

Consideraciones taxonómicas acerca de la paleoictiofauna de la localidad de Alto Guayacán, Formación Uscari, Mioceno tardío-Plioceno temprano [N17 a N19]: registro del género *Nebrius* e ictiolitos asociados

Taxonomic considerations about the paleo-ichthyofauna of the locality of Alto Guayacán, Uscari Formation, late Miocene-early Pliocene [N17 a N19]: record of the genus *Nebrius* and associated ichthyolites

César A. Laurito¹, *, Cristian Calvo² & Ana L. Valerio³

¹Museo Nacional de Costa Rica, Investigador asociado, San José, Costa Rica

²Museo Nacional de Costa Rica, Voluntario Sección de Geología, San José, Costa Rica

³Museo Nacional de Costa Rica, Departamento de Historia Natural, Sección de Geología, San José, Costa Rica

*Autor para contacto: Eremotherium1961@gmail.com

(Recibido: 05/07/2024; aceptado: 10/04/2025)

RESUMEN: Se analizan restos dentales y escamas dérmicas de tiburones de la familia *Ginglymostomatidae* procedentes de la Formación Uscari. Los restos fósiles se compararon con elementos similares de las especies actuales incluidas dentro de los géneros *Nebrius* y *Ginglymostoma*, y se plantea la posibilidad de que el género *Ginglymostoma* sea parafilético.

Palabras clave: Orectolobiformes; *Ginglymostomatidae*; *Nebrius*; *Ginglymostoma*; Costa Rica.

ABSTRACT: Teeth remains and dermal scales of sharks of the *Ginglymostomatidae* family from the Uscari Formation are analyzed. The fossil remains were compared with similar elements of extant species included within the genera *Nebrius* and *Ginglymostoma*, raising the possibility that the genus *Ginglymostoma* is paraphyletic.

Keywords: Orectolobiformes; *Ginglymostomatidae*; *Nebrius*; *Ginglymostoma*; Costa Rica.



Introducción

Laurito (1999) registró para la localidad de Alto Guayacán y la Fm. Uscari, 2 dientes de tiburón que atribuyó a la especie *Ginglymostoma delfortriei* Daimeries, 1889, así como un conjunto de denticulos dérmicos que asoció al género Galeocerdo. Materiales que hoy están resguardados en la Sección de Geología del Museo Nacional de Costa Rica y son objeto de revisión en el presente artículo.

En la actualidad la familia Ginglymostomatidae Gill, 1862, está representada por los géneros *Pseudoginglymostoma* Dingerkus, 1986, restringido al Océano Indico Occidental y África Oriental, incluyendo las islas Mauricio y las Seychelles; *Nebrius* Rüppell, 1837, restringido al Pacífico Occidental y el Índico; y el género *Ginglymostoma* Müller y Henle, 1837 que habita el Atlántico Occidental desde Rhode Island hasta el sur del Brasil, incluyendo el Golfo de México y el Mar Caribe; el Atlántico Oriental desde las Islas de Cabo Verde, las costas de Senegal, Camerún y Gabón y también ha sido registrado en el Golfo de Gascona en Francia. En el Pacífico Oriental el género *Ginglymostoma* se registra desde el Sur de Baja California hasta el Perú (Compagno, 1984).

En Costa Rica el género *Ginglymostoma* está presente tanto en el Caribe como en el Pacífico y está representado por 2 especies, *Ginglymostoma unami* Del Moral-Flores et al. (2015) que se restringe al Pacífico Oriental y *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788) con poblaciones en el Caribe y Atlántico occidental y una población disyuntiva en el Atlántico oriental. Anterior al trabajo de Del Moral-Flores et al. (2015), ambas especies se consideraban pertenecían a una única especie *Ginglymostoma cirratum* con distribución anfiamericana, aunque ya autores anteriores sugerían que lo anterior se aceptaba a pesar de las abundantes diferencias morfológicas a nivel corporal, dental e incluso de los denticulos dérmicos que habían sido observadas por diversos autores (Del Moral-Flores et al., 2015).

El material analizado proviene de la localidad fosilífera de Alto Guayacán se ubica 11 km al oeste de la ciudad de Siquirres. Estratigráficamente fueron recolectados en la Formación Uscari, en una de sus secciones más jóvenes con una edad Mioceno Superior cuspidal – Plioceno Inferior basal correspondientes a las biozonas N17, N18 y N19 de foraminíferos planctónicos, correspondientes con las épocas Messiniano-Zancleano (Fig. 1).

Fuera de la localidad de Alto Guayacán, existe otro registro de un orectolobiforme, Ginglymostomatidae fósil en el territorio nacional, el mismo fue recolectado por el Dr. Orangel Aguilera, quien lo asocia al género *Ginglymostoma*, recuperado en la Fm. Moín de edad Pleistoceno inferior-medio.

Paleontología

Orden Orectolobiformes Applegate, 1972

Familia Ginglymostomatidae Gill, 1862

Género *Nebrius* Rüppell, 1837

Nebrius sp.

