



dibam | DIRECCIÓN DE BIBLIOTECAS,
ARCHIVOS Y MUSEOS
EL PATRIMONIO DE CHILE



ISSN 0716 - 0224

MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL CHILE

PUBLICACIÓN OCASIONAL N°63/2015



VERTEBRADOS FÓSILES DE CHILE
DAVID RUBILAR-ROGERS, RODRIGO OTERO,
ALEXANDER VARGAS y MICHEL SALLABERRY
EDITORES

ISSN 0716 - 0224

**MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL
CHILE**

PUBLICACIÓN OCASIONAL N° 63 / 2015

VERTEBRADOS FÓSILES DE CHILE

**DAVID RUBILAR-ROGERS, RODRIGO OTERO,
ALEXANDER VARGAS y MICHEL SALLABERRY
EDITORES**

Motivo de la portada

Esqueleto articulado de Balaenopteridae, Mioceno, Formación Bahía Inglesa

Fotografía <http://cerroballena.si.edu/>

Referencia Bibliográfica

Vertebrados fósiles de Chile (Rubilar-Rogers, D., R. Otero, A. Vargas, y M. Sallaberry eds).

Publicación Ocasional N°63: 17-465.

Este volumen está disponible para su distribución en formato pdf.

Toda correspondencia debe dirigirse a:
Casilla 787 – Santiago, Chile
www.mnhn.cl

MINISTERIO DE EDUCACIÓN PÚBLICA

Ministro de Educación **Adriana Delpiano Puelma**
Subsecretaría de Educación **Valentina Quiroga Canahuate**
Director de Bibliotecas, Archivos y Museos **Ángel Cabeza Monteiro**

PUBLICACIÓN OCASIONAL DEL MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL CHILE

Director

Claudio Gómez Papic

Editor

Herman Núñez

Comité Editor

Mario Elgueta

Gloria Rojas

David Rubilar

Rubén Stehberg

Editores para este volumen

Rodrigo Otero

David Rubilar

Michel Sallaberry

Alexander Vargas

© Dirección de Bibliotecas, Archivos y Museos
Inscripción N° CCCCCCCC
Edición de 100 ejemplares

Impreso en XXXX

A Rodolfo Casamiquela (1932-2008)
por sus investigaciones pioneras en vertebrados fósiles de Chile



Reconstitución en vivo de †*Varasichthys ariasi* en aguas del océano Paleopacífico durante el Oxfordiano (Jurásico) en un área que hoy corresponde a la Cordillera de Domeyko, Norte de Chile. Capítulo: *Los peces osteictios fósiles de Chile y su importancia en los contextos paleobiogeográfico y evolutivo.*

Ilustración original realizada por Gloria Arratia.

PALABRAS DEL DIRECTOR DE BIBLIOTECAS ARCHIVOS Y MUSEOS

El desarrollo científico cultural de nuestro país ha tenido diferentes y grandes acontecimientos. Uno de ellos fue la creación del Museo Nacional de Historia Natural en los albores de nuestra República, siendo hoy el más antiguo de su tipo en Latinoamérica. En este largo recorrido, directores y curadores han hecho relevantes aportes a nuestro conocimiento científico, en diferentes ámbitos de las ciencias naturales.

Con el pasar de los años, la ciencia ha quebrantado mitos y revolucionado muchos paradigmas, siendo especialmente relevantes los hallazgos en el campo de la paleontología. Esta disciplina ha aportado valiosas contribuciones a través de publicaciones científicas, generando impactos sociales y culturales como por ejemplo: el espectacular cementerio de ictiosaurios de Torres del Paine, la gran acumulación de ballenas fósiles de Atacama y los impresionantes paredones con huellas de dinosaurios en Tarapacá.

Este libro es en sí un hito en la paleontología de vertebrados, tanto a nivel nacional como global. A la fecha es la primera publicación en su tipo, en la que se acopian años de trabajo científico, campañas de terreno, actividades de laboratorio, conferencias, proyectos, entre otros testimonios de la labor de un grupo eminente de paleontólogos chilenos y extranjeros. Entre los contenidos de este libro sobresalen las descripciones tanto de huellas de anfibios de 300 millones de años de antigüedad, dinosaurios y grandes reptiles marinos extintos hace 66 millones de años, como de tiburones y peces, los enigmas de las aves fósiles, la evolución y distribución de los cetáceos fosilizados, hasta la meso y mega fauna recientemente extinta.

Sin duda esta publicación se posicionará como un referente científico, patrimonial y educacional, ya que pone en valor el conocimiento generado desde hace más de un siglo, en los inicios de las ciencias naturales, por variados investigadores, cuyas colecciones se encuentran, en su mayoría, resguardadas en el Museo Nacional de Historia Natural.

Extendemos la invitación a que se continúe con el desarrollo de este tipo de aportes y acontecimientos científicos tanto en el MNHN como en instituciones afines, y también a seguir avanzando en el descubrimiento de nuestra biodiversidad patrimonial, para así comprender con mayor claridad de dónde provenimos, qué sucesos han configurado nuestra historia natural, comprender cómo son las dinámicas actuales y hacia dónde vamos. De esta manera podremos orientar de forma óptima nuestro desarrollo científico, patrimonial y social.

Con este hito en la paleontología queremos decir que la historia natural en Chile es una parte importante del patrimonio científico y cultural nacional, el cual la Dirección de Bibliotecas, Archivos y Museos se enorgullece de custodiar, en el Museo Nacional de Historia Natural.

Ángel Cabeza Monteiro
Director DIBAM

PALABRAS DEL DIRECTOR DEL MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL

La Misión del Museo Nacional de Historia Natural es generar conocimiento y promover la valoración del patrimonio natural y cultural de Chile, y así fomentar y fortalecer su comprensión en nuestra sociedad. Los objetivos de esta misión son evidentes cuando los usuarios del museo recorren nuestra exhibición permanente, Chile Biogeográfico, y contemplan una síntesis de todo el conocimiento generado desde el siglo XIX, para caracterizar las biotas a lo largo de Chile. Sin embargo, en la actualidad uno de los desafíos de nuestro quehacer como institución científica y patrimonial, es generar nuevo conocimiento respecto de la historia natural del país, un conocimiento que esté en la vanguardia en materia científica, y que al mismo tiempo posicione al MNHN como un referente nacional en temas patrimoniales y científicos.

Normalmente, la generación de nuevo conocimiento ocurre en espacios que no siempre disponibles para la mayoría de nuestros usuarios, espacios que no son evidentes para quienes visitan el museo. Gran parte de este trabajo de investigación ocurre primero en terreno, luego en laboratorios y en última instancia en los depósitos de colecciones. El tiempo que tarda el conocimiento en transitar desde su generación hasta los usuarios se relaciona con el tiempo que les toma a los canales de difusión en entregar dichos contenidos al público general. Debido a esta razón es que la Dirección del MNHN, en un esfuerzo por difundir el quehacer científico de vanguardia, ha apoyado la idea de generar un documento que compile a los vertebrados fósiles de Chile.

Éste es el primer libro de difusión que sintetiza el registro de la rica y variada fauna fósil de vertebrados chilenos. Inédito desde el punto de vista de la difusión científica en el país, este compendio abarca todos los grupos taxonómicos representados en el registro fósil, incluyendo: peces elasmobranquios, peces óseos, anfibios y tetrápodos basales, mosasaurios, ictiosaurios, plesiosaurios, tortugas, arcosaurios (aves en un capítulo separado), mamíferos marinos, mamíferos terrestres pre y pleistocénicos. Cada capítulo está realizado por especialistas, tanto nacionales como extranjeros, de esos grupos taxonómicos específicos, expertos que fueron invitados a participar de esta edición luego del Primer Simposio de Paleontología en Chile, realizado el año 2008 en nuestro museo. En otras palabras, la preparación de esta publicación demandó un trabajo de siete años de compilación de material científico, además de las actualizaciones, a partir de nuevos hallazgos.

Esperamos que esta publicación se transforme en material de consulta sobre ciencia y patrimonio paleontológico en el país, y esperamos también que esté presente en los centros educacionales y patrimoniales más importantes del país, tales como universidades y el Consejo de Monumentos Nacionales. Asimismo, seguramente este documento será consultado a nivel mundial, ya que existe gran interés de parte de otros países de conocer acerca del patrimonio paleontológico de Chile.

La mayor parte del material referido en esta publicación se encuentra resguardado en el MNHN, lo que hace pública la información y el conocimiento respecto de una de las colecciones más interesantes de nuestra institución. Además, la publicación de este documento posiciona al MNHN como custodio de la colección de vertebrados fósiles más completa de Chile, y la que posee mayor cantidad de materiales tipo de éstos mismos. Con ello también cumplimos con nuestro mandato de generar conocimiento sobre el patrimonio natural y cultural, y acercarlo a la comunidad, para que ésta lo valore y lo cuide.

Por último, es posible afirmar que este libro representa una significativa pieza faltante en la historia natural de nuestro país, asunto que esperamos motive nuevos trabajos y publicaciones en este apasionante campo del saber.

Claudio Gómez Papic
Director MNHN

PALABRAS INTRODUCTORIAS

Por décadas, el registro fósil de vertebrados en Chile fue exiguo, restringido a pocos hallazgos, muchos de ellos fortuitos. En contraposición a esta situación, grandes figuras de la ciencia, entre ellos Charles Darwin, Rudolph Philippi y Claude Gay, entre otros, notaron tempranamente el valor de este registro, a la vez que dieron a conocer desde el siglo XIX restos de vertebrados fósiles hallados en este exótico rincón llamado Chile. Esto no es una mera coincidencia, dado que a través de la historia geológica de nuestro planeta, Chile ha sido en forma relativamente persistente, el territorio que conformó el margen suroccidental de Pangea, luego de Gondwana, y finalmente de Sudamérica. Debido a esto, los depósitos sedimentarios que se encuentran en el país albergan evidencia fundamental para comprender la evolución de las biotas de vertebrados marinos del antiguo Panthalassa y posteriormente del Océano Pacífico. Esta evidencia es de alta relevancia para comprender los cambios experimentados por dicha fauna en este margen del planeta a través del tiempo, considerando que América del Sur fue antiguamente parte de un mega-continente, posteriormente una isla, y finalmente una gran masa escasamente conectada con Norteamérica a través un puente continental. A lo anterior se suma el “reciente” alzamiento de la Cordillera de Los Andes y la conformación de desiertos durante el Pleistoceno, lo que ha ocasionado que nuestra actual fauna de vertebrados sea bastante divergente de las formas que antiguamente habitaron Chile.

En este sentido, la presente publicación busca entregar al lector un acercamiento sintético sobre las formas de vertebrados que habitaron nuestro país durante su pasado geológico, mostrando una fauna muchas veces insospechada, la que existió en los mismos lugares comunes en donde hoy habitamos, y cuya real diversidad comienza a develarse paulatinamente en la medida que prosiguen las investigaciones sobre vertebrados fósiles. Esta publicación es una revisión general de los principales grupos animales que conforman el patrimonio paleontológico de vertebrados a nivel nacional. Cada capítulo fue realizado por especialistas nacionales e internacionales en los diferentes grupos taxonómicos en los que fue dividido este libro, y elaborado de manera tal que permita un fácil entendimiento de la distribución geográfica, temporal, y los taxa representados para cada uno de los grupos tratados.

Para algunos lectores el resultado de esta compilación será un poco asimétrica debido a que no todos los grupos tienen, por ahora, una gran representatividad en el registro fósil en Chile o, en otros, no se cuenta con todos los especialistas específicos de ciertos taxa, lo que se traduce en pocos datos sobre estos grupos animales. Es precisamente por estos ‘vacíos’ de información que la continuidad de las investigaciones sobre los vertebrados fósiles de Chile es de alta importancia.

Resulta interesante generar una retrospectiva. Desde los años 60-70’s, cuando el destacado paleontólogo argentino Rodolfo Casamiquela realizó una serie de importantes contribuciones, que no se vivía un repunte en la paleontología de vertebrados, no sólo en publicaciones, sino además, de investigadores chilenos y residentes en Chile. La investigación paleontológica en Chile se había centrado fundamentalmente en estudios estratigráficos y paleoambientales, que prefieren el estudio de fósiles numerosos, pequeños, y fáciles de recolectar, como los microfósiles (foraminíferos, palinomorfos), plantas, e invertebrados. Esto incluso llevó a una especie de mito implícito en la cultura nacional, de que “los vertebrados no sirven”. Sin embargo, no por ser más difíciles de recolectar y/o identificar, los restos de vertebrados son menos informativos para estas materias, como queda bien establecido en el presente libro. Actualmente, se ha generado una escuela de investigadores en Chile con los conocimientos de morfología y sistemática de vertebrados fósiles necesarios para determinarlos, estudiarlos, y reconocer sus implicaciones para éstas y otras áreas, incluyendo morfología, paleobiología, y evolución. Hace un par de décadas, estudiar los vertebrados fósiles siempre requería de colaboraciones con investigadores residentes en el extranjero. Otra notable diferencia está dada por el contundente impacto social que han significado los vertebrados fósiles en términos patrimoniales, museográficos, y mediáticos, un desarrollo notable que promete un “nuevo trato” para la paleontología en Chile.

Debido a que el conocimiento de los vertebrados fósiles de Chile sigue creciendo vertiginosamente, es que creemos que este proyecto no se detendrá aquí y nos veremos ciertamente en la necesidad de ir

actualizando este registro de manera de ir entregando, a la comunidad científica e interesados no académicos, datos actualizados de la historia paleontológica de Chile.

Por ahora el libro incluye el registro fósiles de peces divididos en cartilagosos y óseos; tetrápodos basales y anfibios; reptiles, estos divididos en ictiosaurios, tortugas, plesiosaurios y arcosaurios no avianos (decidimos dejar las aves como grupos separado para facilitar la lectura); y mamíferos fósiles abordando su registro pre-Pleistocénico, Pleistocénico y mamíferos marinos agrupados en cetáceos y no cetáceos.

Llevar a cabo este trabajo no fue fácil. Aquí se reúnen décadas de investigaciones a cargo de diferentes actores del quehacer paleontológico nacional, investigaciones que gracias a la buena voluntad y colaboración de cada una de las personas involucradas, ha quedado finalmente plasmado en cada respectivo capítulo de este libro. Este minucioso trabajo de recopilación de parte de todos los especialistas ha sido finalmente aunado en la compilación de este material.

Agradecemos al Director del Museo Nacional de Historia Natural, Sr. Claudio Gómez y a la excuradora Jefe de la misma institución, Rocío Jaña por el apoyo brindado para publicar este documento a través de la publicación ocasional del museo. Agradecemos especialmente el Editor de las publicaciones científicas del Museo Nacional de Historia Natural, Herman Núñez por su inagotable entusiasmo, apoyo y profesionalismo al trabajar en la edición general de esta publicación. También queremos extender nuestros más sinceros agradecimientos al paleontólogo Sergio Soto Acuña quien desinteresadamente apoyo el trabajo editorial y revisó minuciosamente diferentes capítulos del libro.

Esperamos que este volumen sea un estímulo para la continuación de las investigaciones sobre paleontología de vertebrados en Chile, e inspire a nuevas generaciones de profesionales a dedicarse a la paleontología de vertebrados y, en especial, a crear y conducir líneas de investigación de las que se obtenga información de grupos menos representados para conocer con más detalle la historia natural de Chile.

David Rubilar-Rogers
Rodrigo Otero
Alexander Vargas
Michel Sallaberry

ÍNDICE

TIBURONES, RAYAS Y QUIMERAS (CHONDRICHTHYES) FÓSILES DE CHILE Mario E. Suárez	17
LOS PECES OSTEICTIOS FÓSILES DE CHILE Y SU IMPORTANCIA EN LOS CONTEXTOS PALEOBIOGEOGRÁFICO Y EVOLUTIVO Gloria Arratia	35
TETRÁPODOS BASALES Y ANFIBIOS FÓSILES DE CHILE Paulina Jiménez-Huidobro y Michel Sallaberry.....	85
MOSASAURIOS (SQUAMATA: MOSASAUROIDEA) DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE CHILE Paulina Jiménez-Huidobro, Rodrigo A. Otero, Sergio Soto-Acuña y Mario E. Suárez.....	99
SÍNTESIS DEL REGISTRO FÓSIL DE ICTIOSAURIOS (REPTILIA: ICHTHYOSAURIA) EN CHILE Judith Pardo Pérez, Rodrigo A. Otero y Mario E. Suárez.....	113
EL REGISTRO FÓSIL DE PLESIOSAURIOS (SAUROPTERYGIA) EN CHILE Rodrigo A. Otero, Sergio Soto-Acuña y David Rubilar-Rogers.....	151
TORTUGAS FÓSILES EN CHILE (TESTUDINES): PRIMERAS PERSPECTIVAS DE UN REGISTRO AÚN ESCASO Rodrigo A. Otero.....	189
ARCOSAURIOS NO AVIANOS DE CHILE Sergio Soto-Acuña, Rodrigo A. Otero, David Rubilar-Rogers y Alexander Vargas.....	209
AVES FÓSILES DE CHILE Michel Sallaberry, Sergio Soto-Acuña, Roberto Yury-Yáñez, Jhonatan Alarcón y David Rubilar-Rogers.....	265
MARCO GEOLÓGICO-TECTÓNICO, CONTENIDO FOSILÍFERO Y CRONOLOGÍA DE LOS YACIMIENTOS CENOZOICOS PRE-PLEISTOCÉNICOS DE MAMÍFEROS TERRESTRES FÓSILES DE CHILE Reynaldo Charrier, John J. Flynn, André R. Wyss y Darin A. Croft.....	293
CETÁCEOS FÓSILES DE CHILE: CONTEXTO EVOLUTIVO Y PALEOBIOGEOGRÁFICO Carolina S. Gutstein, Fanny E. Horwitz, Ana M. Valenzuela-Toro y Constanza P. Figueroa-Bravo.....	339
MAMÍFEROS MARINOS FÓSILES (EXCEPTO CETACEA) DE CHILE Ana M. Valenzuela-Toro y Carolina S. Gutstein.....	385
LA MESO Y MEGAFUNA TERRESTRE EXTINTA DEL PLEISTOCENO DE CHILE Rafael Labarca Encina.....	401

TIBURONES, RAYAS Y QUIMERAS (CHONDRICHTHYES) FÓSILES DE CHILE

MARIO E. SUÁREZ

Red Paleontológica U-Chile. Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Las Palmeras 3425, Santiago, Chile; marioesuareszp@gmail.com

RESUMEN

Se presenta una síntesis del registro de peces condricios fósiles de Chile. El material proviene de numerosas localidades del norte, centro y sur de Chile con edades que cubren el rango entre el Paleozoico y Cenozoico. Los fósiles comprenden mayoritariamente dientes aislados, placas dentales y espinas correspondientes a tiburones, rayas y holocéfalos. La revisión evidencia numerosos vacíos en el registro fósil del grupo, principalmente durante el Mesozoico.

Palabras clave: Chondrichthyes, Paleozoico, Mesozoico, Cenozoico, bioestratigrafía, paleobiogeografía.

ABSTRACT

A synthesis of the fossil record of chondrichthyan fishes from Chile is here provided. The material comes from several localities in northern, central and southernmost Chile with age ranging between Paleozoic and Cenozoic. The material comprises mainly isolated teeth, dental plates and spines belonging to sharks, rays and holocephalian fishes, with several gaps in the record, particularly during the Mesozoic.

Key words: Chondrichthyes, Paleozoic, Mesozoic, Cenozoic, biostratigraphy, paleobiogeography.

INTRODUCCIÓN

Hasta comienzos de los años 90 el conocimiento sobre los condricios fósiles de Chile resultaba extremadamente escaso y disperso (Arratia y Cione 1996). Registros históricos provenientes de localidades mesozoicas y cenozoicas del norte y centro de Chile habían sido dados a conocer tempranamente por naturalistas y geólogos (Philippi 1887, Wetzel 1930, Oliver-Schneider 1936) quienes proporcionaron determinaciones taxonómicas sobre la base de elementos aislados. Dichas determinaciones, actualmente obsoletas, tampoco daban cuenta adecuadamente de la diversidad taxonómica y composición de las faunas de tiburones fósiles chilenos. Esta situación comenzó a ser subsanada gracias a trabajos de actualización realizados por Arratia y Cione (1996), Arratia y Shultze (1999) y más recientemente como resultado de nuevos y fructíferos estudios acerca de vertebrados marinos en Chile (*e.g.*, este libro). En efecto, el registro fósil de condricios chilenos se ha visto notablemente aumentado en las recientes décadas con muchos nuevos hallazgos provenientes de distintas localidades y unidades geológicas del territorio nacional (Long 1993, Samson 2000, Suárez y Marquardt 2003, Suárez y Cappetta 2004, Suárez *et al.* 2004, 2006, Muñoz *et al.* 2007, Otero y Suárez 2009, Otero *et al.* 2012, 2013). Siguiendo la revisión inicial del registro proporcionada por Suárez y Marquardt (2003), el presente capítulo proporciona una actualización del registro de condricios fósiles en Chile, adicionando nuevos hallazgos provenientes de localidades clásicas, así como nuevas localidades con registros del grupo, discutiendo sus implicancias cronoestratigráficas y paleogeográficas.

Abreviaciones institucionales: CPMC: Colección paleontológica, Museo de Historia Natural de Concepción, Chile. MPC: Colección Paleontológica, Museo Paleontológico de Caldera, Caldera, Chile. Q: Museo Geológico Profesor Lajós Biró-Bagóczy, Universidad de Concepción, Chile. SGO.PV: Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo Nacional de Historia Natural, Quinta Normal, Santiago, Chile.

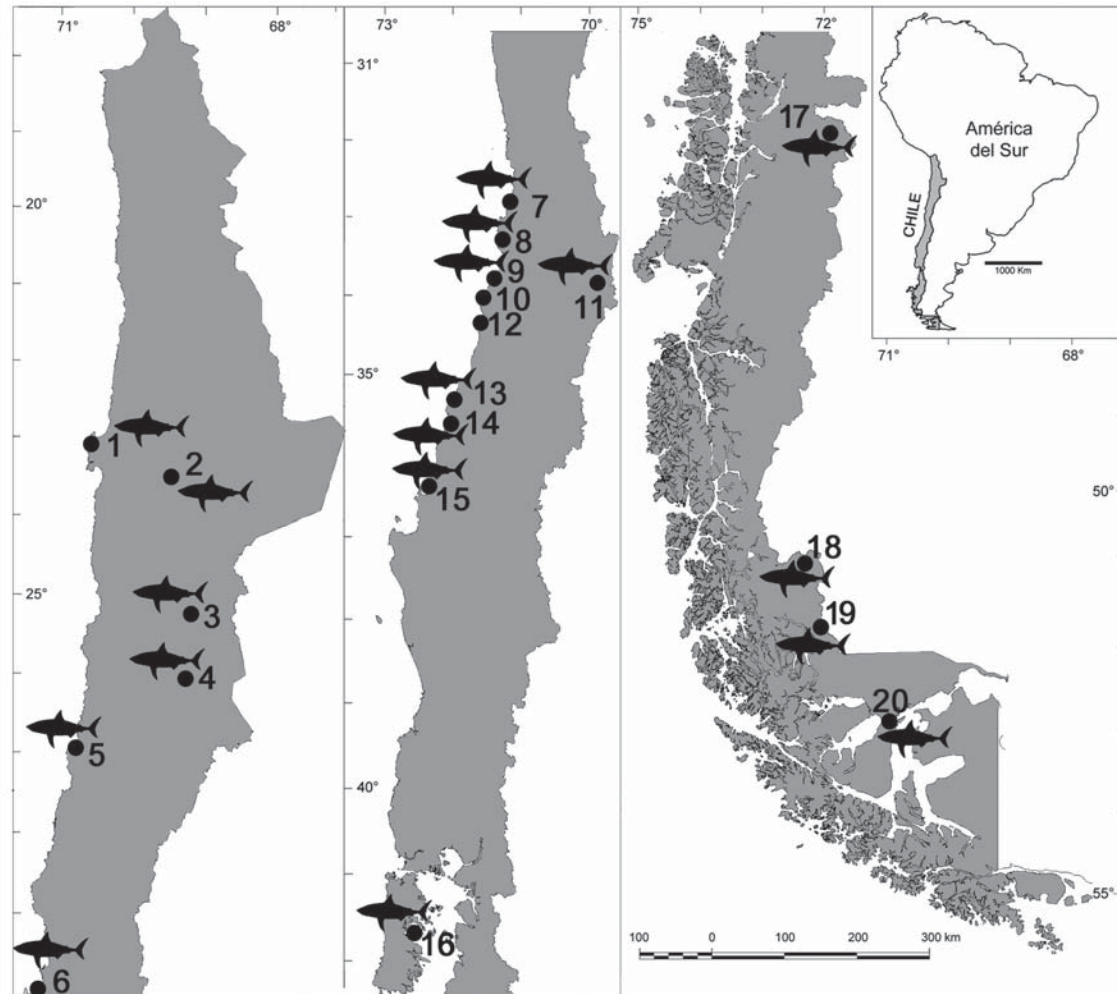


FIGURA 1. Mapa mostrando principales localidades y unidades fosilíferas con peces condriictos en Chile. 1) La Portada y Caleta Herradura de Mejillones, Región de Antofagasta. Formación la Portada, Mioceno Medio-Plioceno. 2) Cerro Negro, Región de Antofagasta. Formación Peine?, Pérmico. 3) Punta del Viento, Región de Antofagasta. Formación Punta del viento, Triásico (Rético). 4) La Coipa, Región de Atacama. Estratos de Mono, Triásico. 5) Caldera, Región de Atacama. Formación Bahía Inglesa. Mioceno Superior y Plioceno inferior. 6) Coquimbo, Región de Coquimbo. Formación Coquimbo, Mioceno-Plioceno. 7) Horcón, Región de Valparaíso. Formación Horcón, Plioceno. 8) Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano; Estratos de Algarrobo, Eoceno medio-superior. 9) Lo Abarca, Región de Valparaíso. Formación Lo Abarca, Mioceno Superior. 10) Navidad-Matanzas, Región de O'Higgins. Formación Navidad, Mioceno Inferior. 11) Lo Valdés, Región Metropolitana. Formación Lo Valdés, Jurásico Superior (Titaniano superior). 12) Punta Topocalma. Formación Punta Topocalma, Campaniano-Maastrichtiano. 13) Caleta Loanco, Región del Maule. Formación Quiriquina, Maastrichtiano superior. 14) Distintas localidades en la costa de la Región del Biobío, Formación Quiriquina, Maastrichtiano superior. 15) Cerro San Miguel, Talcahuano, posiblemente Formación Cosmito o equivalente, Paleoceno. 16) Isla de Chiloé, Región de los Lagos? Estratos de Chonchi, Oligoceno-Mioceno. 17) Región de Aysén, Formación Apeleg, Cretácico Inferior. 18) Sierra Baguales, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano; Formación Río Baguales (=Man Aike), Paleoceno?- Eoceno superior. 19) Cerro Dorotea, Puerto Natales, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano superior. 20) Río de Las Minas, Península de Brunswick, Región de Magallanes. Formación Loreto, Eoceno superior (Priaboniano).

REVISION CRONOLÓGICA

Paleozoico

Figura 1, localidad 2

Pérmico

La más antigua evidencia de condricios en Chile proviene de rocas paleozoicas y corresponde a un diente aislado recolectado en las cercanías de la Estación Cerro Negro, al norte del Cerro 1584, Región de Antofagasta. La unidad portadora corresponde a la Formación Peine, que ha sido asignada al Pérmico sobre la base de invertebrados marinos fósiles. Este material fue citado y figurado por Beitzkreuz (1995) asignándose como *Hybodus* sp. (Figura 2a). En la misma región y unidad (Formación Peine) previamente han sido documentados peces óseos de la misma edad (Richter y Beitzkreuz 1997, Arratia y Shultze 1999).

Mesozoico

Figura 1, localidades 3, 4, 8, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19

Triásico

Suárez *et al.* (1995) documentaron la presencia de dientes atribuibles a condricios de edad Triásico (Es-tratos del Mono) en el área de La Coipa, Región de Atacama. Samson (2000) reconoció y figuró escamas dérmicas de peces condricios (tiburones) asociados a conodontos provenientes del Rético (Triásico) de la Formación Punta del Viento, al Sureste de la Región de Antofagasta, las cuales diagnosticó como *Glabrisub-corona* sp. (Figura 2b-d). El material se encuentra actualmente depositado en el Museo de Lapworth, en la Universidad de Birmingham, U.K.

Jurásico

Figura 1, localidad 11

El único registro de peces condricios fósiles en el Jurásico de Chile proviene de rocas de edad Titiánico tardío de la Formación Lo Valdés, en los Andes centrales de Chile, y corresponde a un diente aislado de tiburón. Observaciones morfológicas preliminares sobre este nuevo material sugieren la presencia de un género que evidenciaría afinidad con los Synchodontiformes (Suárez y Otero 2011). El ejemplar se encuentra aún en etapa de estudio y comparación, depositado en el Museo Nacional de Historia Natural con el registro SGO.PV.6574.

Cretácico Inferior

Figura 1, localidad 17

El único registro de condricios para este lapso ha sido señalado por Bell y Suárez (1997) quienes señalaron la presencia de espinas y dientes de tiburones en estratos de la Formación Apeleg (Cretácico Inferior) de la Región de Aysén. El material fue atribuido preliminarmente al orden Heterodontiformes, sin embargo, esta asignación no ha podido ser confirmada debido a que los fósiles no fueron figurados y se desconoce su repositorio actual.

Cretácico Superior

Figura 1, localidades 8, 12, 13, 14, 15, 19, 20

Durante los últimos años se ha registrado numerosos hallazgos de condricios fósiles en el Cretácico Superior de Chile (Suárez y Marquardt 2003, Suárez y Capetta 2004, Suárez *et al.* 2003a, Suárez y Otero 2008, Otero y Suárez 2009, Otero y Suárez 2010, Otero *et al.* 2011, 2013). Los registros más significativos provienen de unidades sedimentarias marinas de edad maastrichtiana ubicadas en el centro y extremo sur de Chile. Las unidades geológicas de procedencia (de norte a sur) son las siguientes: Estratos de la Quebrada Municipalidad (Región de Valparaíso), Maastrichtiano temprano; Formación Punta Topocalma, (Región de O'Higgins) Campaniano-Maastrichtiano; Formación Quiriquina (Biró-Bagóczy 1982) (Región del Maule y Región del Biobío, con afloramientos en Loanco, Mariscadero y costa entre Cocholgue y Arauco), y Formación Dorotea (Región de Magallanes), Maastrichtiano. Los afloramientos maastrichtianos de Chile

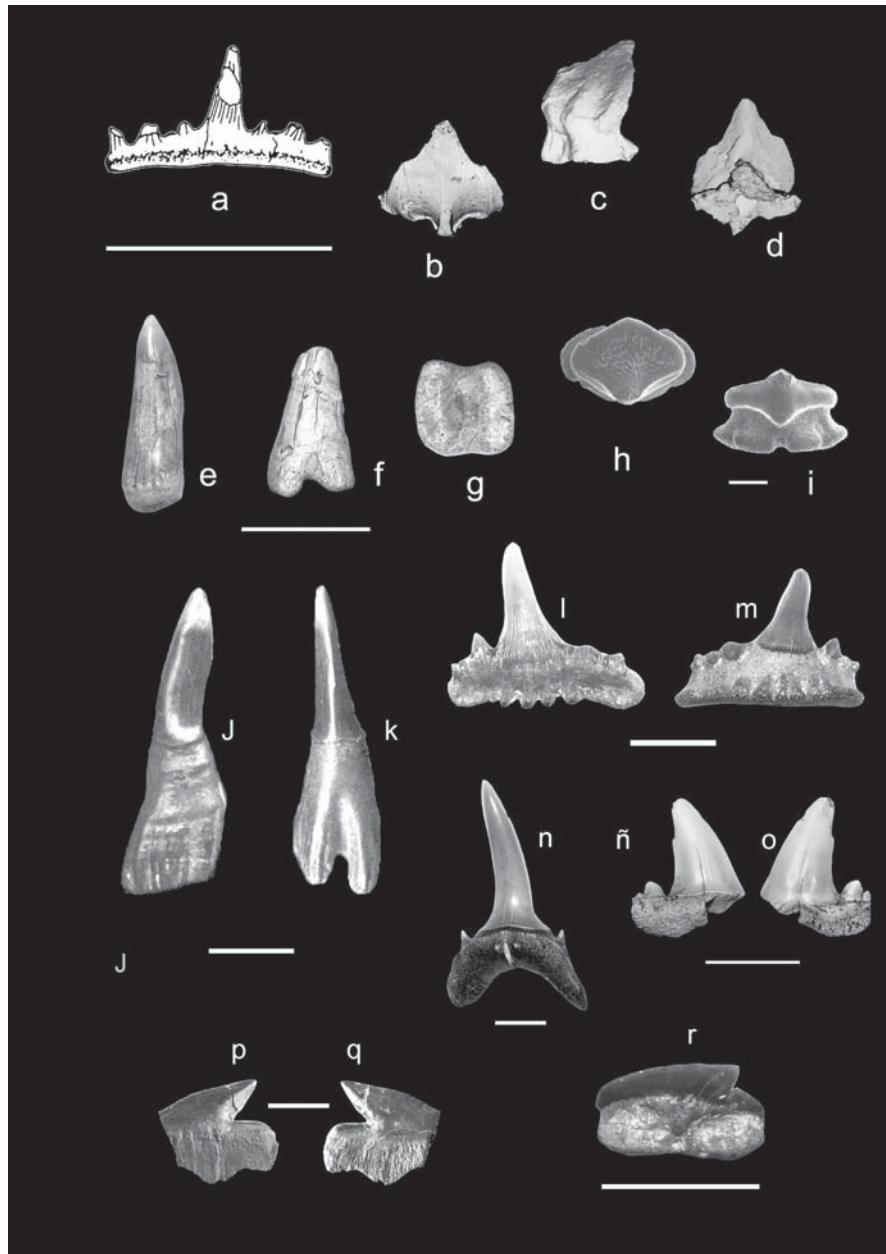


FIGURA 2. Peces condriictios del Paleozoico y Mesozoico de Chile, a) *Hybodus* sp. Pérmico de Cerro Negro, Estación Cerro Negro, Región de Antofagasta; b-c-d) *Globisubcorona* sp., Triásico Formación Punta del Viento, Región de Antofagasta; e-f-g) SGO.PV.6640, *Ischyrrhiza chilensis*, diente rostral, Cretácico Superior Región de Magallanes; h-i) SGO.PV. 800, *Biropristis landbecki*, diente oral, Algarrobo, Cretácico Superior Región de Valparaíso, Chile Central, E = 1 mm; SGOPV.800; j-k) SGO.PV.807, *Ischyrrhiza chilensis* (Philippi 1887), diente rostral, Cretácico Superior de Algarrobo, Región de Valparaíso; l-m) SGO.PV.19900, *Paraorthacodus* sp., diente lateral, Cretácico Superior Algarrobo, Región de Valparaíso; n) SGO.PV.19901, *Carcharias* sp., diente inferior Algarrobo, Cretácico Superior Región de Valparaíso; ñ-o) SGO.PV.6641, *Serratolamana* aff. *serrata*, diente superior, Cretácico Superior Cerro Dorotea, Región de Magallanes; p-q) SGO.PV.6632, *Echinorhinus* sp., Cretácico Superior de Algarrobo, Región de Valparaíso; r) SGO.PV.19902, *Centrophoroides* sp., diente lateral, Cretácico Superior de Algarrobo, Región de Valparaíso. Escala = 1 cm.

central representan similares edades, paleoambientes y ensambles de fauna, reconociéndose la presencia de las especies *Paraorthacodus* sp., *Echinorhinus* sp., *Centrophoroides* sp., *Squatina* sp., Orectolobiformes indet., *Carcharias* sp., *Ischyrrhiza chilensis* (Philippi), *Biopristis landbecki*, Dasyatidae indet. y los holocéfalos *Edaphodon* sp. y *Callorhinchus* sp., (Philippi 1887, Suárez *et al.* 2003, Suárez y Cappetta 2004, Suárez y Otero 2008).

En Sierra Baguales, Región de Magallanes, en afloramientos equivalentes a la Formación Dorotea (Maastrichtiano) se determinaron los elasmobranchios *Centrophoroides* sp.; *Serratolamna* aff. *S. serrata* (Agassiz); *Carcharias* sp.; *Ischyrrhiza chilensis* (Philippi), y Dasyatidae indet. (Otero y Suárez 2009, Otero *et al.* 2013). Todos estos materiales se encuentran actualmente depositados en el Museo Nacional de Historia Natural.

Cenozoico

Paleógeno

Paleoceno

Muñoz-Ramírez *et al.* (2007) dieron a conocer una fauna de condricios provenientes del Cerro San Miguel, en Talcahuano, desde estratos referidos como niveles superiores de la Formación Quiriquina. La fauna reconocida incluye los taxa *Squalus* sp., *Squatina* sp., *Cretorectolobus* sp., *Carcharias* sp., *Palaeohypotodus* sp., *Scapanorhynchus* sp., *Palaeogaleus* sp., *Galeorhinus* sp., *Paraorthacodus* sp., *Dasyatis* sp., *Rhinoptera* sp., y ? Dasyatidae indet. Los autores notaron la singular ausencia de *Ischyrrhiza chilensis* en este ensamble, el cual es una de las formas más abundantes y características en la Formación Quiriquina y ha sido propuesto como buen indicador del Cretácico Superior alto (Maastrichtiano) por Suárez y Marquardt (2003). Esto sugiere que la fauna presente en esta localidad correspondería a un ensamble de edad paleocena, siendo el único referente de dicha edad en Chile central. Los materiales descritos por Muñoz *et al.* 2007 se encuentran depositados en el Museo Lajos Biró de la Universidad de Concepción.

Por otro lado, Otero *et al.* (2013) señalaron la presencia de los taxa *Otodus obliquus* y *Megascyliorhinus cooperi* desde niveles inferiores de la Formación Río Baguales (=Formación Man Aike en Argentina) expuestos en Sierra Baguales, Región de Magallanes. El biocrón de estos taxa está restringido al Paleoceno-Eoceno inferior, lo que admite la posibilidad de que niveles paleocenos pudiesen estar eventualmente representados en la localidad, sin embargo, es también posible que los restos se encuentren redepositados en rocas más recientes, de edad eocena.

Eoceno

El primer registro de condricios provenientes de rocas de edad eocena expuestas en Chile central se debe a Oliver-Schneider (1936), quien señaló la presencia de *Odontaspis elegans* y '*O. contordidens*' hallados en la localidad de Lebu, refiriendo su edad al 'Terciario Eoceno'. Lamentablemente el material no fue figurado y se desconoce su actual repositorio, siendo imposible evaluar su estatus taxonómico.

Suárez y Marquardt (2003) documentaron la presencia de peces condricios de edad eocena en la localidad de Algarrobo. Estos comprenden placas dentales y una espina caudal de batomorfos asignados como *Myliobatis* sp. Nuevas investigaciones en Chile central han permitido verificar la presencia del género *Isurolamna* en rocas del Eoceno medio-tardío de la localidad de Loanco (Suárez y Otero 2010) correlacionables con la Formación Millongue en la Región del Biobío. En la misma localidad y unidad también se han encontrado los primeros dientes de tiburones lámnidos actualmente en proceso de estudio (R. Otero com. pers. 2013) en el Área Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural.

Si bien existían menciones de 'dientes de seláqueos' en la Región de Magallanes (Hoffstetter *et al.* 1957), fueron Suárez y Marquardt (2003) quienes reconocieron y determinaron los primeros condricios de edad eocena provenientes de la Formación Loreto (Hofstetter *et al.* 1957), en Río Las Minas, Región de Magallanes. Revisiones posteriores en esa región han permitido profundizar acerca de la composición faunística del ensamble de tiburones de esa unidad y refinar al Eoceno tardío (Priaboniano) la edad inicialmente sugerida por los autores mencionados al sumarse otras evidencias paleobotánicas y

radiométricas (Otero *et al.* 2012). La fauna reconocida por estos últimos autores comprende las especies *Carcharias* aff. '*hopei*' (Agassiz), *Odontaspis* sp., *Carcharoides caticus* (Philippi), *Striatolamia macrota* (Agassiz), *Anomotodon* sp., *Macrorhizodus praecursor* (Leriche), *Galeorhinus* sp., *Abdounia* sp., *Hexanchus* sp., *Squatina* sp., Hexanchidae indet., *Myliobatis* sp., Myliobatoidea indet., e *Ischyodus dolloi* Leriche. En Sierra Dorotea, cerca de Puerto Natales, se identificaron abundantes dientes de tiburones lamniformes asignados a *Striatolamia macrota* (Agassiz) y *Carcharias* sp. los que provienen de niveles de la Formación Río Turbio atribuida al Eoceno medio-tardío (Sallaberry *et al.* 2010).

Finalmente, el registro más abundante y diverso hallado hasta ahora en Magallanes proviene de Sierra Baguales, en donde se reconoció una abundante fauna recolectada desde niveles de la Formación Río Baguales (=Formación Man Aike en Argentina) que incluye los taxa *Carcharias* aff. '*hopei*', *Odontaspis winkleri*, *Carcharoides caticus*, *Macrorhizodus praecursor*, *Carcharocles auriculatus*, *Striatolamia* sp., *Striatolamia macrota*, *Hexanchus agassizi*, *Notorhynchus* sp., *Myliobatis* sp., *Abdounia* sp., *Pristiophorus* sp., *Squatina* sp., cf. *Rhizoprionodon* sp., *Ischyodus* sp., y la especie endémica *Jaekelotodus bagualensis* (Otero *et al.* 2013). Todos los materiales anteriormente citados se encuentran depositados en el Área Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural.

Oligoceno

Hasta la fecha, el Oligoceno en Chile constituye el más dramático vacío Cenozoico en el registro fósil del grupo. Algunos materiales provenientes de Pampa Castillo en la Región de Aysén y almacenados en el Museo Nacional de Historia Natural podrían representar un ensamble parcial proveniente del Oligoceno tardío y conformado exclusivamente por lámnicos indeterminados. En adición, existe registro fotográfico de un diente *in situ* claramente identificable como *Carcharoides totuserratus* (Ives Lagabrielle., com. pers. 2007) proveniente de Pampa Castillo. Este ejemplar sugiere más bien una edad Mioceno inferior para las rocas portadoras, lo cual mantendría el registro Oligoceno por el momento ausente en el país. Por otro lado, los restos figurados por Quiroz *et al.* (2003) provenientes de los Estratos de Chonchi a los que se les asignó inicialmente una edad Oligoceno-Mioceno, muestran evidentes afinidades a '*Cosmopolitodus*' *hastalis* (Agassiz) y al género *Myliobatis*. El primer taxón corresponde a una forma abundante en el Mioceno medio-superior pero extremadamente escasa en el Plioceno inferior a lo largo del Pacífico sur, mientras que *Myliobatis* sp. no añade resolución cronoestratigráfica adicional al conocerse durante casi todo el Cenozoico. Estos taxa sugieren una edad post-oligocena, manteniéndose un vacío en el registro durante este lapso.

Néogeno

Figura 1, unidades fosilíferas 1, 5, 6, 7, 10, 16

Mioceno inferior

Los registros más antiguos de elasmobranchios dentro Neógeno provienen del Mioceno inferior del miembro inferior de la Formación Navidad (Suárez y Encinas 2002, Suárez y Marquardt 2003, Suárez *et al.* 2006). La fauna comprende las especies *Squalus* sp., *Pristiophorus* sp., *Heterodontus* spp., *Megascyliorhinus trelewensis*, *Carcharias cuspidata*, *Odontaspis ferox*, *Isurus oxyrinchus*, *Carcharodon hastalis*, *Carcharoides totuserratus*, *Myliobatis* sp. y *Callorhynchus* sp. La fauna fósil de esta unidad presenta evidentes afinidades con aquellas faunas registradas en el patagoniano argentino (Cione 1978, Cione y Expósito 1980, Cione 1986, Arratia y Cione 1997, Suárez *et al.* 2006).

Mioceno medio a superior

Suárez y Marquardt (2003), Suárez *et al.* (2003b) y Suárez *et al.* (2004) documentaron dientes y placas fósiles de condriictios desde depósitos marinos de edad miocena medio provenientes de depósitos marinos de la Formación la Portada en la Región de Antofagasta (Cortés *et al.* 2007). El material ha sido asignado a los siguientes taxones: *Pristiophorus* sp., *Heterodontus* sp., *Isurus oxyrinchus*, *Galeorhinus* sp. y *Mobulidae* indet. (Suárez *et al.*, 2003b, Suárez y Marquardt 2003). La mayor diversidad de peces condriictios fósiles registradas dentro del Mioceno Superior proviene de los sedimentos marinos de la Formación Bahía

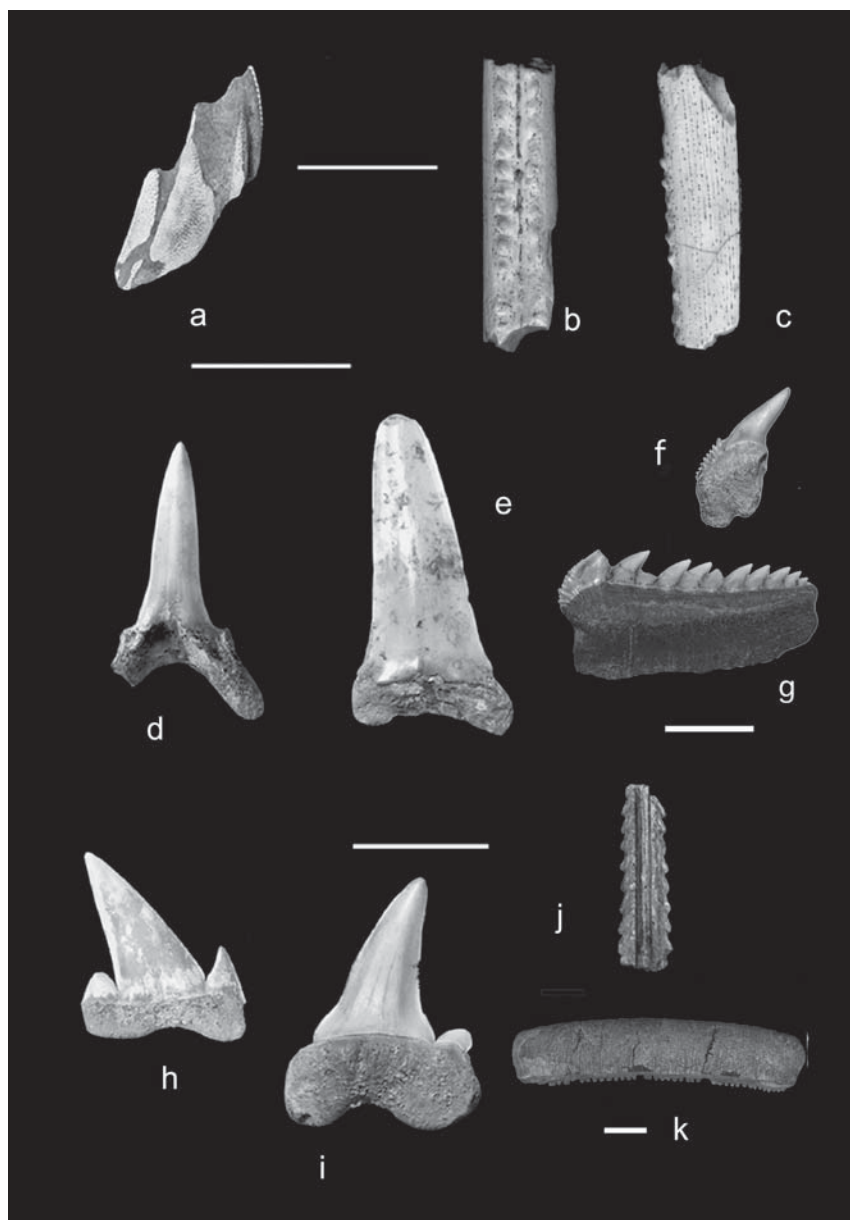


FIGURA 3. Peces condriictios del Eoceno de Chile, a) SGO.PV.6524, *Ischyodus dolloi*, placa dental, Península Brunswick, Región de Magallanes; b-c) SGO.PV.19903, Callorhynchidae indet., fragmento de espina dorsal, Eoceno superior de Península Brunswick, Región de Magallanes; d) SGO.PV.6510, *Carcharias* aff. *hopei* (Agassiz); e) SGO.PV.6515, *Macrorhizodus (Isurus) precursor*, diente inferior, Eoceno superior de Península Brunswick, Región de Magallanes; f) SGO.PV.6541, *Notorhynchus* sp., diente superior, Eoceno medio a superior de Río Baguales, Región de Magallanes; g) *Hexanchus agassizi* Cappetta, diente inferior, Eoceno superior de Río Baguales, Región de Magallanes; h) SGO.PV.6512, *Carcharoides caticcus* (Philippi 1846), Eoceno superior de Península Brunswick, Región de Magallanes; i) SGO.PV.6513, *Striatolamia macrota*, diente anterior, Eoceno tardío de Península Brunswick, Región de Magallanes; j) SGO.PV.6521, Myliobatoidea indet., espina caudal, Eoceno tardío de Península Brunswick, Región de Magallanes; k) SGO.PV.6544, *Myliobatis* sp., placa inferior, Eoceno medio a superior de Río Baguales, Región de Magallanes. Escala = 1 cm.

Inglesa (Rojo 1983, Marquardt 1999, Godoy *et al.* 2003) localizados en el sector costero de la Región de Atacama. Una reciente revisión de Suárez y Otero (in prep.) ha permitido reconocer la presencia de a lo menos 27 taxa de peces condriictios: *Callorhinchus* sp., *Hexanchus* sp., *Echinorhinus* sp., *Pristiophorus* sp., *Heterodontus* sp., *Brachaelurus* cf. *B.waddi*, *Odontaspis* cf. *ferox*, *Carcharocles megalodon*, *Parotodus* sp., *Megachas-ma* sp., *Cetorhinus* sp., *Isurus oxyrinchus*, *Isurus paucus*, *Charcharodon hastalis*, *Carcharodon carcharias*, *Galeorhinus galeus*, *Carcharhinus brachyurus*, *Carcharhinus albimarginatus*, *Carcharhinus obscurus*, *Galeocerdo* sp., *Prionace glauca*, *Sphyrna* aff. *zygaena*, *Raja* sp., *Dasyatis* sp., *Aetobatus* sp., *Myliobatis* sp., *Callorhinchus* sp. Adicionalmente se registran algunas especies de Orectolobiformes y holocéfalos aún en etapa de estudio. Long (1983) mencionó la presencia de condriictios fósiles en una localidad edad Mioceno de la Formación Coquimbo, al sur de Tongoy, Región de Coquimbo. El material identificado corresponde a un batomorfo myliobátido *Aetobatus* sp., dos dientes de tiburones lamniformes: *Isurus oxyrinchus* y *Cosmopolitodus hastalis* y una espina branquial de *Cetorhinus maximus* (Arratia y Cione 1996). Dientes de *Cosmopolitodus hastalis* también han sido registrados en otras unidades marinas equivalentes a la Formación Coquimbo localizadas al sur de Caleta Chañaral de Aceituno y en Caleta Inglesa, en el extremo sur costero de la Región de Atacama (M. E. Suárez obser. pers. 2003)

Plioceno

Fósiles de tiburones de edad Plioceno representados por dientes aislados mayoritariamente asignados a la especie *Carcharodon carcharias* han sido reconocidos en la Formación la Portada dentro de las localidades de la Portada y Península de Mejillones, Región de Antofagasta. La antes mencionada especie caracteriza el sector denominado Cuenca Tiburón, (Suárez y Marquardt 2003, Suárez *et al.* 2003). Abundantes dientes, espinas y centros vertebrales de tiburones también se conocen en los niveles superiores de numerosas localidades de la Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama (Long 1993, Suárez y Marquardt 2003, Suárez *et al.* 2004). Se reconocieron las siguientes especies: *Hexanchus* sp., *Echinorhinus* aff. *cookei*, *Squatina* sp., *Pristiophorus* sp., *Carcharhinus albimarginatus*, *Sphyrna zygaea*, *Prionace glauca*, *Callorhinchus* sp. Tradicionalmente la presencia del tiburón blanco *Carcharodon carcharias* sobre ausencia de '*Cosmopolitodus*' *hastalis* ha sido utilizada como indicador de niveles pliocenos en localidades neógenas de Perú (Muizón y DeVries 1987). Suárez y Marquardt (2003) reportan la presencia de *Prionace glauca* considerándolo como un nuevo y más certero indicador de Plioceno dentro del Neógeno de Chile. Suárez y Marquardt (2003) mencionaron la presencia de tiburones fósiles en la Formación Coquimbo proveniente de varias localidades en las que se hallaron espinas rostrales de *Pristiophorus* sp. y dientes aislados de *Hexanchus* sp., *Isurus oxyrinchus*, *Carcharodon carcharias* y *Carcharocles megalodon*. Lamentablemente la procedencia estratigráfica de estos materiales no ha sido clarificada aún pero es objeto de un estudio en preparación (S. Hernández com. pers. 2012). Recientemente Carrillo *et al.* 2013 han reconocido un nuevo ensamble de condriictios de edad pliocena proveniente de la Formación Horcón en la Región de Valparaíso. La fauna comprende los siguientes taxa: *Callorhinchus* sp., *Heterodontus* sp., *Carcharodon carcharias*, *Isurus oxyrinchus*, *Galeorhinus galeus*, *Carcharhinus brachyurus*, *Hexanchus griseus*, *Squatina* sp., *Pristiophorus* sp., Rajidae indet., Dasyatidae indet. y Myliobatidae indet.

Pleistoceno

Dientes asignados a *Carcharodon carcharias* han sido reconocidos incluidos dentro de niveles de edad Pleistoceno de los Estratos de Caldera (Godoy *et al.* 2003) en la Comuna de Caldera (M. Suárez obs. pers. 2014). Debido a que en los mismos niveles se han reconocido bloques sedimentarios conteniendo restos fósiles de otros vertebrados redepositados desde la unidad neógena inferior (Formación Bahía Inglesa) la edad del material aquí comentado deberá ser confirmada mediante estudios más precisos. En adición, se han hallado platos dentales de myliobátidos en la localidad de Tunquén, Región de Valparaíso,

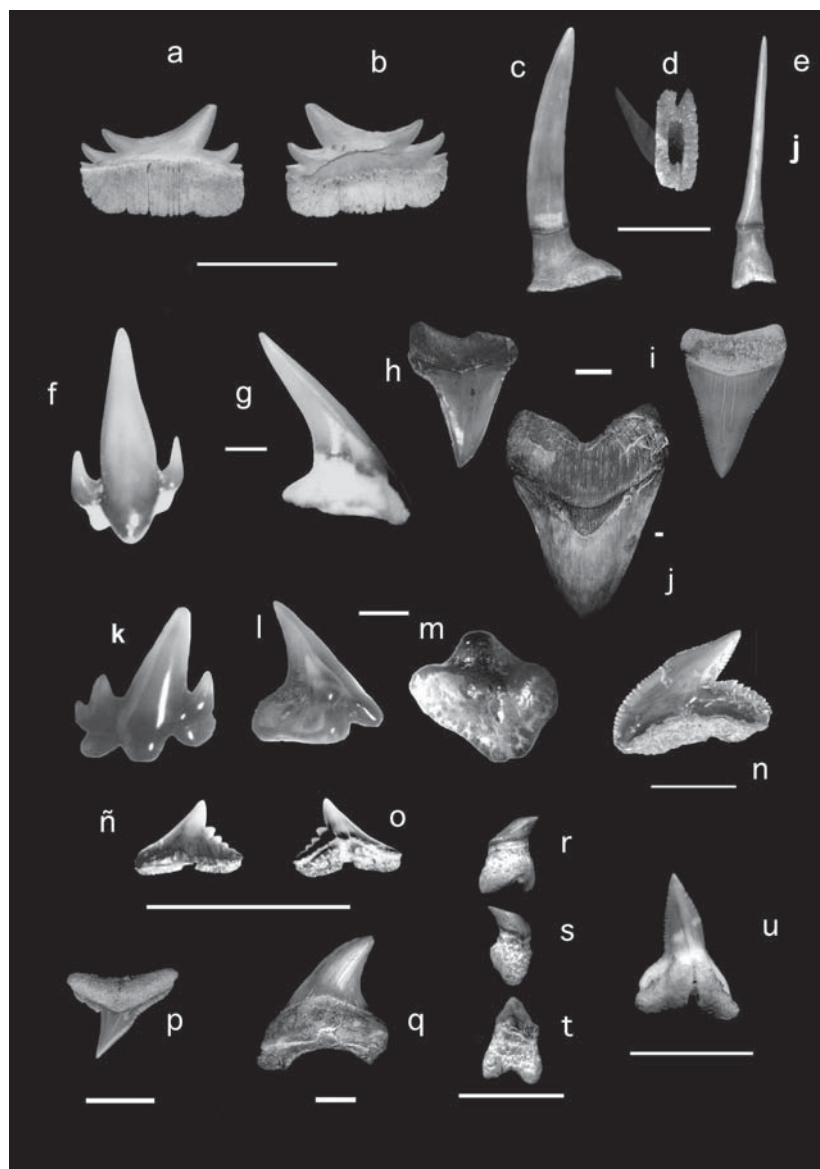


FIGURA 4. Peces condriictios del Neógeno (Mioceno y Plioceno) de Chile, a-b) SGO.PV.19903, *Echinorhinus* sp., diente lateral, Plioceno inferior de Caldera, Región de Atacama, E= 1 cm; c-d-e) SGO.PV.19904, *Pristiophorus* sp., diente rostral, Mioceno Superior, Las Arenas, Región de Atacama, E= 1 cm; f-g) SGO.PV.19905, *Eostegostoma* sp., diente anterior, Mioceno superior, Las Arenas, Región de Atacama, E= 1 mm; h) MPC-132, *Cosmopolitodus hastalis*, diente superior, Mioceno de Isla Lemuy, Chiloé, Región de los Lagos, E= 1 mm; i) MPC.472, *Carcharodon carcharias*, diente superior, Mioceno superior, Los Negros, Región de Atacama, E= 1 cm; j) MPC-61, *Carcharocles megalodon*, diente superior, Mioceno superior, Mina fosforita, Región de Atacama, E= 1 cm; k-l-m) SGO.PV.19906, *Brachaelurus* sp., diente anterior, Arenas de Caldera, Mioceno Superior, Región de Atacama, E = 1 mm; n) SGO. PV.19907, *Galeocерdo* sp.(Cuvier), diente lateral, Mioceno superior, Arenas de Caldera, Región de Atacama, E= 1 cm; ñ-o) SGO.PV.19908, *Galeorhinus galeus*, diente lateral, Mioceno superior, Arenas de Caldera, Región de Atacama, E= 1 cm; p) SGO.PV.19909, *Carcharhinus brachyurus*, diente lateral, Mioceno superior, Mina Fosforita, Región de Atacama, E= 1 cm; q) SGO.PV.19910, *Parotodus* sp., diente superior, Mioceno superior, Mina Fosforita, Región de Atacama, E= 1 cm; r-s-t) SGO.PV.10911, *Cetorhinus* sp. diente, Mioceno superior, Mina Fosforita, Región de Atacama, E= 1 cm; u) SGO.PV.19912, *Prionace glauca*, diente inferior, Plioceno inferior, Sur Mina, Región de Atacama, E= 1 cm.

asociados a gastrópodos del género *Fisurella* y bivalvos del género *Mesodesma*, lo que señala una máxima edad pleistocena para estos niveles (R. Otero. obser. pers. 2013). Los restos se encuentran actualmente en estudio y depositados en el Museo Nacional de Historia Natural a la espera de repositorio.

IMPLICANCIAS PALEOBIOGEOGRÁFICAS

Faunas del Pérmico -Cretácico Inferior

Por el momento el registro de condictios en este lapso es bastante reducido a nivel local y no existe un detallado registro a nivel del borde Pacífico que permita contrastar en forma adecuada los taxa reconocidos en Chile. No obstante lo anterior y considerando el escaso registro de condictios paleozoicos en Sudamérica (López-Arbarelo *et al.* 2008) el ejemplar de *Hybodus* sp. proveniente del Pérmico de Cerro Negro (Región de Antofagasta) representa el reporte más occidental de ese grupo de tiburones en Gondwana. Por otro lado, la presencia de tiburones Synechodontiformes en rocas Titonianas de los Andes centrales de Chile (Suárez y Otero 2011) se adiciona al único registro previo del orden, procedente del Valanginiano-Aptiano de la Isla Alexander en Antártica (Kriwet 2003) entregando valiosa información sobre la presencia del grupo en el Jurásico del Pacífico sureste.

Faunas del Cretácico Superior

El abundante registro en Chile central (Suárez *et al.* 2003) y los subsiguientes hallazgos en la Región de Magallanes (Otero *et al.* 2013) están permitiendo complementar el conocimiento del grupo a nivel de la Provincia Weddelliana (Zinsmeister 1979). Durante el Campaniano-Maastrichtiano de dicha provincia, se ha verificado la presencia común entre Chile central y Antártica de los taxa *Centrophoroides* sp., *Paraorthacodus* sp., *Squatina* sp., *Callorhinchus* spp., y *Chimaera* spp. A su vez, los registros en el Maastrichtiano de Chile central y el extremo sur del país muestran la presencia común de *Ischyrrhiza chilensis*, *Carcharias* sp., *Centrophoroides* sp., y *Dasyatidae* indet. (representado por un mismo morfotipo dental en ambas localidades). De este modo, los recientes hallazgos están comenzando a evidenciar ciertos sesgos en la distribución de algunos taxa, con grupos de marcada distribución transversal a lo largo de la Provincia Weddelliana, mientras que un segundo ensamble incluiría taxa restringidos exclusivamente al Pacífico y presentaría más afinidades con ensamblajes contemporáneos del hemisferio norte. Finalmente, algunos taxa tales como hexánquidos y clamidoseláquidos estarían restringidos al entorno sur de la Provincia Weddelliana (Antártica y Nueva Zelanda), sin existir hasta el momento registros en el Pacífico sudeste.

Faunas del Paleoceno

La fauna de condictios en Chile central y sur es aún escasa (Muñoz *et al.* 2007, Otero *et al.* 2013). Del mismo modo, la fauna contemporánea de Antártica tampoco es abundante (Kriwet 2005), lo cual no permite una evaluación suficiente.

Faunas del Eoceno

Para este lapso se conoce un abundante registro en Antártica (Long 1992, Kriwet 2005) y el extremo sur de Chile (Otero *et al.* 2013). Los taxa hallados en Magallanes presentan una marcada afinidad con faunas del Atlántico noreste (cuencas contemporáneas de Europa y norte de África), y secundariamente, una coincidencia menor con la diversidad descrita a la fecha en Antártica. Entre los elementos más interesantes en la Cuenca de Magallanes se cuenta la presencia de *Carcharoides catticus*, previamente conocido sólo en el Oligoceno-Mioceno de Europa (Cappetta 1987). Su presencia en rocas del Eoceno medio-superior y en dos localidades de la Región de Magallanes (Río de Las Minas y Sierra Baguales) constituyen el registro más antiguo de la especie. Anteriormente, la única especie sudamericana, *Carcharoides totuseratus*, hallada en rocas del Mioceno inferior de Argentina y Chile (Arratia y Cione 1996, Suárez *et al.* 2006) se hallaba disociada del registro de *C. catticus* restringido exclusivamente a Europa. El nuevo hallazgo austral sugiere un posible origen sudamericano para este género.

Faunas del Mioceno

Las faunas de condriictios del Mioceno inferior de Chile (Formación Navidad) se asemejan en su composición a aquellas descritas para el “Patagoniano” argentino (Cione y Expósito 1980, Cione 1986) al compartir la presencia de *Heterodontus* sp. *Pristiophorus* sp. *Carcharoides totuserratus* y *Megascyliorhinus trelewensis*. El reciente hallazgo del género *Megascyliorhinus* (*M. cooperi*) en Magallanes (Otero *et al.* 2013) testimonia la presencia y distribución de ese particular grupo en Chile desde el Paleoceno al Mioceno inferior, abarcando el extremo sur de Sudamérica, Patagonia y la costa de Chile central. Hacia el Mioceno más tardío las faunas de la Formación Bahía Inglesa se reconocen como las más diversas dentro del territorio nacional (Suárez y Marquardt 2003, Suárez *et al.* 2004). Varias de las especies de esta unidad son compartidas por otras unidades del Mioceno tardío localizadas en Perú (Formación Pisco) Perú (Capetta en De Muizon 1981) y Argentina (Cione *et al.* 2007) siendo actualmente objeto de un estudio en preparación por parte de los autores. Durante el Plioceno la especie más común en Chile es *Carcharodon carcharias*. A la fecha el registro más austral de esta especie en Chile corresponde a la Región de Colchagua, en el sector de Navidad (Formación la Cueva, M. Suárez, obser. pers. 2006). No se reconocen registros de esta especie más al sur del área antes mencionada.

IMPLICANCIAS CRONOESTRATIGRÁFICAS

Paleozoico y Mesozoico

La antes comentada presencia de *Hybodus* sp. en el Pérmico de la Región de Antofagasta es destacable ya que a la fecha en Sudamérica el registro del grupo se limitaba exclusivamente al Mesozoico. Los dos únicos reportes sudamericanos corresponden al Cretácico Inferior de la Formación Araripe, Brasil (Brito y Ferreira 1989) y Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la Formación Tacuarembó, Uruguay (Perea *et al.* 2001, Lopez-Arbarello 2008). El rango cronoestratigráfico global de los hibodóntidos abarca desde el Paleozoico al Mesozoico más tardío (Cretácico) pero el grupo se aprecia especialmente abundante dentro del lapso Triásico-Jurásico inferior (López-Arbarello 2008). Aún cuando el ejemplar fósil chileno no reviste valor como indicador de edad su hallazgo resulta extremadamente significativo desde el punto de vista paleontológico al constituir la evidencia más temprana de tiburones hibodóntidos en Sudamérica.

Los registros de condriictios del Triásico de Punta del Viento (Región de Antofagasta) y aquellos taxones no determinados provenientes de Estratos del Mono (Región de Atacama) tampoco presentan valor cronoestratigráfico. Según se desprende de la sección anterior la presencia de un Sinechodontiforme en Chile Central (Titoniano) reviste mayor importancia desde el punto de vista paleobiogeográfico que cronoestratigráfico debido a la todavía escasa información disponible sobre ese grupo en Sudamérica. Por otro lado la ausencia de una identificación taxonómica a nivel genérico y/o específico de los condriictios citados para el Cretácico Inferior la Formación Apeleg tampoco permiten evaluar su eventual significancia cronoestratigráfica.

Las localidades fosilíferas con ensambles de peces condriictios del Cretácico Superior de Chile central y sur incluyen la presencia del esclerorrínquido endémico *Ischyrrhiza chilensis* (Philippi) considerado por Suárez y Marquardt (2003) un indicador local de Maastrichtiano. En efecto, el rango global de la familia Sclerorhynchidae no supera el límite K/Pg (Cappetta 1987). El rango global del género *Ischyrrhiza* abarca desde el Turoniano al Maastrichtiano (*ibidem*) sin embargo la especie chilena ha sido incluida dentro del grupo con espinas rostrales de mayor tamaño que proliferó exclusivamente durante el Maastrichtiano incluyendo a *Ischyrrhiza mira* Leidy y *I. nigeriensis* (Tabaste) (Suárez y Capetta 2004). Una segunda especie de esclerorrínquido al presente sólo reconocida mediante sus dientes orales: *Biopristis landbecki* (Suárez y Capetta 2004) se encuentra presente en las mismas unidades de edad Cretácico Superior junto a *I. chilensis* y también podría ser considerada como indicador de Maastrichtiano. La abundante presencia de odontaspídeos del género *Carcharias* en estas mismas localidades del Cretácico Superior no resulta de utilidad para establecer precisiones de edad debido al amplio rango global de la familia Odontaspidae. (Mesozoico al presente). En efecto los representantes de esta familia son extremadamente comunes en el Cenozoico de Chile (Suárez y Marquardt 2003, esta contribución). Similar limitante se aprecia al

intentar evaluar con este prisma otros componentes de la fauna de las localidades del Cretácico Superior de Chile tales como *Echinorhinus* sp., *Centrophoroides* sp. y *Paraorthacodus* sp., no resultando posible aún establecer su eventual valor y significado cronoestratigráfico. La determinación taxonómica específica de algunos de estos taxa, necesaria para una certera determinación acerca de las implicancias de edad, es actualmente trabajo en preparación por parte del autor.

Cenozoico

La edad Paleocena de la fauna de condriictios fósiles de Talcahuano, Región del Biobío (Muñoz-Ramírez *et al.* 2007) fue establecida por la ausencia de la especie *Ischyrhiza chilensis* y de los componentes faunísticos típicos de la Formación Quiriquina. En efecto, la presencia de varios taxa abundantes en el Paleógeno bajo sugieren que la fauna correspondería a un ensamble de edad Paleoceno. Es el caso de los ensambles de condriictios fósiles de la Región de Magallanes (Formación Loreto) la edad Eocena fue inicialmente establecida en base a estudios palinológicos (Fasola 1968) y luego respaldada por la presencia del tiburón *Striatolamna macrotta* (Suárez y Marquardt 2003, Otero *et al.* 2013). Esta especie ha sido previamente registrada en Europa, África (Capetta 1987) y Antártica (Long 1992) exclusivamente en localidades eocenas. En el ensamble de Río Las Minas, en la Región de Magallanes (Otero *et al.* 2012) este taxón es relativamente abundante y se encuentra en asociación con la especie *Carcharias* sp. tal como fue observado por Long (1992) en el Eoceno de la Formación la Meseta, continente Antártico. Las nuevas asociaciones de peces condriictios reconocidas por Otero *et al.* (2013) en el sector de Sierra Baguales, (Formación Baguales) incluyen las especies *Otodus obliquus* y *Megascyliorhinus cooperi* que sugieren un rango de edad Paleoceno-Eoceno inferior para parte de esa unidad geológica.

Carcharaoides totuserratus es una especie endémica sudamericana con un rango de edad comprendida entre el Oligoceno tardío y Mioceno inferior en Patagonia argentina (Arratia y Cione 1996, Suárez y Marquardt 2003). Sobre lo anterior Suárez *et al.* (2006) utilizaron este taxón como bioindicador cronoestratigráfico estimando una edad máxima Mioceno inferior para la asociación de fauna de la base del Miembro inferior de la Formación Navidad. La presencia adicional de *Megascyliorhinus trelewensis* (Cione 1986) en ese ensamble de condriictios, permitió reforzar la edad de esa unidad. La fauna restante de la asociación no resulta de utilidad para realizar estimaciones cronoestratigráficas debido a su mayor margen de distribución temporal, tanto en el Paleógeno como en el Neógeno más tardío.

A partir del período Mioceno medio y especialmente durante el Mioceno Superior, se observa un importante aumento de la abundancia y diversidad de condriictios fósiles en el territorio chileno (Suárez y Marquardt 2003). Destaca dentro de ese periodo la especie *Cosmopolitodus hastalis*, utilizada por los autores anteriores como fósil índice de edad Mioceno medio a Superior en Chile. El mismo taxon ha sido previamente utilizado como indicador Mioceno en el Neógeno de la costa Peruana (De Muizon y De Vries 1985, Apolín 2001). En Chile este taxón ha sido registrado en Isla Lemuy, en el Neógeno de los Estratos de Chonchi (Región de Los Lagos) sustentando una edad Mioceno para esa unidad. *C. hastalis* también se encuentra presente en los niveles inferiores de la Formación Coquimbo (Suárez y Marquardt 2003) pero alcanza su mayor representatividad en el Mioceno Superior de la Formación Bahía Inglesa (Región de Atacama) constituyendo la especie más abundante de las asociaciones de condriictios y vertebrados de esa unidad. La especie *Carcharodon carcharias* ha sido utilizada como indicador de niveles de edad Plioceno en localidades neógenas de Perú y Chile (De Muizon y De Vries 1985, Suárez y Marquardt 2003). Aún cuando el más temprano registro global de esta especie indica que su aparición dataría del Mioceno tardío (Applegate y Arrubarrena 1996) la abundancia de *Carcharodon carcharias* se hace evidente en el Plioceno de la costa Pacífica de Sudamérica, en especial en Perú y Chile. Recientes estudios basados en significativos hallazgos fósiles provenientes del Neógeno de Perú (Ehret *et al.* 2012) han permitido mejorar el conocimiento sobre la historia evolutiva de los tiburones blancos y sugieren que los registros de *C. carcharias* en el Mioceno de la costa pacífica sudamericana corresponderían realmente a otra especie denominada *C. hubbali*. Los autores observaron que esta última especie exhibe un mosaico de caracteres que la posicionan como una forma transicional entre *Cosmopolitodus hastalis* y *C. Carcharias*. Las nuevas

calibraciones de edad estimadas para localidades fosilíferas neógenas marinas en la costa peruana indican que *C. hubbelyi* habría derivado de la especie *C. hastalis* y por tanto se ha propuesto que esta última especie sea reasignada al género *Carcharodon*. En este nuevo escenario la presencia de la especie *C. carcharias* en el Mioceno de Argentina (Cione *et al.* 2012) podría ser reevaluada en función de nueva información disponible, así como también comparaciones morfológicas con la especie *C. hubbelyi*. En efecto, esta última especie se encuentra presente en el Mioceno tardío de la Formación Bahía Inglesa, Norte de Chile (M. Suárez obs. pers. 2014). Las nuevas evidencias fósiles indicaría que *Carcharodon carcharias* efectivamente sería una especie originada en el Plioceno, índice de ese periodo. Esto refuerza lo previamente propuesto por De Muizon y De Vries (1985) y más recientemente por Suárez y Marquardt (2003) al reafirmarse el valor cronoestratigráfico de ese taxón dentro del Neógeno. La presencia de *C. carcharias* en Chile ha sido documentada para la Formación Horcón, Región de Valparaíso (Suárez y Marquardt 2003; Carrillo-Briceño *et al.* 2013). También se reconoce en los niveles superior de la Formación Coquimbo, Región de Coquimbo y Formación Inglesa, Región de Atacama (Suárez y Marquardt 2003). En esta última unidad la especie es extremadamente abundante dominando las asociaciones de fauna y es ocasionalmente acompañada por *Prionace glauca*. La aparición más temprana de esta última especie en el registro fósil data del Plioceno inferior, Zancleano (Bianucci 1979). Consecuentemente Suárez y Marquardt (2003) la reconocieron como un mejor y más certero indicador de Plioceno para localidades del Neógeno de Chile. Dentro de los depósitos del Pleistoceno chileno aún no se registran taxones de condriictios con significancia cronoestratigráfica.

COMENTARIOS

La presente revisión de los ensambles de faunas de tiburones, rayas y quimeras fósiles de Chile evidencia una extraordinaria abundancia y diversidad taxonómica que contrasta notablemente con lo observado en los primeros años de investigación sobre ese grupo. En efecto se debe destacar que el aumento de taxones de condriictios fósiles permite posicionarlos como el grupo taxonómico con mayor abundancia, diversidad y representatividad dentro del registro de vertebrados fósiles en Chile.

Aún cuando las implicaciones bio-cronoestratigráficas de algunas de estos taxones habían sido comentadas previamente por algunos autores, persistía bastante confusión debido a que las hipótesis de trabajo se basaban fundamentalmente en modelos indicadores de edades locales como es el caso del Neógeno de Perú (De Muizon y De Vries 1985, Apolín 2001, Apolín *et al.* 2004) Suárez y Marquardt 2003, Suárez *et al.* 2004, 2006, Otero *et al.* 2012, Otero *et al.* 2013 y el presente trabajo, permiten contribuir ostensiblemente en el refinamiento del conocimiento y significado cronoestratigráfico, ambiental y paleogeográfico de las faunas de peces condriictios en el margen Pacífico y extremo austral de Sudamérica. En efecto, recientes estudios geológicos, estratigráficos y paleontológicos confirman el valor de los antes mencionados taxones guía para la geología de Chile mediante revisiones más rigurosas y trabajo multidisciplinario que implicó la utilización de métodos radiométricos confirmando dataciones de edad previamente estimadas sobre la base de fauna de peces condriictios.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece especialmente la discusión y los valiosos comentarios de Rodrigo Otero y el apoyo del Proyecto Anillo Antártico ACT-105 Conicyt. A Gloria Arratia, Julio Lamilla y Roberto Meléndez por incentivar y apoyar al autor en el estudio de los peces condriictios en Chile. A David Rubilar-Rogers (Museo Nacional de Historia Natural, Santiago), Teresa Torres (Universidad de Chile) y a Alexander Vargas (Universidad de Chile). A Carlos Marquardt, Alfonso Rubilar, Ernesto Pérez d'Angelo y a James Quezada. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por Red Paleontología Universidad de Chile.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APOLÍN, J.G.

2001 *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 “mako de aletas cortas” como posible ancestro de *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) “tiburón blanco” (Chondrichthyes: Lamnidae). Tesis para obtener el título de Biólogo con mención en Zoología. Universidad Mayor de San Marcos, Lima.

APOLÍN, J., G. GONZÁLEZ-BARBA y J.M. MARTÍNEZ

2004 Seláceos del Mioceno Superior de Quebrada Pajaritos (Piura, Perú). En: Actas XII Congreso Peruano de

- Geología, Sociedad Geológica del Perú, 401–404.
- APPLEGATE S.P. y L. ARRUBARRENA
1996 The fossil history of *Carcharodon* and its possible ancestor, *Cretolamna*: A study in tooth identification, en: A.P. KLIMLEY y D.G. AINLEY (eds.), *Great White Sharks: The Biology of *Carcharodon carcharias**, pp. 19-36; Academic Press (San Diego).
- ARRATIA, G. y A. L. CIONE
1996 The fish fossil record of southern South America. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (Germany)* 30: 9–72.
- ARRATIA, G. y H.-P. SHULTZE
1999 Mesozoic fishes from Chile, en: G. ARRATIA, G. y H.P. SCHULTZE (eds.), *Mesozoic Fishes 2–Systematics and Fossil Record*, pp. 565-593; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- BELL, M.C. y M. SUÁREZ
1997 The Lower Cretaceous Apeleg Formation of the Aisén basin, southern Chile. Tidal sandbar deposits of an epicontinental sea. *Revista Geológica de Chile* 24: 203-226
- BIANUCCI, W.
1979 Revisione degli "Ittiodontoloti Plioceni" della collezione Lawley. *Paleontographica Italica* 52 (N. Ser. Vol. XL) p. 92-134
- BIRÓ-BAGÓCZKY, L.
1982 Revisión y redefinición de los 'Estratos de Quiriquina', Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la Isla Quiriquina, 36°37' Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario en Cocholgüe. En: *Actas Congreso Geológico Chileno*. Concepción, A29–A64.
- BREITKREUZ, C.
1995 The Late Permian Peine and Cas Formations at the eastern margin of the Salar de Atacama, northern Chile: stratigraphy, volcanic facies and tectonics. *Revista Geologica de Chile* 22: 3–24.
- BRITO, P. y P.L.N. FERREIRA
1989 The first hybodont shark, *Tribodus limae* nov.g., n.sp., from the Lower Cretaceous of Chapadado Araripe (North-East Brazil). *Anales de la Academia Brasileira de Ciencias* 61: 53–57.
- BRITO, P.M. y M.E. SUÁREZ
2003 Late Cretaceous *Belonostomus* (Pisces, Actinopterygii, Aspidorhynchidae) from Algarrobo, Chile, with comments on aspidorhynchid paleodistribution in South America. *Revista Geológica de Chile* 30: 117–127.
- CAPETTA, H.
1987 Chondrichthyes II: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth, en: H.-P. SCHULTZE (ed.), *Handbook of Paleoichthyology (Vol. 3E)*, pp.1-193; Gustav Fischer Verlag (München).
- CARRILLO-BRICEÑO, J., G. GONZÁLEZ BARBA, C. LANDAETA y S. NIELSEN
2013 Condriactos fósiles del Plioceno Superior de la Formación Horcón, Región de Valparaíso, Chile Central. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 191–206.
- CIONE, A.L.
1978 Aportes paleoictiológicos al conocimiento de la evolución de las paleotemperaturas en el área austral de América del Sur durante el Cenozoico: aspectos zoogeográficos y ecológicos conexos. *Ameghiniana* 1-2: 183–208.
- CIONE, A.L.
1986 A new *Megacyliorhinus* (Chondrichthyes, Galeomorphi) from the Middle Tertiary of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6: 105–112.
- CIONE, A.L. y S. EXPÓSITO
1980 Chondrichthyes del "Patagoniano" s.l. de Astra, Golfo de San Jorge, Provincia de Chubut, Argentina. Su significado paleoclimático y paleobiogeográfico. En: *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*. Buenos Aires, 2: 275–290
- CIONE, A.L. y M. REGUERO.
1995 Extension of the range of Hexanchid and Isurid sharks in the Eocene of Antarctica and comments on the occurrence of hexanchids in recent waters of Argentina. *Ameghiniana* 32: 151–157.
- CIONE, A.L., D. CABRERA y M.J. BARLA
2012 Oldest record of the Great White Shark (Lamnidae, *Carcharodon*; Miocene) in the Southern Atlantic. *Geobios* 45: 167–172.
- CIONE, A.L., M. COZZUOL, D. DOZO y C. ACOSTA HOSPITALECHE
2011 Marine vertebrate assemblages in the southwest Atlantic during the Miocene. *Biological Journal of the Linnean*

- Society 103: 423–440.
- CIONE, A.L., J. MENNUCCI, F. SANTALUCITA, y C. ACOSTA HOSPITALECHE
2007 Local extinction of sharks of genus *Carcharias* Rafinesque, 1810 (Elasmobranchii, Odontaspidae) in the eastern Pacific Ocean. *Revista geológica de Chile* 34: 139–145.
- COMPAGNO, L.J.V.
1984 *Sharks of the World*. FAO Species Catalogue, vol. 4, Rome.
- CORTÉS, J., C. MARQUARDT, G. GONZÁLEZ, H. WILKE y N. MARINOVIC
2007 Cartas Mejillones y Península de Mejillones. Nos. 103 y 104. Escala 1: 100.000. Región de Antofagasta.
- DE MUIZON, C.
1981 Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Première partie. *Mémoires du Institut Français d'Études Andines* 6:1–150.
- DE MUIZON, C. y T.J. DEVRIES
1985 Geology and paleontology of Late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Perú). *Geologische Rundschau* 74 (3): 547–563.
- EHRET, D.J., B.J. MAC FADDEN, D.S. JONES, T.J. DE VRIES, D.A. FOSTER y R. SALAS-GISMONDI
2012 Origin of the white shark *Carcharodon* (Lamniformes: Lamnidae) based on recalibration of the Upper Neogene Pisco Formation of Peru. *Paleontology* 55: 1139–1153.
- FASOLA, A.
1968 Estudio palinológico de la Formación Loreto (Terciario Medio), Provincia de Magallanes, Chile. *Ameghiniana* 6 (1): 3–49.
- GODOY, E., C. MARQUARDT y N. BLANCO
2003 Geología de la Carta Caldera. Región de Atacama. Carta Geológica de Chile, Serie Geología Básica escala 1:100.000. Servicio Nacional de Geología y Minería Chile.
- HOFFSTETTER, R., H. FUENZALIDA y G. CECIONI
1957 Chili. In *Lexique Stratigraphique International*. Amérique Latine, Centre National de la Recherche Scientifique 5 (7): 444 p. París.
- HÜNICKEN, M.
1955 Depósitos Neocretácicos y Terciarios del extremo SSW de Santa Cruz. *Revista del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales y Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4: 1–161.
- KRIWET, J.
2003 First record of an Early Cretaceous shark (Chondrichthyes, Neoselachii) from Antarctica. *Antarctic Science* 15 (4): 507–511.
- LANDINI, W.
1979 Revisione degli "Ittiodontoliti plioceni" della collezione Lawley. *Paleontographica Italica* 70 (n. Ser. Vol XL): 92–134.
- LONG, D.J.
1992 Paleoeology of Eocene Antarctic sharks. *The Antarctic Paleoenvironment: Perspective on global change*. Antarctic Research Series 56: 131–139.
- LONG D.J.
1993 Late Miocene and Early Pliocene fish assemblages from the north central coast of Chile. *Tertiary Research* 14: 117–126.
- LOPEZ-ARBARELLO, A., O.W. M. RAUHUT y K. MOSE
2008 Jurassic fishes of Gondwana. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63 (4): 557–585.
- MALUMIÁN, N.
1990 Foraminíferos de la Formación Man Aike (Eoceno, sureste lago Cardiel), Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 45(3-4): 364–385.
- 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 Magister, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 297 pp.
- MUÑOZ, C. P., P. ZAMBRANO, G. MONTOYA y H. MOYANO
2007 Dientes de tiburones y rayas (Chondrichthyes, Elasmobranchii) de la Formación Quiriquina aflorante en Talcahuano, Chile Central. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 78: 7–22.
- OLIVER SCHNEIDER, C.
1936 Comentarios sobre los peces fósiles de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 40: 306–323.

- OTERO, R.A. y M.E. SUÁREZ
2008 Primer registro de un tiburón espinoso (Squaliformes: Echinorhinidae) en el Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Chile y Sudamérica. En: Libro de Actas del Primer Simposio Paleontología en Chile. Santiago, 74–77.
- OTERO, R.A. y M.E. SUÁREZ
2009 Nuevos hallazgos de peces cartilagosos (Chondrichthyes: Elasmobranchii) del Cretácico Tardío de Magallanes y su relación con los registros previos de Chile central durante el Maastrichtiano. En: XII Congreso Geológico Chileno. Santiago.
- OTERO, R.A., M.E. SUÁREZ y J.P. LE ROUX
2007 New records of marine vertebrates from the Maastrichtian and Paleogene of Chilean Patagonia: chronostratigraphic and paleoenvironmental implications. En: International Congress on the Geology and Geophysics of the Southern Hemisphere. Santiago, 117A.
- OTERO, R.A., T. TORRES, J.P. LE ROUX, F. HERVÉ, C.M. FANNING, R.E. YURY-YÁÑEZ y D. RUBILAR-ROGERS
2012 A Late Eocene age proposal for the Loreto Formation (Brunswick Peninsula, southernmost Chile), based on fossil cartilaginous fishes, paleobotany and radiometric evidence. *Andean Geology* 39 (1): 180–200.
- OTERO, R.A., D. RUBILAR-ROGERS, R.E. YURY-YANEZ, A.O. VARGAS, C.S. GUTSTEIN, F.A. MOURGUES y E. ROBERT
2013 A new species of chimaeriform (Chondrichthyes, Holocephali) from the uppermost Cretaceous of the Lopez de Bertodano Formation, Isla Marambio (Seymour Island), Antarctica. *Antarctic Science* 25 (1): 99–106.
- PEREA, D., M. UBILLA, A. ROJAS y C.A. GOSO
2001 The newest Gondwanan occurrence of the hybodontid shark *Priohybodus*, and the Late Jurassic-Early Cretaceous age of the Tacuarembó Formation, Uruguay. *Palaeontology* 44 (6): 1227–1235.
- PHILIPPI, R.A.
1887 Los fósiles terciarios i cuartarios de Chile. Imprenta de F.A. Brockhaus, 236 p. Leipzig.
- RICCARDI, A.C. y E.O. ROLLERI
1980 Cordillera Patagónica Austral. En: Segundo Simposio de Geología Regional Argentina 2: 1173–1306.
- RICHTER, M. y C. BREITKREUZ
1997 Permian fish-remains from the north Chilean Peine Formation. *Modern Geology* 21: 175–188.
- RUIZ, C., K. SEGERSTROM, L. AGUIRRE, J. CORVALÁN, H.J. ROSE JR., y T.W. STERN
1960 Edades plomo-alfa y marco estratigráfico de granitos chilenos. Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile) 7: 1–26.
- SALAZAR, C., W. STINNESBECK y L.A. QUINZIO
2010 Ammonites from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) Quiriquina Formation in central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 257 (2): 181–236.
- SALLABERRY, M.A., R.E. YURY-YÁÑEZ, R.A. OTERO, S. SOTO-ACUÑA y T. TORRES
2010 Eocene birds from the western margin of southernmost South America. *Journal of Paleontology* 84: 1061–1070.
- SAMSON, I. J.
2000 Late Triassic (Rhaetian) conodonts and ichthyoliths from Chile. *Geological Magazine* 137 (2): 129–135.
- SCHWEITZER, C.E., R.M. FELDMANN, A. ENCINAS y M.E. SUÁREZ
2006 New Cretaceous and Eocene Callianassoidea (Thalassinidea, Decapoda) from Algarrobo, Chile. *Journal of Crustacean Biology* 26: 73–81.
- SPALLETI, L. A. y J. R. FRANZESE
2007 Mesozoic Paleogeography and Paleoenvironmental Evolution of Patagonia (Southern South America), en: Z. GASPARINI, L. SALGADO y R. CORIA (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, pp. 29–49; Indiana University Press (Bloomington e Indianapolis).
- STINNESBECK, W.
1986 Zu den Faunistischen und Palökologischen Verhältnissen in der Quiriquina Formation (Maastrichtium) Zentral-Chiles. *Palaeontographica* 194: 99–237.
- STINNESBECK, W.
1996 Ammonite Extinctions and Environmental Changes across the Cretaceous-Tertiary Boundary in Central Chile, en: N. MACLEOD y G. KELLER (eds.), *The Cretaceous-Tertiary Boundary Mass Extinction: Biotic and Environmental Events*, pp. 289–302; Norton Press (New York).
- SUÁREZ, M., C.M. BELL y T. HUTTER
1995 Lower Triassic lacustrine sediments in La Coipa área, Atacama, Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 8 (1): 8–16.

- SUÁREZ, M.E.
2000 Vertebrados fósiles de la Formación Quiriquina (Cretácico Superior) de Chile. *Ameghiniana*, Suplemento (Resúmenes), 37 (4): 33–34.
- SUÁREZ, M.E.
2001 Fossil fish faunas from the Quiriquina Formation, Late Cretaceous (Maastrichtian) of Chile, South America. En: *International Meeting on Mesozoic Fishes*. Serpiano, 59.
- SUÁREZ, M. E. y H. CAPPETTA
2004 Sclerorhynchid teeth (Neoselachii, Sclerorhynchidae) from the Late Cretaceous of the Quiriquina Formation, central Chile. *Revista Geológica de Chile* 31 (1): 89–103.
- SUÁREZ, M.E. y A. ENCINAS
2002 Vertebrados marinos del miembro inferior de la Formación Navidad (Mioceno temprano), Chile central. Abstract. En: *Actas I Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Chile
- SUÁREZ, M.E. y J. LAMILLA
1998 Nuevos hallazgos de vertebrados marinos en el Cretácico Superior de Algarrobo. En: *XIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Neuquen, 35.
- SUÁREZ, M.E. y C. MARQUARDT
2003 Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranchios del Mesozoico y Cenozoico de Chile. En: *Congreso Geológico Chileno*. Concepción, 9.
- SUÁREZ, M.E. y R.A. OTERO
2008 Nuevos hallazgos de vertebrados marinos en el Campaniano-Maastrichtiano de Loanco, VII Región. En: *Actas Primer Simposio Paleontología en Chile*. Santiago, 78-82.
- SUÁREZ, M.E. y R.A. OTERO
2011 First record of a neoselachian shark in the Jurassic of Chile. *Ameghiniana* 48: R213.
- SUÁREZ, M. E., J. LAMILLA y C. MARQUARDT
2004 Peces Chimaeriformes (Chondrichthyes, Holocephali) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa (Región de Atacama, Chile). *Revista Geológica de Chile* 31 (1):105–117.
- SUÁREZ, M.E., A. ENCINAS y D. WARD
2006 Early Miocene Elasmobranch Fauna from the Navidad Formation, Central Chile, South America. *Cainozoic Research* 4 (1-2): 3–18.
- SUÁREZ, M.E., L.A. QUINZIO, O. FRITIS y R. BONILLA
2003 Aportes al conocimiento de los vertebrados marinos de la Formación Quiriquina. En: *Congreso Geológico Chileno*. Concepción, 7.
- SUÁREZ, M.E., C. MARQUARDT, A. LAVENU, N. MARINOVIC y H. WILKE
2003 Vertebrados Marinos Neógenos de la Formación La Portada, II Región, Chile. En: *Congreso Geológico Chileno*. Concepción, 9.
- TAVERA, J.
1980 Cretáceo y Terciario de la localidad de Algarrobo. *Imprentas Gráficas*, 45 p. Conchalí, Santiago.
- TAVERA, J.
1988 Formación Quiriquina. Localidades para la Formación. *Estratotipos y Fauna (Latitudes 33°21' - 37°50')*. Inédito, Departamento de Geología, Universidad de Chile.
- UNDERWOOD, C. y S. MITCHELL
2000 *Serratolamna serrata* (Agassiz) (Pisces, Neoselachii) from the Maastrichtian (Late Cretaceous) of Jamaica. *Caribbean Journal of Earth Science* 34: 25-30.
- WETZEL, W.
1930 Die Quiriquina-Schichten als Sediment und Paläontologischen Archiv. *Palaeontographica* (A) 3: 49–106.
- YURY, R., R.A. OTERO, S. SOTO-ACUÑA, M.E. SUÁREZ, D. RUBILAR-ROGERS y M. SALABERRY.
2012 First bird remains from the Eocene of Algarrobo, Central Chile. *Andean Geology* 39 (3): 548–557.
- ZINSMEISTER, W.J.
1979 Biogeographic significance of the Late Mesozoic and Early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland, en: J. Gray y A. Boucot (eds.), *Historical biogeography, plate tectonics, and changing environment*, pp. 349–355; *Proceedings of the Annual Biological Colloquium and Selected Paper 37*, Oregon State University Press (Corvallis).

LOS PECES OSTEÍCTIOS FÓSILES DE CHILE Y SU IMPORTANCIA EN LOS CONTEXTOS PALEOBIOGEOGRÁFICO Y EVOLUTIVO

GLORIA ARRATIA

Biodiversity Institute, University of Kansas, Dyche Hall, Lawrence, Kansas 66045-7561, USA;
garratia@ku.edu

RESUMEN

Se presenta una revisión y evaluación del registro fósil de peces osteíctios de Chile desde el Paleozoico (Pérmico tardío) hasta el Neógeno (Mioceno). Dicho registro está integrado por un actinistia y numerosos actinopterygios, incluyendo un †Palaeonisciformes *incertae sedis*, un "†Perleidiformes" indeterminado, fragmentos de †Semionotiformes y †Pachycormiformes, entre los que se encuentran especímenes de grandes dimensiones relacionados preliminarmente con †*Leedsichthys*, †Aspidorhynchiformes y numerosos teleósteos. A pesar de los copiosos fragmentos pertenecientes a diferentes grupos, sólo 17 especies de peces han sido descritas formalmente. Entre ellas cabe destacar 11 especies de teleósteos asignados a †Crossognathiformes (7), Siluriformes (1) y Perciformes (3). Numerosos fósiles se encuentran en proceso de descripción, en su mayoría de edad jurásica. Algunos de los peces fósiles del Jurásico son particularmente relevantes por sus caracteres morfológicos, que permiten cuestionar hipótesis previas y originan nuevas interpretaciones evolutivas. Por ejemplo, †*Atacamichthys*—un posible 'stem'-teleósteo—presenta un mosaico de caracteres tanto amiiformes como de teleósteos, y los varasichthidos, que permitieron una nueva interpretación sobre la estructura de las vértebras de los teleósteos basales. Los †leptolépidos del Sinemuriano Inferior de las Quebradas Vaquillas Altas y la Carreta corresponden a los representantes más antiguos de †Leptolepidae en el hemisferio sur, y son casi coetáneos con los miembros europeos de †Leptolepidae. Los †Crossognathiformes, incluyendo †*Chongichthys* y la Familia †Varasichthyidae son los representantes más antiguos y basales del Orden †Crossognathiformes, conocido fundamentalmente por su gran diversidad durante el Cretácico. Considerando la diversidad del grupo durante el Oxfordiano y Titoniano en Chile, es probable que este orden se haya originado en el extremo austral del Paleopacífico durante el Jurásico. Los estudios de peces fósiles chilenos se han concentrado en los provenientes de depósitos del Jurásico marino del Norte del país, y del Mioceno continental (fluviolacustre) del centro-sur. Entre los teleósteos miocenos se pueden mencionar a un *Nematogenys* que corresponde al único registro fósil conocido de este género actual, y que es interpretado como uno de los grupos más basales del Orden Siluriformes. El único coelacántido encontrado en el país corresponde a un cráneo de †Whiteiidae, y representa el miembro más joven de dicha familia en el hemisferio sur. De acuerdo a la información disponible, los teleósteos jurásicos marinos están filogenéticamente relacionados con taxones europeos y se estima que habrían usado el Corredor Hispánico en posibles migraciones entre el Paleopacífico y el Mar de Tetis, y viceversa.

Palabras clave: Paleozoico, Mesozoico, Mioceno, taxonomía, sistemática.

ABSTRACT

A review and evaluation on the fossil record of Osteichthyes ranging from the Paleozoic (Late Permian) to the Neogene (Miocene) of Chile is presented. The fossil record is represented for one actinistia and numerous actinopterygians. The later include one †Palaeonisciformes *incertae sedis*, one "†Perleidiformes" indet., fragments of †Semionotiformes and †Pachycormiformes (among the later are included fragments of large specimens that were identified preliminarily as †*Leedsichthys*-like), †Aspidorhynchiformes, and many teleosts. Despite the numerous fossil remnants, only 17 species have been formally described. Among these are 11 species assigned to †Crossognathiformes (7), to Siluriformes (1) and to Perciformes (3). Numerous fossils are currently under study, and most of them are Jurassic in age. The Jurassic fossil fishes are particularly important because of the morphological characters of some of them that question previous interpretations and evolutionary hypotheses. For instance, †*Atacamichthys*, a possible stem-group teleost exhibits a remarkable mosaic of amiiform and teleostean characters, and members of the varasichthyid group gave a new interpretation of the structure of vertebrae of basal teleosts. The leptolepid from the Lower Sinemurian of Quebrada Vaquillas Altas and Quebrada la Carreta are the oldest †Leptolepidae known in the Southern Hemisphere and they are

almost co-existent in time with the European members of †Leptolepidae. The †Crossognathiformes, including †*Chongichthys* and the family †Varasichthyidae are the oldest and most basal groups of the order †Crossognathiformes, which is mainly known from its great diversity during the Cretaceous. Taking into account the diversity of the group during the Oxfordian and Tithonian in Chile, it is possible that this fish group has originated in the austral region of the Paleopacific Ocean, during the Jurassic. There is a big hiatus in the studies of Chilean fossil fishes. They have been mainly concentrated in Jurassic marine strata from northern Chile, and to a lesser extent in Miocene freshwater sediments. Among Miocene freshwater fishes, a fossil species of *Nematogenys* can be mentioned. This corresponds to the only fossil members of this important extant genus that it is currently interpreted as one of the most basal taxa of the great order of the Siluriformes. The only known coelacanthiform is represented by a cranium of †Whiteiidae and corresponds to the youngest record of this family in the Southern Hemisphere. According to the available information, the marine Chilean Jurassic teleosts are phylogenetically related to certain European forms and it is hypothesized that these fishes could have used the Hispanic Corridor in possible migrations between the Paleo-Pacific Ocean and the Tethys Sea and vice versa.

Key words: Paleozoic, Mesozoic, Miocene, taxonomy, systematics.

INTRODUCCIÓN

De acuerdo a Gasparini (1979) y Arratia y Schultze (1999), la mayor cantidad y diversidad de vertebrados fósiles recolectados en Chile proviene de sedimentos mesozoicos. Esta situación se mantiene, tras treinta años de dichas evaluaciones, respecto a los osteíctios fósiles, mientras que se han producido cambios radicales en otros grupos de vertebrados, incluyendo peces cartilaginosos o condríctios (ver capítulo 1 en este volumen). Además de los peces recolectados en estratos mesozoicos, en especial en el Jurásico de la Cordillera de Domeyko, norte de Chile (Arratia 1987a, Arratia y Cione 1996, Arratia y Schultze 1999, López-Arbarello 2004), también se conocen otros yacimientos con peces fósiles, tales como en el Paleozoico de Quebrada Chipico (Richter y Breitkreuz 1997) y de Quebrada Chinchas (Bell 1985), ambas en el norte de Chile, en el Cretácico de Tierra Amarilla, Copiapó (Arratia y Schultze 1999), y en el Mioceno de Lonquimay, Región de la Araucanía (por ejemplo, Arratia 1982a, Rubilar 1994, Arratia y Cione 1996, Azpelicueta y Rubilar 1997, 1998).

Las primeras investigaciones acerca de los peces fósiles en Chile fueron realizadas por naturalistas y zoólogos, sin la participación de paleontólogos profesionales. El famoso naturalista Rudolf A. Philippi (1887) fue el primero que los mencionó, refiriéndose a restos de condríctios de depósitos cenozoicos. La primera publicación acerca de peces óseos (teleosteos) es de Oliver-Schneider (1936), quien describió en forma breve restos desarticulados de peces (y plesiosaurios) del Cretácico superior de Isla Quiriquina y costas cercanas a Concepción.

La mayoría de los primeros hallazgos fueron realizados por geólogos, durante el desarrollo de exploraciones y prospecciones en el territorio. Entre ellos se puede mencionar a Walter Biese (1957, 1958 y 1961), quien recolectó restos de peces en las cercanías de Antofagasta (por ejemplo, en Cerritos Bayos) y formó una colección integrada por especímenes en excelente estado de preservación. Tras su fallecimiento, una parte importante de dicha colección fue vendida a la Institución Smithsonian por su esposa, y el resto fue entregado al Servicio Nacional de Geología y Minería (si bien en la actualidad no ha sido localizado). Por otra parte, el Sr. Reynaldo Arias, uno de los conductores de vehículos de dicha institución, al colaborar en las actividades dirigidas por el geólogo Guillermo Chong (en los años 70s, Director de la Oficina Regional de Antofagasta), recolectó por primera vez un pez fósil completo que fue descrito posteriormente como †*Leptolepis opercularis* (Arratia *et al.* 1975a). Tras ese hallazgo, G. Chong estimuló la búsqueda de más especímenes, iniciando con la autora de este trabajo una relación profesional y de amistad que ha resultado ser muy estimulante y fructífera. El género y especie †*Chongichthys dentatus*, así como la Familia †Chongichthyidae, fueron nombrados en honor a dicho profesional (Arratia 1982b), en reconocimiento a su contribución al desarrollo de los estudios paleoictiológicos en el país.

Hasta la fecha, los peces fósiles mejor preservados y descritos con más detalle corresponden a

los recolectados en localidades jurásicas de la Cordillera de Domeyko. Chile cuenta con aproximadamente 20 localidades (Figura 1; apéndice) donde se han encontrado peces óseos. La mayoría —a excepción de Lonquimay— son marinas. Una lista abreviada de los peces fósiles citados para Chile se presenta en un apéndice, al final de esta contribución.

Los objetivos de esta contribución son presentar una síntesis del conocimiento actual de la taxonomía y sistemática de los principales osteóctios fósiles de Chile, como por ejemplo, aquellos que corresponden a los registros más antiguos de ciertos linajes y otros importantes grupos desde el punto de vista filogenético y biogeográfico. Información adicional sobre los grupos taxonómicos y de las localidades puede encontrarse en Arratia y Schultze (1999) y Arratia y Schultze (en prensa).

Abreviaturas institucionales: los peces fósiles que se presentan a continuación se encuentran

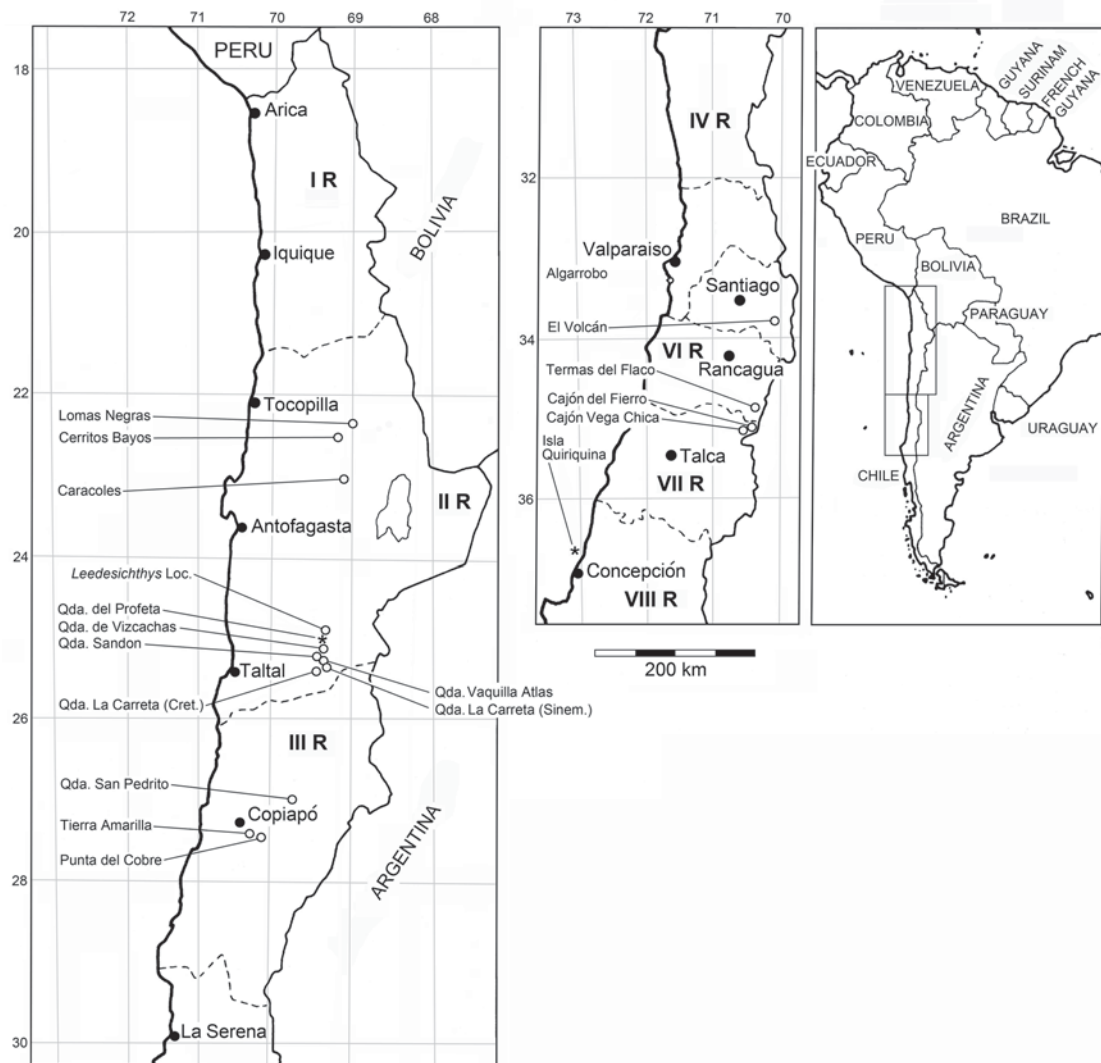


FIGURA 1. Ubicación aproximada de las principales localidades donde se han recolectado y descrito peces osteóctios en el norte y centro-sur de Chile. Comunicaciones de hallazgos, carentes de sus respectivas ilustraciones y descripciones, no se consideran. (Según Arratia y Schultze 1999, parcialmente modificado).

depositados en las siguientes instituciones, como se indica en las publicaciones correspondientes: IPMGö, Institut für Paläontologie und Museum, Göttingen Universität. Göttingen, Alemania. KUVP, Division of Vertebrate Paleontology, Natural History Museum, University of Kansas, Lawrence, Kansas, U.S.A. LBUCH, Laboratorio de Biología, Universidad de Chile, Santiago-Sur, Chile. Los especímenes aquí catalogados como LBUCH serán depositados en el Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile. MNHN SGO.PV, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile. MPUN, Museo Paleontológico 'Prof. Humberto Fuenzalida', Departamento de Geociencias, Universidad Católica del Norte, Antofagasta, Chile. SMNK, Staatliche Museum für Naturkunde Karlsruhe, Germany. SNGM, Colecciones Paleontológicas, Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago, Chile. USNM, United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA. XIIMGPLBB, Colección Paleontológica del Museo Geológico 'Prof. Lajos Biró-Bagóczy', Departamento Ciencias de la Tierra, Universidad de Concepción, Chile.

El símbolo †, precediendo el nombre de un taxón, indica que se trata de un grupo o especie extinguida. La condición polifilética de un taxón se indica encerrando su nombre entre cremillas; por ejemplo, "*Lepidotes*".

Terminología: la terminología de los huesos del techo craneano sigue a Westoll (1943), Jollie (1962) y Schultze (2008). Esta terminología se basa en estudios osteológicos comparados de cráneos de diferentes osteíctios estableciendo posibles homologías. For ejemplo, el hueso llamado 'frontal' en la terminología tradicional (frontal de tetrápodos) corresponde al hueso 'parietal' en actinopterigios mientras que el hueso 'parietal' corresponde al 'postparietal'.

La identificación de los canales sensoriales sigue a Northcutt (1989). El sistema canal sensorial cefálico comprende la comisura supratemporal o extrascapular y los canales postótico, ótico, supraorbital, infraorbital, preopercular y mandibular.

La columna vertebral y sus elementos adicionales son una fuente importante de caracteres de relevancia filogenética en peces holósteos y teleósteos (Schultze y Arratia 1989, Arratia *et al.* 2001, Arratia 2008a). La mayoría de los teleósteos se caracteriza por la presencia de autocentro, que es una osificación que se forma alrededor de la membrana externa de la notocorda. En cambio, peces holósteos, teleosteomorfos y teleósteos basales tienen cordacentro, que es una mineralización de la capa media de la notocorda (Schultze y Arratia 1989, Arratia *et al.* 2001). Vértebras formadas por un sólo centro vertebral se denominan monospóndilas, mientras que las vértebras formadas por más de un centro se denominan diplospóndilas.

La terminología de los procesos axilares pectoral y pélvico sigue a Arratia (1997, 1999). La estructura identificada como 'apéndice aserrado' comprende una serie de crestas dentadas que se extienden a lo largo de la superficie anterior del cleitro. El apéndice aserrado y la clavícula no son estructuras homólogas (Arratia 2013).

La terminología de la aleta caudal (*e.g.*, centros preurales, centros urales, uroneurales) sigue a Schultze y Arratia (1989, 2013) y a otros autores citados en tales publicaciones.

La identificación de radios o lepidotricos principales o procurrentes, fulcras y espinas se basa en Arratia (2008a). Radios procurrentes son radios más cortos que los principales, pueden ser simples o segmentados pero nunca ramificados y preceden a los radios principales de aletas impares como las aletas dorsal, caudal y anal. La mayoría o todos los radios procurrentes pueden segmentarse a lo largo de la vida del pez. Radios principales de las aletas dorsal y anal comprenden el primer radio, sólo segmentado, y que precede a la serie de radios segmentados y ramificados. Estos elementos están articulados con pterigióforos o radiales dorsales y anales, respectivamente. Rayos principales de la aleta caudal incluyen el primer y último rayo segmentado los que enmarcan a los radios segmentados y ramificados. Los rayos principales caudales articulan con hipurales y espinas hemales de los centros preurales 1 y 2.

Fulcras basales se definen como estructuras impares o pares, lateralmente expandidas y que preceden las bases de aletas pares e impares en ciertos peces (Arratia 2008a, 2009). Las fulcras basales pueden tener formas lanceoladas, de hojas o bien de punta de flecha. Las fulcras basales se dividen en

epaxiales e hipaxiales dependiendo si preceden el lóbulo dorsal o ventral de la aleta caudal. El término *fulcra fringing* ('fringing fulcra') sigue a Arratia (2008a, 2009). Estas son pequeñas estructuras pares asociadas a las superficie externa del primer radio pectoral, pélvico, dorsal y/o anal o bien al primer y último radio principal de la aleta caudal en ciertos actinopterygios.

