



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS
DEPARTAMENTO CIENCIAS DE LA TIERRA



Los peces óseos (Actinopterygii: Teleostei) del Mioceno de la Formación Cura-Mallín, en la zona de Lonquimay (38°27' S; 71°22' W, Provincia de Malleco) y sus implicaciones paleoambientales



Memoria para optar al Título de Geólogo

Franco Nicolás Munizaga Espinoza

Profesor Patrocinante: Dr. Alfonso Encinas Martin

Profesional Guía: Msc. Andrés Danilo Solórzano Barreto

Profesores Comisión: Msc. Abraham Elías González Martínez

Dra. María Verónica Pineda Mascayano

Concepción, 2020

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Introducción general.....	1
1.2 Planteamiento del problema.....	3
1.3 Trabajos previos abordando la diversidad paleoictiológica en la Formación Cura-Mallín.....	5
1.4 Objetivos.....	7
1.4.1 Objetivo General.....	7
1.4.2 Objetivos Específicos.....	8
1.5 Ubicación y Accesos.....	8
1.6 Agradecimientos.....	10
2. MARCO GEOLÓGICO REGIONAL.....	11
2.1 Generalidades.....	11
2.2 Secuencias sedimentarias, metasedimentarias y volcanosedimentarias.....	13
2.2.1 Mesozoico.....	13
2.2.1.1 Estratos de Huinucal Ivante (Pre- Jurásico?).....	13
2.2.1.2 Formación Nacientes del Biobío (Jurásico Inferior a Medio).....	13
2.2.1.3 Complejo Vizcacha-Cumilao.....	13
2.2.2 Cenozoico.....	14
2.2.2.1 Formación Cura-Mallín (Oligoceno Superior-Mioceno Medio).....	14
2.2.2.2 Formación Trapa-Trapa (Mioceno Medio a Superior).....	14
2.2.2.3 Formación Mitrauquén (Mioceno Superior).....	14
2.2.2.4 Formación Malleco (=Formación Cola de Zorro; Plioceno-Pleistoceno Inferior).....	15
2.2.2.5 Asociación Volcánica de la Precordillera Oriental (=Formación Cola de Zorro) (Plioceno Inferior-Pleistoceno Superior).....	15
2.2.2.6 Depósitos no consolidados del Cuaternario (Pleistoceno- Holoceno).....	16
2.3 Rocas intrusivas.....	16

2.3.1 Mesozoico.....	16
2.3.1.1 Grupo Plutónico Gualletué (Jurásico Superior-Cretácico).....	16
2.3.2 Cenozoico	16
2.3.2.1 Stock Lolco (Paleoceno).....	16
2.3.2.2 Grupo Plutónico Melipeuco (Mioceno).....	17
3. METODOLOGÍA DE TRABAJO	18
3.1 Etapa de terreno	18
3.2 Etapa de gabinete.....	18
3.2.1 Descripción morfológica	18
3.2.1.1 Morfología externa	19
3.2.1.2 Morfología interna.....	20
3.2.2 Asociaciones de peces en la Formación Cura-Mallín	21
3.2.3 Interpretación autoecológica.....	22
3.2.4 Interpretación sinecológica:.....	24
4. ESTRATIGRAFÍA.....	25
4.1 Formación Cura-Mallín	25
4.1.1 Cerro El Tallón	27
4.1.2 Cerro Rucañanco	28
4.1.3 Piedra Parada.....	29
4.1.4 Columnas estratigráficas de la Formación Cura-Mallín.....	31
4.1.4.1 Columna cerro El Tallón	31
4.1.4.2 Columna Puente Lolen	36
4.1.4.3 Columna cerro Rucañanco	38
5. RESULTADOS	43
5.1 Paleontología Sistemática.....	43

5.2 Distribución temporal y espacial de los peces de la Formación Cura-Mallín.....	58
5.3 Afinidades paleoecológicas de cada uno de los taxones de peces fósiles continentales reconocidos en la región de Lonquimay.....	62
5.3.1 Género <i>Nematogenys</i>	62
5.3.2 Familia Serrasalminidae	63
5.3.3 Familia Characidae	65
5.3.4 Género <i>Percichthys</i>	67
5.3.5 Familia Atherinopsidae	69
6. DISCUSIÓN.....	71
6.1 Diversidad de peces en la Formación Cura-Mallín a través del tiempo.....	71
6.1.1 Comunidades de peces de la Formación Cura-Mallín.....	71
6.1.2 Comparación con otras localidades paleoictiológicas de Sudamérica.	73
6.2 Inferencia paleoambiental.....	76
6.2.1 Trabajos paleoambientales previos en la Formación Cura-Mallín.....	76
6.2.2 Propuesta paleoambiental	77
6.2.3 Posibles fuentes de incertidumbre en la reconstrucción paleoambiental	80
6.3 Consideraciones biogeográficas	80
6.3.1 Ictiogeografía sudamericana moderna.....	80
6.3.2 Consideraciones paleo-ictiogeográficas	83
6.3.3 Consideraciones tectónicas.....	87
7. CONCLUSIONES.....	90
8. REFERENCIAS	92
Anexo	109
Predicción de distribución logística de Maxent.....	109
Datos de distribución	111

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Mapa de Ubicación y rutas de acceso.....	9
Figura 2.1: Geología del área de estudio.....	12
Figura 3.1: Morfología externa de un pez óseo.....	19
Figura 3.2: Huesos constituyentes de la cabeza de los peces.....	21
Figura 3.3: Variables de precipitación y temperatura	23
Figura 4.1: Cerro El Tallón.	28
Figura 4.2: Cerro Rucañanco.....	29
Figura 4.3: Mapa de localidades en los alrededores de Lonquimay.....	30
Figura 4.4: Columna cerro El Tallón.....	32
Figura 4.5: Columna Puente Lolen.....	36
Figura 4.6: Intercalaciones de arenisca y lutita. Sector Puente Lolen.....	37
Figura 4.7: Sección inferior de la columna cerro Rucañanco.....	38
Figura 4.8: Sección superior Columna cerro Rucañanco.	39
Figura 5.1: Fósil de <i>Percichthys lonquimayensis</i> †.....	44
Figura 5.2: Preopérculo de <i>Percichthys</i>	45
Figura 5.3: <i>Percichthys sandovali</i>	47
Figura 5.4: Serie orbitales.....	47
Figura 5.5: Huesos operculares	48
Figura 5.6: Preopercular de <i>Percichthys sylviae</i>	49
Figura 5.7: Región caudal de <i>Percichthys sp.</i>	50
Figura 5.8: Región caudal de <i>Percichthys sp.</i>	50
Figura 5.9: Preopérculo de <i>Santosius sp.</i>	52
Figura 5.10: Diente aislado perteneciente a Serrasalmidae gen. et sp. indet.....	54
Figura 5.11: Esquema diente aislado perteneciente a Serrasalmidae.	55
Figura 5.12: Restos óseos aislados pertenecientes a la familia Atherinopsidae.....	57
Figura 5.13: Mapa de familias de actinopterigios reportados en la Formación Cura-Mallín.....	61
Figura 5.14: Predicción de distribución logística de Maxent para <i>Nematogenys</i>	63
Figura 5.15: Predicción de distribución logística de Maxent para Serrasalmidae.	65

Figura 5.16: Predicción de distribución logística de Maxent para <i>Cheirodon</i>	66
Figura 5.17: Predicción de distribución logística de Maxent para Characidae.	66
Figura 5.18: Predicción de distribución logística de Maxent para <i>Percichthys</i>	68
Figura 5.19: Predicción de distribución logística de Maxent para Atherinopsidae.....	70
Figura 6.1: Temperaturas con una mayor probabilidad de distribución (>55%)	78
Figura 6.2: Temperaturas con una mayor probabilidad de distribución (>55%),	79
Figura 6.3: Ictiogeografía continental del extremo austral de América del Sur.....	82
Figura 6.4: (A) Paleogeografía terciaria y drenaje	85
Figura 6.5: Mapa de localidades argentinas con reportes fósiles de género, familia u orden de peces coincidentes con la Formación-Cura-Mallín.	87

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 5.1: Actinopterigios reportados en la Formación Cura-Mallín.	58
Tabla 5.2: Localidades de la Formación Cura-Mallín con reportes de Actinopterigios.	59
Tabla 6.1: Esquema ictiogeográfico de Sudamérica.....	81



RESUMEN

La Formación Cura-Mallín aflora en Chile Central entre los 33°S y los 43°S. Esta unidad está conformada por rocas sedimentarias y volcanoclásticas de origen continental y edades comprendidas entre el Oligoceno tardío – Mioceno medio. Esta formación posee un interesante registro de fauna y flora que permiten tener una perspectiva de los ecosistemas del Mioceno en el sur de Sudamérica. La Formación Cura-Mallín, tiene una gran importancia en nuestro entendimiento de la fauna de peces nativos moderna de Chile, ya que es la única formación con reporte de peces de ambientes continentales en Chile. En esta formación, se han descrito cuatro órdenes de peces: Atheriniformes, Characiformes, Perciformes y Siluriformes. Destaca en este reporte los representantes del Orden Characiformes, ya que, de las dos familias descritas, una no presenta especímenes actuales en Chile (Serrasalminidae) mientras que la otra, sólo posee un género viviente en Chile, y la mayoría de sus representantes actuales se distribuyen en latitudes neotropicales (Characidae). Esto abre interrogantes sobre el clima que existió durante la sedimentación de esta formación y las posibles conexiones fluviales durante el Mioceno en estas latitudes. En este trabajo se realizó una revisión taxonómica detallada de una serie de especímenes de peces óseos fósiles recientemente recolectados en afloramientos de la Formación Cura-Mallín en los alrededores de la localidad de Lonquimay (Provincia de Malleco; 38°27' S; 71°22' W,), así como una revisión de algunos fragmentos de peces colectados en el Museo Geológico Lajos Biró (UDEG), con la finalidad de caracterizar la fauna de peces de esta región, e inferir condiciones paleoambientales asociadas a la existencia de estas faunas. Para esto se realizaron distintos análisis, incluyendo el método de asociación con especies modernas en formas cualitativas y cuantitativas (e.g. usando software Maxent). Adicionalmente, se analizó las posibles paleoconexiones fluviales de la región de Lonquimay con otras localidades contemporáneas de Argentina. Los más recientes avances en la geocronología de esta unidad, han posibilitado refinar las edades de las localidades fosilíferas de esta formación, permitiendo reconocer dos asociaciones de peces en la Formación Cura-Mallín, una de edad Mioceno temprano y otra del Mioceno medio-tardío. Evaluado a nivel de orden, ambas asociaciones comparten un 50% de reportes (Characiformes y Siluriformes) mientras que el otro 50% (Atheriniformes y Perciformes) ha sido reportado exclusivamente en el Mioceno temprano. Nuestras inferencias paleoclimáticas basadas en la fauna de peces sugieren la existencia de un clima más cálido y lluvioso durante el Mioceno, en comparación con el clima actual, en los alrededores de Lonquimay, con temperaturas medias anuales entre 12° y 18° C. Por otra parte, el estudio de paleoconexiones hidrográficas sugiere que la región de Lonquimay, presentó conectividades fluviales durante el Mioceno con localidades orientales del sur de Sudamérica, llegando incluso a la Paleocuena del Paraná (provincia Entre Ríos, Argentina). Finalmente, el estudio de las paleoconexiones biogeográficas fluviales, así como a la paleoecología inferida a partir de la asociación de peces de la Formación Cura-Mallín, permiten sugerir que al momento de su sedimentación, esta región se encontraba en bajas altitudes, y que el alzamiento de la misma se produjo posterior al Mioceno medio-tardío, en concordancia con interpretaciones realizadas a partir de la fauna de mamíferos y plantas fósiles.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Introducción general

La paleontología es la disciplina que estudia e interpreta la vida en el pasado (Benton & Harper, 2009). Esta disciplina integra distintas metodologías e intenta, entre otras cosas, describir y clasificar organismos extintos, estudiar el proceso evolutivo de los seres vivos, su distribución geográfica y relaciones de parentesco, así como también evaluar el contexto sedimentario y la sucesión cronológica en la que se encuentra un fósil (Di Pasquo *et al.*, 2008; Rubilar, 2008). En consecuencia, la paleontología incluye datos de la biología y la geología (Pelayo, 2000).

Desde su surgimiento, la paleontología amplió su campo de análisis de tal forma que es posible distinguir ciertas divisiones, diferenciándose en un comienzo en ramas con un criterio muy general, según se trate de animales vertebrados y no vertebrados (paleozoología), vegetales (paleobotánica) o fósiles microscópicos (micropaleontología), entre otros (Perea, 2018). Otra subrama de la paleontología es la paleoecología, definida por Benton & Harper (2009) como el estudio de la vida de los organismos extintos, junto con sus relaciones mutuas y su entorno circundante. Existen dos áreas principales de paleoecología: la paleoautecología y la paleosinecología. La paleoautecología es el estudio de la ecología del organismo, mientras que la paleosinecología analiza las comunidades o asociaciones de organismos (Benton & Harper, 2009). Para realizar un adecuado estudio de los ecosistemas antiguos (o paleo-ecosistemas), estos deben ser reconstruidos utilizando evidencias físicas y químicas del registro geológico, tanto en sus componentes bióticos (animales y plantas fósiles) como abióticos (registros de lluvias, temperaturas, etc.; Croft *et al.*, 2018). Una condición imprescindible para poder realizar una correcta interpretación de estos registros es comprender la dinámica actual de las condiciones climáticas (regionales) y de los ambientes locales en el área bajo estudio (Navarro *et al.*, 2012).

Dentro de la paleozoología, se encuentra el estudio de vertebrados (Subfilo Vertebrata). Los vertebrados, son un subgrupo del Phylum Chordata, caracterizados por su endoesqueleto óseo, y, en particular, vértebras (elementos individuales de la columna vertebral; Benton & Harper, 2009). Según Hickman (1994) las principales características de los vertebrados (notocorda, cordón nervioso dorsal, hendiduras branquiales y cola postanal), se encuentran manifiestas en algún estado de su ciclo vital. El endoesqueleto de los vertebrados está hecho de hueso y cartílago (Benton & Harper, 2009). El hueso consta de una red de fibras de colágeno, las que se acumulan en cristales

en forma de aguja, por su parte, el cartílago es flexible, generalmente no mineralizado, y que contiene colágeno y tejidos elásticos (Benton & Harper, 2009).

En Chile, la paleontología como disciplina es relativamente reciente (Vega-Jorquera *et al.*, 2015). En cuanto a fósiles de vertebrados, en Chile se ha reportado la presencia de reptiles, aves, mamíferos y peces (Rubilar, 2008). Las zonas con mayor presencia de reptiles (Chordata: Reptilia), corresponden a las formaciones Tolar (Maastrichtiano-Selandiano), Baños del Flaco (Jurásico Superior-Cretácico Inferior) y Torres del Paine (Cretácico superior; Casamiquela, 1984; Moreno & Pino, 2002; Rubilar-Rogers *et al.*, 2008, 2012; Pardo-Perez *et al.*, 2012). Por su parte, restos de aves (Chordata: Aves) fósiles han sido reportadas mayoritariamente en la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Superior-Plioceno Inferior; Walsh & Hume 2001; Chávez, 2007; Mayr & Rubilar 2010), no obstante, también se ha reportado la presencia de aves en las formaciones Cura-Mallín (Oligoceno superior -Mioceno superior; Alvarenga, 1995) y Quiriquina (Cretácico superior; Olson, 1992). En cuanto a los mamíferos (Chordata: Mammalia), la Formación Bahía Inglesa también destaca con numerosos hallazgos, encontrándose representantes de mamíferos marinos de los órdenes Folivora, Uranotheria, Cete y Carnívora (Walsh & Naish, 2002; Bianucci *et al.*, 2006; Acosta & Canto, 2005; Canto *et al.*, 2008; Peralta & Solórzano, 2019). La fauna Tinguiririca (Formación Abanico; Eoceno-Mioceno) corresponde a otro hallazgo destacable, reportándose la presencia de los órdenes Notoungulata, Paucituberculata, Didelphimorphia y Rodentia (Flynn *et al.*, 2003). Otras localidades con presencia de mamíferos son las formaciones Chucal (Tortoniano; Bond & García, 2002; Croft *et al.*, 2004; Charrier *et al.*, 2015), Huaylas (Mioceno Superior-Plioceno; Flynn *et al.*, 2005) y Cura-Mallín (Solórzano *et al.*, 2019, 2020). Finalmente, los principales hallazgos de peces fósiles (Chordata: Actinopterygii) provienen de localidades de la Cordillera de Domeyko (Arratia *et al.*, 1986; Arratia, 2015), estratos de la Formación Quiriquina (Philippi, 1887; Wilkens, 1904; Wetzel, 1930; Oliver-Schneider, 1936), Bahía Inglesa (Suárez & Cappetta, 2004) y Formación Cura-Mallín (Chang *et al.*, 1978; Arratía, 1982; Rubilar, 1994; Azpelicueta & Rubilar 1997, 1998; Arratia, 2015). En este último grupo taxonómico se centrará este trabajo.

Los peces pertenecen al subfilo Vertebrata (Chordata: Vertebrata), siendo clasificados, actualmente, en tres grandes clados: Condrictios (clase Chondrichthyes), Agnatos (superclase Agnatha), y Osteíctios (superclase Osteichthyes) (Hickman, 1994). Los condrictios, o peces

cartilagosos, incluyen a tiburones, rayas y quimeras, caracterizados por poseer hendiduras branquiales externamente visibles y un esqueleto compuesto sólo de cartílago (Hickman, 1994). Los Agnatos, o peces sin mandíbulas, es un grupo parafilético de peces, que incluye muy pocas especies actuales (lamperas y mixines; Benton & Harper, 2009). Por último, los osteíctios, o peces óseos, presentan un esqueleto óseo y branquias protegidas mediante un opérculo, esta superclase, a su vez, se subdivide en Actinoptergios (peces óseos con aletas provistas de radios) y Sarcoptergios (peces óseos con aletas lobuladas; Hickman 1994).

Los peces modernos exhiben una enorme diversidad en su morfología, hábitats que ocupan, y en su biología, lo que hace que la comprensión su historia evolutiva, así como establecer una clasificación sistemática sea tan difícil (Nelson *et al.*, 2006). Hoy en día, los peces constituyen un poco más de la mitad del número total de aproximadamente 54.711 especies de vertebrados modernos, con 27.977 especies válidas de peces, en comparación con las 26.734 especies de tetrápodos (Eschmeyer, 1998; Froese & Pauly, 2003; Nelson *et al.*, 2006). Según Nelson *et al.* (2006) de las 515 familias de peces con especies modernas, las nueve más grandes cuentan cada una con más de 400 especies, y contienen aproximadamente 33% de todas las especies dentro del clado.

1.2 Planteamiento del problema

La particular geomorfología de Chile, con barreras geográficas conformadas por la Cordillera de Los Andes, el Océano Pacífico y el Desierto de Atacama, ha generado una composición ictiofaunística continental moderna única, caracterizada por ser poco diversa (=baja riqueza de especies) pero altamente endémica, estar adaptada a ríos de alta pendiente y caudal fluctuante, así como presentar taxones con pequeños tamaños corporales que retienen caracteres primitivos (Campos *et al.*, 1993, Ruiz & Berra, 1994, Dyer, 2000a). La fauna íctica continental moderna de Chile está representada por 11 familias, 17 géneros y alrededor de 44 especies nativas de peces estrictamente límnicos (habitantes de ríos y lagos) y diadrómicos (peces que migran entre agua dulce y salada; Habit *et al.*, 2006). El grupo más diverso es Siluriformes, con un total de 11 especies distribuidas desde el extremo norte hasta la Patagónia (Habit *et al.*, 2006). Los Osmeriformes se encuentran representados también por un número importante de especies (n=9) en Chile (Dyer, 2000a). Por su parte, el orden Atheriniformes está representado en Chile por 7 especies (Dyer, 2000b). Characiformes y Perciformes presentan cada uno cinco o cuatro especies en Chile (Habit

et al., 2006), el primero, representado sólo por el género *Cheirodon*, mientras que Perciformes incluye los géneros *Percichthys*, con dos especies (*P. melanops* y *P. trucha*) y *Percilia*, también con dos especies (*P. irwini* y *P. guillissi*; Campos *et al.*, 1993).

Como se expresó anteriormente, los principales hallazgos de peces fósiles (Chordata: Actinopterygii) provienen de localidades de la Cordillera de Domeyko (Arratia *et al.*, 1975, Arratia 2015), estratos de la Formación Quiriquina (Philippi, 1887; Wilkens, 1904; Wetzel, 1930; Oliver-Schneider, 1936), Bahía Inglesa (Suárez & Cappetta, 2004) y Formación Cura-Mallín (Chang *et al.*, 1978; Arratía, 1982; Rubilar, 1994; Azpelicueta & Rubilar, 1997, 1998; Arratia, 2015). Sin embargo, la mayoría de los fósiles reconocidos de peces óseos en Chile provienen de ambientes sedimentarios marinos, mientras que la única localidad con presencia de peces óseos fósiles de ambientes continentales corresponde a la Formación Cura-Mallín (Arratia, 2015). Una unidad geológica cuyas principales localidades paleoictiológicas han sido reportadas en los alrededores de la población de Lonquimay (región de la Araucanía, Chile), y donde han sido encontrados algunos taxones con claras afinidades con los elementos faunísticos dulceacuícolas modernos de Chile (e.g. *Percichthys* spp.; Rubilar, 1994; Arratia, 2015).

La Formación Cura-Mallín forma parte de la cuenca homónima, ubicada en Chile central, entre los 33°S y los 43°S, esta cuenca corresponde a una depresión de dirección norte-sur, con edades comprendidas entre el Oligoceno tardío – Mioceno medio (Niemeyer & Muñoz, 1983; Suárez & Emparán, 1995; Jordan *et al.*, 2001). El relleno de la Cuenca de Cura-Mallín tiene aproximadamente 4.000 metros de espesor, correspondiente a sedimentos de origen continental y se encuentra representado, además de la Formación Cura-Mallín, por la Formación Trapa Trapa, y, en el extremo sur de la cuenca, por la Formación Mitrauquén (Niemeyer & Muñoz, 1983; Suárez & Emparán, 1995). En la Formación Cura-Mallín, se ha reportado la presencia de vertebrados fósiles en los sectores de Laguna del Laja y alrededores de Lonquimay. En el primero se ha reportado la presencia de mamíferos de distintos órdenes (Flynn *et al.*, 2008; Solórzano *et al.*, 2020). Mientras que en los alrededores de Lonquimay se ha reportado troncos, polen (Palma-Heldt, 1983), invertebrados de agua dulce, vertebrados (Suárez *et al.*, 1990; Marshal *et al.*, 1990; Croft *et al.*, 2004; Solórzano *et al.*, 2019), aves continentales (Alvarenga, 1995) y peces de agua dulce (Rubilar, 1994; Arratia, 2015).

Entre estos peces de agua dulce, destaca la presencia de especímenes pertenecientes a las familias Serrasalminae y Characidae, ya que la primera no tiene representantes modernos en Chile, y la segunda está distribuida principalmente en latitudes neotropicales (Arratia, 1997). Esto abre interrogantes sobre las condiciones climáticas existentes durante la sedimentación de esta unidad geológica, así como las posibles paleo-conexiones fluviales del área de Lonquimay con latitudes neotropicales de Sudamérica, e incluso sobre las posibles relaciones entre la paleoictiofauna de la Formación Cura-Mallín con otras localidades en el sur de Sudamérica.

Es por ello que en este trabajo se abordará inicialmente el estudio taxonómico de los peces fósiles de esta formación, y luego considerando su posible relación con especies actuales, se podrá inferir condiciones paleoambientales a escala local. Además, la comparación de la fauna fósil ictiológica de la Formación Cura-Mallín con otras localidades fosilíferas de edad Mioceno, permitiría evaluar posibles paleoconexiones con otras regiones del continente. Por otra parte, es necesario notar que las últimas publicaciones sobre peces en los alrededores de Lonquimay (e.g. Rubilar 1994; Azpelicueta & Rubilar, 1997, 1998) asignan a las localidades con registro fósil de peces una edad Mioceno, no obstante, nuevos estudios geocronológicos en la zona (e.g. Pedroza *et al.*, 2017; Solórzano *et al.*, 2019) han hecho posible refinar las edades en dichos sitios. Este trabajo pretende, además, evaluar y diferenciar posibles comunidades de actinopterigios durante el Mioceno en la Formación Cura-Mallín. Finalmente, cabe mencionar que la última revisión del material fosilífero de peces de la Formación Cura-Mallín fue realizado hace más de 20 años, por lo que se hace necesaria una actualización de algunos caracteres taxonómicos.

1.3 Trabajos previos abordando la diversidad paleoictiológica en la Formación Cura-Mallín

En la Formación Cura-Mallín se han identificado al menos cuatro órdenes de peces óseos (Characiformes, Atheriniformes, Perciformes, Siluriformes; Arratia, 1982; Rubilar, 1994; Azpelicueta & Rubilar, 1997, 1998). A continuación, se presenta un breve resumen de los trabajos previos que han abordado el estudio de los peces óseos de la Formación Cura-Mallín.

Chang *et al.* (1978) reporta el primer actinopterigio en la Formación Cura-Mallín, proponiendo una nueva especie asignada al género *Percichthys* (Perciformes: Percichthyidae) en Chile: *P. lonquimayensis*. Este ejemplar fue recolectado en cerro El Tallón (Mioceno temprano de la Formación Cura-Mallín), en las cercanías de Lonquimay, correspondiente al Miembro Rio

Pedregoso de la Formación Cura-Mallín (Suárez & Emparan, 1997). *Percichthys lonquimayensis* fue incluido en este género sobre la base de caracteres tales como: aletas dorsales unidas en la base; origen de aleta pélvica cerca de la base de la aleta pectoral; lagrimal, infraorbitales y preopercular aserrados (Chang *et al.*, 1978). El género *Percichthys* incluye varias especies que habitan actualmente en lagos y ríos de Chile y Argentina (Campos *et al.*, 1993). Estos representantes modernos son llamados comúnmente Perca Criolla o Perca Trucha.

Arratia (1982) realiza una revisión de peces percoideos (Perciformes: Percoidea) de Sudamérica, tanto actuales como extintos, en la cual incluye a *P. lonquimayensis*, y, además, propone una nueva especie, *Percichthys sandovali*, descrita a partir de restos también recuperados en cerro El Tallón. Esta nueva especie difiere de *P. lonquimayensis* en cuanto al número de huesos predorsales, posición relativa de aletas y cantidad de espinas y rayos en las mismas (Arratia, 1982).

Rubilar & Wall (1990) reportan el primer Siluriforme fósil de Chile, a partir de restos de una región cefálica y vértebras aisladas, los cuales fueron recolectados en las cercanías de cerro Rucañanco (Mioceno medio-tardío de la Formación Cura-Mallín; Suárez & Emparan, 1995). Sin embargo, debido al escaso material recuperado no fue posible establecer una identificación taxonómica más detallada de estos especímenes. Los representantes modernos de Siluriformes son coloquialmente denominados como bagres.

Rubilar & Abad (1990) proponen una nueva especie: *Percichthys sylviae* a partir de materiales colectados en cerro La Mina, cuyos estratos han sido asignados al miembro Malla-Malla, Mioceno Inferior (Niemeyer & Muñoz, 1983) de la Formación Cura-Mallín.

Rubilar (1994) realiza una revisión de la diversidad ictiológica de la Formación Cura-Mallín, y sugiere la presencia de dos familias no reportadas (como fósiles) anteriormente en Chile: Characidae (Actinopterygii: Characiforme), y Atherinidae (Actinopterygii: Atheriniformes). Ambas familias fueron descritas a partir de piezas dentales aisladas y porciones de aletas caudales, recolectadas en cerro La Mina y cerro Rucañanco, miembros Malla-Malla y Río Pedregoso, respectivamente. Los representantes actuales en Chile de la familia Characidae son comúnmente llamados Pochas, mientras que los representantes actuales de la familia Atherinidae se les denomina normalmente pejerrelles. Rubilar (1994) también reportó la existencia de un espécimen asignado a la subfamilia Serrasalminae, perteneciente a su vez, a la familia Characidae, cuyos representantes modernos son llamados comúnmente como Pirañas o Pacus. No obstante, trabajos

recientes sugieren elevar dicha subfamilia al rango de familia, Serrasalminae (Ortí *et al.*, 2008). Los serrasálmidos actuales se encuentran distribuidos en las cuencas de los ríos Amazonas, Paraná-Paraguay y Orinoco (Machado-Allison, 1982). Rubilar (1994) reportó un posible percílido (Percichthyidae) y un ejemplar atribuido posiblemente al género *Santosius*. El género *Santosius* no posee representantes modernos, y la única especie perteneciente a este género (*Santosius antiquus*) fue asignada originalmente por Woodward (1898) al género *Percichthys*, sin embargo, posteriormente, Arratia (1982) establece el género *Santosius*, con base a muestras obtenidas en Tremembé, Brasil (Oligoceno).

Azpelicueta y Rubilar (1997, 1998) publican nuevos hallazgos de material fosilífero perteneciente al Orden Siluriformes, recuperados en estratos pertenecientes al miembro Río Pedregoso, de la Formación Cura-Mallín, específicamente en las localidades de Cerro Rucañanco y en la confluencia de los ríos Biobío y Mitrauquén. En el primero de estos estudios se analiza una espina dorsal, para la cual no fue posible determinar con precisión su identidad a nivel familiar, mientras que, en la última publicación, se analizaron restos de una región cefálica y vértebras que fueron asignados a la familia Nematogenyidae, proponiendo la especie *Nematogenys cuivi*. Cabe mencionar, que el género *Nematogenys* posee un representante moderno, *Nematogenys inermis*, el cual corresponde a una especie endémica de Chile (Campos *et al.*, 1993) llamado comúnmente Bagre.

Lo anteriormente expuesto revela que los trabajos previos (la mayoría llevados a cabo desde hace más de 20 años) se han enfocado principalmente en describir y/o refinar la taxonomía y sistemática de la fauna de peces de la Formación Cura-Mallín. No obstante, una interpretación general sobre las condiciones paleoclimáticas, así como sus posibles relaciones paleobiogeográficas no ha sido llevada a cabo.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo General

Caracterizar los peces óseos de la Formación Cura-Mallín provenientes de los alrededores de Lonquimay (38°27'S; 71°22'W, Chile Central), e inferir condiciones paleoambientales asociadas a la existencia de esta fauna.

1.4.2 Objetivos Específicos

- 1.- Identificar hasta el nivel taxonómico más exacto posible el material fosilífero recientemente colectado en la Formación Cura-Mallín, en Lonquimay y sus alrededores.
- 2.- Reevaluar las afinidades taxonómicas de los actinopterigios de la Formación Cura-Mallín actualmente depositadas en la colección del Museo Geológico Lajos Biró de la Universidad de Concepción.
- 3.- Definir comunidades de actinopterigios para el Mioceno de la Formación Cura-Mallín.
- 4.- Inferir condiciones paleoambientales de la zona de Lonquimay durante el Mioceno, a partir de la integración de diferentes líneas de evidencia, incluyendo el registro fósil de peces.

1.5 Ubicación y Accesos

La zona de estudio se ubica en los alrededores de la población de Lonquimay (38°S; 71°20'W), Región de la Araucanía (Figura 1.1). Desde Concepción, es necesario tomar la Ruta 146, hasta alcanzar la Ruta 5 Sur, para luego, dirigirse por esta última hasta la ciudad de Victoria, pasando por las ciudades de Los Ángeles, Mulchén y Collipulli. Desde Victoria, acceder a la ciudad de Lonquimay por la Ruta 181, atravesando las ciudades de Curacautín, Manzanar y Malalcahuello. Las tres rutas mencionadas anteriormente se encuentran pavimentadas.

Desde Lonquimay, para llegar a los puntos de terreno, se debe seguir por la Ruta 181, en dirección al paso fronterizo Pino Hachado. Más específicamente, para llegar al punto Pedregoso, se debe continuar cerca de 20 km desde Lonquimay por la Ruta 181 hasta la ruta R-959, la cual se encuentra asfaltada, para posteriormente seguir por esta última ruta por 12 km hacia el sur-oeste. Por su parte, para llegar al punto en el cerro Rucañanco, también es necesario tomar la ruta R-959, esta vez, por 4 km hacia el sur, hasta llegar a la Ruta R-939, en este camino, el cual no se encuentra asfaltado, se recorren 2 km hasta llegar a los pies del cerro Rucañanco, luego para acceder al punto indicado, se debe continuar a pie.

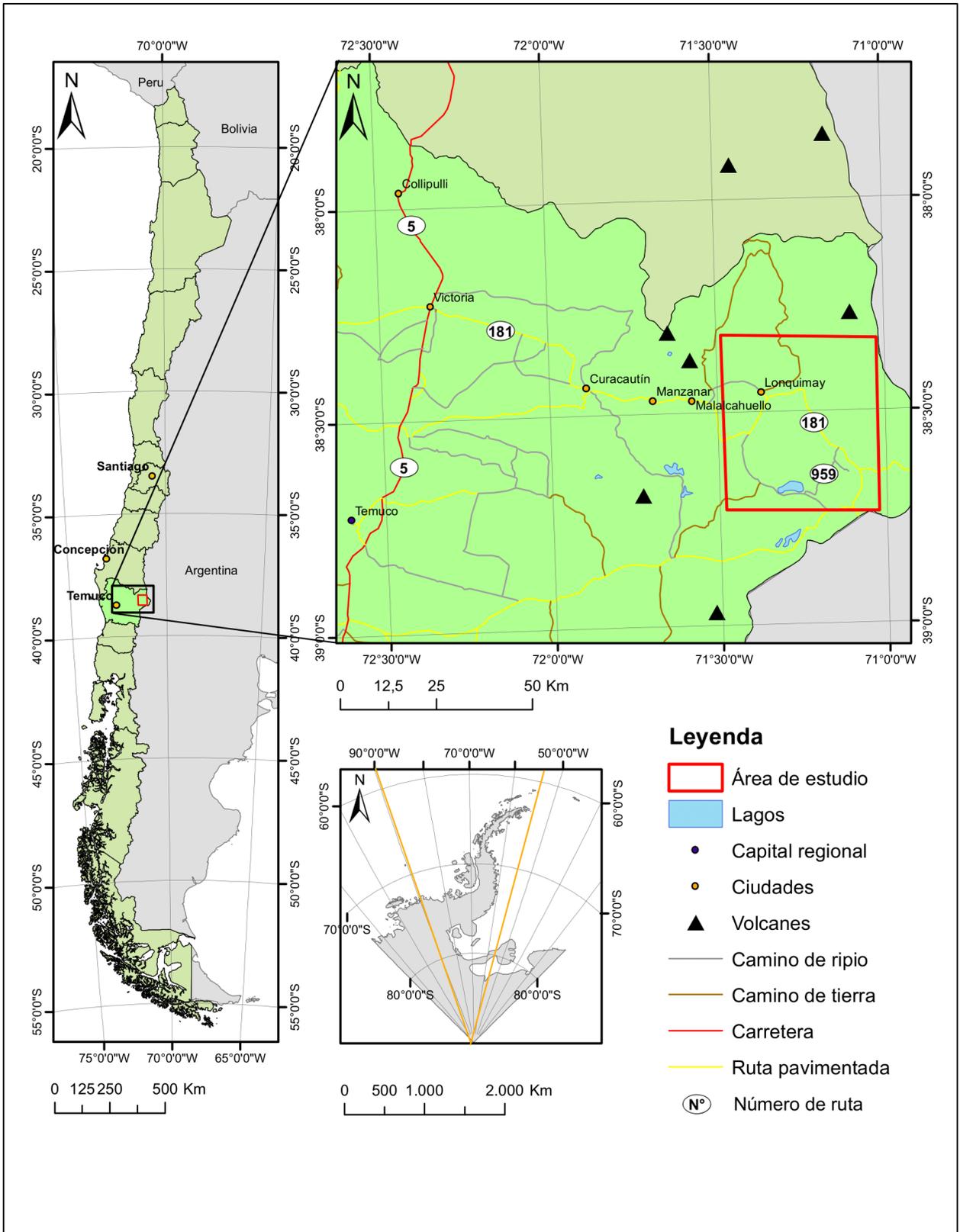


Figura 1.1: Mapa de Ubicación y rutas de acceso.

1.6 Agradecimientos

En primer lugar, agradecer a FONDECYT, ya que esta memoria se enmarca en el proyecto 1151146. De la misma manera, agradezco al Dr. Alfonso Encinas por permitirme participar en este trabajo, y a Andrés Solórzano, por su eterna paciencia, sus constantes revisiones a este escrito y guiarme en el mundo de la paleontología. Por su parte, agradecer a Francisco Cuadra y Eduardo Opazo quienes elaboraron las columnas presentadas en este trabajo.

Quisiera nombrar también, a mi familia, quienes han sido un pilar fundamental en este proceso universitario y en toda mi vida. Mis padres Ernesto y Cecilia; mis abuelos Víctor, María, Alfonso y Nolvía; mis tíos Marco, Patricio, Yovana, Carolina, Alfonso y Nolvía. Y a todos mis primos y sobrinos que me han visto crecer y transformarme en quien soy.

A mis compañeros, quienes siempre han estado para disfrutar y sobrellevar los buenos y malos momentos que significa ser un universitario. Gracias a Maximiliano, Mario, Francisco, Sebastián, Nicolás, Franco, Fernando, Íñigo, Vania, Francisca, María Fernanda, Amapola, Paulina, Bianca, Belén, Catalina y Thania.

A mis amigos de la vida Juan Carlos, Víctor, Patricio, Franco, Natalia, Lily, Yanira, Alejandro, Francesca, Paulina, Camila, Nicolás, Felipe, Maías, Paula, Diego G., Diego M., Juan Pablo, Iram, Ernesto, Héctor y Marcela.

Finalmente, agradecer a Carolina, el motor que me impulsa a superarme y ser mejor día a día.

2. MARCO GEOLÓGICO REGIONAL

2.1 Generalidades

La Cuenca Cura-Mallín presenta una orientación norte-sur y fue originada durante el periodo Oligoceno tardío - Mioceno tardío, formando parte de una cadena de cuencas sedimentarias que se desarrollaron en el arco volcánico y el trasarco andino entre los 33°S y los 43°S (Niemeyer & Muñoz, 1983; Suárez & Emparán, 1995; Jordan *et al.*, 2001; Figura 2.1). Esta cadena consiste en un sistema de al menos tres subcuencas interpretadas como extensionales con dominio de rocas piroclásticas, diacrónicas e independientes, denominadas subcuenca Chillán, subcuenca Lileo y subcuenca Lonquimay (Carpinelli, 2000; Radic *et al.*, 2002; Melnick, 2006; Radic, 2010). El relleno de la cuenca corresponde a las Formaciones Cura-Mallín, Trapa Trapa, y la Formación Mitrauquén (Niemeyer & Muñoz, 1983; Suárez & Emparán, 1995).