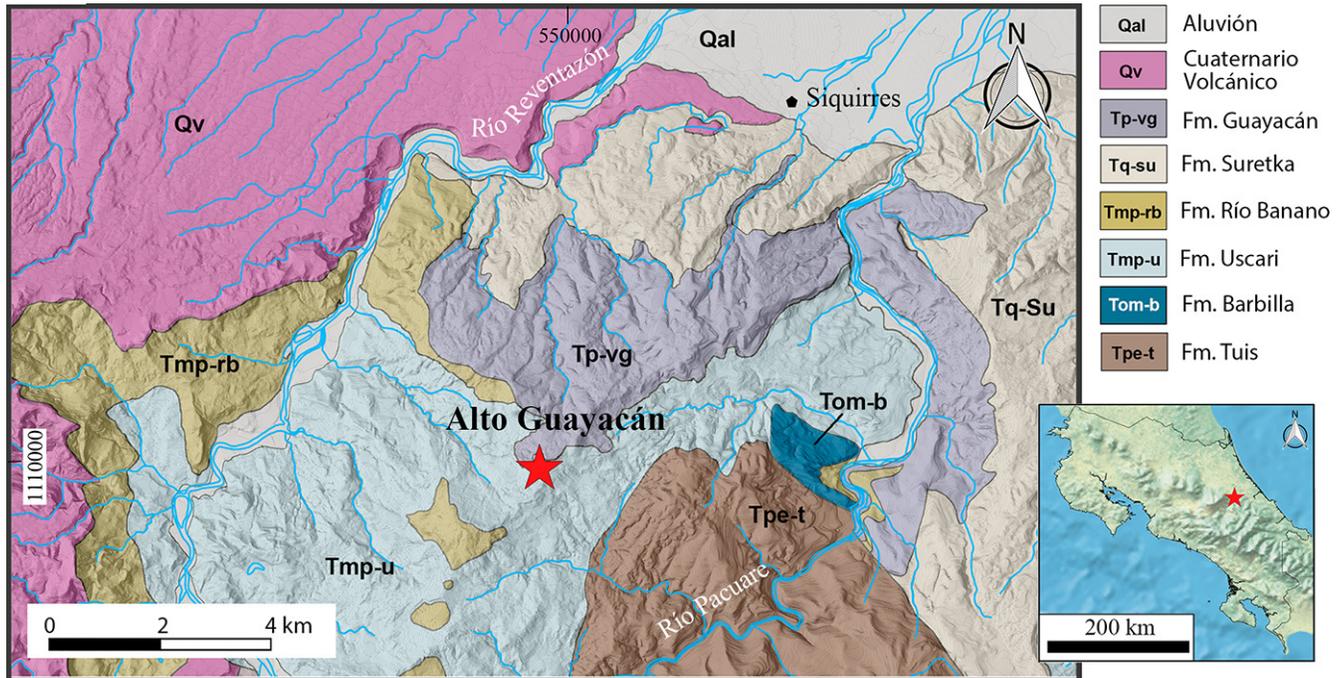


Fig. 1: Mapa geológico de una parte de la vertiente Caribe, entre las cuencas de los ríos Reventazón y Pacuare, y de ubicación de la localidad fosilífera de Alto Guayacán en el contexto local y en Costa Rica. Los sedimentos marinos corresponden con la Formación Uscari [Tmp-u] en la sección noroccidental de la cuenca Limón Sur, las redes de drenaje están representadas por líneas celestes y los poblados más importantes están representados por pequeños pentágonos negros. Datos geológicos compilados a partir de observaciones propias y los trabajos de: Bottazzi-Basti et al. (2021), Cervantes (1989), Denyer y Alvarado (2007), Fernández (1987), Laurito (1999), Segura et al. (2011) y Tournon (1984). Figura modificada y redibujada de Calvo et al. (2023).

Sinonimia

Ginglymostoma delfortriei en Laurito (1999) pág. 43, lám. 44, fig. 1.

Materiales

Dos dientes, el ejemplar CFM-3906 de posición postero-lateral inferior y el CFM-3907 de posición comisural, ver figura 2a y 2b respectivamente, y 9 denticulos dérmicos asociados, siete de los cuales se ilustran en las figuras 3 y 4. Además del material fósil arriba indicado, se contó con el ejemplar CR-1873 correspondiente a una mandíbula de *Nebrius ferrugineus* (Lesson, 1830) colectada en Filipinas y que forma parte de las colecciones de la Sección de Geología del Museo Nacional de Costa Rica, como material comparativo.

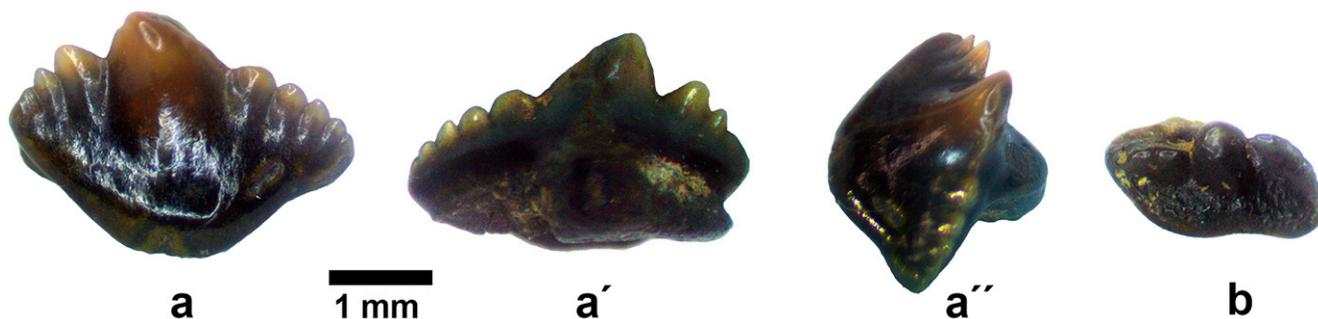


Fig. 2: *Nebrius* sp., ejemplar CFM-3906 diente antero-lateral en vistas a. labial, a'. lingual y a''. mesial y el ejemplar CFM-3907 b. diente comisural en vista oclusal.