La terminología de las escamas se basa en Schultze (1966, 1996). Parte de los peces chilenos presenta escamas ganoides las que pueden ser de tipo palaeoniscoide o lepisosteide. Escamas ganoides son de forma romboidal pero su forma y tamaño varía a lo largo del costado del pez. Articulación tipo 'peg-and-socket' y fibras conectivas (fibras de Sharpey) conectan cada escama con escamas adyacentes. Otros peces fósiles chilenos presentan escamas elasmoides las que pueden ser de tipo amioideo (*e.g.*, en †*Atacamichthys*) o cicloideo (en teleósteos). Este último tipo incluye a las escamas ctenoides que se presentan en perciformes.

La clasificación usada para ciertos grupos de teleósteos sigue a Wiley y Johnson (2010) y Betancur-R. *et al.* (2013).

OSTEÍCTIOS FÓSILES

Clase Actinopterygii Cope, 1887

Actinopterygios Basales

†Palaeonisciformes

La Clase Actinopterygii incluye a las subclases Cladistia ('bichirs'), Chondrostei ('esturiones') y Neopterygii (*e.g.*, 'bagres', 'congrios', 'salmones', 'sardinas') según evidencia morfológica y molecular (por ejemplo, Nelson 2006, Betancur-R. *et al.* 2013). La clasificación de los actinopterygios basales carece de consenso debido fundamentalmente a la gran diversidad morfológica de sus miembros, lo que se traduce en grandes dificultades para encontrar sinapomorfias que justifiquen la monofilia de la mayoría de los grupos (Cloutier y Arratia 2004). De acuerdo a Nelson (2006), los palaeonisciformes pertenecerían a los condrosteos, lo que es discutible debido a las morfologías diferentes de dichos peces. Los condrosteos se caracterizan, en general, por la ausencia del interopérculo y la presencia de huesos premaxilares y maxilares suturados con el dermopalatino y ectopterygoides. Estudios recientes —basados en evidencia morfológica y paleontológica— han corroborado que los palaeonisciformes son un grupo monofilético dentro de los actinopterygios basales, excluyéndolos de Chondrostei (Figura 2; Cloutier y Arratia 2004, Mickle 2012). Estudios moleculares recientes proponen a Polypteriformes, Chondrostei, Holostei (Ginglymodi y Halecomorpha) y Teleostei como clados modernos que conforman a la Clase Actinopterygii (Near *et al.* 2013, Broughton *et al.* 2013, Betancur-R. *et al.* 2013).

La morfología de los †Palaeonisciformes es muy diferente si se trata de taxones basales o formas más avanzadas. Por ejemplo, los palaeonisciformes más primitivos presentan órbitas grandes situadas en una posición avanzada, el maxilar, preopérculo y suborbitales están firmemente unidos, el hiomandibular tiene una posición oblicua con respecto al techo craneano, y la aleta caudal es heterocerca. En formas más avanzadas, el maxilar, preopérculo y los suborbitales están articulados, el hiomandibular tiene una orientación más vertical, y la aleta caudal corresponde a una heterocerca abreviada o reducida.

Los palaeonisciformes sólo son conocidos en Chile por dos representantes: †*Arratiaichthys chilensis* y †"perleidiformes" indeterminados. †*Arratiaichthys* es el único taxón paleozoico conocido en Chile. Escamas y dientes de 'tipo palaeonisciforme' provenientes de la Formación Chinchas (Carbonífero?) fueron mencionados por Bell (1985: 35) y Bell y Boyd (1986: 520). En el resto de América del Sur el registro de estos peces es en general escaso, habiendo sido encontrados en el Carbonífero-Pérmico en Uruguay (Beltan 1977, 1981, 1989) y en el Pérmico en Brasil (ver por ejemplo Malabarba 1988 y Cox y Hutchinson 1991).

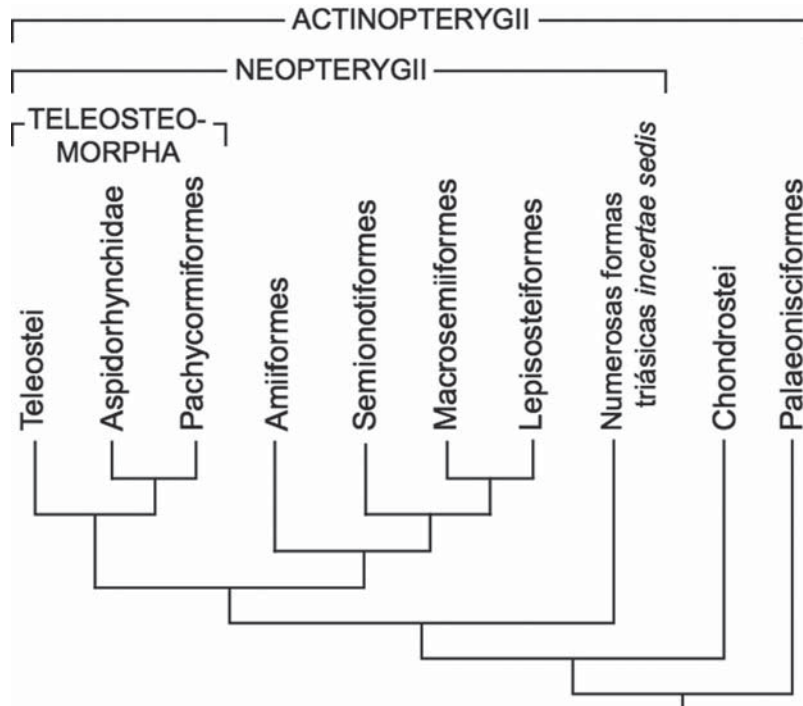


FIGURA 2. Hipótesis abreviada de las relaciones filogenéticas de ciertos clados de Actinopterygii basada en Arratia (2001), Grande (2010) y Betancur-R. *et al.* (2013). Los polypteriformes no fueron incorporados en la ilustración.

†Palaeonisciformes *incertae sedis*

†*Arratiaichthys chilensis* Richter y Breitreuz, 1997
(Figura 3)

†*Arratiaichthys chilensis*, cuya descripción se basa en cinco ejemplares (depositados en la Universidad Católica del Norte), fue recolectado en la Quebrada Sipico (Formación Peine), cerca del Salar de Atacama (Richter y Breitreuz 1997: figura 1A), la que de acuerdo a los autores está cubierta por ignimbritas del Pérmico más tardío.

†*Arratiaichthys* es un pez de moderado tamaño, que alcanza unos 20 cm de longitud estándar. Tanto el maxilar como la mandíbula inferior portan numerosos dientes cónicos que poseen una capa de acrodina bien desarrollada y aguzada, la que está contenida aproximadamente unas cinco veces en la altura del diente. El margen ventral del hueso maxilar es ligeramente convexo al nivel de la órbita y moderadamente cóncavo por detrás de ella (Figura 3).

Las escamas del cuerpo son rómbicas y delgadas. En ellas, la capa de ganoina está ornamentada con escasas estrías, las que son curvas, cortas o moderadamente largas, y se distribuyen en toda la superficie en forma más o menos paralela a los márgenes de la escama. Éstas presentan, además, un borde posterior con escaso aserramiento.

Según Richter y Breitreuz (1997), la estructura delgada y débilmente ornamentada de las escamas es un carácter distintivo de esta especie.

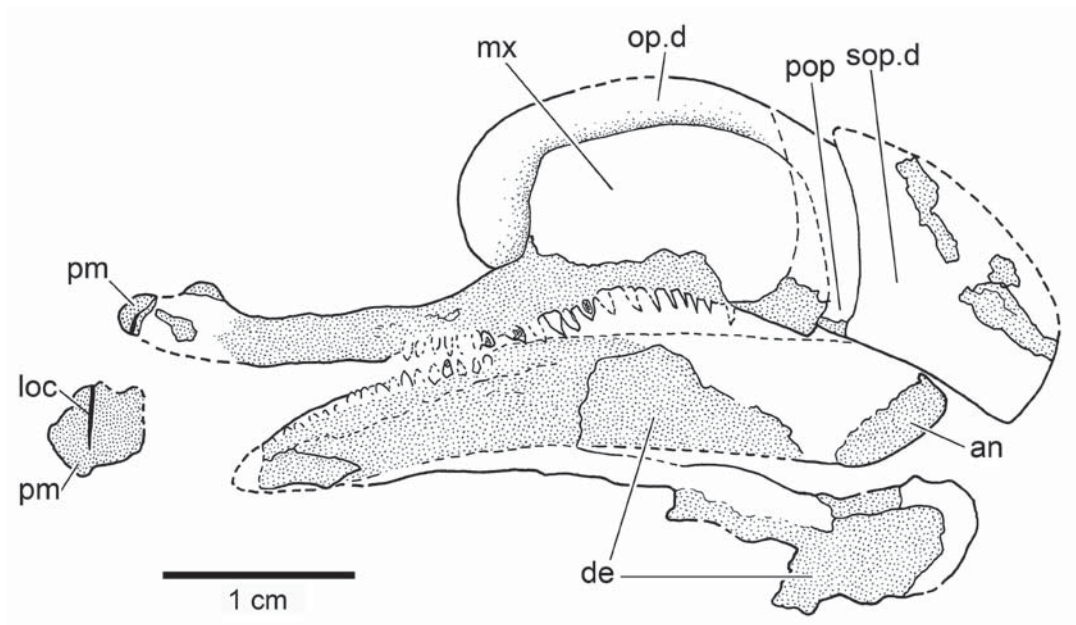


FIGURA 3. Huesos craneales de †*Arratiaichthys chilensis* Richter y Breitkreuz, un †*Palaeonisciformes incertae sedis* proveniente de la Formación Peine, Quebrada Sipico cerca del Salar de Atacama, Norte de Chile (ligeramente modificado de Richter y Breitkreuz 1987). an, angular; de, dentario; mx, maxilar; op.d, opérculo desplazado; pm: premaxilar; pop, preopérculo; sop.d, subopérculo desplazado.

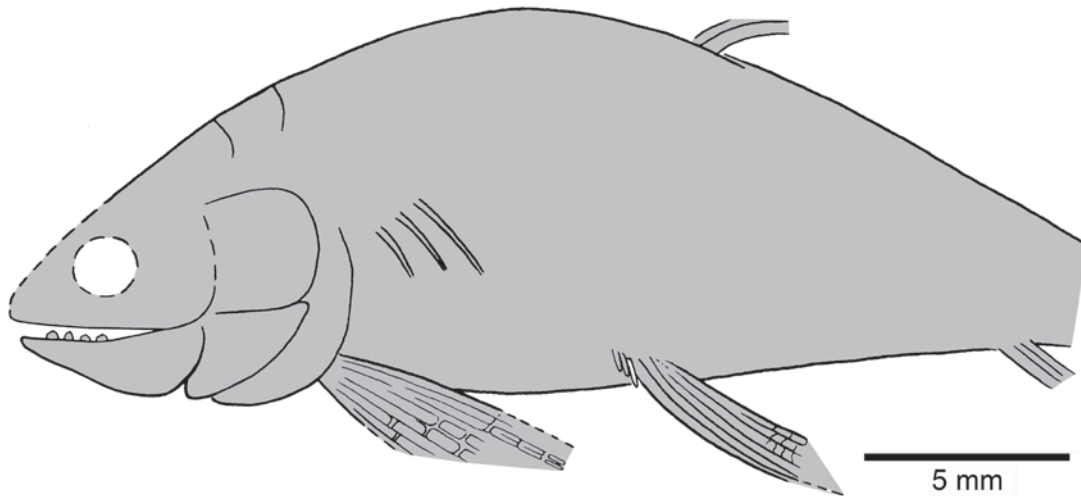


FIGURA 4. Restauración en vista lateral de un †"Perleidiformes" indeterminado proveniente de la Quebrada San Pedrito, Noreste de Copiapó, Chile (según Arratia y Schultze 1999).

Orden †Perleidiformes Berg, 1937

"†Perleidiformes" *incertae sedis*
(Figura 4)

Los "Perleidiformes" son peces que han sido recolectados en estratos del Triásico y Jurásico inferior, y su conocimiento está basado fundamentalmente en representantes europeos. Actualmente el Orden es considerado un grupo polifilético.

El registro de vertebrados triásicos es escaso en Chile, y hasta el presente sólo se han encontrado restos de peces pequeños (recolectados y documentados por A. von Hillebrant en 1971) en la Quebrada San Pedrito, al noreste de Copiapó. La edad triásica de esta localidad fue señalada por Chong y Gasparini (1976) y Gasparini (1979). El material está depositado en la Universidad de Göttingen, Alemania (IPMGö K 112-1-5).

La descripción preliminar de este material fue publicada por Arratia y Schultze (1999: 567-570), la que en parte es incluida aquí. El material consiste en restos pobremente preservados de cuatro peces pequeños, de aproximadamente 35 a 40 mm de longitud estándar, donde la mayor parte de los huesos del techo craneano están destruidos. A pesar de su tamaño, son considerados adultos debido al elevado grado de osificación de los huesos y grosor de las escamas, así como la presencia de éstas en todo el cuerpo.

El cuerpo se caracteriza porque su altura máxima se encuentra al nivel del origen de las aletas pélvicas, delante de la aleta dorsal. El origen de esta última tiene lugar aproximadamente en la zona opuesta a la distancia media entre las aletas pélvicas y anal. Las aletas pectorales están insertas cerca del borde ventral del cuerpo.

El premaxilar muestra un proceso nasal bien desarrollado y una dentición trituradora, la que es similar a la presente en el hueso dentario. Un espécimen (IPMGö K 112-1) tiene restos probablemente del dermopalatino, el que presenta dientes cónicos y molariformes. El hueso parietal (= 'frontal' en la terminología tradicional) se encuentra preservado en vista interna y el canal supraorbitario tiene un diámetro considerable en contraposición con la delgadez del hueso portador. Algo similar ocurre con el canal ótico en su recorrido por la región dermopterótica, la que está parcialmente destruida.

Doce radios o lepidotricos pectorales están presentes en el espécimen IPMGö K 112-1, si bien su número debió ser mayor, ya que la aleta está incompleta. Las bases de los radios son largas, ellos están débilmente segmentados y se bifurcan distalmente. Sus características indican que las aletas pectorales eran largas. Las aletas pélvicas tienen siete radios o lepidotricos preservados, algunos de ellos son aparentemente segmentados y bifurcados distalmente. Escasas fulcras basales, de tamaño pequeño, preceden a las aletas pélvicas.

Sólo se preservan algunas escamas completas. Éstas son de tipo ganoideo (Schultze 1966, 1996). Presentan la típica articulación denominada 'peg-and-socket', aunque el 'peg' está ausente en las escamas de la región ventral del cuerpo y del pedúnculo caudal, donde tienen forma ovalada o redondeada y son más pequeñas. En cambio, las escamas de los costados o flancos son rectangulares o casi cuadradas.

Asignación taxonómica: Arratia y Schultze (1999) compararon los especímenes antes mencionados con peces pertenecientes a otros grupos taxonómicos con escamas ganoideas y dentición triturante, concluyendo que pueden ser incluidos en forma preliminar en el Orden †Perleidiformes Berg, 1937 por la estructura del premaxilar, el tipo de dentición, la configuración del techo craneano y la estructura de los radios o lepidotricos de las aletas. Dientes trituradores fueron descritos en perleidiformes triásicos por Lehman (1966), Bürgin (1992), Lombardo y Tintori (2004), y otros.

Clase Actinopterygii Cope, 1887

Subclase Neopterygii Regan, 1923

Los neopterigios son peces que presentan un número similar de radios o lepidotricos en comparación con sus soportes o pterigióforos en las aletas dorsal y anal, así como un simplético que resulta de la osificación de la parte ventral del cartílago hio-simplético.

Durante los últimos 30 años los actinopterygios más avanzados fueron incluidos en la subclase Neopterygii, la que comprendía dos grandes clados: Halecostomi y Halecomorphi (Patterson 1973, Nelson 2006). En cambio, en la actualidad incluyen dos grandes clados, Holostei (por ejemplo †Semionotiformes, Lepisosteiformes y Amiiformes) y Teleostei. Estudios recientes basados en evidencia paleontológica, morfológica y molecular (por ejemplo, Li *et al.* 2008, Grande 2010, Broughton *et al.* 2013, Betancur-R. *et al.* 2013) confirman a los Holostei como un taxón válido, lo que implica la necesidad de replantear la clasificación de los actinopterygios más avanzados.

†Semionotiformes Arambourgh y Bertin, 1958

Los †Semionotiformes se caracterizan principalmente por una combinación de caracteres, la mayoría de ellos son generalizados en actinopterygios basales. Por ejemplo, presentan una boca pequeña, mandíbulas con dentición bien desarrollada al igual que los dientes del paladar, numerosos infraorbitales, un hiomandibular en posición vertical o ligeramente inclinado dorso-anteriormente, aletas con fulcras bien desarrolladas y escamas de tipo lepisosteideo a menudo rómbicas y cubiertas de ganoina la que puede estar ornamentada con tubérculos o estrías de diferentes tamaños y grosor.

La mayor parte de los restos de semionotiformes recolectados en Chile están pobremente preservados. En 1961, Biese señaló la presencia de †*Lepidotes* en niveles calovianos de Cerritos Bayos. Sin embargo, no presentó una descripción del material y éste no ha sido localizado.

Otros restos asignados en forma preliminar a dicho género por su escamación fueron encontrados por G. Arratia y H.-P. Schultze, en 1978, en el Oxfordiano de la Cordillera de Domeyko, e ilustrados por Arratia (1987a: pl. V, figura 1).

Numerosos especímenes, muertos en masa (Arratia y Schultze 1999: figura 18), determinados preliminarmente también como †*Lepidotes*, se han encontrado en niveles considerados del límite Jurásico-Cretácico en Quebrada La Carreta, Cordillera de Domeyko. Los peces, acumulados uno sobre otro, están pobremente preservados y muchos ejemplares han sido destruidos o parcialmente removidos por individuos desconocidos.

El género †*Lepidotes* actualmente es considerado polifilético. Por lo tanto, y aparte de requerir un estudio detallado, el material antes mencionado debe ser identificado transitoriamente como "†*Lepidotes*".

Neopterygii *incertae sedis* o Teleosteomorpha?

†Pycnodontiformes Berg, 1937

Los †Pycnodontiformes son fácilmente reconocibles por su aspecto peculiar, con un cuerpo elevado y discoidal. Se trata de peces cosmopolitas, principalmente mesozoicos, que vivieron entre el Triásico Superior y el Eoceno (Tintori 1981, Arratia 2004). Conforman un grupo monofilético con numerosas sinapomorfías. Por ejemplo, la presencia de una hilera de dientes prensiles en los huesos premaxilar y dentario, dientes trituradores dispuestos en hileras en un vómer impar así como en los prearticulares pares, los huesos prearticulares de cada lado están unidos en una sínfisis larga y poderosa, la serie opercular es reducida al preopérculo, el opérculo angosto, dos radios branquiostegales, y los escudos ventrales están a menudo asociados a dientes y espinas (Nursall 1996a, 1996b, 1999, Poyato-Ariza y Wenz 2002). Los pycnodontiformes son considerados peces que preferían ambientes poco profundos, marginales, a menudo habitando arrecifes en las regiones subtropical o tropical alrededor del Mar de Tetis, Paleopacífico y en el Atlántico en desarrollo (Nursall 1996a).

La relación filogenética de los peces †Pycnodontiformes es controvertida y consecuentemente su clasificación. Tradicionalmente fueron incluidos en Holostei junto a los †Pachycormiformes y lo es también †Aspidorhynchiformes aunque Stensiö (1947) sugirió que los Holostei no constituyen un grupo natural. Saint-Seine (1949) los consideró como 'pre-holósteos'. En cambio, en 1996 Nursall propuso que constituyen el grupo hermano fósil de Teleostei (Nursall 1996a, 2010). Pycnodontiformes fueron considerados como posibles teleosteomorfos por Arratia (2004). Por ello, los pycnodontiformes son asignados aquí a Neopterygii *incertae sedis*.

†*Gyrodus* sp.
(Figura 5)

Los Pycnodontiformes más antiguos registrados en Chile, determinados preliminarmente como Pycnodóntido indet. (Arratia 1985) o ?Pycnodóntido (Arratia 1987a) o Pycnodóntidos (Arratia y Cione 1996), fueron reasignados a †*Gyrodus* sp. por Arratia y Schultze (1999) y Kriwet (2000). Los restos proceden de diversos depósitos de edad sinemuriana y oxfordiana en el norte de Chile (ver Arratia y Cione 1996, Arratia y Schultze 1999, Kriwet 2000). Martill *et al.* (1998), basados en un vómer incompleto y otros fragmentos óseos recolectados en Quebrada Corral (Formación Quehuita; Caloviano-Oxfordiano), en Pampa Chuquicamata, describieron la especie nueva †*Mesturus cordillera*. Sin embargo, la revisión de dicho material por Kriwet (2000) y su comparación con el previamente citado por G. Arratia y G. Arratia y H.-P. Schultze mostró que †*M. cordillera* no presenta los caracteres diagnósticos de †*Mesturus* sino que de †*Gyrodus*. Por ello, la especie señalada fue redeterminada como †*Gyrodus* sp. (Kriwet 2000), hasta que material mejor preservado permita una descripción más completa.

†*Paramicrodon*
(Figura 6)

El hallazgo de restos óseos con varios conjuntos de dientes permitieron documentar la presencia de Pycnodontiformes, al menos en dos localidades cretácicas en Chile. Biese (1958) describió a †*Microdon chilensis*, del Aptiano de Copiapó, el que posteriormente fue asignado al género †*Paramicrodon* por Schultze (1981: pl 1, figura 2; figura 1). Por otra parte, una dentición prearticular (Figura 6) encontrada *ex situ* en el área de Lo Valdés (nacientes del Río Volcán, SE de Santiago), fue identificada como †*Paramicrodon volcanensis* por Schultze (1981).

Teleosteoromorpha Arratia, 2001

Teleosteoromorpha Arratia, 2001 incluye, además de Teleostei, a todos sus posibles grupos basales ('stem-groups'). Entre los citados en la literatura se pueden mencionar los †Aspidorhynchiformes, los que fueron adcritos a Teleostei por Patterson (1973), si bien con anterioridad habían sido incluidos en Holostei, junto a los †Pycnodontiformes y †Pachycormiformes. Además, pueden ser incluidos en forma tentativa en Teleosteoromorpha el género †*Dapedium*, previamente considerado un semionotiforme, y más recientemente como grupo hermano de Teleostei por Gardiner *et al.* (1996), †*Atacamichthys greeni* (previamente asignado a Halecostome *incertae sedis* por Arratia y Schultze (1987) y como un grupo basal teleosteo por Pinna (1996), y posiblemente algunos representantes del Orden polifilético †Pholidophoriformes (Arratia 2004). Lo relevante en este análisis es que todos los taxones considerados actualmente como grupos basales o hermanos de Teleostei son dudosos y deben ser reestudiados en el marco de un análisis filogenético que incluya un gran número de neopterigios.

†Pachycormiformes Berg, 1937

Los †Pachycormiformes, al igual que los †Aspidorhynchiformes, son peces de aspecto singular, parecidos externamente a los atunes, que presentan numerosas autapomorfías, lo que facilita su determinación. En general tienen un cuerpo alargado o fusiforme, con un hueso hiomandibular casi vertical o inclinado dorso-anteriormente, con numerosos radios branquiostegales, una notocorda persistente rodeada por arcocentros dorsales y ventrales bien desarrollados, una aleta caudal poderosa y fuertemente furcada, y escamas muy pequeñas. La forma y tipo de las escamas difiere en cada género (Schultze 1966, Lambers 1992).

Los Pachycormiformes constituyen un grupo monofilético presente en el Jurásico y Cretácico de Europa, América del Norte, América del Sur y Asia (Lambers 1992, Gouiric-Cavalli 2013). Sin embargo su posición filogenética dentro de actinopterigios es aún incierta. Patterson (1973) propuso a los paucicormiformes como teleosteos basales, considerando la presencia de elementos alargados en el esqueleto caudal, interpretados como un tipo peculiar de uroneurales. Sin embargo, esos elementos no

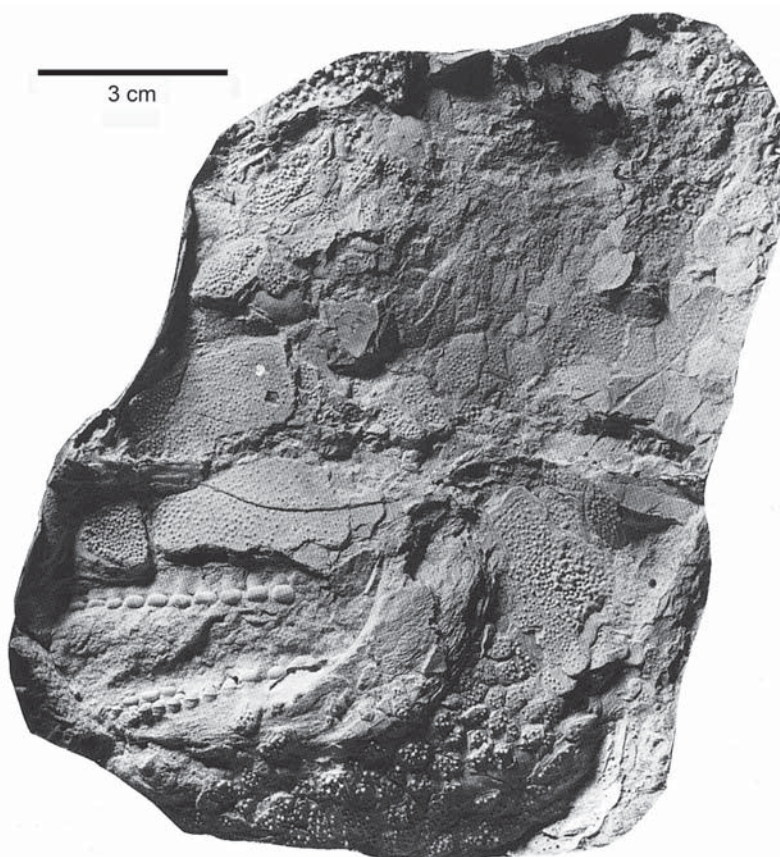


FIGURA 5. Cráneo en vista lateral de †*Gyrodus* sp., un picnodontiforme proveniente de Quebrada San Pedro, Caracoles, Norte de Chile. El molde de los huesos craneanos y escamación se cubrió con vapor de cloruro de amonio momentos antes de ser fotografiado (según Arratia y Schultze 1999).

corresponden a modificaciones pares de los arcos neurales de los centros urales, sino que a espinas neurales modificadas de la región preural del esqueleto caudal. Por lo tanto, difieren de los uroneurales presentes en los peces teleósteos (Arratia y Lambers 1996, Arratia y Schultze 2013). Recientemente, en una revisión de "Pholidophoriformes" y teleósteos basales los Pachycormiformes y Aspidorhynchiformes fueron interpretados como teleosteomorfos o grupos troncales de teleósteos (Arratia 2013).

Entre las sinapomorfías del grupo se pueden mencionar la parte anterior del cráneo formada por un rostrodermetmoides, la ausencia de huesos supraorbitales, las aletas pectorales en forma de cimitarra, con los radios ramificados sólo en sus extremos distales, aunque los primeros radios pueden carecer de ramificaciones y segmentación en ciertos taxones (Mainwaring 1978, Lambers 1992, Friedman *et al.* 2010).

El material de †Pachycormiformes encontrado en estratos jurásicos de Chile está representado por fragmentos aislados. En 1961, Biese asignó los restos encontrados en el Caloviano de Cerritos Bayos (noreste de Antofagasta) a †*Pachycormus* (un género típico del Jurásico Inferior de Europa). Tal como en el caso de los posibles †"*Lepidotes*", Biese no presentó una descripción del material, y éste no ha sido encontrado. Sin embargo, la asignación a †*Pachycormus* es cuestionable porque no se han encontrado restos adicionales que presenten los caracteres de dicho género.

Fragmentos de semionotiformes y paquicormiformes, incluyendo parte de un esqueleto caudal, huesos craneanos y escamas, fueron obtenidos por G. Arratia y H.-P. Schultze en el Oxfordiano de la Cordillera de Domeyko en el norte del país (Arratia 1987a: pl. IV, figura 1, pl. V, figura 1; Arratia y Cione

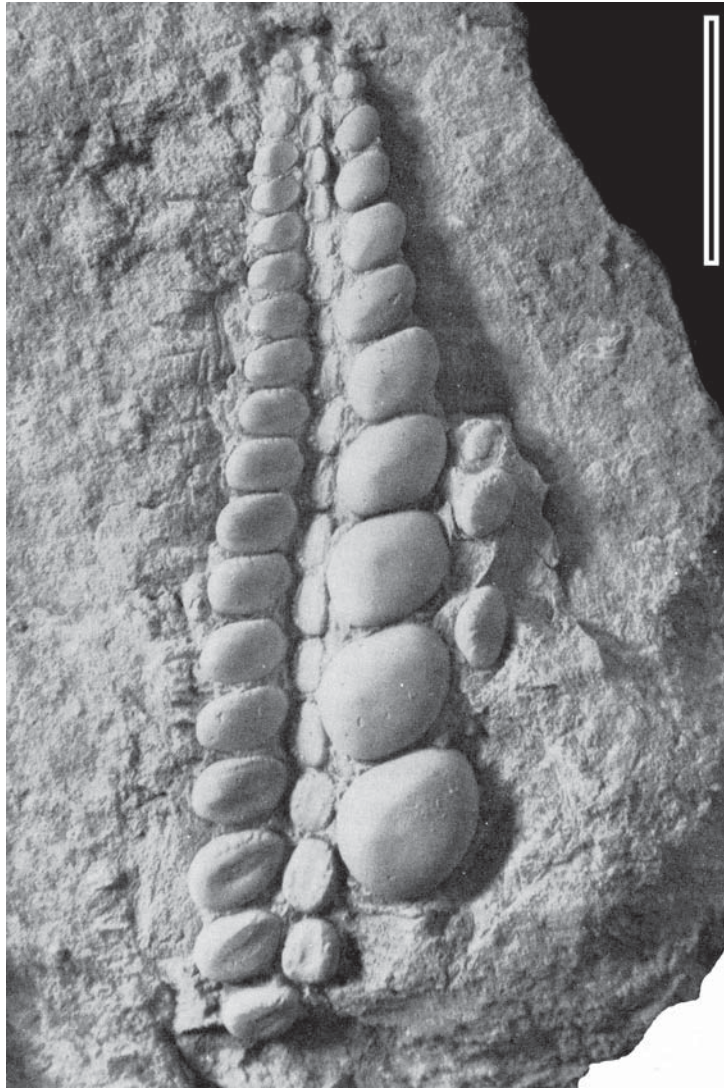


FIGURA 6. Dentición prearticular del picnodontiforme †*Paramicrodon volcanensis* Schultze del área de Lo Valdés, SE de Santiago (Fotografía cortesía de H.-P. Schultze). Escala = 1 cm.

1996).

En 1994, al norte de Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko, se descubrió una nueva localidad con restos de un pez de grandes dimensiones (Arratia y Schultze 1999). Este se asemeja al gigantesco paquicormiforme †*Leedsichthys problematicus*, descrito para el Jurásico de Inglaterra y Francia por Martill (1988), y que de acuerdo al tipo de branquias que presenta tendría una alimentación filtradora-planctívora (Friedman *et al.* 2010). J. Chorn y H.-P. Schultze obtuvieron restos de branquias y otros huesos craneanos, probablemente de un *Leedsichthys*, los que aún se encuentran en estudio. Sin embargo, Martill *et al.* (1999) comunicaron la presencia de †*Leedsichthys* en el Jurásico de Chile, sobre la base de otros restos de arcos branquiales (SMNk, nr. 2573PAL). Basándose en estos restos propusieron la existencia de una provincia biogeográfica Atlanto-Pacífica. Estos planteamientos llaman la atención, considerando la evidencia proporcionada por otros vertebrados (peces varasíctidos, cocodrilos) e invertebrados sobre posibles conexiones entre el Paleopacífico y el Mar de Tetis, así como la creación del Atlántico durante el

Jurásico (Hallam 1977, 1983, Gasparini 1992, Arratia 1994).

Otros restos de arcos branquiales (encontrados en el 'Desierto de Atacama, E de Antofagasta', en 1973) fueron asignados preliminarmente como †*Leedsichthys notocetes*, especie que recientemente fue propuesta como sinónimo de †*Leedsichthys problematicus* (Liston 2013: figura 9). El material (I 19-1 21 73) previamente catalogado en el Museo de Arqueología de Antofagasta, está actualmente depositado en el Museo Nacional de Historia Natural, Santiago (SGO.PV 22251). La asignación taxonómica del material chileno debe revisarse cuando sean recolectados más especímenes.

†Aspidorhynchiformes Bleeker, 1859

Los †Aspidorhynchiformes conforman un grupo de peces fácilmente reconocibles por la presencia de una cabeza proyectada anteriormente, un cuerpo largo y estilizado, con las aletas dorsales y anales opuestas entre ellas y situadas más cerca de la aleta caudal que en la zona media del cuerpo, y el cuerpo cubierto con escamas ganoideas. Los †Aspidorhynchiformes son un grupo monofilético respaldado por numerosos caracteres derivados exclusivos como, por ejemplo, la presencia de un hueso predentario, los huesos premaxilares formando un tubo rostral que se proyecta en la región etmoidal, y la posición posterior del canal sensorial en el preopérculo, que además tiene una forma característica (Brito 1997).

En Chile, los Aspidorhynchiformes están representados por escasos restos provenientes del Cretácico Inferior de Lomas Negras, Cordillera de Domeyko, y del Cretácico Superior de Algarrobo, en las cercanías de Valparaíso.

†Aspidorhynchidae

Pseudovinctifer chilensis n. gen. et sp. (Figuras 7 y 8)

Aspidorhynchidae indet.: Arratia y Schultze 1999: p. 596, figura 20.

Diagnosis: (basada en una combinación única de caracteres): Aspidorhynchiformes con predentario carente de dentición; dentario con dientes pequeños; y opérculo ovalado y más alto que ancho.

Holotipo: MNHN SGO.PV.22401. Mandíbula inferior en vista lateral recolectada por Nicolás Marinovic y Alfredo Lahsen en Enero de 1983.

Paratipos: MNHN SGO.PV.22402. Cleitro y opérculo en vista lateral recolectados por Nicolás Marinovic y Alfredo Lahsen en enero de 1983. MNHN SGO.PV.22403. Cleitro.

Localidad y edad: Lomas Negras, 5,5 km al oeste de los geiseres de El Tatio y 1,2 km al norte del río Salado. Hoja Calama. Norte de Chile; Cretácico Inferior. La edad fue determinada por Vladimir Covacevich basado en los invertebrados recolectados junto con los restos de peces. Las marcas alrededor de los fósiles fueron realizadas por V. Covacevich.

Etimología: el nombre genérico *Pseudovinctifer* se refiere a la ausencia de dentición en el predentario—carácter compartido con *Vinctifer*. El nombre específico *chilensis* se refiere al país donde el fósil fue encontrado, Chile.

El material tipo de Lomas Negras está representado por una mandíbula inferior, un opérculo, una vértebra, un cleitro más otros restos pequeños y algunos invertebrados. Desafortunadamente la roca fue destruida durante su extracción por lo que los restos fósiles que estaban próximos entre sí ahora se encuentran en pedazos de rocas separadas. Los fósiles fueron interpretados preliminarmente como invertebrados y enviados a V. Covacevich para su identificación, quien me los hizo llegar cuando descubrió que correspondían a huesos.

La mandíbula (Figuras 7A y 8A) tiene las típicas características de los Aspidorhynchiformes, siendo alargada y presentando en su parte anterior un hueso suplementario, el predentario. Sin embargo, los restos fósiles encontrados en Chile se caracterizan porque los dientes mandibulares son pequeños y se alternan con otros dientes minúsculos y el predentario carece de dentición, siendo este último un carácter que también tiene lugar en el género cretácico †*Vinctifer* (Brito 1997). Sin embargo, dientes predentarios

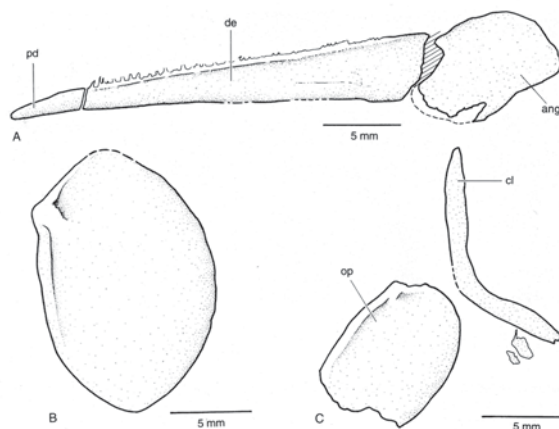


FIGURA 7. Huesos desarticulados del aspidorrínchido †*Pseudovinctifer chilensis* n. gen. et sp. del Cretácico Superior de Lomas Negras, Norte de Cerritos Bayos, Norte de Chile. (Según Arratia y Schultze 1999). A, mandíbula inferior (MNHN SGO.PV.22401); orientada hacia la izquierda. B, hueso opercular (MNHN SGO.PV.22401). C, huesos opercular y cleitro (MNHN SGO.PV.22402).

están presentes en los géneros típicamente jurásicos como †*Aspidorhynchus* y †*Belonostomus* (Brito 1997).

El opérculo (Figuras 7 y 8) tiene forma ovalada y es más alto que ancho, lo que lo distingue de los otros géneros de †Aspidorhynchiformes.

Una comparación de este material con otros aspidorrínchidos revela que el espécimen de Lomas Negras no puede ser asignado a ninguno de los géneros conocidos (véase, por ejemplo, Brito 1997, Arratia y Schultze 1999, Gouiric-Cavalli 2013), de manera que se asigna a un género y especie nueva.

†*Belonostomus longirostris* Lambe, 1902

Dos fragmentos del rostro y un predentario (MNHN-SGO PV788, PV789 y PV790) fueron recolectados en Algarrobo (Formación Quiriquina), al sur de Valparaíso (Brito y Suárez 2003). La determinación taxonómica está basada en que el rostro tiene aspecto de una V invertida en una sección frontal de los premaxilares (rostro), mientras que el predentario presenta una forma ovalada. Además, los dientes premaxilares están espaciados entre sí. Sin embargo, esta asignación debería ser respaldada con nuevos ejemplares.

†*Atacamichthys greeni* Arratia y Schultze, 1987
(Figura 9)

Hasta el momento, †*Atacamichthys* es el único taxón recolectado en Chile que presenta escamas amioideas y vértebras caudales diplospóndilas. Los especímenes proceden de afloramientos oxfordianos situados al norte de la Quebrada del Profeta (Figura 1), Cordillera de Domeyko.

†*Atacamichthys* alcanza aproximadamente unos 30 cm de longitud, cifra estimativa debido a que todos los especímenes, al igual que los teleosteos de Quebrada del Profeta, están preservados en concreciones bituminosas, principalmente de forma ovalada, donde generalmente faltan los extremos anterior y posterior del cuerpo.

Estos peces se caracterizan por la presencia de grandes parietales (= 'frontales', en la terminología tradicional), que ocupan la mayor parte del cráneo, y pequeños postparietales (= 'parietales', según la denominación clásica). Aunque la serie circumorbital está incompleta en los especímenes, es posible reconocer un antorbital ligeramente triangular donde el canal infraorbital presenta numerosas ramificaciones. Los infraorbitales 3 y 4 son angostos y se circunscriben al borde orbital. Por detrás de estos infraorbitales hay dos grandes huesos suborbitales. La mandíbula superior está constituida por el premaxilar, el que

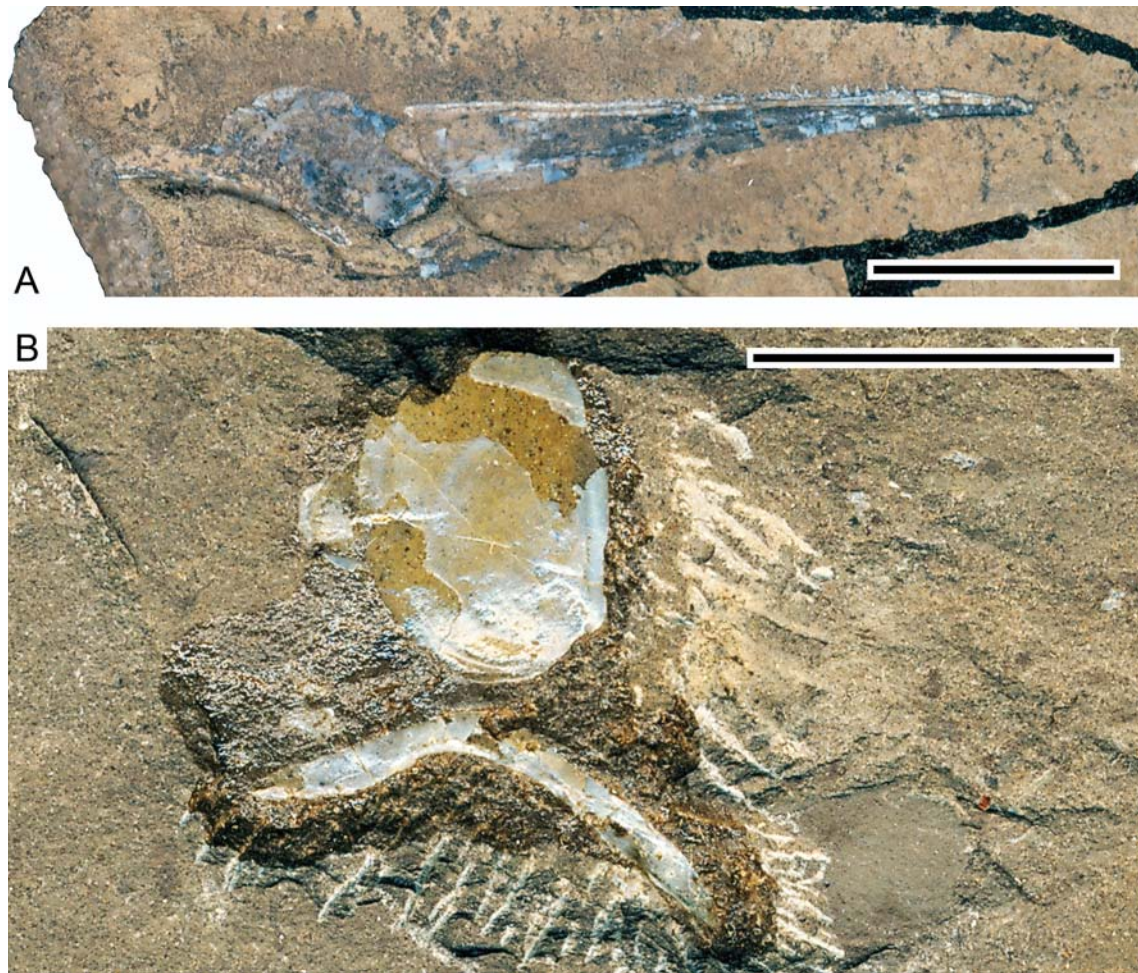


FIGURA 8. Fotografías de huesos desarticulados del aspidorrinchiforme †*Pseudovinctifer chilensis* n. gen. et sp. del Cretácico Superior de Lomas Negras, Norte de Cerritos Bayos, Norte de Chile. A, mandíbula inferior (MNHN SGO. PV.22401). B, huesos opercular y cleitro (MNHN SGO.PV.22402). Escalas = 3 mm.

presenta un proceso ascendente y dientes bien desarrollados, mientras que el maxilar es corto, terminando por detrás de la órbita. El supramaxilar tiene forma ligeramente ovalada y ocupa casi la mitad de la longitud del maxilar. La mandíbula inferior es larga y su articulación con el cuadrado se encuentra por detrás del borde posterior de la órbita. En la cara interna de la mandíbula se aprecia un prearticular de gran tamaño. Los huesos coronoides aparentemente están ausentes.

El hueso hiomandibular es ancho, ligeramente curvado, con una inclinación dorso-anterior. El autopalatino es principalmente cartilaginoso, mientras que el dermopalatino está bien osificado y posee grandes alvéolos para dientes, que no están preservados. El preopérculo es ligeramente ovoidal y tiene una orientación casi vertical como en amiiformes. La parte posterior del aparato opercular está integrada por un opérculo de gran tamaño y con un borde dorsoposterior casi redondeado, así como por el subopérculo. Hay más de 30 radios branquiostegales, los que incrementan su tamaño en dirección caudal. La placa gular es alargada.

Las vértebras abdominales son monospóndilas, representadas por hemicordacentros. En cambio, los centros vertebrales de la región caudal están constituidos por cordacentros en forma de anillos. Estos peces presentan aproximadamente 30 vértebras monospóndilas y 20 caudales diplospóndilas, faltando las

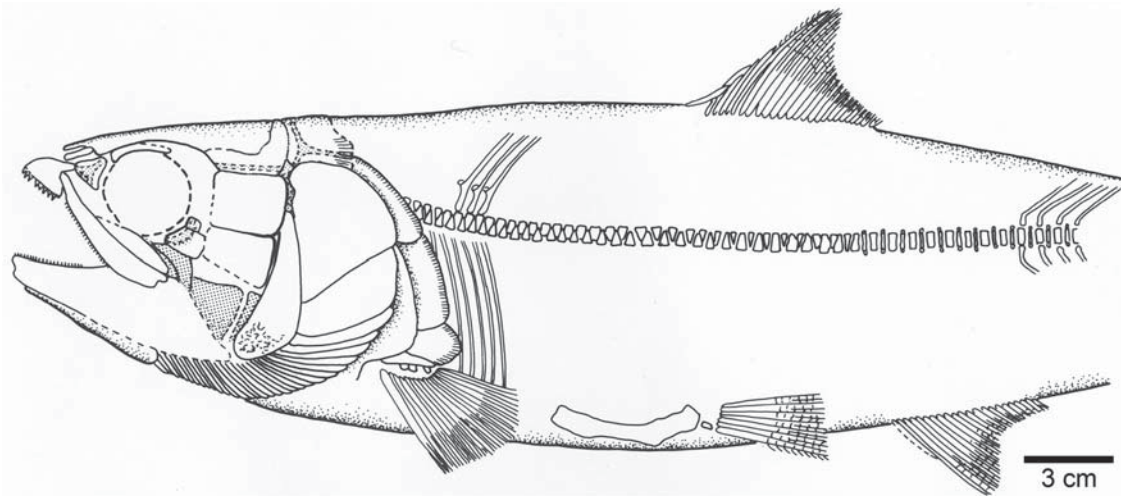


FIGURA 9. Restauración de †*Atacamichthys greeni* Arratia y Schultze en vista lateral proveniente de la Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko, Norte de Chile.

últimas. Por lo tanto, el número de vértebras superaba las 50. Los arcos neurales y hemales articulan solamente con los cordacentros interdorsales e interventrales. Las espinas neurales de la región caudal son impares. Los huesos intermusculares epineurales y epipleurales están ausentes.

El cleitro está fuertemente osificado. Posee una lámina interna con una serie de bordes denticulados ('apéndice aserrado') extendidos a lo largo de ella, que protegerían a la región branquial, evitando por ejemplo el ingreso de parásitos. Sólo dos postcleitros están presentes; el dorsal es relativamente grande mientras que el ventral es pequeño y de forma ligeramente oval. Las aletas dorsal y anal son acuminadas. La aleta dorsal presenta aproximadamente cinco radios precurrentes y 19 ó 20 radios principales. Fulcras basales preceden la aleta dorsal. La aleta anal tiene aproximadamente unos 20 radios preservados.

Las escamas amioideas están fuertemente imbricadas y carecen de ganoina.

Asignación taxonómica e importancia filogenética: los fósiles fueron inicialmente relacionados con peces catúridos por Arratia (1987a). Posteriormente fueron interpretados como halecóstomos *incertae sedis* (Arratia y Schultze 1987), y como pertenecientes a un posible grupo basal (o teleosteoromorfa) por Pinna (1996) y Arratia y Schultze (1999). La clasificación de esta especie se ve dificultada por la combinación de caracteres que presenta, hasta ahora no encontrada en otros peces de América del Sur. Por ejemplo, la estructura de las mandíbulas, de la cintura pectoral y de las escamas corresponden a caracteres amiiformes (Grande y Bemis 1989). Sin embargo, la probable presencia de dos hipohiales en el arco hioideo y la (probable) ausencia de huesos coronoides, son caracteres teleósteos (Arratia 1999). La combinación de caracteres que presentan estos peces no solo dificulta su posición filogenética sino que además cambia el significado otorgado a ciertos caracteres como posibles sinapomorfias de algunos clados. Por tratarse de un taxón muy importante para comprender la naturaleza de los teleosteoromorfos, se espera poder disponer de nuevos materiales.

Teleostei *sensu* Arratia (1999)

Teleósteos basales

†Leptolepididae *sensu stricto*

Los teleósteos constituyen el grupo más diverso de peces (así como de vertebrados) en la actualidad, representados por alrededor de 27,000 especies (Nelson 2006), habitando en todos los ambientes o medios acuáticos. Su registro fósil se remonta al Triásico Superior (Carniano) de Austria, unos 228-216 millones de años atrás (†*Pholidophorettes salvus*; Arratia 2013). Los miembros más basales de Teleostei son miembros

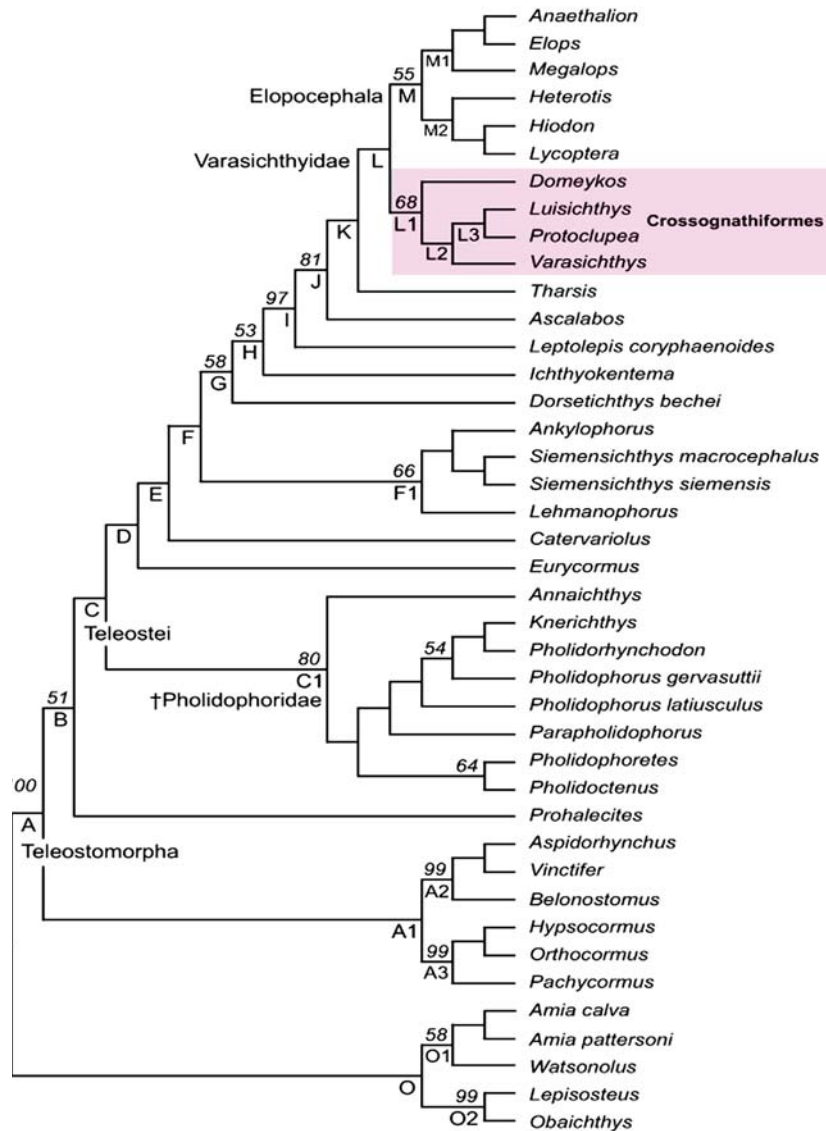


FIGURA 10. Hipótesis de relaciones filogenéticas de teleósteos basales (Arratia 2013). Sólo se presentan las sinapomorfías de ciertos nodos relevantes a los peces fósiles representados en Chile. Nodo A (Teleostomorpha): autoesfenótico sin componente dermal; vómer simple (en adultos) en contraposición a un vómer pareado; varios huesos suborbitales; anillo esclerótico completo y formado por dos huesos; apéndice aserrado formado por un elemento dentado cubriendo la superficie medial del cleitro; cada hipural articulado con pocos rayos caudales; etc. Nodo C: un hueso suborbital presente; dos supramaxilares; huesos articular, angular y retroarticular fusionados; proceso coronoides de la mandíbula inferior formado por el surangular; etc. Nodo D: cuadrado con un largo proceso postero-ventral o postero-dorsal (dependiendo de la orientación del cuadrado); simpléctico no articulando con mandíbula inferior; largos procesos epineurales presentes; siete arcos urales modificados como uroneurales; rayos caudales principales con segmentación en forma de Z. Nodo L1 (†Varasichthyidae): región postero-ventral del preopérculo expandida en una forma característica; largas fulcras fringedas ausente (erróneamente el carácter se enlista como presente en la leyenda de la figura 95 en Arratia (2013); 20 o más radios principales; campo medio de escamas cicloides con circuli atravesados por líneas transversales; etc.

de la familia triásica Pholidophoridae (Figura 10, nodo C). La monofilia del grupo está respaldada por un carácter único derivado (proceso coronoides de la mandíbula inferior formado por el surangular) y por varios caracteres homoplásicos tales como la presencia de uno o dos huesos suborbitales en posición ventro-lateral a la región postorbital del techo craneano, dos huesos supramaxilares, parte posterior de la mandíbula inferior formada por la fusión de los huesos articular, angular y retroarticular, una escotadura en el margen ascendente del dentario, etc. Numerosas sinapomorfías soportan otros niveles filogenéticos de Teleostei tales como la presencia de un proceso ventro-posterior largo y bien desarrollado en el cuadrado (Figura 10, Nodo D), el simpléctico no articulado con la mandíbula inferior, huesos epineurales largos, siete o más arcos urales modificados en uroneurales, etc. (Otras sinapomorfías soportando otros nodos se presentan en la leyenda de la Figura 10.)

Los representantes fósiles del grupo incluyen a la familia †Pholidophoridae (por ejemplo, †*Pholidophorus latiusculus* del Triásico Superior de Italia), algunos taxones que previamente fueron interpretados como pertenecientes al orden Pholidophoriformes Berg, 1937 (por ejemplo †*Eurycormus speciosus* y †*Dorsetichthys* (= †*Pholidophorus*) *bechei* del Jurásico europeo), leptolépidos (por ejemplo †*Leptolepis coryphaenoides* y †*Proleptolepis*, del Jurásico Inferior europeo) y numerosos grupos que se diversificaron y extendieron en diferentes continentes en el Jurásico Superior, tales como †*Tharsis*, †*Ascalabos*, †*Crossognathiformes* (por ejemplo, †*Chongichthys* y †*Varasichthys*; Arratia 1994), †*Ichthyodectiformes* (por ejemplo, †*Allothrissops* y †*Antarticthrissops*; Arratia *et al.* 2004) y elopomorfos (por ejemplo, †*Anaethalion*; Arratia 1987c, 2010a).

Numerosos peces fósiles de pequeño tamaño y con aspecto similar al de una sardina fueron interpretados durante años como †Leptolepidae, hasta que en 1974 Nybelin restringió la familia a dos géneros jurásicos (†*Proleptolepis* y †*Leptolepis*), quedando †*Leptolepis* integrado por un reducido número de especies europeas. Desafortunadamente los caracteres usados por Nybelin (1974) tanto en la diagnosis de la Familia †Leptolepidae *s. str.* como en la del género tipo (†*Leptolepis*) son plesiomórficos. Recientemente, Arratia y Hikuroa (2010) propusieron tres sinapomorfías de †Leptolepidae *s. str.*: vértebras con autocentro muy delgado y cuya superficie carece de ornamentación; notocorda no comprimida por el autocentro y cordacentro (el centro vertebral tiene forma de anillo); y ausencia de cavidades que contengan tejido adiposo en las paredes del autocentro vertebral.

†Leptolepidae indet.
(Figura 11)

Uno de los hallazgos más relevantes efectuados en Chile corresponde a los restos de pequeños teleosteos, de aproximadamente 50 mm de longitud total, asignados a leptolépidos indeterminados. Los primeros restos, del Sinemuriano inferior a medio, fueron recolectados por J. A. Naranjo y V. Covacevich en Quebrada Vaquillas Altas, Cordillera de Domeyko. Estos son un techo craneano, maxilar y preopérculo, y dados a conocer brevemente por Arratia (1987a: pl. VI, figuras 3 y 4), destacando su afinidad con los leptolépidos. Posteriormente, Arratia y colaboradores recolectaron en 1994 más material en la localidad mencionada, el que fue asignado a proleptolépidos indeterminados (Arratia y Schultze 1999). Recientemente fueron considerados leptolépidos indeterminados, sobre la base de una comparación efectuada con restos de este grupo procedentes del Jurásico Medio de la Antártica (Arratia y Hikuroa 2010).

El material reunido es un conjunto de huesos desarticulados, consistentes en su mayoría en moldes o impresiones, preservación que difiere de lo habitual en el área de Quebrada del Profeta. Entre los restos preservados se han encontrado mandíbulas, huesos operculares, parte de neurocráneos, cinturas pectorales, vértebras, y otros (ver Arratia y Schultze 1999: figuras 5-10). Los especímenes que parecen pertenecer a una sola especie, presentan una morfología de leptolépido generalizada, por la presencia de un largo proceso postero-ventral del cuadrado, un premaxilar móvil, más o menos triangular y portando un proceso ascendente bien desarrollado, y dos hipohiales (todas sinapomorfías de Teleostei; Arratia y Schultze 1990, Arratia 1997, 1999), a lo que se suma la estructura de las vértebras (Arratia y Hikuroa 2010). Una revisión

completa de este taxón está actualmente en preparación.

Importancia sistemática y biogeográfica—Estos especímenes corresponden a los miembros más antiguos de Teleostei, del Sinemuriano inferior a medio (Hillebrandt 1971, Chong 1973, 1977, Naranjo y Covacevich 1979, Covacevich y Escobar 1979), hasta ahora conocidos en el hemisferio sur, otorgando un

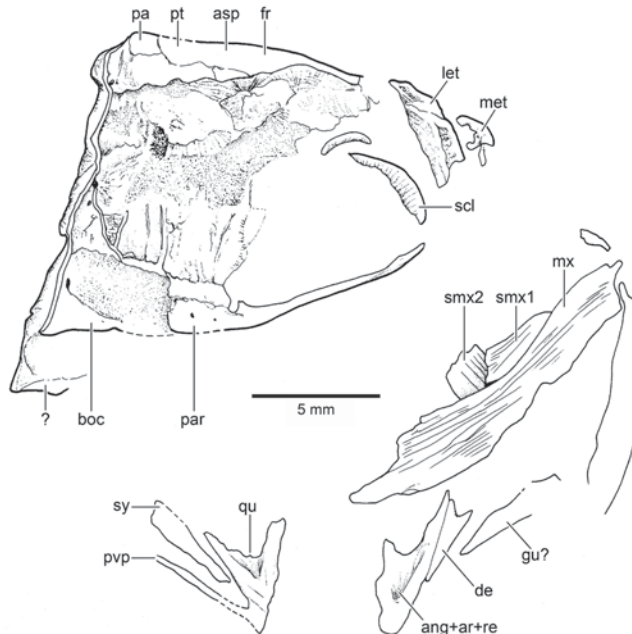


FIGURA 11. Huesos craneales (neurocráneo incompleto, mandíbulas y parte del suspensorio) de †leptolépidos indeterminados del Sinemuriano Inferior-Medio de Quebrada La Carreta (según Arratia y Schultze 1999). Ang+ar+re, angular, articular y retroarticular fusionados en la parte posterior de la mandíbula inferior; asp, autoesfenótico; boc, basioccipital; de, dentario; gu?, placa gular?; fr, hueso frontal de la terminología tradicional (= parietal); let, etmoides lateral; met, mesetmoides; mx, maxilar; qu, cuadrado; pa, hueso parietal de la terminología tradicional (= postparietal); par, paraesfenoides; pt, pterótico; pvp, proceso postero-ventral del cuadrado; scl, parte del anillo esclerótico; smx, supramaxilares 1-2; sy, simpléctico.

contraste a las interpretaciones previas acerca de la historia evolutiva del grupo.

Los leptolépidos están representados en Europa por numerosos ejemplares provenientes de sedimentos marinos del Jurásico Inferior (Hettangiano). Los hallazgos de peces leptolépidos en el Sinemuriano de Chile así como los provenientes del Jurásico Medio del Grupo Latady en la Península Antártica (Arratia y Hikuroa 2010) permiten cuestionar interpretaciones previas respecto a que los leptolépidos fue un grupo europeo, evidenciando que de manera casi simultánea habitaron áreas geográficas muy distantes en los hemisferios norte y sur. Por otra parte, los leptolépidos encontrados en la actual Península Antártica, en el Grupo Latady, corresponderían a los representantes más australes de la Familia †Leptolepidae. Hasta la fecha se desconocen leptolépidos en regiones intermedias entre Europa y el Norte de Chile durante el Jurásico Inferior y Medio. Posibles rutas de migración habrían sido el Paleopacífico (entre América del Sur y la Antártica; Figura 12) y el Corredor Transeritreo y el Hispánico (entre Europa y el sur de América del Sur durante el Jurásico Inferior; Arratia y Hikuroa 2010).

†Crossognathiformes *sensu* Arratia (2008b)

Hasta el año 2008, los Crossognathiformes fueron considerados típicos peces marinos de edad cretácica. En esa oportunidad, Arratia propuso la inclusión en dicho Orden de las familias †Chongichthyidae y †Varasichthyidae, registrados en el Oxfordiano de la Cordillera de Domeyko, norte de Chile. Más



FIGURA 12. Mapa paleogeográfico de la Tierra durante el Jurásico Medio-Superior mostrando la posición probable de Chile, el Grupo Latady en la Península Antártica y el Corredor Hispánico uniendo al Paleopacífico y el Mar de Tetis (ligeramente modificado de Arratia y Hikuroa 2010).

recientemente, Arratia y Tischlinger (2011) describieron el primer crosognatiforme del Jurásico tardío de Europa (†*Bavarichthys incognitus*). Además de las especies chilenas formalmente descritas, restos de Crossognathiformes paquirizodóntidos indeterminados fueron descritos e ilustrados por Arratia y Schultze (1999: figuras 16 y 17). Este material procede del Jurásico Superior, (Titoniano) en Termas del Flaco, Chile central (ver Figura 1; apéndice).

Los Crossognathiformes están representados por cinco familias (†Chongichthyidae, †Crossognathidae, †Notelopidae, †Pachyrhizodontidae y †Varasichthyidae) y numerosos géneros, la mayoría de los cuales son cretácicos. La monofilia del grupo está sustentada en dos caracteres derivados y únicos (la presencia de un hueso extrascapular bien desarrollado, que se extiende posteriormente alcanzando el borde posterior del opérculo, y una gran fosa post-temporal limitada por los huesos epiótico, pterótico, exoccipital e intercalar) y varios caracteres homoplásicos, como por ejemplo la presencia de un paraesfenoides carente de dentición y el hueso retroarticular excluido de la faceta articular para el cuadrado (Arratia 2008b, Arratia y Tischlinger 2010).

†Chongichthyidae Arratia, 1982b

†*Chongichthys dentatus* Arratia, 1982b
(Figura 13)

†*Chongichthys dentatus* es el único integrante conocido de la Familia †Chongichthyidae, previamente considerado como un Teleostei *incertae sedis* por Arratia (1982b) y que actualmente es interpretado como el taxón basal del clado constituido por crosognatiformes exceptuando a los varasictidos (Figura 14).

La descripción de †*Chongichthys dentatus* está basada en pocos especímenes, los que están bien preservados en concreciones bituminosas. La serie infraorbital está incompleta y el esqueleto caudal falta en todos los ejemplares disponibles (Figura 13). Algunos especímenes muestran el neurocráneo (Arratia 1982b) y los músculos preservados tridimensionalmente. El cuerpo del pez es ligeramente fusiforme,

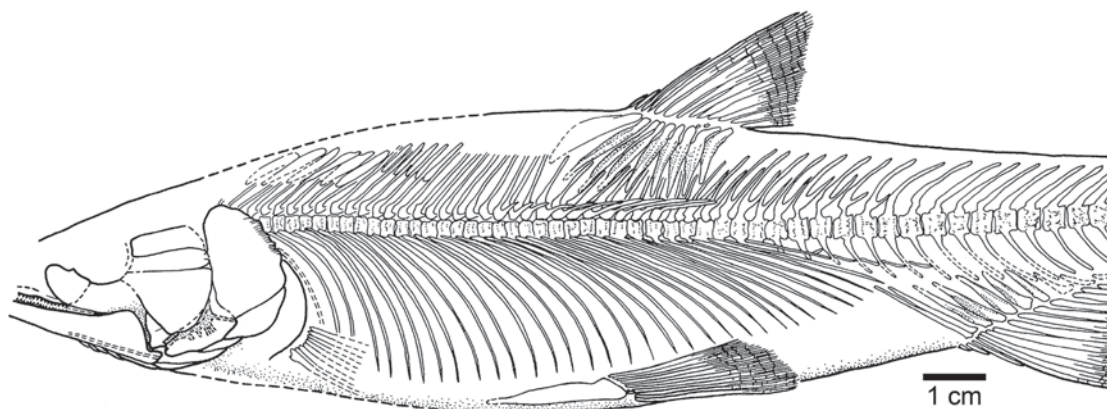


FIGURA 13. Restauración en vista lateral de †*Chongichthys dentatus* Arratia proveniente del Oxfordiano de Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko, Norte de Chile. (Según Arratia 1997).

alcanzando una longitud estándar aproximada de 25 cm. El techo craneano es liso (carece de crestas), con un par de postparietales (= parietal, en terminología tradicional) suturados en la línea media, y un supraoccipital pequeño y ligeramente triangular. La cara lateral del neurocráneo presenta una fenestra proótica y otra limitada por el paraesfenoides, basioccipital, exoccipital y proótico. Ambas fenestras están separadas por el puente proótico-intercalar.

Los huesos de la región dorsal de la serie circumorbital no están preservados. Hay cinco infraorbitales presentes. Los infraorbitales 2 a 5 son alargados, en especial el infraorbital 3, que es expandidos distalmente. El premaxilar y el maxilar son delgados y cortos; el maxilar alcanza apenas el borde posterior de la órbita. En cambio, la mandíbula inferior es larga, ligeramente triangular, con su altura máxima próxima a la región articular con el cuadrado. La articulación cuadrado-mandíbula inferior está ampliamente separada del borde posterior de la órbita.

El preopérculo, opérculo, interopérculo y subopérculo están presentes, siendo el opérculo el hueso más grande de la serie opercular. El preopérculo tiene forma de un triángulo alargado, con una larga rama dorsal que casi alcanza el borde lateral del techo craneano, y una rama ventral ligeramente expandida posteriormente. El canal preopercular posee escasos y cortos túbulos sensoriales en la rama ventral. Una placa gular está presente entre ambas mandíbulas.

Si bien hay aproximadamente 55 vértebras preservadas, se estima su número en algo más de 60, considerando que parte del pedúnculo caudal y la aleta caudal no están preservadas. Las vértebras tienen superficies laterales lisas, y los autocentros comprimen fuertemente a la notocorda. Las vértebras abdominales tienen arcos neurales separados en la línea media. En cambio, las vértebras caudales tienen espinas neurales impares, los procesos epineurales son largos y delgados y están relacionados con los arcos neurales de las vértebras abdominales, extendiéndose hasta por detrás de la base de la aleta dorsal. Los huesos epipleurales son escasos y sólo se relacionan con las últimas costillas y las primeras espinas hemales.

Más antecedentes acerca de esta especie se encuentran en diferentes publicaciones (Arratia 1982b, 1994, 1997 y 2008b).

†Varasichthyidae Arratia, 1981

La Familia †Varasichthyidae incluye por lo menos cuatro géneros (†*Bobbichthys*, †*Domeykos*, †*Protoclupea* y †*Varasichthys*), conocidos en la región austral del Paleopacífico (norte de Chile) durante el Oxfordiano, y un género (†*Luisichthys*) del Tetis occidental (Sierra de Vinales, Cuba), del Jurásico Superior. También está integrada por al menos otras cinco especies formalmente descritas y diferentes materiales que

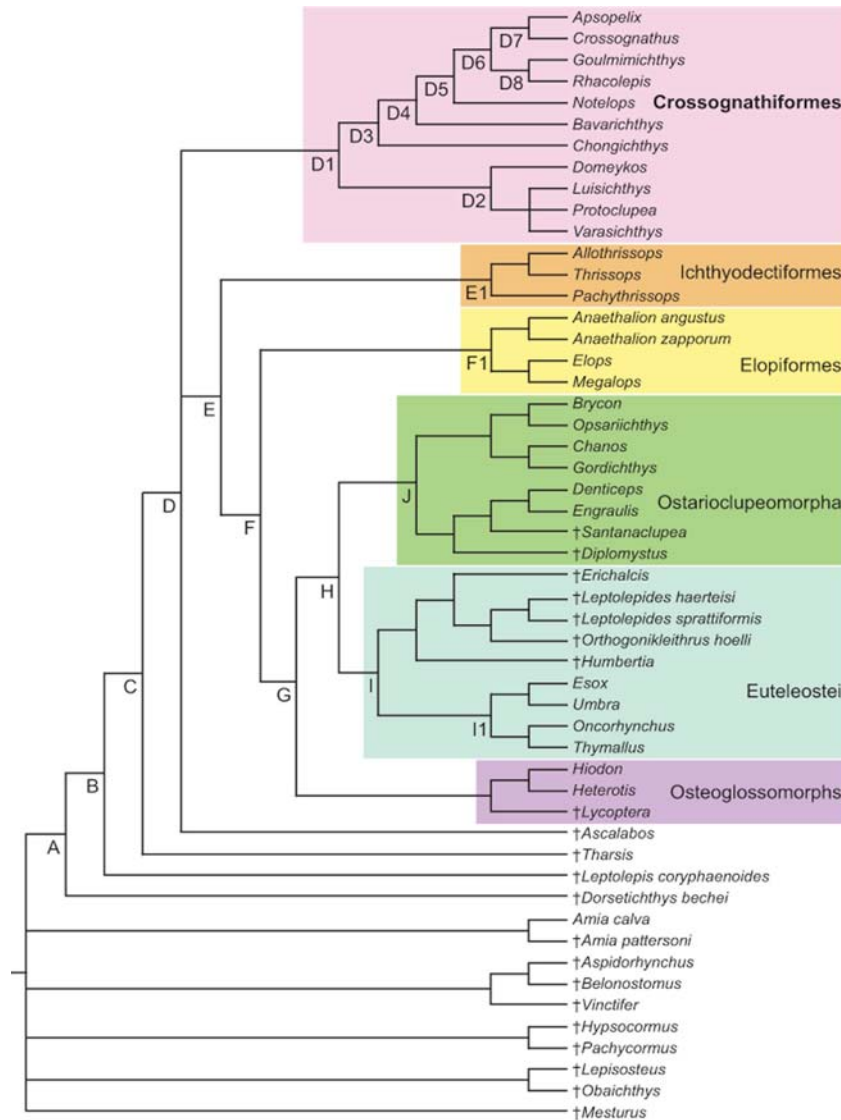


FIGURA 14. Hipótesis sobre las posibles relaciones filogenéticas de teleósteos basales mostrando la posición de †Crossognathiformes (nodo D1), incluyendo a †Chongichthys (en la base del Nodo D3) y †Varasichthyidae (Nodo D2). (Según Arratia y Tischlinger 2010). Nodo D1 (Crossognathiformes) está soportado por dos caracteres únicos (fosa post-temporal grande y limitada por los huesos epiótico, pterótico, exocipital e intercalar y la presencia de un gran hueso extracapular) y cuatro caracteres homoplásicos (paraesfenoides sin dientes, retroarticular excluido de la faceta articular para el cuadrado, placa gular ausente y aleta dorsal de tipo acuminado). Nodo D2: está soportado por dos caracteres únicos (la presencia de numerosos túbulos del canal sensorial preopercular expandiéndose en la rama ventral del preopérculo y alcanzando el borde postero-ventral del hueso y escamas cicloides con los circuli atravesados por líneas paralelas) y 12 homoplasias. Nodo D3: soportado por cuatro caracteres homoplásicos (la articulación cuadrado-mandibular localizada por detrás de la órbita (reversión); escotadura leptolepídica presente en el hueso dentario (reversión), tres o menos arcos neurales urales o uroneurales presentes y un hueso antorbital independiente ausente)

están en proceso de descripción (ver apéndice).

Arratia (1981) propuso la Familia †Varasichthyidae para incluir a †*Varasichthys ariasi* (Figura 15), una de las especies del Jurásico más estudiadas en el mundo. Posteriormente, en 1994, 1997 y 1999, Arratia incluyó a los peces fósiles del Jurásico de Chile en diferentes análisis filogenéticos, proponiendo que la Familia †Varasichthyidae incluía especies tales como †*Domeykos profetaensis* Arratia y Schultze 1985, †*Protoclupea chilensis* Arratia et al. 1975b, †*Protoclupea atacamensis* Arratia y Schultze 1985, y †*Bobbichthys opercularis* (Arratia et al. 1975b), descrito previamente como †*Leptolepis opercularis* por Arratia et al. (1975a).

La Familia †Varasichthyidae es un grupo monofilético caracterizado por presentar un preopérculo singular, con la rama ventral expandida posteriormente y numerosos túbulos sensoriales preoperculares que se extienden casi hasta el borde ventro-posterior del hueso. Además, aparte de los tres postcleitros típicos de la mayoría de los teleósteos, poseen postcleitros adicionales y con bordes ondulados, los que otorgan a la cintura pectoral un aspecto sinuoso (ver Figura 15).

Además, es característica la presencia de líneas transversales que cruzan los circuli en las escamas cicloides (Figura 16), aproximadamente en su región media (Arratia 1994, 1997, 1999 y 2008b). Todos se caracterizan también por la presencia de un hueso delgado y delicado, llamado proceso axilar pélvico, el que está asociado a la aleta pélvica, y es tan largo como el primero de sus radios.

†*Varasichthys ariasi* Arratia, 1981
(Figuras 15, 16 y 17A)

†*Varasichthys ariasi* es una especie de tamaño moderado, que habría alcanzado una longitud total entre 25 a 30 cm, aproximadamente. Al igual que los restos de otros peces encontrados en la Quebrada del Profeta, en la Cordillera de Domeyko, los ejemplares de †*Varasichthys* están preservados en concreciones bituminosas y permiten apreciar partes blandas como músculos (Figura 17A) y lamelas branquiales (ver Schultze 1989).

†*Varasichthys ariasi* se caracteriza por la presencia de una gran órbita rodeada completamente por los huesos de la serie circumorbital (Figura 15). Además, presenta un suborbital pequeño, hueso que no se encuentra en otros varasíctidos al igual que en la mayoría de los teleósteos basales, con excepción de los miembros de †*Leptolepis s.str.* y del osteoglosomorfo *Arapaima*, entre los teleósteos actuales (Arratia 1984, 1997). El neurocráneo de †*Varasichthys* se caracteriza por la presencia de un paraesfenoides largo, el que se extiende por detrás del basioccipital.

Las aletas dorsales y anales son acuminadas y presentan un mayor número de radios que el resto de los varasíctidos. Valores comparativos se pueden obtener en Arratia (1997: tabla 2). En diferentes publicaciones se puede encontrar una descripción detallada de esta especie y discusiones acerca de sus

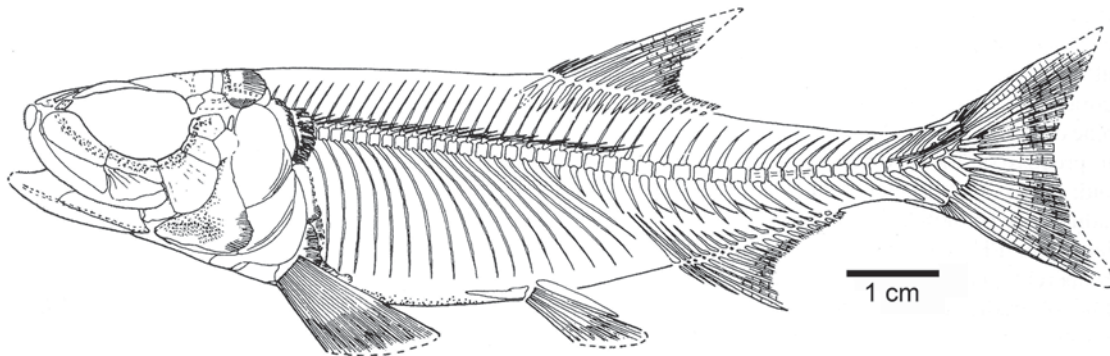


FIGURA 15. Restauración en vista lateral de †*Varasichthys ariasi* Arratia del Oxfordiano de la Cordillera de Domeyko, Norte de Chile. (Según Arratia 1997, ligeramente modificado de Arratia 1981).

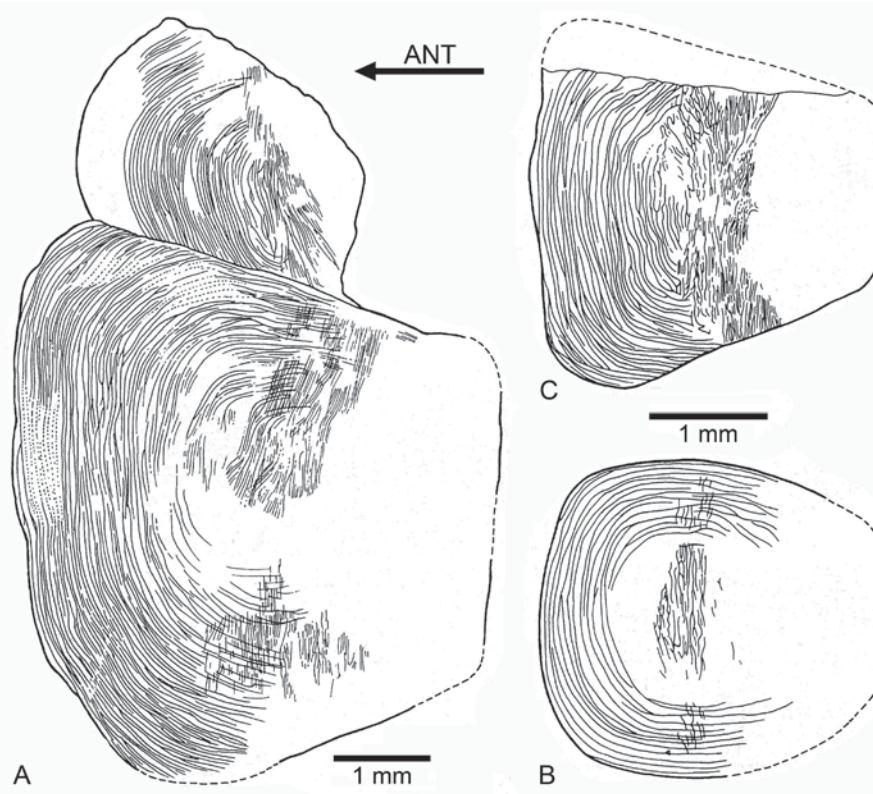


FIGURA 16. Escamas cicloides características de †Varasichthyidae mostrando líneas transversales en el campo medio de cada escama. A, escamas situadas por detrás del cleitro en †*Protoclupea atacamensis*. B, escama situada en la región ventral del cuerpo de †*Protoclupea chilensis*. C, escama situada en la parte dorso-posterior de la cabeza de †*Protoclupea chilensis*. (Según Arratia 1997).

caracteres morfológicos (Arratia 1981, 1984, 1994, 1997 y 2008b).

Otros varasíctidos

El género †*Bobbichthys* fue propuesto por Arratia (1986) para incluir a †*Leptolepis opercularis* Arratia *et al.* (1975a), ya que diferentes estudios han demostrado que no corresponde a un †*Leptolepidae*. Esta especie es la menos conocida de entre las descritas para el Oxfordiano del Norte de Chile, ya que los especímenes hasta ahora encontrados carecen de una apropiada preservación.

Los especímenes de †*Domeykos profetaensis* Arratia y Schultze, 1985 (Figuras 17B y 18A; apéndice) también han sido encontrados en concreciones bituminosas, donde si bien no están preservados los extremos anterior y posterior de los peces, se pueden apreciar evidencias de estructuras blandas, tales como la musculatura y diferentes órganos, láminas branquiales y paredes intestinales.

†*Domeykos profetaensis* se caracteriza por presentar dientes vomerianos escasos y bien desarrollados, así como por la estructura del esqueleto caudal. Allí los arcos neurales y hemales están fusionados a los centros preurales y urales, hay un elevado número de hipurales (11) y son cinco los uroneurales independientes (Arratia 1997: figura 9B). Diferentes publicaciones contienen la descripción completa de esta especie y discusiones acerca de sus caracteres morfológicos (Arratia y Schultze 1985, Arratia, 1991, 1997 y 2008b).

El género †*Protoclupea* fue creado por Arratia *et al.* (1975b; Figura 18B) para incluir especímenes muy bien preservados, considerados preliminarmente como clupeomorfos. Sin embargo, estudios posteriores y nuevos materiales demostraron la carencia de escudos tanto en el borde ventral como dorsal

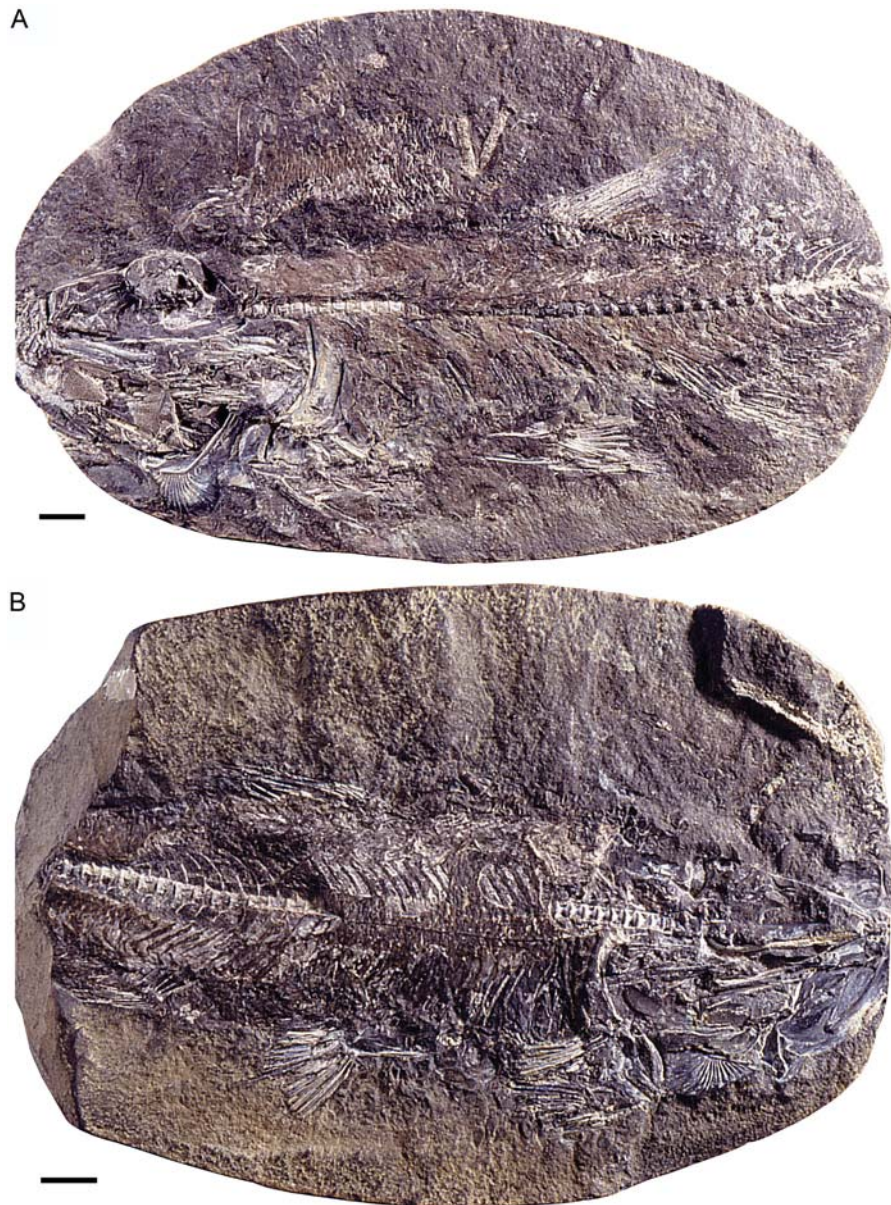


FIGURA 17. †*Varasichthys ariasi* Arratia (A) y †*Domeykos profetaensis* Arratia y Schultze (B) en vista lateral. Oxfordiano de Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko, Norte de Chile. Escalas = 1 cm.

del cuerpo, de manera que dicho taxón fue reinterpretado como un Teleostei *incertae sedis* por Arratia y Schultze (1985). Más recientemente fue incluido en la Familia †Varasichthyidae por Arratia (1994), una asignación que ha sido corroborada por diferentes análisis filogenéticos (por ejemplo, Arratia 1991, 1997, 1999 y 2008b)

†*Protoclupea* contiene dos especies formalmente descritas (†*Protoclupea chilensis* y †*P. atacamensis*), ambas provenientes del Oxfordiano del Norte de Chile, abarcando diferentes localidades (ver apéndice). Algunos ejemplares de †*Protoclupea chilensis* presentan tal grado de preservación que ha sido

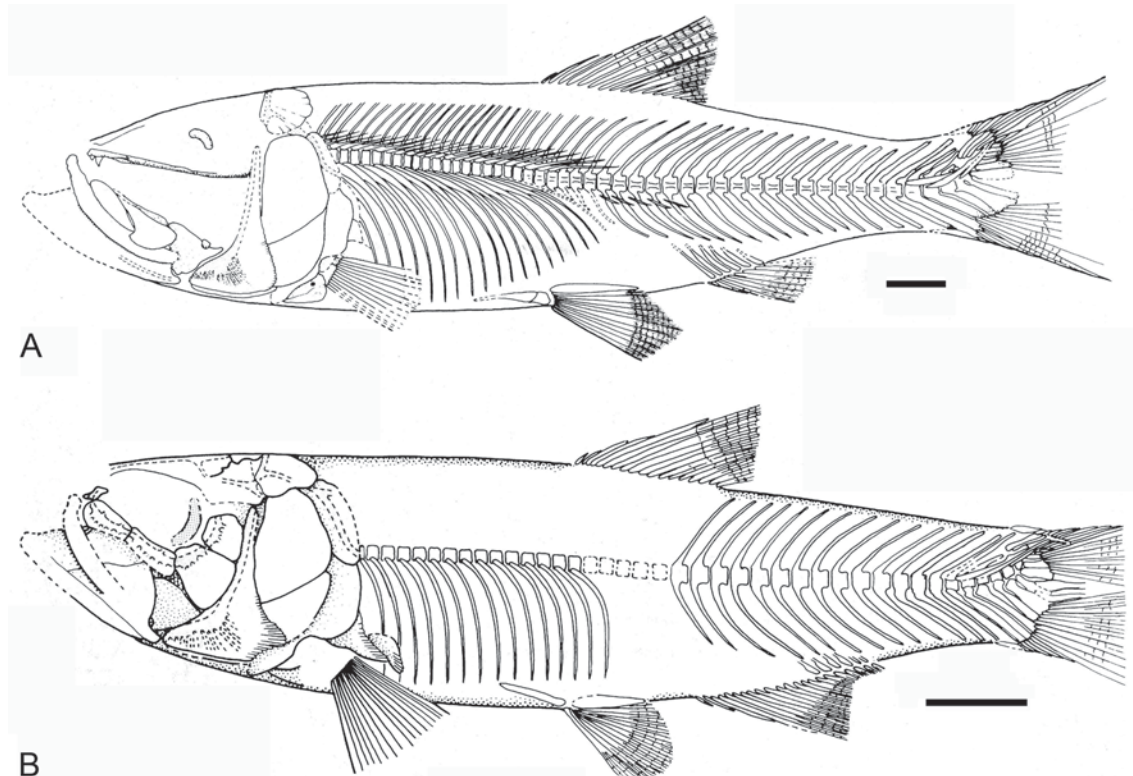


FIGURA 18. Restauración en vista lateral de †*Domeykos profetaensis* Arratia y Schultze (A) and †*Protoclupea chilensis* Arratia, Chang y Chong (B) del Oxfordiano de la Cordillera de Domeyko, Norte de Chile. (Según Arratia 1997, ligeramente modificado de Arratia y Schultze 1985).

posible conocer en detalle la musculatura epaxial e hipaxial del cuerpo (Schultze 1989). Sin embargo, tal grado de preservación muscular ha impedido conocer otros detalles anatómicos, por ejemplo de la columna vertebral y elementos esqueléticos asociados como huesos intermusculares (Figura 18B).

Diferentes publicaciones contienen descripciones detalladas y discusiones acerca de los principales caracteres morfológicos de †*Protoclupea chilensis* y †*P. atacamensis* (Arratia y Schultze 1985, Arratia 1991, 1994, 1997 y 2008b).

Importancia sistemática y biogeográfica: los †Crossognathiformes del Oxfordiano, encontrados en Chile, son los más antiguos representantes del orden. Además, la diversidad allí registrada (que abarca especies pertenecientes a cuatro géneros), permite postular la existencia de taxones más basales aún no descubiertos, anteriores al Oxfordiano. Otros grupos de Crossognathiformes, tales como paquirizodóntidos, han sido recolectados en estratos titonianos de Termas del Flaco (Arratia y Schultze 1999), mientras que †*Luisichthys vinalensis* fue descrito para el Jurásico Superior de Cuba (Arratia y Schultze 1985), y †*Bavarichthys incognitus* en el Jurásico Superior (Kimmeridgiano?) de Alemania (Arratia y Tischlinger 2010). Considerando la información existente, es posible postular la hipótesis que el extremo sur del Paleopacífico habría sido el centro de origen de este Orden de peces.

Considerando la posición filogenética de los †Crossognathiformes dentro de Teleostei (ver Figura 14), se comprende que la combinación de caracteres que presenta el grupo es importante para un apropiado entendimiento de las relaciones filogenéticas de teleósteos primitivos, especialmente aquellos interpretados como parte de los teleósteos derivados o modernos (crown-group). La adición de †Crossognathiformes en los análisis filogenéticos de Teleostei genera una tricotomía entre el género europeo †*Ascalabos*, los †Crossognathiformes y el grupo o clado formado por †Ichthyodectiformes y teleósteos más avanzados

(Figura 14: Nodo D). Véase también Figura 10 donde †Varasichthyidae aparece como grupo hermano de taxones típicamente europeos.

El Paleopacífico, Corredor Hispánico, Corredor Transeritreo y Mar de Tetis habrían constituido las probables rutas de migración en el Jurásico Superior, entre el extremo sur de América del Sur, América Central y Europa. Los análisis filogenéticos avalan la relación estrecha que habría existido entre el sureste del Paleopacífico (Chile) y el Caribe (Cuba), como áreas hermanas, así como entre dichas regiones y Europa (Arratia 1994: figuras 11A-C).

Clupeocephala *sensu* Arratia (2010a)

Clupeocephala incluye la mayor parte de Teleostei, excepto Elopomorpha, Osteoglossomorpha y teleósteos basales. Ostarioclupeomorpha u Otocephala es un grupo de peces clupeocéfalos que comprende a Clupeomorpha (por ejemplo, ‘sardinias’ y ‘anchovetas’) y Ostariophysa (tales como ‘pochas’ y ‘bagres’). Actualmente los ostarioclupeomorfos están representados en las aguas chilenas por una serie de clupeomorfos marinos (como *Clupea*, *Engraulis* y *Sardinops*) y por ostariofisios del Orden Cypriniformes (fauna introducida; por ejemplo, *Cyprinus carpio* o ‘carpas’, y *Tinca tinca* o ‘tincas’; Arratia 1978), y por nativos Characiformes (*Cheirodon* o ‘pochas’) y Siluriformes (por ejemplo, *Diplomystes* o ‘tollos’ y *Nematogenys* o ‘bagres’). Los dos últimos órdenes constituyen en la actualidad los grupos más diversificados de la ictiofauna chilena continental (Arratia *et al.* 1981, Dyer 2000a).

Ostariophysa *sensu* Rosen y Greenwood (1970)

Los Ostariophysa están integrados por cinco órdenes: Gonorynchiformes, Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes y Gymnotiformes. Sólo los tres últimos están representados actualmente en aguas continentales sudamericanas con grupos endémicos. Algunos de los gonorinquiniformes más antiguos (por ejemplo †*Dastilbe*) son conocidos en estratos del Cretácico Inferior de Brazil (Maisey 1991). Arratia y Schultze (1999: figura 19) dieron a conocer un espécimen representado únicamente por un cráneo en vista lateral, similar a dicho orden de peces (Gonorynchiformes), encontrado en el contenido estomacal de otro teleósteo de mayores dimensiones proveniente del Cretácico Inferior en Cerro Islote (Sierra de Argomedo, sureste de Antofagasta).

Los ostariofisios están caracterizados por numerosas sinapomorfías, tales como la ausencia del basiesfenoides y supramaxilar, una vejiga natatoria integrada por una cámara anterior pequeña y otra posterior más grande conectadas por un conducto neumático y la producción cutánea de una substancia de alarma en situaciones de estrés (otras sinapomorfías son detalladas por Fink y Fink 1981, 1996, Wiley y Johnson 2010). Los ostariofisios abarcan los Anatophysa (*e.g.* Gonorynchiformes) y Otophysa (Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes y Gymnotiformes). Los últimos se caracterizan por la presencia de un aparato de Weber integrado por el scaphium, claustrum e intercalarium. Una lista de sinapomorfías se puede encontrar en Wiley y Johnson (2010).

Characiformes Goodrich, 1909

El Orden Characiformes comprende aproximadamente 18 familias cuyos representantes se encuentran fundamentalmente en África y América del Sur. Conforman un grupo monofilético caracterizado por la presencia de un foramen auditivo en el proótico, mandíbulas con dientes multicuspidales, cápsulas lagenares grandes y proyectadas lateralmente al cóndilo basioccipital (ver otras sinapomorfías en Fink y Fink 1981, 1996).

En general, el registro fósil de los caraciformes es muy reducido, y consiste fundamentalmente en piezas dentales. Se conocen restos en América del Sur, África, Europa y la Península Arábiga, si bien en la

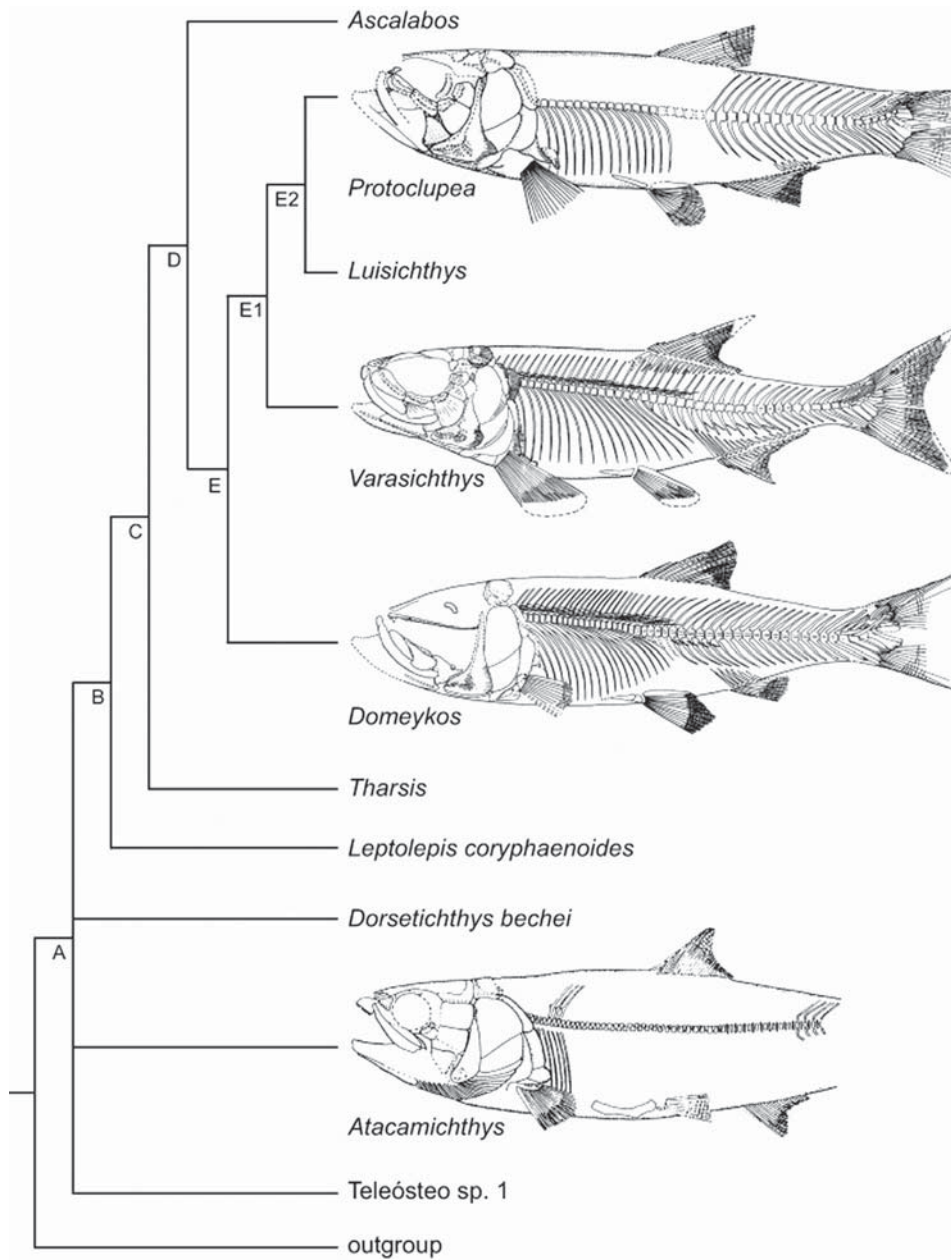


FIGURA 19. Posibles relaciones filogenéticas entre miembros de †Varasichthyidae, ciertos teleosteos jurásicos europeos y †Atacamichthys greeni. Teleost. sp. 1, es un pez exclusivamente conocido por un esqueleto caudal el que muestran caracteres morfológicos que lo separan de †Varasichthyidae y †Atacamichthys. Note que el nombre †Dorsetichthys bechei reemplaza a †Pholidophous bechei de acuerdo a Arratia (2013). (Ligeramente modificado de Arratia y Schultze 1999).

actualidad están ausentes en las dos últimas regiones (Malabarba y Malabarba 2010).

Characiformes fósiles indeterminados
(Figura 20)

Los Characiformes ('pochas') actualmente se distribuyen en la región centro-sur de Chile y están representados por una sola Familia (Characidae; Characinae), un sólo género nativo (*Cheirodon*) y otro introducido en la región central del país (Arratia *et al.* 1981, Campos 1982). En contraposición a su restringida presencia en Chile, los caraciformes están ampliamente distribuidos y diversificados en los continentes sudamericano y centroamericano. Las especies chilenas de *Cheirodon* constituyen los representantes más australes del orden, alcanzando hasta la Isla Grande de Chiloé (Campos 1982).

Rubilar (1992, 1994) dió a conocer la presencia de dientes de caraciformes en estratos miocenos cercanos a Lonquimay (Figura 1). Dichas piezas dentales representan dos subfamilias de Characidae, Characinae y Serrasalminae ('pirañas'). Los dientes fósiles determinados como Characinae indet. poseen una sola cúspide, a diferencia de las piezas dentales en las especies actuales de *Cheirodon*, que son multicuspidales. El material de Serrasalminae indet. (Figura 20) constituye el registro en el área de una subfamilia de peces característicos de la región Neotropical, sin representantes actuales en aguas continentales chilenas así como de la Patagonia Argentina. La presencia de serrasálmidos en el Mioceno

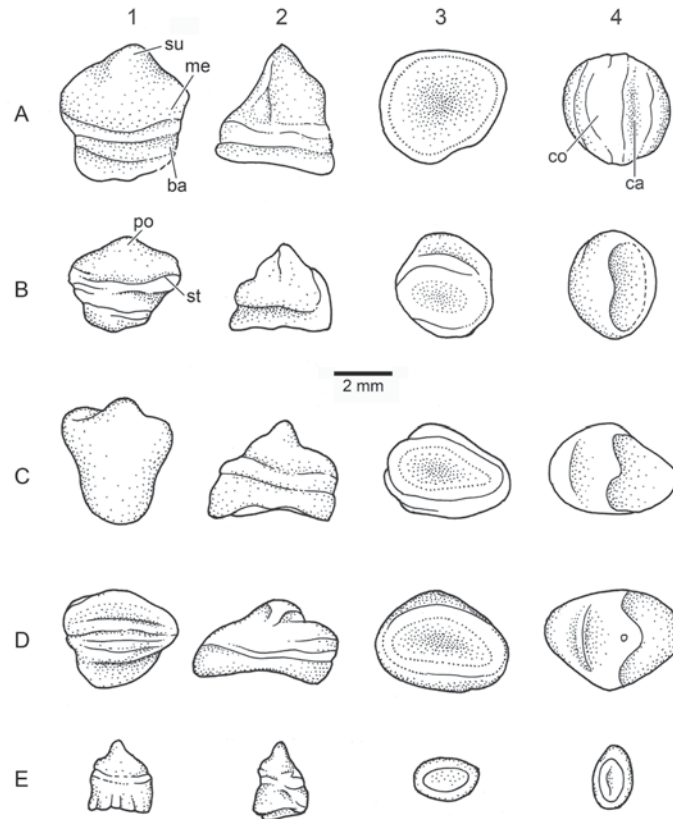


FIGURA 20. Dientes aislados asignados a la subfamilia Serrasalminae (Characiformes) provenientes del Mioceno Inferior-Medio de la Formación Cura-Mallín, Lonquimay. (Ligeramente modificado de Rubilar 1994). A, ejemplar CPUC, Lonq(Ry1; B, ejemplar CPUC, Lonq(Ry2; C, ejemplar CPUC, Lonq(Ry3; D, ejemplar CPUC, Lonq(Ry4; E, ejemplar CPUC, Lonq(Ry1. 1, vista labial; 2, vista lateral; 3, vista basal; 4, vista oclusal. Ba, región basal; ca, cara aboral; co, cara oral; me, región media; po, protuberancia oclusal; st, surcos transversales; su, región superior.

de Chile evidenciaría condiciones climáticas mucho más cálidas en el sur de América del Sur, si bien éstas últimas podrían haber tenido lugar en especial en épocas previas (Palma-Heldt *et al.* 1994). Otros serrasálmidos fósiles, pertenecientes al género reciente *Colossoma*, son conocidos en el Mioceno de Colombia (Lundberg *et al.* 1996).

Recientemente, Gottfried y Suárez (2011) señalaron el hallazgo de un diente de serrasálmido en estratos del Mioceno tardío de la Formación Bahía Inglesa (Región de Atacama, norte de Chile). Sin embargo, dicho material no ha sido ilustrado.

Ostariophysi *sensu* Rosen y Greenwood (1970)

Siluriformes Cuvier, 1817

Los Siluriformes incluyen aproximadamente unas 35 familias actuales (Nelson 2006), pero el estatus taxonómico de algunas familias y géneros, principalmente de los representantes fósiles, es incierto (Lundberg y Friel 2003). Entre sus numerosas sinapomorfías se pueden mencionar la presencia de un hueso único en el techo craneano correspondiente a la fusión ontogenética de los parietales y del supraoccipital (parieto-supraoccipital de Arratia y Gayet 1995), hueso ectopterigoides reducido en tamaño, un pequeño entopterigoides sin contacto con la región posterior del suspensorio, parurohial presente, subopérculo ausente, centros vertebrales 2–4 fusionados en un centro compuesto, y escamas ausentes. Una lista de sinapomorfías puede encontrarse en Wiley y Johnson (2010).

Los Siluriformes están representados actualmente en aguas continentales de Chile por tres familias, Diplomystidae ('tollos'), Nematogenyidae ('bagres') y Trichomycteridae ('bagrecitos'), las que constituyen el elemento nativo dominante de la ictiofauna chilena en aguas continentales. Además, habría que agregar a las especies introducidas de la familia norteamericana Ictaluridae, como por ejemplo, *Ictalurus melas*. Mientras Diplomystidae habita actualmente aguas continentales de la Patagonia Argentina y el centro-sur de Chile, la familia Nematogenyidae es estrictamente endémica de Chile central (Arratia *et al.* 1981).

Entre las familias actuales de Siluriformes, Diplomystidae y Nematogenyidae son consideradas las más primitivas del Orden. De acuerdo a estudios morfológicos, Diplomystidae sería la familia más primitiva (por ejemplo ver Arratia 1987b, 1992, Grande 1987). Sin embargo, análisis moleculares señalan que (Nematogenyidae + otros loricaroides) es el grupo hermano de un clado constituido por (Diplomystidae + otros siluriformes) (Sullivan *et al.* 2006).

Espinas fósiles recolectadas en sedimentos cretácicos de la Formación Alamitos, Argentina, fueron interpretadas como pertenecientes a diplomístidos por Cione (1987). Posteriormente, otras espinas provenientes del Cretácico Superior-Terciario de Bolivia fueron interpretadas como pertenecientes a diplomístidos por Gayet y Meunier (1998). Sin embargo, tal determinación fue cuestionada porque las espinas de diplomístidos y las de algunos pimelódidos no son diferenciables entre sí (Lundberg 1998).

Nematogenyidae Eigenmann, 1927

†*Nematogenys cuivi* Azpelicueta y Rubilar, 1998 (Figuras 21 y 22)

El material de siluriformes (consiste en especial en un neurocráneo y espina pectoral) obtenido en estratos de la Formación Cura-Mallín, en el área de Lonquimay, fue asignado al género reciente *Nematogenys* por Azpelicueta y Rubilar (1998). La reconstitución de la vista dorsal del dicho neurocráneo (Figura 22) es similar al de la especie actual, *Nematogenys inermis* (Arratia y Chang 1975). Sin embargo, la foto del neurocráneo fósil (Figura. 21) deja ciertas dudas sobre su inclusión en dicho género dada la distorsión presentada por los restos craneanos. Además, una espina pectoral—identificada como perteneciente a un Siluroidei indet.—fue descrita por Azpelicueta y Rubilar (1997). La espina fue recolectada en estratos de la Formación Cura-Mallín.

Percomorpha o Percomorphacea *sensu* Wiley y Johnson (2010)

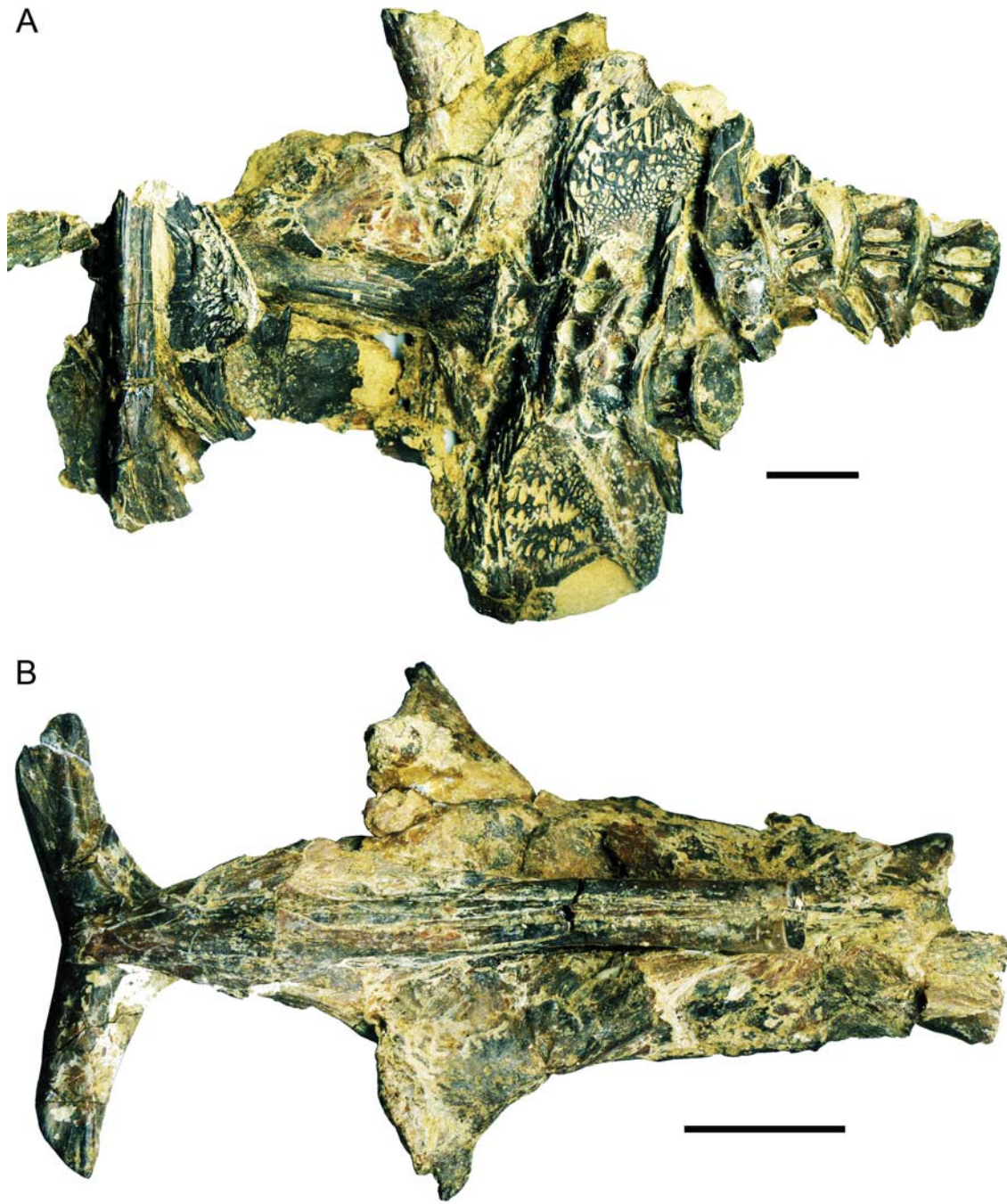


FIGURA 21. Fotografías de †*Nematogenys cuivi* Azpelicueta y Rubilar del Mioceno Medio-Superior de la Formación Cura-Mallín, área de Lonquimay, Chile. A, vista dorsal del cráneo y vértebras anteriores. B, parte anterior del techo craneano. (Fotografías fueron proporcionadas gentilmente por Gerardo Flores, Concepción). Escalas = 2 cm.