Durante el Mioceno tardío, la Cuenca Cura-Mallín ya habría sufrido una inversión tectónica, desarrollando zonas deformadas en los bordes de esta (Radic *et al.*, 2000; Carpinelli, 2000; Jordan *et al.*, 2001), provocando el alzamiento de la Cordillera Principal y el plegamiento y fallamiento inverso de las formaciones depositadas (Radic, 2010). Sin embargo, el inicio de esta inversión es aún controversial (Cobbold *et al.*, 2008). Pequeños cuerpos plutónicos de granodiorita, diorita y riodacita se emplazaron intruyendo a las formaciones Cura-Mallín y Trapa-Trapa durante el Mioceno Superior, desarrollando alteraciones de extensión moderada en rocas de esas unidades y generando el depósito cuprífero del Río Otué (Niemeyer & Muñoz, 1983). Las formaciones Cura-Mallín y Trapa-Trapa, se encuentran parcialmente cubiertas, mediante discordancia angular, por los productos volcánicos asociados a los estratovolcanes del Pleistoceno Superior-Holoceno (Muñoz & Niemeyer 1984). Además de las formaciones que componen la Cuenca de Cura-Mallín (formaciones Cura-Mallín, Trapa-Trapa y Mitrauquén) se incluyen en el marco regional los Estratos Huinucal Ivante, Formación Nacientes del Biobío, Formación Malleco, y la Asociación Volcánica de la Precordillera Oriental, las cuales serán descritas brevemente a continuación.

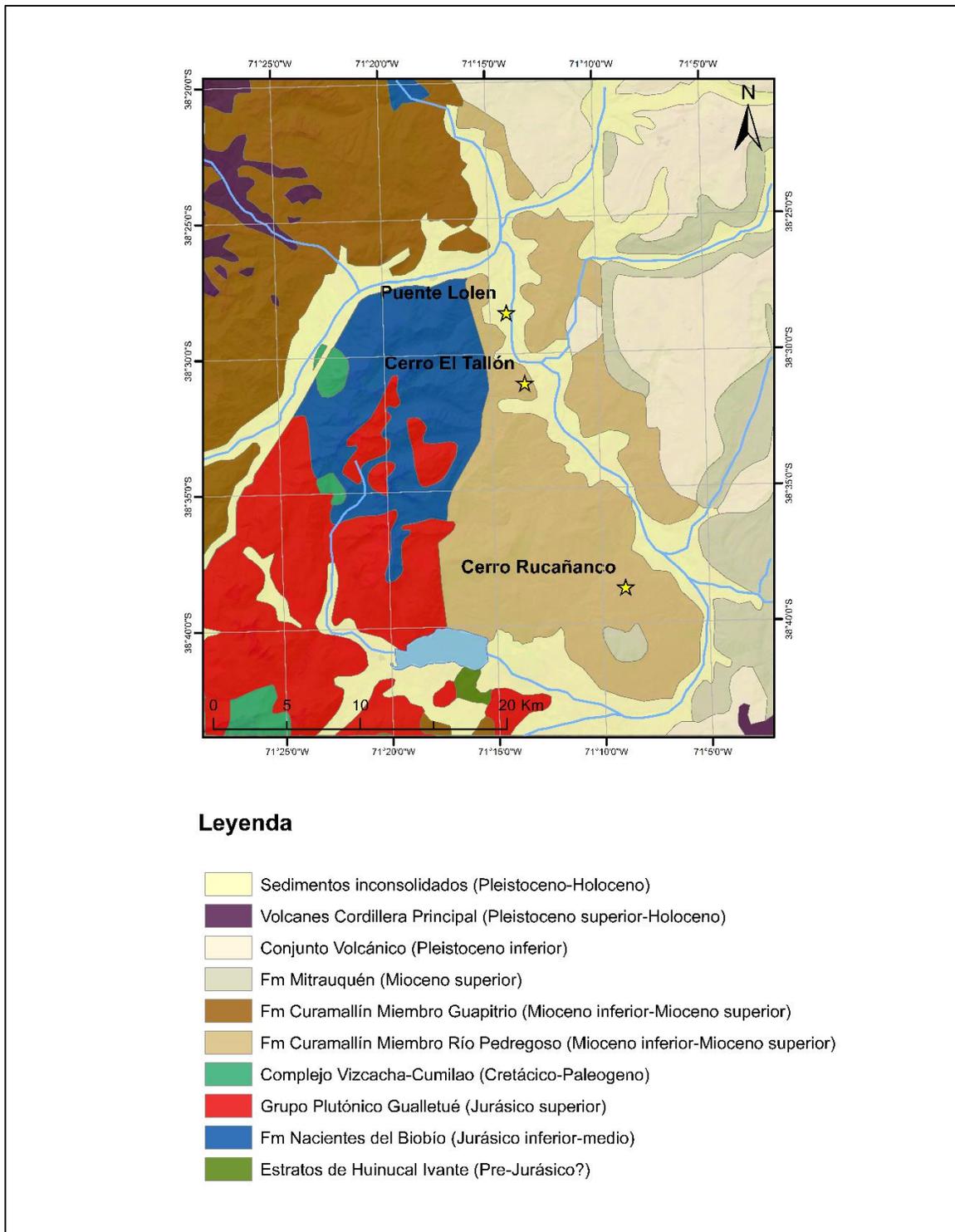


Figura 2.1: Geología del área de estudio. Modificado de Suarez & Emparan (1997). Las localidades mencionadas corresponden a los sitios donde se elaboraron columnas estratigráficas.

2.2 Secuencias sedimentarias, metasedimentarias y volcanosedimentarias

2.2.1 Mesozoico

2.2.1.1 Estratos de Huinucal Ivante (Pre- Jurásico?)

Definida formalmente por Suárez & Emparan (1997), aflora en zonas adyacentes a la ribera sureste de la Laguna Galletué. Su base está constituida por pizarras moteadas con marcada foliación, y hacia el techo le sobreyacen metareniscas foliadas. La foliación penetrativa se generó por deformación tectónica y posteriormente, fueron afectadas por un metamorfismo termal asociado a los granitoides del Jurásico Superior-Cretácico Superior (Suárez y Emparán, 1997).

2.2.1.2 Formación Nacientes del Biobío (Jurásico Inferior a Medio)

Definida formalmente por Suárez & Emparan (1997), aflora principalmente en la Cordillera de Lonquimay, Laguna de Icalma, Paso Pino Hachado. En esta formación se distinguen tres miembros que, en parte, se engranan lateralmente (Suarez & Emparán, 1997): Miembro Icalma, constituido por basaltos almohadillados, brechas basálticas y basaltos macizos, con intercalaciones sedimentarias marinas turbidíticas; Miembro Lolén Pacunto, formado principalmente por rocas pelíticas gris oscuras, areniscas, brechas, tufitas y tobas y Miembro Lonquimay: constituido por rocas piroclásticas, lavas andesíticas, calizas y areniscas. Esta formación representa un ciclo depositacional regresivo, desde depósitos sedimentarios y volcánicos andesíticos marinos profundos a depósitos volcánicos, probablemente continentales, de la zona occidental de la Cuenca de Neuquén (Suárez & Emparán, 1997).

2.2.1.3 Complejo Vizcacha-Cumilao

El Complejo Vizcacha-Cumilao definido por Suarez y Emparán (1997), aflora en los cordones montañosos ubicados al oeste de las lagunas de Galletue y de Icalma. Las rocas presentes en esta unidad corresponden principalmente a andesitas macizas, con basaltos subordinados, (en algunos casos representan lavas y en otros pudieran corresponder a cuerpos hipabisales), rocas piroclásticas y rocas sedimentarias (Carpinelli, 2000). Estos depósitos son producto de un volcanismo intermedio, aparentemente subaéreo, y de la acumulación de sedimentos en lagos (Suárez y Emparán, 1997).

2.2.2 Cenozoico

2.2.2.1 Formación Cura-Mallín (Oligoceno Superior-Mioceno Medio)

Definida por González & Vergara (1962), según el estero homónimo ubicado en la Hoja Laguna de la Laja, entre las latitudes 37° y 38° S. Fue redefinida posteriormente por Niemeyer & Muñoz (1983) y extendida hacia el sur por Suárez & Emparan (1997). Estos autores coinciden en una división de dos miembros: un miembro volcánico, compuesto esencialmente por depósitos de caída, flujos de piroclastos, subordinadamente lavas andesíticas y cuerpos hipabisales, y un miembro sedimentario (que sobreyace generalmente al primero, pero que en ciertos sectores se interdigitan), compuesto por areniscas, areniscas conglomerádicas, conglomerados de ambiente aluvio-fluvial y deltaico, además de fangolitas, areniscas, calizas y algunos horizontes carbonosos depositados en un régimen lacustre. La nomenclatura de los Miembros difiere en ambas publicaciones: para el sector norte (Hoja Laguna de La Laja) se ha subdividido en Miembro Río Queuco (volcánico) y Miembro Malla Malla (sedimentario), mientras que en la zona sur (Hoja Curacautín) se subdivide en Miembro Guapitrío (volcánico) y Miembro Río Pedregoso (sedimentario; Carpinelli, 2000). Esta formación se definirá con mayor detalle en el Capítulo 4.

2.2.2.2 Formación Trapa-Trapa (Mioceno Medio a Superior)

Definida por Niemeyer y Muñoz (1983), corresponde a una secuencia de gruesos estratos de color pardo-rojizo, compuesta de aglomerados volcánicos, lavas andesíticas y andesíticas-basálticas, y conglomerados, de espesores variables entre 300 y 1500 o más metros. Está dispuesta de manera concordante y transicional, sobre los depósitos de la Formación Cura-Mallín, y es cubierta, en marcada discordancia de erosión, por rocas volcánicas plio-pleistocénicas.

La edad máxima de la Formación Trapa-Trapa fue analizada por tres dataciones K-Ar, en material de su base, proveniente de la localidad de Puerto Nuevo, obteniendo como resultado edades de $18,2 \pm 0,8$ Ma, $14,7 \pm 0,7$ Ma y $15,4 \pm 0,5$ Ma (Drake, 1976), en consecuencia, los datos radiométricos indicarían una edad Mioceno inferior a medio. Sin embargo, trabajos posteriores, utilizando dataciones Ar/Ar, obtienen edades de $10,1 \pm 0,2$ Ma, $9,1 \pm 0,1$ Ma y $8,9 \pm 0,1$ Ma (Herriott, 2006), lo que le otorgaría una edad Mioceno Superior a esta formación.

2.2.2.3 Formación Mitrauquén (Mioceno Superior)

La Formación Mitrauquén, definida por Suárez & Emparan (1997), aparece expuesta a lo largo de una franja ubicada al este del río Biobío, en la zona de Lonquimay, sobreyace en leve discordancia

angular a estratos del Miembro Sedimentario de la Formación Cura-Mallín, y se sub divide en un miembro esencialmente conglomerádico, con intercalaciones de ignimbritas dacíticas y lavas, y un miembro volcánico, compuesto de lavas andesíticas, tobas dacíticas de caída e ignimbritas (Suarez & Emparan, 1997). Dataciones radiométricas (K-Ar) realizadas en tobas de esta unidad, arrojaron como resultados edades que varían desde $9,5 \pm 2,8$ Ma a $8,0 \pm 0,5$ Ma (Mioceno Superior) para la Formación Mitrauquén (Suarez & Emparan, 1997).

2.2.2.4 Formación Malleco (=Formación Cola de Zorro; Plioceno-Pleistoceno Inferior)

La Formación Malleco, definida por Suárez & Emparán (1997), aflora, en la vertiente occidental de la Cordillera Principal. Corresponde a una secuencia volcánica continental, constituida esencialmente por lavas basálticas y andesíticas con intercalaciones ocasionales de ortoconglomerados, areniscas y paraconglomerados polimícticos. Las lavas se habrían originado por la actividad subaérea de centros volcánicos ubicados a lo largo de la parte oriental de la franja de afloramientos de esta unidad, mientras que las facies sedimentarias se habrían depositado en abanicos volcanoclásticos coalescentes a las estructuras volcánicas y por la acción de sistemas fluviales (Suárez & Emparan 1997). La Formación Malleco es cronológicamente equivalente a la Asociación volcánica de la precordillera oriental (Suárez & Emparan, 1997)

2.2.2.5 Asociación Volcánica de la Precordillera Oriental (=Formación Cola de Zorro) (Plioceno Inferior-Pleistoceno Superior)

Se denomina Asociación Volcánica de la Precordillera Oriental a un conjunto de aparatos volcánicos y productos asociados, de amplia distribución regional, construidos sobre un bloque elevado de dirección noroeste-sureste, delimitado por la falla Biobío Aluminé en Chile y por la Cordillera del Viento en Argentina (Suárez & Emparán, 1997). Esta asociación está integrada por la antigua Formación Cola de Zorro, el Complejo Volcánico de Pino Hachado, Pino Solo-Tralihue y Rahue (Muñoz & Stern, 1985). Litológicamente predominan basaltos de olivino, andesitas-basálticas, andesitas y brechas, en menor cantidad dacitas, tobas y depósitos ignimbríticos, de marcada disposición subhorizontal. Estas rocas tienen afinidades químicas subalcalinas y alcalinas, y representarían un volcanismo subaéreo de transición intra-tras-arco (Muñoz & Stern, 1985). Ramos & Folguera (1999) interpretan que las fallas normales que afectan a estas volcanitas, junto con el predominio de emisiones monogénicas de basaltos poco evolucionados en territorio argentino, reflejan un carácter extensional para este volcanismo. Dataciones radiométricas (K-Ar)

obtenidas en rocas de esta unidad, indican edades en el rango de $1,0 \pm 0,1$ Ma a $5,2 \pm 0,6$ Ma (Plioceno-Pleistoceno; Niemeyer & Muñoz, 1983; Suarez & Emparan, 1997).

2.2.2.6 Depósitos no consolidados del Cuaternario (Pleistoceno- Holoceno)

Los depósitos no consolidados del Pleistoceno-Holoceno presentes en el área de estudio caracterizan ambientes morrénicos, fluviales, abanicos aluviales, deslizamientos gravitacionales y caída libre de piroclastos (Carpinelli, 2000). Los depósitos fluviales actuales comprenden gravas, rípios arenosos y limos no consolidados, formando terrazas en los bordes de los ríos. Los depósitos más antiguos, presentan mediana consolidación, constituyendo diferentes niveles de terrazas, que van desde algunos metros hasta decenas de metros de extensión, en ambos lados de los valles fluviales más importantes de la zona (Suárez & Emparan, 1997). Los abanicos aluvionales corresponden a depósitos cuyo espesor alcanza algunas decenas de metros, acumulados durante una sedimentación caótica y masiva de tipo torrencial. Los depósitos de piroclastos, en su mayor parte corresponden a fragmentos de pómez y escorias del tamaño de lapilli y cenizas, que representan caída de piroclastos de erupciones plinianas recientes (Carpinelli, 2000).

2.3 Rocas intrusivas

2.3.1 Mesozoico

2.3.1.1 Grupo Plutónico Gualletué (Jurásico Superior-Cretácico)

Las rocas del grupo Plutónico Gualletué conforman una faja de rocas plutónicas de orientación casi norte-sur, cuyos afloramientos más extensos y continuos se ubican al nornoroeste, oeste y sur de la laguna Galletué y hacia el sur sobrepasan el límite Chile Argentina, Intruyen a unidades jurásicas de la Formación Nacientes del Biobío y a los Estratos de Huinical Ivante, y subyacen en discordancia a la Formación Cura-Mallín (Carpinelli, 2000). Se compone de monzogranitos, dioritas cuarcíferas y tonalitas (Suárez & Emparan, 1997). En las rocas plutónicas de este grupo se han distinguido tres conjuntos principales de valores radiométricos K-Ar (148 ± 8 Ma, $126 \pm 2,3$ Ma, 108 ± 3 Ma), lo que podría reflejar la existencia de, al menos, ese número de subunidades plutónicas en el Grupo Plutónico Gualletue (Suárez & Emparan, 1997).

2.3.2 Cenozoico

2.3.2.1 Stock Lolco (Paleoceno)

El "Stock" Lolco aflora a lo largo del río Biobío, inmediatamente al este de la desembocadura del río Lolco intruye al Complejo Vizcacha-Cumilao de edad Cretácico-Paleógeno? e infrayace en no-

concordancia a la Formación Cura-Mallín (Carpinelli, 2000). Incluye, principalmente, rocas monzograníticas y sienogranitos (Suárez & Emparan, 1997). Sobre la base de sus relaciones de contacto, la edad del "stock" Lolco sería anterior al Mioceno por infrayacer a la Formación Cura-Mallín. Una datación K-Ar arrojó un valor de 63 ± 2 Ma, que corresponde aproximadamente al límite Cretácico-Terciario (Suárez & Emparan, 1997).

2.3.2.2 Grupo Plutónico Melipeuco (Mioceno)

El Grupo Plutónico Melipeuco agrupa a cuerpos intrusivos que ocupan extensos afloramientos, inmediatamente al este del Volcán Llaima y en la Cordillera de Pemehue (Carpinelli, 2000). Las rocas de este grupo plutónico estarían en parte emplazadas y en parte sobreyacidas por la Formación Cura-Mallín, por lo que podrían representar las raíces de los volcanes que dieron origen a la Formación Cura-Mallín y Trapa Trapa (Carpinelli, 2000). En varias localidades intruyen al Complejo Vizcacha-Cumilao, y subyacen en discordancia a la Formación Malleco. Litológicamente se compone de monzogranitos y granodioritas, dioritas cuarcíferas y tonalitas subordinadas (Suárez & Emparan, 1997). Los valores radiométricos K-Ar obtenidos para esta unidad varían entre $15,2 \pm 1,2$ Ma y $7,2 \pm 1,9$ Ma y sus relaciones de contacto, le otorgan una edad correspondiente al Mioceno medio a tardío (Suárez & Emparan, 1997). Este grupo plutónico, puede considerarse equivalente, tanto por distribución, edad y relaciones estratigráficas, a los "Stocks" de Granodiorita-Diorita definidos por Niemeyer & Muñoz (1983) al oeste de la Laguna de la Laja (Carpinelli, 2000).

3. METODOLOGÍA DE TRABAJO

3.1 Etapa de terreno

Durante el terreno la metodología de trabajo consistió, en primera instancia, en una prospección de la zona de estudio (Figura 1.1) enfocada en sectores donde previamente se había reportado material fosilífero, pero también, revisando nuevas zonas de interés. Una vez en el lugar, parte del equipo se encargó de realizar las columnas, mientras un segundo grupo se dedicó a la búsqueda de fósiles. Dependiendo del sector y el tipo de rocas que afloraban se procedió de manera particular. Inicialmente se revisaron las quebradas o cursos de agua secos, en busca de restos que hayan podido ser desprendidos y transportados, lo que también sirvió para contextualizar en qué tipo de roca podría ser más factible encontrar fósiles. En los casos donde se encontraron restos fósiles desprendidos, se procedió a realizar una revisión profunda del lugar en búsqueda de otros fragmentos o restos que hayan podido ser desprendidos. Por otra parte, cuando los fósiles se hallaron directamente en el afloramiento, se procedió a fotografiar y realizar la extracción del fósil. En la mayoría de los casos, por la delicadeza del material, se extrajo una sección de la roca caja en el que se encontraba el fósil, para posteriormente (y con mejores implementos), realizar su limpieza y preparación. Para el proceso de extracción en campo se utilizó: cincel, martillo, y navaja. Una vez extraídos, fueron etiquetados y embalados para su transporte.

3.2 Etapa de gabinete

Se cuantificó y preparó el material recolectado durante las campañas de terreno, enmarcadas en el proyecto FONDECYT 1151146 del Dr. Alfonso Encinas, para posteriormente realizar una descripción morfológica detallada de cada uno de los especímenes, con la finalidad de identificar taxonómicamente el material fosilífero hasta el nivel taxonómico más bajo posible. Para la preparación del material, se utilizaron los martillos neumáticos (modelos ME-9100 y Micro-Jack 4) disponibles en el Museo Geológico UDEC.

3.2.1 Descripción morfológica

La identificación taxonómica se basó en las diagnósticos propuestas por Arratia (1982) y Nelson *et al.* (2006), además de las diagnósticos modificadas y complementarias de Chang *et al.* (1978), Rubilar (1994) y Azpelicueta & Rubilar (1997, 1998). Mientras que, la descripción morfológica siguió la definición de Campos *et al.* (1993) y se detalla a continuación:

3.2.1.1 Morfología externa

La configuración externa de los peces se compone por la cabeza, tronco, cola y aletas (Figura 3.1)

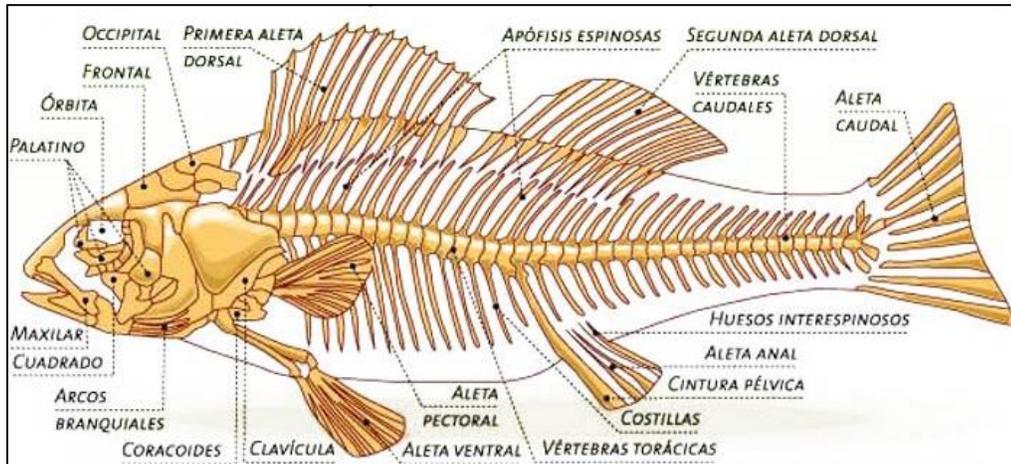


Figura 3.1: Morfología externa de un pez óseo. Disponible en la web universoanimal.

Cabeza: está unida al tronco sin que exista un cuello, y cuyo extremo posterior está limitado por el borde posterior del opérculo. En la cabeza se encuentra el orificio bucal, que se extiende hasta el margen anterior de los ojos, en el, se hallan la mandíbula y la maxila. La mandíbula está conformada por el hueso dentario y el maxilar por los huesos premaxilar y maxilar.

Tronco: en el tronco, se distingue la línea lateral, que está conformada por escamas perforadas a lo largo de los flancos. La línea lateral es un órgano sensitivo en los peces, constituido por canales y que le permite conocer los movimientos del agua. Esta línea lateral puede estar ininterrumpida o dispersa en los flancos.

Cola: se inicia en el origen de la aleta anal, hasta la base de la aleta caudal, en la cola está el pedúnculo caudal.

Aletas: son estructuras importantes en la movilización y posición del pez, las aletas están constituidas por una membrana suspendida por un número de rayos los cuales pueden ser simples y duros (llamados también espinas) o blandos y ramificados. También hay aletas sin rayos, las llamadas aletas adiposas. La forma, tamaño, ubicación en el cuerpo y número de rayos son características muy importantes en la identificación de los grupos taxonómicos. De acuerdo con su ubicación, es posible distinguir distintos tipos de aletas (Figura 3.1). La aleta dorsal, puede ser única o doble, esta aleta puede estar constituida por solo rayos blandos simples y/o ramificados o

estar conformada por espinas y rayos blandos. En algunos casos, la aleta dorsal está dividida en una porción anterior consistente de espinas y una posterior, formada por rayos blandos. En algunas especies, hay una aleta adiposa que se ubica en el extremo posterior por detrás de la dorsal. La aleta anal se ubica por detrás del ano, y está constituida por rayos simples o por espinas y rayos ramificados. La aleta caudal se ubica en la cola, y está constituida por rayos simples y ramificados. La forma de esta aleta es un carácter taxonómico, pudiendo ser furcada, emarginada, truncada o redonda. Las aletas pélvicas, también llamadas aletas ventrales, se ubican en la cintura pélvica y están en posición abdominal. La ubicación y número de rayos de las pélvicas, son generalmente, caracteres taxonómicos. Finalmente, las aletas pectorales se ubican detrás del opérculo, en ambos lados del cuerpo, presentan rayos y en algunas especies, una espina inicial.

3.2.1.2 Morfología interna

El esqueleto de los peces es muy complejo, pues está constituido de un elevado número de huesos. Los huesos varían en su forma y tamaño entre los taxones. El esqueleto axial, lo conforma el cráneo, la columna vertebral, las costillas y huesos intermusculares (Figura 3.2).

Cráneo: los huesos del cráneo se pueden agrupar en aquellos que protegen el cerebro (frontal, parietal, supraoccipital, exoccipital, basioccipital, ethmoide, lagrimal, paraesfenpide y vómer), las mandíbulas (maxilar, premaxilar, supramaxilar, dentario, articular y angular), las mejillas (pterigoide, cuadrado, palatino, mesopterigoide y metapterigoides) el opérculo (preopérculo, opérculo, dubopérculo e interopérculo), el aparato branquial (glosohyal, basibranquial, hypobranquial, ceratobranquial, epibranquial, faringeobranquial), el arco hioideo (glossohyal, hypohyal, cratohyal, epihyal, urohyal y rayos branquiostegales) y los del arco hypomandibular, sympléctico e interhyal.

Vertebras: las vértebras (espina neural, espina hemal, arconeural, canal hemal) y costillas sirven de sostén al todo el tronco de los peces, en el esqueleto axial, se encuentra en el esqueleto apendicular, que está constituido por la cintura pectoral (posttemporal, supracleithrium, cleithrium, postcleithrium, coracoides, escápula, radial y rayos de la aleta pectoral) y cintura pélvica (basipterygium, rayos de la pélvica y pterigioforos) y el esqueleto caudal que sostiene la aleta caudal (epiural e hypourales).

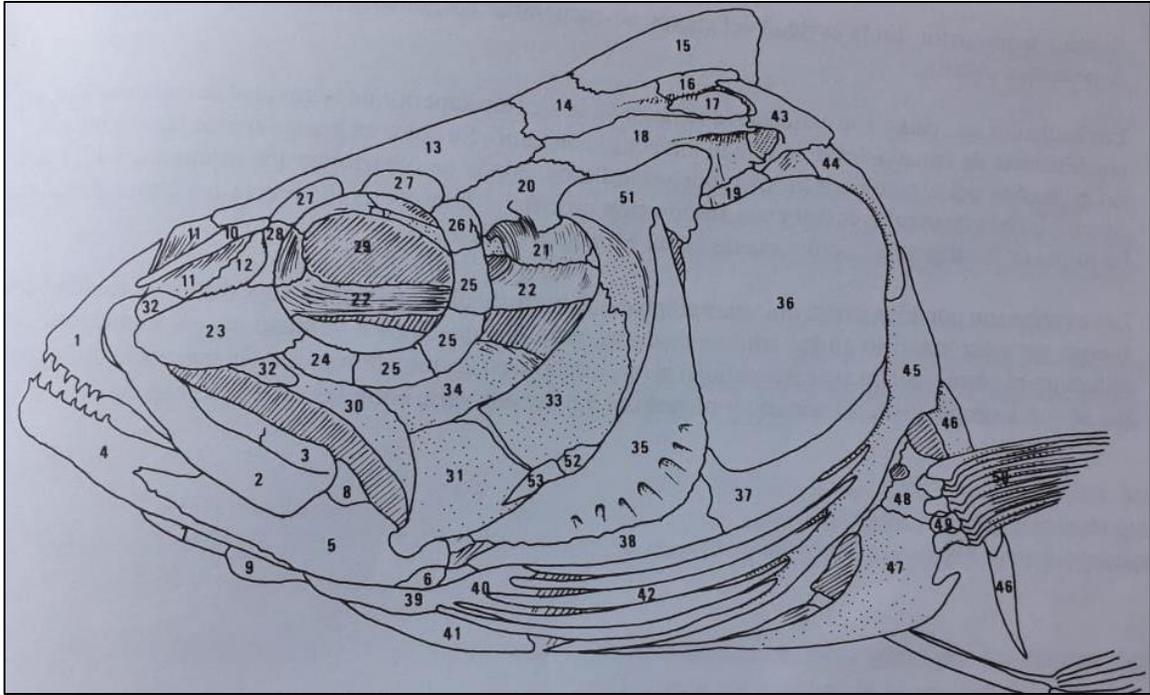


Figura 3.2: Huesos constituyentes de la cabeza de los peces. Mandíbulas: (1) premaxilar; (2) maxilar; (3) supramaxilar; (4) dentario; (5) articular; (6) angular; (7) mediangular; (8) surangular y (9) basihiel. Cráneo: (10) nasal; (11) dermetmoides; (12) paraetmoides; (13) frontal; (14) parietal; (15) supraoccipital; (16) epiótico; (17) hueso escamoso; (18) pterótico; (19) exoccipital; (20) esfenótico; (21) aliesfenótico y (22) paraesfenoides. Serie circunorbital: (23) lagrimal; (24) yugal; (25) suborbitales; (26) dermoesfenótico; (27) supraorbitario; (28) prefrontal y (29) orbitoesfenoides. Mejilla: (30) ectopterigoides; (31) cuadrado; (32) palatino; (33) metapterigoides y (34) endopterigoides. Serie opercular: (35) preopercular; (36) opercular; (37) subopercular y (38) interopercular. Hioides: (39) ceratohial; (40) epihial; (41) urohial y (42) branquiostegales. Cintura pectoral: (43) posttemporal; (44) suprracleitro; (45) cleitro; (46) postcleitro; (47) coracoides; (48) escápula; (49) pterigiales y (50) rayos de la aleta pectoral. Otros: (51) hiornandibular; (52) interhial y (53) simplético.

Dientes: los dientes de los actinoptergios generalmente son llamados por el nombre del hueso donde se ubican, de esta manera, los dientes más comunes son denominados: dientes premaxilares, maxilares, vomerianos, mandibulares y faringales.

3.2.2 Asociaciones de peces en la Formación Cura-Mallín

Una vez analizados los fragmentos colectados en la campaña de terreno y la revisión del material disponible en el Museo Geológico Lajos Biró, se procedió a evaluar las dataciones realizadas en todas las localidades donde se han reportado restos de actinoptergios en la Formación Cura-Mallín, con el fin de establecer posibles asociaciones de peces en dicha formación.

3.2.3 Interpretación autoecológica

Algunas de las características ecológicas más importantes en los peces modernos son aquellas relacionadas a sus tolerancias ambientales (salinidad, temperatura, sustrato, energía de corriente y profundidad), comportamiento (alimentación, reproducción) y relaciones tróficas (Elder & Smith, 1988). Con la finalidad de inferir algunas de estas características en los taxones fósiles reconocidos en la Formación Cura-Mallín, se recopiló información ecológica de los taxones modernos más estrechamente relacionados con los fósiles encontrados (en esta comparación, las especies extintas se identificarán con la simbología “†” al final de su nombre científico), enfocándonos principalmente en sus características ambientales.

Con el propósito de complementar las afinidades ambientales de especímenes modernos recopiladas en literatura, se analizó la respuesta de estos taxones modernos a las variables de temperatura y precipitación mediante el software Maxent y con variables climáticas obtenidas de WorldClim global database (Fick & Hijmans *et al.*, 20017). Este software es comúnmente utilizado para modelar nichos y distribuciones de especies modernas a partir de la aplicación de una técnica de aprendizaje automático llamada “modelado de entropía máxima” (Phillips *et al.*, 2006). La data de distribución de la ictiofauna moderna fue obtenida de Global Biodiversity Information Facility. La predicción de Maxent arrojará dos tipos de gráficos de distribución logística para cada variable evaluada, uno reflejará cómo cambia la probabilidad pronosticada a medida que varía cada variable ambiental, manteniendo la otra variable ambiental en su valor de muestra promedio, mientras que el segundo gráfico representará un modelo creado usando sólo la variable correspondiente (Phillips *et al.*, 2006). En este trabajo, sólo se adjuntarán los gráficos con cada variable vista de forma independiente, de todas formas, en el anexo, se adjuntarán ambos tipos de gráficos. El software Maxent ha sido utilizado, por ejemplo, para investigar paleodistribución geográfica de especies durante el Pleistoceno (e.g. Castellanos-Frías *et al.*, 2018), como también, para la interpretación paleoclimática de taxones incluidas en el género moderno *Nothofagus* (Hinojosa *et al.*, 2016). Luego de analizar las variables de temperatura y precipitación media anual de los taxones modernos más estrechamente asociados a los taxones fósiles identificados en la Formación Cura-Mallín, estas serán comparadas con el clima actual en los alrededores de Lonquimay. El área de estudio presenta precipitaciones anuales modernas medias que van desde los 1021 mm hasta los 1955 mm, y temperaturas anuales medias desde los 4,0° hasta los 10,3° C (Figura 3.3).

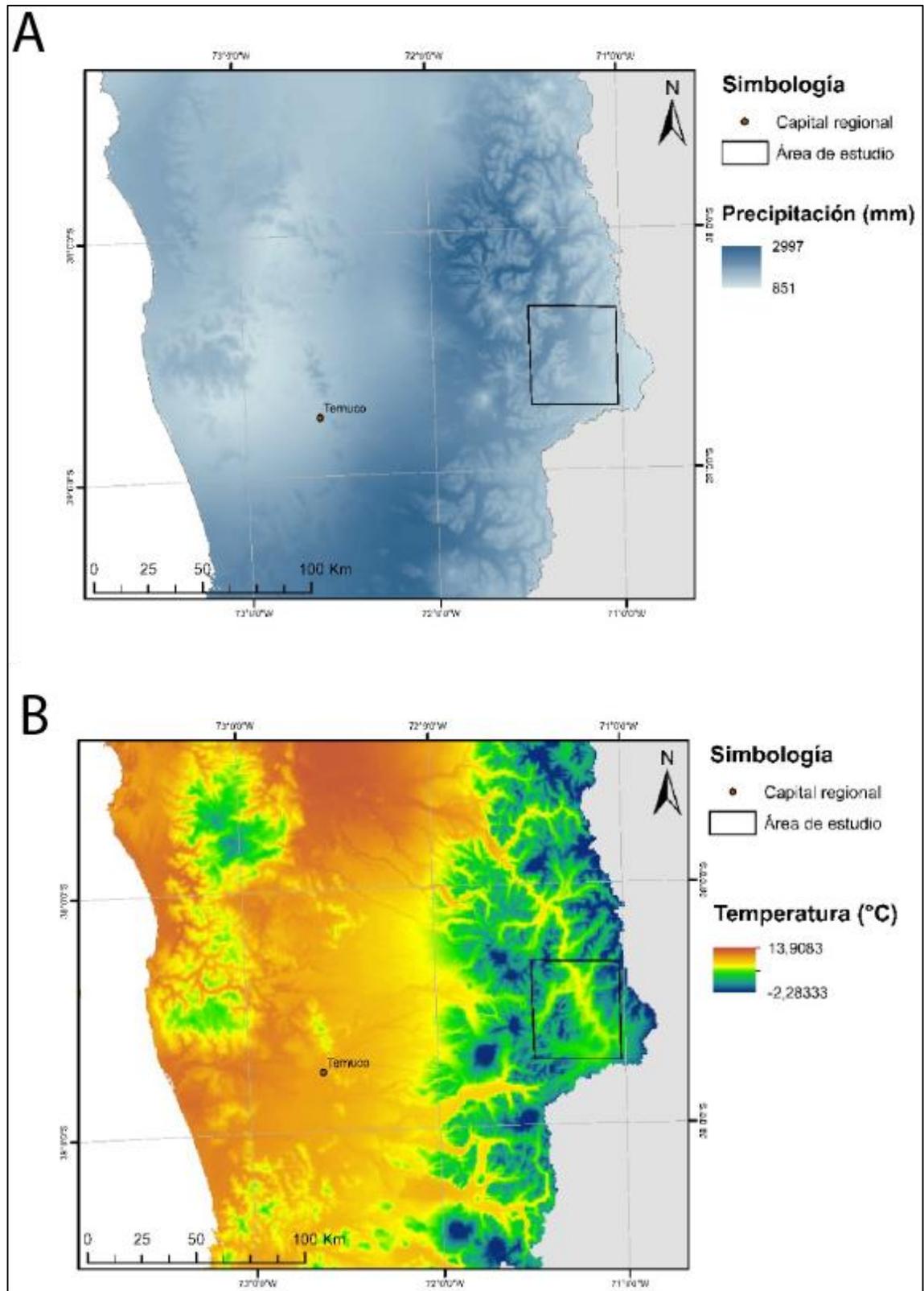


Figura 3.3: Variables de precipitación (A) y temperatura (B) anual media para el área de estudio. Data tomada de Fick & Hijmans *et al.* (2017).

Por otra parte, con el fin de caracterizar ciertos hábitats al describir afinidades ambientales de taxones modernos, se utilizará la clasificación climática de Köppen (Köppen, 1900, 1918) quien define:

Clima tropical: Se caracteriza porque todos los meses tienen una temperatura media superior a los 18 °C y las precipitaciones anuales son superiores a la evaporación (unos 2500 mm anuales en promedio en el ecuatorial y hasta los 800mm en las sabanas). Bajo estas condiciones se suelen dar las selvas y los bosques tropicales.

Clima templado: Se caracteriza porque la temperatura media del mes más frío es menor de 18 °C y superior a -3 °C y la del mes más cálido es superior a 10 °C. Las precipitaciones exceden a la evaporación. Puede presentarse en algunas zonas intertropicales.

3.2.4 Interpretación sinecológica:

Luego de realizada la revisión de tolerancias ambientales de los taxones modernos más cercanos a cada uno de los taxones fósiles descritos en la Formación Cura-Mallín, se integrará dicha información con el análisis de las posibles asociaciones de actinopterigios para los dos intervalos temporales (Mioceno temprano y Mioceno medio-tardío) para establecer una hipótesis de evolución paleoambiental, además de analizar posibles diferencias y semejanzas ambientales, tanto entre estos periodos como con la actualidad.

4. ESTRATIGRAFÍA

Durante el periodo Oligoceno tardío-Mioceno medio-tardío, la Cuenca de Cura-Mallín fue rellenada por cerca de 4.000 metros de rocas sedimentarias y volcánicas (Carpinelli, 2000). En el extremo norte, el basamento de la cuenca corresponde a una secuencia de estratos sedimentarios marinos de edad jurásica pertenecientes a la Formación Nacientes del Teno (Muñoz & Niemeyer, 1984), y en el área de Lonquimay (al sur), el basamento está constituido por rocas mesozoicas de carácter sedimentario marino (lutitas, areniscas y rocas carbonatadas), volcánico marino (basaltos con intercalaciones sedimentarias marinas) e ígneo intrusivo (Suárez & Emparan, 1997).

4.1 Formación Cura-Mallín

Niemeyer & Muñoz (1983) dividen a la Formación Cura-Mallín en dos miembros concordantes y transicionales entre sí: uno inferior (volcanoclástico), al cual llamaron Miembro Río Queuco, y otro superior (sedimentario), denominado Miembro Malla-Malla, en reemplazo de la antigua Formación Malla-Malla, definida por González & Vergara (1962). Cabe destacar, que si bien, el miembro sedimentario se considera usualmente más joven que el miembro volcánico, en el sector sur de la Cuenca Cura-Mallín, se ha propuesto que ambos miembros se interdigitan parcialmente hacia su base (Suárez & Emparan, 1997; Carpinelli, 2000; Burns *et al.*, 2006; Pedroza *et al.*, 2017).