Dientes orales

El CFM-3906 es un diente de pequeño tamaño, mucho más ancho que alto con la corona bien preservada y la raíz solo de manera parcial. La corona es ligeramente asimétrica e inflada con una cúspide central ancha y sobresaliente, inclinada en sentido comisural y ligeramente hacia atrás, presenta dos cúspides laterales proximales y cuatro cúspides laterales mesiales, en general las primeras cúspides laterales son más grandes que las cúspides restantes. Su cara externa o labial es ligeramente convexa y posee un amplio mandil que cubre la unión entre la raíz y la corona; su cara interna o lingual es fuertemente convexa en la región de la cúspide principal y presenta una úvula que se proyecta lingualmente cerca de la parte central y hacia la base de la corona. La raíz presenta una cara basal plana en la que se preserva el lóbulo comisural. También, se observa parte de la amplia abertura basal y de la protuberancia medio-lingual. Labialmente, el lóbulo radicular preservado llega a proyectarse por delante de la corona.

El ejemplar CFM-3907 corresponde a una corona aislada de un diente de posición comisural, muy pequeña (menor a los 2 mm de ancho), con una cúspide secundaria a cada lado, ligeramente menores en tamaño que la cúspide principal.

Dentículos dérmicos asociados

Laurito (1999) recuperó 9 escamas dérmicas, que presentan características muy particulares como lo son coronas masivas, altas con contornos romboidales y en algunos casos con los márgenes anteriores redondeados. Presentan una carena mediana en la parte central de la superficie del dentículo que se infla de manera conspicua originando una figura central abombada y alargada, que puede presentar desgaste por fricción como es el caso del ejemplar de la figura 3.5 con fuerte desgaste o el ejemplar de la figura 3.6 con desgaste incipiente. También se observan de 2 a 4 pares de carenas laterales, más angostas de longitud variable. Las raíces son bajas, aproximadamente un tercio de la altura de las coronas y limitan a estas últimas mediante un cuello ligeramente más angosto.

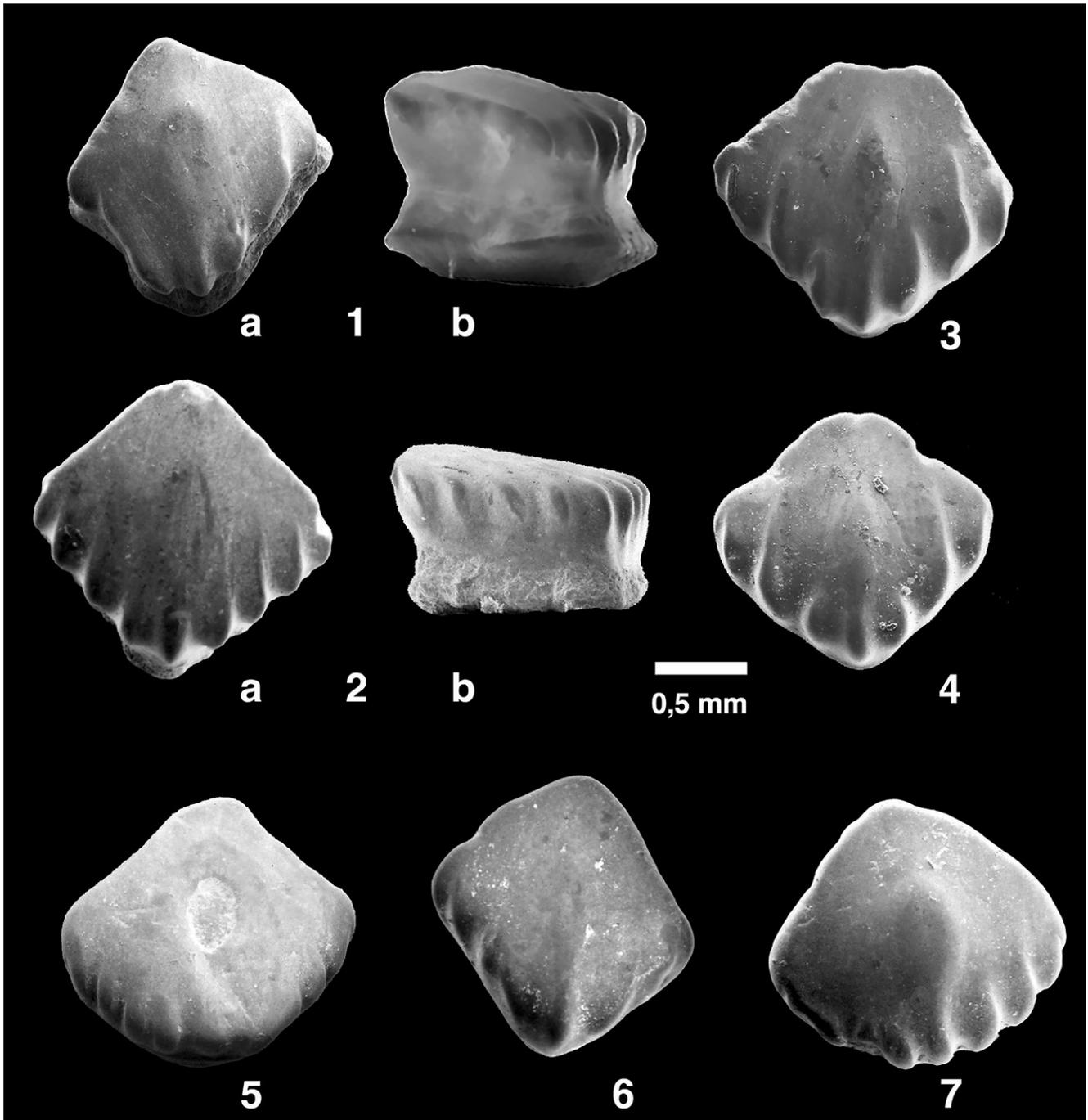


Fig. 3: denticulos dérmicos de *Nebris* sp., ejemplares 1. CFM-5478, 2. CFM-5479, 3. CFM-5480, 4. CFM-5481, 5. CFM-5482, 6. CFM-5483 y 7. CFM-5484, a excepción de b que corresponden a vistas laterales, los demás se muestran en vistas dorsales.

