



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias

Escuela de Ciencias

PROFESOR PATROCINANTE:

ROBERTO SCHLATTER V.
INSTITUTO DE ZOOLOGIA
FACULTAD DE CIENCIAS

PROFESOR CO-PATROCINANTE:

MARIO PINO Q.
INSTITUTO DE GEOCIENCIAS
FACULTAD DE CIENCIAS

LA ORNITOFAUNA DE LA FORMACIÓN BAHÍA INGLESA, CALDERA, CHILE.

Tesis de Grado presentada como
parte de los requisitos para optar al
**Grado de Licenciado en Ciencias
Biológicas.**

MARTÍN FELIPE CHÁVEZ HOFFMEISTER

VALDIVIA – CHILE

2008

*A mi familia y amigos por acompañarme estos años,
y a todos quienes vieron desaparecer una parte de
sus vidas junto al Edificio Emilio Pugín.*

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar a mi familia y amigos quienes siempre han estado ahí, acompañándome en los momentos felices y también en los más difíciles de mi vida. Gracias por su paciencia infinita y su apoyo constante.

A Marcelo Stucchi, José Apolín, Mario Suárez, Karen Moreno, Carolina Acosta Hospitaleche, Claudia Tambussi, Roberto Schlatter, Mario Pino, Rosario Ulbrich, Jean Noël Martínez, Pablo Quilodrán, María Inés Figueroa y a todos quienes de una u otra forma ayudaron en mi formación profesional. Muchos de ellos colaboraron activamente en la elaboración de esta tesis. Gracias por creer en mí.

A la Sociedad Paleontológica de Chile SPACH por su respaldo constante y por ayudarme a crecer como científico y persona. Al Instituto de Zoología “Ernst F. Kilian” de la Universidad Austral de Chile por acogerme y respaldarme.

A Rodolfo Salas del Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos (Lima, Perú), Eduardo Ruigómez del Museo Paleontológico “Egidio Feruglio” (Trelew, Argentina), Marcelo Reguero del Museo de La Plata (La Plata, Argentina), Alejandro Kramarz del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina), Mario Suárez del Museo Paleontológico de Caldera (Caldera, Chile), David Rubilar del Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile), Michel Sallaverri y Roberto Yury del Departamento de Zoología de Vertebrados de la Universidad de Chile (Santiago, Chile) y a los funcionarios de la Aduana Metropolitana (Santiago, Chile) por facilitarme el acceso a los especímenes necesarios para la elaboración de esta tesis.

Finalmente a Guillermo Navalón, quien fue capaz de convertir mis resultados en una ilustración excepcional (Fig. 28). Gracias por tu desinteresada ayuda.

INDICE

I. RESUMEN.....	1
II. INTRODUCCIÓN	
1. LAS AVES EN AMBIENTES MARINOS	
a. Definiciones generales	3
b. Las aves marinas en Chile y su zoogeografía	5
2. ANTECEDENTES GEOLOGICOS Y PALEONTOLOGICOS	
a. La Formación Bahía Inglesa (FBI)	7
b. Locálidades fosilíferas	10
c. Conocimiento actual de la Ornitofauna Neógena del Pacífico Sudeste y Atlántico Suroeste	11
3. HIPOTESIS Y OBJETIVOS	
a. Hipótesis.....	15
b. Objetivos.....	16
III. MATERIALES Y MÉTODOS	
1. ACRONIMOS	17
2. MATERIALES	
a. Materiales de estudio	18
b. Materiales de comparación	18
3. METODOS	
a. Determinaciones taxonómicas y nomenclatura	19
b. Determinación de diversidad	20
c. Análisis tafonómico	21

IV. RESULTADOS

CATALOGO CRÍTICO DE LAS AVES DE LA FBI

Diomedidae	23
Procellariidae	31
Spheniscidae	40
Sulidae	60
Phalacrocoracidae	66
Odontopterygiformes	69
Charadriiformes	71

V. DISCUSIÓN

1. COMPOSICIÓN Y RELACIONES DE LA ORNITOFAUNA DE LA FBI

a. Riqueza y rangos estratigráficos de las aves de la FBI	73
b. Las faunas de aves marinas en el Pacífico Sudeste	75

2. TAFONOMÍA GENERAL DE LA ORNITOFAUNA DEL MIEMBRO *BONEBED*

a. Interpretación de los Spheniscidae	81
b. Las Aves voladoras y el sesgo muestral	84

3. RESULTADOS Y PROYECCIONES

VI. LITERATURA CITADA	88
-----------------------------	----

FIGURAS

TABLAS

ANEXOS

I. RESUMEN

El presente estudio tiene por objetivo realizar una revisión crítica de la taxonomía de la ornitofauna registrada en la Formación Bahía Inglesa (FBI) (Mioceno Medio-Plioceno Tardío), Región de Atacama, Chile. Con este fin se elaboró un catálogo crítico, en el cual se comentan y rectifican las asignaciones taxonómicas previas. Mediante el uso de Faunas descritas para el Pacífico Norte, se realiza una comparación con el registro conocido en otras formaciones neógenas de Chile, Perú y Argentina; y mediante parámetros tafonómicos se realizan comparaciones con comunidades de aves marinas actuales.

Como resultado se presenta un total de 27 registros fósiles, que representan un mínimo de 26 especies de las familias Diomedidae, Procellariidae, Spheniscidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Pelagornithidae y Laridae (?). Se destaca la presentación de dos posibles nuevas especies (*Eudyptula?* nov. sp. y *Sula?* nov. sp.), la reasignación de los especímenes previamente asociados a *Parapterodroma* y *Palaeospheniscus* y la presentación de los primeros especímenes atribuibles a Charadriiformes procedentes del Mioceno Tardío de la FBI.

A partir de la correlación y comparación con las Faunas de Aves marinas establecidas para el Pacífico Norte, se reconocen diferencias significativas entre los registros de la costa Pacífica y Atlántica de Sudamérica; así como respecto al Pacífico Norte. Las principales diferencias entre las faunas neógenas y actual en el Pacífico Sudeste son: 1) la gran riqueza de especies y el posterior declive de los Spheniscidae y Sulidae; y 2) la escasez de Charadriiformes.

Finalmente y con base en el análisis tafonómico, se sugiere la existencia de colonias de Spheniscidae durante la formación del Miembro *Bonebed* y se sugiere además, la existencia de sesgo en el muestreo, el cual puede explicar en parte la ausencia o subrepresentación de algunos taxones.

ABSTRACT

The present study does a critical review of the taxonomy of the Ornithofauna registered in the Bahia Inglesa Formation (FBI) (Middle Miocene-Late Pliocene), from the coast of the Atacama Region, Chile. The aims were to elaborate a critical catalogue of fossil, make the necessary comments and rectify taxonomic assignments of these with previous published research. By means of the described faunal elements of the northern Pacific we did a comparison with the known Neogene formations from Chile, Peru and Argentina. For this we did comparisons by means of taphonomic parameters with the actual seabird communities.

We present a total of 27 registers as a result of the analysis which allowed us to review a minimum of 26 species of the seabird families: Diomedidae, Procellariidae, Spheniscidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Pelagornithidae and Laridae (?). We underline the findings of 2 possible new species (*Eudyptula?* nov. sp. and *Sula?* nov. sp.), the reassignment of the specimens previously associated to *Paraptenodytes* and *Palaeospheniscus* and the first specimens belonging probably to Charadriiformes from the Late Miocene of the FBI.

Correlation and comparisons with the seabird faunas known from the northern Pacific permitted us to recognize significant differences between the records of the Pacific and Atlantic coast of South America, and with the north Pacific. The main differences observed between the Neogene and current avifauna from the Southeast Pacific are: 1) the greater richness and later decline of the Spheniscidae and Sulidae; and 2) the reduced representation of the Charadriiformes.

Finally the existence of Spheniscid colonies during the formation of the Bonebed Member is suggested based on the taphonomic analysis. The existence of bias in the sampling procedures are also suggested which can explain partly the absence or underrepresentation of some taxa.

II. INTRODUCCIÓN

1. LAS AVES EN AMBIENTES MARINOS

a. Definiciones generales

El océano y las costas marinas brindan una amplia variedad de ambientes en los que la vida ha proliferado por millones de años, lo que ha llevado a que más del 50 % de las clases de animales actuales viva en los océanos (Nicol, 1971). Esta abundancia de potenciales presas, ha posibilitado la reconquista del medio marino por parte de diversos linajes originados en tierra firme, entre los cuales las aves han sido uno de los más exitosos. El grado de dependencia que cada familia de aves ha establecido respecto al océano, permite diferenciar dos grandes grupos asociados a estos ambientes: aves marinas y litorales.

El termino “aves marinas” (*seabirds*) agrupa una amplia variedad de aves no directamente relacionadas, cuya principal característica es que se alimentan en agua salobre, siendo parte integral de los ciclos energéticos de los sistemas marinos (Ainley, 1980). Este único factor origina un estilo de vida común que diferencia a estas aves de aquellas que viven en ambientes continentales. Tradicionalmente, 14 familias de aves pertenecientes a cuatro ordenes reciben esta designación común: Spheniscidae (Sphenisciformes), Diomedidae, Procellariidae, Pelecanoididae, Hydrobatidae (Procellariiformes), Phaethontidae, Fregatidae, Pelecanidae, Sulidae, Phalacrocoracidae (Pelecaniformes), Stercorariidae, Laridae, Rhynchopidae y Alcidae (Charadriiformes) (*sensu* Brooke, 2002). De ellas, la familia Alcidae es la única que no posee registro en Sudamérica. A estas pueden sumarse algunas especies de Anatidae y cuatro familias cenozoicas extintas: Diomedoididae (Oligoceno) (Procellariiformes), Prophaethontidae (Eoceno), Plotopteridae (Eoceno-Mioceno) (Pelecaniformes) y Pelagornithidae (Paleoceno-

Plioceno) (Odontopterygiformes) (*sensu* Warheit, 2002); de las cuales solo esta última familia posee registro en Sudamérica. A su vez, podemos distinguir dos subcategorías de aves marinas:

Aves marinas oceánicas: Aquellas que utilizan el hábitat marino-pelágico la mayor parte de su tiempo (ca. 90%) alimentándose, defecando y muriendo allí. Nunca tocan tierra, salvo para reproducirse y mudar (Ainley, 1980). Ejemplos de este grupo son los Spheniscidae, Phaethontidae y Procellariiformes.

Aves marinas costeras: Aquellas que permanecen casi la totalidad de su tiempo entre el litoral y el límite de la plataforma continental. Pueden incursionar en aguas continentales (Schlatter & Simeone, 1999). Ejemplos de este grupo son los Rhynchopidae, Phalacrocoracidae y Pelecanidae.

El segundo gran conjunto de aves presentes en ambientes marinos recibe la designación general de “aves litorales”. Este termino se refiere a todas aquellas aves que se alimentan exclusiva o parcialmente en las orillas, rompientes, marismás y pantanos litorales pero que normalmente no incursionan en el mar para comer (Croxall *et al.*, 1984; Wynne-Edwards, 1985). Esto agrupa a las aves playeras (Charadriidae y Scolopacidae) (*shorebirds*), la mayoría de las aves de pantano (*marshbirds*) y en su sentido más amplio a algunas continentales, por lo que muchas de ellas pueden hallarse incluso en sistemás áridos. Ejemplos de este grupo son los Charadriidae, Rallidae y Podicipedidae.

Una caracterización general de las familias de aves presentes en los ecosistemás marinos chilenos se presenta en la Tabla 1. Estas agrupaciones ecológicas no solo resultan útiles para el entendimiento de las comunidades marinas actuales, si no que también constituyen un referente básico para la interpretación y reconstrucción paleoambiental en formaciones marinas; entregando información sobre la tafonomía de las mismás y su batimetría.

b. Las aves marinas en Chile y su zoogeografía

Tanto aves marinas como litorales, conforman asociaciones características determinadas por las condiciones ambientales de un área específica. En la actualidad, el registro de aves marinas en territorio chileno alcanza las 126 especies (Martínez & González, 2005) (Anexo 1), número mayor al registrado en Perú ($n = 95$) y Argentina ($n = 81$). Esta diferencia se debe fundamentalmente a la inclusión de los territorios insulares, que aporta el 23% de las especies de aves marinas en Chile y a la variedad de ambientes existente a lo largo de la costa chilena. No obstante, la mayor parte de las especies registradas en territorio nacional son compartidas con los países limítrofes, pese a lo cual existen diferencias en cuanto a la riqueza de familias: las familias Phaethonidae, Fregatidae, Pelecanidae y Sulidae solo tienen registros accidentales o están ausentes del territorio argentino; mientras que respecto a Perú, los Anatidae marinos (*Chloephaga hybrida* y *Tachyeres* spp.) son el único elemento totalmente ausente. Nuevamente es la diversidad de ambientes la que explica estas diferencias, que se reflejan en la variedad de provincias biológicas marinas que abarcan a cada territorio: mientras Chile incluye cinco provincias (Fig. 1), en Perú y Argentina existen solo dos (Briggs, 1974).

La provincia Peruano-Chilena (*sensu* Briggs, 1974) o también llamada Peruana por Marincovich (1973), se extiende desde el sur del Golfo de Guayaquil (4° S) y el norte del Perú hasta el norte de la Isla Grande de Chiloé en Chile (42° S) y corresponde a una zona templado-cálida recorrida de sur a norte por la corriente de Humboldt. En esta zona, la diferencia de temperaturas existente entre las corrientes subsuperficiales y las aguas de la corriente de Humboldt, junto con otros factores ambientales originan la surgencia de aguas profundas que arrastran gran cantidad de nutrientes, que alimentan una inmensa cadena trófica. Aunque existen discrepancias respecto a su nomenclatura, éstas se fundamentan principalmente en el

reconocimiento de una zona de transición en su límite sur entre los 30 y 43° S (i.e. Dall, 1909; Brattström & Johanssen, 1983; Camus, 2001), ocasionalmente llamada provincia Central (Hartmann-Schröder & Hartmann, 1962) o Centro Chilena (Knox, 1960). Pese a dichas diferencias es claro que la costa peruana comparte su biota con la costa chilena, haciéndose progresivamente más disímiles hacia el límite con la provincia Magallánica por la prevalencia de organismos con afinidad subantártica (Camus, 2001).

Por su parte, la provincia Magallánica (*sensu* Briggs, 1974) se extiende por la costa Pacífica de Sudamérica desde los 42° S hasta el Cabo de Hornos, he incluye por el Atlántico a las Malvinas y toda la costa argentina hasta el margen sur del Río de La Plata (35° S); y corresponde a una zona templado-fría caracterizada por la influencia antártica. Las tres provincias biológicas restantes reconocidas para el litoral chileno (Briggs, 1974), corresponden a las provincias de Juan Fernández, Isla de Pascua y Polo Sur. La pertenencia de las Islas San Félix y San Ambrosio a la provincia biológica de Juan Fernández no ha sido confirmada, pero en el presente estudio se las considera como unidad por fines prácticos.

Si bien las divisiones zoogeográficas del litoral chileno están basadas en su mayoría en el estudio de los invertebrados (i.e. Balench, 1954; Viviani, 1979; Brattström & Johanssen, 1983), podemos reconocer coincidencia entre éstas y las áreas de endemismo reconocidas para aves en mar presencial chileno. Schlatter & Simeone (1999) mencionan tres áreas de endemismo: la Corriente de Humboldt (coincidente con la provincia Peruano-Chilena), la Zona Subantártica (coincidente con la provincia Magallánica) y las Islas Oceánicas (que incluyen a las provincias de Juan Fernández e Isla de Pascua). Dado que el 25% de las aves poseen rangos de distribución restringidos, se les considera una herramienta importante para la determinación de áreas de endemismo (Stattersfield *et al.*, 1998), por lo que no sorprende que su distribución se vea

afectada por los mismos factores que regulan la distribución de sus presas. Una caracterización general de las principales áreas de distribución de las aves marinas registradas en territorio chileno se presenta en el Anexo 1.

De este modo, la identificación de la ornitofauna presente en una determinada formación geológica y su asociación con los taxones de distribución conocida, no solo aporta datos sobre la sistemática y dinámica poblacional de los taxones extintos, sino que también aporta información sobre el paleoambiente de las mismas (i.e. Warheit, 1992; Tambussi, 1995).

2. ANTECEDENTES GEOLÓGICOS Y PALEONTOLÓGICOS

a. La Formación Bahía Inglesa (FBI)

El presente estudio concierne al análisis de la ornitofauna de la Formación Bahía Inglesa (FBI), definida por Rojo (1985) y enmendada por Marquardt (1999). Corresponde a la unidad suprayacente a los depósitos continentales de las Gravas de Angostura (Oligoceno Superior ? - Mioceno Inferior) y subyacente a los depósitos litorales de los Estratos de Caldera (Cuaternario), en ambos casos con discordancias, abarcando la parte media y final del Neógeno. Los principales afloramientos de esta formación se encuentran en la costa de la Región de Atacama (Fig. 2), desde Caleta Obispito por el norte hasta la Quebrada Agua los Burros por el sur; engranando en el Este con los depósitos fluviales de las Gravas de Copiapó (Mioceno Medio – Plioceno Inferior), y finalmente perdiéndose al Oeste en la línea litoral actual (Rojo, 1985; Marquardt *et al.*, 2000).

La columna (Fig. 3), de aproximadamente 40 m de potencia, se compone de coquinas constituidas fundamentalmente de *Ostrea* spp., *Chlamys* spp. y *Balanus* spp., intercaladas con bancos de arenas y guijarros; areniscas en estratificación plana y cruzada; y fangolitas laminadas

en parte yesíferas y cineríticas. En menor proporción afloran paraconglomerados con clastos inmersos en una matriz arenosa; y brechas polimícticas sintectónicas, de diatomitas y flujos de detritos. Se observan además intercalaciones de diatomitas, cineritas retrabajadas y fosforitas que incluyen areniscas fosfáticas junto con nódulos fosfáticos cementados y no cementados (Marquardt *et al.*, 2000; Walsh & Suárez, 2005).

Los sedimentos fosfáticos se han utilizado para dividir la formación en tres miembros litológicos: Morro, *Bonebed* y Lechero (Walsh & Suárez, 2005) (Fig.3C). El Miembro Morro (4 - 24 m de espesor) abarca la parte basal de la secuencia y se distingue litológicamente por la presencia de conglomerados. El Miembro *Bonebed* (0.1 - 5 m de espesor) concentra los niveles fosfáticos y los fósiles de vertebrados, marcando una clara separación entre el Miembro Morro (subyacente) y el Miembro Lechero (suprayacente). Litológicamente el Miembro Lechero (4 - 13 m de espesor) es equivalente al Miembro Morro, pero carece de niveles de conglomerados (Walsh & Suárez, 2005; Walsh & Martill, 2006).

La datación de la FBI ha sido establecida fundamentalmente en base a estudios biocronoestratigráficos. Inicialmente se asignó una edad Mioceno Medio – Plioceno Inferior a la secuencia (Rojo, 1985; Marchant *et al.*, 2000), datación posteriormente extendida al Plioceno Superior (Achurra, 2004). Los estudios micropaleontológicos sustentan una edad de 4.5 - 2.6 Ma (Plioceno) para el techo del Miembro Lechero (Tsuchi *et al.*, 1988; Ibaraki, 1995), confirmada por la abundancia de odontolitos de *Carcharodon carcharias* y la presencia de *Prionace glauca* y de *Hemisyntchelus* (Long, 1993; Suárez & Marquardt, 2003; Bianucci *et al.*, 2006). Las cineritas intercaladas hacia la base de este miembro permiten una datación K-Ar de 7.6 +/- 1.3 Ma (Marquardt *et al.*, 2000; Godoy *et al.*, 2003), confirmando la base del Miembro Lechero al Mioceno Superior (Tortoniano). Esto indica también que la edad del Miembro *Bonebed* no es

menor a Tortoniano, confirmada con la abundancia de *Isurus hastalis* (Walsh & Suárez, 2005) y *Brachydelphis* (Bianucci *et al.*, 2006). La presencia de *Globigerina bulloides* en niveles que subyacen a una asociación con *Neogloboquadrina pachyderma*, permite asignar la base del Miembro Morro a la Zona N9 (16 Ma) (Marchant *et al.*, 2000); lo que se condice con la presencia de *Acrophoca* sp. (Walsh & Naish, 2002) y la existencia de moluscos tales como *Crepidula aculeata*, *Hermineospina phillipi* y *Austrofusius* sp. (Guzmán *et al.*, 2000) que confirman la asignación de la base de la formación al Mioceno Medio.

Los antecedentes paleontológicos y litológicos señalan un ambiente marino-litoral de hasta 500 m de profundidad, con fuertes fluctuaciones en las temperaturas marinas, existiendo un dominio de condiciones subantárticas y eventos puntuales relacionados con aguas subtropicales durante el Mioceno Medio y Superior (Guzmán *et al.*, 2000; Marquardt *et al.*, 2000; Walsh & Hume, 2001; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2006b). Los conglomerados del Miembro Morro se han asociado a la existencia de aguas someras de alta energía (Marquardt *et al.*, 2000), mientras que la presencia de *G. bulloides* en el mismo miembro indica condiciones de surgencia. El alto contenido de fosfatos en el Miembro *Bonebed* también indica condiciones de surgencia durante su formación (Rojo, 1985). La interpretación paleoambiental de las Gravas del Copiapó, sincrónica con la FBI, sugiere la existencia de episodios estuariales durante el Mioceno Medio a Plioceno, en base a la presencia de gravas y arenas de origen fluvial con intercalaciones coquináceas marinas (Godoy *et al.*, 2003). Esto resulta congruente con el registro de madera, cocodrilos, delfines de río y capibaras en la FBI.

La relevancia paleontológica de la FBI reside en ser una de las unidades más ricas en vertebrados fósiles de Chile. A la fecha, los vertebrados fósiles registrados incluyen los siguientes órdenes y familias: Peces: Hexanchidae, Squalidae, Pristophoridae, Squatinidae, Heterodontidae,

Brachaeluridae, Odontaspidae, Megachasmidae, Otodontidae, Cetorhinidae, Lamnidae, Triakidae, Carcharinidae, Sphyrnidae, Rajidae, Dasyatidae, Myliobatidae, Mobulidae, Callorhynchidae, Cupleidae, Oplegnatidae, Serranidae, Labridae, Scombridae y Xiphiidae (Long, 1993; Suárez *et al.*, 2002; Suárez & Marquardt, 2003). Reptiles: Chelonia, Crocodyliformes (Suárez *et al.*, 2002; Walsh & Suárez, 2005; Chávez & González, 2006). Aves: Spheniscidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Pelagornithidae, Procellariidae y Diomedidae (Walsh & Hume, 2001; Chávez, 2008). Mamíferos: Delphinidae, Phocoenidae, Pontoporiidae, Physeteridae, Ziphiidae, Balaenopteridae, Phocidae, Dugongidae, Megatheriidae e Hydrochoeridae (Quilodrán & Marquardt, 2001; Suárez *et al.*, 2002; Walsh & Naish, 2002; Bianucci *et al.*, 2006; Gutstein *et al.*, 2007).

b. Localidades fosilíferas

La mayor parte de los especímenes colectados en la FBI proceden de los afloramientos próximos a las bahías de Caldera y Bahía Inglesa (Fig. 2B). La mina La Fosforita (27°09'23,75'' S, 70°53'03,51'' W) (Fig. 3B y 4C-F) es la localidad más importante de la FBI, no solo por incluir afloramientos de los tres miembros de la formación, sino que también por incluir la sección más rica en vertebrados fósiles del Miembro *Bonebed*. La mayor parte de la ornitofauna descrita previamente procede de esta localidad (i.e. Fritis, 2001; Walsh & Hume, 2001; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2005). El área más importante corresponde a Los Dedos, una serie de terrazas marinas cortadas por quebradas que se extienden por unos 700 m en sentido Oeste-Este a 1.5 km de la línea de costa. Muchos de los especímenes aquí estudiados procedentes de esta localidad, fueron colectados por el autor en diversas campañas realizadas entre 2000 y 2007.

La localidad El Morro (27°09'55,40'' S, 70°54'47'89'' W) (Fig. 4E) incluye los principales afloramientos del Miembro homónimo de la FBI, que se ubican en las quebradas situadas al Sudeste del Morro Copiapó, a unos 3 km de la línea de costa y a una altura aproximada de 97 m s.n.m. La mayoría de los especímenes del Miembro Morro empleados en el presente estudio proceden de esta localidad y pertenecen a la colección del Museo Paleontológico de Caldera. Algunos de dichos especímenes fueron colectados durante la visita a esta localidad realizada en 2007.

La localidad Las Arena (27°04'45,33'' S, 70°48'45,72'' W) (Fig. 3A y 4D) corresponde a una serie de afloramientos y canteras ubicadas al Sur de la ciudad de Caldera. Se trata de areniscas y gravas bioclásticas con una alta abundancia de fósiles pequeños y que permiten la buena preservación de los huesos de mayor tamaño. Estos sedimentos han sido asociados al Miembro Morro (Walsh & Suárez, 2005).

Por último, resulta oportuno mencionar una nueva localidad identificada durante la prospección realizada en Noviembre de 2007, en el marco de la presente tesis. Denominada como los Hidrocultivos (27°08'10,52'' S, 70°53'03'99'' W) (Fig. 4A-B) se trata de una secuencia de areniscas, en su mayoría de estratificación plana, atribuibles a la base de la FBI (Miembro Morro). Estos afloramientos se ubican a unos 70 m de la línea de costa y a una altura aproximada de 16 m s.n.m. Durante la prospección se observaron fragmentos de vertebrados *in situ* y rodados, colectándose muestras para su determinación.

c. Conocimiento actual de la Ornitofauna Neógena del Pacífico Sudeste y Atlántico Suroeste

Pese a que el registro fósil de las aves marinas es uno de los más extensos (Olson, 1985a), existe una clara diferencia entre lo que sabemos del hemisferio norte respecto al sur. De los 368 registros de aves marinas presentados por Warheit (2002), solo el 25 % proceden del hemisferio

sur y de ellos solo el 27% procede de Sudamérica; diferencia explicada fundamentalmente por factores sociales e históricos (i.e. fondos, mása crítica de investigadores, periodo de estudio de las localidades). En este marco, cualquier nuevo estudio de la ornitofauna fósil sudamericana, representa un aporte significativo a nuestro entendimiento de las dinámicas que han moldeado la ornitofauna actual.

En virtud de las similitudes zoogeográficas señaladas anteriormente (ver II.1.b), resulta útil para el presente estudio resumir los antecedentes paleontológicos no solo de las formaciones marinas de Chile, si no que también de Perú y Argentina. Dado el rango cronológico abarcado por la FBI solo se comentaran los registros Neógenos, considerando un total de 69 registros procedentes de 15 localidades (Fig. 5) que representan a 9 formaciones (Fig. 6).

De las tres formaciones marinas con registro de aves en Chile, la FBI es la que concentra la mayor abundancia y riqueza de especies, siendo los Spheniscidae los más abundantes (Chávez, 2008). Consecuentemente, los primeros estudios sobre la ornitofauna de la FBI se centraron en dicha familia, asignando la mayor parte de los registros a géneros originalmente descritos para el Mioceno de Argentina (Fritis, 2001). Este arreglo taxonómico fue acogido y ampliado por algunos autores posteriores (i.e. Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002; Acosta Hospitaleche & Canto, 2005; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2005), mientras que otros han sugerido que la mayor parte de los Spheniscidae de la FBI puede asociarse con géneros actuales (Walsh, 2004; Walsh & Suárez, 2006; Chávez, 2007). Walsh & Hume (2001) presentan una primera aproximación general a la ornitofauna de la unidad, identificando por primera vez la presencia de Diomedidae, Phalacrocoracidae, Sulidae y Pelagornithidae. Trabajos posteriores han ampliado los registros de dichas familias y adicionado los primeros registros de Procellariidae (Chávez, 2005a; Chávez & Stucchi, 2006; Sallaberry *et al.*, 2007; Chávez *et al.*, 2007). Las restantes unidades chilenas con

registro de aves corresponden a las Formaciones Coquimbo y La Portada. El registro de la Formación Coquimbo atribuido al Mioceno incluye las familias Diomedidae y Spheniscidae (Chávez, 2005b; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2006a), mientras que en el Plioceno de la Formación La Portada se han registrado las familias Phalacrocoracidae, Spheniscidae y Falconidae (Emslie & Guerra, 2003). Un sumario reciente del registro chileno puede hallarse en Chávez (2008).

En territorio peruano, la Formación Pisco (FP) (Mioceno Medio – Plioceno) concentra la mayor parte del registro de aves fósiles. Al igual que en el caso de la FBI y pese a la existencia de algunos listados previos (i.e. Muizon & De Vries, 1985), los Spheniscidae han concentrado la atención de los investigadores (Noriega & Tambussi, 1989; Stucchi, 2002; Stucchi *et al.*, 2003; Göhlich, 2007). El primer estudio amplio de la ornitofauna de la FP es el realizado por Cheneval (1993), quien presenta preliminarmente a las familias Spheniscidae, Procellariidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Pelagornithidae y Scolopacidae. Más recientemente se han realizado estudios más acabados sobre estas familias (i.e. Stucchi, 2003; Urbina & Stucchi, 2005a; Chávez *et al.*, 2007) y se ha mencionado la presencia de Diomedidae, Vulturidae, Ciconiidae, Laridae y Pelecanidae (Stucchi & Urbina, 2005; Stucchi & Emslie, 2005; Urbina & Stucchi, 2005b; Stucchi, 2006). Adicionalmente existen registros de Spheniscidae (Acosta Hospitaleche & Stucchi, 2005) y Sulidae (Stucchi & De Vries, 2003) en el techo de la Formación Chilcatay (Oligoceno Tardío - Mioceno Medio). Un sumario más extenso de los registros peruanos puede hallarse en Stucchi (2006).

Al igual que en Chile, los Spheniscidae son las aves más abundantes en las formaciones marinas neógenas de Argentina. Las seis especies descritas a la fecha han sido asignadas a géneros extintos: *Palaeospheniscus*, *Paraptenodytes*, *Eretiscus* y *Madrynornis* (Acosta Hospitaleche, 2004; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007b). Estos registros se concentran en el

Mioceno Inferior de las Formaciones Monte León, Gaiman y Chenque, existiendo también registros en el Mioceno Superior de la Formación Puerto Madryn. Adicionalmente, se ha reportado la existencia de Anatidae, Diomedidae y Accipitridae en el Mioceno Superior de Puerto Madryn (Tonni, 1979; Olson, 1984; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007a; Picasso *et al.*, 2007). Un sumario de los registros publicados en Argentina pueden hallarse en Tambussi & Noriega (1996).

3. HIPOTESIS Y OBJETIVOS

a. Hipótesis

Dada la imposibilidad de desarrollar un modelo experimental y el hecho de que las premisas de base para el presente estudio, tales como los parámetros diagnósticos y los patrones zoogeográficos se consideran estándar, no se han definido hipótesis particulares. Sin embargo, los antecedentes antes descritos permiten formular las siguientes preguntas que guiarán el estudio:

¿Cómo se relacionan de un punto de vista taxonómico la ornitofauna de la Formación Bahía Inglesa con la de otros depósitos de igual edad ubicados al norte (i.e. Perú, Norteamérica) y al sur (i.e. Patagonia argentina) de la misma?

¿Qué relaciones taxonómicas existen para los fósiles de la familia Spheniscidae descritos para ambos márgenes de Sudamérica?

¿Cómo se relacionan de un punto de vista taxonómico la ornitofauna de la Formación Bahía Inglesa con la ornitofauna actual que habita en la misma región?

¿Se debe la ausencia de aves continentales y litorales en la Formación Bahía Inglesa a factores tafonómicos, ambientales, o bien a un sesgo en la colección de los especímenes?

¿Es posible a través de los análisis taxonómicos dar cuenta de algunas características ambientales del ambiente costero durante el Mioceno Superior – Plioceno Superior?

b. Objetivos

Para responder estas preguntas el objetivo general propuesto para esta investigación es llevar a cabo un análisis taxonómico de los fósiles de aves procedentes de la Formación Bahía Inglesa, mediante la revisión de las principales colecciones existentes en Chile y el estudio de nuevos ejemplares. Como objetivos específicos se propone:

- 1.- Identificar los taxones de aves presentes en cada miembro de la Formación Bahía Inglesa y discutir su utilidad como indicadores paleoambientales y fósiles guía.
- 2.- Comparar los taxones presentes en la Formación Bahía Inglesa con los existentes en otras formaciones marinas neógenas de Chile, Perú y Argentina, y la ornitofauna actual en la zona.
- 3.- Revisar detalladamente los ejemplares fósiles de la familia Spheniscidae de ambos márgenes de Sudamérica, especialmente los ya descritos formalmente.
- 4.- Realizar una revisión general de la zoogeografía de las aves marinas registradas actualmente en el litoral chileno, con énfasis en aquellas que pudieran permitir inferencias paleoambientales.
- 5.- Discutir la posibilidad de efectuar interpretaciones paleoambientales a partir de los taxones identificados en la Formación Bahía Inglesa.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

1. ACRÓNIMOS

Se brinda a continuación un listado de los acrónimos institucionales mencionados en el presente estudio: ACH, Aduana Metropolitana de Chile (Santiago, Chile); AMNH, American Museum of Natural History (New York, USA); IZUA, Instituto de Zoología de la Universidad Austral de Chile (Colección Ornitológica) (Valdivia, Chile); MACN, Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (División de Paleontología) (Buenos Aires, Argentina); MBLUZ-P, Museo de Biología de la Universidad del Zulia (Sección de Paleontología) (Maracaibo, Venezuela); MEF-PV, Museo Paleontológico “Egidio Feruglio” (Paleontología de Vertebrados) (Trelew, Argentina); MLP, Museo de La Plata (Paleontología de Vertebrados) (La Plata, Argentina); MPC, Museo Paleontológico de Caldera (Caldera, Chile); MUSM, Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos (Colección paleontológica) (Lima, Perú); OU, Otago University (Otago, Nueva Zelanda); SAM-PQ-L, South African Museum (Cenozoic Paleontology) (Ciudad del Cabo, Sudáfrica); SGO-PV, Museo Nacional de Historia Natural (Paleontología de Vertebrados) (Santiago, Chile); UCHZV, Departamento de Zoología de Vertebrados de la Universidad de Chile (Colección osteológica) (Santiago, Chile); USNM, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Vertebrate paleontological collections) (Washington, USA); y UOP, University of Portsmouth (Portsmouth, UK).

Dos formaciones geológicas son mencionadas a lo largo del presente estudio mediante acrónimos, a fin de simplificar la redacción: FBI, Formación Bahía Inglesa; y FP, Formación Pisco. Los acrónimos y/o abreviaturas utilizados en las figuras son explicados en sus respectivas leyendas, a excepción de los acrónimos anatómicos que pueden hallarse en el Anexo 2.

2. MATERIALES

a. Materiales de estudio

Para la elaboración del catálogo crítico de las aves de la FBI, se estudió el mayor número posible de especímenes publicados depositados en colecciones nacionales, junto con materiales inéditos colectados por el autor y facilitados por la Sociedad Paleontológica de Chile, los que fueron depositados en la Colección del Museo Paleontológico de Caldera (Caldera, Chile). Algunos especímenes no pudieron ser revisados, ya sea por hallarse en calidad de préstamo en otras instituciones (i.e. SGO-PV 1104) o bien por encontrarse en estudio. Los especímenes presentados bajo la sigla ACH, se encuentran actualmente en posesión de la Aduana Metropolitana de Chile y fueron decomisados durante inspecciones realizadas por esta entidad en 2005. Su depósito final debe ser definido por los tribunales.

b. Materiales de comparación

Un listado de los especímenes comparativos puede consultarse en el Anexo 3. A fin de realizar las comparaciones requeridas para la determinación de los taxones chilenos, se visitó las principales colecciones paleontológicas de Perú y Argentina ubicadas en las siguientes instituciones: Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos (Lima, Perú), Museo Paleontológico “Egidio Feruglio” (Trelew, Argentina), Museo de La Plata (La Plata, Argentina) y Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina). Debido a las limitaciones de tiempo y el volumen de especímenes disponibles, se centró el análisis en los especímenes tipo disponibles.

Los especímenes actuales de comparación pertenecen a la Colección Osteológica del Departamento de Zoología de Vertebrados de la Universidad de Chile (Santiago, Chile) y a la

Colección Ornitológica del Instituto de Zoología de la Universidad Austral de Chile (Valdivia, Chile), así como a la colección privada del autor. Infortunadamente, el incendio producido el 3 de Diciembre de 2007 que consumió el Edificio Emilio Pugin de la Universidad austral, destruyó por completo las colecciones alojadas en el Instituto de Zoología “Ernst F. Kilian”. La colección ornitológica incluía más de 120 especímenes osteológicos, algunos de los cuales no se encuentran representados en otras colecciones nacionales o bien se hallan subrepresentados.

A fin de subsanar la falta de especímenes comparativos se recurrió al uso de datos publicados y fotografías. La fuente de las medidas presentadas en las tablas es indicada en su respectiva leyenda cuando es necesario.

3. METODOS

a. Determinaciones taxonómicas y nomenclatura

Las determinaciones taxonómicas del presente estudio se realizaron teniendo en consideración las diagnósis existentes para cada taxón, la anatomía comparada, el rango de tamaños y las proporciones morfométricas de los especímenes. Dado que las localidades y sus edades han sido previamente definidas (ver II.2.), solo se alude la localidad y su rango temporal en la procedencia estratigráfica.

Los conjuntos para los cuales se presume una relación próxima o bien pertenecen a un determinado taxón, son acompañados del prefijo *aff.* (latín, *affinis*, afín o relacionado a); mientras que el prefijo *cf.* (latín, *confer*, comparado) se utiliza en aquellos especímenes que solo presentan una similitud morfológica general, que no necesariamente denota una relación cercana. En aquellos casos en que la asignación genérica se considera provisoria, el género es acompañado de un signo de interrogación (?).

Se siguió la nomenclatura osteológica de Baumel & Witmer (1993), ocasionalmente complementada con la ofrecida por Howard (1980) y Livezey & Zusi (2006). Ocasionalmente se a utilizado una nomenclatura taxonómica especial, como ocurre en el caso de los Procellariidae en los que se ha utilizado la nomenclatura subfamiliar sugerida por Kuroda (1954), mientras que para el género *Puffinus* se utiliza el arreglo de Penhallurick & Wink (2004). En los casos en que se presenta una nomenclatura especial se ha señalado el autor acompañado del prefijo *sensu* (latín, según o en el sentido de).

b. Determinación de diversidad

Dada las múltiples dificultades que presenta la aplicación de índices ecológicos actualistas en conjuntos fósiles (i.e. imposibilidad de estimación del N real, resolución del estrato, efecto producido por el retrabajo), solo se determinó la riqueza de especies (S) y el porcentaje de representación de especies. La riqueza de especies corresponde al número de especies presentes en un área determinada y es el índice de diversidad más simple. Si bien no resulta tan confiable ni informativo como aquellos que incluyen N , permite una primera aproximación a la diversidad y una contrastación rápida respecto a localidades de edad y ambiente similar. El porcentaje de representación de especies se obtuvo respecto al total de especímenes estudiados y representa una aproximación sobrestimada al Número de Individuos por especie (n_i). Para esto solo se consideró los especímenes procedentes del Miembro *Bonebed*. Este porcentaje permite una estimación inicial de la dominancia.

Por último se graficó la representación de especies por orden en función del tiempo, utilizando como base las faunas de aves marinas Neógenas de Warheit (1992). Ésto se realizó

con la finalidad de contrastar el registro de la FBI respecto a los antecedentes publicados para el Pacífico Noreste.

c. Análisis tafonómico

Se realizó una primera aproximación a la tafonomía de la ornitofauna del Miembro *Bonebed*, para lo cual se estimó la representación de distintas partes esqueléticas, del grado de articulación y de fragmentación. Para la estimación de la representación de distintas partes esqueléticas se utilizó dos grupos de aves definidos desde una perspectiva *taxon-free* (*sensu* Damuth, 1992). Esta perspectiva facilita la comparación con otras comunidades y permite establecer categorías a partir de características comunitarias o por agregación de características de las especies, como por ejemplo su tipo de locomoción (Cruz, 2005). Así se emplean dos de las tres categorías establecidas por Cruz (2005): “Aves exclusivamente nadadoras” (que en este caso solo incluye a los Sphenisciformes) y “Aves voladoras” (que incluye a los demás ordenes registrados). Estas categorías resultan útiles no solo para la comparación con los antecedentes publicados, si no que también permiten hacer observaciones sobre el efecto de la locomoción en la construcción esquelética. Los elementos esqueléticos se agruparon según las siguientes unidades anatómicas: a) extremidades anteriores: húmero, radio, ulna, carpometacarpo, falanges manuales; b) cintura escapular: escápula, coracoides, fúrcula; c) extremidades posteriores: fémur, tibiotarso, fíbula, *patella*, tarsometatarso, falanges pedales; d) cintura pélvica: pelvis, sinsacro; y e) esqueleto axial: cráneo, mandíbula, vértebras, costillas y esternón.

El grado de articulación se presenta como porcentajes del total de muestras y se estableció según las siguientes categorías: a) Articulados: cuando dos o más huesos se hallan en posición anatómica y contacto directo; b) Semiarticulados: cuando dos o más huesos con correspondencia

anatómica se hallan asociados o en contacto directo, pero no en posición anatómica; y c) Desarticulados: cuando dos o más huesos sin correspondencia anatómica directa se encuentran asociados o cuando se encuentra un hueso aislado.

Finalmente la proporción de elementos fracturados se presenta como porcentaje del total de las muestras y se estableció en base a dos categorías: a) Fracturados: cualquier hueso que presente roturas o al que le falten fragmentos y que no sea producto de la manipulación postextracción (cuando pueda ser establecido); y b) No fracturados: aquellos que se encuentran íntegramente conservados.

IV. RESULTADOS

CATALOGO CRÍTICO DE LAS AVES DE LA FORMACIÓN BAHÍA INGLESA

SISTEMATICA PALEONTOLÓGICA

Clase AVES Linnaeus, 1758

Orden PROCELLARIIFORMES Fürbringer, 1888

Familia DIOMEDEIDAE Gray, 1840

DISTRIBUCIÓN CRONOLÓGICA Y GEOGRÁFICA: Eoceno Tardío - Actualidad. Actualmente en todos los océanos del hemisferio sur hasta aproximadamente los 25° S, costa occidental de Sudamérica hasta las Galápagos y en el Pacífico norte. Registro fósil dentro de la misma área, en el Atlántico norte y en Europa (Paratethys).

Género *Thalassarche* Reichenbach 1853

Thalassarche cf. melanophrys

(Fig. 7G-N)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1012; *neurocraneum*. MPC 1013; *calvaria* parcial. MPC 1134; epífisis de ulna derecha. MPC 1113; epífisis de ulna izquierda. MPC 1136; extremo proximal de tarsometatarso izquierdo. MPC 1129; falange pedal.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: MPC 1129; Miembro Morro (Serravalliano-Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 1012, 1013, 1134, 1136; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita. MPC 1113; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Las Arenas.

COMENTARIOS: La identificación preliminar de MPC 1012 y MPC 1013 ha sido modificada por el presente estudio. Originalmente fueron citados como *aff. ?Thalassarche* (Chávez, 2005a; 2008), pero el examen detallado y la asociación de nuevos especímenes han permitido refinar su asignación. La morfología general de estos especímenes difiere claramente de la vista en MPC 1011, siendo más similar a la observada en *Thalassarche melanophrys*, pese a ser ligeramente menores.

