pliocene extinction of the mega-toothed shark *Otodus megalodon*: a view from the eastern North Pacific. *PeerJ*, 7, e6088. doi: 10.7717/peerj.6088.

- Calvo V, C., y Bolz, A. (1987). Secuencia Venado un estuario tropical. *Revista Geológica de América Central*, 6, 1–24.
- Cappetta, H. (1970). Les Sélaciens du Miocène de la région de Montpellier. *Paleovertebrata, Mémoire extraordinaire*, 1-139.
- Carrillo-Briceño, J. D., Aguilera, O. A., y Rodríguez, 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, J. D., De Gracia, C., Pimiento, C., Aguilera, O. A., Kindlimann, R., Santamarina, P., y Jaramillo, C. (2015). A new Late Miocene chondrichthyan assemblage from the Chagres Formation, Panama. *Journal of South American Earth Sciences*, 60, 56–70. doi: 10.1016/j.jsames.2015.02.001
- Cigala Fulgosi, F. (1990). Predation (or possible scavenging) by a great white shark on an extinct species of bottlenosed dolphin in the Italian Pliocene. *Tertiary Research*, 12, 17–36.
- Collareta, A., Lambert, O., Landini, W., Di Celma, C., Malinverno, E., Varas-Malca, R., Urbina, M., y 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
- Crosby, I. (1945). Geología del Cañón del Río Virilla, en la Meseta Central Occidental de Costa Rica. *Boletín Técnico. Departamento Nacional de Agricultura*, 49, 84–91.
- Dunham, R. J. (1962). Classification of carbonate rocks according to depositional textures. En W. E. Ham (ed.), *AAPG Memoir, 1* (pp. 108-121). Tulsa, Oklahoma: AAPG (American Association of Petroleum Geologists).
- Echandi, E. (1986). *Informe geológico de la región Venado - Monterrey*. San José: Recope. Informe inédito.
- Gillette, D. D. (1984). A marine chondrichthyan fauna from the Miocene of Panama, and the Tertiary Caribbean faunal province. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4, 172–186.
- Godfrey, S., Ellwood, M., Groff, S., y Verdín, M. (2018). *Carcharocles-Bitten Odontocete Caudal Vertebrae from the Coastal Eastern United States*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63. doi: 10.4202/app.00495.2018
- Heithaus, M. (2007). Nursery Areas as Essential Shark Habitats: A Theoretical Perspective. *American Fisheries Society Symposium*, 50, 3–13.
- Heupel, M. R., Carlson, J. K., y Simpfendorfer, C. A. (2007). Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series*, 337, 287–297.
- Kruckow, T. H. (1975). Haifish-Zähne als präkolumbianische Werkzeuge aus Costa Rica (Mittelamerika) und Nordamerika. *Jb. Wittheit Bremen*, 19, 194–197.
- Kruckow, T. H., y Thies, T. (1990). Die Neoselachier der Paläokaribik (Pisces: Elasmobranchii). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 119, 1–102.
- Laurito, C. A. (1999). *Los seláceos fósiles de la localidad de Alto Guayacán (y otros ictiolitos asociados): Mioceno Superior-Plioceno Inferior de la Formación Uscari, Provincia de Limón, Costa Rica*. San José: Texto Comunicación S.A.
- Laurito, C. A. (2015). Nuevos registros fósiles de *Otodus* (*Megaselachus*) *chubutensis* [Ameghino, 1901 a 1902] para el Mioceno Inferior de Costa Rica, América Central. *Revista Geológica de América Central*, 53. doi: 10.15517/rgac.v53i0.21141
- Laurito, C. A. y Valerio, A. L. (2011). Ictiofauna de la localidad de San Gerardo de Limoncito, Formación Curré, Mioceno Superior, cantón de Coto Brus, provincia de Puntarenas, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 39, 65–85. doi: 10.15517/rgac.v0i39.12249
- Laurito, C. A., Valerio, A. L., Ovares, E., Hernández, A. C., y Pizarro, D. (2008). Peces fósiles de la localidad Lomas de Siquirres, cauce del río Reventazón, Formación Río Banano, Mioceno Superior, provincia de Limón, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 38, 11–25.
- Laurito, C., Calvo, C., Valerio, A., Calvo, A., y Chacón, R. (2014). Ictiofauna del Mioceno Inferior de la localidad de Pacuare de Tres Equis, Formación Río Banano, provincia de Cartago, Costa Rica, y descripción de un nuevo género y una nueva especie de Scaridae. *Revista Geológica de América Central*, 50, 153–192.