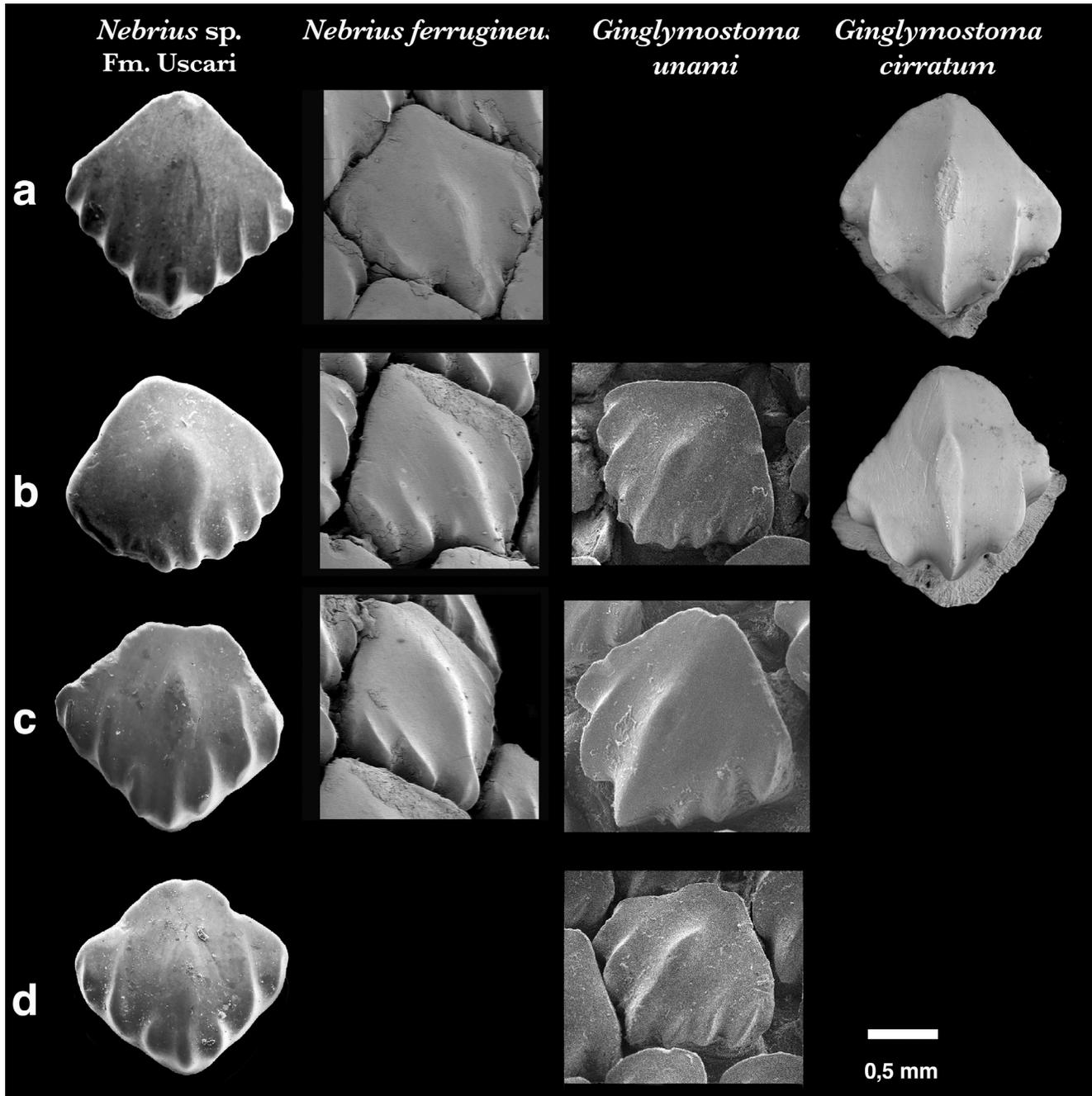


Fig. 4: Comparación de denticulos dérmicos corporales (= escamas placoides) no ventrales de *Nebrius* sp. de la Fm. Uscari; *Nebrius ferrugineus* (imágenes extraídas de material cedido para su uso por el Dr. Pascal Deynat y el Odontobase Project), *Ginglymostoma unami* (imágenes extraídas de imagen cedido para su uso por el Dr. Luis Fernando Del Moral-Flores, UNAM), *Ginglymostoma cirratum* (2 de las 3 imágenes cedidas para su uso por la Dra. Erin M. Dillon, Smithsonian Tropical Research Institute, material procedente de Bocas del Toro, ver Dillon et al., 2017). Fila A, escamas con patrón romboide; fila B, escamas con patrón de abanico; fila C, escamas con patrón de abanico con extremo posterior truncado y fila D, escamas con patrón cardioide, con el borde posterior sobresaliente y redondeado.