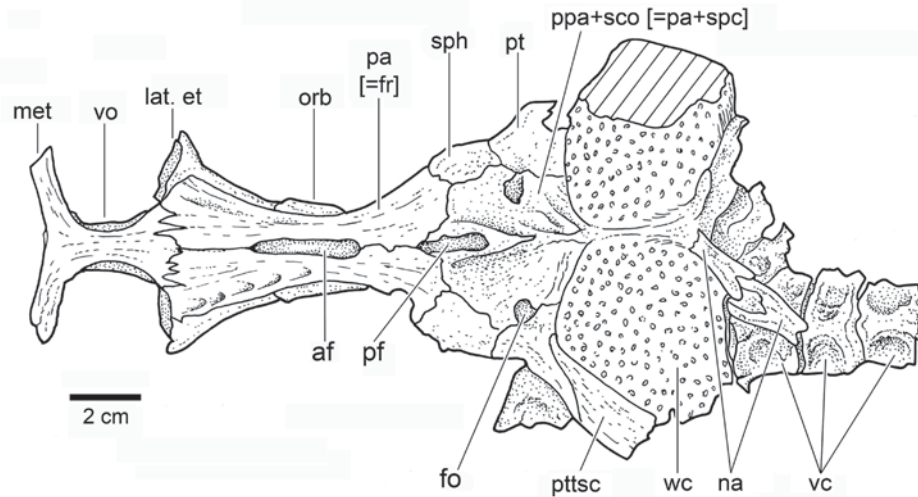


FIGURA 22. Cráneo y vértebras anteriores en vista dorsal de †*Nematogenys cuiwi* Azpelicueta y Rubilar. Mioceno Medio-Superior de la Formación Cura-Mallín, área de Lonquimay, Chile. (Ligeramente modificado de Azpelicueta y Rubilar 1998). Af, fontanela anterior; fo, fosa; lat.et, etmoides lateral; met, mesetmoides; na, arcos neurales quebrados; orb, orbitoesfenoides; pa[=fr], hueso parietal [= hueso frontal de la terminología tradicional]; ppa+sco[pa+sco], hueso postparietal fusionado al supraoccipital [= hueso parietal de la terminología tradicional fusionado al supraoccipital]; pf, fontanela posterior; pt, pterótico; pttsc, posttemporosupracleitro; sph, esfenótico; vc, centros vertebrales; vo, vómer; Wc, cápsulas Weberianas. Áreas con líneas oblicuas representan regiones quebradas.

Perciformes Bleeker, 1859

La División Percomorphacea (= Percomorpha tal y como fue definida por Johnson y Patterson 1993) fue creada recientemente e incluye una politomía formada por el grupo monofilético Smegmamorpha (siete órdenes) y varios grupos previamente incluidos en Perciformes (23 órdenes considerados *incertae sedis*). Entre las sinapomorfias que avalan la monofilia de esta División se pueden señalar la presencia de un cartílago interarcual ubicado entre los procesos uncinados del primer y segundo faringobranquial (los que se encuentran ampliamente separados), cada aleta pélvica con seis o menos radios, y cinco o menos hipurales en el esqueleto caudal. Otros caracteres se pueden obtener en Wiley y Johnson (2010).

Las aguas continentales chilenas están habitadas actualmente por dos géneros de peces perciformes, *Percichthys* ('truchas chilenas') y *Percilia* ('carmelitas'), con cuatro especies. *Percichthys* es un componente austral típico de la Patagonia Argentina, mientras que en Chile se encuentra desde el río Aconcagua al sur (véase, por ejemplo, Arratia 1982a, Arratia *et al.* 1983). En cambio, el género *Percilia* es endémico y restringido a la región centro-sur continental del país.

Percichthys y posiblemente *Percilia* están representados, en el país, en el registro fósil de la Formación Cura-Mallín, en áreas cercanas a Ralco y Lonquimay (Chang *et al.* 1978, Arratia 1982a, Rubilar y Abad 1990, Rubilar 1994). En cambio, en Argentina sólo se tiene registro del género *Percichthys*, en el Eoceno inferior de Chubut (Schaeffer 1947, Arratia 1982a).

Por otra parte, en las aguas continentales de nuestro territorio se encuentran en la actualidad representantes de dos géneros de peces Atheriniformes, *Basilichthys* y *Odontesthes* (Dyer 2000a, 2000b). Restos fósiles atribuidos preliminarmente a atherínidos también han sido encontrados en niveles de la Formación Cura-Mallín (Rubilar 1994).

Como se puede apreciar, la Formación Cura-Mallín (en especial en el área de Lonquimay y también en el área de Ralco, por ejemplo río Queuco; A. Rubilar com. pers., diciembre 2012) contiene, aparte de los restos de caraciformes antes mencionados, el registro más antiguo hasta ahora conocido de peces que pertenecen a géneros y familias actualmente presentes en nuestro territorio. Los estudios más

detallados que se lleven a cabo en dicha unidad geológica proporcionarán una visión más completa acerca del origen y posible diversificación temprana de nuestra fauna de peces de aguas continentales.

Percichthyidae Jordan y Eigenmann, 1890

Percichthys Girard, 1854
(Figura 23)

Los percicétidos tienen el cuerpo cubierto de escamas ctenoides de tamaño pequeño o moderado, mientras que la región lateral de la cabeza está cubierta por una combinación de escamas cicloides y ctenoides. Los huesos infraorbitales y operculares tienen bordes serrados, en especial el hueso preopercular. Los canales sensoriales cefálicos no están cubiertos lateralmente o en la superficie por hueso. Dientes pequeños se encuentran en las mandíbulas, vómer y palatino. La aleta dorsal está dividida en una parte anterior constituida por espinas y una posterior formada por radios segmentados y ramificados; ambas porciones tienen una altura similar.

El primer percicétido fósil descrito en Sudamérica fue '*Percichthys antiquus* Woodward, 1898, proveniente del Terciario superior de Brasil, especie posteriormente incluida en un género nuevo, *Santosius*, por Arratia (1982a). Posteriormente, Schaeffer (1947) describió a *Percichthys hondoensis*, del Eoceno Inferior de Argentina. Recientemente, Gayet y Meunier (1998) asignaron tentativamente a dicha especie huesos aislados provenientes del Daniano de La Palca, cerca de Potosí, Bolivia.

Tres especies fósiles de *Percichthys* han sido descritas en Chile: (*Percichthys lonquimayiensis* Chang *et al.*, 1978 (figura 23A), *P. sandovali* Arratia, 1982a (figura 23B) y *P. sylviae* Rubilar y Abad, 1990). Las tres especies están registradas en niveles fosilíferos asignados a la Formación Cura-Mallín, en las áreas de Ralco (Río Queuco) y Lonquimay, y se diferencian de las especies actuales (*Percichthys trucha* y *P. melanops*) principalmente en caracteres merísticos y morfométricos.

Clase Sarcopterygii Romer, 1955

Subclase Actinistia Cope, 1871

Coelacanthiformes Huxley, 1886

Whiteiidae n. gen. et sp.
(Figura 24)

Los sarcopterigios incluyen a los peces con aletas lobuladas y a los tetrápodos. Dentro de Sarcopterygii el linaje de los peces sarcopterigios es más próximo filogenéticamente a los tetrápodos que a otros peces. El grupo hermano de los tetrápodos está representado por los taxones fósiles †Porolepiformes y †Osteolepiformes y si sólo se considera a los peces actuales, entonces el clado (Actinistia + Dipnoi) sería el grupo hermano de los tetrápodos. El orden de los Coelacanthiformes comprende nueve familias, de las cuales ocho están extintas y sólo una (Latimeriidae) incluye tanto fósiles como especies vivientes (2).

Representantes de Sarcopterygii son conocidos en Chile a través de un sólo ejemplar representado por un cráneo de Actinistia, el que está comprimido lateralmente en forma parcial. Dicho material fue recolectado en 1994, en estratos del Sinemuriano Inferior-Medio de Quebrada Vaquillas Altas.

La vista lateral del cráneo fue someramente descrito por Arratia y Schultze (1999: p. 575-576) e interpretado como un nuevo género y especie de la Familia Mawsoniidae, debido a las características del hueso pterigoideo y otros caracteres craneanos siguiendo las descripciones de Cloutier (1991). La revisión del ejemplar y de sus características morfológicas sugiere una posición taxonómica dentro del Orden Coelacanthiformes y de la Familia Whiteiidae (Arratia y Schultze en prensa).

Coelacanthus cf. *C. granulatus* (Formación Vitacua, Bolivia) es el latimérico más antiguo descrito en América del Sur (Janvier 1992). El actinistia descrito en Chile, antes mencionado, constituye el único

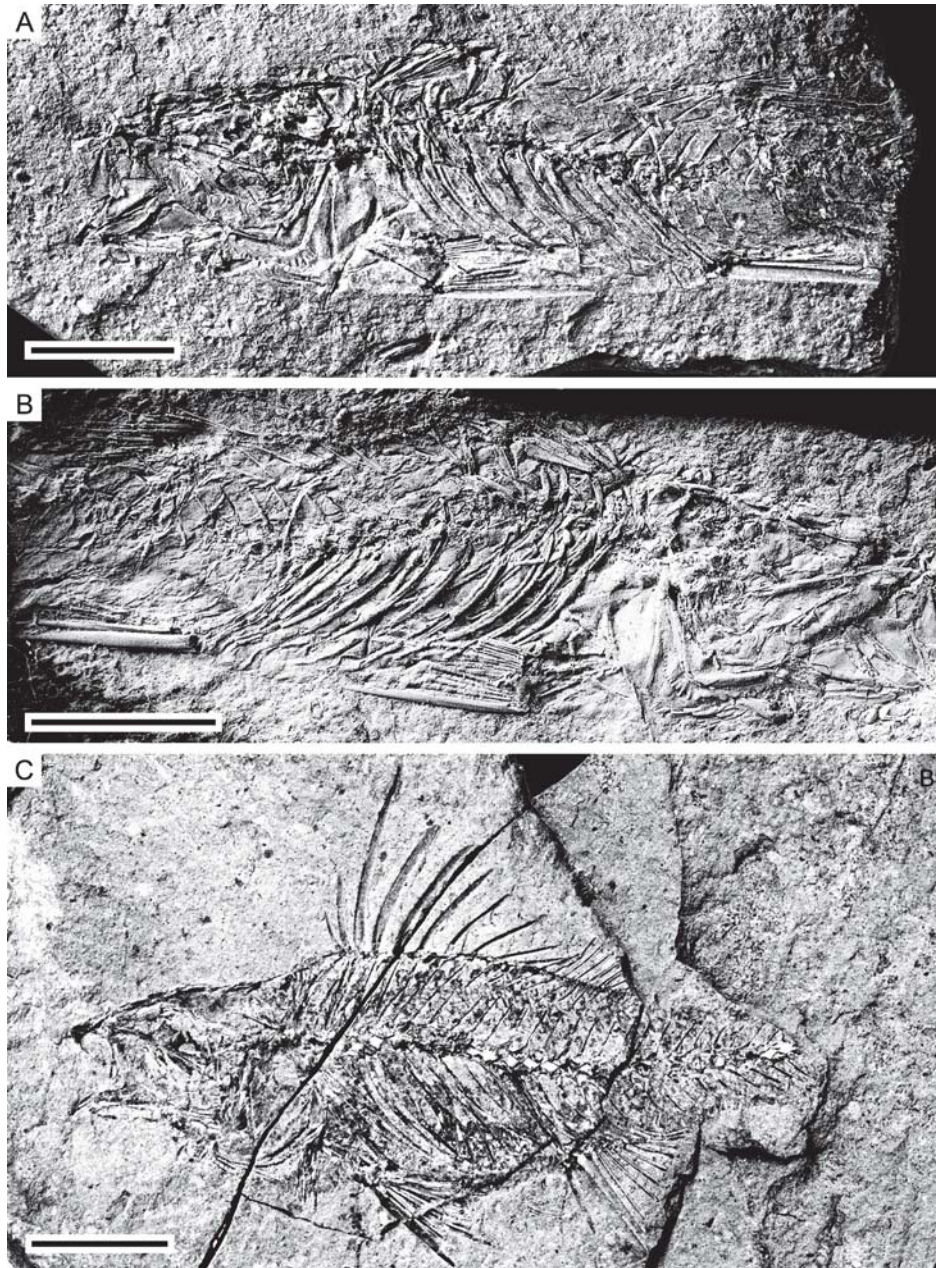


FIGURA 23. †*Percichthys lonquimaiensis* Chang, Arratia y Alfaro (A, B) y †*Percichthys sandovali* Arratia (C) en vista lateral. Mioceno Medio-Superior de la Formación Cura-Mallín, Lonquimay, Chile. A, representa el negativo del holotipo y B, representa al molde de latex del ejemplar ilustrado en A, cubierto con vapores de cloruro de amonio momentos antes de ser fotografiado. Escalas = 1 cm.

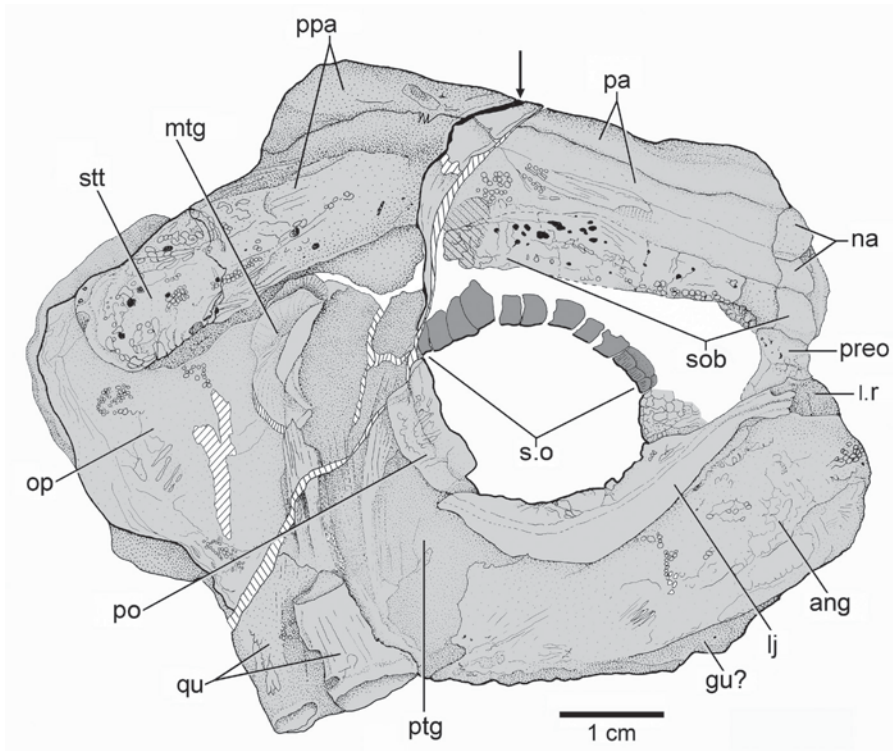


FIGURA 24. Cráneo en vista lateral de un *Actinistia* n. gen. et sp. del Sinemuriano Inferior-Medio de la Quebrada Vaquillas Altas. ang, angular; gu?, placa gular?; lj, lacrimojugal; l.r., rostral lateral; mtg, metapterigoides; na, hueso nasal; op, opérculo; pa, hueso parietal; ppa, hueso postparietal; preo, hueso preorbital; ptg, placa pterigoidea; qu, cuadrado; po, hueso postorbital; s.o, osiclos escleróticos; sob, hueso supraorbital; stt, supratemporal.

registro conocido de la Familia Whiteiidae en el Paleopacífico de Gondwana, dado que otros representantes de ella han sido encontrados en yacimientos triásicos de China, Madagascar y Spitsbergen (Arratia y Schultze en prensa).

COMENTARIOS FINALES

El conocimiento actual del registro fósil de América del Sur es muy incompleto, debido fundamentalmente al bajo número de paleontólogos dedicados a su búsqueda en terreno, y posterior preparación y estudio. Excepciones notables son el amplio conocimiento paleontológico del Jurásico Superior en el norte de Chile, localidades del Cretácico temprano de Brasil, del Paleozoico y Cretácico tardío-Paleoceno de Bolivia, y de diferentes edades en Argentina (ver por ejemplo Arratia y Cione 1996, López-Arbarello 2004). En la mayoría de los casos las investigaciones pioneras de localidades fosilíferas fueron realizadas por extranjeros, y Chile no es una excepción (ver comentarios en Rubilar y Pérez 2010). Contrariamente a lo que sucede en Chile y en la gran mayoría de los países sudamericanos, Argentina tiene una tradición importante en la educación y desarrollo de estudios paleontológicos de vertebrados, incluyendo la formación de ictiopaleontólogos. Durante años la formación de paleontólogos de vertebrados en Chile fue muy deficitaria, aspecto que felizmente ha cambiado en la última década en la Universidad de Chile y Universidad de Concepción, y los resultados de estas iniciativas se reflejan en el contenido de los otros capítulos de este libro.

El desarrollo de la Paleoiictiología en Chile empezó al final de la década de los 60s-comienzos de los 70s del siglo pasado, como resultado de los primeros hallazgos de peces fósiles casi completos y

articulados encontrados en la Cordillera de Domeyko, en el norte de Chile (Arratia *et al.* 1975a, 1975b, 1975c, 1985). En este contexto dos geólogos muy interesados en la Paleontología—José Corvalán y Guillermo Chong—fueron fundamentales al propiciar estos estudios y apoyar mis trabajos de investigación en peces fósiles, especialmente brindando apoyo en trabajos de terreno en la Cordillera de Domeyko.

Las investigaciones en peces del Jurásico del norte de Chile han mostrado que el contenido paleontológico de algunas de sus localidades es notable por su preservación (Schultze 1989), lo que permite realizar detalladas descripciones morfológicas, y consecuentemente analizar exhaustivamente ciertos caracteres que son importantes en la evolución de ciertos grupos de actinopterigios, como por ejemplo, los teleosteos basales. Además, hallazgos como los que provienen del sureste del Paleopacífico, proporcionan nuevas interpretaciones paleobiogeográficas que demuestran la importancia de dicha región y su conexión con el Tetis (a través del Corredor Hispánico) como ya sea posible lugar de origen, diversificación y ruta migratoria de diferentes grupos en el pasado, especialmente durante el Jurásico temprano.

Hasta el momento, han sido formalmente descritas para Chile 17 especies fósiles (ver apéndice) y la mayor parte de ellas son claves en el entendimiento de la sistemática de ciertos grupos, por ejemplo los teleosteomorfos (†*Atacamichthys greeni*), los teleosteos basales (†leptolépidos indeterminados, †Crossognathiformes), Ostarioclupeomorpha (†*Nematogenys cuiwi*; Mioceno Medio-Superior), y otros.

Tal como este análisis lo muestra, la mayor parte de las investigaciones en osteictios fósiles se han centrado en el Jurásico marino de Chile. Pero no sólo el Jurásico es importante; resultados similares se espera alcanzar en otras edades y grupos de peces. Por ejemplo, el Mioceno de la Formación Cura-Mallín merece una atención especial. En primer lugar, porque el estudio exhaustivo de los peces allí preservados aportará antecedentes significativos para comprender la evolución de grupos de peces actuales de aguas continentales, al tratarse de los registros más antiguos de especies recientes, lo que es relevante en el marco de la biología molecular. Por otra parte, se requiere precisar la identificación de los serrasálinos encontrados en estratos de dicha unidad geológica, así como las implicancias paleobiogeográficas y paleoambientales de su registro en la zona, considerando su total ausencia allí en la actualidad.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis agradecimientos a los editores de este libro por invitarme a contribuir con el capítulo dedicado a una revisión de los osteictios fósiles de Chile, así como a los colegas Soledad Gouiric-Cavalli (Museo de la Plata, Argentina) y Alfonso Rubilar (Servicio Nacional de Geología y Minería, Chile) por la lectura crítica del manuscrito. Especiales agradecimientos están dedicados a los colegas José Corvalán (fallecido), Guillermo Chong y a Hans-Peter Schultze por el apoyo aportado a mis trabajos de investigación en fósiles chilenos. Al Consejo de Monumentos Nacionales de Chile por permisos para coleccionar fósiles en localidades mesozoicas del norte de Chile y a Daniel Frassinetti (Museo Nacional de Historia Natural), Ernesto Pérez y Vladimir Covacevich (Servicio Nacional de Geología y Minas) por permitir el estudio de material catalogado en las citadas instituciones. A Gerardo Flores y Christian Salazar por las fotografías de ejemplares de †*Nematogenys cuiwi* depositados en el Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Concepción. A Guillermo Chong, Ernesto Pérez y Vladimir Covacevich por haber compartido conmigo los peces fósiles que recolectaron en sus trabajos en terreno bajo el auspicio del Servicio Nacional de Geología y Minería. Terry Meehan (Museum of Natural History, Lawrence, Kansas, USA) y Kelli Sturm (Lawrence, Kansas) colaboraron en la preparación de las figuras y el apéndice en formato digital.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAMBOURGH, C. y L. BERTIN
1958 Super-ordre des Holostei, en P. P. GRASSÉ (ed.), *Traité de Zoologie* 13(3), pp. 2174–2194. Masson et Cie (Paris).
- ARRATIA, G.
1978 Comentario sobre la introducción de peces exóticos en aguas continentales de Chile. *Ciencias Forestales* 1(2): 21–30.
- ARRATIA, G.
1981 *Varasichthys ariasi* n. gen. et sp. from the Upper Jurassic from Chile (Pisces, Teleostei, Varasichthyidae n. fam.). *Palaeontographica A* 175: 107–139.

- ARRATIA, G.
1982a A review of freshwater percoids from South America (Pisces, Osteichthyes, Perciformes, Percichthyidae, and Perciliidae). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gessellschaft* 540: 1–52.
- ARRATIA, G.
1982b *Chongichthys dentatus* new genus and species, from the Late Jurassic of Chile (Pisces: Teleostei: Chongichthyidae n. fam.). *Journal of Vertebrate Paleontology* 2(2): 133–149.
- ARRATIA, G.
1984 Some osteological features of *Varasichthys ariasi* ARRATIA (Pisces, Teleostei) from the Late Jurassic of Chile. *Paläontologische Zeitschrift* 58(1/2): 145–159.
- ARRATIA, G.
1985 Peces del Jurásico de Chile y Argentina. *Ameghiniana* 21(2-4): 205–210.
- ARRATIA, G.
1986 New Jurassic fishes (Teleostei) of Cordillera de Domeyko, northern Chile. *Palaeontographica A* 192: 75–91.
- ARRATIA, G.
1987a Jurassic fishes from Chile and critical comments, en: W. VOLKHEIMER y E. A. MUSACCHIO (eds.), *Biogeografía de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico en América del Sur*, vol. 1: Jurásico anterior a los movimientos Málmicos, pp. 257–286; Editorial Inca (Mendoza).
- ARRATIA, G.
1987b Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonner Zoologische Monographien* 24: 1–103.
- ARRATIA, G.
1987c *Anaethalion* and similar teleosts (Actinopterygii, Pisces) from the Late Jurassic (Tithonian) of southern Germany and their relationships. *Palaeontographica A* 200: 1–44.
- ARRATIA, G.
1991 The caudal skeleton of Jurassic teleosts: A phylogenetic analysis, en: M.-M. CHANG, Y. H. LIU y G. R. ZHANG (eds.), *Early Vertebrates and Related Problems in Evolutionary Biology*, pp. 249–340; Science Press (Beijing).
- ARRATIA, G.
1992 Development and variation of the suspensorium of primitive catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. *Bonner zoologische Monographien* 32: 1–140.
- ARRATIA, G.
1994 Phylogenetic and paleobiogeographic relationships of the varasichthyid group (Teleostei) from the Late Jurassic of central and South America. *Revista Geológica de Chile* 21: 119–161.
- ARRATIA, G.
1997 Basal teleosts and teleostean phylogeny. *Palaeo Ichthyologica* 7: 1–168.
- ARRATIA, G.
1999 The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements, en: G. ARRATIA y H.-P. SCHULTZE (eds.), *Mesozoic fishes 2—Systematics and Fossil Record*, pp. 265–334; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- ARRATIA, G.
2001 The sister-group of Teleostei: Consensus and Disagreements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(4): 767–773.
- ARRATIA, G.
2004 Mesozoic halecostomes and the early radiation of teleosts, en: G. ARRATIA y A. TINTORI (eds.), *Mesozoic Fishes 3—Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, pp. 279–315. Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- ARRATIA, G.
2008a Actinopterygian postcranial skeleton with special reference to the diversity of fin ray elements, and the problem of identifying homologies, en: G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE y M. V. H. WILSON, (eds.), *Mesozoic Fishes 4—Homology and Phylogeny*, pp. 40–101; Verlag. Dr. F. Pfeil (München).
- ARRATIA, G.
2008b The varasichthyids and other crossognathiform fishes, and the break-up of Pangaea, en: L. CAVIN, A. LONGBOTTOM y M. RICHTER (eds.), *Fishes and the Break-up of Pangaea*, Special Publication 295: 71–92. Geological Society of London (Londres).

- ARRATIA, G.
2009 Identifying patterns of diversity of the actinopterygian fulcra. *Acta Zoologica*, Stockholm 90 (Supplement 1): 220–235.
- ARRATIA, G.
2010a Critical analysis of the impact of fossils on teleostean phylogenies, especially that of basal teleosts, en: D. ELLIOTT, J. MAISEY, Y. YU y D. MIAO (eds.): *Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of Fossil Fishes*, pp. 247–274; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- ARRATIA, G.
2010b The Clupeocephala re-visited: Analysis of characters and homologies. *Revista de Biología Marina & Oceanografía* 45(51): 635–657.
- ARRATIA, G.
2013 Morphology, taxonomy, and phylogeny of Triassic pholidophorid fishes (Actinopterygii, Teleostei). *Journal of Vertebrate Paleontology*, volume 33, Supplement to number 6, Memoir 13: 1–138.
- ARRATIA, G. y A. CHANG
1975 Osteología de *Nematogenys inermis* y algunas consideraciones sobre la primitividad del género. *Museo Nacional de Historia Natural, Chile, Publicación Ocasional* 19: 3–7.
- ARRATIA, G. y HIKUROA, D.
2010 Jurassic fishes from the Latady Group, Antarctic Peninsula, and the oldest teleosts from Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(5): 1331–1342.
- ARRATIA, G. y L.A. CIONE
1996 The record of fossil fishes of Southern South America, en: G. ARRATIA (ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 9–72.
- ARRATIA, G. y M. GAYET
1995 Sensory canals and related bones of Tertiary siluriform crania from Bolivia and North America and comparison with Recent forms. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(3): 482–505.
- ARRATIA, G. y P. LAMBERS
1996 The caudal skeleton of pachycormiforms: Parallel evolution?, en: G. ARRATIA y G. VIOHL (eds.), *Mesozoic Fishes—Systematics and Paleoecology*, pp 191–218; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- ARRATIA, G. y H.-P. SCHULTZE
1985 Late Jurassic teleosts (Actinopterygii, Pisces) from northern Chile and Cuba. *Palaeontographica A* 189: 29–61.
- ARRATIA, G. y H.-P. SCHULTZE
1987 A new halecostome fish (Actinopterygii, Osteichthyes) from the Late Jurassic of Chile and its relationships. *Dakoterra* 3: 1–13.
- ARRATIA, G. y H.-P. SCHULTZE
1990 The urohyal: Development and homology within osteichthyans. *Journal of Morphology* 203: 247–282.
- ARRATIA, G. y H.-P. SCHULTZE
1999 Mesozoic fishes from Chile, en: G. ARRATIA y H.-P. SCHULTZE (eds.), *Mesozoic Fishes 2—Systematics and Fossil Record*, pp. 565–593; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- ARRATIA, G. y H.-P. SCHULTZE
2013 Outstanding features of a new Late Jurassic pachycormiform fish from the Kimmeridgian of Brunn, Germany and comments on current understanding of pachycormiforms, en: G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE y M. V. H. WILSON (eds.), *Mesozoic Fishes 5—Global Diversity and Evolution*, pp. 87–120; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- ARRATIA, G. y H.-P. SCHULTZE
En prensa A new fossil actinistian from the Jurassic of Chile and its bearing on the phylogeny of Actinistia. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- ARRATIA, G. y H. TISCHLINGER
2010 The first record of Late Jurassic crossognathiform fishes from Europe and their phylogenetic importance for teleostean phylogeny. *Fossil Record* 13: 317–34.
- ARRATIA, G., A. CHANG y G. CHONG
1975a *Leptolepis opercularis* n. sp. of the Upper Jurassic from Chile. *Ameghiniana* 12(4): 350–358.
- ARRATIA, G., A. CHANG y G. CHONG
1975b Sobre un pez fósil del Jurásico de Chile y sus relaciones con clupeidos sudamericanos vivientes. *Revista Geológica de Chile* 2: 20–31.

- ARRATIA, G., A. CHANG y G. CHONG
1975c *Pholidophorus domeykanus* n. sp. del Jurásico de Chile. *Revista Geológica de Chile* 2: 1–19.
- ARRATIA, G., B. PEÑAFORT y S. MENU MARQUE
1983 Peces de la región sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta* 7(1): 48–108.
- ARRATIA, G., G. ROJAS y A. CHANG
1981 Géneros de peces de aguas continentales de Chile. Museo Nacional de Historia Natural, Chile, Publicación Ocasional 38: 3–108.
- ARRATIA, G., H.-P. SCHULTZE y J. R. CASCIOTTA
2001 Vertebral column and associated elements in dipnoans and comparison with other fishes. Development and homology. *Journal of Morphology* 250: 101–172.
- ARRATIA, G., R. SCASSO y W. KIESSLING
2004 Late Jurassic fishes from Longing Gap, Antarctica Peninsula. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(1): 41–55.
- AZPELICUETA, M.M. y A. RUBILAR
1997 A fossil siluriform spine (Teleostei, Ostariophysii) from the Miocene of Chile. *Revista Geológica de Chile* 24(1): 109–113.
- AZPELICUETA, M.M. y A. RUBILAR
1998 A Miocene *Nematogenys* (Teleostei: Siluriformes: Nematogenyidae) from South-Central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(3): 475–483.
- BELL, C. M.
1985 The Chinchas Formation: An early Carboniferous lacustrine succession in the Andes of northern Chile. *Revista Geológica de Chile* 24: 29–48.
- BELL, C. M. y M. J. BOYD
1986 A tetrapod trackway from the Carboniferous of northern Chile. *Palaeontology* 29: 519–526.
- BELTAN, L.
1977 Découverte d' une ichthyofaune dans le Carbonifère supérieur d' Uruguay rapports avec les faunes ichthyologiques contemporaines des autres régions du Gondwana. *Annales de la Société Géologique du Nord* 97: 351–358.
- BELTAN, L.
1981 *Coccocephalichthys tessellatus* n. sp. (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Carboniferous of Uruguay. In: Congreso Latinoamericano de Paleontología, Porto Alegre, 1981. *Anais de la Sociedade Brasileira de Paleontologia* 2: 95–101.
- BELTAN, L.
1989 New Permian actinopterygian families from Uruguay. *Acta Musei Reginae hradecensis, Series A: Natural Sciences, Hradec Kralove* 22: 79–86.
- BERG, L. S.
1937 A classification of fish-like vertebrates. *Bulletin de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S. Classe des Sciences mathématiques et naturelles*: 1277–1280.
- BETANCUR-R., R., R.E. BROUGHTON, E.O. WILEY, K. CARPENTER, J.A. LÓPEZ, C. LI, N.I. HOLCROFT, D. ARCILA, M. SANCIANGCO, J.C. CURETON II, F. ZHANG, T. BUSER, M.A. CAMPBELL, J.A. BALLESTEROS, A. ROA-VARON, S. WILLIS, W. CALVIN BORDEN, T. ROWLEY, P.C. RENEAU, D.J. HOUGH, G. LU, T. GRANDE, G. ARRATIA y G. ORTÍ
2013 The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS Currents Tree of Life*. (doi:10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccaee75bb165c8c26288)
- BIESE, W.
1957 Der Jura von Cerritos Bayos – Calama, República de Chile, Provinz Antofagasta. *Geologische Jahrbucher* 72: 439–494.
- BIESE, W.
1958 *Microdon* del Aptiano de Copiapó. En: *Actas del Congreso Geológico Internacional nr. 20*: 235–238. Mexico, 1956.
- BIESE, W.
1961 El Jurásico de Cerritos Bayos. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile, Instituto de Geología, Publicación 19: 1–61.

- BLEEKER, P.
1859 Enumeratio specierum piscium hucusque in Archipelago indico observatarum, adjectis habitationibus citationibusque, ubi descriptiones earum recentiores reperiuntur, nec non speciebus Musei Bleekeriani Bengalensibus, Japonicis, Capensibus Tasmanicisque. Acta Societatis Regiae Scientiarum Indo-Neerlandicae v. 6: i-xxxvi + 1–276.
- BRITO, P. M.
1997 Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie et relations phylogénétiques. Geodiversitas 19(4): 681–772.
- BRITO, P. M. y M. E. SUÁREZ
2003 Late Cretaceous *Belonostomus* (Pisces, Actinopterygii, Aspidorhynchidae) from Algarrobo, Chile, with comments on aspidorhynchid paleodistribution in South America. Revista Geológica de Chile 30(1): 117–127.
- BROUGHTON R. E., R. BETANCUR-R., C. LI, G. ARRATIA y G. ORTÍ
2013 Multi-locus phylogenetic analysis reveals the pattern and tempo of bony fish evolution. PLoS Currents Tree of Life 2013, Apr 13. (doi:10.1371/currents.tol.2ca8041495ffafd0c92756e75247483e)
- BÜRGIN, T.
1992 Basal ray-finned fishes (Osteichthyes; Actinopterygii) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Canton Tessin, Switzerland). Schweizerische Paläontologische Abhandlungen 114: 1–164.
- CAMPOS, H.
1982 Sistemática del género *Cheirodon* (Pisces: Characidae) en Chile con descripción de una nueva especie. Análisis de multivarianza. Studies on Neotropical Fauna and Environment 17: 129–168.
- CHANG, A., G. ARRATIA Y G. ALFARO
1978 *Percichthys lonquimayensis* n. sp. from the Upper Paleocene of Chile (Pisces, Perciformes, Serranidae). Journal of Paleontology 52(3): 727–736.
- CHONG, G.
1973 El sistema Jurásico en la Cordillera de Domeyko (Chile) entre los 24°30' y 25°30' latitud sur. En: Actas del II Congreso Latinoamericano de Geología 2: 765–785.
- CHONG, G.
1977 Contribution to the knowledge of the Domeyko Range in the Andes of northern Chile. Geologische Rundschau 66(2): 373–404.
- CHONG, G. y Z. GASPARINI
1976 Los vertebrados mesozoicos de Chile y su aporte geopaleontológico. En: Actas del VI Congreso Geológico Argentino. Bahía Blanca 1975: 45–67.
- CIONE, L.A.
1987 The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part II- The Fishes. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 3: 111–120.
- CLOUTIER, R.
1991 Patterns, trends, and rates of evolution within Actinistia. Environmental Biology of Fishes 32: 23–58.
- CLOUTIER, R. y G. ARRATIA
2004 Early diversification of actinopterygians, en: G. ARRATIA, M. V. H. WILSON y R. CLOUTIER (eds.), Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates, pp. 217–270; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- COPE, E.D.
1871 Contribution to the ichthyology of the Lesser Antilles. Transactions of the American Philosophical Society 14: 445–483.
- COPE, E.D.
1887 Zittel's Manual of Palaeontology. American Naturalist 21: 1014–1019.
- COVACEVICH, V. y F. ESCOBAR
1979 Presencia del género *Otapiria* Marwick, 1936 (Mollusca: Bivalvia) en Chile y su distribución en el ámbito circumpacífico. En: Actas del II Congreso Geológico de Chile 3: H165–187.
- COX, C.B. y P. HUTCHINSON
1991 Fishes and amphibians from the Late Permian Pedra do Fogo Formation of northern Brazil. Palaeontology 34(3): 561–574.
- CUVIER, G.
1817 Le Règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. 4 volumes.

- DAVISON, J.
1971 Contribución al estudio geológico de los Andes Meridionales-Centrales. Geología del área de las Nacientes del Teno, Provincia de Curicó. Memoria de Título. Departamento de Geología, Universidad de Chile, Santiago, 160 pp.
- DYER, B.
2000a Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* 19: 77–98.
- DYER, B.
2000b Revisión sistemática de los pejerreyes de Chile (Teleostei: Atheriniformes). *Estudios Oceanológicos* 19: 99–127.
- EIGENMANN, C.
1927 The fresh-water fishes of Chile. *Memoirs of the National Academy of Sciences*, Washington 22(2): 1–63.
- FINK, S. V. y W. L. FINK
1981 Interrelationships of ostariophysan fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 72: 297–353.
- FINK, S. V. y W. L. FINK
1996 Interrelationships of ostariophysan fishes (Teleostei), en: M. L. J. STIASSNY, L. R. PARENTI, L. R. y D. G. JOHNSON (eds.): *Interrelationships of Fishes*, pp. 405–426; Academic Press (San Diego).
- FRIEDMAN, M., K. SHIMADA, L. MARTIN, M. J. EVERHART, J. LISTON, A. MALTESE y M. TRIEBOLD
2010 100-million-year dynasty of giant planktivorous bony fishes in the Mesozoic seas. *Science* 327: 900–933.
- GARDINER, B.G., J.G. MAISEY y D.T.J. LITTLEWOOD
1996 Interrelationships of basal neopterygians, en: M. L. J. STIASSNY, L. R. PARENTI y D. G. JOHNSON (eds.), *Interrelationships of Fishes*, pp. 117–146; Academic Press (San Diego).
- GASPARINI, Z.
1979 Comentarios críticos sobre los vertebrados mesozoicos de Chile. En: *Actas del II Congreso Geológico de Chile*. Antofagasta, H15–32.
- GASPARINI, Z.
1992 Marine Reptiles of the Circum-Pacific region, en: G. WESTERMAN (ed.), *World and Regional Geology* 3: 361–364.
- GAYET, M. y F. J. MEUNIER
1998 Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia: Additions and comments, en: L. R. MALABARBA, R. E. REIS, R. P. VARI, Z. M. S. LUCENA y C. A. LUCENA (eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, pp. 85–110; EDIPUCRS (Porto Alegre).
- GIRARD, C.
1854 Abstract of a report Lient. Jas. M. Gillis, US Astronomical Expedition to Chili. *Proceedings of the Academy of Sciences of Philadelphia* 7: 197–199.
- GOTTFRIED, M. y M.E. SUÁREZ
2011 First fossil record of a serrasalmine teleost (pacus and piranhas) on the western side of the Andes, from the late Miocene of Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 3, Suppl. A.
- GOODRICH, E.S.
1909 Part IX. Vertebrate Craniata (First Fascicle: Cyclostomes and Fishes), en: R. LANKESTER (ed.), *A Treatise on Zoology*, pp. xvi+518; Adam and Charles Black (Londres).
- GOURIC-CAVALLI, S.
2013 Sistemática y relaciones biogeográficas de los peces del Titoniano (Jurásico tardío) de la Cuenca Neuquina de Argentina. *Disertación Doctoral*, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata, 583 pp.
- GRANDE, L.
1987 Redescription of *Hypsidoris farsonensis* (Teleostei: Siluriformes), with a reassessment of its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 24–54.
- GRANDE, L.
2010 An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. *The Resurrection of Holostei*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication 6, Supplementary Issue of *Copeia* 10(2A): X + 871 pp.
- GRANDE, L. y W. BEMIS.
1989 A comprehensive phylogenetic study of amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18, Supplement 1, *Memoir* 4: 1–609.

- HALLAM, A.
1977 Biogeographic evidence bearing on the creation of Atlantic seaway in the Jurassic, en: R. WEST (ed.). Paleontology and Plate Tectonics. Milwaukee Public Museum, Special Publication in Biology and Geology 2: 23–34.
- HALLAM, A.
1983 Early and mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishment of the Central Antarctic seaway. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 43: 181–193.
- HILLEBRANT, A.V.
1971 Der Jura in der chilenisch-argentinischen Hochkordillere (25° bis 32°30' S). Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie 20/21: 63–87.
- HUXLEY, T.H.
1861 Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. Memoirs of the Geological Survey, U.K., London, Dec. 10: 1–49.
- JANVIER, P.
1992 The Permian and Triassic vertebrates of Bolivia, en: R. Suárez-Soruco (ed.), Fósiles y facies de Bolivia. Revista de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos 12(3-4): 389–391.
- JOLLIE, M.
1962 Chordate Morphology. Reinhold Publishing Co., Nueva York, 478 pp.
- JORDAN, D. y C. EIGENMANN
1890 A review of the genera and species of Serranidae found in water of America and Europe. Bulletin of the United States Fish Commission 8: 329–441.
- KRIWET, J.
2000 Revision of *Mesturus cordillera* Martil *et al.*, 1998 (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the Oxfordian (Upper Jurassic) of Chile. Journal of Vertebrate Paleontology 20(3): 450–455.
- LAMBE, L.M.
1902 New genera and species from the Belly River series (Mid-Cretaceous), en: H. F. OSBORN y L. M. LAMBE (eds.), Contributions to Canadian Paleontology, vol 3, part 2, Geological Survey of Canada, Separate Report, Ottawa 774: 25–81.
- LAMBERS, P.
1992 On the ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany). 336 pp. Rijksuniversiteit Groningen.
- LEHMAN, J.-P.
1966 Actinopterygii, en: J. PIVETEAU (ed.), Traité de Paléontologie IV(3), pp. 1–242; Mason et Cie (Paris).
- LI, C., G. LU y G. ORTÍ
2008 Optimal data partitioning and a test case for ray-finned fishes (Actinopterygii) based on ten nuclear loci. Systematic Biology 57(4): 519–539.
- LISTON, J.
2013 The plasticity of gill raker characteristics in suspension feeders: Implications for Pachycormiformes, en: G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE y M. V. H. WILSON (eds.), Mesozoic Fishes 5—Global Diversity and Evolution, pp. 121–143; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- LOMBARDO, C. y A. TINTORI
2004 New perleidiforms from the Triassic of the Southern Alps and the revision of *Serrolepis* from the Triassic of Württemberg (Germany), en: G. ARRATIA y A. TINTORI (eds.), Mesozoic Fishes 3—Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity, pp. 179–196; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- LÓPEZ-ARBARELLO, A.
2004 The record of Mesozoic fishes from Gondwana (excluding India and Madagascar), en: G. ARRATIA y A. TINTORI (eds.), Mesozoic Fishes 3—Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity, pp. 597–624; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- LUNDBERG, J.G.
1998 The temporal context for the diversification of Neotropical fishes, en: L. R. MALABARBA, R. E. REIS, R. P. VARI, Z. M. S. LUCENA y C. A. LUCENA (eds.), Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes, pp. 49–68; EDIPUCRS (Porto Alegre).

- LUNDBERG, J.G., A. MACHADO-ALLISON y R.F. KAY
1986 Miocene characid fishes from Colombia: evidence for evolutionary stasis and extirpation in the South American ichthyofaunas. *Science* 234: 208–209.
- LUNDBERG, J. G. y J. P. FRIEL
2003 Siluriformes. Catfishes. Version 20 January (2003): [http://tolweb.org/Siluriformes/15065/\(2003\):01.20.-](http://tolweb.org/Siluriformes/15065/(2003):01.20.-) In: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- MAINWARING, A.J.
1978 Anatomical and systematical revision of the Pachycormidae, a family of Mesozoic fossil fishes. Tesis de Doctorado, Westfield College, 127 p.
- MALABARBA, M.C.S.L.
1988 A new genus and species of stem group actinopteran fish from the Lower Permian of Santa Catarina State, Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society* 94: 297–299.
- MALABARBA, L.R. y M.C.S.L. MALABARBA
2010. Biogeography of Characiformes: an evaluation of the available information of fossil and extant taxa, en: J.S NELSON, H.-P. SCHULTZE y M.V.H. WILSON (eds.). *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. Honoring Gloria Arratia*, pp. 317-336; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- MARTILL, D.M.
1988 *Leedsichthys problematicus*, a giant filter-feeding teleost from the Jurassic of England and France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1988(11): 670–680.
- MARTILL, D.M., E. FREY, R.P. CÁCERES y G. CHONG DÍAZ
1999 The giant pachycormid *Leedsichthys* (Actinopterygii) in the southern hemisphere: further evidence for a Jurassic Atlanto-Pacific marine faunal province. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1999: 243–256.
- MARTILL, D.M., G. CHONG y R. PARDO
1998 A new pycnodont (Pisces, Actinopterygii) from the Jurassic of Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1998: 485-493.
- MAISEY, J.G.
1991 *Santana Fossils. An Illustrated Atlas*. 459 p. T.F.H. Publications, Inc. (Plaza, Neptune City, New Jersey).
- MICKLE, K.
2012 Unraveling the systematics of palaeoniscoid fishes – lower actinopterygians in need of a complete phylogenetic revision. Tesis de Doctorado, University of Kansas, 476 pp.
- NARANJO, J.A. y V. COVACEVICH
1979 Nuevos antecedentes sobre la geología de la Cordillera de Domeyko en el área de Sierra Vaquillas Altas, Región de Antofagasta. En: II Congreso Geológico de Chile: A45-64.
- NEAR, T.J., R.I. EYTAN, A. DORNBURG, K.L. KUHN, J.A. MOORE, M.P. DAVIS, P.C. WAINWRIGHT, M. FRIEDMAN y W.L. SMITH
2013 Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* : 109(34): 13698-13703.
- NELSON, J. S.
2006 *Fishes of the World*. 4th edition; 601 p. John Wiley y Sons (Hoboken, New Jersey).
- NORTHCUTT, G.
1989 The phylogenetic distribution and innervation of craniate mechanoreceptive lateral lines, en: S. P. COOMBS, P. GÖRNER y H. MÜNZ (eds.), *The Mechanosensory Lateral Line*, pp. 17–78; Springer (Nueva York).
- NURSALL, J.R.
1996a The phylogeny of pycnodont fishes, en: G. ARRATIA y G. VIOHL (eds.), *Mesozoic Fishes—Systematics and Paleoecology*, pp. 125-152; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- NURSALL, J.R.
1996b Distribution and ecology of pycnodont fishes, en: G. ARRATIA y G. VIOHL (eds.), *Mesozoic Fishes—Systematics and Paleoecology*, pp. 115-124; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- NURSALL, J.R.
1999 The pycnodontiform ground plan: the evolution of a successful group, en: G. ARRATIA y H.-P. SCHULTZE (eds.), *Mesozoic Fishes 2—Systematics and Fossil Record*, pp. 189–214. Verlag Dr. F. Pfeil (München).

- NURSALL, R.
2010 The case for pycnodont fishes as the fossil sister-group of teleosts, en: J. S. NELSON, H.-P. SCHULTZE y M. V. H. WILSON (eds.), *Origins and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. Honoring Gloria Arratia*, pp. 37–60; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- NYBELIN, O.
1974 A revision of the leptolepid fishes. *Acta Regiae Societatis scientiarum et litterarum Gothoburgensis, Zoology* 9: 1–202.
- OLIVER SCHNEIDER, C.
1936 Comentarios sobre los peces fósiles de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 25: 89–95.
- PALMA-HELDT, S., A. RUBILAR y R. WALL
1994 Consideraciones paleoambientales y paleoclimáticas durante el Mioceno en la Formación Cura-Mallín, 37°–39°S, Chile. *Congreso Geológico Chileno, No. 7, Actas 1: 508–513. Concepción.*
- PATTERSON, C.
1973 Interrelationships of holosteans, en: P. H. GREENWOOD, R. S. MILES Y C. PATTERSON (eds.), *Interrelationships of Fishes. Zoological Journal of the Linnean Society* 53, Supplement No. 1: 233–305; Academic Press (Londres).
- PHILIPPI, R.A.
1887 *Die tertiären und quartären Versteinerungen Chiles*. 266 p. Leipzig.
- PINNA, M.C.C. de
1996 Teleostean monophyly, en: M. L. J. STIASSNY, L. R. PARENTI, L. R. y D. G. JOHNSON (eds.): *Interrelationships of Fishes*, pp. 147–162; Academic Press (San Diego).
- POYATO-ARIZA, F.J. y S. WENZ
2002 A new insight into pycnodontiform fishes. *Geodiversitas* 24 (1): 139–248.
- REGAN, C.T.
1923 The skeleton of *Lepidosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower actinopterygian fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1923:445–461.
- RICHTER, M. y C. BREITKREUZ
1997 Permian fish remains from the Peine Formation of northern Chile. *Modern Geology* 21: 171–184.
- ROMER, A.S.
1955 Herpetichthyes, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii? *Nature* 176: 126.
- ROSEN, D.E. y H. GREENWOOD
1970 Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *American Museum Novitates* 2428- 1–25.
- RUBILAR, A.
1992 Peces fósiles del Terciario continental (Mioceno) de la Formación Cura-Mallín, sector central-sur de Chile. Tesis de magister, Universidad de Concepción, 270 p.
- RUBILAR, A.
1994 Diversidad ictiológica en depósitos continentales miocenos de la Formación Cura-Mallín, Chile (37-39° S): implicancias paleogeográficas. *Revista Geológica de Chile* 21(1): 3–29.
- RUBILAR, A. y E. ABAD.
1990 *Percichthys sylviae* sp. nov. del Terciario de los Andes sur-centrales de Chile (Pisces, Perciformes, Percichthyidae). *Revista Geológica de Chile* 17(2): 197–204.
- RUBILAR, A. y E. PEREZ d’A.
2010 Historia de la Paleontología en Chile: hitos principales, en: II Simposio – Paleontología en Chile, Concepción: 9.
- SAINT-SEINE, P. de.
1949 Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives du Muséum d’Histoire Naturelle, Lyon* 2: 1–357.
- SCHAEFFER, B.
1947 An Eocene serranid of Patagonia. *American Museum Novitates* 1331: 1–9.
- SCHULTZE, H.-P.
1966 Morphologische und histologische Untersuchungen an den Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 126: 232–

- 314.
- SCHULTZE, H.-P.
1981 A pycnodont dentition (*Paramicrodon volcanensis* n. sp.; Pisces, Actinopterygii) from the Lower Cretaceous of El Volcán Region, southeast of Santiago, Chile. *Revista Geológica de Chile* 12: 87–93.
- SCHULTZE, H.-P.
1989 Three-dimensional muscles preservation in Jurassic fishes of Chile. *Revista Geológica de Chile* 16(2): 183–215.
- SCHULTZE, H.-P.
1993 Osteichthyes: Sarcopterygii, en: M. J. BENTON (ed.), *The Fossil Record* 2: 657–663; Chapman and Hall (London).
- SCHULTZE, H.-P.
1996 The scales of Mesozoic actinopterygians, en: G. ARRATIA y G. VIOHL (eds.), *Mesozoic Fishes—Systematics and Paleoecology*. pp. 83–93; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- SCHULTZE, H.-P.
2008 Nomenclature and homologization of cranial bones in actinopterygians, en: G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE y M. V. H. WILSON (eds.), *Mesozoic Fishes 4—Homology and Phylogeny*, pp. 23–48; Verlag Dr. F. Pfeil, (München).
- SCHULTZE, H.-P y G. ARRATIA
1989 The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii, Osteichthyes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 97: 189–231.
- SCHULTZE, H.-P y G. ARRATIA
2013 The caudal skeleton of basal teleosts, its conventions, and some of its major evolutionary novelties in a temporal dimension, en: G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE y M. V. H. WILSON (eds.), *Mesozoic Fishes 5—Global Diversity and Evolution*, pp. 187–246; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- STENSIÖ, E.
1947 The sensory lines and dermal bones of the cheek in Fishes and Amphibians. *Kungliga Vetenskaps Akademien Handlingar, Ser. 3, 24*: 1–195.
- SULLIVAN, J.P., J.G. LUNDBERG y M. HARDMAN
2006 A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4: 636–662.
- TINTORI, A.
1981 Two new pycnodont (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy (N. Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 86: 795–824.
- WESTOLL, T.S.
1943 The origin of the tetrapods. *Biological Reviews* 18: 78–98.
- WILEY, E.O. y JOHNSON, G.D.
2010 A teleost classification based on monophyletic groups, en: J. S. NELSON, H.-P. SCHULTZE y M. V. H. WILSON (eds.), *Origins and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. Honoring Gloria Arratia*, pp. 123–182; Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- WOODWARD, A.S.
1898 Considerações sobre alguns peixes terciários dos schistos de Taubaté, Estado de S. Paulo, Brazil. *Revista del Museo Paulista* 3: 67–70.

APÉNDICE 1. Lista de peces osteíctios fósiles representando diferentes edades y localidades en Chile, acompañada de la literatura pertinente para cada grupo.

Taxa	Localidad	Estratigrafía	Referencias
Actinopterygii			
Actinopterygii indet.	Cajón del Fierro, Curicó	Titoniano, Jurásico Superior	Davidson (1971)
Perleidiformes <i>incertae sedis</i>	Quebrada San Pedro, Copiapó	Triásico	Schultze en Chong y Gasparini (1976), Gasparini (1979), Arratia y Schultze (1999)
<i>Gyrolepidoides</i> sp.	Cajón de Vega Chica, Curicó	Titoniano, Jurásico Superior	Davidson (1971)
Semionotiformes			
? <i>Lepidotes</i>	Cerritos Bayos, O de Calama	Caloviano Inferior, Jurásico Medio	Biese (1961), Arratia (1987a)
? <i>Lepidotes</i> indet.	Cerritos Bayos, O de Calama	Oxfordiano, Jurásico Superior	Biese (1961), Arratia (1987a)
? <i>Lepidotes</i> indet.	Quebrada Sandón, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1999)
? <i>Lepidotes</i> indet.	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1999)
<i>Lepidotes</i> sp.	Quebrada La Carreta, Cordillera de Domeyko	Cretácico Inferior	Arratia y Schultze (1999)
<i>Lepidotes</i> sp.	Cerro Isote; Cordillera de Domeyko	Cretácico Inferior	Arratia y Schultze (1999)
Pycnodontiformes			
Pycnodontiformes indet.	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia (1987a), Arratia y Cione (1996)
Pycnodontiformes indet.	Quebrada Sandón, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1999)
<i>Gyrodus</i> sp.	Quebrada San Pedro, Caracoles	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1999)
<i>Paramicrodon chilensis</i> (Biese 1958)	Mina Abundancia, Copiapó	Aptiano, Cretácico Inferior	Biese (1958), Schultze (1981)
<i>Paramicrodon volcanensis</i> Schultze, 1981	Localidad desconocida, área El Volcán. SE Santiago	Cretácico Inferior	Schultze (1981)

Teleosteoromorpha Pachycormiformes			
Pachycormiformes indet.	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia (1987a)
? <i>Pachycormus</i>	Cerritos Bayos, O de Calama	Caloviano inferior, Jurásico Medio	Biese (1961), Arratia (1987a)
? <i>Pachycormus</i>	Cerritos Bayos, O de Calama	Oxfordiano, Jurásico Superior	Biese (1961), Arratia (1987a)
<i>Leedsichthys</i> sp.	<i>Leedsichthys</i> loc., Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1999)
<i>Leedsichthys problematicus</i>	“Desierto de Atacama, este de Antofagasta”	Jurásico Superior	Liston (2013)
Aspidorhynchiformes			
<i>Pseudovinctifer chilensis</i> n. gen. et sp.	Lomas Negras, O de Calama	Cretácico Inferior	esta contribución
<i>Belonostomus longirostris</i> Lambe 1902	Formación Quiriquina, Algarrobo, Sur de Valparaíso	Cretácico Superior	Brito y Suárez (2003)
Teleosteoromorpha?			
<i>Atacamichthys greeni</i> Arratia y Schultze, 1987	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1987)
? <i>Atacamichthys greeni</i> Arratia y Schultze, 1987	<i>Leedsichthys</i> loc., Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1999)
Teleostei			
Leteptolépido indet.	Quebrada La Carreta, Cordillera de Domeyko	Sinemuriano, Jurásico Inferior	Arratia (1987a), Arratia y Schultze (1999)
? <i>Pholidophorus domeykanus</i> Arratia et al., 1975	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia et al. (1975a), Arratia (1987a)
<i>Bobbichthys opercularis</i> (Arratia et al., 1975)	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia et al. (1975b), Arratia (1986)
<i>Domeykos profetaensis</i> Arratia y Schultze, 1985	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1985), Arratia (1987a, 1994, 1997, 2010)
<i>Protoclupea atacamensis</i> Arratia y Schultze, 1985	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1985), Arratia (1987a, 1994, 1997)

<i>Protoclupea chilensis</i> Arratia <i>et al.</i> , 1975	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia <i>et al.</i> (1975c), Arratia (1987a, 1994, 1997), Arratia y Schultze (1985)
<i>Protoclupea</i> sp.	Cerro Blanco, Cerritos Bayos, O de Calama	Oxfordiano medio-superior, Jurásico Superior	Arratia (1987a)
<i>Varasichthys ariasi</i> Arratia, 1981	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia (1981, 1984, 1987a, 1994, 1997, 2010)
<i>Chongichthys dentatus</i> Arratia, 1982b	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia (1982a, 1987a, 1997, 2010)
Pachyrhizodontoide indet.	Termas del Flaco, Rancagua	Titoniano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1999)
<i>Xiphactinus?</i>	Isla Quiriquina, Concepción	Senoniano, Cretácico Superior	Oliver-Schneider (1936)
Teleostei indet. (= <i>Thrisops</i> de Biese)	Cerritos Bayos, O de Calama	Kimmeridgiano, Jurásico Superior	Biese (1961), Arratia (1987a)
Teleostei indet.	Cerritos Bayos, O de Calma	Kimmeridgiano, Jurásico Superior	Arratia (1987a)
Teleostei Indet.	Sandón, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia (1987a)
Teleostei indet.	Quebrada de Vizcachas, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia y Schultze (1999)
Teleostei indet.	Cerro Isote; Cordillera de Domeyko	Cretácico Inferior	Arratia y Schultze (1999)
Teleostei sp. 1	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia (1991, 1994)
Teleostei sp. 2	Quebrada del Profeta, Cordillera de Domeyko	Oxfordiano, Jurásico Superior	Arratia (1991, 1997)
Characinae indet,	Formación Curamallín, área de Lonquimay	Mioceno Medio-Inferior	Rubilar (1994)
Serrasalminae indet,	Formación Curamallín, área de Lonquimay	Mioceno Medio-Inferior	Rubilar (1994)
<i>Nematogenys cuivi</i> Azpelicueta y Rubilar, 1998	Formación Curamallín, área de Lonquimay	Mioceno Medio-Inferior	Azpelicueta y Rubilar (1998)
<i>Percichthys lonquimayensis</i> Chang, Arratia y Alfaro, 1978	Formación Curamallín, área de Lonquimay	Mioceno Medio-Inferior	Rubilar (1994)

<i>Percichthys sandovali</i> Arratia, 1982	Formación Cura-Mallín, área de Lonquimay	Mioceno Medio-Inferior	Arratia (1982)
<i>Percichthys sylviae</i> Rubilar y Abad, 1990	Formación Cura-Mallín, área de Lonquimay	Mioceno Medio-Inferior	Rubilar (1994)
<i>Percilia</i> sp.	Formación Cura-Mallín, área de Lonquimay	Mioceno Medio-Inferior	Rubilar (1994)
Atherinidae indet.	Formación Cura-Mallín, área de Lonquimay	Mioceno Medio-Inferior	Rubilar (1994)
Sarcopterygii			
<i>Actinistia</i> gen. nov.	Quebrada Vaquillas Altas, Cordillera de Domeyko	Sinemuriano, Jurásico Inferior	Arratia y Schultze (1999, en prensa)

TETRÁPODOS BASALES Y ANFIBIOS FÓSILES DE CHILE

PAULINA JIMÉNEZ-HUIDOBRO (1) y MICHEL SALLABERRY (2)

(1) Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta, T6G 2E9, Canada; jimenezh@ualberta.ca

(2) Laboratorio de Zoología de Vertebrados, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Santiago, Chile; msallabe@uchile.cl

RESUMEN

Se proporciona la primera síntesis de hallazgos de anfibios fósiles de Chile. Los materiales y publicaciones disponibles permiten reconocer dos anuros diferentes asignados a niveles Eoceno y Pleistoceno-Holoceno distribuidos en Chile austral y central, uno de ellos presentando diferentes estadios ontogenéticos. Adicionalmente, se verifica la presencia de un tetrápodo basal proveniente de un nivel asignado a Carbonífero del norte de Chile.

Palabras clave: anuros, Carbonífero, Eoceno, Pleistoceno.

ABSTRACT

We report the first revision of fossil amphibian occurrences from Chile. The samples and publications available allow the recognition of two different anurans assigned to Eocene and Pleistocene-Holocene levels in southern and central Chile, one of which is represented by various ontogenetic stages. Additionally, a basal tetrapod is known from the Carboniferous of northern Chile.

Key words: anurans, Carboniferous, Eocene, Pleistocene.

INTRODUCCIÓN

Los anfibios son un grupo diverso y ampliamente distribuido en el mundo, y su presencia se ha documentado desde el Devónico hasta el presente. Existe evidencia que indica que los tetrápodos evolucionaron de peces sarcopterigios, diversificándose durante el Devónico medio-tardío (Carroll 1992). Sin embargo, la evolución de Lissamphibia, o anfibios modernos, es aún materia de controversia y discusión. Basado en análisis filogenéticos, se han planteado diferentes hipótesis sobre su origen, la primera sugiere un grupo monofilético de Lissamphibia, derivados de Temnospondilos (Milner 1990), dado que el clado Lissamphibia-Temnospondyli es el único que se encuentra presente en registros post extinción Pérmico-Triásico. La segunda propone un origen monofilético derivado de Lepospondilos (Laurin 1998, Laurin y Reisz 1999, Vallin y Laurin 2004); en su hipótesis, el grupo monofilético Lissamphibia está anidado dentro de Lepospondyli, que a su vez es grupo hermano (stem) de Amniota. Estas dos primeras hipótesis parecen tener un carácter opuesto en cuanto a la interpretación de la evolución de caracteres, específicamente del oído medio y del centro vertebral. Y, la tercera hipótesis, plantea un estatus polifilético, en que Salientia y Caudata derivarían de Temnospondilos, en tanto que Gymnophiona derivaría de Lepospondilos (Anderson 2001, Lee y Anderson 2006, Schoch y Carroll 2003). La clase Amphibia incluye a los tetrápodos basales del Paleozoico, sin embargo, Benton (2005) y Duellman y Trueb (1994), propusieron un estatus parafilético del grupo, donde se debe redefinir a esta clase como un grupo que incluya sólo las formas modernas, es decir, los clados Salientia, Caudata y Gymnophiona, los cuales están organizados según el tipo de estructura vertebral y extremidades. Sin embargo, esta hipótesis ha causado controversia entre científicos dedicados al tema. Dentro de Lissamphibia, las relaciones mutuas de los grupos son materia de desacuerdos, ya sea los clados Batrachia (Salientia + Caudata) o Procerata (Gymnophiona + Caudata), los que han emergido de los últimos análisis morfológicos y moleculares, aún están en discusión. Dentro de Lissamphibia, el clado Salientia incluye a las ranas y sapos modernos (Anura) y todas las formas fósiles de éstos, siendo el más antiguo un espécimen del Triásico de Madagascar (Rage y Roček, 1989).

Los hallazgos de anuros fósiles son conocidos en todo el planeta. En Sudamérica se conocen antecedentes que provienen desde el Cretácico al Mioceno de Argentina (Báez 1981, 1987, 2000, Báez *et al.* 2007, 2008, Báez y Pugener 1998, Báez y Trueb 1997, Gomez *et al.* 2011, Martinelli y Forasiepi 2004,

Muzzopappa y Báez 2009, Muzzopappa y Nicoli 2010, Reig 1958), del Cretácico de Brasil (Báez y Perí 1989, Báez *et al.* 2009, 2012, Buchacher 1993) y del Cretácico de Bolivia (Gayet *et al.* 2001). Sin embargo, los registros de anuros fósiles en Chile son escasos, restringiéndose al Pleistoceno y Eoceno (Casamiquela 1976, Jimenez-Huidobro *et al.* 2009, Otero *et al.* 2014). En Chile, se conocen registros provenientes de cuatro localidades (Figura 1), una de ellas presenta huellas de tetrápodo basal en las cercanías de Copiapó (Quebrada Chinchas) asignadas a Carbonífero (Bell y Boyd 1986). Las otras tres han proporcionado hasta ahora restos de anuros fósiles: Quereo (Núñez *et al.* 1983, 1987), Tagua Tagua (Casamiquela 1976, Núñez *et al.* 1987) y Sierra Dorotea (Otero *et al.* 2013). Quereo y Tagua Tagua son localidades que se distribuyen en Chile central y son asignadas a Pleistoceno-Holoceno, mientras que Sierra Dorotea, asignada a Eoceno, corresponde a patagonia chilena, en la Región de Magallanes.

El presente trabajo muestra los hallazgos de anfibios fósiles de Chile, conocidos hasta ahora. Aunque la mayoría corresponde a restos fragmentarios o no están en colecciones conocidas, es posible reconocer la distribución tanto temporal como geográfica, documentándose la presencia de anuros durante el Eoceno de Magallanes y Pleistoceno-Holoceno de Chile central, además de un tetrápodo basal del Carbonífero del norte del país.

Abreviaciones institucionales: SGO-PV: Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo Na-



FIGURA 1. Mapa de Chile muestra los sitios de hallazgos de anfibios en la zona norte, central y austral del país: Quebrada Colorado (Formación Chinchas, Región de Atacama), Quereo (Formación Quereo, Región de Coquimbo), Tagua Tagua (Formación Taguatagua, Región del Libertador Bernardo O'Higgins) y Sierra Dorotea (Formación Río Turbio, Región de Magallanes).

cional de Historia Natural, Quinta Normal, Santiago, Chile. UCHZV: Laboratorio de Zoología de Vertebrados, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

HALLAZGOS POR LOCALIDAD

Quebrada Colorado

Se indica una serie de icnitas atribuidas a un tetrápodo basal (miembros más primitivos del grupo de los tetrápodos, descendientes de peces sarcopterigios), descubiertas en Quebrada Colorado, yacimiento Carbonífero en las cercanías de Copiapó, Región de Atacama (Bell y Boyd 1986). Lamentablemente, estas huellas fueron dejadas in situ y no se volvieron a encontrar.

Contexto Geológico y Edad

La Formación Chinchas (26°58'S; 69°55'W), ubicada en la Quebrada Colorado al este del salar de Maricunga, Región de Atacama, se caracteriza por la presencia de limolita, con una menor proporción de fangolita y arenisca de grano fino. Este yacimiento correspondería a depósitos de relleno de una cuenca lacustre profunda. La fase dominante es una secuencia lutítica laminada y areniscas con estratificación cruzada, acumuladas en un ambiente lacustre (Bell 1985). Esta Formación ha sido asignada al Carbonífero tardío (Sepúlveda y Naranjo 1982).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Infraphylum Gnathostomata Gegenbaur, 1874

Superclase Tetrapoda Broili, 1913

Clase Amphibia Linnaeus, 1758.

Anfibio Basal Indet.

El registro fósil comprende una serie de diez huellas, dos de ellas muy mal preservadas, sin embargo es posible reconocer algunas de ellas (Figura 2). Miden alrededor de 11 cm de largo y 18.8 cm de ancho, ambos en promedio. La distancia promedio entre huellas es de 29,5 cm. La extremidad anterior, al igual que la posterior, se dirige hacia adelante, de manera que la línea media es paralela a la misma huella.

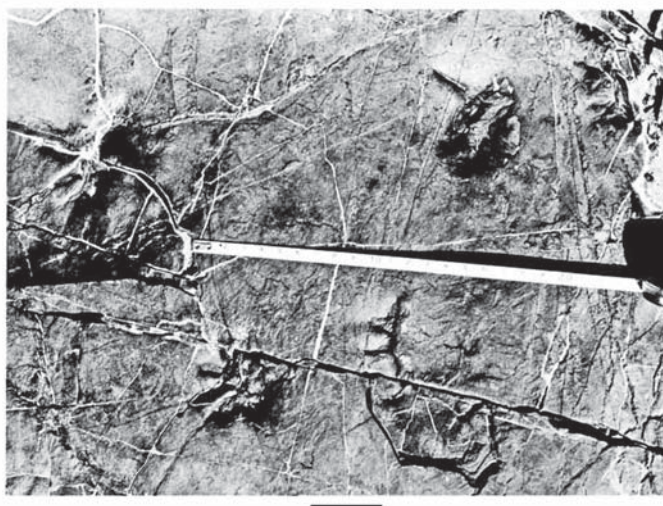


FIGURA 2. Huellas de tetrápodo basal halladas en las cercanías de Copiapó. La fotografía muestra cinco huellas, dos de ellas se observan claramente, y solo en una de ellas se aprecian cinco dígitos. Fotografía cortesía de C.M. Bell. Barra de escala 100 mm.

Las huellas muestran cinco dígitos. Dado que no se observa impresión de garras o de escamas, Bell y Boyd (1986) sugieren que se trataría de un anfibio, y no de un reptil. Utilizando el método de Baird (1952), los autores proponen una distancia aproximada entre cintura pectoral y pélvica de unos 26 cm, excluyendo cabeza y cola, esta última si es que la había.

Quereo

Actualmente, los anuros bufónidos presentan una amplia distribución en Chile, entre los 18°S y 46°S, a través de un gradiente tanto latitudinal como altitudinal (Lobos *et al.* 2010, Méndez *et al.* 2004). El registro fósil muestra que los principales grupos y los patrones de distribución dentro de la familia Bufonidae Gray, 1825, en Sudamérica y América Central se establecieron alrededor del Mioceno (Tihen 1962).

El sitio de Quereo incluyó 59 especímenes de anuros pertenecientes a la familia Bufonidae, entre otros registros fósiles pertenecientes a las familias Equidae, Camelidae, Cervidae, Canidae, Felidae, Mylodontidae y Gomphotheriidae (Núñez *et al.* 1983, Labarca y López 2006). Los especímenes mencionados en el artículo de Núñez *et al.* (1983) hacen referencia a especímenes de tamaño similar a individuos actuales de *Rhinella spinulosa* Wiegmann, 1834. Lamentablemente, los restos fósiles no se encuentran en colecciones conocidas de museos chilenos.

Contexto Geológico y Edad

La Quebrada de Quereo, Región de Coquimbo, se sitúa al pie del barranco de la cordillera de la Costa integrado por planicies litorales, de alturas comprendidas entre 25 y 180 msnm. Se encuentra entre los 31°26'S y 71°29'W, correspondiente a la costa del desierto semiárido de Chile (Labarca y López 2006).

Geológicamente, es posible distinguir tres terrazas: Serenense I, Cuaternario inferior, corresponde a una terraza alta, entre 120-140 msnm caracterizada por clastos angulosos y cantos rodados en la superficie. Herradureense I, Cuaternario medio, entre 20-40 msnm caracterizada por depósitos coluviales. Estas dos terrazas se caracterizan por un sistema de fallas con depósitos cuaternarios. La tercera terraza corresponde a Cachagüense-Vegüense, Cuaternario tardío-Holoceno, con una altura no mayor a 6 msnm. A partir de dataciones radiocarbónicas, se estableció una edad de 11.600±150 y 9.370±180 AP para este sitio (Núñez *et al.* 1994). Los materiales de anuros encontrados corresponden a Cuaternario medio, específicamente Pleistoceno.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Clase Amphibia Linnaeus, 1758

Orden Anura Fischer Von Waldheim, 1813

Suborden Neobatrachia Reig, 1958

Familia Bufonidae Gray, 1825

Este registro fósil corresponde a 59 especímenes de anuros cf. Bufonidae indet. (*sensu stricto*)

Tagua Tagua

El sitio fosilífero Tagua Tagua, Chile, incluyó restos fragmentarios de anfibios, que representan al género *Calyptocephalella* Strand, 1928 (Anura: Calyptocephalellidae). Los restos corresponden al yacimiento Pleistoceno de Tagua Tagua (34°30'S; 71°10'W), en la Región de O'Higgins (Jimenez-Huidobro *et al.* 2009). Parte de este material fue documentado por Rodolfo Casamiquela en el año 1976, aunque estos materiales no fueron especificados, refiriéndose sólo a la presencia de anfibios (cf. *Caudiverbera*) "de tamaño hasta gigantesco" (Casamiquela 1976).

El género de neobatrachios *Calyptocephalella* Strand, está estrechamente vinculado a los myobatrachoides australianos (San Mauro *et al.* 2005, Correa *et al.* 2006, Frost 2009, Woodburne y Case 1996, Vizcaíno *et al.* 1998). Actualmente, *Calyptocephalella* es un género monotípico endémico de Chile, con una sola especie *Calyptocephalella gayi* Dumeril y Bibron, 1841, distribuyéndose desde Ovalle (Región de Coquimbo) hasta Puerto Montt, entre los 50 a 500 m de altitud, en ambientes de ríos y lagunas (Velo y Navarro 1988). Los tamaños máximos descritos, en dos localidades distintas, son 23 cm en un ejemplar,

proveniente de la Provincia de Aconcagua, y de 32 cm de un ejemplar de Concepción (Ceí 1962). Sin embargo, el material de Tagua Tagua sugiere que durante el Pleistoceno alcanzaron tamaños significativamente mayores.

Contexto Geológico y Edad

La ex laguna Tagua Tagua (34°30'S; 71°10'W) se ubica en una rinconada cercana a la cordillera de la Costa (valle del Cachapoal, Región de O'Higgins) y corresponde a una cuenca de alrededor de 100 km² situada al margen oriental de dicha cordillera (Núñez *et al.* 1994). Se extiende de este a oeste formando una figura elíptica (Montané 1968). Los depósitos que constituyen los rellenos de la cuenca laguna Tagua se conocen a través del "socavón" o canal de drenaje que se realizó para desaguar la laguna. Estos rellenos corresponden a dos unidades: unidad inferior denominada Depósitos de Cenizas Ignimbríticas Pumicíticas y la unidad superior lacustre llamada Formación Laguna de Taguatagua (Varela 1976a, 1976b, Núñez *et al.* 1994). Las excavaciones en el sitio Taguatagua 1 (TT1), donde fueron encontrados los restos de anuros, están fechados con isótopo de Carbono-14 en 11.380 ± 320 años (Montané 1968), asignándose a Pleistoceno-Holoceno. Estos materiales se encontraron asociados a gonfoterios, caballos, ciervos, aves y peces, y además a indicios de actividad humana (Núñez *et al.* 1994).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Clase Amphibia Linnaeus, 1758

Orden Anura Fischer Von Waldheim, 1813

Suborden Neobatrachia Reig, 1958

Familia Calyptocephalellidae Reig, 1960

Género *Calyptocephalella* Strand, 1928

Frontoparietal—(Figura 3A). SGO.PV.411.j, frontoparietal izquierdo y derecho de adulto. Este hueso crea el techo del cráneo. Presenta ornamentación con un patrón de panal, de crestas y fosas (siguiendo a Gómez *et al.* 2011) e hiperosificación en forma de tubérculos hasta el borde del hueso, típicos de caliptocefalélidos. Los frontoparietales son pareados, estrechándose en la porción anterior. Contribuye con la porción posterior de la órbita. No presenta fenestra frontoparietal observada en otros anuros.

Maxila—(Figura 3B). SGO.PV.429.a, maxila de adulto. Este hueso presenta el patrón de hiperosificación hasta el borde del hueso, y presenta el mismo patrón de ornamentación. Contribuye con la porción anterolateral de la órbita. Los dientes pedicelados y bicúspides están bien desarrollados, con coronas cónicas arqueadas a lingual.

Mandíbula inferior—(Figura 3C). SGO.PV.429.b, rama mandibular de adulto. Presenta la misma curvatura sinusoidal que individuos actuales de *Calyptocephalella gayi*. Sin embargo, se observa mayor robustez y el proceso coronoides parece ser aún más pronunciado.

Escápula—(Figura 4A). SGO.PV.431.w, escápula adulto, robusta y sinuosamente rectangular, presentando un ala bien desarrollada en su borde anterior. No se observa una separación clara entre el *pars glenoidalis* y *pars acromialis*. SGO.PV.438.c, escápula juvenil presenta la misma forma robusta y rectangular, sin embargo el *pars glenoidalis* es más robusto y se encuentra separado del *pars acromialis*. La lámina anterior se encuentra menos desarrollada. Representa entre un 18 y 25% respecto del tamaño de escápula adulta. Osificada.

Coracoides—(Figura 4B). SGO.PV.428.a, coracoides adulto, este hueso presenta una forma de abanico, grueso, robusto y cóncavo en el borde anterior. SGO.PV.432.a, coracoides juvenil presenta la misma forma que en adultos, pero más esbelto. Su tamaño representa entre un 30 y 40% respecto al tamaño de este mismo hueso en adultos. Osificado.

Ilion—(Figura 4D). SGO.PV.427.i, ilion adulto es un hueso alargado, el más largo de la cintura pélvica, aplanado mediolateralmente y curvado ventralmente, con cresta ilíaca pronunciada (Figura 4D). El cuerpo del hueso presenta expansiones acetabulares prominentes y el acetábulo es redondeado. SGO.PV.440.c, ilión de juvenil, presenta las mismas características que el hueso en adultos, con la diferencia que no se observa una cresta ilíaca desarrollada. Su tamaño equivale entre 9 y 25% del tamaño del mismo hueso

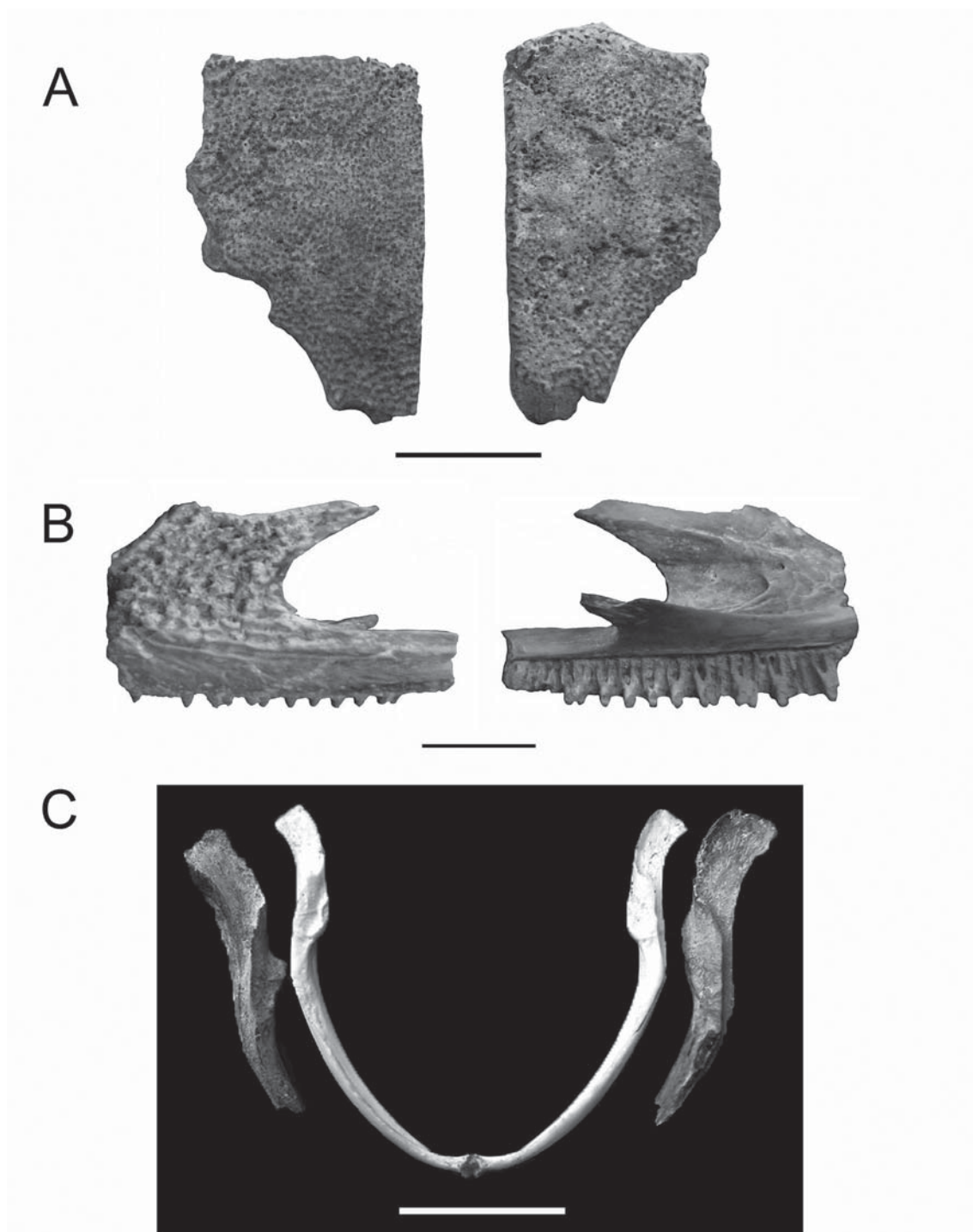


FIGURA 3. Caracteres craneales de *Calyptocephalella* de Tagua Tagua: A. SGO.PV.411.j, frontoparietal izquierdo y derecho vista dorsal, no pertenecen al mismo espécimen. B. SGO.PV.429.a, maxila izquierda, vista lateral y medial. C. SGO.PV.429.b, procesos coronoides de rama mandibular, comparados con *Calyptocephalella gayi* actual UCHZV600. Barras de escala A y B, 10 mm; C, 30 mm.

en adultos. Osificado.

Isquiión—(Figura 4E). SGO.PV.419.k, isquiión adulto fusionado al iliión. Presenta una forma ovoide, con acetábulo redondeado. SGO.PV.440.d, isquiión juvenil, presenta forma ovoide, sin embargo el borde acetabular es más aplanado. No se encuentra fusionado a iliión, y su tamaño representa alrededor de un 30% del tamaño adulto. Osificado.

Húmero—hueso largo con un cóndilo proximal que articula con la cintura escapular y un cóndilo ventral que articula con el radioulna. SGO.PV.410.a, húmero adulto (Figura 5B), presenta cresta deltoides (*cresta ventralis*) en la mayor parte del hueso, desde la porción proximal hacia la distal, alcanzando aproximadamente dos tercios del hueso completo. La porción distal presenta una bola ventral (*eminencia capitata*) de gran tamaño, posicionada lateralmente, y un cóndilo ulnar grande, sobrepasando al ventral. SGO.PV.420.f, húmero juvenil (Figura 5C). Aunque este hueso no se encuentra completo, es posible ver la gran similitud con el hueso adulto, aunque la bola ventral parece ser más pequeña en relación al largo y ancho del hueso completo. Osificado.

Radioulna—(Figura 4C). SGO.PV.411.e, radioulna adulto, dorsoventralmente ancha y algo aplanada en vista lateral. Acetábulo redondo, cóncavo y pronunciado en la zona donde articula con el húmero. SGO.PV.437.f, radioulna juvenil, presenta las mismas características que adultos, donde los huesos radio y ulna están fusionados. El acetábulo es redondo y cóncavo. Su tamaño equivale entre un 20 y 40% respecto del tamaño adulto. Osificada.

Tanto los elementos craneales como postcraneales se encuentran en buen estado de preservación. La comparación del material osteológico de anfibios provenientes del yacimiento no presenta diferencias morfológicas, tampoco estructurales respecto a los esqueletos de los especímenes actuales de *Calyptocephalella gayi*, salvo el tamaño (30% y 50% más grandes), establecidos a partir del largo y ancho de frontoparietal, maxila, escápula, coracoides, iliión, isquiión, y radioulna. Los fragmentos craneales de frontoparietal, escamoso y maxila presentan el patrón de ornamentación e hiperosificación en forma de tubérculos hasta el borde del hueso (Parker 1881, Reinbach 1939, Schaeffer 1949, Reig 1960, Lynch 1971, Muzzopappa y Báez 2009), observado en ceratofrinos y en *Calyptocephalella*, taxa con cráneos hiperosificados (Báez y Peri 1990). Las mandíbulas son robustas y presentan la misma curvatura sinusoidal observada en *Calyptocephalella gayi* (UCHZV600) con un mayor desarrollo del proceso coronoides (Figura 3).

Entre los restos fósiles de *Calyptocephalella*, se observan huesos de individuos juveniles postmetamórficos (Figura 4). A partir de mediciones morfológicas de isquiión, iliión, escápula, coracoides y radioulna, es posible establecer que los juveniles representan aproximadamente entre un 20% y 40% del tamaño de huesos adultos (Cuadro 1). La morfología de huesos de juveniles es similar a los adultos, y dado que se

CUADRO 1: Se presentan diferencias de tamaño entre estadios adultos y juveniles de *Calyptocephalella* sp provenientes del yacimiento Tagua Tagua. En base a los promedios de ancho y largo de los huesos de las cinturas pélvica y escapular, se establece el porcentaje que representa cada hueso de individuos juveniles, con respecto al mismo hueso de individuos adultos.

		Adulto (mm)	Juvenil (mm)	Porcentaje tamaño juvenil respecto adulto (%)
Ilión	largo	8,50	0,71	8,24
	ancho	20,43	5,12	25,00
Isquiión	largo	17,22	4,48	30,82
	ancho	34,81	6,12	31,25
Escápula	largo	31,78	9,78	26,16
	ancho	17,56	5,49	17,53
Coracoides	largo	15,01	6,61	44,00
	ancho	10,61	3,38	32,08
Radio-ulna	largo	44,28	17,70	39,95
	ancho	11,30	2,42	21,24



FIGURA 4. Comparación de caracteres de especímenes adultos y juveniles postmetamórficos de *Calyptocephalella* de Tagua Tagua: A. SGO.PV.438.c, escápula juvenil; SGO.PV.431.w, escápula de adulto. B. SGO.PV.432.a, coracoides de espécimen juvenil; SGO.PV.428.a, coracoides espécimen adulto. C. SGO.PV.437.f, radioulna de juvenil; SGO.PV.411.e, radioulna de adulto. D. SGO.PV.440.c, iliún de juvenil; SGO.PV.427.i, iliún de adulto. E. SGO.PV.440.d, isquiún de espécimen juvenil; SGO.PV.419.k, isquiún de espécimen adulto, se encuentra fusionado al iliún. Barras de escala 10 mm. Abreviaciones anatómicas: il, iliún; is, isquiún.

encuentran osificados es posible afirmar que corresponderían a estadios postmetamórficos (Muzzopappa y Nicoli 2010). Los restos maxilares presentan la misma ornamentación e hiperosificación observada en adultos. En individuos adultos el isquiún e iliún se encontraron fusionados, característica no encontrada en juveniles, donde el borde de los huesos correspondiente a la sutura es suave. Esto es concordante con el desarrollo osteológico, en el cual los huesos se fusionan a medida que avanza la ontogenia. Además, la región acetabular del isquiún en juveniles aún no presenta la forma típica de adultos, sino que es más ancho y plano en el borde.

De esta manera, se describen por primera vez restos fósiles de anuros de Chile, y sus series ontogenéticas con asignación cf. *Calyptocephalella*.

Sierra Dorotea

Se señala un fragmento de húmero recolectado en la zona austral de Chile, que ha sido identificado como anuro (Amphibia) basado en la bola ventral situada distalmente, y la presencia de dos epicóndilos, lateral y cubital. Las comparaciones con neobatraquios sudamericanos fósiles y actuales, así como la evaluación del registro fósil conocido en la parte sur de este continente, sugieren relaciones taxonómicas con

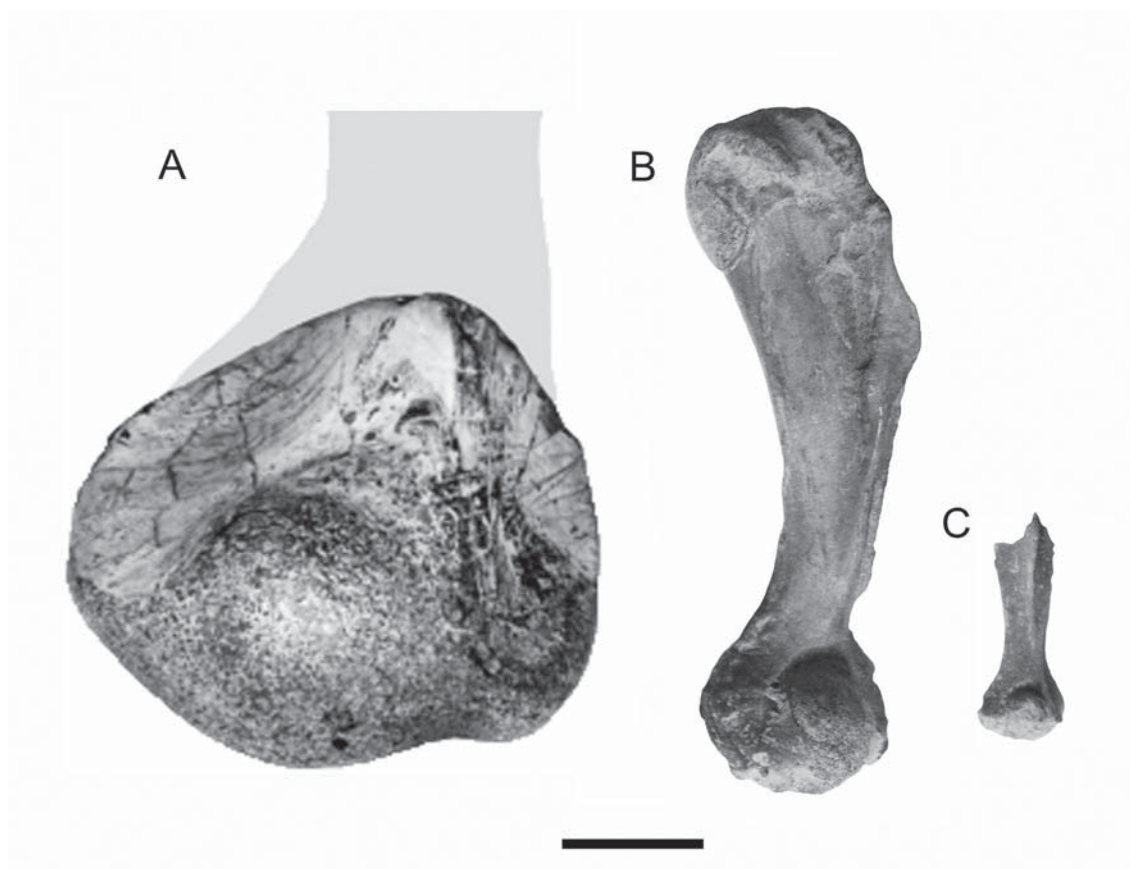


FIGURA 5. Comparación de tamaño entre A. el specimen SGO.PV.6579 de Sierra Dorotea; B y C, húmeros de *Calyptocephalella* de los depósitos pleistocénicos de Tagua Tagua (Jimenez-Huidobro et al, 2009). Barra de escala 10 mm.

Calyptocephalellidae (Australobatrachia), por lo que es asignado a esta familia (Otero *et al.* 2014). Este material representa el primer caso de esta familia en las altas latitudes de América del Sur y el primer anfibio fósil en la zona austral chilena. Además, este espécimen sería evidencia de uno de los más grandes anuros fósiles conocidos hasta la fecha.

Contexto Geológico y Edad

El espécimen fue recolectado por los investigadores del Proyecto Anillo Antártico (Anillo Antártico ARTG-04, CONICYT 2007-2009) en enero de 2008, en las laderas más altas de Sierra Dorotea, situada en los 51°35'S y 72°22'W, región de Magallanes. Los niveles fosilíferos corresponden a areniscas amarillas y conglomerados finos, que incluyen abundante fauna de vertebrados. Estos niveles han sido reconocidos como parte de la Formación Río Turbio (Feruglio 1938, Malumián y Caramés 1997), descrito originalmente en Argentina, con continuidad a lo largo de la frontera internacional (Sallaberry *et al.* 2010). Tanto invertebrados fósiles encontrados *in situ*, como restos de vertebrados recolectados en la localidad, y microfósiles en el lado argentino de la Formación Río Turbio, se ha sugerido una edad de finales del Eoceno (Griffin 1991, Malumián y Caramés 1997, Sallaberry *et al.* 2010).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Anura Fischer Von Waldheim, 1813

Neobatrachia Reig, 1958

Australobatrachia Frost *et al.*, 2006

Calyptocephalellidae Reig, 1960

Calyptocephalellidae indet.

El espécimen SGO.PV.6579 corresponde al extremo distal de un húmero de tamaño muy grande (Figura 5). Dado el estado de osificación y las estructuras articulares bien diferenciadas, el espécimen corresponde a un individuo postmetamórfico, probablemente adulto. La bola ventral del húmero se encuentra bien desarrollada y osificada (= eminencia capitata), bordeada por el epicóndilo cubital y lateral. Se conserva una pequeña porción de la diáfisis, con sección transversal distal de forma triangular, con una cavidad medular reducida y el tejido bien osificado.

Características como la posición lateral del cóndilo ventral, el gran porcentaje del este cóndilo participando en la porción distal, y el gran tamaño del cóndilo ulnar, extendiéndose más allá del cóndilo ventral, en conjunto a la gran similitud con individuos de actuales *Calyptocephalella gayi*, sugieren que se trataría de un anuro caliptocefalélido de gran tamaño (Otero *et al.* 2014).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Es posible reconocer la presencia de tres anuros, dos de ellos pertenecientes a la familia Calyptocephalellidae y uno a Bufonidae, además de un tetrápodo basal indeterminado proveniente del norte del país.

La divergencia molecular de caliptocefalélidos de Sudamérica y su grupo hermano, los myobatrachoideos australianos, es consistente con el registro fósil conocido de la familia (Frost *et al.* 2006, Pyron y Wiens 2011), que datan del Cretácico (Bossuyt y Roelants 2009). Esta divergencia de Australobatrachia es debida a la vicarianza producto del quiebre del supercontinente Gondwana a principios del periodo Cretácico (Frost *et al.*, 2006), resultando en un relicto gondwánico en Sudamérica.

Calyptocephalella es un anuro con sólo una especie viviente en la actualidad, sin embargo, el registro fósil permite reconocer más especies del género, provenientes del Eoceno, Oligoceno y Mioceno argentino, tales como *C. pichileufuensis*, *C. casamayorensis*, *C. calqueni* y *C. parodii* (Gómez *et al.* 2011, Muzzopappa y Báez 2009). El registro de especímenes caliptocefalélidos de Chile permiten reconocer su presencia durante el Eoceno en la zona austral y el Pleistoceno en la zona central. Un estudio sistemático de *Calyptocephalella* procedente de Chile y Argentina haría posible un mayor entendimiento de la evolución del género en Sudamérica. El material de *Calyptocephalella* proveniente de Tagua Tagua permite reconocer diferentes estadios de desarrollo, donde se encuentran tanto especímenes adultos como juveniles postmetamórficos, lo que resulta crucial en la comprensión de modos de crecimiento esquelético durante la ontogenia. Se reconoce una disminución de tamaño de especímenes de esta familia en el tiempo. Los especímenes adultos de Tagua Tagua son entre 30% y 50% más grandes que adultos de la especie actual *C. gayi*, y el registro de Sierra Dorotea, si bien es sólo un fragmento de húmero, parece ser aún de mayor tamaño. Pero este fenómeno no se ha documentado sólo en Chile, restos óseos pertenecientes a los niveles del Paleoceno de la Formación Salamanca en Argentina han mencionado caliptocefalélidos, incluyendo individuos de gran tamaño (Bonaparte *et al.* 1993).

Tanto los especímenes provenientes de Quereo, como Quebrada Colorada no están disponibles para estudio. De los anuros bufónidos solo existe una referencia de ellos en un artículo (Núñez *et al.* 1983), sin embargo no han sido propiamente estudiados, dado que no se encuentran en colecciones conocidas. Las huellas de tetrápodo basal son un registro poco informativo en términos taxonómicos, sin embargo permiten reconocer fauna carbonífera en el norte del país. Es importante señalar la naturaleza de cinco dígitos

de las icnitas, dado que existieron géneros más ancestrales que presentaban polidactilia.

Estos cuatro registros fósiles muestran el potencial fosilífero de Chile, aún no explotado en términos de fauna anfibia. Lamentablemente el registro fósil de anfibios en el país es aún relativamente pobre, y los especímenes no se encuentran disponibles para estudio, salvo los registros de calyptocefalélidos. Una vez que se realicen estudios de microvertebrados, probablemente aparecerán nuevos elementos que ayudarán a completar el registro fósil de anfibios en Chile y entender su historia en Sudamérica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen especialmente a David Rubilar-Rogers (Museo Nacional de Historia Natural, Santiago) por el acceso a materiales pertenecientes a las colecciones incluídas en el presente capítulo. P. Jimenez-Huidobro agradece a Michael Bell (University of Gloucestershire, UK) por permitir el uso de fotografías del artículo Bell y Boyd (1986).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, J. S.
2001 The phylogenetic trunk: Maximal inclusion of taxa with missing data in an analysis of the Lepospondyli (Vertebrata, Tetrapoda). *Systematic Biology* 50: 170–193.
- BÁEZ, A.M.
1981 Redescription and relationships of *Saltenia ibanezi*, a late cretaceous pipid frog from northwestern Argentina. *Ameghiniana* 18: 127–164.
- BÁEZ, A.M.
1987 The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part III Anurans. *Revista de Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* 3: 121–130.
- BÁEZ, A.M.
2000 Tertiary anurans from South America, en: H. HEATWOLE y R. L. CARROLL (eds.), *Amphibian biology*, pp. 1388–1401; Surrey Beatty & Sons (Chipping Norton).
- BÁEZ, A.M. y S. PERÍ
1989 *Baurubatrachus pricei*, nov. gen. et sp., un anuro del Cretácico Superior de Minas Gerais, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 61: 447–458.
- BÁEZ, A.M. y S. PERÍ
1990 Revisión de *Wawelia gerholdi*, un Anuro del Mioceno de Patagonia. *Ameghiniana* 27: 379–386.
- BÁEZ, A.M. y L.A. PUGENER
1998 A new Paleogene pipid frog from northwestern Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 511–524.
- BÁEZ, A. M., P. MUZZOPAPPA y L. NICOLI
2007 Anurans from the Candeleros Formation (?Cenomanian–Turonian) of west-central Argentina: new evidence for pipoid evolution. *Cretaceous Research* 28: 1005–1016.
- BÁEZ, A.M., C.A. SCANFERLA, F.L. AGNOLIN, M. CENIZO y M. DE LOS REYES
2008 Pipid frog from the Pleistocene of the Pampas of southern South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 1195–1198.
- BÁEZ, A.M., G.J. MOURA y R.O. GÓMEZ
2009 Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians. *Cretaceous Research* 30 (4): 829–846.
- BÁEZ, A.M., R.O. GÓMEZ, L.C., RIBEIRO, A.G. MARTINELLI, V. TEIXEIRA y M.L. FERRAZ
2012 The diverse Cretaceous neobatrachian fauna of South America: *Uberabatrachus carvalhoi*, a new frog from the Maastrichtian Marília Formation, Minas Gerais, Brazil. *Gondwana Research* 22 (3): 1141–1150.
- BAÉZ, A.M. y L. TRUEB
1997 Redescription of the Paleogene *Shelania pascuali* from Patagonia and its bearing on the relationships of fossil and recent pipoid frogs. *Natural History Museum, The University of Kansas, Scientific Papers* 4: 1–41.
- BAIRD, D.
1952 Revision of the Pennsylvanian and Permian footprints *Limnopus*, *Allopus* and *Baropus*. *Journal of Paleontology* 26: 832–840.
- BELL, C.M.
1985 The Chinchas Formation: An Early Carboniferous Lacustrine Succession in the Andes of Northern Chile. *Revista Geológica de Chile* 24: 29–48.

- BELL, C.M. y M.J. BOYD
1986 A tetrapod trackway from the Carboniferous of Northern Chile. *Palaeontology* 29: 519–526.
- BENTON, M.J.
2005 *Vertebrate Palaeontology* (third edition): Oxford, UK, Blackwell, 472 p.
- BONAPARTE, J.F., L. VAN VALEN y A. KRAMARZ
1993 La fauna local de Punta Peligro. Paleoceno inferior de la provincia de Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monograph* 14:1–61.
- BOSSUYT, F. y K. ROELANTS
2009 Frogs and toads (Anura), en: B. HEDGES y S. KUMAR (eds.), *The Timetree of Life*, pp. 357–364. Oxford University Press (Nueva York).
- BUCHACHER, C.O.
1993 Field studies on the small Surinam toad, *Pipa arrabali*, near Manaus, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 14: 69–59.
- CASAMIQUELA, R.M.
1976 Los vertebrados fósiles de Tagua Tagua. En: *Actas I Congreso Geológico Chileno*. Santiago 87–102.
- CARROLL, R.L.
1992 The primary radiation of terrestrial vertebrates. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 20 45–84.
- CEI, J.M.
1962 *Batracios de Chile*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago de Chile, 128 pp.
- CORREA, C., A. VELOSO P. ITURRA, y M.A. MÉNDEZ
2006 Phylogenetic relationships of Chilean leptodactylids: a molecular approach based on mitochondrial genes 12S and 16S. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 435–450.
- DUELLMAN, W.E. y L. TRUEB
1994 *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill.
- FERUGLIO, E.
1938 El Cretácico Superior del Lago San Martín (Patagonia) y de las regiones adyacentes. *Physis* 12: 293–342.
- FROST, D.R.
2009 Amphibian species of the world 5.3, an online reference. American Museum of Natural History, New York. Research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/. Accessed March 5, 2010.
- FROST, D.R., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R.H. BAIN, A. HASS, C.F.B. HADDAD, R.O. DE SÁ, A. CHANNING, M. WILKINSON, S. DONNELLAN, C.J. RAXWORTHY, J.A. CAMPBELL, B.L. BLOTTO, P. MOLDER, R.C. DREWES, R.A. NUSSBAUM, D.J. LYNCH, D. GREEN, y W. WHELLER
2006 The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 279: 1–370.
- GAYET, M., L. MARSHALL, T. SEMPERE, F.J. MEUNIER, H. CAPPETTA Y J.C. RAGE
2001 Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). *Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 169(1): 39–68.
- GÓMEZ, R.O., A.M. BÁEZ y P. MUZZOPAPPA
2011 A new helmeted frog (Anura: Calyptocephalellidae) from an Eocene subtropical lake in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 50–59.
- GRIFFIN, M.
1991 Eocene bivalves from the Río Turbio Formation, southwestern Patagonia (Argentina). *Journal of Paleontology* 65: 119–146.
- JIMÉNEZ-HUIDOBRO P., C.S. GUTSTEIN, M. SALLABERRY y D. RUBILAR-ROGERS
2009 Anuros del pleistoceno de Chile central. En: *XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, San Rafael 39.
- LABARCA, R.O. y P.G. LÓPEZ
2006 Los Mamíferos Finopleistocénicos de la Formación Quebrada Quereo (IV Región, Chile): Biogeografía, Bioestratigrafía e inferencias Paleoambientales. *Mastozoología Neotropical* 13: 81–101.
- LAURIN, M.
1998 A reevaluation of the origin of pentadactyly. *Evolution* 52: 1476–1482.
- LAURIN, M. y R.R. REISZ
1999 A new study of *Solenodonsaurus janenschi*, and a reconsideration of amniote origins and stegocephalian evolution. *Canadian Journal of Earth Sciences* 36 (8): 1239–1255.

- LEE, M.S. y J.S. ANDERSON
2006 Molecular clocks and the origin (s) of modern amphibians. *Molecular phylogenetics and evolution* 40 (2): 635–639.
- LOBOS, G., HERNANDEZ, H., CATTAN, P., MENDEZ, M.A., GALLARDO, C., CAMPOS, L., y C. CORREA
2010. Atlas de Biodiversidad de Anfibios y Reptiles de la Región Metropolitana de Chile, Una herramienta para la gestión de los recursos naturales [en línea]. Dirección URL: <<http://www.atlasherpetozoos.cl/>>. [Consulta: 28/01/2015].
- LYNCH, J.D.
1971 Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas* 53: 1–128.
- MALUMIÁN, N. y A. CARAMÉS
1997 Upper Campanian–Paleogene from the Río Turbio coal measures in southern Argentina: micropaleontology and the Paleocene/Eocene boundary. *Journal of South American Earth Sciences* 10:187–201.
- MARTINELLI, A. y A.M. FORASIEPI
2004 Late cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro Province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 257–305.
- MÉNDEZ, M.A., E.R. SOTO, C. CORREA, A. VELOSO, E. VERGARA, M. SALLABERRY y P. ITURRA
2004 Morphological and genetic differentiation among Chilean populations of *Bufo spinulosus* (Anura: Bufonidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 559–567.
- MILNER, A.R.
1990 The radiations of temnospondyl amphibians. *Systematics Association Special Volumen* 42: 321–349.
- MONTANÉ, J.
1968 Paleo-Indian Remains from Laguna de Tagua Tagua, Central Chile. *Science* 161: 1137–1138.
- MUZZOPAPPA, P. y A.M. BÁEZ
2009 Systematic status of the mid–Tertiary neobatrachian frog *Calyptocephalella canqueli* from Patagonia (Argentina), with comments on the evolution of the genus. *Ameghiniana* 46: 113–125.
- MUZZOPAPPA, P. y L. NICOLI
2010 A Glimpse at the Ontogeny of the Fossil Neobatrachian Frog *Calyptocephalella canqueli* from the Deseadan (Oligocene) of Patagonia, Argentina. *Acta Paleontologica Polonica* 55: 645–654.
- NÚÑEZ, L., J.A. VARELA y R. CASAMIQUELA
1983 Ocupación paleoindio en Quereo, reconstrucción multidisciplinaria en el territorio semiárido de Chile. Universidad del Norte, Antofagasta. p 34.
- NÚÑEZ, L., J.A. VARELA y R. CASAMIQUELA
1987 Ocupación paleoindio en el Centro-Norte de Chile: adaptación circunlacustre en las tierras bajas. *Estudios Atacameños* 8: 142–185.
- NÚÑEZ, L., J.A. VARELA, R. CASAMIQUELA. y C. VILLAGRÁN
1994 Reconstrucción Multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, Centro de Chile. *Latin American Antiquity* 5: 99–118.
- OTERO, R.A., P. JIMENEZ-HUIDOBRO, S. SOTO-ACUÑA y R.E. YURY-YÁÑEZ
2014 Evidence of a giant helmeted frog (Australobatrachia, Calyptocephalellidae) from Eocene levels of the Magallanes Basin, southernmost Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 55: 133–140.
- PARKER, W.K.
1881 On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part III. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 172: 1–266.
- PYRON, R.A. y J.J. WIENS
2011 A large-scale phylogeny of Amphibia with over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:543–583.
- RAGE, J.C. Y Z.B. y .N.Ë.K. ROCEK
1989 Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the early Triassic. *Palaeontographica A* 206: 1–16.
- REIG, O.A.
1958 Proposiciones para una nueva macrosistemática de los anuros. *Physis* 21: 109–118.

- REIG, O.A.
1960 Las relaciones genéricas del anuro chileno *Calyptocephalella gayi* (Dum. and Bibr.). En: Actas y Trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoología 4: 113–131.
- REINBACH, W.
1939 Untersuchungen über die Entwicklung des Kopfskeletts von *Calyptocephalus gayi* (mit einem Anhang über das Os supratemporale der anuren Amphibien). Zeitschrift für Naturwissenschaften 72: 211–362.
- SALLABERRY, M., R.E. YURY-YÁÑEZ, R.A. OTERO, S. SOTO-ACUÑA y T. TORRES
2010 Eocene birds from the southwestern margin of southernmost South America. Journal of Paleontology 84: 1061–1070.
- SAN MAURO, D., M. VENCES, M. ALCOBENDAS, R. ZARDOYA. y A. MEYER
2005 Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangea. American Naturalist 165: 590–599.
- SCHAEFFER, B.
1949 Anurans from the early tertiary of Patagonia. Bulletin of the American Museum of Natural History 93: 41–68.
- SCHOCH, R.R. y R.L. CARROLL
2003 Ontogenetic evidence for the Paleozoic ancestry of salamanders. Evolution and development 5 (3): 314–324.
- SEPÚLVEDA, P. y J.A. NARANJO
1982 Hoja Carrera Pinto: Región de Atacama: carta geológica de Chile 1: 100.000. Servicio Nacional de Geología y Minería. Santiago.
- TIHEN, J.A.
1962 A Review of New World Fossil Bufonids. American Midland Naturalist 68: 1–50.
- VALLIN, G. y LAURIN, M.
2004 Cranial morphology and affinities of *Microbrachis*, and a reappraisal of the phylogeny and lifestyle of the first amphibians. Journal of Vertebrate Paleontology 24(1): 56–72.
- VARELA, J.A.
1976a Estudio Estratigráfico-Sedimentológico de los depósitos de laguna Tagua Tagua, Provincia de O'Higgins. Memoria de prueba para optar al título de geólogo. Departamento de Geología, Universidad de Chile.
- VARELA, J.A.
1976b Geología del Cuaternario de Laguna Tagua Tagua (Provincia de O'Higgins). En: Actas I Congreso Geológico Chileno. Santiago 81–113.
- VELOSO, A.
2006. Batracios de la Cuenca Hidrográfica de Chile: origen, diversidad y estado de conservación. En macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile. Editorial Universitaria, pp 103–140.
- VELOSO A. y J. NAVARRO
1988 Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. Bolletino del Museo Regionale dei Scienze Naturali 6: 481–539.
- VIZCAÍNO, S.F., R. PASCUAL, M. REGUERO y F.J. GOIN
1998 Antarctica as background for mammalian evolution. In: Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica, Publicación Especial N° 5 Asociación Paleontológica Argentina, pp. 199–209.
- WOODBURNE, M.O. y J.A. CASE
1996 Dispersal, vicariance, and the post-Gondwana Late Cretaceous to early Tertiary biogeography from South America to Australia. Journal of Mammalian Evolution 3:121–161.

MOSASAURIOS (SQUAMATA: MOSASAUROIDEA) DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE CHILE

PAULINA JIMÉNEZ-HUIDOBRO (1), RODRIGO A. OTERO (2), SERGIO SOTO-ACUÑA (2,3) y MARIO E. SUÁREZ (2)

(1) Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta, T6G 2E9, Canada; jimenezh@ualberta.ca

(2) Red Paleontológica U-Chile. Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología, Universidad de Chile. Las Palmeras 3425, Santiago, Chile; otero2112@gmail.com, arcosaurio@gmail.com, mariosuarezp@gmail.com

(3) Área de Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Parque Interior Quinta Normal s/n, Santiago, Chile

RESUMEN

Se presenta la primera síntesis de los hallazgos de mosasaurios (Squamata: Mosasauroidae) del Cretácico Superior de Chile. Casi la totalidad de los materiales recolectados hasta ahora provienen de diferentes localidades de la costa de Chile central, junto con una única localidad en el extremo sur del país, cuyas edades varían entre el Maastrichtiano temprano a tardío. Los materiales recuperados corresponden a dientes aislados y restos muy fragmentarios, por lo que resulta difícil realizar una determinación taxonómica a nivel de género o especie, sin embargo permiten reconocer la existencia de al menos dos morfotipos diferentes en Chile central, representados tanto por un taxón afín a mosasaurios tylosaurinos, así como un taxón de tamaño reducido, referido tentativamente a halisaurinos. El único hallazgo del sur de Chile muestra afinidades a una forma común y abundante de Antártica, sin embargo, esta última es aún pobremente conocida. Los hallazgos aquí presentados son discutidos en términos de sistemática y distribución paleobiogeográfica, además de su aporte al conocimiento de la herpetofauna de la Provincia Biogeográfica Weddelliana.

Palabras clave: Squamata, Mosasauroidae, Maastrichtiano, paleobiogeografía, Provincia Weddelliana.

ABSTRACT

We present the first checklist of mosasaur findings (Squamata: Mosasauroidae) from the Late Cretaceous of Chile. Almost all of the material collected so far come from different localities on the coast of central Chile, with a single locality in the southernmost part of the country, whose ages range from early to late Maastrichtian. The recovered material corresponds to isolated teeth and very fragmentary remains, making it difficult any taxonomic identification to genus or species level. However, we recognize the existence of at least two different morphotypes in central Chile, represented by taxon related to tylosaurine mosasaurs, and a taxon of small size, tentatively referred to the halisaurines. The only finding from southern Chile shows affinities to a common and abundant form from Antarctica, however, the latter is still poorly known. The findings presented here are discussed in terms of systematics and paleogeographic distribution, adding to the knowledge of the herpetofauna of the Weddellian Biogeographic Province.

Key words: Squamata, Mosasauroidae, Maastrichtian, paleobiogeography, Wedellian Province.