El Miembro Río Queuco, cuyo espesor máximo excede los 1.000 metros, está integrado por tobas, tobas brechosas, tobas finas y tobas arenosas, con subordinadas intercalaciones de areniscas, conglomerados, lutitas y coladas de lavas andesíticas (Carpinelli, 2000). El Miembro Malla-Malla, cuyo espesor varía notablemente dentro de la Hoja Laguna de la Laja, desde potencias casi nulas, en su parte norte, hasta 600-700 metros, en su sector centro-meridional (Niemeyer & Muñoz, 1983), se compone esencialmente de areniscas, areniscas conglomerádicas y conglomerados de ambiente aluvio-fluvial y deltaico, además de fangolitas, areniscas, calizas y algunos horizontes carbonosos depositados en un régimen lacustre (Carpinelli, 2000).

Suárez & Emparan (1997), extienden hacia el sur la Formación Cura-Mallín, anteriormente definida por Niemeyer & Muñoz (1983) en la Hoja Laguna de la Laja, a lo largo de una franja con orientación norte-sur en la parte central-este de la Hoja Curacautín, dividiéndola en dos miembros, que pueden ser correlacionados con los definidos previamente por Niemeyer & Muñoz (1983), y que denominaron: Miembro Guapitrío, principalmente volcánico y Miembro Río Pedregoso, principalmente sedimentario, este último sobreyace y se engrana con el primero. Además,

incluyeron en el miembro volcánico de la Formación Cura-Mallín, rocas volcanoclásticas y lavas andesíticas, correlacionables con la Formación Trapa-Trapa de Niemeyer & Muñoz (1983), debido a que ambas unidades son muy similares litológicamente y se hace muy difícil reconocerlas como unidades diferentes, cuando no está expuesto el miembro sedimentario superior de la Formación Cura-Mallín, que las separa (Carpinelli, 2000).

El Miembro Guapitrío, cuyo espesor excede los 1000-1500 metros, está constituido por una asociación volcánica, de carácter intermedio a ácido, principalmente piroclástica, que corresponde a depósitos de caída y flujos piroclásticos e incluyen tobas de cristales, líticas y brechas volcánicas. Ocasionalmente se intercalan lavas andesíticas de 4 a 20 metros de espesor, diques y cuerpos hipabisales, y capas sedimentarias continentales (Suárez & Emparan, 1995, 1997).

El Miembro Río Pedregoso está constituido por facies aluvio-fluviales, lacustres y deltaicas. Su espesor máximo se estima en unos 2600 metros y está compuesto por areniscas, areniscas conglomerádicas y conglomerados, además de fangolitas, areniscas, calizas y algunos horizontes carbonosos (Carpinelli, 2000; Suárez & Emparan, 1990), además, es posible encontrar también depósitos piroclásticos primarios (Burns, 2002).

Burns & Jordan (1999) identifican en la Formación Cura-Mallín dos sistemas de facies: uno de carácter esencialmente volcánico y otro de afinidad sedimentaria, pero a diferencia de Niemeyer & Muñoz (1983), sugieren que la sedimentación de estas facies fue contemporánea y son indicativas de variación lateral en el estilo depositacional. Las facies volcánicas se componen de tobas, tobas brechosas, tobas finas y tobas arenosas, con intercalaciones menores de areniscas, conglomerados, lutitas y coladas de lavas andesíticas y dacíticas (Niemeyer & Muñoz, 1983; Suárez & Emparan, 1995, 1997; Burns & Jordan, 1999; Carpinelli, 2000). Burns (2002) caracterizó a la Formación Cura-Mallín teniendo en cuenta el concepto de asociaciones de facies volcánicas, utilizando como control la proximidad al centro volcánico del cual provendrían: facies volcánicas proximales encontradas a 5-35 km del centro volcánico y facies volcánicas distales, las que se ubican entre los 20-70 km, siendo la transición entre ellas no observable directamente en el sector argentino de la cuenca y considerando que la sedimentación de ambas facies habría sido contemporánea.

En los depósitos sedimentarios se pueden diferenciar tres asociaciones de facies, de base a techo: fluvial, lacustre y deltaica (Suárez & Emparán, 1995, 1997; Burns, 2002; Croft *et al.*, 2004), estas se encuentran bien expuestas en el sector del río Lileo y representan un régimen depositacional

caracterizado por la transición de ambientes lacustres, fluviales y aluviales, donde se depositaron conglomerados, areniscas, areniscas tobáceas, tobas, fangolitas, calizas y delgados mantos de carbón (Carpinelli, 2000).

En el marco del proyecto FONDECYT 1151146 dirigido por el Dr. Alfonso Encinas, durante 2017-2019 se realizaron exploraciones geológicas y paleontológicas en la región de Lonquimay. Particularmente, estas se enfocaron en localidades donde previamente habían sido reconocidos vertebrados fósiles. Durante estas campañas de terreno, se recuperaron fósiles en las localidades de cerro El Tallón y cerro Rucañanco. Se incluye además en esta sección, la localidad de Piedra Parada, la cual puede estar correlacionada biocronológicamente con el sector de Puente Lolen. La geología local y ubicación cronológica de estas localidades se describe en Solorzano *et al.* (2019), y se resume a continuación.

4.1.1 Cerro El Tallón

Esta localidad se ubica a 15 km al suroeste de Lonquimay. Los depósitos en la base de cerro El Tallón (Figura 4.1) a orillas del río Biobío incluyen lutitas y lutitas calcáreas, con un alto contenido fosilífero de peces, intercaladas con areniscas de tamaño fino a medio, exhibiendo laminación paralela, ondulítica, y pliegues sedimentarios (Pedroza *et al.*, 2017). En esta localidad ha sido reportada la presencia de peces de agua dulce y un notoungulado (Croft *et al.*, 2004; Pedroza *et al.*, 2017; Rubilar, 1994; Solórzano *et al.*, 2019), siendo este último recuperado de una sucesión de 5 m de espesor de arenisca con alto contenido de montmorillonita de grano fino a grueso con intercalaciones de toba (Croft *et al.*, 2004). Se ha realizado sólo una datación radiométrica K-Ar en el nivel que sobreyace al mamífero fósil, obteniendo como resultado una edad de 17.5 ± 0.6 Ma (Croft *et al.*, 2004; Suárez and Emparan, 1995). Por su parte, el notoungulado recuperado en esta localidad es considerado como un taxón indicativo de edad mamífero-sudamericana (SALMA por sus siglas en inglés; asociaciones de mamíferos que coexistieron durante un intervalo de tiempo bien definido; Marshall & Salinas 1990; Flynn & Swisher 1995) del Santacruense (Mioceno temprano tardío; Croft *et al.*, 2004; Solórzano *et al.*, 2019). Por lo tanto, la evidencia radiométrica y biocronológica sugieren una edad Mioceno temprano para esta localidad.



Figura 4.1: Cerro El Tallón.

4.1.2 Cerro Rucañanco

Esta localidad se ubica a 29 km al suroeste de Lonquimay. En este sector se reconoce un afloramiento de 180 m de espesor (Figura 4.2), correspondiente a una sucesión de conglomerados de grano grueso a medio, areniscas con estratificación cruzada y estructuras plegadas, además de limolitas y brechas (Suárez & Emparan, 1995). La sucesión presenta asociaciones de facies típicas de los deltas tipo Gilbert (Suárez & Emparan, 1995; Pedroza *et al.*, 2017). En esta localidad se ha reportado la presencia de mamíferos, anfibios, peces de agua dulce y un ave continental (Alvarenga, 1995; Suárez *et al.*, 1990; Rubilar, 1994; Solórzano *et al.*, 2019). Dataciones recientes de U-Pb en zircones detríticos realizados en la sección media de cerro obtuvieron resultados de 12,4 Ma como edad máxima (Rosselot *et al.*, 2019b). Una muestra obtenida a orillas del río Biobío, ubicada en la base de cerro Rucañanco, arrojó resultados de 11,64 Ma para los zircones detríticos (Pedroza *et al.*, 2017). Pedroza *et al.* (2017) consideraron que esta sección se encuentra estratigráficamente sobre aquellos aflorando en el cerro Rucañanco. Por otra parte, Solórzano *et al.* (2019) coinciden con Suarez & Emparán (1995) en que la sección del Biobío subyace a cerro

Rucañanco, puesto que se encuentra en un nivel topográfico inferior y la posición y los estratos en ambas secciones son casi horizontales.



Figura 4.2: Cerro Rucañanco

La Formación Mitrauquén se observa en el parte superior del cerro Rucañanco, cubriendo un área comprendida entre esta unidad y la Formación Cura-Mallín. Por lo tanto, la edad de la Formación Cura-Mallín en cerro Rucañanco se restringe entre 12.8 Ma (Mioceno medio-tardío, Serravalliano; Rosselot *et al.*, 2019b) y 9.5 Ma (principios del Mioceno medio, Tortoniano; la edad máxima para la Formación Mitrauquén; Suárez & Emparan, 1997). Sin embargo, las secciones que contienen fósiles de cerro Rucañanco probablemente tengan edades cercanas a 12,8–11,64 Ma (Serravalliano), esto debido a que las edades máximas de circones detríticos disponibles podrían ser interpretadas como edades cercanas a la sedimentación (Solórzano *et al.*, 2019).

4.1.3 Piedra Parada

La localidad está a 13 km al suroeste de la ciudad de Lonquimay, en el borde oriental del río Biobio. La sucesión estratigráfica está dominada por areniscas de grano muy fino a medio con numerosos fósiles de bivalvos de agua dulce, cubiertos por matriz, conglomerados polimícticos pobremente clasificados, con clastos subredondeados a angulares (Pedroza *et al.*, 2017). Osteodermos de gliptodóntidos, invertebrados de agua dulce, así como madera y polen han sido recuperados de esta localidad (Palma-Heldt, 1983; Pedroza *et al.*, 2017; Suárez *et al.*, 1990; Solórzano *et al.*, 2019). Las primeras dataciones de K-Ar desde el acantilado de Piedra Parada indicaron una edad Mioceno

medio (13 Ma; Suárez & Emparan, 1995). Dataciones recientes de U-Pb en una toba volcánica de la base de la sección Piedra Parada indican una edad Mioceno medio-tardío (12.8 Ma; Rosselot *et al.*, 2019b).

A continuación, se adjunta un mapa con los sitios señalados (Figura 4.3), y se incorporan las localidades de la Junta, Puente Lolén y Confluencia (confluencia de ríos Biobío y Mitrauquén) en las cuales, previamente se ha reportado restos fósiles de peces (Rubilar, 1994).

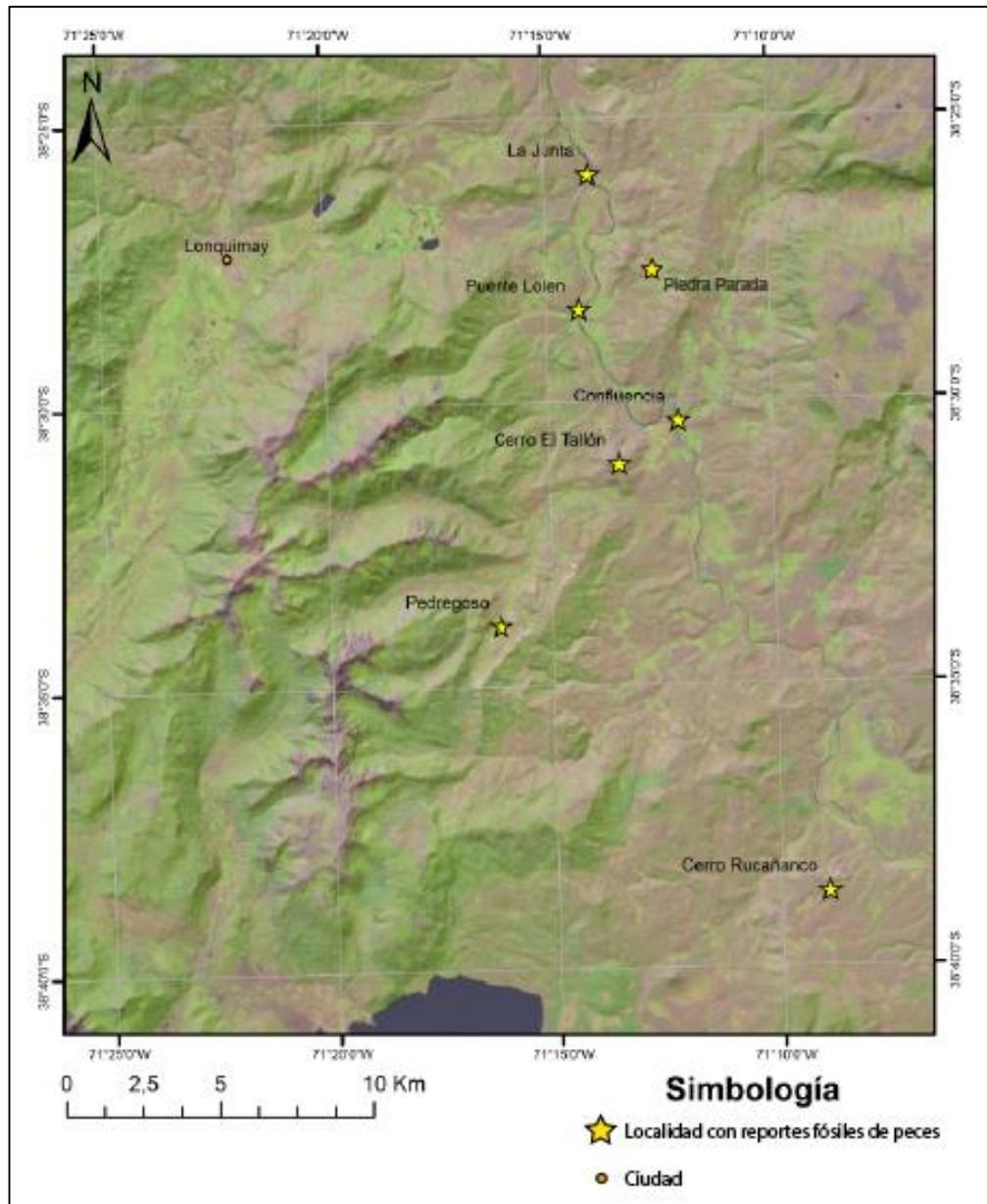


Figura 4.3: Mapa de localidades en los alrededores de Lonquimay

4.1.4 Columnas estratigráficas de la Formación Cura-Mallín en los alrededores de Lonquimay

Durante la campaña de terreno se realizó un levantamiento estratigráfico de tres columnas. La primera de ellas corresponde a la localidad de cerro El Tallón, mientras que la segunda columna se confeccionó en la zona de Puente Lolén, finalmente, la tercera columna se realizó en el cerro Rucañanco. Las columnas fueron realizadas por Francisco Cuadra y Eduardo Opazo (Departamento de Ciencias de la Tierra, UDEC).

4.1.4.1 Columna cerro El Tallón

En el sector de cerro El Tallón se realizó un levantamiento estratigráfico (Figura 4.4), cuya secuencia, descrita de base a techo, es la siguiente:

- 30 m de brecha sedimentaria con matriz tamaño arena con clastos milimétricos de 30 cm como máximo, redondeados a angulosos sin orientación preferencial. Composicionalmente estos clastos son lutitas, areniscas y areniscas oolíticas.
- 2 m de intercalaciones de lutita con areniscas de grano medio. Las lutitas presentan una tonalidad gris azulada en superficie fresca y una alteración de óxidos de Fe y Mn. Se observa bandeamiento, con estratos de hasta 50 cm de espesor. Presentan fósiles de peces y ostrácodos. Por su parte, las areniscas, se presentan en estratos de no más de 10 cm con variaciones en el tamaño de grano (fino a medio). De coloración gris con alteración de óxidos de Fe y Mn. Bien estratificadas. Abundantes granos de cuarzo y feldespatos, prácticamente sin líticos. Buena selección, granos sub-angulosos y alta esfericidad.
- 10 metros de tramo cubierto
- 7,5 m de intercalaciones de lutitas y areniscas. Las lutitas son similares a las observadas en el segundo tramo, pero con menores potencias, a los fósiles ya descritos se suman improntas de hojas. Las areniscas, por su parte, se observan muy alteradas, en capas de hasta 20 cm y presentan grano grueso. Se detalla un vestigio de laminación paralela, pero a simple vista poseen un aspecto masivo a causa de alteración. Composición similar a areniscas del tramo dos, pero con una mayor cantidad de líticos.
- 4 m de intercalación de areniscas y lutitas. Predominan fuertemente las areniscas estando las lutitas en capas muy finas. Las areniscas presentan un tamaño de grano grueso a base y

fino hacia techo, con tonalidades blanquecinas y presencia de oolitos. Es posible observar fósiles de peces en lutitas y también en areniscas más finas.

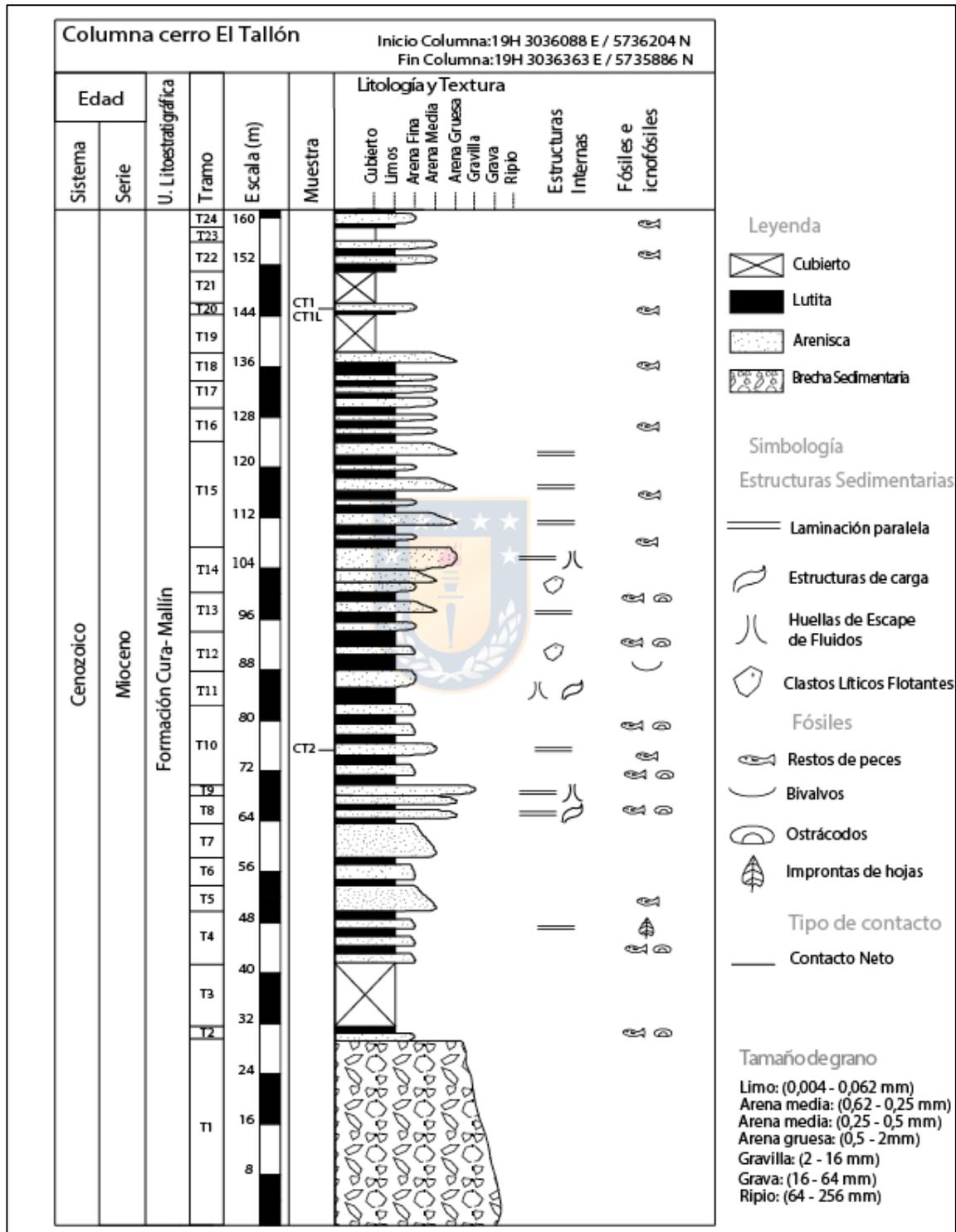


Figura 4.4: Columna cerro El Tallón.

- 4,5 m de intercalaciones de lutitas y areniscas. Las areniscas se observan muy alteradas, en capas de hasta 20 cm y presentan granulometría gruesa.
- 5,5 m de intercalación de areniscas y lutitas. Predominancia de areniscas de grano grueso a base y fino a techo. Presencia de restos de peces en lutitas. Estratificación de capas N28°E/7°SE.
- A base se observa un estrato de arenisca oolítica de grano medio de 1 m de espesor, contiene gran cantidad de cuarzo y de oolitos. Poco contenido de feldespatos y líticos. A techo, se presentan intercalaciones de lutitas con areniscas de grano medio a grueso. A los 66,5 m se advierten estructuras de carga.
- Capa de 1,7 m de espesor de areniscas de diferentes granulometrías. A base, arenisca gruesa masiva con abundantes líticos. Sobreyacen areniscas de grano fino a medio con laminación paralela. Se observan areniscas con laminación convoluta. A techo, arenisca de grano medio con oolitos.
- 13 m de intercalaciones de lutitas con areniscas medias tanto oolíticas como detríticas en capas centimétricas. Areniscas y lutitas con presencia fósil de ostrácodos, y peces exclusivamente en lutitas. A los 75,2 m: capa de areniscas oolíticas de grano medio de 25 cm de espesor con laminación paralela. Estratificación de capas: N5°E/15°SE.
- 5,2 m de intercalaciones de lutitas y areniscas medias en estratos de mayor potencia. Lutitas bandeadas con cambios de tonalidades, estructuras de carga de diferentes dimensiones. A los 85,8 m: capa de arenisca media con laminación convoluta. A los 87,4 m: un cuerpo de arenisca corta y deforma varios estratos de lutitas.
- 6,5 m de intercalaciones de lutitas con areniscas medias tanto oolíticas como detríticas en capas centimétricas. A los 90,1 m: fósiles de bivalvos en lutitas. A los 90,7 m: se observa una capa de arenisca fina con clastos redondeados que efervescen con HCl, de aspecto cristalino fino de más de 15 cm de espesor. A los 92,9 m: se repite otra capa de arenisca con estos clastos, ahora solo de 8 cm de espesor como máximo. Estratificación de capas: N87°W/21°NE.
- A base, se observan intercalaciones de lutitas bandeadas con areniscas de grano medio de color amarillo anaranjado con abundante cuarzo+/- feldespatos y muy pocos líticos de 1,5

m de espesor, destaca también la presencia de areniscas masivas con gradación normal. A los 96,4 m: comienzan a predominar areniscas medias a finas con laminación paralela. Abundante cuarzo y feldespatos, mayor cantidad de líticos que las areniscas de base (color más gris). A techo comienzan a aparecer pequeñas capas de lutita nuevamente.

- 7,4 metros de capas de areniscas tanto oolíticas como detríticas. Los oolíticas son de mayor potencia que las detríticas (más oscuras), algunas con laminación paralela o masivas, de granulometría fina a media. Algunas capas se observan deformadas por cuerpos cortantes de arenisca y se ven pequeños pliegues. Hay clastos con aspecto andesítico y efervecen con HCl. A los 113,2 m: se observa una capa de arenisca de unos 2,5 m de grano grueso (conglomerádica a veces), intercaladas con areniscas más finas. Se observa laminación paralela. La arenisca gruesa tiene líticos abundantes.
- 17 m de intercalaciones finas de areniscas y lutitas, estas se encuentran deformadas con pliegues abiertos. Resaltan capas de areniscas que gradan de gruesas a medias con laminación paralela. Estratificación de capas: N4°W/26°NE.
2 pliegues:
 - Medidas en los limbos: Rumbo y Manteo
 - N4°W/24°NE.
 - N14°W/22°NE.
 - N25°E/17°SE.
 - N35°W/8°NE.
- Intercalación de lutita con arenisca de 5,5 m de espesor. Capas de lutita de 70 cm y arenisca de 20 cm. Lutita posee restos de peces. Areniscas color blanco de grano medio. Su composición presenta predominante cuarzo y feldespato. Estratificación de capas: N2°E/30°SE.
- A base presenta arenisca de 2,7 m de espesor, de grano medio, y presenta oolitos, cuarzo, feldespato y escasos líticos. Luego de los 2,7 m comienza intercalación similar a la descrita en tramo anterior, de 2 m de espesor. Estratificación de capas: N1°W/27°NE

- A base, 1 m arenisca de grano medio con presencia de oolitos, cuarzo, feldespatos y bajo contenido de líticas. Luego, intercalación de areniscas con lutita. Sobreyacen 2,2 m de paquetes de 1,0 m de areniscas y 20 cm los de lutita. Posteriormente, una capa de 40 cm arenisca de grano fino. Sobre esto, se observa una capa de 10 cm de conglomerado con clastos de hasta 7 cm con matriz arenosa, esta posee líticas de arenisca con abundante cuarzo y aproximadamente 20% de líticas indeterminados. Se detalla además una capa de lutita de 50 cm de espesor y finalmente 1 m de paquetes de 50 cm de lutita con pequeñas capas de arenisca.
- Seis metros de tramo cubierto.
- 1,7 m de intercalación de arenisca de grano fino con lutita. Lutita se encuentra muy alterada, presenta óxido de hierro y manganeso. Arenisca muy bien seleccionada compuesta de cuarzo y feldespatos con bajo contenido de líticas (<5%), clastos redondeados y esféricos. Paquetes de 40 cm de arenisca.
- Cinco metros de tramo cubierto.
- 5 m de intercalación de lutita con areniscas de grano medio. Arenisca de grano medio con mayor contenido de líticas (20%). Paquetes de arenisca de 40 cm y lutitas de 30 cm. Hacia techo disminuye contenido de líticas en areniscas. Lutita con restos de peces. A los 154,5 m: paquete métrico de arenisca muy alterada. Óxidos de Fe y Mn. Estratificación de capas: N20°W/26°NE.
- Un metro de tramo cubierto.
- 2 m de intercalación de lutitas con areniscas de grano fino. Arenisca de grano fino muy bien seleccionada, buena redondez y alta esfericidad. A base hay un paquete de 70 cm de lutita, luego empieza intercalación de 15 cm de cada capa de lutita y areniscas. Lutitas con restos de peces. Estratificación de capas: N23°W/22°NE.

4.1.4.2 Columna Puento Lolen

En el sector de Puento Lolen se realizó un levantamiento estratigráfico (**Figura 4.5**), cuya secuencia, descrita de base a techo, es la siguiente:

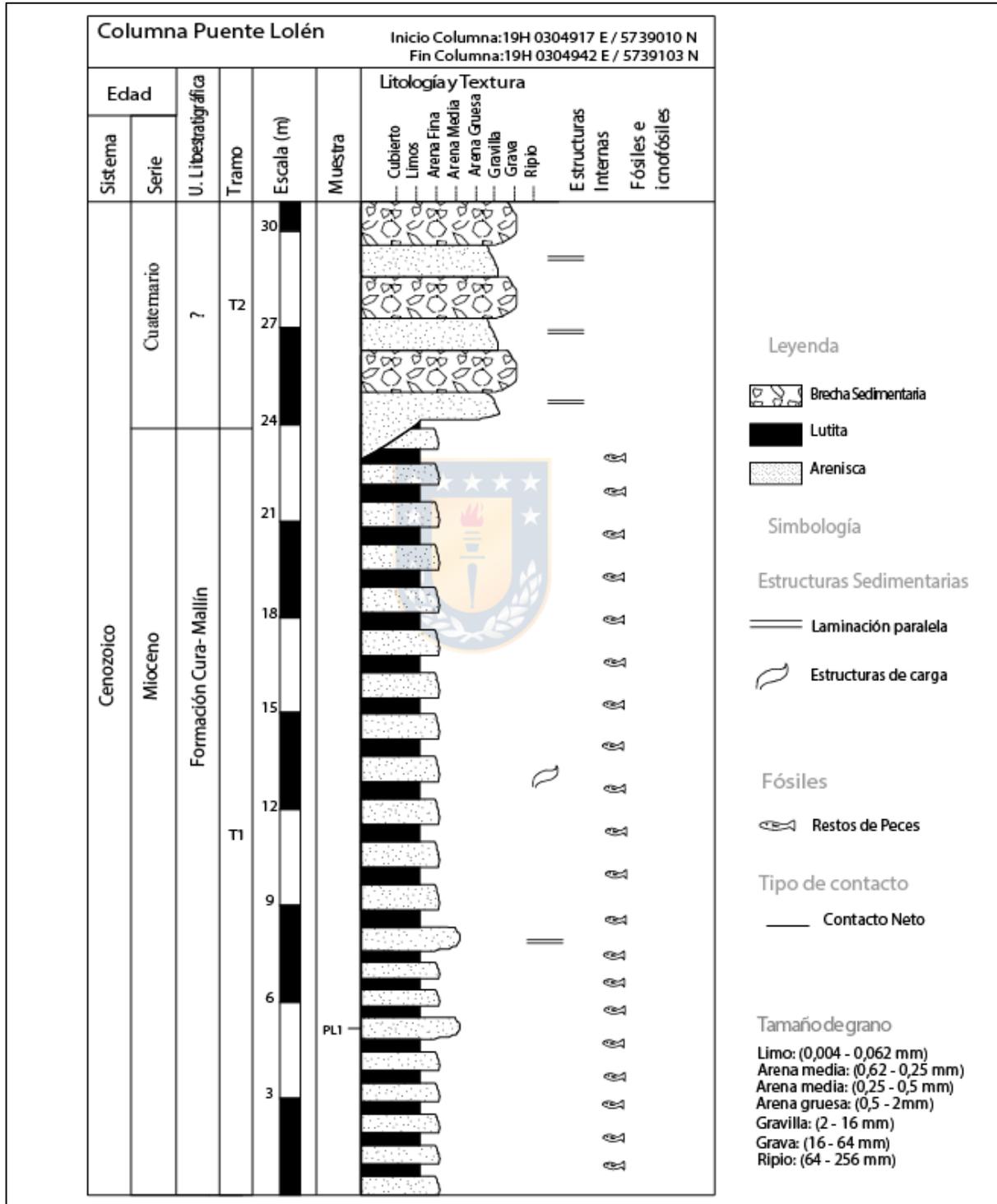


Figura 4.5: Columna Puento Lolen.

- 22,6 m de intercalaciones de lutitas grises con areniscas de grano fino, masivas, con cuarzo, feldespatos y escasos líticos (Figura 4.6). La potencia de los estratos varía desde un par de centímetros a decímetros. Las lutitas tienen abundantes fósiles de peces (escamas y espinas disgregadas), sin embargo, debido al gran deterioro, no pudieron ser clasificadas taxonómicamente. Estratificación de capas: $N46^{\circ}W/11^{\circ}NE$. Aspectos destacables: a los 4,8 m areniscas masivas de grano medio con oolitos, de 20 cm de potencia. Muestra PL1: arenisca oolítica. A los 5,8 m capa de arenisca fina de 15 cm con laminación paralela. A los 7,7 m capa de arenisca media de 20 cm. A los 13 m estructuras de carga.

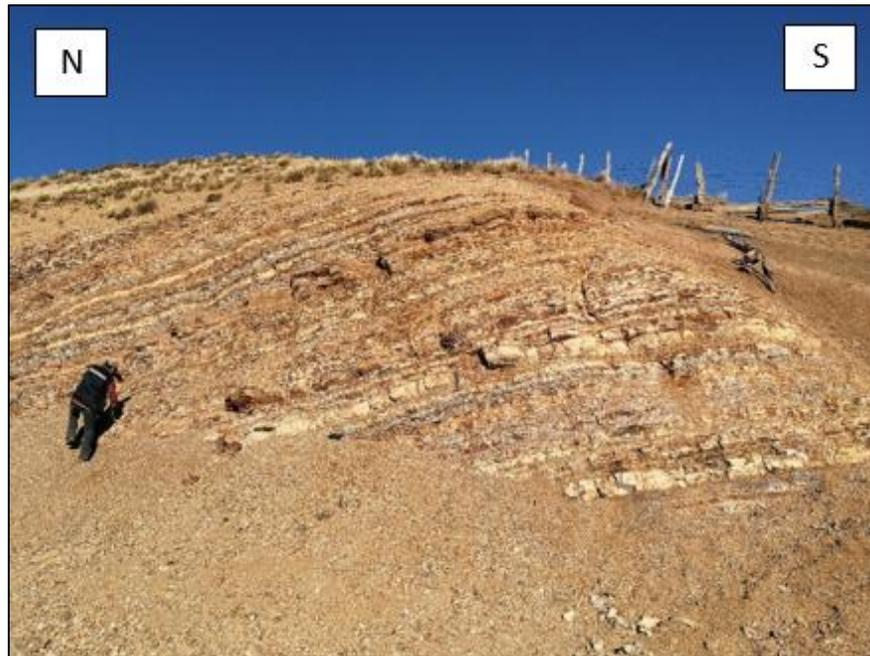


Figura 4.6: Intercalaciones de arenisca y lutita. Sector Puente Lolen.

- Areniscas medias a gruesas intercaladas con brecha sedimentaria. Areniscas mal consolidadas de grano medio a grueso (gradación normal), de color gris amarillento con laminación paralela y espesores decimétricos. A base textura conglomerádica. Abundantes líticos sedimentarios (lutita, arenisca) y cuarzo. Base erosiva. Brecha sedimentaria mal consolidada en capas de hasta 40 cm. Matriz arenosa con clastos paralelos a la estratificación, con tamaños de hasta 5 cm, angulosos y con muy baja esfericidad y redondez. Composición de clastos: arenisca y lutita. Estratificación de capas: $N55^{\circ}W/8^{\circ}NE$.

4.1.4.3 Columna cerro Rucañanco

En la localidad de cerro Rucañanco se realizó un levantamiento estratigráfico (**Figura 4.7** y Figura **4.8**), cuya descripción de base a techo, es la siguiente:

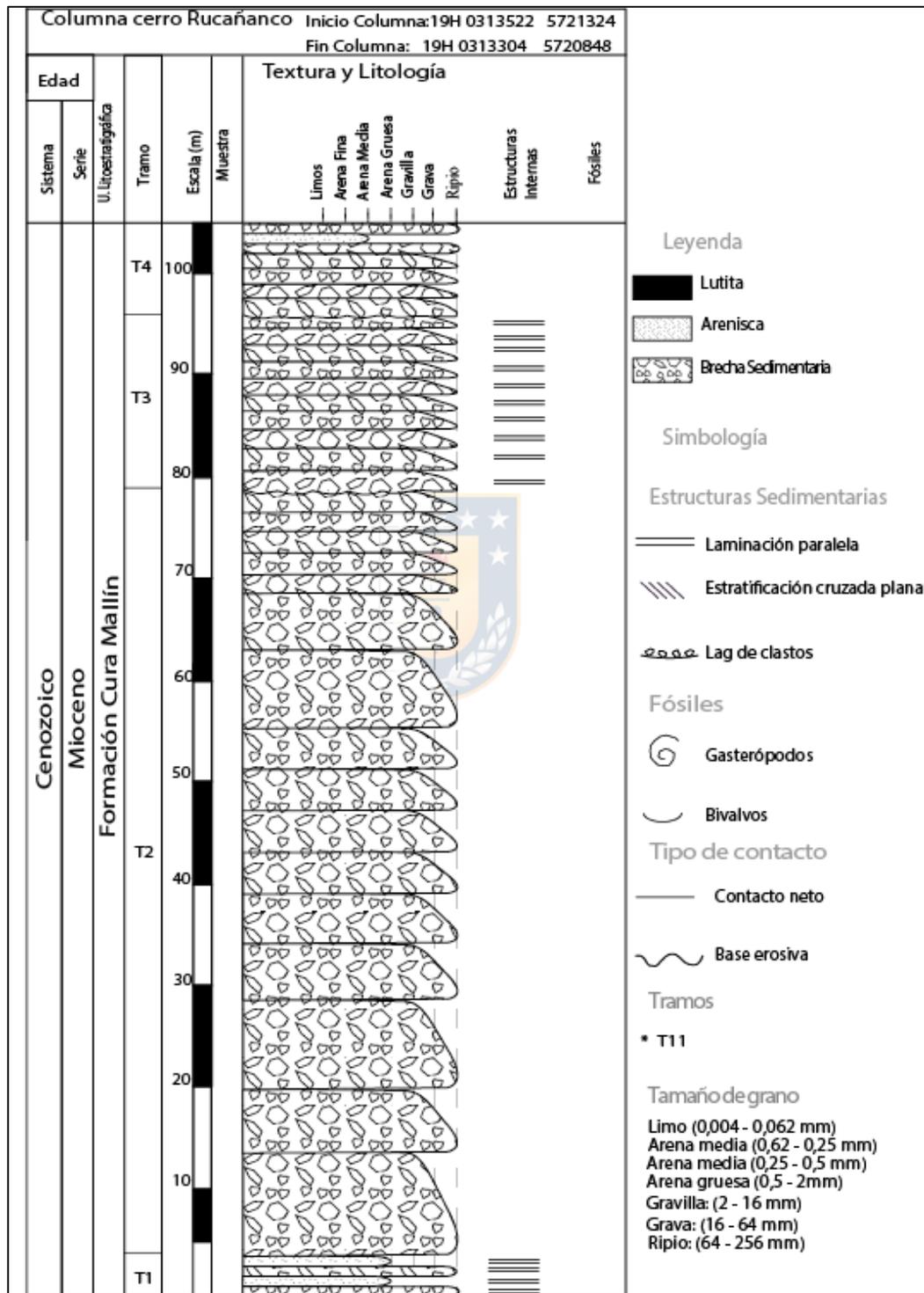


Figura 4.7: Sección inferior de la columna cerro Rucañanco.