La constricción interorbital de los frontales es menor que en MPC 1011 y *Phoebetria*, siendo más similar a lo observado en *T. melanophrys* y *T. cauta* (Tabla 2) (si bien Dénes & Silveira (2007) plantean que *T. cauta* se caracteriza por presentar *fossa glandulae nasale* muy separadas, basan sus conclusiones en solo un espécimen y no presentan medidas). La *depressio frontalis* es conspicua en la región interorbital como en *T. melanophrys*, mientras que en *T. cauta* y *T. chlororhynchos* es inconspicua (Dénes & Silveira, 2007). La *crista temporalis* es conspicua sobre el *processus postorbitalis* y ensanchada posteriormente formando una superficie triangular para la inserción del *musculus adductor mandibulae externus profundus*. La *crista nuchalis transversa* es conspicua y en forma de “V” con el vértice orientado caudalmente a nivel de la *prominentia cerebellaris*, que no presenta cresta vertical como en *T. cauta* (Dénes & Silveira, 2007). El *foramen veni occipitalis externus* se ubican por sobre el margen ventral de la *prominentia cerebellaris* y por sobre el *foramen magnum* como ocurre en *Thalassarche*, mientras

que en *Phoebastria* se ubican laterales al *foramen magnum*. El *processus suprameaticum os squamosus* es de tamaño similar al de *T. chlororhynchos* y no tan desarrollado como en *T. melanophrys* o *P. inmutabilis*. Dado que el desarrollo de la *fossa glandulae nasale* se considera distintivo para algunos Diomedidae (Watson & Divoky, 1971), se aplicaron dos índices de proporciones que permitieron discriminar entre los cuatro géneros actuales de Diomedidae (Fig. 8). En este sentido, las proporciones de MPC 1011 resultaron ser más próximas a las de *T. melanophrys* y *T. cauta* que a las de cualquier otra especie evaluada.

Los elementos postcraneales aquí incluidos han sido asignados al mismo taxón en virtud de su morfología similar a la de *T. melanophrys* y sus dimensiones. La ulna presenta un *tuberculum carpale* bien desarrollado como en la mayoría de los Diomedidae, a excepción de *D. rumana* Grigorescu & Kessler, 1988 en el que es comparativamente pequeño; y la incisura *tuberculum carpale* es ligeramente más profunda que la vista en *Diomedea* y *Phoebastria*. Si bien Olson & Rasmussen (2001) plantean que la robustez del tarsometatarso permite una diferenciación efectiva entre *Thalassarche-Phoebetria* y *Diomedea-Phoebastria*, no ofrecen una cuantificación de este rasgo. Al evaluar tres posibles índices de robustez, se observó que el más efectivo corresponde a la proporción entre el largo total y el ancho proximal (Tabla 3), para el cual *Diomedea-Phoebastria* (≥ 5.2) presentan valores mayores que *Thalassarche* (≤ 5). Infortunadamente, este índice no puede utilizarse en especímenes incompletos como MPC 1136, el cual presenta un extremo proximal ancho respecto a la diáfisis (2.4) como en *Thalassarche* (2.3-2.5) y *Diomedea* (2.4) (Tabla 4). Similar a lo observado en *T. melanophrys*, la *crista plantaris medialis* es más conspicua proximalmente y la *crista lateralis* se desvía medialmente hacia su extremo caudal, donde es más prominente que la *crista medialis*. Ambas crestas no

llegan a unirse a nivel medio como se ha descrito en *Diomedea*, *P. inmutabilis*, *P. albatrus* y *T. cauta* (Chandler, 1990).

Los materiales aquí descritos pertenecen a un albatros de talla pequeña, próximo a la mínima observada en *T. melanophrys* y en el rango de *Phoebetria fusca* (Tabla 2 y 3). Este rango es similar al observado en MUSM 207 del Mioceno Tardío de Montemar, FP, Perú (Stucchi & Urbina, 2005) y mayor al de *Phoebastria rexsularum* Olson & Rasmussen, 2001 del Plioceno de USA. Es posible que el espécimen peruano pertenezca al mismo taxón que los aquí descritos, aunque de momento no es posible establecer esta relación con certeza.

***Thalassarche* sp.**

(Fig. 7A-F)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1011; *neurocranium*. MPC 1093; esternón en matriz. MPC 1131; epífisis proximal de húmero derecho. MPC 1132, 1133; epífisis proximal de húmero izquierdo. MPC 1135; fragmento de sinsacro.

PROCEDENCIA: Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Originalmente MPC 1011 fue mencionado como *cf. Diomedea* (Chávez, 2005a; 2008), sin embargo una comparación más detallada del espécimen y la asociación de elementos postcraneales sugieren una mayor afinidad con el género *Thalassarche*. Los caracteres que sustentan la nueva asignación incluyen el foramen del nervio óptico no ocluído (Dénes & Silveira, 2007) y el *cruz dorsale fossae* alto que oculta la *fossa pneumotricipitalis* en vista caudal.

La constricción interorbital de los frontales es mayor que en *T. cf. melanophrys*, siendo similar a lo observado en *Phoebetria* y *D. exulans* (Tabla 2). La *depressio frontalis* no parece extenderse hacia la región interorbital. La *crista temporalis* es conspicua y redondeada en el contacto con la *crista nuchalis transversa* como en *Diomedea*, *T. cauta* y *T. chlororhynchos* (Dénes & Silveira, 2007). La *crista nuchalis transversa* es inconspicua y más recta que en *T. cf. melanophrys*. La *prominentia cerebellaris* no presenta cresta vertical. No se aprecian los *foramen veni occipitalis externus*. Como en *T. cauta* no se aprecia desarrollo del *processus suprameaticum os squamosus* (Dénes & Silveira, 2007). Al igual que en *T. chlororhynchos* no se presentan procesos laterales al *condylus occipitalis*. Dado el estado de conservación del espécimen no es posible estimar con exactitud las proporciones de la *fossa glandulae nasale*, aunque la proporción entre el ancho interorbital y el ancho paraoccipital (0.1) es similar a la que puede hallarse en *Diomedea exulans* (0.11).

Los elementos postcraneales han sido asociados fundamentalmente en base a su rango de tamaño. La morfología del esternón es muy similar a la de *T. melanophrys*, sin embargo las descripciones y especímenes comparativos disponibles son muy limitados. En el caso de los húmeros solo se ha encontrado un posible carácter útil para la determinación genérica: el desarrollo del *cruz dorsale fossae*. Mientras es alto y oculta la *fossa pneumotricipitalis* en *Thalassarche* y *Phoebetria*, en *Diomedea* y *Phoebastria* es bajo y deja a la vista la *fossa pneumotricipitalis*. En base a los caracteres observados en el conjunto de especímenes y a la distribución actual de los Diomedidae, se estima más plausible una asignación de los especímenes al género *Thalassarche*.

El rango de los materiales aquí descritos es próximo a la máxima o ligeramente mayor al observado en *T. melanophrys*, coincidiendo con el de *Diomedea thyridata* Wilkinson, 1969 del

Mioceno Tardío de Australia y con el del único espécimen reportado para el Plioceno Temprano de Langebaanweg, Sudáfrica (Olson, 1985b). Dado que en la actualidad la mayoría de los Diomedidae del Hemisferio sur puede hallarse en los tres continentes, no resulta imposible que se trate de una misma especie de amplia distribución, sin embargo el rango de tamaño por si solo no es suficiente para asumir esta situación. Es probable que los especímenes previamente mencionados como *Diomedea* sp. por Walsh & Hume (2001) pertenezcan a este mismo taxón.

Género *Phoebetria* Reichenbach 1853

Diomedidae indet. cf. *Phoebetria*

(Fig. 7O-P)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1130; *rostrum* parcial.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: El *rostrum* MPC 1130 presenta los surcos laterales ubicados a la mitad de la distancia entre el culmen y la tomia, mientras que en *Thalassarche* se sitúan en el tercio superior. La forma general es grácil, con la región anterior recta mientras que el culmen asciende caudalmente produciendo un perfil cóncavo. El corte transversal posterior forma un arco apuntado y el anterior posee forma ovoidal. Los márgenes de las aperturas nasales se encuentran dañados dificultando la interpretación de su forma y tamaño originales, pero es claro que se sitúan posteriormente. La curvatura de la *crista tomialis* es poco pronunciada. En estos aspectos,

MPC 1130 resulta afín con *Phoebetria*, sin embargo también presenta semejanza a *Diomedea* y *Phoebastria*.

Si bien el tamaño de este espécimen es similar al esperado para el cráneo MPC 1012, su morfología difiere de la esperada para *Thalassarche*, por lo cual no es posible establecer una relación directa con el mismo. El ancho posterior es similar al observado en *T. melanophrys*, *T. bulleri* y *P. palpebrata* (MPC 1012: 24.7 mm; *T. melanophrys*: 25.6 mm; *T. bulleri*: 24.7 mm; *P. palpebrata*: 25.5 mm); coincidiendo con el de *Diomedea thyridata* Wilkinson, 1969 del Mioceno Tardío de Australia. No obstante *D. thyridata* ha sido considerado más afín con *Thalassarche* (Wilkinson, 1969) por lo que no es posible vincularlo con el presente registro. Con base en la morfología y considerando la distribución actual de los Diomedidae y las dimensiones del espécimen; se ha optado por vincular a MPC 1012 con *Phoebetria*. No existen registros neógenos previos atribuidos a *Phoebetria*.

Diomedidae indet.

(Fig. 7Q-R)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1137; fémur izquierdo. MPC 1138; extremo distal de fémur izquierdo.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: El espécimen MPC 1138 (previamente citado como MC 102) fue originalmente identificado erróneamente como Spheniscidae indet. (Fritis, 2000).

Estos especímenes pertenecen a un albatros de talla grande, próximo al rango de *Diomedea exulans*. Como se puede observar en la Tabla 3, las proporciones entre el carpometacarpo y el fémur se mantienen estables en la mayoría de los Diomedidae, a excepción de *Diomedea* en el que el carpometacarpo es ligeramente más grande. En base a las proporciones señaladas, se estima que para la longitud de MPC 1137 se esperaría un carpometacarpo de aproximadamente 126 mm de longitud, lo cual es ligeramente menor a lo esperado para *D. exulans* y a lo observado en MUSM 258 del nivel Montemar de la FP (Stucchi & Urbina, 2005). La proporción entre los especímenes aquí descritos y el espécimen hallado en Perú, es ligeramente mayor a la esperada en otros Diomedidae ($1.4 > 1.3$) (Tabla 3). Un rango de tamaño similar se a estimado para la falange pedal USNM 336381 del Mioceno Tardío de Puerto Madryn (Olson, 1984).

El rango de estos materiales coincide con el de *Diomedea californica* Miller, 1962 del Mioceno de USA y de *Phoebastria anglica* (Lydekker, 1891) del Plioceno de Inglaterra (Dyke *et al.*, 2007) y USA (Olson & Rasmussen, 2001). Infortunadamente los materiales hallados en Sudamérica no permiten realizar una identificación genérica, por lo cual no es posible vincular estos materiales con los descritos para el Hemisferio Norte. En conjunto, los especímenes Sudamericanos confirman la existencia de al menos una especie de gran albatros durante el Mioceno en el Hemisferio Sur.

Familia PROCELLARIIDAE (Boie, 1826)

DISTRIBUCIÓN CRONOLÓGICA Y GEOGRÁFICA: Eoceno Tardío - Actualidad.
Actualmente en todos los océanos. Registro fósil dentro de la misma área, excepto en el Atlántico Noreste y en el Antártico.

Género *Fulmarus* Stephens, 1826

***Fulmarus* sp.**

(Fig. 9I)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1013; húmero derecho con extremo proximal deteriorado.
MPC 1014; extremo distal de húmero izquierdo.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: Techo del Miembro Morro (Langhiano - Tortonian),
Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Estos especímenes fueron originalmente atribuidos por el autor a la tribu Puffinini (Chávez, 2005a; 2008), sin embargo durante el presente estudio se constató que ambos elementos pertenecen a un Fulmarinae. Los caracteres que fundamentan esta nueva asignación incluyen el corto *processus supracondylaris dorsalis*, la *fossa musculus brachialis* profunda y el *epicondylus ventralis* bajo y expandido (Howard, 1984; Olson, 1985b).

Si bien el extremo proximal de MPC 1013 se encuentra mal conservado, no hay evidencia de la depresión caudal bajo el *caput humeri* observada en *Thalassoica*, *Daption*, *Pagodroma*,

Pterodroma, *Lugensa*, *Pachyptila* y *Halobaena* (Howard, 1984; Seguí *et al.*, 2001). Esto concuerda más con lo descrito para *Fulmarus* (Howard, 1984). El *tuberculum dorsale* se ubica ventral al eje de la diáfisis como ocurre en Puffininae, *Fulmarus*, *Pterodromoides*, *Lugensa* y algunas especies de *Pterodroma* (Seguí *et al.*, 2001). La epífisis distal posee una configuración similar a la de *Fulmarus*. La *fossa musculus brachialis* no es tan profunda como en *Pachyptila*, *Pagodroma* y *Halobaena*; y al igual que en *Daption* no se extiende proximalmente más allá del *processus supracondylaris dorsalis* (Olson, 1985b), pero a diferencia de éste la inserción del *latissimus dorsi posterioris* no está marcada. El *processus supracondylaris dorsalis* se ubica distalmente, es triangular y muy corto, con una elevación menor al 50% del ancho distal como se ve en *Daption* y *Pachyptila*, mientras que en *Fulmarus* es mayor al 80% (Howard, 1984). La compresión caudocraneal distal de la diáfisis es más similar a la esperada en algunos Puffininae. Pese a las diferencias señaladas respecto a las especies actuales de *Fulmarus*, las proporciones confirman una mayor afinidad con dicho género (Fig. 11).

Las dimensiones de estos especímenes son intermedias entre *Fulmarus miocaeus* Howard, 1984 del Mioceno Medio de USA y *F. glacialis* (Tabla 6). Este rango resulta menor al de *F. hammeri* Howard, 1968 del Mioceno Tardío de USA que es ligeramente mayor que *F. glacialis*; pero similar al sugerido para los húmeros de *Fulmarus* sp. del Plioceno Medio de Sacaco, FP, Perú (Cheneval, 1993) y al del Fulmarinae indet. del Plioceno Temprano de Sudáfrica (Olson, 1985b). En conjunto los especímenes de Chile y Perú confirman la existencia de al menos una especie de *Fulmarus* durante el Neógeno en el Pacífico Sudeste.

Género *Pachyptila* Gmelin, 1789

***Pachyptila* sp.**

(Fig. 9A-C, F-G)

MATERIAL REFERIDO: MPC 601; *neurocraneum*. MPC 1128; ulna izquierda.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: MPC 1128; Miembro Morro (Langhiano-Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 601; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: MPC 601 fue asignado por Sallaberry *et al.* (2007) al género *Pachyptila*. En su descripción original, los autores enfatizan en su discusión anatómica dos caracteres que no resultan diagnósticos por si solos: la separación de las *fossa temporalis* por la *prominentia cerebellaris* (rasgo que puede hallarse en Pelecanoididae, Oceanitidae, Fulmarinae y algunos Puffininae) y el desarrollo de la *fossa glandulae nasalis* (que puede variar considerablemente inter e intraespecíficamente); basando su asignación fundamentalmente en la proporción del ancho lagrimal respecto al ancho postorbital.

Pese a dichas falencias, el presente estudio concuerda en la determinación genérica del espécimen. Los lagrimales anquilosados, la posición del *processus postorbitalis* a nivel del *processus zygomaticum os squamosus*, la *fossa temporalis* baja, el desarrollo de la *crista temporalis* y el poco desarrollo de la *crista nuchalis transversa* confirman la asignación del espécimen a la subfamilia Fulmarinae (*sensu* Kuroda, 1954). La constricción interorbital de los frontales y la expansión lateral de la *fossa glandulae nasalis* es similar a la observada en *Pachyptila*, *Daption* y *Thalassoica*; diferenciando al espécimen de *Pterodroma*, *Pagoroma* y

Pterodromoides (Seguí *et al.*, 2001) en los que suele existir un menor desarrollo de la *fossa glandulae nasales*. Sin embargo el grado de constricción interorbital presente en MPC 601 resulta relativamente inusual, aunque ha sido observado en *Pachyptila vittata*, *P. tutur*, *Puffinus griseus*, *Oceanites oceanicus*, *Pelecanoides* y *Pterodroma jugabilis* Olson & James, 1991. El escaso desarrollo de la *crista nuchalis transversa*, el *processus postorbitalis* estrechos y las proporciones resultan más afines con *Pachyptila* (ver Tabla 5); lo cual queda representado al graficar la proporción entre el ancho lagrimal respecto al ancho postorbital *versus* la longitud del *neurocranium* respecto al ancho postorbital (Fig. 10).

La ulna MPC 1128 ha sido asignada al mismo taxón en virtud de su morfología general y sus dimensiones en el rango de *P. belcheri* y *P. desolata* (longitud máxima MPC 1128: 52.5 mm; *P. desolata*: 52.4-59.2 mm; *P. belcheri*: 51.6- 55.2 mm).

Las dimensiones de MPC 601 son intermedias entre *P. belcheri* y *P. vittata*, lo que sugiere un animal en el rango de *P. desolata*. Esto es similar a las dimensiones sugeridas para *Pachyptila* sp. B del Plioceno Temprano de Sudáfrica (Olson, 1985b; 1985c) y posiblemente a *Pachyptila* sp. del Plioceno Temprano de USA (Olson & Rasmussen, 2001). No es posible de momento sugerir una afinidad entre dichos registros. Los materiales aquí descritos corresponden a los registros más antiguos del género a nivel mundial.

Fulmarinae indet. aff. *Pachyptila*

(Fig. 9H)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1114; húmero izquierdo.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro.

COMENTARIOS: Si bien la forma triangular del *processus supracondylaris dorsalis* recuerda a la observada en Laridae, la ausencia del *sulcus scapulo-tricipitalis* y de una *fossa pneumotricipitalis* fuertemente bipartida permiten asignar el presente espécimen a Procellariidae. El *processus supracondylaris dorsalis* corto y la configuración general de la epífisis distal sugieren una mayor afinidad con los Fulmarinae.

Ya que el extremo proximal se ha perdido, no es posible conocer la configuración del *caput humeri*. El margen de la *crista deltopectoralis* está muy engrosado, particularmente en el extremo distal; y al igual que en *Pachyptila*, *Pagodroma* y *Halobaena* no presenta la proyección en forma de garfio (“*hoocklike point*” *sensu* Howard, 1984) presente en *Fulmarus*, *Thalassoica*, *Daption* y ocasionalmente en *Pterodroma*. No se distingue la inserción del *latissimus dorsi posterioris*. Solo se conserva el extremo proximal de la *crista bicipitalis*, pero en base al ángulo de la *crista deltopectoralis* respecto al eje medial de la diáfisis se infiere que su extensión pudo ser similar a la observada en *Pachyptila* o *Daption*. Mientras no se realice una limpieza más exhaustiva, se desconoce la profundidad de la *fossa musculus brachialis*. El *processus supracondylaris dorsalis* se ubica distalmente, es triangular y muy corto, con una elevación menor al 50% del ancho distal como se ve en *Daption* y *Pachyptila*; mientras en Puffininae y *Pterodroma* es más alongado y prominente. Como en *Pachyptila*, el *caput humeri* está situado ventral al eje medial de la diáfisis. Tanto las proporciones como la morfología general de MPC 1114 resultan similares a las de *Pachyptila salax* Olson, 1985c del Plioceno Temprano de Sudáfrica (Fig. 11), sin embargo, en

virtud del estado de conservación del espécimen solo se realiza una asignación tentativa al género *Pachyptila*.

Las dimensiones de este espécimen son mayores a las de cualquier especie viviente de *Pachyptila* e incluso a las de *P. salax* (Olson, 1985c) (Tabla 6). Si la asociación con el género se confirma, representaría la especie de *Pachyptila* de mayor tamaño.

Género *Daption* Stephens, 1826

Daption aff. capense

(Fig. 9J-M)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1173; fragmento proximal de ulna izquierda. MPC 1174; extremo proximal de ulna derecha.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: MPC 1174; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita. MPC 1173; Miembro Lechero (Tortoniano - Gelasiano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: La morfología de estos especímenes es muy similar a la observada en *Daption capense*. La *cotyla ventalis* es circular y más amplia que la *cotyla dorsalis*, que es semicircular y muy prominente en sentido cráneo-distal. El *olecranon* es corto y desviado en sentido ventral. La *facies articularis radialis* y la *impressio brachialis* son ligeramente más profundas que en *D. capense*, pero la posición y forma del *tuberculum ligamenti collateralis*, del *processus cotylaris dorsalis* y de la *impressio scapulo-tricipitalis* no presentan mayores

diferencias. La diáfisis es más facetada que en *D. capense*, con un *margo caudalis* marcado y una *facie cranialis* más aplanada.

En cuanto a las dimensiones, ambos especímenes están muy próximos a lo observado en *D. capense* (ancho a nivel de las *cotylas* MPC 1173: 6.8 mm; MPC 1174: 7.8 mm; *D. capense*: 7.4-7.6 mm). En virtud de las diferencias señaladas solo se ha establecido una relación de afinidad con la única especie moderna de *Daption*. Este es el primer registro Neógeno del género.

Género *Ardenna* Reinchenbach, 1853

Puffinae indet. cf. *Ardenna*

(Fig. 9D-E)

MATERIAL REFERIDO: MPC; *neurocranium*.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Este espécimen ha sido mencionado previamente como *cf. Puffinus* (Sallaberry *et al.*, 2006). Dado que este espécimen se encuentra actualmente en estudio (Suárez, pers. com.), solo se realizó una revisión preliminar para el presente estudio.

La morfología observada en el espécimen es distintiva de los Puffinae (*sensu* Kuroda, 1954): lagrimales libres, *processus postorbitalis* ubicado más anteriormente que el *processus zygomaticum os squamosus*, *fossa temporalis* profunda y *crista nuchalis transversa* marcada. Las diferencias más marcadas entre los géneros de Puffinae se hallan en el *rostrum* (Stucchi &

Urbina, 2005), por lo cual resulta difícil realizar una determinación genérica a partir de un *neurocranium* aislado. *Puffinus* en general presenta un cráneo más pequeño en comparación con *Procellaria*, *Calonectris* y *Ardenna* (*sensu* Penhallurick & Wink, 2004) (Stucchi & Urbina, 2005), en los que se presenta superposición de los rangos; sin embargo la longitud del *neurocranium* parece permitir una diferenciación más efectiva. Si bien en *Calonectris diomedea borealis* el cráneo es más largo que en algunas especies de *Procellaria* (i.e. *P. parkinson* y *P. cinerea*), es este último género el que presenta el mayor *neurocranium*, seguido por *Ardenna* (Fig. 12). Esto se explica porque *Calonectris* presenta un *rostrum* más largo en relación con el *neurocranium*, similar a lo que ocurre en *Puffinus*. MPC presenta un tamaño intermedio al observado en *Ardenna* y *Procellaria*, pero la ausencia de *rostrum* dificulta la asignación genérica. La proporción entre la longitud y el ancho postorbital resulta más afín con los Fulmarinae (Fig. 12), sin embargo esto puede ser inexacto, pues los *processus postorbitalis* no están completos, produciendo una sobrestimación de este índice. Con base en lo anterior y en la morfología general del espécimen, se sugiere una mayor afinidad con *Ardenna*.

Las dimensiones de MPC son ligeramente mayores a las de *A. creatopus* (Tabla 7). Solo existe un registro atribuido formalmente a *Ardenna*, procedente del Plioceno Tardío de USA (Olson & Rasmussen, 2001), que podría presentar dimensiones similares a las del espécimen aquí descrito. Tanto las proporciones como el tamaño de MPC resultan mayores a las del Puffinini indet. MUSM 352 del Mioceno Tardío de Aguada de Lomás, FP, Perú (Stucchi & Urbina, 2005); siendo también mayor que lo esperado para los elementos postcraneales reportados para la misma formación (Stucchi & Urbina, 2005). Sin embargo la morfología de MPC resulta similar a la del cráneo erróneamente atribuido por Cheneval (1993) a *Fulmarus* del Plioceno Temprano de

Sacaco Sur, FP, Perú (las imágenes ofrecidas por el autor sugieren una mayor afinidad con Puffininae).

Procellariidae indet.

MATERIAL REFERIDO: MPC 1292; fragmento proximal de ulna izquierda.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: Miembro Lechero (Tortoniano - Gelasiano), Localidad indeterminada.

COMENTARIOS: El presente espécimen es más grácil que los atribuidos a *Pachyptila* (MPC 1128) y a *Daption* (MPC 1174 y 1173). La *cotyla ventalis* y *dorsalis* son cráneodistal prominentes como ocurre en Procellariidae, mientras que en Laridae son más prominentes lateral y medialmente. La *impressio brachialis* es inconspicua, mientras que el *processus cotylaris dorsalis* y la *impressio scapulothoracalis* son muy conspicuas. La configuración grácil del espécimen permite su asociación con Procellariidae, dado que tanto los Pelecanoididae como los Hydrobatidae presentan ulnas proporcionalmente más robustas.

Si bien el ancho proximal de MPC 1292 (4.6 mm) es similar al de MPC 1128 (5 mm), el ancho de la diáfisis es significativamente menor (MPC 1292: 2.8 mm; MPC 1128: 4.3 mm). De momento no es posible ofrecer una asignación genérica del espécimen, sin embargo resulta claro representa un taxón diferente de los observados en los miembros más antiguos de la formación.

Orden SPHENISCIFORMES Sharpe, 1891

Familia SPHENISCIDAE Bonaparte, 1831

DISTRIBUCIÓN CRONÓLOGICA Y GEOGRÁFICA: Mioceno Medio – Actualidad (*sensu stricto*). Actualmente en todos los océanos del hemisferio sur. Registro fósil en Sudamérica y posiblemente en Sudáfrica y Nueva Zelanda; incluyendo registros cuaternarios dentro de su actual área de distribución.

Género *Spheniscus* Moehring, 1758

***Spheniscus urbinai* Stucchi, 2002**

(Fig. 13A-B, 14)

MATERIAL REFERIDO: ACH 01; cráneo incompleto. MPC 1007; rostro carente de extremo anterior.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: ACH 01; muy probablemente Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 1007; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Stucchi (2002) y Stucchi *et al.* (2003), presentan los primeros cráneos fósiles de Spheniscidae que incluyen *rostrum* bien conservado, pertenecientes a *Spheniscus urbinai* y *S. megaramphus*, revelando además que dicho elemento aportan los principales caracteres que permiten la distinción de ambas especies entre sí. En el marco del presente estudio se ha podido

comparar la morfología postcraneal de *S. urbinai* y *S. megaramphus* (MUSM 800), lo cual ha permitido constatar que tanto su morfología como su rango de tamaño resultan ser muy similares. Es debido a estas similitudes que solo el *rostrum* y especímenes directamente asociados a este pueden ser referidos con certeza a una de ambas especies.

La morfología de ACH 01 permite una asignación confiable a *Spheniscus urbinai*, sin presentar mayores diferencias con los especímenes previamente conocidos (Stucchi, 2002). Al igual que en el paratipo de *S. urbinai* MUSM 269, el cráneo es un 52% más grande que el de *S. humboldti*. Considerando los géneros actuales, la forma ligeramente curvada del *arcus jugalis* es considerada diagnóstica para los géneros *Spheniscus* y *Eudyptula* (Zusi, 1975), confirmando la afinidad de la especie con *Spheniscus*. Previamente solo el holotipo de *S. urbinai* (MUSM 401) incluía el extremo posterior del *arcus jugalis*, cuya morfología no difiere mayormente de la observada en ACH 01, ni con la observada en un espécimen inédito (MUSM 1026) procedente del Mioceno Tardío de Montemar, FP. La proporción entre la longitud del *rostrum* y el ancho a nivel del *processus postorbitalis* es 2, similar al obtenido previamente en el paratipo de *S. urbinai* MUSM 269 (1.7) (Stucchi, 2002). Los palatinos preservados en ACH 01 y anteriormente desconocidos en la especie, presentan una morfología similar a las formas actuales de *Spheniscus*, sin embargo, se observa un notable desarrollo de la *crista ventralis palatinum*. Esto puede asociarse a un fuerte desarrollo del *musculus pterygoideus*, cuya parte mayor se inserta en la superficie dorsal y a lo largo del margen lateral de los palatinos (Zusi 1975: 72-73). Estos músculos intervienen en la retracción del paladar y el descenso del *rostrum* y junto con el *musculus adductor mandibulae* proveen la fuerza de mordida. El extremo superior de la porción mayor de este último músculo se inserta en la *fossa temporalis*, por lo que el desarrollo y profundidad de la misma sugieren un marcado desarrollo de dicha musculatura (Stucchi, 2002).

El aparente desarrollo de ambos paquetes musculares y el índice de movilidad mandibular obtenido en los especímenes tipo (*sensu* Stucchi *et al.*, 2003), sugieren que esta especie estaba adaptada al consumo de grandes presas. Se requieren estudios específicos que contrasten esta hipótesis.

El perfil fuertemente convexo posteriormente, el extremo posterior notoriamente más ancho que el anterior en vista dorsal, la *papilla supranasalis* ensanchándose y comprimiéndose dorsoventralmente hacia el extremo posterior y las aperturas nasales cerradas anteriormente a la *fossa antorbitalis* permiten asignar el *rostrum* MPC 1007 a *S. urbinai*.

Si bien Walsh (2004) refiere muchos de los especímenes anteriormente presentados como *cf. Spheniscus* (Walsh & Hume, 2001) a *S. urbinai*, lo hace basado en sus dimensiones y su morfología afín a *Spheniscus*, lo cual no permite discriminar entre esta especie y *S. megaramphus*. En este sentido, solo los especímenes aquí descritos pueden asignarse inequívocamente a *S. urbinai*.

***Spheniscus megaramphus* Stucchi, Urbina & Giraldo, 2003**

(Fig. 13C-D)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1008-1010, 1099, *rostrum*.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: MPC 1009; techo del Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad La Fosforita. MPC 1008, 1010, 1099; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: En los presentes especímenes la constitución robusta, el extremo “ganchudo”, la *papilla supranasalis* ancha y la posición del cierre posterior de las aperturas nasales permiten incluirlos en el género *Spheniscus* (Zusi, 1975; Acosta Hospitaleche, 2004; Bertelli & Giannini, 2005). La forma recta, baja y regular del *rostrum*, junto con la forma recta de la *papilla supranasalis* a nivel de las aperturas nasales, permiten la asignación de los especímenes a *S. megaramphus* (Stucchi *et al.*, 2003). La proporción entre el largo total y el ancho de la sutura frontonasal de MPC 1008 confirma esta identificación (Tabla 8). Se observó que MPC 1009, 1010 y 1099 son entre un 25% y 27 % más pequeños que el holotipo, lo que no resulta suficientemente pequeño para atribuirlos a *Spheniscus* sp. Junto con el factor etario, esta diferencia puede atribuirse a factores como el dimorfismo sexual (Zavalaga & Paredes, 1997; Scolaro *et al.*, 1983), la variabilidad intraespecífica y el estado de conservación de los especímenes. La ausencia de suturas sugiere que se trata de individuos adultos o bien subadultos. Una variación de tamaños similar, ha podido observarse en especímenes atribuidos a esta misma especie hallados en Montemar Norte, FP (Stucchi, pers. com.). Una descripción y comparación más detallada de los presentes materiales puede hallarse en Chávez (en prensa).

Junto con UOP/01/89 (Walsh & Hume, 2001; Walsh, 2004), los presentes especímenes confirman la presencia de *S. megaramphus* en el Mioceno Tardío de Chile.

Spheniscus cf. urbinai-megaramphus

(Fig. 13E, 15, 16N-R)

MATERIAL REFERIDO: SGO-PV 993, 1063; MPC 88; *neurocraneum*. MPC 1095, 1098; fragmento de *neurocraneum*. MPC 1115; extremo articular de rama mandibular izquierda. MPC

1212, 1269; sínfisis mandibular. MPC 1192; escápula derecha, coracoides, húmero derecho y vértebra semiarticulados. MPC 1244; coracoides izquierdo. MPC 1248, 1250; fragmento de coracoides izquierdo. MPC 1111, 1243; coracoides derecho. MPC 1051, 1054, 1110, 1160; húmero izquierdo. MPC 1032, 1159, 1163, 1166; húmero izquierdo carente de extremo distal. MPC 1164, 1165, 1167, 1169; epífisis proximal de húmero izquierdo. SGO-PV 987; MPC 1030, 1141-1144, 1149; húmero derecho. SGO-PV 983; MPC 1151; húmero derecho carente de extremo distal. MPC 1152-1155, 1168; epífisis proximal de húmero derecho. MPC 1045, 1055, 1083-1085, 1183; radio izquierdo. MPC 1257, 1258; radio derecho. MPC 1033, 1052; ulna izquierda. MPC 1046; ulna derecha. MPC 1090, 1091, 1184, 1186; carpometacarpo izquierdo. MPC 1180, 1185; carpometacarpo derecho. MPC 1181; fémur y tibiotarsos izquierdos semiarticulados. MPC 1190; fémur y tibiotarsos derechos semiarticulados. MPC 1187, 1089; fémur izquierdo. MPC 1216, 1218; fémur izquierdo carente de extremo proximal. MPC 1225, 1226; epífisis proximal de fémur izquierdo. MPC 1064, 1219, 1220; epífisis distal de fémur izquierdo. MPC 1104, 1188, 1224; fémur derecho. MPC 1217, 1223; fémur derecho carente de extremo proximal. MPC 1227; epífisis proximal de fémur derecho. MPC 1221, 1222, 1241; epífisis distal de fémur derecho. MPC 1206; tibiotarso izquierdo. MPC 1048, 1207, 1209; tibiotarso izquierdo carente de extremo proximal. MPC 1235; tibiotarso izquierdo carente de extremo distal. MPC 1197, 1199, 1201-1205; epífisis distal de tibiotarso izquierdo. MPC 1108, 1211, 1213-1215; epífisis proximal de tibiotarso izquierdo. MPC 1106; tibiotarso derecho. MPC 1193, 1208; tibiotarso derecho carente de extremo proximal. MPC 1210; tibiotarso derecho carente de extremo distal. MPC 1034, 1195, 1196, 1198, 1200; epífisis distal de tibiotarso derecho. SGO-PV 989, 998, 1014; MPC 1025, 1191; tarsometatarso izquierdo. SGO-PV 990; MPC 1071; tarsometatarso derecho. MPC 1125, 1267; fragmento de tarsometatarso derecho.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: MPC 1064; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Hidrocultivos. MPC 1030, 1031, 1033, 1034, 1045, 1046, 1048, 1080, 1083, 1084, 1090, 1091, 1115, 1125; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 1051, 1052, 1089, 1106, 1111; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Las Arenas. SGO-PV 983, 987, 989, 990, 993, 1014, 1063; MPC 1054, 1055, 1071, 1085, 1104, 1108, 1110, 1141-1144, 1148, 1149, 1151-1155, 1158-1160, 1163-1165, 1167-1169, 1181, 1183, 1184-1191, 1195-1211, 1213-1227, 1241, 1243, 1244, 1248, 1250, 1257, 1258, 1267, 1269; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Los especímenes descritos aquí han sido agrupados sobre la base de su tamaño entre un 10% y un 30% mayor a *S. humboldti* (Fig. 16-19) (Tabla 9). Este rango de tamaño coincide con el descrito para *S. urbinai*, *S. megaramphus*, *S. sp.2* y *S. sp.4* de la FP (Stuchhi, 2007). Dado que el postcráneo de *S. urbinai* y *S. megaramphus* no presenta mayores diferencias, resulta imposible discriminar entre ambas especies en base a elementos aislados, por lo que en el presente estudio se ha optado por la designación *S. cf. urbinai-megaramphus* para aquellos elementos que pueden pertenecer a uno de dichos taxones. La mayor parte de los especímenes presentados por Walsh & Hume (2001) se hallan en la situación aquí descrita (Walsh, 2004).

Algunos de los elementos aquí incluidos fueron previamente asignados a otros taxones (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002; 2005; Acosta Hospitaleche & Canto, 2005). La mayor parte de los cráneos atribuidos a *Palaeospheniscus* por dichos autores han sido reasignados previamente a *Spheniscus* (Chávez, 2007) e incluidos en el presente estudio bajo esta nueva denominación. Pese a las críticas planteadas por Acosta Hospitaleche & Canto (2007), la

morfología craneal es claramente acorde con la observada en *S. urbinai* y *S. megaramphus* (Stucchi, 2002; Stucchi *et al.*, 2003), cuya asignación al género *Spheniscus* a sido confirmada por diversos estudios filogenético (Ksepka *et al.*, 2006; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007b; Clarke *et al.*, 2007). La ausencia de *rostrum* asociados a dichos especímenes impide una asignación específica.

La mayor parte de los especímenes previamente asignados tanto a *Palaeospheniscus* como a *Paraptenodytes* (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002; 2005) han sido incluidos aquí. Contrario a lo hallado usualmente en la literatura (i.e. Simpson, 1946), durante el presente estudio se hallaron pocos caracteres que permitan diferenciar a *Palaeospheniscus* de *Spheniscus* a nivel del húmero. Esto se debe fundamentalmente a que muchos de los caracteres planteados como diagnósticos para *Palaeospheniscus* (*sensu* Acosta Hospitaleche, 2007) pueden hallarse en *Spheniscus* (i.e. *fossa pneumotricipitalis* dividida, *cruz dorsale* alto, *sulcus ligamentosus transversus* separado de la *incisura capitis*). Solo se ha observado un carácter que permite la discriminación de ambos taxones: la fosa ligamental del *caput humeri* es profunda en *Spheniscus* pero es baja o inexistente en *Palaeospheniscus* (Ksepka *et al.*, 2006: carácter 128). Los húmeros aquí referidos presentan la condición esperada para *Spheniscus*. La diagnosis presentada por Acosta Hospitaleche (2007) para el tarsometatarso de *Palaeospheniscus*, permite una diferenciación clara respecto a *Spheniscus*, siendo la morfología de los forámenes proximales y de los surcos longitudinales los más distintivos. El *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* y *lateralis* profundos, el *foramen vasculare proximale medialis* abierto plantarmente en la superficie medial de la *crista medialis hypotarsi*, el *foramen vasculare proximale lateralis* usualmente extenso, la *crista medialis hypotarsi* muy desarrollada, el *margo medialis* redondeado, el metatarsal II no comprimido

dorsoplantarmente, la tróclea II divergente y las trócleas anchas diferencian a los especímenes aquí incluidos de *Palaeospheniscus*.

El género *Paraptenodytes* puede considerarse morfológicamente inconfundible en su anatomía craneal y la mayor parte del postcráneo (Simpson, 1946; Acosta Hospitaleche, 2005; Bertelli, *et al.*, 2006). Contrario a lo sugerido por otros autores (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002; 2005), ninguno de los especímenes aquí incluidos presenta caracteres que permitan una asignación a dicho género. La diáfisis ligeramente curvada, la *incisura capitis* baja e inconspicua cranealmente, el *sulcus ligamentosus transversus* separada de la *incisura capitis*, la presencia de fosa ligamental en el *caput humeri* y las dimensiones invalidan la asignación de SGO-PV 983 a *P. antarcticus*. El fémur de *Paraptenodytes* presenta pocas diferencias respecto a *Spheniscus*, sin embargo la existencia de la *linea intermuscularis caudalis*, el *trochanter* ligeramente más alto que el *capitis femoris*, la *crista trochanteris* ubicada lateralmente, el menor desarrollo de la *crista supracondylaris medialis* y el tamaño observados en SGO-PV 1032 sugieren una mayor afinidad con *Spheniscus*. Igualmente la morfología y dimensiones de los tibiotarsos SGO-PV 1038 y 1072 no justifican su asociación con *Paraptenodytes*, lo que también se aplica para el tarsometatarso SGO-PV 998 (Fig. 19).

***Spheniscus* sp.**

(Fig. 13I-K, 16I-M)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1094; *neurocraneum*. MPC 1041; fragmento posterior de *neurocraneum*. MPC 1268; vertebra cervical. MPC 1265; extremo craneal de escápula derecha. MPC 1109; húmero derecho. MPC 1150; húmero derecho carente de extremo proximal. MPC

1162, 1167; húmero izquierdo carente de extremo distal. MPC 1170; epífisis distal izquierda. MPC 1086, 1087; radio derecho. MPC 1178; ulna izquierda. MPC 1240; fragmento proximal de ulna izquierda. MPC 1047; carpometacarpo izquierdo. MPC 1040; falange I dígito manual II. MPC 1103, 1105, 1039; fémur izquierdo. MPC 1177, 1236; fémur izquierdo carente de epífisis distal. MPC 1176; fémur izquierdo carente de epífisis proximal. MPC 1238; epífisis proximal de fémur izquierdo. MPC 1079, 1239; epífisis distal de fémur derecho. MPC 1237; fémur izquierdo carente de epífisis distal. MPC 1107; tibiotarso derecho carente de epífisis proximal. MPC 1228-1231, 1233; epífisis distal de tibiotarso derecho. MPC 1074, 1075; tarsometatarso izquierdo. MPC 1179; tarsometatarso izquierdo parcial. MPC 1073; tarsometatarso derecho. MPC 1122, 1274; falange pedal.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: MPC 1041; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Hidrocultivos. MPC 1039, 1040, 1087, 1122; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 1073-1075; 1079, 1107; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Las Arenas. MPC 1086, 1103, 1105, 1150, 1162, 1167, 1170, 1176-1179, 1228-1231, 1233, 1236-1240, 1268, 1274; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Los especímenes aquí agrupados poseen dimensiones próximas al máximo observado en *S. humboldti* y hasta un 10% mayor a éste (Fig. 16-19). Este rango es próximo al descrito para *S. sp. 3* de la FP (Stucchi, 2007) y ha sido diferenciado del conjunto *S. cf. urbinai-megaramphus*, fundamentalmente en virtud de la proximidad de sus dimensiones respecto a *S. humboldti*.

Morfológicamente no se observan diferencias importantes respecto a las especies modernas de *Spheniscus*. Su rango de tamaño es similar al de *S. muizoni* Göhlich, 2007 del Mioceno Medio de Cerro La Bruja, FP y al de *S. chilensis* Emslie & Guerra, 2003 del Plioceno Tardío de la Formación La Portada, Antofagasta, Chile. Göhlich (2007) señala algunas características anatómicas para su discriminación, sin embargo el número de especímenes fósiles empleado limita el alcance de sus observaciones. Se puede señalar que la morfología de los tarsometatarsos aquí referidos no presenta diferencias significativas respecto a lo observado en *S. humboldti*. Dadas las dificultades existentes para la identificación específica se ha optado por no asumir ninguna afinidad particular.

Spheniscus cf. chilensis

MATERIAL REFERIDO: MPC 1283; vértebra torácica. MPC 1284, 1285; extremo proximal de fibula derecha. MPC 1286, 1285; extremo proximal de fibula izquierda. MPC 1282; fragmento proximal de tarsometatarso derecho.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: Miembro Lechero (Tortoniano - Gelasiano), Localidad indeterminada.

COMENTARIOS: Estos especímenes pertenecen a una especie de talla equivalente a *S. humboldti*. Se han separado estos elementos del conjunto *Spheniscus* sp. fundamentalmente en base a sus dimensiones ligeramente menores, su morfología y su edad. La morfología del tarsometatarso coincide con la descrita para *S. chilensis*: *foramen vasculare proximale medialis*

muy reducido, *sulcus longitudinalis dorsalis* profundos próximamente y más bajos distalmente (Emslie & Guerra, 2003; Göhlich, 2007). Dada la edad similar y la afinidad morfológica, se ha optado por asociar estos especímenes a *S. chilensis* a la espera de una futura revisión crítica de esta especie.

Walsh (2004) ha mencionado previamente la posible presencia de esta especie en el Plioceno de la FBI; mientras que para registros similares de la FP se ha optado por una asociación directa con *S. humboldti* (Stucchi, 2007) tal y como se planteó inicialmente para estos especímenes (Chávez, 2005a).

Género *Eudyptula* Bonaparte, 1856

***Eudyptula?* nov. sp.**

(Fig. 13G-H, 16A-C)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1096; fragmento de *neurocranium*. MPC 1117; húmero derecho con epífisis proximal dañada. MPC 1119; epífisis proximal de húmero izquierdo. MPC 1088; radio izquierdo. MPC 1050; diáfisis de tibiotarso derecho.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: MPC 1088; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 1050; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Las Arenas. MPC 1096, 1117, 1119; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Todos los especímenes aquí descritos se distinguen por sus dimensiones menores a *Spheniscus humboldti* (Fig. 16-18) (Tabla 9-10) y su morfología afín a *Eudyptula*. La *depressio frontalis* es baja y los frontales son anchos a nivel interorbital en comparación con las demás especies conocidas en la FBI. Los *processus postorbitalis* se proyectan ventrolateralmente. Al igual que en *Spheniscus* y *Eudyptula* la *fossa glandulae nasalis* es lateralmente abierta, sin reborde supraorbital y con margen caudal angosto (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2006b). La *prominentia cerebellaris* está fuertemente proyectada posteriormente, separando las *fossa temporalis* que no alcanzan el eje medial al igual que en *Eudyptula* (Zusi, 1975; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007b). La *cresta nuchalis transversa* es corta y la *fossa temporalis* es sumamente estrecha, mientras que en *Spheniscus* la cresta es alta y la fosa amplia.