Distribución paleogeográfica

En América Central Meridional, *Nebrius* sp. además de registrarse para el Mesiniano - Zancleano de la localidad de Alto Guayacán en la Fm. Uscari, también se registra en la Formación Gatún del Mioceno tardío de Panamá (Gillette, 1984; Pimiento et al., 2013). En el resto del Caribe se registra en el Mioceno temprano de la Formación Cantaure (Carrillo-Briceño, 2016) y de la localidad de Cerro La Cruz, Formación Castillo (Rincón et al., 2014), ambas en Venezuela, y en la Formación Castilletes de edad Burdigaliano en Colombia (Carrillo-Briceño et al., 2019). Fuera del Caribe destacan los registros de las localidades brasileñas de la Isla de Fortaleza, Mina de Capanema, Playa de Atalaia y Playa do Castelo de la Formación Pirabas y de edad Mioceno temprano (Aguilera et al., 2017), y en la Costa Este de Estados Unidos, es interesante señalar el registro de *Nebrius* sp. en el Oligoceno (Chateano), en ambas Carolinas (Cicimurri y Knight, 2009), ver también Müller (1999).

Registros de Ginglymostomatidae para Costa Rica

Aparte del registro de *Nebrius* sp. de la Formación Uscari, el Dr. Orangel Aguilera, colectó en la localidad PPP1125 (Coates, 1999), ubicada sobre la ruta 32, en las cercanías de la sede del Instituto Nacional de Aprendizaje, en la provincia de Limón, un diente de *Ginglymostoma* sp. con la corona parcialmente preservada en la Fm. Moín de edad Pleistoceno inferior-medio. Una imagen de este hallazgo se puede ver en el siguiente enlace: https://nmita.rsmas.miami.edu/database/Images/Elasmobranchii/Ginglymostomatidae/Ginglymostoma/Ginglymostoma/sp_/gingly1_big.gif

Discusión

Un error taxonómico muy frecuente era asignar los dientes mio-pliocenos del género *Ginglymostoma* a la especie *Ginglymostoma delfortriei* o *Ginglymostoma* sp., quizás debido a que la especie *Ginglymostoma delfortriei* fue por mucho tiempo la única especie conocida para el Mioceno de Europa. Este error se aplicó sobre todo a aquellos registros fósiles de edad Mioceno hallados en el Caribe y en el neotrópico americano, por ejemplo, Laurito (1990) para Costa Rica; Gillette (1984), Pimiento (2010) y Pimiento et al., 2013 para Panamá; Aguilera y Rodrigues de Aguilera (2004), Aguilera (2010), Aguilera y Lundberg (2010) para Venezuela, y Costa et al. (2009) para Brasil, esto también lo reseñan Carrillo-Briceño et al., 2016. Incluso se dio el caso de que algunos autores, reubicaran taxonómicamente a la especie *G. delfortriei* como *Nebrius delfortriei* como Rincón et al. (2014) para el Mioceno temprano de Venezuela o Takakuwa y Ando (2018) para el Mioceno temprano de Japón siguiendo a Yabumoto y Uyeno (1994), lo cual evidenció una falta de consenso taxonómico.

Herman et al. (1992), en su clave dental de los Orectolobiformes actuales, diferencian los géneros *Ginglymostoma* y *Nebrius* por el número de cúspides secundarias, en el caso de *Ginglymostoma* por poseer hasta 3 cúspides secundarias mesiales y/o distales, y en el caso del género *Nebrius* por poseer coronas con número de cúspides accesorias mayor a 3, con 6 o incluso 7 cúspides. Sin embargo, la especie actual *Ginglymostoma unami* cf. Del Moral-Flores et al. (2015) tiene dientes con número de cúspides

secundarias mayor a 3, alcanzando 6 o 7 cúspides, siendo el número de cúspides accesorias mesiales mayor que las comisurales, lo que no cumple con lo previamente supuesto por Herman, Hovestadt-Euler y Hovestadt (1992). Además, en *Ginglymostoma unami*, las cúspides accesorias presentan ápices no agudos, bajos y romos (Del Moral-Flores et al., 2015).

Teniendo en cuenta lo anterior, cuando se analiza el material fósil relacionado a dichos géneros, la asimetría general de los dientes del género *Nebrius* es una de las características dentales más utilizada para diferenciar *Nebrius* de *Ginglymostoma* (Cappetta, 2012). La asimetría de los dientes de *Nebrius*, es debida a la inclinación del eje central de la cúspide principal, llegando incluso a volcarse, esta inclinación también se extiende al eje central de la protuberancia labial, que contrariamente en *Ginglymostoma* (en el que se incluyen especies como *Ginglymostoma delfortriei* con dientes con hasta 9 cúspides secundarias o incluso 11) son verticales y están alineadas, por lo tanto el criterio de distinción entre ambos géneros sería la oblicuidad de la cúspide principal y de la protuberancia labial en *Nebrius* versus la verticalidad de la cúspide principal y del eje de la protuberancia labial en *Ginglymostoma*.

En la especie actual *Nebrius ferrugineus* (Lesson, 1830), la oblicuidad de la cúspide principal es en sentido comisural y se observa tanto en los dientes parasinfisiales como en los dientes anteriores. Dicha cúspide principal, es apenas distinguible de las cúspides accesorias mesiales y distales inmediatas, por ser ligeramente más gruesa y alta. Los dientes de *Nebrius ferrugineus*, además, presentan 7 cúspides mesiales y 5 comisurales y una protuberancia labial basal o mandil, prominente (Cappetta, 2012), asimétrico u oblicuo, de contorno ligeramente irregular.

En el género *Ginglymostoma*, los dientes muestran una “aparente simetría”, debido a que la cúspide principal es vertical y sobresale de manera conspicua por ser mucho más alta y su relativa gran talla con respecto a las cúspides secundarias que son notablemente más pequeñas y están bien diferenciadas de la cúspide principal, presentando protuberancias labiales más reducidas y de contorno redondeado.