INTRODUCCIÓN

Los mosasaurios corresponden a un grupo extinto de reptiles marinos pertenecientes al orden Squamata, un clado de amniotas que incluye aproximadamente 7000 especies vivientes y más de 1000 formas fósiles conocidas (Caldwell 2005). Resultaron ser un grupo altamente diverso y ampliamente distribuido en los mares del Cretácico Superior, comprobándose su presencia hasta fines de dicho período. El grupo habitó mares epicontinentales subtropicales de profundidad y salinidad variables, alcanzando una amplia distribución geográfica con evidencias en todos los continentes (Fernández *et al.* 2008), siendo más abundantes en el hemisferio norte. En Sudamérica existen antecedentes provenientes del Maastrichtiano de Argentina (Ameghino 1893, Gasparini *et al.* 2001, Fernández *et al.* 2008), del Turoniano-Coniciario de Brasil (Carvalho y Azevedo 1988, Bengston y Lindgren 2005), Turoniano-Campaniano de Colombia

(Páramo 1994, Páramo-Fonseca 2012), Santoniano de Perú (Caldwell y Bell 1995) y del Maastrichtiano de Chile (Suárez *et al.* 2003, Suárez y Otero 2009, Jiménez-Huidobro *et al.* 2010, Otero *et al.* 2012). También han sido reconocidos en el Campaniano-Maastrichtiano de Antártica (Martin *et al.* 2002, Novas *et al.* 2002, Martin y Fernández 2007, Fernández y Martin 2009).

Los hallazgos de mosasaurios siguen siendo escasos dentro de la herpetofauna marina del Cretácico Superior en el margen oriental del Pacífico. Sin embargo, el estudio del registro fósil de mosasaurios en Chile central es de especial relevancia ya que incluye a las localidades más septentrionales dentro de la Provincia Biogeográfica Weddelliana (Zinsmeister 1979, 1982: PBW en adelante). Estas localidades han proporcionado evidencias locales que sugieren una herpetofauna marina de composición mixta, con representantes propiamente weddellianos y además formas afines a las del hemisferio norte (Gasparini y Biró-Bagóczy 1986, Otero *et al.* 2012).

El presente trabajo da cuenta de los hallazgos de mosasaurios reconocidos en Chile hasta la fecha. A pesar que en su mayoría corresponden a restos fragmentarios, es posible reconocer su distribución paleogeográfica local, su rango cronoestratigráfico y una discreta diversidad de mosasaurios en las costas chilenas durante el Cretácico Superior, mientras que el único hallazgo hasta ahora conocido en el extremo sur del país, muestra afinidades con formas contemporáneas de Antártica.

Abreviaciones institucionales: CPMC: Colección paleontológica, Museo de Historia Natural de Concepción, Chile. MPC: Colección Paleontológica, Museo Paleontológico de Caldera, Caldera, Chile. Q: Museo Geológico Profesor Lajós Biró-Bagóczy, Universidad de Concepción, Chile. SGO.PV: Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo Nacional de Historia Natural, Quinta Normal, Santiago, Chile.

PROCEDENCIA Y CONTEXTO GEOLÓGICO DE LOS MATERIALES

En Chile, cuatro localidades han proporcionado hasta ahora restos atribuibles a mosasaurios (Figura 1). Tres localidades se distribuyen en la costa de Chile central, y litológicamente corresponden en todos los casos a rocas sedimentarias de origen marino depositadas durante el desarrollo de la Cuenca de Quiriquina (Spalletti y Franzese 2007), con edades acotadas a la parte alta del Cretácico. La última localidad se ubica en la Región de Magallanes y corresponde a depósitos contemporáneos de la cuenca homónima.

Cocholgue, Región del Biobío (36°35'S; 72°58'W)

El material más completo hasta ahora recolectado en Chile proviene desde esta caleta. Los niveles portadores del material son parte de la paracualidad tipo de la Formación Quiriquina (Biró-Bagóczy 1982). Esta unidad corresponde a una sucesión de areniscas y conglomerados muy fosilíferos, cuya edad fue asignada originalmente por el mencionado autor al Campaniano-Maastrichtiano. De acuerdo a correlaciones bioestratigráficas principalmente basadas en ammonoideos, Stinnesbeck (1986) asignó esta formación exclusivamente al Maastrichtiano, y posteriormente ha sido restringida al Maastrichtiano tardío sobre correlaciones bioestratigráficas (Salazar *et al.* 2010, Stinnesbeck 1996).

Loanco, Región del Maule (35° 35" S; 72° 37" W)

Restos fragmentarios de mosasaurios correspondientes a dos formas diferentes han sido recuperados en esta localidad. Los niveles fosilíferos han sido considerados inicialmente como parte de la Formación Chanco (Cecioni 1983), asignada por este autor al Campaniano y estratigráficamente correlacionada con la base de la Formación Quiriquina. La presencia de los bivalvos *Cardium acuticostatum* (D'Orbigny), *Pacitrigonia hanetiana* (D'Orbigny), y los ammonoideos *Pachydiscus* sp., *Kosmaticeras* sp., *Gunnarites* sp., *Pseudophyllites indra* (Forbes) y *Lytoceras kayei* Forbes (Tavera 1988) muestran que esta fauna presenta una directa afinidad con aquella descrita para la Formación Quiriquina, mientras que la composición litológica y sucesión estratigráfica no presenta drásticas diferencias con la mencionada unidad, salvo en sus respectivos espesores. Observaciones de campo han permitido además comprobar que los vertebrados cretácicos hallados hasta ahora en la localidad son coincidentes en todos los casos con formas previamente reconocidas en la Formación Quiriquina (Suárez y Otero 2009). Lo anterior indica

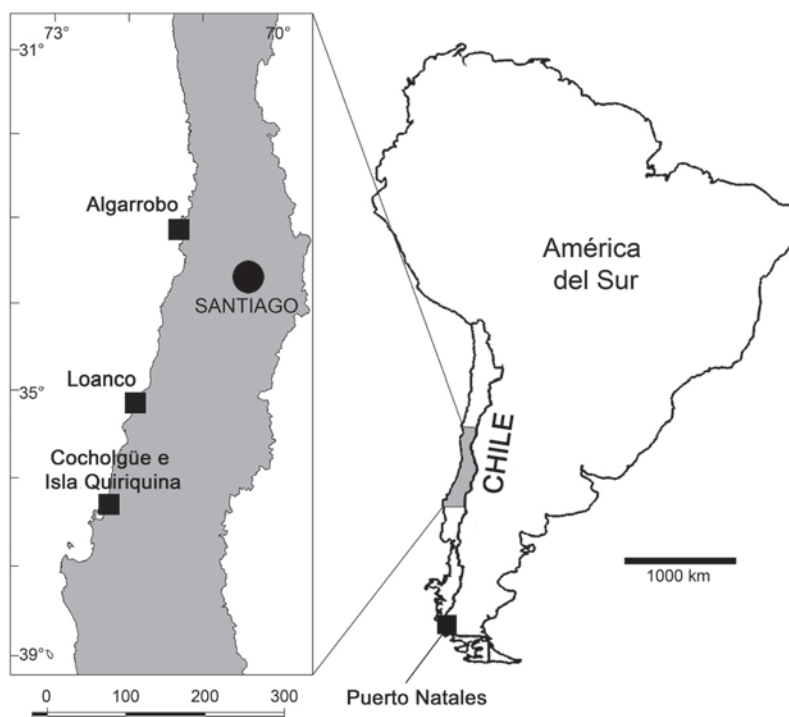


FIGURA 1. Localidades de Chile central en donde se afloran rocas sedimentarias del Cretácico Superior en las cuales han sido recolectados restos de mosasaurios.

que los niveles estudiados en Loanco son equivalentes a la parte alta de la Formación Quiriquina, y en consecuencia, se asignan al Maastrichtiano tardío.

Algarrobo, Región de Valparaíso (33°22'S; 71°40'W)

En este lugar afloran rocas fosilíferas de origen marino, pertenecientes a la unidad Estratos de la Quebrada Municipalidad (EQM, Gana *et al.* 1996). La abundante fauna fósil incluye ammonoideos en sus niveles inferiores, bivalvos, gastrópodos y decápodos (Ruiz *et al.* 1960, Tavera 1980, Schweitzer *et al.* 2006), así como frecuentes restos de vertebrados marinos en estratos superiores (Brito y Suárez 2003, Suárez y Cappetta 2004, Otero *et al.* 2012). El ammonoideo *Grossouvreites* sp. ha sido descrito para la base de la unidad (Levi de Valenzuela y Aguirre 1966) e indicaría el Campaniano tardío para los niveles inferiores, mientras que dataciones $^{90}\text{Sr}/^{89}\text{Sr}$ provenientes de valvas de invertebrados recolectadas en niveles superiores indicarían una edad absoluta de $69 \pm 0,1$ Ma (Suárez y Marquardt 2003), es decir, una edad maastrichtiana temprana.

Cerro Dorotea, Región de Magallanes (51°41'S; 72°26'W)

En esta localidad aflora una importante sección de la Formación Dorotea (Katz 1963). Dicha unidad corresponde a depósitos marinos transicionales desde facies profundas a condiciones someras. La edad ha sido referida al Maastrichtiano sobre la base de correlaciones bioestratigráficas (Katz 1963), y posteriormente, las areniscas de la base de Cerro Dorotea han sido datadas mediante U-Pb SHRIMP, obteniendo una edad de $67,4 \pm 1,5$ Ma (Hervé *et al.* 2004). En consecuencia, tanto las areniscas de la base del cerro como aquellos niveles superiores (y que incluyen al material estudiado) son acotados al Maastrichtiano tardío.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Reptilia Linnaeus, 1758

Diapsida Osborn, 1903

Squamata Opperl, 1811

Scleroglossa Estes, Queiroz y Gauthier, 1988

Mososauridae Gervais, 1853

Mososauridae indet.

(Figura 2A y B)

Mososauridae indet.: Otero *et al.* 2012.

Material—SGO.PV.6570 diente completo. SGO.PV.6571 tres coronas dentales. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano.

Descripción—SGO.PV.6570 tiene una corona delgada, relativamente alta, fragmentada en la parte superior, con estrías finas y abundantes sobre la superficie labial y lingual. Las superficies labial y lingual se distinguen por la presencia de una carena anterior sin aserramientos. No se observa carena en el borde superior. La cara lingual es cóncava mientras que la cara labial es convexa y sin facetas. En SGO.PV.6571, los tres dientes comparten una morfología similar, pero son de tamaño comparativamente menor. Se diferencian de SGO.PV.6570 por tener coronas más cortas, sin constricción basal y una carena en el borde posterior que disminuye y finalmente no alcanza la base de la corona. La conservación fragmentaria de los dientes no permite una comparación más detallada.

Comentarios—La presencia de alvéolos para la unión e inserción de los dientes y la osificación, que llenan los espacios entre dientes (tejido interdental de hueso alveolar) son caracteres comunes en Squamata, tales como los mosasaurios (Caldwell 2007, Caldwell *et al.* 2003). SGO.PV. 6570 preserva parte del cemento unido a la base de la corona, que forman la raíz del diente. Tomando en cuenta la morfología de las muestras recuperadas, los dientes podrían pertenecer todos al mismo taxón, aunque no es posible una determinación a nivel de género o especie, dada la condición fragmentaria de los materiales.

Mososauridae indet.

(Figura 2C)

Material—CPMC.18. Vértebra dorsal. Isla Quiriquina, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—Centro de aspecto masivo, marcadamente procélico, con una cara articular anterior de contorno circular, mientras que la articulación posterior posee un aspecto más bien oval (posiblemente a consecuencia de la erosión), pese a lo cual es posible apreciar que el cóndilo articular posterior es masivo y hemisférico. El arco neural está presente el que, a pesar de estar muy erosionado, preserva ambos procesos transversos, de morfología masiva, contorno algo rectangular en vista lateral, con presencia de una fosa entre la espina neural (ausente) y los procesos mencionados. El arco neural es de diámetro reducido, con un contorno oval y con su superficie ventral aplanada.

Comentarios—El hallazgo aislado del material y el estado de erosión del arco neural impiden una identificación más precisa.

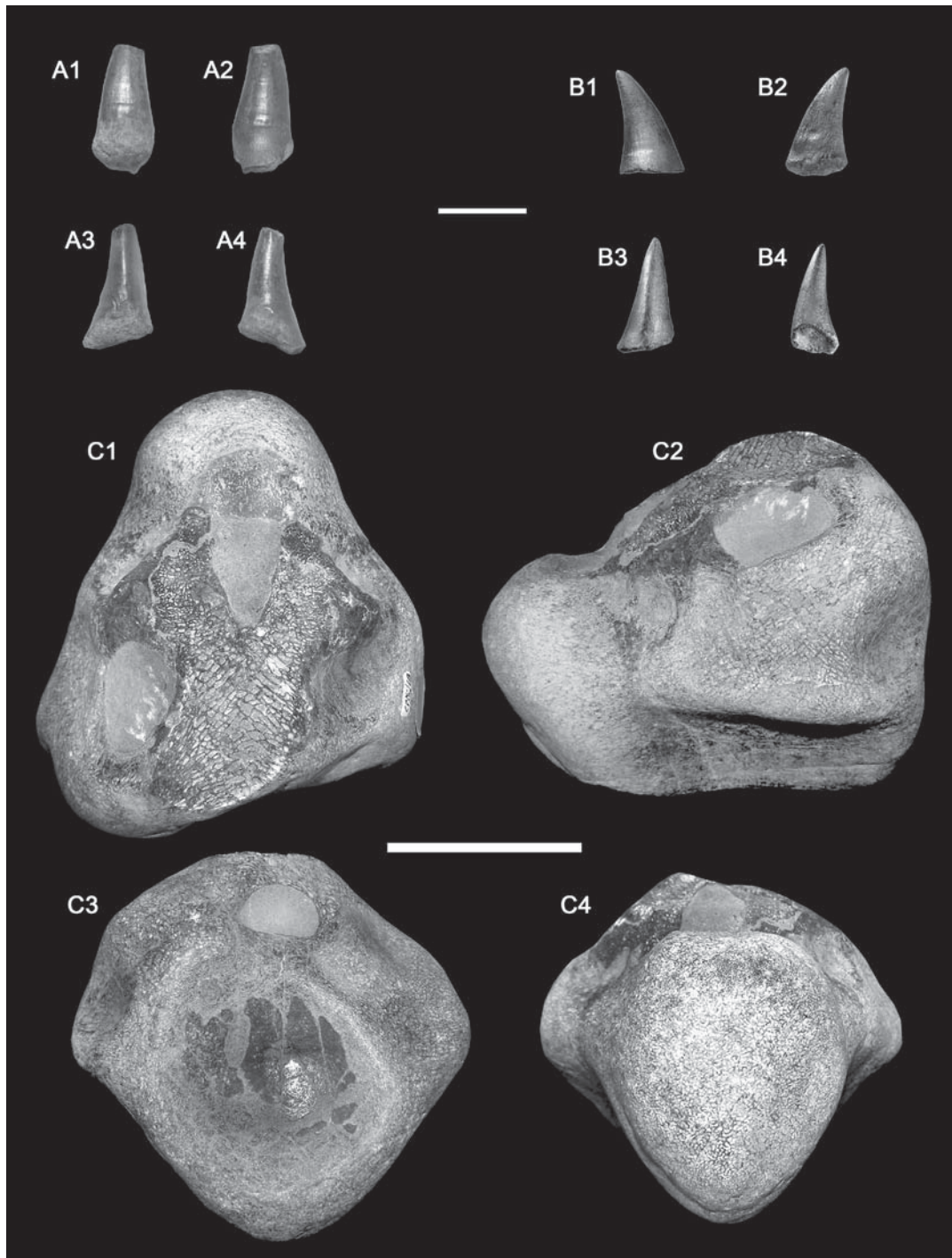


FIGURA 2. Mosasauridae indet. SGO.PV.6570 diente completo. A1) Vista labial. A2) Vista lingual. A3) Vista anterior. A4) Vista posterior. SGO.PV.6571 Corona aislada. B1) Vista labial. B2) Vista lingual. B3) Vista anterior. B4) Vista posterior. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano. CPMC.18. Vértebra dorsal. C1) Vista dorsal. C2) Vista lateral derecha. C3) Vista articular anterior. C4) Vista articular posterior. Barra de escala (A, B) = 1 cm; (C) = 50 mm.

Mososauridae indet.
(Figura 3)

Material—SGO.PV.6566. Cuatro vértebras caudales articuladas. Cerro Dorotea, Puerto Natales, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío.

Descripción—El material corresponde a la porción dorsal de cuatro vértebras que permanecen en posición anatómica. Estas son procélicas, con centros más anchos que largos. El elemento más caudal exhibe parte del arco y espina neural respectiva, los que en conjunto poseen un alto estimado en el doble del alto del centro. Se aprecian pequeños elementos óseos ubicados cerca de las caras articulares, los que se interpretan como fragmentos de chevrones.

Comentarios—Este material corresponde al registro más austral de mosasaurios en Sudamérica. Además, constituye evidencia de la continuidad del grupo a lo largo de Antártica y el Pacífico durante el Maastrichtiano tardío. El espécimen muestra afinidad con formas halladas en Antártica, sin embargo,

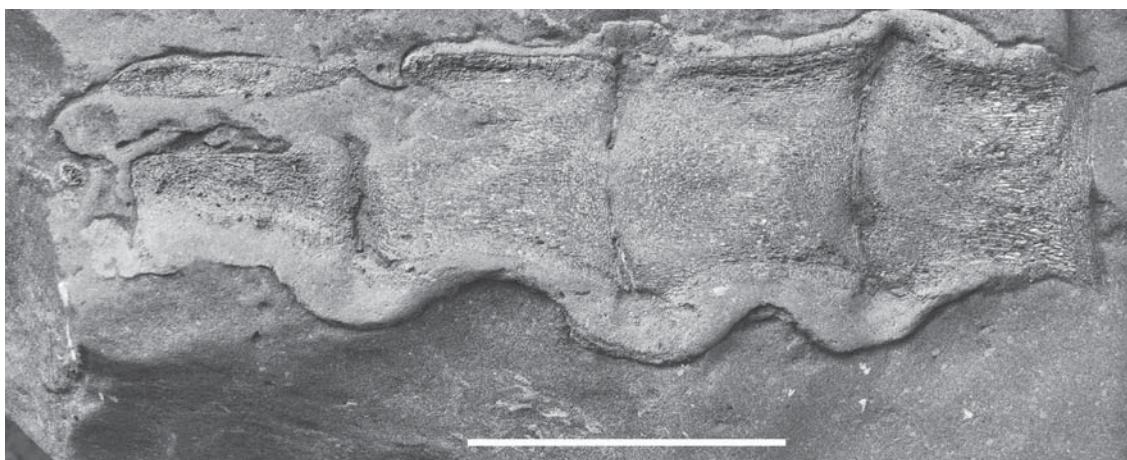


FIGURA 3. Mososauridae indet. SGO.PV.6568. Restos de cuatro vértebras caudales articuladas. Cerro Dorotea, Puerto Natales, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. Barra de escala = 50 mm.

pobremente conocidas a la fecha, mientras que difiere en forma y tamaños respecto a los hallazgos contemporáneos provenientes de la Cuenca de Quiriquina.

TYLOSAURINAE Williston, 1897

Tylosaurinae indet.
(Figuras 4 A-C)

Material—MPC.11000. Diente antero-lateral. Cocholgüe, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. MPC.11001: diente antero-lateral. Loanco, Región del Maule. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—MPC.11001. Diente completo, de forma esbelta y retrocurvado. El esmalte muestra profundas y finas estriaciones, que no se profundizan en la base. Presenta una carena anterior completa (mal preservada), sin aserramiento, y una carena posterior que desaparece cerca del ápice, no alcanzando a la base. MPC.11000: diente incompleto, teniendo ausente la parte basal y superior de la corona. A pesar de su condición fragmentaria, muestra los mismos caracteres descritos para MPC.11001, siendo también coincidente en tamaño.

Comentarios—El registro previo de tylosaurinos en la PBW se encuentra restringido a Antártica y Nueva Zelanda. Dentro de este grupo, el género *Taniwhasaurus* muestra una amplia distribución en la provincia, con formas endémicas como *T. oweni* (Hector 1874) proveniente de niveles de edad maastrichtiana en Nueva Zelanda. A su vez, *T. antarcticus* (Novas *et al.* 2002, Fernández y Martín 2009),

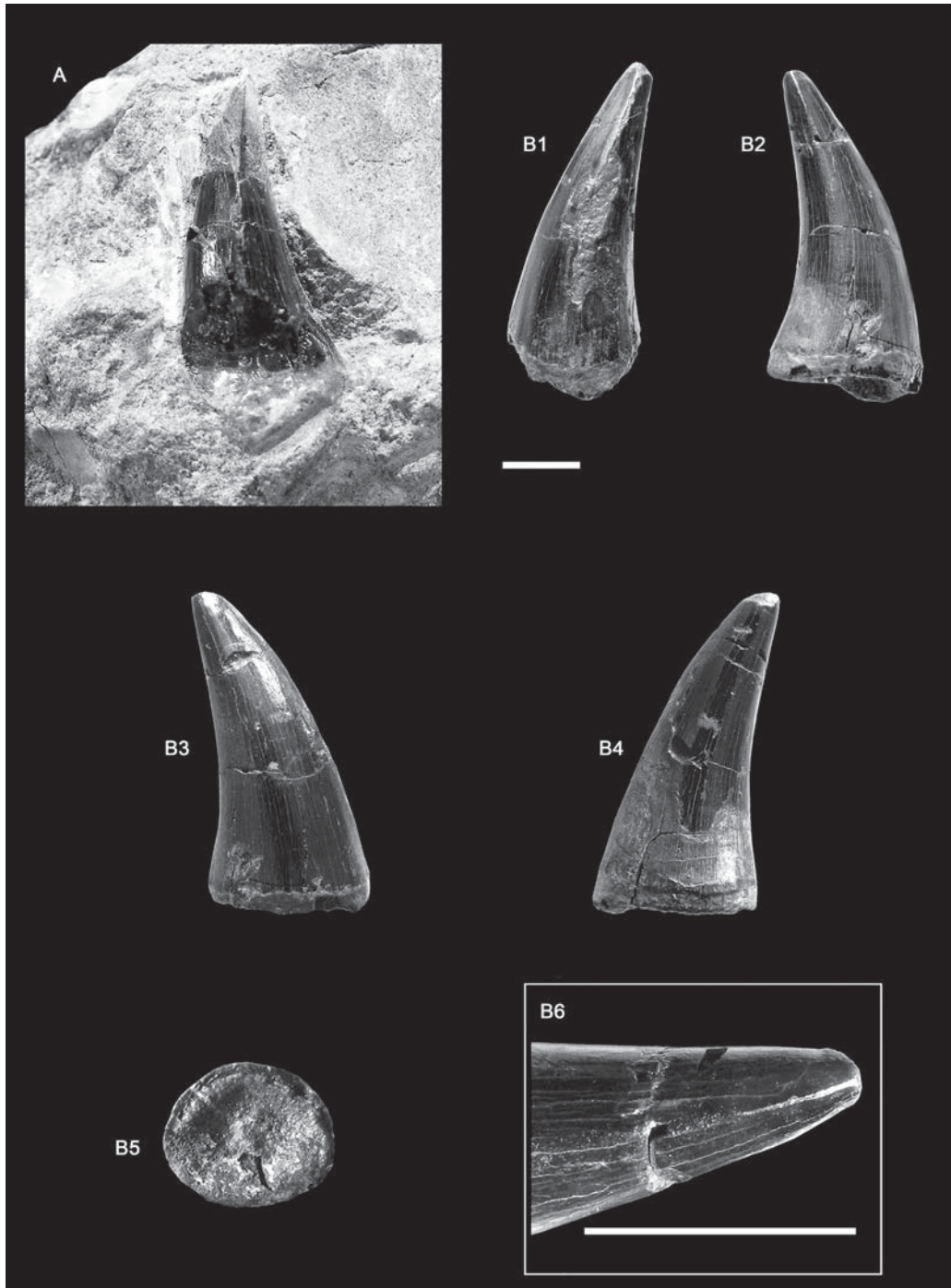


FIGURA 4. Tylosaurinae indet. MPC.11000. Diente antero-lateral. A) Vista anterior. Cocholgüe, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. MPC.11001: Diente antero-lateral. B1) Vista anterior. B2) Vista posterior. B3) Vista labial. B4) Vista lingual. B5) Vista basal. B6) Detalle de la carena posterior. Loanco, Región del Maule. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. Barras de escala (A, B)= 10 mm; (C) = 50 mm.

ha sido recuperado desde niveles asignados al Campaniano tardío en Isla James Ross, Antártica. El registro de tylosaurinos en el Maastrichtiano de Chile complementa la distribución del grupo en la PBW, siendo de especial relevancia la presencia del material MPC.11000 en Cocholgue, en consideración que los niveles de la Formación Quiriquina expuestos en esta localidad han sido asignados al Maastrichtiano tardío, y en consecuencia, la presencia de tylosaurinos en Chile central representarían los registros más jóvenes del grupo en la PBW.

HALISAURINAE Bardet y Pereda-Suberbiola, 2005

cf. Halisaurinae indet.

(Figura 5A)

Mososauridae indet.: Suárez 1999.

Material—Q.315: ramas mandibulares incompletas y asociadas, en el mismo bloque. Cocholgue, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—El dentario izquierdo se encuentra incompleto, estando ausente su porción sinfisial y distal. Esta última además tiene mal preservada su superficie externa. La porción mejor preservada muestra dos surcos de forma alargada en sentido antero-posterior. La morfología de los dientes conservados en el dentario, los cuales presentan una forma redondeada en la base de la corona, sugieren una asignación a cf. Halisaurinae, donde es posible contar 14 dientes incluyendo aquellos conservados en la rama mandibular así como los espacios de dientes faltantes). Similares morfologías y distribución dental han sido observadas en mosasaurios determinados como *Halisaurus arambourgi* del Maastrichtiano tardío de Marruecos (Bardet *et al.* 2005)

cf. Halisaurinae indet.

(Figura 5B)

Mososauridae indet.: Suárez y Otero 2009.

Material—SGO.PV.6629: diente aislado, de tamaño pequeño. Loanco, Región del Maule. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—SGO.PV.6629: diente de tamaño pequeño y recurvado medialmente en sentido labio-lingual. El ápice de la corona y la raíz se encuentran ausentes. La corona muestra un recurvamiento abrupto en sentido posterior, con una débil carena anterior y posterior, sin serramiento, la que desaparece hacia la base. El esmalte muestra finas y profundas estriaciones. La base del diente muestra una sección circular.

Comentarios—Este diente aislado muestra gran afinidad morfológica a algunos dientes preservados en el material Q.315, razón por que es también referido a cf. Halisaurinae indet.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los restos de mosasaurios provenientes de Chile central corresponden a material fragmentario que no permite determinaciones específicas. Los taxa determinados hasta el momento corresponden a: i) mosasaurios indeterminados representados por dientes aislados en niveles del Maastrichtiano temprano de Algarrobo; ii) Restos de mosasaurios de la subfamilia Tylosaurinae, representados por dos hallazgos de dientes aislados, provenientes del Maastrichtiano tardío de Loanco, y Cocholgue, respectivamente; iii) Restos de mosasaurios comparables a la familia Halisaurinae, representados por un diente aislado del Maastrichtiano tardío de Loanco, y por dos ramas mandibulares de un mismo individuo, provenientes del Maastrichtiano tardío de Cocholgue. En adición, se cuenta con un único hallazgo en rocas de Maastrichtiano tardío de Magallanes, el cual muestra afinidades morfológicas con formas propias de Antártica.

Este registro es poco informativo en términos taxonómicos, sin embargo, muestra que en el margen oriental del Pacífico existieron al menos dos formas de mosasaurios correspondientes a taxa de gran tamaño, como es el caso de los tylosaurinos, y formas de tamaño pequeño como fueron los halisaurinos. Anteriormente, Jiménez-Huidobro *et al.* (2010) reportaron un material entonces identificado como un

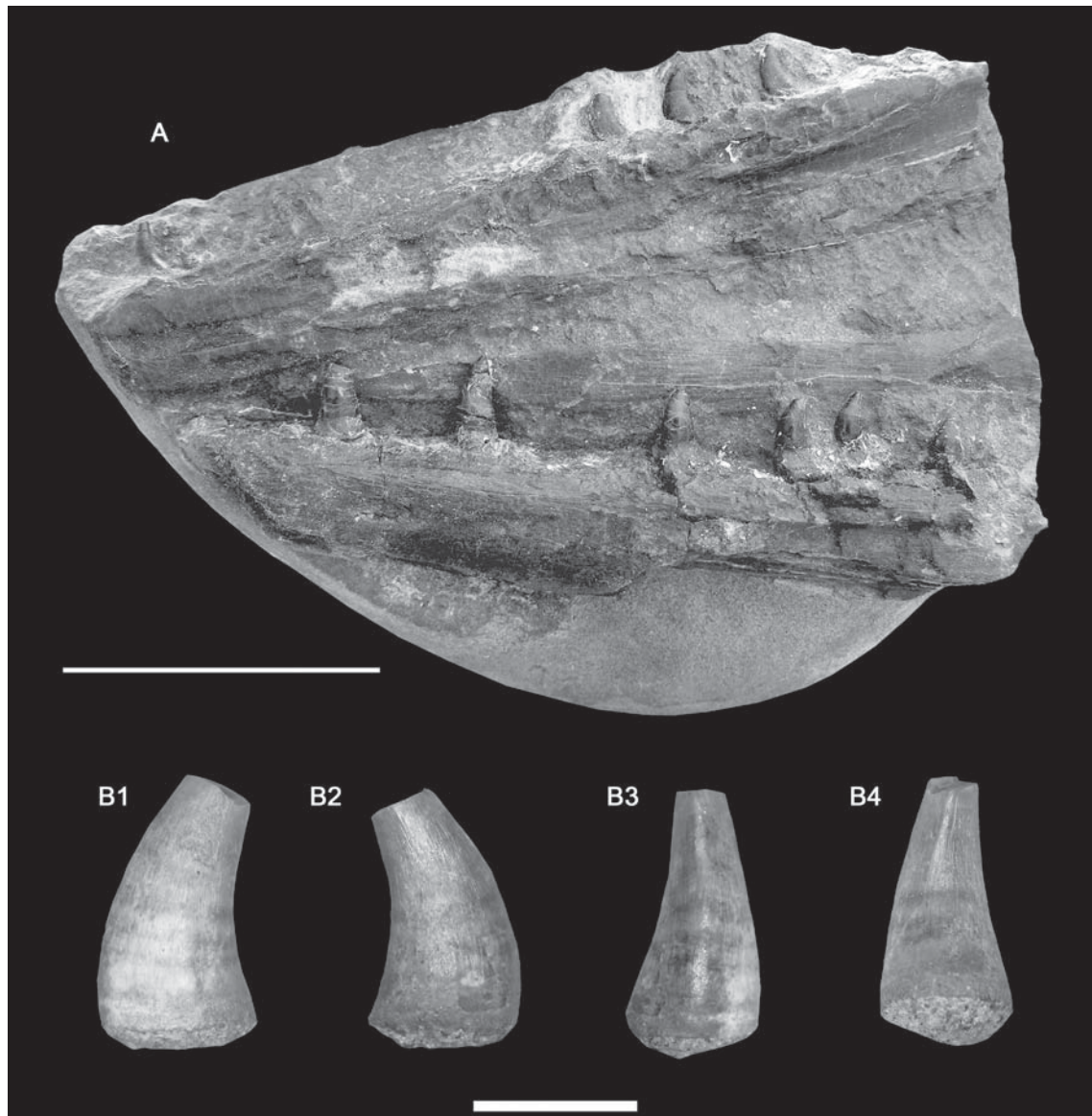


FIGURA 5. cf. *Halisaurinae* indet. Q.315: Ramas mandibulares asociadas de un mismo individuo. Cocholgüe, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. A) vista oclusal de ambos dentarios colapsados hacia la derecha. SGO.PV.6629: Diente lateral. Loanco, Región del Maule. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. B1) Vista anterior. B2) Vista posterior. B3) Vista labial. B4) Vista lingual. Barras de escala (A) = 50 mm; (B) = 10 mm.

isquión y referido a un tylosaurino indeterminado sobre la base de comparaciones con el mismo elemento en el género *Tylosaurus*. A la luz de nuevos restos de reptiles marinos más completos, hoy es posible reevaluar dicho material, el que en realidad corresponde a un proceso dorsal de una escápula de un plesiosaurio elasmosáurido de tamaño grande (RAO, obs. pers. 2015). Del mismo modo, el material indeterminado de mosasaurios provenientes del Maastrichtiano temprano de Algarrobo, podría corresponder a formas de tamaño pequeño, aunque su pertenencia a individuos juveniles es también plausible, lo que es congruente con la preferencia de aguas más someras por mosasaurios de talla reducida (Jacobs *et al.* 2005), siendo a

su vez consistente con el paleoambiente de Algarrobo caracterizado como una Bahía de baja profundidad cercana a la costa (Otero *et al.* 2012). Finalmente, el hallazgo proveniente de Magallanes sugiere diferencias en la composición de la diversidad propiamente austral, con aquella que se comienza a reconocer en la Cuenca de Quiriquina.

La distribución geográfica del registro chileno incluye los primeros restos tentativamente referidos a halisaurinos en la PBW, siendo los únicos registros de esta subfamilia en el hemisferio sur hasta la fecha. En cuanto a la presencia de tylosaurinos, el registro de Cocholegüe es de alto interés, ya que a diferencia de los registros del Campaniano tardío de Antártica y del Maastrichtiano de Nueva Zelanda, la presencia del grupo en el Maastrichtiano tardío de la Formación Quiriquina muestra que el grupo estuvo presente hasta poco antes del evento K/P en las costas del Pacífico Oriental. A su vez, el único registro de Magallanes corresponde al hallazgo más austral y uno de los más tardíos de Sudamérica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen especialmente a David Rubilar-Rogers (Museo Nacional de Historia Natural, Santiago), Gerardo Flores (Museo Geológico Lajós Biró-Bagóczy, Universidad de Concepción) y a Marcos Sánchez (Museo de Historia Natural de Concepción) por el acceso a materiales pertenecientes a las respectivas colecciones e incluidos en el presente trabajo. P. Jiménez-Huidobro agradece a Dr. Michael W. Caldwell por proveer aportes y sugerencias. R.A. Otero y S. Soto Acuña fueron apoyados por el Proyecto Anillo Antártico ACT-105 Conicyt-Chile.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMEGHINO, F.
1893 Sobre la presencia de vertebrados de aspecto mesozoico en la formación Santacruceña de Patagonia Austral. *Revistas del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 1: 75–84.
- BARDET, N., X. PEREDA-SUBERBIOLA, M. IAROCHE, B. BOUYA y M. AMAGHZAZ
2005 A new species of *Halisaurus* from the Late Cretaceous phosphates of Morocco, and the phylogenetical relationships of the Halosaurinae (Squamata: Mosasauridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 143: 447–472.
- BENGSTON, P. y J. LINDGREN
2005 First record of the mosasaur *Platecarpus* Cope, 1869 from South America and its systematic implications. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8(1): 5–12.
- BIRÓ-BAGÓCZY, L.
1982 Revisión y redefinición de los 'Estratos de Quiriquina', Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la Isla Quiriquina, 36°37' Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario en Cocholegüe. En: *Actas del III Congreso Geológico Chileno*. Concepción, 29–64.
- BRITO, P.M. y M.E. SUÁREZ
2003 Late Cretaceous *Belonostomus* (Pisces, Actinopterygii, Aspidorhynchidae) from Algarrobo, Chile, with comments on aspidorhynchid paleodistribution in South America. *Revista Geológica de Chile* 30: 117–127.
- CALDWELL, M.W. y G.L. BELL JR
1995 *Halisaurus* sp. (Mosasauridae) from the Upper Cretaceous (?Santonian) of East-Central Peru, and the taxonomic utility of mosasaur cervical vertebrae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(3): 532–544.
- CALDWELL, M.W., L.A. BUDNEY y D.O. LAMOUREUX
2003. Histology of tooth attachment tissues in the late Cretaceous mosasaurid *Platecarpus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(3): 622–630.
- CALDWELL, M.W.
2005 The squamates, en: P. J. CURRIE y E. B. KOPPELHUS (eds.), *Origins, Phylogeny and Paleoecology*, pp. 235–248; Indiana University Press (Bloomington).
- CALDWELL, M.W.
2007 Ontogeny, anatomy and attachment of the dentition in mosasaurs (Mosasauridae: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 687–700.
- CARVALHO, L.B. y S.A. AZEVEDO
1988 Proposta taxonómica para os répteis marinhos (Lepidosauria, Mosasauridae) do Neocretáceo da Bacia Pernambuco-Paraíba, Nordeste do Brasil. *Boletim do Museu Nacional (Rio de Janeiro)*, Nova Série 43: 1–14.
- CECIONI, G.
1983 Chanco Formation, a potential Cretaceous reservoir, central Chile. *Journal of Petroleum Geology* 6: 89–93.

- ESTES, R., K. QUEIROZ. y J. GAUTHIER
1988 Phylogenetic relationships within Squamata, en: R. ESTES y G. PREGILL (eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*, pp. 120–280; Stanford University Press (Stanford).
- FERNÁNDEZ, M., J. MARTIN y S. CASADÍO
2008 Mosasaurs (Reptilia) from the late Maastrichtian (Late Cretaceous) of northern Patagonia (Río Negro, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 25: 176–186.
- FERNÁNDEZ, M. y J.E. MARTIN
2009 Description and phylogenetic relationships of *Taniwhasaurus antarcticus* (Mosasauridae, Tylosaurinae) from the upper Campanian (Cretaceous) of Antarctica. *Cretaceous Research* 30: 717–726.
- GANA, P., R. WALL y A. GUTIÉRREZ
1996 Mapa Geológico del área de Valparaíso-Curacaví, Región de Valparaíso y Región Metropolitana. Servicio Nacional de Geología y Minería. Mapas Geológicos N° 1. 20 p. Escala 1:100.000. Santiago.
- GASPARINI, Z. y L. BIRÓ-BAGÓCZKY
1986 *Osteopygis* sp. (Reptilia, Testudines, Toxochelyidae). Tortuga Fósil de la Formación Quiriquina, Cretácico Superior, Sur de Chile. Nota Paleontológica. *Revista Geológica de Chile* 27: 85–90.
- GASPARINI, Z., S. CASADÍO, M. FERNÁNDEZ y L. SALGADO
2001 Marine reptiles from the Late Cretaceous of northern Patagonia. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 51–60.
- GAY, C.
1854 *Historia Física y Política de Chile*. Zoología 3–4. Maulde et Renou printing. 371 p. París.
- GERVAIS, P.
1853 Observations relatives aux reptiles fossiles de France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 36: 374–377, 470–474.
- HECTOR, J.
1874 On the fossil reptiles of New Zealand. *Transactions of the New Zealand Institute* 6: 333–358.
- HERVÉ, F., E. GODOY, C. MPODOZIS y C.M. FANNING
2004 Monitoring magmatism of the Patagonian batholith through the U-Pb SHRIMP dating of detrital zircons in sedimentary units of the Magallanes Basin. En: *International Symposium on the Geology and Geo-physics of the Southernmost Andes, the Scotia Arc and the Antarctic Peninsula* (J. CARCIONE, F. DONDA, E. LODOLO, E.; eds.), Actas 4-06. *Bolletino di Geofisica Teorica ed Applicata* 45(2): 113-117. Buenos Aires.
- JACOBS, L.L., M.J. POLCYN, L.H. TAYLOR y K. FERGUSON
2005 Sea-surface temperatures and palaeoenvironments of dolichosaurs and early mosasaurs. *Netherlands Journal of Geosciences, Geologie en Mijnbouw* 84 (3): 269–281.
- JIMÉNEZ-HUIDOBRO, P., R.A. OTERO y D. RUBILAR-ROGERS
2010 First evidence of a tylosaurine mosasaur from Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(2): 112A.
- KATZ, H.
1963 Revision of Cretaceous stratigraphy in Patagonian Cordillera of Última Esperanza, Magallanes province, Chile. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 47: 506-524.
- LEVI DE VALENZUELA, B. y L. AGUIRRE
1966 El Conglomerado de Algarrobo y su relación con las formaciones del Cretácico Superior de Chile Central. *Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile)* 17: 417–431.
- LINNAEUS, C.
1758 *Systema Naturae*, Ed. X. (*Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, reformata.) Holmiae. *Systema Nat.* ed. 10 i–ii. p1–824
- MARTIN, J.E. y M. FERNÁNDEZ
2007 The synonymy of the Late Cretaceous mosasaur (Squamata) genus *Lakumasaurus* from Antarctica with *Taniwhasaurus* from New Zealand and its bearing upon faunal similarity within the Weddellian Province. *Geological Journal* 42: 203–211.
- MARTIN, J.E., G.L. BELL JR., J.A. CASE, D.S. CHANEY, M.A. FERNÁNDEZ, Z. GASPARINI, M. REGUERO. y M.O. WOODBURNE
2002 Mosasaurs (Reptilia) from the Late Cretaceous of the Antarctic Peninsula, en: J.A. GAMBLE, D.N.B. SKINNER y S. HENRYS (eds.), *Antarctica at the Close of a Millennium*. 8th International Symposium on Antarctic Earth Sciences, Bulletin, vol. 35, pp. 293–299. Royal Society (Nueva Zelanda).

- NOVAS, F.E., M. FERNÁNDEZ, Z. GASPARINI, J.M. LIRIO, H.J. NÚÑEZ y P. PUERTA
2002 *Lakumasaurus antarcticus*, n. gen. et sp., a new mosasaur (Reptilia, Squamata) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Ameghiniana* 39(2): 245–249.
- OPPEL, M.
1811 Die Ordnung, Familien und Gattung der reptilien als Prodrom einer Naturgeschichte derselben. München.
- OSBORN, H.F.
1903 On the primary division of the Reptilia into two sub-classes, Synapsida and Diapsida. *Science* 17(424): 275–276.
- OTERO, R. A., J. PARHAM, S. SOTO-ACUÑA, P. JIMÉNEZ-HUIDOBRO y D. RUBILAR-ROGERS
2012 Marine Reptiles from Late Cretaceous (early Maastrichtian) deposits in Algarrobo, central Chile. *Cretaceous Research* 35: 124–132.
- PÁRAMO, M.E.
1994 Posición sistemática de un reptil marino con base en los restos fósiles encontrados en capas del Cretácico Superior en Yaguara (Huila). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 19: 63–80.
- PÁRAMO-FONSECA, M.E.
2012 Mosasauroids from Colombia. *Bulletin de la Societe Geologique de France*. 182(2): 103–109.
- RUIZ, C. K. SEGERSTROM, L. AGUIRRE, J. CORVALÁN, H.J. ROSE JR. y T.W. STERN
1960 Edades plomo-alfa y marco estratigráfico de granitos chilenos. *Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile)* 7: 1–26.
- SALAZAR, C., W. STINNESBECK y L.A. QUINZIO
2010 Ammonites from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) Quiriquina Formation in central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 257(2): 181–236.
- SCHWEITZER, C.E., R.M. FELDMANN, A. ENCINAS y M.E. SUÁREZ
2006 New Cretaceous and Eocene Callianassoidea (Thalassinidea, Decapoda) from Algarrobo, Chile. *Journal of Crustacean Biology* 26: 73–81.
- SPALLETTI, L.A. y J.R. FRANZESE
2007 Mesozoic Paleogeography and Paleoenvironmental Evolution of Patagonia (Southern South America), en: Z. GASPARINI, L. SALGADO y R. CORIA (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, pp. 29–49. Indiana University Press (Bloomington e Indianapolis).
- STINNESBECK, W.
1986 Zu den Faunistischen und Palökologischen Verhältnissen in der Quiriquina Formation (Maastrichtium) Zentral-Chiles. *Palaeontographica*, Part A 194: 99–237.
- STINNESBECK, W.
1996 Ammonite Extinctions and Environmental Changes across the Cretaceous-Tertiary Boundary in Central Chile, en: N. MACLEOD y G. KELLER (eds.), *The Cretaceous-Tertiary Boundary Mass Extinction: Biotic and Environmental Events*, pp. 289–302. Norton Press (Nueva York).
- SUÁREZ, M.E.
1999 Primer registro de Mosasauridae en el Cretácico Superior de Chile. *Ameghiniana* 36(4): 21R
- SUÁREZ, M.E. y H. CAPPETTA
2004 Sclerorhynchid teeth (Neoselachii, Sclerorhynchidae) from the Late Cretaceous of the Quiriquina Formation, central Chile. *Revista Geológica de Chile* 31: 89–103.
- SUÁREZ, M.E. y C. MARQUARDT
2003 Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranquios del Mesozoico y Cenozoico de Chile. En: *Actas del X Congreso Geológico Chileno*. Concepción, 9.
- SUÁREZ, M.E. y R.A. OTERO
2009 Nuevos hallazgos de vertebrados marinos en el Campaniano-Maastrichtiano de Loanco, VII Región. En: *Actas del I Simposio Paleontología en Chile*. Santiago, 78–82.
- SUÁREZ, M.E., L.A. QUINZIO, O. FRITIS y R. BONILLA
2003 Aportes al Conocimiento de los Vertebrados Marinos de la Formación Quiriquina. En: *Actas del X Congreso Geológico Chileno*. Concepción, 7.
- TAVERA, J.
1980 Cretáceo y Terciario de la localidad de Algarrobo. *Imprentas Gráficas*, 45 p. Conchalí, Santiago.

TAVERA, J.

1988 Formación Quiriquina. Localidades para la Formación. Estratotipos y Fauna (Latitudes 33°21' - 37°50'). Inédito, Departamento de Geología, Universidad de Chile.

WILLISTON S.W.

1897 *Brachysaurus*, a new genus of mosasaurs. *Kansas University Quarterly* 6: 95–98.

ZINSMEISTER, W.J.

1979 Biogeographic significant of the Late Mesozoic and Early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland, en: J. GRAY y A. BOUCOT (eds.), *Historical biogeography, plate tectonics, and changing environment. Proceedings of the Annual Biological Colloquium and Selected Paper*, 37 pp. 349–355; Oregon State University Press (Corvallis).

ZINSMEISTER, W.J.

1982 Late Cretaceous-early Tertiary molluscan biogeography of the southern Circum-Pacific. *Journal of Paleontology* 56:84–102.

SÍNTESIS DEL REGISTRO FÓSIL DE ICTIOSAURIOS (REPTILIA: ICHTHYOSAURIA) EN CHILE

JUDITH PARDO PÉREZ (1), RODRIGO A. OTERO (2) y MARIO E. SUÁREZ (2)

(1) Institut für Geowissenschaften, Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg, Im Neuenheimer Feld 234, 69120, Heidelberg, Germany. judith.pardo@geow.uni-heidelberg.de

(2) Red Paleontológica U-Chile. Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Santiago, Chile. otero2112@gmail.com, marioesuareszp@gmail.com

RESUMEN

Se resumen los registros de ictiosaurios (Reptilia: Ichthyosauria) conocidos hasta la fecha en Chile. Los hallazgos en el norte del país incluyen abundantes registros desde el Triásico tardío hasta el Jurásico Medio, sin embargo, el material es hasta ahora fragmentario y poco diagnóstico, correspondiendo en todos los casos a Ichthyosauria indet. Por otro lado, los hallazgos en el extremo sur del país han proporcionado abundantes restos articulados, los que al presente permiten documentar la presencia del género *Platypterygius* y de la familia Ophthalmosauridae. El conjunto de hallazgos en Chile cuenta con el registro más antiguo del grupo en Sudamérica e incluye uno de los yacimientos con preservación excepcional de ictiosaurios del Cretácico Inferior, representando un importante potencial para la comprensión del grupo y su distribución durante dicho lapso.

Palabras clave: ictiosaurios, Chile, *Platypterygius hauthali*, ictiosaurios oftalmosáuridos

ABSTRACT

We summarize the records of ichthyosaurs (Reptilia: Ichthyosauria) known in Chile. The numerous findings in the north of the country include records since the late Triassic to the Middle Jurassic, however, the material recovered so far is fragmentary and poorly diagnostic, corresponding in all cases to Ichthyosauria indet. On the other hand, findings from the southernmost part of the country have provided abundant articulated remains, currently allowing the identification of the genus *Platypterygius*, as well as remains of the family Ophthalmosauridae. Findings from Chile include the oldest record of the group in South America. The latter also includes one of the most relevant Lower Cretaceous sites with exceptional preservation of ichthyosaurs, representing an important potential for understanding the group and its distribution during the period.

Key words: ichthyosaurs, Chile, *Platypterygius hauthali*, ophthalmosaurid ichthyosaurs.

INTRODUCCIÓN

Los ictiosaurios en la historia de la Paleontología mundial

El material figurado por el naturalista Lhywd (1699) acerca de lo que él consideró un singular pez, quizás corresponda a la primera descripción de un reptil marino jamás realizada (Callaway 1997). Restos similares a los estudiados por Lhywd aparecieron durante décadas, identificados generalmente como peces u ocasionalmente como víctimas del diluvio bíblico. Entre 1809 y 1811 la inglesa Mary Anning, quien solía dar paseos junto a su perro por la costa de Lyme Regis después de las tormentas para buscar fósiles y venderlos en su tienda, fue una notable naturalista cazadora de fósiles y a ella se le atribuye el descubrimiento del primer esqueleto determinado más tarde como ictiosaurio, que fue comprado por el profesor Sir Everhard Home por 23 libras esterlinas (Gayrard-Valy 1994). Sin embargo fue Cuvier (1814) quien notó que estos singulares restos correspondían en realidad a un reptil. Cuatro años después, König (1818) acuñó el término *Ichthyosaurus* para identificar a dichos reptiles, considerados por este autor como organismos intermedios entre peces (*Ichthys*) y lagartos (*Sauros*).

La singular morfología del orden Ichthyosauria (Reptilia: Diapsida) se caracteriza por un cuerpo fusiforme, similar al de los delfines, con una aleta caudal heterocerca invertida, aletas pélvicas reducidas y aletas pectorales con un gran número de falanges. También presentan en varios casos una aleta dorsal

que carece de soporte óseo, y sus singulares vértebras anficélicas son muy similares en aspecto a las vistas en algunos peces cartilaginosos. En general la cabeza muestra una forma alargada, con cuello reducido, un rostro de extensión variable, gran número de dientes y grandes órbitas con anillos escleróticos, las que permiten alojar globos oculares de gran tamaño. El cráneo presenta una amplia fenestra supratemporal cuya posición en general se considera derivada de los diapsida, lo que ha originado una extensa discusión sobre la filogenia del grupo. En la actualidad, si bien algunos autores lo incluyen dentro de Neodiapsida (Motani *et al.* 1998), la hipótesis más difundida considera a los ictiosaurios como parte de la subclase Diapsida (Carroll 1985, Massare y Callaway 1990).

Durante el siglo XIX, restos considerados entonces como *Ichthyosaurus* fueron ampliamente reconocidos en Europa, particularmente en yacimientos excepcionales como Holzmaden y Solnhöfen, Alemania. Al registro europeo se sumaron, durante la segunda mitad del siglo, hallazgos en Norteamérica y Australia (Williston 1915). Si bien se consideraba que la distribución de estos reptiles excluía a América del Sur, los hallazgos realizados por Burmeister y Giebel (1861) ya señalaban la presencia del grupo en este continente.

En Chile, tras el estudio de Burmeister y Giebel (1861) en el siglo XIX, solo se conoce el reporte de Philippi (1895) de restos provenientes del este del valle del Tinguiririca, sin embargo, la localidad fosilífera en cuestión se encuentra en lo que actualmente es Argentina. Tras estos hallazgos, no se realizaron nuevos descubrimientos en el país sino hasta la segunda mitad del siglo XX, cuando múltiples hallazgos en el norte de Chile dieron cuenta de la presencia de ictiosaurios durante el Jurásico Inferior y el Jurásico Medio. Posteriores estudios mostraron que los ictiosaurios ya estaban presentes en las costas sur-gondwánicas desde el Triásico, período más antiguo en que se encuentran documentados. Recientes hallazgos en el extremo sur de la Patagonia chilena evidencian que los ictiosaurios alcanzaron altas latitudes a principios del Cretácico.

Distribución de los hallazgos de ictiosaurios en Chile

En Chile se han reconocido restos de ictiosaurios en cinco regiones (Figura 1). Los registros ubicados más al norte provienen de la Región de Antofagasta de donde se conocen siete localidades con presencia de restos fósiles de estos reptiles, correspondientes a Quebrada Sajasa, Cerritos Bayos, Placilla de Caracoles, Quebrada Incahuasi, Pingo Quemado y Sierra de Varas. En la Región de Atacama se conocen cinco depósitos con ictiosaurios, provenientes de las localidades de Cerro Blanco, Quebrada la Iglesia, Pan de Azúcar, Potrerillos y Quebrada Doña Inés Chica. Otro registro proviene de la Región de Coquimbo, del sector Quebrada Tres Cruces. Un fragmento de rostro y fragmentos de vértebras han sido recuperados desde la localidad de Río Colina, Región Metropolitana. Finalmente, los hallazgos más australes en el país provienen de dos localidades ubicadas en la Región de Magallanes, correspondientes al Río de los Hielos y al Glaciar Tyndall, en el Parque Nacional Torres del Paine.

Abreviaciones institucionales: TY: acrónimo utilizado para el registro de vertebrados del Glaciar Tyndall (ictiosaurios). Material *in situ* ubicado en área periglaciada del borde oriental del Glaciar Tyndall, Parque Nacional Torres del Paine, Región de Magallanes y Antártica Chilena. MPC: Museo Paleontológico de Caldera. SGO.PV: Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo Nacional de Historia Natural, Quinta Normal, Santiago, Chile. SNGM: Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago, Chile. T: Laboratorio de Paleontología, Departamento de Geología, Universidad de Chile. NHMUK: Natural History Museum, London, England. MLP: Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

Terminologías anatómicas y otras abreviaciones: as: astrágalo; ac: área condilar; acet: acetabulum; aex: área extrancondilar; an: arcos neurales; ap: apófisis; aqc: ángulo de quiebre de la cola; bo: basioccipital; c: costillas; cal: calcaneum; cc: cabeza de la costilla; cn: cavidad neural; cv: cavidad vascular; d: diente; da: diapófisis; de: dentario; dp: proceso dorsal; ean: espinas y arcos neurales; ec: elementos craneales; ece: elementos de la cintura escapular; ecp: elementos de la cintura pelvica; en: espinas neurales; ev: escotaduras vertebrales; ex: elemento extrazeugopodial; exf: faceta distal para el elemento extrazeugopodial; Fe: fémur; fan: facetas para los arcos neurales; fd: facetas distales del fémur; fed: fémur derecho; fei: fémur izquierdo;

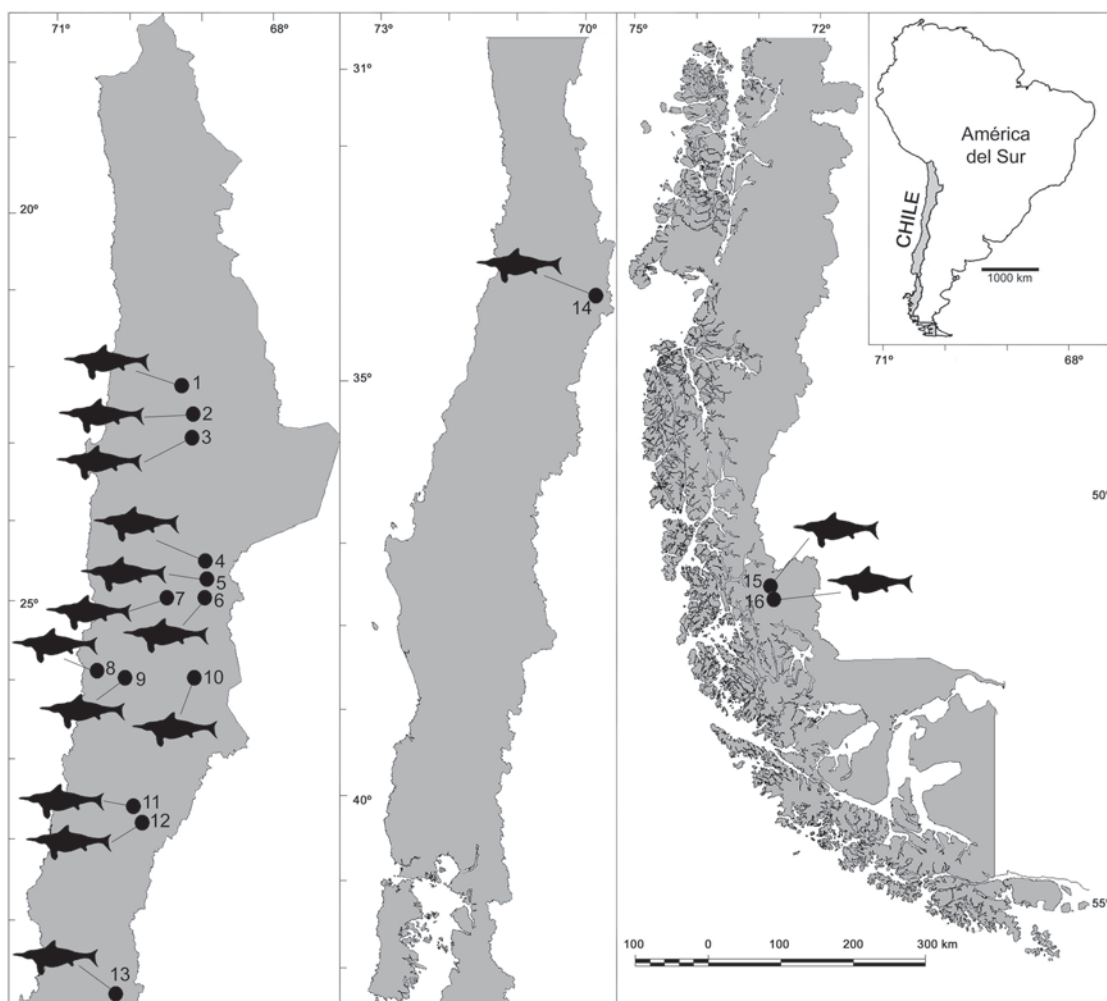


FIGURA 1. Distribución geográfica de las localidades de donde han sido documentados resto de ictiosaurios en Chile: 1) Quebrada Sajasa, Región de Antofagasta (21°46'S; 68°15'W). 2) Cerritos Bayos, Región de Antofagasta (22°30'S; 69°05'W). 3) Placilla de Caracoles, Región de Antofagasta (23°02'S; 59'W). 4) Quebrada Incahuasi, Región de Antofagasta (25°38'S; 69°15'W). 5) Pingo Quemado, Región de Antofagasta (24°31'S; 69°15'W). 6) Quebrada Punta del Viento, Región de Antofagasta (25° 05'S; 69° 15'W). 7) Sierra de Varas, Región de Antofagasta (24°49'S; 69°11'W). 8) Quebrada Doña Inés Chica, Región de Atacama (26°07'S; 69°20' W). 9) Pan de Azúcar, Región de Atacama (26° 03'S; 70° 30'O). 10) Potrerillos, Región de Atacama (26°23'S; 70°02'W). 11) Cerro Blanco, Región de Atacama (28°02'S; 70°08'W). 12) Quebrada La Iglesia, Región de Atacama (28°08'S; 69°53'W). 13) Quebrada Tres Cruces, Región de Coquimbo (29°58'S; 70°29'W). 14) Río Colina, Región Metropolitana (31°52'S; 70°00'W). 15) Río de Los Hielos, Región de Magallanes y Antártica Chilena (51°05'S; 73°18'W). 16) Glaciar Tyndall, Región de Magallanes y Antártica Chilena (51°06'S; 73°18'W).

fxo: facetas exoccipitales; fi: fibula; fm: foramen magnum; g: gastralía; h: húmero; i: ileon; In: intermedium; j: jugal; ma: miembro anterior; mpd: miembro posterior derecho; mpi: miembro posterior izquierdo; n: nasal; ns: no surcado; pa: parapófisis; pal: proceso alveolar; mp: miembro posterior; Pi: pisiforme; pm: premaxilar; Po: dígito postaxial; Po1: primer dígito postaxial; Po2: segundo dígito postaxial; Po3: tercer dígito postaxial; posf: vértebras postflexurales; ppc: porción postorbital del cráneo; Pr: dígito preaxial; Pr1: primer dígito preaxial; Pr2: segundo dígito preaxial; Ra: radio; ra: radial Raf: faceta distal para el radio; sc: sección caudal; sd: surco dental; tc: tubérculo de la costilla; ti: tibia; Ul: ulna; ur: ulnare; Ulf: faceta distal

para la ulna; vc: vértebras caudales; vd: vértebras dorsales; vf: vértebras flexurales; vp: proceso ventral; vps: vértebras presacrales; sa: surangular; sc: sección caudal; sce: sección cervical; sd: sección dorsal; so: supraoccipital; sr: surco; za: zygapófisis anterior; zp: zygapófisis posterior; 2: segundo carpal/tarsal distal; 3: tercer carpal/tarsal distal; 4: carpal/tarsal distal; ii: segundo metacarpal/metatarsal; iii: tercer metacarpal/metatarsal; iv: cuarto metacarpal/metatarsal; II: dígito dos; III: dígito tres; IV: dígito cuatro.

REGISTROS DE ICTIOSAURIOS EN EL NORTE DE CHILE

Siglos XIX y XX

El primer hallazgo de ictiosaurios en Chile fue dado a conocer por Burmeister y Giebel (1861) quienes identificaron vértebras y costillas provenientes del área de Las Juntas, al interior de Copiapó. Estos restos fueron comentados por Philippi (1895), destacando la presencia del grupo en Sudamérica, que hasta ese entonces no era del conocimiento de la comunidad científica europea y norteamericana. Posteriormente el material de Burmeister y Giebel fue evaluado por Gasparini (1985), quien lo asignó al Liásico ¿medio-tardío? La fauna asociada descrita por Burmeister y Giebel (1861) es típica del Sinemuriano-Bajociano, compuesta principalmente por *Weyla alata* (von Buch), y el gastrópodo *Litotrochus humboldti* (Von Buch), este último señalado como una forma abundante en el Sinemuriano de Chile (Damboreana y Ferrari 2008).

Más de 70 años después, Biese (1961) señaló diferentes restos de ictiosaurios provenientes de Cerritos Bayos, Región de Antofagasta. Si bien este material no fue figurado, tanto sus respectivas procedencias estratigráficas como sus edades están bien detalladas y se encuentran controladas por abundante fauna de invertebrados con buena resolución cronoestratigráfica. En particular, Biese identifica el material como el género *Ichthyosaurus*, estando asociado al nivel denominado como “banco inferior de *Ctenostreon*”, cuya edad es asignada al Bajociano. También menciona restos de edad caloviana temprana provenientes del nivel “margas de *Belemnites*”. Este último espécimen fue descrito como una porción rostral con dientes, vértebras, costillas y elementos de las aletas, identificados por el autor como *Ichthyosaurus quenstedti* Zittel. Otros restos identificados como *Ichthyosaurus* son mencionados, provenientes del nivel “Calizas de *Reineckeia*” asignada al Caloviano tardío, y también restos provenientes del nivel “Caliza de *Aspidoceras*”, asignado al Oxfordiano. Finalmente, el autor menciona restos determinados como *Ichthyosaurus* en el nivel “Caliza de *Trissops*”, asignada al Kimmeridgiano. Ninguno de estos especímenes fueron figurados ni se proporcionó su repositorio.

A partir de la década del 70, diversos estudios dan cuenta de frecuentes hallazgos en el norte de Chile. Chong (1973) señala la presencia de huesos atribuibles a ictiosaurios en diferentes localidades de la Cordillera Domeyko, Región de Antofagasta, de edades Jurásico Inferior a Jurásico Medio. Posteriormente Chong y Gasparini (1976) adicionaron a estos registros la presencia de ictiosaurios al sur de la Quebrada Incahuasi, Región de Antofagasta, en rocas de edad Toarciano medio y otro hallazgo de partes del cráneo provenientes de Quebrada Sajasa, en Sierra Moreno, perteneciente a la misma región. Jensen (1976) y posteriormente Tavera (1981) documentan la presencia de restos determinados por este último autor como *Ichthyosaurus posthumus* Wagner e *Ichthyosaurus (Leptopterygius) acutirostris* Owen en rocas de edad bajociana en la localidad de Quebrada la Iglesia, al interior de Copiapó. A su vez, una vértebra proveniente de la localidad de Pingo Quemado, Región de Antofagasta, de edad Hettangiano, fue indicada por Chong (1977), considerada hasta ese momento como el reporte más antiguo de ictiosaurios en Chile. Todos estos registros fueron revisados por Gasparini (1979) que adiciona la presencia de restos de reptiles en la localidad de Placilla de Caracoles, Región de Antofagasta, en rocas de edad Oxfordiano tardío - Kimmeridgiano temprano.

Durante la década de los ochenta, a excepción del material estudiado por Tavera (1981), no se conocen nuevos reportes de ictiosaurios en Chile. Posteriormente, Suárez y Bell (1992) documentan material fragmentario incluyendo restos de dientes incompletos (Figura 2) encontrados en Quebrada Doña Inés Chica, en la Región de Atacama. Las muestras provienen de niveles marinos asignados al Triásico tardío, y hasta la fecha constituyen el registro más temprano de ictiosaurios en Sudamérica.

En las últimas décadas, importantes hallazgos en Chile han dado fuerte gravitación a este grupo

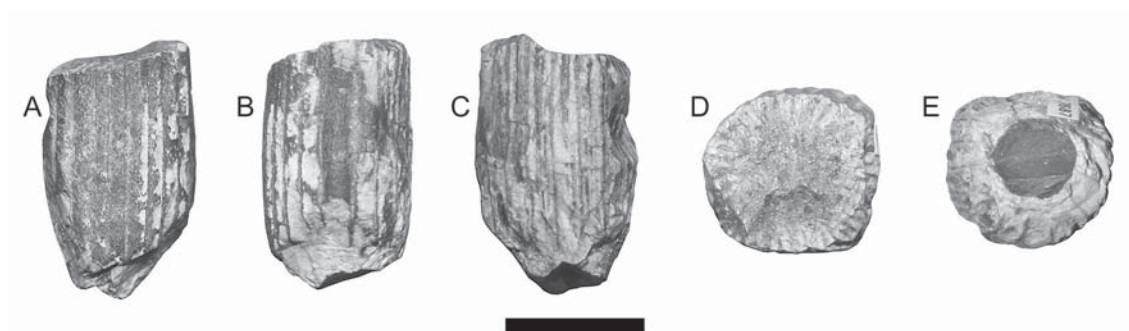


FIGURA 2. SNGM-7687: Ichthyosauria indet. Diente preservando la porción basal de la corona, con el ápice ausente. A) Vista labial. B) Vista anterior. C) Vista lingual. D) Vista oclusal. E) Vista basal. Barra de escala = 10 mm.

de reptiles marinos, tanto en su distribución estratigráfica como en su distribución paleogeográfica. Entre estos se incluye el reciente reconocimiento de restos de ictiosaurios indeterminados en el Jurásico Inferior de Pan de Azúcar, Región de Atacama, y en el Jurásico Inferior a Medio de Quebrada Tres Cruces, Valle de Elqui, Región de Coquimbo (Suárez y Otero 2010). A continuación se describen de manera sistemática los hallazgos más recientes y mejor documentados de ictiosaurios en el norte de Chile.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Clase Reptilia Linnaeus, 1758

Orden Ichthyosauria de Blainville, 1835

Ichthyosauria indet.

(Figura 2)

Materiales—SNGM-7687: cinco dientes incompletos, escápula, hueso de la aleta. Quebrada Doña Inés Chica, Región de Atacama. Triásico tardío.

Descripción—Tres de los dientes conservan la porción proximal de la raíz y dos son porciones de la corona, una de ellas conserva parte del esmalte. Una pequeña constricción en dos de los dientes (A, C) podría estar delimitando la corona de la raíz (Massare 1987). La sección de la corona tiene forma cilíndrica, la de la raíz (sección distal del diente) tiene forma cónica. Se aprecian claras estriaciones a lo largo de la corona hasta la raíz. El ápice de los dientes no se ha preservado, por lo que no es posible definir su forma; sin embargo los dientes son delgados y esto sugiere que el ápice pudo ser agudo y de aspecto grácil.

Comentarios—Según Massare (1997) dientes pequeños, rectos o ligeramente curvos con un redondeado, pero agudo ápice, eran utilizados durante la caza de presas para romper tejido externo suave y algunas partes internas duras. Algunas de las especies con este tipo de morfología dental pudieron haber perdido los dientes en la adultez (von Huene 1922: en Massare 1997). Estos restos corresponden hasta ahora al registro más temprano de ictiosaurios en Sudamérica (Suárez y Bell 1992).

Ichthyosauria indet.

(Figura 3)

Materiales—Seis centros vertebrales (MPC.1605-1610). Quebrada Pan de Azúcar, Parque Nacional Pan de Azúcar. Jurásico inferior (Hettangiano) (Figura 3). Los restos fueron descubiertos por uno de los autores en el año 2009.

Descripción—Los centros vertebrales se conservan casi completos y presentan caras articulares con una notable anficelia. Estos restos corresponden a la región presacral y caudal de un ictiosaurio, probablemente de un mismo espécimen. En algunos centros es posible diferenciar claramente las parapófisis y diapófisis, las que determinan la posición relativa de los centros en la columna vertebral. El centro caudal (Figura 3A1 y A2) presenta una compresión lateral, correspondiente a la sección postflexural. El centro

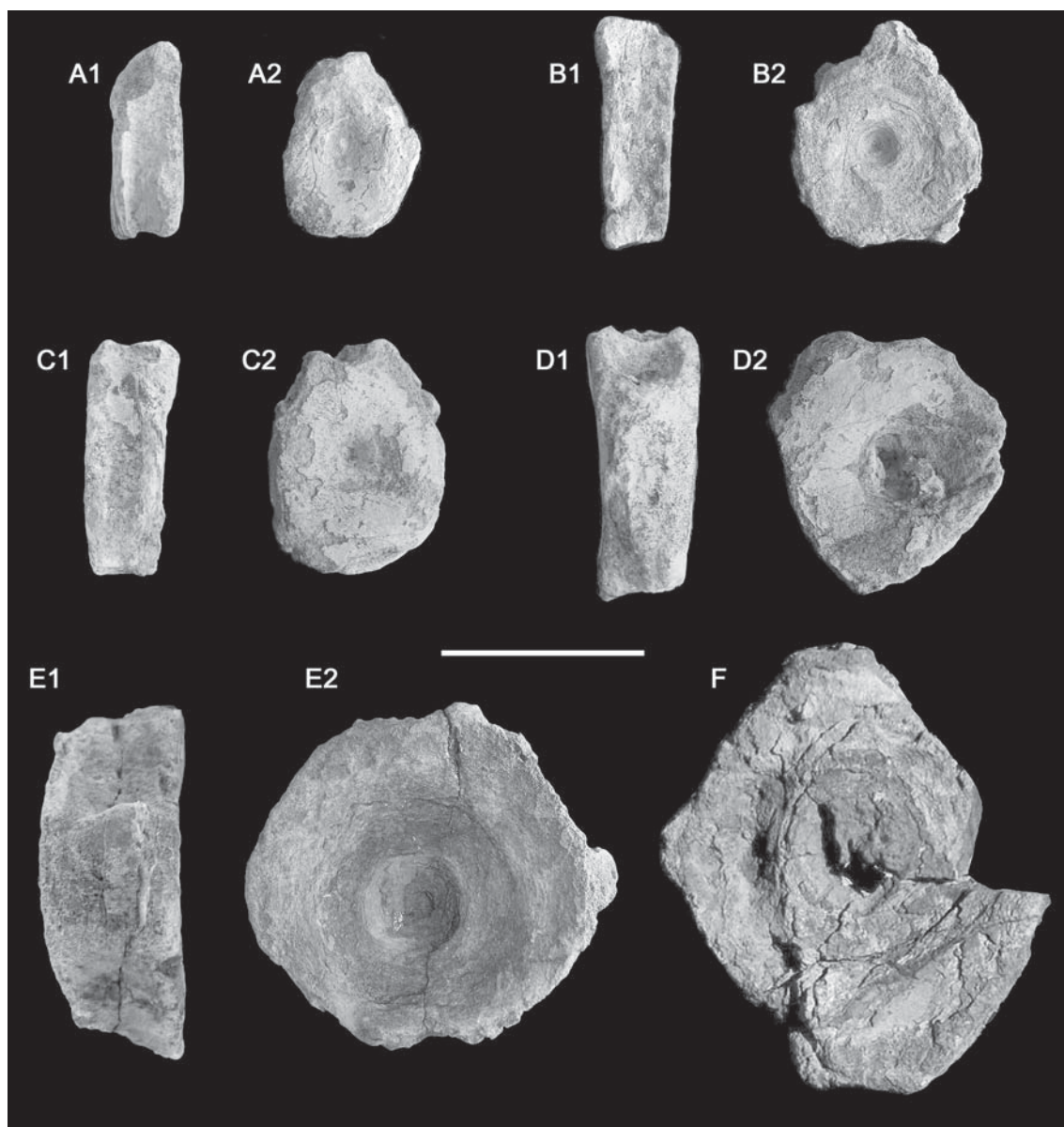


FIGURA 3. Ichthyosauria indet. Seis centros vertebrales asociados, de un mismo individuo. MPC.1605; MPC.1606; MPC.1607; MPC.1608: Centros caudales. A1, B1, C1, D1) Vistas laterales. A2, B2, C2, D2) Vistas articulares. MPC.1609. Centro dorsal. E1) Vista lateral. E2) Vista articular. MPC.1610. Centro dorsal mal preservado. F) Vista articular. Quebrada Pan de Azúcar, Región de Atacama, NE Parque Nacional Pan de Azúcar, Región de Atacama, Formación Pan de Azúcar, Hettangiano. Barra de escala = 50 mm.

vertebral de tamaño intermedio (Figura 3D1 y D2) mantiene el piso del canal neural y las facetas para el arco neural. Las diapófisis y parapófisis no se distinguen con claridad, sin embargo la forma casi pentagonal de este centro (o en “forma cardinal”, según McGowan y Motani 2003), es similar al observado en uno de los centros anteriores cervicales de *Ichthyosaurus communis* (Retiano - Sinemuriano); sin embargo una determinación taxonómica a partir de centros vertebrales es arriesgada. Los restantes centros vertebrales pierden gradualmente la anficelia y corresponden a la sección caudal del individuo. Uno de los centros vertebrales más grandes del material preservado (Figuras 3E1 y E2) permite diferenciar el piso del canal neural y la faceta para el arco neural, también la diapófisis, ubicada en la mitad posterior del centro, sugiere que este centro tendría una posición posterior dorsal en la columna vertebral.

Comentarios—Todos los centros vertebrales presentan efectos erosivos provocados por la intemperización. La acotada distribución y asociación espacial del material (24 metros cuadrados) sumado al particular tipo de erosión lateral observada en los centros vertebrales más completos sugieren que estos pertenecerían a la secuencia vertebral de un mismo y más completo individuo, aún no expuesto en superficie. El material fue recuperado desde los depósitos basales de la Formación Pan de Azúcar (Ortiz 1960, Naranjo 1976) en contacto concordante con lutitas pardo-rojizas conteniendo amonites del género *Schlotheimia*, indicando una edad una edad hettangiana (Godoy y Lara 1998). Este hallazgo representa una de las más tempranas existencias del grupo en el Jurásico de Chile.

Ichthyosauria indet.

(Figuras 4 y 5)

Materiales—T.331: vértebra torácica posterior. T.332: vértebra torácica posterior incompleta. T.337; T.338: bloques con fragmentos de costillas. T.342: porción proximal de rostro. Quebrada La Iglesia, Manflas, III Región. Formación Lautaro, niveles superiores, Bajociano medio.

Descripción—T.331: centro de forma circular, con ambas caras anficélicas. Preserva sus respectivas parapófisis y diapófisis, que se ubican en posición latero-ventral, indicando que la vértebra corresponde a una posición posterior dentro de la porción torácica. T.332: similar descripción que T.331, sin embargo su preservación es regular, estando ausente parte del centro, y sus parapófisis y diapófisis se encuentran erosionadas. T.337; T.338: bloques con restos de costillas de forma tabular, las que se disponen paralelamente, sugiriendo un bajo grado de desarticulación. No se preservan los extremos proximales ni los distales. T.342: porción de rostro de sección comprimida, que preserva parte del premaxilar, el nasal y el dentario. Preserva cinco elementos dentales, estando dos de ellos expuestos en sección longitudinal y los otros tres visibles en sección transversal. Los surcos dentales son profundos y de forma circular, mostrando la ausencia de un alveólo individual para cada diente (condición aulacodonta en Mazin 1983: subthecodonta en Motani 1997), lo que es considerado por Mazin (1983) como típico de ictiosaurios post-triásicos. La pieza muestra signos de deformación en sentido lateral. Los elementos anatómicos descritos se detallan en Figura 4.

Comentarios—Estos restos corresponden al material recolectado por Jensen (1976) y posteriormente descritos y figurados por Tavera (1981). Sin embargo, se desconoce el paradero actual de estas piezas. El conjunto de materiales incluía un cráneo incompleto, que fue determinado por este último autor como *Ichthyosaurus (Leptopterygius) acutirostris* Owen. En el mismo trabajo, el autor determina los materiales aquí mencionados como *Ichthyosaurus posthumus* Wagner. Los restos referidos a *I. acutirostris* han sido omitidos de esta síntesis por tratarse de un cráneo y de elementos postcraneales pertenecientes a un cocodrilo metriorrinquido, recolectado junto a los restos de ictiosaurios de Manflas. El fragmento de rostro (T.342) asignado a *Ichthyosaurus posthumus* Wagner fue determinado por Tavera (1981) mediante comparación con el material figurado por Quenstedt (1858: 788), el que muestra una sección transversal muy similar. Al comparar ambas piezas, es posible apreciar que tanto los procesos alveolares como la sección transversal del dentario son mucho más gráciles en el material de Manflas. Además, la forma de las cavidades vasculares aparece con un contorno anguloso, diferente a la forma redondeada figurada por Quenstedt (1858).

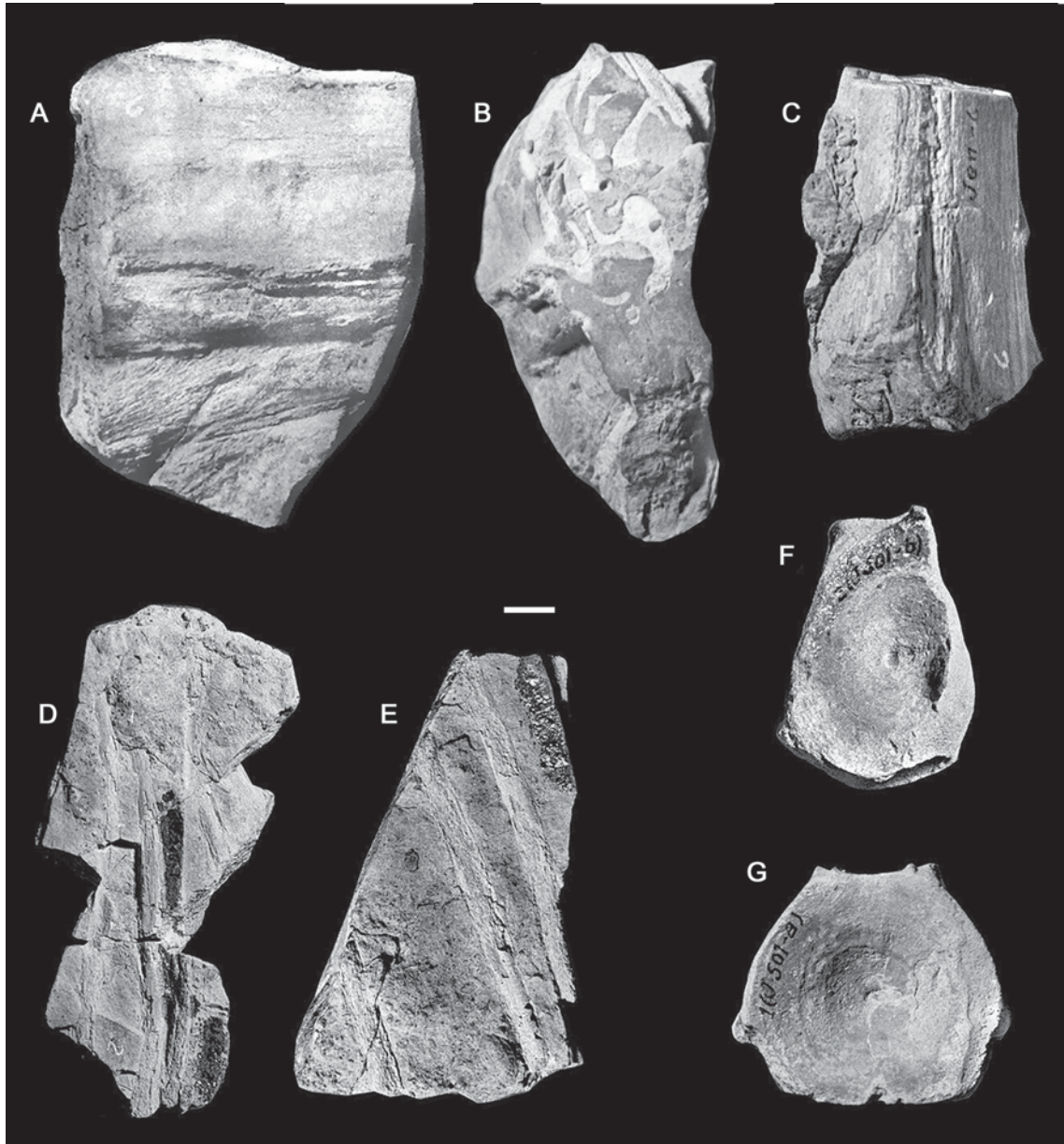


FIGURA 4. Ichthyosauria indet. Manflas, Región de Atacama, Formación Lautaro, Bajociano medio. T.342: A) Porción proximal del rostro en vista lateral, B) vista anterior y C) vista dorsal. T.337; T.338: D, E) Bloques conteniendo fragmentos de costillas. T.332: F) Vértebra torácica incompleta en vista anterior. T.331: G) Vértebra torácica en vista anterior. Modificado de Tavera, 1981. Barra de escala = 10 mm.

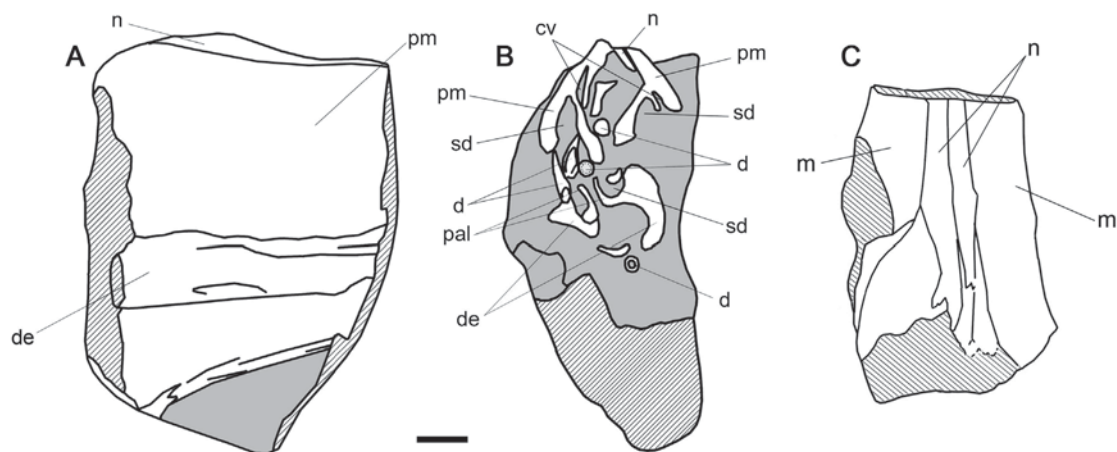


FIGURA 5. T.342. Descripción anatómica de la porción rostral. A) Vista lateral. B) Vista anterior. C) Vista dorsal. Para abreviaturas, ver texto. Barra de escala = 10 mm.

Las determinaciones específicas propuestas por Jensen (1976) y Tavera (1981) deben ser reconsideradas, dado que parte del material referido no corresponde a restos de ictiosaurios y, además, los taxa a los que se asignaron los restos descritos corresponden en todos los casos a denominaciones en desuso y se encuentran sustentadas en materiales muy fragmentarios sin caracteres suficientes para discernir sus afinidades a nivel de género o especie.

REGISTROS DE ICTIOSAURIOS EN EL SUR DE CHILE

Parque Nacional Torres del Paine

En el año 1997 dos chilenos dieron aviso del hallazgo de una roca rodada en el lecho de un río, dentro del Parque Nacional Torres del Paine, probablemente arrastrada por un glaciar o aluvión. Al quebrarse, quedaron a la vista los restos de un animal que más tarde se determinó como parte de un ictiosaurio (Zúñiga 2009).

Posterior a este hallazgo, Schultz *et al.* (2003) documentaron el hallazgo de un bloque rodado con contenido fosilífero, encontrado a orillas del Río de los Hielos en el Parque Nacional Torres del Paine, y que correspondería al mismo ejemplar encontrado previamente por los chilenos (Figura 6). El bloque documentado por estos autores preservaba parte de la porción torácica articulada y costillas. Los investigadores señalaron sus dudas respecto a la procedencia estratigráfica del bloque, indicando a modo tentativo a las formaciones Tobífera o Zapata, y en consecuencia, asignándole una edad Jurásico Superior-Cretácico Inferior. Dicho trabajo además reconoció que estos restos correspondían hasta entonces al registro más austral de ictiosaurios en Sudamérica.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Clase Reptilia Linnaeus, 1758

Orden Ichthyosauria de Blainville, 1835

Ichthyosauria indet.

(Figura 6)

Material—Sin acrónimo ni numeración. Bloque fracturado que preserva parte de la porción torácica articulada. Río de Los Hielos, Parque Nacional Torres del Paine, Región de Magallanes. Formación Tobífera o Zapata, Jurásico Medio a Superior - Cretácico Inferior. El material pertenece a la Corporación Nacional Forestal (CONAF).

Descripción—El material corresponde a un bloque que expone diecisiete centros vertebrales con

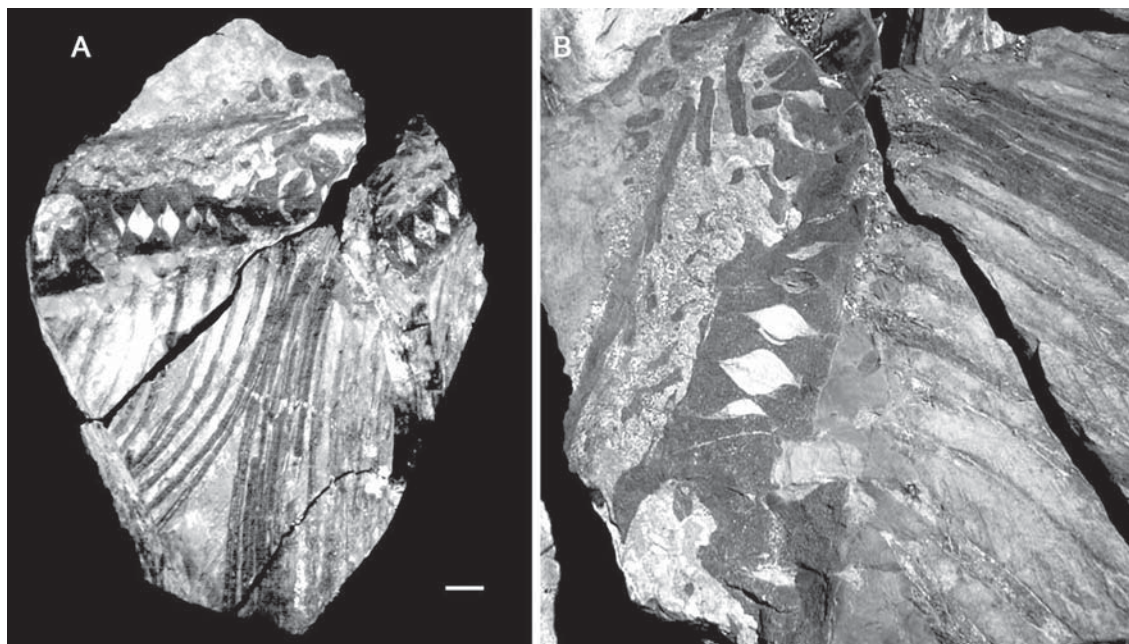


FIGURA 6. Ichthyosauria indet. Río de Los Hielos, Parque Nacional Torres del Paine. Formación Tobífera o Zapata, Jurásico Medio - Cretácico Inferior. A) Montaje de los tres fragmentos del bloque (modificado de Schultz *et al.* 2003). B) Aspecto *in situ* de la misma pieza, mostrando el detalle de las vértebras anficélicas en sección longitudinal debido a la erosión del bloque. Barra de escala en A = 50 mm.

sus respectivas costillas, y los arcos y espinas neurales expuestos parcialmente. Los centros se encuentran seccionados a causa del plano de estratificación en sentido longitudinal, quedando en evidencia la condición anficélica de todos ellos, como también sus proporciones, las que corresponden al doble de alto respecto al largo. Las costillas tienen una forma gracil, fina y elongada, con dos facetas articulares.

Hallazgos en el sector Glaciar Tyndall.

El Glaciar Tyndall se ubica en la Región de Magallanes, dentro del Parque Nacional Torres del Paine ($51^{\circ}6'54''S$; $73^{\circ}18'36''W$). Es parte del Campo de Hielo Sur y corresponde a uno de los glaciares chilenos que han experimentado mayor retroceso en las últimas décadas (Raymond *et al.* 2005).

El afloramiento rocoso expuesto en el borde oriental del Glaciar Tyndall corresponde a rocas sedimentarias de la Formación Zapata (Prieto 1997, Cañón 2000), de edad Jurásico superior – Cretácico inferior sobre la base de correlaciones estratigráficas e invertebrados fósiles. Estas rocas fueron parte de la Cuenca de Rocas Verdes, formada a partir del Jurásico medio. Las rocas de esta localidad están compuestas principalmente por turbiditas silíceas y areniscas lo que indicaría un ambiente marino profundo (Stinnesbeck *et al.* 2014).

Desde principios del año 2000 se han registrado numerosos hallazgos de ictiosaurios en esta localidad, con gran significancia por corresponder al material mejor preservado y articulado de Chile. El primer hallazgo de un ictiosaurio en el área data del año 1999, durante una expedición de la Universidad de Magallanes y la Universidad de Hokkaido (Japón). Los japoneses de la expedición encontraron alojados en la matriz, los restos de un ejemplar de ictiosaurio semi articulado. Los descubridores dejaron una fotografía del hallazgo en la Universidad de Magallanes, sin embargo el material jamás fue georeferenciado. El año 2005 durante una expedición específicamente enfocada al estudio de los restos de ictiosaurios del área, el espécimen fue reubicado (Pardo Pérez 2006). Este ejemplar preserva una cantidad de huesos articulados y expuestos que permite proponer una determinación taxonómica a nivel de género (Figuras 7A y B).

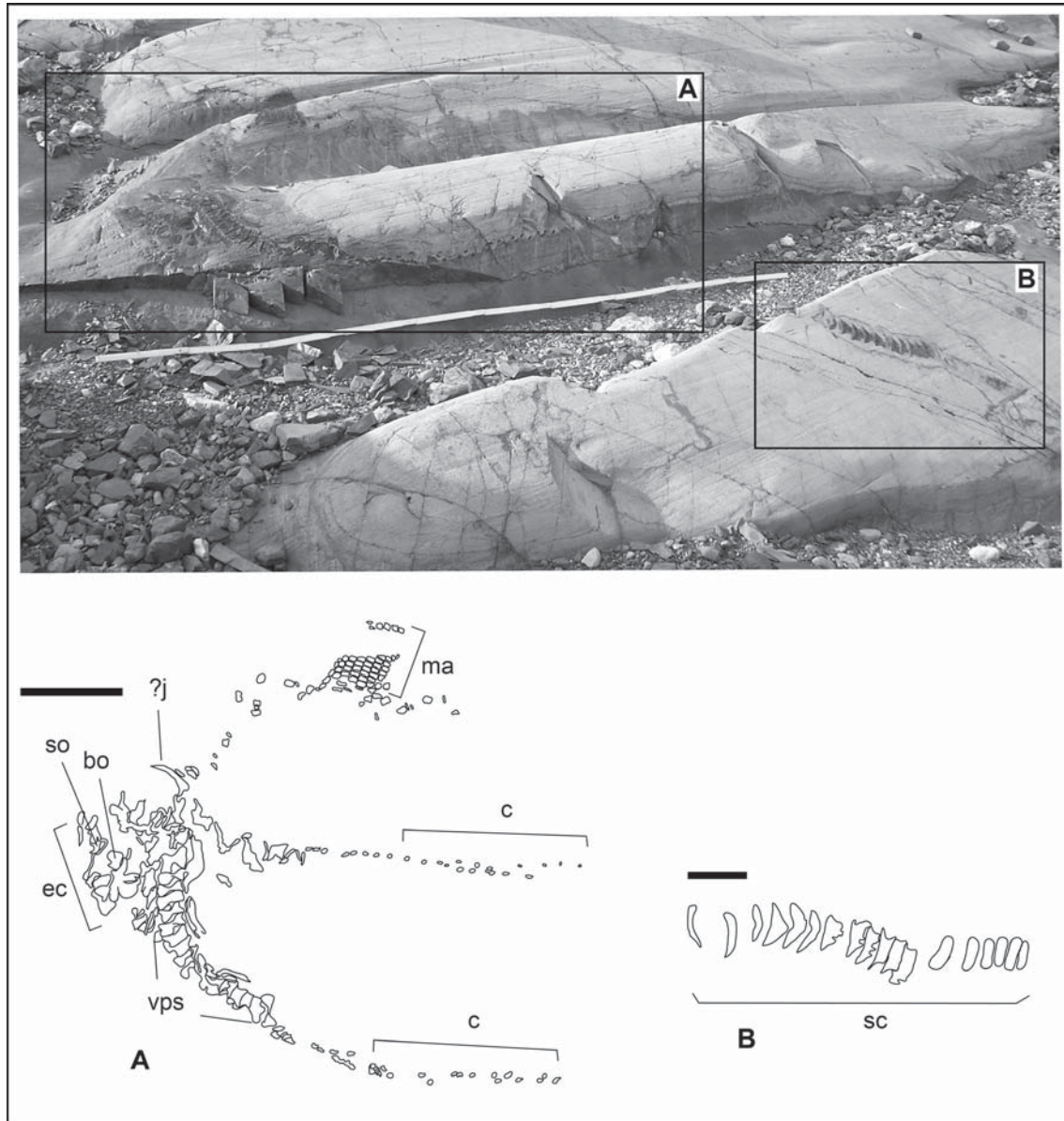


FIGURA 7. TY11: *?Platypterygius hauthali* A-B) Aspecto *in situ* del individuo y dibujo a escala del espécimen *in situ* con la descripción anatómica de la imagen anterior. Escala = 800 mm.

El segundo hallazgo de ictiosaurios en este sector fue anunciado el año 2003 durante una expedición de la Universidad de Magallanes, por el guía de montaña y logístico, Rodrigo Traub y Álvaro Zúñiga (estudiante de Biología de la Universidad de Magallanes en aquel entonces). Ellos dieron con el hallazgo de dos nuevos ictiosaurios, ambos ejemplares articulados y casi completos. Uno corresponde a un ictiosaurio con columna vertebral y aleta posterior (Pardo Pérez 2006), el otro a una porción de columna vertebral (Figura 16). Durante esta expedición Rodrigo Traub muestra otro de sus hallazgos, un ictiosaurio articulado del que se preserva parte del cráneo y la columna vertebral, además de una de las aletas anteriores.

En las siguientes campañas de exploración al área (2004 a 2010, con excepción de 2008) se han registrado numerosos especímenes virtualmente completos y articulados así como también fragmentos aislados (Pardo Pérez *et al.* 2011, Pardo Pérez *et al.* 2012, Stinnesbeck *et al.* 2014). Las últimas tres campañas fueron organizadas por la Universidad de Heidelberg (Alemania) y el Instituto Antártico Chileno y financiadas por el gobierno alemán (DFG, Deutsche Forschungsgemeinschaft). El trabajo de descripción ha permitido determinar diferentes especímenes de la especie *Platypterygius hauthali* von Huene, así como también un nuevo oftalmosáurido (Pardo Pérez obs. pers. 2014). Los hallazgos del sector Tyndall en el Parque Nacional Torres del Paine corresponden a los ejemplares de ictiosaurios más australes registrados en Sudamérica, extienden el conocimiento de una especie aún no muy bien conocida como es *Platypterygius hauthali* von Huene, y aportan datos acerca del comportamiento y paleoecología de los ictiosaurios al tener más de una especie compartiendo el mismo nicho. También permite establecer rutas migratorias con otras especies coetáneas del hemisferio norte y además aporta interesantes datos acerca de los procesos tafonómicos de estos reptiles marinos.

En este trabajo se presentan cuatro ictiosaurios virtualmente completos que han sido reconocidos *in situ*. La edad de la sección estratigráfica en la que se encuentran ha sido asignada al Valanginiano - Hauteriviano (Cretácico temprano) basada en ensamble de amonites que incluyen los géneros *Lissonia riveroi*, *Favrella americana*, *Pseudofavrella* cf. *robusta*, *Pseudofavrella* cf. *garatei*, *Crioceratites andinus*, *Crioceratites diamantensis* y *Aegocrioceras* sp. entre otros géneros (Stinnesbeck *et al.* 2014). La mayoría de los esqueletos del sector Tyndall y los presentados aquí se encuentran virtualmente completos y articulados. El material ha sido pulimentado debido a la acción del Glaciar Tyndall, dejando expuesto una parte del esqueleto y preservando el resto del material dentro del sedimento, como se ha podido observar en material en preparación (Pardo Pérez obs. pers. 2014, Stinnesbeck *et al.* 2014).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Clase Reptilia Linnaeus, 1758

Orden Ichthyosauria Blainville, 1835

Suborden Thunnosauria Motani, 1999

Familia Ophthalmosauridae Baur, 1887

Subfamilia Platypterygiinae Arkhangelsky, 2001, sensu Fischer *et al.*, 2012

Género *Platypterygius* Von Huene, 1922

?*Platypterygius hauthali*

(Figuras 7-10)

Material—Especímen *in situ*. TY11: espécimen completo y parcialmente articulado que muestra expuesto porciones desarticuladas del rostro y basicráneo: un yugal, un surangular, basioccipital y supraoccipital. Una porción de columna vertebral articulada con 28 centros presacrales y 18 vertebras preflexurales de la sección caudal. Dos arcos y espinas neurales articuladas a dos de los centros cervicales anteriores. La sección transversal de 65 costillas parcialmente cubiertas por sedimento. La sección distal de la aleta anterior ?izquierda con el *autopodium* articulado. La aleta muestra expuesto ocho dígitos en total, de éstos cuatro corresponderían a los dígitos principales (dígitos II, III, IV y V) y los otros cuatro a dígitos pre y post-axiales. El total expuesto mide 2,20 m (Figura 7A y B). El material fue reubicado en el año 2005

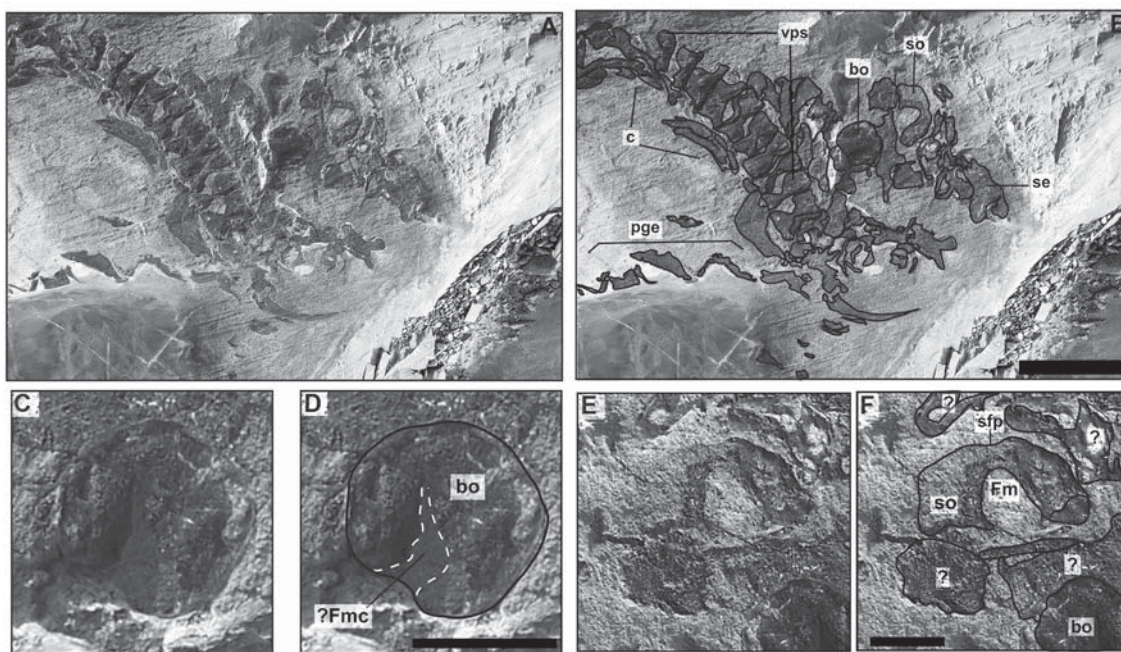


FIGURA 8. TY11: A) Detalle del cráneo B) Dibujo del contorno de los elementos del rostro y basicranium identificados. Escala = 0.1 m. C) Detalle del basioccipital. D) Descripción anatómica del elemento. Escala = 50 mm. E) Detalle del supraoccipital. F) Descripción de las secciones identificadas en el elemento Escala = 50 mm.

por el logístico de expediciones Marcelo Arévalo.

Localidad—Glaciar Tyndall, Parque Nacional Torres del Paine, Región de Magallanes. Edad: Valanginiano - Hauteriviano (Cretácico temprano: Formación Zapata) (Stinnesbeck *et al.* 2014). El material es resguardado por la Corporación Nacional Forestal (CONAF).

Descripción—Muchos huesos del cráneo no han podido ser reconocidos debido a que se encuentran parcialmente expuestos además de erosionados por la acción glacial, lo que no permite reconocer ninguna ranura, crestas o procesos en los huesos. Huesos del basicráneo tales como el basioccipital y supraoccipital han sido con certeza identificados.

El basioccipital es redondeado en forma y es posible diferenciar que la sección extracondylar permanece bastante reducida, adicionalmente es posible reconocer una forma muy incipiente de la concavidad bilobulaba del foramen magnum. De acuerdo a esta observación, el basioccipital estaría expuesto dorsalmente en el sedimento. El basioccipital mide 42 mm de ancho y 37 mm de largo.

La orientación del supraoccipital no es completamente clara. De acuerdo a la sección visible éste parece estar expuesto en vista anterior o posterior. El supraoccipital ha experimentado un grado de deformación plástica, sin embargo conserva una marcada forma de “U”. Una faceta para uno de los exoccipitales, un marcado ancho y profundo foramen magnum y una pronunciada concavidad dorsal para su articulación con el parietal también han sido reconocidos. El supraoccipital mide 62 mm de ancho y 39 mm en su sección más larga (Figuras 8E y F).

TY11 también preserva una serie presacral con 28 centros vertebrales parcialmente expuestos. Los centros están orientados en vista lateral derecha. El complejo atlas-axis no ha sido reconocido en la sección expuesta. Los centros han sido erosionados, naturalmente, hasta la sección media mostrando una marcada anficelia en la sección transversal, característica de Ichthyosauria (McGowan y Motani 2003). Debido a que sus márgenes proximales y distales no están completamente expuestos no es posible tomar medidas precisas de su longitud.

Los arcos y las espinas neurales se encuentran articulando con su respectivo centro, sin embargo

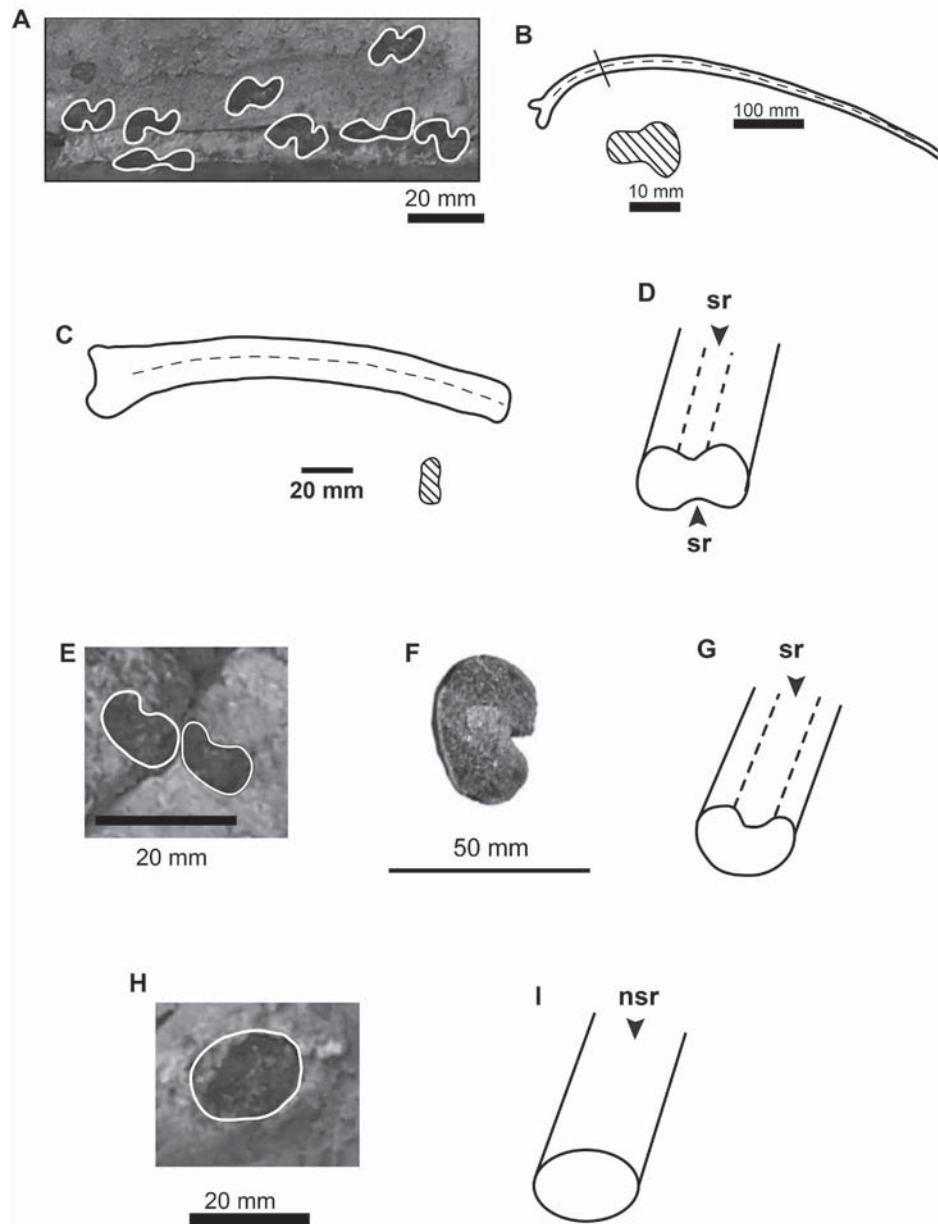


FIGURA 9. TY11: A) Sección transversal de diversas costillas: preservando la forma de '8'. B) Dibujo esquemático del surco longitudinal de una costilla de *Ophthalmosaurus icenicus* y la forma de '8' en un corte transversal. La línea que atraviesa la costilla representa la sección cortada (modificado de McGowan y Motani 2003). C) Dibujo esquemático del surco longitudinal de una costilla de *Platypterygius hercynicus* y la forma de '8' en un corte transversal (modificado de Kolb y Sander 2009). D) Dibujo esquemático de la sección transversal de una costilla de TY11 con forma de '8'. E) Sección transversal de dos costillas de TY11 en forma 'C'. F) Sección transversal de una costilla de *Acamptonectes densus* (especimen NHMUK R11185) preservando la forma de 'C'. G) Dibujo esquemático de la sección transversal de una costilla de TY11 con forma de 'C'. H) Sección transversal de una costilla de TY11 en forma redondeada. I) Dibujo esquemático de la sección transversal H.

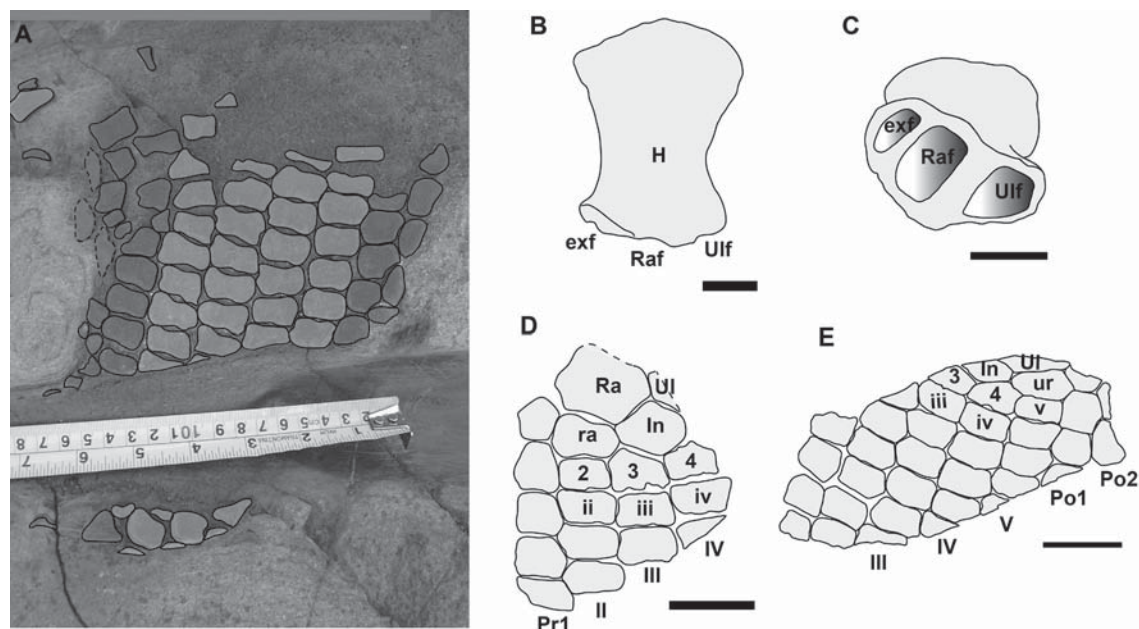


FIGURA 10. A) Detalle del miembro anterior de TY11. El color gris oscuro indica la ubicación relativa de los dígitos pre- y postaxiales. B-E) Dibujo a escala de *Platypterygius hauthali* von Huene: B) Húmero del holotipo (MLP 79-I-30-1) en vista dorsal. C) Sección distal del húmero del holotipo. D) Fragmento de aleta anterior (especimen MLP 79-I-30-2). E) Fragmento de aleta anterior del holotipo (MLP 79-I-30-1).

en solo dos espinas neurales es posible reconocer las zigapófisis anterior y posterior, que también han tenido un grado de deformación plástica

Una segunda porción de columna vertebral se encuentra expuesta articulada con 18 centros de la sección caudal del esqueleto. Esta sección ha sido dividida de la sección anterior por un 'vacío' producido por la acción glacial, la cual erosionó, fragmentó y causó la pérdida total de la sección dorso-caudal del esqueleto.