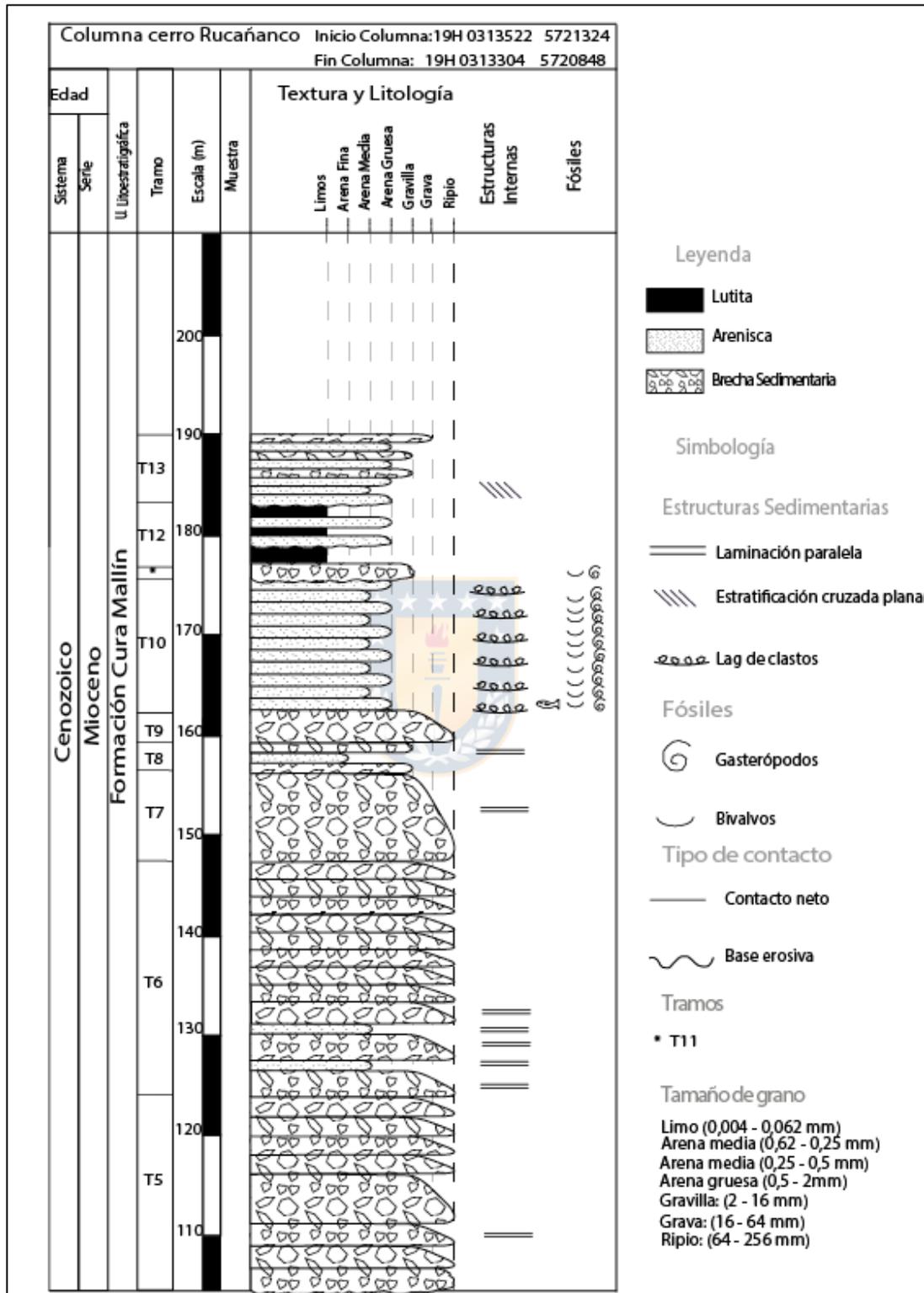


Figura 4.8: Sección superior Columna cerro Rucañanco.

- 3 m de intercalaciones de arenisca de grano grueso con brecha sedimentaria. La arenisca es de grano grueso con abundantes líticos andesíticos (70 % aproximadamente), posee mala selección y los clastos presentan baja esfericidad y son sub-angulosos. Se observa laminación paralela. La brecha es monomítica, posee clastos de andesita de hasta 8 cm. Es una roca clastosoportada con abundante cemento y matriz arenosa de grano grueso (30 % aproximadamente). Laminación paralela hacia techo. Las intercalaciones son de 30 cm y la secuencia es estratodecreciente hacia techo. Medida de Actitud: N16° W/ 8°NE.
- 76,6 m de ciclos granodecrecientes de brecha similar a la descrita anteriormente con clastos que van de tamaño gravilla a ripio. Ciclos empiezan a los: 10,5 m; 17 m; 25,7 m; 39,2 m; 55,7 m; 63 m y 68,5 m. Medida de Actitud a los 31,25 m: N26° E/ 9°SE
- 16 m de brecha similar a la descrita, con base erosiva y ciclos de aproximadamente 1,4 m. Posee laminación paralela.
- 9,4 m de brecha similar a la anterior, con base erosiva, pero ciclos de 2 m. a los 101,8 m se observan numerosas vetillas de cuarzo y calcita. A los 103,7 medida de actitud de capa: N64°E/ 12°SE y medida de orientación de vetillas: N55°W/ 87° NE // N35° W/ 89°NE
Desde los 104,7 hasta los 105,3m, se observa una alternancia de brecha con arenisca de grano medio.
- 19,9 m de ciclos granosdecrecientes de brecha. Base erosiva. Entre los 105,3 y 110,2 gay un nuevo ciclo, en el cual la brecha presenta laminación paralela. Medida de actitud de capa: N10°E/18° SE. A los 111.,8 m: medida orientación vetilla: N58° W/ 83°NE. Nuevo ciclo entre los 111,8 y los 117 m. Último ciclo entre los 117 m y los 124,2 m, en este tramo se observa una falla: N11° W/ 61° SW.
- 22,8 m de alternancia de brecha con arenisca, ambos presentan laminación paralela. La brecha es similar a la descrita anteriormente. Por su parte, la arenisca es de grano medio con 35% de líticos, abundante cuarzo y presenta cemento; se encuentra bien seleccionada y los clastos son sub-redondeados y de baja esfericidad. Los estratos de brecha son de 1 m y aquellos de arenisca de 10 cm.

- 9,6 m de alternancia de brecha con arenisca. Se observa la presencia de deformación frágil, con abundantes vetillas con orientación principal N75°W/ 87° NE. Medida de actitud de capas: N32°E/13° NW.
- 0,5 m de arenisca intercalada con brechas de clastos tamaño gravilla. Arenisca de grano fino con laminación paralela. Bien seleccionada, clastos redondeados y de alta esfericidad. Hacia techo hay capa de 4,8 cm de brecha. Medida de actitud de capas: NS/ 16° E.
- 3,5 m de brecha clastosoportada, con base erosiva y con clastos que varían de tamaño gravilla a ripio. Posee 15% de cemento y 15 % de matriz arenosa de igual composición.
- 14,5 m de intercalación de areniscas gruesas y medias dispuestas en forma de foreset. Las capas de arenisca gruesa son de 20 cm y aquellas de arenisca media 7 cm. Las areniscas gruesas poseen lag de clastos y conchas. Poseen 40% de líticos andesíticos, abundante cuarzo y moderado de feldespato y 10% de cemento. Areniscas de grano medio con abundante contenido de cuarzo, 15% líticos y alto contenido de fósiles de bivalvos y gasterópodos (20% aproximadamente). Posee mala selección y los clastos son sub-redondeados a sub-angulares con alta esfericidad. Medida de actitud: N15°W/ 27 °SW.
- 0,8 m de brecha masiva con clastos tamaño gravilla con restos de fósiles de bivalvos y gasterópodos. Se encuentra mal seleccionada y los clastos son sub-redondeados y de alta esfericidad.
- 6.5 m de intercalación de lutita con arenisca. Entre los 176 m y los 181,5 m se observa lutita de tonalidad grisácea. Entre los 181,5 y los 181,7 m se presenta una capa de 20 cm de arenisca gruesa con intraclatos de lutita y líticos de andesita (40 %) y alto contenido de cuarzo. La arenisca se encuentra moderadamente seleccionada con clastos sub-angulares y de alta esfericidad. Entre los 181,7 y los 183,2 m nuevamente lutita de tonalidad grisácea. Todo el tramo presenta óxido de Fe y Mn.
- 6,7 m de intercalación de areniscas de grano grueso con areniscas de grano medio. Presentan estratificación cruzada planar. Capas de 7 cm de arenisca media y de 3 cm de arenisca gruesa. La composición de ambas areniscas es similar con un 20% de líticos andesíticos y abundante cuarzo. A los 184,7 m empieza intercalación de brecha con clastos tamaño gravilla con arenisca gruesa. La brecha está mal seleccionada y posee clastos sub-

redondeados a sub-angulosos y con baja esfericidad. Ambas litologías presentan líticos de andesita e intraclastos de lutita. A techo se observa una capa de 50 cm de brecha masiva polimíctica similar a aquella descrita anteriormente con clastos tamaño grava. Medida de actitud: N75°E/16°SE.



5. RESULTADOS

La revisión de 25 ejemplares colectados recientemente en la Formación Cura-Mallín, así como la reevaluación de algunos especímenes depositados en el Museo Lajos Biró (Universidad de Concepción), permitió el reconocimiento de seis taxones de peces óseos que se describen e ilustran a continuación. Los restos obtenidos en el terreno enmarcado en el proyecto FONDECYT 1151146 fueron rotulados con la sigla FCM.

5.1 Paleontología Sistemática

Orden Perciformes Boulenger, 1895

Familia Percichthyidae Jordan, 1923

***Percichthys* Girad, 1854**

Especies incluidas. En el territorio chileno, los representantes actuales de *Percichthys* son clasificados como *P. trucha* y *P. melanops* (Campos *et al.*, 1993; Ruzzante *et al.*, 2011). López-Arbarello (2004) reconoció como especies válidas para Argentina a *P. trucha*, *P. laevis* y *P. colhuapiensis*. Posteriormente, Ruzzante *et al.* (2011), sobre la base de evidencias morfológicas y moleculares, consideraron únicamente a *P. trucha* como especie válida. Adicionalmente, en el registro fósil se encuentran las especies, *Percichthys lonquimayensis*†, *Percichthys sandovali*†, *Percichthys silviae*†, y *Percichthys hondoensis*†.

Distribución geográfica y estratigráfica. Mioceno temprano de la Formación Cura-Mallín, (Chang, *et al.*, 1978; Arratia, 1982; Rubilar, 1994), Región de la Araucanía, Chile; Eoceno Inferior de Cañadon Hondo (Schaeffer & Simpson, 1947), Provincia de Chubut, Argentina. Las especies actuales de este género habitan entre los 33° y 45° S en Chile, y hasta los 55°S en Argentina (Campos *et al.*, 1993).

Comentarios. Estudios recientes sugieren que las familias Percichthyidae y Perciliidae deberían ser incluidas dentro del Orden Centrarchiformes (Arratia & Quezada, 2019), sin embargo, en este trabajo se prefiere retenerlas dentro Orden Perciformes (su clasificación tradicional).

***Percichthys lonquimayensis*† Arratia, 1982**

(Figura 5.1)

Material estudiado. FCM 16: Sección posterior de región cefálica (huesos operculares), aletas pélvica y primera dorsal.

Localidad. Cerro El Tallón (Mioceno temprano).

Proveniencia. Formación Cura-Mallín, Miembro Río Pedregoso, Mioceno (Suárez & Emparan, 1995; Pedroza *et al.*, 2007; Solórzano *et al.*, 2019), Chile Central.

Descripción. El ejemplar FCM 16 representa un esqueleto parcial de pez óseo, del cual no es posible observar su región caudal ni la porción anterior de su región cefálica (Figura 5.1). Presenta un preopercular cuya rama dorsal es de mayor tamaño que la rama ventral, con 7 mm de longitud, mientras que la rama ventral posee 5 mm de largo (Figura 5.1). Debido a su preservación, no es posible observar el grado de aserramiento en los bordes posteriores de las ramas que conforman el preopercular, no obstante, se distinguen vestigios de este carácter. La unión de ambas ramas es angulosa y los ejes de estas forman un ángulo cercano a 90° (Figura 5.1). Se observa la primera aleta dorsal, con cinco espinas distinguibles, de las cuales la tercera posee la mayor longitud dorsoventral. La aleta pélvica se compone de cinco rayos y una espina, esta última posee mayor grosor que los rayos mencionados. El origen de la aleta pélvica se ubica opuesto a la porción media del origen de la aleta dorsal.



Figura 5.1: Fósil de *Percichthys lonquimayensis*† (FCM 16). Recuperado en cerro El Tallón. Formación Cura-Mallín. Alrededores de Lonquimay, Chile central.

Discusión. Uno de los principales parámetros para la caracterización taxonómica de los actinopterigios corresponde a la disposición de sus aletas, así como por la cantidad de rayos y espinas que poseen y su posición relativa (Rubilar, 1994). Arratia (1982) argumenta que una característica de *P. lonquimayensis*† es que la tercera espina que conforma la primera aleta dorsal posee mayor tamaño que las demás, siendo este carácter observable en FCM 16. Además, Arratia (1982) sugiere que la aleta pélvica de *P. lonquimayensis*† está compuesta por una espina y cinco rayos, los cuales serían de menor tamaño que la espina recién mencionada, similar a lo observado en FCM 16. Por otra parte, FCM 16 coincide con la descripción de *P. lonquimayensis*† (Chang *et al.*, 1978) en cuanto a la posición relativa de la primera aleta dorsal y aleta pélvica, ya que el origen anterior de esta última se origina a la altura de la porción media de la primera dorsal. Por último, el preopercular exhibido por FCM 16 concuerda con lo descrito por Arratia (1982) para *P. lonquimayensis*† en dos aspectos, por una parte, la longitud relativa de las dos ramas que conforman el preopercular (rama dorsal de mayor tamaño que ventral), y por otra parte, el ángulo cercano a 90° que forman los ejes de las mismas (Figura 5.2).

FCM 16 difiere de las especies actuales pertenecientes al género *Percichthys* ya que éstos presentan una unión curva entre ambas ramas del preopérculo, y no en ángulo (Figura 5.2) como el ejemplar aquí descrito. Además, *P. trucha* y *P. melanops* comparten como característica que las espinas más largas que conforman la primera aleta dorsal corresponden a la cuarta y quinta (Arratia 1982), y no la tercera como exhibe FCM 16.

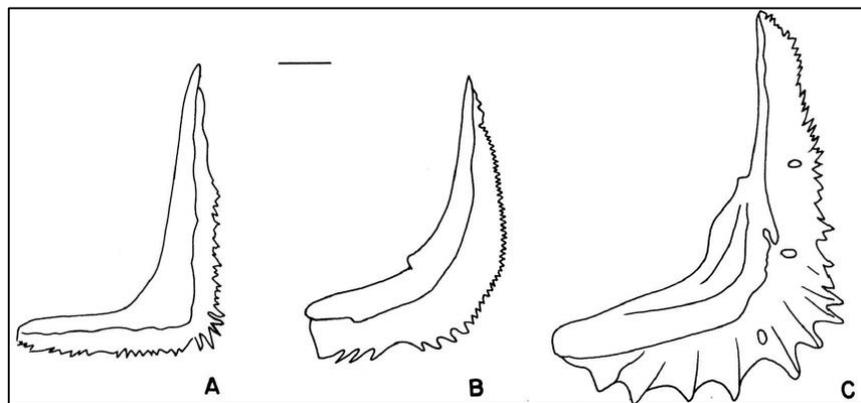


Figura 5.2: Preopérculo de *Percichthys lonquimayensis*† (A); *Percichthys melanops* (B); *Percichthys trucha* (C). Barra equivale a 1 mm. Modificado de Chang *et al.*, 1978.

FCM 16 difiere de otras especies extintas asignadas al género *Percichthys* puesto que, tanto *P. hondoensis*† como *P. sandovali*† presentan una aleta pélvica constituida por una espina de menor

tamaño que los otros cinco rayos que la componen (Arratia 1982). Además, el origen de la aleta pélvica de *P. hondoensis*† es ligeramente anterior al origen de la primera aleta dorsal (Arratia 1982). Por su parte, según Arratia (1982), en *P. sandovali*† el origen de la aleta pélvica está ligeramente posterior al origen de la aleta dorsal (similar a lo observado en FCM 16), sin embargo, en esta última especie se observa que es la quinta espina la que posee mayor tamaño, mientras que en FCM 16 en la tercera espina la de mayor longitud. FCM 16 difiere de *Santosius antiquus*†, puesto que, en este último, el ángulo formado por los ejes las ramas ventral y dorsal del preopercular, forman un ángulo cercano a 110° (Arratia, 1982), mientras que FCM 16 presenta un ángulo cercano a 90° entre dichos ejes. Como se mencionó anteriormente, FCM 16 posee cinco rayos en su aleta pélvica, y, si bien, el ejemplar tentativamente asignado al género *Santosius*† por Rubilar (1994) posee cinco rayos en dicha aleta, el holotipo propuesto por Arratia (1982) al definir este género posee siete.

***Percichthys sandovali*† Arratia, 1982**

(Figura 5.3)

Material estudiado. FCM 5: Huesos aislados de la región cefálica.

Localidad. Pedregoso (Mioceno temprano?).

Proveniencia. Formación Cura-Mallín, Miembro Río Pedregoso, Mioceno (Suárez & Emparan, 1995; Pedroza *et al.*, 2007; Solórzano *et al.*, 2019), Chile Central.

Descripción. El ejemplar representa la porción anterior del cráneo. En general los huesos conforman la región orbital (infraorbital y opercular) se encuentran bien preservados. El ejemplar FCM 5 exhibe dos infraorbitales, los cuales corresponden a los números dos y tres. El infraorbital dos presenta una longitud de 6 mm mientras que el infraorbital tres es de 3 mm de largo. Ninguno de estos infraorbitales posee aserramiento en sus bordes. Se distingue también un simpléctico delgado y alargado con una longitud anteroposterior de 5 mm, el cual se ubica bajo los infraorbitales dos y tres. La rama dorsal del preopérculo posee 14 mm de largo y presenta un leve aserramiento en su parte posterior con espinas pequeñas e irregulares. Por su parte, la rama ventral posee 8 mm de largo con espinas irregulares, en menor cantidad, pero de mayor grosor. La unión de la rama ventral con la dorsal es angulosa, y los ejes de ambas ramas forman un ángulo cercano a los 90°.

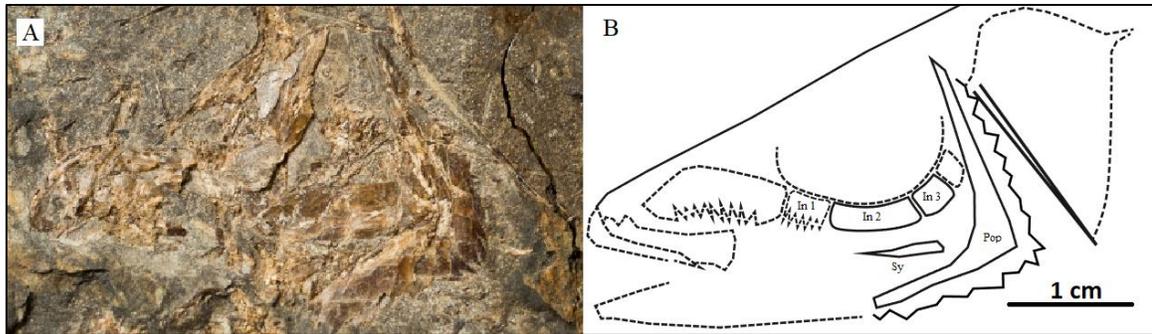


Figura 5.3: *Percichthys sandovali* (FCM 5), recuperado en la localidad de Pedregoso, Formación Curamallín. Alrededores de Lonquimay, Chile central. Fotografía FCM 5 (A); Esquema FCM 5 (B). In: infraorbital 1-4, pop: preopercular, sy: simpléctico. Líneas continuas: Material observado; líneas segmentadas: Huesos inferidos.

Discusión. Arratia (1982) sugiere que el preopercular de *P. sandovali*† posee la rama dorsal más prolongada anteroposteriormente que la rama ventral, un leve aserramiento en la zona posterior de la rama dorsal y, además, los ejes de estas forman un ángulo de 90°. Características observables en el ejemplar FCM 5. Estos caracteres pueden observarse también en *P. lonquimayensis*†, sin embargo, los ejemplares pertenecientes a este último presentan aserramiento en la zona ventral del infraorbital número dos (Figura 5.4), característica que no presenta el ejemplar FCM 5. Esta característica entonces permite diferenciar entre las dos especies antes mencionadas.

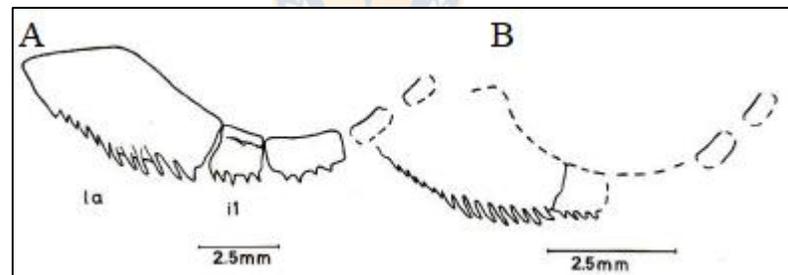


Figura 5.4: Serie orbitales. *Percichthys lonquimayensis* (A). *Percichthys sandovali* (B). i 1-4: Infraorbitales; la: Lagrimal. Modificado de Arratia (1982).

FCM 5 difiere de especies actuales del género *Percichthys* (*P. melanops* y *P. trucha*) puesto que en estas el preopercular presenta una unión curva entre las ramas dorsal y ventral (Chang *et al.*, 1978; Figura 5.2). FCM 5 difiere de las especies actuales del género *Percilia* (*P. gillissi* y *P. irwini*) puesto que estas no presentan aserramiento en el margen posterior de la rama dorsal (Arratia, 1982) del preopercular (Figura 5.5).

El ejemplar FCM 5 difiere de *Santosius antiquus*†, puesto que, en este último, los ejes de las ramas ventral y dorsal forman un ángulo cercano a los 110° (Arratia, 1982), mientras que el espécimen FCM 5 presenta 90° en dicho ángulo.

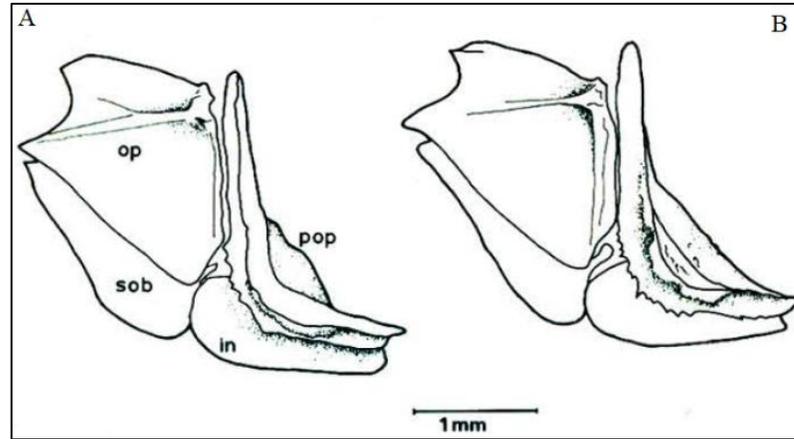


Figura 5.5: Huesos operculares de especies actuales pertenecientes al género *Percilia*. *Percilia gillissi* (A); *Percilia irwini* (B). Abreviaciones: In, interopercular; op, opercular; pop, preopercular; sob, subopercular. Modificado de Arratia (1982).

***Percichthys* cf. *P. sylviae*† Rubilar & Abad, 1990**

(Figura 5.6)

Material estudiado. FCM 14.3: Preopérculo aislado.

Localidad. Cerro El Tallón (Mioceno temprano).

Proveniencia. Formación Cura-Mallín, Miembro Río Pedregoso, Mioceno (Suárez & Empanan, 1995; Pedroza *et al.*, 2007; Solórzano *et al.*, 2019), Chile Central.

Descripción. La pieza FCM 14.3 corresponde a un preopercular aislado, su rama ventral mide 5 mm de largo al igual que la rama dorsal. Los ejes de ambas ramas forman un ángulo cercano a 90°. Ambas ramas presentan similar anchura (Figura 5.2). La rama dorsal posee el extremo distal redondeado, mientras que dicho extremo se encuentra ligeramente quebrado en la rama ventral. La zona posterior, tanto de la rama ventral como dorsal, se encuentra fracturada, por lo que no es posible describir el estilo de aserramiento, aun así, se observan vestigios de éste.

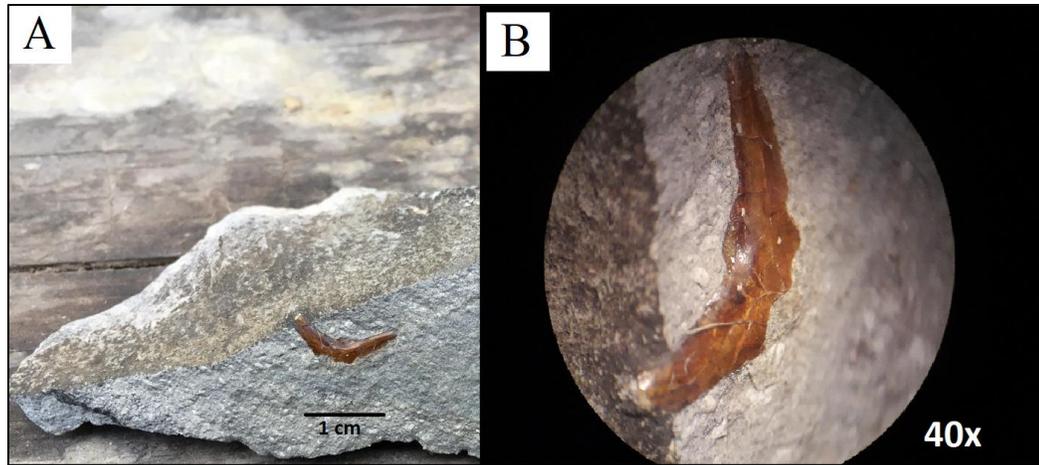


Figura 5.6: Preopercular de *Percichthys sylviae*. Recuperado en cerro El Tallón, Miembro Río Pedregoso, Formación Cura-Mallín, Alrededores de Lonquimay, Chile central.

Discusión. El preopercular FCM 14.3 coincide con la descripción de *P. sylviae*† (Rubilar & Abad, 1990) en dos características: tamaño similar entre las ramas ventral y dorsal que lo conforman y, además, el ángulo formado por los ejes de estas es de 90°. El ejemplar aquí descrito difiere de las especies actuales pertenecientes al género *Percichthys* puesto que la unión que presenta es angulosa y no en curva, como se observa en *P. melanops* y *P. trucha* (Figura 5.2). Por su parte, es posible distinguir el espécimen aquí estudiado de las especies extintas asignadas al género *Percichthys* puesto que, tanto *P. lonquimayensis*† como *P. sandovali*† y *P. hondoensis*† presentan un preopercular compuesto por ramas de distinto tamaño (Figura 5.2), donde la rama dorsal posee una mayor longitud relativa al ala ventral (Arratia, 1982). Además, este espécimen difiere de las especies actuales pertenecientes al género *Percilia*, puesto que, tanto *P. guillissi* como *P. irwini* presentan tres epurales de similar tamaño, característica importante a la hora de establecer una diferencia entre los géneros *Percichthys* y *Percilia* (Arratia, 1982).

Percichthys sp.

Material estudiado. FCM 12: Porción caudal aislada (Figura 5.7); FCM 14.1: Aleta caudal aislada (Figura 5.8).

Localidad. Cerro El Tallón (Mioceno temprano).

Proveniencia. Formación Cura-Mallín, Miembro Río Pedregoso, Mioceno. (Suárez & Empanan, 1995; Pedroza *et al.*, 2007; Solórzano *et al.*, 2019), Chile central.

Descripción. FCM 12 corresponde a una región caudal aislada de un pez óseo. Se distinguen tres epurales de los cuales, el primero (de anterior a posterior) posee mayor longitud y presenta una

leve curvatura, cóncava hacia la zona posterior (Figura 5.7), mientras que los otros dos epurales son rectos. Se distingue también la presencia de cinco hipurales, donde el quinto de ellos posee mayor longitud. Por último, es posible observar al menos 15 vértebras.

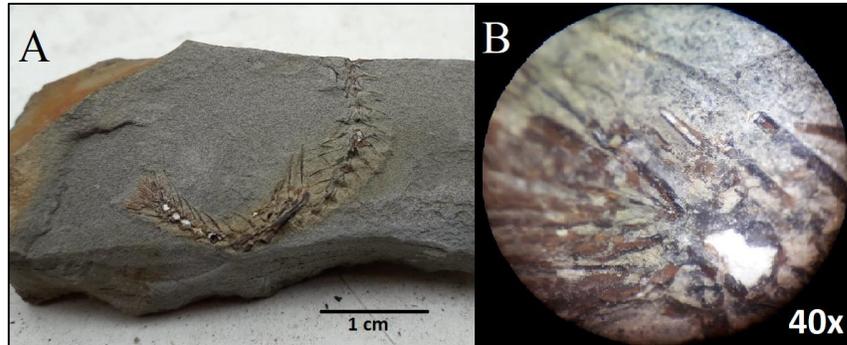


Figura 5.7: Región caudal de *Percichthys* sp. Recuperado en cerro El Tallón, Miembro Río Pedregoso, Formación Cura-Mallín, Alrededores de Lonquimay. Chile central. Fotografía (A) y Fotomicrografía (B).

Por su parte, FCM 14.1 corresponde a la aleta caudal. Al igual que FCM 12, es posible distinguir tres epurales, de los cuales, los dos últimos son rectos, mientras que el primero es curvo y de mayor tamaño. Se observan además cinco hipurales.



Figura 5.8: Región caudal de *Percichthys* sp. Recuperado en cerro El Tallón, Miembro Río Pedregoso, Formación Cura-Mallín. Alrededores de Lonquimay, Chile central.

Discusión. La presencia de tres epurales y cinco hipurales sugiere afinidades con los géneros *Percichthys* (Familia Percichthyidae) y *Percilia* (Familia Perciliidae; Arratia, 1982). Rubilar & Abad (1990) argumentan que la forma de los huesos epurales corresponde a un carácter taxonómico significativo, permitiendo diferenciar los géneros *Percichthys* y *Percilia*. Tanto las especies actuales como las extintas asignadas al género *Percichthys*, presentan el primer epural de mayor tamaño y presenta una curvatura cóncava hacia la región posterior, tal como ocurre en FCM 12 y

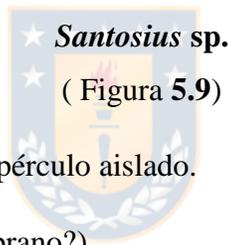
FCM 14.1. Desafortunadamente, la ausencia de caracteres diagnósticos adicionales no permite establecer una identificación taxonómica más precisa.

***Santosius* Arratia, 1982**

Especies incluidas. *Santosius antiquus*† (Woodward, 1898; especie tipo).

Distribución geográfica y estratigráfica. Oligoceno Superior de la Formación Tremembé, San Pablo, Brasil. Especímenes adicionales tentativamente asignados a este género han sido reconocidos en la Formación Cura-Mallín (Mioceno inferior a medio), Chile central.

Comentarios. El género *Santosius* fue establecido por Arratia (1982) para reconocer un taxón previamente asignado a *Percichthys* (Woodward, 1898).



Material estudiado. FCM 11.4: preopérculo aislado.

Localidad. Pedregoso (Mioceno temprano?).

Proveniencia. Formación Cura-Mallín, Miembro Río Pedregoso, Mioceno (Suárez & Empanan, 1995; Pedroza *et al.*, 2007; Solórzano *et al.*, 2019). Chile central.

Descripción: El espécimen FCM 11.4 representa un preopérculo aislado, parcialmente incompleto. Las ramas ventral y dorsal exhiben una longitud y anchura dispar. La rama dorsal es de 25 mm de largo y presenta un leve aserramiento en su parte posterior, con espinas pequeñas e irregulares, concentradas en la zona central (Figura 5.9). Mientras que la rama ventral posee 18 mm de longitud, observándose un aserramiento en su zona posterior, con espinas de mayor tamaño, pero en menor cantidad que la rama dorsal (Figura 5.9). Los ejes de ambas ramas forman un ángulo cercano a los 115°. La zona anterior de ambas ramas no presenta aserramiento. El extremo distal de la rama ventral es más grueso y redondeado que el extremo distal de la rama dorsal.

Discusión: Arratia (1982) indica que el preopercular de *Santosius antiquus*† muestra un leve aserramiento en la rama dorsal, además de espinas de mayor tamaño en la parte ventral, bastante

puntiagudas. La rama horizontal, presenta mayor grosor que la rama vertical (Figura 5.9), semejante a lo observado en el ejemplar FCM 11.4.

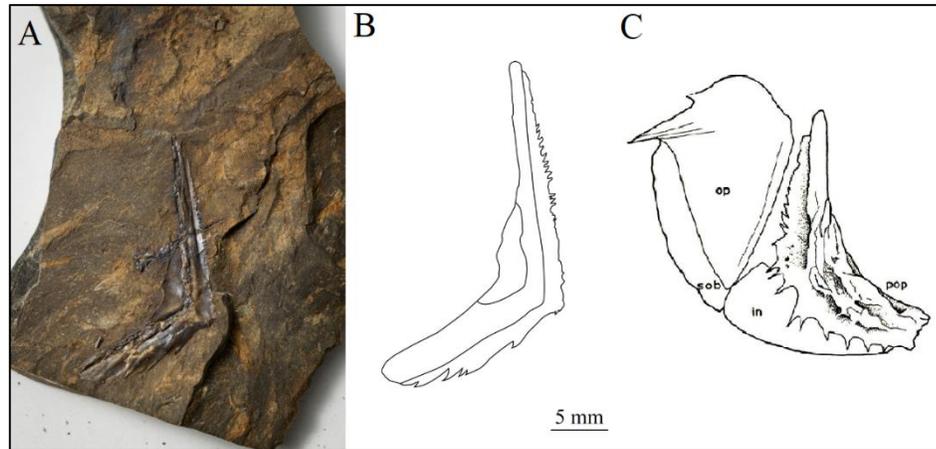


Figura 5.9: Preopérculo de *Santosius* sp. (FCM 11.4) Recuperado en Pedregoso, Formación Cura-Mallín, Chile central (A). Esquema FCM 11.4 (B). Preopercular *Santosius antiquus*, modificado de Arratia (1982; C). Abreviaciones: In, interopercular; op, opercular; pop, preopercular; sob, subopercular.

Además, Arratia (1982) menciona que el ángulo formado entre ambas ramas del preopercular es cercano a 110° , muy similar al espécimen aquí descrito. Sin embargo, en la descripción de *S. antiquus*† de Arratia, se señala la existencia de espinas de mayor tamaño y grosor en la parte opuesta al ángulo formado entre ambas ramas del preoperculo. Estas espinas no son visibles en el ejemplar FCM 11.4. De tal forma el preopercular sólo puede asignarse a nivel de genérico.

Al comparar el estilo de aserramiento que presenta FCM 11.4 con lo observado en especies actuales pertenecientes al género *Percichthys* (Figura 5.2), observamos que es posible diferenciarlo de *P. trucha*, ya que, este último, posee espinas regulares en la rama ventral del preoperculo y más redondeadas (Chang *et al.*, 1978), por su parte, se puede establecer una diferencia con *P. melanops* basados en el ángulo de unión las ramas ventral y dorsal, puesto que, en este último, dicha unión es curva (Chang *et al.*, 1978), y no en ángulo como se aprecia en FCM 11.4. Este estilo de unión se asemeja a lo observado en la especie *P. lonquimayensis*†, pese a ello, el ángulo formado entre las ramas vertical y horizontal del preoperculo de esta especie es cercano a 90° o ligeramente mayor (Arratia, 1982), mientras que el ejemplar aquí descrito, presenta un ángulo notoriamente mayor a 90° , cercano a los 115° . Como se menciona anteriormente, el espécimen FCM 11.4 presenta un aserramiento tanto en la rama dorsal como ventral, característica que permite establecer una diferencia con especies actuales pertenecientes al género *Percilia*, puesto que, en este último, sus

representantes sólo exhiben un leve aserramiento en la zona posterior de la rama ventral del preopérculo (Arratia, 1982), no así en la rama dorsal (Figura 5.5).

Anteriormente, Rubilar (1994) reportó un espécimen potencialmente asignable al género *Santosius* (CPUC, Lonq (T)/30, 31) en la Formación Cura-Mallín, el cual no pudo ser identificado a nivel de especie. Sin embargo, ese ejemplar posee diferencias con la especie tipo del género, tales como aleta pélvica formada por cinco rayos ramificados y no siete; que el número de rayos caudales en el ejemplar es cercano a 48, superior a los 40 rayos del material tipo, entre otras. El hallazgo del espécimen FCM 11.4 confirmaría la hipótesis de Rubilar (1994) sobre la presencia del género *Santosius* en la Formación Cura-Mallín, de todos modos, se hace necesario una mayor cantidad de material diagnóstico para determinar su identidad taxonómica específica.

Orden Characiformes Regan, 1911

Familia Serrasalmidae Machado-Allison, 1983

Comentarios. Los Serrasálmidos fueron previamente considerados una subfamilia de la familia Characidae, sin embargo, estudios filogenéticos más recientes sugieren que Characidae no es orden monofilético y los Serrasálmidos no están relacionados con los taxones incluidos en la subfamilia Characinae u otras subfamilias del orden mencionado (Zanata, 2000).

Serrasalmidae gen. et sp. indet.

Material estudiado. FCM 23: Pieza dental aislada.

Localidad. Tope del cerro Rucañanco (Mioceno medio a tardío).

Proveniencia. Formación Cura-Mallín, Miembro Río Pedregoso, Mioceno (Suárez & Emparan, 1995; Pedroza *et al.*, 2007; Solórzano *et al.*, 2019). Chile Central.

Descripción. FCM 23 corresponde a una pieza dental aislada. Tanto en vista labial como en vista lingual, es posible distinguir tres regiones: basal, media y superior. La región basal involucra principalmente a la raíz, que presenta una sección ovalada. La región media corresponde a la zona de mayor grosor de la pieza dental, mientras que la región superior corresponde al margen oclusal

y está conformada por una cúspide principal, otras dos cúspides secundarias más, ligeramente más pequeñas y situadas en los flancos de la cúspide principal. Además, es posible distinguir otras dos protuberancias adicionales de mucho menor tamaño que las tres anteriores, ubicadas en la parte delantera (vista labial). La cara labial de la superficie oclusal es convexa en su totalidad, mientras que la cara lingual posee una concavidad.

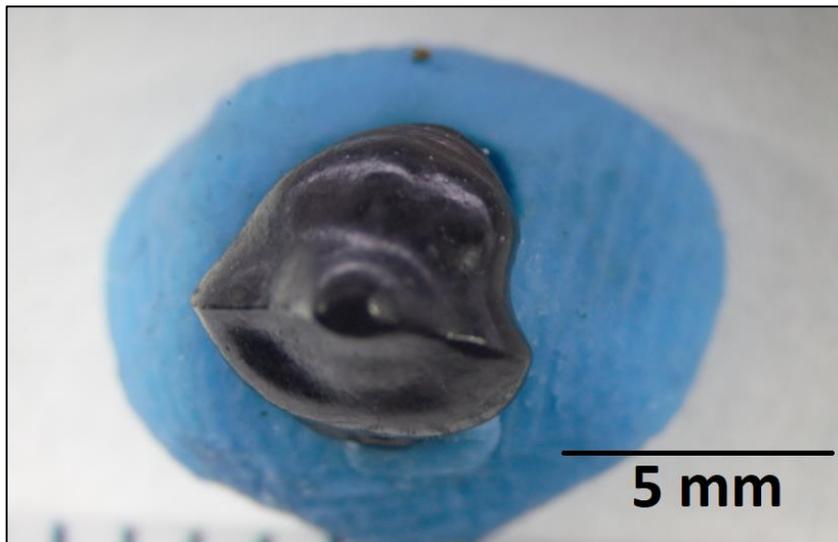


Figura 5.10: FCM 23. Diente aislado perteneciente a Serrasalmidae gen. et sp. indet.