En cuanto a los dentículos dérmicos de Uscari que estamos asumiendo muy posiblemente pertenecen al género *Nebrius* sp. ya que proceden del mismo horizonte y estrato donde se recuperaron los dientes de *Nebrius* sp. arriba descritos y son morfológicamente similares a los dentículos dérmicos de la especie actual *Nebrius ferrugineus* (Lesson, 1830), ver figura 4. Curiosamente, estos incluso, presentan características morfológicas mucho más cercanas a la especie del Pacífico *Ginglymostoma unami* Del Moral-Flores et al. (2015; ver figuras 3.8 y 3.9) que a la especie Atlántica y del Caribe *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788), ver las filas A y B de la figura 4.

Por otra parte, quizás lo más notable es que los dentículos dérmicos de *Ginglymostoma unami* son morfológicamente muy similares a los de la especie actual *Nebrius ferrugineus* (Lesson, 1830), ver las filas B, C y D de la figura 4.

Las coronas de los dentículos dérmicos corporales no ventrales de *Nebrius* sp. de la Fm. Uscari, *Nebrius ferrugineus* del Indo-Pacífico y *Ginglymostoma unami* del Pacífico oriental tropical, presentan 2, 3 o 4 carenas laterales a cada lado de la carena central, mientras que en *Ginglymostoma cirratum* solo se observa una o dos carenas a cada lado (ver figuras 101 A y B de Deynat [2010], figuras 6a y 6b de Meyers y Seggers [2012]). Estas diferencias se observan también en los ejemplares de Bocas del Toro (ver Dillon et al., 2017), Fig. 4, filas A y B].

Conclusiones y recomendaciones

Un número de cúspides accesorias menor o igual a 3 para *Ginglymostoma* y un número mayor a 3 (entre 4 y 7) para *Nebrius*, no es un criterio válido para distinguir entre dichos géneros, si ello involucra tanto a las especies fósiles del Cenozoico como a las especies recientes. Sobre manera si se tiene en cuenta que en la especie actual *Ginglymostoma unami* presenta 6 o más cúspides accesorias mesiales y 3 o más cúspides accesorias comisurales.

En el caso de la especie mio-pliocena *Ginglymostoma delfortriei*, aunque parecen cumplir con el requisito de la simetría dental por la verticalidad y el notable tamaño de la cúspide principal, no cumplen con el número reducido de cúspides mesiales o distales, vistas en las especies actuales, alcanzando un total de 8 a 9 cúspides comisurales y 10 a 11 mesiales, que además, se caracterizan por su reducida altura y por la falta de diferenciación basal entre ellas, ya que rápidamente se fusionan hacia la base.

En general los dientes mio-pliocenos de *Ginglymostoma* no se ajustan a las características observadas en *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788), ni tampoco *Ginglymostoma unami*.

Por el contrario, las formas maastrichtianas como *Ginglymostoma botmaense* Noubhani & Cappetta, 1997; paleocenas como *Ginglymostoma khouribgaense* Noubhani & Cappetta, 1997 y *Ginglymostoma subafricanum* Arambourg, 1952; y las formas eocenas como *Ginglymostoma maroccanum* Noubhani & Cappetta, 1997 se ajustan muy bien a la morfología de la especie actual, *G. cirratum* con número reducido de cúspides accesorias de 3 distales y 2 comisurales.

Lo arriba expuesto, sugiere que se debe hacer un análisis comparativo de la dentición de la especie del Pacífico *Ginglymostoma unami* Del Moral-Flores, Ramírez-Antonio, Angulo y Pérez-Ponce de León, 2015, cuya dentición presenta un patrón muy diferente del observado para la especie Caribe – Atlántica *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788), a fin de determinar criterios de pertenencia a dicho género.

Por su parte, la especie “*Ginglymostoma*” *delfortriei* de momento, parece restringirse al Mioceno de Loupian (región de Montpellier) y la cuenca del Rhône en Francia, al Mioceno de Portugal y Alemania y el noroeste de África (Cahuzac et al., 2007; Cappetta, 1970).

Teniendo en cuenta las características arriba discutidas, es claro que los dientes de *Ginglymostomatidae* procedentes de la Formación Uscari, en especial el espécimen CFM-3906, cumple con los caracteres de asimetría, protuberancia labial prominente, oblicua y de contorno irregular, así como el de poseer una cúspide principal relativamente baja y numerosas cúspides accesorias muy próximas entre sí, no bien separadas de la cúspide principal, todas características que permite concluir su inclusión dentro del género *Nebrius*. Pero destaca el hecho de que la cúspide principal es notablemente ancha

En cuanto a los denticulos dérmicos de la Fm. Uscari, atribuidos al género *Nebrius*, destaca su similitud con los del género actual *Nebrius ferrugineus*, sobre manera por poseer un número mayor de quillas laterales, lo que validaría su inclusión en dicho género.

Por otra parte, los denticulos dérmicos de *Ginglymostoma unami*, sugieren una morfología mucho más próxima a *Nebrius ferrugineus* y a la forma fósil de Uscari, en comparación menos cercana morfológicamente, con respecto a los dientes dérmicos de la especie *Ginglymostoma cirratum* del Caribe y del Atlántico occidental.