De esta porción de columna vertebral, los primeros centros se encuentran ventro-lateralmente orientados, mientras que los últimos se encuentran en vista lateral derecha (Figuras 7A y B).

La orientación en la que se encuentran expuestos los centros dorsales y caudales tiene una importancia tafonómica clave que permite interpretar la agonía sufrida por el individuo antes de su muerte y posterior *rigor mortis* (Pardo Pérez obs. pers. 2014).

Alrededor de 65 costillas en sección transversal se encuentran expuestas. La sección transversal de las costillas permite reconocer tres diferentes formas: (1) costillas que muestran dos áreas circulares unidas a través de un delgado contacto (forma de '8'). La morfología de estas costillas podría ser producida por la presencia de un surco longitudinal en su margen anterior y posterior, debido a la bicapitación de su borde proximal (*tuberculum* y *capitulum*) para su articulación con la diapófisis y parapófisis de sus respectivas vértebras (Figuras 9A-D). (2) Costillas ovaladas con una pequeña concavidad en su margen anterior o posterior (forma de 'C'). La concavidad de estas costillas indicaría la presencia de sólo un surco longitudinal ubicado en su margen anterior o posterior. Este tipo de morfología estaría relacionado con la unicapitación proximal de las costillas y su articulación vertebral con una única apófisis surgida de la unión de diapófisis y parapófisis que caracteriza a los centros posteriores dorsales y primeros caudales (Figuras 9E-G). (3) Costillas redondeadas a ovaladas. La morfología de este tipo de costillas es producida por la ausencia de surcos tanto en sus márgenes anteriores como en los posteriores. En TY11 estas costillas se encuentran expuestas ligeramente distal a las costillas en forma de '8' y de aquellas en forma de 'C'

(Figuras 9H e I) y podría indicar que la presencia de surcos en las costillas de TY11 no son longitudinales a lo largo de las costillas, sino más bien los surcos se reducen gradualmente desde la sección proximal a la distal.

En la sección distal de la aleta anterior expuesta es posible reconocer cuatro dígitos principales (dígitos II, III, IV y V) y otros cuatro dígitos que corresponderían a dígitos preaxiales y postaxiales (Figura 10A). Las falanges son de forma rectangular y están estrechamente adjuntas unas a otras. Debido a que el húmero no está expuesto, tampoco los elementos zeugopodiales, no es posible distinguir entre derecha o izquierda. Sin embargo de acuerdo a la exposición del espécimen en el sedimento (lateral derecha) la aleta de TY11 ha sido tentativamente identificada como la derecha, lo cual deberá ser confirmado. No se observa bifurcación digital en esta aleta como lo observado en otros ictiosaurios de esta localidad. La sección total expuesta de la aleta anterior mide 240 mm de largo y 157 mm en su ancho máximo.

Comentarios—Considerando que los elementos del cráneo no han sido claramente reconocidos debido a que éstos se encuentran parcialmente expuestos, un intento de comparación de estos elementos es inútil sin una apropiada preparación o un análisis tomográfico. A pesar de la compresión que han experimentado los huesos, el contorno del basioccipital muestra una extremada reducción del área extracondilar, como lo observado en *Brachypterygius extremus* (McGowan y Motani 2003, Fischer *et al.* 2013), *Arthropterygius* (Maxwell 2010, Fernández y Maxwell 2012), *Platypterygius australis* (McCoy 1867, Wade 1984, Wade 1990, Kear 2005, Zammit *et al.* 2010), *Platypterygius hercynicus* (Kolb y Sander 2009), *Athabascasaurus bitumineus* (Druckenmiller y Maxwell 2010), *Sveltonectes insolitus* (Fischer *et al.* 2011b) y que representa una característica diagnóstica para la subfamilia Platypterygiinae (Fischer *et al.* 2012).

Siguiendo el trabajo de Fischer *et al.* (2012), una marcada forma de “U” en el supraoccipital es una condición observada en *Platypterygius* spp. (Kear 2005, Kolb y Sander 2000) y *Ophthalmosaurus natans* (Gilmore 1905, Appleby 1956). Surcos en las costillas son característicos de Thunnosáuridos (Sander 2000, Fischer *et al.* 2013). La sección transversal redondeada de las costillas ha sido encontrada en *Leptonectes tenuirostris*, *Excalibosaurus costini*, *Eurhinosaurus longirostris* (Sander 2000, Fischer *et al.* 2013) y *Acamptonectes densus* (Fischer *et al.* 2012). Un único surco en la sección transversal de una costilla (forma “de media luna”) ha sido encontrado en un espécimen de *A. densus* (especimen NHMUK R11185), siendo imposible reconocer el lado al cual este corresponde (Fischer *et al.* 2012) (Figura 9F). La forma de “8” de las costillas en sección transversal ha sido encontrada en *Temnodontosaurus* spp., *Ichthyosaurus communis*, *Hauffiopteryx typicus*, *Malawania anachronus*, *Stennopterygius quadriscissus*, *Ophthalmosaurus icenicus*, *Platypterygius hercynicus* y *Sveltonectes insolitus* (Sander 2000, Fischer *et al.* 2013).

Este nivel de variación morfológica de las costillas a lo largo del axis de la columna vertebral no ha sido documentado antes en detalle. La morfología particular de las costillas de TY11 puede representar una característica anatómica relacionada con la forma bicapitada o unicapitada de la cabeza proximal de las costillas, sin embargo esto debe de ser confirmado con estudios adicionales.

La diagnosis de McGowan y Motani (2003) para Ophthalmosauridae (Baur 1887) incluye un elemento extrazeugopodial anterior al radio y un dígito distal a éste. La presencia de un elemento extrazeugopodial en la aleta anterior de TY11 no puede ser reconocido debido a que la sección se encuentra dentro del sedimento, sin embargo es posible deducir su presencia de acuerdo a la cantidad de dígitos preservados en la aleta (hasta cuatro dígitos principales), los cuales incluyen dígitos pre- y postaxiales. Esta forma es típica de las aletas anteriores de ophthalmosáuridos. Dígitos pre- y postaxiales accesorios han sido encontrados en *Ophthalmosaurus* spp. (Kirton 1983, Andrews 1910, McGowan y Motani 2003, Fischer *et al.* 2013), *Brachypterygius* spp. (Lydekker 1888, Boulenger 1904, von Huene 1922, McGowan y Motani 2003), *Aegirosaurus leptospondylus* (Bardet y Fernández 2000), *Platypterygius australis* (Zammit *et al.* 2010), *Platypterygius hercynicus* (Kolb y Sander 2009), *Caypullisaurus bonapartei* (Fernández 1997a, Fernández, 2007), *Sveltonectes insolitus* (Fischer *et al.* 2011b), *Platypterygius* sp. (Maxwell y Druckenmiller 2006b), *Platypterygius* sp. (Pardo Pérez *et al.* 2012) y *Plutoniosaurus bedengensis* (Efimov 1997), sinonimizado con *Platypterygius* por McGowan y Motani (2003). *Ophthalmosaurus natans* (McGowan y Motani, 2003, Fischer *et al.* 2013), *Acamptonectes densus* (Fischer *et al.* 2012), *Undorosaurus* (Efimov 1999),

Platypterygius sp. (Adams y Fiorillo 2010) y *Paraophthalmosaurus* (Arkhangelsky 1997), sinonimizado con *Ophthalmosaurus* por McGowan y Motani (2003) y Maisch y Matzke (2000) poseen un dígito preaxial, pero dígitos postaxiales son desconocidos. Contrariamente *Maiaspondylus lindoei* (Maxwell y Caldwell 2006b) tiene un dígito postaxial, pero dígitos preaxiales son desconocidos. Dígitos postaxiales también han sido registrados en *Ichthyosaurus communis*, pero este carece de dígitos preaxiales (Motani 1999, Fischer *et al.* 2013). Falanges rectangulares y estrechamente articuladas han sido encontradas en *Ichthyosaurus communis*, *Caypullisaurus bonapartei*, *Aegirosaurus leptospondylus*, *Platypterygius* spp., *Maiaspondylus lindoei* y *Sveltonectes insolitus* (Fischer *et al.* 2011b, 2013), sin embargo, carpales distales, metacarpales y falanges distales rectangulares organizadas en “forma de ladrillo” como las de TY11 han sido característicamente registradas en *P. hauthali* (Fernández y Aguirre-Urreta 2005; Pardo Pérez obs. pers. 2014).

A pesar de la cantidad de características morfológicas compartidas entre TY11 y diferentes oftalmosáuridos, la particular morfología observada en las falanges de la sección distal de la aleta de TY11 y el número de dígitos que la componen ha sido únicamente observada en *Platypterygius hauthali* (Fernández y Aguirre-Urreta 2005) (Figuras 10B-E). Por otro lado, la morfología del supraoccipital y basioccipital observada en TY11 ha sido también observada en otros cinco especímenes del sector Tyndall, además de material adicional craneal y poscraneal, lo que permite complementar la diagnosis de la especie (Pardo Pérez obs. pers. 2014).

Ophthalmosauridae indet.

(Figuras 11-13)

Material—*in situ*. TY17: material que preserva la sección dorsal y caudal de la columna vertebral con 54 vértebras expuestas, arcos y espinas neurales articulando con el centro vertebral respectivo. 23 costillas articuladas del lado izquierdo del esqueleto. Alrededor de 17 gastrales del lado derecho del cuerpo y 11 del lado izquierdo. Un íleon aislado. Aleta posterior derecha e izquierda articuladas, preservando la tibia, fíbula, tarsales distales y metatarsales. El total del material expuesto mide 2 m. El espécimen fue encontrado el año 2006 por Alvaro Zúñiga y uno de los autores (Figuras 11A-B).

Localidad—Glaciar Tyndall, Parque Nacional Torres del Paine, Región de Magallanes. Edad: Valanginiano - Hauteriviano (Cretácico temprano: Formación Zapata) (Stinnesbeck *et al.* 2014). El material es resguardo por la Corporación Nacional Forestal (CONAF).

Descripción—Sección dorsal y caudal con vértebras articuladas y expuestas lateralmente del lado izquierdo del cuerpo. Las vértebras son anchas y se encuentran bien articuladas como en otros especímenes adultos del sector Tyndall. Las vértebras postflexurales se encuentran dentro de la matriz. Las espinas neurales de los centros dorsales son largas y anchas reduciendo su tamaño hacia las dorsales posteriores. No se conservan las espinas neurales de las vertebras preflexurales. Las costillas se encuentran articuladas, son anchas y presentan surcos longitudinales. Las gastrales son delgadas y permanecen articuladas. El íleon se encuentra aislado pero es probable que el isquío-pubis se encuentre dentro del sedimento. El íleon es elongado en “forma de varilla” (Figuras 12A-B) como se ha observado en otros ictiosaurios. Mide 100 mm de largo, y sus margen proximal y distal miden 20 mm de ancho. De los dos miembros posteriores, la aleta posterior ?izquierda es la mejor expuesta. Esta conserva tres dígitos principales (dígitos II, III and IV), además de un dígito pre- y postaxial. La aleta posterior ?derecha se ha desplazado de su posición original y se ha preservado junto con la aleta posterior ?izquierda. La mayoría de los elementos de la aleta posterior ?derecha se encuentran dentro del sedimento. Esta aleta sin embargo presenta la tibia y fíbula articulada con el fémur, así como también el astrágalo y tarsal distal dos. Tanto en el fémur izquierdo como en el derecho las facetas distales para la articulación con la tibia y fíbula no son cóncavas como en el espécimen TY25 (ver descripción más adelante), en la aleta posterior ?derecha se observa una tercera faceta de articulación distal más pequeña que las otras dos, probablemente para la articulación de un elemento extrazeugopodial. Tibia y fíbula son pentagonales, la fíbula es ligeramente más ancha que la tibia, el astrágalo es hexagonal. Un elemento accesorio articula en el margen anterior de la tibia en la aleta posterior ?izquierda. Los tarsales

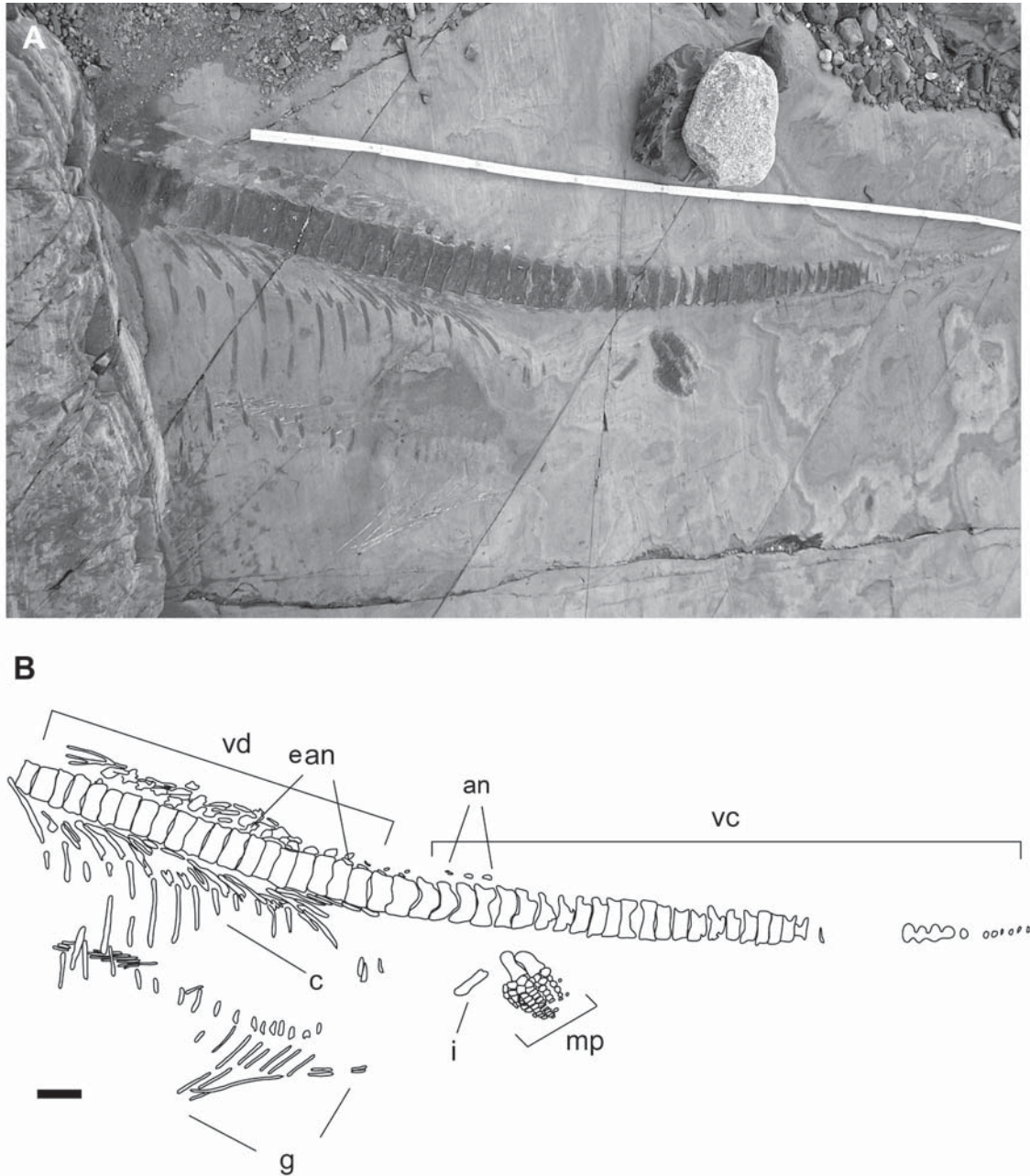


FIGURA 11. TY17: Ophthalmosauridae indet. A) Aspecto *in situ* del individuo. Escala = 2 m. B) Dibujo a escala del espécimen *in situ* con la descripción anatómica de la imagen anterior. Barra de escala= 100 mm.

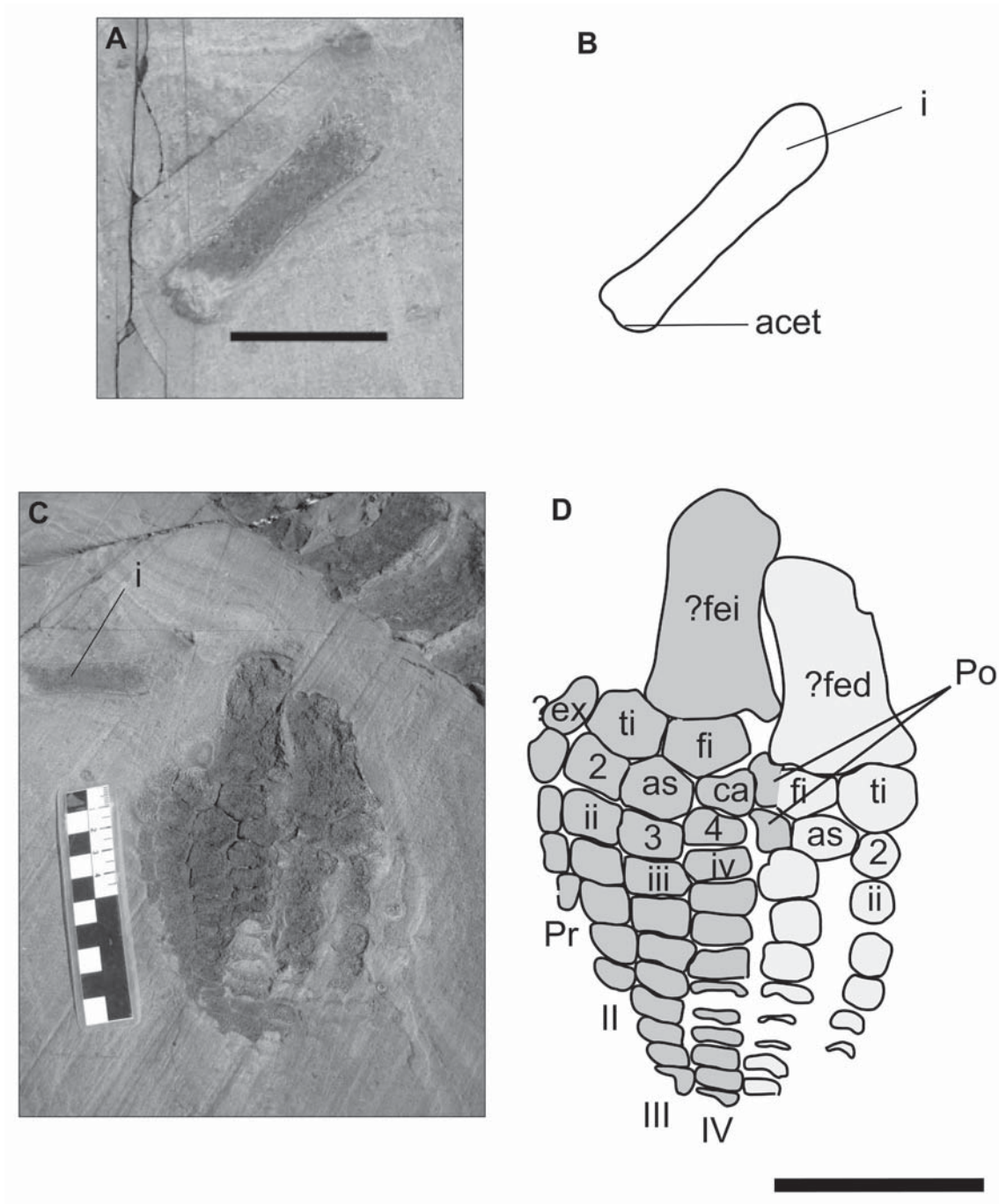


FIGURA 12. TY17: A) Detalle del ileon *in situ*. Escala = 50 mm. B) Dibujo esquemático de la imagen anterior. C) Aleta posterior derecha e izquierda. D) Descripción anatómica de las aletas posteriores Escala = 50 mm.

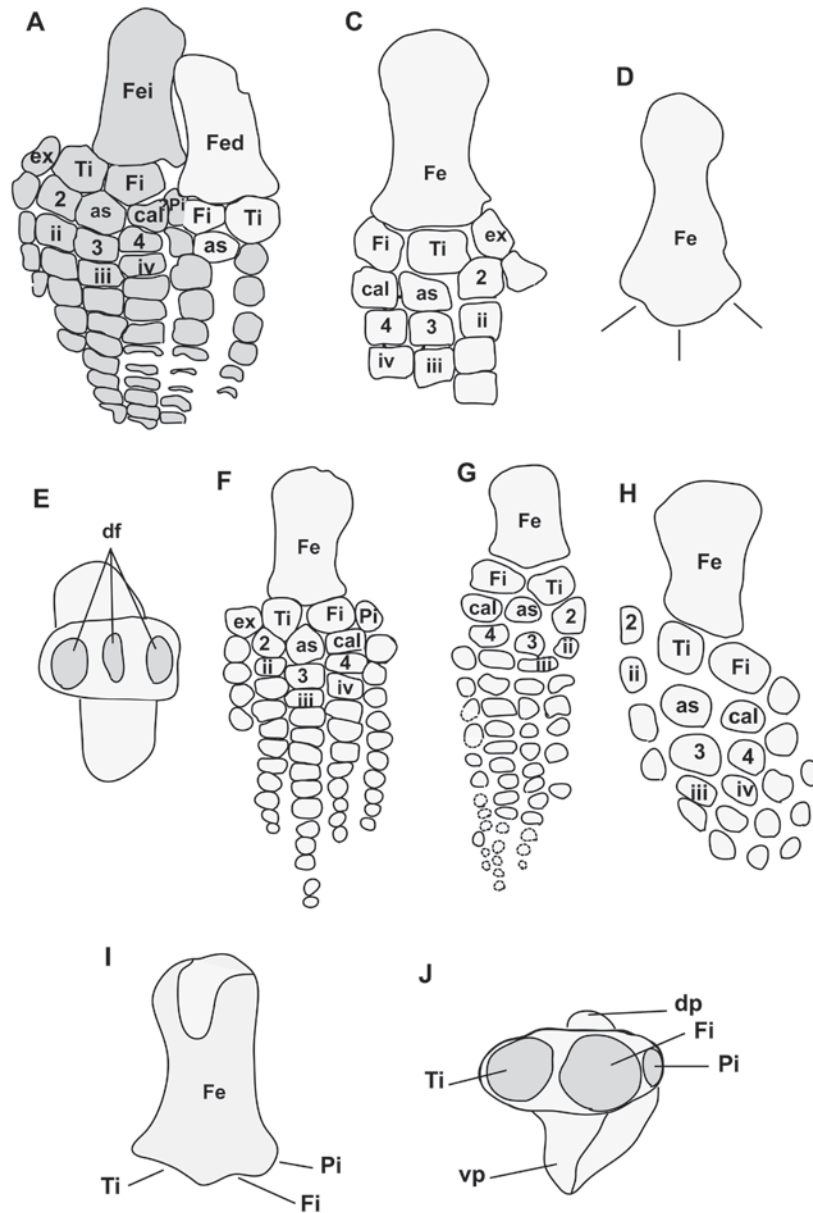


FIGURA 13. Comparación de las aletas posteriores de TY17 (A) con la de diferentes ophthalmosauridos. B) Aleta posterior derecha de *Platypterygius australis* (modificado de Zammit *et al.* 2010). C) Fémur derecho de *Platypterygius hercynicus* (modificado de Kolb y Sander 2009) las líneas indican la articulación distal del fémur con la fibula, tibia y extrazeugopodial. D) Sección distal del fémur derecho de *Platypterygius hercynicus* (modificado de Kolb y Sander 2009). E) Aleta posterior izquierda de *Sveltonectes insolitus* (Fischer *et al.* 2011b). F) Aleta posterior derecha de *Aegirosaurus leptospondylus* (modificado de Fernández 2007). G) Aleta posterior derecha de *Caypullisaurus bonapartei* (modificado de Fernández 2007). H) Fémur izquierdo de *Platypterygius americanus* (modificado de Maxwell y Kear 2010). I) Sección distal del fémur izquierdo de *Platypterygius americanus* (modificado de Maxwell y Kear 2010). J) Sección distal del fémur izquierdo de *Platypterygius americanus* (modificado de Maxwell y Kear 2010).

distales, metatarsales y falanges distales son rectangulares y se encuentran estrechamente adheridos unos a otros (Figura 12C-D).

Comentarios—Los centros vertebrales, así como las espinas y arcos neurales son anchos y se encuentran bien articulados como en otros especímenes adultos del sector Tyndall. Las costillas presentan surcos longitudinales como los observados en TY11 y otros thunnosáuridos (Sander 2000, Fischer *et al.* 2013), sin embargo no se ha podido detectar si los surcos continúan hasta la sección distal de las costillas o si sólo cubren desde la sección proximal a la sección media. La “forma de varilla” del íleon ha sido observada en *Ophthalmosaurus icenicus* y *Aegirosaurus leptospondylus* (Andrews 1910, Bardet y Fernández 2000) sin embargo el íleon de TY17 no es curvo en el eje medio como ocurre en *O. icenicus* y *A. leptospondylus* y difiere del íleon de *Cryptoptygius kristiansenae* (Druckenmiller *et al.* 2012), el cual es más ancho antero-posteriormente en su margen proximal. Un íleon es preservado en un espécimen asignado a Ophthalmosauridae indet. (Maxwell y Druckenmiller 2011) el íleon en este espécimen es más robusto en su margen distal y presenta una ligera curvatura posterior.

La presencia de tres facetas de articulación distal en el fémur se ha observado en las aletas posteriores de *Platyptygius australis* (Zammit *et al.* 2010), *Platyptygius hercynicus* (Kolb y Sander 2009) y *Platyptygius americanus* (Maxwell y Kear 2010), sin embargo, en esta última especie, la tercera faceta distal del fémur es para la articulación con un pisiforme (Figuras 13B, C, D, H, I).

Dígitos pre- y postaxiales han sido reconocidos en la aleta posterior de *P. australis* (Zammit *et al.* 2010) y *Sveltonectes insolitus* (Fischer *et al.* 2011b). *Aegirosaurus* conserva un dígito postaxial (Bardet y Fernández, 2000) y *Caypullisaurus bonapartei* dos dígitos postaxiales. (Figuras 13B, E, F, G).

De todas las aletas posteriores de ictiosaurio preservadas en el registro fósil hasta el momento, TY17 muestra mayor similitud con la de *P. australis* en cuanto al número de facetas distales en el fémur, la presencia de un pre- y postaxial dígito y un elemento extrazeugopodial articulando con el fémur. Sin embargo según Zammit *et al.* (2010) las facetas distales del fémur de *P. australis* son profundamente cóncavas, a diferencia de las facetas distales de TY17, adicionalmente la tibia y fíbula de *P. australis* son aproximadamente del mismo tamaño, mientras que en el espécimen TY17 la fíbula es ligeramente más ancha que la tibia. El astrágalo tiene forma pentagonal a hexagonal en *P. australis* y el contacto proximal de este elemento es más extensivo con la tibia que con la fíbula. El astrágalo de TY17 es hexagonal en forma diamantada y sus contactos proximales con la tibia y fíbula son aproximadamente de la misma extensión.

A pesar de que se desconocen los miembros posteriores de la especie Colombiana *P. sachicarum* (Páramo 1997) y de la Argentina *Platyptygius hauthali* (Fernández y Aguirre-Urreta 2005), es posible reconocer similitudes entre los elementos del zeugo- y metapodio de la aleta posterior de TY17 con los preservados en la aleta anterior de *P. hauthali*, pero también con las de otros especímenes del sector Tyndall de los cuales su cráneo es desconocido (Pardo Pérez obs. pers. 2014). Debido a que no existen elementos diagnósticos contundentes el espécimen TY17 ha sido provisionalmente asignado como Ophthalmosauridae indet.

En cuanto a la dieta de este espécimen, fragmentos de vértebras y costillas de peces encontrados en la cavidad abdominal indicarían que este animal se alimentaba preferentemente de peces.

Familia Ophthalmosauridae Baur, 1887

Ophthalmosauridae indet.

(Figuras 14 y 15)

Material—*in situ* TY25: el espécimen conserva la columna vertebral articulada con cerca de cuatro dorsales y alrededor de 47 caudales (31 centros preflexurales y 16 postflexurales). Arcos y espinas neurales articulados en el respectivo centro vertebral. Cuatro costillas articuladas y parcialmente expuestas. La aleta anterior derecha e izquierda articuladas preservando tibia, fíbula, astrágalo, tarsales distales, metatarsales y falanges distales. El material expuesto mide 1,9 m. El espécimen fue encontrado el año 2009 por Esteban Beltrán (Figuras 14 A y B).

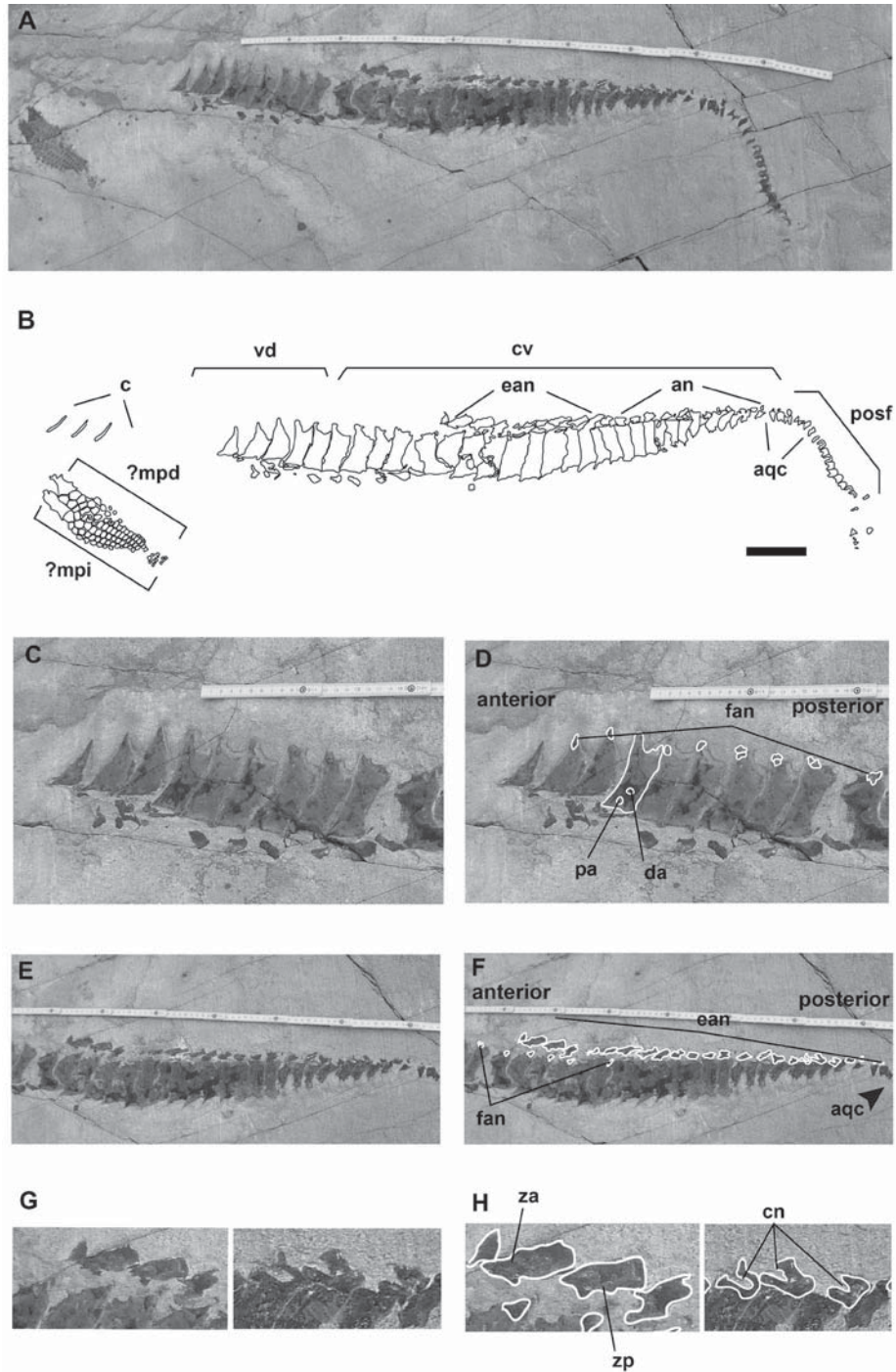


FIGURA 14. TY25: Ophthalmosauridae indet. A) Aspecto *in situ* del individuo. Escala = 1 m. B) Dibujo a escala del espécimen *in situ* con la descripción anatómica de la imagen anterior. Escala = 100 mm. C) Detalle de una porción de la columna vertebral (últimas dorsales, primeras caudales). D) Dibujo del mismo indicando la ubicación de la parapófisis, diapófisis y las facetas para la articulación de los arcos neurales. E) Detalle de la sección caudal de la columna vertebral. F) Descripción anatómica de la imagen anterior. G) Detalle de los arcos y espinas neurales H) Dibujo interpretativo y descripción anatómica de la figura anterior

Localidad—Glaciar Tyndall, Parque Nacional Torres del Paine, Región de Magallanes. Edad: Valanginiano - Hauteriviano (Cretácico inferior: Formación Zapata) (Stinnesbeck *et al.* 2014). Material a resguardo por la Corporación Nacional Forestal (CONAF).

Descripción—Los centros vertebrales están dispuestos lateralmente reduciendo en tamaño hasta la sección postflexural. Los centros posteriores dorsales y anteriores caudales son 2,8 veces más altos que largos. Las vértebras postflexurales son casi tan altas como anchas, anficelia es aún presente en este nivel. Las vértebras que conforman el ángulo de quiebre de la cola se encuentran articuladas y parcialmente expuestas. Estas vértebras forman un ángulo de quiebre de 33°, sin embargo este ángulo pudo ser alterado durante el proceso tafonómico y no necesariamente corresponde al que el animal tuvo en vida.

El contorno de una parapófisis y una diapófisis ha sido reconocido en la cuarta vértebra preservada desde la sección anterior a la posterior (Figuras 14 C y D). Tanto la diapófisis como la parapófisis no son confluentes, están ligeramente separadas y organizadas en la mitad inferior de la vértebra indicando que este correspondería a un centro posterior dorsal.

Diez centros preservan una de las dos facetas para la articulación con los arcos neurales y cuatro centros preservan las dos facetas de articulación, además de esto se reconocen 24 arcos neurales y nueve espinas neurales articuladas en los respectivos centros vertebrales (Figuras 14E y F). Los arcos y espinas neurales reducen su tamaño hasta cerca de la decimonovena vértebra expuesta, preservando a partir de esta sección sólo los arcos neurales hasta la región apical. Los centros postflexurales no conservan expuestos arcos o espinas neurales.

Las espinas neurales de la sección preflexural están expuestas en vista lateral izquierda, mostrando la zygapófisis anterior y posterior. Tres arcos neurales de los centros preflexurales posteriores están expuestos en vista anterior mostrando el canal neural (Figuras 14G y H).

Es posible diferenciar el ligero contorno de cuatro costillas, sin embargo no es posible dar una mayor descripción debido a que se encuentran mayormente cubiertas por el sedimento.

La cintura pélvica de TY25 no se encuentra expuesta, pero es posible que se encuentre articulada dentro del sedimento.

Las aletas posteriores derecha e izquierda se encuentran expuestas y articuladas. La aleta posterior derecha se encuentra desplazada y ubicada junto a la aleta posterior izquierda de forma similar a lo observado en TY17. La identificación de las aletas posteriores como derecha e izquierda es tentativa debido a que no ha sido posible reconocer ningún proceso en ninguno de los fémures, producto de la erosión que la acción glacial produjo en la superficie de los huesos (Figuras 15A y B).

La aleta posterior izquierda es la que preserva más elementos expuestos. Tanto el fémur derecho como el izquierdo son esbeltos y tienen dos facetas distales marcadamente cóncavas para la articulación con la tibia y la fíbula. La aleta tiene tres dígitos principales (dígitos II, III y IV) además de dos dígitos preaxiales y hasta tres dígitos postaxiales en la aleta posterior derecha. Los elementos de los dígitos pre- y postaxiales son ligeramente redondeados en ambas aletas. El segundo dígito preaxial se forma a partir de una bifurcación en la primera falange del primer dígito preaxial. Tibia, fíbula y astrágalo son pentagonales. Tibia y fíbula son relativamente del mismo tamaño. La fíbula se encuentra mayormente dentro del sedimento pero la sección anterior de este elemento está expuesta y estrechamente adherida a la tibia, careciendo de *spatium interosseum* entre ellas. Un elemento extrazeugopodial ligeramente redondeado articula en el margen antero-posterior de la tibia. El astrágalo articula con la tibia y fíbula proximalmente al parecer en facetas del mismo tamaño y distalmente con un solo elemento, el tercer tarsal distal. Un elemento identificado tentativamente como un pisiforme articula en el margen posterior del calcáneo de la aleta posterior derecha. Los tarsales distales y metatarsales son aproximadamente de forma rectangular con excepción del segundo tarsal distal que es más largo y ancho que los otros elementos. Este elemento articula en el margen proximal con la tibia y el extrazeugopodial, en el margen anterior con la primera y segunda falange del primer dígito preaxial; distalmente articula con el metatarsal tres y en el margen posterior el segundo tarsal distal articula con el astrágalo y el tercer tarsal distal. El máximo número de falanges articuladas en la aleta posterior izquierda es de 17 en el dígito III, sin embargo, es posible que

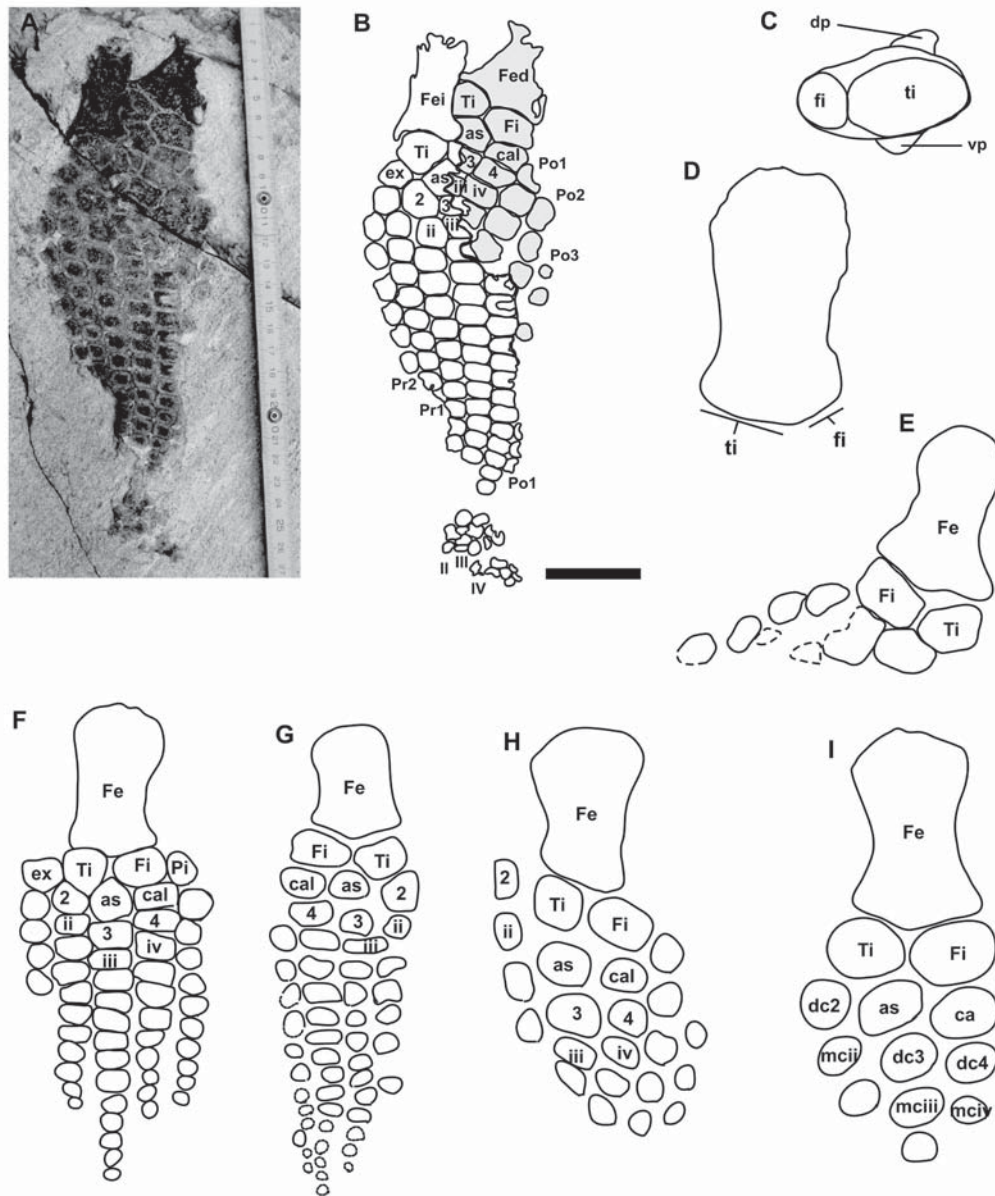


FIGURA 15. TY25: A) Aletas posterior derecha e izquierda B) Descripción anatómica de la imagen anterior. Escala = 50 mm. Comparación con aletas posteriores de otros ophthalmosáuridos: C) Sección distal del fémur derecho de *Arthropterygius chrisorum* (modificado de Maxwell 2010). D) Fémur derecho de *Arthropterygius chrisorum* (modificado de Maxwell, 2010). E) Aleta posterior izquierda de *Cryopterygius kristiansenae* (modificado de Druckenmiller *et al.* 2012). F) Aleta posterior izquierda de *Sveltonectes insolitus* (Fischer *et al.* 2011b). G) Aleta posterior derecha de *Aegirosaurus leptospondylus* (modificado de Fernández 2007). H) Aleta posterior derecha de *Caypullisaurus bonapartei* (modificado de Fernández 2007). I) Aleta posterior izquierda de *Ophthalmosaurus icenicus* (modificado de Fernández 2007).

este número sea aún mayor dado que la sección distal de la aleta no se encuentra completamente expuesta.

Comentarios—De acuerdo con McGowan y Motani (2003) la diapófisis reduce en tamaño gradualmente desde la sección anterior a la posterior en el axis de la columna vertebral hasta converger en una sola faceta, lo que puede ocurrir antes o al nivel del sacro. No existe sacro en ictiosaurios pero McGowan y Motani (2003) designaron una vértebra sacral al nivel de la cintura pélvica para la separación de la sección caudal en ictiosaurios. En el caso de TY25 la diapófisis y parapófisis indicaría que esta vértebra corresponde todavía a la sección presacral del individuo y que las aletas posteriores probablemente fueron desplazadas *post mortem* desde su posición original hacia la sección dorsal del cuerpo. Desplazamiento de aletas posteriores es común en ictiosaurios (McGowan y Motani 2003), dado que las aletas posteriores y el total de la cintura pélvica no se encuentra adherido a la columna vertebral por ningún elemento óseo (Andrews 1910, McGowan y Motani 2003), el contacto se produce a través de músculos y tendones. Es probable que ésta sea la razón de su escasez en el registro fósil. Los centros caudales de la sección postflexural son casi tan anchos como altos, como lo visto en otros especímenes del sector Tyndall (Pardo Pérez obs. pers. 2014) así como en las especies *Stenopterygius quadriscissus*, *Arthropterygius chrisorum*, *Platypterygius australis* y *Platypterygius hercynicus* (Kolb y Sander 2009, Maxwell 2010, Fischer *et al.* 2013). Anficelia es aún presente en los centros postflexurales difiriendo de *Arthropterygius chrisorum* (Maxwell 2010), en los cuales la anficelia a este nivel es ausente.

Fémur con dos facetas articulares distales ha sido visto en los oftalmosáuridos *Arthropterygius chrisorum* (Maxwell 2010) (Figuras 15C y D), *Cryopterygius kristiansenae* (Druckenmiller *et al.* 2012) (Figura 15E), *Sveltonectes insolitus* (Fischer *et al.* 2011b) (Figura 15F), *Aegirosaurus leptospondylus* (Bardet y Fernández 2000) (Figura 15G), *Caypullisaurus bonapartei* (Fernández 1997a, 2007) (Figura 15H) y *Ophthalmosaurus icenicus* (Andrews 1910, McGowan y Motani 2003) (Figura 15I). De estas especies *Sveltonectes* conserva dígitos pre- y postaxiales (Fischer *et al.* 2011b). *Aegirosaurus* conserva un dígito postaxial (Bardet y Fernández 2000) y *Caypullisaurus* conserva dos dígitos postaxiales (Fernández 2007). Sin embargo el conjunto total de características de la aleta posterior de TY25 no es compartido con ninguna aleta posterior del registro fósil hasta el momento, tampoco se han registrado aletas posteriores con bifurcación en el dígito preaxial.

TY25 podría ser más cercano a la especie *Rusa Sveltonectes insolitus* en cuanto a la forma general de la aleta, sin embargo varían en el número de dígitos pre- y postaxiales. TY25 también comparte con *Sveltonectes insolitus* y *Platypterygius hercynicus* la presencia de zygapófisis anteriores y posteriores fusionadas en las espinas neurales de los centros anteriores caudales. TY25 es similar a la especie Argentina *Caypullisaurus* en cuanto a la presencia de más de un dígito postaxial en la aleta posterior, sin embargo difieren en el tamaño de los elementos zeugopodiales. Considerando lo anterior, TY25 ha sido temporalmente identificado como *Ophthalmosauridae* indet. hasta que nuevo material comparativo pueda ser obtenido y este espécimen pueda ser preparado.

Ophthalmosauridae indet.

(Figura 16)

Material—*in situ*. TY03: el material parcialmente expuesto muestra 41 vertebras de la sección dorsal y caudal (preflexural) expuestas en vista lateral izquierda. 25 arcos y espinas neurales parcialmente expuestas articulan con los respectivos centros vertebrales. 12 costillas parcialmente expuestas y articuladas. El material expuesto mide 0.84 m. El espécimen fue encontrado el año 2003 por Rodrigo Traub y Alvaro Zúñiga (Figura 16).

Localidad—Glaciar Tyndall, Parque Nacional Torres del Paine, Región de Magallanes.

Edad—Valanginiano – Hauteriviano (Cretácico temprano: Formación Zapata) (Stinnesbeck *et al.* 2014). Material resguardo por la Corporación Nacional Forestal (CONAF).

Descripción—Porción de una columna vertebral articulada con alrededor de 20 vértebras de la sección dorsal y 21 de la sección caudal. Las vértebras son anchas, preservan la anficelia característica de ictiosaurios y se encuentran articuladas como en los especímenes mencionados anteriormente y otros

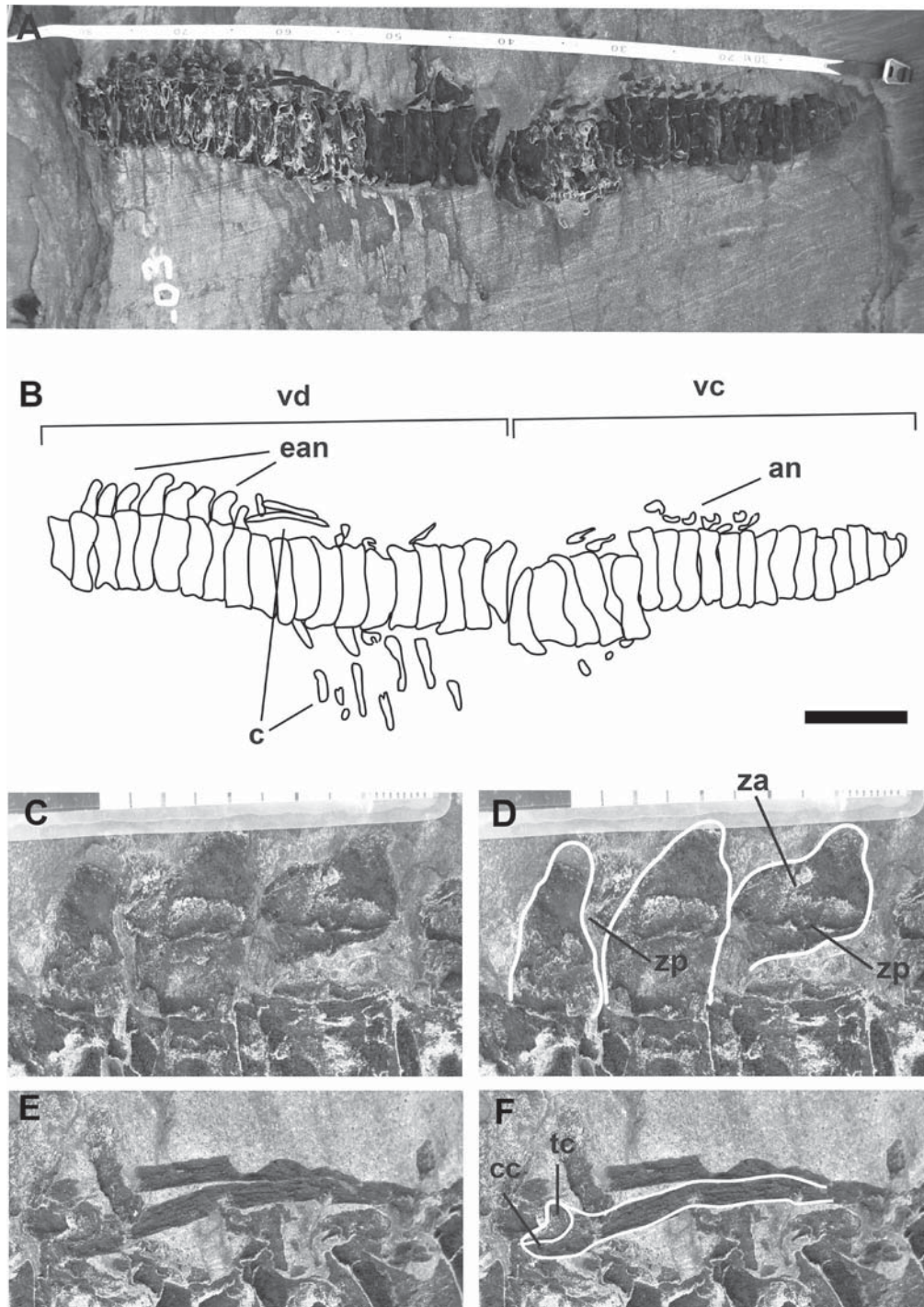


FIGURA 16. TY03: Ophthalmosauridae indet. A) Aspecto *in situ* del individuo. Escala = 800 mm. B) Descripción anatómica de la imagen anterior. Escala = 10 mm. C) Detalle de la organización de las espinas neurales. D) Dibujo interpretativo y descripción anatómica de C. E) Detalle de la sección proximal de una costilla. F) Dibujo interpretativo y descripción anatómica de E.

adultos del sector Tyndall. No ha sido posible reconocer ninguna diapofisis o parapofisis. Los arcos y espinas neurales articulan en su respectivo centro y están orientados en vista lateral izquierda. La espinas neurales son anchas y las zygapofisis anteriores y posteriores se encuentran fusionadas en los centros posteriores dorsales y los anteriores caudales, en donde su tamaño es más reducido (Figuras 16C y D). Diez costillas parcialmente expuestas y articuladas del sector derecho del cuerpo presentan suaves surcos longitudinales. Dos costillas del lado izquierdo del cuerpo están cubriendo algunas espinas neurales. Las costillas serían bicapitadas proximalmente de acuerdo a lo observado en una de estas costillas (Figura 16E y F).

Comentarios—TY03 conserva una columna vertebral bien articulada con vértebras anchas como otros oftalmosáuridos del sector Tyndall (Pardo Pérez obs. pers. 2014). Las zygapofisis anteriores y posteriores se encuentran fusionadas en los centros posteriores dorsales y anteriores caudales tal como en *Sveltonectes insolitus* y *Platypterygius hercynicus* (Fischer *et al.* 2011a). Las costillas presentan surcos longitudinales como algunos thunnosauridos (Sander 2000, Fischer *et al.* 2013) y otros espécimenes del sector Tyndall (Pardo Pérez obs. pers. 2014). TY03 ha sido provisionalmente determinados como Ophthalmosauridae indet. de acuerdo a su similitud con los oftalmosáuridos *Sveltonectes insolitus* y *P. hauthali* en cuanto a la fusión de las zygapofisis de las espinas neurales y la presencia de surcos longitudinales en las costillas.

Valor paleobiogeográfico del yacimiento de Magallanes.

El registro de ictiosaurios triásicos y jurásicos proviene mayormente del hemisferio norte, sin embargo durante el Jurásico medio se originó el grupo de los oftalmosáuridos, los que han sido considerados como el grupo más diverso y de más amplia distribución (Aaleniano-Bajociano hasta el Cenomaniano). Los primeros hallazgos de oftalmosáuridos provienen de Argentina, Reino Unido, Estados Unidos (Seeley 1874, Rusconi 1940, Rusconi 1942, Bardet *et al.* 1994, Fernández 1999, McGowan y Motani 2003, Fernández 2003, Gasparini y Fernández 2006, Fernández y Talevi 2014, Druckenmiller y Maxwell 2014). Durante el Cretácico temprano los ictiosaurios oftalmosáuridos parecen haberse dispersado globalmente e incluso haber sido aún más diversos (Fischer *et al.* 2012). Registros fósiles Cretácicos de estos reptiles marinos han sido encontrados en Estados Unidos, Canadá, Rusia, Reino Unido, Francia, Italia, Alemania, Argentina, Colombia, Chile, Australia, Nueva Zelanda, India e Iraq. (Broili 1907, Nace 1939, McGowan 1972, Wade 1984, 1990, Bardet *et al.* 1994, Páramo 1997, Fernández 1997b, 2007, Fernández y Aguirre-Urreta 2005, Efimov 1998, 1999, Arkhangelsky 1997, 1998, 2001, Arkhangelsky *et al.* 2008, Shultz *et al.* 2003, Sachs y Grant-Mackie 2003, Maxwell y Caldwell 2006a, 2006b, Kolb y Sander 2009, Adams y Fiorillo 2010, Druckenmiller y Maxwell 2010, Zammit *et al.* 2010, Fischer *et al.* 2011a, 2011b, 2012, 2013, 2014, Underwood *et al.* 2011, Pardo Pérez *et al.* 2012). Sin embargo parece ser que los oftalmosáuridos no fueron los únicos parvipelvianos que cruzaron el límite Jurásico–Cretácico (Fischer *et al.* 2013), indicando que la diversidad de ictiosaurios continuó aún más alta hacia el Cretácico de lo previamente pensado. Gasparini (1992) mencionó relaciones taxonómicas entre los reptiles marinos del Pacífico oriental y aquellos del Tetis durante el Jurásico, los cuales, a pesar de no pertenecer a la mismas especies, sí corresponden a las mismas familias. Estas relaciones permiten suponer que la dispersión pacífica de esta fauna se produjo a través del Corredor Hispánico abierto a fines del Jurásico (Iturralde-Vinent 2005), el que actuó como un paso intermitente para fauna invertebrada marina hasta fines del Toarciano (Damborenea y Manceñido 1979, Stanley 1994). Hacia el Titoniano o Berriasiano temprano este paso ya habría conectado a las faunas del hemisferio norte con el sur (Figura 17A). El registro de fauna marina invertebrada y vertebrada fósil en las cercanías de este paso reforzaría esta hipótesis (Damborenea y Manceñido 1979, Hallam 1983, Riccardi 1991, Stanley 1994, Fernández e Iturralde-Vinent 2000, Aberhan 2001, De La Fuente e Iturralde-Vinent 2001, Gasparini 2009, Gasparini *et al.* 2002, Gasparini e Iturralde-Vinent 2006, Buchy *et al.* 2006, Buchy 2007, 2008, 2010, Buchy y López-Oliva 2009).

Alternativamente al Corredor Hispánico un corredor epicontinental de aguas poco profundas habría comenzado a abrirse durante el Titoniano tardío al Berriasiano entre el Este de Africa y el Sur de la Patagonia el llamado ‘South Africa/Rocas Verdes seaway’ (Schultz *et al.* 2003, Pardo Pérez 2006) (Figura 17A, también llamado ‘Trans-Erythraean Seaway’ (Arkel 1956, Hikuroa 2009); ‘Indo-Madagascan

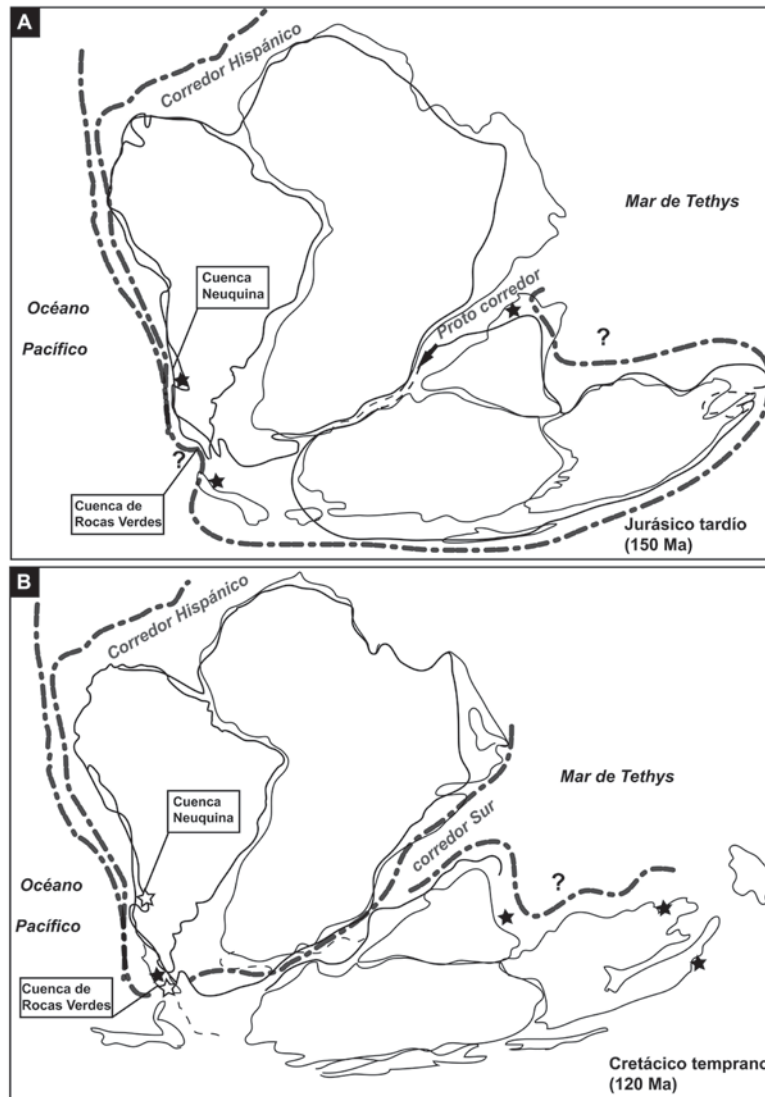


FIGURA 17. Esquema paleogeográfico del límite Jurásico - Cretácico: A) Jurásico superior (150 Ma. aprox.). Hacia fines del Titoniano o Berriasiano temprano el Corredor Hispánico habría conectado a las faunas del hemisferio norte con el sur. El corredor de Sudáfrica y Rocas Verdes ('South African / Rocas Verdes Corridor') en el hemisferio sur ya habría comenzado a formarse, pero no habría sido completamente efectivo aún. El aislamiento producido en el hemisferio sur habría permitido la especialización del grupo. B) Cretácico temprano (120 Ma. aprox.). Ictiosaurios del hemisferio sur se conectarían con fauna del Tethys oriental a través del ya efectivo corredor de Sudáfrica y Rocas Verdes ('South African /Rocas Verdes Corridor'), mientras que el Corredor Hispánico pudo haber continuado actuando como paso para fauna marina en el hemisferio norte. Estrellas indican localidades donde han sido encontrados ictiosaurios ophthalmosauridos. La estrella blanca indica *P. hauthali* en la Cuenca Neuquina y de Rocas Verdes. Líneas punteadas oscuras indican las posibles rutas de dispersión de ophthalmosauridos. Imagen modificada de Riccardi (1991).

Seaway' (Cecca 1999) o 'Indo-Austral seaway' (Salazar 2012, Stinnesbeck *et al.* 2014)), Este corredor habría permitido el intercambio intermitente de fauna entre el Tetis oriental y el Pacífico oriental, a pesar de la existencia de barreras naturales (Mozambique Ridge, Malvinas plateau, Agulhas Plateau, Dronning Maud Land). La existencia de esta conexión marina ha sido sugerida por el registro de diversos invertebrados marinos (Riccardi 1977, 1991, Riccardi *et al.* 1987, Mutterlose 1986, Leanza 1996, Eagle y Hikuroa 2003, Hikuroa 2004, Hikuroa y Kaim 2007, Challinor y Hikuroa 2007, Salazar 2012). El registro de un diente perteneciente a un ictiosaurio encontrado en el Jurásico de la Antártica (Hikuroa 2009) y fragmentos de ictiosaurios encontrados en Madagascar (Fernández 1997b), reforzarían la existencia de este paso. Sin embargo, aún no existe certeza de la edad precisa en la que este corredor sur habría funcionado de forma efectiva para el paso de vertebrados marinos.

La escasa cantidad de reportes Jurásicos provenientes de los alrededores de este corredor marino sur puede deberse a una casualidad relacionada con los pocos esfuerzos de búsqueda o con la existencia de un corredor marino austral, que pudo haber sido usado por vertebrados de gran tamaño, mientras el corredor sur se expandía (Figura 17A), sin embargo hasta el momento no hay evidencias que refuercen su existencia.

La cuenca de Rocas Verdes comenzó su apertura hacia fines del Jurásico como consecuencia de la separación de Sudamérica de la sección occidental de la Antártica (Dalziel 1981, Fildani y Hessler 2005, Calderón *et al.* 2007, Stinnesbeck *et al.* 2014). Aún no existen reconstrucciones paleogeográficas precisas de este sector (Stinnesbeck *et al.* 2014) y su posición relativa con la península Antártica es controversial (Fildani y Hessler 2005, König y Jokat 2006, Romans *et al.* 2010, Stinnesbeck *et al.* 2014).

Las similitudes morfológicas entre oftalmosáuridos del sector Tyndall (TY25, TY17, entre otros) con faunas del Tetis, sugieren que rutas de dispersión debieron de haber existido entre el hemisferio norte y el sur en el límite Jurásico-Cretácico.

Es posible que la presencia regional de *P. hauthali* únicamente en la Patagonia argentina y chilena pueda deberse a la dispersión de oftalmosáuridos Platypterygiinidos desde Eurasia hacia el Sur, a través del Corredor Hispánico. Un aislamiento en el hemisferio sur, causado por una barrera geográfica en el aún no completamente efectivo corredor Sur ('South African/Rocas Verdes Corridor'), habría permitido el establecimiento y especialización del grupo en la zona austral.

Luego de la apertura total del corredor Sur, tanto éste como la ruta del Corredor Hispánico habrían permitido de forma alternativa la conexión de faunas del hemisferio norte con el sur y viceversa durante el Jurásico tardío y Cretácico temprano a tardío (Figura 17B).

La abundancia y diversidad de ictiosaurios en el sector del Tyndall es importante no sólo por permitir comprender mejor la distribución y dispersión de estos reptiles marinos en el hemisferio sur, sino que también por ayudar a descifrar el momento de la fragmentación geotectónica de Gondwana (Stinnesbeck *et al.* 2014).

Sobre la validez de *Platypterygius hauthali* von Huene.

Platypterygius hauthali fue descrito por Friedrich von Huene en 1927 con el nombre de *Myobradypterygius hauthali*. Su descripción de la especie se basó en fragmentos de la aleta anterior, un húmero y vértebras aisladas provenientes del Barremiano de la Cuenca Neuquina en Argentina. El holotipo fue encontrado a principios del siglo XX en Cerro Belgrano y fue recolectado por el geólogo y paleontólogo Rudolf Johannes Friedrich Hauthal (1854-1928).

En cuanto a *Myobradypterygius hauthali*, McGowan (1972) señaló que el material muestra suficientes similitudes con el género *Platypterygius* von Huene 1922 y reasigna la especie como *Platypterygius hauthali*. McGowan y Motani (2003) sugirieron la sinonimia de *P. hauthali* con su contemporáneo europeo *Platypterygius platydactylus*; sin embargo, Fernández y Aguirre-Urreta (2005) reforzaron la validez de la especie *P. hauthali* basado en la redescipción de material aislado de aleta anterior, provenientes de la Patagonia Argentina, los cuales habían sido descritos por von Huene (1925) como posible *Myopterygius* von Huene.

Las características observadas en TY11 y otros especímenes del sector Tyndall coinciden con las de la especie *P. hauthali* y complementan la diagnosis de la especie (Pardo Pérez obs. pers. 2014), sin

embargo no coinciden completamente con el género *Platypterygius*. Diferencias en la forma del rostro y elementos del cráneo podrían conducir al restablecimiento de la especie *Myobradypterygius hauthali* von Huene 1927 (Pardo Pérez obs. pers. 2014).

CONCLUSIONES

La distribución cronoestratigráfica de ictiosaurios chilenos abarca desde el Triásico tardío hasta el Hauteriviano, con particular abundancia en el Jurásico temprano - medio del norte del país y el Cretácico temprano de Magallanes. El registro chileno proporciona además los restos de ictiosaurios más antiguos de Sudamérica (Triásico tardío) (Suárez y Bell 1992).

El registro de ictiosaurios en el norte de Chile comprende en general material fragmentario que no permite determinaciones a nivel de familia, género y/o especie, siendo aquí asignados como *Ichthyosauria* indet. Los restos chilenos previamente asignados a géneros y/o especies durante el siglo XX carecen de validez, por estar identificados a partir de restos muy fragmentarios o corresponder a otro tipo de reptiles.

En cuanto al registro hasta ahora conocido en el extremo sur del país, provenientes del Glaciar Tyndall en la Región de Magallanes, han permitido reconocer la presencia de *?Platypterygius hauthali*, *Ophthalmosauridae* indet., *Ophthalmosauria* indet. y un nuevo oftalmosáurido (este trabajo y material no publicado).

Dichos especímenes constituyen el registro más completo de ictiosaurios en Chile, y uno de los pocos hallazgos del Cretácico que ha proporcionado especímenes articulados incluyendo sus miembros posteriores bien preservados. La localidad ha sido considerada por su riqueza y el estado de preservación de los especímenes, algunos de ellos con tejido blando e incluso embriones en su interior (Pardo Pérez *et al.* 2011) como un *Fossilagerstätte* del Cretácico (Stinnesbeck *et al.* 2014). Adicionalmente, constituye la concentración de ictiosaurios más austral de Sudamérica, en una posición geográfica entre el Tetis y el Pacífico, que resulta de gran relevancia para la comprensión de las rutas de dispersión de estos reptiles marinos durante el Cretácico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), al Servicio Nacional de Geología y Minería (SNGM), al Museo Paleontológico de Caldera y al Museo de La Plata (MLP), Argentina, por permitir acceso a las colecciones. JPP agradece a la Corporación Nacional Forestal (CONAF) por permitir acceso al sector Tyndall en el Parque Nacional Torres del Paine y a todo su personal por la asistencia otorgada en el campo. A la Dirección de Programas Antárticos de la Universidad de Magallanes (UMAG) por el apoyo logístico y académico otorgado en las expediciones de los años 2004 a 2006 y durante esos años de investigación inicial en especial al Dr. Carlos Ríos, Marcelo Arévalo, Dr. Rodrigo Fernández, Rubén Carvallo y María Angélica Godoy. Al Dr. Alfonso Rubilar y Dr. Ernesto Pérez D'Angelo (Q.E.P.D) (Servicio Nacional de Geología y Minería) por su asistencia en la etapa inicial del estudio de ictiosaurios en el sur de Chile, acceso a publicaciones y a las colecciones. RAO también agradece al Dr. Alfonso Rubilar por permitir el acceso al material de Quebrada Doña Inés Chica, a resguardo en dicha institución. También se agradece a Alvaro Zúñiga, Héctor Mansilla, Rodrigo Traub, Marcelo Arévalo, Esteban Beltrán, Patricio Zambrano, Luis Rivas y Javier Rendoll por compartir sus hallazgos y sobre todo por su colaboración en el campo. El trabajo en el sector del Glaciar Tyndall de los años 2004 a 2006 fue financiado por la Secretaría Regional Ministerial de Planificación y Coordinación (SERPLAC) del Gobierno Regional de Magallanes, proyecto: "Contribución al desarrollo Turístico-Científico del Parque Nacional Torres del Paine: estudio de los reptiles marinos de la Era Mesozoica (fósiles) en el área periglacial del Glaciar Tyndall" con colaboración logística de la Dirección de Programas Antárticos y el Instituto Antártico Chileno (INACH). Los trabajos de los años 2007 a 2010 fueron financiados por la Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG), proyecto internacional STI 128/15: "Ichthyosaurs of late Jurassic/early Cretaceous age in the Torres del Paine National Park, Southernmost Chile" en conjunto con la Universidad de Heidelberg (Dr. Wolfgang Stinnesbeck), el Museo de Historia Natural de Karlsruhe (Dr. Eberhard Frey) (Alemania) y el Instituto Antártico Chileno (Dr. Marcelo Leppe). Christian Salazar (MNHN), Luis Rivas, Patricio Zambrano, Esteban Beltrán, Héctor Mansilla, Javier Rendoll, Marco Yurac, Joaquín Riquelme, Nicolás Merino y Natalia Varela participaron de estas expediciones, a todos ellos se les agradece su colaboración en la organización logística y trabajo en el campo durante las largas jornadas. Marcelo Arévalo también colaboró en la organización logística de estas campañas. Se agradece al Consejo de Monumentos

Nacionales (CMN) por permitir la extracción y envío del material a Alemania. Agradecemos de forma especial a Marta Fernández, Valentin Fischer y Eberhard Frey por revisar parte de este trabajo. MES agradece a los Señores Gabriel Cobos y Marcos Biskupovic del Museo Arqueológico de la Serena por facilitar acceso a colecciones. JPP agradece a la Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD) y a la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICYT) por la beca otorgada para estudios de postgrado en Alemania. RAO desea agradecer el apoyo de los proyectos Anillo Antártico ART-04 y ACT-105 (Conicyt-Chile), así como del proyecto Domeyko II UR-C12/1 “Red Paleontológica U-Chile” (2013-2014) de la Universidad de Chile. Finalmente, pero no menos importante, los autores agradecen al Dr. David Rubilar por corregir las versiones preliminares a la edición de este texto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABERHAN, M.
2001 Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165(3-4): 375–394.
- ADAMS, T.L. y A.R. FIORILLO
2010 *Platypterygius* Huene, 1922 (Ichthyosauria, Ophthalmosauridae) from the Late Cretaceous of Texas, USA. *Palaeontologia Electronica* 14(3): 1–12.
- ANDREWS, C.W.
1910 Note on the osteology of *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley an ichthyosaurian Reptile from the Oxford Clay of Peterborough. *Geological Magazine* 4: 202–208.
- APPLEBY, R.M.
1956 The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus*. *Proceedings of the Zoological Society of London, Series B*, 126: 403–477.
- ARKHANGELSKY, M.S.
1997 On a new Ichthyosaurian genus from the Lower Volgian Substage of the Saratov, Volga Region. *Paleontological Journal* 31(1): 87–90.
- ARKHANGELSKY, M.S.
1998 On the ichthyosaurian fossils from the Volgian Stage of the Saratov region. *Paleontological Journal* 32: 87–91.
- ARKHANGELSKY, M.S.
2001 On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian Stage of the Volga Region near Ulyanovsk. *Paleontologicheskii Zhurnal* 35(6): 629–634.
- ARKHANGELSKY, M.S., A.O. AVERIANOV, E.M. PERVUSHOV, V.Y. RATNIKOV y N.Y. ZOZYREV
2008 On ichthyosaur remains from the Cretaceous of the Voronezh Region. *Paleontological Journal* 42(3): 287–291.
- BARDET, N. y M. FERNÁNDEZ
2000 A New Ichthyosaur From the Upper Jurassic Lithographic Limestones of Bavaria. *Journal of Paleontology* 74(3): 503–511.
- BARDET, N., P. WELLNHOFER y D. HERM
1994 Discovery of ichthyosaur remains (Reptilia) in the Upper Cenomanian of Bavaria. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 34: 213–220.
- BARDET, N., S. DUFFAUD, M. MARTIN, X. PEREDA-SUBERBIOLA. y J.P. VIDIER
1997 Discovery of the ichthyosaur *Ophthalmosaurus* (Reptilia) in the Late Jurassic of the Boulonnais. 3 European Workshop on Vertebrate Palaeontology.
- BAUR, G.
1887 Über den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia. *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen geologischen Vereines* 20: 17–20.
- BIESE, W.
1961 El Jurásico de Cerritos Bayos. Instituto de Geología, publicación n° 19, Universidad de Chile. 66 pp.
- BOULENGER, G.A.
1904 On a new species of ichthyosaur from Bath. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1: 424–426.
- BROILI, F.
1907 Ein neuer Ichthyosaurus aus der norddeutschen Kreide. *Palaeontographica* 54: 139–162.
- BUCHHOLTZ, E.A.
2001 Swimming styles un Jurassic ichthyosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(1): 61–73.

- BUCHY, M.-C.
2007 Mesozoic marine reptiles from north-east Mexico: description, systematics, assemblages and palaeobiogeography. Tesis de doctorado, University of Karlsruhe, 98 pp.
- BUCHY, M.-C.
2008 Reevaluation of the holotype of *Plesiosaurus (Polyptychodon) mexicanus* Wieland, 1910 from the ?Upper Jurassic of Mexico: a thalattosuchian, not a sauropterygian. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 25(3): 517–522.
- BUCHY, M.-C.
2010 First Record of *Ophthalmosaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Tithonian (Upper Jurassic) of Mexico. *Journal of Paleontology* 84(1): 149–155.
- BUCHY, M.-C. y J.G. LÓPEZ-OLIVA
2009 Occurrence of a second ichthyosaur genus (Reptilia: Ichthyosauria) in the Late Jurassic Gulf of Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 61(2): 233–238.
- BUCHY, M.-C., P. VIGNAUD, E. FREY, W. STINNESBECK y A. H. GONZÁLEZ
2006 A new thalattosuchian crocodyliform from the Tithonian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico. *Comptes Rendus Palevol* 5(6): 785–794.
- BURMEISTER, H. y C. GIEBEL
1861 Die Versteinerungen von Juntas im Thal des Rio Copiapo. *Abhandlungen der Naturforschenden Gessellschaft zu Halle* 6: 122–132.
- CALDERÓN, M., A. FILDANI, F. HERVÉ, C.M. FANNING, A. WEISLOGEL y U. CORDANI
2007 Late Jurassic bimodal magmatism in the northern sea-floor remnant of the Rocas Verdes basin, southern Patagonia Andes. *Journal of the Geological Society* 164: 1011–1022.
- CALLAWAY, J.M.
1997 Part I: Ichthyosauria. Introduction, en: J. CALLAWAY y E. NICHOLLS (eds.), *Ancient Marine Reptiles*, pp. 13–166; Academic Press (San Diego).
- CAÑÓN, A.
2000 Nuevos antecedentes en la estratigrafía de la cuenca de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales (Chile)* 28: 41–50.
- CARROL, R.L.
1985 Evolutionary constraints in aquatic diapsid reptiles. *Special Papers in Paleontology* 33: 145–155.
- CARTER, J.
1846 On the occurrence of a new species of *Ichthyosaurus* in the Chalk in the neighborhood of Cambridge. *London Geological Journal* 1: 7–9.
- CHALLINOR, A.B. y D. HIKUROA
2007 New middle and upper Jurassic belemnite assemblages from West Antarctica (Latady Group, Ellsworth Land): taxonomy and paleobiogeography. *Palaeontologia Electrónica* 10(1): 1–29.
- CHONG, G.
1973 Reconocimiento geológico del área Catalina-Sierra de Varas y estratigrafía del Jurásico del Profeta. Inédito, Memoria para optar al título de geólogo, Departamento de Geología, Universidad de Chile. 284 pp.
- CHONG, C.
1977 Contribution to the knowledge of the Domeyko Range in the Andes of Northern Chile. *Geologische Rundschau* 66(2): 374–404.
- CHONG, G. y Z. GASPARINI
1976 Los vertebrados mesozoicos de Chile y su aporte Geo-Paleontológico. En: *Actas del Sexto Congreso Geológico Argentino*. Bahía Blanca, 45–67.
- CUVIER, M.G.
1814 Nouvelles observations sur le prétendu homme témoin de déluge de Scheuzer (sic). *Bulletin de la Société Philomatique de Paris, Series* 3(1): 22–23.
- DALZIEL, I.W.D.
1981 Back-arc extension in the southern Andes: A review and critical reappraisal. *Royal Society of London Philosophical Transactions* 300: 319–335.
- DAMBORENEA, S. y M. MANCENIDO
1979 On the palaeogeographical distribution of the pectinid genus *Weyla* (Bivalvia, Lower Jurassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 27: 85–102.

- DAMBOREANA, S. y M. FERRARI
2008 El género *Lithotrochus* Conrad (Gastropoda, Vetigastropoda) en el Jurásico temprano de Argentina. *Ameghiniana* 45(1): 197–209.
- DE BLAINVILLE, H.M.D.
1835 Description de quelques espèces de reptiles de la Californie précédé de l'analyse d'un système général d'erpétologie et d'amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, Paris 4: 233–296.
- DE LA FUENTE, M.S. y M. ITURRALDE-VINENT
2001 A New Pleurodiran Turtle From the Jagua Formation (Oxfordian) of Western Cuba. *Journal of Paleontology* 75(4): 860–869.
- DRUCKENMILLER, P.S. y E.E. MAXWELL
2010 A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur genus from the Clearwater Formation, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 47(8): 1037–1053.
- DRUCKENMILLER, P.S. y E.E. MAXWELL
2014 A Middle Jurassic (Bajocian) ophthalmosaurid (Reptilia, Ichthyosauria) from the Tuxedni Formation, Alaska and the early diversification of the clade. *Geological Magazine* 151: 41–48.
- DRUCKENMILLER, P.S., J.H. HURUM, E.M. KNUTSEN y H.A. NAKREM
2012 Two new ophthalmosaurids (Reptilia: Ichthyosauria) from the Agardhfjellet Formation (Upper Jurassic: Volgian/Tithonian), Svalbard, Norway. *Norwegian Journal of Geology* 92: 311–339.
- EAGLE, M. K. y D. HIKUROA
2003 *Chariocrinus* (Crinoidea: Articulata) from the Latady Formation, Behrendt and Hauberg Mountains, Ellsworth Land, Antarctica. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 46: 529–537.
- EFIMOV, V.M.
1997 A new genus of *Ichthyosaurs* from the Late Cretaceous of the Ulyanovsk Volga Region. *Paleontological Journal* 31(4): 422–426.
- EFIMOV, V.M.
1998 An ichthyosaur, *Otschevia pseudoscythica* gen. et sp. nov. from the Upper Jurassic strata of the Ulyanovsk Region (Volga Region). *Paleontological Journal* 32(2): 187–191.
- EFIMOV, V.M.
1999 A new Family of Ichthyosaurs, the Undorosauridae fam. nov. from the Volgian Stage of the European Part of Russia. *Paleontological Journal* 33(2): 174–181.
- FERNÁNDEZ, M.S.
1997a A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin, northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 71(3): 479–484.
- FERNÁNDEZ, M.S.
1997b On the paleogeographic distribution of Callovian and Late Jurassic ichthyosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(4): 752–754.
- FERNÁNDEZ, M.S.
1999 A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (Early Bajocian), Neuquen Basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 73(4): 677–681.
- FERNÁNDEZ, M.S.
2003 Ophthalmosauria (Ichthyosauria) forefin from the Aalenian-Bajocian boundary of Mendoza Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(3): 691–694.
- FERNÁNDEZ, M.S.
2007 Redescription and phylogenetic position of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 81: 368–375.
- FERNÁNDEZ, M. y M. ITURRALDE-VINENT
2000 An Oxfordian Ichthyosauria (Reptilia) from Viñales, western Cuba: Palaeobiogeographic significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1): 191–193.
- FERNÁNDEZ, M. y M.B. AGUIRRE-URRETA
2005 Revision of *Platypterygius hauthali* von Huene, 1927 (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) from the Early Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(3): 583–587.
- FERNÁNDEZ, M.S. y E.E. MAXWELL
2012 The genus *Arthropterygius* Maxwell (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic of the Neuquén Basin, Argentina. *Geobios* 45: 535–540.

- FERNÁNDEZ, M.S. y M. TALEVI
2014 Ophthalmosaurian (Ichthyosauria) records from the Aalenian–Bajocian of Patagonia (Argentina): an overview. *Geological Magazine* 151(01): 49–59
- FILDANI, A. y A.M. HESSLER
2005 Stratigraphic record across a retroarc basin inversion: Rocas Verdes–Magallanes Basin, Patagonian Andes, Chile. *Geological Society of America Bulletin* 117: 1596–1614.
- FISCHER, V., A. CLÉMENT, M. GUIOMAR y P. GODEFROIT
2011a The first definite record of a Valanginian ichthyosaur and its implications on the evolution of post-Liassic Ichthyosauria. *Cretaceous Research* 32(2): 155–163.
- FISCHER, V., E. MASURE, M.S. ARKHANGELSKY y P. GODEFROIT
2011b A new Barremian (Early Cretaceous) Ichthyosaur from Western Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(5): 1–15.
- FISCHER, V., M.S. ARKHANGELSKY, G.N. USPENSKY, I.M. STENSHIN y P. GODEFROIT
2014 A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae. *Geological Magazine* 151(01): 60–70
- FISCHER, V., R.M. APPLEBY, D. NAISH, J. LISTON, J.B. RIDING, S. BRINDLEY y P. GODEFROIT
2013 A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters* 9(04): 20130021
- FISCHER, V., M.W. MAISCH, D. NAISH, R. KOSMA, J. LISTON, U. JOGER, F.J. KRÜGER, J. PARDO PÉREZ, J. TAINSH y R.M. APPLEBY
2012 New Ophthalmosaurid Ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous Demonstrate Extensive Ichthyosaur Survival across the Jurassic–Cretaceous Boundary. *PLoS One* 7: 1–23.
- GASPARINI, Z.
1979 Comentarios críticos sobre los vertebrados mesozoicos de Chile. En: *Actas del II Congreso Geológico Chileno*. Santiago, H16–H32.
- GASPARINI, Z.
1985 Los reptiles marinos jurásicos de América del Sur. *Ameghiniana* 22(1–2): 23–34.
- GASPARINI, Z.
1988 *Ophthalmosaurus monocharactus* Appleby (Reptilia, Ichthyopterygia) en las Calizas Litográficas titonianas del área Los Catutos, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 25(1): 3–16.
- GASPARINI, Z.
1992 Marine reptiles of the circum-Pacific region, en G. E. G. WESTERMANN (ed.), *En The Jurassic of the Circum-Pacific, World and Regional Geology* 3, pp. 361–364; Cambridge University Press (Londres).
- GASPARINI, Z.
2009 A New Oxfordian Pliosaurid (Plesiosauria, Pliosauridae) in the Caribbean Seaway. *Palaeontology* 52(3): 661–669.
- GASPARINI, Z. y M. FERNÁNDEZ
1997 Tithonian marine reptiles of Eastern Pacific. En: J. M. CALLAWAY y E. L. NICHOLLS (eds.), *Ancient Marine Reptiles*, pp. 435–450; Academic Press (San Diego).
- GASPARINI, Z. y M. FERNÁNDEZ
2006 Middle and Late Jurassic marine reptile faunas of the Southeastern Pacific, based on discoveries in Argentina and Chile. *Paludicola* 5(4): 230–241.
- GASPARINI, Z. y M. ITURRALDE-VINENT
2006 The Cuban Oxfordian herpetofauna in the Caribbean Seaway. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 240(3): 343–372.
- GASPARINI, Z., N. BARDET y M. ITURRALDE-VINENT
2002 A new cryptoclidid Plesiosaur from the Oxfordian (Late Jurassic) of Cuba. *Geobios* 35:201–211.
- GAYRARD-VALY, Y.
1994 The Story of Fossils. En *Search of Vanished Worlds*. Thames and Hudson (eds.), London and Harry N. Abrams. Inc. 191 pp. (Nueva York).
- GILMORE, C.W.
1905 Osteology of *Baptanodon* (Marsh). *Memoirs of the Carnegie Museum* 2(2): 77–129.
- GODOY, E. y L. LARA
1998 Mapas Geológicos N° 5-5, Hojas Chañaral y Diego de Almagro, region de Atacama, Escala 1:100.000. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago (Chile).

- HALLAM, A.
1983 Early and mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishment of the Central Atlantic Seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 43: 181–193.
- HIKUROA, D.C.H.
2004 The fauna and biostratigraphy of the Jurassic Latady Formation, Antarctic Peninsula. PhD thesis, The University of Auckland, 341pp.
- HIKUROA, D.C.H.
2009 Second Jurassic marine reptile from the Antarctic Peninsula. *Antarctic Science* 21(02): 169–170.
- HIKUROA, D.C.H. y A. KAIM
2007 New gastropods from the Jurassic of Orville Coast, eastern Ellsworth Land, Antarctica. *Antarctic Science* 19(01): 115–124.
- ITURRALDE-VINENT, M.A.
2005 La Paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 25–26: 49–78.
- JENSEN, O.
1976 Geología de la Cordillera de las nacientes del Río Copiapó entre los 27°53' y 28°20' de latitud sur, Provincia de Atacama, Chile. Inédito. Memoria de Título, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 249 pp.
- KEAR, B.P.
2005 Cranial morphology of *Platypterygius longmani* Wade, 1990 (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Cretaceous of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145: 583–622.
- KIRTON, A.M.
1983 A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. Tesis de Doctorado, Newcastle upon Tyne: University of Newcastle upon Tyne, 239 pp.
- KOLB, C. y M. SANDER
2009 Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (Kuhn, 1946) from the Lower Cretaceous of Salzgitter (Lower Saxony, Germany). *Palaeontographica Abteilung* 288: 151–192.
- KÖNIG, C.D.E.
1818 Synopsis of the Contents of the British Museum. London. Lhywd, E. 1699. Eduardi Luidii apud oxonienses cimeliarchae ashmoelani lithophylacii britannici ichnographia. Londres.
- KÖNIG, M. y W. JOKAT
2006 The Mesozoic breakup of the Weddell Sea. *Journal of Geophysical Research*. 111:B12102.
- LEANZA, H.A.
1996 The Tithonian Ammonite Genus *Chigarcoceras* Howarth (1992) as a Bioevent Marker Between Iraq and Argentina. *GeoResearch Forum* 1–2: 451–457.
- LHYWYD, E.
1699 Eduardi Luidii apud oxionenses cimeliarchae ashmoelani lithophylacii britannici ichnographia. Londres.
- LINNAEUS, C.
1758 Systema Naturae, Ed. X. (Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata.) Holmiae. Systema Nat. ed. 10 i–ii. p1–824.
- LYDEKKER, R.
1888 Note on the classification of the Ichthyopterygia with a notice of two new species. *Geological Magazine (Decade III)* 5(07): 309–314.
- MCGOWAN, C.
1972 The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America. *Rocky Mountain Geology* 11(1): 9–29.
- MAISCH, M.W. y A.T. MATZKE
2000 The Ichthyosauria. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Palaöontologie)* 298: 1–159.
- MASSARE, J.A.
1987 Tooth morphology and prey preference of mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 7(2):121–137.
- MASSARE, J.A.
1997 Faunas, behavior and evolution, en: J. M.CALLAWAY y NICHOLLS (eds.), *Ancient Marine Reptiles*, pp. 399–421; Academic Press (San Diego).

- MASSARE, J.A. y J.M. CALLAWAY
1990 The affinities and ecology of Triassic ichthyosaurs. *Bulletin of the Geological Society of America* 102: 409–416.
- MAXWELL, E.E.
2010 Generic reassignment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(2): 403–415.
- MAXWELL, E. y B. KEAR
2010 Postcranial anatomy of *Platypterygius americanus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Cretaceous of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(4): 1059–1068.
- MAXWELL, E.E. y P.S. DRUCKENMILLER
2011 A small ichthyosaur from the Clearwater Formation (Alberta, Canada) and a discussion of the taxonomic utility of the pectoral girdle. *Paläontologie Zeitschrift* 85: 457–463.
- MAXWELL, E.E. y M.W. CALDWELL
2006a A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology* 49(5): 1043–1052.
- MAXWELL, E.E. y M.W. CALDWELL
2006b Evidence of a second species of the ichthyosaur *Platypterygius* in North America: a new record from the Loon River Formation (Lower Cretaceous) of northwestern Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 43: 1291–1295.
- MAZIN, J.M.
1983 L'implantation dentaire chez les Ichthyopterygia (Reptilia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1983: 406–418.
- MCGOWAN, C. y R. MOTANI
2003 Ichthyopterygia, en: H. D. SUES (ed.), *Handbook of Paleoherpitology*, 175 pp. Verlag Dr. F. Pfeil (München).
- MCCOY, F.
1867 On the occurrence of Ichthyosaurus and Plesiosaurus in Australia. *Annals and Magazine of Natural History, Third Series* 19: 355–356.
- MOTANI, R.
1997 Temporal and spatial distribution of tooth in ichthyosaurs, en: J. M. CALLAWAY y E. L. NICHOLLS (eds.), *Ancient Marine Reptiles*, pp. 81–103; Academic Press (San Diego)
- MOTANI, R.
1999 Phylogeny of the Ichthyopterygia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(3): 473–496.
- MOTANI, R., N. MINOURA y T. ANDO
1998 Ichthyosaur relationships illuminated by new primitive skeletons from Japan. *Nature* 393: 255–257.
- MUTTERLOSE, J.
1986 Upper Jurassic belemnites from the Orville Coast, Western Antarctica, and their palaeobiogeographical significance. *Bulletin-British Antarctic Survey* (70): 1–22.
- NACE, R.
1939 A new ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry Formation of Wyoming. *American Journal of Science*, 237(9): 673–686.
- NARANJO, J.
1978 Zona interior de la Cordillera de la Costa entre los 26°00' y los 26°20', Región de Atacama. *Carta Geológica de Chile, Escala 1:100.000*. Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile) n° 34. 48 pp.
- ORTIZ, F.J., J. CORVALAN, K. SEGERSTROM y F. GARCÍA
1960 Geología y estratigrafía del área entre Chañaral y Taltal. Instituto de Investigaciones Geológicas (reporte no publicado), Santiago.
- OSBORN, H.F.
1903 The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *American Museum of Natural History Memoir* 1: 449–507.
- PÁRAMO, M.
1997 *Platypterygius sachicarum* (Reptilia: Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia. *Revista Ingeominas* 8(6): 12.
- PARDO PÉREZ, J.
2006 Análisis de registro de reptiles marinos cretácicos (Reptilia: Ichthyosauria) en áreas periglaciadas del Parque Nacional Torres del Paine. Tesis de Pregrado. Facultad de Ciencias, Departamento de Ciencias y Recursos Naturales, Universidad de Magallanes, 109 pp.

- PARDO PÉREZ, J.M., E. FREY, W. STINNESBECK y L. RIVAS
2011 Early Cretaceous ichthyosaurs from the Tyndall Glacier in Torres del Paine National Park, southernmost Chile. Vol 31, Supplement 2. Special Issue: Program, and abstracts, 71st Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology, Las Vegas, Nevada, USA. p. 71.
- PARDO PÉREZ, J., E. FREY, W. STINNESBECK, M.S. FERNÁNDEZ, L. RIVAS, C. SALAZAR y M. LEPPE.
2012 An ichthyosaurian forefin from the Lower Cretaceous Zapata Formation of southern Chile: implications for morphological variability within *Platypterygius*. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 92(2): 287–294.
- PHILIPPI, R.A.
1895 *Ichthyosaurus immanis* Ph. Nueva especie Sudamericana de éste género. *Anales de la Universidad de Chile*, Imprenta Cervantes, Santiago, Chile. 8 pp.
- PRIETO, X.
1994 Estratigrafía y ambientes de depositación durante el Cretácico Inferior, Seno Última Esperanza a Seno Obstrucción, Región de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales (Chile)* 21: 71-83.
- QUENSTEDT, F.A.
1858 *Der Jura*. Verlag der H. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen. 842 pp.
- RAYMOND, C., T.A. NEUMANN, E. RIGNOT, K. ECHELMMEYER, A. RIVERA y G. CASSASA
2005 Retreat of Glaciar Tyndall, Patagonia, over the last half-century. *Journal of Glaciology* 51(173): 239–247.
- RICCARDI, A.C.
1977 Berriasián invertebrate fauna from the Springhill Formation of southern Patagonia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 155: 216–252.
- RICCARDI, A.C.
1991 Jurassic and Cretaceous marine connections between the Southeast Pacific and Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 87: 155–189.
- RICCARDI, A.C., M.B. AGUIRRE-URRETA y F.A. MEDINA
1987 Aconeceratidae (Ammonitina) from the Hauterivian-Albian of Southern Patagonia. *Palaeontographica Abteilung* 196(4-6): 105–185.
- ROMANS, B.W., A. FILDANI, S.A. GRAHAM, S.M. HUBBARD y J.A. COVAULT
2010 Importance of predecessor basin history on sedimentary fill of a retroarc foreland basin: Provenance analysis of the Cretaceous Magallanes basin, Chile (50°–52°S). *Basin Research* 22:650–658.
- RUSCONI, C.
1940 Nueva especie de ictiosaurio del Jurásico de Mendoza. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 11: 1–4.
- RUSCONI, C.
1942 Nuevo género de ictiosaurio argentino. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 13: 1–2.
- SACHS, S. y J.A. GRANT MACKIE
2003 An ichthyosaur fragment from the Cretaceous of Northland, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 33(1): 307–314.
- SALAZAR, C.
2012 The Jurassic-Cretaceous Boundary (Tithonian - Hauterivian) in the Andean Basin of Central Chile: Ammonites, Bio- and Sequence Stratigraphy and Palaeobiogeography. Tesis de Doctorado. Ruprecht-Karls Universität Heidelberg, 409 pp.
- SANDER, M.P.
2000 Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontologische Zeitschrift* 74(1-2): 1–35.
- SEELEY, H.G.
1874 On the pectoral arch and fore limb of *Ophthalmosaurus*, a new Ichthyosaurian genus from the Oxford Clay. *Quarterly Journal of the Geological Society* 30(1-4): 696–707.
- SHULTZ, M., A. FILDANI y M.E. SUÁREZ
2003 Occurrence of the southernmost South American ichthyosaur (Middle Jurassic-Lower Cretaceous), Parque Nacional Torres del Paine, Patagonia, southernmost, Chile. *Palaios* 18: 69–73.
- SIROTTI, A. y C.A. PAPAZZONI
2002 On the Cretaceous ichthyosaur remains from the Northern Apennines (Italy). *Bollettino-Societa Paleontologica Italiana* 41(2/3): 237–248.

- STANLEY, G.
1994 Late Paleozoic and early Mesozoic reef-building organisms and paleogeography: the Tethyan-North American connection. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 172: 69–75.
- STINNESBECK, W., E. FREY, L. RIVAS, J. PARDO PÉREZ, M. LEPPE, C. SALAZAR y P. ZAMBRANO-LOBOS
2014 A Lower Cretaceous ichthyosaur graveyard in deep marine slope channel deposits at Torres del Paine National Park, southern Chile. *Geological Society of America Bulletin* 126(9-10): 1317–1339
- SUÁREZ, M. y C.M. BELL
1992 The oldest South American ichthyosaur from the late Triassic of northern Chile. *Geological Magazine* 129(2): 247–249.
- SUÁREZ, M.E. y R.A. OTERO
2010 Dos nuevas localidades con presencia de ictiosaurios (Reptilia, Ichthyosauria) en el Jurásico Inferior del Norte de Chile. En: *Actas del II Simposio Paleontología en Chile*. Concepción, 53.
- TAVERA, J.
1981 *Ichthyosaurus* de la Formación Lautaro, en el área de Manflas, Región de Atacama. *Comunicaciones* n° 33, noviembre de 1981, Departamento de Geología, Universidad de Chile. 16 pp.
- UNDERWOOD, C.J., A. GOSWAMI, G.V.R. PRASAD, O. VERMA y J.J. FLYNN
2011 Marine vertebrates from the “middle” Cretaceous (early Cenomanian) of South India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(3): 539–552.
- VON HUENE, F.
1922 Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. *Monographien zur Geologie und Paläontologie* 1 Verlag von Gebrüder Borntraeger. Berlin, 114 pp.
- WADE, M.
1984 *Platypterygius australis*, an Australian Cretaceous ichthyosaur. *Lethaia* 17(2): 99–113.
- WADE, M.
1990 A review of the Australian Cretaceous Longipinnate ichthyosaur *Platypterygius* (Ichthyosauria, Ichthyopterygia). *Memoirs of the Queensland Museum* 28: 115–137.
- WILLISTON, S.W.
1915 *Water Reptiles of the Past and Present*. University of Chicago Press. Electronic reprint (2000) by Arment Biological Press. 156 pp.
- ZAMMIT, M.
2012 Cretaceous Ichthyosaurs: Dwindling Diversity, or the Empire Strikes Back? *Geosciences* 2: 11–24.
- ZAMMIT, M., R.M. NORRIS y B.P. KEAR
2010 The Australian Cretaceous ichthyosaur *Platypterygius australis*: a description and review of postcranial remains. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(6):1726–1735.
- ZÚÑIGA, A.
2009 Torres del Paine, el paraíso de la Patagonia. Corporación Nacional Forestal. CONAF. 104 pp.

EL REGISTRO FÓSIL DE PLESIOSAURIOS (SAUROPTERYGIA) EN CHILE

RODRIGO A. OTERO (1), SERGIO SOTO-ACUÑA (1,2) y DAVID RUBILAR-ROGERS (2)

(1) Red Paleontológica U-Chile, Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Av. Las Palmeras 3425, Santiago, Chile; otero2112@gmail.com, arcosaurio@gmail.com

(2) Museo Nacional de Historia Natural. Interior Quinta Normal s/n, Santiago, Chile; drubilar@mnhn.cl

RESUMEN

El presente capítulo reúne los hallazgos de plesiosaurios (Sauropterygia) ocurridos hasta ahora dentro de territorio Chileno. Éstos, en general, corresponden a material fragmentario, sin embargo, evidencian la presencia del grupo desde el Jurásico Inferior hasta fines del Cretácico, lo que representa la casi totalidad del biocron conocido de estos reptiles, indicando importantes perspectivas para el potencial de nuevos hallazgos. Las formas jurásicas incluyen restos poco diagnósticos, con la excepción de plesiosaurios cryptoclídidos en el Oxfordiano del norte de Chile, y algunos restos aislados referibles a plesiosauroides indeterminados. Si bien existe una importante brecha en el registro chileno durante el Cretácico Inferior, los hallazgos en el Cretácico Superior muestran una clara abundancia de aristonectinos. Entre ellos se ha reconocido una especie endémica, *Aristonectes quiriquinensis*, además de una segunda forma afín a la especie antártica *Morturneria seymourensis*, y una tercera forma gigante de la cual se conocen escasos restos. Se adiciona a este registro la presencia de un aristonectino enano aún indeterminado en la Región de Magallanes durante el mismo lapso. Esta abundancia contrasta con los restos de elasmosáuridos no aristonectinos, los que son poco frecuentes en el Campaniano-Maastrichtiano de Chile. Entre estos últimos se destacan tres especímenes de la Formación Quiriquina referibles al mismo taxón incluido en el hipodigma de *Cimoliasaurus andium* Deecke, sugiriendo una diversidad discreta para las formas no aristonectinas.

Palabras clave: Sauropterygia, Mesozoico, hemisferio sur, paleobiogeografía.

ABSTRACT

This chapter gathers the plesiosaur findings (Sauropterygia) known so far in Chilean territory. These, generally, correspond to fragmentary material, however, they evidence the presence of the group from the Early Jurassic to Late Cretaceous, representing near the whole known biochron of these reptiles, indicating significant prospects for potential new findings. Jurassic forms include scarcely diagnostic remains with the exception of cryptoclidid plesiosaurs from the Oxfordian of northern Chile, and some isolated remains referable to indeterminate plesiosauroids. Even when a significant gap in the Chilean record occurs during the Early Cretaceous, the findings from the Late Cretaceous show a clear abundance of aristonectines. Among them, an endemic species is recognized, *Aristonectes quiriquinensis*, plus a second form with affinities to the Antarctic species *Morturneria seymourensis*, and a third giant form known only by scarce remains. To this record, we add the presence of a still indeterminate dwarf aristonectine from the Magallanes region during the same lapse. This wealth contrasts with the remains of non-aristonectine elasmosaurids, which are rare in the Campanian-Maastrichtian of Chile. Among the latter, three remarkable specimens from the Quiriquina Formation are referable to the same taxon included in hypodigm of *Cimoliasaurus andium* Deecke, suggesting a discrete diversity of non-aristonectine forms.

Key words: Sauropterygia, Mesozoic, southern hemisphere, paleobiogeography.

INTRODUCCIÓN

Los plesiosaurios son un grupo monofilético de diápsidos mesozoicos adaptados exclusivamente a la vida en el mar. En términos generales, se les distingue por poseer extremidades modificadas en forma de aletas con cinco dígitos bien distinguibles, con una marcada hiperfalangia (gran número de elementos óseos en cada dígito), así como por poseer cuellos generalmente más largos que sus colas, y cráneos variables en tamaño. Este conjunto de características difieren de cualquier otro diápsido marino existente o extinto (ictiosaurios, tortugas marinas, mosasaurios, cocodrilos Thalattosuchia, entre otros) siendo incluso

diferentes a otros sauropterygios tales como Placodontia, Pachypleurosauria y Nothosauria. El diseño corporal antes mencionado es compartido con algunos otros sauropterygios, particularmente *Pistosaurus* y *Augustasaurus*, los que en conjunto con los Plesiosauria conforman el clado Eusauropterygia, es decir *verdaderos sauropterygios* (Liu *et al.* 2011). Dentro del concepto clásico de los reptiles, los plesiosaurios corresponden a un linaje cuyo hipotético ancestro común se encontraría más relacionado a otros linajes marinos como los ictiosaurios (Diapsida, Ichthyopterygia), pero externos a Lepidosauromorpha (lagartos, serpientes, tuataras, entre otros) y también externos a Archosauromorpha (aves, dinosaurios, cocodrilos, y sus relativos) (Gauthier 1994). Por otro lado, análisis filogenéticos basados en representantes basales de los Sauropterygia han arrojado resultados que señalarían a este grupo como externo a las tortugas (Testudines) (Liu *et al.* 2011, Rieppel 1994, 1998). Si bien la ancestría de los Sauropterygia permanece en una situación de incerteza, el grupo se encuentra en la actualidad dentro de un cierto consenso respecto a las relaciones de parentesco entre sus formas basales conocidas (Liu *et al.* 2011) y particularmente en el caso de los plesiosaurios, un creciente número de estudios filogenéticos extensivos (O'Keefe 2001, Smith 2003, Druckenmiller y Russell 2008, O'Keefe y Street 2009, Ketchum y Benson 2010, Benson y Druckenmiller 2014) permiten en la actualidad un acabado conocimiento sobre las relaciones de parentesco de sus diferentes representantes hallados a la fecha.

El registro chileno de plesiosaurios es hasta ahora reducido en cuanto a formas jurásicas, de las que sólo se conocen restos escasamente diagnósticos (Burmeister y Giebel 1861, Von Huene 1927, Biese 1961, Gasparini 1979), sin embargo, los hallazgos realizados en rocas del Cretácico Superior comienzan a ser de gran relevancia al aportar especímenes altamente informativos y que permiten comparaciones con otras formas del hemisferio sur (Otero *et al.* 2012b). Del mismo modo, el registro local, sumado a los hallazgos en Argentina, Antártica y Nueva Zelanda (Provincia Biogeográfica Weddelliana según Zinsmeister 1979: PBW en lo sucesivo), han derrumbado uno de los paradigmas históricos referentes a los plesiosaurios, para los que se estimaba una drástica reducción en diversidad hacia fines del Cretácico (Bakker 1993). Hoy es un hecho que las formas australes de plesiosaurios fueron muy diversas poco antes del Límite K/Pg (límite Cretácico/Paleógeno, hace 66 millones de años y que marca una gran extinción de formas de vida, incluyendo emblemáticamente a los dinosaurios y grandes reptiles), y estuvieron amplia y abundantemente distribuidos en las aguas de la PBW.

Abreviaciones institucionales: SGO.PV, Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo Nacional de Historia Natural, Quinta Normal, Santiago, Chile; MUHNCAL, Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama, Calama, Chile. CM.Zfr, Canterbury Museum, Christchurch, Nueva Zelanda.

HALLAZGOS DE PLESIOSAURIOS EN CHILE

La distribución de las localidades chilenas en donde se han producido hallazgos de plesiosaurios se resume en la Figura 1.

Jurásico Inferior

Los registros más antiguos de plesiosaurios en Chile corresponden a restos fragmentarios recuperados por Chong (1973) en Cerro Campamento, a unos 30 km al suroeste de Calama, Región de Antofagasta, y estudiados posteriormente por Rodolfo Casamiquela, quien determinó porciones correspondientes a una extremidad. Los restos fueron recuperados en asociación a ammonioideos de los géneros *Amioceras*, y en consecuencia, se les confirió una edad sinemuriana (Chong y Gasparini 1976, Gasparini 1979). Estos autores también indicaron el hallazgo de algunas vértebras referibles a Plesiosauria indet., recuperadas en la misma localidad de Cerro Campamento, pero de niveles diferentes y en asociación con los ammonioideos *Cadomites* y *Teloceras*, lo que les confiere una edad bajociana. El hallazgo fue posteriormente enmendado por Gasparini y Chong (1977) refiriéndolo a restos de cocodrilos marinos.

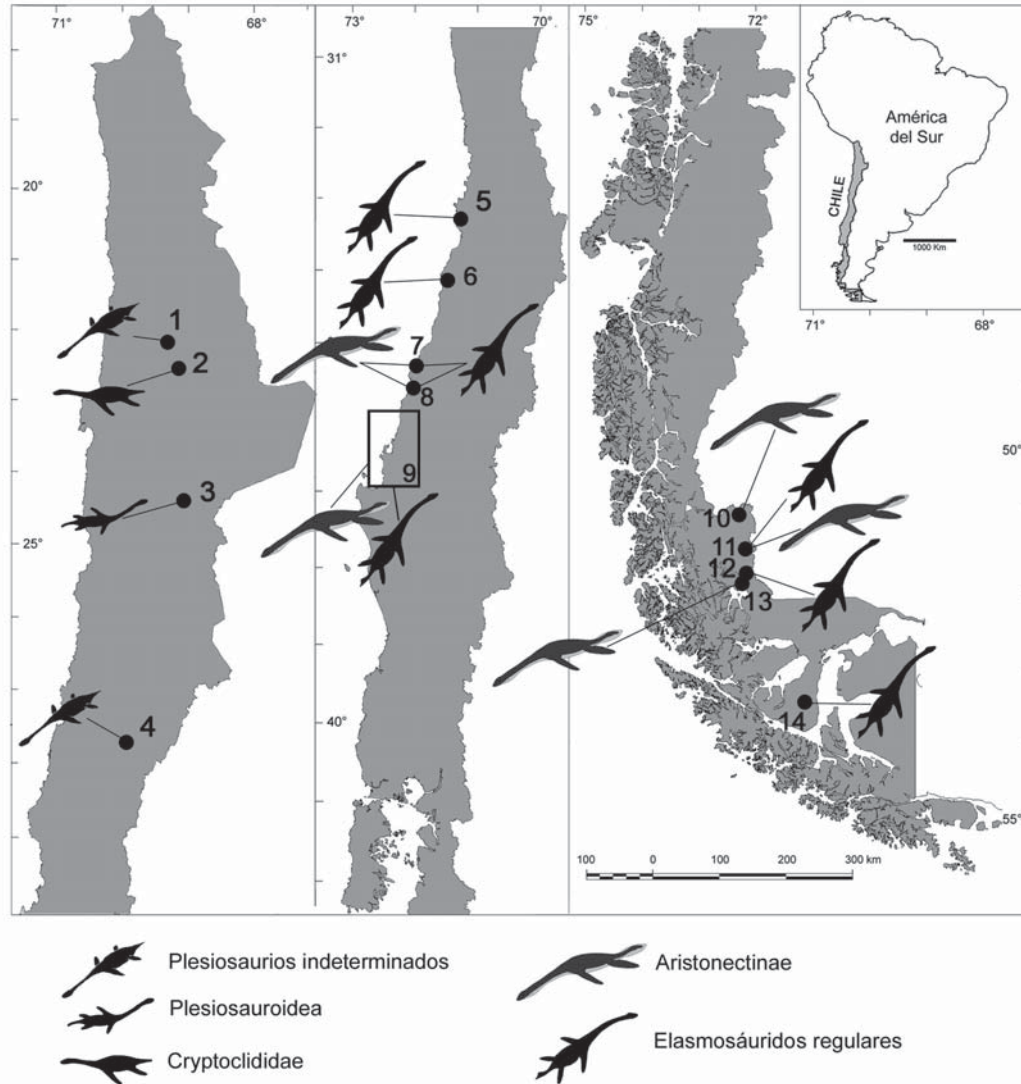


FIGURA. 1. Localidades en Chile donde se han documentado hallazgos de plesiosaurios. 1) Quebrada Sajasa, Sierra Moreno. Región de Antofagasta (21°46'S; 69°15'W), Formación Quinchamale, miembro inferior, Caloviano medio. 2) Cerritos Bayos, Región de Antofagasta (22°30'S; 69°05'W). Formación Cerritos Bayos, Oxfordiano. 3) Cordillera de Domeyko, Región de Antofagasta (24°29'S; 69°13'W). Formación Profeta, Sinemuriano. 4) Cerro Blanco, Región de Atacama (28°02'S; 70°08'W). Formación Lautaro, Jurásico Inferior - Jurásico Medio. 5) Algarrobo, Región de Valparaíso (33°22'S; 71°40'W). Estratos de la Qda. Municipalidad, Maastrichtiano temprano. 6) Topocalma, Región de O'Higgins (34°07'S; 71°59'W). Formación Punta Topocalma, Campaniano tardío-Maastrichtiano inferior. 7) Loanco, Región del Maule. (35° 35' S; 72° 37' W). Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. 8) Pelluhue, Región del Maule (35°52' S; 70°40' W). Niveles medios de la Formación Quiriquina, parte baja del Maastrichtiano tardío. 9) Diversas localidades en las inmediaciones de Concepción, Región del Biobío: Lirquén, Tomé, Cocholgüe, San Vicente e Isla Quiriquina (36° 37' S; 73°03' W). Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. 10) Sierra Baguales, Región de Magallanes (50°48'S; 72°31'W). Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. 11) Cerro Castillo, Región de Magallanes (51°17'S; 72°24'W). Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. 12) Cerro Dorotea, Puerto Natales, Región de Magallanes (51°41'S; 72°26'W). Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. 13) Dumestre, Puerto Natales (51°51'S; 72°28'W), Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. 14) Laguna Parrillar, Región de Magallanes (53°28'S; 71°16'W). Formación Fuentes, Maastrichtiano temprano.