Discusión. Rubilar (1994) reporta la presencia de la familia Serrasalmidae en la Formación Curamallín a partir de piezas dentales aisladas colectadas en el cerro Rucañanco que no pudo asignar a nivel genérico, sin embargo, si detalló que estas piezas podrían corresponder a los géneros modernos *Colossoma*, *Piaractus* o *Mylosoma*. Los Serrasálmidos presentan típicamente dientes triangulares y en forma de cuchilla, comprimidos labio-lingualmente, con filos bien desarrollados y formas circulares o poligonales con bordes cortantes más cortos (Machado-Allison, 1982). Además, es característico de las pirañas modernas (incluidas dentro de los Serrasálmidos) el tener una cúspide central grande flanqueada por al menos una cúspide más pequeña (Machado-Allison, 1982). Estas características, presentadas por los géneros modernos pertenecientes a Serrasalmidae, son en un sentido general semejantes a las observadas en FCM 23. No obstante, al ser un diente aislado, no es posible observar caracteres diagnósticos para realizar una diagnosis a nivel genérico. Cabe mencionar que, en vista oclusal (Figura 5.10), se observa uno de los surcos laterales con mayor concavidad que en el otro costado, lo que podría indicar que FCM 23 corresponde al último diente de una hilera.

FCM 23 posee similitudes con CPUC. Lonq(R)/1, reportado por Rubilar (1994), en la forma y cantidad de cúspides que ambos poseen, sin embargo, FCM 23 presenta una pequeña plataforma en la cara labial, la cual puede ser observada de mejor forma en vista lateral (Figura 5.11), mientras que CPUC. Lonq(R)/1 no presenta esta característica. CPUC. Lonq(R)/3, también reportado por Rubilar (1994) presenta en su vista lateral un perfil semejante a esta plataforma, pero sus cúspides están muy desgastadas como para establecer una similitud con FCM 23.

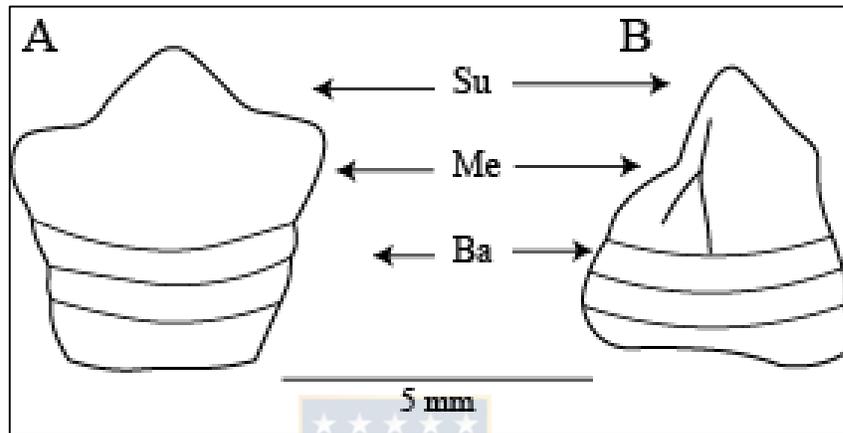


Figura 5.11: Esquema diente aislado perteneciente a Serrasalminidae. Vista labial (A) y vista lateral. (B). Su: sección superior. Me: sección media. Ba: sección basal.

La presencia de cúspides relativamente más pequeñas, flanqueando la cúspide principal, permite diferenciar a FCM 23 de *Megapiranha*† (reportado en el Mioceno superior de Argentina) ya que los dientes preservados los fósiles de este género monotípico son unicúspidados (Cione *et al.*, 2009).

Orden Atheriniformes *sensu* Greenwood *et al.*, 1966

Familia Atherinopsidae Günther, 1861

Comentarios. Estos ejemplares no fueron obtenidos en el terreno enmarcado en el proyecto FONDECYT 1151146, si no que corresponde a parte del material colectado en museo geológico Lajos Biró (Universidad de Concepción). La descripción de estas piezas corresponde a la realizada por Rubilar (1994), quien reportó estos restos óseos y clasificó originalmente estos ejemplares como pertenecientes a la familia Atherinidae.

Atherinopsidae gen. et sp. indet.

Material estudiado. Huesos aislados y aleta caudal incompleta. Maxilar (CPUC, Qco(LM)/5; Figura 5.12a). Urohial (CPUC, Lonq(T)/4; b). Aleta caudal incompleta (CPUC, Lonq(T)/3; c).

Localidad. Cerro La Mina (37°44' S; 71°24' W) y cerro El Tallón (38°31' S; 71°14' W). Ambas localidades han sido asignadas al Mioceno temprano.

Proveniencia. Formación Cura-Mallín, Miembros Malla Malla (cerro La Mina) y Río Pedregoso (El Tallón), Mioceno (Suárez & Emparan, 1995; Pedroza *et al.*, 2007; Solórzano *et al.*, 2019), Chile Central.

Descripción. El espécimen revisado corresponde a un maxilar (CPUC, Oco(LM)/5; Figura 5.12a) alargado, rectangulariforme y parcialmente curvado. La región anterior tiene un proceso dorsal redondeado y hacia la región posterior el hueso se expande formando una pequeña lámina. El urohial (CPUC, Lonq(T)/4; Figura 5.12b) es de forma trapezoidal, y posee dos procesos anteriores. El dorsal es redondeado, de mayor tamaño, y presenta bordes irregulares. El proceso ventral es aguzado. El cuerpo del urohial aumenta de altura en forma progresiva hacia la región posterior y está atravesado en forma diagonal por al menos dos crestas longitudinales, una de las cuales (la central) es la más engrosada. Aleta caudal (CPUC, Lonq(T)/3, Figura 5.12c) con cuatro placas hipurales, un uroneural y parahipural. Los hipurales 1 y 2 están fusionados formando el mayor elemento óseo de la aleta. El hipural 5 es el más pequeño de todos. El pseudourostilo (o proceso posterior dorsal del centro preural 1) es muy voluminoso y termina posteriormente en dos procesos, siendo el dorsal el más aguzado y el de mayor ancho. El ventral se sitúa en estrecho contacto, aunque sin fusión, con la región proximal del hipural 4. El uroneural está bien osificado y contacta, pero sin fusionarse, con el centro preural 1 (o centro ural) y con el hipural 5. No se ha preservado ningún hueso epural. Parahipural rectangulariforme, sin huellas visibles de su proceso o apófisis anterior. Está muy contactado con el centro preural 1, de modo que aparenta estar fusionado a él. Hay una escotadura en el borde posterior del arco hemal del parahipural.

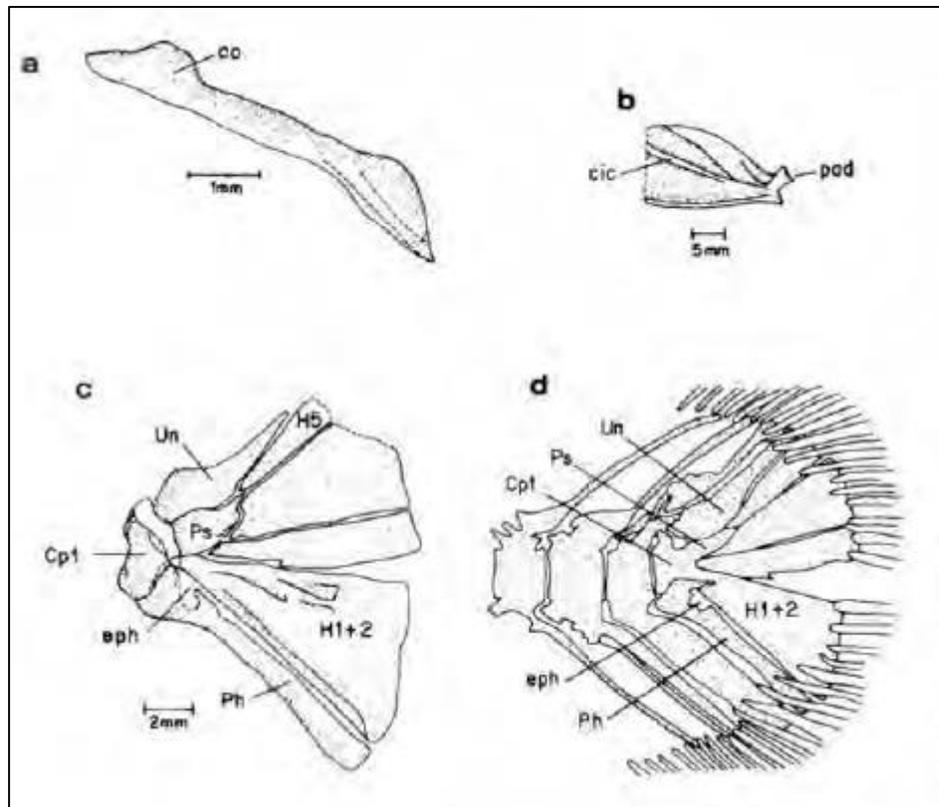


Figura 5.12: Restos óseos aislados pertenecientes a la familia Atherinopsidae (a y b) y esqueleto caudal (c) asignados por Rubilar (1994) a la familia Atherinidae. la figura d representa los elementos caudales de una especie reciente perteneciente a la familia Atherinopsidae. Modificado de Rubilar (1994).

Discusión. Rubilar (1994) detalla que los elementos óseos encontrados no permiten una asignación genérica más precisa debido a la ausencia de caracteres diagnósticos. Sin embargo, a nivel de familia, es característico en Atherinidae la ausencia o poco desarrollo de un proceso anterior dorsal en el maxilar (Figura 5.12a), así como un urohial con apófisis anteriores bien desarrolladas (Figura 5.12b), tal como se observa en el ejemplar recolectado. Pero, además, Rubilar (1994) destaca la presencia de una escotadura en el borde posterior del arco hemal del parahipural (Figura 5.12c), y argumenta que este carácter es actualmente compartido por los géneros *Basilichthys* y *Odontesthes*, por lo que califica estos restos esqueléticos como pertenecientes a miembros de la familia Atherinidae. No obstante, los géneros *Basilichthys* y *Odontesthes* han sufrido, desde ese entonces, importantes revisiones sistemáticas, y con esto la taxonomía y clasificación de pejerreyes ha cambiado (Dyer, 2000b). Es así que estudios sistemáticos con metodologías diferentes y resultados en muchos aspectos divergentes, coinciden en que las subfamilias Menidiinae y Atherinopsinae (a la que pertenecían los géneros *Basilichthys* y *Odontesthes*), tradicionalmente consideradas dentro

de la familia Atherinidae, conformasen la familia Atherinopsidae (Saeed *et al.*, 1994; Dyer & Chernoff, 1996). Se integra este análisis para una actualización de las familias de actinopterigios reportadas en la Formación Cura-Mallín.

5.2 Distribución temporal y espacial de los peces de la Formación Cura-Mallín.

Para visualizar la distribución temporal y espacial de los peces en la Formación Cura-Mallín, se presenta, en primera instancia, una tabla resumen con los taxones de la clase Actinopterygii previamente reportados en la Formación Cura-Mallín, así como los encontrados durante el desarrollo de la presente memoria.

Tabla 5.1: Actinopterigios reportados en la Formación Cura-Mallín. ^aChang *et al.* (1978); ^bArratia (1982), ^cRubilar & Abad (1990); ^dRubilar & Wall (1990); ^eRubilar (1992); ^fRubilar (1994); ^gAzpelicueta & Rubilar (1997); ^hAzpelicueta & Rubilar (1998) y los taxones descritos en este trabajoⁱ.

Orden	Familia	Género	Especie
Atheriniformes	Atherinopsidae	-	Atherinopsidae Indet. ^f
Characiformes	Characidae	-	Characidae Indet. ^f
	Serrasalminidae	-	Serrasalminidae Indet. ^{f, i}
Perciformes	Percichthyidae	<i>Percichthys</i>	<i>P. lonquimayensis</i> ^{a, b, e, f, i}
			<i>P. sandovalii</i> ^{b, e, f}
			<i>P. sylviae</i> ^{c, d, f, i}
			<i>Percichthys</i> sp. ^{f, i}
		<i>Santosius</i>	<i>Santosius</i> sp. ^{f, i}
	Perciliidae?	<i>Percilia</i> ?	<i>Percilia</i> ? sp. ^f
Siluriformes	Nematogenyidae	Nematogenys	<i>N. cuivi</i> ^h
	-	-	Siluriforme Indet. ^{g, d}

Cabe mencionar que el género *Percilia*, perteneciente con anterioridad a la Familia Perciliidae (Arratia, 1982), actualmente es considerado como un Percichthyidae cercanamente emparentado a *Percichthys* (Near *et al.*, 2012; Ruzzante *et al.*, 2006, 2011). Sin embargo, ante la incerteza taxonómica en la clasificación de *Percilia* en la Formación Cura-Mallín, en este trabajo mantendremos la clasificación original, realizada por Rubilar (1994).

Estos taxones han sido reportados en distintas localidades de la Formación Cura-Mallín, específicamente en los sectores de: cerro La Mina, cerro El Tallón, cerro Rucañanco, Puente Lolen, Pedregoso, confluencia entre ríos Biobío y Mitrauquén y La Junta. En su mayoría, estas localidades forman parte del miembro Río Pedregoso, con excepción del cerro La Mina, cuyos estratos pertenecen al miembro Malla-Malla (aunque Malla-Malla y Río Pedregoso podrían ser equivalentes laterales). A continuación, se presenta una tabla resumen con los taxones reportados en la Formación Cura-Mallín por localidad. Para cada sector, se adjunta también la edad y/o época y el método de datación.

Tabla 5.2: Localidades de la Formación Cura-Mallín con reportes de Actinopterygios. ^aRosselot *et al.* (2019b), ^bPedroza *et al.* (2017), ^cSuárez & Emparan (1995, 1997), y ^dSolórzano *et al.* (2019).

Localidad	Edad (Ma)	Época	Método de Datación	Actinopterygios reportados
Cerro La Mina	-	Mioceno temprano ^c	Correlación Geológica	<i>P. sylviae</i> , Atherinopsidae Indet. <i>Percilia?</i> sp.
Cerro El Tallón	17.5 ^c	Mioceno temprano	K-Ar (biotita)	Atherinopsidae Indet., Characidae Indet., <i>P. Lonquimayensis</i> , <i>P. sandovali</i> , <i>P. sylviae</i> , <i>Percichthys</i> sp. <i>Santosius?</i> sp. <i>Percilia?</i> sp.
Pedregoso	16.45 ^b	Mioceno temprano	U/Pb en zircones detríticos	<i>Santosius</i> sp. <i>P. sandovali?</i>
Confl. ríos Biobío y Mitrauquén	-	Mioceno temprano	Correlación Geológica	Siluriforme Indet., Characidae Indet.
La Junta	-	Mioceno medio-tardío	Correlación Geológica	Characidae Indet. <i>Percilia?</i> Sp.
Cerro Rucañanco	12.4 ^a - 11.64 ^b	Mioceno medio-tardío	U/Pb en zircones detríticos	Serrasalmididae Indet., Siluriforme Indet., <i>N. cuiivi</i>
Puente Lolen	-	Mioceno medio-tardío ^d	Correlación biocronológica	Characidae Indet.

De estas siete localidades, en sólo tres de ellas disponen de dataciones radiométricas: cerro El Tallón, Pedregoso y Cerro Rucañanco (Suárez & Emparan, 1995; Pedroza *et al.*, 2017).

Puente Lolen (Figura 5.13) ha sido correlacionado con Piedra Parada (Solorzano *et al.*, 2019), por lo que se le asignará una edad Mioceno medio-tardío. La localidad de cerro La Mina corresponde a un punto fosilífero que se encuentra a 3 km al sur del río Queuco. En la zona del curso superior del río Queuco, esta localidad corresponde a una secuencia bien estratificada, integrada por los miembros Río Queuco (inferior) y Malla-Malla (superior; Rubilar & Wall, 1990), ambos concordantes y transicionales entre sí (Niemeyer y Muñoz, 1983). Una datación K-Ar (Drake, 1976) en material clástico perteneciente al techo del miembro Río Queuco, indicó una edad de 14,5 Ma, en consecuencia, se le asigna tentativamente a esta localidad una edad Mioceno temprano.

Existen otras dos localidades para la cual no existen dataciones, como son los sectores de La Junta y la confluencia entre los ríos Biobío y Mitráuquén (Figura 5.13). En esta última, se ha reportado la presencia de Characidae Indet. y Siluriforme Indet. (Rubilar, 1994; Azpelicueta & Rubilar, 1997). La datación más cercana fue realizada en el margen occidental del río Biobío, en cerro El Tallón (Figura 5.13) obteniendo como resultados una edad de $17,5 \pm 0,6$ Ma (Suarez & Emparan, 1995). Debido a la cercanía con cerro El Tallón, se le asignará tentativamente una edad Mioceno temprano.

Finalmente, con respecto al sector de La Junta (Figura 5.13), se realizó una datación relativamente cercana, mediante K-Ar en una andesita, en el sector de Paso Rahue, al norte de La Junta, obteniendo resultados de $22 \pm 0,9$ Ma (Suarez & Emparán, 1988), sin embargo, en esta zona aflora el miembro Guapitrío de la Formación Cura-Mallín (Pedroza *et al.*, 2017), mientras que Rubilar (1994) describe que los estratos del sector La Junta pertenecen al miembro Río Pedregoso de la formación citada. No obstante, es necesario recalcar que dentro de Guapitrío pueden existir facies sedimentarias indistinguibles de aquellas descritas para el miembro Río Pedregoso. Otras dataciones relativamente cercanas fueron realizadas en la localidad de Piedra Parada. Suárez & Emparan (1995) obtuvieron resultados de 13 Ma (Mioceno medio) mediante dataciones de K-Ar. Por otra parte, dataciones recientes mediante U-Pb en una toba volcánica de la base del tramo Piedra Parada indican una edad Mioceno medio-tardío (12,8 Ma; Rosselot *et al.*, 2019b). Por consecuencia, se le asigna tentativamente una edad Mioceno medio-tardío al sector de la Junta.

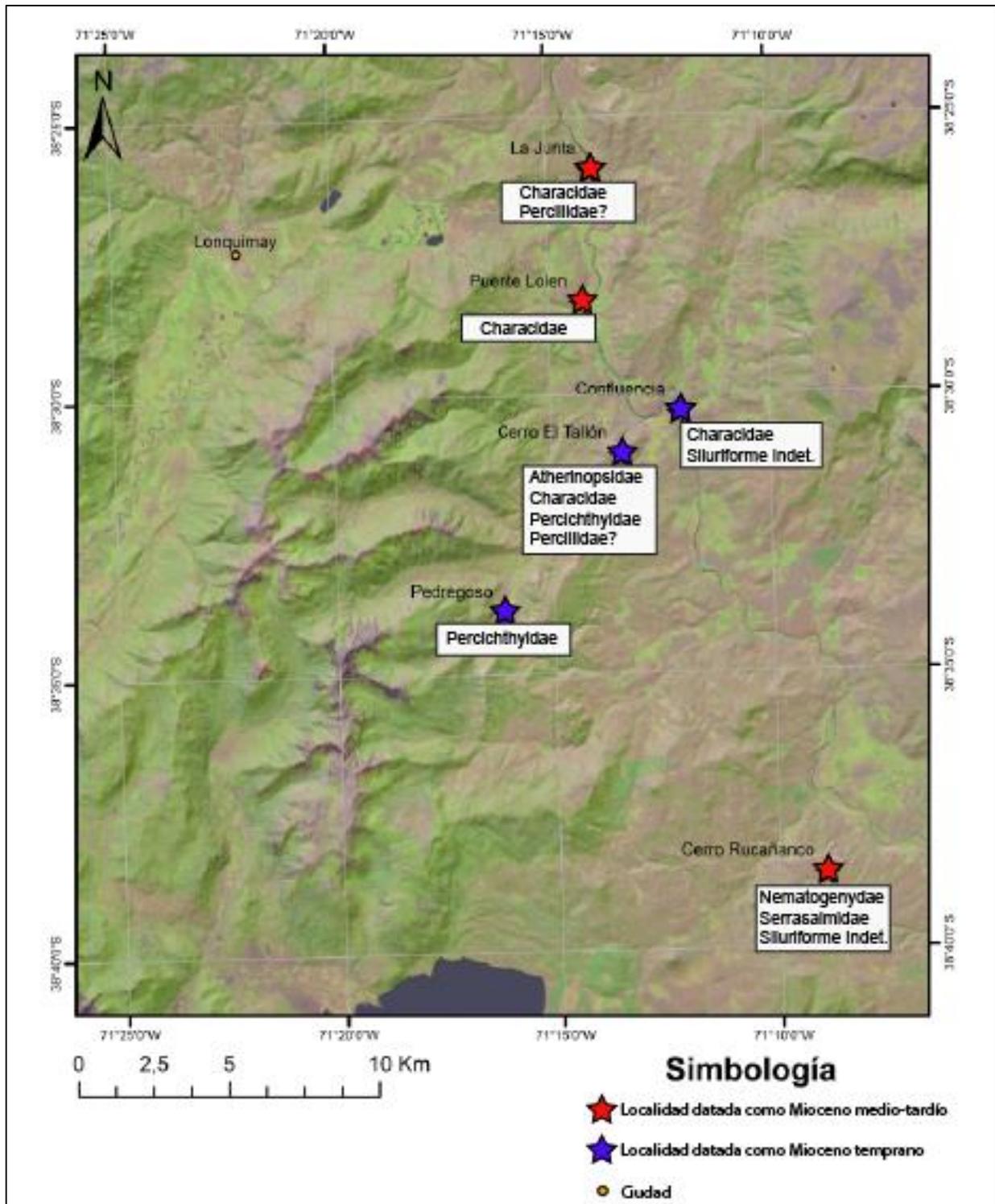


Figura 5.13: Mapa de familias de actinopterigios reportados en la Formación Cura-Mallín.

5.3 Afinidades paleoecológicas de cada uno de los taxones de peces fósiles continentales reconocidos en la región de Lonquimay.

A continuación, para cada uno de los taxones de peces reportados en la Formación Cura-Mallín, se infiere sus posibles afinidades paleoecológicas (autopaleoecológicas) basados en información ambiental obtenida de los linajes modernos más cercanamente relacionados. Esto se basa en uno de los principios básicos de la paleontología, el actualismo.

5.3.1 Género *Nematogenys*

Nematogenys (Siluriformes: Nematogenyidae) es un género cuyo único representante actual, *N. inermis* (comúnmente llamado bagre), es endémico de Chile (Campos *et al.*, 1993). Esta especie se caracteriza por tener un cuerpo alargado y estrecho, con una sola aleta dorsal. Presentan un par de barbillas nasales y dos maxilares, boca amplia dientes numerosos y bicúspides. Poseen una tonalidad amarillenta a marrón clara, con manchas irregulares de color castaño oscuro (Campos *et al.*, 1993). Si bien, según Campos *et al.* (1985) *N. inermis* se distribuye desde la región de Valparaíso hasta la región de la Araucanía, actualmente, por actividad antropogénica, su distribución se ha restringido a Rancagua, Concepción y Angol (Ruiz & Berra, 1994). Arratia (1983) sugiere que *Nematogenys inermis* es una especie típica de potamón de ríos, lo cual lo diferencia de otros Siluriformes. A pesar de ello, esta especie muestra distintas preferencias de hábitat según su estadio ontogenético. Los juveniles miden hasta 50 mm de longitud, habitan zonas cercanas a las riberas, con fondo arenoso o limo fino, con profundidades que van desde 1 a 20 mm y con una velocidad de agua superficial de 0.10 a 0.26 m/s. En este ambiente, convive con otras especies como *Cheirodon galusdai*, *P. irwini* y juveniles de *Trychomycteus chiltoni*. Por otra parte, juveniles de 60 a 180 cm de longitud, prefieren zonas un poco más profundas (40 a 70 cm), y suelen ubicarse en cúmulos de vegetación constituidos fundamentalmente por *Myrophyllum brasilense*, con velocidades de agua superficiales entre los 0.10 y 0.71 m/s, compartiendo hábitat con juveniles de *P. trucha*, *P. melanops*, *P. irwini*, *P. gillisi*, *Cheirodon pisciculus* y *Cheirodon galsudai*. Ejemplares adultos de *Nematogenys inermis*, que pueden alcanzar hasta 250 mm de longitud, habitan preferentemente zonas profundas y bentónicas de ríos y lagos, generalmente bajo 70 cm de profundidad, en raíces de árboles pertenecientes al género *Salix* (Arratia, 1983). Oliver (1949) argumenta que *N. inermis* prefiere esteros de poca corriente y de fondo fangoso. Ruiz & Marchant (2004) coinciden con este argumento, basados en la recolección de peces en el río Andalién. Por

otra parte, Ruiz & Berra (1994) indican que *N. inermis* vive entre 50 y 240 m s.n.m. en la cuenca del Biobío.

La predicción de distribución logística de obtenida a partir de Maxent muestra que *Nematogenys* se distribuye con mayor probabilidad (>0.55) entre los 6° y 16° C, y en zonas con precipitación anual media menores a 1000 mm (Figura 5.14). Asumiendo que evolución del nicho ecológico en estos linajes ha sido conservativa a través del tiempo, y a partir de la asociación de *N. cuivi†* con el taxón moderno *N. inermis*, la presencia del género *Nematogenys* en el registro fósil sugeriría un ambiente de baja energía, baja altitud, temperaturas medias entre 6° y 16° C, y con precipitaciones anuales medias entre 0 y 1000 mm para el Mioceno medio-tardío de la Formación Cura-Mallín.

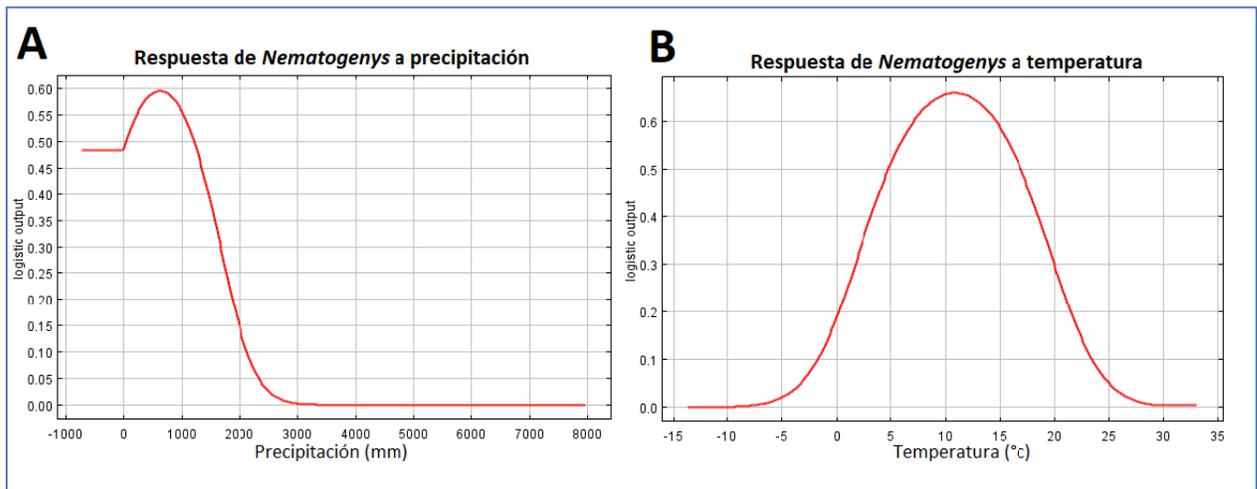


Figura 5.14: Predicción de distribución logística de Maxent para *Nematogenys*. Las curvas muestran cómo cambia la probabilidad de distribución pronosticada en respuesta a las variables de precipitación (A) y temperatura (B).

5.3.2 Familia Serrasalmidae

Rubilar (1994) reporta el primer ejemplar de la familia Serrasalmidae en Chile, basado en piezas dentarias. Estas piezas no pudieron ser definidas a nivel genérico, por ausencia de caracteres diagnósticos, sin embargo, según Rubilar (1994) estas podrían pertenecer a los géneros *Colossoma*, *Piaractus* o *Mylosoma*. Ninguno de estos géneros posee representantes actuales en Chile. Cabe mencionar que restos fósiles asignados a la especie moderna *Colossoma macropomum* han sido reportado en otras localidades del Mioceno de Sudamérica (Lundberg *et al.*, 1986, 1988; Rincón *et al.*, 2014; Vallone, 2015).

Colossoma es un género cuyo único representante actual (*C. macropomum*) se distribuye entre los 15°S - 35°S del continente americano (Riede, 2005), en ambientes tropicales, con temperaturas

entre los 22°C - 28°C (Baensch & Ríehl, 1991). El género *Piaractus* posee tres especies modernas (Escobar *et al.*, 2019), *Piaractus brachypomus*, *Piaractus mesopotamicus* y *Piaractus orinoquensis*. *Piaractus brachypomus* habita entre los 23°N - 11°S, en ambientes tropicales del continente Sudamericano, en zonas con temperaturas entre 23°C - 28°C (Baensch & Ríehl, 1991). Por su parte, *P. mesopotamicus* se distribuye entre los 15°S - 38°S, preferentemente en ambientes subtropicales (Riede, 2005), es decir, alcanza latitudes de menor temperatura, si se compara con *Piaractus brachypomus*. Finalmente *P. orinoquensis* corresponde a una especie, nativa del río Orinoco, recientemente propuesta por Escobar *et al.* (2015, 2019), y se distribuye ampliamente en biotopos de aguas tropicales correspondientes a Colombia y Venezuela (Escobar *et al.*, 2019). Por último, el género *Mylossoma* posee tres representantes actuales, *M. acanthogaster*, *M. duriventre* y *M. aureumtodos*, todos ellos de ambientes tropicales, habitando en zonas con temperaturas entre los 22°C - 28°C.

Evaluado a nivel familiar, la predicción de distribución logística de Maxent muestra que Serrasalminae se distribuye con mayor probabilidad (> 0.55) en zonas con temperaturas entre los 26° - 28°C y en con precipitación anual media entre 2200 y 3200 mm (Figura 5.15). Valores similares a los reportados en la literatura.

Asumiendo que evolución del nicho ecológico en estos linajes ha sido conservativo a través del tiempo, y por asociación con especies modernas de esta familia, la existencia de la familia Serrasalminae en el registro fósil sugeriría un ambiente con temperaturas y precipitaciones superiores a los 22°C y 2200 mm, respectivamente, para el Mioceno medio-tardío de la Formación Cura-Mallín. Es decir, un ambiente más cálido y húmedo en comparación con el clima actual en los alrededores de Lonquimay, ya que, como se dijo anteriormente, el área de estudio presenta precipitaciones anuales medias que van desde los 1021 mm hasta los 1955 mm, y temperaturas anuales medias desde los 4,0° hasta los 10,3° C (Figura 3.3).

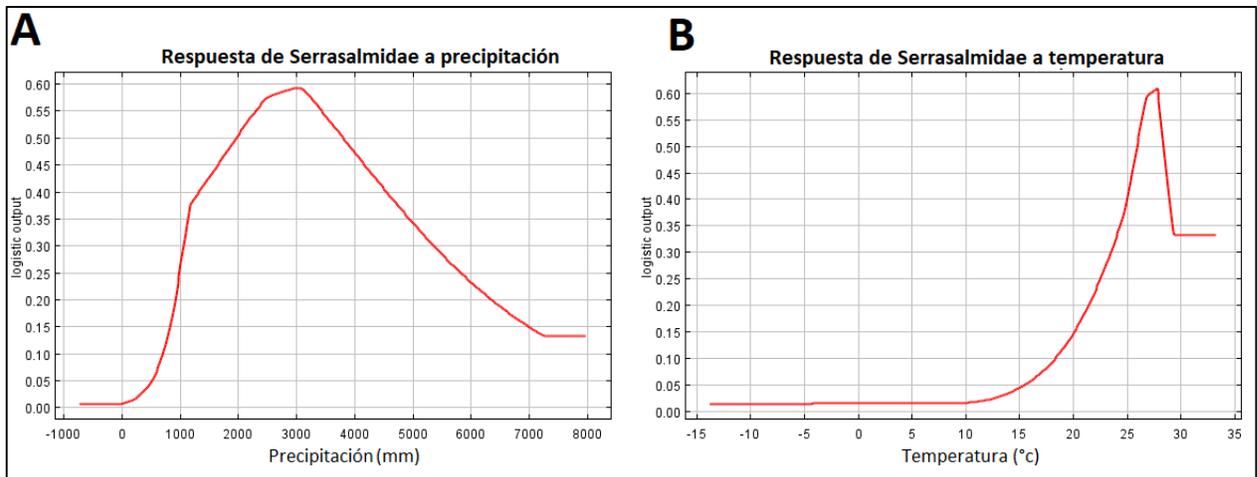


Figura 5.15: Predicción de distribución logística de Maxent para Serrasalmidae. Las curvas muestran cómo cambia la probabilidad de distribución pronosticada en respuesta a las variables de precipitación (A) y temperatura (B).

5.3.3 Familia Characidae

Las piezas dentales reportadas por Rubilar (1994) fueron asignadas a la familia Characidae, una de las más diversificadas del Orden Characiformes, con más de 138 géneros y 1100 especies (Berra, 2001; Mirande, 2010; Oliveira *et al.*, 2011). Entre las características distintivas de esta familia, se destacan la forma del cuerpo, que va de moderado a muy comprimido y los dientes ordenados en una, dos o tres series, de diferentes tipos y formas (Ringuelet *et al.*, 1967; Oliveira *et al.*, 2011). La composición de esta familia ha cambiado mucho con la eliminación de las anteriormente reconocidas subfamilias Crenuchinae y Characidiinae, ahora en la familia Crenuchidae, además de la exclusión de taxones africanos anteriormente reconocidos como Alestiinae (Nelson *et al.*, 2006).

Cabe mencionar que Chile posee especies endémicas, pertenecientes al género *Cheirodon* (no endémico) de la familia Characidae (Campos *et al.*, 1993). Por lo que, en primera instancia, se analizará la respuesta de *Cheirodon* a las variables de precipitación y temperatura anual media (Figura 5.16). Evaluado a nivel genérico, *Cheirodon* presenta mayor probabilidad de distribución (>0.55) en localidades con una precipitación media de entre 100 y 1750 mm. En cuanto a temperatura, se observan dos *peaks*, reflejando la capacidad de este género de vivir a latitudes neotropicales como en la parte austral de Sudamérica. Estos *peaks* se producen entre los 12° y 18°C y entre los 27° y 28°C.

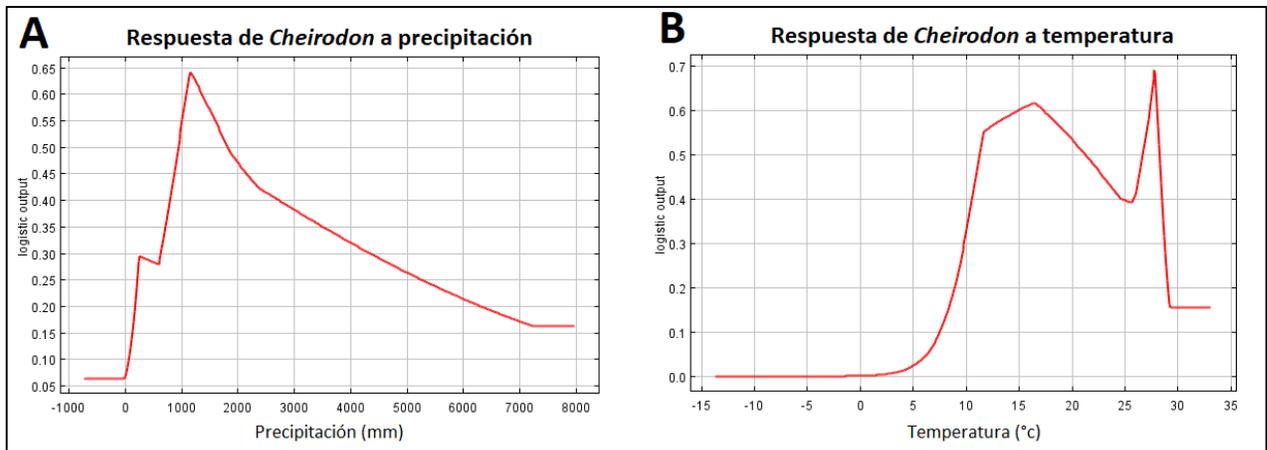


Figura 5.16: Predicción de distribución logística de Maxent para *Cheirodon*. Las curvas muestran cómo cambia la probabilidad de distribución pronosticada en respuesta a las variables de precipitación (A) y temperatura (B).

Sin embargo, ninguna de las piezas dentarias recuperadas en la Formación Cura-Mallín parece tener una clara afinidad taxonómica con *Cheirodon* (Rubilar 1994), ya que, en él, los dientes poseen un cuello muy insinuado y se ensanchan distalmente, poseyendo un número variable de cúspides (Campos, 1982). Este género es considerado un relictos de la fauna brasileña en Chile (Campos, 1982, Rubilar, 1994). Es por esto que, también se integrará a este trabajo un análisis a nivel familiar, de Characidae, ante las variables de precipitación y temperatura anual media. Evaluado a nivel familiar, la predicción de distribución logística de Maxent muestra que Characidae se distribuye con mayor probabilidad en zonas con temperaturas mayores a 27°C y con una precipitación anual media mayor a los 4000 mm (Figura 5.17).

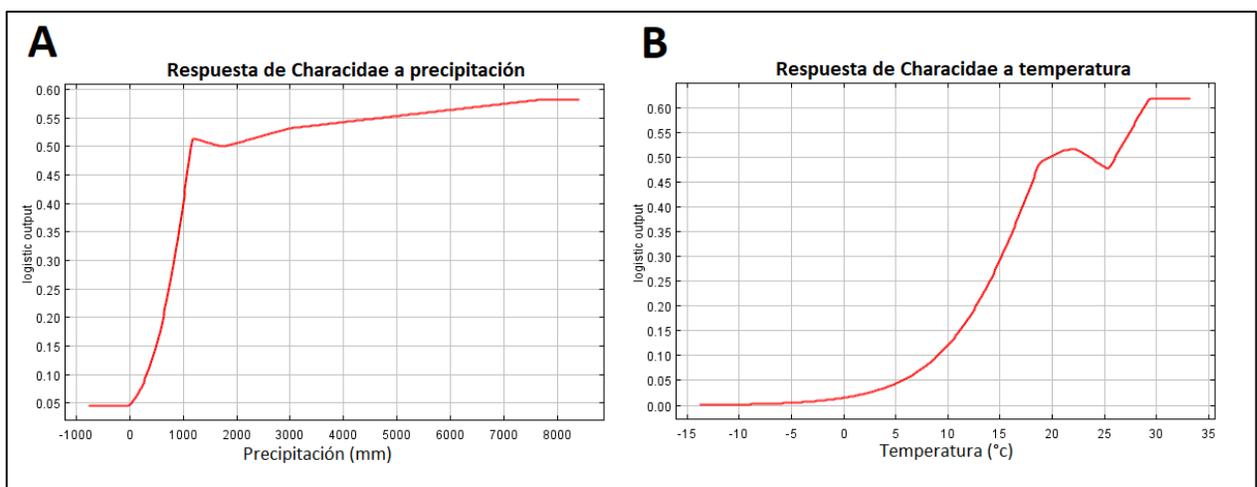


Figura 5.17: Predicción de distribución logística de Maxent para Characidae. Las curvas muestran cómo cambia la probabilidad de distribución pronosticada en respuesta a las variables de precipitación (A) y temperatura (B).