En el caso del húmero, la diáfisis es ligeramente más ancha distalmente y similar a lo descrito para *Eudyptula*, es más recta que en *Spheniscus* (Walsh & Suárez, 2006) y al igual que en *Inguza* no se distingue *angulus preaxialis* (Simpson, 1975); mientras que en *Eretiscus* el ángulo es conspicuo y se sitúa distalmente. El ancho máximo de la diáfisis representa menos del 20% del largo total del húmero al igual que en *Eudyptula* (Walsh & Suárez, 2006) y similar a lo observado en *Eretiscus* (MEF-PV 507: 20%; MEF-PV 508: 16 %) e *Inguza* (SAM-PQ-L 6510: 17%), mientras que en el ave de Hakataranea es mayor al 20% (OU 21977: 22%). El *sulcus ligamentosus transversus* es profundo y ubicado en la cara proximal del húmero, claramente separado de la *incisura capitis*. La fosa de inserción ligamental proximal es conspicua, a diferencia de lo observado en *Palaeospheniscus* y *Paraptenodytes* (Ksepka *et al.*, 2006). La *fossa pneumotricipitalis* está dividida en dos cavidades desiguales por un *crus dorsale* bajo, como suele presentarse en el *crown-group* Spheniscidae (Bertelli *et al.*, 2006; Ksepka *et al.*, 2006); mientras que en *Eretiscus* el *crus dorsale* es alto (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2004). La *fovea*

supralateralis es profunda. Solo se conserva la base del proceso tróclear más proximal, que se infiere es de tipo *Spheniscus* (*sensu* Acosta Hospitaleche, 2007). El *condylus dorsalis* y *condylus ventralis* son aplanados y confluyentes casi al mismo nivel. La plataforma adyacente al *condylus dorsalis* es más estrecha que el cóndilo, el cual es prominente respecto al *margo cranialis*. El ángulo troclear (*shaft-trochlear angle*) es grande (50° aprox.) al igual que en *Eudyptula* (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007b), pero menor que en *Eretiscus* (55° aprox.) y mayor que en *Inguza* (40° aprox.) y el ave de Hakataranea (45° aprox.).

El extremo proximal del tibiotarso no está comprimido craneocaudalmente, tal como ocurre en *Aptenodytes*, *Spheniscus* y *Eudyptula* (Walsh & Suárez, 2006). Al igual que en *Eudyptula* el *sulcus extensorius* es bajo (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007b).

La presente especie corresponde al menor de los Spheniscidae conocidos en la FBI. Sus dimensiones son similares a las de *Spheniscus mendiculus* e *Inguza predemersus* (Simpson, 1971) del Plioceno de Sudáfrica, siendo mayor a *Eudyptula minor*, *Eretiscus tonnii* (Simpson, 1981) del Mioceno Temprano de Argentina y el ave de Hakataranea (OU 21977) del Mioceno Temprano de Nueva Zelanda (Tabla 10). Este rango de tamaño es similar al mencionado por Walsh (2004) para algunos elementos postcraneales atribuidos a una nueva especie de *Spheniscus*. Tanto la morfología craneal como postcraneal aquí descrita concuerda con la de *Eudyptula minor*, que en la actualidad habita Tasmania, Nueva Zelanda y la costa sur de Australia (Williams, 1995); siendo considerado accidental en Chile (Wilson *et al.*, 2000; Martínez & González, 2005). Es importante señalar que la morfología del húmero en *Eudyptula*, *Spheniscus*, *Inguza* y *Eretiscus* es muy similar (Simpson, 1971; 1975; 1981), por lo cual el tarsometatarso resulta ser un elemento más diagnóstico; sin embargo cabe destacar que la morfología craneal de MPC 1096 es distintiva del género *Eudyptula*. La ausencia de especímenes craneales asignados a *Inguza* y *Eretiscus*

impide una mejor valoración de estos caracteres. Es necesaria una revisión directa de especímenes osteológicos de *Eudyptula* a fin de confirmar la asignación genérica. No existen registros neógenos previos atribuidos a *Eudyptula*.

Género *Pygoscelis* Wagler, 1832

***Pygoscelis calderensis* Acosta Hospitaleche, Chávez & Fritis, 2006b**

(Fig. 13F)

TIPOS: SGO-PV 790; *neurocranium* (Holotipo). SGO-PV 791; *neurocranium* (Paratipo). SGO-PV 792; fragmento de *neurocranium* (Paratipo).

MATERIAL REFERIDO: SGO-PV 1048; *neurocranium*. MPC 1058, 1097; fragmento de *neurocranium*. MPC 1249; fragmento de coracoides derecho. MPC 1182; radio derecho. MPC 1234; tibiotarso izquierdo carente de epífisis proximal. MPC 1024; tarsometatarso derecho.

PROCEDENCIA: Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Durante el presente estudio solo pudo asignarse a esta especie dos nuevos fragmentos craneanos y cuatro elementos postcraneales. Previamente, Walsh & Suárez (2006) señalan haber observado al menos un espécimen postcraneal referible a *P. calderensis* procedente del Miembro *Bonebed*. La morfología de la región occipital de esta especie resulta inconfundible con los demás Spheniscidae conocidos en la FBI y su rango de tamaño permite una clara discriminación respecto a *P. grandis* Walsh & Suárez, 2006.

La reciente descripción de *Madrynornis mirandus* Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007b del Mioceno Tardío de Argentina y de morfología similar a la presente especie, ha obligado a expandir la diagnosis original de *P. calderensis*. Al igual que en las especies actuales de *Pygoscelis*, la *crista nuchalis transversa* no rebasa posteriormente al *processus paraoccipitalis*, mientras que en *Madrynornis* se proyectan más caudalmente; sin embargo en *P. calderensis* y *Madrynornis* se encuentran más desarrolladas que en las especies actuales de *Pygoscelis*. Los *processus postorbitalis* son triangulares, estrechos y dirigidos lateroventralmente; mientras que en *Madrynornis* son rectos, más estrechos y dirigidos ventralmente (no son visibles en vista caudal). La *fossa glandulae nasalis* es cóncava, con un delgado margen supraorbital que rebasa dorsalmente a los frontales en vista lateral; mientras que en *Madrynornis* es menos profunda, sin margen y no sobrepasa los frontales.

El tarsometatarso MPC 1024 fue originalmente referido a *Paraptenodytes anctarcticus* (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002) y posteriormente reinterpretado como *aff. Paraptenodytes* (Chávez, 2007). La asociación con el género *Paraptenodytes* ha sido fundamentada en su IE (1.8) y la divergencia de la tróclea II (Chávez, 2007); sin embargo ambas condiciones también pueden observarse en *Pygoscelis papua* (IE = 1.7-2.1), *P. grandis* (IE = 1.8), *Eudyptes* (IE = 1.7-1.9) y *Madrynornis* (IE = 1.8 *sensu* Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007b) (Fig. 19). La *crista medialis hypotarsi* bien desarrollada, la *cotyla medialis* visible en vista dorsal, la eminentia intercondylaris menos prominente, el metatarsal II ancho, la tróclea II redondeada, la tróclea III estrecha y las dimensiones en el rango máximo de *P. papua*; diferencian claramente a MPC 1024 de *Paraptenodytes*. Pese a que las *facies cranialis* y *plantaris* son difíciles de interpretar, no se observa evidencia de los forámenes proximales se habrán plantarmente como en las especies

actuales de *Pygoscelis*, sin embargo se a optado por asignar este espécimen a *P. calderensis* en base a su morfología general, su IE y sus dimensiones.

El coracoides MPC 1249 ha sido asignado a *P. calderensis* en base a su forma esbelta similar a *P. grandis* y diferente de los especímenes asignados a *Spheniscus*, así como por sus dimensiones (ancho a nivel de la *incisura n. supracoracoidei* MPC 1249: 11.3 mm; *P. adeliae*: 11.6 mm). No es posible constatar si el *processus procoracoideus* esta abierto o perforado. El radio MPC 1182 a sido asociado por su construcción robusta y su longitud equivalente a la máxima observada en *P. papua* (63.5 mm). El tibiotarso MPC 1234 fue asignado en base a la fuerte compresión distal de la diáfisis y sus dimensiones ligeramente mayores a las observadas en *Pygoscelis* (ancho epífisis distal: 20.3 mm).

Sobre la base de las dimensiones craneales (Tabla 9) y de los especímenes postcraneales aquí referidos, se estima que está especie se encuentra en el rango de tamaño de *P. papua* y *P. tyreei* Simpson, 1972 del Plioceno de Nueva Zelanda; pese a que originalmente se mencionó un rango menor al de las especies vivientes (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2006b). Dado que la asignación genérica de *P. tyreei* ha sido cuestionada (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2006b; Ksepka *et al.*, 2006), resulta improbable que ambos registros pertenezcan a un mismo taxón.

***Pygoscelis grandis* Walsh & Suárez, 2006**

(Fig. 13N-Q)

TIPOS: SGO-PV 1104; esternón fragmentado, cinco vértebras torácicas, costillas, extremo proximal de escápula izquierda, fragmento de fúrcula, coracoides izquierdo, fragmento de coracoides derecho, extremo distal de húmero izquierdo, *caput humeri* derecho, ulna izquierda,

radio izquierdo, ulnar derecho, sinsacro, pigostilo, fémures, patellas, epífisis de tibiotarsos, extremo proximal de fibula derecha, tarsometatarso izquierdo, falange pedal, fragmentos indeterminados (Holotipo). SGO-PV 1106; húmero izquierdo carente de epífisis distal (Paratipo). SGO-PV 1107; fragmento posterior de sinsacro (Paratipo). SGO-PV 1108; región acetabular de pelvis derecha (Paratipo).

MATERIAL REFERIDO: MPC 1126; fémur izquierdo. MPC 1127; diáfisis de tibiotarso derecho. MPC 1145; húmero izquierdo carente de epífisis distal. MPC 1146; húmero derecho carente de epífisis proximal. MPC 1157; epífisis distal de húmero derecho. MPC 1175; epífisis proximal de húmero derecho.

PROCEDENCIA: SGO-PV 1106, 1107, 1108; MPC 1145, 1146, 1157, 1175; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita. SGO-PV 1104; MPC 1126, 1127; Miembro Lechero (Tortoniano - Gelasiano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Si bien no fue posible realizar una revisión directa de los especímenes tipo de *P. grandis*, por hallarse en calidad de préstamo en la Universidad de Portsmouth, Inglaterra (Suárez, pers. com.), en el presente estudio se considera válida la asignación genérica y se reportan seis nuevos especímenes.

Los nuevos especímenes coinciden tanto en su morfología como en sus dimensiones con los descritos por Walsh & Suárez (2006). El húmero es muy robusto, dado que el ancho máximo de la diáfisis representa aproximadamente el 24% de la longitud total. Esto es similar a lo observado en *Paraptenodytes robustus* (Ameghino, 1895) del Mioceno Temprano de Argentina, del cual se

diferencia por poseer la *fossa pneumotricipitalis* bipartida, el *sulcus ligamentosus transversus* separado de la *incisura capitis* y la *impressio supracoracoideus* corta. En MPC 1146 tanto el *condylus dorsalis* como *ventralis* se encuentran preservados, permitiendo estimar por primera vez el ángulo tróclea en aproximadamente 45°, similar a lo observado en los géneros actuales de Spheniscidae. Si bien este espécimen presenta un *angulus preaxialis* más acentuado, la robustez de la diáfisis y la posición del proceso tróclea craneal permiten su asignación a *P. grandis*. El fémur MPC 1126 coinciden perfectamente con el tamaño del holotipo y cumplen con la diagnosis de la especie (Walsh & Suárez, 2006). Pese a la semejanza superficial con *Paraptenodytes*, se diferencia de éste por poseer el *trochanter* más alto que el *capitis femoris*, la *facies articularis antitrochanterica* más profunda, la *crista trochanteris* menos prominente en sentido craneal y el *condylus medialis* más estrecho y redondeado. La diáfisis del tibiotarso está mal conservada en el holotipo, por lo que MPC 1127 permite observar por primera vez el desarrollo de la *crista fibularis*, la cual se reduce a una zona de contacto para la fibula hacia la mitad proximal de la diáfisis, siendo aún más baja que en *Paraptenodytes antarcticus* (Simpson, 1946).

Si bien las dimensiones y algunos aspectos morfológicos de la presente especie resultan similares a lo observado en *Paraptenodytes*, el holotipo de *P. grandis* aporta suficientes caracteres distintivos para considerarlo parte del género *Pygoscelis* (Walsh & Suárez, 2006). Todos los especímenes referidos a esta especie se encuentran en el rango de *Aptenodytes* y resultan demasiado grandes para considerarlos coespecíficos con *P. calderensis* (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2006b; Walsh & Suárez, 2006). De momento no se conocen cráneos asignables a esta especie, por lo cual una diferenciación morfológica entre ambas especies a partir de dicho elemento resulta imposible.

Género *Palaeospheniscus* Moreno & Mercerat, 1891

Spheniscidae indet. cf. *Palaeospheniscus*

(Fig. 13L-M)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1072, 1266; tarsometatarso izquierdo. MPC 1124; fragmento de tarsometatarso izquierdo. MPC 1194; tarsometatarso izquierdo carente de *margo lateralis*.

PROCEDENCIA: MPC 1124; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 1072; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Las Arenas. MPC 1194, 1266; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Los tarsometatarsos aquí agrupados no coinciden con la diagnosis de ninguna especie de Spheniscidae previamente descrita para Sudamérica.

Algunos de los caracteres observados resultan afines al morfotipo “Palaeospheniscinae” (*sensu* Acosta Hospitaleche, 2007): IE = 2.2, *foramen vasculare proximale medialis* muy reducido, *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* muy bajo, metatarsal II comprimido dorsoplantarmente, tróclea II poco divergente y trócleas estrechas; pero se diferencia de este morfotipo por los siguientes caracteres: *foramen vasculare proximale medialis* abierto plantarmente en la superficie medial de la *crista medialis hypotarsi* (solo observado en un espécimen de *Palaeospheniscus bergi* MLP 20-241), *foramen vasculare proximale lateralis* bien abierto en el *sulcus longitudinales dorsalis lateralis* y *margo medialis* redondeado. Estos últimos caracteres resultan más afines con *Spheniscus*. A diferencia de *Spheniscus* y los “Palaeospheniscinae” estos especímenes presentan una *fossa infracotylaris dorsalis medialis*

abierta (no obstruye el *foramen vasculare proximale medialis*) y la *tuberositas m. tibialis cranialis* es inconspicua, similar a lo observado en el holotipo de *P. bergi* (MLP 20-81).

Las dimensiones de estos especímenes están en el rango de *P. biloculata* y *Spheniscus cf. urbinai-megaramphus*. De momento no es posible asociar otros elementos a estos especímenes. Según el presente arreglo taxonómico, el único registro previo de *Palaeospheniscus* en el Pacífico de Sudamérica corresponde a MUSM 257 del Mioceno Medio de la Formación Chilcatay (Acosta Hospitaleche & Stucchi, 2005). Dado que el tarsometatarso es considerado diagnóstico en Spheniscidae (i.e. Myrcha *et al.*, 2002; Walsh *et al.*, 2004), las características anatómicas observadas sugieren la existencia de un taxón afín a *Palaeospheniscus* en la FBI.

Spheniscidae gen. et sp. indet.

MATERIAL REFERIDO: MPC 1056, 1100; fragmento de *rostrum*. MPC 1042, 1078; vértebra cervical. MPC 1062, 1080; vértebra torácica. MPC 1067, 1076; fragmento articular de esternón. MPC 1116; fragmento de fúrcula. MPC 1260, 1263, 1264; extremo craneal de escápula izquierda. MPC 1259, 1261, 1262; extremo craneal de escápula derecha. MPC 1242; coracoides izquierdo. MPC 1251, 1278; fragmento de coracoides izquierdo. MPC 1063, 1245, 1246, 1247, 1252, 1279; fragmento de coracoides derecho. MPC 1172; epífisis proximal de húmero izquierdo. SGO-PV 988; epífisis distal de húmero izquierdo. MPC 1123, 1161; diáfisis de húmero izquierdo. MPC 1044; húmero derecho. MPC 1156; epífisis proximal de húmero derecho. MPC 1031, 1158; epífisis distal de húmero derecho. MPC 1147, 1148; húmero derecho carente de extremo proximal. MPC 1171; diáfisis de húmero derecho. MPC 1255; carpometacarpo izquierdo. MPC 1059, 1253, 1254, 1256; carpometacarpo derecho. MPC 1035; falange II dígito alar II. MPC

1057; fragmento de sinsacro. MPC 1280, 1281; fragmento de pelvis. MPC 1036; epífisis proximal de fémur izquierdo. MPC 1276; epífisis distal de fémur derecho. MPC 1077; patella. MPC 1277; epífisis distal de tibiotarso izquierdo. MPC 1276; epífisis proximal de tibiotarso derecho. MPC 1081, 1232; epífisis distal de tibiotarso derecho. MPC 1065, 1066, 1270-1273; falange pedal. MPC 1275; falange ungual.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: MPC 1042, 1044, 1062, 1063, 1065-1067; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Hidrocultivos. MPC 1035, 1036, 1076, 1116, 1123; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. SGO-PV 988; MPC 1056, 1077, 1078, 1100, 1146, 1147, 1156, 1161, 1171, 1172, 1180, 1232, 1242, 1245-1247, 1251, 1252, 1253-1256, 1259, 1260-1264, 1270-1273, 1275, 1278, 1279; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Los especímenes aquí agrupados no pueden asignarse a un taxón específico, sea por su estado de conservación o por la falta de caracteres diagnósticos. Se incluyen también algunos especímenes atribuibles a juveniles (i.e. MPC 1276, 1277).

Orden PELECANIFORMES Sharpe, 1891

Familia SULIDAE (Reichenbach, 1849)

DISTRIBUCIÓN CRONOLÓGICA Y GEOGRÁFICA: Eoceno Tardío - Actualidad. Actualmente en océanos pantropicales, el Atlántico norte y Australasia. Registro fósil dentro de la misma área y en el Pacífico noroeste.

Género *Sula* Brisson, 1760

***Sula* sp.1**

(Fig. 20C-H)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1019; *neurocraneum*. MPC 1295; fragmento de *neurocraneum*. MPC 1070; fragmento de coracoides derecho. MPC 1287; fragmento de coracoides izquierdo. MPC 1037; epífisis proximal y fragmento distal de diáfisis de húmero derecho. MPC 1294; fragmento distal de *os metacarpale majus* izquierdo. MPC 1118; fragmento distal de tarsometatarso derecho. MPC 1121; falange pedal.

PROCEDENCIA: MPC 1037, 1070; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 1121, 1294; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Las Arenas. MPC 1019, 1118, 1287, 1295; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Tanto la morfología como la talla de estos especímenes son indistinguibles de lo observado en los ejemplares más grandes incluidos en el conjunto *Sula* spp. del Mioceno Tardío-Plioceno de la FP (Stucchi, 2003). La talla es ligeramente superior a la observada en *S. dactylatra* y *S. tasmani* Van Tets *et al.*, 1988 del Holoceno del Mar de Tasmania, pero menor que *S. magna* Stucchi, 2003 del Mioceno Tardío-Plioceno de la FP (i.e. ancho distal del húmero MPC 1037: 24.8 mm, *S. dactylatra*: 20.4; *S. tasmani*: 23 mm, *S. magna*: 28-30.2 mm) (Tabla 11). En el presente estudio se ha optado por considerar a estos especímenes como una especie separada, considerando la diferencia de tamaños observa respecto a *Sula* sp.2. Este tratamiento coincide con lo sugerido por Stucchi (2003) para el conjunto *S.* spp. de la FP.

Sula sp.2

(Fig. 20I-N)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1049; cuadrado izquierdo. MPC 1288; extremo articular de rama mandibular izquierda. MPC 1289; fragmento de coracoides izquierdo. MPC 1068; epífisis distal de húmero derecho. MPC 1290; fragmento distal de tarsometatarso derecho.

PROCEDENCIA: MPC 1049; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 1068; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Las Arenas. MPC 1288, 1289, 1290; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Los especímenes aquí incluidos representan un taxón de talla equivalente a la observada en los ejemplares más pequeños incluidos en el conjunto *Sula* spp. del Mioceno Tardío-Plioceno de la FP (Stucchi, 2003). Sus dimensiones son próximas o intermedias a las observadas en *S. dactylatra* y *S. tasmani*, pero menores que en *S. sp.1* (i.e. ancho distal del húmero MPC 1068: 21.5 mm, *S. dactylatra*: 20.4; *S. tasmani*: 23 mm).

En base a lo descrito, resulta probable que los especímenes presentados por Walsh & Hume (2001) puedan asignarse a este conjunto; sin embargo la inexistencia de medidas precisas de dichos especímenes dificulta la verificación de esta propuesta.

Sula? cf. sulita

(Fig. 200-P)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1139; *neurocraneum*.

PROCEDENCIA: Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: La morfología de MPC 1139 es afín a Sulidae, sin embargo sus dimensiones son menores a las observadas en las especies actuales y próximas a las presentadas en Phalacrocoracidae de talla pequeña (Tabla 11). La proporción entre el ancho parietal y el ancho frontonasal (MPC 1139: 1.7; *Sula*: 1.6; *Phalacrocorax*: 1.9-2) resulta similar a la observada en *Sula*, mientras que la proporción entre la longitud del *neurocraneum* posterior y anterior a los *processus postorbitalis* (MPC 1139: 1.4; *Sula*: 1.1-1.2; *Phalacrocorax*: 1.6-2.4) es intermedia entre *Sula* y *Phalacrocorax*. Los lagrimales sin fusionar, el ancho parietal menor al ancho postorbital, la ausencia de *processus temporalis* y de *condylus supraoccipitalis*, la *crista nuchalis transversa* perpendicular al plano sagital y la ausencia de *crista temporalis* diferenciada permiten su asignación a Sulidae y su discriminación respecto a Phalacrocoracidae.

Si bien la morfología general es similar a la observada en *Sula* y *Morus*, existen algunas diferencias significativas en la región occipital. La *crista sagitalis* es gruesa e inconspicua como en *S. variegata*, mientras que en *Morus*, *Ramphastosula* y las restantes especies de *Sula* es conspicua y estrecha (Stucchi, 2003). La *prominentia cerebellaris* es redondeada, sin cresta medial y de margen ventral liso; mientras que en *Sula* y *Morus* es aguzada, con cresta medial y con el margen engrosado. Las *cristas nuchalis transversas* no convergen sagitalmente y no

alcanzan la altura de la *prominentia cerebellaris*, a diferencia de los demás Sulidae en los que las *cristas nuchalis transversas* convergen sagitalmente sobre la *prominentia cerebellaris*. Es importante señalar que las diferencias observadas en MPC 1139 resultan más conspicuas que las observadas interespecíficamente en *Sula* (Stucchi, 2003). Dado que las principales diferencias craneales entre *Sula* y *Morus* se hallan a nivel del *rostrum* (Van Tets *et al.*, 1988), no es posible establecer una mayor afinidad con uno u otro género solo en base al *neurocranium*.

Las dimensiones del presente espécimen son menores a las observadas en cualquier Sulidae actual, siendo próximas a las esperadas para *Sula sulita* Stucchi, 2003 del Mioceno Tardío de Montemar, FP; *Morus avitus* (Wetmore, 1938) del Mioceno Medio de USA y *M. pygmaea* (Milne-Edwards, 1874) del Mioceno Medio de Francia y Austria (Göhlich, 2003). Dada la proximidad geográfica y la coincidencia en el rango de tamaños se ha optado por referir el presente espécimen a *Sula sulita*, sin embargo la morfología craneal plantea la necesidad de una reevaluación de la asignación genérica de este taxón.

***Sula?* nov. sp.**

(Fig. 20A-B, 21)

MATERIAL REFERIDO: ACH 02; cráneo incompleto. MPC 1069; extremo anterior de *rostrum*.

PROCEDENCIA: MPC 1069; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. ACH 02; muy probablemente Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro.

COMENTARIOS: El *neurocranium* ACH 02 presenta algunos rasgos afines al género *Ramphastosula* Stucchi & Urbina, 2004 del Plioceno Temprano de Sacaco Sur, FP. El área frontal es robusta y prominente a nivel de la sutura frontonasal, formando un ángulo descendente de 45° respecto al plano del techo craneal, similar a lo observado en *R. ramirezi*. En vista dorsal, los márgenes supraorbitales son fuertemente cóncavos, como ocurre en *Sula* y a diferencia de *Ramphastosula*, donde los rebordes son más rectos. Las regiones occipital y temporal están bien desarrolladas. La *fossa temporalis* es más amplia que en las especies modernas de *Sula*, mientras que la *crista sagitalis* es estrecha y conspicua. El ancho a nivel del *processus zygomaticum os squamosus* es ligeramente menor al ancho a nivel de los *processus postorbitalis*, similar a lo que ocurre en *Ramphastosula*. La región occipital es de forma trapezoidal como en *Ramphastosula* y *Sula* sp. MUSM 202 del Mioceno Tardío de Montemar, FP. La *lamina parasphenoidalis* se inclina en un ángulo descendente en dirección anterior, a diferencia de otras especies de Sulidae donde la placa se halla en un plano similar al del *rostrum*. Pese a dichas similitudes, la morfología general del *rostrum* no difiere de la observada en *Sula*, aunque es proporcionalmente más robusto. Este representa aproximadamente el 60% del largo total del cráneo como ocurre en *Sula*. El extremo anterior es alto, representando el 29% de la altura máxima del *rostrum*, mientras que en las especies modernas de *Sula* representa aproximadamente el 22%. En *Sula*, la altura a nivel medio del *rostrum* es aproximadamente un 50% de la altura a nivel de la sutura frontonasal, mientras que en el presente espécimen, la altura media representa el 58%; lo que es intermedio entre *Ramphastosula* y *Sula*. La configuración robusta de MPC 1069 y sus dimensiones coinciden con las observadas en ACH 02. En el presente estudio se ha optado por asociar tentativamente este nuevo taxón al género *Sula*, fundamentalmente en base a la morfología del *rostrum*; sin embargo no se descarta una posible inclusión futura en el género *Ramphastosula*.

Las dimensiones de este espécimen sugiere una especie de talla superior a la estimada para *Sula* sp.1 y *R. ramirezi*; y menor a *S. magna* (Stucchi, 2003) (Tabla 11). Una combinación de *neurocraneum* afín a *Ramphastosula* y *rostrum* afín a *Sula* ha sido observada también en un espécimen de Sacaco Sur (MUSM 361), el cual podría ser conespecífico con el taxón aquí descrito. La presencia de formas morfológicamente afines a *Sula* y *Ramphastosula* en el Mioceno Tardío de la FBI, resulta congruente con la posible relación de ancestro descendencia sugerida para dichos géneros (Stucchi & Urbina, 2004).

Familia PHALACROCORACIDAE Bonaparte, 1854

DISTRIBUCIÓN CRONOLÓGICA Y GEOGRÁFICA: Eoceno Tardío - Actualidad.
Cosmopolitas, raros en altas latitudes he islas oceánicas. Registro fósil dentro de la misma área.

Género *Phalacrocorax* Brisson, 1760

Phalacrocorax aff. bougainvillii

(Fig. 20S-T)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1053; fémur derecho.

PROCEDENCIA: Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad Las Arenas.

COMENTARIOS: La morfología de este espécimen es claramente referible a *Phalacrocorax*: diáfisis fuertemente curvada distalmente en sentido caudal, *facies articularis antitrochanterica*

indistinguible, *crista trochanteris* fuertemente expandida cranealmente, ausencia de foramen neumático proximal, epífisis distal comprimida cráneocaudalmente y expandida lateromedialmente. Las dimensiones del espécimen son equivalentes a las de *P. bougainvillii*, aunque la diáfisis es ligeramente más grácil (longitud MPC 1053: 56.5 mm, *P. bougainvillii*: 48.4-56.8 mm).

En base a su rango de tamaño es posible considerar a este registro como conespecifico respecto a *P. aff. bougainvillii* del Plioceno de Sacaco Sur y Yauca, FP (Urbina & Stucchi, 2005a); así como respecto al espécimen previamente presentado por Walsh & Hume (2001) para el *Bonebed* de la FBI.

***Phalacrocorax* sp.**

(Fig. 20Q-R, 22)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1098; *neurocranium* y esternón asociados. MPC 1293; fragmento distal de tibiotarso derecho.

PROCEDENCIA: Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: MPC 1098 es el único espécimen asociado perteneciente a un Ave no Sphenisciforme conocido hasta el momento en la FBI. La morfología craneal es afín a *P. bougainvillii*, sin embargo las dimensiones y proporciones resultan más similares a *P. gaimardi* (Tabla 12). Los *processus postorbitalis* son corto, posteriormente excavados y conectados con el *processus temporalis* por una profunda cresta para la inserción del *musculus protractus*

pterygoideus; condición observada en *P. bougainvillii*. Como ocurre en *P. gaimardi* y *P. bougainvillii*, el ancho de la sutura frontonasal es menor a la longitud de los frontales en la región anterior a los *processus postorbitalis*, mientras que en *P. brasilianus* largo y ancho son equivalentes (Tabla 12). La *crista sagitalis* es inconspicua similar a lo observado en *P. gaimardi*. Al igual que en *P. brasilianus* y *P. bougainvillii* la *crista temporalis* y *nuchalis* no llegan a unirse, mientras que en *P. gaimardi* la *crista nuchalis transversa* se bifurca sagitalmente y convergen respecto a la *crista temporalis*. La morfología general del esternón no presenta diferencias respecto a las especies actuales del género. Las dimensiones del tibiotarso MPC 1293 (ancho distal: 10.9 mm) son similares a las de *P. gaimardi* (9.5 mm) y *P. magellanicus* (10.8 mm), pero la diáfisis es menos ancha que en *P. magellanicus*.

Los especímenes aquí incluidos representan a una variedad de *Phalacrocorax* significativamente menor a *P. aff. bougainvillii*, probablemente en el rango de *P. gaimardi* o *P. brasilianus* (Tabla 12). Este rango resulta equivalente al descrito para *Phalacrocorax* sp. de la FP (Urbina & Stucchi, 2005a) y del Plioceno Tardío de la Formación La Portada (Emslie & Guerra, 2003). Con base en a la morfología craneal aquí descrita y las diferencias en las proporciones sugeridas por Urbina & Stucchi (2005a), es posible inferir que este conjunto pertenece a una especie extinta. Los especímenes aquí presentados son los primeros atribuibles a esta especie en la FBI.

Orden ODONTOPTERYGIFORMES Howard, 1957

Familia PELAGORNITHIDAE (Furbringer, 1888)

DISTRIBUCIÓN CRONOLÓGICA Y GEOGRÁFICA: Paleoceno Tardío – Plioceno Tardío.

Actualmente extintos. Registro fósil en Inglaterra, Francia, Marruecos, Japón, USA, Perú, Chile, Venezuela, Nueva Zelanda, Nigeria y Antártica.

Género *Pelagornis* Lartet, 1857

***Pelagornis* sp.**

(Fig. 23A-H, 24)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1101, 1102; extremo anterior de *rostrum*. MPC 1001; fragmento anterior *rostrum*. MPC 1002, fragmento posterior *rostrum*. MPC 1003; fragmento de *calvaria*. MPC 1140; fragmento articular de mandíbula derecha. MPC 1059; extremo posterior de dentario derecho. MPC 1000; epífisis proximal de húmero derecho. MPC 1004; extremo proximal de ulna izquierda. MPC 1005, 1006; vértebra cervical.

PROCEDENCIA: MPC 1006; Miembro Morro? (Langhiano - Tortoniano), Localidad Río Copiapó. MPC 1000-1005, 1059, 1101, 1102, 1140; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: Una revisión acabada del registro de Pelagornithidae en la FBI ha sido previamente presentado por el autor (Chávez, *et al.* 2007). Para el presente estudio solo se ha

adicionado cuatro fragmentos craneales inéditos, lo que ha permitido elaborar una primera reconstrucción craneal del taxón presente en la formación (Fig. 24).

Similar a lo que ocurre en *Pelecanus*, el ápice rostral está claramente diferenciado aunque sin llegar a formar un gancho. Su apariencia general es similar a la observada en *Osteodontornis orri* Howard, 1957 del Oligoceno Tardío-Mioceno Tardío de USA y en MBLUZ-P 5093 del Mioceno Medio de Venezuela (Rincón & Stucchi, 2003); sin embargo en ambos casos las proyecciones tomiales anteriores son grandes, mientras que en los presentes especímenes son pequeñas. El *rostrum* es ancho y notablemente bajo en comparación con *Osteodontornis* y *Odontopteryx* Owen, 1873 del Paleoceno Tardío - Eoceno Temprano de Inglaterra y Marruecos (Bourdon, 2005). La región anterior del *rostrum* es ventralmente cóncava y el culmen está reforzado por un tabique longitudinal bajo, similar a lo observado en MBLUZ-P 5093 y "*Pseudodontornis longidentata*" (*nomina nuda, sensu* Warheit, 2002) del Eoceno Temprano de Inglaterra y a diferencia de *Pseudodontornis longirostris* (Spulski, 1910) en el que la región ventral es fuertemente convexa (Harrison & Walker, 1976).

La mandíbula muestra algunas características peculiares. La sutura posterior del dentario es recta y a diferencia de otros Odontopterygiformes no posee un surco longitudinal conspicuo (Harrison & Walker, 1976). Las proyecciones tomiales mayores son piramidales y entre ellas se observan pequeñas crestas transversales a la tomia en lugar de proyecciones menores. La región articular es similar al espécimen MLP 83-V-30-1 del Eoceno de Isla Seymour (Tonni & Tambussi, 1985), pero de bordes más facetados. El margen ventral es suavemente cóncavo posteriormente y convexo anteriormente, las *contylas* son bajas y el *processus retroarticularis* se dirige dorsalmente.

Las dimensiones de los nuevos especímenes coinciden con las observadas previamente en *Pelagornis* sp. (Chávez, *et al.* 2007). A fin de simplificar la catalogación, en el presente estudio los especímenes previamente presentados como *cf. Pelagornis* (Chávez, *et al.* 2007) han sido incluidos bajo la presente designación.

Orden CHARADRIIFORMES Huxley, 1867

Familia LARIDAE Rafinesque, 1815

DISTRIBUCIÓN CRONOLÓGICA Y GEOGRÁFICA: Eoceno Tardío – Actualidad. Actualmente en todos los océanos. Registro fósil dentro de la misma área, excepto en el Índico y en el Antártico.

Charadriiformes indet. *cf.* Laridae

(Fig. 23I-K)

MATERIAL REFERIDO: MPC 1291; fragmento distal de carpometacarpo derecho. MPC 1038; fragmento distal de tibiotarso derecho.

PROCEDENCIA: MPC 1038; Miembro Morro (Langhiano - Tortoniano), Localidad El Morro. MPC 1291; Miembro *Bonebed* (Tortoniano), Localidad La Fosforita.

COMENTARIOS: La morfología y dimensiones de estos especímenes difieren de las observadas en otros órdenes de aves marinas, presentando mayor afinidad con los Laridae,

particularmente de la subfamilia Sterninae. Similar a lo descrito en Sterninae el *os metacarpale majus* es cilíndrico, mientras que en Larinae es cráneocaudalmente comprimido (Chandler, 1990) al igual que en Procellariidae. Como en *Sterna* la *facies articularis digitalis* es triangular, mientras que la *tuberositas os metacarpale majus* es corta y dirigida cranealmente. El *os metacarpale minus* esta dorsoventralmente comprimido y su *margo medialis* se curva más distalmente que en Procellariidae. La diáfisis del tibiotarso es más cilíndrica que en *Larus* y Procellariidae, sin compresión cráneocaudal. El *pons supratendineus* es relativamente ancho, el *canalis extensorius* es central y el *sulcus extensorius* muy bajo. Como se observa en Charadriiformes, el *condylus medialis* es caudalmente estrecho y cranealmente prominente en sentido medial en vista distal.

Las dimensiones de los presentes especímenes son próximas a las observadas en *Sterna*, sin embargo de momento no es posible ofrecer una identificación más detallada. En Sudamérica el registro Neógeno de Charadriiformes incluye Laridae del Mioceno Tardío de Montemar, FP (Stucchi, 2006), Scolopacidae de la misma localidad (Cheneval 1993; Stucchi, 2006) y del Plioceno Tardío de Argentina (Tambussi *et al.*, 1993); y Charadriidae del Plioceno Tardío de Argentina (Tambussi, 1989). Los especímenes aquí incluidos representan de momento la única evidencia del orden en la FBI.

V. DISCUSIÓN

1. COMPOSICION Y RELACIONES DE LA ORNITOFAUNA DE LA FBI

a. Riqueza y rangos estratigráficos de las aves de la FBI

El presente estudio representa un primer intento por comprender la riqueza de aves y su distribución estratigráfica en la FBI. Los antecedentes paleontológicos son en ocasiones confusos a la hora de realizar asignaciones estratigráficas (i.e. Suárez *et al.*, 2004; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2005), dificultad que se magnifica por la falta de datos precisos de la procedencia de algunos especímenes depositados en colecciones nacionales. Pese a dichos inconvenientes, durante el presente estudio fue posible identificar la procedencia de la mayor parte de los especímenes ya sea en base a su conservación, la naturaleza de la matriz o los datos de campo existentes. Es clara la necesidad de realizar levantamientos sistemáticos en el futuro a fin de corroborar las presentes interpretaciones.

Si bien el presente estudio ha incrementado el número de especies de 19 a 26, la diversidad general se mantiene relativamente constante respecto a lo sugerido previamente para la FBI (Chávez *et al.*, 2007; 2008). La ornitofauna está dominada por aves marinas oceánicas (Sphenisciformes, Procellariiformes, Sulidae), seguidas en mucho menor proporción por aves marinas costeras (Phalacrocoracidae, Charadriiformes). No existe registro de aves litorales ni continentales. Pese a reconocer la existencia de formás exclusivas a cada Miembro litológico de la FBI, no resulta posible de momento recomendar su uso como fósiles guía.

Los cinco órdenes de aves aquí reconocidos para la FBI se encuentran presentes en el Miembro Morro (Tabla 13, Fig. 25). Como ocurre en todas las subunidades, los Spheniscidae son las aves más diversas y abundantes, sin embargo todas las especies aquí registradas son

compartidas con el Miembro *Bonebed* (Tabla 13); mientras que los Procellariidae y Sulidae presentan especies exclusivas: *aff. Pachyptila* y *Sula?* nov. sp. en la localidad El Morro; y *Fulmarus* sp. en el contacto con el Miembro *Bonebed* de La Fosforita. El registro de una forma afín a *Palaeospheniscus* en las localidades El Morro y Las Arenas, resulta congruente con la incidencia del género en la Formación Chilcatay (Acosta Hospitaleche & Stucchi, 2005) y sugiere la persistencia de estas formas al menos hasta el Mioceno Medio en el Pacífico de Sudamérica. Por otra parte, la incidencia de una forma posiblemente afín a Laridae en El Morro resulta llamativa. Si bien el orden está escasamente representado en el Mioceno de Norteamérica (Warheit, 2002), los registros de la FBI sugieren que el orden haría su primera aparición en el Pacífico Sudeste entre el Serravalliano y el Tortoniano, lo que resulta congruente con la incidencia del orden durante el Mesiniano de la FP (Stucchi, 2006).

El mayor volumen de especímenes disponibles para el estudio procede del Miembro *Bonebed* (n = 229) y ostenta la mayor riqueza de especies (Tabla 13, Fig. 25). Si bien es posible que algunos elementos aquí registrados deriven del retrabajo de sedimentos preexistentes (Walsh & Martill, 2006), éstos no impide considerarlos como una característica del Miembro *Bonebed*. La mayor riqueza de Spheniscidae en la FBI puede hallarse en este miembro, donde se registra un mínimo de 7 especies, dominadas por el conjunto *Spheniscus cf. urbinai-megaramphus* que representa sobre el 50% de todas las aves registradas. Todos los Spheniscidae del Miembro Morro persisten en el *Bonebed*, mientras que el género *Pygoscelis* hace su primera aparición aquí con *P. grandis* y *P. calderensis*, siendo esta última especie exclusiva de este miembro. Si bien nunca llega a ser dominante, la incidencia de *Pygoscelis* es un rasgo distintivo del Mioceno Tardío-Plioceno de la FBI (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2006b; Walsh & Suárez, 2006). Los Procellariiformes también presentan aquí su mayor riqueza, equiparándose a los Sphenisciformes

(Fig. 25). Los Diomedidae se hacen muy diversos con la persistencia de la forma del Miembro Morro y la aparición de tres formas exclusivas: *Thalassarche* sp., cf. *Phoebetria* y Diomedidae indet. Es también aquí donde se encuentra el único registro confirmado de Puffininae para la FBI. En el caso de los Pelecaniformes se observa un ligero aumento en la riqueza de Phalacrocoracidae con la aparición de *Phalacrocorax* sp., mientras que se mantiene la riqueza de los Sulidae pero con la aparición de *Sula*? cf. *sulita* en lugar de *Sula*? nov. sp. Si bien *Pelagornis* sp. aparece inicialmente en el Miembro Morro, se vuelven más frecuente en el *Bonebed*.

Con solo diez especímenes disponibles para el presente estudio, el Miembro Lechero es sin duda el Miembro del que se tiene menos información en la FBI. Si bien esta subrepresentación incide negativamente en la posibilidad de definir su ornitofauna, es posible señalar algunas características llamativas. Hacia la base de esta unidad persiste *Daption aff. capense* que hace su primera aparición en el Miembro *Bonebed*, mientras que en los estratos Pliocénicos el único elemento persistente es *P. grandis*. No hay registro de las especies grandes de *Spheniscus* que son comunes en los estratos inferiores y en su lugar aparece *S. cf. chilensis*. El único Procellariidae registrado en el Plioceno puede considerarse disímil de las formas precedentes. Si bien se requieren más prospecciones en estos afloramientos a fin de confirmarlo, los antecedentes aquí recabados sugieren un cambio significativo en la ornitofauna Pliocénica de la FBI.

b. Las faunas de aves marinas en el Pacífico Sudeste

A fin de poder entender mejor la dinámica y relaciones generales de la ornitofauna de la FBI, es necesario comparar su registro con el observado en diferentes localidades. Para facilitar dicha comparación, se ha elaborado un listado actualizado de las aves fósiles registradas en formaciones marinas neógenas de Chile, Perú y Argentina, que incluye un total de 52 taxones

(Anexo 4). A partir de este listado y de las edades asignadas a las diferentes formaciones (Fig. 6), se sugiere una primera correlación de las unidades geológicas respecto a las faunas de Aves marinas Neógenas establecidas para el Pacífico Norte (*sensu* Warheit, 1992) (Tabla 14). Se han excluido las Faunas A y B por datar del Paleógeno. En el presente análisis se ha excluido a la Formación Coquimbo dada la escasez de especímenes y la incertidumbre respecto a la exacta procedencia estratigráfica de los mismos. El uso de estas faunas presenta algunas ventajas importantes para el presente estudio: 1) los eventos oceanográficos globales que influenciaron a las asociaciones faunísticas del Pacífico Norte, muy probablemente afectaron también a las comunidades del Pacífico Sur; 2) los intervalos usados por Warheit (1992) facilitan la correlación de conjuntos faunísticos aún cuando pertenezcan a diferentes subunidades de una misma Formación geológica; y 3) permiten una comparación general del registro observado durante intervalos isocrónicos, ya sea respecto al registro Atlántico de Sudamérica o al Hemisferio Norte. Considerando la zoogeografía actual (ver II.1.b.), es posible considerar que faunas isocrónicas de localidades del norte de Chile y el Sur de Perú pueden haber integrado una misma Biota (ver Camus, 2001), sin embargo el efecto que pudo tener el factor latitudinal en la composición de las comunidades locales no puede despreciarse.