Una observación interesante, es la ausencia en el registro fósil del género *Ginglymostoma* en sedimentos del Oligoceno tardío de la Costa Oeste de Estados Unidos y del Mioceno Inferior al Mioceno Superior e incluso el Plioceno Temprano de la América Neotropical, desde el Pacífico ecuatorial hasta el Atlántico ecuatorial de América del Sur, incluyendo el Caribe y sus respectivas bioprovincias. Contrario a lo observado en el Mioceno de Europa y Noroeste de África donde el género *Ginglymostoma* estuvo presente.

Teniendo en cuenta la variabilidad dental observada en el género *Ginglymostoma*, incluso la descrita a nivel dérmico, plantea la posibilidad de que el género sea parafilético.

Paleoecología: las escamas dérmicas estudiadas se caracterizan por coronas gruesas y superficies tersas con quillas laterales cortas y quillas centrales ligeramente engrosadas y redondeadas, con figuras centrales infladas y alargadas, estas características morfológicas corresponden al tipo funcional determinado como de “protección contra la abrasión” sensu Reif (1985) o tipo M7 de Ferrón y Botella (2017); evidencia de este tipo funcional es la erosión observada en algunas de las quillas centrales (figuras 3.1, 3.2, 3.5 y 3.6). Además, la presencia de quillas laterales relativamente cortas o muy cortas que sugieren la reducción en alguna medida del arrastre durante el nado.

Las anteriores características se asocian a especies de tiburones demersales que habitan y/o se desplazan sobre fondos duros “hard grounds” y entre cavidades rocosas, o especies que prefieren sustratos rocosos (ver Ferrón y Botella, 2017; Reif, 1985).

El género *Nebrius* suele habitar sobre o cerca de los fondos en áreas protegidas como lagunas arrecifales (los juveniles en particular), grietas y cuevas en los frentes arrecifales, fondos rocosos, arenosos y zonas de pastos marinos, desde la zona intermareal hasta los 70 m de profundidad, pero principalmente alrededor de los 30 m en plataformas insulares y continentales de los mares tropicales (Compagno, 1984; Compagno et al., 2005). El hábitat actual de *Nebrius* coincide con el tipo funcional deducido a partir de las escamas dérmicas fósiles de la localidad fosilífera de Alto Guayacán.

La escasa representatividad del material fósil de *Nebrius* (< 1 %) en la localidad de Alto Guayacán, básicamente constituida por 2 dientes orales y 9 dentículos dérmicos, los únicos hallados, en una fauna de tiburones y rayas altamente biodiversa e indicativa de ambientes nerítico externos, propia de profundidades mayores a los 100 m y hasta los 200 m o incluso del talud superior (cf. Laurito, 1999), sugiere que se trata de un registro alóctono y extraordinario, cuya explicación puede deberse a la visita ocasional o infrecuente a tales ambientes profundos, o a desechos de ejemplares depredados por otros tiburones con hábitats más amplios y mayores rangos de distribución, nerítica e incluso pelágica.

Agradecimientos

A la Dra. Erin M. Dillon, Smithsonian Tropical Research Institute, al Dr. Luis Del Moral-Flores, Universidad Nacional Autónoma de México y al Dr. Pascal Deynat, Odontobase Project, quienes muy gentilmente cedieron las imágenes de *Ginglymostoma cirratum*, *Ginglymostoma unami* y *Nebrius ferrugineus*, respectivamente. Los permisos para su uso en la presente publicación le fueron concedidos mediante correos electrónicos a uno de los autores (César Laurito).

Referencias

- Aguilera, O.A. (2010). *Peces Fósiles del Caribe de Venezuela*. Gorham Printing.
- Aguilera, O.A., y Rodrigues 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., y Lundberg, J.G. (2010). Venezuelan Caribbean and Orinocoan Neogene fish. En M.R. Sánchez-Villagra, O.A. Aguilera y A. Carlini, (Eds.), *Urumaco and Venezuelan Paleontology*. (pp. 129-152). Indiana Press University, Bloomington.
- Aguilera, O.A., Luz, Z., Carrillo-Briceño, J., Kocsis, L., Vennemann, T.W., de Toledo, P.M., Nogueira, A., Amorin, K. B., Moraes-Santos, H., Polck, M. R., Ruibo, M. L., Linhares, A. P., y Monteiro-Neto, C. (2017). Neogene sharks and rays from the Brazilian 'Blue Amazon'. *PLoS ONE*, 12(8): e0182740. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182740>
- Bottazzi-Basti, G., Obando, L. G., y Fernández-Solorzano, J. A. (2021). Episodios tectonosedimentarios de la cuenca Limón Sur. *Revista Geológica de América Central*, 65, 1-17. <https://doi: 10.15517/rgac.v0i66.46648>
- Calvo, C., Laurito, C., y Valerio, A. L. (2023). Consideraciones taxonómicas acerca de la paleoictiofauna de la localidad de Alto Guayacán, Formación Uscari, Mioceno Tardío-Plioceno Temprano [N17 a N19]: registro del género *Parascyllium*. *Revista Geológica de América Central*, 68, 1-7. <https://doi.org/10.15517/rgac.2023.55169>
- Carrillo-Briceño, J. D., Aguilera, O. A., De Gracia, C., Aguirre-Fernández, G., Kindlimann, R., y Sánchez-Villagra, M. R. (2016). An Early Neogene Elasmobranch fauna from the southern Caribbean (Western Venezuela). *Palaeontologia Electronica*, (19),2.27A, 1-32. palaeo-electronica.org/content/2016/1541-early-neogene-elasmobranchii
- Carrillo-Briceño, J. D., Luz, Z., Hendy, A., Kocsis, L., Aguilera, O., y Vennemann, T. (2019). Neogene Caribbean elasmobranchs: diversity, paleoecology and paleoenvironmental significance of the Cocinetas Basin assemblage (Guajira Peninsula, Colombia). *Biogeosciences*, 16, 33–56. <https://doi.org/10.5194/bg-16-33-2019>
- Cahuzac, B., Adnet, S., Cappetta, H., y Vullo, R. (2007). Les espèces et genres de poissons Sélaciens fossiles (Crétacé, Tertiaire) créés dans le Bassin d'Aquitaine ; recensement, taxonomie. *Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux*, 142, 35(1), 3-43.
- Cappetta, H. (1970). Les Sélaciens du Miocène de Montpellier. *Palaeovertebrata, Mémoire extraordinaire*, 1-139.
- Cappetta, H. (2012). Chondrichthyes II: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth. En H. P. Schultze (ed.), *Handbook of Paleoichthyology* (3E, pp. 1-512). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Cervantes, F. (1989). *Base geológica para los análisis geotécnicos del Proyecto Hidroeléctrico Siquirres*. [Tesis de licenciatura]. Universidad de Costa Rica.
- Cicimurri, D.J., y Knight, J.L. (2009). Late Oligocene sharks and rays from the Chandler Bridge Formation, Dorchester County, South Carolina, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54(4), 627–647. <https://doi.org/10.4202/app.2008.0077>