Considerando la predicción de Maxent, y que actualmente la familia Characidae se distribuye ampliamente en la subregión Brasileña (ver capítulo de discusión; Arratia, 1997) la presencia de Characidae, sería un indicador de un ambiente más cálido y húmedo, para el Mioceno de la Formación Cura-Mallín, en comparación con el clima actual en Lonquimay. Esto basado en la asociación con especies modernas pertenecientes a este género y la asunción de un conservadurismo de nicho de estos linajes a través del tiempo. Rubilar (1994) menciona géneros con los cuales los dientes reportados poseen cierta afinidad, no obstante, tras revisiones sistemáticas (e.g. Zanata, 2000), ciertos géneros sugeridos por Rubilar (1994) como *Serrasalmus* y *Pygocentrus*, pertenecen actualmente a la familia Serrasalmodae, por lo que no se descarta que sea esta última, la familia más extendida durante el Mioceno de la Formación Cura-Mallín, en los alrededores de Lonquimay.

5.3.4 Género *Percichthys*

Este género se caracteriza morfológicamente por tener un cuerpo alargado y comprimido, una boca pequeña con maxilar triangular (Campos *et al.*, 1993) Como se expresó anteriormente el género *Percichthys* incluye dos especies vivientes en Chile, ubicadas en Chile entre los en 33° - 42° S, mientras que en Argentina se distribuyen hasta los 55° S (Campos *et al.*, 1993). López-Arbarello (2004) reconoció como especies válidas para Argentina a *P. trucha*, *P. laevis* y *P. colhuapiensis*. Posteriormente, Ruzzante *et al.* (2011), sobre la base de evidencias morfológicas y moleculares, consideraron únicamente a *P. trucha* como especie válida. Campos (1985) sugiere que, al igual que *N. inermis*, las especies pertenecientes al género *Percichthys* habitan en zonas de ríos de baja energía y lagos, distribuyéndose en áreas con temperaturas entre 9,5°-20,8°C en Chile. Aigo *et al.* (2014) realizan un estudio de susceptibilidad de peces al cambio climático, basado en temperaturas de hábitat preferidas para cada especie, incluyendo a *P. trucha*, para la cual indica que los especímenes capturados en el embalse Alicurá (Argentina) prefieren temperaturas entre los 12,5°C y 24,4°C, mientras que los especímenes capturados en el lago Huechulafken (Argentina), prefieren temperaturas entre 10,9°-15,9°, diferencias que sugieren una gran capacidad de aclimatación para esta especie.

Rubilar (1994) propone que las especies actuales del género *Percichthys*, guardan estrecha relación morfológica con sus representantes fósiles *P. lonquimayensis*†, *P. sylviae*† y *P. sandovali*† lo que apoyaría el argumento de que la fauna de peces sudamericana ha sido morfológicamente

conservativa, y por consecuencia, es viable asumir que las tolerancias fisiológicas han sido conservativas también. De esta manera la presencia del género *Percichthys* en el registro fósil sugeriría un paleoambiente de baja energía y alta presencia de sustrato fino, en concordancia con lo que exhiben los grupos taxonómicos mencionados anteriormente.

Evaluated a nivel genérico, la predicción de distribución logística de Maxent muestra que *Percichthys* se distribuye con mayor probabilidad (>55) en temperaturas entre 9° y 14°C (Figura 5.18). Por su parte, si bien, el gráfico de Maxent donde se analiza la respuesta de *Percichthys* a precipitación, nos muestra una preferencia de este género por zonas con precipitación anual media menor a 800 mm (Figura 5.18), la precipitación no jugaría un rol importante en cuanto a la distribución de este género, esto se refleja en el gráfico de Maxent de precipitaciones utilizando la variable temperatura en su valor promedio (Anexo).

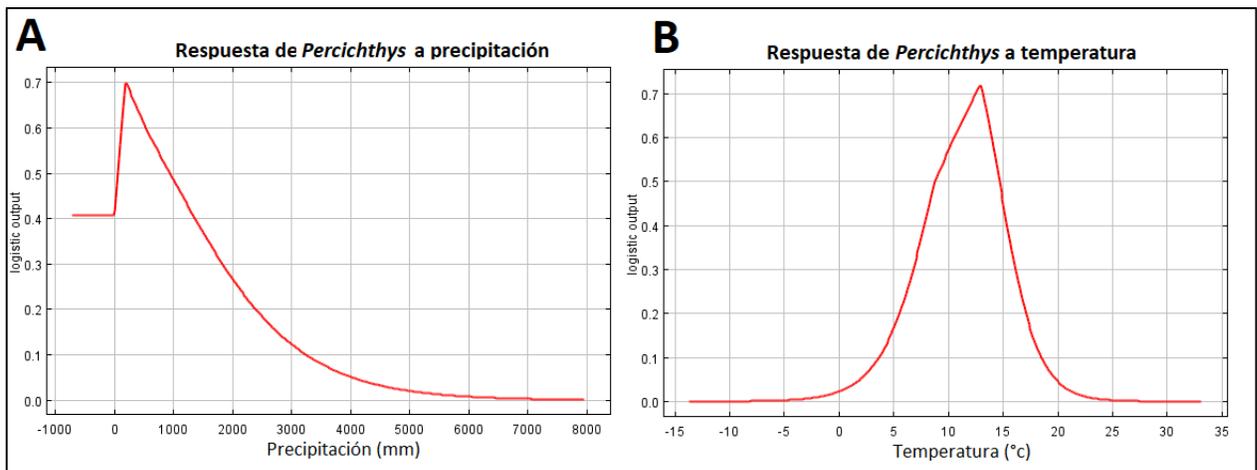


Figura 5.18: Predicción de distribución logística de Maxent para *Percichthys*. Las curvas muestran cómo cambia la probabilidad de distribución pronosticada en respuesta a las variables de precipitación (A) y temperatura (B).

La predicción de temperatura de Maxent para *Percichthys* posee pequeñas diferencias con lo publicado por Aigo *et al.*, (2014), específicamente para los ejemplares de embalse Alicurá (Argentina). No obstante, concuerda bastante en comparación a los ejemplares de *Percichthys* del lago Huechulafken (Argentina) analizados en la misma publicación.

Asumiendo que evolución del nicho ecológico en estos linajes ha sido conservativa a través del tiempo, y partir de la asociación de *P. lonquimayensis*†, *P. sandovali*† y *P. sylviae*† con representantes actuales del género *Percichthys*, la presencia de este género en el registro fósil sería indicativo de un ambiente de baja energía, con alta presencia de sustrato fino. En cuanto a

temperatura, los resultados de Maxent nos muestran una temperatura preferencial de hábitat para *Percichthys* entre 9° y 14°, lo que diferiría con antes planteado en los análisis de las familias Serrasalmidae y Characidae, sin embargo, los estudios de hábitat del género *Percichthys* (e.g. Aigo *et al.*, 2014) nos indican una gran variabilidad de preferencias en cuanto a temperatura se refiere. Por lo tanto, una posibilidad es que las especies extintas del género *Percichthys* hayan cohabitado en un ambiente más cálido, con fauna de afinidad amazónica, mientras que los representantes actuales del género *Percichthys* se han adaptado al clima templado-frío, adaptación que no fue tan viable para la mayoría de los Carácidos y especialmente para los Serrasálmidos, quienes no poseen representantes modernos en Chile.

5.3.5 Familia Atherinopsidae

Los representantes actuales de la familia Atherinopsidae, comúnmente llamados pejerreyes, se distribuyen en aguas dulces y marinas de América del Sur (Dyer, 2000a), son peces de cuerpo alargado y comprimido lateralmente, presentan aletas dorsales separadas y de radios blandos (Ruiz & Marchant, 2004). Si bien, esta familia posee dos géneros en Chile: *Basilichthys* y *Odontesthes* (Ruiz & Marchant, 2004), otros autores han elevado la clasificación del subgénero *Cauque* (perteneciente al género *Odontesthes*), como un género diferenciado (e.g. Campos *et al.*, 1993). El género *Basilichthys* se caracteriza por una cabeza moderadamente pequeña y convexa (en la parte superior), una boca moderada o pequeña, con dientes puntiagudos y pequeños (Ruiz & Marchant, 2004). Otras características de este género es que la primera aleta dorsal se implanta entre las verticales que marcan el término de las ventrales y el origen de la anal, mientras que la segunda aleta dorsal se inicia sobre el tercio anterior de la aleta anal (Campos *et al.*, 1993). Por su parte el género *Odontesthes* se caracteriza por una cabeza terminada en punta y una boca pequeña, la primera aleta dorsal se ubica entre las aletas pélvica y anal, mientras que la segunda dorsal se inicia a nivel de la mitad de la aleta anal (Ruiz & Marchant, 2004). *Odontesthes* difiere de *Basilichthys* por presentar dos filas de dientes comparativamente más largos y curvados en vez de las varias filas de dientes finos y afilados que presenta *Basilichthys*.

Evaluado a nivel familiar, la predicción de distribución logística de Maxent muestra que Atherinopsidae se distribuye con mayor probabilidad en temperaturas entre 11° y 20°C (Figura 5.19). A igual que en la evaluación de *Percichthys*, la precipitación no jugaría un rol importante en la distribución de esta familia, esto se refleja en el gráfico de Maxent de precipitaciones utilizando

la variable temperatura en su valor promedio (Anexo). Asumiendo que evolución del nicho ecológico en estos linajes ha sido conservativo a través del tiempo, y por asociación con representantes modernos de la familia Atherinopsidae, la existencia de esta familia en el registro fósil sugeriría un ambiente con temperaturas medias de entre 11° y 20° C para el Mioceno temprano de la Formación Cura-Mallín.

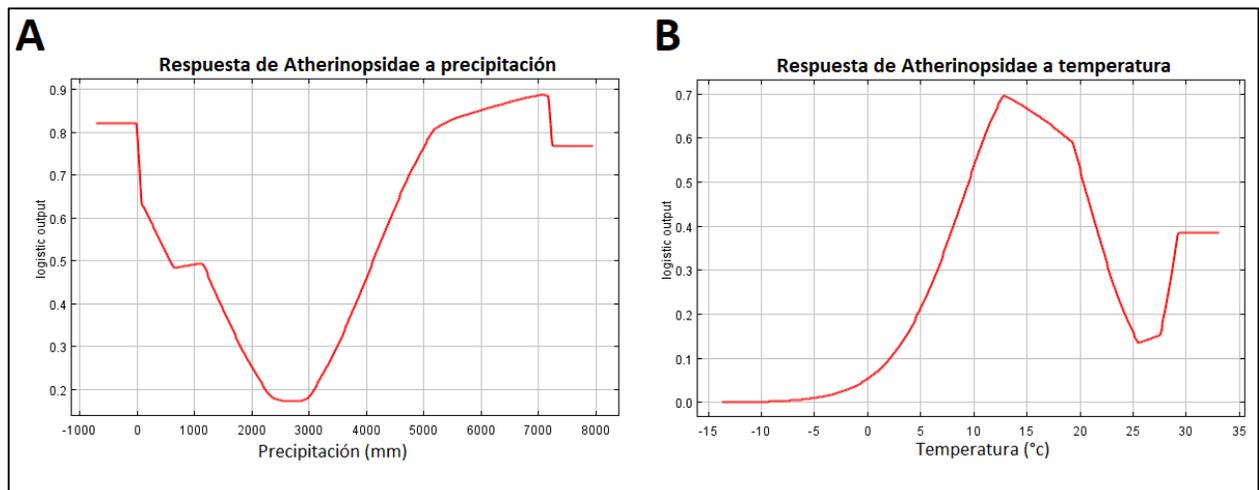


Figura 5.19: Predicción de distribución logística de Maxent para Atherinopsidae. Las curvas muestran cómo cambia la probabilidad de distribución pronosticada en respuesta a las variables de precipitación (A) y temperatura (B).

6. DISCUSIÓN

6.1 Diversidad de peces en la Formación Cura-Mallín a través del tiempo

Como se observa en el capítulo de resultados, el estudio cronológico de la Formación Cura-Mallín, permitió determinar dos asociaciones de actinopterigios cronológicamente reconocibles, uno correspondiente al Mioceno temprano que incluye: Siluriforme Indet., Atherinopsidae Indet., Characidae Indet., *Percichthys* sp., *P. lonquimayensis*, *P. sandovali*, *P. sylviae*, *Santosius* sp. y *Percilia?* sp.; y una segunda asociación de edad Mioceno medio-tardío que incluye Siluriforme Indet., Characidae Indet., Serrasalmidae Indet., *N. cuivi* y *Percilia?* Sp.

6.1.1 Comunidades de peces de la Formación Cura-Mallín

Si evaluamos la diversidad de actinopterigios de la Formación Cura-Mallín, a nivel familiar, para el Mioceno temprano se han reportado las familias: Percichthyidae, Atherinopsidae y Characidae pertenecientes a los órdenes Perciforme, Atheriniforme y Characiforme, además de un posible Perciliidae y de otros fragmentos óseos definidos a nivel de orden atribuidos a Siluriformes respectivamente (Chang *et al.* 1978; Arratia, 1982, Rubilar & Abad, 1990; Rubilar & Wall, 1990; Rubilar, 1992; Rubilar, 1994; Azpelicueta & Rubilar 1997; Azpelicueta & Rubilar, 1998). Por su parte, para el Mioceno medio-tardío de la formación Cura-Mallín se reportan las familias: Characidae, Serrasalmidae (pertenecientes al orden Characiforme) y Nematogenyidae (orden Siluriforme), además de otros fragmentos óseos definidos a nivel de orden, y atribuidos también a Siluriforme y un posible Perciliidae respectivamente (Rubilar & Wall, 1990; Rubilar, 1994; Azpelicueta & Rubilar 1997; Azpelicueta & Rubilar, 1998). Evaluado a nivel de orden, cuatro órdenes se han reportado en el Mioceno temprano de la Formación Cura-Mallín: Perciforme, Atheriniforme, Siluriforme y Characiforme, mientras que en el Mioceno medio-tardío de la Formación Cura-Mallín, se han reportado los órdenes Siluriforme y Characiforme. Es decir, de los cuatro órdenes reportados en toda la Formación Cura-Mallín, el 50% (Siluriforme y Characiforme) es compartido por ambas asociaciones cronológicas, mientras que el otro 50% se ha reportado exclusivamente en el Mioceno temprano (Perciforme y Atheriniforme.)

Es llamativo que la totalidad de los Percíctidos (Familia Percichthyidae) han sido reportados en localidades asignadas al Mioceno temprano (Chang *et al.*, 1978; Arratia, 1982; Rubilar & Abad, 1990; Rubilar & Wall, 1990; Rubilar, 1992; Rubilar, 1994). Sin embargo, esta es una familia con representantes actuales endémicos en Chile (*Percichthys trucha* y *Percichthys melanops*; Campos

et al., 1993). Algo similar ocurre con la familia Atherinopsidae, que actualmente posee dos géneros endémicos en Chile (Ruiz & Marchant, 2004), y cuyos fragmentos óseos atribuidos a esta familia (Rubilar, 1994) sólo han sido reportados en localidades asignadas al Mioceno temprano. Considerando entonces, que ambas familias poseen linajes modernos en Chile, no se descartan futuros hallazgos de fósiles de estas familias en localidades asignadas al Mioceno medio-tardío. En este sentido, se hace necesario realizar nuevas expediciones en estas localidades. Cabe mencionar, que el posible *Percilia* (Perciformes: Perciliidae) reportado por Rubilar (1994) fue recuperado en el sector de La Junta, para el cual se ha asignado tentativamente una edad Mioceno medio-tardío, de confirmarse (mediante nuevos hallazgos) la presencia de *Percilia* en esta localidad, la similitud entre el Mioceno temprano y Mioceno medio-tardío de la formación evaluada a nivel de órdenes de actinopterigios sería del 75% con respecto al total de especímenes encontrados en dicha formación.

En cuanto a las familias Characidae y Serrasalminidae (ambas pertenecientes al Orden Characiformes), la primera, que posee sólo un género en Chile (Campos *et al.*, 1993), ha sido reportada en ambas asociaciones paleoictiológicas. Por su parte, la familia Serrasalminidae, sin representantes modernos en Chile (Rubilar, 1994), sólo ha sido recuperada en la asociación del Mioceno medio-tardío. Considerando entonces que la familia Characidae está presente en localidades asignadas tanto al Mioceno temprano como al Mioceno medio-tardío, y, que las familias que se han reportado exclusivamente en sectores asignados al Mioceno temprano poseen representantes actuales en Chile (por lo que no es descartable la presencia de estas familias en localidades asignadas al Mioceno medio-tardío), es posible pensar que las comunidades de actinopterigios en la Formación Cura-Mallín no sufrieron grandes variaciones durante el Mioceno temprano - Mioceno medio-tardío. Esto sugiere, además, condiciones climáticas más bien homogéneas entre ambos periodos, siendo esta interpretación similar a la sugerido por Solórzano *et al.* (2019) basados en la combinación de evidencia de plantas y mamíferos.

Rubilar (1994) argumenta que, los fragmentos dentales asignados a la familia Characidae representan al menos cuatro taxones distintos, mientras que actualmente, en Chile, esta familia se encuentra representada por un solo género (*Cheirodon*) y la cuenca del Biobío sólo cuenta con dos especies (Habit, 2006). Si a esto se le suma que en la Formación Cura-Mallín se han reportado al menos cuatro especies del género *Percichthys*, mientras que en la actualidad este género sólo está

representado por dos especies en Chile, además de la extinción de la familia Serrasalminidae en Chile, es posible pensar que la Cuenca moderna del Biobío se encuentra empobrecida con respecto a la diversidad (=riqueza de especies) de peces que existió en esta zona durante el Mioceno (Rubilar, 1994).

Ya que la familia Serrasalminidae fue reportada en localidades de edad Mioceno medio-tardío, es posible inferir que esta posible disminución en la riqueza de especies de peces ocurrió posterior al Mioceno medio-tardío. Pese a lo anterior, la ausencia de representantes de Percichthyidae y Atherinopsidae en localidades asignadas al Mioceno medio-tardío, podría contradecir esta hipótesis. Representantes del Orden Siluriformes han sido reportados en localidades del Mioceno temprano como del Mioceno medio-tardío, contribuyendo a la hipótesis de un clima homogéneo durante el Mioceno, sin embargo, la mayoría del material recolectado no ha sido posible clasificarlo a nivel de familia. Un único ejemplar perteneciente a este orden, reportado por Azpelicueta & Rubilar (1998), ha sido descrito a nivel específico (*N. cuivi†*).

De tal forma que nuevos hallazgos de familias exclusivamente reportadas en localidades del Mioceno medio-tardío, o reportes de familias en zonas asignadas al Mioceno temprano sin representantes actuales en Chile, permitirían refutar la hipótesis de condiciones climáticas homogéneas entre el Mioceno temprano y Mioceno Medio-tardío, basada en el estudio de actinopterigios.

6.1.2 Comparación con otras localidades paleoictiológicas de Sudamérica.

En Sudamérica se han realizados diversos hallazgos de peces de agua dulce en localidades miocenas. A continuación, se detallarán localidades de Sudamérica en las cuales han sido reportadas familias u órdenes de actinopterigios reportados también en la Formación Cura-Mallín, con especial énfasis en localidades miocenas.

En la Formación Ñirihuau (Mioceno temprano), específicamente en Puerto Galván (noroeste de la Patagonia Argentina), se ha reportado la presencia de las familias Atherinopsidae y Percichthyidae, comúnmente llamados pejerreyes y percas criollas, respectivamente (Bocchino, 1971; Cione, 1986; Arratia & Cione, 1996). El material de pejerreyes fue asignado originalmente a una especie viviente marina del Pacífico por Bocchino (1971). Sin embargo, Dyer (1998), considera que este pejerrey fósil debe incluirse en el género *Odontesthes*. Cabe mencionar, que el espécimen asignado a la familia Atherinopsidae en la Formación Cura-Mallín, posee caracteres que actualmente son

compartidos por los géneros *Basilichthys* y *Odontesthes*. En esta misma formación se reportó una supuesta especie de Siluriforme (*Propygidium primaevus*), descrita por Bocchino (1964). El material, pobremente preservado, se asignó a la familia Trichomycteridae. Posteriormente, Cione & Torno (1988) concluyeron que corresponde a un espécimen perteneciente a la familia Percichthyidae. Evaluado a nivel familiar, en la Formación Ñirihuau se han descrito un total de dos familias, ambas reportadas también en la Formación Cura-Mallín.

En Colombia, en el grupo La Venta (Mioceno medio) se ha reportado la familia Characidae (Hofstetter, 1971), descrita también en la Formación Cura-Mallín. Además de la familia ya citada, en el grupo La Venta se han descrito familias no reportadas en la Formación Cura-Mallín: Anostomidae, Osteoglossidae, Pimelodidae, Callichthyidae, Ariidae, Doradidae, Loricariidae, Cichlidae (Hofstetter, 1971; Vallone, 2015). En consecuencia, de las nueve familias reportadas en el grupo La Venta, sólo una de ellas es compartida con la Formación Cura-Mallín. Cabe mencionar que Apelicueta & Rubilar (1997) reportaron un Siluriforme con características asociables a la familia Pimelodidae en la Formación Cura-Mallín, sin embargo, por la insuficiencia de caracteres diagnósticos estos restos no pudieron ser clasificados a nivel familiar (Apelicueta & Rubilar, 1997).

Al igual que en la Formación Cura-Mallín, peces típicamente brasílicos (ver consideraciones biogeográficas) han sido reportados en niveles correspondientes al Mioceno tardío de la Formación Puerto Madryn, en Península Valdés, Chubut (Argentina). Este sitio corresponde al registro más austral de Siluriformes con representantes de las familias Loricariidae y Pimelodidae (Cione *et al.*, 2005). Además, en esta localidad se han reportado restos fósiles asignados a Perciformes (Cione *et al.*, 2005). En consecuencia, la Formación Puerto Madryn y la Formación Cura-Mallín comparten dos órdenes (Siluriformes y Perciformes).

Una gran diversidad de peces continentales ha sido reportada en los afloramientos de una unidad litoestratigráfica llamada comúnmente el “Conglomerado Osífero” o “Mesopotamiense” de la Formación Ituzaingó (Mioceno), en la provincia de Entre Ríos (Argentina). La Formación Ituzaingó fue objeto de fuertes controversias ya que distintos autores la incorporaron o la separaron de la subyacente Formación Paraná de origen marino (Brunetto, 2013). En la Formación Ituzaingó se han identificado dos familias de Characiformes que también han sido reportadas en la Formación Cura-Mallín: Characidae y Serrasalminidae (Arratia & Cione, 1996). Destacan el serrasálmido

Colossoma macropomum y *Salminus noriegai*† (Characidae: *Salminus*). *Colossoma macropomum* es una especie con representantes actuales en la subregión brasileña, que ha sido reportado tanto en la Formación Ituzaingó como también en el Grupo La Venta (Mioceno medio de Colombia; Lundberg *et al.*, 1986, 1988). Por su parte *Salminus noriegai*†, corresponde al primer registro del género *Salminus* en estos sedimentos (Cione & Azpelicueta, 2013) el cual posee representantes actuales distribuidos en zonas neotropicales de América. Otras familias de Characiformes que se ha reportado en esta formación son Cynodontidae (Cione & Casciotta, 1997) y Anostomidae (Bogan *et al.*, 2012). La presencia de Serrasalmidae en la Formación Ituzaingó, podría sugerir que el serrasalmido indeterminado encontrado en la Formación Cura-Mallín representa un argumento válido para teorizar sobre posibles paleoconexiones de latitudes meridionales (alrededores de Lonquimay) con zonas neotropicales durante el Mioceno, esto se tratará en el capítulo de consideraciones biogeográficas. Finalmente, en la Formación Ituzaingó se han descritos muchos grupos de Siluriformes típicos del continente: sorubiminos (Sorubiminae indet.), pimelodinos (*Pimelodus* sp.), loricáridos (*Hypostomus* sp.), calíctidos, áridos, dorádidos, auqueniptéridos (Pereira, 1988). En comparativa, la Formación Ituzaingó comparte dos familias con la Formación Cura-Mallín: Characidae y Serrasalmidae.

En la Formación Monte hermoso (Plioceno temprano), específicamente en el sector de Farola Monte Hermoso (53 km al SE de la ciudad de Bahía Blanca, Argentina) Arratia & Cione (1996) reconocieron la presencia de Siluriformes indeterminados y de percas de la Familia Percichthyidae. Posteriormente, se dieron a conocer restos referidos a un bagre perteneciente a la Subfamilia Trichomycterinae (Bogan & Agnolin, 2009) y a representantes de la Familia Characidae (Tomassini, 2012). Es decir, La Formación Monte Hermoso comparte tres órdenes con la Formación Cura-Mallín (Siluriformes, Perciformes y Characiformes). Cabe mencionar que según el esquema bioestratigráfico propuesto por Cione & Tonni (2005) para esta formación, se diferenciarían dos Biozonas, una de edad Montehermosense SALMAs (Mioceno tardío - Plioceno temprano); mientras que la segunda sería de edad Chapadmalalense SALMAs inferior (Plioceno temprano). Sin embargo, Tomassini (2012) y Tomassini *et al.* (2013) indicaron que los taxones registrados entre los distintos niveles de la Formación Monte Hermoso en la localidad tipo no reflejan variaciones faunísticas importantes, que impliquen diferencias cronológicas significativas y que justifiquen la división en dos unidades bioestratigráficas diferentes. En base a ello, se propuso que esta formación comprendiera una única unidad bioestratigráfica, la cual corresponde la

SALMA Montehermosense y representaría el Plioceno temprano, entre los 5,3 Ma y los 5,0/4,5 Ma (Tomassini, 2012; Tomassini *et al.*, 2013).

Lo anteriormente expuesto muestra que, con cinco familias de peces reportadas, la Formación Cura-Mallín se posiciona como una destacada unidad fosilífera de actinopterigios a nivel sudamericano, especialmente en la subregión Austral, ya que la mayoría de los reportes proviene de localidades ubicadas en la subregión brasileña. No obstante, es mucho menos diversa comparada con localidades como el Grupo la Venta (Colombia) y la Formación Ituzaingó (Argentina) que son localidades ictiológicas hiperdiversas (=alta riqueza de especies). Esta menor diversidad podría explicarse por un gradiente latitudinal de biodiversidad, entendiéndose este gradiente como un descenso de biodiversidad o riqueza de especies desde el ecuador hacia los polos (Hillebrand, 2004). Sin embargo, no es descartable que sea producto de la escasa exploración paleontológica en el sector en las últimas dos décadas.

6.2 Inferencia paleoambiental

La contribución del estudio de peces a la paleoecología, generalmente se basa en dos tipos de análisis, por una parte, el estudio de la tafonomía de estos, observando desarrollo y patrones de fragmentos óseos, y, por otro lado, la inferencia basada en analogías con faunas actuales, asociadas a especímenes extintos (Elder & Smith, 1988). Es en este último método en que se enfoca este trabajo.

6.2.1 Trabajos paleoambientales previos en la Formación Cura-Mallín

Trabajos previos basados en polen fósil y huellas de hojas, recuperados en la Formación Cura-Mallín, específicamente en el área de Lonquimay, permiten el reconocimiento de una flora diversa (e.g. Palma–Heldt, 1983; Palma–Heldt & Rondanelli, 1990; Salinas, 1979). Salinas (1979) reporta hojas de Myrtaceae, en el estero Los Azules, perteneciente a la Formación Lolco (un antiguo nombre para el Miembro Guapitrío). Esta familia, con representantes modernos en Chile, se encuentra comúnmente en bosques húmedos o ambientes inundados (Kausel, 1944). Palma–Heldt (1983) reportó diferentes palinomorfos, entre los cuales se incluyen esporas de algas, hongos, helechos y granos de polen de Gimnospermas y Angiospermas, recuperados en distintos niveles de la Formación Cura-Mallín, abarcando zonas datadas como Mioceno temprano (e.g. Paso Rahue) como localidades de edad Mioceno medio-tardío (e.g. Cerro Rucañanco). Palma–Heldt (1983) concluye que los elementos estudiados indicarían la predominancia de zonas boscosas (y

parcialmente pantanosas) con temperaturas templadas a frías y precipitaciones (o humedad) altas a muy altas. Palma–Heldt & Rondanelli (1990) reportan la presencia de *Nothofagus pumillo*, *Nothofagus antarctica* y *Boquilla trifoliolata*, recuperados en cerro Rucañanco (Mioceno medio-tardío), estas especies actuales de *Nothofagus* indicarían un clima microtérnico con una temperatura media anual de $\sim 7^{\circ}\text{C}$ ($11.6\text{--}2.5^{\circ}\text{C}$) y una precipitación media anual de $\sim 1200\text{ mm}$ (Hinojosa *et al.*, 2016). Por su parte, Solórzano (2019), en estudios basados en mamíferos (e incluyendo investigaciones anteriores en flora y peces de agua dulce) reportados en la Formación Cura-Mallín concluye que a pesar de que la información proporcionada por la biota fósil es limitada, el área de Lonquimay revela un ambiente bastante homogéneo durante la deposición de la Formación Cura-Mallín a lo largo del Mioceno temprano hasta el Mioceno medio-tardío, con predominio de hábitats templados, húmedos y boscosos y con cuerpos de agua permanentes.

6.2.2 Propuesta paleoambiental

Los resultados obtenidos a partir de la interpretación auto y sinecológico de la fauna de peces de la Formación Cura-Mallín sugieren que durante el Mioceno temprano a medio-tardío existió un clima templado y lluvioso/húmedo, en el área de estudio. Si analizamos los datos de temperatura obtenidos por Maxent sumados al estudio de Aigo *et al.* (2014), vemos que existe alta preferencia de hábitat, de la fauna moderna asociada a la fauna fósil de la Formación Cura-Mallín, en localidades con una temperatura anual media de entre 12°C y 18°C (Figura 6.1). Esto sería indicio de un clima templado, durante el Mioceno, con mayor temperatura que la actual, ya que, como se dijo anteriormente, el área de estudio presenta temperaturas anuales medias de entre $4,0^{\circ}$ y los $10,3^{\circ}\text{C}$.

Los resultados de temperatura de este trabajo coinciden con lo expuesto por Solórzano *et al.* (2019), quien también propone un clima templado para el área de estudio durante el Mioceno. Por otra parte, estos resultados parecieran diferir con lo expuesto por Palma–Heldt (1983) quien concluye que los palinomorfos estudiados indican temperaturas templadas a frías. Sin embargo, es necesario notar que Palma–Heldt (1983) utiliza otra clasificación climática, basada en la nominación de Petriella & Archangelsky (1975), quienes definen clima frío como aquellos con temperaturas medias entre 11° - 16°C ; clima templado aquellos con temperaturas medias de 17° - 22° y clima cálido aquellos con temperaturas medias por sobre los 22°C . Si analizamos los resultados de las temperaturas medias de localidades con mayor distribución de la fauna moderna asociada a la

ictiofauna fósil de la Formación Cura-Mallín, observamos que se acercan bastante al límite frío-templado, por lo que en realidad nuestros resultados son consistentes con los reportados por Palma-Heldt (1983).

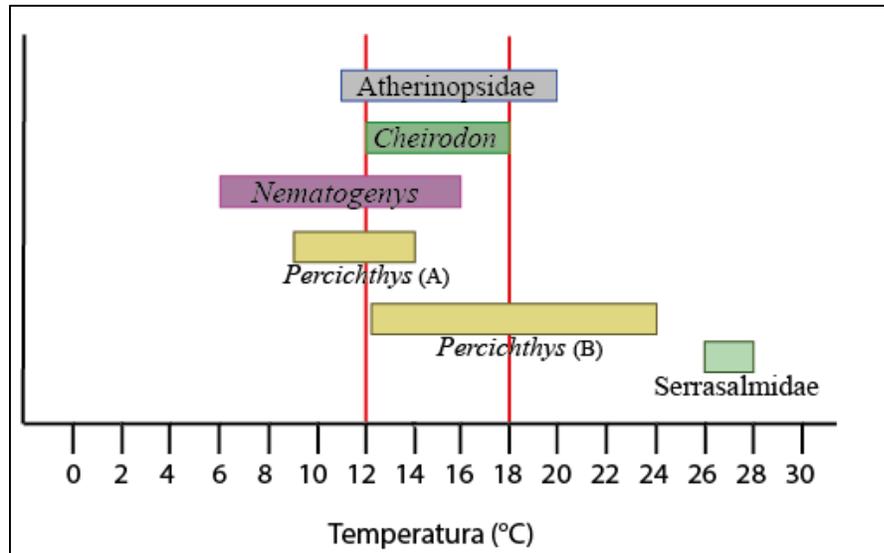


Figura 6.1: Temperaturas con una mayor probabilidad de distribución (>55%), obtenidos con Maxent, de especímenes modernos pertenecientes a Atherinopsidae, *Cheirodon*, *Nematogenys*, *Percichthys* (A) y Serrasalmidae. Se incluyen también los datos de temperaturas preferidas para ejemplares de *Percichthys* del Lago Huechulafquén (*Percichthys* B) obtenidas por Aigo *et al.* (2014). Las líneas rojas representan el rango de T° anual media inferida para el área de estudio durante el Mioceno.

Los resultados de temperatura al evaluar a nivel familiar a Serrasalmidae, muestran una notoria diferencia con el resto de la fauna moderna asociada a la ictiofauna fósil de la Formación Cura-Mallín. A pesar de ello, si analizamos los datos a nivel familiar de Characidae, vemos que, al igual que Serrasalmidae, esta familia presenta una clara afinidad tropical, con una mayor probabilidad de distribución (>55%) entre los 27° y 30° C, no obstante, el género *Cheirodon*, perteneciente a Characidae, se distribuye con mayor probabilidad (>55%) entre los 12° y 18°C (Figura 6.2), por lo que no es descartable que a pesar de que a nivel familiar, Serrasalmidae tenga una afinidad tropical, algunos de sus géneros (incluyendo un potencial taxon no descrito) haya habitado latitudes con temperaturas templadas.

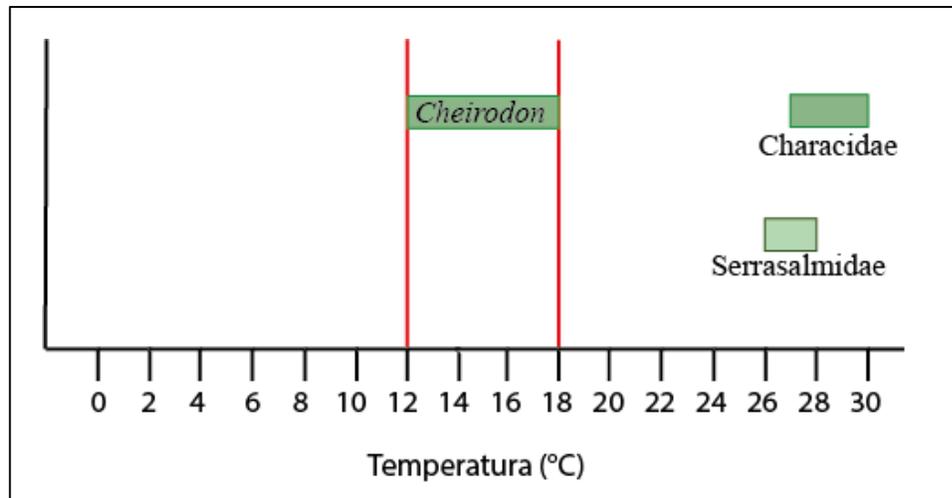


Figura 6.2: Temperaturas con una mayor probabilidad de distribución (>55%), obtenidos con Maxent, de especímenes modernos pertenecientes a Characidae, *Cheirodon* y Serrasalminidae. Las líneas rojas representan el rango de T° anual media inferida para el área de estudio durante el Mioceno.

En cuanto a precipitación, los gráficos obtenidos por Maxent muestran que esta variable es un factor menos relevante que la temperatura, en términos de preferencias de hábitat para la fauna moderna asociada a la ictiofauna fósil de la Formación Cura-Mallín. Aunque es preciso notar que, tanto la familia Serrasalminidae como la familia Characidae y Atherinopsidae se distribuyen con mayor probabilidad en zonas con una precipitación anual media mayor a los 2000 mm, mientras que, actualmente en la zona de estudio, las precipitaciones anuales medias son menores a esta cifra. Los resultados del estudio de peces de agua dulce en la Formación Cura-Mallín, serían indicativos entonces, de un clima más húmedo/lluvioso para el Mioceno en las cercanías de Lonquimay, en concordancia con lo expuesto por Palma–Heldt (1983) y Solórzano *et al.* (2019).

Por otra parte, tanto los representantes actuales de *Percichthys* como *Nematogenys* son habitantes de ambientes de zonas de ríos de baja energía y lagos (Arratia, 1983; Campos *et al.*, 1985), por lo que es posible, por asociación de la fauna fósil a estos géneros, inferir un ambiente con estas características para el Mioceno en el área del estudio, lo que concuerda con las facies lacustres reportadas por Suarez y Emparan (1995). La existencia de *Percichthys* y *Nematogenys* en las asociaciones Mioceno temprano y Mioceno medio-tardío respectivamente, suponen un ambiente poco variable entre ambos periodos de tiempo.

6.2.3 Posibles fuentes de incertidumbre en la reconstrucción paleoambiental

Los distintos métodos para reconstruir aspectos paleoambientales están basados en ciertas asunciones, por lo que es posible que exista cierto grado de error, sin embargo, este puede ser minimizado combinando con otros análisis faunísticos y florales, sumado a estudios geológicos y geoquímicos (Croft *et al.*, 2018). Específicamente, el método de analogías con especies modernas presenta ciertas limitaciones ya que se debe asumir, que la evolución de las tolerancias fisiológicas en el pasado ha sido conservativa (Elder & Smith, 1988). Siguiendo los precedentes de la paleobotánica (e.g. Dorf, 1930; Chaney *et al.*, 1944) es posible asumir que, si todos los representantes actuales de un género o familia están limitados a un rango específico de tolerancia, es probable que los miembros fósiles pertenecientes a ese grupo compartan las mismas limitaciones (Elder & Smith, 1988) debido al conservatismo de nicho. Aunque por supuesto, eso no siempre se cumple. Por ejemplo, Hinojosa *et al.* (2015) concluyen que el uso de métodos de reconstrucción basados sólo en las distribuciones actuales de los taxones existentes para inferir paleonichos climáticos, puede que conduzca a resultados erróneos cuando el clima de los antepasados difiere de sus descendientes existentes, o cuando ha ocurrido una gran extinción.

Más complejo es aún si se utiliza el método ya señalado con peces, puesto que muchos de los factores ambientales no afectan de gran manera el tamaño y forma de estos con una regularidad suficiente para realizar una inferencia de cualquier condición (Elder & Smith, 1988). Por ejemplo, se han estudiado algunas variaciones en miembros del género *Percichthys* en cuanto a su preferencia de hábitat (e.g. Ruzzante *et al.*, 1998; Logan *et al.*, 2000). Sin embargo, al tratarse de variaciones intraespecíficas, no es posible hacer una asunción similar para el registro fósil (Elder & Smith, 1988).