La Fauna C (24?-18 Ma) abarca el Mioceno Temprano (Aquitaniense-Burdigaliense) y no se encuentra representada en el Pacífico Sudamericano; sin embargo está bien representada en el Atlántico a través de las Formaciones Monte León, Gaiman y Chenque en Patagonia, Argentina. Este período está marcado por la apertura del Paso de Drake y el establecimiento definitivo de la corriente circumantártica. Mientras en el Pacífico Noreste la Fauna C está compuesta exclusivamente por Odontopterygiformes y Plotopteridae (Fig. 26), en el Atlántico Suroeste se encuentra dominada por Sphenisciformes. El género *Paraptenodytes* que hace su primera

aparición a inicios del Oligoceno? reaparece aquí con *P. antarcticus*, mientras que *Palaeospheniscus* domina en abundancia y riqueza de especies (Acosta Hospitaleche, 2007). *Eretiscus tonnii* de la Formación Gaiman parece ser una especie exclusiva de esta Fauna. Este conjunto de especies representa el último stock de las faunas Paleógenas, que en el Hemisferio Sur están dominadas por taxones del *stem-group* Sphenisciformes (*sensu* Ksepka *et al.*, 2006). Adicionalmente se registra la existencia de un Anatidae buceador, *Cayaoa brunetti*, posiblemente afín a la tribu Tachyerini (Tonni, 1980).

La Fauna I (18[15]-13[12] Ma) es la primera que presenta registro en el Neógeno del Pacífico Sudeste, abarcando desde el final del Mioceno Temprano hasta el inicio del Mioceno Medio (Burdigaliano-Serravalliano). Durante este periodo se incrementa paulatinamente el gradiente termal latitudinal a raíz del inicio de las glaciaciones antárticas. La mayor parte de los taxones registrados proceden de la Formación Chilcatay y del nivel Cerro La Bruja de la FP, mientras que el registro en la base del Miembro Morro de la FBI (i.e. Localidad Hidrocultivos) es de momento limitado. Esta es la primera fauna registrada en Sudamérica con Aves marinas no Sphenisciformes (Pelagornithidae, Sulidae, Phalacrocoracidae) (Fig. 26). Es también la primera fauna en la que aparece el *crown-group* Spheniscidae representado por el género *Spheniscus* (i.e. *S. muizoni* en Cerro La Bruja y *Spheniscus* spp. en la base del Miembro Morro). Por primera vez aparece el género *Palaeospheniscus* en el Pacífico (Acosta Hospitaleche & Stucchi, 2005). Los Sulidae presentan aquí una limitada riqueza, a diferencia de lo que ocurre en el Pacífico Norte, donde junto con los Procellariiformes (que no han sido registrados en el Sudeste) son los taxones más diversos (Warheit, 1992). Los Phalacrocoracidae poseen aquí un limitado registro, al igual que los Odontopterygiformes, que hacen su primera aparición en Sudamérica. Este orden es un componente constante en las faunas Paleógenas del Pacífico Norte y ha sido registrado en el

Eoceno Tardío de Antártica (Tonni, 1980; Tonni & Tambussi, 1985), por lo que es probable que su llegada al Pacífico Sudeste se produjera antes de lo que señala el registro fósil del que actualmente disponemos.

La Fauna II (13-8[6] Ma) abarca desde el final del Mioceno Medio hasta el inicio del Mioceno Tardío (Serravalliano-Tortoniano) y está representada en el Pacífico Sudeste en los niveles Lomás, Montemar Norte, El Jahuay y Aguada de Lomás de la FP; en el techo del Miembro Morro (i.e. Localidad Las Arenas), el Miembro *Bonebed* y probablemente en la base del Miembro Lechero de la FBI. Es también la segunda fauna con representación en el Atlántico Sudamericano a través de la Formación Puerto Madryn. Así como Warheit (1992) caracteriza a esta fauna como “*the age of the Alcidae*” en el Pacífico Norte, en el Pacífico Sudeste podemos hablar de “la edad de los Spheniscidae” dada la riqueza de especies simpátricas existentes durante este intervalo (Fig. 26). Un mínimo de siete especies en cuatro géneros han sido registradas en el Miembro *Bonebed* de la FBI, con dominancia de los géneros actuales. Se trata de la última fauna con registro de formas afines a *Palaeospheniscus* y la primera con registro de *Pygoscelis*, lo que sugiere un recambio definitivo del *stem-group* Sphenisciformes por el *crown-group* Spheniscidae en el Pacífico Sudamericano. Simultáneamente en el Atlántico podemos observar una fauna de Sphenisciformes empobrecida y de composición mixta, con la aparición del primer *crown-group* Spheniscidae en el Atlántico, *Madrynornis mirandus* (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007b), y la persistencia de *Paraptenodytes* (Acosta Hospitaleche, 2003). Dado que tanto Spheniscidae como Alcidae se asocian con aguas frías o templadas, el auge de ambos grupos puede relacionarse con el inicio de los patrones de circulación de las corrientes profundas frías modernas; gatillado por la emergencia parcial del Istmo de Panamá y la expansión del hielo en el oeste del continente Antártico (Warheit, 1992). La Fauna II es un claro

ejemplo de cómo la riqueza en las comunidades de Aves marinas pueden correlacionarse con los cambios ambientales.

También se observan eventos importantes en los restantes taxones de Aves Marinas. Abruptamente el registro de Procellariiformes se incrementa, superando en riqueza a los ecosistemas del Hemisferio Norte (Fig. 26). Durante este mismo período se observa el único registro de Diomedidae en el Neógeno argentino (Olson, 1984). Se inicia la diversificación de los Sulidae, que equiparan en riqueza a las formas del Pacífico Norte. Mientras en el Norte los Phalacrocoracidae hacen su primera aparición, en el Sur su riqueza aumenta y se estabiliza. La limitada riqueza de los Phalacrocoracidae durante el Mioceno es una característica común entre el Pacífico Norte y Sudeste. *Pelagornis* sp. reemplaza a la forma presente en la Fauna I y se vuelve más abundante en el Miembro *Bonebed*. El último evento de importancia es la aparición de los Charadriiformes en el Pacífico Sudeste, mientras que en el Pacífico Norte, a excepción de los Alcidae, no existen registros del orden previo al Plioceno (Warheit, 1992; 2002).

La Fauna III (7[6]-4 Ma) abarca desde el final del Mioceno Tardío hasta el Plioceno Temprano (Mesiniano-Zancleano) y se halla registrada fundamentalmente en los niveles Montemar y Sacaco Sur de la FP. Solo un registro incluido en el Miembro Lechero puede asociarse a este intervalo (*Pygoscelis grandis*). Si la Fauna II es “la edad de los Spheniscidae” en el Pacífico Sudeste, la Fauna III es sin duda “la edad de los Sulidae”: un mínimo de ocho especies han sido registradas durante este intervalo en la FP. Por primera vez el género *Morus*, que es dominante en el Pacífico Norte durante todo el Mioceno (Warheit, 1992), se registra en Sudamérica (Stucchi, 2003); mientras que surge un género exclusivo de esta fauna: *Ramphastosula* (Stucchi & Urbina, 2004). Una radiación similar se produce en los Sulidae del Pacífico Norte durante la Fauna II, pero declinan durante este intervalo al igual que ocurre con

casi todos los taxones en el Norte. Paralelamente los Spheniscidae sufren un declive significativo al igual que ocurre con los Procellariiformes, sin embargo los Phalacrocoracidae y Odontopterygiformes parecen estar estabilizados (Fig. 26). Aparentemente este último orden se habrían extinto durante este periodo en el Pacífico Noreste, aunque persisten en el Noroeste (Warheit, 1992). Los Pelecanidae hacen su primera aparición en el Pacífico Sudeste. Es durante este intervalo que los Charadriiformes se diversifican en Sudamérica con la aparición definitiva de Scolopacidae y Laridae. De momento no es posible establecer si estos primeros Charadriiformes son formas migratorias o endémicas de Sudamérica.

La Fauna IV (3-1.5 Ma) abarca el Plioceno Tardío (Piacenziano-Gelasiano) y está representada en los niveles Sacaco y Yauca de la FP, en el techo de la Formación La Portada y del Miembro Lechero. Este periodo está marcado por el cierre definitivo del contacto entre el Pacífico y el Atlántico en el Norte debido al alzamiento definitivo del Istmo de Panamá. Esta fauna se caracteriza por el declive en la riqueza de los Sulidae (Fig. 26), que solo aparecen en las unidades peruanas. Mientras en el Pacífico Norte los Odontopterygiformes se han extinto, aun persisten en el techo de la FP. Es probable que la ausencia de los Diomedidae y los Charadriiformes de esta fauna se relacione más con cuestiones tafonómicas y de muestreo que con las dinámicas zoogeográficas del Plioceno. Mientras en el Pacífico Noreste la mayoría de los taxones exhiben una recuperación (Warheit, 1992), la riqueza de las restantes familias parece estar estabilizada en el Sudeste, aunque la composición de especies varía en algunos casos. Las grandes especies de *Spheniscus* comienzan a declinar en favor de formas afines a las especies modernas (i.e. *S. chilensis* en la Formación La Portada y *S. humboldti* en la FP). Podemos considerar a la Fauna IV como la antesala a la fauna moderna, en la que la declinación de los Spheniscidae y Sulidae dará paso a la situación actual.

Al igual que en el Hemisferio Norte, la ornitofauna marina del Mioceno Medio-Plioceno en el Pacífico Sudeste presenta grandes similitudes con la fauna que actualmente habita la Provincia Peruano-Chilena, particularmente a nivel de la composición familiar. Sin embargo existen diferencias marcadas a nivel de riqueza de especies: 1) la gran riqueza de especies y posterior declive de los Spheniscidae y Sulidae; y 2) la escasez de Charadriiformes. Pese a esto la fuerte continuidad familiar observada desde el Mioceno Tardío y la composición general de la Fauna IV, sugieren que el surgimiento definitivo de la actual ornitofauna marina se produjo a fines del Plioceno o inicios del Pleistoceno (Chávez, 2008).

2. TAFONOMÍA GENERAL DE LA ORNITOFAUNA DEL MIEMBRO *BONEBED*

a. Interpretación de los Spheniscidae

Como se ha mencionado previamente (ver V.1.a.), los Spheniscidae son el elemento dominante de la ornitofauna del Miembro *Bonebed*, representando sobre el 85% de los especímenes estudiados (Tabla 15) e indicando una fuerte selección positiva de los Spheniscidae respecto a otras aves. Dos factores mencionados en la literatura pueden ser responsables de esta selección: 1) la resistencia diferencial al desgaste mecánico (Davis & Briggs, 1998; Acosta Hospitaleche, 2004) y 2) la existencia de colonias estacionales en el área (Cruz, 2007).

Una característica fundamental de la anatomía de los Spheniscidae es la robustez de sus huesos, en los que a diferencia de otras son compactos y sin espacios neumáticos. Esta sólida construcción produce una gran resistencia al trauma mecánico, aumentando significativamente sus posibilidades de resistir los fenómenos erosivos y la meteorización. Se ha demostrado que la respuesta diferencial de huesos con diferentes densidades ante un mismo proceso tafonómico, es un factor regulador de la representación de partes esqueléticas (i.e. Cruz & Elkin, 2003); y que en

Spheniscidae existe una selección positiva de elementos apendiculares anteriores y posteriores, mientras que en Aves voladoras la selección es a favor de los elementos anteriores (Cruz, 2005) (ver V.2.b.). Estos antecedentes sugieren que efectivamente los Spheniscidae presentan mayor resistencia a la erosión y meteorización, por lo cual tienden a preservarse en mayor volumen que otras aves marinas. Sin embargo este factor por si solo no explica por qué del total de Spheniscidae existentes en el Miembro *Bonebed* el 66% pertenece al conjunto *Spheniscus cf. urbinai-megaramphus* (Tabla16).

Como se ha definido anteriormente, *Spheniscus cf. urbinai-megaramphus* no necesariamente representa a una sola especie, si no más bien a un conjunto de al menos dos especies que de momento son indistinguibles entre si (ver IV.S. *cf. urbinai-megaramphus*). Esto puede explicar en parte su abundancia, sin embargo aún si este conjunto estuviera compuesto de tres especies representadas equitativamente, cada una representaría el 22% de los especímenes; lo cual aun es superior a la representación de los demás Spheniscidae. Al igual que en la mayoría de los Spheniscidae actuales, todas las especies de *Spheniscus* forman colonias de anidamiento (Williams, 1995). Si bien su densidad puede variar, la mayoría de las especies son sedentarias, por lo que se trata de aves notablemente dominantes en las áreas donde anidan. Dado que la mayoría de las especies de *Spheniscus* son actualmente alopátridas, no suelen formar colonias mixtas; sin embargo en regiones subantárticas y antárticas se ha observado que dos o más especies de Spheniscidae pueden nidificar en simpatria (White & Conroy, 1975; Trivelpiece & Volkman, 1979; Warham, 1975). Estas características generales sugieren que la dominancia de un conjunto determinado de Spheniscidae puede relacionarse con la proximidad a sus áreas reproductivas, sin embargo la falta de estudios actualistas específicos impide de momento contrastar esta hipótesis.

Otras características tafonómicas observadas en los Spheniscidae del Miembro *Bonebed* son la predominancia de elementos apendiculares en la representación de partes esqueléticas (>30%) (Tabla 17), el alto porcentaje de desarticulación (100%) y la abundancia de huesos fracturados (70%) (Tabla 18). También se aprecia una baja frecuencia de modificaciones por carnívoros, siendo las marcas producidas por el carroñeo de peces pequeños las más comúnmente observadas durante el presente estudio. Este último rasgo es típico de huesos depositados bajo el agua e indica que los especímenes no quedaron sepultados inmediatamente. Estudios actualistas señalan que la mayoría de estas características tafonómicas son típicas de las colonias de Spheniscidae (Cruz, 2007). Es probable que las diferencias cuantitativas entre lo observado en colonias modernas y el registro en el Miembro *Bonebed* (i.e. el mayor porcentaje de desarticulación y de huesos fracturados) (Tabla 18), se deba a las diferencias en los ambientes depositacionales: barras litorales, marismás y estepas arbustivas (Cruz, 2005; 2007) vs zona sublitoral a nerítica (Marquardt *et. al.*, 2000). La predominancia de aves marinas oceánicas y la ausencia de aves litorales y continentales, es congruente con un ambiente nerítico para la depositación del *Bonebed*.

Un último aspecto a considerar es la ocurrencia de juveniles. Los pichones de Spheniscidae son semialtriciales, nidícolas y usualmente alcanzan la mása adulta entre los 40 y 100 días de vida (Williams, 1995). El grado de osificación y fusión de los elementos permiten en general realizar determinaciones del rango etario (i.e. Olson, 1983; Van Tets *et al.*, 1988). La sutura de la *trochlea cartilaginis tibialis* visible laterocaudalmente en MPC 1277 (Fig. 27), permite claramente asignar el espécimen a un individuo juvenil; mientras que otros especímenes (i.e. MPC 1276) la densidad, tamaño y porosidad del hueso sugieren que se trata de individuos inmaduros (Fig. 27). Estos especímenes en conjunto con las características tafonómicas antes

señaladas, permiten inferir la existencia de colonias de Spheniscidae en las proximidades de la localidad La Fosforita durante la formación del Miembro *Bonebed* (Fig. 28).

b. Las Aves voladoras y el sesgo muestral

Si bien el número de especímenes disponibles de Aves no Sphenisciformes del Miembro *Bonebed* ha sido comparativamente escaso (Tabla 15), es este conjunto el que exhibe la mayor riqueza de especies de toda la FBI (Fig. 25). Aun que su proporción de representación es próxima a la observada en áreas con colonias de Sphenisciformes (i.e. Punta Medanosa), existen algunas diferencias significativas en otras propiedades tafonómicas evaluadas.

El nulo porcentaje de especímenes articulados es inusual en comparación con el observado en estudios actualistas (>20%) (Cruz, 2005); mientras que la representación de especímenes fracturados (95%) es prácticamente inversa a la esperada (<30%) (Tabla 18). No obstante, si comparamos la representación de especímenes semiarticulados en Aves voladoras (8.3%) y no voladoras (1.6%) se observa que el primer grupo posee un mayor porcentaje; similar a lo que ocurre en comunidades actuales para la representación de elementos articulados (Tabla 18). Dado que tanto la alta fragmentación como la desarticulación son comunes en la mayor parte de los vertebrados presentes en el Miembro *Bonebed* (Walsh & Martill, 2006), es probable que deriven de uno o más factores tafonómicos en común; de entre los cuales el ambiente de depositación sin duda juega un rol importante.

Por otra parte, mientras las Aves no voladoras (Sphenisciformes) presentan porcentajes de representación de partes esqueléticas acordes con lo esperado, en las Aves voladoras existe una mayor representación de elementos axiales (56.7%), pese a que se esperaría una mayor representación de las extremidades anteriores (>30%) (Tabla 17). Esta diferencia se debe

fundamentalmente a la alta cantidad de cráneos disponibles, que representan el 71% de los especímenes axiales estudiados. El buen estado de conservación de la mayoría de estos especímenes, junto con la representación normal de Aves no voladoras en la misma unidad, sugiere que esta desviación se debe fundamentalmente a la existencia de un sesgo en el muestreo. Esta idea se refuerza si consideramos que al excluir los elementos axiales del análisis, la representación de las extremidades anteriores resulta ser congruente con los valores esperados (43%). Es innegable que los especímenes craneales resultan ser más conspicuos en terreno, tanto por su morfología como por su volumen usualmente mayor al de otros elementos esqueléticos; lo que en parte justifica una selección positiva de estos especímenes durante el muestreo. Este caso ejemplifica el efecto que puede tener el muestreo en este tipo de estudios.

3. CONCLUSIONES Y PROYECCIONES

En síntesis, el presente estudio representa un primer intento por comprender la riqueza de aves en la FBI y a través de ello comprender las dinámicas paleobiológicas y paleoambientales acontecidas en el norte de Chile durante el Neógeno.

Se revisó la mayor parte de los especímenes previamente publicados, así como un gran número de especímenes inéditos que permitieron aumentar el número de especies registradas de 19 a 26. El examen detallado de los Sphenisciformes permitió descartar la presencia de *Paraptenodytes* y *Palaeospheniscus biloculata* en la FBI, reconociendo solo un taxón afín a los Spheniscidae del Mioceno Argentino en los Miembros Morro y *Bonebed* (cf. *Palaeospheniscus*). Se refinó la taxonomía previamente ofrecida para los Procellariiformes y se aumentó su riqueza de 4 a 10 especies. Se presentan los primeros especímenes atribuibles a Charadriiformes procedentes de los Miembros Morro y *Bonebed*. Se reconoce la existencia de especies exclusivas

en los tres Miembros de la FBI, sin embargo no es posible recomendar su uso como fósiles guías de momento.

La correlación de las unidades geológicas de Sudamérica con las faunas de Aves marinas Neógenas establecidas para el Pacífico Norte (*sensu* Warheit, 1992), ha permitido realizar una descripción inicial de la historia de las Aves marinas en el Pacífico Sudeste. Se reconoce que existen diferencias entre lo observado en la costa Pacífica y Atlántica de Sudamérica. En la Fauna II se reconoce un marcado paralelismo en la historia evolutiva de los Sphenicidae y Alcidae, como respuesta a las condiciones imperantes durante dicho intervalo. Otras similitudes entre la historia del Pacífico Norte y Sudeste incluyen la gran diversificación y posterior declive de los Sulidae; y la limitada riqueza de los Phalacrocoracidae durante el Mioceno; mientras que una de las diferencias más significativas es la aparición de los Charadriiformes durante el Mioceno en el Pacífico Sudeste. Con base en la fuerte continuidad en la composición familiar observada desde el Mioceno Tardío y la composición general de la Fauna IV, se sugieren que el surgimiento definitivo de la actual ornitofauna se produjo durante la transición Terciario-Cuaternario.

Se realizó una primera aproximación a la tafonomía de la ornitofauna del Miembro *Bonebed*. Con base en la comparación de la representación de distintas partes esqueléticas, del grado de articulación y de fragmentación de los Spheniscidae con estudios actualistas; así como en la dominancia taxonómica y el registro de juveniles; se sugiere la existencia de colonias estacionales en las proximidades de la localidad La Fosforita durante la formación del Miembro *Bonebed*. A partir de las anomalías en la representación de partes esqueléticas en Aves voladoras, se sugiere la existencia de sesgo en el muestreo, el cual puede explicar en parte la ausencia o subrepresentación de algunos taxones (i.e. Aves litorales).

A partir de las conclusiones alcanzadas en el presente estudio, se espera a futuro poder ampliar el número muestral de algunos taxones para confirmar las propuestas taxonómicas. Como se ha señalado, se requieren prospecciones sistemáticas a fin de poder refinar la procedencia estratigráfica de los taxones del Miembro Morro y aumentar el número de registros del Miembro Lechero. Así también incrementar las dataciones radiométricas en los diferentes Miembros de la FBI es fundamental para confirmar la correlación de Faunas aquí ofrecida. A fin de subsanar el vacío de información que existe para la Fauna C en el Pacífico Sudeste, se requiere aumentar las prospecciones en unidades del Mioceno Temprano de Chile (i.e. Formación Navidad) y Perú (i.e. Base de la Formación Chilcatay). Finalmente, se espera poder ampliar la correlación de faunas al Paleógeno y a localidades del Pacífico Sudoeste como Nueva Zelanda y Australia a mediano plazo.

LITERATURA CITADA

Achurra, L. (2004) Cambios del nivel del mar y evolución tectónica de la cuenca Neógena de Caldera, III Región. Tesis de Magíster, Departamento de Geología, Univ. de Chile.

Acosta Hospitaleche, C. (2003) *Paraptenodytes antarcticus* (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío temprano), provincia de Chubut, Argentina. Rev. Soc. Esp. Paleo., 18, 179-183.

Acosta Hospitaleche, C. (2004) Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de Patagonia, Sistemática, biogeografía y evolución. Tesis de Doctorado, Univ. Nacional de La Plata.

Acosta Hospitaleche, C. (2005) Systematic revision of *Arthrodytes* Ameghino, 1905 (Aves, Spheniscidae) and its assignment to the Paraptenodytinae. Neues Jahrb. Geol. P-M., 7, 404–414.

Acosta Hospitaleche, C. (2006) Taxonomic longevity in penguins (Aves, Spheniscidae). N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 241, 383-403.

Acosta Hospitaleche, C. (2007) Revisión sistemática de *Palaeospheniscus biloculata* (Simpson) nov. comb. (Aves, Spheniscidae) de la Formación Gaiman (Mioceno Temprano), Chubut, Argentina. Ameghiniana, 44, 417-426.

Acosta Hospitaleche, C. & Canto, J. (2005) Primer registro de cráneos asignados a *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae) procedentes de la formación Bahía Inglesa (Mioceno medio-tardío), Chile. Rev. Chil. Hist. Nat., 78, 489-495.

Acosta Hospitaleche, C. & Canto, J. (2007) Comentarios acerca de “Observaciones sobre la presencia de *Parapterodytes* y *Palaeospheniscus* (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Bahía Inglesa, Chile”. Rev. Chil. Hist. Nat., 80, 261-264.

Acosta Hospitaleche, C. & Stucchi, M. (2005) Nuevos restos terciarios de Spheniscidae (Aves, Sphenisciformes) procedentes de la costa del Perú. Rev. Soc. Esp. Paleo., 20, 1-5.

Acosta Hospitaleche, C., Canto, J. & Tambussi, C. (2006a) Pingüinos (Aves, Spheniscidae) en Coquimbo (Mioceno medio- Plioceno superior), Chile y su vinculación con las corrientes oceánicas. Rev. Soc. Esp. Paleo., 21, 115-121.

Acosta Hospitaleche, C., Chávez, M. & Fritis, O. (2006b) Pingüinos fósiles (*Pygoscelis calderensis* nov. sp.) en la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio - Plioceno), Chile. Rev. Geol. Chil., 33, 327-338.

Acosta Hospitaleche, C., Tambussi, C. & Canto, J. (2005) Catalogo comentado de los pingüinos (Aves, Spheniscidae) fósiles del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., 54, 141-151.

Acosta Hospitaleche, C., Tambussi, C. & Cozzuol, M. (2004) *Eretiscus tonnii* (Simpson) (Aves, Sphenisciformes): materiales adicionales, status taxonómico y distribución geográfica. *Rev. Mus. Argent. Cien. Nacl.* 6, 233–237.

Acosta Hospitaleche, C., Tambussi, C. & Dozo, M. T. (2007a) *Dendrocygna* (Anseriformes) en el Mioceno tardío de la Formación Puerto Madryn (Argentina): anatomía de la pelvis. XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Libro de Resúmenes, 1.

Acosta Hospitaleche, C., Fritis, O., Tambussi, C. & Quinzio, A. (2002) Nuevos restos de pingüinos (Aves Spheniscidae) en la Formación Bahía Inglesa (Mioceno superior - Plioceno inferior) de Chile. I Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Libro de resúmenes, 14.

Acosta Hospitaleche, C., Tambussi, C., Donato, M. & Cozzuol, M. (2007b) A new Miocene penguin from Patagonia and its phylogenetic relationships. *Act. Paleo. Polo.*, 52, 299-314.

Ainley, D. (1980) Birds as marine organisms: a review. *CalCOFI Rep.*, 21, 48-52.

Balench, E. (1954) División zoogeográfica del litoral sudamericano. *Revta. Biol. Mar.*, 4, 184-195.

Baumel, J. & Witmer, L. M. (1993) Osteologia. En: Baumel, J., King, A., Breazile, J., Evans, H. & Vanden Bergue, J. C. (eds) Handbook of avian anatomy: *Nomina Anatomica Avium*: 45-132. Massachusetts.

Bertelli, S. & Giannini, N. (2005) A phylogeny of extant penguins (Aves: Sphenisciformes) combining morphology and mitochondrial sequences. *Cladistics*, 21, 209-239.

Bianucci, G., Sorbi, S., Suárez, M. & Landini, W. (2006) The southernmost sirenian record in the eastern Pacific Ocean, from the Late Miocene of Chile. *C. R. Palevol*, 5, 945-952.

Bourdon, E. (2005) Osteological evidence for sister group relationship between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes). *Naturwissenschaften*, 92, 586-91.

Brattström, H. & Johansen A. (1983) Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. *Sarsia*, 68, 289-339.

Briggs, J. (1974) *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill Book Company, 475 pp.

Brooke, M. de L. (2002) Seabird systematics and distribution: A review of current knowledge. En: Schreiber, E. & Burger, J. (eds) *Biology of marine birds*: 57-85. CRC Press, Florida.

Camus, P. A. (2001) Biogeografía marina de Chile continental. Rev. Chil. Hist. Nat., 74, 587-617.

Chandler, R. M. (1990) Fossil birds of the San Diego Formation, late Pliocene, Blacan, San Diego County, California. Ornithological monographs, 44, 73-161.

Chávez, M. (2005a) Nuevos registros de aves fósiles en la Formación Bahía Inglesa (Mioceno-plioceno), región de Atacama, Chile. VIII Congreso Chileno de Ornitología, Actas, 47.

Chávez, M. (2005b) Una nueva localidad con aves fósiles en la región de Atacama, Chile. VIII Congreso Chileno de Ornitología, Actas, 46.

Chávez, M. (2007) Observaciones sobre la presencia de *Paraptenodytes* y *Palaeospheniscus* (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Bahía Inglesa, Chile. Rev. Chil. Hist. Nat., 80, 255-259.

Chávez, M. (2008) Fossil birds of Chile and Antarctic Peninsula. Arq. Mus. Nac., Rio de Janeiro, 65, 551-572.

Chávez, M. (En prensa) *Spheniscus megaramphus* Stucchi *et al.* 2003 (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Bahía Inglesa, Chile. Bol. Soc. Geol. Perú.

Chávez, M. & González, E. (2006). Posible incidencia de un gran cocodrilo (Archosauria: Crocodyliformes) en el Neógeno del Norte de Chile. I Congreso de la Asociación de Estudiantes de Biología de Chile, Resúmenes, 32-33.

Chávez, M. & Stucchi, M. (2006) Los piqueros fósiles (Aves: Sulidae) del Neógeno en el Pacífico sureste. IX Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas, 104.

Chávez, M., Stucchi, M. & Urbina, M. (2007) El registro de Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) en el Pacífico Sudeste. Bull. Inst. Fran. Étud. And., 36, 175-197.

Cheneval, J. (1993) L'avifaune Mio-Pliocène de la Formation Pisco (Pérou) étude préliminaire. Docum. Lab. Géol. Lyon, 125, 85-95.

Clarke, J., Ksepka, D., Stucchi, M., Urbina, M., Giannini, N., Bertelli, S., Narváez, Y. & Boyd, C. (2007) Paleogene equatorial penguins challenge the proposed relationship between biogeography, diversity, and Cenozoic climate change. PNAS, 104, 11545-11550.

Croxall, J. P., Evans, P. G. & Schreiber, R. W. (1984) Editor's introduction: the status and conservation of the world's Seabirds. En: Croxall, J. P., Evans, P. G. & Schreiber, R. W. (eds) Status and Conservation of the World's Seabirds: 2, 1-11. ICBP Technical Publication.

Cruz, I. (2005) La interpretación de partes esqueléticas de aves, patrones naturales e interpretación arqueológica. Archaeofauna, 14, 69-81.

Cruz, I. (2007) Avian taphonomy: observations at two magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) breeding colonies and their implications for the fossil record. *Journal of Archaeological Science*, 34, 1252-1261.

Cruz, I. & Elkin, D. (2003) Structural bone density of Lesser Rhea (*Ptenocnemis pennata*) (Aves: Rheiformes), taphonomic and archaeological implications. *Journal of Archaeological Science*, 30, 37-44.

Dall, W. J. (1909) Report on a collection of shells from Peru with a summary of the littoral marine Mollusca of the Peruvian zoological province. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 37, 147-294.

Damuth, J. D. (1992) Taxon-free characterization of animal communities. En: Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues, H. & Wing, S. L. (eds) *Terrestrial ecosystems through time, evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*: 183-203. The University of Chicago Press.

Davis, P. & Briggs, D. (1998) The impact of decay and disarticulation on the preservation of fossil birds. *Palaios*, 13, 3-13.

Dénes, F. V. & Silveira, L. F. (2007) Cranial osteology and taxonomy of albatrosses of genus *Dimedeia* Linneaus, 1758 and *Thalassarche* Reichenbach, 1853 (Procellariiformes: Diomeidae). *Pap. Avulsos Zool. (São Paulo)*, 47, 43-61.

Dyke, G., Nudds, R. & Walker, C. (2007) The Pliocene *Phoebastria* ('*Diomedea*') *anglica*: Lydekker's english fossil albatross. *Ibis*, 149, 626–631.

Emslie, S. & Guerra, C. (2003) A new species of penguin (Spheniscidae: *Spheniscus*) and other birds from the late Pliocene of Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116, 308-316.

Fritis, O. (2001) Descripción y análisis de la ornitofauna fósil de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno superior), III región de Atacama, Chile. Tesis de grado, Departamento Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Univ. de Concepción, 43 pp.

Godoy, E., Marquardt, C. & Blanco, N. (2003) Carta Caldera: región de Atacama, Carta Geológica de Chile. Serie Geología Básica, 76. SERNAGEOMIN, Santiago. 36 pp.

Göhlich, U. (2003) The avifauna of the Grund Beds (Middle Miocene, Early Badenian, northern Austria). *Ann. Naturhist. Mus. Wien.*, 104, 237-249.

Göhlich, U. (2007) The oldest fossil record of the extant penguin genus *Spheniscus*, a new species from the Miocene of Peru. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52, 285–298.

Grigorescu, D. & Kessler, E. (1988) New contributions to the knowledge of the Sarmatian birds from South Dobrogea in the frame of Eastern Paratethyan avifauna. *Rev. Roum. Géol., Géophys., Géogr., Géologie*, 32, 91-97.

Gutstein, C., Cherem, J. & Suárez, M. (2007) Primer registro de capibara (Hydrochoeridae, Rodentia) de Chile. *XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Libro de Resúmenes*, 17.

Guzmán, N., Marquardt, C., Ortlieb, L., & Fassinetti, D. (2000). La malacofauna neógena y cuaternaria del área de Caldera (27°-28° S): Especies y rangos bioestratigraficos. *IX Congreso Geológico Chileno, Actas*, 1, 476-481.

Harrison, C. & Walker, C. (1976) A review of the bony-toothed birds (Odontopterygiformes): with descriptions of some new species. *Tertiary Research Special Paper*, 2, 1-62.

Hartmann-Schröder, G. & Hartmann, G. (1962) Zur Kenntnis des Eulitorals der chilenischen Pazifikküste und der argentinischen Küste Südpatagoniens. *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.*, 69, 5-56.

Howard, H. (1957) A gigantic "toothed" marine bird from the Miocene of California. *Santa Barbara Museum of Natural History, Department of Geology*, 1, 1-23.

Howard, H. (1980) Illustrations of Avian Osteology taken from "The Avifauna of Emerville Shellmound". Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County, 330, 27-38.

Howard, H. (1984) Additional avian records from the Miocene of Kern County, California with the description of a new species of fulmar (Aves: Procellariidae). Bull. Southern California Acad. Sci., 83, 84-89.

Ibaraki, M. (1995) Neogene chronostratigraphy of biosiliceous sediments on the Pacific coast of South America based on planctonic foraminifera. Rep. Fac. Sci., 29, 63-71.

Knox, G. A. (1960) Littoral ecology and biogeography of the southern oceans. Proc. R. Soc. B, 152, 577-624.

Ksepka, D., Bertelli, S. & Giannini, N. (2006) The phylogeny of the living and fossil Sphenisciformes (penguins). Cladistics, 22, 412-441.

Kuroda, N. (1954) On the classification and phylogeny of the order Tubinares, particularly the shearwaters (*Puffinus*), with special considerations on their osteology and habitat differentiation. Publicado por el autor, Tokyo.

Le Roux, J., Gómez, C., Venegas, C., Fenner, J., Middleton, H., Marchant, M., Buchbinder, B., Frassinetti, D., Marquardt, C., Gregory-Wodzicki, K. & Lavenu, A. (2005) Neogene-Quaternary

coastal and offshore sedimentation in north central Chile: Record of sea-level changes and implications for Andean tectonism. *Journal of South American Earth Sciences*, 19, 83–98.

Livezey, B. C. & Zusi, R. L. (2006) Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy: I. – Methods and characters. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 37, 1–556.

Long, J. (1995). Late Miocene and Early Pliocene fish assemblages from the north-central coast of Chile. *Tertiary Res.*, 14, 117–126.

Marchant, M., Marquardt, C., Blanco, N. & Godoy, E. (2000) Foraminíferos del área de Caldera (26°45'–28° S) y su utilización como indicadores cronoestratigráficos del Neógeno. IX Congreso Geológico Chileno, Actas, 1, 499-503.

Marincovich, L. (1973) Intertidal mollusk of Iquique, Chile. *Nat. Hist. Mus. Los Ang. County. Sci. Bull.*, 16, 1-49.

Marquardt, C. (1999) Neotectónica de la franja costera y aportes a la geología regional entre Caldera y Caleta Pajonal (27°–27°45' S), III Región de Atacama, Chile. Tesis de grado, Departamento de Geología, Universidad de Chile.

Marquardt, C., Blanco, N., Lavenu, A., Ortlieb, L., Godoy, E., Marchant, M. & Guzmán, N. (2000) Estratigrafía y morfoestratigrafía marina-litoral del Cenozoico superior en el área de Caldera (27-28° S). IX Congreso Geológico Chileno, Actas 1, 514-533.

Marquardt, C., Wilke, H., Frassinetti, D., Marinovic, N., Vargas, G. & Suárez, M. (2003) Cambios relativos del nivel del mar durante el Neógeno: el caso de la Formación La Portada, Península de Mejillones. X Congreso Geológico Chileno, Actas, Disponible en CD Rom.

Martínez, D. & González, G. (2005) Las Aves de Chile, Nueva guía de campo. Ediciones del Naturalista, Santiago. 620 pp.

Milne-Edwards, A. (1874) Observations sur les oiseaux fossiles des Faluns de Saucats et de la Mollasse de Léognan. Bibliothèque de l'Ecole des Hautes Études, Section des Sciences Naturelles Paris, 11(3), 1-12.

Muizon, C. & De Vries, T. (1985) Geology and Paleontology of late Cenozoic marine deposits in Sacaco area (Peru). Geologische Rundschau, 74, 547-563.

Myrcha, A., Jadwiszczak, P., Tambussi, C., Noriega, J., Gazdzicki, A., Tatur, A. & Del Valle, R. (2002) Taxonomic revision of Eocene Antarctic penguins based on tarsometatarsal morphology. Polish Polar Research, 23, 5-46.

Nicol, D. (1971) Species, class and phylum diversity of animals. *Quart. J. Florida Acad. Sci.*, 34, 191-194.

Olson, S. (1983) Fossil seabirds and changing marine environments in the Late Tertiary of South Africa. *South African Journal of Science*, 79, 399-402.

Olson, S. (1984) Evidence of a large albatross in the Miocene of Argentina (Aves: Diomedidae). *Proc. Biol. Soc. Washington*, 97, 741-743.

Olson, S. (1985a) The fossil record of birds. En: Farner, D. S., King J. R. & Parker, K. C. (eds), *Avian Biology*: 8, 79-252. Academic Press, Florida.

Olson, S. (1985b) An Early Pliocene marine avifauna from Duinefontein, Cape Province, South Africa. *Ann. S. Afr. J. Sci.*, 95, 147-164.

Olson, S. (1985c) Early Pliocene Procellariiformes (Aves) from Langebaanweg, south-western Cape Province, South Africa. *Ann. S. Afr. J. Sci.*, 95, 123-145.

Olson, S. & James, H. (1991) Description of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands: Part I. Non-Passeriformes. *Ornithological monographs*, 45, 1-88.

Olson, S. & Rasmussen, P. (2001) Miocene and Pliocene birds from the Lee Creek Mine, North Carolina. *Smithsonian Contrib. Paleobiol.*, 90, 233-365.

Penhallurick J. & Wink M. (2004) Analysis of the taxonomy and nomenclature of the Procellariiformes based on complete nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Emu*, 104, 125-147.

Picasso, M., Tambussi, C. & Dozo, M. T. (2007) Aves Buteoninae en el Mioceno tardío de Chubut (Argentina): morfología del cráneo y endocráneo de Accipitridae. XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Libro de Resúmenes, 27.

Quilodrán, P. & Marquardt, C. (2001) Catastro y condiciones de fosilización de cetáceos neógenos de la Formación Bahía Inglesa, 27°-28° S, Tercera región, norte de Chile. XVII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, *Ameghiniana*, 38, 15- 16R.

Rincón, A. & Stucchi, M. (2003) Primer registro de Pelagornithidae del Mioceno de Venezuela. *Revista Venezolana de Espeleología*, 37, 27-30.

Rojo, M. (1985) Un aporte al conocimiento del Terciario marino: Formación Bahía Inglesa. IV Congreso Geológico Chileno, *Actas* 1, 514-533.

Sallaberry, M., Rubilar, D. & Suárez, M. (2006) El cráneo de un nuevo procelárido (Aves: Procellariidae) del Neógeno (Mioceno Tardío) del desierto de Atacama. *Biol. Res.*, 39, 4 supl. B, R-94.

Sallaberry, M., Rubilar, D., Suárez, M. & Gutstein, C. (2007) The skull of a fossil prion (Aves: Procellariiformes) from the Neogene (Late Miocene) of Northern Chile. *Rev. Geol. Chil.*, 34, 147-154.

Scasso, R., Mc Arthur, J., del Río, C., Martínez, S. & Thirwall, M. (2001) $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ late Miocene age of fossil molluscs in the “Entrerriense” of the Valdés Península (Chubut, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 14, 319–329.

Schreiber, E. A. & Burger, J. (2002) Seabirds in the marine environment. En: Schreiber, E. A. & Burger, J. (eds) *Biology of marine birds*: 1-15. CRC Press, Florida.

Schlatter, R. & Simeone, A. (1999) Estado del conocimiento y conservación de las aves en mares chilenos. *Estad. Oceanol.*, 18, 25–33.

Scolaro, J., Hall, M. & Ximénez, I. (1983) The magallanic penguin (*Spheniscus magellanicus*): sexing adults by discriminant analysis of morphometric characters. *Auk*, 100, 221-224.

Seguí, B., Quintana, J., Fornós, J. & Alcocer, J. (2001) A new fulmarine petrel (Aves: Procellariiformes) from the Upper Miocene of the western mediterranean. *Palaeontology*, 44, 933–948.

Simpson, G. (1946) Fossil penguins. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 87, 7-99.

Simpson, G. (1971) Fossil penguin from the Late Cenozoic of South Africa. *Science*, 171, 1144-1145.

Simpson, G. (1972) Pliocene penguins from North Canterbury, New Zealand. *Records Canterbury Mus.*, 9, 159–182.

Simpson, G. (1975) Notes on variation in penguins and on fossil penguins from the Pliocene of Langebaanweg, Cape Province, South Africa. *Ann. S. Afr. J. Sci.*, 69, 59-72.

Simpson, G. (1981) Notes on some fossil penguins, including a new genus from Patagonia. *Ameghiniana*, 18, 266–272.

Stattersfield, A., Crosby, M., Long, A. & Wege, D. (1998) Endemic bird areas of the world. *BirdLife Conservation Series* 7, 846 pp.

Stephan, B. (1979) Vergleichende osteologie der pinguine. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, Bd. 55, 3, 3-98.

Stucchi, M. (2002) Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves: Spheniscidae) de la Formación Pisco, Perú. *Bol. Soc. Geol. Perú*, 94, 17-24.

Stucchi, M. (2003) Los Piqueros (Aves: Sulidae) de la Formación Pisco, Perú. *Bol. Soc. Geol. Perú*, 95, 75-91.

Stucchi, M. (2006) Las Aves fósiles del Terciario marino peruano. Informe Expositivo para optar el Título de Licenciado en Biología en la modalidad de Experiencia profesional calificada. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Ricardo Palma, Perú. 51 pp.

Stucchi, M. (2007) Los pingüinos de la Formación Pisco (Neógeno), Perú. En: Díaz-Martínez, E. & Rábano, I. (eds) IV European Meeting on the Paleontology and Stratigraphy of Latin America: 367-373. Madrid, España.

Stucchi, M. & De Vries, T. (2003) El registro más antiguo de Sulidae en el Perú. Bol. Soc. Geol. Perú, 96, 117-120.

Stucchi, M. & Emslie S. (2005) A new Condor (Ciconiiformes, Vulturidae) from the Late Miocene / Early Pliocene Pisco Formation, Peru. The Condor, 107, 107-113.

Stucchi, M. & Urbina, M. (2004) *Ramphastosula* (Aves: Sulidae): A new avian genus from the Early Pliocene of the Pisco Formation, Peru. Journal of Vertebrate Paleontology, 24, 974-978.

Stucchi, M. & Urbina, M. (2005) Nuevos restos de Procellariiformes (Aves) de la Formación Pisco, Perú. Bol. Soc. Geol. Perú, 100, 67-77.

Stucchi, M., Urbina, M. & Giraldo, A. (2003) Una nueva especie de Spheniscidae del Mioceno Superior de la Formación Pisco, Perú. Bol. Inst. Fran. Estad. Andí., 32, 361–375.

Suárez, M. & Marquardt, C. (2003) Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranquios del Mesozoico y Cenozoico de Chile. En: X Congreso Geológico Chileno, Actas, Sección temática 3.

Suárez, M., Chávez, M. & Marquardt, C. (2002) Nuevos hallazgos de vertebrados marinos de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno-Plioceno) Caldera, Norte de Chile. I Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Libro de resúmenes, 50.

Suárez, M., Lamilla, J. & Marquardt, C. (2004) Peces Chimaeriformes (Chondrichthyes, Holocephali) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa (Región de Atacama, Chile). Revista Geológica de Chile, 31, 105-117.

Tambussi, C. (1989) Las aves del Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano de la Provincia de Buenos Aires. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Naturales, Univ. Nacional de La Plata, Argentina, 378 pp.

Tambussi, C. (1995) Las Aves. En: Alberdi, M., Leone, G. & Tonni, E. (eds) Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años: 145-161. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.

Tambussi, C. & Noriega, J. (1996) Summary of the avian fossil record from southern South America. Münchner Geowiss. Abh., 30(A), 245-264.