Jurásico Medio

Durante la segunda mitad del siglo XIX, Burmeister y Giebel (1861) dieron a conocer, entre otros fósiles, los primeros restos de reptiles marinos provenientes del norte de Chile. En particular, se describieron y figuraron restos fragmentarios de ictiosaurios, así como una vértebra determinada por estos autores como un nuevo cocodrilo, '*Teleosaurus neogaeus*' (*nomen dubium*), proveniente de Cerro Blanco en el sector de Río Juntas, sureste de Copiapó. Von Huene (1927) revisó posteriormente este espécimen y reconoció su afinidad morfológica con plesiosaurios, razón por la cual reasignó este material a '*Plesiosaurus neogaeus*' (*nomen dubium*), fundado sobre la base de la única vértebra aislada disponible (Figura 2). La fauna de invertebrados descrita por Burmeister y Giebel (1861) proveniente de niveles próximos a los portadores de restos de plesiosaurios, incluye taxa indicativos del Jurásico Inferior a Medio (*Weyla* sp.). A su vez, posteriores hallazgos de reptiles marinos en la misma zona (Tavera, 1981) se encontraron directamente asociados a ammonoideos indicativos de una edad bajociana, por lo que los materiales de Burmeister y Giebel (1861) pueden tentativamente referirse al Jurásico Medio. Actualmente se desconoce el paradero de este espécimen, sin embargo, las figuras originales de Burmeister y Giebel (1861: lámina I, figuras 1-4) permiten reconocer que se trata de una vértebra dorsal, la que conserva el arco neural de tamaño comparativamente grande respecto al centro, con un canal neural amplio y procesos transversos robustos. Del mismo modo, la espina neural muestra una base robusta, sin embargo, su porción dorsal está ausente. El centro está algo deformado, aunque es posible notar que es más largo que ancho, y similarmente ancho que alto. Presenta una cintura medial y caras articulares algo anficélicas, con un moderado reborde en el perímetro articular. Las relaciones de tamaño entre el centro y el arco neural presentan proporciones similares a las observadas en representantes de la familia Microcleididae (e.g. *Microcleidus torunemirensis* (Bardet *et al.* 1999)) propios del Jurásico Inferior, sin embargo el canal neural del material chileno es comparativamente más amplio, asemejándose a las proporciones observadas en cryptocléididos. En virtud

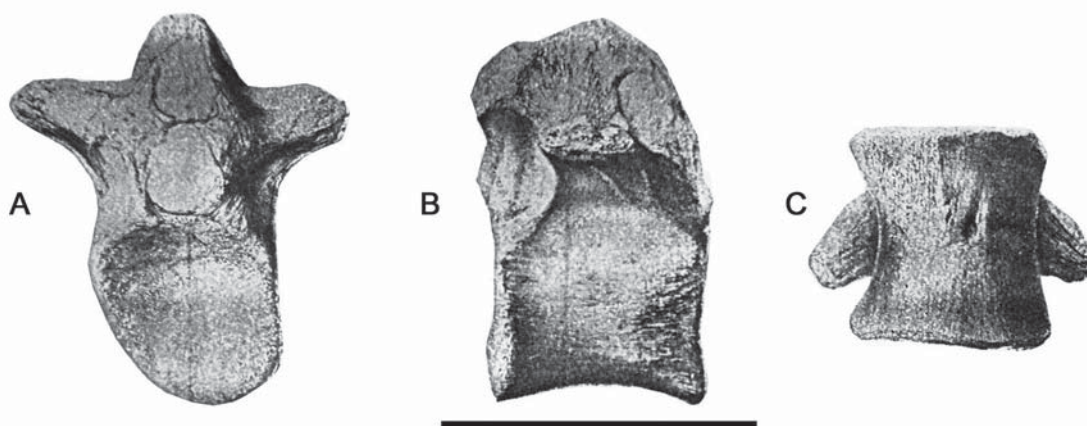


FIGURA 2. Plesiosauroidea indet. Material originalmente referido por Burmeister y Giebel (1861) a *Teleosaurus neogaeus*, luego enmendado por Von Huene (1927) como *Plesiosaurus neogaeus*. Río Juntas, Región de Atacama. Formación Lautaro, Jurásico Inferior-Medio. A), vista anterior, B) vista lateral izquierda, C) vista ventral. Modificado de Burmeister y Giebel 1861. Barra de escala = 50 mm.

de lo escaso del material y la ausencia de elementos diagnósticos, no es posible referirlo con seguridad a ninguna familia, sin embargo, corresponde a evidencia inequívoca de la presencia de plesiosauroideos (aún indeterminados) durante el Jurásico Medio en lo que hoy es el interior de Copiapó.

Por otro lado, Gasparini y Chong (1977) mencionaron algunos restos presumiblemente de plesiosaurios provenientes de Quebrada Sajasa, en Sierra Moreno, Región de Antofagasta, que habrían sido encontrados en asociación al holotipo del cocodrilo marino *Metriorhynchus casamiquelai* Gasparini y Chong 1977, cuya edad fue referida al Caloviano medio, sin embargo, los restos de plesiosaurios nunca fueron figurados ni dados a conocer posteriormente. Biese (1961) menciona también la presencia de

plesiosaurios indeterminados que refiere al género '*Plesiosaurus*' (*sensu lato*), hallados en niveles del Caloviano inferior de Cerritos Bayos ('Marga de *Belemnites*' *sensu* Biese 1961), a unos 30 km al suroeste de Calama.

Jurásico Superior

En la misma localidad cerca de Calama, Biese (1961) también dió cuenta de restos de plesiosaurios indeterminados en rocas oxfordianas denominadas por dicho autor como 'calizas de *Aspidoceras*', en donde los restos de vertebrados estarían en concreciones con frecuente presencia de varias especies del ammonoideo *Perisphinctes*, y además la distintiva aunque menos frecuente presencia de *Aspidoceras* sp. Estos niveles con alta concentración de vertebrados han sido reconocidos nuevamente por Osvaldo Rojas (Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama, Calama, Chile), lo que ha permitido la determinación de nuevos restos entre los que destacan porciones craneales de pterosaurios y porciones articuladas de cocodrilos marinos, junto a material fragmentario de ictiosaurios y también plesiosauroides (Yury-Yáñez *et al.* 2013) (Figura 3). En cuanto a estos últimos, Otero y Soto-Acuña (2010) reconocieron la presencia de posibles cryptoclídidos sobre la base de dientes (MUHNCAL.20146) que muestran en la cara labial un esmalte relativamente liso mientras que la cara lingual posee marcadas estrías al menos en la porción apical de la corona, condición que ha sido anteriormente descrita en cryptoclídidos oxfordianos de Inglaterra, y más aún, como parte de la diagnosis del género *Cryptoclidus* (Brown 1981). A esto se agrega la presencia de vértebras dorsales (MUHNCAL.20172) con pedúnculos neurales bien separados, indicando la presencia de un canal neural amplio y que además presenta una concavidad sobre el propio centro, así como un arco neural más ancho que el centro vertebral. Todas estas características han sido descritas en miembros de la familia Cryptoclididae, particularmente en la especie *Cryptoclidus eurymerus* (Brown 1981: figura 9.4). Finalmente, una vértebra dorsal en exhibición en el Museo de Huanchaca (Región de Antofagasta) y proveniente de niveles del Jurásico Medio de Sierra del Medio, en la misma región, también presenta afinidades a Cryptoclididae. Si bien el material chileno muestra claras semejanzas con este último grupo, el hasta ahora fragmentario registro impide asegurar una determinación a nivel de género o especie. Sin embargo, al menos se puede indicar la presencia de plesiosaurios cryptoclídidos afines al género *Cryptoclidus* (Figura 4).

Cretácico Inferior

Los registros jurásicos de plesiosaurios, como ya se mostró, son escasos, sin embargo, el registro de reptiles marinos en el Cretácico Inferior de Chile permanece en un completo desconocimiento hasta el momento. Esta situación no sólo representa una escasez del registro a nivel nacional, sino que en general en el Pacífico Sur. Los registros geográficamente más próximos y que incluyen restos informativos de plesiosaurios se conocen en el Barremiano y Aptiano de Colombia (Hampe 1992, 2005). También existe un registro de plesiosaurios relativamente abundante en unidades del Valanginiano-Aptiano del sureste de Australia (Kear 2006a), los que incluyen algunas taxa hasta ahora endémicos tales como *Eromangasaurus australis* (Kear 2007), *Umoonasaurus demoscyllus* Kear *et al.* 2006, y *Opallionectes andamookaensis* Kear 2006b. Pese a esta diversidad de taxa en el Pacífico suroeste, hasta la fecha no se han registrado restos evidentes de plesiosaurios en el Cretácico Inferior de Chile. La única potencial evidencia de plesiosaurios en este lapso ha sido señalada por Bell y Suárez (1997) en rocas de edad albiana tardía-aptiana de la Formación Apeleg en la Región de Aysén. Estos autores describieron restos óseos y dientes de reptiles, aunque estos no fueron figurados ni se indicó su repositorio.

Cretácico Superior

No existen registros locales de plesiosaurios entre el Cenomaniano y el Santoniano. Las unidades campaniano-maastrichtianas de Chile central y extremo sur han proporcionado abundantes restos del grupo, incluyendo especímenes altamente informativos, así como un amplio muestreo latitudinal que permite comparaciones estrechas con especímenes hallados tanto en Argentina, Antártica y Nueva Zelanda durante el mismo lapso de tiempo.

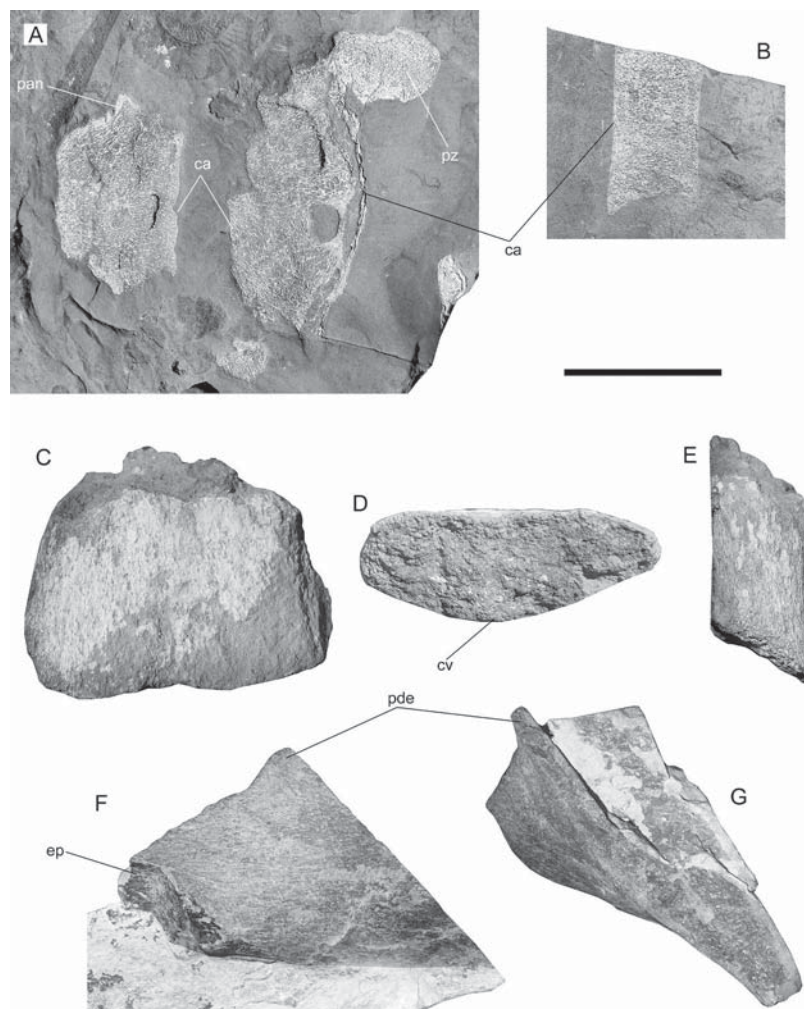


FIGURA 3. Plesiosauroidea indet. A, B) MUHNCAL.20149. Vértexes indeterminadas en sección sagital, C) MUHNCAL.20159. Fragmento de propodio indeterminado en vista dorsal, D) vista distal, E) vista anterior. F) MUHNCAL.5073-99. Porción caudal de escápula derecha en vista lateral derecha, G) vista anterior. Abreviaciones anatómicas: ca, cara articular; cv, cara ventral; ep, extremo posterior; pde, proceso dorsal de la escápula; pz, prezigapófisis. Barra de escala=50 mm.

La mayor cantidad de hallazgos de plesiosaurios del Cretácico Superior de Chile proviene de la Región del Biobío, particularmente de la Isla Quiriquina y costas aledañas, destacándose principalmente las localidades de Cocholgüe, Lirquén, y Tomé. Todos estos afloramientos corresponden a rocas sedimentarias pertenecientes a la Formación Quiriquina (Biró-Bagóczy 1982), asignadas inicialmente por este autor al Campaniano-Maastrichtiano sobre la base de su fauna fósil de invertebrados, posteriormente restringida exclusivamente al Maastrichtiano (Stinnesbeck 1986), y finalmente afinada al Maastrichtiano tardío sobre la base de correlaciones bioestratigráficas en ammonioideos (Salazar *et al.* 2010, Stinnesbeck 1996, Stinnesbeck *et al.* 2012). También han sido recuperados restos de plesiosaurios en estratos expuestos en las localidades de Loanco (Faro Carranza) y Pelluhue, Región del Maule, desde estratos equivalentes a niveles medios y superiores de la Formación Quiriquina, respectivamente, determinados sobre la base de correlaciones estratigráficas (Otero *et al.* 2014a). En consecuencia, los restos hallados en estas localidades

poseen edades que van desde la parte baja del Maastrichtiano tardío en Pelluhue, hasta la parte alta del Maastrichtiano tardío, como es el caso de Loanco-Faro Carranza. A su vez, se ha mencionado la presencia de restos atribuibles a plesiosaurios en estratos de la Formación Punta Topocalma (Cecioni 1980), expuesta en la localidad homónima, Región de O' Higgins, y Estratos de la Quebrada Municipalidad (Gana *et al.* 1996), en Algarrobo, Región del Valparaíso. La primera de estas unidades ha sido asignada al Campaniano-Maastrichtiano sobre la base de invertebrados marinos con buena resolución cronoestratigráfica (Pérez D'Angelo y Reyes 1978) y posteriormente afinada al Maastrichtiano temprano a través de dataciones radioisotópicas (Encinas *et al.* 2014). A su vez, los Estratos de la Quebrada Municipalidad en Algarrobo han sido acotados al Maastrichtiano temprano sobre la base de dataciones radiométricas (Gana *et al.* 1996, Suárez y Marquardt 2003). En la Región de Magallanes, extremo sur de Chile, han sido reconocidos plesiosaurios elasmosáuridos en estratos de la Formación Dorotea (Katz 1963) expuestos en las localidades de Cerro Dorotea, Dumestre y Cerro Castillo. Esta unidad ha sido asignada al Maastrichtiano-Daniano sobre la base de correlaciones bioestratigráficas (Katz 1963) y posteriormente acotada al Maastrichtiano tardío sobre la base de dataciones radiométricas (Hervé *et al.* 2004). También se cuenta con un registro adicional (Otero y Rubilar-Rogers 2010) desde niveles subyacentes a los niveles portadores de plesiosaurios previamente reconocidos en la Formación Dorotea (Otero *et al.* 2009), sin embargo, mayor precisión de la edad no es posible por el momento, asignándose tentativamente al Maastrichtiano indiferenciado, pero teniendo una antigüedad superior al Maastrichtiano tardío. Restos adicionales referidos a plesiosaurios (Gasparini 1979, Ortiz *et al.* 2012, 2013, Otero *et al.* 2013) se han recuperado desde estratos de la Formación Fuentes (Hoffstetter *et al.* 1957) originalmente asignada al Campaniano tardío-Maastrichtiano temprano sobre la base de ammonoideos.

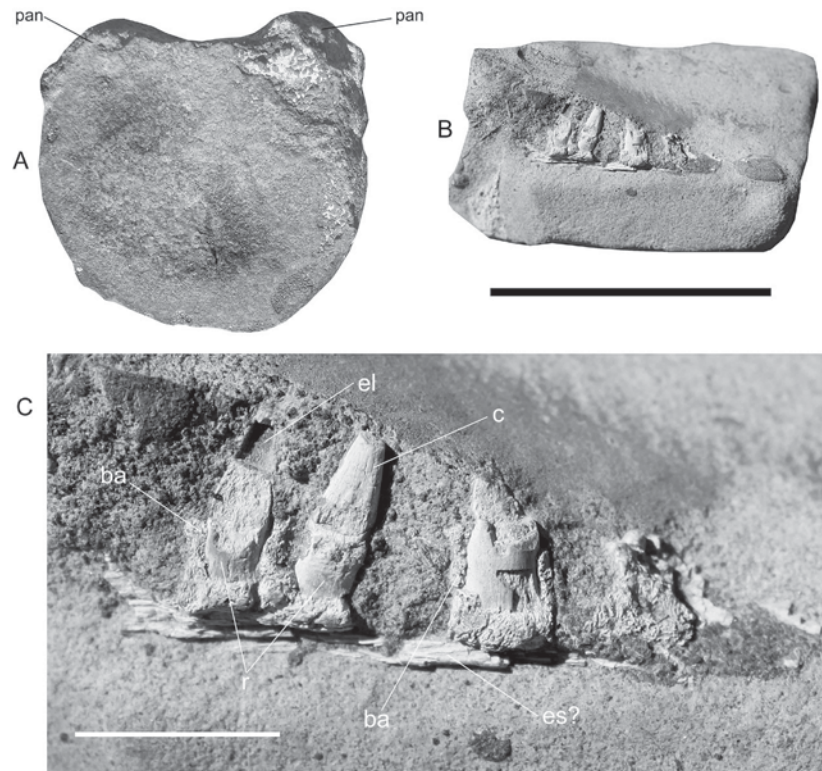


FIGURA 4. Cryptoclididae indet. A) MUHNCAL.20172. Vértebra dorsal en vista anterior, B) MUHNCAL.20146. Fragmento de dentario? en vista labial, C) detalle de la muestra anterior. Abreviaciones anatómicas: ba, base del alveolo; c, corona dental; d?, dentario?; el, estriaciones linguales del esmalte; pan, pedicelo del arco neural; r, raíz. Barra de escala = 50 mm, excepto C = 10 mm.

Un importante hito de la paleontología de vertebrados en Chile lo constituye la obra de Claude Gay (1848), en donde se proporcionan las primeras descripciones de vertebrados fósiles hallados en el país, incluyendo, entre otros, restos de plesiosaurios del Cretácico Superior. Desde entonces, durante la segunda mitad del Siglo XIX varias nuevas publicaciones estudiaron materiales de plesiosaurios provenientes de Chile, algunas de las cuales propusieron determinaciones específicas, mientras que otras discutieron las afinidades genéricas de los restos. Durante la primera mitad del Siglo XX, nuevos estudios examinaron los restos ya descritos en publicaciones previas, denotando un permanente estado insatisfactorio en cuanto a los géneros y especies propuestas hasta entonces. En particular, tras la publicación de '*Plesiosaurus chilensis*' Gay (*nomen dubium*) en 1848, destacan los siguientes trabajos: Blake (1862), quien estudió nuevo material chileno y lo asignó a '*Plesiosaurus chilensis*'; Lydekker (1889), quien reasignó el material de Blake a '*Cimoliosaurus chilensis*' (Gay) (*sic* Lydekker 1889); Steinmann *et al.* (1895), reasignaron genéricamente el material de Gay a '*Pliosaurus chilensis*' (Gay). En el mismo trabajo, Deecke fundó la especie '*Cimoliasaurus andium*' (*nomen dubium*), además de referir una vértebra a '*Cimoliasaurus*' sp.; finalmente, Cecioni (1955), quien mencionó restos correspondientes a una aleta proveniente de rocas del Cretácico Superior de Magallanes, determinándola como '*Coelospondylus (Plesiosaurus) chilensis*' (Gay) (*nomen dubium*).

Resulta conveniente introducir a este trabajo una revisión de la "diversidad histórica" de plesiosaurios chilenos del Cretácico Superior en consideración de los antecedentes hoy disponibles, la cual se encuentra a continuación.

RESEÑA HISTÓRICA Y EVALUACIÓN DE LOS TAXA DEL CRETÁCICO SUPERIOR CHILENO PROPUESTAS ENTRE 1848 Y 1962

Plesiosaurus chilensis Gay, 1848.

(Figura 5)

Sinónimos—*Aristonectes* sp.; Elasmosauridae indet.; Plesiosauria indet.

La primera mención sobre de restos de plesiosaurios en Chile corresponde a Gay (1847), en el Tomo Primero (Zoología) de la clásica obra "Historia Física y Política de Chile". De acuerdo a lo indicado en la página 11 del Prólogo, el estudio de los reptiles (incluyendo aparentemente a las formas fósiles) fue comisionado a Alphonse Guichenot, naturalista y asistente de Cátedra en Reptiles y Peces del Muséum National D'Histoire Naturelle de París. Lo mismo es reafirmado en la página 5 del Tomo Segundo de Zoología (Gay 1848), sin embargo, en este último Tomo, página 132, se indica expresamente que la descripción anatómica de los restos de plesiosaurios chilenos fue realizada por (Paul) Gervais. La descripción general proporcionada por Gay (1848: 133-136) da a conocer que los materiales fueron recolectados desde la Isla Quiriquina, Región del Biobío, desde "una tufa verdosa con granos gruesos de mica y feldespato" (p. 133) y asociados a "Crustáceos, Cardios y otras conchas" (p. 136). De lo anterior es posible concluir que los restos estaban incluidos en las características areniscas verdes a grises de la Formación Quiriquina, y en particular desde niveles con *Cardium (Bucardium) acuticostatum* (D'Orbigny), el único bivalvo Cardiidae reconocido hasta el presente y una de las formas más abundantes y representativas en la mencionada unidad.

Si bien la descripción anatómica es atribuida por Gay a Paul Gervais, es Gay quien propone la determinación taxonómica de los restos (p. 133) indicando que no es posible demostrar que estos perteneciesen o no a otras especies anteriormente descritas. Pese a ello, dicho autor decide darle el nombre específico de *Plesiosaurus chilensis* con el fin de llamar la atención de los investigadores de entonces. Los materiales no fueron figurados sino hasta 1854, en la obra "Atlas de la Historia Física y Política de Chile", del mismo Gay. En particular, la descripción hecha en Gay (1848) se refiere a una misma vértebra (figuras 4 y 5), que fue finalmente figurada en las láminas del Atlas (Gay 1854), permitiendo reconocer que dicho elemento corresponde a un centro caudal anterior (o eventualmente sacral) (Gay 1854: figuras 4 y 5, *Erpetología fósil* N° 1). Una tercera vértebra, como advirtió Gay (1848), corresponde a un elemento caudal (Gay 1854: figuras 6-10, *Erpetología fósil* N° 1). Finalmente, la misma lámina incluye en la figura 11 una

vértebra dorsal referida a *Plesiosaurus arcuatus* Owen proveniente de Europa, con fines comparativos. En resumen, el primer taxón propuesto sobre la base de restos de plesiosaurios provenientes de Chile, corresponde a *Plesiosaurus chilensis* Gay 1848. Si bien la descripción anatómica fue realizada por Paul Gervais algunos años antes, la determinación propiamente tal de los restos debe atribuirse a Claude Gay.

Posteriormente, en una breve nota, Blake (1862) comentó las afinidades de una vértebra caudal proveniente de San Vicente, Región del Biobío, la que en su opinión no difería del material determinado por Gay, reafirmando así la eventual validez de la especie *P. chilensis*. Por otro lado, Philippi (1887) comentó sobre varios hallazgos de plesiosaurios en otras localidades, destacando la presencia de una secuencia vertebral proveniente de Algarrobo, Región de Valparaíso, recolectada por Luis Landbeck en 1862 (Elasmosauridae indet., en Otero *et al.* 2012a). Pese a esto, Philippi solo figuró dientes que asignó tentativamente a *Plesiosaurus? chilensis* Gay, los que en realidad correspondían a dientes rostrales de un pez esclerorrínquido (Suárez and Cappetta 2004). Finalmente, una de las tres vértebras de *P. chilensis* fue re-figurada por Steinmann *et al.* (1895, lámina I, figura 8), y reasignada a *Pliosaurus chilensis* (Gay). El paradero de los materiales tipo y también de los restos referidos a *P. chilensis* es actualmente desconocido. Por lo anterior, solo se evalúan en el presente trabajo las imágenes y medidas proporcionadas en Gay (1848) y Gay (1854). Este taxón fue fundado sobre la base de los siguientes elementos anatómicos:

Vértebras (Gay 1848, figuras 1-10)

Los centros corresponden a una cervical posterior (Figuras 5A-C), una caudal anterior (o sacral) (Figuras 5D y E) y una caudal posterior (Figuras 5F-I). Considerando las marcadas facetas articulares para los arcos neurales y procesos transversos y la falta de costillas u otros elementos fusionados a los centros, esto sugiere que pertenecen a individuos juveniles. Los tamaños comparativos de las vértebras muestran que al menos la vértebra cervical corresponde a un individuo de talla mayor, razón por la cual los tres elementos pertenecen al menos a dos individuos distintos. La forma bilobada de la vértebra cervical es propia de Elasmosauridae (Bardet *et al.* 1999, Gasparini *et al.* 2003). A su vez, la forma del centro caudal anterior presenta un aspecto poligonal con ocho lados determinados por las facetas de los procesos transversos y el arco neural, y posee una cara aplanada ventralmente, a la vez que es más ancho que alto. Vértebras similares se han descrito para elasmosáuridos (Cabrera 1941, Gasparini *et al.* 2003), y actualmente se consideran diagnósticas del género *Aristonectes* Cabrera 1941 (O’Gorman *et al.* 2012, Otero *et al.* 2012b). Finalmente, en consideración que las vértebras cervicales descritas por Gay corresponden a individuos juveniles, y puesto que dicho autor proporcionó las respectivas medidas de los centros, el análisis gráfico bivariado de los índices de proporciones vertebrales (VLI, HI, BI *sensu* Welles 1952) muestran con claridad una agrupación con individuos juveniles del género *Aristonectes* Cabrera 1941 (O’Gorman *et al.* 2012, Otero y O’Gorman 2013), razón por la que al menos este espécimen incluido en el material tipo de *P. chilensis* Gay puede ser referido a *Aristonectes* sp.

Pubis (Gay 1848, figura 3)

Este elemento (Figura 5J) preserva las facetas articulares del isquiún y el fémur. Lamentablemente, no es posible diagnosticar sus afinidades familiares dado su estado fragmentario. El tamaño relativo de este hueso resulta afín a las vértebras caudales anteriormente mencionadas. La falta de caracteres diagnósticos sólo permite asignarlo a Plesiosauria indet.

Propodio (Gay 1848, figura 4)

Hueso de aspecto corto, masivo y muy robusto, con facetas poco definidas y tamaño relativo pequeño, lo que indica que corresponde a un individuo juvenil (Figura 5K). El tamaño comparativo respecto a los demás elementos óseos no es consistente ni con la vértebra cervical, ni con el set pubis/vértebras dorso-caudales. En consecuencia, representa probablemente un tercer individuo. No es posible determinar el material a nivel de familia. Se asigna aquí a Plesiosauria indet.

Fragmentos de costillas/gastralias (Gay 1848, figuras 1 y 2)

Dos fragmentos mediales sin facetas articulares (no figurados en este trabajo). No se consideran informativos.

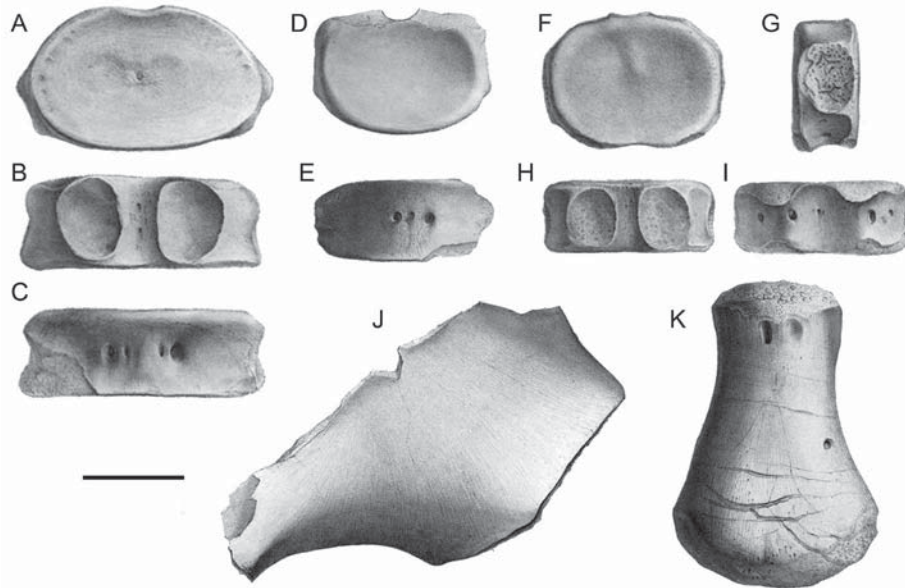


FIGURA 5. Material tipo de '*Plesiosaurus chilensis*' Gay 1848. Cada imagen ha sido redimensionada de manera de mostrar los tamaños relativos entre cada muestra: Elasmosauridae indet. A) vértebra cervical posterior en vista articular, B) vista dorsal, C) vista ventral. D) vértebra caudal anterior (o sacral) en vista articular, E) vista ventral. *Aristonectes* sp. F) vértebra caudal en vista articular, G) vista lateral izquierda, H) Vista dorsal, I) vista ventral. Plesiosauria indet. J) pubis incompleto, K) propodio indeterminado. Modificado de Gay 1848. Barra de escala = 50 mm

Cimoliosaurus chilensis (Gay): En Lydekker 1889.

Sinónimos—*Plesiosaurus chilensis* Gay, 1848, *nomen dubium*

Lydekker (1889) revisó y comparó los materiales determinados por Gay, reasignándolos a *Cimoliosaurus chilensis* Gay. El género fue escrito incorrectamente, debiendo ser *Cimoliasaurus*, según el nombre originalmente propuesto por Leidy (1851). *C. chilensis* es sinónimo de *Plesiosaurus chilensis* Gay. Lydekker (1889) refiere a este género y especie una vértebra caudal, previamente determinada por Blake (1862) como *Plesiosaurus chilensis* (Gay). El material no fue figurado en ninguna de las dos publicaciones. Lydekker indica su repositorio con el n° 38013 del British Museum of Natural History (Londres). No se tuvo acceso a este material durante la presente investigación. De comprobarse su proveniencia anatómica como una vértebra caudal, es posible identificar sus afinidades a nivel de familia o incluso género, sin embargo, no es posible hacer una determinación a nivel de especie. Por lo anterior, se mantiene en este trabajo como *nomen dubium*.

Pliosaurus chilensis (Gay): En Steinmann *et al.* 1895.

(Figura 6)

Sinónimos—*Plesiosaurus chilensis* Gay, 1848, *nomen dubium*; *Aristonectes* sp.; Elasmosauridae indet.; Plesiosauria indet.

Steinmann *et al.* (1895) estudiaron nuevos especímenes de plesiosaurios obtenidos desde la Isla Quiriquina. La descripción y determinación de estos fue realizada por Wilhelm Deecke, quien consideró que el material de Gay (1848, 1854) y parte de los nuevos restos recolectados presentaban mayor afinidad al género *Pliosaurus* que a *Plesiosaurus*, razón por la cual propuso la reasignación a *Pliosaurus chilensis*

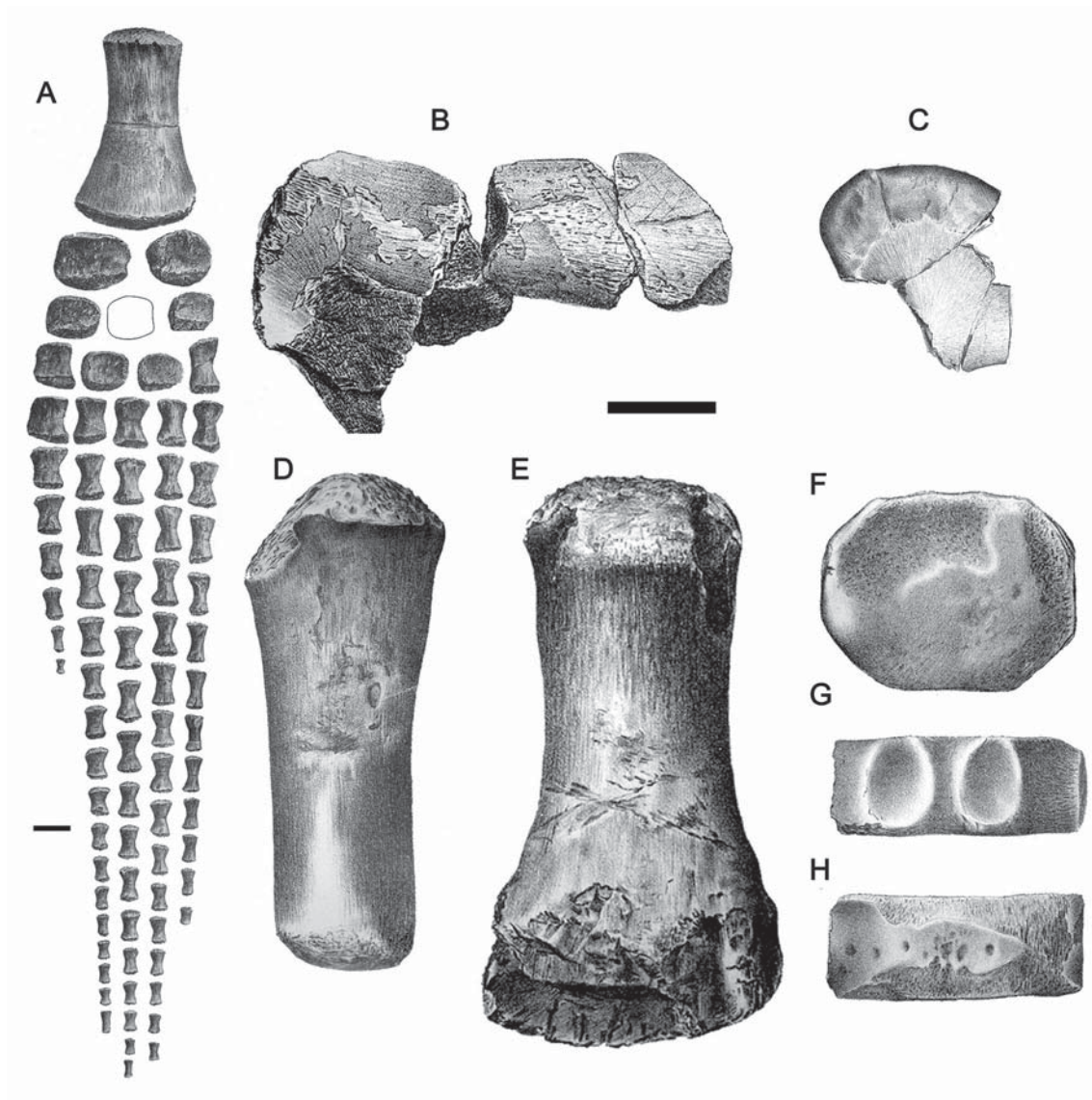


FIGURA 6. Material referido a '*Pliosaurus chilensis*' (Gay) por Steinmann *et al.* 1895. Elasmosauridae indet. A) Aleta articulada. Plesiosauria indet. B) fragmento de cintura indeterminada, C) pubis de individuo juvenil, D, E) propodios de individuos diferentes en vista axial y dorsal, respectivamente. *Aristonectes* sp. F) vértebra dorsal posterior en vista articular, G) vista dorsal, H) vista ventral. Modificado de Steinmann *et al.* 1895.

Barras de escala = 50 mm.

Gay sp. (textualmente como se indica en Steinmann *et al.* 1895). En adición al material de Gay (1848), Steinmann *et al.* (1895) refirieron a esta nueva combinación los siguientes elementos óseos:

Aleta articulada (Steinmann *et al.* 1895, lámina II, figura 1)

Este espécimen corresponde a una aleta muy bien preservada (Figura 6A), la que incluso conserva las falanges más distales. Considerando la forma masiva del propodio y sus facetas poco diferenciadas, es claro que el espécimen corresponde a un individuo juvenil. Existe un calco de este espécimen, depositado en el Museo Nacional de Historia Natural (SGO.PV.120). La forma juvenil del propodio, las proporciones de largo/ancho de epipodios, y la distribución general de mesopodiales muestran afinidades a Elasmosauridae, sin embargo, no es posible asignarla a algún género. Se identifica aquí como Elasmosauridae indet.

Fragmento de cintura indeterminada (Steinmann *et al.* 1895, lámina I, figura 2)

Identificado originalmente como un isquiún, el resto se encuentra mal preservado, lo que impide comparaciones precisas (Figura 6B).

Pubis (Steinmann *et al.* 1895, lámina I, figura 1)

Pubis incompleto (Figura 6C), originalmente indicado como un coracoides. No preserva la porción acetabular ni sinfisial, sin embargo, su porción anterior muestra afinidades con algunos Elasmosauridae. El material es determinado en el presente trabajo como Plesiosauria indet.

Propodios (Steinmann *et al.* 1895, lámina II figuras 2 y 4)

Dos propodios (Figuras 6D, E), uno de ellos completo, y el otro con su porción distal ausente. Son determinados como Plesiosauria indet. de acuerdo a los mismos criterios anteriores.

Vértebra dorsal posterior (Steinmann *et al.* 1895, lámina I, figura 3)

Identificado originalmente como una vértebra cervical, en realidad corresponde a un centro caudal anterior (Figuras 6F-H) con una singular forma ‘octogonal’ (determinada por las dos facetas de las costillas, las dos facetas del arco neural, y la forma aplanada de la superficie ventral). Similares formas se han observado en elasmosáuridos y particularmente en el género *Aristonectes* (Cabrera 1941, Gasparini *et al.* 2003, O’Gorman *et al.* 2012, Otero *et al.* 2012b). Por lo anterior, se determina como *Aristonectes* sp.

Falanges (Steinmann *et al.* 1895, lámina II, figura 3)

Se describieron originalmente 18 falanges, aparentemente articuladas. Estas no son diagnósticas. No han sido figuradas en este trabajo.

Cimoliasaurus sp.: En Steinmann *et al.* 1895.

(Figura 7)

Sinónimo—Elasmosauridae indet.

Deecke refirió a este género una única vértebra (cervical) (Steinmann *et al.* 1895, lámina I, figura 5) proveniente de la Isla Quiriquina, eludiendo una determinación específica, y notando su particular forma bilobada, muy semejante a algunas de las vértebras preservadas en el material tipo de ‘*Cimoliasaurus magnus*’ Leidy 1851 (*nomen dubium*). La forma bilobada es característica de Elasmosauridae (Bardet *et al.* 1999).

Cimoliasaurus andium Deecke: En Steinmann *et al.* 1895.

(Figuras 8A-G)

Sinónimos—aff. *Aristonectinae* indet.; Elasmosauridae indet.

Esta especie fue propuesta por Deecke para aquellos materiales que presentaban notorias diferencias a lo que él consideró como *Pliosaurus chilensis*. Los materiales referidos a esta especie fueron también recolectados desde la Isla Quiriquina. Su repositorio original indicado corresponde al Sammlung des Geologisch-Palaeontologischen, Instituts zu Strassburg and Naturhistorischen Museum zu Oldenburg, mientras que actualmente, parte de los materiales se encuentran almacenados sin numeración

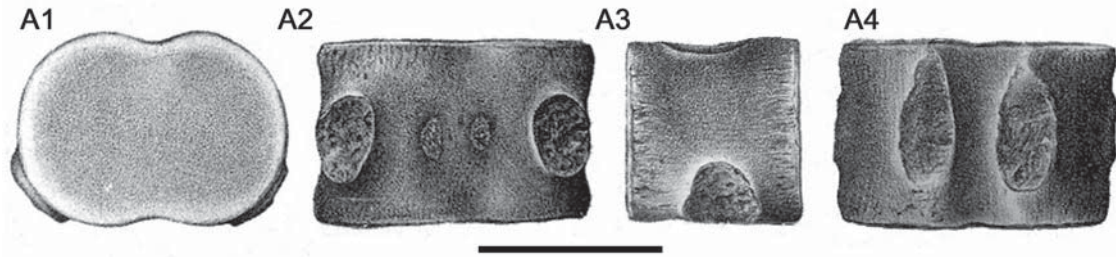


FIGURA 7. Material referido a '*Cimoliasaurus*' sp. por Steinmann *et al.* (1895): Elasmosauridae indet. A) vértebra cervical media en vista anterior, B) vista ventral, C) vista lateral izquierda, D) vista dorsal. Modificado de Steinmann *et al.* 1895. Barra de escala = 50 mm.

en el Geologisches und Mineralogisches Museum, Institut für Geowissenschaften, Christian-Albrechts-Universität, Kiel, Alemania (S. Nielsen, comunicación personal 2011). Este taxón fue fundado sobre la base de los siguientes elementos anatómicos:

Propodio (Steinmann *et al.* 1895, lámina I, figura 6)

Este material (Figura 8A) fue originalmente considerado un húmero. Resulta difícil determinar si este corresponde a un húmero o bien a un fémur, razón por la cual es acá referido a un propodio indeterminado, el que muestra afinidades a propodios de aristonectinos como *Aristonectes quiriquinensis* (ver más adelante en el texto). Su ocurrencia aislada no permite asegurar una identificación genérica. Es aquí referido como aff. *Aristonectinae* indet.

Espinass neurales (Steinmann *et al.* 1895, lámina I, figura 9; lámina III, figura 5)

Este espécimen no es suficientemente informativo para ser determinado a nivel de familia (Figura 8B).

Costilla caudal (Steinmann *et al.* 1895, lámina III, figura 5)

Este espécimen no es suficientemente informativo para ser determinado a nivel de familia. No ha sido figurado en el presente trabajo.

Atlas-axis (Steinmann *et al.* 1895, lámina I, figura 4)

Este espécimen corresponde a un complejo atlas-axis incompleto (Figuras 8C y D), el que resulta difícil de interpretar, y en consecuencia no permite esclarecer sus relaciones genéricas. Se determina en el presente trabajo como *Elasmosauridae* indet.

Fragmento de costilla (Steinmann *et al.* 1895, lámina III, figura 6)

Este espécimen no es suficientemente informativo para ser determinado a nivel de familia. No ha sido figurado en el presente trabajo.

Secuencias vertebrales (Steinmann *et al.* 1895, lámina III, figuras 1-3)

Estas corresponden a tres secuencias, la más completa de ellas con seis centros caudales sucesivos (Figura 8E). Una segunda secuencia (Figura 8F) conserva dos centros caudales posteriores sucesivos, mientras que la última corresponde a tres centros caudales (Figuras 8G y H). Los materiales presentan afinidades a *Elasmosauridae*, y coinciden con complejos caudales de elasmosáuridos no aristonectinos. En particular el espécimen adulto de la Figura 8E representa un interesante material que posee arcos neurales desplazados sobre el centro inmediatamente anterior, lo cual es una característica inusual que puede poseer valor diagnóstico dentro de la familia (Otero *et al.* 2014a). Por lo anterior, este espécimen en particular debe ser mantenido en atención al momento de nuevos hallazgos de porciones caudales, ya que la especie '*andium*' puede ser potencialmente válida, sin embargo, sus relaciones a nivel de género no pueden establecerse por el momento. Es referido aquí como *Elasmosauridae* indet.

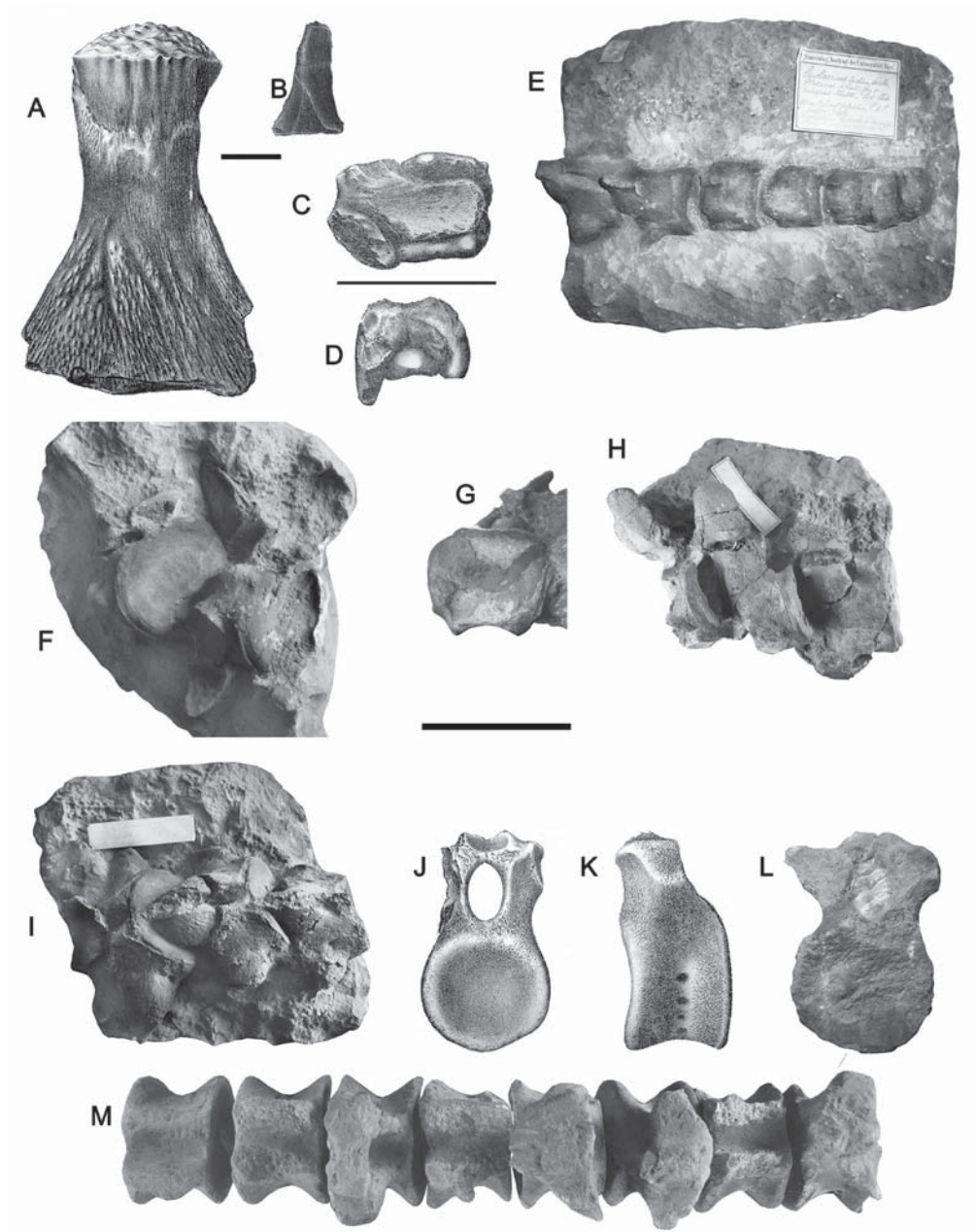


FIGURA 8. Material tipo de '*Cimoliasaurus andiam*' Deecke: Elasmosauridae aff. Aristonectinae indet. A) Propodio. Plesiosauria indet. B) Espina neural. Elasmosauridae indet. C) Atlas-Axis en vista ventral (intercentro del atlas ausente). D) Vista anterior. Elasmosauridae indet. E) Secuencia vertebral caudal. Elasmosauridae indet. F) Vértebra caudales anteriores. G) Secuencia de tres vértebras caudales articuladas en vista articular, mostrando el centro posterior. H) Misma muestra en vista lateral izquierda. I) Tres vértebras caudales articuladas. J) Vértebra dorsal descrita por Steinmann *et al.* (1895, lámina I, figura 7), en vista articular. K) Vista lateral. L) Vista articular de la vértebra dorsal posterior de la secuencia descrita por Broili (1930), referida a '*Cimoliasaurus andiam*' Deecke. H4) Vista dorsal de la misma secuencia articulada. A-D, J, K, modificado de Steinmann *et al.* 1895. E-I, L, M, fotografías gentileza de Sven Nielsen. Barras de escala = 50 mm.

Vértebras dorsales y caudales (Steinmann *et al.* 1895, lámina III, figura 4)

El material (Figura 8I) corresponde a una secuencia de tres centros articulados. De ellos sólo se figuraron el centro más anterior (Steinmann *et al.* 1895, lámina III, figura 4b), y el centro inmediatamente posterior a este (Steinmann *et al.* 1895, lámina III, figura 4a, c). La secuencia muestra que el centro más anterior posee tanto las facetas para las costillas, así como las facetas para los arcos hemales, mientras que el centro siguiente solo posee facetas para los arcos hemales. Esto permite distinguir que la vértebra central de la secuencia corresponde a la primera caudal. Los materiales presentan afinidades a Elasmosauridae.

Vértebra dorsal (Steinmann *et al.* 1895, lámina I, figura 7)

La vértebra figurada corresponde a un centro dorsal de contorno circular (Figuras 8J-L), con un reborde óseo en la cara articular. Muestra un arco neural de tamaño comparativo grande respecto al centro, junto a un canal neural amplio, de contorno oval. Las facetas de los procesos transversos son levemente más pequeñas que el canal neural. Ventralmente, muestra múltiples forámenes nutricios, así como una leve cintura medial del centro. El reborde óseo y las proporciones del centro/arco neural son similares a aquellos descritos en miembros de la familia Polycotyliidae (Salgado *et al.* 2007), sin embargo, la casi nula representación hasta ahora del grupo en el Cretácico Superior del Pacífico sureste sugiere indirectamente que los restos pueden pertenecer a una forma de elasmosáurido poco conocida. Este material es parte de una secuencia articulada preservando ocho centros (Figura 9M) y que fue posteriormente descrita en más detalle por Broili (1930), quien la refirió a '*Cimoliasaurus andium*' Deecke. No es posible asegurar sus afinidades a nivel de familia, y es mantenida por ahora como Plesiosauria indet.

“*Pliosaurus*” *chilensis* Gervais: En Colbert 1949

Esta inusual denominación genérica fue mencionada por Colbert (1949), quien comentó acerca de los plesiosaurios hallados en el Cretácico Superior de Chile. Este autor propuso este nombre, reconociendo la sinonimia con '*Plesiosaurus chilensis*' Gervais (en Gay 1848, según Colbert 1949), '*Cimoliasaurus chilensis*' Lydekker, y '*Pliosaurus chilensis*' Deecke 1895. En efecto, '*Pliosaurus*' no corresponde a ningún género debidamente fundado, y probablemente hace referencia a una pluralización apuntando a los distintos “pliosaurios” descritos a partir de materiales chilenos. Pese a lo anterior, Colbert hizo notar sus dudas respecto a referir el material de Chile al género *Pliosaurus* propiamente tal. Una fuente de confusión adicional se genera a partir de la afirmación de este autor, quien indicó que una de las vértebras en Steinmann *et al.* (1895, lámina I, figura 3) poseía afinidades a pliosaurios, mientras que los demás materiales mostraban afinidades a elasmosáuridos. La vértebra que Colbert mencionó probablemente corresponde a aquella presente en Steinmann *et al.* (1895, lámina I, figura 7) (ver 3.6.8).

Coelospondylus (Plesiosaurus) chilensis (Gay): En Cecioni 1955.
(Figura 9)

Sinónimo—Elasmosauridae indet.

Este género y especie fue propuesto por Cecioni (1955) sobre la base de un material proveniente de Cerro Castillo, Región de Magallanes, y recuperado desde niveles asignados por dicho autor al Campaniano tardío, sin embargo, el material no fue figurado. La identificación, según consta en Cecioni (1957) fue realizada por J. B. Reeside Jr. Es probable que el nombre del género sea una confusión a partir de *Plesiosaurus coelospondylus* (Owen 1865) en vista que no existe dentro de Plesiosauria el género *Coelospondylus* como tal. En la publicación original no se incluye el repositorio de los restos, y solamente se describe en forma somera que estos corresponden a una aleta articulada de plesiosaurio. Tanto esta descripción como la procedencia coinciden con lo indicado para el espécimen SGO.PV.123, depositado en el Museo Nacional de Historia Natural de Santiago. Estos restos conservan además la numeración original de terreno, lo que permitió rastrear su numeración previa en ENAP (Empresa Nacional del Petróleo). Gracias a la gentileza de Fernando Escobar (Sipetrol), fue posible correlacionar dicha numeración con datos sobre su procedencia y recolector original, que en efecto, corresponde al material de Cecioni. El material preservado muestra afinidades con las extermidades de *Aristonectes quiriquinensis* (ver más adelante en el texto), sin

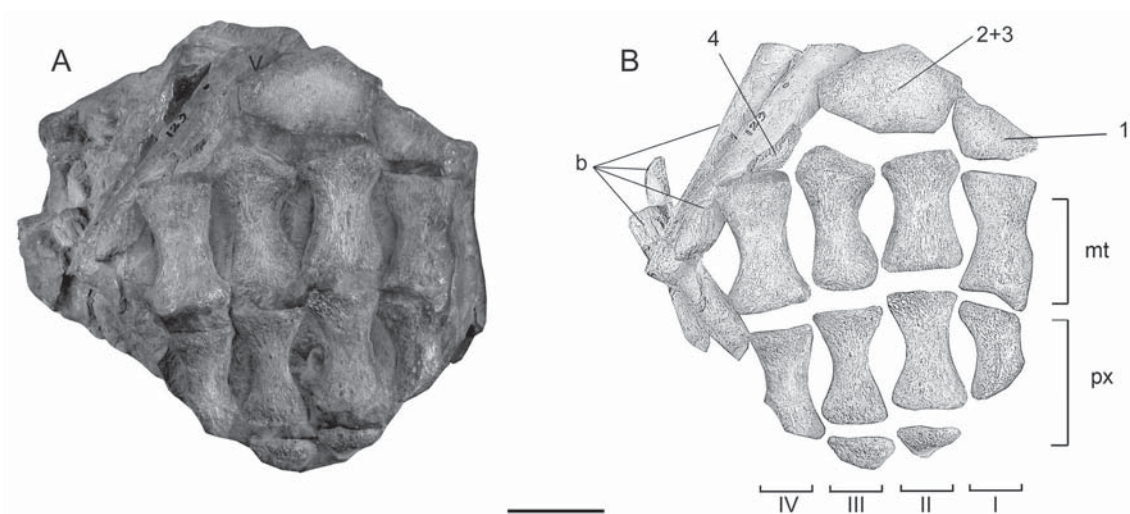


FIGURA 9: Material referido a '*Coelospondylus (Plesiosaurus) chilensis*' (Gay) por Cecioni (1955): Elasmosauridae indet. SGO.PV.123. Porción de extremidad indeterminada. A) Vista tentativa dorsal, B) Interpretación anatómica del material. Abreviaciones anatómicas: 1: carpal o tarsal distal 1, 2+3: carpal o tarsal distal 2+3, 4: carpal o tarsal distal 4, b: baculítidos (Ammonoidea), m: metapodiales, px: falanges. Los números romanos indican los respectivos dígitos. Barra de escala = 50 mm.

embargo, lo fragmentario del espécimen no permite identificaciones más significativas, razón por la cual es determinado aquí como Elasmosauridae indet.

Elasmosauridae indet.; Dolychorhynchopidae indet.; "Non Plesiosaurian": En Welles 1962.

Welles (1962) incluyó una breve síntesis de los registros de plesiosaurios de Sudamérica. Junto con comentar el estatus del material de Burmeister y Giebel (1861) y referirlo a Plesiosauridae indet. (*sensu* Williston 1925, non Plesiosauridae *sensu* Ketchum y Benson 2010), también revisó los taxa de la Formación Quiriquina. El material descrito por Gay (1848) fue referido a Elasmosauridae indet.; actualmente, al menos parte de dichos materiales pueden ser determinados a nivel de género (*Aristonectes* sp.). En el mismo trabajo, Welles consideró que la vértebra cervical posterior figurada por Gay (1848: Erpetología fósil N° 1, figuras 1-3) correspondía a un "pliosaurio" (*sensu lato*). También consideró que los materiales descritos por Broili (1930) poseían características afines a este grupo. Sobre la base de estas observaciones, el material fue referido como Dolychorhynchopidae indet. (Welles 1962: p.11, Gasparini y Goñi 1985). Actualmente, todos estos materiales pueden ser considerados como elasmosáuridos: las vértebras cervicales distintivamente cortas han sido asignadas a *Aristonectes* sp. (O'Gorman *et al.* 2012, Otero y O'Gorman 2013); por otro lado, los restos descritos por Broili (1930) presentan vértebras caudales distintivas y que pueden ser reconocidas en un esqueleto axial relativamente completo (SGO.PV.6506, más adelante) recuperado desde niveles medios de la Formación Quiriquina expuestos en Pelluhue, y que inequívocamente corresponde a un elasmosáurido al presentar vértebras cervicales bilobadas, las que son diagnósticas de esta familia (Bardet *et al.* 1999, Gasparini *et al.* 2003). Finalmente, Welles (1962) comentó sobre el diente referido por Philippi (1887) con dudas a *Plesiosaurus chilensis*? (Philippi 1887, lámina 55, figura 8), refiriéndolo con dudas a un mosasauoideo. El material corresponde a un diente rostral de *Ischyrhiza chilensis* (Philippi) (Batomorphi, Sclerorhynchidae) (Suárez y Cappetta 2004).

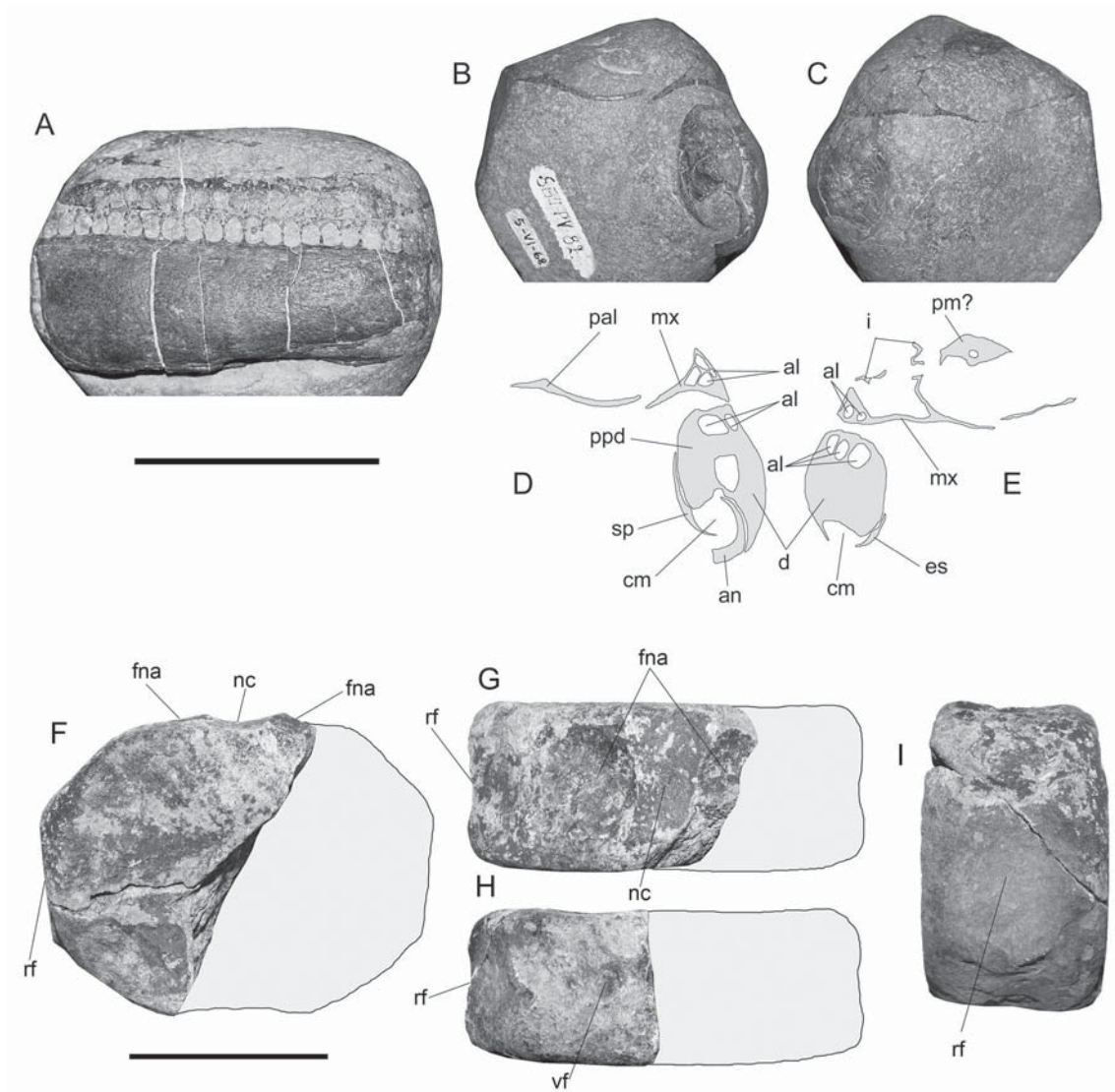


FIGURA 10. *Aristonectes* sp. SGO.PV.82. Material descrito originalmente por Casamiquela (1969) proveniente de la Isla Quiriquina, Región del Biobío (Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío). A), porción anterior de maxila derecha y dentario en vista lateral derecha, B) vista posterior, C) vista anterior, D) diagrama de vista posterior, E) diagrama de vista anterior. SGO.PV.6569. Vértebra caudal anterior incompleta. Cerro Castillo, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. F) vista articular, G) vista dorsal, H) vista ventral, I) vista lateral. Abreviaciones anatómicas: al: alveolos, an: angular, cm: canal meckeliano, d: dentario, mx: maxilar, pal: palatino, pm?: premaxilar?, ppd: plato parodontal, es: esplénico. Barra de escala en A-E = 100 mm; F-I = 50 mm.

REGISTROS DE PLESIOSAURIOS DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE CHILE DESDE 1969 A LA FECHA

Chile central

Una nueva etapa en el conocimiento de los plesiosaurios del Cretácico Superior de Chile se inicia con Casamiquela (1969), quien realizó la primera determinación genérica sobre la base de elementos craneales suficientemente diagnósticos (SGO.PV.82). El espécimen en particular (Figura 10) corresponde a un rodado recuperado en las cercanías del faro norte en la Isla Quiriquina, el que preserva parte de una rama mandibular en oclusión con una porción craneal preorbital. La observación de sus secciones transversas permiten orientar el material, reconociendo que se trata de una rama mandibular derecha, próxima a la sínfisis, a juzgar por la presencia del esplenial visible en la sección distal pero no observado en la sección proximal. Dicho elemento ha sido observado en material bien preservado del género *Aristonectes* verificándose que este se extiende hasta pocos centímetros antes de la sínfisis sobre la superficie lingual de cada rama mandibular (Otero *et al.* 2014c). El material fue anteriormente referido por Gasparini *et al.* (2003) a *Aristonectes parvidens* Cabrera en circunstancias que el género era hasta la fecha monoespecífico. Dada la existencia de una segunda especie ahora en el Pacífico, y en vista de la ausencia de más elementos craneales diagnósticos, este espécimen (SGO.PV.82) es acá determinado como *Aristonectes* sp.

Tavera (1987) dio a conocer material articulado correspondiente a una extremidad posterior recuperada en el sector de Loanco-Faro Carranza, en la Región del Maule, y desde afloramientos equivalentes a los estratos superiores de la Formación Quiriquina (R.A.O., obs. pers. 2012). Esta presenta un propodio relativamente elongado, con una cabeza articular hemisférica similar a la descrita en la especie *Mauisaurus haasti* Hector, 1874, del Cretácico Superior de Nueva Zelanda. Esta característica ha sido considerada como distintiva de esta especie (Hector 1874, Welles 1962, Hiller *et al.* 2005, Martin *et al.* 2007, Otero *et al.* 2010a), sin embargo, reciente evidencia obtenida en Chile (espécimen SGO.PV.957) permite probar que esta morfología se encuentra presente en más de un taxón, y en consecuencia, debe ser rechazada como diagnóstica de *M. haasti*. Pese a ello, sí resulta diagnóstica de miembros australes de la familia Elasmosauridae que habitaron durante fines del Cretácico. En el caso particular del material descrito por Tavera (1987), el diagrama de los elementos epipodiales y mesopodiales (Figura 11) muestra algunas inconsistencias en su orden anatómico. Estos elementos, así como el fémur, resultan muy afines a aquellos observados en *Aristonectes quiriquinensis* (Otero *et al.* 2014c, véase más adelante), sin embargo, las dimensiones del fémur (280 mm de largo) son bastante inferiores a las del fémur de esta última especie, a la vez que muestra una morfología distintiva de individuos adultos (*i.e.*, capítulo bien desarrollado), lo que sugiere su pertenencia a un taxón emparentado, pero diferente. En adición, la ausencia de más elementos óseos y el conocimiento hasta ahora parcial de otros elasmosáuridos emparentados a las formas chilenas (*e.g.*, *Kaiwhekea katiki* Cruickshank y Fordyce, 2002, del Maastrichtiano de Nueva Zelanda), no permiten por el momento precisar el género. En consecuencia, este material es mantenido como *Aristonectinae* indet.

Castillo *et al.* (1992) dieron a conocer los primeros restos de plesiosaurios hallados al norte de Pelluhue, en la Región del Maule. Los restos recuperados incluyeron una interesante porción cervical que incluye el atlas-axis y las cinco cervicales sucesivas anteriores, además de un ilion (identificado entonces como un húmero), vértebras cervicales, un diente, además de mencionar una serie de materiales poscraneales no figurados. Los restos fueron originalmente determinados como *Plesiosauria* indet., sin embargo, el posterior re-estudio del material ha permitido reconocer que se trata de dos individuos articulados que fueron mezclados debido a una deficiente metodología de extracción. La separación de ambos especímenes ha considerado la identidad anatómica de los diferentes elementos, tamaño relativo de los elementos axiales, proporciones vertebrales, criterios de preservación y mineralización, entre otros. Como resultado, se han reconocido un espécimen de tamaño comparativamente mayor (SGO.PV.6506) (Figura 12A) correspondiente a un elasmosáurido regular (no aristonectino), cuyas características en la porción caudal (posible pigostilo en el adulto) coinciden con parte del material del hipodigma de '*C. andium*' Deecke, así como con el espécimen descrito por Broili (1930). A su vez, Otero *et al.* (2012a) describieron por primera vez el material recolectado por Landbeck (1862) y mencionado por Philippi en su obra de 1887, proveniente

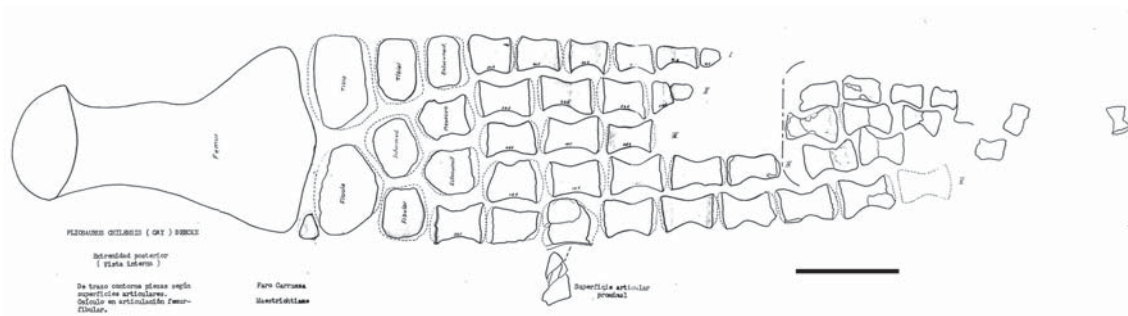


FIGURA 11. *Aristonectinae* indet. Diagrama original del espécimen descrito por Tavera (1987) recuperado desde Faro Carranza, Región del Maule (niveles superiores de la Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío). Los restos corresponden probablemente a un adulto, a juzgar por el marcado desarrollo de la cabeza articular. Modificado de Tavera 1987. Barra de escala = 100 mm.

de Algarrobo. Este consta de la porción del tronco de un esqueleto axial con algunas vértebras cervicales (SGO.PV.90), el que fue referido por estos autores a *Elasmosauridae* indet. (Figura 12A) y cuya edad fue asignada al Maastrichtiano temprano sobre la base de dataciones radioisotópicas (Suárez y Marquardt 2003). Los índices vertebrales de las vértebras cervicales del SGO.PV.90 muestran que corresponde a un elasmosáurido no *aristonectino* (Suazo y Otero 2014), sin embargo, no es posible asegurar su género.

El SGO.PV.90 proveniente del Maastrichtiano temprano de Algarrobo muestra gran afinidad morfológica con el SGO.PV.6506 hallado en Mariscadero, Pelluhue. Por otro lado, estos especímenes contrastan con una de las formas de elasmosáurido del Maastrichtiano tardío de la Formación Quiriquina.

En cuanto al segundo espécimen hallado en Pelluhue (SGO.PV.6507), este corresponde a un *aristonectino* con un atlas-axis que muestra gran afinidad con *Morturneria seymourensis* del Maastrichtiano tardío de Antártica (Figuras 13A-E), basado en las suturas del atlas-axis y en el tamaño más pequeño y similar al holotipo de esta última especie. Por el contrario, el atlas-axis de *A. parvidens* y *A. quiriquinensis* presentan diferentes contactos entre elementos y además son diferentes en su tamaño. Por lo anterior, el espécimen SGO.PV.6505 de Pelluhue es por el momento identificado como *aff. Morturneria* sp.

Un segundo hallazgo de material craneal (SGO.PV.957) referible al género *Aristonectes* y recuperado desde niveles superiores de la Formación Quiriquina expuestos en Cocholgué, fue dado a conocer por Suárez y Fritis (2002). Para ese momento, el material no pudo ser determinado a nivel de especie debido a su estado de preparación. Posteriormente, Suárez *et al.* (2003) realizaron la primera



FIGURA 12. A) *Elasmosauridae* indet. SGO.PV.6506. Esqueleto poscraneal incompleto en vista dorsal. Pelluhue, Región del Maule. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. Barra de escala = 100 mm. B) *Elasmosauridae* indet. SGO.PV.90. Material mencionado por Philippi (1887) recuperado desde Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano.

revisión de los vertebrados de la Formación Quiriquina, aspecto que no había sido abordado desde Wetzel (1930). En esta publicación, dichos autores señalaron la presencia de Elasmosauridae indet. en todas las unidades del Cretácico Superior chileno, señalando la presencia de dos formas diferentes. Además, se documentó la presencia del género *Aristonectes* en Cocholgué y en la Isla Quiriquina (Casamiquela 1969; Suárez y Fritis 2002). Otero *et al.* (2010a) señalaron la presencia de elasmosáuridos provenientes de niveles superiores de la Formación Quiriquina expuestos en la isla homónima, los que presentan propodios (referidos a fémora por dichos autores) con la distintiva cabeza articular hemisférica, altamente similar a la considerada hasta entonces como diagnóstica de la especie *Mauisaurus haasti* Hector 1874. Debido a diferencias en el tamaño de los especímenes chilenos (SGO.PV.135 y SGO.PV.169) estos fueron referidos a *Mauisaurus* sp. También se dió a conocer un singular espécimen conformado por un coracoides aislado (SGO.PV.128) el que no presentaba una evidente fenestra cordiforme abierta en su porción posterior, y que fue referido a un posible polycotílido por Otero *et al.* (2010b), sin embargo, la posterior re-evaluación de este material permitió reconocer que el contorno del hueso es en realidad un artefacto de la erosión, razón

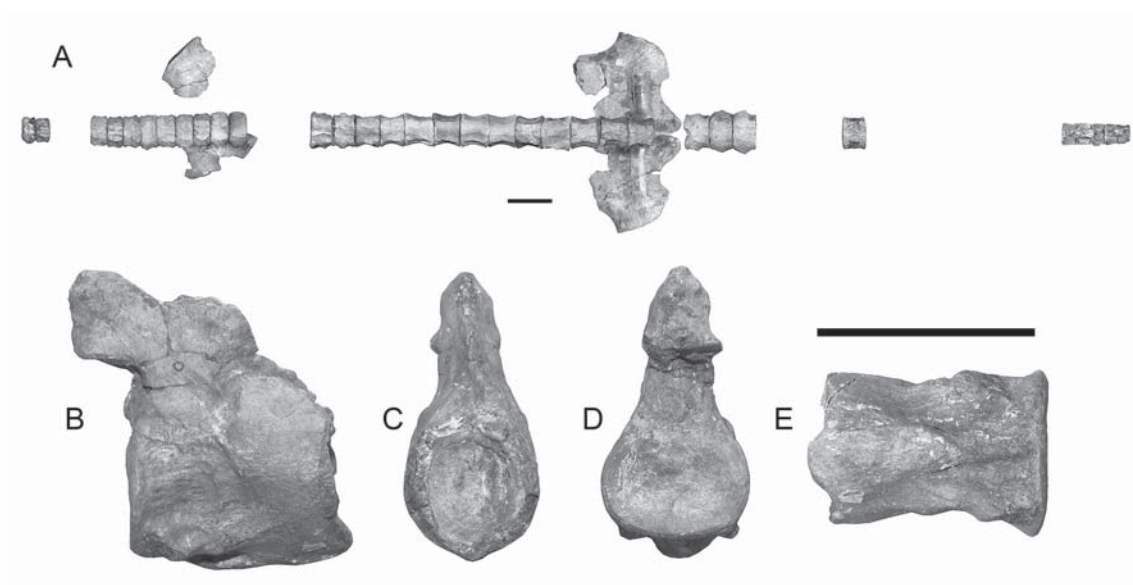


FIGURA 13. aff. *Morturneria* sp. SGO.PV.6507. A) esqueleto poscranial incompleto en vista dorsal, B) detalle del atlas-axis en vista lateral derecha, C) vista anterior, D) vista posterior, E) vista ventral. Mariscadero, Pelluhue, Región del Maule. Niveles medios de la Formación Quiriquina, parte baja del Maastrichtiano tardío. Barra de escala en A = 100 mm; B-E = 50 mm.

por la que no es posible asegurar su pertenencia a dicha familia, aunque presenta proporciones distintas a los elasmosáuridos hasta ahora recuperados en la Formación Quiriquina.

Uno de los especímenes chilenos más informativos hasta ahora corresponde al esqueleto poscranial de un elasmosáurido juvenil (SGO.PV.260), recuperado a fines de la década de los cincuenta por R. Casamiquela (*vide* Daniel Frassinetti) tentativamente desde niveles superiores de la Formación Quiriquina en la misma isla. Este material ha permitido un avance en la taxonomía de las formas campaniano-maastrichtianas del Pacífico sureste al proporcionar excelente material de comparación. Sobre la base de este espécimen, se realizaron análisis filogenéticos que permitieron proponer la existencia de una subfamilia, *Aristonectinae*, la que existió al menos durante el Campaniano-Maastrichtiano del hemisferio sur (Otero *et al.* 2012b) con representantes en Sudamérica (*Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 y otros especímenes chilenos), Nueva Zelanda (*Kaiwhekea katiki* Cruickshank y Fordyce, 2002) y Antártica (*Morturneria seymourensis* Chatterjee y Small, 1989), a la vez que podría tener representantes basales en Japón (*Futabasaurus suzukii* Sato *et al.*, 2006). Posteriormente, los índices de las vértebras cervicales fueron observados por José O'Gorman (Universidad de La Plata), quien reconoció la agrupación del espécimen

juvenil SGO.PV.260 junto a las formas juveniles de Antártica y Argentina referibles a *Aristonectes*. Sobre la base de dichos resultados, el espécimen SGO.PV.260 fue determinado como *Aristonectes* sp. (Otero y O’Gorman 2013), lo que permitió por primera vez conocer en detalle la morfología poscranial de este género, previamente conocido solo por su cráneo fragmentario, parte del cuello, una extremidad (posiblemente “composite” de varios miembros) y elementos caudales aislados (Gasparini *et al.* 2003).

Nuevo material fue recuperado en 2009 desde Cocholegüe mediante un trabajo conjunto entre la Universidad de Concepción y la Universidad de Heidelberg, Alemania. La procedencia del hallazgo, junto a correlaciones establecidas sobre la base del hallazgo de Suárez y Fritis (2002) indicaron la posible correspondencia del cráneo con el nuevo material. Esta fue verificada en terreno (R.A.O., y D.R.R.) en 2009, comprobándose que ambos hallazgos se encontraban separados por aproximadamente 1,5 m, además de estar en el mismo nivel estratigráfico, y en ausencia de otros restos de vertebrados que pudiesen indicar la presencia de más de un individuo. En adición, el cráneo y las vértebras cervicales del espécimen SGO.PV.957 de Suárez y Fritis (2002) eran complementarias al resto del cuello y poscráneo recientemente recuperado. Ambos hallazgos también fueron cotejados por Zulma Gasparini y José O’Gorman durante 2010, coincidiendo en la correspondencia de ambos hallazgos a un mismo individuo. Una vez reunido, tanto el cráneo como el poscráneo recién recuperado fueron preparados en dependencias del Museo Nacional de Historia Natural. Los nuevos elementos anatómicos del SGO.PV.957 permitieron reconocer características diagnósticas en el cuello y cintura pectoral, las que diferían de otros elasmosáuridos conocidos y que estaban también presentes en el espécimen juvenil SGO.PV.260. Finalmente, las características presentes en el cráneo del SGO.PV.957 permitieron distinguir a este espécimen del holotipo de *Aristonectes parvidens* Cabrera, recuperado en el Maastrichtiano tardío de Chubut, Argentina. Con toda esta nueva información, se contó por primera vez con dos especímenes relativamente completos y que permitieron evaluar los cambios morfológicos experimentados durante la ontogenia de esta especie así como el aspecto completo del cuerpo. La especie fue denominada *Aristonectes quiriquinensis* (Otero *et al.* 2014c) (Figuras 14 y 15), con ambos especímenes, fue además posible revisar el registro histórico desde tiempos del propio Claude Gay, concluyéndose que gran parte de los especímenes fragmentarios disponibles corresponden posiblemente al género *Aristonectes* o bien a formas estrechamente relacionadas (O’Gorman *et al.* 2012, Otero y O’Gorman 2013, Otero *et al.* 2014c). Esto ha permitido verificar que al menos durante el Maastrichtiano medio a tardío del Pacífico sureste, las formas predominantes corresponden a aristonectinos, los que se distinguen entre otras características, por poseer cráneos relativamente más grandes y cuellos largos pero reducidos en número de vértebras en comparación con los elasmosáuridos ‘regulares’ (de proporciones plesiomórficas). De este modo, los aristonectinos hoy pueden reconocerse por ser plesiosaurios elasmosáuridos de aspecto sustancialmente más robusto que las formas ‘regulares’ (*i.e.*, formas cretácicas del hemisferio norte) y que alcanzaron tamaños cercanos a los nueve metros, aunque elementos aislados claramente referibles a Aristonectinae señalan la presencia de individuos de tallas sustancialmente mayores. En particular, el esqueleto axial SGO.PV.91 (Figura 12C) proveniente de la Isla Quiriquina presenta centros dorsales de enormes dimensiones, con caras circulares y centros cortos. Las proporciones ventrales de estos centros dorsales han sido evaluadas mediante análisis gráfico bivariado, segregándose de elasmosáuridos regulares adultos y agrupándose con aristonectinos (Suazo y Otero 2014). Por otro lado, la nueva evidencia disponible permitió reconocer que el material anteriormente referido a *Mauisaurus* sp. por Otero *et al.* (2010a), corresponde en realidad a los propodios de *Aristonectes quiriquinensis* (Figuras 16L-P) y en consecuencia, no puede ser asegurada la presencia del género *Mauisaurus* en Chile, al menos sobre la base del capítulo hemisférico del fémur, el que también se encuentra presente en representantes del género *Aristonectes*. Del mismo modo, el material figurado por Tavera (1987) es también afín a la extremidad posterior de *Aristonectes*.

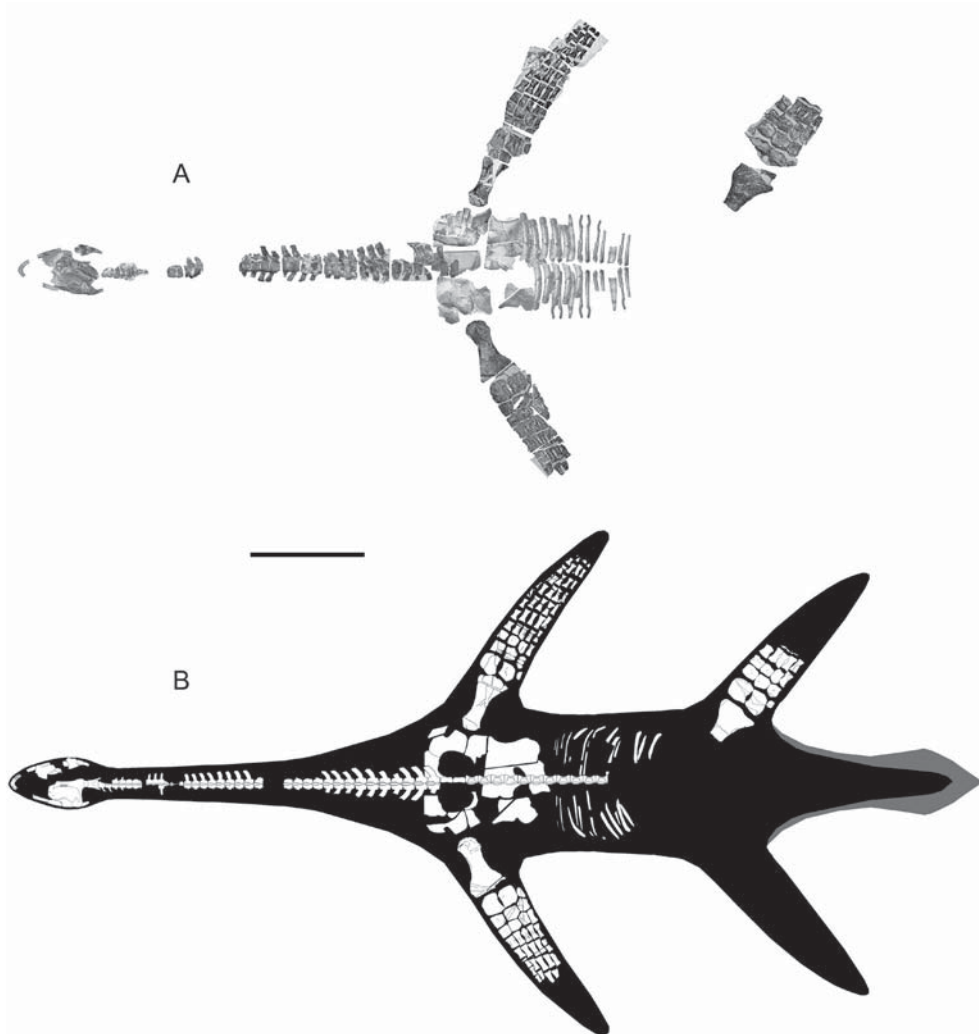


FIGURA 14. *Aristonectes quiriquinensis* Otero *et al.* 2014c. A) SGO.PV.957, holotipo, espécimen adulto. Cocholgüe, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. B) diagrama indicando las porciones preservadas y el contorno estimado del ejemplar completo sobre la base de las porciones adicionales preservadas en el espécimen referido SGO.PV.260. Barra de escala = 1 m.

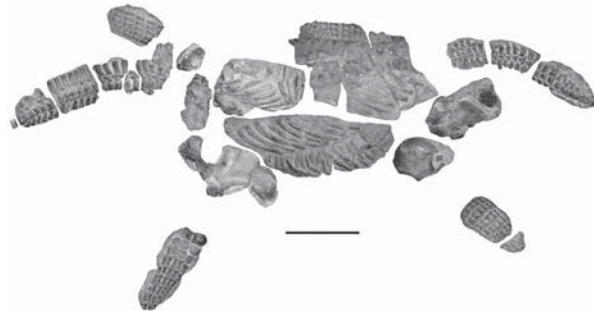


FIGURA 15. *Aristonectes quiriquinensis* Otero *et al.* 2014c. SGO.PV.260. Especimen juvenil referido. Isla Quiriquina, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. Barra de escala = 500 mm.

Extremo sur de Chile

En adición al registro dado a conocer por Cecioni (1955) en la Región de Magallanes, y a los restos de Lago Parrillar referidos por Gasparini (1979) a Plesiosauria indet., han sido recuperados nuevos especímenes poscraneales en el último tiempo. Los primeros restos asociados y suficientemente diagnósticos a nivel de familia fueron recolectados en 2007 desde niveles superiores de Cerro Dorotea, en las cercanías de Puerto Natales. Este espécimen (SGO.PV.6648) fue determinado como Elasmosauridae indet. (Figura 17A) sobre la presencia de vértebras bilobadas (Otero *et al.* 2009). Su edad ha sido acotada mediante dataciones radioisotópicas que indican el Maastrichtiano tardío (Hervé *et al.* 2004). Un registro adicional proveniente del sector de Dumestre (SGO.PV.6580) al oeste de Puerto Natales, corresponde a un segundo elasmosáurido (Figuras 17B-F), probablemente un adulto de tamaño pequeño (Otero y Rubilar-Rogers 2010), el que presenta espinas neurales cervicales recurvadas anteriormente, así como un capítulo



FIGURA 16. Aristonectinae indet. SGO.PV.91. Esqueleto axial dorsal preservando 14 vértebras sucesivas, excepto una. A) vista lateral derecha. SGO.PV.92. Esqueleto axial dorsal preservando 11 vértebras sucesivas y algunos arcos neurales. B) vista lateral derecha, C) vista ventral, D) vista dorsal. Aristonectinae indet. SGO.PV.96. Dos vértebras cervicales de un mismo individuo de gran tamaño. E, I) vistas articulares, F) vista lateral derecha, G, J) vistas dorsales, H, K) vistas ventrales. *Aristonectes quiriquinensis*. Porción proximal de húmero izquierdo (SGO.PV.169) y fémur izquierdo (SGO.PV.135). Isla Quiriquina, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. Anteriormente referidos a *Mauisaurus* sp. (Otero *et al.* 2010). L) húmero SGO.PV.169 en vista dorsal, M) húmero en vista posterior, N) fémur SGO.PV.135 en vista ventral, O) fémur en vista dorsal. Barras de escala = 100 mm.

hemisférico en el fémur, lo que permite referirlo a *Aristonectinae* indet. La edad del espécimen es algo más antigua que los restos de Cerro Dorotea, sin embargo, por el momento solo se refiere a Maastrichtiano indiferenciado a la espera de resultados radioisotópicos. Material adicional del mismo espécimen fue recolectado en 2013 y se encuentra actualmente en preparación y estudio. Ambos hallazgos se suman a los restos mencionados por Cecioni (1955) y a restos articulados de plesiosaurio indeterminado preservando una extremidad parcial y parte de una escápula, proveniente de niveles tentativamente asignables al Maastrichtiano temprano de la Formación Fuentes expuestas en Lago Parrillar (Ortiz *et al.* 2012, 2013). Finalmente, el elasmosáurido no aristonectino más austral de Sudamérica (Otero *et al.* 2013) ha sido reconocido mediante los restos provenientes de Lago Parrillar anteriormente mencionados por Gasparini (1979) (Figuras 18A-U). Materiales recuperados en varias campañas de terreno en la misma localidad muestran una notoria consistencia en tamaño y corresponden a elementos anatómicos complementarios, lo que sugiere que pertenecen a un único individuo. Independiente de esto, los restos incluyen vértebras cervicales bilobadas, rasgo distintivo de la familia Elasmosauridae (Bardet *et al.* 1999, Gasparini *et al.* 2003), además de un propodio inusualmente elongado y distalmente estrecho con respecto a los ya conocidos en elasmosáuridos, similar al presente en el espécimen CM Zfr 159 de Nueva Zelanda (Hiller *et al.* 2014). Durante enero de 2014 se realizaron nuevos hallazgos en Cerro Castillo y Sierra Baguales, los que corresponden a elasmosáuridos provenientes de los niveles superiores de la Formación Dorotea (RAO., com. pers. 2014) y que están en proceso de estudio. Entre ellos se encuentran restos asociados de elasmosáuridos regulares y el primer registro del género *Aristonectes* en el Maastrichtiano tardío de Magallanes.

A continuación se presenta una síntesis sistemática de los restos más significativos de plesiosaurios recuperados hasta la fecha en Chile.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Reptilia Linnaeus, 1758

Diapsida Osborn, 1903

Sauropterygia Owen, 1860

Plesiosauria de Blainville, 1835

Cryptoclididae Williston, 1925

Cryptoclididae indet.

(Figuras 4A-C)

Material— MUHNCAL.20172. Vértebra dorsal aislada. Cerritos Bayos, Calama, Región de Antofagasta. Formación Cerritos Bayos, Oxfordiano. Figura 4A. MUHNCAL.20146. Fragmento de probable dentario con cuatro dientes. Figuras 4B y C.

Descripción—MUHNCAL.20172: corresponde a una vértebra que preserva parte de los pedicelos del respectivo arco neural, los que se encuentran bien separados entre sí, lo que muestra que el arco neural es más ancho que el centro. Este último es subcircular en vista anterior, con caras articulares planas. MUHNCAL.20146: corresponde a un fragmento craneal con cuatro dientes en posición anatómica, expuestos en vista labial. Estos se encuentran parcialmente erosionados, sin embargo, al menos dos de ellos muestran un esmalte relativamente bien preservado, carente de estriaciones marcadas, mientras que en la cara lingual es posible notar la presencia de finas estrias al menos en la porción apical. Los alvéolos se encuentran mal preservados, sin embargo muestran un tejido bien diferenciado con respecto a la porción ósea a la que se encuentran adheridos, por ello se interpreta a esta última como parte del esprenal, lo que sugiere la presencia de un plato parodontal del dentario en donde los dientes se encuentran aún ubicados.

Comentarios—Los dientes sin estriaciones labiales y estriaciones linguales, de tamaño pequeño, han sido descritos por Brown (1981) para algunos cryptoclídidos. Del mismo modo, la vértebra recuperada coincide con la forma y proporciones indicadas para el género *Cryptoclidus* (Brown 1981: figura 9.4). Sobre la base de estas comparaciones, el material Chileno es referido a Cryptoclididae indet.

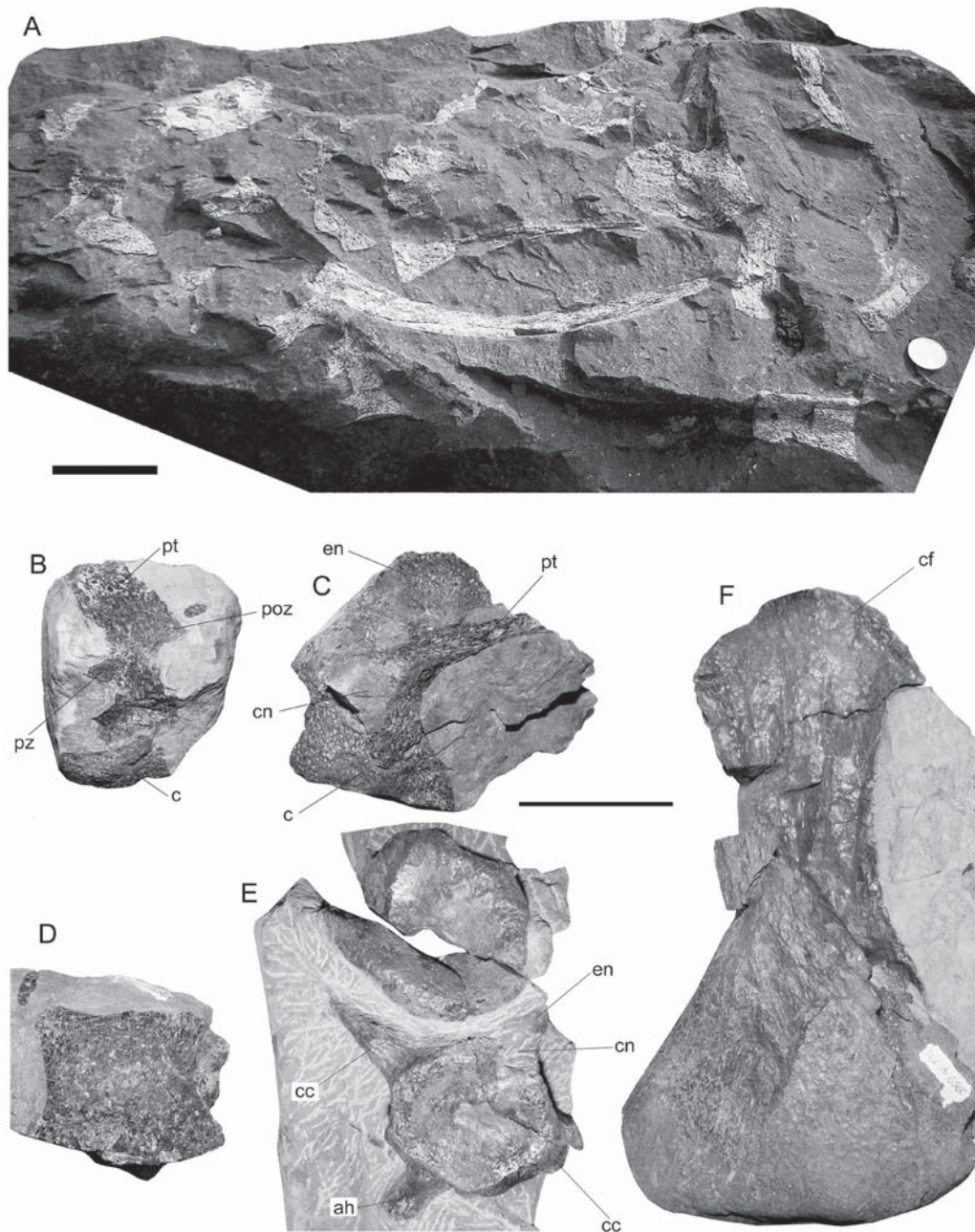


FIGURA 17. Especímenes recuperados en el extremo sur de Chile. *Elasmosauridae* indet. SGO.PV.6648. A) Restos asociados de un individuo juvenil. Cerro Dorotea, Puerto Natales. Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. *Aristonectinae* indet. SGO.PV.6580. Restos asociados de un individuo adulto de tamaño pequeño. Dumestre, Puerto Natales. Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. B) espina neural cervical y parte del centro respectivo, en vista lateral izquierda, C) vértebra dorsal en vista articular, D) otra vértebra dorsal en vista ventral, E) dos vértebras caudales asociadas, en vista articular, F) fémur izquierdo en vista distal, G) fémur izquierdo en vista dorsal, H) fémur izquierdo en vista posterior. Abreviaciones anatómicas: ah: arco hemal, c: centro vertebral, cc: costilla caudal, cf: cabeza femoral, cn: canal neural, en: espina neural, poz: postzygapófisis, pt: proceso transversal, pz: prezygapófisis. Barra de escala en A = 100 mm; B-F = 50 mm.

Elasmosauridae Cope, 1869

Elasmosauridae indet.

(Figuras 9, 12A-B, 17A, 18A-U)

Material—SGO.PV.123. Restos articulados de extremidad. Cerro Castillo, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. Figuras 9A y B. SGO.PV.6506. Esqueleto axial incompleto, cintura pélvica parcial, elementos acropodiales y dentales aislados (especimen ex-SGO.PV.325, *sic* Castillo *et al.* 1992). Pelluhue (Mariscadero), Región del Maule. niveles inferiores a medios de la Formación Quiriquina, parte baja del Maastrichtiano tardío. Figura 12A. SGO.PV.90. 21 centros vertebrales dorsales y cervicales. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano. Figura 12B. SGO.PV.6648. Restos poscraneales torácicos asociados. Puerto Natales, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. Figura 17A. Restos asociados de un único individuo enlistado a continuación: SGO.PV.229-230. Dos centros cervicales anteriores; SGO.PV.221. Dos centros dorsales; SGO.PV.158. Vértebra cervical fragmentaria; SGO.PV.160. Vértebra cervical fragmentaria; SGO.PV.224. Propodio indeterminado y dos centros cervicales; SGO.PV.226. Metapodial aislado y falange; SGO.PV.161. Mesopodial aislado; SGO.PV.159. Fragmento de epipodial (probablemente una ulna), un mesopodial y parte de un elemento pectoral(?); SGO.PV.222. Molde de dos centros indeterminados; SGO.PV.225. Fragmentos de huesos indeterminados; SGO.PV.227. Fragmento de un arco neural; SGO.PV.228. Fragmento de costilla. Margen norte de la Laguna Parrillar, Región de Magallanes. Formación Fuentes, Maastrichtiano inferior. Figuras 18A-U.

Descripción—SGO.PV.90: 21 centros vertebrales articulados, correspondientes a la porción dorsal-cervical. Este material fue originalmente mencionado, pero no figurado por Philippi (1887), señalando como recolector a L. Landbeck. Corresponde a un individuo juvenil a adulto, de talla mediana. Los nueve centros posteriores muestran un contorno articular subcircular, siendo casi tan anchas como altas, pero más anchas que largas. Estos centros preservan sus respectivos procesos transversos, los cuales se encuentran orientados en sentido posterior, y también preservan parte de sus espinas neurales, sin embargo las zigapofisis anteriores no son visibles. Los centros cervicales son platicélicos, presentan una depresión central en su parte ventral (dumb-bell shape), siendo más anchos que altos y más altos que largos. No preservan las espinas neurales ni las costillas cervicales, siendo visibles sólo sus facetas. SGO.PV.6506: Este espécimen presenta vértebras cervicales con arcos neurales bien fusionados, mientras que los elementos caudales aun no presentan fusión neurocentral, hemal, o fusión de las costillas. En consecuencia, es considerado un sub-adulto. Posee presencia de vértebras caudales bilobadas con VLI promedio = 90. También posee centros caudales distintivos con dos quillas ventrales y caras anficélicas, mientras que el extremo caudal tiene centros con cuatro facetas dorsales para la inserción del arco neural entre dos centros sucesivos. En adición, presenta un ilion distintivo, considerado único con respecto a cualquier forma conocida en la PBW. SGO.PV.123: extremidad articulada que conserva seis falanges con diferente preservación, cuatro metapodiales, y fragmentos de tres mesopodiales. Ningún metapodial se encuentra desplazado hacia la fila de mesopodiales, lo que indica que los dígitos preservados corresponden a I, II, III y IV respectivamente. También se preserva una parte importante de los mesopodiales distales medial y central, y una pequeña porción del mesopodial distal lateral. La forma de las falanges es regularmente larga, con forma de carrete, mostrando una cintura medial y superficies articulares redondeadas y bien desarrolladas. SGO.PV.158-161, SGO.PV.221-222, SGO.PV.224-230: Restos de un único espécimen entre los que destaca la presencia de vértebras cervicales bilobadas con VLI (*sensu* Welles 1952) entre 82-132, lo que lo agrupa con formas de cuellos extremos como las del hemisferio norte. Además, posee un propodio inusualmente elongado y parte de un arco neural que denota una faceta para la costilla inusualmente grácil. SGO.PV.6648: Bloque que conserva siete centros vertebrales, arcos neurales y al menos seis costillas asociadas, los que se encuentran pobremente preservados debido a su exposición y a los efectos de la intemperización. El conjunto de

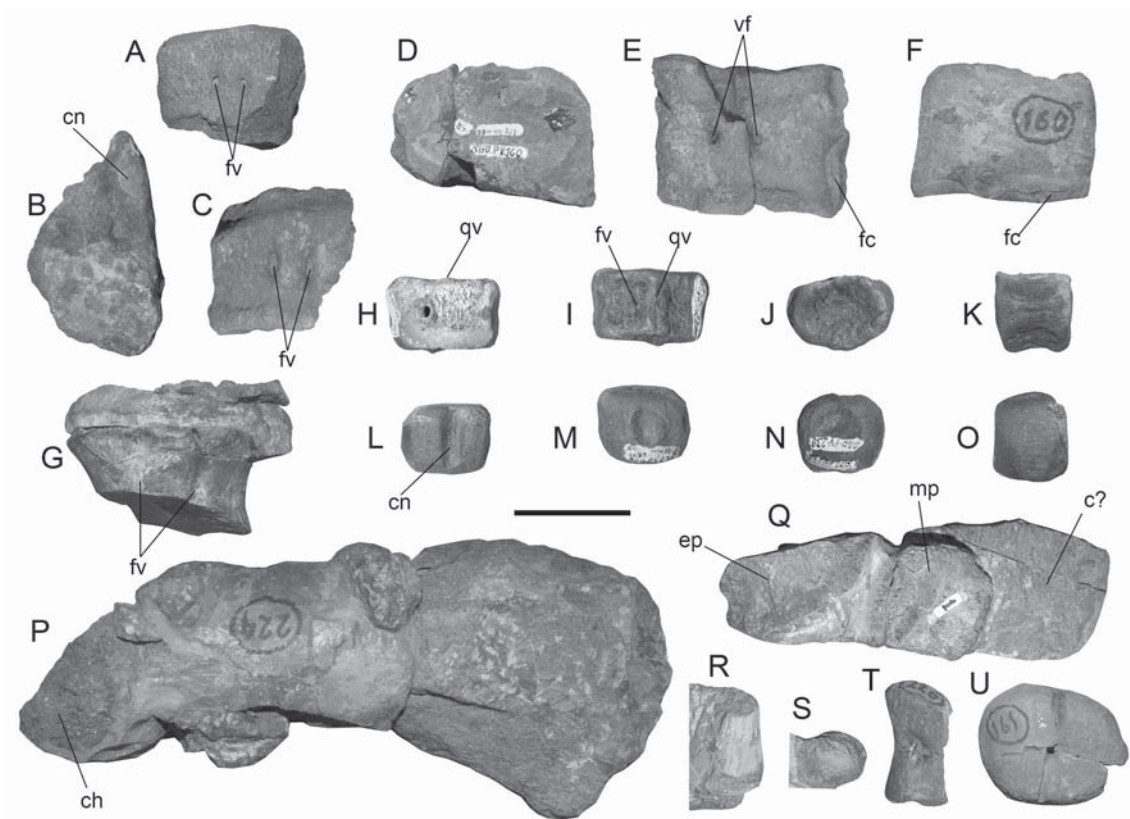


FIGURA 18. Elasmosauridae indet. Restos de un probable único espécimen de elasmosáurido no aristonectino. Margen norte de Laguna Parrillar, Región de Magallanes. Formación Fuentes, Maastrichtiano temprano. A) SGO.PV.224, centro cervical medial en vista ventral, B) SGO.PV.158, centro cervical y parte de su arco neural en vista articular, C) mismo en vista ventral, D) SGO.PV.160, centro cervical posterior en vista articular, E) mismo en vista ventral, F) mismo en vista lateral izquierda, G) SGO.PV.221, fragmento de centro dorsal en vista ventral, H, L) SGO.PV.229, centros cervicales anteriores en vista dorsal, I, M) mismo en vista ventral, J, N) mismo en vista articular posterior, K, O) mismo en vista lateral derecha, P) SGO.PV.224, propodio indeterminado, posiblemente un húmero, en vista dorso-ventral, Q) SGO.PV.159. Epipodio postaxial, mesopodial postaxial, y parte de cintura indeterminada, R) SGO.PV.159, falange preservada en el mismo bloque en la superficie opuesta, S) falange vista en sección, T) SGO.PV.226. Metapodial V, U) SGO.PV.161, mesopodial indeterminado. Abreviaciones anatómicas: ch: cabeza articular del húmero, cn: canal neural, ep: epipodial, fc: facetas de costillas, fv: foramen ventral, mp: metapodial, qv: quilla ventral. Barra de escala = 50 mm.

vértebras permite constatar la presencia de dos foraminas en la superficie ventral de los centros. También permite observar que las vértebras poseen caras articulares planas y una depresión central en la superficie ventral de los centros. El material preserva algunas suturas entre arcos neurales y centros, las que son bien marcadas y están separadas por efectos tafonómicos.

Comentarios—SGO.PV.6506 representa un tipo de elasmosáuridos con características morfológicas distintivas que permiten relacionarlo a parte del hipodigma de '*C. andium*' Deecke, así como al espécimen descrito por Broilli (1930) (Otero *et al.* 2014c). Del mismo modo, coincide en tamaño, proporciones vertebrales y características generales, con el espécimen SGO.PV.90 proveniente de Algarrobo. Dada su preservación fragmentaria, no puede ser referido a ningún género o especie, y en consecuencia es mantenido como un elasmosáurido no-aristonectino aún indeterminado. A su vez, SGO.PV.6648 y el conjunto SGO.PV.158-230 poseen características similares, y probablemente representen taxa estrechamente relacionados.

Aristonectinae (O'Keefe y Street 2009), *sensu* Otero *et al.* 2012b

Género *Morturneria* (Chatterjee y Small 1989) Enmend. Chatterjee y Creisler 1994

Especie tipo—*Turneria seymourensis* (Chatterjee y Small 1989). Isla Seymour, Antártica.

Formación López de Bertodano, Maastrichtiano tardío.

aff. *Morturneria* sp.
(Figuras 13A-E)

Material—SGO.PV.6507. Esqueleto axial que preserva el atlas-axis, cinco cervicales anteriores sucesivas, cuatro cervicales posteriores, la sección axial dorsal casi completa, y parte articulada de la porción caudal, además de ambos coracoides y parte de la cintura pélvica (espécimen ex-SGO.PV.325, *sic* Castillo *et al.* 1992). Pelluhue (Mariscadero), Región del Maule. niveles inferiores a medios de la Formación Quiriquina, parte baja del Maastrichtiano tardío. Figuras 13A-E.

Descripción—SGO.PV.6507 presenta un atlas-axis con la sutura del arco del axis internada ventralmente sobre el axis y atlas parcialmente expuesto lateralmente, similar al holotipo de *Morturneria seymourensis*. Vértebras cervicales bilobadas con VLI promedio = 81,6. Centros dorsales con caras articulares circulares y arcos neurales más estrechos que el centro. Vértebras caudales anteriores ovales. Coracoides con proceso ventral cónico y fenestra cordiforme amplia. Ilion distalmente masivo. Ambos pubis se encuentran incompletos.

Comentarios—La configuración de las suturas del complejo atlas-axis es similar a las de *Morturneria seymourensis* Chatterjee y Small 1989, mientras que difiere de aquellas observadas en representantes del género *Aristonectes* (Gasparini *et al.* 2003, Otero *et al.* 2014c). En adición, este espécimen adulto posee una talla muy inferior a las de adultos del género *Aristonectes*, indicando su pertenencia a un taxón diferente de aristonectino.

Género *Aristonectes* Cabrera, 1941

Especie tipo—*Aristonectes parvidens* Cabrera 1941. Chubut, Argentina. Formación Paso del Sapo, Maastrichtiano tardío.

Aristonectes sp.
(Figuras 10A-I)

Material—SGO.PV.82. Fragmento de rostro y porción sinfisial de mandíbula. Isla Quiriquina, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. Figuras 10A-E. SGO.PV.6569. Vértebra caudal anterior incompleta. Cerro Castillo, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. Figuras 10F-I.

Descripción—SGO.PV.82: El material comprende la parte anterior del rostro y la sínfisis mandibular, ambas en posición oclusal y preservada en un mismo rodado. La mandíbula muestra un aspecto robusto, con algunos forámenes en su parte dorsal y al menos 21 alvéolos dentales, todos de tamaños similares y orientados en sentido subhorizontal. La porción rostral conserva al menos 18 alvéolos, cuyo tamaño también es coincidente con los observados en la mandíbula. SGO.PV.6569: Vértebra caudal anterior, la cual conserva la mitad del centro. El fragmento permite apreciar la presencia de superficies planas entre facetas de costillas y pedicelos neurales, las que en total son ocho por simetría del centro. En adición, el centro mismo es más corto que alto y más ancho que alto.

Comentarios—La porción rostral preservada en el espécimen SGO.PV.82 no permite comparaciones directas con el holotipo de *Aristonectes parvidens* Cabrera 1941, ni con la especie chilena (Otero *et al.* 2014c). Por esta razón es determinado sólo a nivel de género. A su vez, SGO.PV.6569 presenta un contorno articular considerado diagnóstico del género *Aristonectes* (O'Gorman *et al.* 2012; Otero y O'Gorman 2013).

Aristonectes quiriquinensis Otero *et al.*, 2014c
(Figuras 14, 15, 16L-P)

Material—SGO.PV.957 (holotipo). Esqueleto semiarticulado incluyendo el cráneo, gran parte del cuello, cintura pectoral, parte del tronco, ambas extremidades anteriores y una extremidad posterior. Cocholgüe, Región del Biobío. Niveles superiores de la Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. Figuras 14A y B. SGO.PV.260. Esqueleto poscranial casi completo. Figura 15. SGO.PV.169. Porción proximal de húmero. Figuras 16L y M. SGO.PV.135. Fémur izquierdo completo. Figura 16O y P. Isla Quiriquina, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—SGO.PV.957: Cráneo de aspecto aplanado, con más de 50 dientes homodontos en el dentario. Cuello con aproximadamente 45 vértebras con espinas neurales y costillas cervicales inclinadas anteriormente. Coracoides con fenestra cordiforme abierta y secundariamente cerrada en su margen posteromedial con contacto de ambos coracoides en el adulto. Extremidades anteriores muy elongadas. Húmero con cabeza articular hemisférica. Radio y ulna más largos que anchos, ambos lunados. Húmeros y fémora con capitulo hemisférico. SGO.PV.260: Idénticas características cervicales que el espécimen SGO.PV.957. Coracoides sin contacto posterior debido en el estado juvenil. Propodios con cabezas articulares/capitulos prominentes pero aun no hemisféricos, debido al estado juvenil. Pelvis poco diferenciada. Extremo caudal único, con una masa caudal previa a un último elemento reducido, con ausencia de arcos hemales en los últimos centros, costillas caudales elongadas y recurvadas caudalmente, y espinas neurales con extremo dorsal inusualmente plano. SGO.PV.135: Fémur completo, de forma grácil, con su porción distal conservando el espesor de la diáfisis, y deprimiéndose hacia sus bordes anterior y posterior. El capitulum muestra una forma hemisférica y está bien diferenciado de la diáfisis, mientras que el trochanter también se encuentra claramente desarrollado dorsalmente. SGO.PV.169: Muy similar a SGO.PV.135, sin embargo sólo preserva la porción proximal, estando tanto la cabeza articular como la tuberosidad disminuidos por efecto de la erosión. Muestra un tamaño proporcionalmente mayor que SGO.PV.135.

Comentarios—Las características craneales del SGO.PV.957 incluyen la presencia de una espina mentoniana en la sínfisis, ausencia de una fosa digástrica, ausencia de dientes en el dentario por más de 13 cm desde el coronoides (contra 6,5 cm en *Aristonectes parvidens*) y una proporción cráneo/cervicales diferentes a las de *Aristonectes parvidens*, el cual presenta un cráneo comparativamente más grande (Otero *et al.* 2014c). El espécimen juvenil SGO.PV.260 ha permitido conocer la porción poscranial no preservada en el holotipo SGO.PV.957, a la vez que ha proporcionado valiosa información para comprender los cambios osteológicos de esta especie durante el crecimiento. Los especímenes SGO.PV.135 y SGO.PV.169 fueron anteriormente referidos por Otero *et al.* (2010a) al género *Mauisaurus* sobre la base de la presencia de un capitulo hemisférico en el fémur. El holotipo de *Aristonectes quiriquinensis* (SGO.PV.957) ha permitido comparar directamente los propodios SGO.PV.135 y 169, habiendo perfecta coincidencia entre la porción de fémur del SGO.PV.957 y la porción proximal del húmero del mismo. Debido a esto, se enmenda la asignación taxonómica del SGO.PV.135 y SGO.PV.169 a *Aristonectes quiriquinensis*.

Aristonectinae indet.
(Figuras 16A-K)

Material—SGO.PV.91. Esqueleto axial dorsal preservando 14 vértebras sucesivas, excepto una, todas con su porción dorsal erosionada. Figura 16A. SGO.PV.92. Esqueleto axial dorsal preservando 11 vértebras sucesivas y algunos arcos neurales. Figuras 16B-D. SGO.PV.96. dos vértebras cervicales de un mismo individuo de gran tamaño. Figuras 16E-K. Isla Quiriquina, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. SGO.PV.6580. Restos poscraniales asociados. Dumestre, Puerto Natales. Formación Dorotea, Maastrichtiano tardío. Figuras 17B-F.