6.3 Consideraciones biogeográficas

6.3.1 Ictiogeografía sudamericana moderna

La ictiogeografía sudamericana ha sido discutida desde, al menos, principios del siglo XX (López & Miquelarena, 2005). Ringuelet (1975), con base a trabajos anteriores (e.g. Eigenmann, 1909; Von Ihering, 1900) propuso para América del Sur dos subregiones ictiogeográficas: Brasileña y Austral. La primera fue dividida en siete dominios, con sus respectivas provincias, mientras que para la subregión Austral fueron definidas las provincias Chilena y Patagónica (Tabla 6.1). Según esta división, la región Brasileña llegaría, en el oeste, hasta la Cordillera de los Andes, incluso a

una zona tras-andina de Panamá hasta el Río Rimac en el Perú, y hacia el sur, hasta una línea irregular que va desde la cuenca endorreica de Chasicó y Bahía Blanca llegando al sur de Córdoba, sur de San Luis y la laguna Diamante en Mendoza (Argentina). Las cuencas principales y de mayor diversidad específica corresponderían a la Orinoquía, la Amazonía y la Paranense. Por su parte, la región Austral, abarcaría la Patagonia argentina y el territorio chileno (Ringuelet, 1975).

Tabla 6.1: Esquema ictiogeográfico de Sudamérica (Ringuelet, 1975)

Región	Dominio	Provincia
Brasileña	Orinoco-Venezuelense	Maracaibo
		Costa del Caribe
		Orinoco
		Trinidad
	Del Pacífico o Trasandina	Nor-Pacífica
		de las Guayas
	Magdalenense	
	Andino	Nor-andina
		del Tititcaca
		Sud-andino
		Cuyana
	Guayano-Amazónica	Guayania
		Amazonas
	Paranense	Alto Paraguay
		Alto Paraná
Parano-platense		
Este del Brasil	Nordeste del Brasil	
	Río San Francisco	
	Ríos costeros S. E. Brasil	
Austral	Chilena	
	Patagónica	

Posteriormente, con base a muestreos en el oeste de Argentina, Arratia *et al.* (1983) propusieron modificaciones al esquema de Ringuelet (1975). El resultado es bastante similar, pero presenta ciertas diferencias relacionadas con las provincias Parano-Platense y Andino-Cuyana (Menni, 2004). La provincia Parano-Platense se extiende hacia el oeste en la parte norte, incluyendo todo el noroeste de la Argentina al norte de 28° S. Esta modificación, que excluye a la región Andina más elevada, está sustentada por la presencia de especies de Characiformes y Siluriformes típicos del dominio Paranaense, sumado a la información paleontológica, paleoclimática y al clima actual en la zona de mayor diversidad de peces (Arratia *et al.*, 1983).

Otra modificación importante realizada por Arratia *et al.* (1983), corresponde a la provincia Andino-Cuyana, ahora considerada parte de la subregión Austral, por lo tanto, según esta modificación, esta subregión comprende ahora tres provincias: Chilena, Patagónica y la mencionada Andino-Cuyana (Arratia, *et al.*, 1983). Tras estas modificaciones, el límite entre estas dos subregiones está determinado en Argentina por los ríos San Juan- Desaguadero-Curacó-Colorado (Figura 6.3).

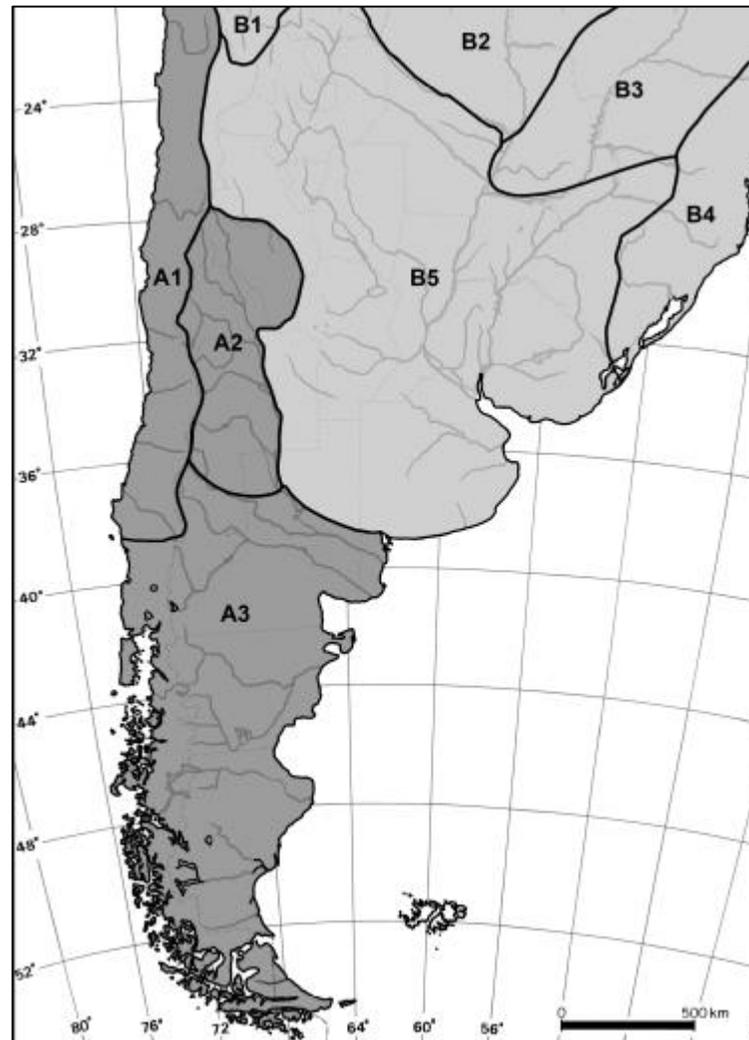


Figura 6.3: Ictiogeografía continental del extremo austral de América del Sur (Ringuelet, 1975; modificado por Arratia, 1983). A1-A3: Subregión Austral; A1, Provincia Chilena; A2, Provincia Cuyana; A3, Provincia Patagónica. B1-B5: Subregión Brasileña; B1, Provincia Titicaca; B2-B4, Dominio Paranaense; B2, Provincia del Alto Paraná; B3, Provincia del Alto Paraná; B4, Provincia de los ríos costeros del sudeste de Brasil; B5, Provincia Paranoplatense.

Esta división permite que en América del Sur existan dos grupos de peces de agua dulce bastante diferenciados (Vallone, 2015), el primero, denominado frecuentemente “Peces Brasileños”, ocupa la mayor parte del continente y posee una impresionante riqueza de especies que comprende alrededor del 98% del total de las especies conocidas, siendo sus relaciones de parentesco ligadas a la fauna de África (Gosline, 1975; Patterson, 1975; Vallone, 2015). El segundo grupo, llamado “Peces Australes”, es muchísimo más pobre en número de especies que el anterior (sólo un 2% del total se encuentra en esta región; Vallone, 2015), estos peces poseen una distribución geográfica más restringida, habitando desde el norte de la Patagonia argentina hasta el extremo sur del continente sudamericano. La composición faunística de este último grupo parece tener una composición más compleja con: (1) elementos comunes con la región brasileña (e.g. characiformes), (2) formas endémicas (e.g. Diplomystidae, Nematogenyidae, Perciliidae) y (3) algunos elementos comunes con Australia (e.g. Galaxiidae, Percichthyidae; Ringuelet, 1975; Arratia, 1997).

6.3.2 Consideraciones paleo-ictiogeográficas

Como se expresó anteriormente, el panorama fluvial actual del continente sudamericano se encuentra totalmente influenciado por la evolución y morfología de la Cordillera de los Andes. La formación de drenaje andino divide los cursos de los ríos hacia el Océano Atlántico o Pacífico, siendo el Atlántico quien acapara el 93% del drenaje de agua dulce de Sudamérica (Lundberg, 1998). No obstante, la ictiofauna fósil de Sudamérica muestra un contraste en cuanto a la diversidad y distribución del pasado y el presente (Arratia *et al.*, 1997). Por ejemplo, existen registros de que las aguas dulces de América del Sur estaban habitadas anteriormente por taxones que aún viven en el continente, como muchos rajiformes, algunos ostariofisiarios (Actinopterygii: Ostariophysi), y perciformes (Arratia *et al.*, 1997). Sin embargo, también por formas que ya no viven en América del Sur, pero sí viven en otros continentes, como es el caso de polipéptidos (Cretácico tardío de Bolivia; Gayet & Meunier 1992), lepisosteroideos (Cretácico tardío de Argentina y Bolivia; Cione, 1987; Gayet, 1992) o ceratodontos (Cretácico tardío de Argentina y Bolivia; Cione 1987; Schultze 1992). Por otra parte, unidades como la Formación Cura-Mallín, ubicada en la subregión Austral, presentan evidencia de Serrasálmidos, cuyos representantes actuales habitan en la subregión Brasileña (Arratia, 1997). De esta misma manera, percíctidos, que actualmente viven en la Región Austral, estaban presentes en la Región de Brasil (Arratia, 1982).

Diferentes trabajos han intentado reconstruir los antiguos cursos fluviales de los principales ríos en Sudamérica. Lundberg (1998), por ejemplo, presenta posibles cursos para el Paleo-amazonas-Orinoco y el Paleo-Paraná durante el Cenozoico (Figura 6.4).

La presencia de las familias Characidae y Serrasalminidae en el Mioceno de Lonquimay son evidencia de una mayor distribución de la ictiofauna tropical hacia el extremo austral de Sudamérica durante el Terciario (Ringuelet, 1975; Rubilar, 1994). Esto se basa en que este grupo de peces está en la actualidad muy diversificado en la subregión ictiobiogeográfica Brasileña (Rubilar, 1994). La relativa similitud entre los restos encontrados en la Formación Ñirihuau (noroeste de la Patagonia Argentina) y la Formación Cura-Mallín (órdenes Perciformes y Atheriniformes), potencialmente podrían sugerir algún tipo de conexión de agua dulce entre estas unidades geológicas del sur de Sudamérica durante el Mioceno temprano (Figura 6.5). Esta noción es reforzada debido a la presencia del género *Percichthys* en la Formación Collón Curá, cerca de Ingeniero Jacobacci, Provincia de Río Negro, Argentina (Arratia & Cione, 1996). Además, esta conexión entre cuencas también ha sido reportada para algunos roedores encontrados en la Formación Cura-Mallín (Solórzano *et al.*, 2020). No obstante, no explicaría la presencia de peces asociados a la fauna Basileña en la Formación Cura-Mallín.

La localidad fosilífera de Farola de Monte Hermoso (Plioceno temprano) ubicada al SE de la ciudad de Bahía Blanca, Argentina (Figura 6.5), corresponde la porción más meridional de la Subregión Brasileña (Ringuelet, 1975), a unos 150 km al norte de la cuenca del Río Colorado. Este río es de especial importancia ictiogeográfica porque constituye el límite septentrional, para el sector Este, de muchas especies de ableno Austral o Patagónico (e.g. *Hatcheria macraei*, *Diplomystes cuyanus*, *Percichthys trucha*, *Odontesthes hatcheri*; Almirón *et al.*, 1997). Como se expresó anteriormente, en esta formación se han reconocido especímenes de Siluriformes, Percichthyidae y Characidae (Bogan & Agnolin, 2009; Tomassini, 2012). El hallazgo de un Percichthyidae en el Plioceno temprano de Monte Hermoso constituye un hecho de especial interés en lo que respecta a la dinámica y evolución de las subregiones ictiogeográficas actuales (Agnolin *et al.*, 2014).

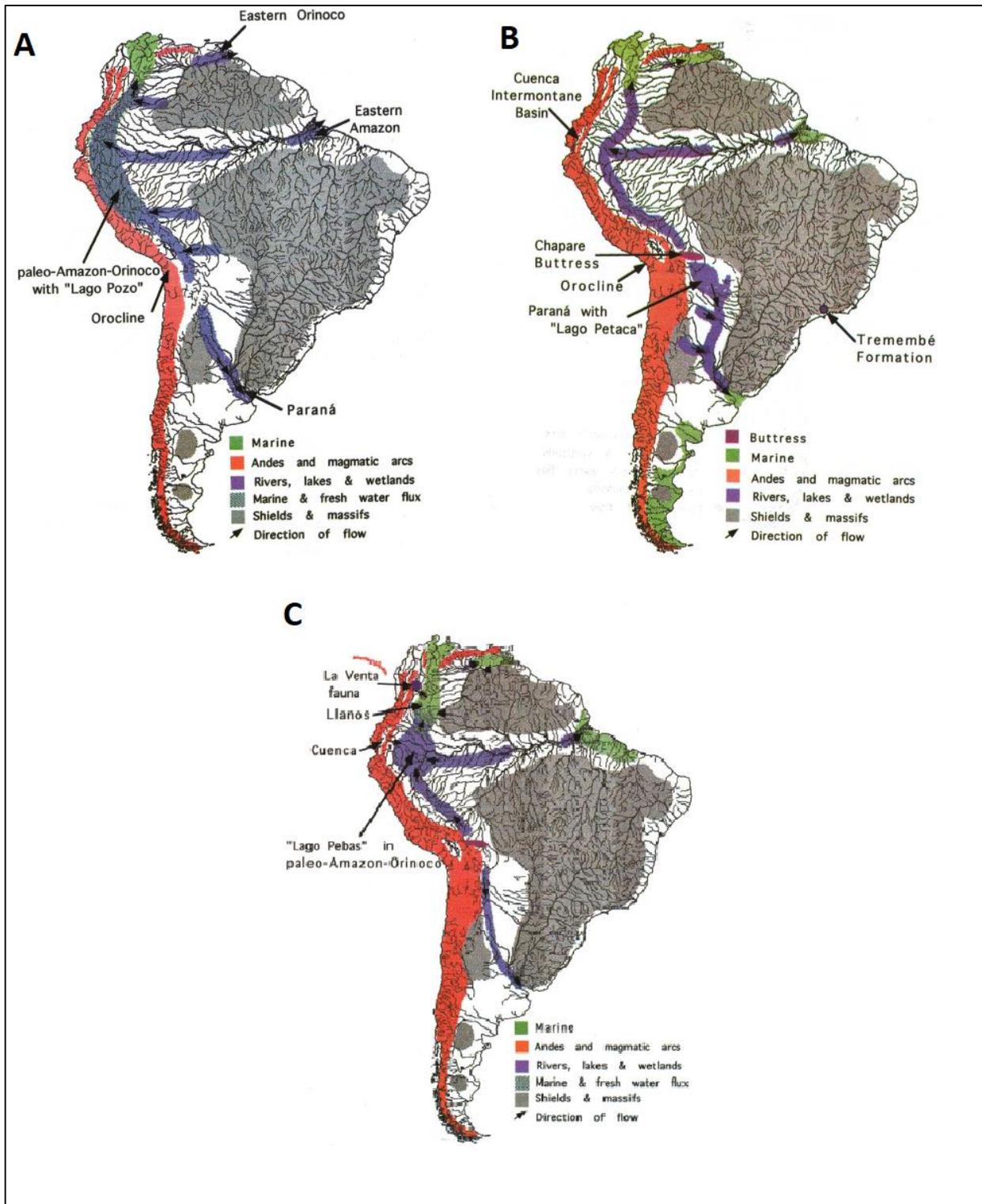


Figura 6.4: (A) Paleogeografía terciaria y drenaje de edad 43-30 Ma (Eoceno medio - Oligoceno temprano). (B) Paleogeografía y drenaje del Terciario medio de edad 30-20 Ma (Oligoceno tardío - Mioceno temprano). (C) Paleogeografía del Terciario tardío y drenaje de edad 20-11.8 Ma (Mioceno temprano-medio). Modificado de Lundberg (1998).

Teniendo en cuenta que actualmente los Percichthyidae se encuentran restringidos al Dominio Austral, y considerando que existen evidencias geológicas que indicarían una vinculación entre esta localidad fosilífera y la paleocuenca del Río Colorado, es probable que dicha área haya constituido una bisagra entre las subregiones Brasílica y Austral a fines del Terciario (Angolin, 2014).

Sin embargo, el reporte de Characidae en el Mioceno temprano de la Formación Cura-Mallín implicaría paleo-conexiones hidrográficas previas al periodo de sedimentación de Monte Hermoso, por lo que, la presencia de *Percichthys* en esta última localidad, implicaría que esta “bisagra” con la subregión brasílica sería solo con el sector argentino de la provincia Patagónica (subregión Austral). Por otra parte, la presencia de Serrasalmidae sugeriría paleoconexiones del área de estudio con latitudes más tropicales del continente americano. Se propone, entonces, que pudo existir una paleo-conexión entre las cuencas de Cura-Mallín y Paraná (Formación Ituzaingó; Figura 6.5) durante el Mioceno temprano, debido a que comparte representantes de dos familias: Characidae y Serrasalmidae.

Esto permite proponer una hipótesis general en la cual la fauna de peces de afinidades neotropicales encontradas en el Mioceno de la Formación Cura-Mallín (Characidae y Serrasalmidae) son el resultado de conexiones biogeográficas entre la zona de Lonquimay y las cuencas de Paraná, en Argentina. Estas posibles conexiones fluviales serían inviables hoy en día, ya que las cuencas del Biobío drenan hacia el Pacífico. Basado en lo anterior, el estudio de peces en la Formación Cura-Mallín podría sugerir que, al momento de su depósito, esta formación se ubicaba al Este de los Andes, drenando hacia el Este (océano Atlántico). Posteriormente, la Formación Cura-Mallín, en conjunto con la Formación Mitrauquén (depositada inmediatamente después), habrían sido deformadas y alzadas, producto del avance de la deformación tectónica hacia el Este, modificando su sentido de drenaje, hacia el Oeste (océano Pacífico), como ocurre hoy.

Finalmente, aunque posibles conexiones biogeográficas han sido también mencionadas recientemente basadas en la fauna de mamíferos terrestres de Lonquimay (Solórzano *et al.*, 2019) y de roedores de la Laguna del Laja (Solórzano *et al.*, 2020), estudios y exploraciones adicionales permitirían poner a prueba esta hipótesis sobre las paleo-conexiones fluviales que unieron a Lonquimay con territorio argentino durante el Neógeno.

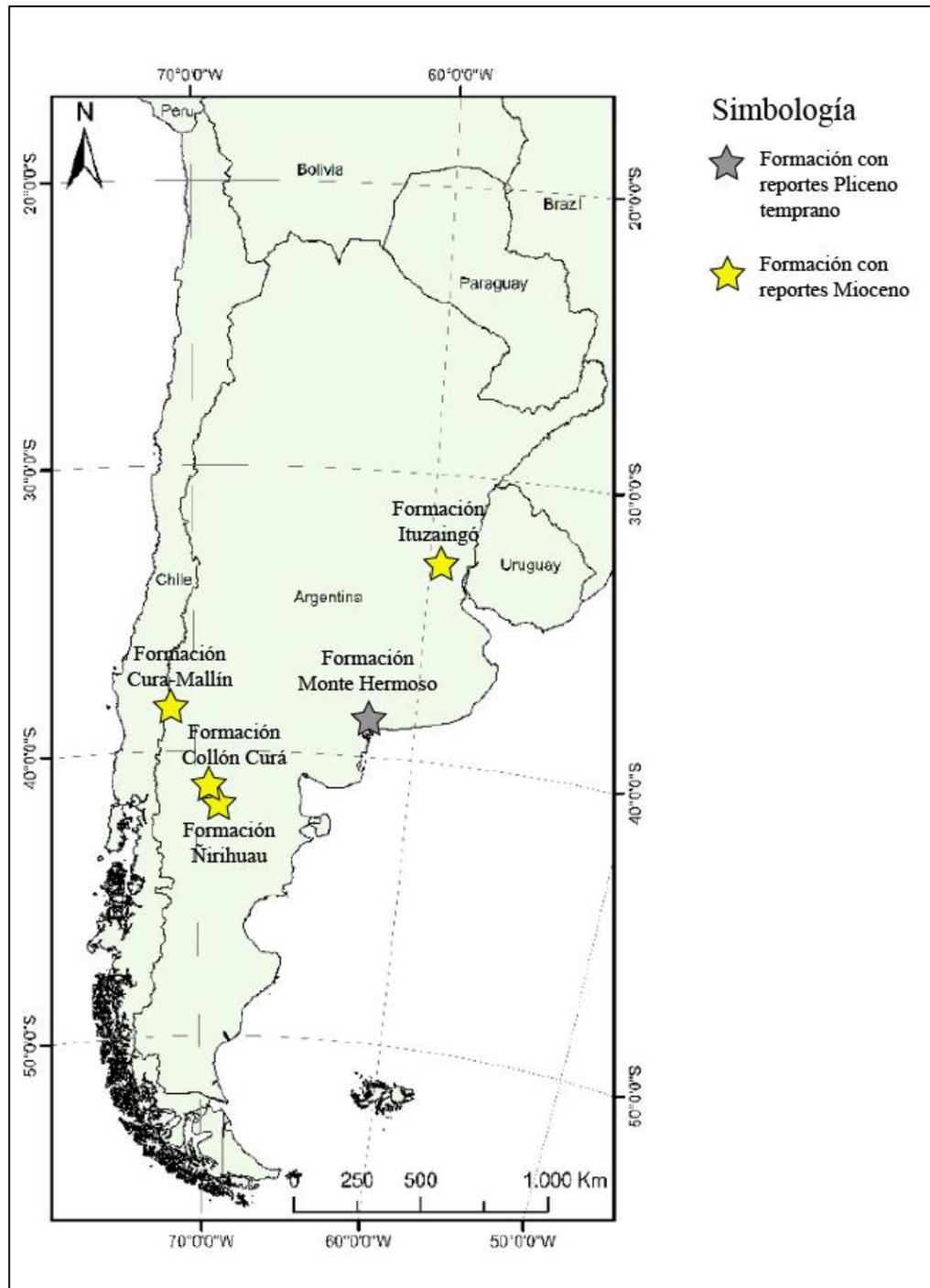


Figura 6.5: Mapa de localidades argentinas con reportes fósiles de género, familia u orden de peces coincidentes con la Formación-Cura-Mallín.

6.3.3 Consideraciones tectónicas

Como se señaló anteriormente, Ruiz & Berra (1994) indican que *N. inermis* vive actualmente en zonas entre los 50 y 270 m s.n.m, similar a muchos Serrasálmidos, que también habitan en zonas de baja altitud (Azpelicueta & Rubilar, 1998), por lo que, aceptando un conservadurismo de nicho,

la presidencia de *N. cuivi†* y Serrasalmidae (indeterminado) en el Mioceno medio-tardío, indicarían que el área de estudio se encontraba a bajas altitudes hasta al menos, el Mioceno medio-tardío. Estos argumentos de una baja altitud durante el Mioceno medio-tardío para la zona de estudio, y un mayor alzamiento de los Andes posterior a este periodo, son consistentes con trabajos recientes, basados en el estudio de mamíferos (Solórzano et al. 2019), acortamiento cortical (Rojas-Vera et al., 2014) y tasas de exhumación (Spikings et al., 2008).

Jordan & Gardeweg (1989) en una investigación geológica entre los 22° y 33° S en Chile (al norte del área de estudio) concluyeron que el mayor levantamiento de la región andina ocurrió durante el Mioceno medio, sin embargo, la relativa similitud en la ictiofauna fósil de las asociaciones Mioceno temprano y Mioceno medio-tardío conlleva a teorizar que el clima durante estos periodos se mantuvo relativamente homogéneo, y que el mayor alzamiento sería posterior al Mioceno medio-tardío, por los que nuestros resultados contrastan con los expuesto por Jordan & Gardeweg (1989).

Como se discutió en el subcapítulo de consideraciones paleo-ictiogeográficas, las posibles conexiones paleofluviales de la Formación Cura-Mallín serían hacia el Este de la cordillera de los Andes. Estas conexiones serían inviables una vez que esta cordillera alcanzara una elevación pronunciada (tal como ocurre hoy en día). Esto último, sumado al tipo de ambiente que vive la fauna moderna asociada a la ictiofauna fósil de la Formación Cura-Mallín y a la posible homogeneidad climática entre los periodos Mioceno temprano y Mioceno medio-tardío, serían argumentos para indicar que la Cordillera de los Andes, hacia estas latitudes, alcanzaron mayores altitudes solo posteriormente al periodo Mioceno medio-tardío, ocasionando el relativo aislamiento de la ictiofauna chilena moderna, tal como está reflejado por su alto endemismo y la presencia de relictos de ictiofauna brasileña.

Ciertos estudios interpretan que la mayoría o incluso la totalidad de la Formación Ñirihuau se habría depositado en una cuenca de antepaís (Giacosa & Heredia, 2004; Giacosa et al., 2005; Paredes et al., 2009; Ramos et al., 2011). La baja altitud en la que convive la fauna moderna asociada a la fauna fósil de la Formación Cura-Mallín, sumado al análisis de paleoconexiones fluviales de esta última, sugieren condiciones similares de sedimentación (cuenca de antepaís) para la Formación Cura-Mallín. Sin embargo, se requieren de datos adicionales para confirmar o refutar esta hipótesis.

El posible reporte del género *Percilia* (Rubilar, 1994) podría tener un importante rol en el análisis paleo-tectónico a estas latitudes, ya que, sus representantes actuales, se encuentran restringidos a territorio chileno, y no se conocen reportes fósiles en territorio argentino, por lo que es viable suponer, que la expansión de *Percilia* ocurrió posterior al alzamiento de la cordillera de los Andes. Por lo tanto, es necesario realizar nuevas campañas de exploración para confirmar la existencia de este género en la Formación Cura-Mallín.



7. CONCLUSIONES

- Se reconocen dos asociaciones de peces en la Formación Cura-Mallín, una de edad Mioceno temprano y otra del Mioceno medio-tardío. En el Mioceno temprano, se reporta la presencia de las familias Percichthyidae, Atherinopsidae y Characidae. Además, se confirma la presencia del género *Santosius* en el Mioceno temprano de la Formación Cura-Mallín. Por su parte, para el Mioceno medio-tardío se reportan las familias Characidae, Serrasalminidae y Nematogenyidae. Posibles *Percilia* y fragmentos óseos definidos a nivel de orden (atribuidos a Siluriformes) han sido reportados en ambas asociaciones. Es probable que algunos reportes de Characidae en la Formación Cura-Mallín correspondan realmente a la familia Serrasalminidae. Se requiere de nuevos materiales para confirmar la diversidad taxonómica de ambas familias.
- Se incrementa el número de especímenes descritos para las especies *Percichthys lonquimayensis*, *Percichthys sandovali* y *Percichthys sylviae*, indicando que estos taxones fueron relativamente comunes durante el Mioceno en la región de Lonquimay.
- A nivel de orden, en el Mioceno temprano se reportan los órdenes Atheriniforme, Characiforme, Perciforme y Siluriforme, mientras que para el Mioceno medio-tardío se reporta Characiforme y Siluriforme. De un total de cuatro órdenes reportados en la Formación Cura-Mallín, el 50% es compartido por ambas asociaciones, mientras que el 50% restante se ha reportado exclusivamente en la asociación Mioceno temprano.
- El posible ejemplar de *Percilia* reportado en la localidad de La Junta sería el primer perciforme reportado para el Mioceno medio-tardío de la Formación Cura-Mallín. Sin embargo, tanto la clasificación taxonómica y la edad asignada a la localidad es tentativa, por lo que se hace necesario nuevas campañas y nuevos estudios geocronológicos para la localidad de la Junta, con el fin de determinar de mejor manera la presencia de Perciformes en estratos del Mioceno medio-tardío. De ser correctas ambas asunciones, existiría un 75% de coincidencia a nivel de orden de actinopterigios entre ambas asociaciones.
- Considerando que las familias Percichthyidae y Atherinopsidae poseen representantes actuales endémicos en Chile, la ausencia de estas familias en el Mioceno medio-tardío parece estar más bien asociada a sesgos tafonómicos o de bajo muestreo más que a su inexistencia. Sin embargo, la composición taxonómica de las dos asociaciones de peces encontradas sugiere una relativa homogeneidad climática entre estos periodos, en

consistencia con trabajos previos realizados en la fauna y flora de la Formación Cura-Mallín encontrada en la región de Lonquimay.

- Análisis de modelos de distribución basados en información de taxones modernos estrechamente relacionados con los fósiles reportados en la Formación Cura-Mallín sugieren que la temperatura anual media de esta región durante el Mioceno se encontraba entre los 12°C y 18°C, siendo mayor que la actual e indicativa de un clima templado. La posibilidad de una mayor diversidad de Serrasalmidae contribuiría aún más, a la hipótesis de un clima más cálido y con mayor lluvia y/o humedad para el Mioceno de la Formación Cura-Mallín en los alrededores de Lonquimay, en comparación con el clima actual para esta zona.
- La relativa similitud entre los restos encontrados en las formaciones Ñirihuau y Collón Curá y aquellos descritos en la Formación Cura-Mallín sugieren conexiones de agua dulce entre estas unidades geológicas durante el Mioceno temprano, tal como ha sido descrito previamente para otros taxones.
- Considerando la distribución biogeográfica moderna y extinta de los peces de agua dulce de Chile se propone una hipótesis general, en donde los peces de afinidades neotropicales encontrados en el Mioceno de la Formación Cura-Mallín (Characidae y Serrasalmidae) indican conexiones biogeográficas entre la zona de Lonquimay y la cuenca de Paraná en Argentina. Sin embargo, se hacen necesarios nuevas prospecciones para poder comprobar esta hipótesis.
- La presencia de los géneros *Percichthys* y *Nematogeys* sugieren la existencia de ambientes de baja energía, lo que se condice con la presencia de facies lacustres reportadas en la Formación Cura-Mallín. El estudio de las paleoconexiones biogeográficas fluviales, sumado al tipo de ambiente que vive la fauna moderna asociada a la ictiofauna fósil de la Formación Cura-Mallín y a la posible homogeneidad climática entre los periodos Mioceno temprano y Mioceno medio-tardío, sugieren que la sedimentación de la Formación Cura-Mallín, en los alrededores de Lonquimay, ocurrió a bajas altitudes, probablemente en una cuenca de antepaís localizada, en ese periodo, al Este de los Andes.

8. REFERENCIAS

- Acosta, C. & Canto, J. 2005. Primer registro de cráneos asignados a *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae) procedentes de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno medio-tardío), Chile. *Revista chilena de historia natural*. **78** (3): 489-495.
- Aigo, J., Lattuca, M. & Cussac, V. 2014. Susceptibility of native perca (*Percichthys trucha*) and exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to high temperature in Patagonia: Different physiological traits and distinctive responses. *Hydrobiologia*. **736**: 73-82.
- Almirón, A., Azpelicueta, M., Casciotta, J. & López-Cazorla, A. 1997. Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica*. **73**: 23-30.
- Alvarenga H. 1995. A large and probably flightless anHINGA from the Miocene of Chile. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. **181**: 149–161. Frankfurt.
- Agnolin, F., Bogan, S., Tomassini, R. & Manera, T. 2014. Nuevo Percichthyidae (Teleostei, Percoidei) del Plioceno temprano de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y sus implicancias biogeográficas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*. **16** (1): 19-31.
- Arratia, G. 1982. A Review of Freshwater Percoids from South America (Pisces, Osteichthyes, Perciformes, Percichthyidae and Perciliidae). *Abhandlungen der Senckenberg Gessellschaft fuer Naturforschung* **540**: 1-52
- Arratia, G. 1983. Preferencias de hábitat de peces Siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. **18**: 217-237.
- Arratia, G. 1986. New Jurassic fishes (Teleostei) of Cordillera de Domeyko, Northern Chile. *Palaeontographica. Abteilung A, Paläozoologie, Stratigraphie*. **192** (1-3): 75-91.
- Arratia, G. 1997. Brazilian and Austral freshwater fish faunas of South America. A contrast. *Proceeding International Symposio Biodiversity and Sistematic in Tropical Ecosistems*. **1994**: 179-187.

- Arratia G. 2015. Los peces osteíctios fósiles de Chile y su importancia en los contextos paleobiogeográfico y evolutivo. *Museo Nacional de Historia Natural*, Publicación Ocasional. **63**: 35-83.
- Arratia, G. y Cione, A. 1996. The fish fossil record of southern South America. *Münchener Geowissenschaft Abhandlungen*. **30**: 9-72.
- Azpelicueta, M. & Rubilar, A. 1997. A fossil siluriform spine (Teleostei, Ostariophysi) from the Miocene of Chile. *Revista Geológica de Chile*. **24**: 109-113.
- Azpelicueta M. & Rubilar A. 1998. A Miocene *nematogenys* (Teleostei: Siluriformes: Nematogenyidae) from south-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **18** (3): 475-483.
- Baensch, H. & Riehl, R. 1991. Aquarien atlas. Bd. 3. Melle: Mergus, Verlag für Natur-und Heimtierkunde. Germany.
- Benton, M. & Harper, D. 2009. Introduction to paleobiology and the fossil record. *John Wiley & Sons*. 591 p.
- Berra, T. 2001. Freshwater fish distribution. *Academic Press*. 604 pp. London.
- Bianucci, G., Sorbi, S., Suárez, M. & Landini, W. 2006. The southernmost sirenian record in the eastern Pacific Ocean, from the Late Miocene of Chile. *Comptes Rendus Palevol*. **5** (8): 945-952.
- Bocchino, A. 1964. Sobre un Pygidiidae (Pisces, Siluriformes) del Eoceno de Rio Negro. *Ameghiniana*. **3** (7): 185-189.
- Bocchino, A. 1971. Algunos peces fósiles del denominado Patagoniano del oeste de Chubut, Argentina. *Ameghiniana*. **7** (1): 52-64.
- Bogan, S. & Agnolin, F. 2009. Primer registro fósil de la familia Trichomycteridae (Teleostei: Siluriformes; Plioceno) en la Formación Monte Hermoso, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. **11** (2): 193-198.
- Bogan, S., Sidlauskas, B., Vari, R. & Agnolin, F. 2012. *Arrhinolemur scalabrinii* Ameghino, 1898, of the late Miocene—a taxonomic journey from the mammalia to the 226 Anostomidae (Ostariophysi: Characiformes). *Neotropical Ichthyology*. **10** (3): 555-560.

- Bond, M., García, M. 2002. Nuevos restos de toxodonte (Mamalia, Notoungulata) en Formación Chucal, Mioceno, Altiplano de Arica, norte de Chile. *Revista Geológica de Chile*. **29**: 81-91
- Brunetto, E., Noriega, J. & Brandoni, D. 2013. Sedimentología, Estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica de Argentina*. **14**: 13-27.
- Burns, W. 2002. Tectonics of the Southern Andes from stratigraphic, thermochronologic, and geochemical perspectives.
- Burns, W. & Jordan, T. 1999. Extension in the Southern Andes as evidenced by an Oligo-Miocene age intra-arc basin. In Proceedings of the Fourth International Symposium on Andean Geodynamics (ISAG), GoËttingen, Germany, Editions IRD. 115-118.
- Burns, W. Jordan, T., Copeland, P. & Kelley, S. 2006. The case for extensional tectonics in the Oligocene - Miocene Southern Andes as recorded in the Cura-Mallín basin (36°-38°S). *Geological Society of America, Special Paper*. **407**: 163-184.
- Campos, H. 1982. Sistemática del género Cheirodon (Pisces: Characidae) en Chile con descripción de una nueva especie. análisis de Multivarianza. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. **17** (2-3): 129-162.
- Campos, H. 1985. Distribution of the fishes in the andean rivers in the South of Chile. *Archiv Hydrobiology*. **104** (2): 169-191.
- Campos, H., Ruiz, V., Gavilan, J. & Alay, F. 1993. Pesci del fiume Bíobío. *Pubblicazione di divulgazione*. **5**: 7-100.
- Canto, J., Salas-Gismondi, R., Cozzuol M. & Yáñez, J. 2008. The aquatics loth *Thalassocnus* (Mammalia: Xenarthra) from the Late Miocene of north-central Chile. *Jour. of Vertebrate Paleontology*. **28**: 918-922.
- Carpinelli, A. 2000, Análisis estratigráfico, paleoambiental, estructural y modelo tectono-estratigráfico de la cuenca de Cura-Mallín, VIII y IX Región, Chile, Provincia de Neuquén, Argentina. Master's thesis, Universidad de Concepción: 158pp. Concepción, Chile.

- Casamiquela, R. 1984. Critical catalogue of some Chilean fossil vertebrates. I. The Deers: Complementary considerations on Antifer (*Antiferniemeyerin* sp.), the Pleistocene Giant Deer. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. **2**: 41-50.
- Castellanos-Frías, E., García, N. & Virgós, E. 2018. Assessment of the effect of climate changes in the Late Pleistocene and Holocene on niche conservatism of an arvicolid specialist. *Scientific reports*. **8** (1). 1-11.
- Chaney, R. 1944. A fossil cactus from the Eocene of Utah. *American Journal of Botany*. 507-528.
- Chang A., Arratia G. & Alfaro G. 1978. *Percichthys lonquimayi* n. sp. from the Upper Paleocene of Chile (Pisces, Perciformes, Serranidae). *Journal of Paleontology*. **52**(3): 727-736.
- Charrier R, Flynn, J., Wyss, A. & Croft, D. 2015. Marco geológico-tectónico, contenido fosilífero y cronología de los yacimientos cenozoicos pre-pleistocénicos de mamíferos terrestres fósiles de Chile. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile. **63**: 293-338.
- Chávez, M., Stucchi, M. and Urbina, M. 2007. El registro de Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) y la avifauna neógena del Pacífico sudeste. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*. **36**: 175–197.
- Cione, A. 1986. Los peces continentales del Cenozoico de Argentina. Su significación paleoambiental y paleobiogeográfica. Actas IV Congreso Argentino Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza. Actas 2: 101-106.
- Cione, A. 1987: The late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part II — The fishes. *Rev. Mus. argent. Cien. nat. Bernardino Rivadavia, Paleont.* **3** (3): 111-120
- Cione, A. & Azpelicueta, M. 2013. The first fossil species of *Salminus*, a conspicuous South American freshwater predatory fish (Teleostei, Characiformes), found in the Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **33** (5): 1051-1060.
- Cione, A. & Casciotta, J. 1997. Miocene cynodonts (Teleostei: Characidae) from Paraná, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **17**: 616-619.

- Cione, A. & Tonni, E. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Geología y recursos minerales de la provincia de Buenos Aires*. **11**: 183-200.
- Cione, A. & Torno, A. 1988. Assignment of the bony fish “*Propygidium primaevus*”, a supposed siluriform from the Tertiary of Patagonia to order Perciformes. *Journal of Paleontology*. **62**: 656-657.
- Cione, A., Dahdul, W., Lundberg, J. & Machado-Allison, A. 2009. Megapiranha paranensis, a new genus and species of Serrasalminae (Characiformes, Teleostei) from the upper Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **29** (2): 350-358.
- Cione, A., de las Mercedes, M., Casciotta, J. & Dozo, M. 2005. Tropical freshwater teleosts from Miocene beds of eastern Patagonia, southern Argentina. *Geobios*. **38** (1): 29-42.
- Cobbold P., Rossello E. & Marques F. 2008. Where is the evidence for Oligocene rifting in the Andes? Is it in the Loncopué Basin of Argentina?. In 7th International Symposium on Andean Geodynamics. Extended Abstracts: 148-151.
- Croft, D., Flynn, J. & Wyss, A. 2004. Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal fauna, Chile. *Fieldiana Geology*. **50**: 1-52.
- Croft, D., Su, D. & Simpson, S. 2018. Methods in Paleoecology: Reconstructing Cenozoic Terrestrial Environments and Ecological Communities. *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series*. 410 pp. New York. USA.
- Drake, R. 1974. The chronology of Cenozoic igneous and tectonic events in the central Chilean Andes. *Symp. Volcanology*. **23**. Santiago, Chile.
- Di Pasquo, M., Martínez, M. & Freije, H. 2008. Primer registro palinológico de la Formación Sauce Grande (Pennsylvaniano-Cisuraliano) en las Sierras Australes, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*. **45** (1): 68-81.
- Dorf, E. 1930. Pliocene floras of California. University of Chicago.
- Dyer, B. 2000a. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos*. **19**: 77-98.