Tambussi, C., Noriega, J. & Tonni, E. (1993) Late Cenozoic birds of Buenos Aires Province: An attempt to document quantitative faunal changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 101, 117-129.

Tonni, E. (1979) Un nuevo Anseriforme de sedimentos marinos terciarios de Chubut, Argentina. *El Hornero*, 12, 11-15.

Tonni, E. (1980) Un Pseudodontornitido (Pelecaniformes, Odontopterygia) de gran tamaño, del Terciario temprano de Antártida. *Ameghiniana*, 17, 273-276.

Tonni, E. & Tambussi, C. (1985) Nuevos restos de Odontopterygia (Aves: Pelecaniformes) del Terciario temprano de Antártida. *Ameghiniana*, 21, 121-124.

Trivelpiece, W. & Volkman, N. (1979) Nest site competition between Adelie, gentoo and chinstrap penguins: an ecological interpretation. *Auk*, 96, 675-681.

Tsuchi, R., Shuto, T., Takayama, T., Koizumi, A., Ibaraki, M. & Martinez, R. (1988) Fundamental data on Cenozoic biostratigraphy of Chile. En: Tsuchi, R. (ed) *Reports of Andean Studies*: 2, 71-90. Shiznoka University, Japan

Urbina, M. & Stucchi, M. (2005a) Los Cormoranes (Aves: Phalacrocoracidae) de la Formación Pisco, Perú. *Bol. Soc. Geol. Perú*, 99, 41-49.

Urbina, M. & Stucchi, M. (2005b) Evidence of a fossil stork (Aves: Ciconiidae) from the Late Miocene of the Pisco Formation, Peru. *Bol. Soc. Geol. Perú*, 100, 63-66.

Van Tets, G., Meredith, C., Fullagar, P. & Davidson, P. (1988) Osteological differences between *Sula* and *Morus*, and a description of a extinct new species of *Sula* from Lord Howe and Norfolk Islands, Tasman Sea. *Notornis*, 35, 35-57.

Viviani, C. A. (1979) Ecogeografía del litoral chileno. *Stud. Neotrop. Fauna Envir.*, 14, 65-123.

Walsh, S. (2004) New penguin remains from the Neogene of Chile. VI International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Abstracts, 60-61.

Walsh, S. & Hume, J. (2001) A new neogene marine avian assemblage from north-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21, 484-491.

Walsh, S. & Martill, D. (2006) A possible earthquake-triggered mega-boulder slide in a Chilean Mio-Pliocene marine sequence: evidence for rapid uplift and bonebed genesis. *Journal of the Geological Society*, 163, 697–705.

Walsh, S. & Suárez, M. (2005) First post-Mesozoic record of Crocodyliformes from Chile. *Acta Paleontologica Polonica*, 50, 595-600.

Walsh, S. & Suárez, M. (2006) New penguin remains from the Pliocene of Northern Chile. *Historical Biology*, 18, 115-126.

Walsh, S. & Naish, D. (2002) Fossil seals from Late Neogene deposits in South America: A new pinniped (Carnivora, Mammalia) assemblage from Chile. *Palaeontology*, 45, 821–842.

Walsh, S., Mcleod, N. & O’neill, M. (2004) Analysis of spheniscid tarsometatarsus and humerus morphological variability using DAISY Automated Digital Image Recognition. VI International Meeting Of The Society Of Avian Paleontology And Evolution, Abstracts, 62-63.

Warham, J. (1975) The crested penguins. En: Stonehouse, B. (ed) *The Biology of Penguins*: 189-269. University Park Press, Baltimore.

Warheit, K. (1992) A review of the fossil seabirds from the Tertiary of the North Pacific: plate tectonics, paleoceanography, and faunal change. *Paleobiology*, 18, 401-424.

Warheit, K. (2002) The seabird fossil record and the role of paleontology in understanding seabird community structure. En: Schreiber, E. & Burger, J. (eds) *Biology of marine birds*: 17-55. CRC Press, Florida.

Watson, G. & Divoky, G. (1971) Identification of *Diomedea leptorhyncha* Coues 1866, an albatross with remarkably small salt glands. *The Condor*, 73, 487-489.

Wetmore, A. (1938) A Miocene booby and other records from the Calvert Formation of Maryland. *Proceedings of the United States National Museum*, 3030, 21-25.

White, M. & Conroy, J. (1975) Aspects of competition between pygoscelid penguins at Sygny Island, South Orkney Islands. *Ibis*, 117, 371-373.

Williams, T. (1995) *The penguins*. Oxford University Press, Oxford.

Wilson, R., Simeone, A. & Mc Gill, P. (2000) Nota complementaria a la observación de un pingüino azul *Eudyptula minor* en la costa de Santo Domingo. *Bol. Chil. Ornito.*, 7, 30.

Wynne-Edwards, V. C. (1985) Oceanic birds. En: Campbell, B. & Lack, E. (eds) *A Dictionary of Birds*: 403-405. BOU T and AD Poyser, Calton, UK.

Yesner, D. R. (1976) Aleutian Island albatrosses: a population history. *Auk*, 93, 263-280.

Zavalaga, C. & Paredes, R. (1997) Sex determination of adult Humboldt penguins using morphometric character. *Journal of Field Ornithology*, 68, 102-112.

Zusi, R. (1975) An interpretation of skull structure in penguins. En: Stonehouse, B. (ed) *The Biology of Penguins*: 59-84. University Park Press, Baltimore.

FIGURAS

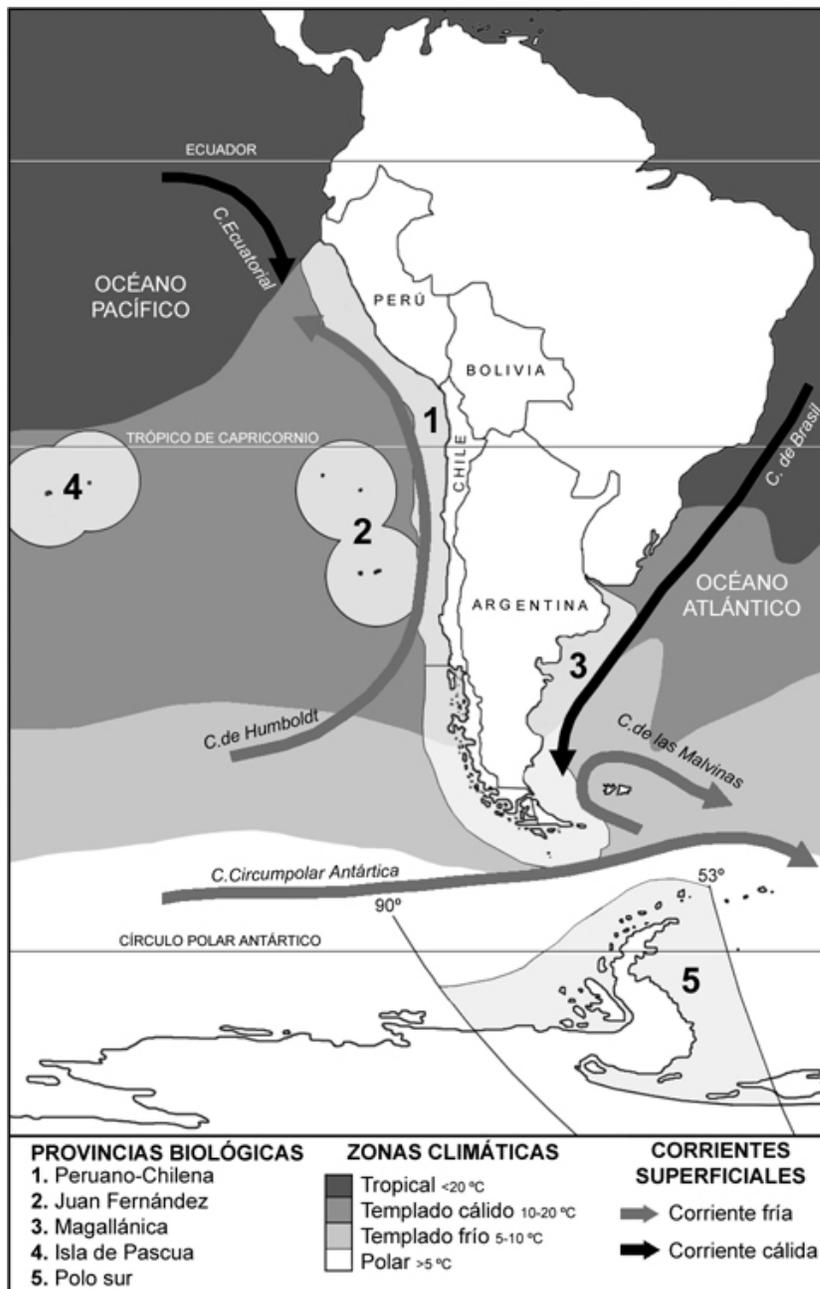


Figura 1. Mapa de las provincias biológicas que abarcan el territorio chileno. Se ha incluido a las Islas San Félix y San Ambrosio en la provincia biológica de Juan Fernández. Solo se demarca la provincia Polo Sur entorno al territorio antártico chileno. Se señalan también las principales zonas climáticas y las principales corrientes oceánicas superficiales que influyen en las provincias ilustradas (Basado en mapas de la National Geographyc Society).

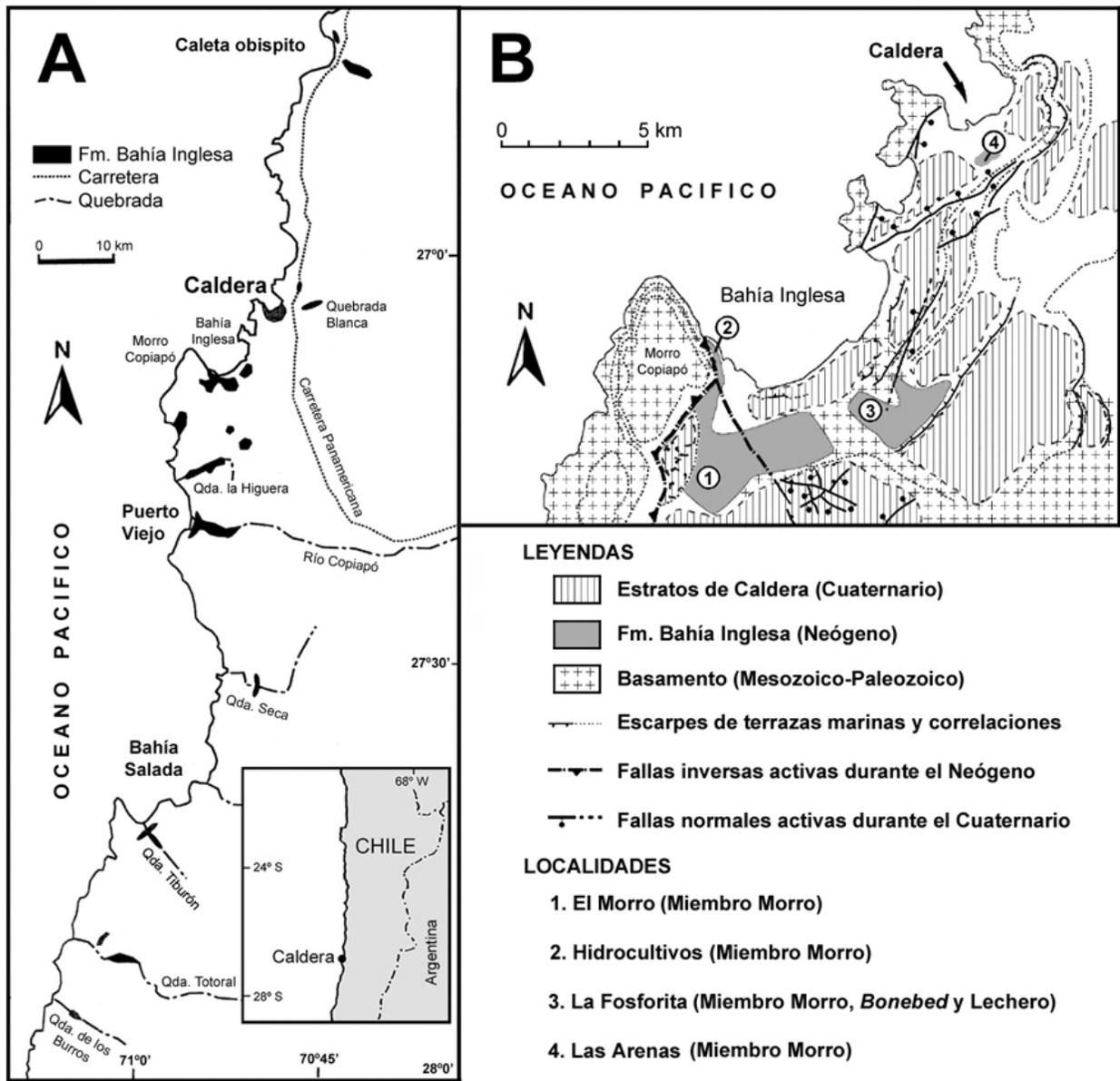


Figura 2. Localización de la Formación Bahía Inglesa (FBI). **A.** Distribución y ubicación de la FBI (Modificado de Marchant *et al.*, 2000). **B.** Mapa geológico simplificado del entorno de Bahía Inglesa que indica las principales localidades fosilíferas aquí estudiadas (Modificado de Suárez *et al.*, 2004).

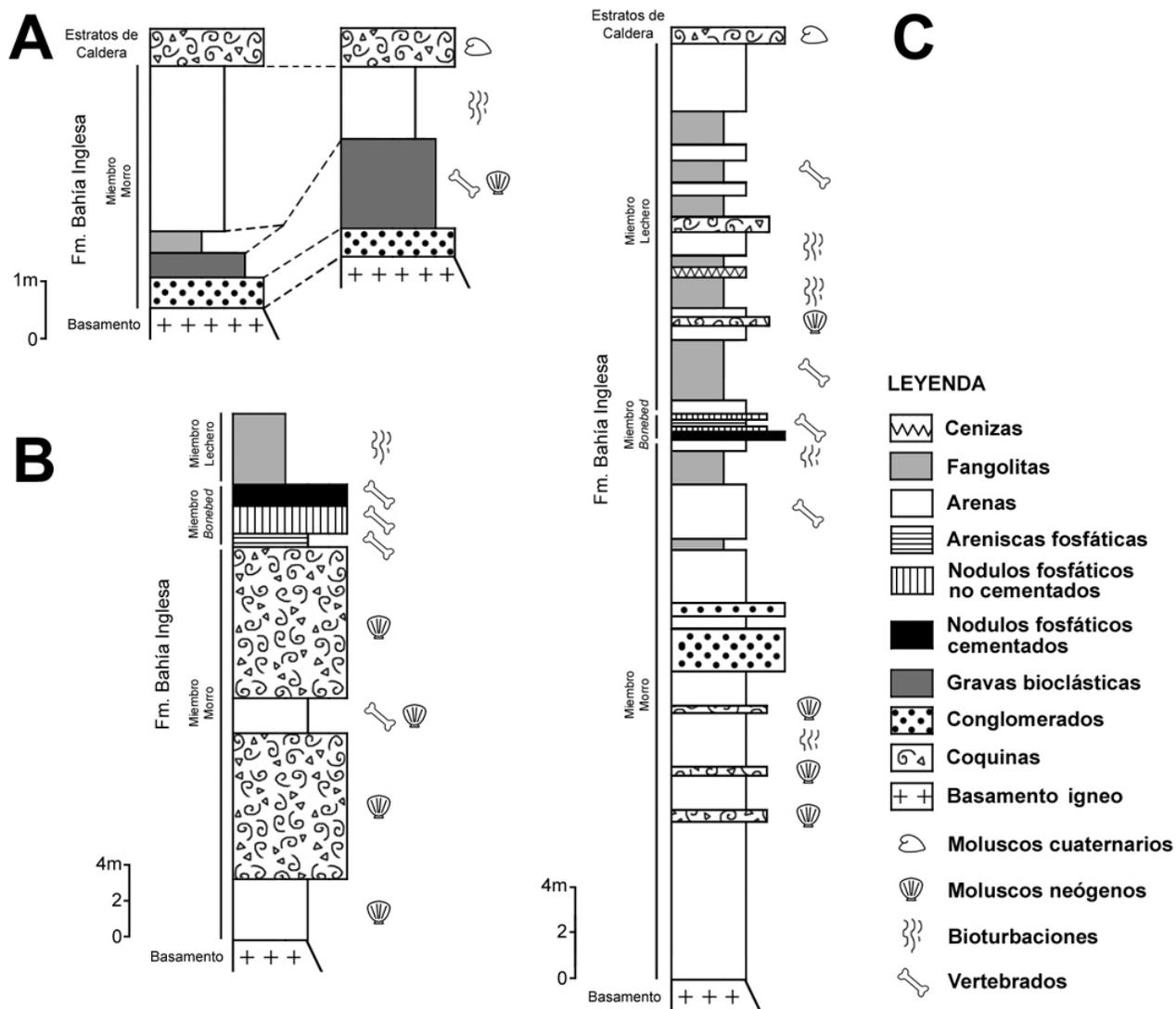


Figura 3. Estratigrafía de la FBI. **A.** Columna estratigráfica de la localidad Las Arenas (Basada en Suárez *et al.*, 2004). **B.** Columna estratigráfica de la localidad La Fosforita (Basada en Sallaverry *et al.*, 2007). **C.** Columna generalizada de la Formación Bahía Inglesa (Basada en Walsh & Suárez, 2005).

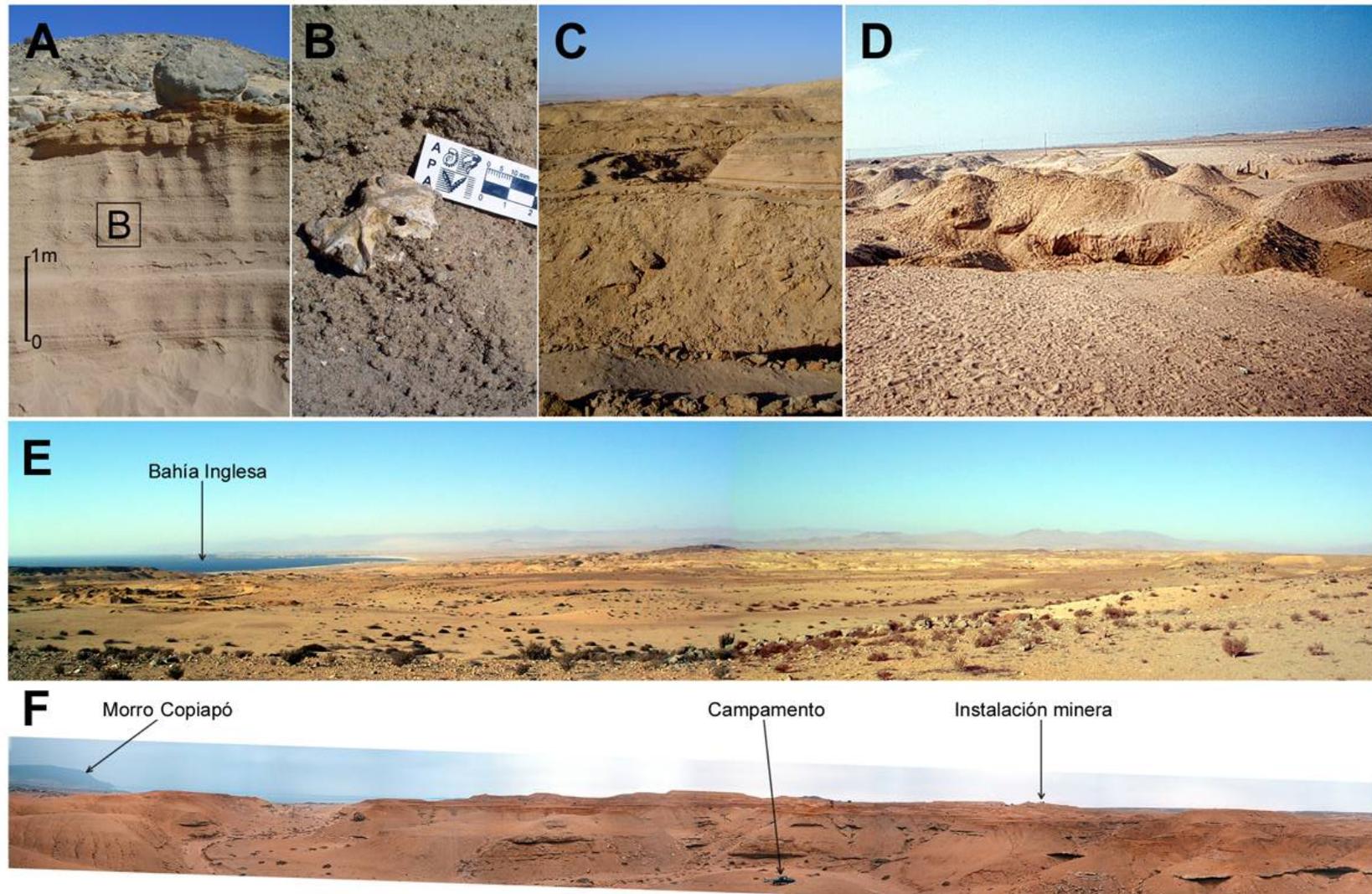


Figura 4. **A.** Afloramiento de la localidad Hidrocultivos (2007). **B.** Detalle de la figura A, mostrando un fragmento de cráneo de Spheniscidae (MPC 1041) *in situ* (2007). **C.** Vista general del sendero paleontológico en la localidad La Fosforita (2007). **D.** Vista general de la localidad Las Arenas (2002). **E.** Vista general de Bahía Inglesa tomada desde la localidad El Morro en dirección noreste (2007). **F.** Vista general de de las terrazas marinas de la localidad La Fosforita en dirección noroeste (2002).

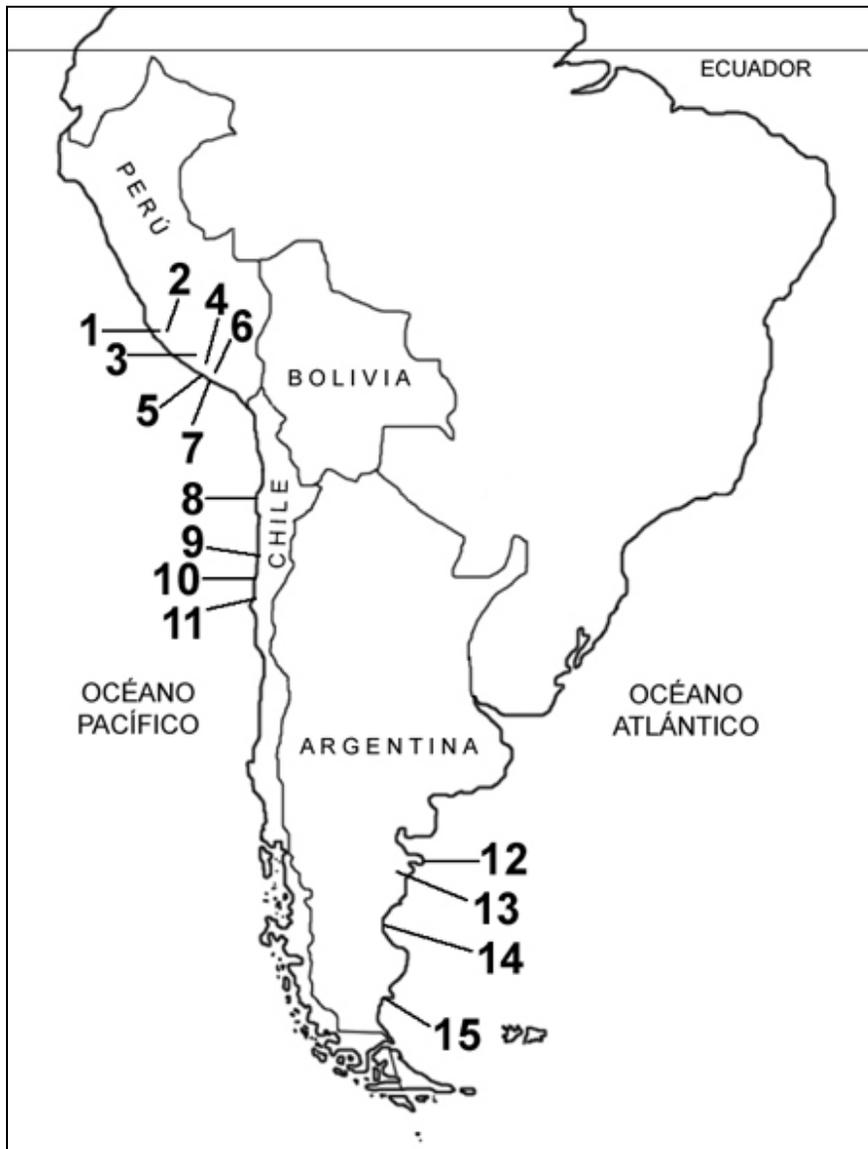


Figura 5. Principales localidades fosilíferas de Formaciones marinas Neógenas con registro de aves. Estas pertenecen a las siguientes Formaciones: Chilcatay (1), Pisco (2-7), La Portada (8), Bahía Inglesa (9), Coquimbo (10, 11), Puerto Madryn (12), Gaiman (13), Chenque (14) y Monte León (15). Localidades: 1. Zamaca, 2. Cerro La Bruja, 3. El Jahuay, 4. Aguada de Lomas, 5. Montemar, 6. Sacaco, 7. Sacaco sur, 8. Península de Mejillones, 9. Bahía Inglesa, 10. Bahía de Carrizal, 11. Coquimbo, 12. Puerto Madryn, 13. Bryn Gwyn, 14. Golfo San Jorge, y 15. Deseado.

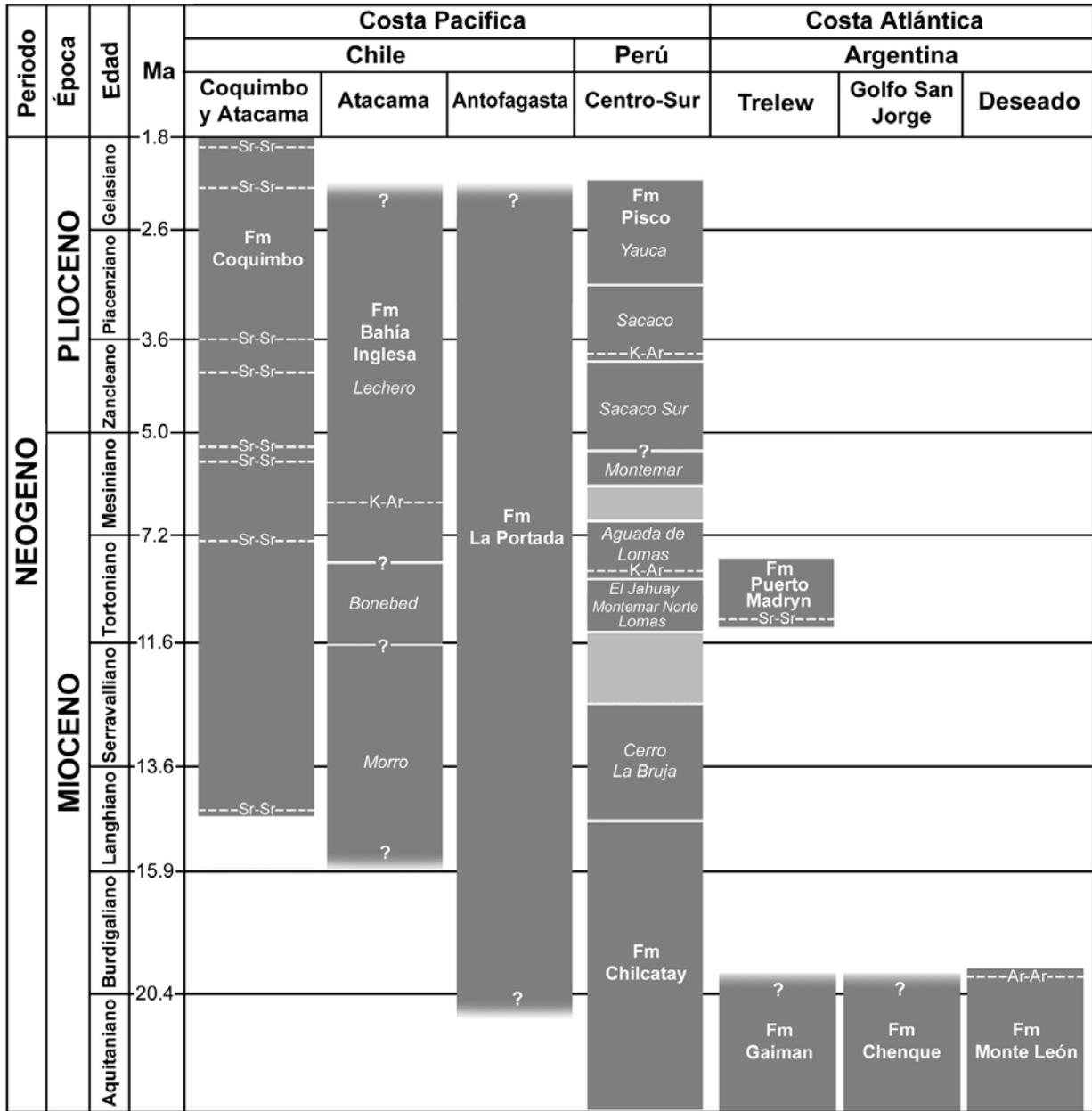


Figura 6. Correlación de las Formaciones marinas Neógenas con registro de aves. Las líneas punteadas indican las edades determinadas por datación radiométrica. Los signos de interrogación señalan incertidumbre en el límite exacto. Fuentes de las edades: Fm. Coquimbo: Le Roux *et al.* (2005); Fm. Bahía Inglesa: Walsh & Suárez (2005); Fm. La Portada: Marquardt *et al.* (2003); Fm. Pisco: Muizon & De Vries (1985) y Stucchi (2007); Fm. Puerto Madryn: Scasso *et al.* (2001); Fm. Gaiman, Fm. Chenque, Fm. Monte León: Acosta Hospitaleche (2004, 2006).

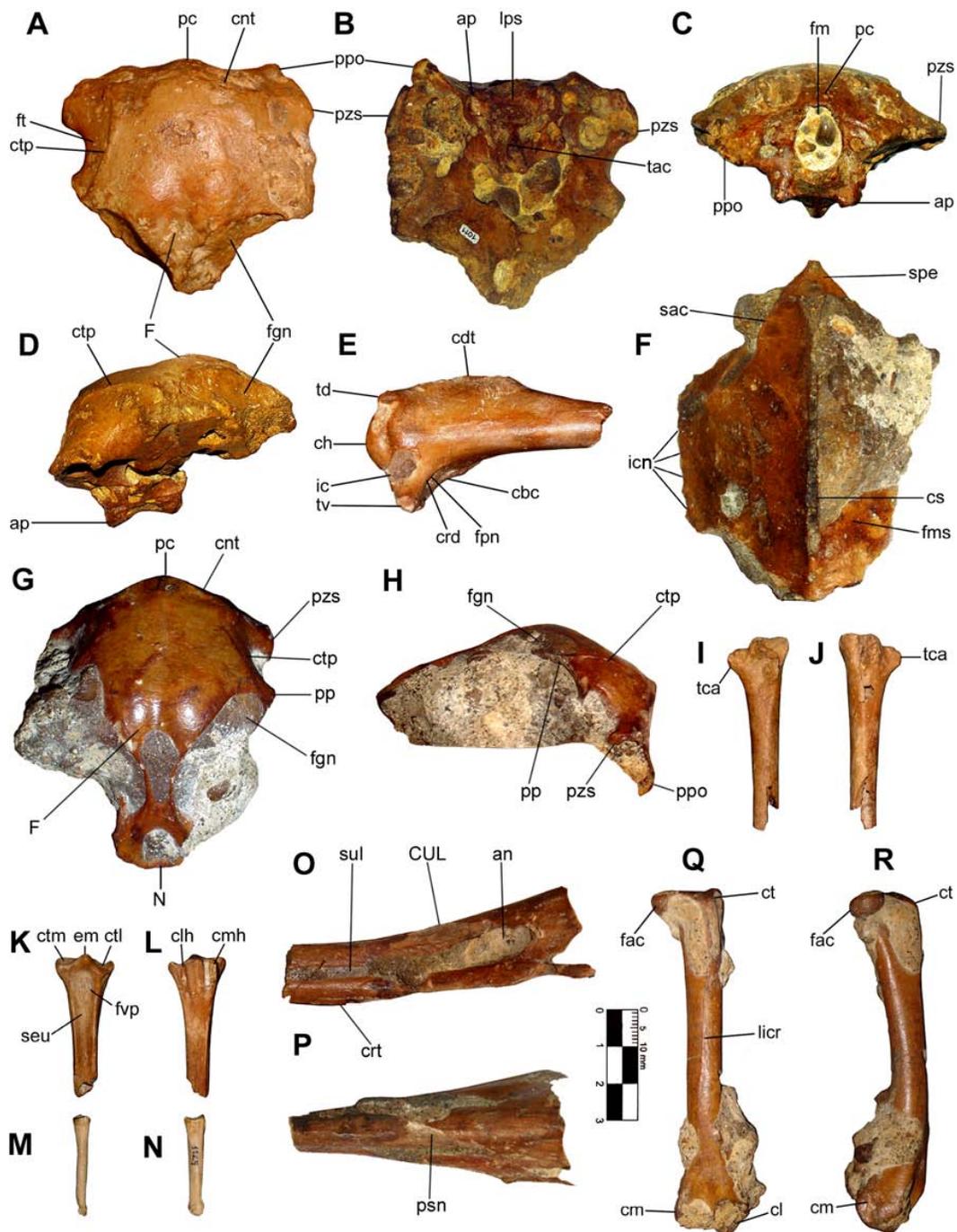


Figura 7. Diomededeidae de la FBI. *Thalassarche* sp., *neurocranium* MPC 1011: **A.** vista dorsal, **B.** vista ventral, **C.** vista caudal, **D.** vista lateral. Epífisis proximal de húmero izquierdo MPC 1132: **E.** vista caudal. Esternón MPC 1093: **F.** vista ventral. *Thalassarche* cf. *melanophrys*, *neurocranium* MPC 1012: **G.** vista dorsal, **H.** vista lateral. Epífisis de ulna derecha MPC 1134: **I.** vista ventral, **J.** vista dorsal. Extremo proximal de tarsometatarso izquierdo MPC 1136: **K.** vista dorsal, **L.** vista ventral. Falange pedal MPC 1129: **M.** vista dorsal, **N.** vista medial. cf. *Phoebetria*, *rostrum* MPC 1130: **O.** vista lateral, **P.** vista dorsal. Diomededeidae indet., fémur izquierdo MPC 1137: **Q.** vista craneal, **R.** vista medial. Escala: 30 mm.

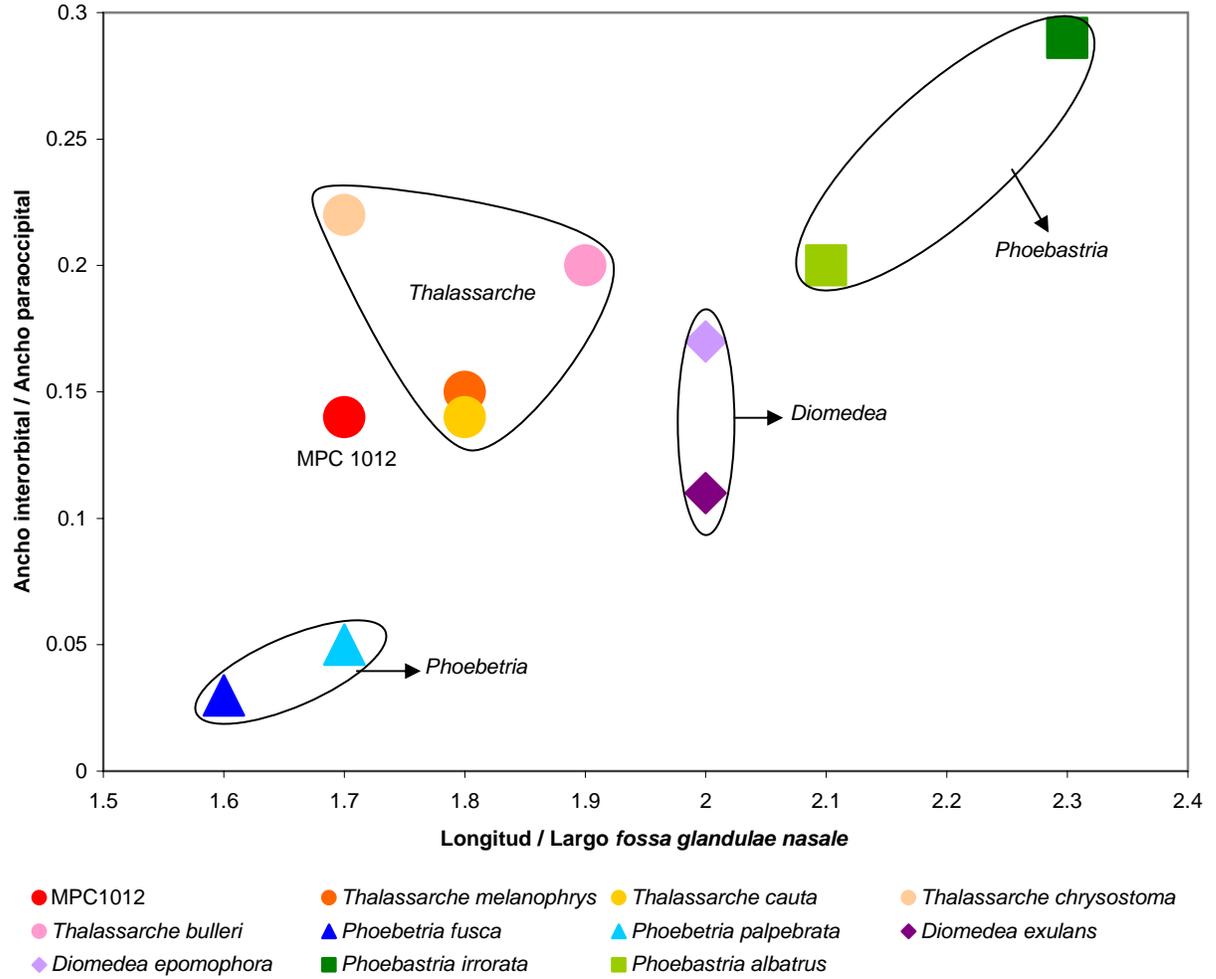


Figura 8. Proporciones del *neurocranium* en Diomedidae. Nótese la proximidad de MPC 1012 respecto al género *Thalassarche*.

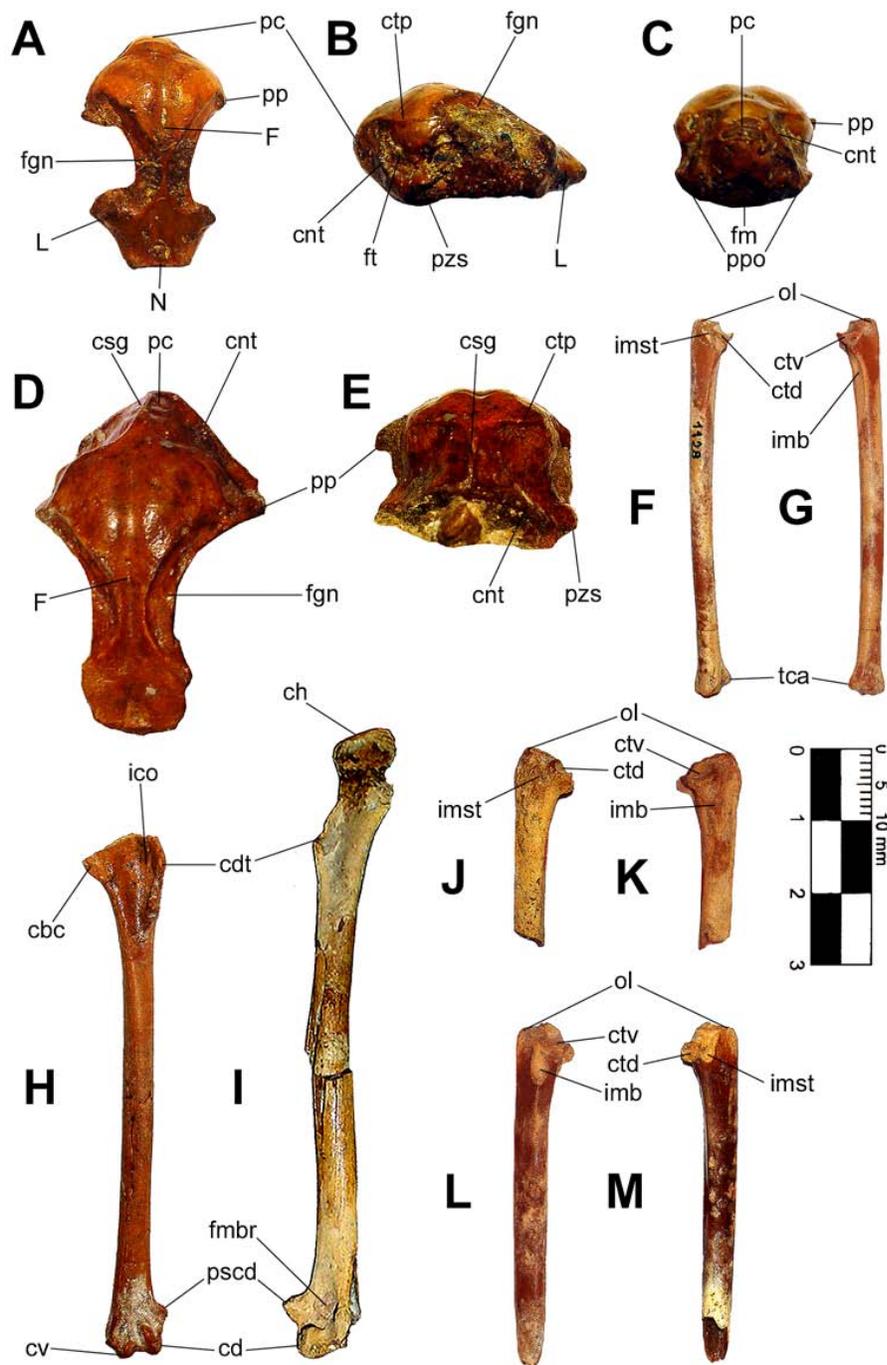


Figura 9. Procellariidae de la FBI. *Pachyptila* sp., *neurocranium* MPC 601: **A.** vista dorsal, **B.** vista lateral, **C.** vista caudal. cf. *Ardenna*, *neurocranium* MPC: **D.** vista dorsal, **E.** vista caudal. *Pachyptila* sp., ulna derecha MPC 1128: **F.** vista dorsal, **G.** vista ventral. aff. *Pachyptila*, húmero izquierdo MPC 1114: **H.** vista craneal. *Fulmarus* sp., húmero derecho MPC 1013: **I.** vista craneal. *Daption* aff. *capense*, extremo proximal de ulna derecha MPC 1174: **J.** vista dorsal, **K.** vista ventral. Fragmento proximal de ulna izquierda MPC 1173: **L.** vista ventral, **M.** vista dorsal. Escala: 30 mm.