Descripción—SGO.PV.91 y SGO.PV.92: Corresponden a vértebras de grandes dimensiones, con caras articulares circulares a ovales, escasa constricción medial, y centros distintivamente cortos. Presentan varios pares de foraminas ventrales, de tamaño variable. Los arcos neurales preservados en SGO.PV.92 son

robustos y se extienden en dirección horizontal, condición también observada en SGO.PV.260. SGO.PV.96: Vértebras cervicales bilobadas, de gran tamaño, con VLI promedio = 55. Presentan un aspecto más ancho que alto, y más alto que largo, con facetas de las costillas de sección oval. Los pedicelos del arco neural se encuentran bien fusionados, indicando un estado adulto. SGO.PV.6580: presenta un propodio que es de forma aplanada, cuyo extremo distal es expandido en sentido axial y además posee una superficie dorsal con múltiples puntuaciones. Su extremo proximal posee un capítulo bien separado de la diáfisis, de forma hemisférica. El arco neural dorsal preserva el contorno del canal neural cuyo tamaño es discreto, y parte del contorno del centro, denotando que este último es notoriamente mayor que el arco mismo. Los centros vertebrales caudales posteriores muestran un contorno articular de forma octogonal, consistente también con la forma de los centros equivalentes del espécimen SGO.PV.260. Las vértebras dorsales y caudales tienen costillas y arcos neurales bien fusionados, lo que indica que el individuo corresponde a un adulto.

Comentarios—Tanto en SGO.PV.91 como en SGO.PV.92, el largo de todos los centros es similar a las vértebras más cortas observadas en aristonectinos, particularmente en el espécimen SGO.PV.260. Del mismo modo, las caras articulares circulares ovoides a circulares se asemejan a aquellas observadas en aristonectinos (Otero *et al.* 2012b: figura 4B). Finalmente, el análisis gráfico bivariado de las proporciones vertebrales dorsales ha permitido agrupar ambos especímenes con aristonectinos, a la vez que se segregan de otros elasmosáuridos (Suazo y Otero 2014). Lo fragmentario de ambos especímenes no permite identificarlos a nivel de género. Resulta notable el gran tamaño de ambos, sugiriendo tamaños corporales sobre 12 m basados en el cuerpo conocido de *A. quiriquinensis*. A su vez, las vértebras del espécimen SGO.PV.96 son sustancialmente mayores en tamaño que aquellas del espécimen adulto joven SGO.PV.957, lo que sugiere su posible pertenencia a una especie diferente, aun escasamente representada en el registro fósil chileno. Por otro lado, las características morfológicas del espécimen coinciden en parte con elementos diagnósticos de Aristonectinae (Otero *et al.* 2012b). En adición a esto, mediante análisis gráfico bivariado de las proporciones vertebrales dorsales, SGO.PV.96 ha sido agrupado con otros aristonectinos (Suazo y Otero 2014). Finalmente, para el espécimen SGO.PV.6580, su tamaño adulto resulta de talla inferior al juvenil SGO.PV.260, lo que indica su probable correspondencia a un taxón diferente, aun indeterminado.

PALEOBIOGEOGRAFÍA

Al comparar el registro chileno durante el Cretácico Superior con aquellos del resto de la PBW, se verifican algunos patrones interesantes. El registro contemporáneo en Antártica muestra la presencia de aristonectinos desde el Campaniano tardío hasta el Maastrichtiano tardío (Chatterjee y Small 1989, O’Gorman *et al.* 2012, Otero *et al.* 2014b), los cuales también estarían presentes en Nueva Zelanda en parte del mismo lapso (Cruickshank y Fordyce 2002). Durante el Maastrichtiano temprano se han reconocido tanto en Chile central (Algarrobo) como en Magallanes (Lago Parrillar), formas de elasmosáuridos regulares, las que también se encuentran presentes durante la parte baja del Maastrichtiano tardío, representados por uno de los hallazgos en Pelluhue.

A su vez, los registros sudamericanos de aristonectinos se encuentran por el momento restringidos exclusivamente al Maastrichtiano tardío, sugiriendo un recambio de fauna en el Pacífico durante el Maastrichtiano. En cuanto a otros grupos de plesiosaurios, los polycotílidos son conocidos en el Maastrichtiano de Argentina (Salgado *et al.* 2007, O’Gorman y Gasparini 2013), el Coniaciano de Antártica (D’Angelo *et al.* 2010), y el Campaniano-Maastrichtiano de Nueva Zelanda (Welles y Gregg 1971), mientras que en Chile, hasta el momento estos últimos se encontrarían completamente ausentes, junto con elasmosáuridos de cuellos extremos como *Elasmosaurus platyurus* Cope. A su vez, los aristonectinos son sin duda las formas más abundantes durante el Maastrichtiano tardío de Chile central, mientras que durante el mismo lapso en el extremo sur de Chile, los registros de elasmosáuridos no aristonectinos (formas regulares) aparecen con una abundancia comparativamente mayor a la detectada en Chile central; a su vez, los aristonectinos estarían representados por una diversidad que incluye al propio género *Aristonectes*, así como también una forma enana aún poco conocida.

CONCLUSIONES

El registro de plesiosaurios en Chile cuenta con hallazgos desde el Jurásico Inferior hasta fines del Cretácico. Las formas jurásicas son por el momento fragmentarias y poco informativas en términos taxonómicos, destacando la presencia de plesiosauroideos en el Jurásico Medio de Copiapó, Región de Atacama, y plesiosaurios cryptoclíidos indeterminados en el Oxfordiano de Cerritos Bayos, Región de Antofagasta. Existe una gran brecha en el registro durante el Cretácico Inferior en donde sólo se conocen restos de reptiles marinos indeterminados (eventualmente plesiosaurios) en niveles de edad aptiana-albiana de la Región de Aysén.

El registro más rico de plesiosaurios en Chile proviene de rocas del Cretácico Superior del centro y extremo sur del país. Se cuenta con varios hallazgos desde el siglo XIX que han sido determinados como diferentes taxa, los cuales pueden hoy ser reconocidos como hipodigmas conformados en varios casos por múltiples individuos con diferente estadio ontogenético. De este modo, los taxa históricos '*Plesiosaurus chilensis*' Gay 1848, '*Cimoliasaurus chilensis*' (Gay) (Lydekker 1889), '*Pliosaurus chilensis*' (Gay) (Steinmann *et al.* 1895), '*Cimoliasaurus*' sp. (Steinmann *et al.* 1895), '*Cimoliasaurus andium*' Deecke (Steinmann *et al.* 1895), y '*Coelospondylus (Plesiosaurus) chilensis*' (Gay) (Cecioni 1955), incluyen entre sus materiales especímenes referibles a *Aristonectes* sp., *Aristonectinae* indet., *Elasmosauridae* indet., y *Plesiosauria* indet., siendo la única excepción el complejo caudal descrito entre los materiales tipo de *C. andium* Deecke, el cual puede constituir eventualmente una forma nueva aún escasamente conocida en el Cretácico Superior del Pacífico sureste.

Durante el Maastrichtiano temprano se han reconocido elasmosáuridos indeterminados (formas regulares) en la localidad de Algarrobo, Región de Valparaíso, como también en Laguna Parrillar, Región de Magallanes. El registro de plesiosaurios en el Maastrichtiano tardío incluye elasmosáuridos regulares aún indeterminados en la Región de Magallanes, así como un hasta ahora único registro del género *Aristonectes* y una forma aristonectina enana, aún indeterminada.

Durante la parte baja del Maastrichtiano tardío se han hallado especímenes asociados e informativos en la localidad de Pelluhue, Región del Maule, en donde se ha reconocido la presencia de una forma distintiva de elasmosáurido no aristonectino, referible al mismo taxón incluido en el hipodigma de '*C. andium*' (centros caudales descritos por Steinmann *et al.* 1895) o a una forma estrechamente emparentada. En directa asociación al espécimen de Pelluhue se se ha reconocido un aristonectino con afinidades a la forma antártica *Morturneria seymourensis* Chatterjee y Small 1989.

Por otro lado, se ha reconocido la especie *Aristonectes quiriquinensis* Otero *et al.* 2014c proveniente de la parte más alta del Maastrichtiano y hallado en la Región del Biobío. De esta especie se conocen dos esqueletos relativamente completos (holotipo adulto y referido juvenil), así como múltiples especímenes fragmentarios referibles a la misma. En adición, restos fragmentarios tanto referibles al género *Aristonectes*, como a aristonectinos indeterminados, corresponden a las formas más abundantes en el Maastrichtiano tardío de Chile central. Entre estos destacan muestras de tallas ampliamente superiores a *Aristonectes quiriquinensis* y que eventualmente pudiesen representar una especie diferente. Junto con esto, en menor frecuencia se han recuperado restos de elasmosáuridos regulares en rocas contemporáneas del centro de Chile.

En síntesis, el registro a lo largo del Pacífico durante fines del Cretácico muestra una predominancia de elasmosáuridos regulares durante el Maastrichtiano temprano, los cuales habrían sido reemplazados por aristonectinos, estos últimos constituyendo la forma más abundante en Chile central durante el Maastrichtiano tardío. En dicho lapso, se conoce en Chile central una especie (*A. quiriquinensis*) y al menos otras dos formas diferentes (una afin a *Morturneria seymourensis* y otra gigante), a las que se suma un cuarto morfotipo diferente y correspondiente a un taxón enano, hasta ahora solo hallado en Magallanes en rocas contemporáneas. En Chile central también han sido hallados elasmosáuridos regulares, los que representan el grupo de plesiosaurios más escasos, sin embargo, la diversidad ahora reconocida en Magallanes durante el Maastrichtiano tardío, muestra una abundancia compartida entre elasmosáuridos

regulares y aristonectinos. Se encontrarían hasta ahora ausentes en el registro Maastrichtiano del Pacífico, aquellos elasmosáuridos de cuellos extremos (*e.g.*, *Elasmosaurus platyurus*) y los polycotílidos.

De esta forma, el registro en Chile durante el Cretácico Superior es de alta relevancia para comprender las relaciones biogeográficas de los diferentes taxa que habitaron el hemisferio sur a fines del Cretácico, mostrando afinidades a nivel de familia y subfamilia con taxa hallados en Argentina, Antártica y Nueva Zelanda, y a la vez mostrando que los plesiosaurios alcanzaron en este entorno una alta diversidad y formas muy especializadas poco antes de su extinción.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer la constructiva discusión con el Dr. José O'Gorman (Universidad de La Plata, Argentina) en el conocimiento de las formas australes. Especiales agradecimientos al Dr. Marcelo Reguero (Universidad de La Plata, Argentina), Dr. R. Ewan Fordyce (University of Otago, Dunedin, Nueva Zelanda), Dr. Paul Scofield, Dr. Cor Vink y Dr. Norton Hiller (Canterbury Museum, Christchurch, Nueva Zelanda), Antony Kusabs (Museo Te Papa Tongarewa, Wellington, Nueva Zelanda), Marianna Terezow y John Simes (GNS, Lower Hutt, Nueva Zelanda) por el acceso a los materiales de plesiosaurios del Cretácico Superior de Argentina y Nueva Zelanda, respectivamente, los que han sido fundamentales para comprender la diversidad Chilena. Un gran agradecimiento al Sr. Osvaldo Rojas (Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama) por facilitar el acceso a especímenes provenientes de Cerritos Bayos. A la Dra. Zulma Gasparini (Universidad de La Plata, Argentina) por la revisión crítica de una primera versión de este manuscrito y por todos los comentarios que han ayudado a mejorarlo. Se agradece a los proyectos Anillo Antártico ART-04 y ACT-105 (Conicyt, Chile) por financiar la recolección e investigación de parte de los materiales acá presentados. Se agradece póstumamente al Sr. Daniel Frassinetti (Museo Nacional de Historia Natural, Santiago) por su colaboración al comienzo de esta investigación, referente a los catálogos originales y otras referencias. Este trabajo está dedicado a la memoria de Don Ernesto Pérez D'Angelo, quien desinteresadamente apoyó y ayudó personalmente con nuestra primera contribución sobre elasmosáuridos de Magallanes, en el año 2009.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKKER, R.
1993 Plesiosaur extinction cycles. Events that mark the beginning, middle and end of the Cretaceous, en: W. G. E. CALDWELL y E.G. KAUFFMAN (eds.), Evolution of the Western Interior Basin Geological Survey of Canada, Special Paper 39, 641–664.
- BARDET, N., P. GODEFROIT y J. SCIAU
1999 A new elasmosaurid plesiosaur from the Lower Jurassic of southern France. *Palaeontology* 42: 927–952.
- BELL, C.M. y M. SUÁREZ
1997 The Lower Cretaceous Apeleg Formation of the Aisén Basin, southern Chile. Tidal sandbar deposits of an epicontinental sea. *Revista Geológica de Chile* 24: 203–225.
- BENSON, R.B.J. y P. DRUCKENMILLER
2014 Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic–Cretaceous transition. *Biological Reviews* 89: 1–23.
- BIESE, W.
1961 El Jurásico de Cerritos Bayos. Instituto de Geología, publicación n° 19, Universidad de Chile. 61 p.
- BIRÓ-BAGÓCZKY, L.
1982 Revisión y redefinición de los 'Estratos de Quiriquina', Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la Isla Quiriquina, 36°37' Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario en Cocholgué. En: Actas del III Congreso Geológico Chileno. Concepción, A29–A64.
- BLAKE, C.C.
1862 *Plesiosaurus* from Chile. *The Geologist*, p. 110.
- BROILI, F.
1930 Plesiosaurierreste von der Insel Quiriquina. *Neues Jahrbuch Mineralogie Geologie Paläontologie Beilage-Band (B)* 63: 497–514.
- BROWN, D.S.
1981 The English Late Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 4: 225–234.
- BURMEISTER, H. y C. GIEBEL
1861 Die Versteinerungen von Juntas im Thal des Rio Copiapo. *Abhandlungen der Naturforschenden Gessellschaft zu Halle* 6: 122–132.

- CABRERA, A.
1941 Un Plesiosaurio nuevo del Cretáceo del Chubut. *Revista del Museo de La Plata* 2: 113–130.
- CASAMIQUELA, R.
1969 La presencia en Chile del género *Aristonectes* Cabrera (Plesiosauria), del Maestrichtiense del Chubut, Argentina. Edad y carácter de la transgresión ‘Rocaense’. En: *Actas de las IV Jornadas Geológicas Argentinas*. Mendoza, 199–213.
- CASTILLO, J., J. CANTO y P. ALVAREZ
1992 Nuevo registro de Plesiosauria para el Cretácico Superior en la localidad de Mariscadero, VII Región, Chile. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 323: 28–35.
- CECIONI, G.
1955 Distribuzione verticale di alcune Kossmaticeratidae della Patagonia cilena. *Bolettino della Società Geológica Italiana* 74: 141–148.
- CECIONI, G.
1957 Età della flora del Cerro Guido e stratigrafia del Departamento Ultima Esperanza, provincia di Magellano, Cile. *Bollettino della Società Geológica Italiana* 76: 1–16.
- CECIONI, G.
1980 Darwin’s Navidad embayment, Santiago Region, Chile, as a model of the southeastern Pacific Shelf. *Journal of Petroleum Geology* 2: 309–321.
- CHATTERJEE, S. y B.S. CREISLER
1994 *Alwalkeria* (Theropoda) and *Morturneria* (Plesiosauria), new names for preoccupied *Walkeria* Chatterjee, 1987 and *Turneria* Chatterjee and Small, 1989. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 142.
- CHATTERJEE, S. y B.J. SMALL
1989 New plesiosaurs from the Upper Cretaceous of Antarctica, en: J. A. CRAME (ed.), *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*, pp. 197–215; Special Publication of the Geological Society 47 (Londres).
- CHONG, G. y Z. GASPARINI
1976 Los vertebrados mesozoicos de Chile y su valor geo-paleontológico. En: *Actas del VI Congreso Geológico Argentino*. Bahía Blanca, 45–67.
- CHONG, G.
1973 Reconocimiento geológico del área Catalina-Sierra de Varas y estratigrafía del Jurásico del Profeta. Tesis de Pregrado, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 294 pp.
- COLBERT, E.
1949 A new Cretaceous Plesiosaur from Venezuela. *American Museum Novitates* 1420: 1–22.
- COPE, E.D.
1869 On the reptilian orders, Phytonomorpha and Streptosauria. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 12: 250–266.
- CRUICKSHANK, A.R. y R.E. FORDYCE
2002 A new marine reptile (Sauropterygia) from New Zealand: further evidence for a Late Cretaceous austral radiation of cryptocleidid plesiosaurs. *Palaeontology* 45: 557–575.
- D’ANGELO, J., F. NOVAS, J. LIRIO y M. ISASI
2008 Primer registro de Polycotylidae (Sauropterygia, Plesiosauroida) del Cretácico Superior de Antártida. En: *Actas del III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*. Neuquén, 72.
- DE BLAINVILLE, H.M.D.
1835 Description de quelques espèces de reptiles de la Californie précédé de l’analyse d’un système général d’erpétologie et d’amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum d’Histoire Naturelle de Paris, Série 3, 4*: 233–296.
- DRUCKENMILLER, P.S. y A.P. RUSSELL
2008 A phylogeny of Plesiosauria (Sauropterygia) and its bearing on the systematic status of *Leptocleidus* Andrews, 1922. *Zootaxa* 1863: 1–120.
- ENCINAS, A., W. STINNESBECK y V.A. VALENCIA
2014 Primera datación radiométrica (U-Pb, LA-ICP-MS, en zircones detríticos) de la Formación Punta Topocalma: observaciones sobre la sedimentación marina durante el Cretácico Tardío en Chile Central. *Andean Geology* 41: 436–445.
- GANA, P., R. WALL, R. y A. GUTIÉRREZ
1996 Mapa Geológico del área de Valparaíso-Curacaví, Región de Valparaíso y Región Metropolitana. Servicio Nacional de Geología y Minería. Mapas Geológicos N° 1. 20 p. Escala 1:100.000. Santiago.

- GASPARINI, Z.
1979 Comentarios críticos sobre los vertebrados mesozoicos de Chile. En: Actas del II Congreso Geológico Chileno. Arica, H15–H32.
- GASPARINI, Z., N. BARDET, J.E. MARTIN y M. FERNÁNDEZ
2003 The elasmosaurid plesiosaur *Aristonectes* Cabrera from the latest Cretaceous of South America and Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 104–115.
- GASPARINI, Z. y G. CHONG
1977 *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 153: 341–360.
- GASPARINI, Z. y R. GOÑI
1985 Los plesiosaurios cretácicos de América del Sur y del continente antártico. En: Actas del VIII Congreso Brasileiro de Paleontología, Coletanea de Trabalhos Paleontológicos, Serie Geologie. Río de Janeiro, 27: 55–63.
- GASPARINI, Z. y L. SPALLETTI
1993 First Callovian plesiosaurs from the Neuquén Basin, Argentina. *Ameghiniana* 30: 245–254.
- GAUTHIER, J.A.
1994 The diversification of the amniotes. En: Prothero, D (ed.) *Major Features of Vertebrate Evolution: Short Courses in Paleontology*. Paleontological Society, pp. 129–159.
- GAY, C.
1847 *Historia Física y Política de Chile. Zoología, Tomo Primero*. Imprenta Maulde y Renou, París. 495 pp.
- GAY, C.
1848 *Historia Física y Política de Chile. Zoología, Tomo Segundo*. Imprenta Maulde y Renou, París. 371 pp.
- GAY, C.
1854 *Historia Física y Política de Chile. Zoología 3-4*. Imprenta Maulde y Renou: 371 p. París.
- HAMPE, O.
1992 Ein großwüchsiger Pliosauride (Reptilia: Plesiosauria) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 145: 1–32.
- HAMPE, O.
2005 Considerations on a *Brachauchenius* skeleton (Pliosauroida) from the lower Paja Formation (late Barremian) of Villa de Leyva area (Colombia). *Fossil Record* 8: 37–51.
- HECTOR, J.
1874 On the fossil reptiles of New Zealand. *Transactions of the New Zealand Institute* 6: 333–358.
- HERVÉ, F., E. GODOY, C. MPODOZIS y M. FANNING
2004 Monitoring magmatism of the Patagonian batholith through the U-Pb SHRIMP dating of detrital zircons in sedimentary units of the Magallanes Basin, en: J. CARCIONE, F. DONDA y E. LODOLO (eds.), *International Symposium on the Geology and Geophysics of the Southernmost Andes, the Scotia Arc and the Antarctic Peninsula*, Actas, pp. 04–06. y *Bolletino di Geofisica Teorica ed Applicata* 45: 113–117 (Buenos Aires).
- HILLER, N., J.P. O’GORMAN y R.A. OTERO
2014. A new elasmosaurid plesiosaur from the lower Maastrichtian of North Canterbury, New Zealand. *Cretaceous Research* 50: 27–37.
- HILLER, N., A. MANNERING, C. JONES y A. CRUICKSHANK
2005 The nature of *Mauisaurus haasti* Hector, 1874 (Reptilia: Plesiosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 588–601.
- HOFFSTETTER, R., H. FUENZALIDA y C. CECIONI
1957 *Lexique Stratigraphique International, Amérique Latine, Chili*. Centre National de la Recherche Scientifique. 444 p.
- KATZ, H.
1963 Revision of Cretaceous stratigraphy in Patagonian Cordillera of Última Esperanza, Magallanes province, Chile. *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin* 47: 506–524.
- KEAR, B.P., N.I. SCHROEDER y M.S.Y. LEE
2006 An archaic crested plesiosaur in opal from the Lower Cretaceous high-latitude deposits of Australia. *Biology Letters* 2: 615–619.

- KEAR, B.P.
2006a Plesiosaur remains from Cretaceous high-latitude non-marine deposits in southeastern Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 196–199.
- KEAR, B.P.
2006b Marine reptiles from the Lower Cretaceous of south Australia: elements of a high-latitude cold-water assemblage. *Palaeontology* 49: 837–856.
- KEAR, B.P.
2007 Taxonomic clarification of the Australian elasmosaurid genus *Eromangasaurus*, with reference to other austral elasmosaur taxa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 241–246.
- KETCHUM, H.F. y R.B.J. BENSON
2010 Global interrelationships of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) and the pivotal role of taxon sampling in determining the outcome of phylogenetic analyses. *Biological Reviews* 85: 361–392.
- LEIDY, J.
1851 Descriptions of a number of fossil reptilian and mammalian remains. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 5: 325–327.
- LINNAEUS, C.
1758 *Systema Naturae*, Ed. X. (*Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata.*) Holmiae. *Systema Naturae editio 10 i–ii*. p1–824.
- LIU, J., O. RIEPPEL, D-Y. JIANG, J.C. AITCHISON, R. MOTANI, Q. Y. ZHANG, C-Y. ZHOU, y Y-Y. SUN
2011 A new pachypleurosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the lower Middle Triassic of southwestern China and the phylogenetic relationships of Chinese pachypleurosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 292–302.
- LYDEKKER, R.
1889 *Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum* 23: 307 pp.
- MARTIN, J., F. SAWYER, M. REGUERO y J. CASE
2007 Occurrence of a young elasmosaurid plesiosaur skeleton from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Antarctica, en: A. K. COOPER y C.R. RAYMOND et al. (eds.), *Antarctica: A Keystone in a Changing World—Online Proceedings of the 10th ISAES, USGS Open-File Report 2007-1047, Short Research Paper* 66: 1–4 (California).
- O’GORMAN, J.P., Z. GASPARINI y L. SALGADO
2012 Postcranial morphology of *Aristonectes* Cabrera, 1941 (Plesiosauria, Elasmosauridae) from the Upper Cretaceous of Patagonia and Antarctica. *Antarctic Science* 25: 71–82.
- O’GORMAN, J.P. y Z. GASPARINI
2013 Revision of *Sulcusuchus erraini* (Sauropterygia, Polycotylidae) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Alcheringa* 37: 163–176.
- O’KEEFE, F.R.
2001 A cladistic analysis and taxonomic revision of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). *Acta Zoologica Fennica* 213: 1–63.
- O’KEEFE, F.R. y H.P. STREET
2009 Osteology of the cryptocleidoid plesiosaur *Tatenectes laramiensis*, with comments on the taxonomic status of the Cimoliasauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 48–57.
- ORTIZ, H., H. MANSILLA, D. MONECINO, T. JUJIHARA y M. LEPPE
2012 Primer reporte de Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia) en estratos del Cretácico Superior en la Reserva Nacional Laguna Parrillar, Península Brunswick, Región de Magallanes y Antártica Chilena. En: *Actas del III Simposio Paleontología en Chile*. Punta Arenas, 135–138.
- ORTIZ, H., H. MANSILLA, L. MANRÍQUEZ y M. LEPPE
2013 Registro de los plesiosaurios más australes de América. Sistemática, paleoambiente y estratigrafía. En: VII Congreso Latinoamericano de Ciencia Antártica. La Serena, 183–186.
- OSBORN, H.F.
1903 The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 451–507.
- OTERO, R.A., M.E. SUÁREZ y J.P. LE ROUX
2009 First record of Elasmosaurid Plesiosaurs (Sauropterygia: Plesiosauria) in upper levels of the Dorotea Formation, Late Cretaceous (Maastrichtian), Puerto Natales, Chilean Patagonia. *Paleontological Note, Andean Geology* 36: 342–350.

- OTERO, R.A. y D. RUBILAR-ROGERS
2010 Nuevos restos de plesiosaurios elasmosáuridos del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Puerto Natales, Región de Magallanes, con comentarios sobre la procedencia estratigráfica de los registros previos en el área. En: Actas del II Simposio Paleontología en Chile. Concepción, 56.
- OTERO, R.A. y S. SOTO-ACUÑA
2010 Posible presencia de plesiosaurios cryptoclídidos (Sauropterygia; Plesiosauroidea; Cryptoclididae) en el Jurásico Medio-Superior (Caloviano-Oxfordiano) del norte de Chile. En: Actas del II Simposio Paleontología en Chile. Concepción, 55.
- OTERO, R.A., S. SOTO-ACUÑA y D. RUBILAR-ROGERS
2010a Presence of *Mauisaurus* Hector (Plesiosauroidea, Elasmosauridae) in the Late Cretaceous (Maastrichtian) of central Chile. Acta Paleontologica Polonica 55: 361–364.
- OTERO, R.A., S. SOTO-ACUÑA, D. RUBILAR-ROGERS y M.E. SUÁREZ
2010b La discutida presencia de pliosauroides en Chile (Sauropterygia; Pliosauroidea): evidencias del clado en el Cretácico Superior de la Región del Biobío. En: Actas del II Simposio Paleontología en Chile. Concepción, 57.
- OTERO, R. A., J.F. PARHAM, S. SOTO-ACUÑA, P. JIMÉNEZ-HUIDOBRO y RUBILAR-ROGERS, D.
2012a Marine reptiles from Late Cretaceous (early Maastrichtian) deposits in Algarrobo, central Chile. Cretaceous Research 35: 124–132.
- OTERO, R.A., S. SOTO-ACUÑA y D. RUBILAR-ROGERS
2012b. A postcranial skeleton of an elasmosaurid plesiosaur from the Maastrichtian of central Chile, with comments on the affinities of Late Cretaceous plesiosauroids from the Weddellian Biogeographic Province. Cretaceous Research 37: 88–99.
- OTERO, R.A. y J.P. O’GORMAN
2013 Identification of the first postcranial skeleton of *Aristonectes* Cabrera (Plesiosauroidea, Elasmosauridae) from the upper Maastrichtian of the south-eastern Pacific, based on a bivariate-graphic method. Cretaceous Research 41: 86–89.
- OTERO, R.A. S. SOTO-ACUÑA, R. YURY-YÁÑEZ y D. RUBILAR-ROGERS
2013 Southernmost occurrence of an elasmosaurid plesiosaur in the Late Cretaceous of South America (Magallanes Basin). Geosur - Bollettino di Geofisica teorica ed applicata (Supplement B) 54: 334-336.
- OTERO, R.A., S. SOTO-ACUÑA, A.O. VARGAS y D. RUBILAR-ROGERS
2014a A postcranial skeleton of a non-aristonectine plesiosaur (Elasmosauridae) from the Upper Cretaceous of central Chile, with taxonomical comments about the hypodigm of the historical species ‘*Cimoliasaurus andium*’ Deecke. Cretaceous Research 50: 318–331.
- OTERO, R.A., S. SOTO-ACUÑA, A.O. VARGAS, D. RUBILAR-ROGERS, R.E. YURY-YÁÑEZ y C. GUTSTEIN
2014b Additions to the diversity of elasmosaurid plesiosaurs from the Upper Cretaceous of Antarctica. Gondwana Research 26: 772–784.
- OTERO, R.A., S. SOTO-ACUÑA, F.R. O’KEEFE, J.P. O’GORMAN, W. STINNESBECK, M.E. SUÁREZ, D. RUBILAR-ROGERS, C. SALAZAR y L.A. QUINZIO
2014c *Aristonectes quiriquinensis* sp. nov., a new highly derived elasmosaurid from the upper Maastrichtian of central Chile. Journal of Vertebrate Paleontology 34: 100–125.
- OWEN, R.
1860 On the orders of fossil and recent Reptilia and their distribution in time. Report of the British Association for the Advancement of Science 29: 153–166.
- OWEN, R.
1865 A monograph of the fossil Reptilia of the Liassic formations. Part I, Sauropterygia. Palaeontographical Society Monographs 17: 1–40.
- PÉREZ D’A., E. y R. REYES
1978 Las trigonias del Cretácico Superior de Chile y su valor cronoestratigráfico. Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile), Boletín N° 34. 74 pp.
- PHILIPPI, R.A.
1887 Los Fósiles Terciarios i Cuaternarios de Chile. F.A. Brockhaus, Leipzig, 236 pp.
- RIEPEL, O.
1994 Osteology of *Simosaurus gaillardoti* and the Relationships of Stem-Group Sauropterygia. Fieldiana, Geology Series 28: 1–85.

- RIEPEL, O.
1998 The Status of the Sauropterygian Reptile Genera *Ceresiosaurus*, *Lariosaurus*, and *Silvestrosaurus* from the Middle Triassic of Europe. *Fieldiana, Geology Series* 38: 1–46.
- SALAZAR, C., W. STINNESBECK y L.A. QUINZIO
2010 Ammonites from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) Quiriquina Formation in central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 257: 181–236.
- SALGADO, L., A. PARRAS y Z. GASPARINI
2007 Un plesiosaurio de cuello corto (Plesiosauroidea, Polycotylidae) del Cretácico Superior del norte de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 349–358.
- SATO, T., Y. HASEGAWA y M. MANABE
2006 A new elasmosaurid plesiosaur from the Upper Cretaceous of Fukushima, Japan. *Palaeontology* 49: 467–484.
- SMITH, A.S.
2003 Cladistic analysis of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). Master of Science thesis, University of Bristol. 91 pp.
- STEINMANN, G., W. DEECKE y W. MÖRICKE
1895 Das Alter und die Fauna der Quiriquina-Schichten in Chile. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Geologie und Paleontologie* 63: 497–514.
- STINNESBECK, W.
1986 Zu den Faunistischen und Palökologischen Verhältnissen in der Quiriquina Formation (Maastrichtium) Zentral-Chiles. *Palaeontographica (A)* 194: 99–237.
- STINNESBECK, W.
1996 Ammonite extinctions and environmental changes across the Cretaceous-Tertiary boundary in central Chile, en: N. MACLEOD y G. KELLER (eds.), *The Cretaceous-Tertiary Boundary Mass Extinction: Biotic and Environmental Events*, pp. 289–302; Norton Press (New York).
- STINNESBECK, W., C. IFRIM y C. SALAZAR
2012 The last Cretaceous ammonites in Latin America. *Acta Paleontologica Polonica* 57: 717–728.
- SUÁREZ, M.E. y O. FRITIS
2002 Nuevo registro de *Aristonectes* sp. (Plesiosauroidea *incertae sedis*) del Cretácico Tardío de la Formación Quiriquina, Cocholgüe, Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 73: 87–93.
- SUÁREZ, M.E. y C. MARQUARDT
2003 Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranchios del Mesozoico y Cenozoico de Chile. En: *Actas X Congreso Geológico Chileno*. Concepción, 9.
- SUÁREZ, M.E. y H. CAPPETTA
2004 Sclerorhynchid teeth (Neoselachii, Sclerorhynchidae) from the Late Cretaceous of the Quiriquina Formation, central Chile. *Revista Geológica de Chile* 31: 89–103.
- SUÁREZ, M. E., L.A. QUINZIO, O. FRITIS y R. BONILLA
2003 Aportes al conocimiento de los vertebrados marinos de la Formación Quiriquina. En: *Actas X Congreso Geológico Chileno*. Concepción, 7.
- SUAZO, F. y R.A. OTERO
2014 Análisis gráfico bivariado de proporciones vertebrales dorsales en plesiosaurios elasmosáuridos del Cretácico Superior de Chile y Norteamérica: su valor diagnóstico para la identificación de aristonectinos adultos de gran tamaño. En: *Actas del IV Simposio Paleontología en Chile*. Valdivia, 39.
- TAVERA, J.
1981 *Ichthyosaurus* de la Formación Lautaro, en el área de Manflas, Región de Atacama, Chile. *Comunicaciones (Departamento de Geología, Universidad de Chile)* 33: 1–16.
- TAVERA, J.
1987 Noticia sobre hallazgo de una extremidad de *Pliosaurus chilensis* Gay en la localidad para la Formación Quiriquina de Faro Carranza (latitud 35°36'). *Monografía del Departamento de Geología, Universidad de Chile*. 18 pp.
- VON HUENE, F.
1927 Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, B 1927: 22–29.
- WELLES, S.P.
1952 A review of the North American Cretaceous elasmosaurs. *University of California Publications in Geological Sciences* 29: 46–144.

- WELLES, S.P.
1962 A new species of elasmosaur from the Aptian of Colombia and the review of the Cretaceous plesiosaurs. University of California Publications in Geological Sciences 44: 1–96.
- WELLES, S.P. y D.P. GREGG
1971 Late Cretaceous marine reptiles of New Zealand. Records of the Canterbury Museum 9:1–111.
- WETZEL, W.
1930 Die Quiriquina-Schichten als Sediment und paläontologischen archiv. Palaeontographica 73: 49–106.
- WILLISTON, S.W.
1925 The osteology of reptiles. Harvard University Press. 324 pp.
- YURY-YÁÑEZ, R., S. SOTO-ACUÑA, R.A. OTERO, O. ROJAS y A.O. VARGAS
2013 New Upper Jurassic marine vertebrates from a bonebed in the Atacama Desert, northern Chile. En: 73^o Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. Los Angeles, 242.
- ZINSMEISTER, W.J.
1979 Biogeographic significance of the Late Mesozoic and Early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland, en J. GRAY y A. BOUCOT (eds), Historical biogeography, plate tectonics, and changing environment, pp. 349–355, Proceedings of the Annual Biological Colloquium and Selected Paper 37; Oregon State University Press (Corvallis).

TORTUGAS FÓSILES EN CHILE (TESTUDINES): PRIMERAS PERSPECTIVAS DE UN REGISTRO AÚN ESCASO

RODRIGO A. OTERO

Red Paleontológica U-Chile. Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Santiago, Chile; otero2112@gmail.com

RESUMEN

El presente trabajo recopila los hallazgos de tortugas fósiles (Testudines) conocidos hasta ahora en Chile. Junto con esto, se revisan y actualizan las respectivas determinaciones de estos materiales. Los taxa hasta ahora reconocidos en Chile son: Testudines indet., Chelonioidea indet.; cf. Dermochelyidae indet., y *Euclastes* sp. Este aún escaso registro evidencia la presencia del grupo en el suroeste de Gondwana y el Pacífico oriental desde el Cretácico Superior hasta el Eoceno tardío, con una distribución discontinua por ahora restringida al centro-norte y al extremo sur del país, elaborando un primer alcance parcial en cuanto a la paleobiogeografía y distribución cronoestratigráfica del grupo a nivel regional.

Palabras clave: tortugas marinas, tortugas continentales, Cretácico, Paleógeno.

ABSTRACT

This paper resumes the findings of fossil turtles (Testudines) currently known from Chile. The respective determination of these materials are here reviewed and updated. The recognized taxa include: Testudines indet., Chelonioidea indet., cf. Dermochelyidae indet., and *Euclastes* sp. This still scarce record shows the presence of the group in south-western Gondwana and the eastern Pacific at least since the Upper Cretaceous until the late Eocene, with a discontinuous distribution still restricted to north-central and the southernmost part of the country, allowing a first, although limited scope in terms of paleobiogeography and chronostratigraphic distribution of the group at regional level.

Key words: marine turtles, land turtles, Cretaceous, Paleogene.

INTRODUCCIÓN

Las tortugas (Testudines) son un grupo de reptiles caracterizados por poseer un singular esqueleto dérmico en forma de armadura con cinturas escapulares en posición interna a las costillas, y unos miembros robustos los que también pueden tener forma de aleta. La estructura craneal se caracteriza por la ausencia de fenestras temporales, condición que puede ser considerada primaria (Lee 1993, 1995) o secundaria y derivada de antecesores diápsidos (de Braga y Rieppel 1997). El cráneo además se caracteriza por tener una mandíbula y el borde maxilar desdentados, un paladar firmemente fusionado a la base de la caja craneana y una hipertrofia de la cámara ótica con el desarrollo de un profundo *cavum timpani* en formas post-triásicas. Además, las ocho vértebras cervicales, en la mayor parte de las especies post-triásicas, pueden retrotraerse hacia el caparazón de dos maneras diferentes, ya sea moviéndose en el plano horizontal paralelo al cuerpo o bien en el plano vertical. Esto permite dividir al clado Testudines (*sensu* Joyce *et al.* 2004) en dos altas categorías: Pleurodira y Cryptodira, respectivamente. El caparazón se dispone dorsalmente y está constituido por una serie de huesos periféricos que eventualmente se fusionan con costillas de forma aplanada, las cuales se sostienen dorsalmente junto a las vértebras. El área ventral se encuentra cubierta por una serie de huesos robustos y de superficie aplanada, los que en conjunto conforman el plastrón.

El registro fósil de tortugas conocido hasta ahora muestra la presencia de este grupo desde el Triásico. A partir del Jurásico hasta la actualidad, tortugas continentales y/o dulceacuícolas han sido documentadas en todos los continentes, incluyendo la Antártica (De la Fuente *et al.* 1995, Albright *et al.* 2003, Bona *et al.* 2010, De la Fuente *et al.* 2010). Los Chelonioidea (tortugas marinas en sentido amplio) son conocidos a partir del Cretácico Inferior, estando representados por las familias Protostegidae, Dermochelyidae y Cheloniidae (Hirayama 1997).

En América del Sur el registro de Testudines se remonta al Triásico Superior (Rougier *et al.* 1995, Sterli *et al.* 2007). Un importante hiato temporal existe hasta el Jurásico Medio de Patagonia Argentina

(Sterli 2008) y el Jurásico Superior de la Cuenca Neuquina (De la Fuente 2007 y referencias allí citadas). Si bien las especies continentales del Triásico Superior y Jurásico medio corresponden a Testudines basales, las especies marinas parathethyanas del Jurásico Superior corresponden a Testudines más derivados. A partir del Cretácico se desarrollan dos queloniofaunas gondwánicas: una diferenciada en el Aptiano-Albiano de Gondwana Occidental (constituida por Pelomedusoides) y otra en el Aptiano-Albiano Gondwana Oriental (constituida por Meiolaniidae basales y Chelidae) (De Broin y De la Fuente 1993, De la Fuente 2003, Gaffney *et al.* 2007). Aunque muchos de estas taxa se extinguieron, algunos representantes de estas queloniofaunas gondwánicas sobrevivieron y se constituyeron en importantes componentes de la herpetofauna sudamericana actual tales como Podocnemididae y Chelidae. Otros grupos han invadido América del Sur desde América del Norte durante el Paleógeno (Testudininae) o y Neógeno (Emydidae, Kinosternidae, Trionychidae) o están ingresando en la actualidad (Batagurinae, Chelydridae) (Pritchard y Trebbau 1994, De Broin y De la Fuente 1993).

En Chile, el registro fósil de tortugas es muy reducido. Han sido recuperados escasos restos fragmentarios correspondientes a tortugas marinas y continentales, los que en general no permiten determinaciones genéricas ni específicas. A pesar de esto, dichos registros evidencian que el grupo ha habitado la costa Este del Pacífico desde el Cretácico hasta el Neógeno. A su vez, estos registros muestran que la paleodistribución de tortugas ha abarcado desde el centro-norte de Chile hasta el extremo sur de la Patagonia durante diferentes lapsos.

Abreviaciones institucionales: SGO.PV: Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo Nacional de Historia Natural, Quinta Normal, Santiago, Chile. MPC: Museo Paleontológico de Caldera, Chile. Q: Colección Paleontológica, Museo Geológico Profesor Lajós Biró-Bagóczy, Universidad de Concepción, Chile. SFMF: Colección Paleontológica del Senckenberg Museum, Frankfurt, Alemania.

LOCALIDADES DE PROCEDENCIA Y CONTEXTO GEOLÓGICO DE LOS MATERIALES

Cinco localidades a lo largo de Chile (Figura 1) cuentan con registros fósiles atribuibles a tortugas. Dichas localidades se presentan a continuación en el orden cronológico de sus hallazgos, entregando detalles relevantes sobre sus respectivos contextos geológicos.

Pichasca (30°20'S; 70°53'W)

La primera indicación de tortugas fósiles en Chile se debe a Casamiquela *et al.* (1969), el cual corresponde a material encontrado en la Región de Coquimbo, en el área de Pichasca. Los estratos portadores de estos restos pertenecen a la Formación Viñita (Aguirre y Egert 1965), considerada inicialmente como de edad Aptiano-Cenomaniano (SERNAGEOMIN, 2003). Posteriormente, fue restringida al Santoniano-Maastrichtiano sobre la base de dataciones radiométricas (Pineda y Emparán 2006, Charrier *et al.* 2007).

Sierra Dorotea (51°35'S; 72°22'W)

Durante enero de 2008, investigadores del Proyecto Anillo Antártico (PBCT-ART-04) recolectaron restos de tortugas provenientes de la mencionada localidad, a unos 20 km. al NE de Puerto Natales, Región de Magallanes. Otros restos provenientes de la misma localidad fueron donados por el Sr. José Luis Oyarzún (Puerto Natales). La unidad de procedencia de estos materiales corresponde a niveles ubicados en Chile que son equivalentes a la Formación Río Turbio (Hünicken 1955, *sensu* Malumián y Caramés 1997), definida en Argentina. Dientes del extinto condrictio *Striatolamia macrota* (Agassiz) y restos de aves determinados como *Palaeudyptes* sp. (Sallaberry *et al.* 2010) fueron encontrados asociados a los restos aquí estudiados, avalando una edad al menos eocena para los estratos portadores. La edad de la sección estudiada puede ser correlacionada con estratos equivalentes en territorio argentino asignados por Malumián y Caramés (1997) al Eoceno medio-tardío en base a correlaciones estratigráficas y a su contenido de microfósiles.

Isla Quiriquina y Lirquén (36°42'S; 72°58'W)

Biró-Bagóczy (1982) formalizó por primera vez la situación estratigráfica de la Formación Quiriquina, incluyendo una breve síntesis de la fauna contenida en ella y mencionando por primera vez la

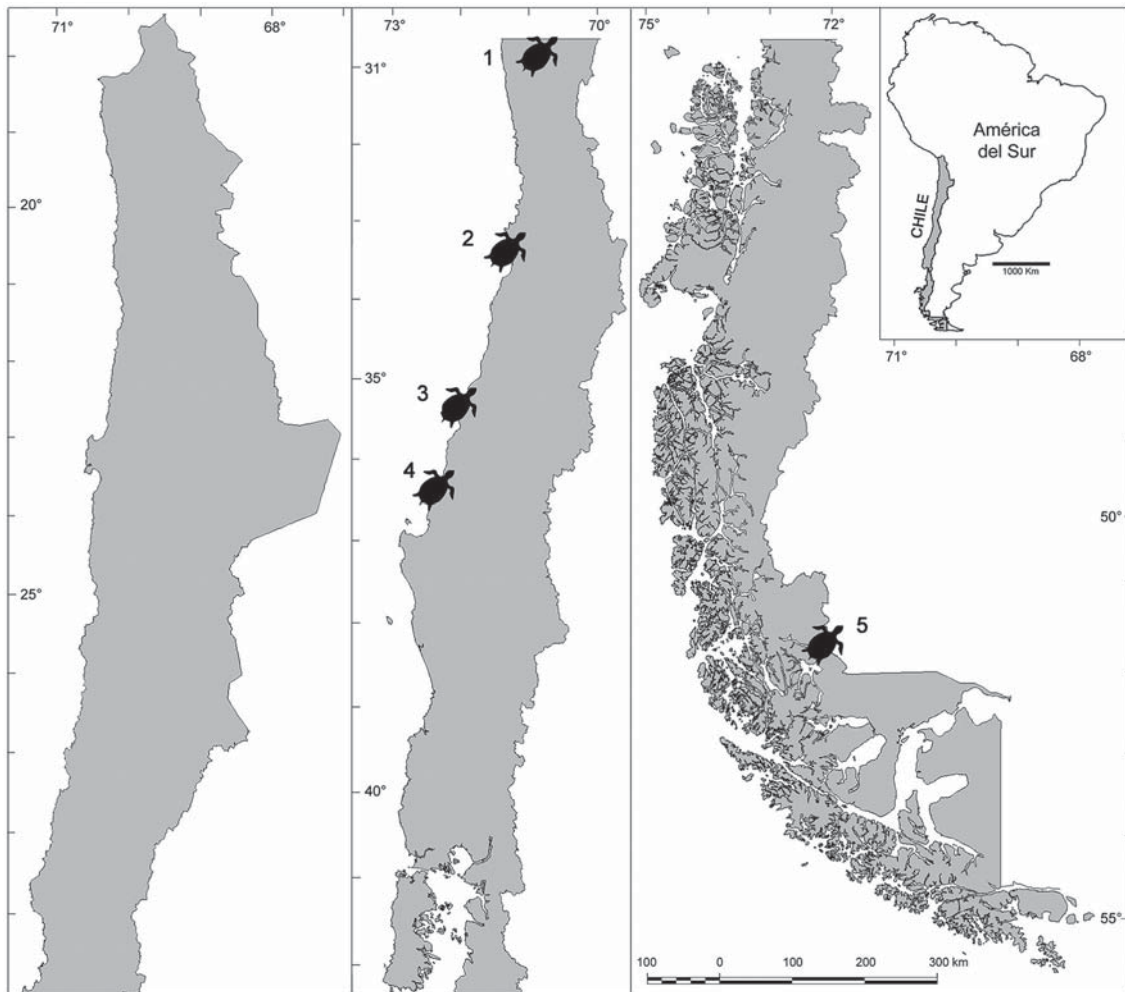


FIGURA 1. Mapa geográfico mostrando la ubicación de las localidades con restos fósiles de tortugas en Chile. 1) Pichasca, Región de Coquimbo. 2) Algarrobo, Región de Valparaíso. 3) Loanco, Región del Maule. 4) Lirquén, Región del Biobío. 5) Sierra Dorotea, Región de Magallanes y Antártica Chilena.

presencia de tortugas en esta formación, siendo éste el segundo hallazgo de fósiles del grupo en Chile. Posteriormente Gasparini y Biró-Bagóczy (1986) estudiaron de manera sistemática dichos restos correspondientes a una mandíbula, especificando su procedencia desde la localidad de Lirquén, a unos 10 km al norte de Concepción. Los autores indican la ubicación del material en la parte superior de la formación, sin explicitar el nivel exacto. De acuerdo a Stinnesbeck (1986), la edad de la Formación Quiriquina (y de los afloramientos de Lirquén) corresponde al Maastrichtiano, siendo posteriormente restringida al Maastrichtiano tardío sobre la base de correlaciones bioestratigráficas (Stinnesbeck 1996, Salazar *et al.* 2010).

Algarrobo (33°22'S; 71°40'W)

Suárez *et al.* (2003) documentan, por primera vez, placas y un húmero de tortuga provenientes de la localidad de Algarrobo, Región de Valparaíso. Restos poscraneales adicionales fueron presentados por Otero *et al.* (2012b) incluyendo cf. dermoquélidos indeterminados. La unidad portadora de dichos restos corresponde a los Estratos de la Quebrada Municipalidad (Gana *et al.* 1996), conformados por una discreta sucesión de origen marino transgresivo, la cual alcanza unos 40 metros en su exposición. Posee niveles conglomerádicos con abundante fauna de invertebrados y vertebrados fósiles, y en menor frecuencia ma-

dera carbonizada (Philippi 1887, Tavera 1980, Stinnesbeck 1986, Brito y Suárez 2003, Suárez *et al.* 2003, Suárez y Cappetta 2004), los cuales indican en conjunto una edad campaniano-maastrichtiana. La presencia de *Grossouvreites* sp. (Cephalopoda: Ammonoidea) en niveles basales de dicha sucesión (que actualmente se encuentran cubiertos por la urbanización) permitieron acotarla inferiormente al Campaniano tardío (Levi de Valenzuela y Aguirre 1966), mientras que estudios radiométricos en Sr de valvas de moluscos procedentes de niveles superiores, indicaron una edad de 68-70 Ma (Suárez y Marquardt 2003), acotándola superiormente al Maastrichtiano temprano. Los niveles portadores de vertebrados se encuentran por sobre los niveles con *Grossouvreites* y muy próximos a los niveles desde los que se obtuvieron las muestras radioisotópicas, razón por la cual se les asigna una edad maastrichtiana temprana. La base de la unidad Estratos de la Quebrada Municipalidad sobreyace discordantemente sobre el basamento intrusivo correspondiente a la Tonalita Ala de Mosca (Muñoz-Cristi 1964). Su techo se encuentra en contacto discordante con la unidad Estratos de Algarrobo (Gana *et al.* 1996) asignada al Eoceno medio-Eoceno tardío en base a su fauna fósil de gastrópodos y bivalvos (Brüggen 1915, Tavera 1980, Gana *et al.* 1996).

Loanco (35°33'S, 72°37'W)

Restos fragmentarios de tortugas correspondientes a placas aisladas, han sido recolectadas desde esta localidad (Suárez y Otero 2009). Existen escasas publicaciones referentes a la geología y paleontología de esta pequeña caleta pesquera, siendo anteriormente considerada como parte de la Formación Chanco (Cecioni 1983), y posteriormente mencionada como niveles equivalentes a la Formación Quiriquina (Tavera 1987, 1988, Suárez *et al.* 2003). Esta última asignación ha sido adoptada en el presente trabajo sobre la base de recientes observaciones de campo. En consecuencia, la edad de los niveles portadores de vertebrados es asignada al Maastrichtiano tardío en virtud de la estrecha correlación con los niveles superiores de la Formación Quiriquina en su localidad típica y paratípica en la isla homónima y Cocholgüe, Región del Biobío. La edad de dichos niveles ha sido establecida sobre la base de ammonioideos (Salazar *et al.* 2010) y correlaciones bioestratigráficas. Los afloramientos poseen abundante fauna fósil y en menor frecuencia restos vegetales, los que incluyen bivalvos, gastrópodos, escafópodos, ammonioideos, decápodos, peces óseos, elasmobranquios y reptiles marinos.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Testudines Batsch, 1788 (*sensu* Joyce *et al.* 2004)

Testudines indet.
(Figuras 2A-C)

Quelonios: Casamiquela *et al.* 1969.

Material—SGO.PV.240: placa periférica y varios fragmentos de placas indeterminadas. Pichasca, Región de Coquimbo. Formación Viñita, Santoniano-Maastrichtiano.

Descripción—SGO.PV.240: placa de aspecto cuadrado. En vista antero-posterior muestra un perfil triangular, cuyo lado más ancho es de poco espesor. Preserva un surco dorsal el cual se bifurca medialmente en dos ramas laterales de igual ángulo. Ventralmente, muestra una continuación del surco en desde el borde distal.

Comentarios—Los restos fragmentarios de Pichasca (Figura 2) no permiten una identificación detallada ni tampoco una clara interpretación del ambiente al que corresponden estas tortugas, sin embargo, dado que éstos se encuentran asociados a restos de saurópodos (Casamiquela *et al.* 1969), es posible descartar *a priori* un ambiente marino, pudiendo tratarse de tortugas terrestres o bien de agua dulce.

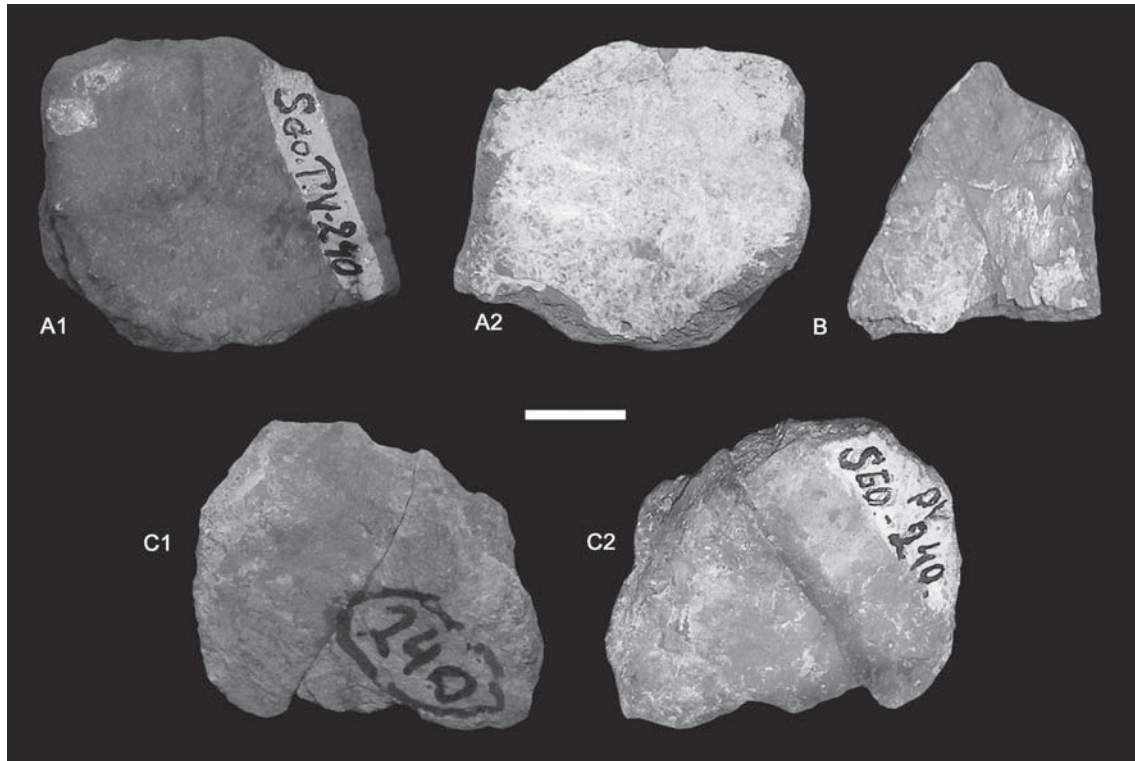


FIGURA 2. SGO.PV.240: Testudines indet. Placa periférica. A1) Vista dorsal. A2) Vista ventral. Placa periférica indeterminada. B) Vista dorsal. Fragmento de plastrón. C1) Vista ventral. C2) Vista dorsal. Pichasca, Región de Coquimbo. Formación Viñita, Santoniano-Maastrichtiano. Barra de escala = 1 cm

Testudines indet.
(Figuras 3A-C)

Testudines indet.: Otero *et al.* 2012a

Material—SGO.PV.6576a; SGO.PV.6576b: dos fragmentos del plastrón. SGO.PV.6576c: fragmento de xifiplastrón. Sierra Dorotea, Región de Magallanes. Formación Río Turbio, Eoceno medio-Eoceno tardío.

Descripción—SGO.PV.6575a: placa de aspecto robusto, con perfil antero-posterior de forma triangular y borde distal redondeado. SGO.PV.6575b: placa de forma aplanada y borde distal redondeado. SGO.PV.6575c: placa aplanada, sin ornamentación. En su superficie interna presenta una cicatriz de sutura a otro elemento óseo. SGO.PV.6576a, b, y c: los tres fragmentos muestran una superficie externa plana. Se caracterizan por su aspecto masivo y por la ornamentación sobre sus respectivas superficies externas. Si bien estas se encuentran regularmente preservadas, es posible reconocer en ellas abundantes polígonos de forma variable y tamaño regular, los cuales presentan un patrón de orientación en sentido medial-distal.

Comentarios—Los materiales provenientes del Eoceno medio-tardío de Magallanes, la forma robusta y masiva de los elementos referidos a fragmentos de plastrón sugiere su pertenencia a tortugas continentales. Si bien no es posible obtener identificaciones más significativas, estos representan los primeros restos recuperados en la zona, siendo hasta el presente los hallazgos más australes en Sudamérica. Los registros australes durante el Eoceno incluyen además restos provenientes de Isla Seymour, Antártica (Albright 2003).

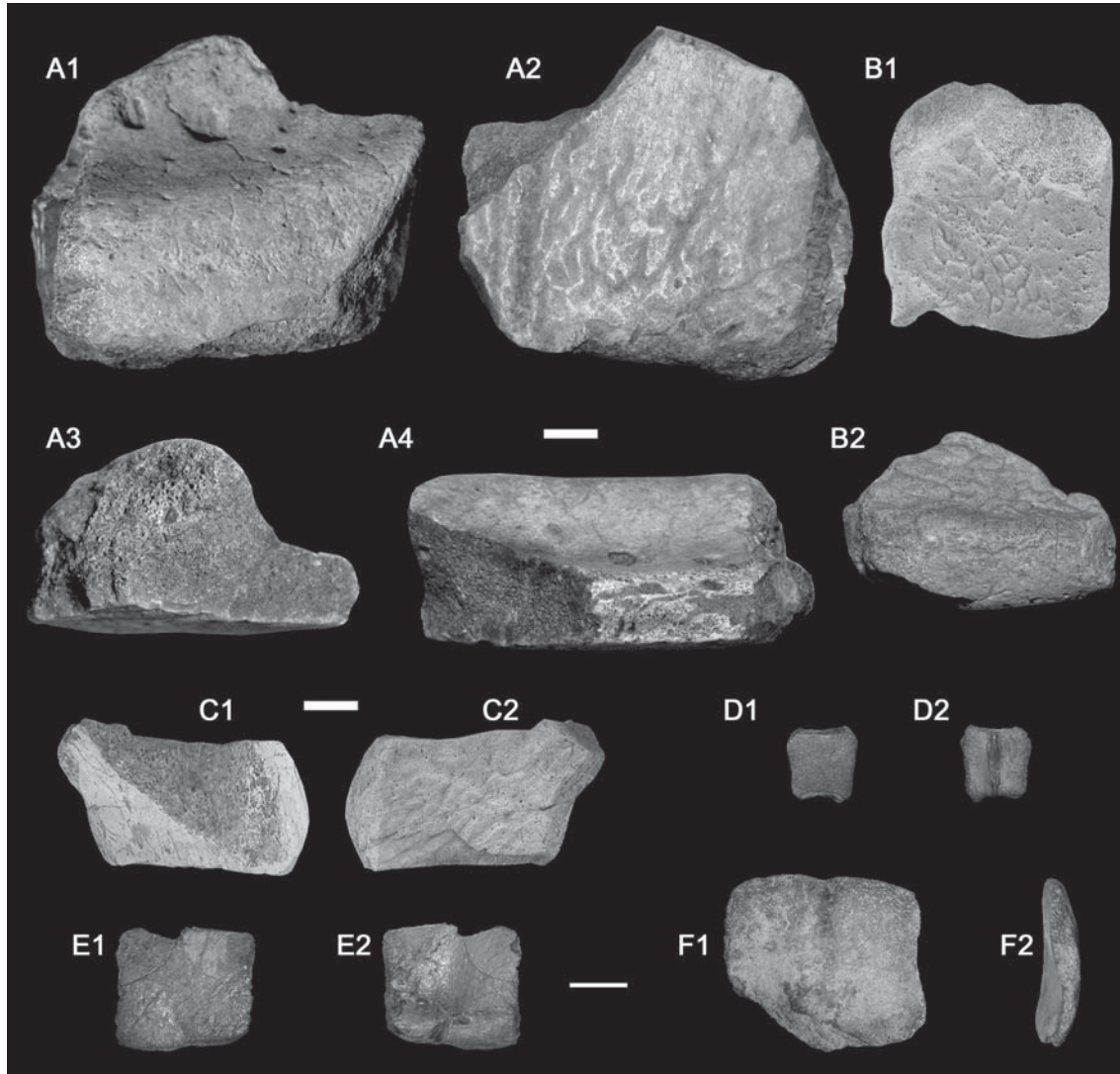


FIGURA 3. Testudines indet. SGO.PV.6576a: Fragmento medial de plastrón. A1) Vista dorsal (interna). A2) Vista ventral. A3) Vista anterior. A4) Vista lateral. SGO.PV.6576b: Fragmento distal de plastrón. B1) Vista ventral. B2) Vista lateral. SGO.PV.6576c: Fragmento de xifiplastrón. C1) Vista dorsal (interna). C2) Vista ventral. Sierra Dorotea, Región de Magallanes. Formación Río Turbio, Eoceno medio-tardío. SGO.PV.6503: Placa periférica. D1) Vista dorsal. D2) vista axial. Loanco, Región del Maule. Formación Chanco (equivalente a Formación Quiriquina), Maastrichtiano indiferenciado. MPC.11003: Placa neural. D1) Vista dorsal. D2) Vista ventral. MPC.11002: Placa periférica. E1) Vista dorsal. E2) Vista ventral. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano. Barra de escala = 1 cm.

Testudines indet.
(Figuras 3D y E)

Quelonios indeterminados: Suárez *et al.* 2003

Testudines indet.: Otero *et al.* 2012a

Materiales—MPC.11002: placa periférica. MPC.11003: placa neural. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano.

Descripción—MPC.11002: placa de contorno cuadrado, con su borde distal engrosado y con una sutil imbricación. Presenta un surco dorsal ancho y poco profundo. MPC.11003: placa completa, de forma poligonal y simétrica, de ubicación central. En vista anterior-posterior, muestra un ensanchamiento central con una quilla interna (ventral). Dorsalmente es lisa y con una mínima curvatura.

Comentarios—Respecto a la placa neural (MPC.11003), tanto la quilla ventral, su superficie dorsal lisa, casi sin curvatura, y su pequeño tamaño, sugieren en conjunto su pertenencia a un caparazón aplanado y de tamaño discreto, similar al apreciado en *Toxochelys*. La pieza puede corresponder a un individuo juvenil. Todos estos materiales fueron mencionados por Suárez *et al.* (2003).

CHELONIOIDEA Baur, 1893

Testudines aff. Chelonioidea indet.
(Figura 3F)

Chelonioidea indet.: Suárez y Otero (2009).

Material—SGO.PV.6503: placa periférica. Loanco, Región del Maule. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—Placa periférica de forma cuadrada, con un surco dorsal ancho y poco profundo, el cual continúa hasta el borde distal, dividiendo la placa en dos porciones similares. La placa se engrosa hacia su extremo proximal.

Comentarios—Pese a su condición fragmentaria, la presencia de este material asociado a varias familias de elasmobranquios, reptiles marinos, ammonioideos y bivalvos, más la ausencia de fauna terrestre y/o troncos, sugieren que éstas podrían corresponder a tortugas marinas (Chelonioidea).

Chelonioidea indet.
(Figura 4A)

Quelonios indeterminados: Suárez *et al.* 2003

Chelonioidea indet.: Otero *et al.* 2012b

Material—MPC.11001: húmero izquierdo incompleto. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano.

Descripción—MPC.11001: fragmento proximal de húmero que conserva en mal estado la superficie articular, el proceso lateral y el proceso medial. El proceso lateral se prolonga fuertemente en sentido anterior. El proceso medial parece ser amplio y posiblemente esférico. La porción distal de la pieza se encuentra ausente, sin embargo evidencia una clara cintura de sección oval.

Comentarios—El húmero (MPC.11001) presenta los procesos medial y deltoideo incompletos, sin embargo este último muestra un claro alargamiento en dirección anterior, y una forma bien diferenciada del resto del hueso (Figura 4). Al comparar la posición del proceso deltoideo con el de quelónidos actuales, es posible notar que en el material de Algarrobo este proceso se ubica en una posición comparativamente más proximal. También se ve que el proceso se distancia del eje principal del hueso, pero mantiene su porción medial dispuesta adyacentemente a la fosa intertubercular. La forma y disposición del proceso deltoideo indican una especialización locomotora similar a la vista en tortugas marinas actuales (Lynch y Parham 2003). La forma del húmero permite excluirlo de la familia Dermochelyidae, sin embargo, no resulta suficiente para su determinación a nivel de familia.



FIGURA 4. Chelonioidea indet. MPC.11001: Porción proximal de húmero izquierdo A1) Vista ventral. A2) Vista anterior. A3) Vista dorsal. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano. SGO.PV.112: Porción distal de húmero derecho. B1) Vista ventral. B2) Vista anterior. B3) Vista dorsal. Barra de escala = 1 cm.

Chelonioidea indet.
(Figura 4B)

Material—SGO.PV.112: Chelonioidea indet. Porción distal de húmero. Isla Quiriquina, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—Hueso de aspecto masivo, con una acinturamiento proximal cuya sección es levemente sub-circular, volviéndose más oval hacia su extremo distal. Presenta una curvatura de la diáfisis de aspecto sigmoidal en perfil, y un marcado surco longitudinal.

Comentarios—El material muestra afinidades morfológica con quelónioideos (Hirayama 1997), sin embargo, en ausencia de su porción proximal, no es posible identificar sus relaciones a nivel de familia. Este material se encontraba anteriormente identificado como un resto indeterminado de plesiosaurio. Se corrige su identificación en el presente trabajo.

DERMOCHELYIDAE De Blainville, 1816

cf. Dermochleyidae indet.
(Figuras 5A-C)

cf. Dermochelyidae indet.: Otero *et al.* 2012b

Material—SGO.PV.6573: materiales asociados incluyendo escápula izquierda incompleta, ilion derecho, pubis derecho incompleto. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano.

Descripción—SGO.PV.6573: la escápula conserva completa la porción que conforma junto al coracoide la fosa glenoidea, y también se preserva el proceso acromion. El proceso dorsal (escapular) se encuentra parcialmente ausente, conservando sólo su extremo proximal, permitiendo evidenciar un ángulo obtuso entre el proceso dorsal y el proceso acromion. Éste último conserva el tubérculo, de disposición longitudinal y medianamente diagonal, con una elevación moderada. El proceso acromion muestra una sección levemente oval hacia su extremo distal, y una sección de forma oval comprimida en la porción más cercana a la fosa glenoidea. El ilion conserva la articulación que lo une al isquion y al pubis, como también la superficie articular que conforma parte del acetábulo. La forma general es relativamente fina. SGO.PV.6573: hueso incompleto, con la porción acetabular (posterior) ausente y que conserva parte del proceso pectineal (proceso lateral), el cual se extiende en dirección anterior. También conserva la porción que articula con el pubis izquierdo. SGO.PV.6502: hueso completo, de pequeño tamaño. Presenta una forma torcida y marcadas rugosidades en su extremo distal.

Comentarios—El único elemento diagnóstico en el conjunto de elementos óseos de SGO.PV.6573 lo constituye la escápula. En ella, el ángulo entre los procesos escapulares y acromion es estimable a partir de la porción conservada del proceso escapular. Dicho ángulo corresponde a unos 105° a 110°. Según Gaffney y Meylan (1988), este ángulo es común en escápulas de Chelonioidea. La presencia del tubérculo en el acromion y su particular morfología ha sido discutida como un carácter válido para la identificación de esta familia (Lehman y Tomlinson 2004).

PANCHELONIIDAE Joyce, Parham, y Gauthier 2004
Género *Euclastes* Cope 1867

Euclastes sp.
(Figura 6A)

Osteopygis sp.: Gasparini y Biró-Bagóczy, 1986.

Material—Q-377: mandíbula incompleta. Lirquén, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—Q-377: mandíbula de forma robusta, con un área sinfisial baja y amplia que rep-



FIGURA 5. cf. *Dermochelyidae* indet. SGO.PV.6573: A1) Escápula izquierda incompleta en vista posterior. A2) Vista anterior. Otros restos asociados (presumiblemente del mismo espécimen, sin embargo, no diagnósticos por sí mismos). C1) Pubis derecho en vista dorsal. C2) Vista ventral. Ilion derecho. D1) Vista lateral derecha. D2) Vista lateral izquierda. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano temprano. Barra de escala = 1 cm.

resenta casi la mitad de la mandíbula. La superficie oclusal es plana e irregular, dividida en dos por la elevación en donde se unen los dentarios. Tanto la sínfisis como la rama mandibular izquierda están incompletas, y en general, la pieza muestra cierta deformación lateral hacia su costado izquierdo. La rama mandibular derecha presenta una *fossa meckelli* amplia y de forma elipsoidal, delimitada anteriormente por el proceso coronoides y posteriormente por el surangular y el articular.

Comentarios—Gasparini y Biró-Bagóczy (1986) describieron por primera vez en Chile restos de tortugas marinas del Cretácico Superior, los que corresponden a esta mandíbula incompleta recuperada de la localidad de Lirquén, Región del Maule, asignada por los autores a la familia *Toxochelyidae*, y en particular, al género *Osteopygis* sp. Si bien algunos autores como Hirayama (1997) e Hirayama y Tong (2003) ya consideran al género *Osteopygis* como perteneciente a la familia *Cheloniidae*, nuevos antecedentes plantean profundas revisiones a nivel de género. Parham (2005) ha sugerido la reasignación de *Osteopygis*, discutiendo que los especímenes previamente referidos representan una mezcla polifilética de taxones, mostrando además que existe evidencia filogenética conflictiva entre cráneos y restos post-craneales, junto con una historia de especímenes mezclados y mal asignados. Los únicos dos registros que presentan restos craneales y post-craneales correctamente asociados corresponderían al holotipo de *Euclastes gosseletti* y

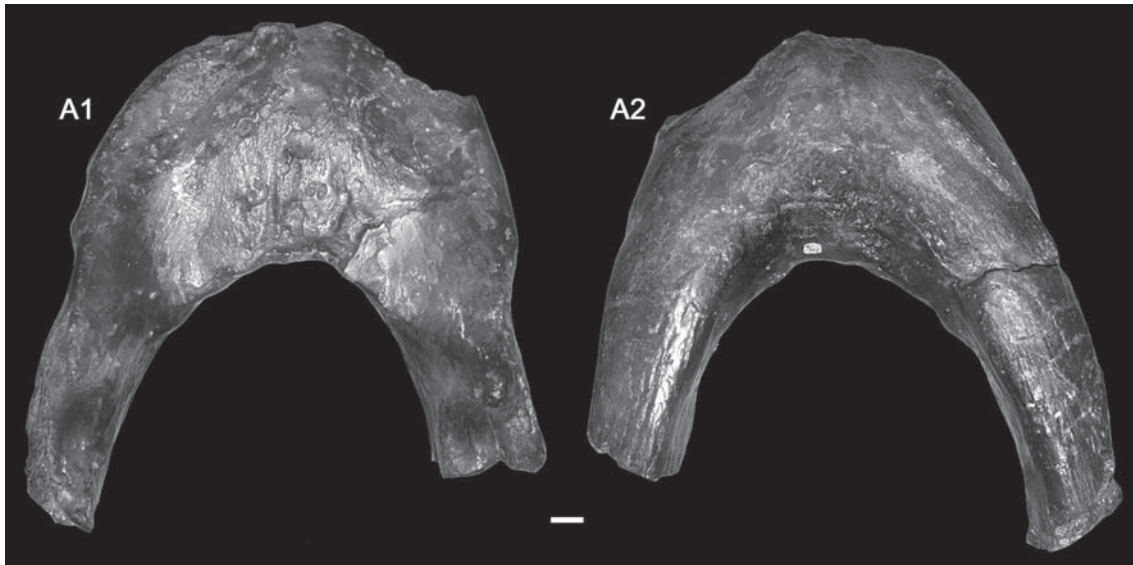


FIGURA 6. *Euclastes* sp. Q-377: Mandíbula incompleta. A1) Vista oclusal. A2) Vista ventral. Lirquén, Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. Barra de escala = 1 cm.

el material UCMP-123616 (Universidad de California, Museo de Paleontología), referido a *Osteopygis* sp. por Foster (1980) procedente de California. El material estudiado por Foster es comparado por Gasparini y Biró-Bagóczy (1986) con el material procedente de Lirquén, haciendo notar que tanto en la mandíbula del ejemplar chileno como en la de California las longitudes de la sínfisis superan el tercio de la longitud total de la mandíbula. Señalan además que su forma plana y extendida se encuentra dividida en dos áreas levemente cóncavas. Ambas morfologías fueron consideradas previamente por Zangerl (1953) como características del género *Osteopygis*, sin embargo, no es posible en consideración de Gasparini y Biró-Bagóczy (1986) una determinación de especie debido a diferencias de tamaño, de proporción sinfisial y de falta de elementos morfológicos.

Según Zangerl (1953), la única especie válida de las revisadas originalmente por Hay (1908) para *Osteopygis* corresponde a *O. emarginatus*. En opinión de Parham (2005), dado que los materiales de Hay (1908) corresponderían a las mismas morfo-especies, y dada la situación incierta de la asignación de los restos craneales al mencionado género, éste recomienda que todo el material craneal referido a *O. emarginatus* deba ser reasignado a *Euclastes weilandi* (Hay 1908). En consecuencia, dado que la mandíbula de Lirquén ha sido determinada basándose en las consideraciones realizadas por Zangerl (1953), correspondería reasignar el material al género *Euclastes*. Manteniendo lo advertido por Gasparini y Biró-Bagóczy (1986), no sería posible una determinación específica.

Restos fósiles de tortugas osteopiginas ha sido reconocido en las costas Este y Oeste de Norteamérica, en el norte de Europa, en Argentina (De la Fuente y Casadio 2000) y Chile, entre el Cretácico Superior tardío y el Mioceno (Lynch y Parham 2003).

Euclastes sp.
(Figura 7A)

Osteopygis aff. *sculptus* Karl et al., 1998

Australobaena chilensis Karl, Tichy y Ruschak, 1998.

Material—SFMF.R.4151. Cráneo sin mandíbula. Isla Quiriquina, Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—Cráneo completo, más largo que ancho, con un palatino secundario conformado por

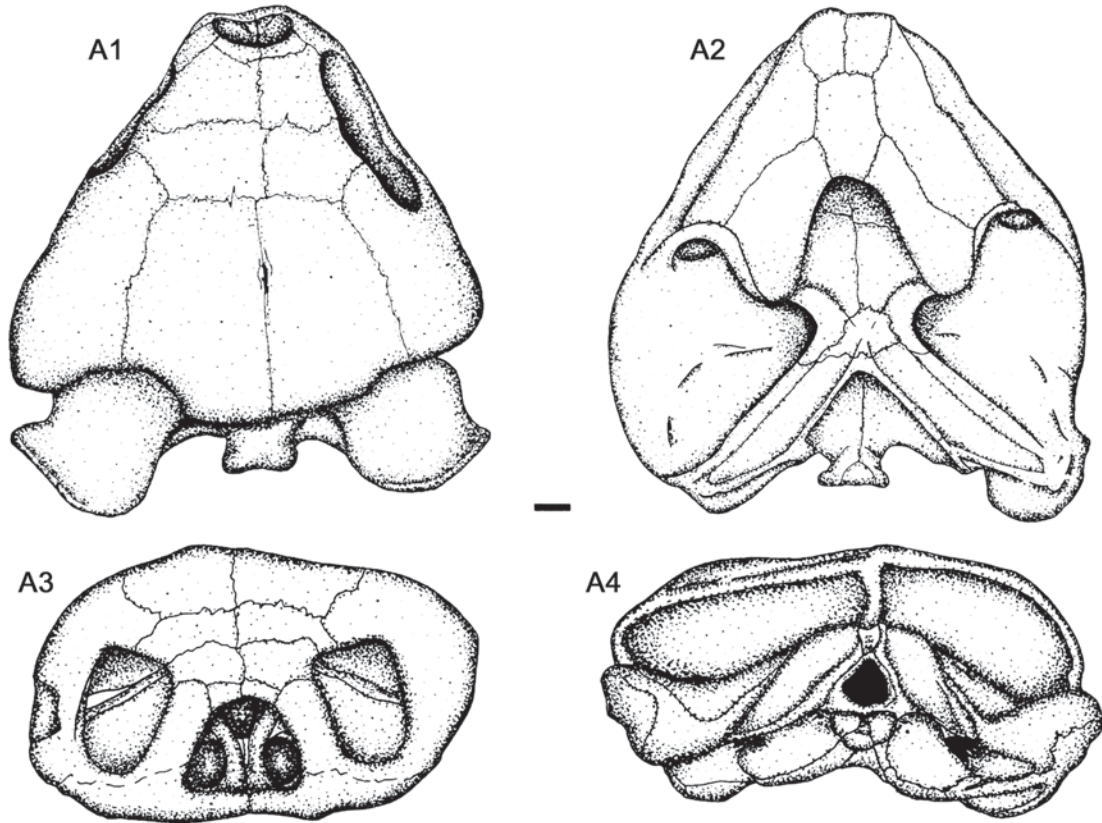


FIGURA 7. *Euclastes* sp. SFMF-R-4151: A1) Cráneo en vista dorsal. A2) Vista ventral. A3) Vista anterior. A4) Vista posterior. Región del Biobío. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío. Modificado de Karl y Tichy 2002 y Karl et al. 1998. Barra de escala = 1 cm.

los premaxilares, el vomer secundario, las maxilas y los palatinos. Las parte posterior de cada palatino se encuentra fusionada con el proceso pterigoideo. Presenta huesos nasales y el conducto narial es relativamente más reducido que el visto en otros osteopyginos.

Comentarios—Este material fue previamente estudiado por Karl *et al.* (1998), y determinado como *Osteopygis* aff. *sculptus* Staetsche 1929, sin embargo, el material tipo de dicha especie correspondía a un pleurodiro (De Broin y De la Fuente 1993). Posteriormente fue reasignado por Karl y Tichy (2002) a un nuevo género y especie, en virtud de los elementos que conforman el palatino secundario y la similitud del palatino primario con el observado en *Ctenochelys*, considerado por dichos autores como perteneciente a la familia Baenidae. Según Lynch y Parham (2003), la presencia de un extenso paladar secundario, un cráneo ancho y una sutura gruesa entre el vómer y las premaxilas, son caracteres diagnósticos del género *Euclastes*. Todas estas morfologías se observan en el cráneo SFMF.R.4151.

Euclastes sp.
(Figura 8)

Euclastes sp.: Suárez *et al.* 2013, Parham *et al.* 2014

Material—SGO.PV.6504: cráneo sin mandíbula. Formación Quiriquina, Maastrichtiano tardío.

Descripción—Cráneo casi completo, dorsoventralmente aplastado por el enterramiento. La porción ventral muestra un amplio paladar con tres surcos bien marcados, uno central y dos laterales. La

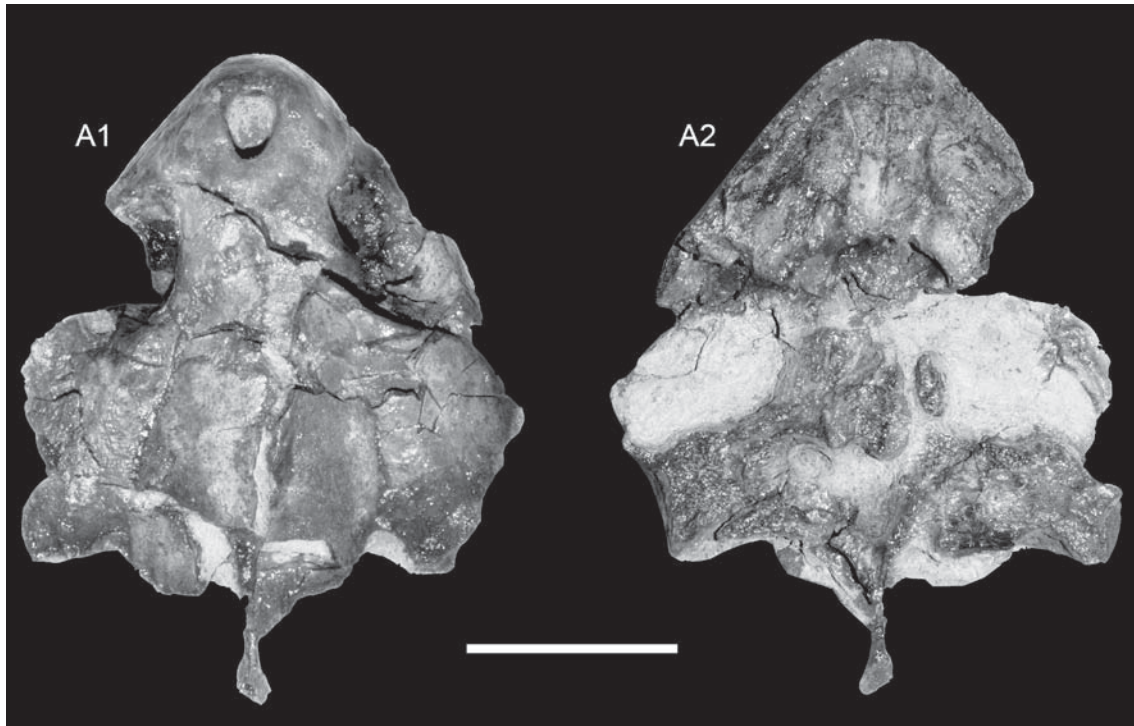


FIGURA 8. *Euclastes* sp. SGO.PV.6504: A1) Cráneo en vista dorsal. A2) Vista ventral. Modificado de Parham et al., 2014. Barra de escala = 5 cm.

porción ventroposterior de la superficie trituradora está muy erosionada, lo que hace difícil evaluar los contactos entre los distintos elementos óseos así como las relaciones morfológicas del basicráneo. La porción dorsal está casi completa. Esta muestra unas narinas externas anteriores y de aspecto semi-rectangular. Las órbitas se encuentran dispuestas en forma latero-dorsal, quedando visibles tanto en vista lateral, dorsal y anterior.

Comentarios—SGO.PV.6504 puede ser fácilmente reconocido como un pan-quelonoideo duróforo basado en su paladar secundario conformado por el vómer, maxilas y premaxilar. Si bien en términos generales, este cráneo muestra diferencias con aquellos anteriormente referidos a *Euclastes*, puesto que la ontogenia de la(s) forma(s) chilena(s) aun no es conocida, no se puede por el momento descartar que estos cambios dependan de los diferentes estados de crecimiento.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El registro fósil de tortugas en Chile (Cuadro 1) permite hasta ahora reconocer la presencia del grupo desde el Santoniano-Maastrichtiano, mostrando hiatos importantes durante el Paleoceno y también durante el Oligoceno-Pleistoceno, así como también una notoria dispersión geográfica de los hallazgos. Algunos restos muy fragmentarios hallados en la Formación Bahía Inglesa (M. E. Suárez com. pers. 2009) indicarían la presencia de tortugas en el entorno del Pacífico durante el Mioceno tardío-Plioceno. El registro chileno del grupo está representado tanto por tortugas continentales como marinas. Estas últimas también se encuentran presentes en las costas actuales del país. Del mismo modo, restos recientemente recuperados desde niveles continentales de edad Mioceno en la Región de Aysén (E. Bostelmann, com. pers. 2013), evidencian la presencia de formas continentales cuyas afinidades taxonómicas deben aún ser estudiadas.

La amplia distribución evidenciada a partir de los escasos hallazgos indica que durante el Cretácico Superior, las tortugas continentales constituían un elemento faunístico aparentemente poco frecuente en el centro-norte de Chile. Por otro lado, las formas marinas han probado ser relativamente frecuentes en

CUADRO 1. Resumen de los materiales que constituyen hasta ahora el registro fósil de tortugas en Chile.

Ubicación geográfica	Coordenadas	Taxa	Características	Edad	Unidad Litoestratigráfica	Lugar de depósito y referencias
Pichasca, Región de Coquimbo	30°20'S ; 70°53'W	Testudines indet.	Placas periféricas	Santoniano-Maastrichtiano	Formación Viñita	Museo Nacional de Historia Natural, Santiago. Casamiquela <i>et al.</i> (1969)
Algarrobo, Región de Valparaíso	33°22'S; 71°40'W	cf. Dermocheyidae indet.	Escápula, ilion y pubis asociados.	Maastrichtiano temprano	Estratos de la Quebrada Municipalidad	Museo Nacional de Historia Natural Otero <i>et al.</i> (2012b)
Algarrobo, Región de Valparaíso	33°22'S; 71°40'W	Testudines indet.	Placa neural, placa periférica, huesos ceratobranquiales, falanges, ulna, húmero	Maastrichtiano temprano	Estratos de la Quebrada Municipalidad	Museo Nacional de Historia Natural Otero <i>et al.</i> (2012b)
Loanco, Región del Maule	35°33'S, 72°37'W	Testudines indet.	Placas periféricas	Maastrichtiano tardío	Formación Quiriquina	Museo Nacional de Historia Natural Suárez y Otero (2009)
Lirquén, Región del Biobío	36°42'S; 72°58'W	<i>Euclastes</i> sp.	Mandíbula	Maastrichtiano tardío	Formación Quiriquina	Museo Geológico, Departamento de Geociencias, Universidad de Concepción. Gasparini y Biró-Bagóczy (1986)
Cochoyue, Región del Biobío	36°35'S; 72°58'W	<i>Euclastes</i> sp.	Cráneo	Maastrichtiano tardío	Formación Quiriquina	Museo Nacional de Historia Natural Suárez <i>et al.</i> (2013), Parham <i>et al.</i> (2014)
Isla Quiriquina, Región del Biobío	36°36'S; 73°02'W	<i>Euclastes</i> sp. (= ' <i>Australobaena chilensis</i> ')	Cráneo	Maastrichtiano tardío	Formación Quiriquina	Senckenberg Museum, Frankfurt. Karl y Tichy (2002)
Sierra Dorotea, Región de Magallanes	51°31'S; 72°22'W	Testudines indet.	Placas periféricas, fragmentos de plastrón	Eoceno medio-tardío	Formación Río Turbio	Museo Nacional de Historia Natural Otero <i>et al.</i> (2012a, este estudio)

las costas entre lo que es actualmente Concepción hasta Algarrobo (*i.e.* Cuenca de Quiriquina; Spalletti y Franzese 2007), mientras que los restos hallados hasta ahora dan cuenta de una discreta diversidad con afinidades a taxa propios del nor-Pacífico. El hiato cronoestratigráfico entre el Maastrichtiano y el Eoceno y la enorme distancia paleogeográfica entre los respectivos registros de Magallanes y Chile central, impiden interpretaciones acerca qué ocurrió con el grupo. A partir del Eoceno, los Testudines conformaron parte de la fauna más austral de Patagonia, asociados a ambientes próximos a la costa, posiblemente deltaicos.

Con los escasos hallazgos hasta ahora conocidos, sólo es posible afirmar que las tortugas marinas con afinidad a formas modernas ya estaban presentes en Chile central a fines del Cretácico. Lo anterior se basa en el descubrimiento de cf. *Dermochelys* en el Maastrichtiano temprano de Algarrobo, relacionadas a la actual tortuga Laúd, *Dermochelys coriacea* (Linnaeus). Las formas continentales estarían presentes en el centro-norte del país desde el Santoniano-Maastrichtiano, con un único registro adicional (continental) en el Eoceno de Magallanes, lo cual no plantea ningún vínculo directo entre ambos hallazgos. La presencia de tortugas (probablemente marinas) en la Formación Bahía Inglesa y formas continentales en el Mioceno de Aysén, podrán eventualmente proporcionar aportes interesantes respecto a la continuidad de los quelonioideos en el margen suroeste de Sudamérica durante el Cenozoico.

AGRADECIMIENTOS

Agradecimientos especiales a Teresa Torres (Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile) y a los proyectos Anillo Antártico (PBCT-ART-04 y ACT-105, CONICYT-Chile), por permitir la inclusión de materiales recolectados por dicho Proyecto en este estudio. A Marcelo De La Fuente (Museo Paleontológico de San Rafael, Mendoza) por la revisión de una primera versión del manuscrito, por todos los comentarios que ayudaron a mejorarlo, y también por la literatura facilitada. A Gerardo Flores (Museo Geológico Profesor Lajós Biró-Bagóczy, Universidad de Concepción) por la ayuda con imágenes de materiales pertenecientes a dicha colección. A Hans V. Karl (Geoscience Centre of the University of Göttingen, Division Geo-Biology, Germany) por su amable ayuda con parte de la literatura. Finalmente, especiales agradecimientos a José Luís Oyarzún (Puerto Natales), por la invaluable ayuda con la localidad de Sierra Dorotea y por su ayuda con parte de los materiales recolectados.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIRRE, L. y E. EGERT
1965 Cuadrángulo Quebrada Marquesa, provincia de Coquimbo. Instituto de Investigaciones Geológicas, Carta Geológica de Chile n° 15, Santiago.
- ALBRIGHT, B., M.O. WOODBURNE, J.A. CASE y D.S. CHANEY
2003 A leatherback sea turtle from the Eocene of Antarctica: implications for the antiquity of gigantothermy in Dermochelyidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(4): 945–949.
- BATSCH, A.J.
1788 Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Tiere und Mineralien. Akademische Buchhandlung, Jena, 528 pp.
- BAUR, G.
1893 Notes on the classification and taxonomy of the Testudinata. *Proceedings of the American Philosophical Society* 31: 210–225.
- BIRÓ-BAGÓCZY, L.
1982 Revisión y redefinición de los 'Estratos de Quiriquina', Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la Isla Quiriquina, 36°37' Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario en Cocholgüe. En: *Actas del III Congreso Geológico Chileno*. Concepción, A29–A64.
- BONA, P., M. DE LA FUENTE y M. REGUERO
2010 New fossil turtle remains from the Eocene of the Antarctic Peninsula. *Antarctic Science* 22: 531–532.
- BRITO P.M. y M.E. SUÁREZ
2003 Late Cretaceous *Belonostomus* (Pisces, Actinopterygii, Aspidorhynchidae) from Algarrobo, Chile, with comments on aspidorhynchid paleodistribution in South America. *Revista Geológica de Chile* 30(1): 117–127.
- BRÜGGEN, J.
1915 El Cretáceo de Algarrobo. Sociedad Imprenta Litográfica Barcelona, Santiago-Valparaíso. 15 pp.

- CASAMIQUELA, R.M., J. CORVALÁN y F. FRANQUESA
1969 Hallazgo de dinosaurios en el Cretácico Superior de Chile, su importancia cronológico-estratigráfica. Boletín del Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile) 25: 31 pp.
- CECIONI, G.
1983 Chanco Formation, a potential Cretaceous reservoir, Central Chile. Journal of Petroleum Geology 6: 89–93.
- CHARRIER, R., L. PINTO y M.P. RODRIGUEZ
2007 Tectonostratigraphic evolution of the Andean Orogen in Chile, en: T. MORENO y W. GIBBONS (eds.), The Geology of Chile, pp. 21–114; The Geological Society (Londres).
- COPE, E.D.
1867 On *Euclastes*, a genus of extinct Cheloniidae. Proceedings of the National Academy of Sciences of Philadelphia 1867: 41.
- DE BLAINVILLE, M.H.D.
1816 Prodrome d'une nouvelle distribution systematiques du regne animal. Bulletin de la Société Philomathique de Paris 8: 113–124.
- DE BRAGA, M. y O. RIEPPEL
1997 Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. Zoological Journal of the Linnean Society 120: 281–354.
- DE BROIN, F. y M.S. DE LA FUENTE
1993 Les tortues fossiles d'Argentine: Synthèse. Annales de Paléontologie 79: 169–232.
- DE LA FUENTE, M.S.
2007 Testudines, en: Z. GASPARINI, L. SALGADO y R.A. CORIA (eds.), Patagonian Mesozoic Reptiles, pp. 50–86; Indiana University Press, (Bloomington e Indianapolis).
- DE LA FUENTE, M.S.
2003 Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. Journal of Paleontology 77: 559–575.
- DE LA FUENTE, M.S. y S. CASADÍO
2000 Un nuevo osteopigino (Chelonii: Cryptodira) de la Formación Roca (Paleoceno inferior) de Cerros Bayos, provincia de La Pampa, Argentina. Ameghiniana 37(2): 235–246.
- DE LA FUENTE, M.S., S.N. SANTILLANA y S.A. MARENSSI
1995 An Eocene leatherback turtle (Cryptodira: Dermochelyidae) from Seymour Island, Antarctica. Studia Geologica Salmanticensia 31: 21–34.
- DE LA FUENTE, M., F. NOVAS, M. ISASI, J. LIRIO y H. NUÑEZ
2010 First Cretaceous turtle from Antarctica. Journal of Vertebrate Paleontology 30(4): 1275–1278.
- FOSTER, D.E.
1980 *Osteopygis* sp., A marine turtle from the Late Cretaceous Moreno Formation of California. PalaeoBios 34: 1–15.
- GAFFNEY, E.S. y P.A. MEYLAN
1988 A phylogeny of turtles, en: M.J. BENTON (ed.), The phylogeny and classification of the tetrapods, Volume 1: Amphibians, reptiles, birds, pp. 157–219; Systematics Association Special Volume 35A. Clarendon Press (Oxford).
- GAFFNEY, E.S., T.H. RICH, P. VICKERS-RICH, A. CONSTANTINE, R. VACCA y L. KOOL
2007 *Chubutemys*, a new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of Meiolaniidae. American Museum Novitates 3599: 1–36.
- GANA, P., R. WALL y A. GUTIÉRREZ
1996 Mapa Geológico del área de Valparaíso-Curacaví, Región de Valparaíso y Región Metropolitana. Servicio Nacional de Geología y Minería. Mapas Geológicos N° 1. 20 p. Escala 1:100.000. Santiago.
- GASPARINI, Z. y L. BIRÓ-BAGOCZKY
1986 *Osteopygis* sp. (Reptilia, Testudines, Toxochelyidae). Tortuga Fósil de la Formación Quiriquina, Cretácico Superior, Sur de Chile. Revista Geológica de Chile 27: 85–90.
- HAY, O.
1908 The fossil turtles of North America Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C., 568 pp.
- HIRAYAMA, R.
1997 Distribution and Diversity of Cretaceous Chelonioids, en: J. CALLAWAY y E. NICHOLLS (eds.), Ancient Marine Reptiles, pp. 225–241; Academic Press (Nueva York).

- HIRAYAMA, R. y H.TONG
2003 *Osteopygis* (Testudines:Cheloniidae) from the lower Tertiary of the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco. *Palaeontology* 46(5): 845–856.
- HÜNICKEN, M.
1955 Depósitos neocretácicos y terciarios del extremo SSW de Santa Cruz (cuenca carbonífera de río Turbio). *Revista del Instituto Nacional de Investigaciones en Ciencias Naturales (Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia)* 4(1): 164.
- JOYCE, W.G., J.F. PARHAM y J. GAUTHIER
2004 Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78: 989–1013.
- KARL, H.V. y G. TICHY
2002 *Australobaena chilensis* n. gen. n. sp., and the homology of secondary palatines in marine turtles (Anapsida: Testudines). *Studia Geologica Salmanticensis* 38: 11–19.
- KARL, H.V., G. TICHY y H. RUSCHAK
1998 *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. und die Taxonomie und Evolution der Osteopygidae (Testudines: Chelonioida). *Mitteilungen der Abteilung für Geologie und Paläontologie am Landesmuseum Joanneum* 56: 329–350.
- LEE, M.S.
1993 The origin of the turtle body plan: bridging a famous morphological gap. *Science* 261: 1716–1720.
- LEE, M.S.
1995 Historical burden in systematics and interrelationships of ‘parareptiles’. *Biological Reviews* 70: 459–547.
- LEHMAN, T. y S. TOMLINSON
2004 *Terlinguachelys fishbecki*, a new Genus and Species of sea turtle (Chelonioida: Protostegidae) from the Upper Cretaceous of Texas. *Journal of Paleontology* 78(6): 1163–1178.
- LEVI DE VALENZUELA, B. y L. AGUIRRE
1966 El Conglomerado de Algarrobo y su relación con las formaciones del Cretácico Superior de Chile Central. *Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile)* 17: 417–431.
- LYNCH, S.C. y J.F. PARHAM
2003 The first report of hard-shelled sea turtles (Cheloniidae *sensu lato*) from the Miocene of California, including a new species (*Euclastes hutchisoni*) with unusually plesiomorphic characters. *PaleoBios* 23(3): 21–35.
- MALUMIÁN, N. y A. CARAMÉS
1997 Upper Campanian-Paleogene from the Río Turbio coal measures in southern Argentina: micropaleontology and the Paleocene/Eocene boundary. *Journal of South American Earth Sciences* 10(2): 187–201.
- MUÑOZ-CRISTI, J.
1964 Estudios petrográficos y petrológicos sobre el Batolito de la Costa de las provincias de Santiago y Valparaíso. *Anales de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile* 20–21: 77–111.
- OTERO, R.A., S. SOTO-ACUÑA y R.E. YURY-YÁÑEZ
2012a Primer registro de tortugas y cocodrilos en el Eoceno de Magallanes, extremo sur de Chile. En: *Actas del XIII Congreso Geológico de Chile*. Antofagasta, 722–724.
- OTERO, R.A. J.F. PARHAM, S. SOTO-ACUÑA, P. JIMENEZ-HUIDOBRO y D. RUBILAR-ROGERS
2012b Marine reptiles from Late Cretaceous (early Maastrichtian) deposits in Algarrobo, central Chile. *Cretaceous Research* 35: 124–132.
- PARHAM, J.F.
2005 A Reassessment of the referral of Sea Turtle Skulls to the Genus *Osteopygis* (Late Cretaceous, New Jersey, USA). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(1): 71–77.
- PARHAM, J.F., R.A. OTERO y M.E. SUÁREZ
2014 A Sea Turtle Skull from the Late Cretaceous of Chile with Comments on the Taxonomy and Biogeography of *Euclastes* (formerly *Osteopygis*). *Cretaceous Research* 49: 181–189.
- PHILIPPI, R.A.
1887 Los Fósiles terciarios i cuartarios de Chile. Imprenta de F. A. Brockhaus, Leipzig. 236 pp.
- PINEDA, G. y C. EMPARÁN
2006 Geología del Área Andacollo-Puerto Aldea. Carta Geológica de Chile, Serie Geología Básica n° 96, Escala 1:1.000.000. Servicio Nacional de Geología y Minería. 85 pp.

- PRITCHARD, P.C. y P. TREBBAU
1984 The turtles of Venezuela. Contributions to Herpetology, Society Study Amphibians, Reptiles Publications 2: 1–403.
- ROUGIER, G.W., M.S. DE LA FUENTE y A.B. ARCUCCI
1995 Late Triassic turtles from South America. Science 268: 855–858.
- SALAZAR, C., W. STINNESBECK y L.A. QUINZIO
2010 Ammonites from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) Quiriquina Formation in central Chile. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 257(2): 181–236.
- SALLABERRY, M.A., R.E. YURY-YÁÑEZ, R.A. OTERO, S. SOTO-ACUÑA y T. TORRES
2010 Eocene birds from the western margin of southernmost South America. Journal of Paleontology 84: 1061–1070.
- SERNAGEOMIN
2003 Mapa Geológico de Chile: versión digital. Servicio Nacional de Geología y Minería, Publicación Geológica Digital, No. 4. Santiago.
- SPALLETTI, L.A. y J.R. FRANZESE
2007 Mesozoic Paleogeography and Paleoenvironmental Evolution of Patagonia (Southern South America), en: Z. GASPARINI, L. SALGADO y R. CORIA (eds.), Patagonian Mesozoic Reptiles, pp. 29–49; Indiana University Press (Bloomington e Indianapolis).
- STAESCHE, K.
1929 Schildkröten aus der oberen Kreide Patagoniens. Palaeontographica 72: 103–123.
- STERLI, J.
2008 A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. Biology Letters 4: 286–289.
- STERLI, J., M.S. DE LA FUENTE y G.W. ROUGIER
2007 Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. Palaeontographica Abteilung A 281: 1–61.
- STINNESBECK, W.
1986 Zu den Faunistischen und Palökologischen Verhältnissen in der Quiriquina Formation (Maastrichtium) Zentral-Chiles. Palaeontographica A 194: 99–237.
- STINNESBECK, W.
1996 Ammonite extinctions and environmental changes across the Cretaceous-Tertiary boundary in central Chile, en: N. Macleod y G. KELLER (eds.), The Cretaceous-Tertiary Boundary Mass Extinction: Biotic and Environmental Events, pp. 289–302; Norton Press (Nueva York).
- SUÁREZ, M.E. y H. CAPPETTA
2004 Sclerorhynchid teeth (Neoselachii, Sclerorhynchidae) from the Late Cretaceous of the Quiriquina Formation, central Chile. Revista Geológica de Chile 31(1): 89–103.
- SUÁREZ, M.E. y C. MARQUARDT
2003 Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranchios del Mesozoico y Cenozoico de Chile. En: Actas del X Congreso Geológico Chileno. Concepción, 9.
- SUÁREZ, M. E. y R.A. OTERO
2009 Nuevos hallazgos de vertebrados marinos en el Campaniano-Maastrichtiano de Loanco, VII Región. En: Actas del I Simposio Paleontología en Chile. Santiago, 78–82.
- SUÁREZ, M.E., J.F. PARHAM, R.A. OTERO, D. RUBILAR-ROGERS y A.O. VARGAS
2013 A new sea turtle skull from the Late Cretaceous of Chile and the biogeography of *Euclastes*. En: 73° Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. Los Angeles, 222.
- SUÁREZ, M.E., L.A. QUINZIO, O. FRITIS y R. BONILLA
2003 Aportes al Conocimiento de los Vertebrados Marinos de la Formación Quiriquina. En: Actas del X Congreso Geológico Chileno. Concepción, 7.
- TAVERA, J.
1980 Cretáceo y Terciario de la localidad de Algarrobo. Imprentas Gráficas, Conchalí, Santiago. 45 pp.
- TAVERA, J.
1987 Informe sobre hallazgo de una extremidad de *Pliosaurus chilensis* Gay en la localidad para la Formación Quiriquina de Faro Carranza (Latitud 35° 36'). Inédito, Departamento de Geología, Universidad de Chile. 15 pp.

TAVERA, J.

1988 Formación Quiriquina. Localidades para la Formación. Estratotipos y Fauna (Latitudes 33°21'–37°50'). Inédito, Departamento de Geología, Universidad de Chile. 212 pp.

ZANGERL, R.

1953 The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 3. The turtles of the family Protostegidae. Part 4. The turtles of the family Toxochelyidae. *Fieldiana Geology Memoirs* 3 (3-4): 61–277.

ARCOSAURIOS NO AVIANOS DE CHILE

SERGIO SOTO-ACUÑA (1, 2), RODRIGO A. OTERO (1), DAVID RUBILAR-ROGERS (2)
y ALEXANDER O. VARGAS (1)

(1) Red Paleontológica U-Chile, Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago; arcsaurio@gmail.
com, otero2112@gmail.com, thearchosaur@gmail.com

(2) Área Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago;
drubilar@mnhn.cl

RESUMEN

Se presenta a continuación una síntesis de los hallazgos de arcosaurios no avianos (Diapsida: Archosauria) en Chile. Estos registros cubren un rango temporal desde el Triásico medio-tardío hasta el Neógeno y se encuentran mayormente concentrados en la zona norte del país. Los materiales provenientes de niveles triásicos de los Estratos El Bordo están representados por aetosaurios y silesáuridos. Los registros jurásicos abarcan principalmente material proveniente de niveles del Jurásico Medio y Superior, representado por cocodrilos marinos *Thalattosuchia* con una alta diversidad, y pterosaurios no pterodactiloideos. Durante el Jurásico Superior-Cretácico Inferior los dinosaurios son el grupo mejor representado, cuyo registro fósil está conformado en mayor porcentaje por icnitas y en menor grado por restos óseos. Destaca la presencia de un enigmático terópodo en el Jurásico de Aysén y de pterosaurios *Ctenochasmatoidea* en el Cretácico Inferior de Atacama. Restos de titanosaurios son frecuentes en el Cretácico Superior de las Regiones de Antofagasta y Atacama, entre los cuales se incluye a *Atacamaitan chilensis*, así como un nuevo taxón aún innominado. Recientes hallazgos confirman la presencia de ornitópodos basales y hadrosauroides en el Cretácico Tardío de la Patagonia de la Región de Magallanes. Finalmente el registro Cenozoico se restringe a restos óseos de Crocodyliformes del Paleógeno de Magallanes y el Neógeno de Atacama. Si bien gran parte del registro de arcosaurios no avianos está compuesto por restos fragmentarios, se presentan indicios prometedores para el futuro hallazgo de ejemplares más completos e informativos. El registro fósil chileno de arcosaurios no avianos es relevante para el entendimiento de la evolución de la biota Gondwánica durante el Mesozoico y el Cenozoico.

Palabras clave: arcosaurios, talattosuquios, pterosaurios, dinosaurios, icnitas, Mesozoico, Gondwana.

ABSTRACT

We present a summary of the findings of non-avian archosaurs (Diapsida: Archosauria) in Chile. These records cover a time range from the middle-late Triassic to the Neogene and are mostly concentrated in the north of the country. Materials from Triassic levels of El Bordo strata are represented by aetosaurs and silesaurids. Jurassic records mainly cover material from Middle and Upper Jurassic levels, represented by a high diversity of thalattosuchian marine crocodiles, and non-pterodactyloid pterosaurs. During the Upper Jurassic-Lower Cretaceous the dinosaurs are the best represented group, in the fossil record there is greater percentage of footprints and at lesser extent, skeletal remains. Outstanding records are an enigmatic theropod from the Upper Jurassic of Aysén and a *Ctenochasmatoidea* pterosaur from the Lower Cretaceous of Atacama. Remains of titanosaurs are frequent in the Upper Cretaceous of the Regions of Antofagasta and Atacama, including *Atacamaitan chilensis* as well as a still unnamed new taxon. Recent findings confirm the presence of basal ornithopods and hadrosauroids in the Late Cretaceous of Patagonia, Magallanes Region. Finally, the Cenozoic record is restricted to skeletal remains of Crocodyliformes from the Paleogene of Magallanes and the Neogene of Atacama. While much of the record of non-avian archosaurs is comprised by fragmentary remains, there are promising signs for the future discovery of more complete and informative specimens. The Chilean fossil record of non-avian archosaurs is relevant to understanding the evolution of Gondwanan biota during the Mesozoic and Cenozoic.

Key words: archosaurs, thalattosuchians, pterosaurs, dinosaurs, icnites, Mesozoic, Gondwana.

INTRODUCCIÓN

Los arcosaurios constituyen el grupo más diverso de tetrápodos del planeta, estando representados en la actualidad por casi 10000 especies vivientes (Jetz *et al.* 2012, Martin 2008). Archosauria (Reptilia, Diapsida) es el grupo corona que contiene a todos los descendientes del ancestro común más reciente entre cocodrilos y aves, incluyendo además a formas fósiles como dinosaurios, pterosaurios y un riquísimo grupo de formas afines a los cocodrilos llamados colectivamente como Pseudosuchia (Gauthier y Padian 1985, Brusatte *et al.* 2010). Ancestros de los arcosaurios han sido hallados en rocas del Pérmico tardío, momento en el cual Archosauromorpha diverge de los Lepidosauromorpha, línea que lleva a los lagartos, serpientes y tuataras (Ezcurra *et al.* 2014). Sin embargo, la separación entre los grupos que originará a aves y cocodrilos se produce a principios del Triásico, luego del evento de extinción masiva en el límite Pérmico-Triásico (Benton *et al.* 2014). A lo largo de su historia evolutiva los arcosaurios fueron afectados por otras dos grandes extinciones, siendo la primera de ellas durante la transición Triásico-Jurásico, hace unos 195 millones de años (Benton 1994, Raup y Sepkoski 1982), y la otra a fines del periodo Cretácico, hace 65,5 millones de años (Hallam 1987), lo que resultó en notables cambios tanto en diversidad como en la composición de las formas que les sucedieron.

Los arcosaurios alcanzaron una alta diversidad morfológica, pero las formas más primitivas en general se caracterizaban por la ausencia de dientes palatales que aún presentan otros diápsidos más primitivos, mientras que los dientes marginales estaban encerrados en un alvéolo tecodonto. Junto con esto, poseen fenestra anteorbital, fenestra mandibular y un cuarto trocánter prominente en el fémur (Benton 1999, Sereno 1991). Algunos de estos rasgos se pueden encontrar en grupos cercanamente emparentados con el grupo corona Archosauria, como Doswellidae, Euparkeriidae, Erythrosuchidae, Kuehneosauridae, Proterosuchidae y Rhynchosauria (Nesbitt 2011). Estos arcosaurios primitivos proliferaron durante el Triásico alcanzando una alta diversidad y durante mucho tiempo se agrupó a estas formas basales bajo la denominación “Thecodontia”, grupo parafilético cuyo nombre hace alusión a un rasgo ancestral para el grupo, la presencia de dientes insertos en alveólos (Owen 1859).

Archosauria ha sido históricamente dividida en dos grandes grupos, principalmente a partir de la morfología de la articulación tarsal-metatarsal (tobillo). Uno de estos grupos es denominado como Crurotarsi, del griego “tarso en forma de cruz” (Sereno y Arcucci 1990) que tradicionalmente incluye a todos los arcosaurios más cercanos a cocodrilos que a las aves y que en general comparten una configuración tarsal similar. Durante mucho tiempo se consideró a los Phytosauria, reptiles carnívoros caracterizados por poseer un premaxilar elongado con muchos dientes y narinas dorsales y caudalmente desplazadas (Stocker y Butler 2013), como un linaje basal dentro de los Crurotarsi (Parrish 1993, Sereno 1991), sin embargo, un reciente análisis cladístico posiciona a los Phytosauria como grupo hermano de Archosauria, (Nesbitt 2011). Esto deja al nodo Crurotarsi como un clado más inclusivo que Archosauria, y por ende hace de la condición crurotarsal un rasgo ancestral para el grupo, debiendo recuperar el nombre Pseudosuchia (Gauthier y Padian 1985) para el linaje que origina a los cocodrilos. Dentro de este clado encontramos a algunos grupos que fueron abundantes durante el Triásico como los Aetosauria, pseudosuquios cuadrúpedos estrictos, de hábitos herbívoros y armados con placas a lo largo del dorso y del vientre; los Ornithosuchidae y Gracilisuchidae, arcosaurios carnívoros de postura erguida (Butler *et al.* 2014, Von Baczko y Ezcurra 2013); los Rauisuchia, grupo heterogéneo (probablemente parafilético) de formas de tamaño pequeño a gigantesco, en su mayoría carnívoros algunos de los que constituyeron depredadores tope de los ecosistemas Triásicos (Nesbitt *et al.* 2013); y finalmente, los “Sphenosuchia”, crocodylomorfos basales erguidos que sobreviven hasta el Jurásico y que originarán a los Crocodyliformes (Irmis *et al.* 2013), el linaje más diverso y abundante de pseudosuquios. Los cocodrilos actuales (Crocodylia) representan apenas un remanente de un linaje que alcanzó su máxima diversidad taxonómica y morfológica durante el Mesozoico. Los Crocodyliformes más primitivos, antiguamente agrupados bajo el nombre “Protosuchia” incluye a formas gráciles y de extremidades elongadas que filogenéticamente conforman líneas sucesivas por fuera de los Mesoeucrocodylia (Clark 1994, Bronzati *et al.* 2012). Entre

los mesoeucrocodylios se incluye a los Notosuchia, grupo diverso de cocodrilos terrestres de distribución mayormente gondwánica, representado por formas con una amplia gama de especializaciones ecológicas y que sobrevive hasta el Neógeno (Kellner *et al.* 2014). Grupo hermano de los notosuquios lo constituye Neosuchia, linaje que incluye formas acuáticas como los Goniopholididae, Dyrosauridae y en particular los Thalattosuchia que alcanzaron una vida altamente especializada en el medio marino, que en el caso extremo de los Metriorhynchidae presentan patas transformadas en aletas, aleta caudal heterocerca y pérdida de osteodermos. Por otro lado los Crocodylia se encuentran agrupados en un clado mayor, los Eusuchia, los que se caracterizan por la presencia de coanas internas encerradas completamente por un pterigoides, y vértebras procélicas (Huxley 1875).