- Laurito, C. (2004). Ictiofauna de la Formación Punta Judas, Mioceno Medio, Provincia de Puntarenas, Costa Rica. *Brenesia*, 62, 57–74.
- Laurito, C., y Valerio, A. (2008). Ictiofauna de la localidad de San Gerardo de Limoncito, Formación Curré, Mioceno Superior, cantón de Coto Brus, provincia de Puntarenas, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 39, 65–85.

- Laurito, C, Valerio, A., Ovares, E., Hernández, A., y Pizarro, D. (2008). Peces fósiles de la localidad Lomas de Siquirres, cauce del río Reventazón, Formación Río Banano, Mioceno Superior, provincia de Limón, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 39, 11–25.
- Maisch IV, H. M., Becker, M. A., y Chamberlain Jr, J. A. (2020). Macroborings in *Otodus megalodon* and *Otodus chubutensis* shark teeth from the submerged shelf of Onslow Bay, North Carolina, USA: implications for processes of lag deposit formation. *Ichnos*, 27(2), 122–141. doi: 10.1080/10420940.2019.1697257
- Malavassi, E., y Madrigal, R. (1970). Reconocimiento geológico de la Zona Norte de Costa Rica. *Informes Tencios y notas Geológicas*, 38, 1–18.
- Obando, L. (1986). Estratigrafía de la Formación Venado y Rocas Sobreyacientes (Mioceno-Reciente) Provincia de Alajuela, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 5, 73–104.
- Perez, V. J., Pimiento, C., Hendy, A., González-Barba, G., Hubbell, G., y MacFadden, B. J. (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. (2010). *Systematics, paleobiology, and paleoecology of late Miocene sharks (Elasmobranchii, Selachii) from Panama: integration of research and education* (Tesis de maestría inédita). University of Florida, Gainesville, Florida, Estados Unidos.
- Pimiento, C., y Balk, M. A. (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., y Clements, C. F. (2014). When Did *Carcharocles megalodon* Become Extinct? A New Analysis of the Fossil Record. *PLoS ONE*, 9(10): e111086. doi: 10.1371/journal.pone.0111086
- Pimiento, C., Ehret, D. J., MacFadden, B. J., y 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, D. J., Hendy, A. J. W., MacFadden, B. J., y Jaramillo, C. (2013). Sharks and rays (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the late Miocene Gatun Formation of Panama. *Journal of Paleontology*, 87(5), 755–774. doi: <https://doi.org/10.1666/12-117>
- Rojas, M. (2019). *Geología De La Hoja Monterrey – 3247 I*. Dirección de Geología y Minas, Departamento de Investigación. [http://www.geologia.go.cr/geologia/mapas/mapas_geologicos/Hoja%20Geologica%20Monterrey%20II%20Edicion%20\(Folleto%20explicativo\).pdf](http://www.geologia.go.cr/geologia/mapas/mapas_geologicos/Hoja%20Geologica%20Monterrey%20II%20Edicion%20(Folleto%20explicativo).pdf)
- Sen Gupta, B., Malavassi, L., y Malavassi, E. (1986). Late Miocene shore in northern Costa Rica: Benthic foraminiferal record. *Geology*, 14, 218–219. doi: 10.1130/0091-7613(1986)14<218:LMSINC>2.0.CO;2
- Ulloa, A., y Vargas, M. (2021). Caverna Gabinarraca escala 1:500. *Revista Geológica de América Central*, 64, Material suplementario. doi:10.15517/rgac.v0i64.4661
- Ulloa, A., Aguilar, T., Goicoechea, C., y Ramírez, R. (2011). Descripción, clasificación y aspectos geológicos de las zonas kársticas de Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 45, 53-74.
- Ulloa, A., Argüello, A., Obando, A., y Vargas, M. (2021). Geomorfología y espeleogénesis del sistema kárstico de cuevas de Venado, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 64, 1-31, doi: 10.15517/rgac.v0i64.46619
- Ulloa, A., y Goicoechea, C. (2013). Geotourism Potential of Underground Sites in Costa Rica. *Campinas, SeTur/SBE. Tourism and Karst Areas*, 6(1), 1–56. Recuperado de http://www.sbe.com.br/ptpc/tka_v6_n1_043-056.pdf
- White, E. I. (1955). On *Lamna eurybathrodon* Blake. *Annals and Magazine of Natural History*, 8, 191–193.