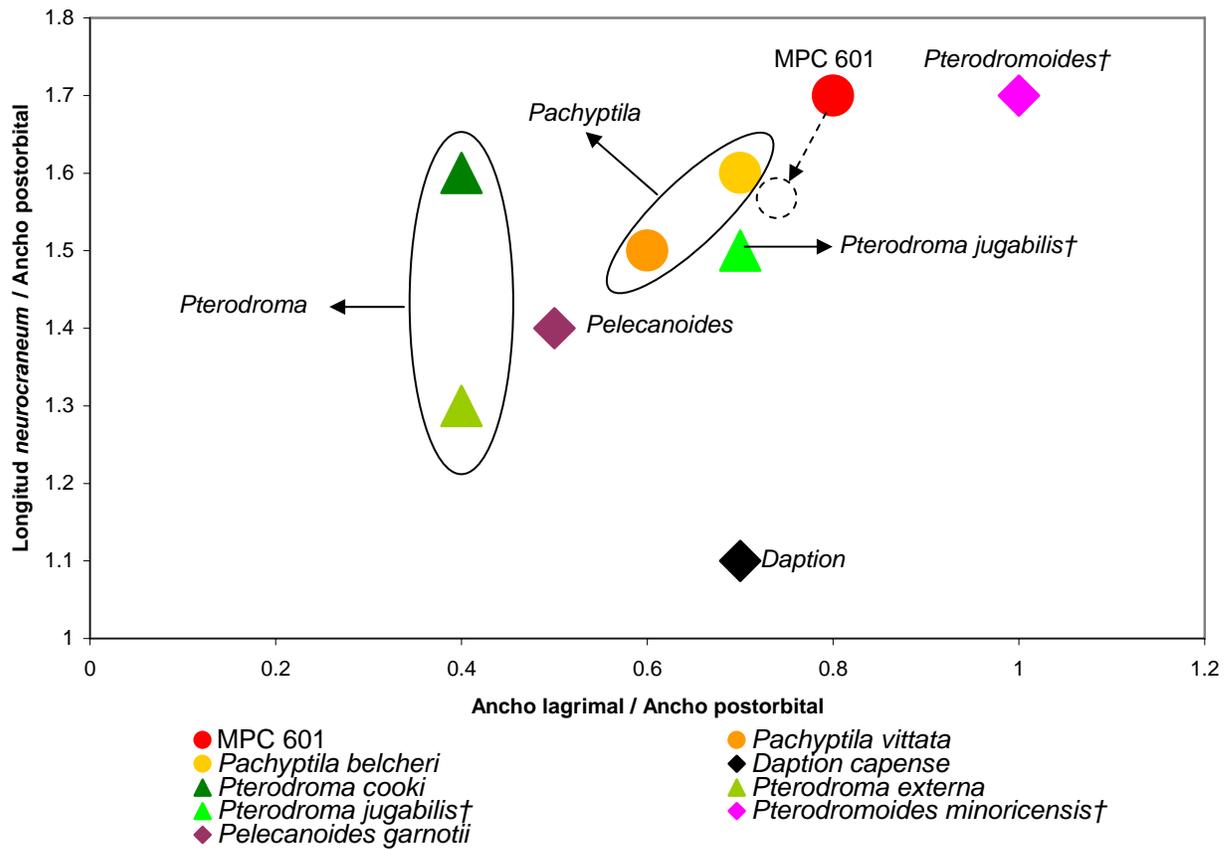


Figura 10. Proporciones del *neurocraneum* en Fulmarinae y Pelecanoididae. Solo se han agrupado las especies actuales de *Pterodroma*, dejando libre a *P. jugabilis* que se ubica más próximo a *Pachyptila*. Dado que para MPC 601 se emplea el máximo conservado para el ancho postorbital (ver Tabla 5), sus coordenadas pueden estar sobrestimadas. La flecha y figura punteadas señalan la dirección hacia la cual se desplazarían los valores. Nótese la proximidad de MPC 601 respecto al género *Pachyptila*.

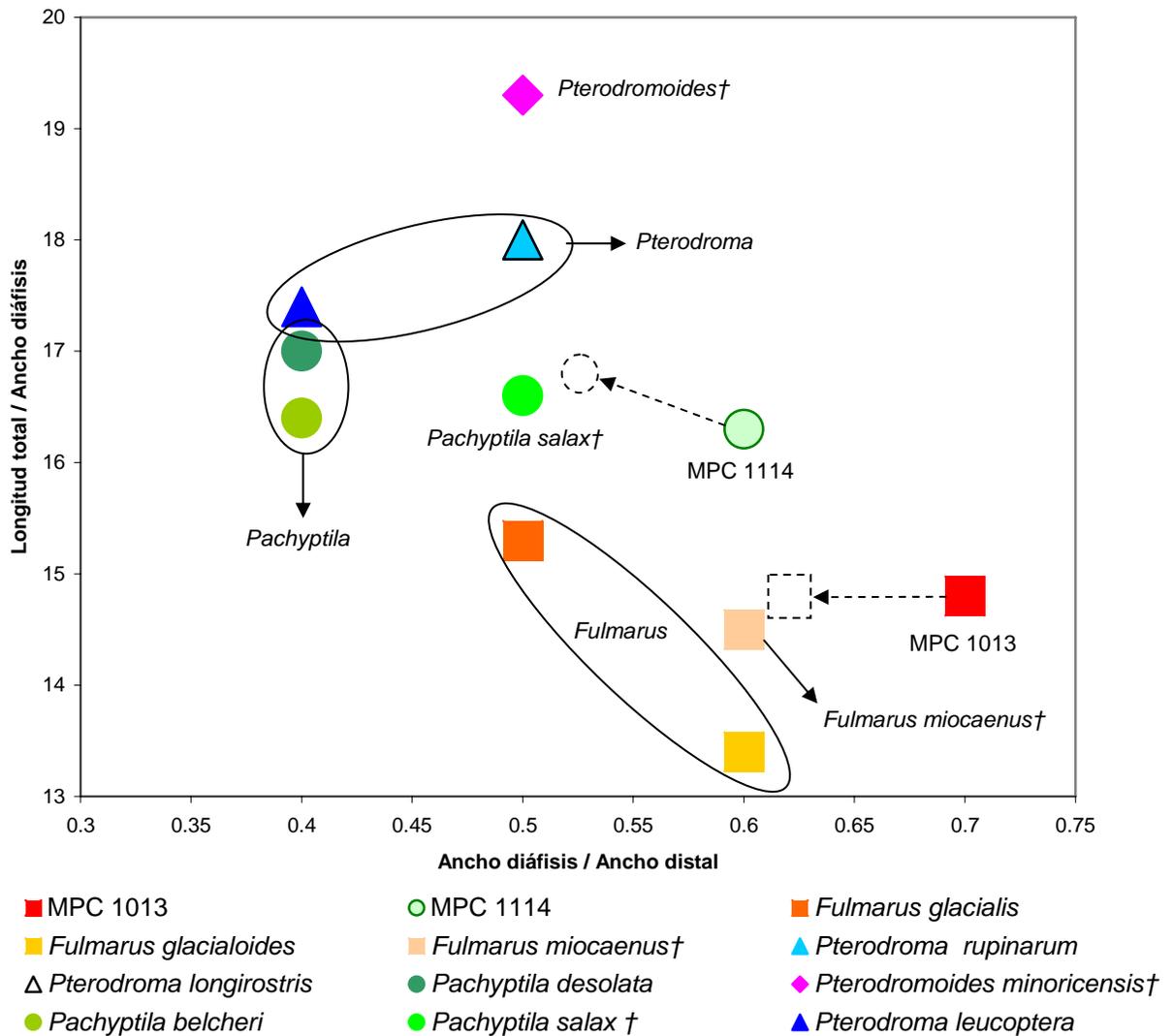


Figura 11. Proporciones del húmero en Fulmarinae. Solo se han agrupado las especies actuales de cada género, dejando libre a *F. miocaenus* y *P. salax*. Dado que en los fósiles se emplean en ocasiones los máximos conservados (ver Tabla 6), algunos de los valores pueden estar sub o sobrestimados. Las flechas y figuras punteadas señalan la dirección hacia la cual se desplazarían los valores para estos casos. Nótese la proximidad de MPC 1013 respecto al género *Fulmarus* y la de MPC 1114 respecto a *Pachyptila* y *Pterodroma*.

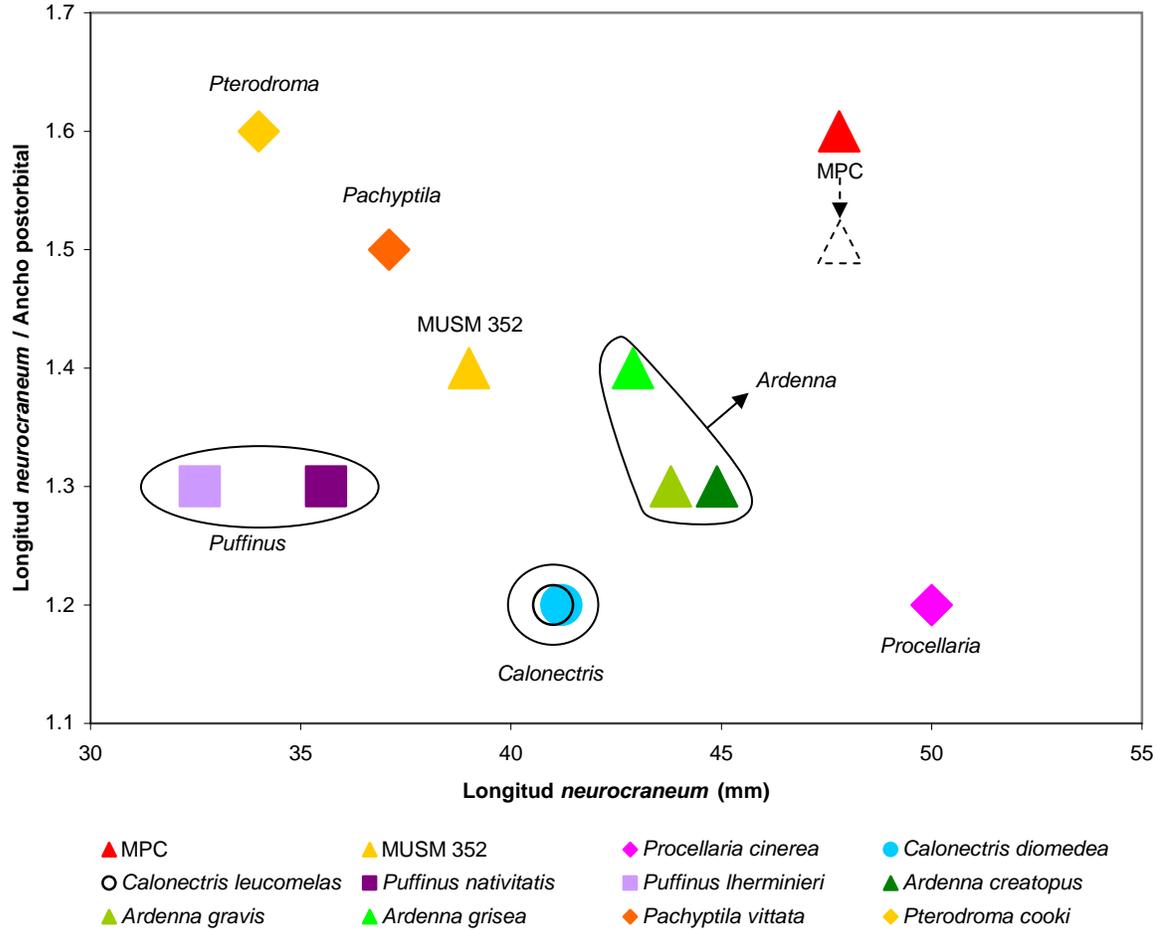


Figura 12. Proporciones del *neurocraneum* en Puffininae. Se grafica una especie de *Pterodroma* y una de *Pachyptila* para ejemplificar a los Fulmarinae. Dado que para MPC se emplea el máximo conservado para el ancho postorbital (ver Tabla 7), el valor de Y puede estar sobrestimado. La flecha y figura punteada señalan la dirección hacia la cual se desplazarían. De entre los Puffininae incluidos MPC se halla más próximo al género *Ardenna*.

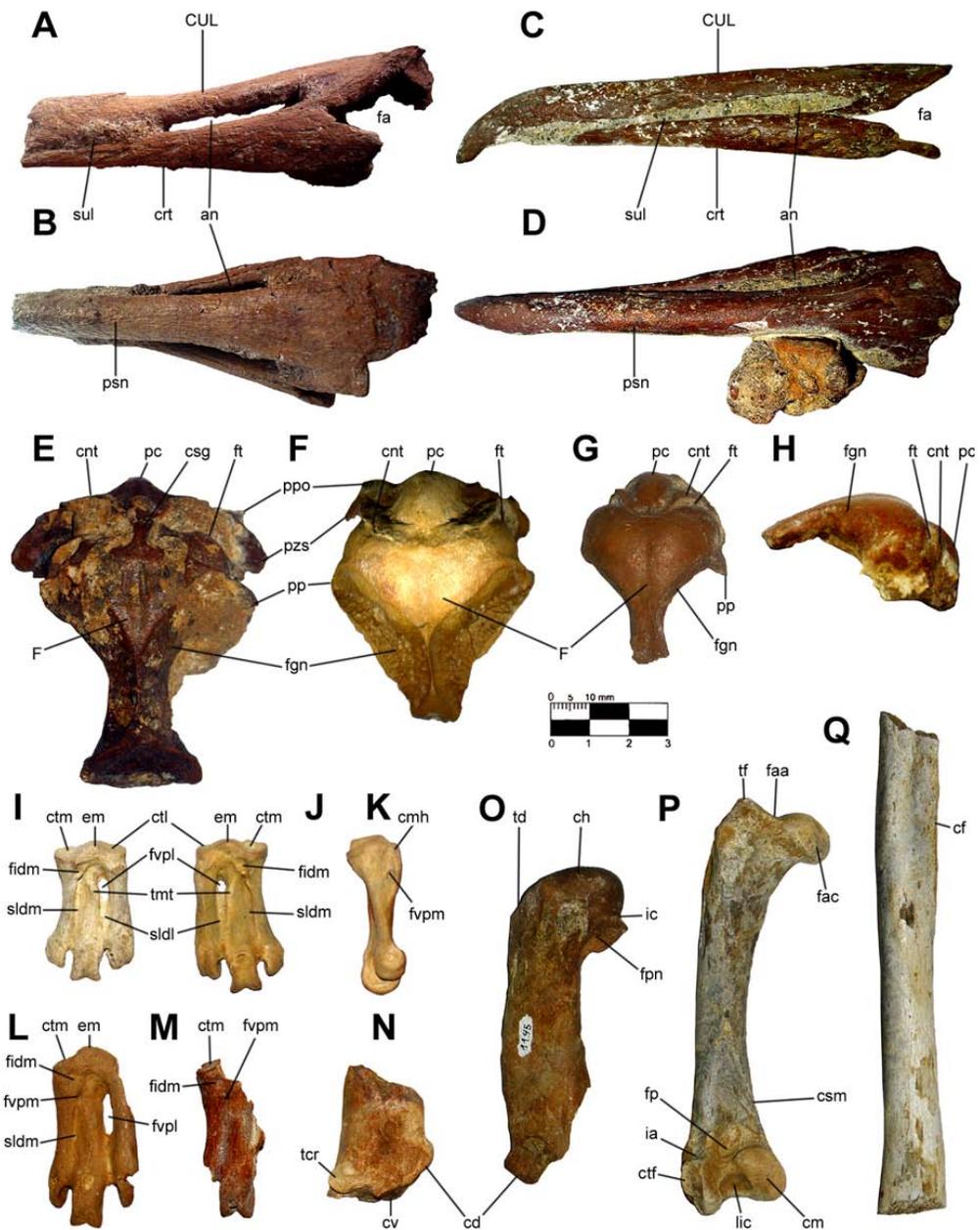


Figura 13. Spheniscidae de la FBI. *Spheniscus urbinai*, rostrum MPC 1007: **A.** vista lateral, **B.** vista dorsal. *Spheniscus megaramphus*, rostrum MPC 1008: **C.** vista lateral, **D.** vista dorsal. *Spheniscus cf. urbinai-megaramphus*, neurocranium MPC 88: **E.** vista dorsal. *Pygoscelis calderensis*, neurocranium SGO-PV 790 (holotipo): **F.** vista dorsal. *Eudyptula?* nov. sp., neurocranium MPC 1096: **G.** vista dorsal, **H.** vista lateral. *Spheniscus* sp., tarsometatarso izquierdo MPC 1075: **I.** vista dorsal. Tarsometatarso derecho MPC 1073: **J.** vista dorsal, **K.** vista medial. *cf. Palaeospheniscus*, tarsometatarso izquierdo MPC 1072: **L.** vista dorsal. Fragmento de tarsometatarso izquierdo MPC 1124: **M.** vista dorsal. *Pygoscelis grandis*, epífisis distal de húmero derecho MPC 1157: **N.** vista craneal. Húmero izquierdo carente de epífisis distal MPC 1145: **O.** vista craneal. Fémur izquierdo MPC 1126: **P.** vista caudal. Diáfisis de tibiotarso derecho MPC 1127: **Q.** vista caudal. Escala: 30 mm.

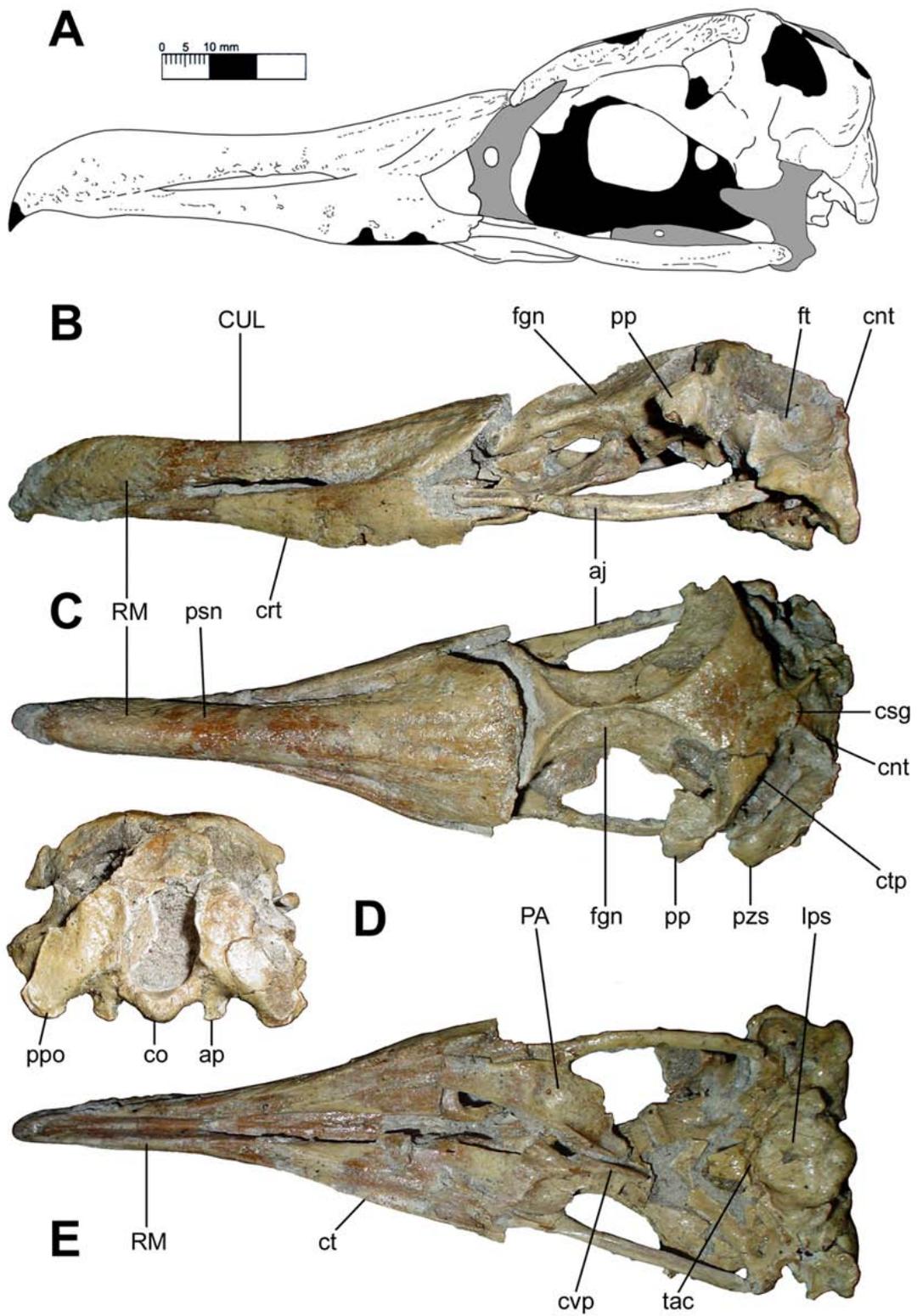


Figura 14. Cráneo de *Spheniscus urbinai* ACH 01 de la FBI: **A.** Reconstrucción en vista lateral, **B.** vista lateral, **C.** vista dorsal, **D.** vista caudal, **E.** vista ventral. Escala: 30 mm.

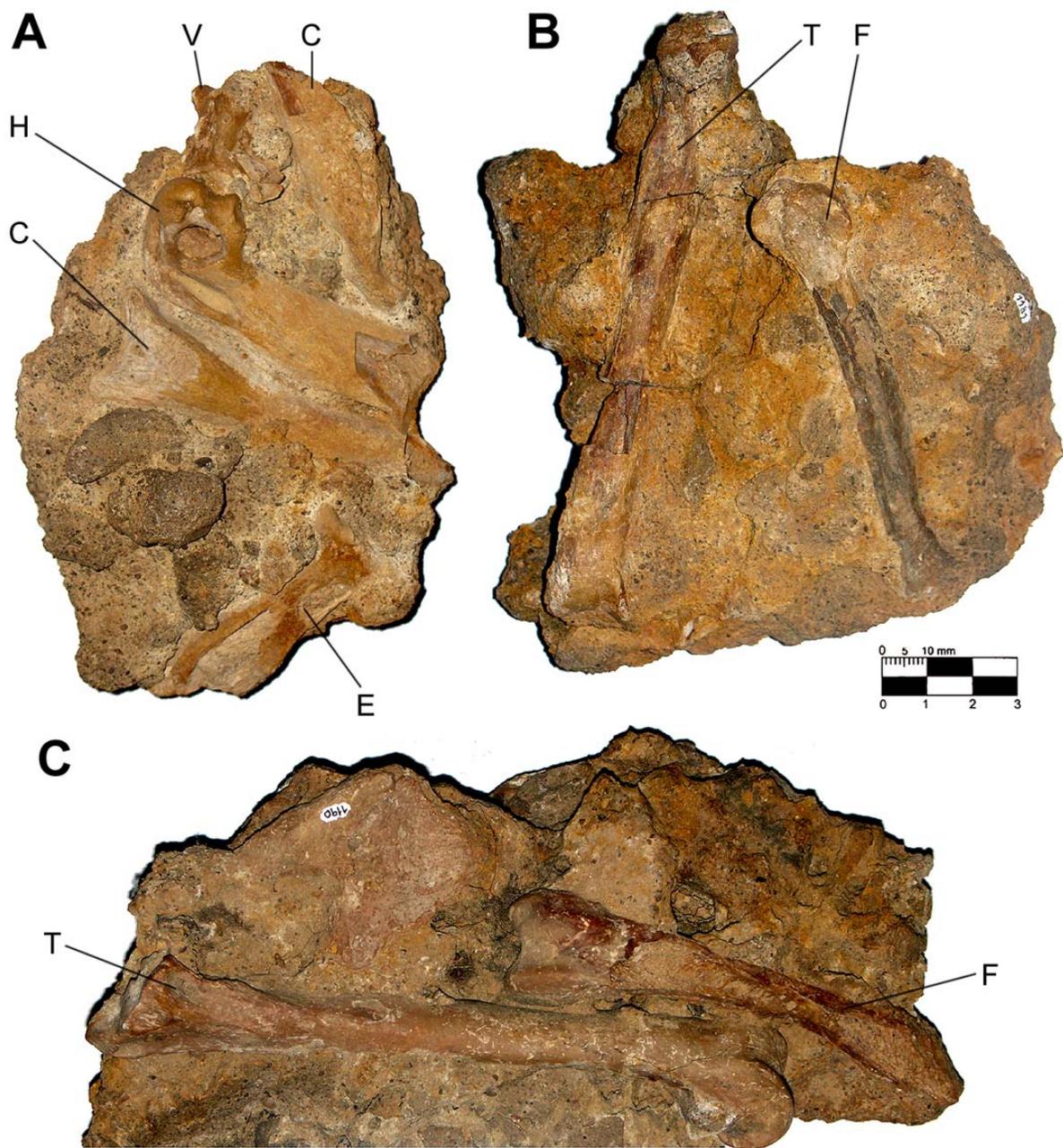


Figura 15. Especímenes semiarticulados de Spheniscidae procedentes del *Bonebed* de la FBI. **A.** MPC 1192, elementos apendiculares y de la cintura escapular. **B.** MPC 1181, tibiotarso y fémur. **C.** MPC 1190, tibiotarso y fémur. Acrónimos: C, coracoides; E, escapula; F, fémur; H, húmero; T, tibiotarso; V, vertebra. Escala: 30 mm.

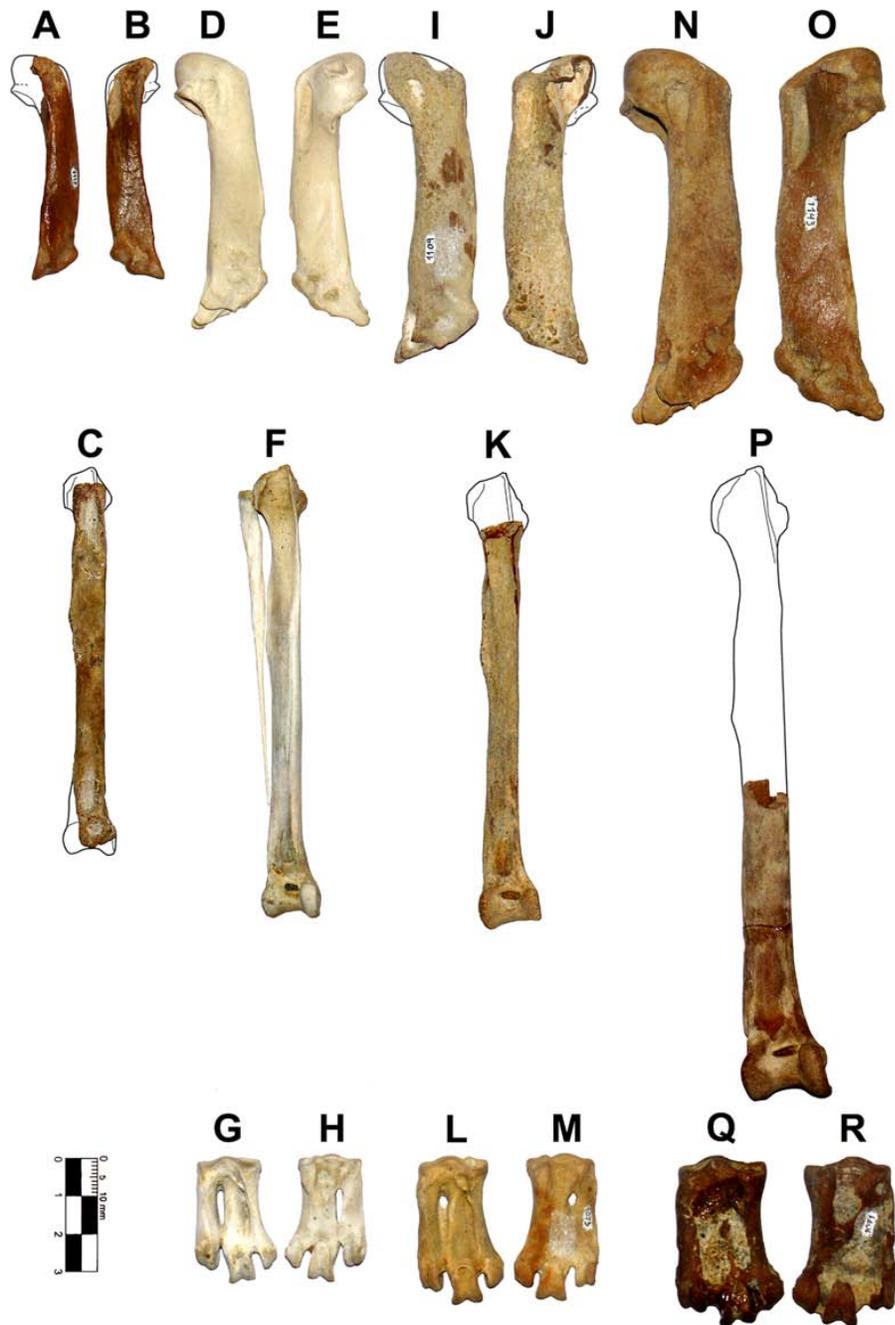


Figura 16. Comparación de elementos apendiculares de Spheniscidae. *Eudyptula?* nov. sp., húmero derecho MPC 1117: **A.** vista craneal, **B.** vista caudal. Diáfisis de tibiotarso derecho MPC 1050: **C.** vista craneal. *Spheniscus humboldti* (actual), húmero derecho: **D.** vista craneal, **E.** vista caudal. Tibiotarso derecho: **F.** vista craneal. Tarsometatarso derecho: **G.** vista dorsal, **H.** vista plantar. *Spheniscus* sp., húmero derecho MPC 1109: **I.** vista craneal, **J.** vista caudal. Tibiotarso derecho MPC 1107: **K.** vista craneal. Tarsometatarso derecho MPC 1073: **L.** vista dorsal, **M.** vista plantar. *Spheniscus cf. urbinai-megaramphus*, húmero derecho MPC 1143: **N.** vista craneal, **O.** vista caudal. Extremo distal de tibiotarso derecho MPC 1193: **P.** vista craneal. Tarsometatarso derecho MPC 1071: **Q.** vista dorsal, **R.** vista plantar. Escala: 30 mm.

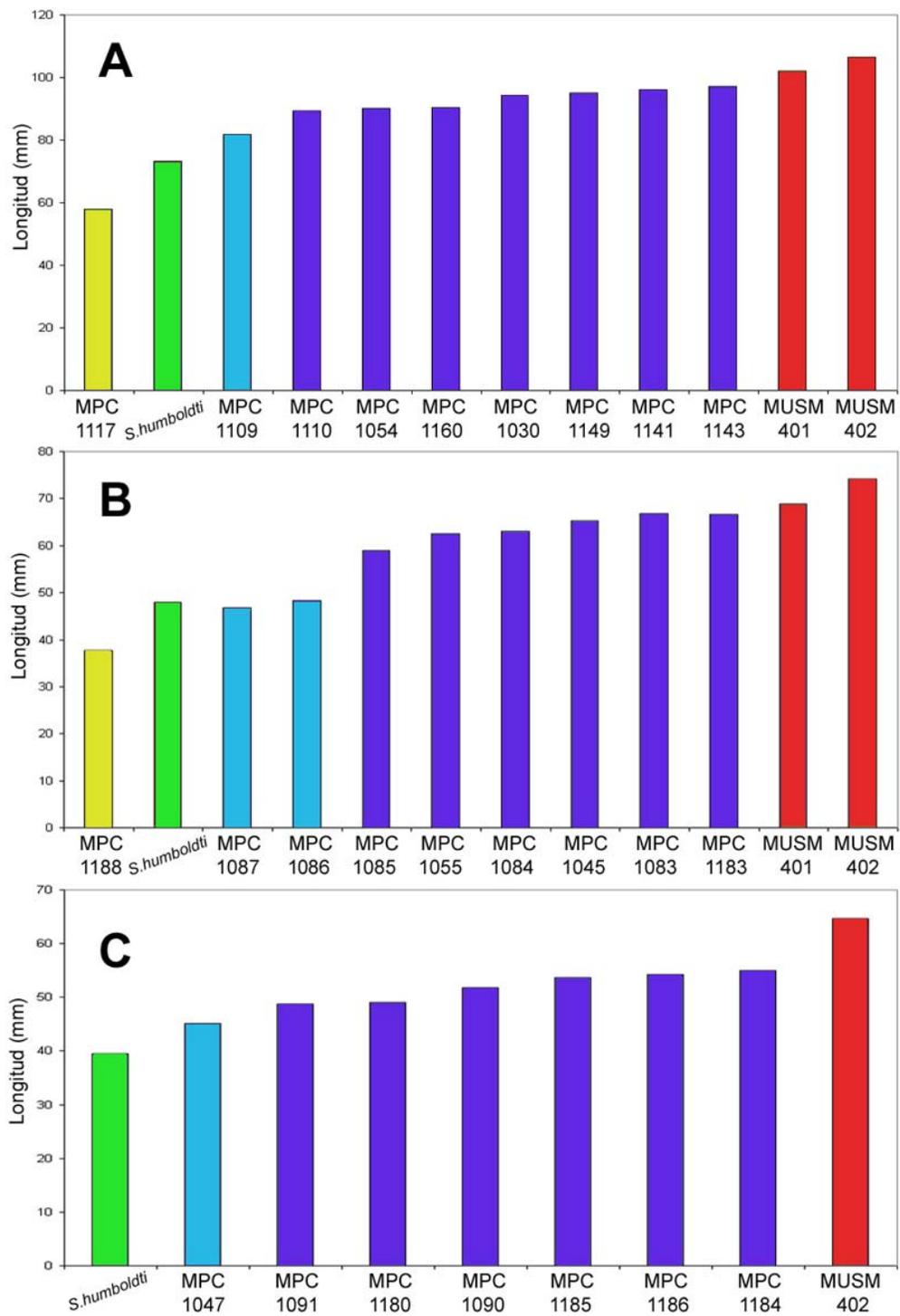


Figura 17. Distribución de longitudes de elementos apendiculares anteriores de Spheniscidae de la FBI: **A.** húmero, **B.** radio, **C.** carpometacarpo. Se presentan también las longitudes obtenidas en un individuo de *Spheniscus humboldti* (verde) y en dos individuos de *S. urbinai* (rojo). Se reconocen tres categorías de tamaño: *Eudyptula?* nov. sp. (amarillo), *Spheniscus* sp. (celeste) y *S. cf. urbinai-megaramphus* (azul).

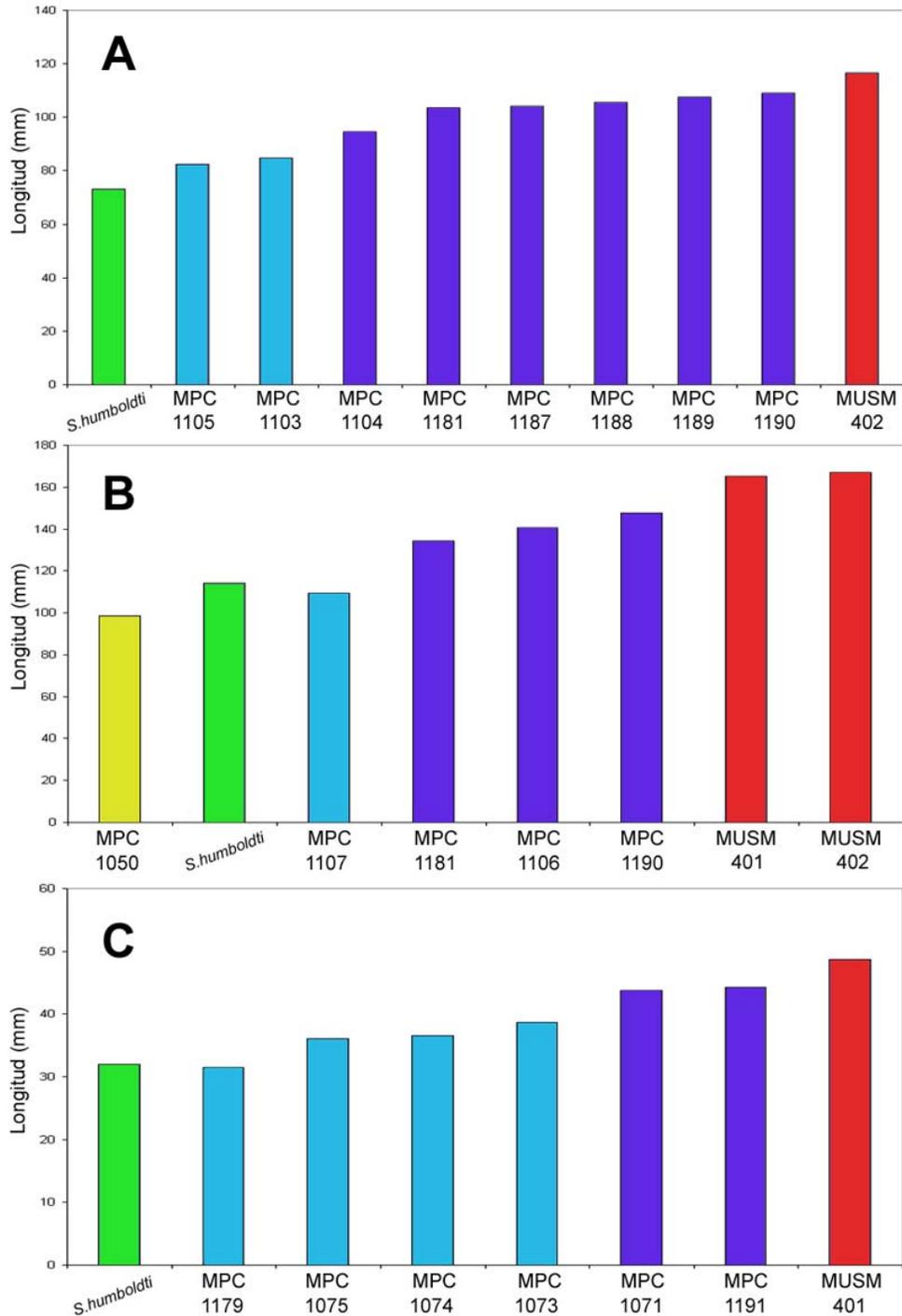
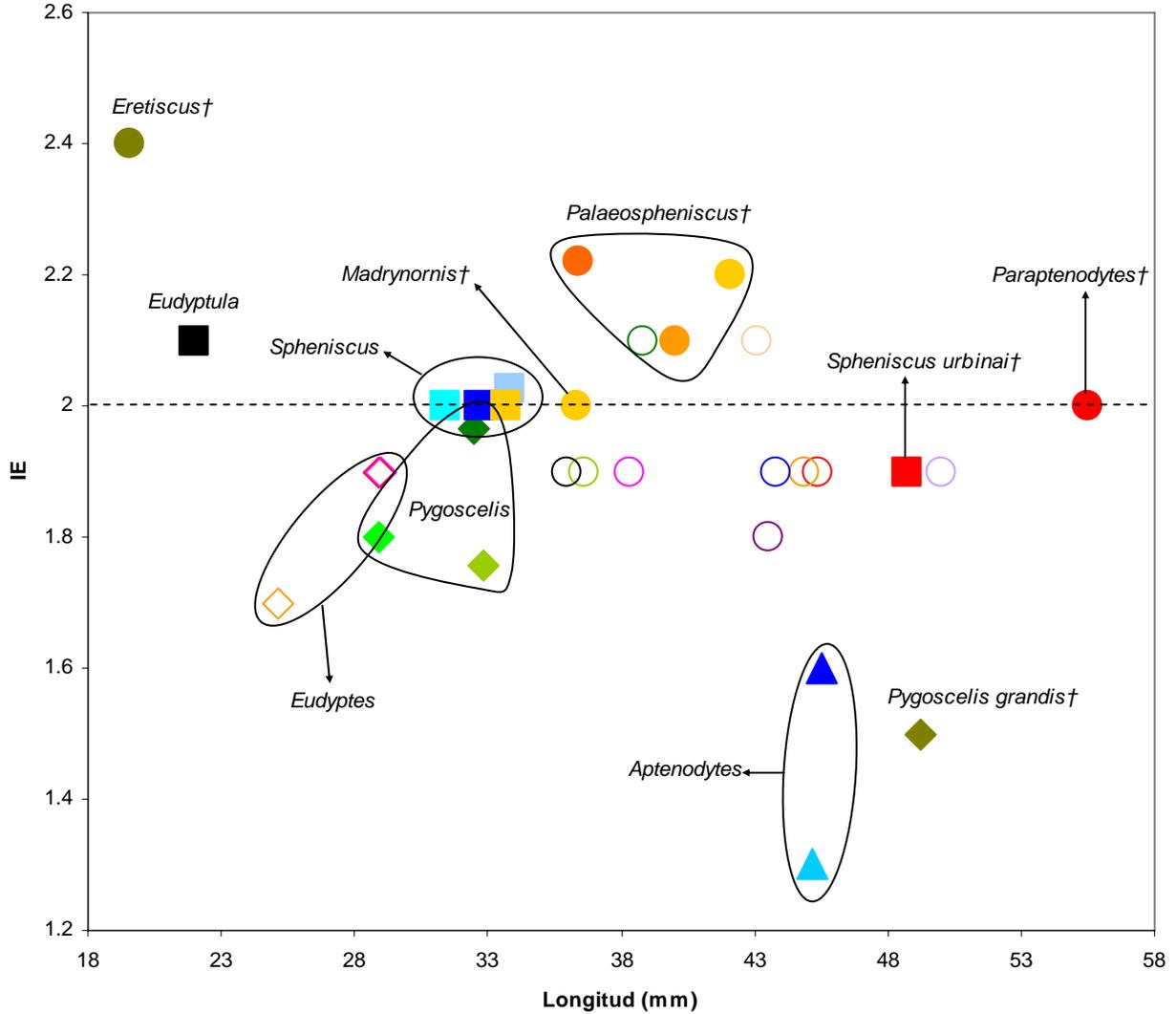


Figura 18. Distribución de longitudes de elementos apendiculares posteriores de Spheniscidae de la FBI: **A.** fémur, **B.** tibiotarso, **C.** tarsometatarso. Se presentan también las longitudes obtenidas en un individuo de *Spheniscus humboldti* (verde) y en dos individuos de *S. urbinai* (rojo). Se reconocen tres categorías de tamaño: *Eudyptula?* nov. sp. (amarillo), *Spheniscus* sp. (celeste) y *S. cf. urbinai-megaramphus* (azul).



- SGO-PV989 ○ SGO-PV990 ○ SGO-PV1014 ○ SGO-PV998 ○ MPC1024 ○ MPC1025
- MPC1071 ○ MPC1073 ○ MPC1074 ○ MPC1075 ● *P. antarcticus*† ● *M. mirandus*†
- *E. tonni*† ● *P. bergi*† ● *P. patagonicus*† ● *P. biloculata*† ▲ *A. patagonica* ▲ *A. fosteri*
- ◆ *Py. adeliae* ◆ *Py. papua* ◆ *Py. antarctica* ◆ *Py. grandis*† ◆ *E. chrysocome* ◆ *E. chrysolophus*
- ◇ *E. crestatus* ■ *S. humboldti* ■ *S. demersus* ■ *S. magallanicus* ■ *S. urbinai*† ■ *S. muizoni*†
- *E. minor*

Figura 19. Proporciones del tarsometatarso en Spheniscidae basadas en la longitud total y el índice de elongación (IE). La línea punteada marca el valor IE = 2, señalado como diferenciador entre “Palaeospheniscinae” (>2) y “Paraptenodytinae” (<2) (*sensu* Acosta-Hospitaleche, 2007). Nótese la agrupación de los especímenes de la FBI según su longitud en dos conjuntos separados: *Spheniscus* sp. (36-39 mm aprox.) y *S. cf. urbinai-megaramphus* (43-50 mm aprox.).