- Dyer, B. 2000b. Revisión sistemática de los pejerreyes de Chile (teleostei, atheriniforme systematic review of the silverside fishes of Chile (teleostei, atheriniformes). *Estud. Oceanol.* **19**: 99-127.
- Dyer, B. & Chernoff, B. 1996. Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Zoological Journal Linnean Society, London.* **117**: 1-69.
- Elder R. & Smith G. 1988. Fish taphonomy and environmental inference in paleolimnology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **62**: 577-592.
- Eigenmann, C. 1909. The freshwater fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archelenis theory. Reports of the Princeton Expedition to Patagonia 1896-1899. *Zoology.* **3**: 255-374.
- Eschmeyer, W. 1998. Catalog of fishes. *California Academy of Sciences.* **1**:1-958. San Francisco.
- Escobar, M., Andrade-López, J., Farias, I. & Hrbek, T. 2015. Delimiting evolutionarily significant units of the fish, *Piaractus brachypomus* (Characiformes: Serrasalminidae), from the Orinoco and Amazon River Basins with insight on routes of historical connectivity. *Journal of Heredity.* **106**: 428-438.
- Escobar, M., Ota, R., Machado-Allison, A., Farias, I. & Hrbek, T. 2019. A new species of *Piaractus* (Characiformes: Serrasalminidae) from the Orinoco Basin with a redescription of *Piaractus brachypomus*. *Journal of Fish Biology.* **95**: 411-427.
- Fick, S. & Hijmans, R. 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology.* **37** (12): 4302-4315.
- Flynn, J. & Swisher III, C. 1995. Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. *SEPM (Society for Sedimentary Geology) Special Publication.* **54**: 317-333.
- Flynn J., Charrier R., Croft D., Gans P., Herriott T., Wertheim J. & Wyss A. 2008. Chronologic implications of new Miocene mammals from the Cura-Mallín and Trapa Trapa formations, Laguna del Laja area, south central Chile. *Journal of South American Earth Sciences.* **26** (4): 412-423.

- Flynn, J., Croft, D., Charrier, R., Wyss, A., Herail, G. & García M. 2005. A new Mesotheriidae (Mammalia: Notoungulata: Typoteria), geochronology and tectonics of the Caragua area, northernmost Chile. *Journal of South American Earth Sciences*. **19**: 55-74.
- Flynn, J., Wyss, A., Croft, D. & Charrier, R. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile, and a new earliest Oligocene South American and Mammal "Age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **195**: 229-259.
- Forasiepi, A., Sánchez-Villagra, M. & Hoyos, J. 2012. La Paleontología: Estudio de la Biodiversidad Extinta en un Marco Evolutivo.
- Froese, R. & Pauly, D. 2003. (Eds.). FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org).
- García, A., González, J. & Habit, E. 2012. Caracterización del hábitat de peces nativos en el río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana*. **76**: 36-44.
- Gayet, M. 1992. "Holoostean" and teleostegn fishes of Bolivia. In: Suarez-Soruco, R. (ed.): Fósiles y facies de Bolivia, Vol. 1 Vertebrados. t Rey. tec. Yacim. petrolíf. fisc. boliv. **12** (3-4): 453-494.
- Gayet, M., & F. Meunier. 1992: Polyptérimiformes (Pisces, Cladistia) du Maastrichtien et du Paléocène de Solovie. — Geobios (Lyon) Mém. sp. **14**: 159-168.
- Giacosa, R. E. & Heredia, N. 2004. Estructura de los Andes Nordpatagónicos en los cordones Piltriquitrón y Serrucho y en el valle de El Bolsón (41° 30'-42° 00' S), Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*. **59** (1): 91-102.
- Giacosa, R. E., Afonso, J. C., Heredia, N. & Paredes, J. 2005. Tertiary tectonics of the sub-Andean region of the North Patagonian Andes, southern central Andes of Argentina (41–42 30' S). *Journal of South American Earth Sciences*. **20** (3): 157-170.
- González, O. & Vergara, M. 1962. Reconocimiento geológico de la Cordillera de los Andes entre los paralelos 35° y 38° sur. *Anales de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas*. **19**: 19-121.
- Gosline, W. A. 1975. The palatine-maxillary mechanism in catfishes, with comments on the evolution and zoogeography of modern siluroids. *Occasional Papers of the California Academy of Science*. **120**: 1-31.

- Habit, E., Dyer, B. & Vila, I. 2006. Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana*. **70** (1): 100-113.
- Hawkins, C., Kershner, J., Bisson, P., Bryant, M., Decker, L., Gregory, S., Mccullough, D., Overton, C., Reeves, G., Steedman, R. & Young, M. 1993. Ahierarchical approach to classifying stream habitat features. *Fisheries*. **18** (6): 3-12.
- Herriott T. 2006. Stratigraphy, structure, and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology of the southeastern Laguna del Laja area: Implications for the mid-late Cenozoic evolution of the Central Chilean Andes near 37.5°S , Chile. Master's Thesis. Department of Earth Science, University of California, Santa Barbara.
- Hickman, C., Roberts, L. & Larson, A. 1994. Zoología: principios integrales. *Mcgraw Hill*. **14**: 911 pp.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*. **163** (2): 192-211.
- Hinojosa, L., Gaxiola, A., Pérez, M., Carvajal, F., Campano, M., Quattrocchio, M., Nishida, H., Uemura, K., Yabe, A., Bustamante, R. & Arroyo, M. 2016. Non-congruent fossil and phylogenetic evidence on the evolution of climatic niche in the Gondwana genus *Nothofagus*. *J. Biogeogr.* **43**: 555–567.
- Hofstetter, R. 1971. Los vertebrados cenozoicos de Colombia: yacimientos, faunas, problemas planteados. *Geología Colombiana*. **8**: 37-62.
- Jordan, T. & Gardewege, M. 1989. Tectonic evolution of the late Cenozoic central Andes (20-33 S). *The Evolution of the Pacific Ocean Margins*. 193-207.
- Jordan, T., Burns, W., Veiga, R., Pángaro, F., Copeland, P., Kelley, S. & Mpodozis, C. 2001, Extension and basin formation in the Southern Andes caused by increased convergence rate: Amid-Cenozoic trigger for the Andes. *Tectonics*. **20**: 308–324.
- Kausel, E. 1944. Contribución al estudio de las Mirtáceas chilenas. *Rev. Argent. Agron.* **11**: 320-27.

- Köppen, W. 1900. Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. *Geographische Zeitschrift*. **6**(11.H): 593-611.
- Köppen, W. 1918. Klassifikation der Klimate nach Temperatur, Niederschlag und Jahresablauf. *Petermanns Geogr. Mitt.* **64**: 193–203, 243–248.
- Logan, M., Iverson, S., Ruzzante, D., Walde, S., Macchi, P., Alonso, M. & Cussac, V. 2000. Long term the differences between morphs in trophically polymorphic *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) populations from the southern Andes. *Biological Journal of the Linnean Society*. **69** (4): 599-616.
- López, H. & Miquelarena, A. 2005. Biogeografía de los peces continentales de la Argentina. *Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática*. México, DF.
- López-Arbarello, A. 2004. The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar). *Mesozoic fishes*. **3**: 597-624.
- Lundberg J., Machado-Allison, A. & Kay, R. 1986. Miocene characid fishes from Colombia: evolutionary stasis and extirpation. *Science*. **234**: 208-209.
- Lundberg, J., Linares, O., Nass, P. & Antonio, M. 1988. *Phractocephalus hemioliopus* (Pimelodidae: Siluriformes) from the Late Miocene Urumaco formation, Venezuela: a further case of evolutionary stasis and local extinction among South American fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **8** (2): 131-138.
- Lundberg, J., Marshall, L., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M. & Wesselingh, F. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. **27**: 13-48.
- Machado-Allison, A. 1982. Estudios sobre la subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte 1. Estudio comparado de los juveniles de las 'cachamas' de Venezuela (generos *Colossoma* y *Piaractus*). *Acta Biológica Venezolana*. **11** (4): 145-195 p.
- Marshall L., Salinas, P. 1990. Stratigraphy of the Río Frías Formation (Miocene), along the Alto Río Cisnes, Aisén, Chile. *Revista Geológica de Chile*. **17** (1): 57-87.

- Marshall L., Salinas P. & Suárez M. 1990. *Astrapotherium* sp. (Mammalia, Astrapotheriidae) from Miocene strata along the Quepuca River, central Chile. *Revista Geológica de Chile*. **17**: 215–223.
- Mayr, G. & Rubilar-Rogers, D. 2010. Osteology of a new giant bony-toothed bird from the Miocene of Chile, with a revision of the taxonomy of Neogene Pelagornithidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **30**: 1313-1330.
- Melnick, D., Rosenau, M., Folguera, A. & Echtler, H. 2006. Neogene tectonic evolution of the Neuquén Andes western flank (37–39°S). *Geological Society of America, Special Paper*. **407**: 73-95.
- Menni, R. 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. **5**: 1-316.
- Mirande, J. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*. **8**: 385–568.
- Moreno, K. & Pino, M. 2002. Huellas de dinosaurios en la Formación Baños del Flaco (Titoniano-Jurásico Superior), VI Región, Chile. *Revista Geológica de Chile*. **29**: 191-206.
- Muñoz, J. & Niemeyer, H. 1984. Hoja Laguna del Maule. Regiones del Maule y Bio-Bío. Carta Geológica de Chile. Escala 1 :250.000. Servicio Nacional de Geología y Minería: 98 pp.
- Muñoz, J. & Stern, C. 1985. El complejo volcánico Pino Hachado en el sector noroccidental de la Patagonia (38-39°S): Volcanismo Plio-Cuaternario trasarco en Sudamérica. Congreso Geológico Chileno, No. 4. Actas. Vol. 3. 380-412. Antofagasta.
- Navarro, D., Rojo, L., De Francesco, C. & Hassan, G. 2012. Paleoecología y reconstrucciones paleoambientales en Mendoza durante el Holoceno. *Sociedad Argentina de Antropología*. **1**: 41 pp.
- Near, T., Sandel, M., Kuhn, K., Unmack, P., Wainwright, P. & Smith, W. 2012. Nuclear gene-inferred phylogenies resolve the relationships of the enigmatic Pygmy Sunfishes, *Elassoma* (Teleostei: Percomorpha). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **63** (2): 388-395.
- Nelson, J., Grande, T. & Wilson, M. 2016. Fishes of the World. *John Wiley & Sons*. New Jersey, USA.

- Niemeyer, H. & Muñoz, J. 1983. Hoja Laguna de la Laja, Región del Bio-Bío. Carta Geológica de Chile. N° 57. Escala 1 :250.000. Servicio Nacional de Geología y Minería: 52 pp. Santiago.
- Oliveira, C., Avelino, G., Abe, K., Mariguela, T., Benine, R., Ortí, G., Vari, R. & Correa, R. 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology*. **11**: 275.
- Oliver, C. 1949. Catálogo de los peces fluviales de la provincia de Concepción. *Sociedad de Biología de Concepción*. **24**: 51-60.
- Oliver-Schneider, C. 1936. Comentarios sobre los peces fósiles de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. **40**: 306-323.
- Olson, S. 1992. Neogaeornis wetzeli Lambrecht, a cretaceous loon from Chile (Aves: Gaviidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*. **12** (1): 122-124.
- Ortí, G., Sivasundar, A., Dietz, K. & Jégu, M. 2008. Phylogeny of the Serrasalminae (Characiformes) based on mitochondrial DNA sequences. *Genetics and Molecular Biology*. **31**: 343-351.
- Palma-Heldt, S. 1983. Estudio palinológico del Terciario sedimentario de Lonquimay, Provincia de Malleco, Chile. *Rev. Geol. Chile*. **18**: 55–75.
- Palma-Heldt, S. & Rondanelli, M. 1990. Registro de improntas del Terciario del sector cerro Rucañanco, Lonquimay, Chile. In: Segundo Simposio Sobre El Terciario de Chile. Concepción. Concepcion, Chile. 335–342.
- Pardo-Pérez, J., Frey, E., Stinnesbeck, W., Fernández, M., Rivas, L., Salazar, C. & Leppe, M. 2012. An ichthyosaurian forefin from the Lower Cretaceous Zapata Formation of southern Chile: implications for morphological variability within *Platypterygius*. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. **92** (2), 287-294.
- Paredes, J. M., Giacosa, R. E., & Heredia, N. 2009. Sedimentary evolution of Neogene continental deposits (Ñirihuau Formation) along the Ñirihuau River, North Patagonian Andes of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. **28** (1): 74-88.

- Patterson, C. 1975. The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Mémoires du Muséum nationale d'Histoire naturelle*. **88**: 156-173.
- Pedroza V., Le Roux J., Gutiérrez N. & Vicencio V. 2017. Stratigraphy, sedimentology, and geothermal reservoir potential of the volcanoclastic Cura-Mallín succession at Lonquimay, Chile. *Journal of South American Earth Sciences*. **77**: 1-20.
- Pelayo, F. 2000. Del Diluvio al Megaterio: Los orígenes de la paleontología en España. *Isis*. **91**: 134-135.
- Peralta-Prato, J. & Solórzano, A. 2019. How many species of the aquatic sloth *Thalassocnus* (*Xenarthra*: *Megatheriidae*) were in Chile?: new evidences from the Bahía Inglesa Formation, with a reappraisal of their biochronological affinities. *Andean Geology*. **46** (3): 693-702.
- Perea D., Cabrera, F., Corona, A., Daners, G., Martínez, S., Mesa, V., Rojas, A., Soto, M., Ubilla, M. & Verde, M. 2018. Fundamentos de paleontología. *Comisión Sectorial de Enseñanza*. **1**: 99 p.
- Pereira, S. 1988. Revisión de *Bachmania chubutensis* Dolgopol, 1941 (Siluriformes, Teleostei) del Terciario inferior de Chubut, Argentina. Consideraciones preliminares. En: Jornadas Argentinas de paleontología de Vertebrados 5. Resúmenes: 13, La Plata, Argentina.
- Petriella, B. & Archangelsky, S. 1975. Vegetación y ambiente en el Paleoceno de Chubut. Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Chubut. Argentina.
- Philippi, R. 1887. Los fósiles terciarios i cuaternarios de Chile. *Del Gobierno de Chile*.
- Phillips S., Anderson R., Robert M. & Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. **190**: 231-259.
- Radic, J. 2010. Las cuencas cenozoicas y su control en el volcanismo de los Complejos Nevados de Chillan y Copahue-Callaqui (Andes del Sur, 36-39°S). *Andean geology*. **37**: 220-246.
- Radic, J., Carpinelli, A & Zurita, E. 2000. Cuenca Terciaria Cura-Mallín, informe geológico. Informe inédito SIPETROL S.A.
- Radic, J., Rojas, L., Carpinelli, A. & Zurita, E. 2002. Evolución tectónica de la cuenca Terciaria de Cura-Mallín región Cordillerana Chileno Argentina (36°30'–39°00'S). XIV Congreso Geológico Argentino. Actas **3**: 233-237. Calafate.

- Ramos, M., Orts, D., Calatayud, F., Pazos, P., Folguera Telichevsky, A. & Ramos, V. 2011. Estructura, Estratigrafía y evolución tectónica de la cuenca de Ñirihuau en las nacientes del río Cushamen, Chubut. *Rev. la Asoc. Geológica Argent.* **68** (2): 210-224.
- Ramos, V. & Folguera, A. 1999. Extensión Cenozoica en la Cordillera Neuquina. IV Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos, Actas. **2**: 661-664. Argentina.
- Riede, K. 2005. Global register of migratory species: From global to regional scales. Riede. Final report of the R&D-Projekt. **808**: 05-081.
- Rincón, A., Solórzano, A., Benammi, M., Vignaud, P. & McDonald, H. 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.
- Ringuelet, R. A. 1967. Contaminación o polución del ambiente acuático con referencia especial a la que afecta el área platense. *Agro.* **9** (15): 5-34.
- Ringuelet, R. A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur.* **2** (3):1-122.
- Rojas-Vera, E., Folguera, A., Valcarce, G., Bottesi, G. & Ramos, V. 2014. Structure and development of the Andean system between 36 and 39 S. *Journal of Geodynamics.* **73**: 34-52.
- Rojo, A.1991. Dictionary of evolutionary fish osteology. *CRC Press.*
- Rosselot, E., Hurley, M., Sagripanti, L., Fennell, L., Iannelli, S., Orts, D., Encinas, A., Litvak, V. & Folguera, A. 2019a. Tectonics associated with the late Oligocene to early Miocene units of the High Andes (Cura Mallín Formation). A Review of the Geochronological, Thermochronological, and Geochemical Data. In *Opening and Closure of the Neuquén Basin in the Southern Andes.* 431-448 pp. Springer, Cham.
- Rosselot, E., Hurley, M., Solórzano, A., Sagripanti, L., Fennell, L., Orts, D.L., Encinas, A. & Folguera, A. 2019b. Preliminary results on the tectonic genesis of the Cura Mallín Formation in the southern central Andes (36° - 39° S). In: 8th International Symposium on Andean Geodynamics (ISAG).

- Rubilar, A. 1992. Peces fósiles del Terciario continental (Mioceno) de la Formación Cura-Mallín, sector central sur de Chile. Tesis de magíster (Inédito). 270 pp.
- Rubilar A. 1994. Diversidad ictiológica en depósitos continentales miocenos de la Formación Cura-Mallín, Chile (37°-39°S): implicancias paleogeográficas. *Revista Geológica de Chile*. **21**(1): 3-29.
- Rubilar, A. 2008. Paleontología, patrimonio paleontológico y sus vínculos con la biología y geología. In Simposio – Paleontología en Chile, No. 1, Actas: **3-9**. Santiago
- Rubilar, A. & Abad, E. 1990. *Percichthys sylvia* sp. nov. Del Terciario de Los Andes sur-centrales de Chile (Pisces, Perciformes, Percichthyidae). *Revista Geológica de Chile*. **17**: 197-204.
- Rubilar, A. & Wall, R. 1990. Primer registro en Chile de Siluriformes (Pisces, Ostariophysi) procedente del Mioceno de Lonquimay. Simposio sobre el Terciario de Chile, No. 2, Actas, Vol. **1**: 275-284. Concepción.
- Rubilar-Rogers, D., Moreno, K., Blanco, N. & Calvo, J. 2008. Theropod Dinosaur Trackways from the Lower Cretaceous of the Chacarilla Formation, Chile. *Revista Geológica de Chile*. **35**: 175-184.
- Rubilar-Rogers, D., Otero, R., Yury-Yañez, R., Vargas, A. & Gutstein, C. 2012. An overview of the dinosaur fossil record from Chile. *Journal of South American Earth Sciences*. **37**: 242–255.
- Ruiz, V. & Berra, T. 1994. Fishes of the High Biobío River of South-Central Chile with notes on diet and speculations on the origin of the ichthyofauna. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*. **5**: 5-18.
- Ruiz, V. & Marchant, M. 2004. Ictiofauna de aguas continentales chilenas. Universidad de Concepción, Chile. Proyecto de Docencia N° 98-071. 356 p.
- Ruzzante, D., Walde, S., Cussac, V., Dalebout, M., Seibert, J., Ortubay, S. & Habit, E. 2006. Phylogeography of the Percichthyidae (Pisces) in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology*. **15** (10): 2949-2968.
- Ruzzante, D., Walde, S., Cussac, V., Macchi, P. & Alonso, M. 1998. Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. *Biological Journal of the Linnean Society*. **65** (2): 191-214.

- Ruzzante, D., Walde, S., Macchi, P., Alonso, M. & Barriga, J. 2011. Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish *Percichthys trucha*: the roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society*. **103** (2): 514-529.
- Saeed, B., Ivantsoff, W. & Crowley, L. 1994. Systematic relationships of atheriniform families within Division I of the Series Atherinomorpha (Acanthopterygii) with relevant historical perspectives. *Journal of Ichthyology*. **34** (9): 2772.
- Salinas, P., 1979. Geología del área Lolco - Lonquimay, Cordillera de los Andes, Alto Biobio, IX Región, Chile. Undergraduate Thesis, University of Chile. Chile.
- Schaeffer, B. & Simpson, G. 1947. An Eocene serranid from Patagonia. *American Museum novitates*. **1331**.
- Schultze, H. 1992. Lungfish from the El Molino (Late Cretaceous) and Santa Lucia formations in south-central Bolivia. *Fósiles y facies de Bolivia*. **1**: 441-448.
- Solórzano, A., Encinas, A., Bobe, R., Reyes, M. & Carrasco, G. 2019. The Early to late Middle Miocene mammalian assemblages from the Cura-Mallín Formation, at Lonquimay, southern Central Andes, Chile (~38°S): Biogeographical and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences*. **96**: 102319 p.
- Solórzano, A., Encinas, A., Kramarz, A., Carrasco, G., Montoya-Sanhueza, G. & Bobe, R. 2020. Late early Miocene caviomorph rodents from Laguna del Laja (~ 37° S), Cura-Mallín Formation, south-central Chile. *Journal of South American Earth Sciences*. **102**: 65-98.
- Spikings, R., Dungan, M., Foeken, J., Carter, A., Page, L., & Stuart, F. 2008. Tectonic response of the central Chilean margin (35–38 S) to the collision and subduction of heterogeneous oceanic crust: a thermochronological study. *Journal of the Geological Society*. **165** (5): 941-953.
- Suárez, M. & Cappetta, H. 2004. Sclerorhynchid teeth (Neoselachii, Sclerorhynchidae) from the late Cretaceous of the Quiriquina formation, central Chile. *Andean Geology*. **31** (1): 89-103.
- Suárez, M. & Emparan, C. 1995. The stratigraphy, geochronology, and paleophysiology of a Miocene fresh-water interarc basin, southern Chile. *Journal of South American Earth Sciences*. Vol **8**: 17-31.

- Suárez, M. & Emparan, C. 1997. Hoja Curacautín. Regiones de la Araucanía y del Bio-Bío. Carta Geológica de Chile. Escala 1:250.000. Servicio Nacional de Geología y Minería: 105 pp.
- Suárez, M., Emparán, C., Wall, R., Salinas, P., Marshall, L. & Rubilar, A. 1990. Estratigrafía y vertebrados fósiles del Mioceno del Alto Biobío, Chile Central (38°- 39°S). In: Actas Del II Simposio Sobre El Terciario de Chile. Concepcion, Chile. 311–324.
- Tomassini, R. 2012. Estudio tafonómico y bioestratigráfico de los vertebrados de la Formación Monte Hermoso (Plioceno) en su localidad tipo, provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, 300 pp. [Inédita].
- Tomassini, R., Montalvo, C. & Deschamps, C. 2013. Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. **48**: 31-42.
- Vallone, E. 2015. Los peces continentales del Cuaternario de Argentina (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata). Argentina.
- Vega-Jorquera, L., Gutstein, C. & Otero, R. 2015. Patrimonio Paleontológico: un análisis diagnóstico de la gestión en el marco de la evaluación ambiental en Chile. *Actas XIV Congreso Geológico Chileno*. **3**:396-399.
- Von Ihering, H. 1900. The history of the Neotropical region. *Science*. **12** (310): 857-864.
- Walsh, S. & Hume, J. 2001. A new neogene marine avian assemblage from north-central Chile. *Jour. of Vertebrate Paleontology*. **21**: 484.
- Walsh, S. & Naish D. 2002. Fossil seals from late Neogene deposit in South America: a new pinniped (Carnivora, Mammalia) assemblage from Chile. *Palaeontology*. **45**: 821–842
- Welcomme, R. 1980. Cuencas fluviales. *Food & Agriculture Org.* **202**: 60 pp. Roma. Italia.
- Bandel, K. & Stinnesbeck, W. 2006. Naefia Wetzel 1930 from the Quiriquina Formation (Late Maastrichtian, Chile): relationship to modern Spirula and ancient Coleoidea (Cephalopoda). *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*. **49**: 21-32.
- Wilkins, A. 1904. Zur Berechnung der Transzendenten von Laplace. *Astronomische Nachrichten*. **166**: 209 p.

Woodward, A. 1898. Considerações sobre alguns peixes Terciários dos schistos de Taubaté, Estado de S. Paulo, Brazil.

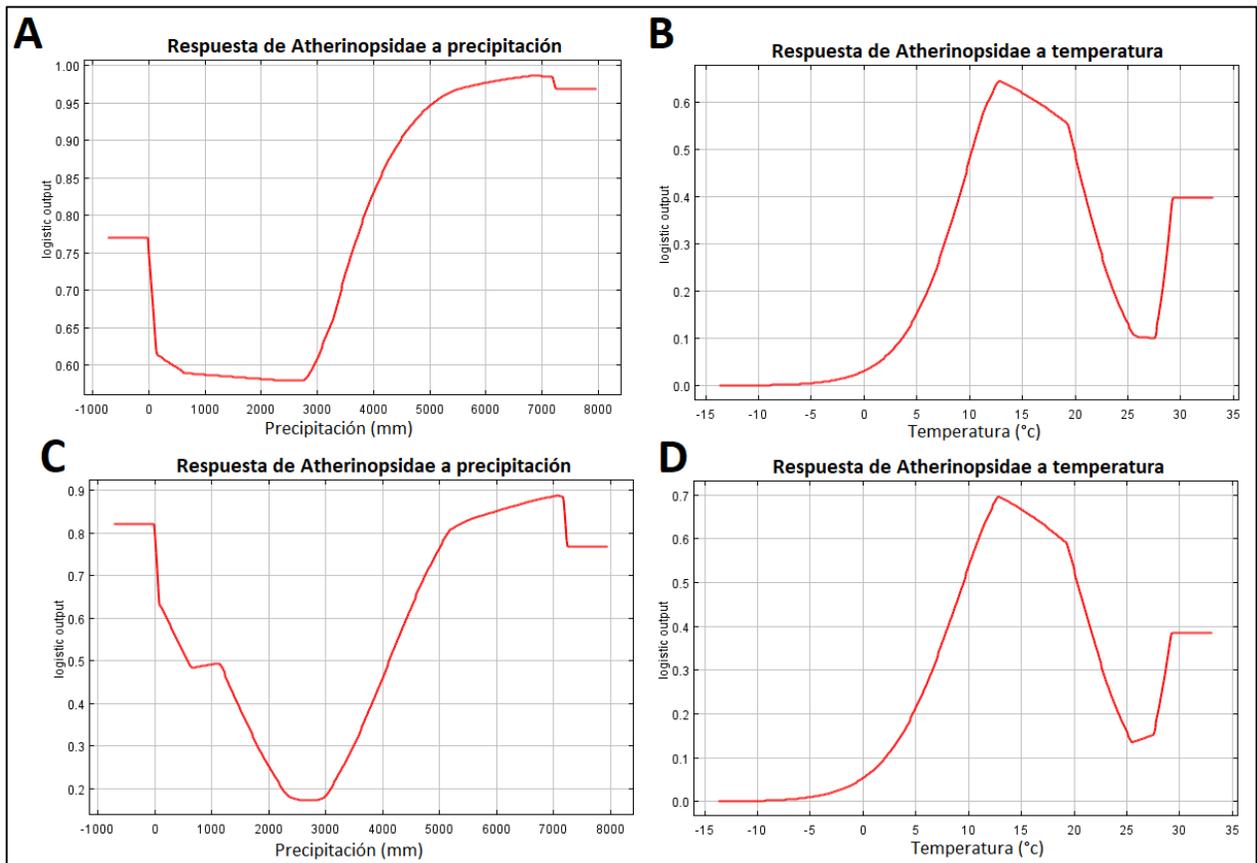
Zanata, A. 2000. Estudo das relações filogenéticas do gênero *Brycon* Müller and Troschel, 1844 (Characidae; Characiformes). Unpublished Ph.D. Dissertation. Universidade de São Paulo: 358 p. São Paulo.

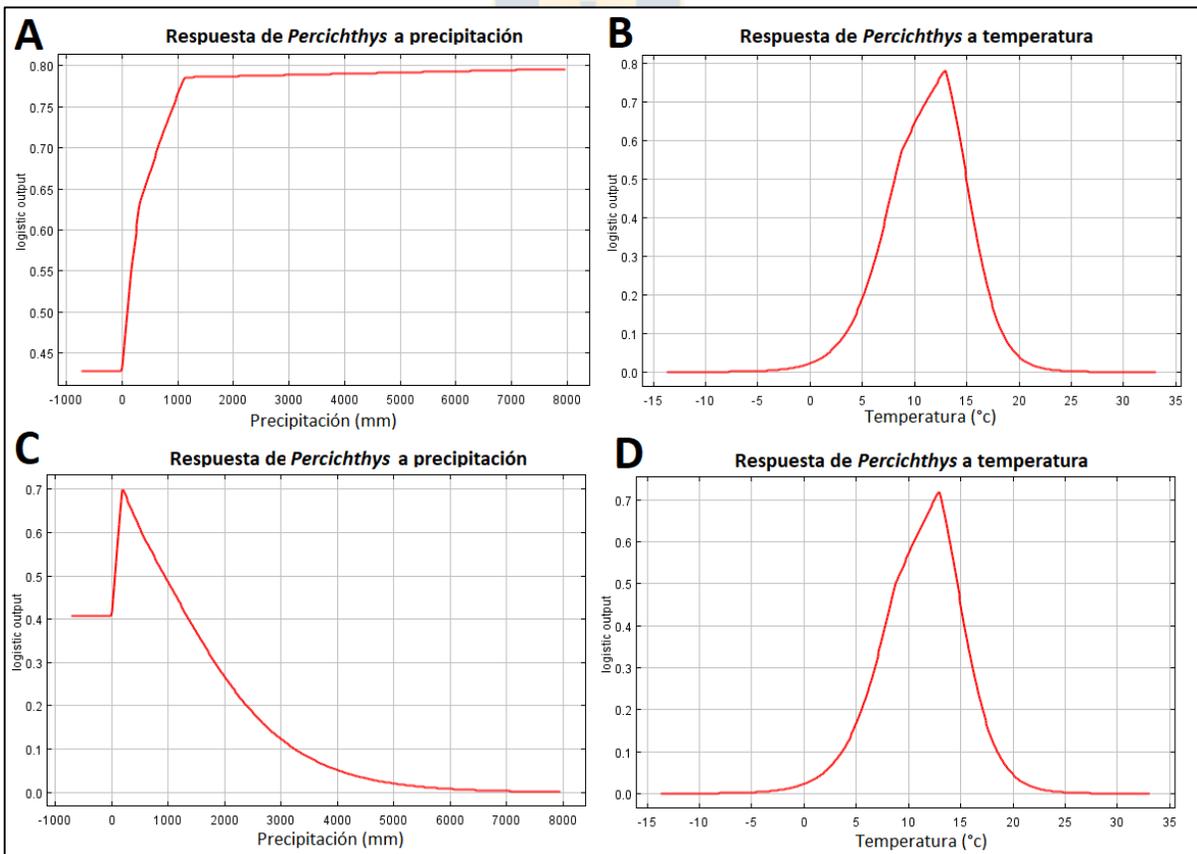
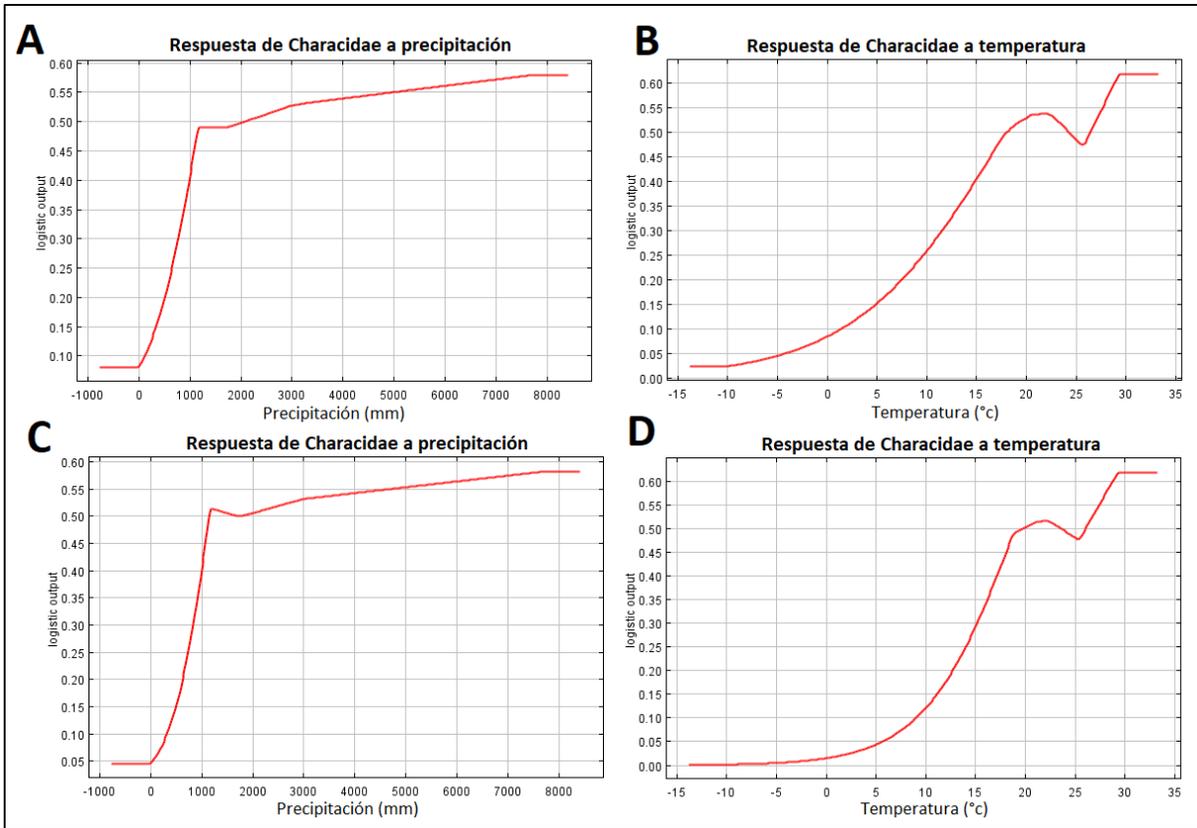


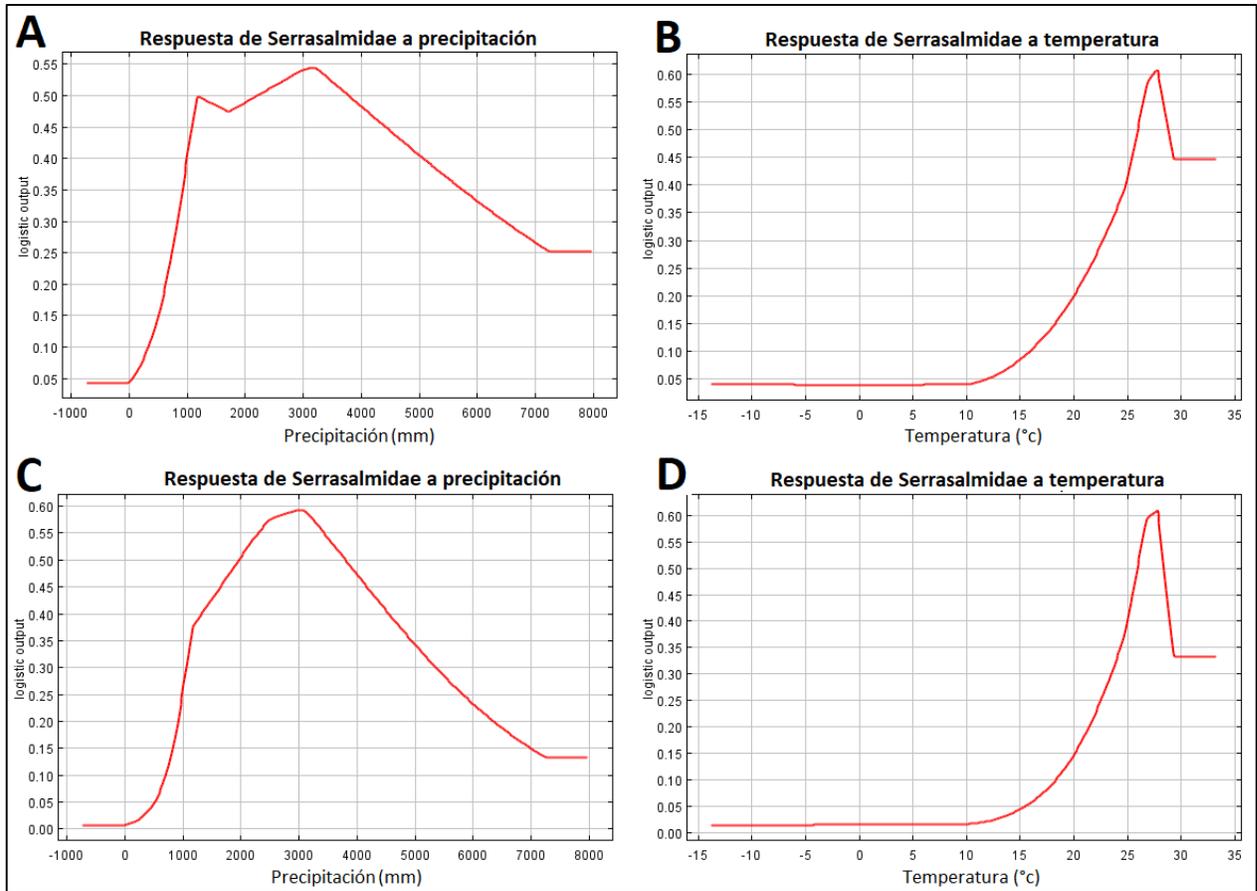
ANEXO

Predicción de distribución logística de Maxent

Se adjuntan la predicción de distribución de Maxent para Atherinopsidae, Characidae, Nematogenys, Percichthys y Serrasalmidae. Las curvas A y B muestran cómo cambia la probabilidad pronosticada a medida que varía cada variable ambiental, manteniendo todas las demás variables ambientales en su valor de muestra promedio. Las curvas C y D representan un modelo diferente, creado usando solo la variable correspondiente.







Datos de distribución

Se adjuntan los identificadores de objeto digital para los datos de distribución de Atherinopsidae, Characidae, *Cheirodon*, *Nematogenys*, *Percichthys* y Serrasalmidae obtenidos de “Global Biodiversity Information Facility”

- Atherinopsidae: <https://doi.org/10.15468/dl.43mn9y>. Creado el 22 de julio de 2020.
- Cheirodon: <https://doi.org/10.15468/dl.37rnx3>. Creado el 1 de septiembre de 2020.
- Characidae: <https://doi.org/10.15468/dl.dx6uz2>. Creado el 22 de julio de 2020.
- Nematogenys: <https://doi.org/10.15468/dl.f5dxxj>. Creado el 23 de julio de 2020.
- Percichthys: <https://doi.org/10.15468/dl.s9jcx3>. Creado el 20 de julio de 2020.
- Serrasalmidae: <https://doi.org/10.15468/dl.g9eunr>. Creado el 21 de julio de 2020.