- Coates, A. G. (1999). Appendix A, Maps. En L.S.Collins y A.G. Coates (Eds), A paleobiotic survey of Caribbean faunas of the Isthmus of Panama (Bulletins of American Paleontology, 357, 287-298). Paleontological Research Institution.
- Compagno, L.J.V. (1984). *FAO Species Catalogue, volume 4, part 1, Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date*. United Nations Development Program.
- Compagno, L.J.V., Dando, M., y Fowler, S. (2005). *Sharks of the World*. Princeton University Press.
- Costa, S.A.R.F., Richter, M., De Toledo, P.M., y Moraes-Santos, H.M. (2009). Shark teeth from Pirabas Formation (Lower Miocene), northeastern Amazonia, Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi – Ciências Naturais*, 4(3), 221-230.
- Del Moral-Flores, L.F, Ramírez-Antonio, E., Angulo, A., y Pérez-Ponce de León, G. (2015). *Ginglymostoma unami* sp. nov. (Chondrichthyes: Orectolobiformes: Ginglymostomatidae): una especie nueva de tiburón gata del Pacífico oriental tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 48-58. <http://dx.doi.org/10.7550/rmb.46192>
- Denyer, P., y Alvarado, G.E. (2007). *Mapa Geológico de Costa Rica*. [Escala 1: 400 000]. Librería Francesa S.A.
- Deynat, P. (2010). *Les Requins, identification des nageoires*. Éditions Quae.
- Dillon, E.M., Norris, R.D., y O’Dea, A. (2017). Dermal denticles as a tool to reconstruct shark communities. *Marine Ecology Progress Series*, 566, 117-134. <https://doi.org/10.3354/meps12018>
- Fernández, J. A. (1987). *Geología de la hoja topográfica Tucurrique (1:50 000 IGNCR., #34451)*. [Tesis de licenciatura]. Universidad de Costa Rica.
- Ferrón, H. G., y Botella, H. (2017). Squamation and ecology of thelodonts. *PLoS ONE*, 12(2), e0172781. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172781>
- Gillette, D. (1984). A Marine Ichthyofauna from the Miocene of Panama, and the Tertiary Caribbean Faunal Province. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(2), 172-186.
- Hermn, J., Hovestadt-Euler, M., y Hovestadt, D.C. (1992). Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. *Biologie - Bulletin de l’Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 62, 191 – 254.
- Laurito, C. (1999). *Los seláceos fósiles de la localidad de Alto Guayacán (y otros ictiolitos asociados)*. CIIPALEOGEO.
- Pimiento, C. (2010). *Systematics, Paleobiology, and Paleoecology of Late Miocene sharks (Elasmobranchii, Selachii) from Panama: Integration of Research and Education*. [Tesis de maestría]. University of Florida. <https://ufdc.ufl.edu/UFE0041399/00001>
- Pimiento, C., González-Barba, G., Ehret, D.J., Hendy, A.J., 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.
- Reif, W. E. (1985). Squamation and ecology of sharks. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 78, 1-255.

- Rincón, A.D., Solórzano, A., Benammi, M., Vignaud, P., y McDonald, H. G. (2014). Chronology and geology of an Early Miocene mammalian assemblage in North of South America, from Cerro La Cruz (Castillo Formation), Lara State, Venezuela: implications in the ‘changing course of Orinoco River’ hypothesis. *Andean Geology*, 41(3), 507-528. <http://dx.doi.org/10.5027/andgeoV41n3-a02>
- Segura, G., Badilla, E., y Obando, L. (2011). Suceptibilidad al deslizamiento en el corredor Siquirres-Turrialba. *Revista Geológica de América Central*, 45, 101-121. <https://doi.org/10.15517/rgac.v0i45.1908>
- Takakuwa, Y., y Ando, Y. (2018). Elasmobranch fossils from the lower Miocene Akeyo Formation, Mizunami Group at the construction site of Mizunami-Kita Junior High School in Mizunami City, Gifu, Japan. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 44, Special Volume, 39–42.
- Tournnon, J. (1984). *Magmatismes du Mésozoïque a l'actuel en Amérique Central L'exemple de Costa Rica, des ophiolites aux andesites*. [Tesis de doctorado]. Université Pierre et Marie Curie.
- Yabumoto, Y., y Uyeno, T. (1994). Late Mesozoic and Cenozoic fish faunas of Japan. *Island Arc*, 3(4), 255–269. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1738.1994.tb00115.x>