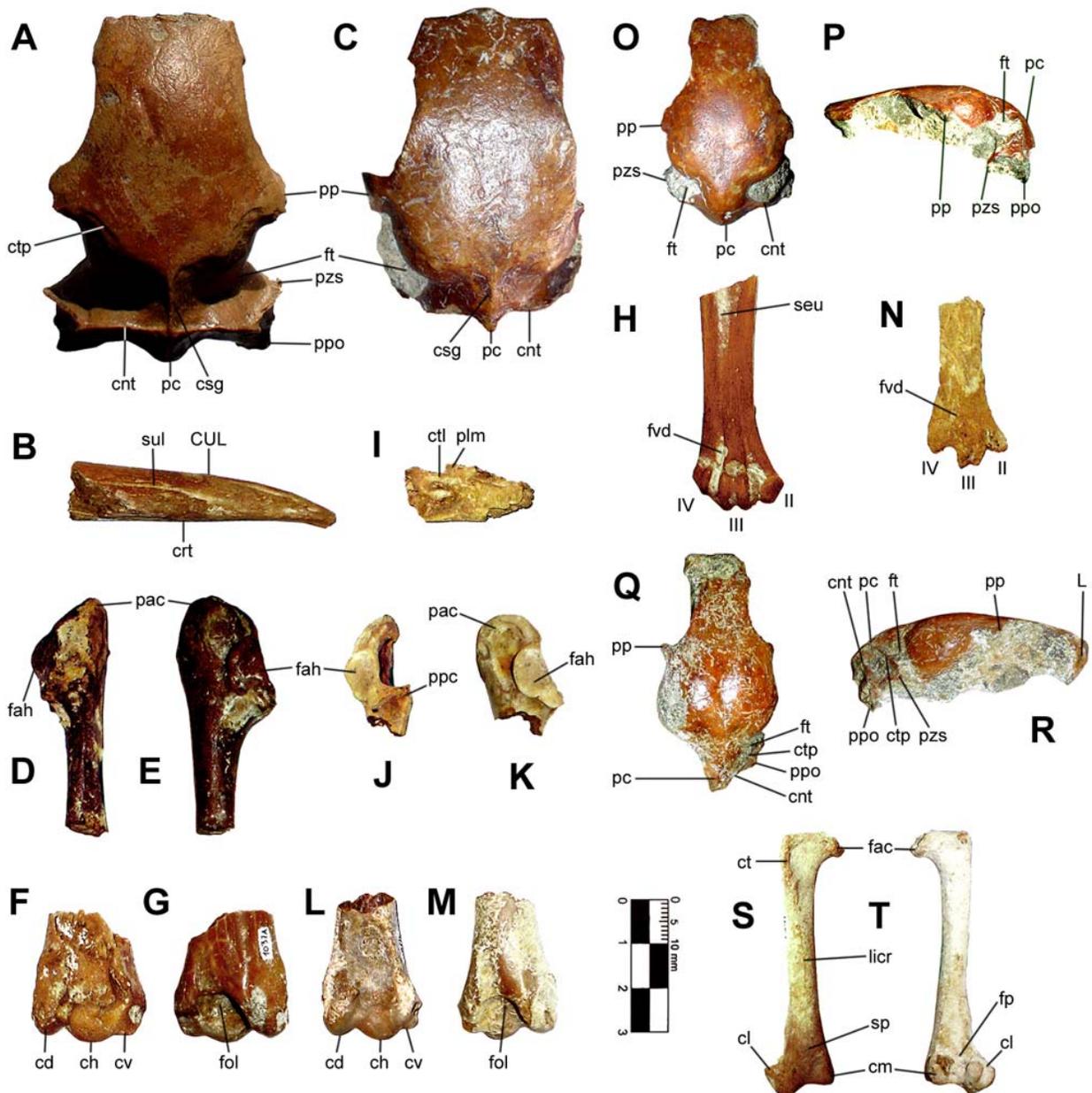


Figura 20. Pelecaniformes de la FBI. *Sula?* nov. sp., *neurocraneum* ACH 02: **A.** vista dorsal. Fragmento anterior de *rostrum* MPC 1069: **B.** vista lateral. *Sula* sp.1, *neurocraneum* MPC 1019: **C.** vista dorsal. Extremo anterior de coracoides izquierdo MPC 1287: **D.** vista lateral, **E.** vista ventral. Epífisis distal de húmero derecho MPC 1037: **F.** vista craneal; **G.** vista caudal. Fragmento distal de tarsometatarso izquierdo MPC 1118: **H.** vista dorsal. *Sula* sp.2, fragmento articular de mandíbula MPC 1288: **I.** vista medial. Extremo anterior de coracoides izquierdo MPC 1289: **J.** vista lateral, **K.** vista ventral. Epífisis distal de húmero derecho MPC 1068: **L.** vista craneal; **M.** vista caudal. Fragmento distal de tarsometatarso izquierdo MPC 1290: **N.** vista dorsal. *Sula* cf. *sulita*, *neurocraneum* MPC 1139: **O.** vista dorsal, **P.** vista lateral. *Phalacrocorax* sp., *neurocraneum* MPC 1092: **Q.** vista dorsal, **R.** vista lateral. *Phalacrocorax* aff. *bougainvillii*, femur derecho MPC 1053: **S.** vista craneal, **T.** vista caudal. Escala: 30 mm.

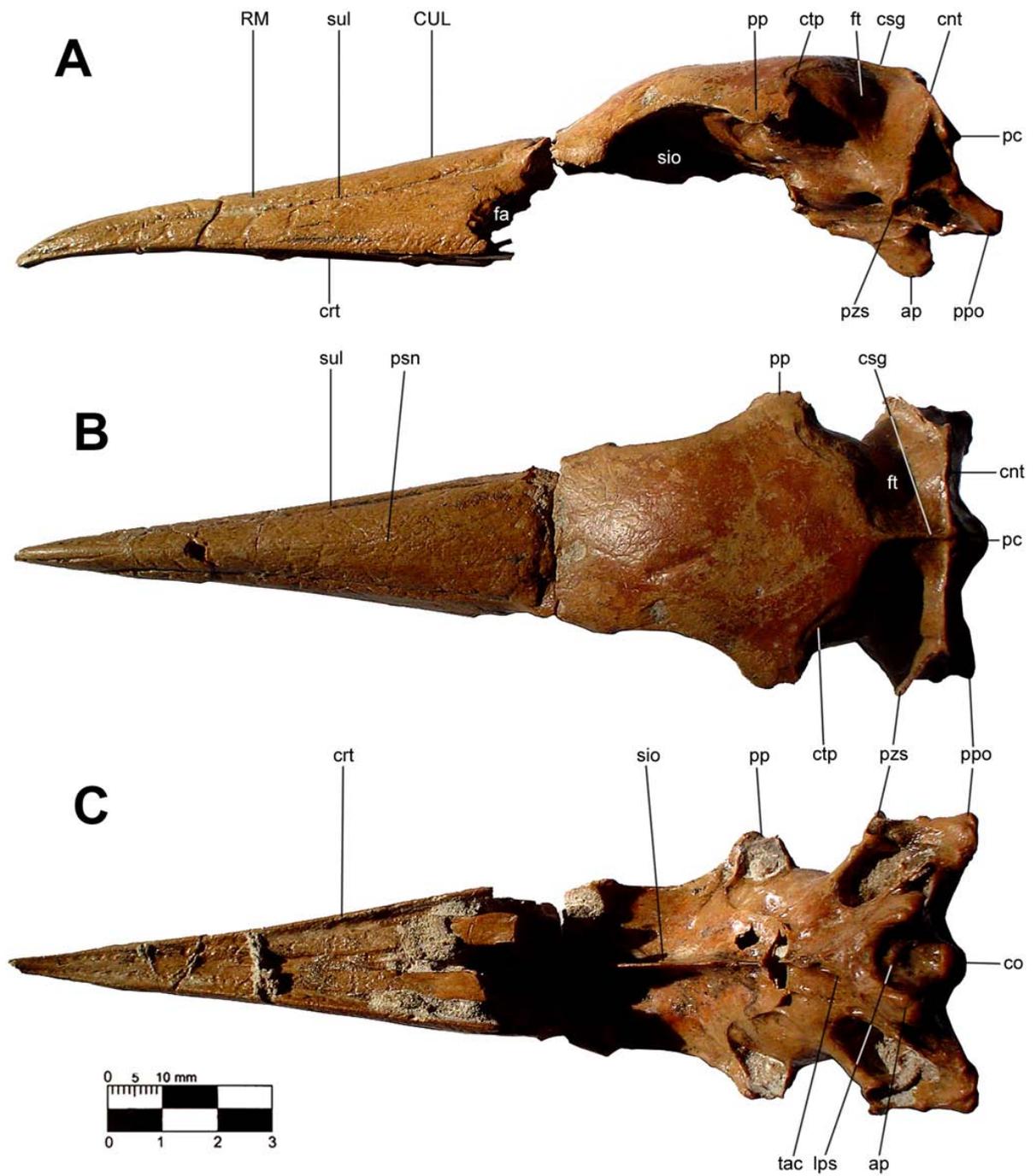


Figura 21. Cráneo de *Sula?* nov. sp. ACH 02 de la FBI: **A.** vista lateral, **B.** vista dorsal, **C.** vista ventral. Escala: 30 mm.

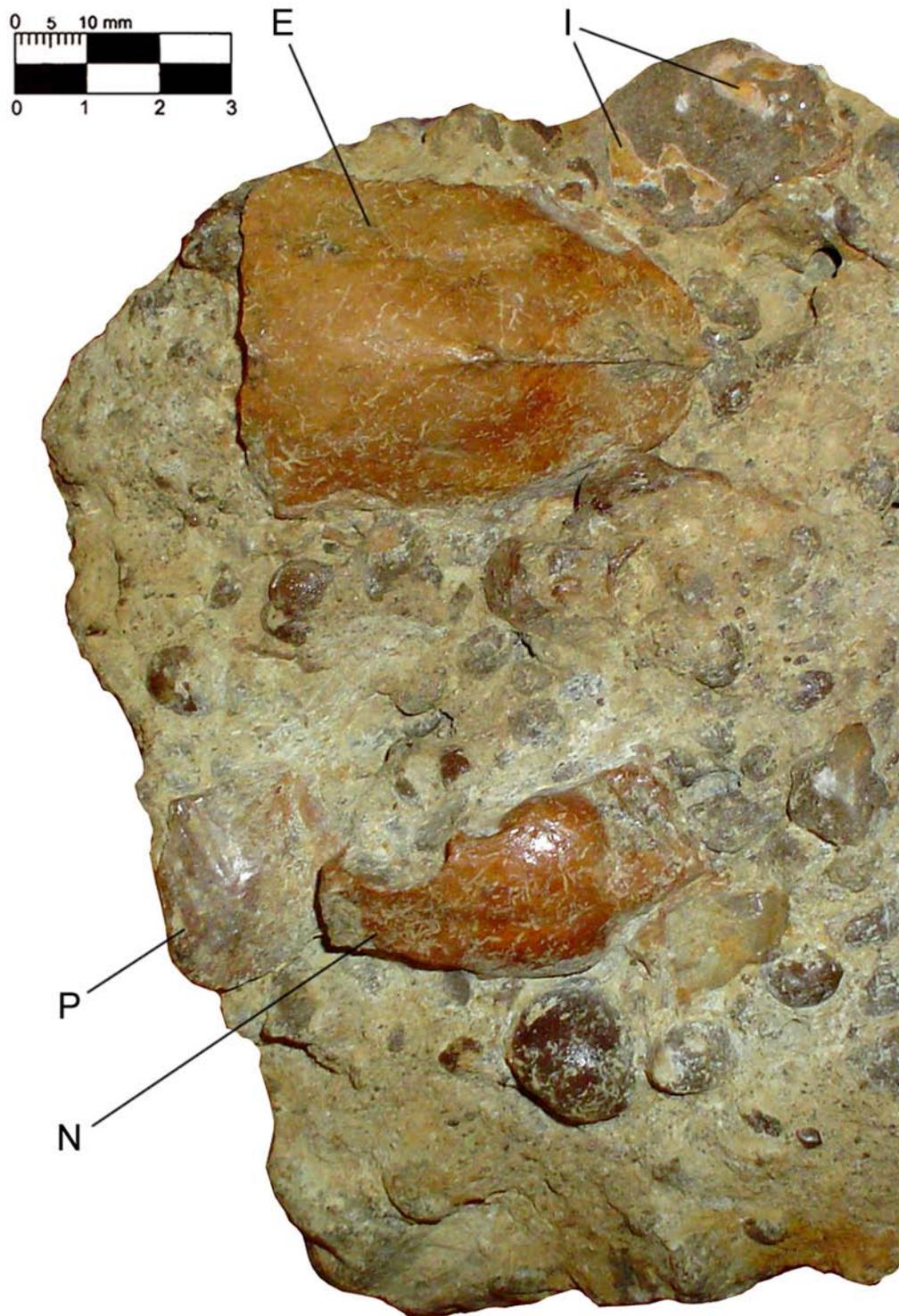


Figura 22. Especimen asociado de *Phalacrocorax* sp. MPC 1092 procedentes del Miembro *Bonebed* de la FBI. Acrónimos: E, esternón; I, fragmentos oseos indeterminados; N, *neurocranium*; P, posible operculo. Escala: 30 mm.

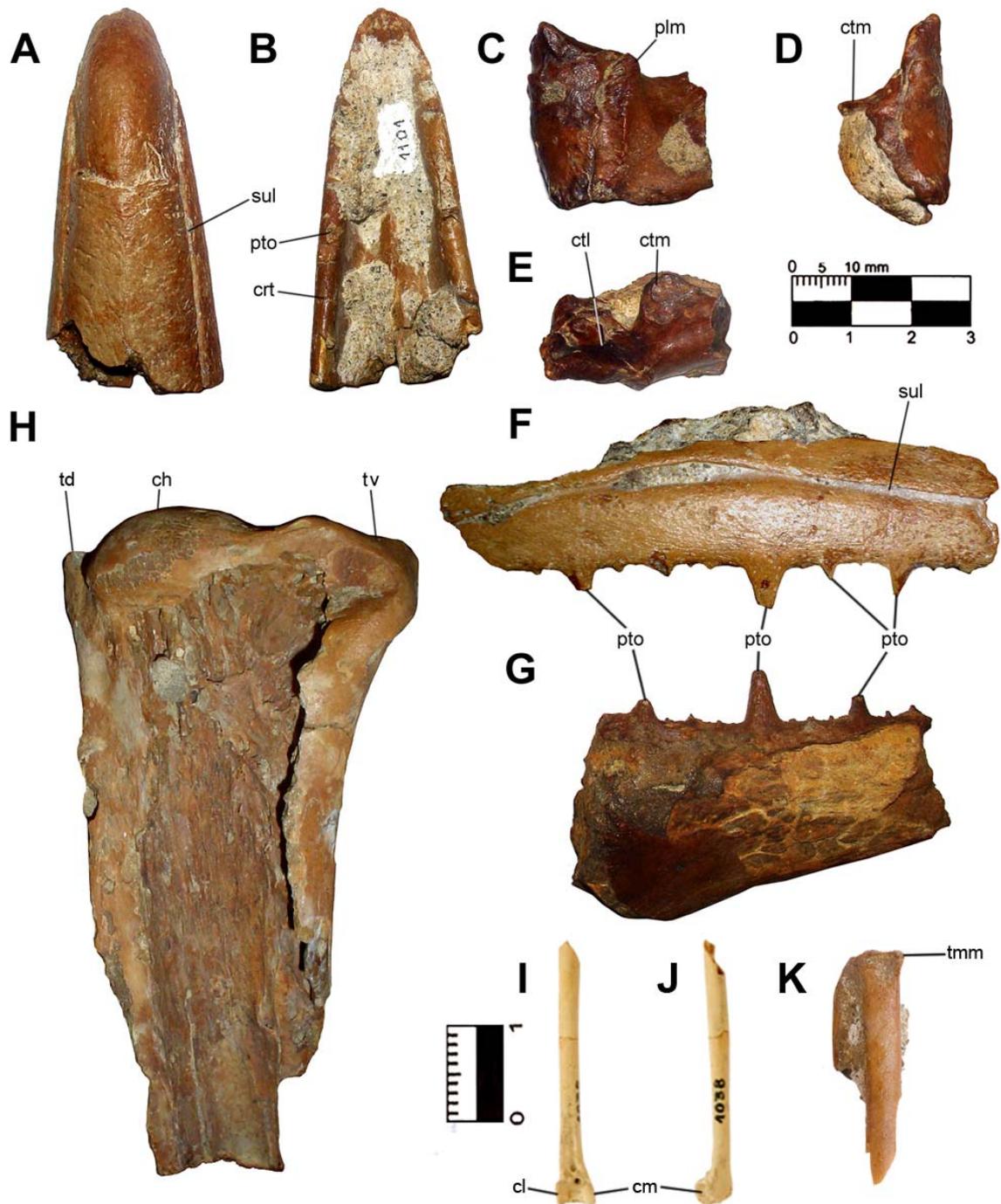


Figura 23. Odontopterygiformes y Charadriiformes de la FBI. *Pelagornis* sp., extremo anterior de *rostrum* MPC 1101: **A.** vista dorsal, **B.** vista ventral. Fragmento articular de mandíbula MPC 1140: **C.** vista lateral, **D.** vista caudal, **E.** vista dorsal. Fragmento posterior de *rostrum* MPC 1002: **F.** vista lateral. Extremo posterior de dentario MPC 1059: **G.** vista lateral. Epífisis proximal de húmero derecho MPC 1000: **H.** vista craneal. *cf.* Laridae, fragmento distal de tibiotarso derecho MPC 1038: **I.** vista craneal, **J.** vista medial. Fragmento distal de carpometacarpo derecho MPC 1291: **K.** vista ventral. Escala: A-H 30 mm; I-K 10 mm.

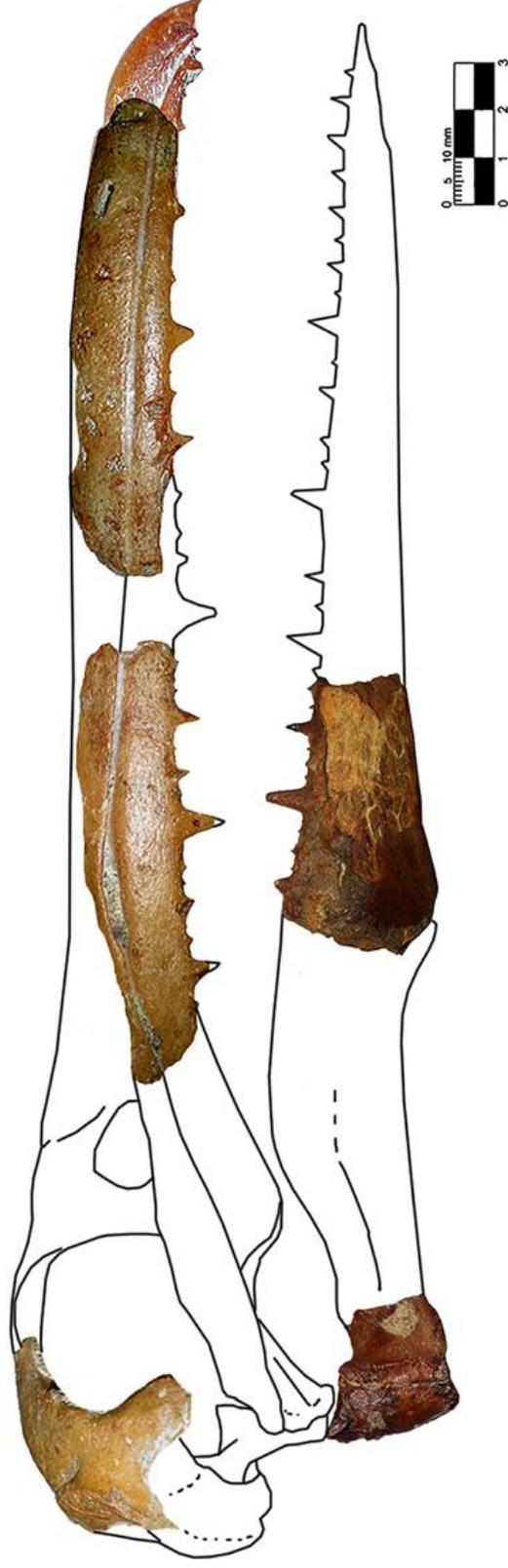


Figura 24. Reconstrucción del cráneo de *Pelagornis* sp. de la FBI. Se muestran los especímenes MPC 1001, 1002, 1003, 1059, 1101 y 1140 (Basado en reconstrucciones del American Museum of Natural History).

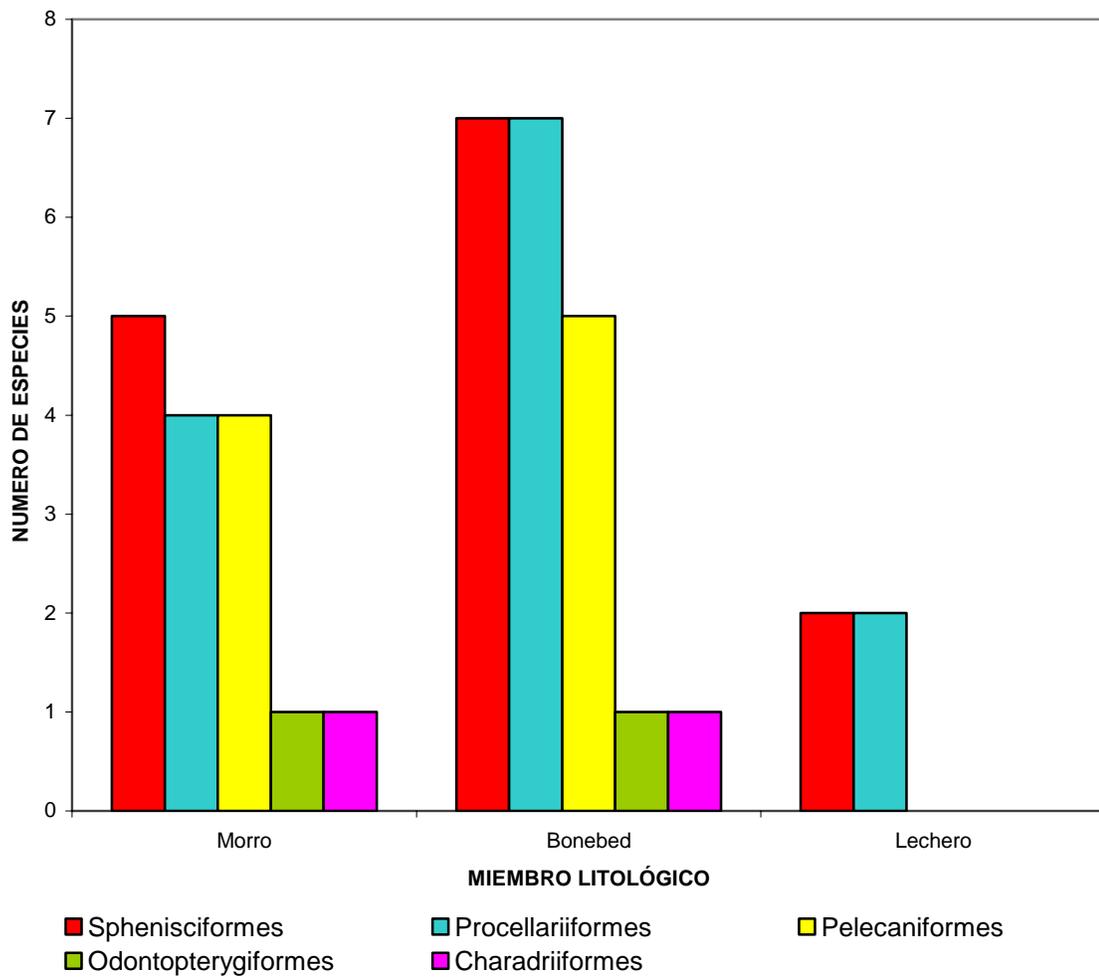


Figura 25. Riqueza de especies por orden en cada Miembro litológico de la FBI.

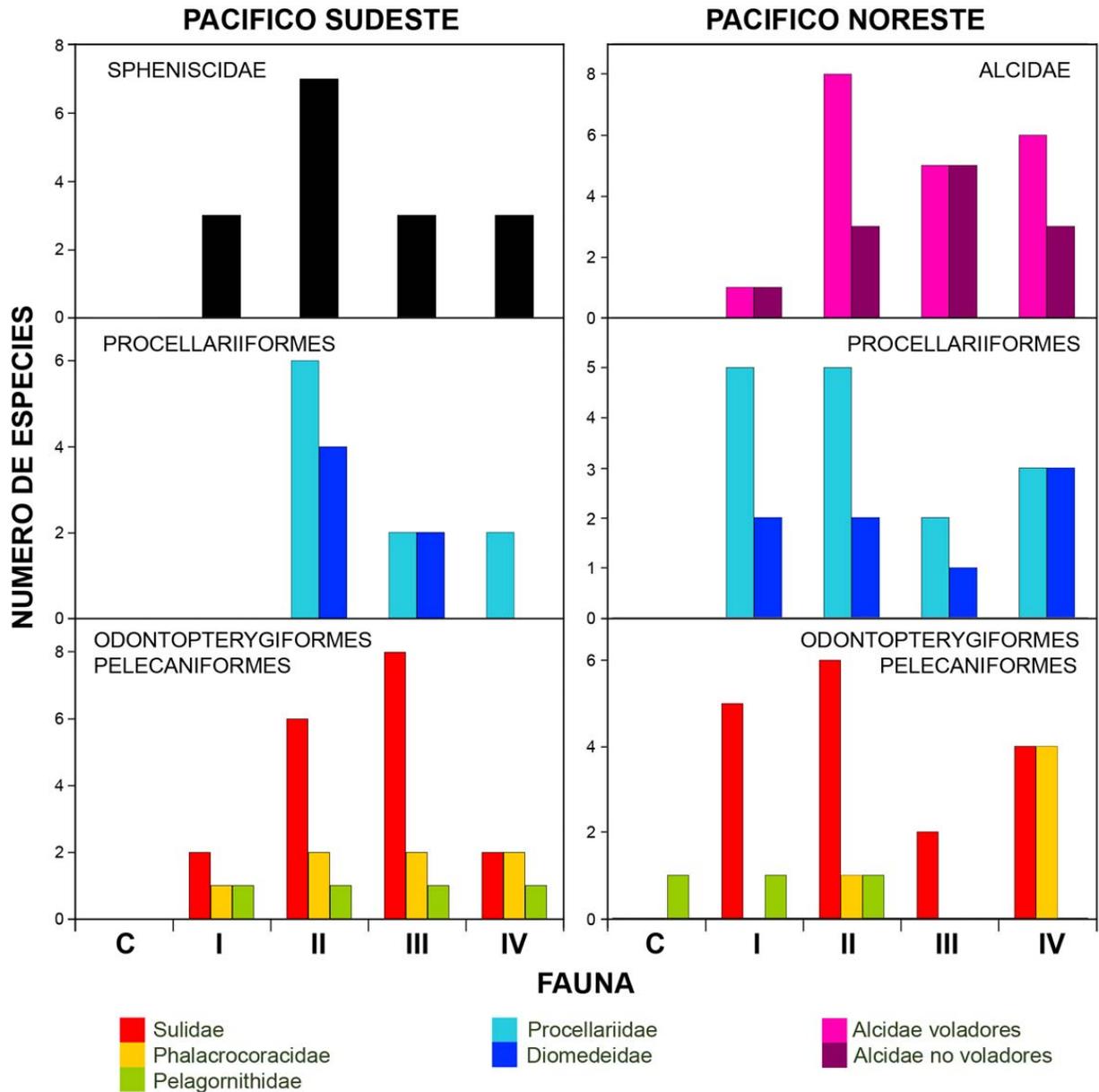


Figura 26. Histogramas que muestran la riqueza de especies en cada intervalo de fauna neogena (*sensu* Warheit, 1992). La riqueza de Spheniscidae se contrasta con la de Alcidae. Los histogramas del Pacífico Noreste han sido modificados de Warheit (1992).



Figura 27. Evidencia de juveniles en el Miembro *Bonebed* de la FBI. Fragmento proximal de tibiotarso MPC 1276: **A.** vista caudal, **B.** vista medial, **C.** vista craneal. Fragmento distal de tibiotarso MPC 1277: **D.** vista caudal, **E.** vista lateral, **F.** vista craneal. Escala: 10 mm.

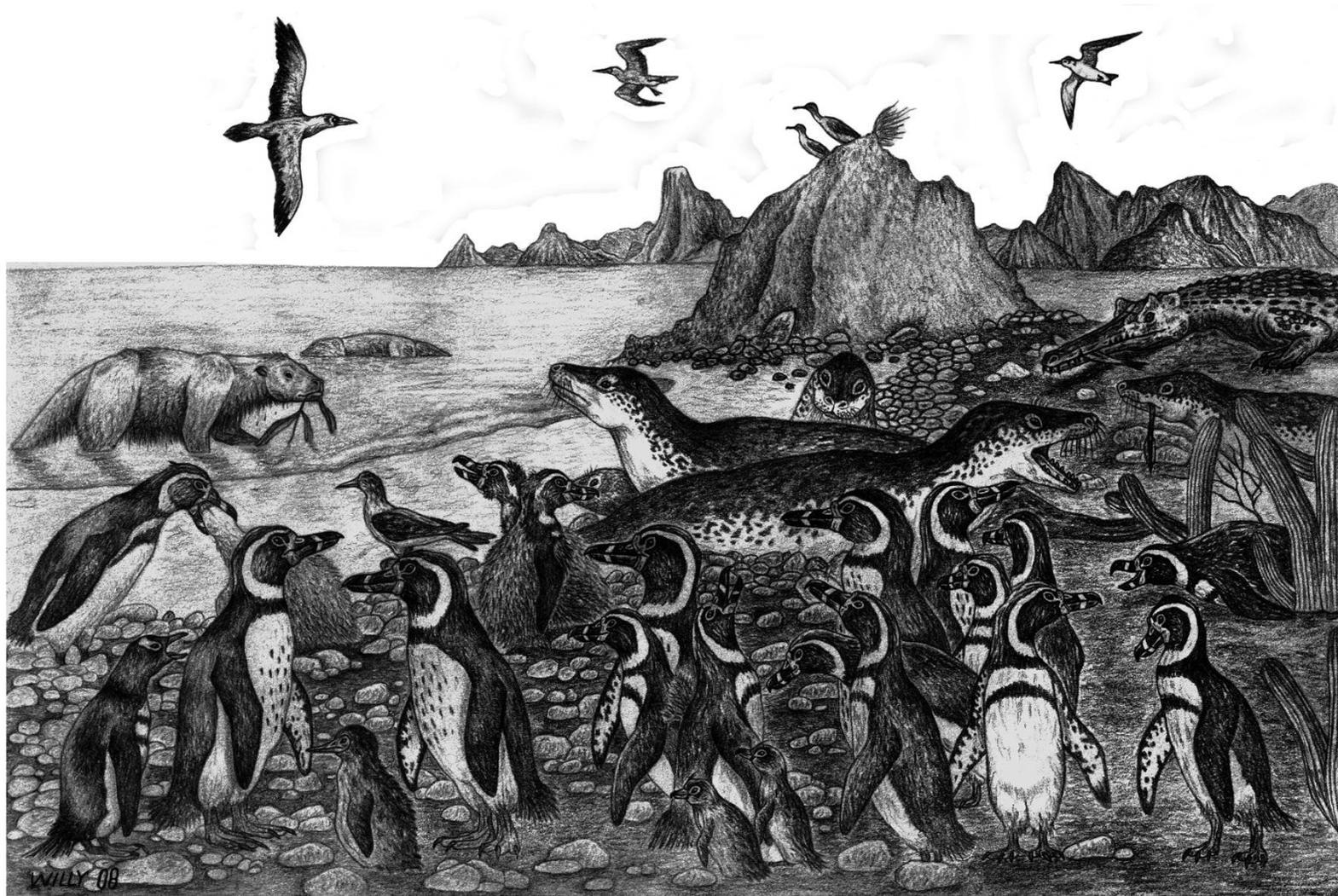


Figura 28. Reconstrucción de la costa de Caldera durante el Mioceno Tardío (Fauna III), basada en el registro del Miembro *Bonebed* de la FBI. En primer plano, colonias de pingüinos de pico largo (*Spheniscus megaramphus*) y pingüinos de Urbina (*S. urbinai*). En la esquina inferior izquierda un solitario pingüino de Caldera (*Pygoscelis calderensis*) y en el centro dos pingüinos enanos (*Eudyptula?* nov. sp.). En segundo plano un piquero (*Sula* sp.2), un grupo de focas (*Acrophoca* sp.) y un gavial marino. En el agua dos perezosos marinos (*Thalassocnus* sp.). En las rocas un par de cormoranes (*Phalacrocorax* aff. *bougainvillii*). Finalmente en el aire dos piqueros (*Sula* sp.1) y un caradriforme (cf. *Laridae*). Ilustración de Guillermo Navalón.

TABLAS

Orden	Familia	Nombre común	Tipo	n spp.	
				Total	Chile
1 Anseriformes	Anatidae	Patos	C/L	162	34
2 Charadriiformes	Charadriidae	Chorlos	L	65	12
	Chionidae	Palomas antárticas	L	2	1
	Haemantopodidae	Pilpilenes	L	11	3
	Laridae	Gaviotas y gaviotines	O/C	95	11
	Phalaropodidae	Falaropos	L	3	2
	Recurvirostridae	Perritos	L	8	2
	Rynchopidae	Rayadores	C	3	1
	Scolopacidae	Playeros	L	86	29
	Stercorariidae	Salteadores	O/C	7	6
3 Ciconiiformes	Ardeidae	Garzas	L	62	10
	Ciconiidae	Cigüeñas	L	19	2
	Threskiornithidae	Bandurrias	L	33	6
	Vulturidae	Cóndores y jotes	L	7	4
4 Coraciiformes	Alcedinidae	Martín pescadores	L	90	2
5 Falconiformes	Pandionidae	Águila pescadora	L	1	1
	Falconidae	Halcones y caracaras	L	63	10
6 Gruiformes	Rallidae	Taguas y pidenes	L	133	13
7 Pelecaniformes	Fregatidae	Aves fragata	O	5	2
	Pelecanidae	Pelícanos	C	7	1
	Phaethontidae	Aves del trópico	O	3	3
	Phalacrocoracidae	Cormoranes	C	39	6
	Sulidae	Piqueros	O	9	5
8 Phoenicopteriformes	Phoenicopteridae	Flamencos	L	5	3
9 Podicipediformes	Podicipedidae	Zambullidores	L	22	5
10 Procellariiformes	Diomedidae	Albatros	O	24	16
	Hydrobatidae	Golondrinas de mar	O	21	10
	Pelecanoididae	Juncos	O	4	3
	Procellariidae	Petreles y fárdelas	O	79	34
11 Sphenisciformes	Spheniscidae	Pingüinos	O	17	10

Tabla 1. Principales familias de aves presentes en ecosistemas marinos de Chile. Se incluyen aquellas familias que contienen especies de aves marinas oceánicas (O); aves marinas costeras (C) y aves litorales (L). Se indica el número total de especies incluidas en la familia y el número de especies presentes en territorio chileno.

		MPC	MPC	<i>Thalassarche melanophrys</i>		<i>Thalassarche cauta</i>		<i>T.chrysostoma</i>	<i>T.bulleri</i>	
		1011	1012	min-max	X	min-max	X			
1	Longitud <i>neurocraneum</i>	51 ^a	57.3	60-65.5	60.8	62-67	64.1	56.5	58.5	
2	Ancho interorbital de los frontales	4.4	6	4-8	6.3	5-7.5	6.1	8.5	7.5	
3	Ancho <i>processus paraoccipitalis</i>	43.3 ^a	42.1	40-42	41.3	41.5-45.5	43.4	38	38	
4	Largo <i>fossa glandulae nasalis</i>	-	33.7	33-36	34.5	34-35.8	34.9	33	31	
5	Ancho <i>fossa glandulae nasalis</i>	22.3 ^a	12.7	12.5-14.5	13.6	12-13.8	13	9	10	
Índices										
	2/3	0.1	0.14	0.15		0.14		0.22	0.2	
	1/3	-	1.4	1.5		1.5		1.5	1.5	
	1/4	-	1.7	1.8		1.8		1.7	1.9	
		<i>Phoebetria fusca</i>		<i>Phoebetria palpebrata</i>	<i>Diomedea exulans</i>		<i>Phoebastria irrorata</i>		<i>Phoebastria albatrus</i>	
		min-max	X		min-max	X	min-max	X	min-max	X
1	Longitud <i>neurocraneum</i>	57.5-61	59.4	62.5	80-88	84.4	61.5-66.3	64.4	67.5-72.5	69.3
2	Ancho interorbital de los frontales	0.7-2	1.3	2	3-7.5	6	11.5-14	13.4	8-10.5	9.2
3	Ancho <i>processus paraoccipitalis</i>	38.5-39	38.9	37.2	51-56.5	53.4	45-47.5	46.6	42-46	45.3
4	Largo <i>fossa glandulae nasalis</i>	34.5-36.5	35.9	36	39-43	41.5	27-28.5	28	29.5-34	32.4
5	Ancho <i>fossa glandulae nasalis</i>	13-14.5	13.9	16	19-20	19.2	9-10	9.6	11.8-14	12.8
Índices										
	2/3	0.03		0.05	0.11		0.29		0.2	
	1/3	1.5		1.7	1.6		1.4		1.5	
	1/4	1.6		1.7	2		2.3		2.1	

Tabla 2. Comparación de medidas craneales de Diomedidae. Para *T. melanophrys*, *T. cauta*, *P. fusca*, *D. exulans*, *P. irrorata* y *P. albatrus* n = 5; para *T. chrysostoma*, *T. bulleri* y *P. palpebrata* n = 1. Fuente de las medidas: Watson & Divoky (1971). (a) Corresponde al máximo conservado. Expresadas en milímetros.

		MPC 1036	<i>D.amsterdamensis</i>	<i>T.melanophrys</i>	<i>T.chlororhynchus</i>
1	Ancho proximal	15.8	21.2	19.2	16.3
2	Ancho medial	6.5	8.2	7.5	6.9
3	Ancho distal	-	21.5	19	16.8
4	Largo total	-	111.2	87	82.4
Índices					
	1/2	2.4	2.5	2.5	2.3
	3/2	-	2.6	2.5	2.4
	4/1	-	5.2	4.5	5
		MUSM 207	<i>P. inmutabilis</i>	<i>P.albatrus</i>	<i>P.rexsularum</i> †
1	Ancho proximal	14.8	16.5	16.5	13.3
2	Ancho medial	6.5	7.7	7.5	6.4
3	Ancho distal	14.6	15.5	17.5	13.5
4	Largo total	76.5	91.5	90.2	75.4
Índices					
	1/2	2.2	2.1	2.2	2
	3/2	2.2	2	2.3	2.1
	4/1	5.1	5.5	5.5	5.7

Tabla 3. Comparación de medidas de tarsometatarsos de Diomedidae. En todos los casos n = 1. Medidas basadas en Olson & Rasmussen (2001). Expresadas en milímetros.

		MPC 1132	MPC 1137	<i>Diomedea exulans</i>			<i>Phoebastria irrorata</i>		
				min-max	X	n	min-max	X	n
Humero									
1	Largo total	-	-	394-435	410.3	15	263.8-313	293	5
2	Ancho medio de la diáfisis	13.3	-	16-19.5	18.4	7	11.5-14	13	4
3	Grosor medio de la diáfisis	9.7	-	12-13.5	13	7	8.5-9.5	9	4
Fémur									
4	Largo total	-	97.3	98-114.3	104.7	13	79.5-89	84.4	5
Carpometacarpo									
5	Largo total	-	-	138.3-290	162	16	104.7-112.7	108	4
Índices									
1/2		-	-	1.5			22.5		
2/3		1.4	-	22.3			1.4		
5/4		-	-	1.4			1.3		
		MUSM 258	<i>Thalassarche melanophrys</i>			<i>Phoebastria palpebrata</i>			
			min-max	X	n	min-max	X	n	
Humero									
1	Largo total	-	262.2-295.4	271.7	5	235-257.4	250.5	5	
2	Ancho medio de la diáfisis	-	11.5-12.5	11.7	4	12-13.5	13	3	
3	Grosor medio de la diáfisis	-	8.5-9.5	9	4	9-9.5	9.2	3	
Fémur									
4	Largo total	-	79.5-84	81.5	3	68-79.5	75.5	5	
Carpometacarpo									
5	Largo total	136	100-111.1	105.6	4	92-104.8	100	4	
Índices									
1/2		-	23.2			19.3			
2/3		-	1.3			1.4			
5/4		1.4 ^a	1.3			1.3			

Tabla 4. Comparación de medidas poscraneales de Diomedidae. Fuente de las medidas: Dyke *et al.* (2007). (a) Calculado como MUSM 258 / MPC1137. Expresadas en milímetros.

		MPC 601	<i>Pachyptila vittata</i>	<i>Pachyptila belcheri</i>			<i>Daption capense</i>		
				min-max	X	n	min-max	X	n
1	Ancho lagrimal	16.8	14	14.5-16	15.2	5	21.8-23	22.4	2
2	Ancho postorbital	20.5 ^a	24	19-22.3	20.3	5	28-30.3	29.1	2
3	Longitud <i>neurocraneum</i>	35.5	37.1	33.1-34.2	33.6	5	32.6-34.5	33.5	2
Índices									
		0.8	0.6	0.7			0.7		
		1.7	1.5	1.6			1.1		
		<i>Pterodroma cooki</i>	<i>P. externa</i>	<i>P. jugabilis</i> †	<i>Pterodromoides minoricensis</i> †		<i>Pelecanoides garnottii</i>		
					min-max	X	n		
1	Ancho lagrimal	8.4	13.7	15.6	23.2		10-10.6	10.3	2
2	Ancho postorbital	21.1	34.6	20.7	22.8		18.2-20.5	19.4	2
3	Longitud <i>neurocraneum</i>	34	46	31.7	38.4		25.5-29.1	27.3	2
Índices									
		0.4	0.4	0.7	1		0.5		
		1.6	1.3	1.5	1.7		1.4		

Tabla 5. Comparación de medidas craneales de Fulmarinae. Para *P. vittata*, *Pterodroma* y *Pterodromoides* n = 1. Fuente de las medidas: *P. minoricensis*: Olson & James (1991); *Pterodromoides*: Seguí et al. (2001); y *P. vittata*, *P. belcheri*, *P. cooki*, *P. externa* y *P. garnottii*: Sallaberry et al. (2007). (a) Corresponde al máximo conservado. Expresadas en milímetros.

		MPC 1013	MPC 1014	MPC 1114	<i>Fulmarus glacialis</i>			<i>Fulmarus glacialoides</i>			<i>Fulmarus miocaenus</i> †
					min-max	X	n	min-max	X	n	
1	Longitud total	87.3	-	73.2 ^a	98.6-106.7	102.6	7	106.9-107.8	107.3	2	78.3
2	Ancho diáfisis	5.9	5.8	4.5	6.7-6.8	6.7	7	8	8	2	5.4
3	Ancho caudocraneal diáfisis	3.8	3.7	3.4	3.8-4	3.9	7	4.8	4.8	2	3.2
4	Ancho distal	8.7 ^a	10	7.9 ^a	11.7-12.7	12.2	7	12.7-12.9	12.8	2	9.5
Índices											
		1.5	1.5	1.3	1.7			1.7			1.7
		0.7	0.6	0.6	0.5			0.6			0.6
		14.8	-	16.3	15.3			13.4			14.5
		<i>Pterodroma rupinarum</i>			<i>Pterodroma longirostris</i>			<i>Pachyptila desolata</i>			<i>Pterodromoides minoricensis</i> †
		min-max	X	n	min-max	X	n	min-max	X	n	
1	Longitud total	83.1-92	89	26	64.3-67.4	65.9	5	54.8-60	57.5	11	83
2	Ancho diáfisis	4.9-5.2	5	6	3.4-3.9	3.7	5	3.1-3.7	3.4	11	4.3
3	Ancho caudocraneal diáfisis	3.9-4.1	4	2	2.8-3.1	2.9	5	-	-	-	3.5
4	Ancho distal	10.2-10.9	10.7	6	7.6-8.4	8	5	7.1-7.8	7.5	11	9.3
Índices											
		1.2			1.3			-			1.2
		0.5			0.5			0.4			0.5
		18			18			17			19.3

Tabla 6. Comparación de medidas de húmeros de Fulmarinae. Para *F. miocaenus* y *P. minoricensis* n = 1. Fuente de las medidas: *Fulmarus*: Howard (1984); *P. desolata*: Olson (1985c); y *Pterodroma*, *Pterodromoides*: Seguí et al. (2001). (a) Corresponde al máximo conservado. Expresadas en milímetros.

		MPC	MUSM 352	<i>Procellaria cinerea</i>	<i>Calonectris diomedea</i>	<i>Calonectris leucomelas</i>
1	Ancho frontonasal	14.3	11	12.8	12	11.5
2	Ancho postorbital	30 ^a	28	40.2	35	32.9
3	Longitud <i>neurocraneum</i>	47.8	39	50	41.2	41
Índices						
1/2		0.5	0.4	0.3	0.3	0.3
3/2		1.6	1.4	1.2	1.2	1.2
1/3		0.3	0.3	0.2	0.3	0.3
		<i>Puffinus nativitatis</i>	<i>Puffinus lherminieri</i>	<i>Ardenna creatopus</i>	<i>Ardenna gravis</i>	<i>Ardenna grisea</i>
1	Ancho frontonasal	8.7	8.6	12.4	11	10.7
2	Ancho postorbital	26.2	24.6	34.7	32.6	31.2
3	Longitud <i>neurocraneum</i>	35.6	32.6	44.9	43.8	42.9
Índices						
1/2		0.3	0.3	0.3	0.3	0.3
3/2		1.3	1.3	1.3	1.3	1.4
1/3		0.2	0.3	0.3	0.2	0.2

Tabla 7. Comparación de medidas de craneales de Puffininae. Para *A. grisea* n = 6; para *A. gravis* n = 5; para *Calonectris*, *P. lherminieri* y *A. creatopus* n = 2; *P. cinerea* y *P. nativitatis* n = 1. Fuente de las medidas: Stucchi & Urbina (2005). (a) Corresponde al máximo conservado. Expresadas en milímetros.

		MPC 1008	MPC 1009	MPC 1010	MPC 1099	<i>Spheniscus</i>			<i>P. papua</i>	<i>A. fosteri</i>
						<i>megaramphus</i>	<i>urbinai</i>	<i>humboldti</i>		
1	Longitud total	135.1	108.9 ^a	105.5 ^a	103.6	146.3	123.2	60.4	63.9	104.7
2	Ancho medio de la <i>papilla supranasalis</i>	10	10.5	10	11.7	11.2	13.4	5.5	4.5	4.2
3	Ancho sutura frontonasal	29.8	-	-	31	31.6	32.9	18.1	20.8	26.9
4	Altura en el extremo anterior	16.2	12.6	15.6	15.5	16.7	18.7	8	5.7	4.6
5	Altura en el extremo posterior	28.3	23.8	24	24.3 ^a	24.8	29.6	13.4	11.2	14
Índices										
1/3		4.5	-	-	3.3	4.6	3.7	3.3	3	3.8

Tabla 8. Comparación del *rostrum* de Spheniscidae. En todos los casos n = 1. (a) Corresponde al máximo conservado. Expresadas en milímetros.

		MPC 1097	MPC 1058	MPC 88	MPC 1095	MPC 1098	MPC 1096	<i>Pygoscelis papua</i>			<i>Eudyptula minor</i>		
		min-max	X	n	min-max	X	n	min-max	X	n	min-max	X	n
1	Longitud <i>neurocranium</i>	-	-	78.4	-	-	46.8	61-70.8	65.8	9	44.9-45.2	45.5	2
2	Ancho interorbital de los frontales	-	2.4	2.6	-	3.7	5.9	1.6-4.2	2.7	9	4-5.7	4.9	2
3	Ancho <i>processus paraoccipitalis</i>	41	48.5 ^a	57	52.2	53.7	-	37.6-44	40.5	8	28.4-31.8	30.1	2
4	Ancho postorbital	45.2 ^a	48.4 ^a	56 ^a	60 ^a	-	38.6 ^a	51.8-58.8	55.4	8	38.7-41.1	39.9	2
5	Altura <i>neurocranium</i>	37	37	45.5	45.2	43	31.3 ^a	30-34.2	32.4	8	23.8-24.9	24.9	2
Índices													
1/4		-	-	1.4	-	-	1.2	1.2			1.1		
1/5		-	-	1.7	-	-	1.5	2			1.8		
3/2		-	20.2	21.9	-	14.5	-	15			6.1		
4/2		-	20.2	21.5	-	-	6.5	20.5			8.1		
		<i>Spheniscus humboldti</i>			<i>S. magellanicus</i>			<i>S. demersus</i>			<i>S. mendiculus</i>		
		min-max	X	n	min-max	X	n	min-max	X	n			
1	Longitud <i>neurocranium</i>	55.1-63	59.3	50	55.3-61.5	59.7	4	54.6-59.7	56.4	8	53.3		
2	Ancho interorbital de los frontales	6.1-12.4	8.6	50	2.8-6.8	5.1	4	4.2-6.8	5.4	8	7.1		
3	Ancho <i>processus paraoccipitalis</i>	36.4-40.3	38.8	5	35-38.8	37.1	4	35.2-39.8	37	8	35.3		
4	Ancho postorbital	46.4-53.1	49.7	50	47.9-50.4	48.4	4	46-50.5	47.8	8	42.8		
5	Altura <i>neurocranium</i>	31.1-34.4	32.6	50	29-31.1	30.4	4	28.6-31.8	30	8	28		
Índices													
1/4		1.2			1.2			1.2			1.2		
1/5		1.8			2			1.9			1.9		
3/2		4.5			7.2			6.8			5		
4/2		5.8			9.5			8.8			6		
		<i>P. calderensis</i> †			<i>S. megaramphus</i> †			<i>S. urbinai</i> †	<i>Paraptendytes antarcticus</i> †		<i>Madrynornis mirandus</i> †		
		min-max	X	n	min-max	X	n						
1	Longitud <i>neurocranium</i>	-	52.2	1	74-77.9	76.1	3	75.2	76		66.6		
2	Ancho interorbital de los frontales	1.6-2	1.8	2	5-7.7	6.3	3	4.2	12.7		2		
3	Ancho <i>processus paraoccipitalis</i>	-	51	1	61-70	65.5	2	68.5	59.4		50.6		
4	Ancho postorbital	-	50.3	1	-	73.9	1	73.5 ^a	58.2 ^a		51 ^a		
5	Altura <i>neurocranium</i>	31.6-44	38.2	3	-	40.7	1	45.3	38.1		37.8		
Índices													
1/4		1			1			1	1.3		1.3		
1/5		1.4			1.9			1.7	2		1.8		
3/2		28.3			10.4			16.3	4.7		25.3		
4/2		-			11.7			17.5	4.6		25.5		

Tabla 9. Comparación de medidas de craneales de Spheniscidae. Para *S. mendiculus*, *S. urbinai*, *P. antarcticus* y *M. mirandus* n = 1. Fuente de las medidas: *Eudyptula*, *Pygoscelis*, *S. magellanicus*, *S. demersus*, *S. mendiculus*: Stephan (1979); *S. humboldti*: Stucchi *et al.* (2003). (a) Corresponde al máximo conservado. Expresadas en milímetros.

	MPC 1117	<i>Spheniscus mendiculus</i>			<i>Eudyptula minor</i>		
		min-max	X	n	min-max	X	n
Longitud máxima	58.4	56-58.8	57	3	43-44.2 ^b	43.6	2
Ancho craneocaudal del <i>caput humeri</i>	11 ^a	-	-	-	9	9	2
Ancho proximal de la diáfisis	9.2	-	-	-	6.8-7.5	7.2	2
Ancho distal de la diáfisis	10.8	-	-	-	-	-	-
	Ave de Hakataranea OU 21977	<i>Eretiscus tonni</i>			<i>Inguza predemersus</i>		
		min-max	X	n	min-max	X	n
Longitud máxima	42.8	39-45.5	42.2	2	57.5-59	58.2	2
Ancho craneocaudal del <i>caput humeri</i>	8.2	8-8.2	8.1	2	-	-	-
Ancho proximal de la diáfisis	5.7	5.2-6.3	5.7	3	8.6-10	9.3	6
Ancho distal de la diáfisis	9.5	6.3-9	7.6	2	10-11.7	10.9	5

Tabla 10. Comparación de medidas de húmeros de Spheniscidae. Fuente de las medidas: *Inguza*: Simpson (1975); *Eudyptula*: Stephan (1979); y *S. mendiculus*: Göhlich (2007). (a) Medida tomada en MPC 1119; (b) Longitud tomada desde el *caput humeri* hasta el *condylus ventralis*. Expresadas en milímetros.

	MPC 1139	MPC1019	ACH 02	<i>S. variegata</i>	<i>S. dactylatra</i>	<i>S. sula</i>
Longitud <i>rostrum</i>	-	-	106.8	84.3	93.2	71.8
Longitud <i>neurocranium</i>	48	71.3	76	58.7	66.6	54.3
Altura <i>neurocranium</i>	-	-	33.7	26.9	28.7	26.8
Ancho <i>processus paraoccipitalis</i>	27.3	43.1	49.7	35.2	38.7	31.2
Ancho a nivel de los <i>processus preorbitalis</i>	-	31.5	34.6	25.7	30.8	26.2
Ancho frontonasal	15.9	27	30	19.8	23.4	20.2
Ancho a nivel de los <i>processus zygomaticum os squamosus</i>	-	-	21.5	15	17	14.1
Ancho <i>foramen magnum</i>	-	-	9.8	9.0	9.6	8.2
Alto <i>foramen magnum</i>	-	-	10.9	8.1	8.4	6.4
Tamaño fosa orbital	14.5	23	22.5	21.6	22.2	18.3
Tamaño <i>fossa temporalis</i>	10.9	16.8	17.9	11	12.1	11

Tabla 11. Comparación de medidas de craneales de Sulidae. Para *S. variegata* n = 30; para *S. dactylatra* n = 5; para *S. sula* n = 1. Fuente de las medidas: Stucchi (2003). Expresadas en milímetros.

		MPC 1092	<i>P. gaimardi</i>	<i>P. bougainvillii</i>	<i>P. brasilianus</i>
1	Largo <i>neurocraneum</i>	53.8	53	57.2	55
2	Ancho postorbital	25	26.4	30.3	28.3
3	Ancho interorbital	12.3	9.3	14.2	16.5
4	Ancho sutura frontonasal	14	14.3	16.5	15.6
5	Largo de los frontales anteriormente a los <i>processus postorbitalis</i>	20	22.5	22.9	17
Índices					
	1/2	2.1	2	1.9	1.9
	4/5	0.7	0.6	0.7	0.9

Tabla 12. Comparación de medidas craneales de Phalacrocoracidae. En todos los casos n = 1. Expresadas en milímetros.

Orden	Miembro		
	Morro	Bonebed	Lechero
Sphenisciformes	<i>S. urbinai</i> <i>S. megaramphus</i> <i>Spheniscus</i> sp. <i>Eudyptula?</i> nov. sp. <i>cf. Palaeospheniscus</i>	<i>S. urbinai</i> <i>S. megaramphus</i> <i>Spheniscus</i> sp. <i>Eudyptula?</i> nov. sp. <i>P. calderensis</i> <i>P. grandis</i> <i>cf. Palaeospheniscus</i>	<i>S. cf. chilensis</i> <i>P. grandis</i>
Procellariiformes	<i>T. cf. melanophrys</i> <i>Fulmarus</i> sp. <i>Pachyptila</i> sp. <i>aff. Pachyptila</i>	<i>T. cf. melanophrys</i> <i>Thalassarche</i> sp. <i>cf. Phoebetria</i> Diomedidae indet. <i>Pachyptila</i> sp. <i>Daption aff. capense</i> <i>cf. Ardena</i>	<i>Daption aff. capense</i> Procellaridae indet.
Pelecaniformes	<i>Sula</i> sp.1 <i>Sula</i> sp.2 <i>Sula?</i> nov. sp. <i>P. aff. bougainvillii</i>	<i>Sula</i> sp.1 <i>Sula</i> sp.2 <i>S.?</i> cf. <i>sulita</i> <i>P. aff. bougainvillii</i> <i>Phalacrocorax</i> sp.	
Odontopterygiformes	<i>Pelagornis</i> sp.	<i>Pelagornis</i> sp.	
Charadriiformes	<i>cf. Laridae</i>	<i>cf. Laridae</i>	

Tabla 13. Lista de aves registradas en cada Miembro litológico de la FBI. Las especies en negrita solo han sido halladas en su respectivo Miembro litológico.

Periodo	Fauna	Ma	Unidades geológicas
Plioceno	IV	3 – 1.5	Techo Miembro Lechero, Techo Fm. La Portada, Sacaco, Yauca
	III	7 (6) - 4	Miembro Lechero, Montemar, Sacaco Sur
Mioceno Tardío	II	13 – 8 (6)	Techo Miembro Morro, Miembro <i>Bonebed</i> , Base Miembro Lechero?, Lomas, Montemar Norte, El Jahuay, Aguada de Lomas, Fm. Puerto Madryn
Mioceno Medio	I	18 (15) – 13 (12)	Base Miembro Morro, Techo Fm. Chilcatay, Cerro La Bruja
Mioceno Temprano	C	24? - 18	Fm. Gaiman, Fm. Chenque, Fm. Monte León

Tabla 14. Correlación sugerida de las unidades geológicas aquí comentadas, respecto a las faunas de Aves marinas Neógenas del Pacífico Norte (*sensu* Warheit, 1992). Solo se mencionan los niveles geológicos con registro de Aves para cada unidad.

	Taxones	<i>Bonebed</i>	Cabo Vírgenes	Punta Medanosa
n	Spheniscidae	194	1883	1206
	Otras aves	35	149	169
	TOTAL	229	2032	1375
Porcentajes	Spheniscidae	86%	93%	88%
	Otras aves	14%	7%	12%

Tabla 15. Numero de especímenes estudiados procedentes del Miembro *Bonebed* y su representación porcentual. Se presentan datos equivalente obtenidos en dos áreas con colonias de Spheniscidae en la Patagonia argentina (tomados de Cruz, 2005).

Taxón	n	Representación
<i>S. urbinai-megaramphus</i>	95	66%
<i>Spheniscus</i> sp.	27	19%
<i>P. calderensis</i>	10	7%
<i>P. grandis</i>	7	5%
<i>Eudyptula?</i> nov. sp.	3	2%
cf. <i>Palaeospheniscus</i>	2	1%

Tabla 16. Numero de especímenes estudiados de Spheniscidae procedentes del Miembro *Bonebed* y su representación porcentual por especie.

Grupo <i>taxon-free</i>	Partes esqueléticas	<i>Bonebed</i>	Cabo Vírgenes	Punta Medanosa
Aves no voladoras	Extremidad anterior	33%	30.8%	32.2%
	Cintura escapular	10.4%	16%	18.2%
	Extremidad Posterior	41%	32.7%	34.5%
	Esqueleto axial	13%	15.1%	7.8%
	Cintura pélvica	2.6%	5.4%	7.3%
Aves voladoras	Extremidad anterior	19%	34%	54%
	Cintura escapular	5.4%	14%	14%
	Extremidad Posterior	16.2%	28%	13%
	Esqueleto axial	56.7%	22%	17%
	Cintura pélvica	2.7%	1%	2%

Tabla 17. Representación de partes esqueléticas de los especímenes estudiados procedentes del Miembro *Bonebed*. Se presentan datos equivalente obtenidos en dos áreas con colonias de Spheniscidae en la Patagonia argentina (tomados de Cruz, 2005).

Grupo <i>taxon-free</i>	Variables		<i>Bonebed</i>	Cabo Vírgenes	Punta Medanosa
Aves no voladoras	Grado de articulación	Articulados	0%	12.5%	0.5%
		Semiarticulados	1.6%	87.5%	99.5%
		Desarticulados	98.4%		
	Fracturas	Fracturado	70%	23%	20%
		No fracturado	30%	77%	80%
Aves voladoras	Grado de articulación	Articulados	0%	50%	23%
		Semiarticulados	8.3%	50%	77%
		Desarticulados	91.7%		
	Fracturas	Fracturado	95%	3%	29%
		No fracturado	5%	97%	71%

Tabla 18. Propiedades tafonómicas de los especímenes estudiados procedentes del Miembro *Bonebed*. Se presentan datos equivalente obtenidos en dos áreas con colonias de Spheniscidae en la Patagonia argentina (tomados de Cruz, 2005). La categoría semiarticulados esta incluida en desarticulados por Cruz (2005).

ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies de aves marinas registradas en mar presencial chileno. Se indican sus estatus como residente (R), visitante (V) o accidental (A) (*sensu* Martínez & González, 2005). Se indican sus principales áreas de distribución en territorio chileno según la siguiente codificación: 1. Provincia Peruano-Chilena, 2. Islas Oceánicas (Provincias de Juan Fernández e Isla de Pascua), 3. Provincia Magallánica, 4. Región Antártica y 5. amplia distribución. Los números en negrita indican que la distribución de la especie se limita a dicha área.

Especie	Nombre común	Estatus	Área
Anatidae			
<i>Chloephaga hybrida</i>	Caranca	R	3
<i>Tachyeres pteneres</i>	Quetru no volador	R	3
<i>Tachyeres patachonicus</i>	Quetru volador	R	3
<i>Tachyeres leucocephalus</i>	Quetru de cabeza blanca	A?	3
Laridae			
<i>Larus dominicanus</i>	Gaviota dominicana	R	5
<i>Larus belcheri</i>	Gaviota peruana	R	1
<i>Larus maculipennis</i>	Gaviota cáhuil	R	5
<i>Larus pipixcan</i>	Gaviota de Franklin	V	5
<i>Larus serranus</i>	Gaviota andina	R	1
<i>Larus cirrocephalus</i>	Gaviota cabeza gris	A	1
<i>Larus atricilla</i>	Gaviota reidora	A	1
<i>Larus modestus</i>	Gaviota garuma	R	1
<i>Leucophaeus scoresbii</i>	Gaviota austral	R	3
<i>Creagrus furcatus</i>	Gaviota de las Galápagos	V	1
<i>Xema sabini</i>	Gaviota de Sabine	V	1
<i>Sterna hirundinacea</i>	Gaviotín sudamericano	R	5
<i>Sterna paradisea</i>	Gaviotín ártico	V	5
<i>Sterna hirundo</i>	Gaviotín boreal	V	5
<i>Sterna vittata</i>	Gaviotín antártico	R	4
<i>Sterna elegans</i>	Gaviotín elegante	V	1
<i>Sterna sandvicensis</i>	Gaviotín de Sandwich	A	1
<i>Sterna lorata</i>	Gaviotín chico	R	1
<i>Sterna trudeaui</i>	Gaviotín piquerito	R	5
<i>Sterna fuscata</i>	Gaviotín apizarrado	R	2
<i>Sterna lunata</i>	Gaviotín pascuense	R	2
<i>Sterna anaethetus</i>	Gaviotín de bridas	A	3
<i>Anous stolidus</i>	Gaviotín de San Félix	R	2
<i>Anous minutus</i>	Gaviotín oscuro	A	2
<i>Larosterna inca</i>	Gaviotín monja	R	1
<i>Procelsterna albivitta</i>	Gaviotín de San Ambrosio	R	2
<i>Gygis alba</i>	Gaviotín albo	V	2
<i>Chlidonias niger</i>	Gaviotín negro	A	1
Rynchopidae			
<i>Rynchops niger</i>	Rayador	V	5
Stercorariidae			
<i>Stercorarius parasiticus</i>	Salteador chico	V	5
<i>Stercorarius longicaudus</i>	Salteador de cola larga	V	1
<i>Stercorarius pomarinus</i>	Salteador pomarino	V	1
<i>Stercorarius chilensis</i>	Salteador chileno	R	3
<i>Stercorarius maccormicki</i>	Salteador polar	R	4
<i>Stercorarius antarcticus</i>	Salteador pardo	R	4

Fregatidae			
<i>Fregata magnificens</i>	Ave fragata	A	1
<i>Fregata minor</i>	Ave fragata grande	R	2
Pelecanidae			
<i>Pelecanus thagus</i>	Pelícano	R	1
Phaethontidae			
<i>Phaethon aethereus</i>	Ave del trópico de pico rojo	R	1
<i>Phaethon lepturus</i>	Ave del trópico de cola blanca	R	2
<i>Phaethon rubricauda</i>	Ave del trópico de cola roja	R	2
Phalacrocoracidae			
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	Yeco	R	5
<i>Phalacrocorax gaimardi</i>	Lile	R	1
<i>Phalacrocorax bougainvillii</i>	Guanay	R	1
<i>Phalacrocorax magellanicus</i>	Cormorán de las rocas	R	3
<i>Phalacrocorax atriceps</i>	Cormorán imperial	R	3
<i>Phalacrocorax bransfieldensis</i>	Cormorán antártico	R	4
Sulidae			
<i>Sula variegata</i>	Piquero	R	1
<i>Sula neboxii</i>	Piquero de patas azules	A	1
<i>Sula leucogaster</i>	Piquero café	A	1-2
<i>Sula dactylatra</i>	Piquero blanco	R	2
<i>Sula sula</i>	Piquero de patas rojas	R	2
Diomededidae			
<i>Diomedea exulans</i>	Albatros errante	V	5
<i>Diomedea antipodensis</i>	Albatros de las Antípodas	V	3
<i>Diomedea epomophora</i>	Albatros real del sur	V	5
<i>Diomedea sanfordi</i>	Albatros real del norte	V	5
<i>Thalassarche melanophrys</i>	Albatros de ceja negra	R	3
<i>Thalassarche chrysostoma</i>	Albatros de cabeza gris	R	3
<i>Thalassarche chlororhynchos</i>	Albatros de pico delgado	A?	3
<i>Thalassarche bulleri</i>	Albatros de Buller	V	5
<i>Thalassarche platei</i>	Albatros del Pacífico	V	5
<i>Thalassarche eremita</i>	Albatros de las Chatham	V	1
<i>Thalassarche cauta</i>	Albatros de corona blanca	V	5
<i>Thalassarche salvini</i>	Albatros de frente blanca	V	5
<i>Phoebastria palpebrata</i>	Albatros oscuro de manto claro	V	5
<i>Phoebastria fusca</i>	Albatros oscuro	A	3
<i>Phoebastria irrorata</i>	Albatros de las Galápagos	A	1
Hydrobatidae			
<i>Oceanodroma markhami</i>	Golondrina de mar negra	V	1
<i>Oceanodroma hornbyi</i>	Golondrina de mar de collar	R?	1
<i>Oceanodroma tethys</i>	Golondrina de mar peruana	R	1
<i>Oceanites oceanicus</i>	Golondrina de mar común	R	3
<i>Oceanites gracilis</i>	Golondrina de mar chica	R	1
<i>Pelagodroma marina</i>	Golondrina de mar de cara blanca	V	2
<i>Garrodia nereis</i>	Golondrina de mar subantártica	V	3
<i>Fregetta grallaria</i>	Golondrina de mar de vientre blanco	R	2
<i>Fregetta tropica</i>	Golondrina de mar de vientre negro	V	5
<i>Nesofregetta fuliginosa</i>	Golondrina de mar de garganta blanca	R	2
Pelecanoididae			
<i>Pelecanoides garnotii</i>	Yunco	R	1
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	Yunco de los canales	R	3

<i>Pelecanoides magellani</i>	Yunco de Magallanes	R	3
Procellariidae			
<i>Macronectes giganteus</i>	Petrel gigante antártico	R	4
<i>Macronectes halli</i>	Petrel gigante subantártico	V	5
<i>Fulmarus glacialis</i>	Petrel plateado	R	4
<i>Daption capense</i>	Petrel moteado	R	5
<i>Thalassoica antarctica</i>	Petrel antártico	R	4
<i>Pagodroma nivea</i>	Petrel de las nieves	R	4
<i>Halobaena caerulea</i>	Petrel azulado	R	3
<i>Pachyptila desolata</i>	Petrel paloma antártico	V	4
<i>Pachyptila salvini</i>	Petrel paloma de pico ancho	A	1-3
<i>Pachyptila belcheri</i>	Petrel paloma de pico delgado	R	3
<i>Pachyptila turtur</i>	Petrel paloma chico	A	5
<i>Pterodroma macroptera</i>	Fardela de alas grandes	A	3
<i>Pterodroma arminjoniana</i>	Fardela heráldica	R	2
<i>Pterodroma cooki</i>	Fardela de Cook	V	2
<i>Pterodroma inexpectata</i>	Fardela moteada	V	3
<i>Pterodroma lessoni</i>	Fardela de frente blanca	V	3
<i>Pterodroma magentae</i>	Fardela Taiko	A?	2
<i>Pterodroma neglecta</i>	Fardela negra de Juan Fernández	R	2
<i>Pterodroma externa</i>	Fardela de Juan Fernández	R	2
<i>Pterodroma defilippiana</i>	Fardela de Más a Tierra	R	2
<i>Pterodroma longirostris</i>	Fardela de Más Afuera	R	2
<i>Pterodroma alba</i>	Fardela de Félix	V	2
<i>Ardenna bulleri</i>	Fardela de dorso gris	V	1
<i>Ardenna creatopus</i>	Fardela blanca	R	2
<i>Ardenna gravis</i>	Fardela capirozada	V	3
<i>Ardenna grisea</i>	Fardela negra	R	3
<i>Ardenna carneipes</i>	Fardela negra de patas azules	A	2
<i>Puffinus puffinus</i>	Fardela atlántica	A	1
<i>Puffinus assimilis</i>	Fardela chica	A	3
<i>Puffinus nativitatis</i>	Fardela de Pascua	R	2
<i>Procellaria cinerea</i>	Fardela gris	V	5
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	Fardela negra grande	V	5
<i>Procellaria westlandica</i>	Fardela de Nueva Zelanda	V	1
<i>Lugensa brevirostris</i>	Fardela de Kerguelen	A	3
Spheniscidae			
<i>Spheniscus humboldti</i>	Pingüino de Humboldt	R	1
<i>Spheniscus magellanicus</i>	Pingüino de Magallanes	R	3
<i>Eudyptula minor</i>	Pingüino enano	A	1
<i>Eudyptes chrysocome</i>	Pingüino de penacho amarillo	R	3
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	Pingüino macaroni	R	3
<i>Pygoscelis adeliae</i>	Pingüino de Adelia	R	4
<i>Pygoscelis antarctica</i>	Pingüino antártico	R	3-4
<i>Pygoscelis papua</i>	Pingüino papúa	R	3-4
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	Pingüino rey	V	3
<i>Aptenodytes fosteri</i>	Pingüino emperador	R	4

Anexo 2. Lista de acrónimos anatómicos empleados en las figuras.

aj: <i>arcus jugalis</i>	fvd: <i>foramen vasculare distale</i>
an: <i>aperturas nasales</i>	fvp: <i>foramen vasculare proximale</i>
ap: <i>ala parasphenoidalis</i>	fvpl: <i>foramen vasculare proximale lateralis</i>
cbc: <i>crista bicipitalis</i>	fvpm: <i>foramen vasculare proximale medialis</i>
cd: <i>condylus dorsalis</i>	ia: <i>impressio ansae m. iliofibularis</i>
cdt: <i>crista deltopectoralis</i>	ic: <i>incisura capitis</i>
cf: <i>crista fibularis</i>	icn: <i>incisura intercostalis</i>
ch: <i>caput humeri</i>	ico: <i>impressio supracoracoideus</i>
cl: <i>condylus lateralis</i>	imb: <i>impressio brachialis</i>
clh: <i>crista lateralis hypotarsi</i>	imst: <i>impressio scapulotricipitalis</i>
cm: <i>condylus medialis</i>	L: <i>lagrimal</i>
cmh: <i>crista medialis hypotarsi</i>	lic: <i>impressio lig. cruciatis cranialis</i>
cnt: <i>crista nuchalis transversa</i>	licr: <i>linea intermuscularis cranialis</i>
co: <i>condylus occipitalis</i>	lps: <i>lamina parasphenoidalis</i>
crd: <i>crus dorsale</i>	N: <i>nasal</i>
crt: <i>crista tomialis</i>	ol: <i>olecranon</i>
cs: <i>carina sterni</i>	PA: <i>palatinos</i>
csg: <i>crista sagittalis</i>	pac: <i>processus acrocoracoideus</i>
csm: <i>crista supracondylaris medialis</i>	pc: <i>prominentia cerebellaris</i>
ct: <i>crista trochanteris</i>	plm: <i>processul lateralis mandibulae</i>
ctd: <i>cotyla dorsalis</i>	pp: <i>processus postorbitalis</i>
ctf: <i>crista tibiofibularis</i>	ppc: <i>processus procoracoideus</i>
ctl: <i>cotyla lateralis</i>	ppo: <i>processus paraoccipitalis</i>
ctm: <i>cotyla medialis</i>	psn: <i>papilla supranasalis</i>
ctp: <i>crista temporalis</i>	pscd: <i>processus supracondylaris dorsalis</i>
ctv: <i>cotyla ventralis</i>	pto: <i>proyeccion tomial</i>
CUL: <i>culmen</i>	pzs: <i>processus zygomaticum os squamosus</i>
cv: <i>condylus ventralis</i>	RM: <i>rostrum maxillare (premaxilar)</i>
cvp: <i>crista ventralis palatinum</i>	sac: <i>sulcus articularis coracoideus</i>
em: <i>eminentia intercondylaris</i>	seu: <i>sulcus extensorius</i>
F: <i>frontal</i>	sio: <i>septum interorbitalis (mesetmoides)</i>
fa: <i>fenestra antorbitalis</i>	sldl: <i>sulcus longitudinalis dorsalis lateralis</i>
faa: <i>facies articularis antitrochanterica</i>	sldm: <i>sulcus longitudinalis dorsalis medialis</i>
fac: <i>facies articularis acetabularis</i>	sp: <i>sulcus patellaris</i>
fah: <i>facies articularis humeralis</i>	spe: <i>spina externa</i>
fgn: <i>fossa glandulae nasalis</i>	sul: <i>surco lateral</i>
fidm: <i>fossa infracotylaris dorsalis medialis</i>	tac: <i>tuba auditiva communis</i>
fm: <i>foramen magnum</i>	tca: <i>tuberculum carpale</i>
fibr: <i>fossa m. brachialis</i>	tcr: <i>proceso troclear craneal</i>
fms: <i>facies muscularis sterni</i>	td: <i>tuberculum dorsale</i>
fol: <i>fossa olecrani</i>	tf: <i>trochlea fibularis</i>
fp: <i>fossa poplitea</i>	tmm: <i>tuberositas os metacarpale majus</i>
fpn: <i>fossa pneumotricipitalis</i>	tmt: <i>tuberositas m. tibialis cranialis</i>
ft: <i>fossa temporalis</i>	tv: <i>tuberculum ventrale</i>

Anexo 3. Lista de especímenes comparación.

a. Especímenes paleontológicos

Procellariiformes

Diomedidae indet.1: MUSM 258 (carpometacarpo). Diomedidae indet.2: MUSM 207 (tarsometatarso), MPC 1018 (tarsometatarso parcial). Procellariidae indet.: MUSM 353 (húmero parcial), MUSM 352 (cráneo), MUSM 356 (tarsometatarso), MUSM 358 (tarsometatarso), MUSM 414 (carpometacarpo), MUSM 416 (húmero parcial), MUSM 354 (húmero parcial).

Sphenisciformes

Eretiscus tonni: MLP 81-VI-26-1 (tarsometatarso), MLP 69-III-29-25 (húmero), MEF-PV 507 (húmero), MEF-PV 508 (húmero). *Icadyptes salasi*: MUSM 887 (esqueleto parcial asociado). *Madrynornis mirandus*: MEF-PV 100 (esqueleto subcompleto asociado). *Palaeospheniscus bergi*: MLP 20-81 (tarsometatarso), MLP 20-234 (tarsometatarso), MLP 240 (tarsometatarso), MLP 241 (tarsometatarso), MLP 414 (tarsometatarso), MLP 20-491 (húmero), MLP 20-519 (húmero), MLP 613 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-11 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-12 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-13 (tarsometatarso), MACN A-11035 (tarsometatarso), MACN A-11036 (tarsometatarso), MACN 11047 (húmeros), MACN 11206 (tarsometatarso), MACN 12926 (tarsometatarso). *Palaeospheniscus biloculata*: MEF-PV 1729 (esqueleto parcial asociado), MLP 20-236 (tarsometatarso), MLP 20-565 (húmero), MLP 77-XII-22-1 (húmero), MLP 97-VI-1-10 (tarsometatarso), MACN 11206 (tarsometatarso). *Palaeospheniscus patagonicus*: MLP 20-34 (tarsometatarso), MLP 20-14 (húmero), MLP 20-15 (húmero), MLP 20-34 (tarsometatarso), MLP 20-42 (húmero), MLP 20-43 (húmero), MLP 20-44 (húmero), MLP 20-50 (húmero), MLP 20-62 (tarsometatarso), MLP 20-68 (húmero), MLP 20-69 (húmero), MLP 20-235 (tarsometatarso), MLP 20-237 (tarsometatarso), MLP 20-238 (tarsometatarso), MLP 20-240 (tarsometatarso), MLP 20-528 (húmero), MLP 20-530 (húmero), MLP 20-541 (húmero), MLP 20-549 (húmero), MLP 20-550 (húmero), MLP 20-560 (húmero), MLP 618 (tarsometatarso), MLP 71-II-10-1 (húmero), MLP 97-VI-I-9 (tarsometatarso), MACN 11044 (tarsometatarso). *Palaeospheniscus* sp.: MUSM 257 (tarsometatarso). *Parapterodytes antarcticus*: MLP 20-2 (fémur), MLP 20-4 (tibiotalar), MLP 20-6 (tarsometatarso), MLP 89-XII-25-1 (húmero), Calco del AMNH 3338 (MEF) (esqueleto parcial asociado). *Parapterodytes robustus*: MLP 89-XII-25-1 (húmero), MACN 11041 (fémur y húmero parciales), MACN 11032 (tarsometatarso), MACN 11032 (fémur parcial), MACN 11032 (húmero), MACN 11032 (húmero parcial), MLP M-615 (tarsometatarso), MLP M-616 (húmero parcial). *Perudyptes devriesi*: MUSM 889 (esqueleto parcial asociado). *Spheniscus megaramphus*: MUSM 175 (cráneo), MUSM 362 (cráneo), MUSM 363 (cráneo), MUSM 364 (mandíbula), MUSM 365 (cráneo), MUSM 794 (cráneo), MUSM 795 (cráneo), MUSM 797 (cráneo), MUSM 800 (esqueleto parcial asociado), MUSM 802 (rostrum y mandíbula). *Spheniscus muizoni*: MUSM 775 (tarsometatarso). *Spheniscus urbinai*: MUSM 269 (cráneo), MUSM 401 (esqueleto subcompleto asociado), MUSM 402 (esqueleto subcompleto asociado), MUSM 403 (cráneo), MUSM 404 (rostrum), MUSM 405 (rostrum), MUSM 898 (esqueleto parcial articulado), MUSM 899 (esqueleto subcompleto articulado), MUSM 1020 (esqueleto parcial asociado), MUSM 1026 (esqueleto parcial asociado), MUSM 1027 (esqueleto parcial asociado). *Tonniornis mesetaensis*: MLP 93-X-1-145 (húmero). *Tonniornis minimum*: MLP 93-I-6-3 (húmero).

Pelecaniformes

Sula aff. variegata: MUSM 220 (cráneo parcial). *Sula magna*: MUSM 219 (extremidad anterior asociada), MUSM 418 (húmero y ulna asociados), MUSM 270 (húmero), MUSM 277 (húmero), MUSM 290 (húmero parcial), MUSM 195 (húmero parcial), MUSM 279 (húmero parcial), MUSM 283 (húmero parcial), MUSM 190 (carpometacarpo), MUSM 191 (carpometacarpo), MUSM 193 (carpometacarpo), MUSM 296 (carpometacarpo), MUSM 187 (coracoides), MUSM 185 (coracoides), MUSM 420 (coracoides), MUSM 235 (húmero parcial), MUSM 425 (carpometacarpo). *Sula sula*: MUSM 221 (coracoides parcial), MUSM 222 (húmero parcial). *Morus peruvianus*: MUSM 176 (extremidad anterior asociada). *Ramphastosula ramirezi*: MUSM 264 (cráneo parcial), MUSM 266 (*neurocraneum*), MUSM 410 (*rostrum*), MUSM 267 (cráneo parcial), MUSM 411 (cráneo parcial). *Ramphastosula* sp.: MUSM 265 (cráneo parcial). Pelecanidae indet.: MUSM 583 (cuadrado). *Phalacrocorax pampeanus*: MLP 20-82 (húmero). *Phalacrocorax aff. bougainvillii*: MUSM 545 (esqueleto parcial). *Phalacrocorax* sp.: MUSM 546 (esqueleto subcompleto). Anhingidae ? indet.: MUSM 1028 (*neurocraneum* y pelvis parciales).

Odontopterygiformes

Pelagornis sp.: MUSM 265 (húmero parcial), MUSM 209 (húmero parcial). Pelagornithidae indet.1: MLP 78-X-26-1 (fragmento de *rostrum*). Pelagornithidae indet.2: MLP 83-V-30-1 (fragmento de mandíbula). Pelagornithidae indet.3: MUSM 666 (húmero parcial), MUSM 667 (ulna parcial), MUSM 210 (fragmentos de *rostrum* y atlas).

b. Especímenes actuales¹

Procellariiformes

Thalassarche melanophrys: IZUA 943 (cráneo), IZUA 947 (cráneo), IZUA 966 (esqueleto), IZUA 968 (cráneo), IZUA 969 (cráneo), IZUA 984 (cráneo). *Thalassarche cf. melanophrys*: A-389 (esqueleto). *Thalassarche cauta*: IZUA 350 (cráneo). *Diomedea* sp.: IZUA 348 (cráneo), IZUA 349 (cráneo). *Phoebastria irrorata*: G-10 (cráneo). *Macronectes halli*: IZUA 904 (cráneo). *Macronectes giganteus*: UCHZV 161 (esqueleto). *Daption capense*: M-001 (esqueleto parcial), M-002 (esqueleto parcial), M-003 (cráneo). *Thalassoica antarctica*: IZUA 338 (cráneo). *Procellaria aequinoctialis*: IZUA 949 (cráneo), IZUA 967 (esqueleto). *Fulmarus glacialis*: IZUA 977 (esqueleto), M-004 (esqueleto parcial). *Pterodroma externa*: IZUA 933 (cráneo), IZUA 934 (cráneo). *Pterodroma longirostris*: IZUA 935 (cráneo), IZUA 936 (cráneo). *Pterodroma* sp.: IZUA 937 (cráneo). *Pachyptila salvini*: IZUA 769 (cráneo). *Ardenna creatopus*: IZUA 881 (esqueleto), IZUA 882 (esqueleto). *Ardenna griseus*: IZUA 948 (cráneo), IZUA 965 (cráneo), UCHZV 175 (esqueleto), UCHZV 176 (esqueleto). *Pelecanoides garnotii*: IZUA 398 (cráneo).

Sphenisciformes

Spheniscus humboldti: IZUA 591 (cráneo), M-005 (cráneo), M-006 (cráneo), M-007 (cráneo), M-008 (esqueleto), M-009 (esqueleto), M-010 (esqueleto), M-011 (esqueleto), M-012 (esqueleto). *Spheniscus magellanicus*: IZUA 395 (cráneo). *Pygoscelis antarctica*: IZUA 342 (cráneo), IZUA 343 (cráneo). *Pygoscelis papua*: IZUA 952 (cráneo). *Pygoscelis adeliae*: IZUA 592 (cráneo). *Aptenodytes forsteri*: IZUA 344 (cráneo), IZUA 345 (cráneo), IZUA 346 (cráneo), IZUA 347 (cráneo).

Pelecaniformes

Fregata magnificens: IZUA 875 (cráneo). *Phaeton rubricauda*: IZUA 876 (cráneo). *Sula variegata*: M-013 (esqueleto), M-014 (esqueleto), M-015 (cráneo). *Sula dactylatra*: IZUA 874 (cráneo). *Sula nebouxi*: M-016 (cráneo). *Phalacrocorax brasilianus*: M-017 (cráneo), UCHZV 228 (esqueleto). *Phalacrocorax bougainvillii*: M-018 (esqueleto), M-019 (esqueleto parcial), M-020 (cráneo), UCHZV 021 (esqueleto). *Phalacrocorax gaimardi*: IZUA 466 (esqueleto), M-021 (cráneo). *Phalacrocorax magellanicus*: M-022 (pata). *Phalacrocorax atriceps*: IZUA 778 (cráneo).

Charadriiformes

Hematopus ater: UCHZV 004 (esqueleto). *Stercorarius maccormicki*: IZUA 339 (cráneo). *Larus maculipennis*: IZUA 383 (esqueleto). *Larus dominicanus*: IZUA 386 (esqueleto), UCHZV 001 (esqueleto), UCHZV 002 (esqueleto). *Sterna hirundinacea*: IZUA 388 (esqueleto). *Sterna elegans*: UCHZV 029 (esqueleto). *Sterna paradisea*: UCHZV 250 (esqueleto). *Sterna hirundo*: UCHZV 251 (esqueleto). *Charadrius falklandicus*: UCHZV 044 (esqueleto). *Rynchops niger*: UCHZV 252 (esqueleto).

¹ El acrónimo M designa los espécimen pertenecientes a la colección privada del autor; A designa a la colección osteológica de aves actuales del la División de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (Argentina); y G designa a la colección de anatomía comparada del Instituto de Paleontología de la Universidad Nacional de Piura (Perú).

Anexo 4. Lista de especies de aves registradas en Formaciones Neógenas marinas de Chile, Perú y Argentina. El registro peruano ha sido modificado de Stucchi (2006) y el argentino de Acosta Hospitaleche (2004). Se indica su procedencia estratigráfica según la siguiente codificación: **A.** FBI: **1.** Morro, **2.** Bonebed, **3.** Lechero. **B.** Formacion Coquimbo. **C.** Formacion La Portada. **D.** Formacion Chilcatay. **E.** FP: **1.** Cerro La Bruja, **2.** Lomas, **3.** Montemar Norte, **4.** El Jahuay, **5.** Aguada de Lomas, **6.** Montemar, **7.** Sacaco Sur, **8.** Sacaco, **9.** Yauca. **F.** Formación Monte León. **G.** Formación Gaiman. **H.** Formación Chenque. **I.** Formación Puerto Madryn.

TAXON	CHILE					PERU									ARGENTINA				
	A			B	C	D	E									F	G	H	I
	1	2	3				1	2	3	4	5	6	7	8	9				
<i>Thalassarche cf. melanoprys</i>	X	X		X										X					
<i>Thalassarche sp.</i>		X																	
<i>cf. Phoebetria</i>		X																	
Diomedeidae indet..		X												X					X
<i>Fulmarus sp.</i>	X																	X	
<i>Pachyptila sp.</i>	X	X																	
<i>aff. Pachyptila</i>	X																		
<i>Daption aff. capense</i>		X	X																
<i>cf. Ardenna</i>		X																	
Puffininae indet.									X	X	X			X					
Procellariidae indet.			X																
<i>Spheniscus muizoni</i>							X												
<i>S. urbinai</i>	X	X							X	X	X	X	X						
<i>S. megaramphus</i>	X	X								X									
<i>S. cf. urbinai-megaramphus</i>	X	X		X					X	X								X	
<i>S. chilensis-humboldti</i>			X		X													X	
<i>Spheniscus sp.</i>	X	X							X	X	X								
<i>Eudyptula? nov. sp.</i>	X	X																	
<i>Pygoscelis calderensis</i>		X																	
<i>Py. grandis</i>		X	X																
<i>Palaeospheniscus bergi</i>																		X	X
<i>Pa. patagonicus</i>																		X	
<i>Pa. biloculata</i>																		X	
<i>Palaeospheniscus sp.</i>							X												
<i>cf. Palaeospheniscus</i>	X	X		X															
<i>Eretiscus tonnii</i>																		X	
<i>Paraptenodytes antarcticus</i>																		X	
<i>Madrynornis mirandus</i>																			X
<i>Sula magna</i>										X	X								
<i>Sula sulita</i>											X								
<i>Sula? cf. sulita</i>		X																	
<i>Sula aff. variegata</i>									X			X							
<i>Sula? nov. sp.</i>	X																		
<i>Sula sp.1</i>	X	X						X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
<i>Sula sp.2</i>	X	X						X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
<i>Sula sp.3</i>							X												
<i>Morus peruvianus</i>												X							
<i>Ramphastosula ramirezi</i>																		X	
<i>R. nov. Sp.</i>																		X	
<i>Ph. aff. bougainvillii</i>	X	X													X	X			

<i>Phalacrocorax</i> sp.		X			X		X	X	X	X	X	X	X	X	X				
Anhingidae? indet.												X							
Pelecanidae indet.												X							
<i>Pelagornis</i> sp.	X	X						X		X			X	X					
Pelagornithidae indet.							X					X							
cf. Laridae	X	X										X							
Tringinae indet.													X						
cf. <i>Limosa</i>												X							
<i>Cayaoa bruneti</i>																	X		
<i>Dendrocygna</i> sp.																			X
Ciconiidae indet.											X								
<i>Perugryps diazi</i>												X	X						
Vulturidae indet.								X											
<i>Milvago</i> sp.					X														
Butoninae indet.																			X
TAXON	1	2	3	B	C	D	1	2	3	4	5	6	7	8	9	F	G	H	I
	A						E												
	CHILE						PERU									ARGENTINA			