El otro gran linaje de arcosaurios lo constituyen los Avemetatarsalia, nombre que proviene del griego “metatarso de ave” (Benton 1999). Este clado contiene a todos los arcosaurios más cercanos a las aves que a los cocodrilos, incluyendo al enigmático *Scleromochlus taylori* del Carniano de Escocia (Benton 1999) de posición filogenética aún debatida, junto con los Ornithodira, clado que contiene al ancestro común más reciente de Dinosauria (incluyendo aves), Pterosauria y todos sus descendientes. Los pterosaurios se caracterizan por una serie de modificaciones asociadas a una conducta voladora activa, como el extremo alargamiento de las falanges del dígito IV que sostiene una membrana alar, extrema neumatización de los huesos, y fusión de huesos carpales y tarsales (Kellner 2003, Unwin 2003). Pterosauria agrupa por un lado, una serie de linajes basales que tradicionalmente fueron considerados dentro del parafiletico “Ramphorhynchoidea”, y además un clado derivado conocido como Pterodactyloidea, que incluye a algunas familias que alcanzaron tamaños gigantescos (Witton y Naish 2008). El resto de los Ornithodira constituye un grupo denominado Dinosauria que incluye a arcosaurios gráciles y bípedos como los Lagerpetidae (Irmis *et al.* 2007), el género *Marasuchus* (Sereny y Arcucci 1993) de posición filogenética aún en debate, y los Silesauridae, éstos últimos recientemente obtenidos como grupo hermano de Dinosauria sobre la base de análisis filogenéticos (Langer *et al.* 2010, Nesbitt *et al.* 2010). Los dinosaurios constituyen un grupo monofilético que es popularmente conocido por haber alcanzado una alta diversidad taxonómica y morfológica, ocupando gran variedad de nichos durante el Mesozoico y Cenozoico. Los restos fósiles de dinosaurios más antiguos son hallados en el Carniano de Formación Ischigualasto, en San Juan, Argentina (Martínez *et al.* 2013), sin embargo la presencia de silesáuridos en niveles Anisianos (Nesbitt *et al.* 2010, Peacock *et al.* 2013) y la existencia de potenciales dinosaurios en estratos de la misma edad (Nesbitt *et al.* 2012) extiende el biocron de este clado al menos hasta el Triásico Medio (Brussatte *et al.* 2010b).

En Chile, el registro fósil de los arcosaurios no avianos está evidenciado por representantes de los Pseudosuchia: Aetosauria, Thalattosuchia y Eusuchia, así como restos de neosuquios o mesoeucrocodylios indeterminados. Los Ornithodira están representados por los clados Pterosauria, Silesauridae y Dinosauria. En el caso de los dinosaurios, el registro se encuentra compuesto mayoritariamente por icnitas fósiles y en menor proporción por restos óseos (Rubilar-Rogers *et al.* 2012). Fósiles de arcosaurios no avianos cubren un rango cronoestratigráfico comprendido entre el Triásico medio-superior hasta el Mioceno superior-Plioceno. Estos se concentran mayoritariamente en la zona Norte de nuestro país. Este registro, si bien no es abundante como el conocido para el Mesozoico y Cenozoico de Argentina y Brasil, aporta valiosos datos al conocimiento de la composición y evolución de la biota mesozoica y cenozoica de esta parte de Gondwana.

Abreviaciones institucionales: CPAP: Colección Paleontológica Antártica y Patagónica, Instituto Antártico Chileno. Punta Arenas. MDA: Museo del Desierto de Atacama, Antofagasta, Chile. MGHF: Museo Geológico H. Fuenzalida, Universidad Católica del Norte, Antofagasta, Chile. MPC: Museo Paleontológico de Caldera, Chile. MUHNCAL: Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama, Calama, Chile. SNGM: Servicio Nacional de Geología y Minería. SMNK, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Alemania. SGO.PV: Museo Nacional de Historia Natural. Paleontología de Vertebrados.

DISTRIBUCIÓN Y CONTEXTO GEOLÓGICO DE LOS HALLAZGOS EN CHILE

La mayoría de los hallazgos de arcosaurios no avianos de Chile se concentran en el norte del país, abarcando desde niveles de edad triásica hasta el Neógeno. Reportes de pseudosuquios son conocidos en el Triásico, Jurásico, Paleógeno y Neógeno, siendo particularmente abundantes en el Caloviano-Oxfordiano del Grupo Caracoles y otras unidades de edad y litologías equivalentes en la Región de Antofagasta (Figura 1). En cuanto a los restos óseos de ornitodiros, están representados en su mayoría por dinosaurios de edad Cretácica en el Norte del país, excepto por un par de localidades recientemente descubiertas en la Región de Aysén y Magallanes (Figura 2). Restos de icnitas fósiles (rastros y huellas) atribuibles exclusivamente a dinosaurios y han sido descritas en niveles desde el Jurásico Superior al Cretácico Inferior de varias localidades distribuidas entre las regiones de Iquique, Antofagasta, Atacama y O'Higgins (Figura 3). A continuación se indican las unidades litológicas en las que se han hallado estos materiales fósiles en orden de antigüedad.

Triásico

Estratos del Bordo (Fort 1981)

Unidad inicialmente informal (Fort 1981) enmendada posteriormente por Basso y Mpodozis (2012), conformada por una secuencia volcano-sedimentaria continental que aflora a lo largo del Escarpe del Bordo en las cercanías de Cerro Quimal, Cordillera de Domeyko, Región de Antofagasta (Fort 1981). Originalmente se atribuyó una edad triásica inferior (Fort 1981), la que posteriormente fue ampliada a Triásico indiferenciado sobre la base de la presencia de vertebrados y plantas fósiles (Casamiquela, 1980; Covacevich 1981). Posteriormente Osorio y Rivano (1985) y Breitkreuz *et al.* (1992) propusieron una edad Carbonífero-pérmica para la sucesión sobre la base de ostrácodos y plantas, sin embargo, la confirmación de la presencia de aetosaurios en niveles medios de la unidad (Desojo 2003, Rubilar-Rogers *et al.* 2013) permitió reasignarla al Triásico y posteriormente, dataciones de U-Pb en circones de toba provenientes de niveles inferiores de la sucesión señalaron una edad de $240,8 \pm 0,3$ y $238,7 \pm 0,4$ Ma, indicando el Triásico medio-superior (Basso y Mpodozis 2012).

Jurásico

Formación Lautaro (Segerstrom 1968, Jensen y Vicente 1976)

Esta formación se encuentra en la Región de Atacama. Corresponde a una unidad sedimentaria marina compuesta por areniscas rojas, calizas grises, limolitas calcáreas y limolitas con abundantes invertebrados, entre ellos los *Dactyloceras* sp., *Phymatoceras copiapiensis*, *Litothrochus humboldti*, *Rynchonella* sp., *Terebratulla* sp. y *Weyla alata* (Segerstrom 1968, Martínez *et al.* 2012), así como vertebrados representados por restos fragmentarios de ictiosaurios, plesiosaurios y talattosuquios (Burmeister y Giebel 1861, von Huene 1927, Tavera 1981). En el área del Tranque Lautaro y Río Manflas esta formación presenta sus mayores afloramientos, asignados a una edad sinemuriana-bajociana sobre la base de invertebrados (Jensen y Vicente 1976, Iriarte *et al.* 1999).

Formación Quehuita (Vergara, 1978)

Sucesión sedimentaria principalmente marina de la Cuenca de Tarapacá (expuesta mayormente en la Región de Tarapacá) que sobreyace a rocas de edad Paleozoico-Triásico y subyace en discordancia angular con Formación Macata de edad Titoniano-Hauteriviano (Vergara 1978). De acuerdo a Tomlinson *et al.* (2001a), la Formación Quehuita está compuesta por cinco miembros, uno de ellos de importancia para este capítulo; *Miembro Quehuita*, que sobreyace al Miembro Aquiuño, compuesto por un conglomerado basal, limolitas y calizas. Según Figueroa (2007) se puede acotar la edad de esta unidad como mínimo al Caloviano sobre la base de la presencia de *Kepplerites* sp. y *Bullatimorphites* sp. También se han hallado restos de peces óseos indeterminados (Vergara 1978) y talattosuquios (Gasparini *et al.* 2008) en estos niveles.

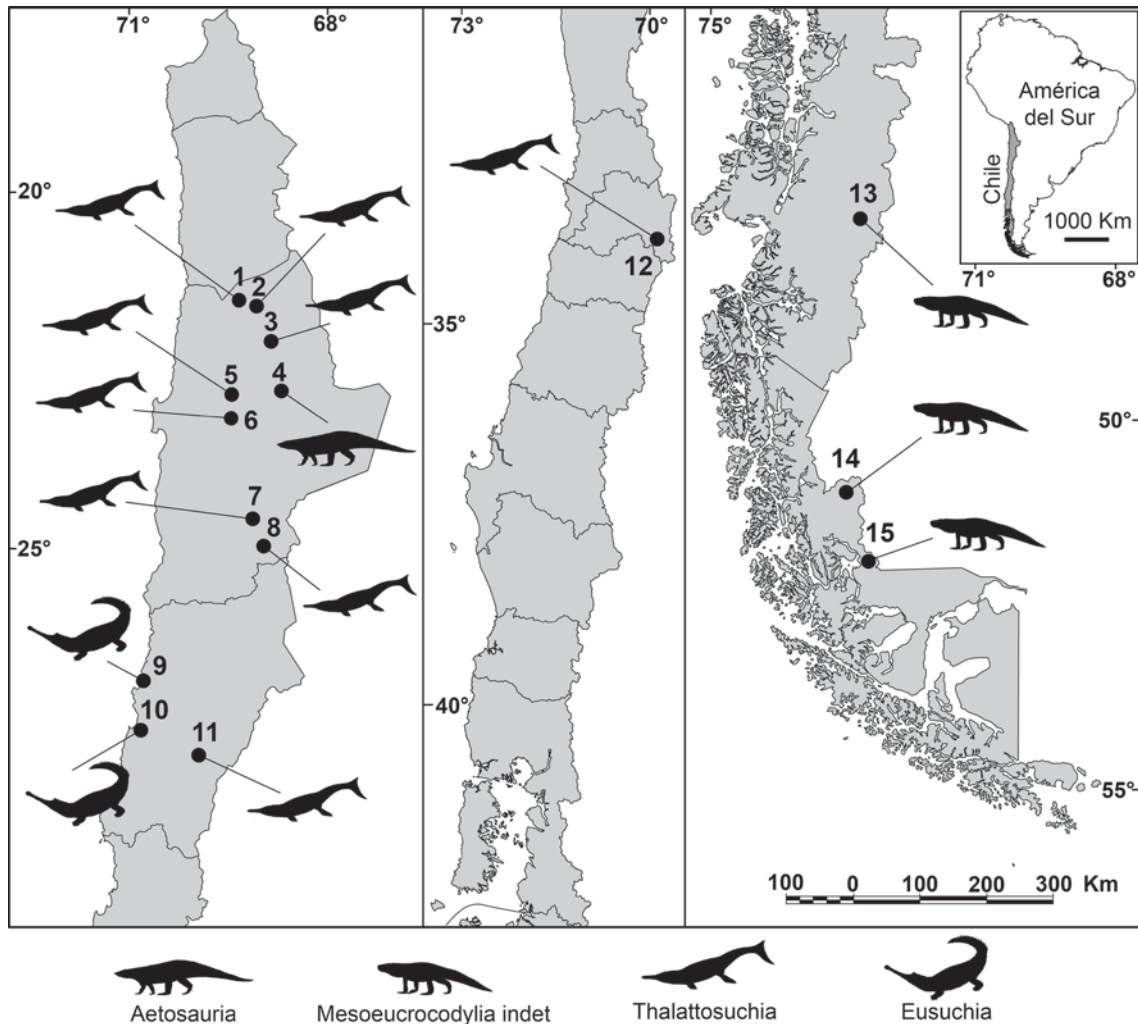


FIGURA 1. Localidades en Chile en donde se han documentado hallazgos óseos de pseudosuquios fósiles. 1) Quebrada Sajasa, Sierra Moreno, Región de Antofagasta. Formación Quinchamale, Miembro inferior, Caloviano medio. 2) Quebrada Cherejara, Región de Antofagasta. Formación Quehuita, Miembro Quehuita, Caloviano inferior. 3) Cerritos Bayos, Calama, Región de Antofagasta. Formación Cerritos Bayos, Oxfordiano. 4) Cerro Quimal, Región de Antofagasta. Estratos El Bordo, Triásico superior. 5) Placilla de Caracoles, Cordillera de Domeyko, Región de Antofagasta. Grupo Caracoles, Formación Mina Chica Caloviano. 6) Cerro Laberinto, Cordillera de Domeyko, Región de Antofagasta. Formación Sierra El Cobre, Miembro Cerro Amarillo, Oxfordiano. 7) Alto de Varas, Región de Antofagasta. Sinemuriano. 8) Sierra de Candeleros, Región de Antofagasta. Caloviano. 9) Bahía Inglesa, Región de Atacama. Formación Bahía Inglesa, Mioceno superior-Plioceno. 10) Bahía Salada, Región de Atacama. Formación Bahía Inglesa, Mioceno medio-Plioceno superior. 11) Quebrada La Iglesia, Región de Atacama. Formación Lautaro, Bajociano. 12) Lo Valdés, Región Metropolitana. Formación Lo Valdés, Titoniano-Hauteriviano. 13) Lago General Carrera, Región de Aysén. Formación Toqui, Titoniano. 14) Sierra Baguales, Región de Magallanes. Formación Man Aike, Eoceno medio-superior. 15) Sierra Dorotea, Puerto Natales, Región de Magallanes. Formación Río Turbio, Eoceno medio-superior.

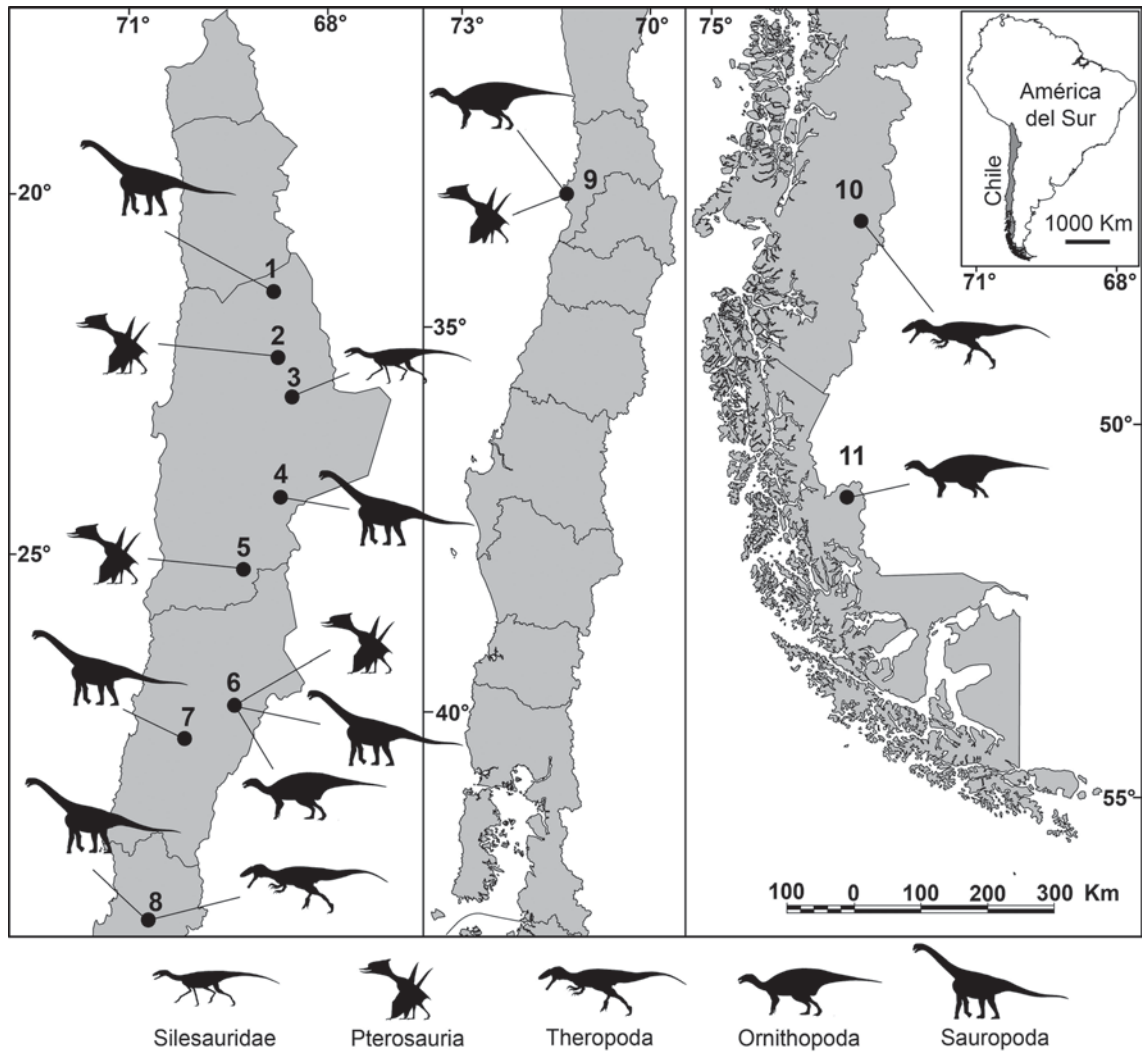


FIGURA 2. Localidades en Chile en donde se han documentado hallazgos de óseos de ornitodiros fósiles.

- 1) El Abra, Región de Antofagasta. Formación Tolar, Cretácico Superior.
- 2) Cerritos Bayos, Calama, Región de Antofagasta. Formación Cerritos Bayos, Miembro Campamento, Oxfordiano.
- 3) Cerro Quimal, Sierra El Bordo, Región de Antofagasta. Estratos El Bordo, Triásico medio-superior.
- 4) Quebrada Pajonales, Región de Antofagasta. Formación Pajonales, Maastrichtiano.
- 5) Quebrada La Carreta, Cordillera de Domeyko, Región de Antofagasta. Cretácico Inferior.
- 6) Cerro La Isla, Región de Atacama. Formación Quebrada Monardes, Cretácico Inferior.
- 7) Cerro Algarrobito y Quebrada La Higuera, Región de Atacama. Formación Hornitos, Cretácico Superior.
- 8) Pichasca, Región de Coquimbo. Formación Viñita, Cretácico Superior.
- 9) Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos Quebrada Municipal, Maastrichtiano inferior.
- 10) Lago General Carrera, Región de Aysén. Formación Toqui, Titoniano.
- 11) Sierra Baguales, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano.

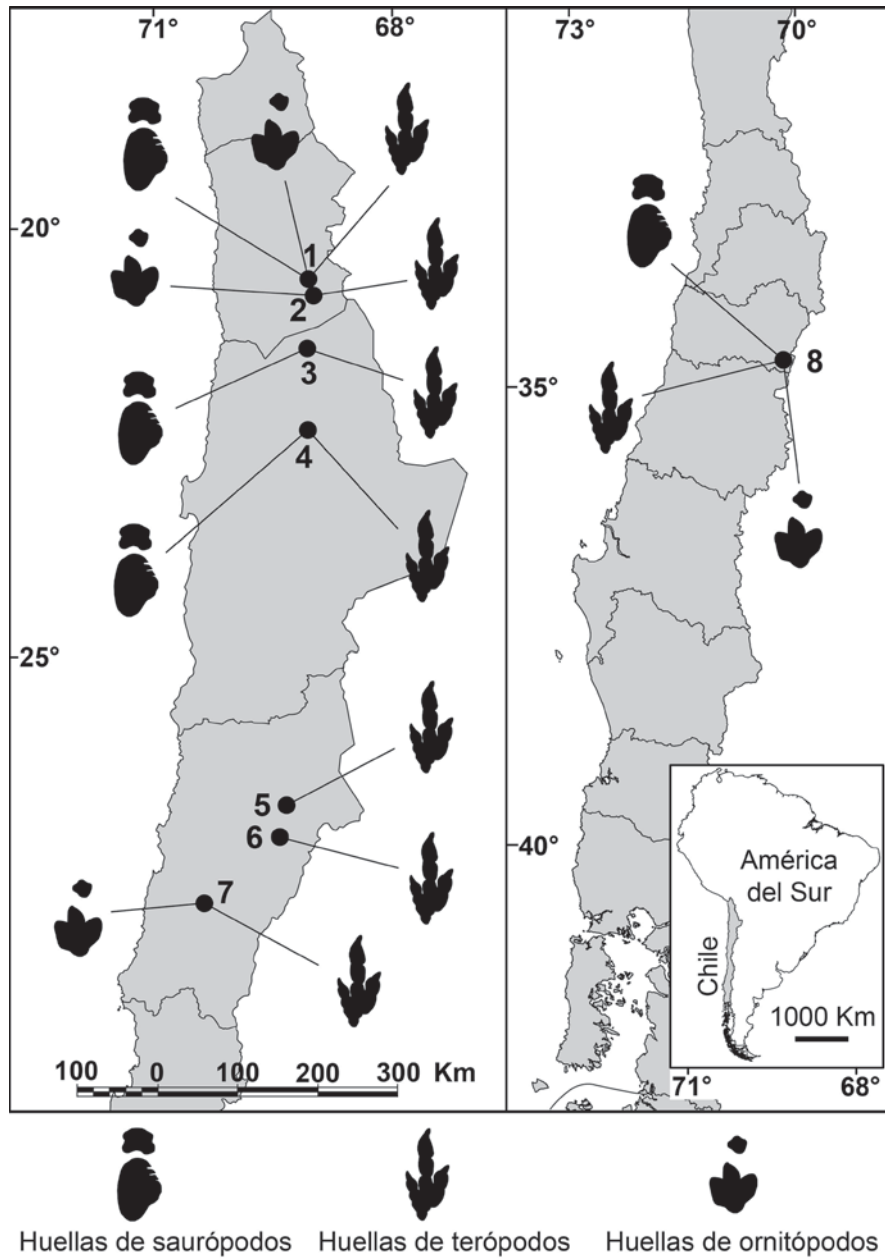


FIGURA 3. Localidades en Chile en donde se han documentado hallazgos de huellas de dinosaurios 1) Quebrada Chacarilla, Región de Tarapacá. Formación Chacarilla, Cretácico Inferior. 2) Quebrada de Huatacondo, Región de Tarapacá. Formación Chacarilla Cretácico Inferior. 3) Quebrada Arca, Región de Antofagasta. Formación Quinchamale, Miembro superior, Kimmeridgiano. 4) San Salvador, Región de Antofagasta. Formación San Salvador, Miembro Estación, Kimmeridgiano. 5) Quebrada Codoceo, Región de Antofagasta. Formación Quebrada Monardes, Cretácico Inferior. 6) Cerro La Isla, Región de Atacama. Formación Quebrada Monardes, Cretácico Inferior. 7) Quebrada La Descubridora, Región de Atacama. Formación Pabellón, Barremiano superior-Aptiano inferior. 8) Termas del Flaco, Región de O'Higgins. Formación Baños del Flaco, Titoniano.

Formación Mina Chica (Harrington 1961)

Sucesión sedimentaria marina expuesta en la Región de Antofagasta, que forma parte del Grupo Caracoles (García 1967), unidad cuyas rocas se depositaron en el margen oriental de la Cuenca de Domeyko (Muñoz 1989) durante el lapso Bajociano-Kimmeridgiano. El Grupo Caracoles se correlaciona parcialmente con la Formación Cerritos Bayos, Formación Sierra El Cobre y Formación El Profeta (Charrier *et al.* 2007). La Formación Mina Chica está conformada por lutitas pardo amarillentas con concreciones e intercalaciones calcáreas. Sobre la base de la presencia de los invertebrados se asigna una edad caloviana para los niveles portadores de vertebrados fósiles, entre éstos últimos talatósquios (Gasparini 1980a).

Formación Cerritos Bayos (Biese 1961, Lira 1989)

Unidad conformada principalmente por sedimentos marinos aflorantes en las inmediaciones de Calama, y dividida en dos miembros: i) Miembro Moctezuma, que corresponde a depósitos transgresivos formados en plataforma y asignados al jurásico Inferior-Medio sobre la base de invertebrados fósiles; ii) Miembro Cerro Campamento, el cual corresponde al miembro superior conformado por depósitos marinos característicos de un régimen regresivo con facies gradualmente más someras, intercalaciones de yeso y otras evaporitas, y niveles de calizas muy laminadas (Charrier *et al.* 2007). Este miembro incluye al menos dos niveles con restos de reptiles marinos (Otero y Soto-Acuña 2010, Yury-Yáñez *et al.* 2013) asociados a ammonoideos de los géneros *Perisphinctes* y *Aspidoceras*, lo que les confiere una edad oxfordiana a los niveles portadores (Biese 1961). Variaciones laterales de estratos del mismo miembro han permitido observar concentraciones de restos óseos articulados coincidentes con el 'banco de vertebrata' descrito por Biese (1961).

Formación Sierra El Cobre (Tobar 1966)

Esta unidad también se encuentra en la Región de Antofagasta. Corresponde a una sucesión sedimentaria de 2600 m de potencia compuesta por calcarenitas, calizas, turbiditas y lutitas, con intercalaciones de yeso en la sección superior (Tobar 1966, Muñoz 1989). Esta unidad es parcialmente correlacionable con el Grupo Caracoles y con la Formación el Profeta (Charrier *et al.* 2007). Del Miembro Cerro Amarillo de esta formación se ha señalado la presencia de ammonoideos de edad oxfordiana (Fernández *et al.* 2011).

Formación Quinchamale (Maksaev 1978, Skarmeta and Marinovic 1981)

Sucesión sedimentaria ubicada en la Región de Antofagasta, cuyo miembro inferior de 1000 m de espesor está compuesto principalmente por limolitas, lutitas e intercalaciones de yeso en la parte superior, con fósiles de invertebrados que otorgan una edad Sinemuriano-Oxfordiano (Maksaev 1978), y un miembro superior continental de 900 m en el que Rubilar-Rogers y Otero (2008) y Rubilar-Rogers (2010) describieron la presencia de huellas de dinosaurios en la sección aflorante de Quebrada Arca. El techo de esta unidad está cubierta por la sucesión volcánica Volcanitas Cuesta de Montecristo (Charrier *et al.* 2007), que es parcialmente correlacionable con Formación Arca de edad Cretácico Temprano (Maksaev 1978), lo que permite acotar la edad de los niveles portadores de icnofósiles al Kimmeridgiano.

Formación San Salvador (Lira 1989)

Unidad sedimentaria expuesta cerca de Calama y compuesta por depósitos continentales que sobreyace concordantemente a la Formación Cerritos Bayos y subyace a las Volcanitas de Cuesta de Montecristo, siendo correlacionable con el miembro superior continental de la Formación Quinchamale de edad Kimmeridgiano (Charrier *et al.* 2007). Moreno *et al.* (2004) describieron huellas de dinosaurios que indican una morfología representativa de formas propias del Kimmeridgiano-Cretácico Inferior.

Formación Baños del Flaco (Klohn 1960)

Esta unidad se encuentra en la cordillera de la Región de O'Higgins. Corresponde a una sucesión sedimentaria conformada por calizas, calizas arenosas y areniscas calcáreas, conglomerados, areniscas glauconíticas y limolitas que aflora en el Valle del Río Tinguiririca y del Río Maitenes (Klohn 1960).

A esta unidad la subyace Formación Río Damas de edad Kimmeridgiano. El ambiente depositacional se corresponde con sedimentos marinos de profundidad, con facies anóxicas y abundantes fósiles de invertebrados. Covacevich *et al.* (1976) y Biró-Bagóczy (1964) asignan una edad Oxfordiana para esta unidad sobre la base de invertebrados, la cual ha sido recientemente enmendada a Titoniano-Berriasiano (Salazar 2012, Salazar y Stinnesbeck en prensa). Casamiquela y Fasola (1968) reportaron la presencia de icnitas en capas continentales del miembro superior del Titoniano (Salazar 2012).

Formación Lo Valdés (González 1963)

Esta unidad se encuentra expuesta en la cordillera de la Región Metropolitana, y corresponde a una secuencia marina conformada por niveles de areniscas, limolitas y calizas, que afloran en el Río El Volcán y Cerro Catedral. La subyace la Formación Río Damas, de edad Jurásico Superior, correspondiente a niveles volcanoclásticos. Mediante biozonación de ammonoideos se puede acotar una edad Titoniano Superior a Hauteriviano Superior para esta formación (Salazar 2012).

Formación Toqui (Suárez y De La Cruz 1994)

Ubicada en la Región de Aysén, esta unidad está conformada por rocas sedimentarias continentales con intercalaciones de cenizas y otras rocas volcano-sedimentarias. En esta unidad fueron hallados los primeros huesos de dinosaurios jurásicos en Chile. Particularmente, los estratos portadores afloran en la parte sur del lago General Carrera, en la Región de Aysén, y alcanzan aproximadamente 100 m de espesor, conformados por una alternancia de areniscas guijarrosas volcanoclásticas verdes y brechas sedimentarias arenosas, con intercalaciones de tobas de lapilli e ignimbritas (De La Cruz y Suárez 2006, Salgado *et al.* 2008). La base de la sucesión corresponde a ignimbritas pardas de 20 m de espesor de donde fueron obtenidas muestras de zircón arrojando una edad de $147 \pm 1,0$ Ma (Salgado *et al.* 2008).

Cretácico

Formación Chacarilla (Galli y Dingman 1962)

Sucesión principalmente clástica con un espesor de 1100 m que se extiende en el sur de la Región de Tarapacá. Los niveles inferiores de esta unidad corresponden a depósitos marinos de edad oxfordiana, mientras que los niveles superiores corresponden a depósitos continentales, cuya edad sugerida es cretácica, sobre la base de la presencia de icnitas de grandes ornitópodos (Blanco *et al.* 2000, Rubilar *et al.* 2000) las que son correlacionables a las icnofacies de *Caririchnium* isp. descritas en yacimientos Cretácicos en Laurasia (Lockley y Wright 2001). A esta unidad le sobreyace la Formación Cerro Empexa (Cretácico Superior-Paleoceno Inferior, Tomlinson *et al.* 2001). De acuerdo a Charrier *et al.* (2007) se puede acotar una edad Kimmeridgiano-Cretácico Inferior para los niveles con huellas de esta formación, basado en correlaciones estratigráficas.

Formación Quebrada Monardes (Mercado 1982)

Esta unidad se encuentra en la Región de Atacama. Corresponde a una secuencia de estratos continentales compuesta por areniscas arcósicas rojas, conglomerados, lutitas y evaporitas que alcanzan un espesor de 1440 m de potencia (Bell y Suárez, 1993) y parte de estos corresponderían a depósitos de origen eólico (Bell, 1991). Esta sucesión sobreyace los niveles marinos jurásicos de Formación Lautaro (Mercado 1982). Se han documentado fósiles de vertebrados para varios niveles de esta formación, los que incluyen icnitas y restos óseos fragmentarios de peces, cocodrilos, dinosaurios y pterosaurios (Bell y Suárez 1989, Bell y Padán 1995).

Formación Pabellón (Biese 1942)

Sucesión sedimentaria marina a transicional que está compuesta principalmente por limolitas y areniscas calcáreas y niveles restringidos que contienen conglomerados con abundante contenido en invertebrados fósiles (Corvalán 1974, Mourgues 2007, Pérez *et al.* 1990). Formación Pabellón infrayace a la Formación Cerrillos de naturaleza volcánica y sedimentaria de edad Cretácico superior (Arévalo 1994, Arévalo 2005) y pertenece al Grupo Chañarcillo (Segerstrom y Parker 1959). La fauna de invertebrados

permite acotar una edad Barremiano tardío-Aptiano temprano a estos niveles (Pérez *et al.* 1990). Huellas de dinosaurios se preservan en niveles inferiores de la sección de edad Barremiano superior (Mourgues 2007).

Formación Tolar (Maksaev 1978)

Sucesión de brechas, conglomerados y areniscas rojas bien estratificadas que conforman un espesor de 1000 m que aflora en el lado occidental de la Cordillera de Domeyko, Región de Antofagasta (Charrier *et al.* 2007). Esta unidad sobreyace concordantemente a Formación Arca de edad Cretácico Temprano y subyace en contacto concordante con Formación Icanche cuyas rocas andesíticas son de edad Eoceno (Maksaev 1978). Se le asigna una edad Cretácico Tardío sobre la base de correlaciones estratigráficas (Charrier *et al.* 2007). De esta formación proviene el titanosaurio *Atacamatitan chilensis* (Kellner *et al.* 2011).

Formación Viñita (Aguirre y Egert 1965)

Sucesión conformada por rocas andesíticas y basaltos con abundantes intercalaciones piroclásticas, definida originalmente en la Región de Atacama y posteriormente extendida hasta la Región de Coquimbo. Los niveles fosilíferos, caracterizados por una matriz sedimentaria rojiza con clastos volcánicos bien seleccionados, presentan fósiles de dinosaurios saurópodos, tortugas y otros vertebrados (Casamiquela *et al.* 1969). Dataciones radioisotópicas de U-Pb indican una edad de 86.77 ± 0.84 Ma, en tanto que dataciones en unidades subyacentes entregan una edad U-Pb de 68.5 ± 6.4 Ma, lo que permite acotar una edad Santoniano-Maastrichtiano para la formación (Pineda y Emparán 2006).

Formación Pajonales (Harrington 1961)

Secuencia sedimentaria continental que comprende areniscas y conglomerados rojizos aflorantes en la Sierra de Almeyda, Región de Antofagasta, que sobreyace a Formación Pular (Brüggen 1942) y subyace a Formación Guanaqueros (Pino y Fuenzalida 1988) estando en contacto con ambas unidades en discordancia angular erosiva (Harrington 1961). Salinas *et al.* (1991b) indican la presencia de huesos de dinosaurios en el miembro inferior de esta unidad. Estos autores le asignan una edad maastrichtiana sobre la base de correlaciones estratigráficas.

Formación Hornitos (Segerstrom 1959)

Secuencia de origen continental ubicada en la Región de Atacama, con niveles de conglomerados masivos y brechas en una matriz de arenisca gruesa, con lentes de areniscas, lutitas calcáreas, calizas y niveles volcánicos de ceniza en el techo de la unidad. En sus afloramientos se han hallado restos de dinosaurios titanosaurios (Chong 1985). Correlaciones estratigráficas y dataciones de K/Ar obtenidas en lavas y cuerpos dioríticos permiten restringir la edad de la formación al Campaniano-Maastrichtiano (Charrier *et al.* 2007; Sepúlveda y Naranjo 1982).

Formación Dorotea (Katz 1963)

Unidad ubicada en la Región de Magallanes, y conformada por areniscas de color variable verde, gris, amarillento, marrón y rojizo, comúnmente con conglomerados lenticulares e intercalaciones de niveles arcillosos. En la parte superior se encuentran niveles calcáreos y nódulos concrecionarios que alcanzan tamaños de hasta un metro. La unidad incluye una rica diversidad fósil con abundantes invertebrados (Katz 1963), mientras que los vertebrados incluyen reptiles marinos (Otero *et al.* 2009), abundantes condriictios (Otero *et al.* 2013) y también dinosaurios (Rubilar-Rogers *et al.* 2013) en la parte norte de los afloramientos que alcanzan la Sierra Baguales, en el límite norte de la Región de Magallanes. El espesor de la unidad es variable, alcanzando *ca.* 350 m en el sur, mientras que en la parte media que aflora en Cerro Cazador esta alcanza casi 1000 m de espesor, desapareciendo hacia el norte y volviendo a aparecer en la Sierra Baguales como una sección más delgada de varias decenas de metros. La edad de esta unidad fue asignada al Campaniano tardío-Maastrichtiano sobre la base de invertebrados marinos (Pérez y Reyes 1978). Evidencia adicional basada en microfósiles (Martínez-Pardo 1965) así como dataciones radioisotópicas en niveles superiores de la unidad (Hervé *et al.* 2004) permiten asignar a estos al Maastrichtiano tardío.

Cenozoico

Formación Man Aike (Feruglio 1938, Piatznitzky 1938, Furque 1973)

Sucesión sedimentaria marina que aflora en Sierra Baguales, al NE de Torres del Paine (anteriormente denominada como Formación Río Baguales), en donde sobreyace en discordancia erosiva a Formación Dorotea de edad maastrichtiana, y subyace en paracorcondancia a Formación Río Leona de edad Oligoceno Tardío-Aquitaniense. Esta unidad está compuesta de areniscas y conglomerados con una potencia de 300 m, depositadas en un ambiente estuarino (Le Roux *et al.* 2010). De esta formación se indica una gran abundancia de dientes de condriactios, algunos de los cuales presentan un rango cronoestratigráfico acotado al Eoceno medio-superior (Otero *et al.* 2013), así como restos de reptiles (Otero *et al.* 2012), improntas foliares y trazas. Por otra parte dataciones de U-Pb en circones detríticos otorgan una edad de 40-36 Ma (Gutiérrez *et al.* 2013). La Formación Man Aike es parcialmente correlacionable con la Formación Río Turbio.

Formación Río Turbio (Feruglio 1938; *sensu lato*. Enmendada por Hünicken 1955; *sensu* Malumián y Caramés 1997).

Esta unidad, originalmente definida en Argentina, aflora en la parte noreste de Puerto Natales, Región de Magallanes. Está compuesta por intercalaciones de areniscas, conglomerados y niveles coquináceos (Hünicken 1955). Sobre la base de la fauna de invertebrados (Griffin 1991), así como la fauna de microfósiles y correlaciones estratigráficas (Malumián y Caramés 1997), se le asigna una edad Eoceno medio-tardío. También se han documentado abundantes pero fragmentarios restos de vertebrados como elasmobranquios (Otero *et al.* 2007; Otero y Suárez 2008), aves (Sallaberry *et al.* 2010), anuros (Otero *et al.* 2014), tortugas y cocodrilos (Otero *et al.* 2012).

Formación Bahía Inglesa (Rojo 1895)

Secuencia marina compuesta por areniscas fosfáticas, conglomerados, coquinas, limos y arcillas (Godoy *et al.* 2003), expuestas en la costa de la Región de Atacama. Sobreyace la unidad Gravas de Angostura, de edad Oligoceno-Mioceno Temprano y en el techo presenta un contacto discordante con Los Estratos de Caldera, de edad Pleistoceno (Marquardt *et al.* 2000). La edad de esta formación es acotada a Mioceno Medio a Plioceno Temprano sobre la base de microfósiles (Herm 1969, Marchant *et al.* 2000), moluscos (Herm 1969, Guzmán *et al.* 2000) correlaciones estratigráficas y dataciones radioisotópicas K-Ar (Marquardt *et al.* 2000), mientras que Achurra *et al.* (2009) acota la edad a Mioceno medio-Plioceno tardío sobre la base de foraminíferos y dataciones de Sr, lo que es consistente con la distribución cronoestratigráfica de algunos taxa de elasmobranquios de la formación (Suárez y Marquardt 2003). Existen al menos cinco localidades fosilíferas con vertebrados, Las Arenas, Mina Fosforita, El Morro, Los Negros y Bahía Salada.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Reptilia Linnaeus, 1758

Diapsida Osborn, 1903

Archosauria Cope, 1869

Pseudosuchia Zittel, 1887 (*sensu* Nesbitt, 2011)

Suchia Krebs, 1974

Aetosauria Lydekker, 1889

Chilenosuchus Casamiquela, 1980

Chilenosuchus forttae Casamiquela, 1980

(No figurado)

Chilenosuchus forttae: Casamiquela 1980.

Chilenosuchus forttae: Desojo 2003.

Material—SNGM 987, sintipo. Esqueleto poscranial desarticulado. Comprende impresiones de

placas dérmicas, huesos apendiculares, cintura pélvica y pectoral, costillas y gastralias, todos contenidos en tres lajas. Cerro Quimal, Región de Antofagasta. Niveles medios de la unidad Estratos El Bordo, Triásico medio-superior.

Comentarios—Este material fue descrito por Casamiquela (1980) refiriéndolo a una nueva forma de aetosaurio. Desojo (2003), reestudió el material confirmando la correcta asignación como género nuevo dentro de Aetosauria. La morfología de los osteodermos paramediales, laterales y ventrales sugiere una afinidad con aetosaurios de la subfamilia *Typothoracisinae* (Desojo *et al.* 2012), sin embargo no se han realizado análisis filogenéticos para corroborar esta hipótesis. Junto con la confirmación de la asignación del material original a Aetosauria, Desojo (2003) reafirmó la edad triásica para los estratos portadores, la que ha sido respaldada con dataciones de U-Pb que entregan una edad Triásico Medio para los niveles inferiores de la unidad portadora (Basso y Mporozis 2012).

LORICATA Merrem, 1820

CROCODYLIFORMES Walker, 1968

CROCODYLIFORMES Hay, 1930

Crocodyliformes indet.

(No figurado)

Crocodyliformes indet.: Lio *et al.* 2011.

Material—CH8059 (número de campo), restos poscraneales asociados, incluyendo un fémur derecho, una vértebra dorsal posterior y varios osteodermos. Cercanías del Lago General Carrera, Región de Aysén. Formación Toqui, Titoniano.

Comentarios—Este material fue preliminarmente estudiado por Lio *et al.* (2011), dándose a conocer como el primer crocodylomorfo no marino del Mesozoico de Chile. Los restos provienen de niveles continentales de la Formación Toqui en Aysén, de donde se ha descrito la presencia de terópodos (Salgado *et al.* 2008) y otros dinosaurios aún no descritos (Lio *et al.* 2011). La morfología de los osteodermos y del fémur sugieren que este ejemplar corresponde a un crocodylomorfo Neosuchia y la presencia de vértebras ancílicas excluye alguna afinidad con neosquios derivados como los Eusuchia (Lio *et al.* 2011). Este material reviste especial interés debido a que los registros de Crocodyliformes no marinos para el Jurásico de Sudamérica son aún escasos (Pol *et al.* 2013).

MESOEUCROCODYLIA Whetstone y Whybrow, 1983

Mesoeucrocodylia indet.

(Figura 4)

Mesoeucrocodylia indet.: Otero *et al.* 2012.

Material—SGO.PV.6654, Dos fragmentos craneales y dos osteodermos. Sierra Dorotea, Puerto Natales. Formación Río Turbio, Eoceno medio-tardío. SGO.PV.6578, un fragmento craneal indeterminado. Sierra Baguales, norte de la Región de Magallanes. Formación Man Aike, Eoceno medio-superior.

Comentarios—Estos materiales corresponden a restos fragmentarios, sin embargo se distinguen en ellos suturas craneales con interdigitaciones y ornamentación superficial que son típicas de huesos de cocodylomorfos. Por otro lado, la presencia de perforaciones dorsales profundas y semicirculares en los osteodermos mencionados es característica de cocodrilos del grupo Neosuchia, así como también en algunos Notosuchia como *Araripesuchus* (Ortega *et al.* 2000) y en Peirosauridae (Marinho *et al.* 2006), por lo que al menos se puede referir el material a crocodylomorfos mesoeucrocodylios. Durante el Paleógeno el registro fósil de Crocodyliformes en Sudamérica se reduce a sólo tres linajes: Sebecidae, grupo cuyos

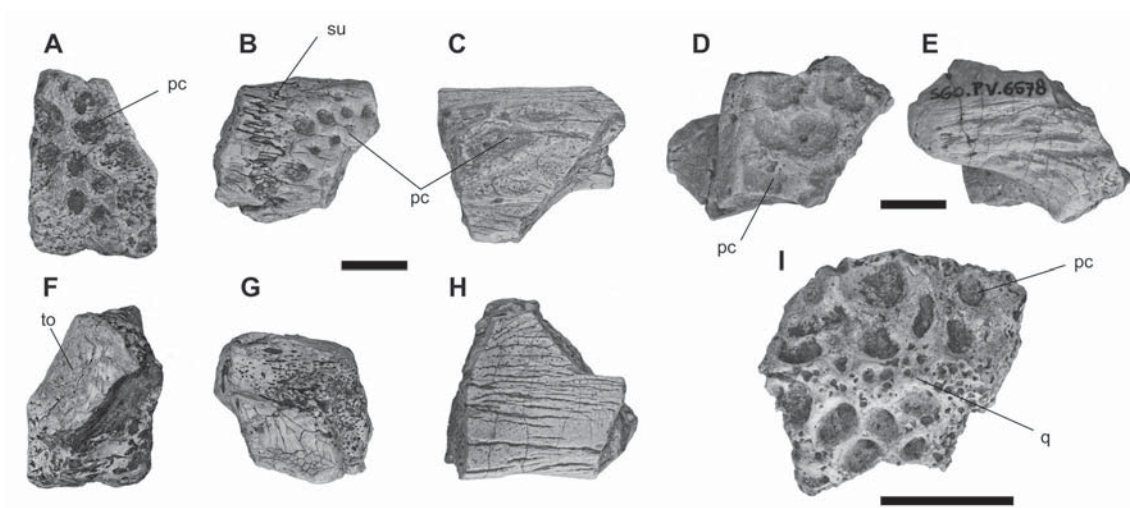


FIGURA 4. Mesoeucrocodylia indet., provenientes de niveles de edad Eoceno medio-superior de la Región de Magallanes. SGO.PV.6654, fragmento de posible frontal en A) vista dorsal, F) vista ventral. Fragmento de techo craneal, probablemente frontal y postorbital en B) vista dorsal, G) vista ventral. Fragmento craneal indeterminado en C) vista externa?, H) vista interna. Fragmento de osteodermo dorsal en I) vista dorsal. SGO.PV.6578, fragmento craneal indeterminado en D) vista externa, E) vista interna. Abreviaciones anatómicas: pc, perforaciones circulares; q, quilla; su, sutura; to?, techo de la órbita.

osteodermos presentan una morfología particular (Martin, en prensa) que difiere de lo descrito en el material de Magallanes; Dyrosauridae, cocodrilos fundamentalmente marinos y que se extinguen en el Eoceno; Crocodylia, que incluye a cocodrilos modernos. Sin embargo se requiere de material adicional y más completo para determinar la asignación de los ejemplares a un nivel taxonómico más exclusivo.

NEOSUCHIA Benton y Clark, 1998

THALATTOSUCHIA Frass, 1902

Thalattosuchia indet.

(No figurado)

Mesosuchia: Chong-Díaz y Gasparini 1972.

Teleosauridae: Gasparini 1980b.

Thalattosuchia indet.: Gasparini *et al.* 2000.

Material—MGHF 3601, Metatarsos I-IV de la extremidad derecha. Alto de Varas, Región de Antofagasta. Niveles sinemurianos (unidad no confirmada).

Comentarios—Este material fue originalmente descrito por Chong y Gasparini (1972) como tentativamente pertenecientes a un cocodrilo marino de la familia Teleosauridae. Sin embargo la ausencia de rasgos que permitan diferenciarlo de cocodrilos Metriorhynchidae sólo permite la asignación de los restos a un Thalattosuchia indeterminado (Gasparini *et al.* 2000). El material consiste en cuatro metatarsos articulados en posición anatómica parcialmente preservados, cuyas epífisis son lateralmente comprimidas y dorsoventralmente expandidas. La presencia de teleosáuridos en el Jurásico medio de Chile ha sido históricamente propuesta sobre la base de restos fragmentarios (Burmeister y Giebel 1861) sin embargo estas asignaciones taxonómicas han sido posteriormente desestimadas (von Huene 1927, Otero *et al.* este

volumen) por lo que MGHF 3601 podría constituir la única potencial evidencia de talatosuquios tempranos en Chile a juzgar por la edad de los materiales; sin embargo se requiere de especímenes más completos para confirmar la presencia del grupo.

Thalattosuchia indet.
(No figurado)

Mesosuchia (*Geosaurus?*): Gasparini 1985.

Thalattosuchia indet.: Gasparini y Fernández 1997.

Material—Vértebra cervical (repositorio desconocido). Lo Valdés, RM. Formación Lo Valdés, Titoniano-Hauteriviano.

Comentarios—Gasparini (1985), Gasparini y Fernández (1997), y Pol y Gasparini (2007) mencionaron una vértebra cervical referible a *Cricosaurus araucanensis*, encontrada por L. Biró (Universidad de Concepción) en rocas Titonianas de Formación Lo Valdés en Chile Central. Sin embargo el material no fue adecuadamente descrito ni figurado, y actualmente se desconoce el repositorio.

METRIORHYNCHOIDEA Fitzinger, 1843

Metriorhynchoidea indet.
(No figurado)

'*Ichthyosaurus acutirostris*': Tavera 1981.

Metriorhynchus sp.: Gasparini *et al.* 2000.

Metriorhynchoidea indet.: Soto-Acuña y Otero 2014

Material—T 330, cráneo incompleto, carente de porción rostral (repositorio desconocido). Quebrada de la Iglesia, Región de Atacama. Niveles superiores de la Formación Lautaro, Bajociano inferior.

Comentarios—Este material fue originalmente referido a *Ichthyosaurus acutirostris* por Tavera (1981), estando asociado a ammonoideos referidos por dicho autor a *Sphaeroceras submicrostoma* y *Hammatoceras gerthi*. Posteriormente Gasparini *et al.* (2000) reestudian el material refiriéndolo a *Metriorhynchus* sp. El cráneo, mal preservado, presenta las órbitas lateralmente orientadas y los frontales muy expandidos, estando la barra supratemporal confinada a un puente óseo angosto. La barra postorbital-escamosal forman un borde cuadrangular en el borde posterolateral de la fosa supratemporal, rasgo que permitió a Gasparini *et al.* (2000) referir el material al género *Metriorhynchus*, sin embargo esta morfología está ampliamente extendida entre los Metriorhynchoidea (Young y Andrade, 2009; Young *et al.* 2010). Recientes análisis cladísticos han incorporado a este espécimen, resultando en una posición basal dentro de los Metriorhynchoidea, grupo que incluye a todos los talatosuquios más cercanos a *Metriorhynchus* que a *Teleosaurus* (Cau *et al.* 2011, Young *et al.* 2010), siendo esto consistente con la antigüedad del ejemplar. Lamentablemente el material se encuentra actualmente perdido.

METRIORHYNCHIDAE Fitzinger, 1843

Metriorhynchidae indet.
(Figura 5)

Metriorhynchidae indet.: Yury-Yáñez *et al.* 2013.

Metriorhynchidae indet.: Soto-Acuña y Otero 2014

Material—MUHNCAL.20170, molde natural de endocráneo. MUHNCAL.20152a-b, vértebras caudales articuladas. Cerritos Bayos, Calama, Región de Antofagasta. Formación Cerritos Bayos, Oxfordiano.

Comentarios—MUHNCAL.20170 consiste en un relleno interno natural de un cráneo, que preserva parte del rostro y la región orbital izquierda. La fina preservación del material permite observar estructuras blandas como las glándulas de la sal y vasos sanguíneos, así como el relleno de los conductos

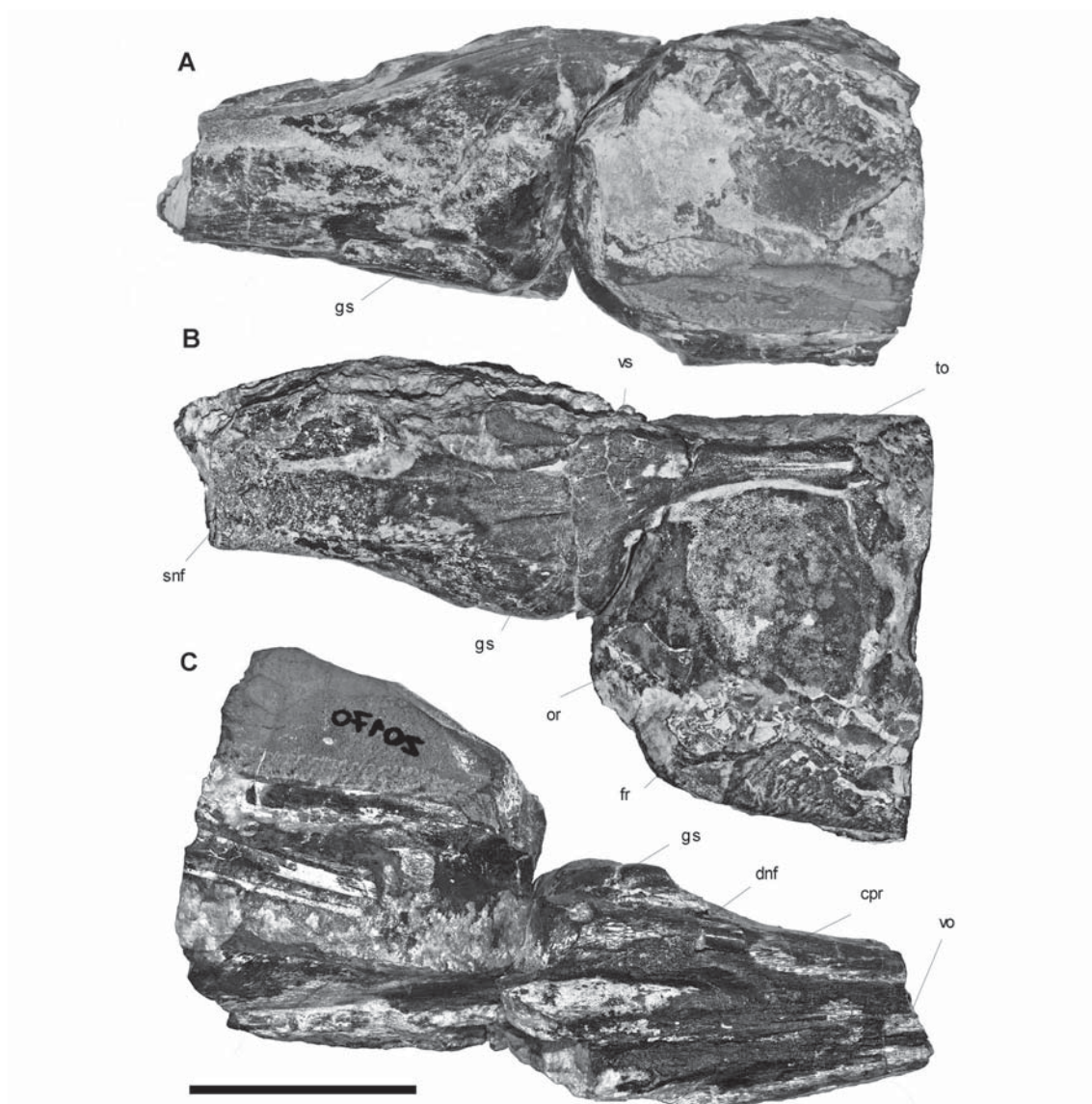


FIGURA 5. Metriorhynchidae indet., molde natural endocraneal proveniente de Cerritos Bayos, Calama. Formación Cerritos Bayos (Oxfordiano). A), vista lateral izquierda; B), vista dorsal; C), vista ventral (imagen invertida). Abreviaciones anatómicas: cpr, coana primaria; dnf, ducto nasofaríngeo; fr, frontal; gs, glándula de la sal; or, órbita; to, tracto olfatorio; vo, vómer; vs, vasos sanguíneos.

nasofaríngeos. La sección transversal del rostro es notablemente más grácil que la preservada en secciones transversales de “*Metriorhynchus*” *casamiquelai* (Soto-Acuña *et al.* 2012) y más robusta que los moldes endocraneales referidos a *Cricosaurus araucanensis*, del Titoniano de la Cuenca Neuquina, Argentina (Fernández y Gasparini, 2000; Fernández y Gasparini, 2008; Fernández y Gasparini, 2009; Herrera *et al.* 2013). MUHNCAL.20152 comprende dos bloques de arenisca que preserva una porción axial caudal articulada y algunos elementos pélvicos, entre ellos un posible isquion.

GEOSAURINAE Lydekker, 1889

Metriorhynchus von Meyer, 1830

“Metriorhynchus” casamiquelai Gasparini y Chong, 1977

(Figura 6)

Metriorhynchus sp.: Chong-Díaz y Gasparini 1976 (MGHF 1-08573).

Metriorhynchus casamiquelai: Gasparini y Chong 1977 (MGHF 1-08573).

Thalattosuchia indet.: Chong-Díaz y Gasparini 1976 (SGO.PV.249).

Thalattosuchia indet.: Gasparini y Chong 1977 (SGO.PV.249).

Metriorhynchus casamiquelai: Gasparini *et al.* 2000 (MGHF 1-181097)

“Metriorhynchus” casamiquelai: Young *et al.* 2009 (MGHF 1-181097)

Purranisaurus casamiquelai: Young *et al.* 2010 (MGHF 1-181097)

Metriorhynchus casamiquelai: Soto-Acuña *et al.* 2012 (SGO.PV.249).

“Metriorhynchus” casamiquelai: Young *et al.* 2012 (MGHF 1-181097)

“Metriorhynchus” casamiquelai: Soto-Acuña y Otero 2014 (SGO.PV.249).

“Metriorhynchus” casamiquelai: Herrera *et al.* 2015 (MGHF 1-181097)

Material—MGHF 1-08573 (holotipo originalmente numerado como IIG 1-08573), cráneo y mandíbula articulados. Quebrada Sajasa, Sierra Moreno, Región de Antofagasta. Formación Quinchamale, Miembro inferior, Caloviano medio. SGO.PV.249, cráneo con mandíbulas articuladas, carente de porción

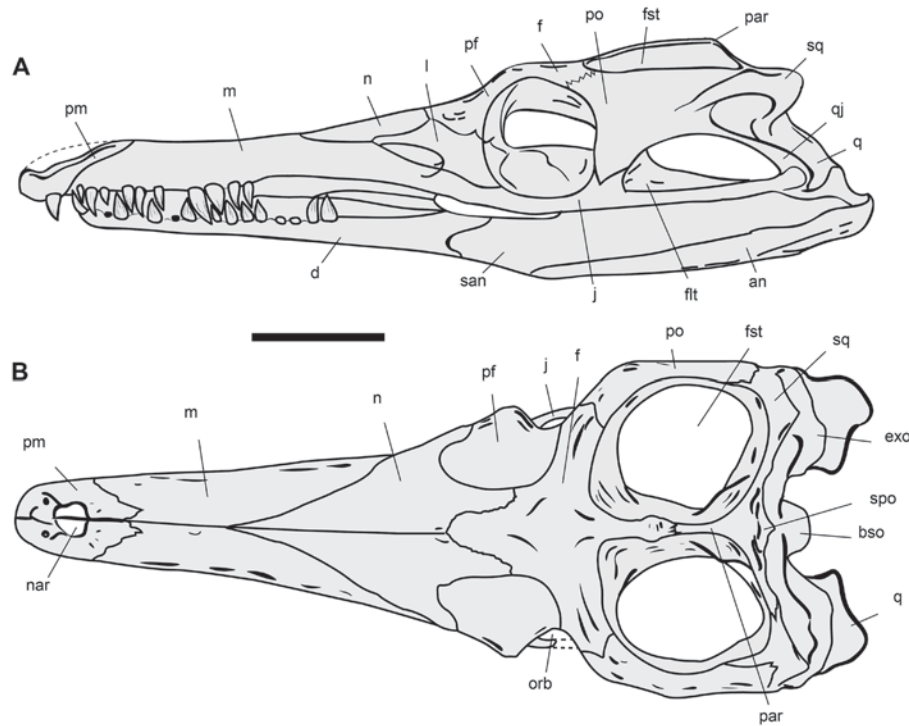


FIGURA 6. *“Metriorhynchus” casamiquelai*, esquema interpretativo de MGHF 1-08573. A) vista dorsal del cráneo, B) vista lateral izquierda del cráneo (basado en Gasparini y Chong 1977 y Gasparini *et al.* 2000). Abreviaciones anatómicas: an, angular; bso, basioccipital; d, dentario; exo, exoccipital; f, frontal; flt, fosa laterotemporal; fst, fosa supratemporal; j, yugal; l, lacrimal; m, maxilar; n, nasal; nar, narina; orb, órbita; par, parietal; pf, prefrontal; po, postorbital; q, cuadrado; qj, cuadratoyugal; san, surangular; spo, supraoccipital; sq, escamoso.

Barra de escala = 10 cm.

rostral. Sierra Moreno, Región de Antofagasta. Formación Quinchamale, Caloviano medio. MGHF 1-181097, porción anterior de neurocráneo. Sierra Candeleros, Región de Antofagasta. Caloviano.

Comentarios—El holotipo de *M. casamiquelai* (MGHF 1-08573) consiste en un cráneo articulado, cuadrangular y de rostro relativamente corto en comparación a otros metriorrínquidos. La superficie de los huesos craneales y rostrales carecen de ornamentación y la sutura premaxilar-maxilar tiene forma de M (Gasparini y Chong 1977, Gasparini *et al.* 2000). Las órbitas están orientadas lateralmente, el frontal es expandido y las fosas temporales son amplias y tienen forma cuadrangular, con el borde anteromedial en ángulo recto y la apertura de la carótida es grande, rasgos que son distintivos de Metriorhynchidae. Entre los caracteres que permiten diagnosticar esta especie están la presencia de una depresión bien marcada en el área interorbital del frontal, mientras que el borde superior de la órbita es elevado, y la barra frontoparietal es alta y plana. A diferencia de “*Metriorhynchus*” *westermanni* el supraoccipital no participa del borde superior del foramen magno (Gasparini *et al.* 2008). La posición filogenética de este taxón ha sido controvertida en los últimos años. Young *et al.* (2009) propone excluir a “*M.* *casamiquelai*” del género *Metriorhynchus* e incluirlo dentro de los Geosaurinae. Posteriormente Young *et al.* (2010) transfiere a “*M.*” *casamiquelai* y “*M.*” *westermanni* al género *Purranisaurus*, cuya especie tipo *Purranisaurus potens* fue fundado sobre la base de un cráneo proveniente de Formación la Vaca Muerta (Titoniano-Berriasiano) en la Provincia de Neuquén (Gasparini 1973, Rusconi 1948). Debido a que el material tipo de *Purranisaurus potens* no estaba adecuadamente descrito, Young *et al.* (2012) excluye a este taxón de su análisis filogenético, regresando a las especies chilenas a un estatus de dudosa identidad genérica. La reciente re-descripción de *P. potens* confirma las evidentes diferencias morfológicas entre la especie argentina y las formas chilenas (Herrera *et al.* 2015), hipótesis que es mantenida en este trabajo a la espera de una re-descripción del material chileno y una eventual reasignación genérica.

“*Metriorhynchus*” *westermanni* Gasparini, 1980
(No figurado)

Metriorhynchidae: Gasparini 1979.

Metriorhynchus westermanni: Gasparini 1980a.

Material—MGHF 1-010199 (holotipo originalmente catalogado como McMJ 1151r), porción posterior de cráneo y mandíbula (Gasparini 1980a). Placilla de Caracoles, Región de Antofagasta. Formación Mina Chica, Caloviano Inferior-Medio. MDA1, cráneo incompleto, carente de rostro (Gasparini *et al.* 2008). Quebrada Cherejara, Sierra del Medio, Región de Antofagasta. Formación Quehuita, Miembro Quehuita, Caloviano inferior.

Comentarios—Esta especie se distingue de “*Metriorhynchus*” *casamiquelai* por la ausencia de un techo deprimido en la región interorbital, frontal y parietal en el mismo plano, pilar postorbital angosto y superficial y las coanas sin división por un septo medial. Gasparini *et al.* (2000) sinonimizan esta especie con *M. casamiquelai*, sin embargo más recientemente se revalidó como especie sobre la base de nuevo material referido que permitió complementar la diagnosis original (Gasparini *et al.* 2008).

“*Metriorhynchus*” aff. *westermanni* Gasparini 1980
(No figurado)

Metriorhynchus aff. *westermanni*: Fernández *et al.* 2011.

Material—MDA2, porción posterior de neurocráneo. Cerro Laberinto, Cordillera de Domeyko, Región de Antofagasta. Formación Sierra El Cobre, Oxfordiano.

Comentarios—Si bien este espécimen es fragmentario, presenta un buen grado de preservación de las suturas, forámenes craneales y la anatomía interna que han permitido una detallada descripción craneal (Fernández *et al.* 2011). Estos autores confieren el material a “*Metriorhynchus*” aff. *westermanni* sobre la base de la presencia de una cresta frontoparietal horizontal, el supraoccipital que participa del borde superior del foramen magnum, una sutura sin interdigitaciones evidentes entre el supraoccipital y el

exoccipital, un proótico triangular en vista lateral y una fosa trigeminal desarrollada cadastral al trigeminal. El espécimen fue hallado en asociación con *Perisphinctes andium*, lo que otorga una edad Oxfordiana, más joven que el holotipo de *M. westermanni*.

EUSUCHIA Huxley, 1875

Eusuchia indet.
(Figura 7)

Crocodyliformes indet.: Walsh y Suárez 2005.

Crocodyliformes indet.: Rubilar-Rogers y Suárez 2007.

Eusuchia indet.: Soto-Acuña y Otero 2014.

Material—SGO.PV.836, SGO.PV.1100, SGO.PV.1101, MPC-7800, MPC-7801, MPC-7802, MPC-7803, MPC-7804, 7805, 9 dientes aislados; SGO.PV.1098, SGO.PV.1102, SGO.PV.22202, vértebras dorsales; SGO.PV.1097, vértebra caudal; SGO.PV.1099, osteodermo; SGO.PV.833, porción proximal de tibia derecha. Localidad “Mina Fosforita”, Caldera Región de Atacama. Formación Bahía Inglesa, Mioceno medio – Plioceno superior.

Comentarios—Los dientes descritos son cónicos, recurvados, con finas estriaciones longitudinales en la corona y presentan un tamaño variable. La mayoría de los ejemplares carecen de carena y cuando está presente es muy incipiente. Las vértebras dorsales y caudales presentan centros marcadamente procélicos, rasgo distintivo de cocodrilos eusuquios (Huxley 1875). El único osteodermo conocido presumiblemente corresponde a uno dorsal. Posee una quilla prominente y está fuertemente ornamentado con forámenes y surcos radiales. Ninguno de estos materiales ha sido encontrado en asociación y no permite una asignación más exclusiva dentro de los Eusuchia, aunque su edad neógena respalda su posible pertenencia al grupo corona Crocodylia.

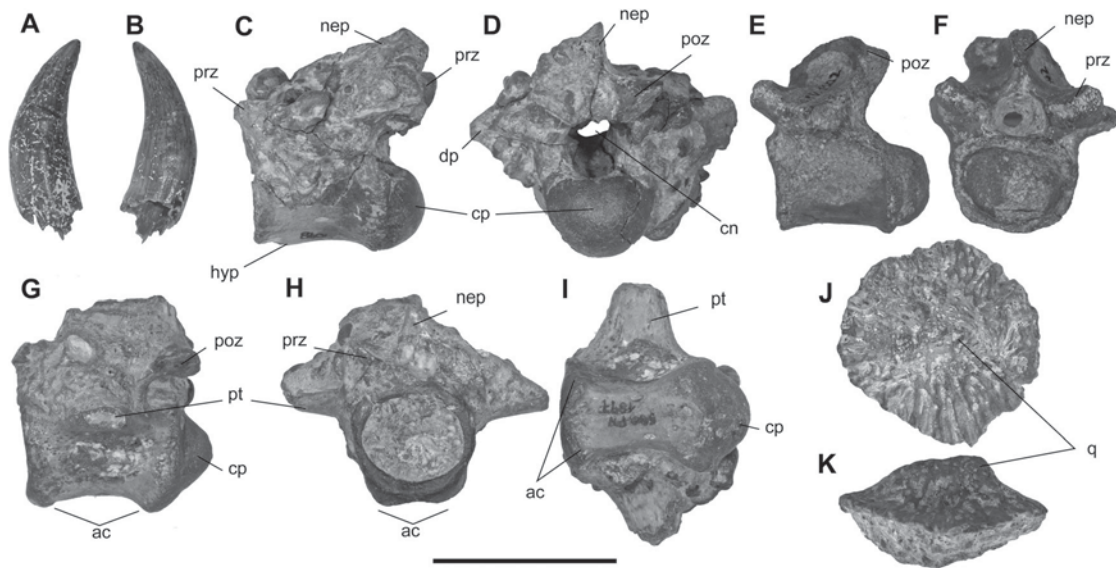


FIGURA 7. Crocodylia indet. A) diente en vista labial, B) vista lingual. C) SGO.PV.1098, vértebra dorsal en vista lateral izquierda, D) vista caudal. E) SGO.PV.1102, vértebra presacral indeterminada en vista lateral izquierda, F) vista rostral. G) SGO.PV.1097, vértebra caudal anterior en vista lateral izquierda, H) vista rostral, I) vista ventral.

J) SGO.PV.1099, osteodermo en vista dorsal, K) vista lateral. Abreviaciones anatómicas: ac, articulación para los chevrones; cn, canal neural; cp, cóndilo posterior; diap, diapófisis; hyp, hipapófisis; nep, neurapófisis; poz, poszigapófisis; prz, prezigapófisis; pt, proceso transversal; q, quilla. Barra de escala = 5 cm.

GAVIALOIDEA Hay, 1930

Gavialoidea indet.
(Figura 8)

Crocodyliformes indet.: Walsh y Suárez 2005.

Crocodyliformes indet.: Rubilar-Rogers y Suárez 2007.

Gavialoidea indet.: Soto-Acuña y Otero 2014.

Material—SGO.PV.834, SGO.PV.1096, fragmentos de dentarios. Localidad de “Las Arenas”, Caldera, Región de Atacama. SGO.PV.22200, porción sinfisial de dentario derecho; SGO.PV.22203, fragmento de mandíbula con dentario y esplenial articulados; SGO.PV. 1095, porción de dentario; SGO.PV.1094, SGO.PV.22201, vértebras cervicales. Localidad “Mina Fosforita”, Caldera Región de Atacama. Formación Bahía Inglesa, Mioceno medio-Plioceno superior.

Comentarios—A pesar de la naturaleza fragmentaria de los materiales mencionados y a la, hasta ahora, ausencia de ejemplares asociados, existe abundante evidencia de cocodrilos longirrostrinos en Formación Bahía Inglesa (Walsh y Suárez 2005). La presencia de procelia en las vértebras cervicales indica su pertenencia a cocodrilos eusuquios, mientras que el bajo desarrollo de las hipapófisis ventrales sugiere afinidades con cocodrilos gavialoideos (Jouve *et al.* 2006). Entre los materiales destaca SGO.PV.22200, que

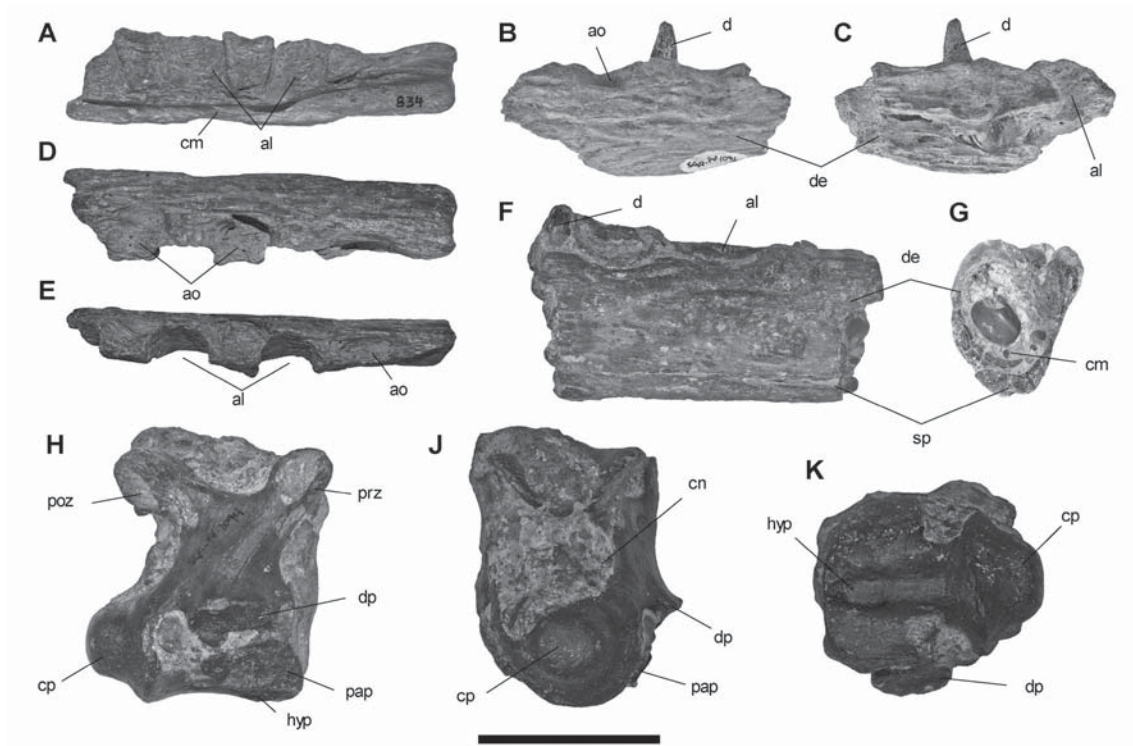


FIGURA 8. Gavialoidea indet. A) SGO.PV.834. Fragmento de dentario en vista medial, B) vista lateral, C) vista oclusal. D) SGO.PV.1096 fragmento de dentario con diente en posición anatómica en vista lateral, E) vista medial. F) SGO.PV.1095, fragmento de rama mandibular con dentario y esplenial preservados en vista lateral, G) sección transversal. H) SGO.PV.1094, vértebra cervical en vista lateral derecha, J) vista caudal y K) vista ventral. Abreviaciones anatómicas: ao, agujero de oclusión; al, alvéolo; cm, canal meckeliano; cn, canal neural; cp, cóndilo posterior; d, diente; de, dentario; dp, diapófisis; hyp, hipapófisis; sp, esplenial; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; pap, parapófisis. Barra de escala = 5 cm.

corresponde a la porción más rostral de una sínfisis mandibular. Ésta preserva siete alvéolos con algunos dientes en posición y carece de una expansión lateral en el extremo rostral, observado en algunos gaviálidos del Neógeno sudamericano como *Piscogavialis jugaliperforatus* (Krause 1988). Este material representa el registro fósil más tardío de Crocodyliformes de Chile.

AVEMETATARSALIA Benton, 1999

PTEROSAURIA Kaup, 1834

aff. Pterosauria indet.

(No figurado)

aff. Pterosauria indet: Otero y Soto-Acuña 2012.

Material—SGO.PV.6505, una diáfisis de hueso apendicular indeterminado y un hueso elongado apendicular, posiblemente un fémur, ambos asociados. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano inferior.

Comentarios—Los materiales mencionados corresponden a fragmentos de diáfisis con paredes óseas muy delgadas y un lumen medular amplio. En uno de los elementos existe una sección subtriangular en uno de los extremos. Estos rasgos son coherentes con las descripciones de huesos apendiculares de pterosaurios (Fastnacht 2005, Wellnhofer 1991). Sin embargo, debido a la naturaleza fragmentaria del material y la ausencia de rasgos diagnósticos no es posible una determinación más exclusiva dentro del grupo, por lo que se requiere material más completo para confirmar la presencia de pterosaurios en el Maastrichtiano de Chile.

Pterosauria indet.

(No figurado)

Pterosauria indet.: Yury-Yáñez *et al.* 2013.

Material—MUHNCAL.20148, porción rostral de cráneo. Cerritos Bayos, cercanías de Calama, Región de Atacama. Formación Cerritos Bayos, Oxfordiano.

Comentarios—El material fue anteriormente mencionado por Yury *et al.* (2013), y consiste en una porción craneal expuesta en vista lateral izquierda, preservada en dos bloques de una concreción, asociado con ammonioideos de la especie "*Perisphinctes*" *andium*. Se preservan el premaxilar, maxilar y un gran número de dientes que revelan una marcada heterodoncia. El perfil dorsal es notoriamente convexo y hay una gran fosa nasal o nasoanteorbital de borde anterior triangular. El cráneo presenta algunas similitudes con pterosaurios no pterodactyloideos como *Dimorphodon macronyx* (Padian 1984) y *Darwinopterus modularis* (Lü *et al.* 2009).

PTERODACTYLOIDEA Plieninger, 1901

ARCHAEOPTERODACTYLOIDEA Kellner, 1996

CTENOCHASMATIDAE Nopsca, 1928

Ctenochasmatidae indet.

(Figura 9)

Pterodactyloidea indet.: Rubilar *et al.* 2002.

Material—SGO.PV.350, dos vértebras cervicales y otros fragmentos óseos indeterminados. Cerro La Isla, Región de Atacama. Formación Quebrada Monardes, Cretácico Inferior.

Comentarios—Las vértebras citadas fueron determinadas como Pterodactyloidea por Rubilar-Rogers *et al.* (2002). Corresponden a vértebras con centros elongados, comprimidas dorsoventralmente, con un cóndilo posterior bien desarrollado con postexapófisis y espinas neurales bajas. Una morfología similar puede ser observada en Azhdarchoidea, sin embargo estos últimos se caracterizan por un tamaño mucho mayor y un alargamiento exagerado del centro (Howse 1986).

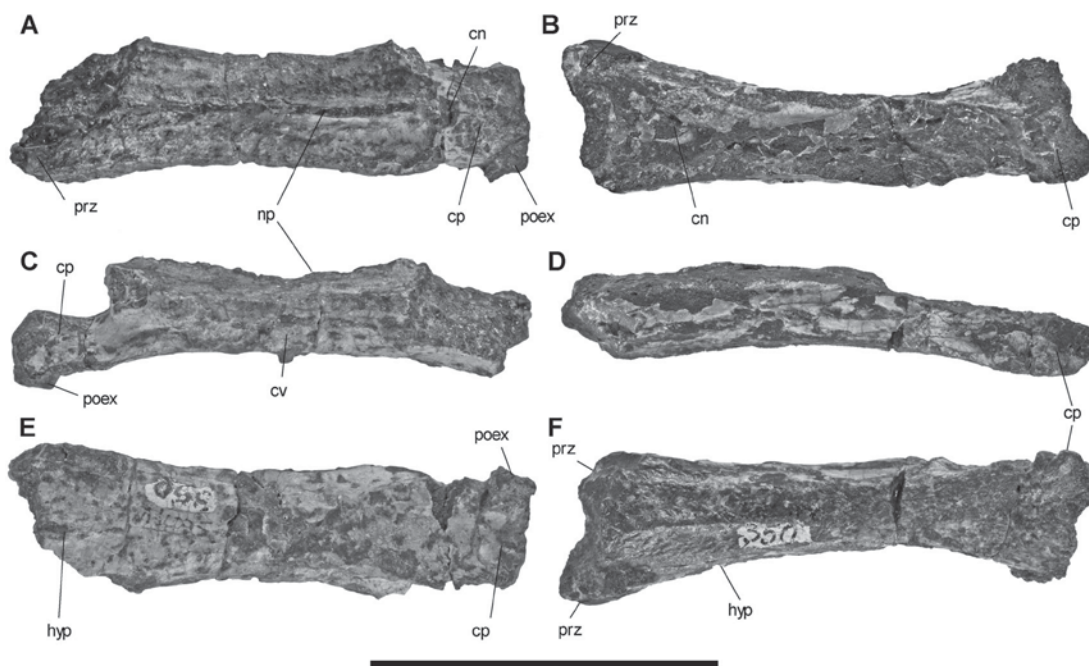


FIGURA 9. Ctenochasmatidae indet. SGO.PV.350, vértebras cervicales asociadas provenientes de Cerro La Isla, Región de Atacama. Formación Quebrada Monardes (Cretácico Inferior). A-B vista dorsal; C-D, vistas laterales derecha e izquierda respectivamente; E-F, vistas ventrales. Abreviaciones anatómicas: cn, canal neural; cp, cóndilo posterior; cv, cuerpo vertebral; hyp, hipapófisis; np, neurapófisis; poex, postexapófisis; prz, prezigapófisis. Barra de escala = 5 cm.

GNATHOSAURINAE Unwin, 1992

Gnathosaurinae? indet. (No figurado)

Pterosauria indet.: Bell y Suárez 1989.

Pterosauria indet.: Bell y Suárez 1993.

Pterosauria indet.: Bell y Padian 1995.

Gnathosaurinae? indet.: Martill *et al.* 2006.

Material—SMNK-PAL 4012, fragmento sinfisial de mandíbula con 12 dientes en posición.

SMNK-PAL 4013, fragmento de mandíbula con raíces dentales. SMNK-PAL 4014 fragmento de dentario con parte de la porción sinfisial. SMNK-PAL 4015, porción proximal de falange proximal alar. Cerro La Isla, Región de Atacama. Formación Quebrada Monardes, Cretácico Inferior

Comentarios—La primera mención de restos de pterosaurios provenientes de Cerro La Isla fue hecha por Bell y Suárez (1989) quienes reportan la presencia de abundantes huesos desarticulados y fragmentarios provenientes de un nivel acotado de la Formación Quebrada Monardes. Bell y Padian (1995) proponen la presencia de una colonia reproductiva de pterosaurios que fue cubierta por un evento de inundación de alta energía. Posteriormente Martill *et al.* (2006) asignan el material citado en el presente capítulo a pterosaurios ctenocasmátidos basándose en la presencia de dientes delgados rostro-lateralmente dirigidos en la mandíbula y poco espaciados entre sí. Por otro lado la morfología dental difiere de lo descrito en otros Ctenochasmatidae sudamericanos como *Pterodaustro* y *Cearadactylus*, pero comparte algunos rasgos con el Ctenochasmatinae *Ctenochasma* y con el Gnathosaurinae *Gnathosaurus* (Jouve 2004), aunque una mayor semejanza con este último sugiere una mayor afinidad a Gnathosaurinae (Martill *et al.* 2006).

DSUNGARIPTERIDAE Young, 1964

Domeykodactylus Martill *et al.*, 2000

Domeykodactylus ceciliae Martill *et al.*, 2000

(No figurado)

Pterodaustro guiñazui: Casamiquela y Chong 1978

Domeykodactylus ceciliae: Martill *et al.* 2000.

Material—Número 250973 (ex - Oficina Regional Antofagasta del Instituto de Investigaciones Geológicas de Chile). Mandíbula con sínfisis y parte de ambas ramas preservadas (Casamiquela y Chong, 1978, Martill *et al.* 2000). Quebrada La Carreta, Sierra de Candeleros, Región de Antofagasta. Jurásico Superior-Cretácico Inferior (unidad no confirmada).

Comentarios—Estos materiales fueron originalmente asignados por Casamiquela y Chong (1978) al género del Cretácico Inferior de Argentina *Pterodaustro*. Con posterioridad, este mismo material fue reasignado como un nuevo taxón dentro de la familia Dsungaripteridae, cuyos miembros sólo eran conocidos hasta entonces en el hemisferio norte (Martill *et al.*, 2000), los que se caracterizan por la presencia de dientes romos, posiblemente trituradores. La interpretación original de una mandíbula con base de dientes tipo *Pterodaustro* fue enmendada por la de una cresta sagital. Casamiquela y Chong (1978) además mencionan la presencia de un húmero fragmentario bajo el mismo número de colección, sin embargo el material no fue revisado en la re-descripción de Martill *et al.* (2000).

DINOSAURIFORMES Benton, 1985

DINOSAURIFORMES Novas, 1992

SILESIAURIDAE Nesbitt *et al.*, 2010

Silesauridae indet.

(No figurado)

Silesauridae indet.: Rubilar-Rogers *et al.* 2013

Material—SGO.PV.22250 (originalmente como To-415), esqueleto postcraneal incompleto, parcialmente articulado, contenido en una laja, con porciones de hueso e impresiones. Cerro Quimal, Región de Antofagasta. Estratos El Bordo, Triásico medio-superior.

Comentarios—Este material corresponde al segundo espécimen proveniente de Los Estratos del Bordo, en los mismos niveles de *Chilenosuchus forttae*. Este fue referido preliminarmente a un crocodylomorfo por Rubilar *et al.* (2002), sin embargo, la presencia de un fémur sigmoidal con una distintiva muesca entre la cabeza femoral y la diáfisis, junto con una fosa poplíteica extendida hasta al menos un cuarto de la longitud total del fémur permiten asignar el ejemplar a Silesauridae (Nesbitt *et al.* 2010), siendo el tercer silesáurido documentado para Sudamérica (Rubilar-Rogers *et al.* 2013) junto con *Sacisaurus agudoensis* del Carniano superior-Noriano inferior de la Formación Caturrita en Brasil (Ferigolo y Langer 2007; Langer y Ferigolo 2013) e *Ignotosaurus fragilis* del Carniano de la Formación Ischigualasto en Argentina (Martínez *et al.* 2013).

DINOSAURIA Owen, 1842

aff. Dinosauria indet.

(No figurado)

aff. Dinosauria indet.: Otero y Soto-Acuña 2012.

Material—SGO.PV.122, dos fragmentos que probablemente conforman un solo hueso apendicular de gran tamaño. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano inferior.

Comentarios—Una de las porciones probablemente corresponde con una epífisis. Ésta se encuentra comprimida en sentido axial. Parte de la superficie articular está ausente, lo que permite apreciar

la sección transversal, preservando dos grandes cavidades, una de ella correspondiente con el lumen de la diáfisis. En la vista opuesta se aprecia una morfología sub-circular para esta cavidad. El segundo fragmento probablemente corresponde a una epífisis distal. La morfología comprimida de la pieza interpretada como proximal (Otero y Soto-Acuña 2012) es consistente con la región proximal de un húmero, o bien parte de una tibia. El gran tamaño de los materiales sugiere su pertenencia a dinosaurios, pero la ausencia de rasgos diagnósticos en el material no permite una identificación más precisa.

SAURISCHIA Seeley, 1888

THEROPODA Marsh, 1881

Theropoda indet. 1

(no figurado)

Theropoda indet.: Rubilar-Rogers *et al.* 2000a.

Theropoda indet.: Rubilar-Rogers *et al.* 2000b.

Theropoda indet.: Rubilar-Rogers 2003.

Theropoda indet.: Rubilar-Rogers *et al.* 2008

Material—Dieciséis pistas de terópodos *in situ* pertenecientes al menos a dos morfotipos. Quebrada Chacarilla, Región de Tarapacá. Formación Chacarilla, Cretácico Inferior.

Comentarios—Las icnitas mencionadas conforman cerca del 80% de la icnofauna descrita para el Sitio III de Quebrada Chacarillas, siendo el 20% restante de ornitópodos (Rubilar-Rogers *et al.* 2008). Entre las dos morfologías descritas, el morfotipo B incluye huellas de un tamaño de 60 cm, comparable en tamaño con los restos óseos de Carcharodontosauridae conocidos para el Aptiano-Coniaciano de Argentina (Coria y Salgado 1995, Calvo y Coria, 1998; Novas *et al.* 2005, Coria y Currie 2006), lo que las convierte en una de las improntas más grandes conocidas para Sudamérica.

Theropoda indet. 2

(no figurado)

Allosauridae: Salinas *et al.* 1991.

Material—Varias icnitas de presumibles terópodos (Salinas *et al.* 1991a). Quebrada de Huatacondo, Región de Tarapacá. Formación Chacarilla, Cretácico Inferior.

Comentarios—Smoje (1989) reporta la presencia de abundantes huellas de dinosaurios en estratos de lo que en aquel entonces se consideraba la subunidad II del Miembro Majala de la Formación Quehuita, en el presente asignable a Formación Chacarilla (Moreno 2008). Salinas *et al.* (1991) se refieren a estas huellas como pertenecientes a “alosauridos y camptosauridos” sin embargo tal determinación requiere de una revisión. Más recientemente Moreno (2008) menciona la presencia de icnitas de terópodos de tamaño variable (entre 10 a 110 cm).

Theropoda indet. 3

(no figurado)

Theropoda indet.: Rubilar-Rogers y Otero 2008

Theropoda indet.: Rubilar-Rogers 2010

Material—Una impronta tridáctila *in situ*. Quebrada Arca, Región de Antofagasta. Quebrada Arca, Región de Antofagasta. Formación Quinchamale, Miembro superior, Kimmeridgiano

Comentarios—La única impresión conocida para este sitio corresponde a una huella tridáctila con extremos distales agudos y amplia apertura digital, medida entre 8° a 11°, calculada entre el extremo distal de los dígitos. Las dimensiones de la impronta son consistentes con una forma pequeña de terópodo (Rubilar-Rogers y Otero 2008).

Theropoda indet. 4

(no figurado)

Theropoda indet.: Moreno *et al.* 2004.

Material—Improntas de terópodos *in situ*, pertenecientes a al menos dos morfotipos. Río Salvador, Región de Antofagasta. Formación San Salvador, Kimmeridgiano.

Comentarios—Se reconocen dos morfologías de huellas: Morfotipo A, presente en 4 pistas conformadas por huellas tetradáctilas de tamaño medio a grande (largo 28 a 52 cm y ancho 25 a 34 cm) con poca diferencia de longitud entre los dígitos II-IV e impresión de un dígito I. Morfotipo B, presente en 5 pistas compuestas por huellas tridáctilas de tamaño pequeño a mediano (15 a 17 cm de largo y 10 a 12 cm de ancho), caracterizadas por un dígito III notoriamente más largo que los otros dos.

Theropoda indet. 5
(No figurado)

Theropoda indet: Bell y Suárez 1989

Coelurosauria indet: Bell y Suárez 1989

Material—Al menos dos huellas tridáctilas *in situ* de lateralidad desconocida. Quebrada Codoceo y Cerro La Isla, Región de Atacama. Formación Quebrada Monardes, Cretácico Inferior.

Comentarios—Bell y Suárez (1989) reportan la presencia de huellas de vertebrados en cinco sitios con afloramientos de la Formación Quebrada Monardes en la Región de Atacama, de los cuales dos preservarían huellas de terópodos. Una de ellas, proveniente de Quebrada Codoceo, al sur de Potrerillos, fue determinada por W.A.S. Sarjeant (en Bell y Suárez 1989; figura 4) como un coelurosaurio. La segunda impronta, proveniente de Cerro La Isla fue identificada por A.C. Milner (en Bell y Suárez 1989; no figurada) como un terópodo al ser una huella alargada y con dígitos tridáctilos acuminados. La falta de una descripción e ilustración más detallada de ambas improntas no permite identificarlas a un nivel más exclusivo que Theropoda indet.

Theropoda indet. 6
(No figurado)

Theropoda indet: Rubilar-Rogers *et al.* 2014

Material—Dos icnitas presumiblemente derechas. Quebrada La Descubridora, Región de Atacama. Formación Pabellón, Barremiano superior-Aptiano inferior.

Comentarios—Rubilar-Rogers *et al.* (2014) dan a conocer la existencia de un sitio con huellas de dinosaurios en Quebrada La Descubridora, en las cercanías de Tierra Amarilla, Región de Atacama. Entre las las improntas documentadas se describen dos icnitas que son referidas, sobre la base del análisis discriminante propuesto por Moratalla *et al.* (1988), a un terópodo indeterminado. La morfología de estas huellas es similar al morfotipo A del Sitio III de la Quebrada Chacarillas cuya longitud de los dígitos II y IV es cerca de la mitad de la longitud total de la huella (Rubilar *et al.* 2008). Ambas huellas corresponden al mismo lado del animal, sin embargo la ausencia de una rastrillada no permite confirmar a un solo individuo como el productor de estas huellas.

Theropoda indet. 7
(no figurado)

Dinosaurios: Fasola 1966.

Theropoda indet.: Moreno y Rubilar 1997

Theropoda indet.: Rubilar-Rogers 2006

Material—Varias huellas y pistas *in situ* que consisten en cuatro huellas aisladas (tipificadas bajo los números 8C, 13a, 13B y 13C) de 18,0 cm largo x 17,0 cm ancho promedio y dos rastrilladas más una huella aislada (tipificadas bajo los números 8B, 9 y 11) de 24,0 largo x 25,0 cm ancho promedio (Moreno y Rubilar 1997, Rubilar-Rogers 2006). Termas del Flaco, Región de O'Higgins. Formación Baños del Flaco, Titoniano.

Comentarios—Todas las huellas presentan rasgos que son característicos de las icnitas de terópodos:

huellas tridáctilas gráciles con dígito central (III) más largo que los demás, de contorno asimétricos, con impresión de almohadillas y unguales. Las huellas 8C, 13a, 13B y 13C representan el grupo de menor tamaño presentes en los estratos portadores, presentando un dígito IV ligeramente más corto que el dígito III y con una estimación de 80 cm de altura a la cadera. La huella 8B y pistas 9 y 11 corresponden a huellas de tamaño medio con un dígito IV que alcanza el 90% de la longitud del dígito III, un ángulo de paso de 114,9°-144,4° y una estimación de 110 cm de altura a la cadera para las pistas 9 y 11 (Moreno y Rubilar 1997, Rubilar-Rogers 2003, Rubilar-Rogers *et al.* 2006).

Characichnos Whyte y Romano, 2001

Characichnos isp.
(No figurado)

Characichnos isp. : Moreno *et al.* 2004.

Material—Cinco improntas de terópodos *in situ* (pista 7 sensu Moreno *et al.* 2004). Río Salvador, Región de Antofagasta. Formación San Salvador, Kimmeridgiano.

Comentarios—Descritas como “Morfotipo C” por Moreno *et al.* (2004), estas improntas corresponden a una pista conformada por cinco impresiones tridáctilas de 18 cm de largo y 2 cm de ancho. Estos autores refirieron tentativamente este último morfotipo al icnogénero *Characichnos* descrito como huellas de terópodos nadando (Whyte y Romano 2001).

AVEROSTRA Paul, 2002 (*sensu* Ezcurra y Cuny 2007)

TETANURAE Gauthier, 1986

Tetanurae indet.
(Figura 10)

Theropoda indet.: Salgado *et al.* 2008 (SNGM-1888; SNGM-1889; SNGM-1895; SNGM 1901).

Tetanurae indet.: Salgado *et al.* 2008 (SNGM-1894, SNGM-1898, SNGM-1900, SNGM-1903, SNGM-1887).

Theropoda indet.: Chimento *et al.* 2014 (SNGM-1888).

Tetanurae indet.: Vargas *et al.* 2014 (SNGM-1887).

Material—SNGM-1894, SNGM-1898, SNGM-1900, SNGM-1903, vértebras dorsales, principalmente centros vertebrales con los arcos pobremente preservados, carentes de pleurocelos y tres de ellas con quilla ventral; SNGM-1887, mano izquierda que consiste en tres metacarpos, carpal distal 1 y extremo proximal de falange I-1 articulados, más las falanges II-2, III-2 y III-3; SNGM-1889, Ilium derecho; SNGM-1885, extremo proximal de tibia izquierda; SNGM-1888, extremo distal de tibia, tarsales proximales, tarsales distales, metatarsos y algunas falanges articulados; SNGM-1901, extremo distal de tibia derecha. Lago General Carrera, Región de Aysén. Formación Toqui, Titoniano.

Comentarios—Los materiales listados constituyen la primera evidencia ósea de dinosaurios en el Jurásico de Chile (Salgado *et al.* 2008). SNGM-1894, SNGM-1898, SNGM-1900, SNGM-1903, SNGM-1887 fueron originalmente referidos a un tetanuro indeterminado, mientras que SNGM-1889, SNGM-1885, SNGM-1888, SNGM-1901 fueron descritos como un terópodo indeterminado, sin embargo ahora se sabe que probablemente corresponden a un mismo taxón de afinidades aún inciertas que está bajo estudio (Chimento *et al.* 2014, Vargas *et al.* 2014).

La porción proximal de tibia SNGM-1885 está pobremente preservada, siendo la cresta cnemial escasamente visible (Salgado *et al.* 2008). Por el contrario, el ilium SNGM-1889 parece ser más informativo. Este fue asignado a Theropoda debido a la presencia de un proceso preacetabular laminar y alto (Salgado *et al.* 2008). A pesar de que el pedúnculo púbico no parece estar completamente preservado, no existe una diferencia notoria de tamaño entre éste y el pedúnculo isquiádico, y éste último carece de una superficie articular convexa, rasgos que son distintivos en terópodos tetanuros (Rauhut 2003). La fosa brevis es angosta

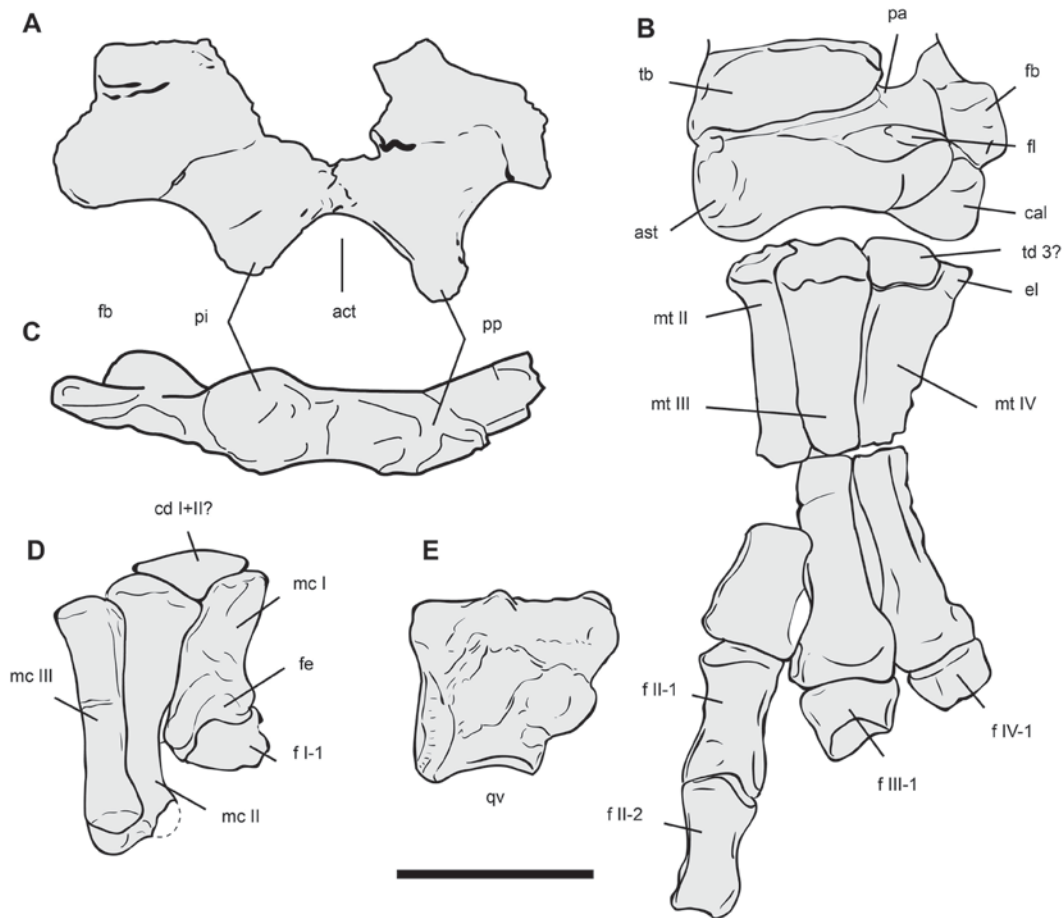


FIGURA 10. Theropoda indet. esquemas interpretativos de ejemplares seleccionados provenientes de Formación Toqui (Titoniano) en Lago General Carrera, Aysén (modificado de Salgado *et al.* 2008). A) SNGM-1889, ilium derecho en vista lateral, C) vista ventral. B) SNGM-1888, porción distal de tibia, metatarsos y falanges articulados en vista dorsal. D) SNGM-1887, carpos, metacarpos y algunas falanges manuales articulados en vista ventral. E) SNGM-1894, vértebra dorsal en vista lateral derecha. Abreviaciones anatómicas: ast, astrágalo; td 4?, probable tarsal distal 4; cal, calcáneo; tb, tibia; pa, proceso ascendente del astrágalo; fb, fíbula, fl, fosa lateral; el, expansión lateral; mt II, metatarso II; mt III, metatarso III; mt IV, metatarso IV; fII-1, falange proximal del dedo II; f II-2, segunda falange del dedo II; f III-1, falange proximal del dedo III; f IV-1, falange proximal del dedo IV; qv, quilla ventral; fb, fosa breve; pi, pedúnculo isquiádico; pp, pedúnculo púbico; cd I+II, posible fusión de carpal distal I y II; mc I, metacarpo I; mcII, metacarpo III; mc IV, metacarpo IV; fe, fosa extensora; f I-1, falange proximal del dedo I; act, acetábulo. Barra de escala = 5cm.

y poco profunda, similar a lo descrito en *Masiakasarus knopfleri* (Carrano *et al.* 2011) y el contorno del proceso preacetabular es ondulado, como se observa en muchos ceratosaurios (Carrano y Sampson 2008). El material apendicular SNGM-1888 fue referido como Theropoda indeterminado debido a la peculiar combinación de rasgos que posee. La presencia de una fosa lateral transversa entre el proceso ascendente del astrágalo y su extremo condilar es una condición tetanura (Holtz 2000). Por otro lado, la presencia de un proceso ascendente masivo y bajo, cóndilos tarsales dirigidos ventralmente y un contorno del extremo proximal del metatarso III con forma de carrete son condiciones descritas en terópodos no tetanuros (Holtz *et al.* 2004, Madsen 1976). En SNGM-1888 el proceso ascendente está restringido a la porción lateral del

astrágalo, es bajo y de contorno subrectangular. Esta estructura es subrectangular y alta en abelisauroideos (Agnolin *et al.* 2010, Carrano *et al.* 2011), siendo subtriangular en *Ceratosaurus* y Tetanurae basales (Currie y Zhao 1993, Madsen 1976), subtriangular y laminar en neovenatóridos y coelurosaurios (Benson *et al.* 2010). La morfología general de la pata es plesiomórfica, estando los metatarsos poco cohesionados entre sí. Particularmente interesante es la morfología del metatarso IV, que presenta una expansión próximo-lateral, que probablemente articulaba directamente con el calcáneo (Figura 10), condición no descrita para otros terópodos. La diáfisis del metatarso IV esta notoriamente curvada en sentido lateral, semejante a la condición observada en *Masiakasaurus* (Carrano *et al.* 2011) y *Majungasaurus crenatissimus* (Carrano, 2007).

Los centros dorsales fueron originalmente asignados a Tetanurae por Salgado *et al.* (2008) basados en la presencia de una quilla ventral pronunciada, sinapomorfía de este clado (Rauhut, 2003; Rauhut, 2005). La mano SNGM-1887 fue referida a Tetanurae debido a la presencia de un metacarpo I estrechamente articulado a la superficie medial del metacarpo II, cóndilos distales del metacarpo I marcadamente asimétricos, metacarpo III menor en longitud a metacarpo II, extremo articular del metacarpo III de contorno triangular y base del metacarpo III ubicada en la superficie palmar del metacarpo II. El estrecho contacto entre los metacarpos I y II, en donde el borde lateral del metacarpo I es aplanado y se extiende ocupando gran parte de la longitud del metacarpo I, más el acortamiento y ventralización del metacarpo III respecto al II son diagnósticos de tetanuros (Gauthier 1986, Rauhut 2003). Sin embargo, la morfología triangular de la articulación proximal del metacarpo III también es observada en terópodos no tetanuros como *Limusaurus* (Xu *et al.* 2009). La presencia de cóndilos distales asimétricos es una plesiomorfía en Tetanurae, estando presente también en terópodos basales (Welles 1984), sauropodomorfos (Martínez *et al.* 2011) y ornitisquios (Santa Luca, 1980). En morfología general, SNGM-1887 presenta afinidades con materiales manuales descritos en terópodos tetanuros como *Allosaurus fragilis* (Chure, 2001; Madsen, 1976), *Acrocanthosaurus atokensis* (Currie y Carpenter 2000, Senter y Robins 2005) y *Megaraptor namunhuaiquii* (Calvo *et al.* 2004). El carpal preservado es de similar morfología al carpo distal 1 de *Dilophosaurus wetherilli* (Vargas *et al.* 2014) cubriendo equivalentemente la mitad de los metacarpos I y II. En proporciones generales los metacarpos son bastante más gráciles que lo observado en *Allosaurus* y *Acrocanthosaurus*, así como en el megalosauroideo *Torvosaurus tanneri* (Galton y Jensen 1979). El metacarpo I difiere del material referido a *Megaraptor namunhuaiquii* (Calvo *et al.* 2004), *Australovenator wintonensis* (Hocknull *et al.* 2009, White *et al.* 2012) y *Raptor ornitholestoides* (von Huene 1932, White *et al.* 2013), en carecer de un proceso proximomedial desarrollado, descrito hasta ahora solamente en los coelurosaurios del clado Megaraptora (Agnolin *et al.* 2010, White *et al.* 2012). Además, el extremo proximal del metacarpo III no está conspicuamente expandido respecto a la diáfisis, condición observada en tetanuros basales como *Xuanhanosaurus quilixiaensis* (Dong 1984) y *Szechuanosaurus zigongensis* (Gao 1993). Esto, sumado a la aparente ausencia de una articulación gínglimoide bien definida en el extremo distal del metacarpo III sugiere que SNGM-1887 es referible a un taxón más exclusivo dentro de Tetanurae, sin embargo la combinación de rasgos derivados y plesiomórficos del resto del poscráneo sugiere la pertenencia de este taxón a un nuevo linaje de terópodo (Chimento *et al.* 2014, Vargas *et al.* 2014).

CERATOSAURIA Marsh, 1884

ABELISAUROIDEA Bonaparte, 1991

ABELISAURIDAE Bonaparte y Novas, 1985

Abelisauridae? indet.

(Figura 11)

Coelurosaurio: Salinas *et al.* 1991.

Theropoda indet: Rubilar-Rogers 2003.

Theropoda indet: Rubilar-Rogers *et al.* 2012

Material—SGO.PV.329c, dos dientes aislados. Pichasca, Región de Coquimbo. Formación Viñita, Santoniano-Maastrichtiano.

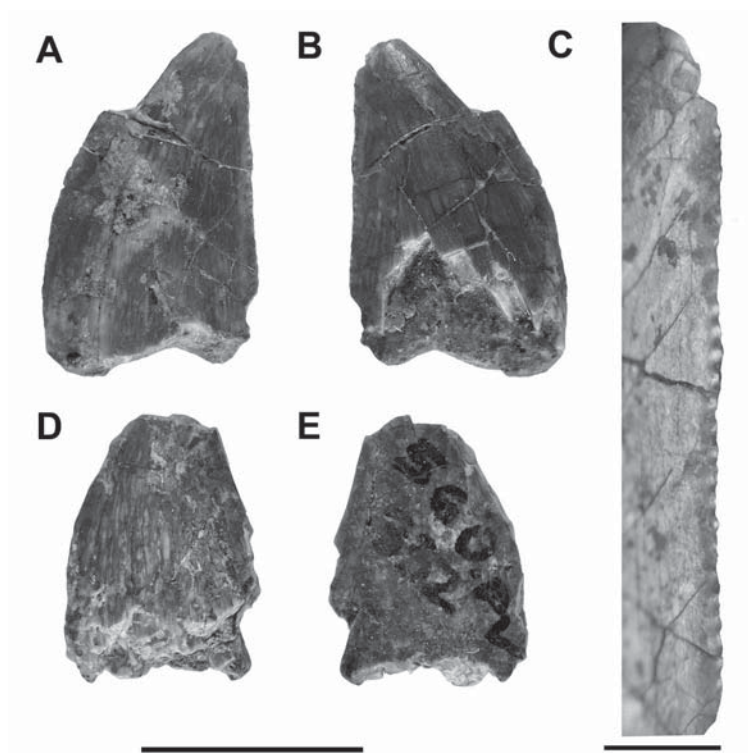


FIGURA 11. *Abelisauridae?* indet. proveniente de Formación Viñita en Pichasca. SGO.PV.329c, dientes. A y D) vista labial, B y E) vista lingual, C) detalle del aserramiento en el borde distal de la pieza de mayor tamaño. Barra de escala para A1, A2, B1 y B2 = 1 cm. Barra de escala para A3 = 2 mm.

Comentarios—SGO.PV.329c constituye hasta ahora al único registro de restos craneales teropodios en Chile, los que consisten en un par de dientes encontrados en el Monumento Natural de Pichasca. Ambos dientes carecen de la porción basal y la porción más apical de la corona está quebrada. No hay constricción basal y la sección transversal de la corona es oval. El borde mesial de ambos dientes es convexo, recurvado distalmente, mientras que el borde distal es recto, ligeramente cóncavo. Hay surcos sanguíneos poco definidos y someros en ambas caras de la corona. Existe una carena en ambos bordes, siendo más pronunciada en el margen distal, ambas con dentículos pequeños, espaciados regularmente y con bordes redondeados. Estos materiales fueron inicialmente mencionados por Salinas y Marshall (1991) como terópodos coelurosaurios. Rubilar-Rogers (2003) redescubre estos materiales como pertenecientes a un terópodo indeterminado. Es posible descartar afinidades con algunos grupos de terópodos cretácicos como *Carcharodontosauridae*, en base a la baja altura de la corona respecto al ancho de la base (Ezcurra, 2009). Por otro lado los materiales aquí descritos son bien distinguibles de los dientes de *Spinosauridae*, los cuales son cónicos sin constricción medio-lateral y con marcadas estrías longitudinales (Sereni *et al.* 1998). Recientemente Rubilar-Rogers *et al.* (2012) sugieren una afinidad de estos materiales con *Dromaeosauridae* o *Abelisauroida*. Sin embargo, la presencia de un margen distal recto o ligeramente cóncavo permite descartar la pertenencia de estos dientes a la mayoría de los terópodos, incluyendo abelisauroides no abelisáridos como *Masiakasaurus* y *Noasaurus* (Carrano *et al.* 2002), excepto *Abelisauridae* (Ezcurra, 2009 y las referencias allí citadas), mientras que los dientes conocidos para dromeosáuridos gondwánicos (*Unenlagiinae*) se caracterizan por su pequeño tamaño, ausencia de quilla con aserramiento en ambos bordes de la corona y la presencia de distintivos surcos longitudinales a lo largo de la corona (Gianechini *et al.* 2011). Por lo tanto los restos aquí descritos son tentativamente referidos a *Abelisauridae?* indet. a la

espera de material más completo proveniente de la misma localidad. De confirmarse la identificación de estos materiales como abelisáuridos, constituirían el primer registro de este grupo en Chile, y el segundo para el margen occidental de Sudamérica, junto con restos dentales proveniente del Maastrichtiano de Colombia (Ezcurra 2009).

SAUROPODOMORPHA von Huene, 1932

SAUROPODA Marsh, 1878

Sauropoda indet. 1

(no figurado)

Titanosauridae: Salinas *et al.* 1991.

Sauropoda indet: Rubilar-Rogers 2003.

Sauropoda indet: Rubilar-Rogers *et al.* 2012.

Material—SGO.PV.322, varios fragmentos de diáfisis de huesos largos. Quebrada Pajonales, Región de Antofagasta. Formación Pajonales, Maastrichtiano.

Comentarios—Los materiales bajo el número SGO.PV.322 fueron determinados por P. Taquet (en Salinas *et al.* 1991b) como pertenecientes a titanosaurios. Éstos corresponden a varios fragmentos de huesos largos, muy masivos, sin embargo la carencia de porciones epifisiales y mala preservación de la superficie de los huesos impide la identificación de estos especímenes a un nivel más exclusivo dentro de Sauropoda (Rubilar-Rogers 2003).

Sauropoda indet. 2

(No figurado)

Titanosauridae: Salinas *et al.* 1991.

Sauropoda indet: Rubilar-Rogers 2003

Material—SGO.PV.22899, diáfisis de hueso largo, posiblemente referible a una ulna o fibula. Cerro La Isla, Región de Atacama. Formación Quebrada Monardes, Cretácico Inferior.

Comentarios—El material determinado por A.C. Milner (en Bell y Suárez 1989) consiste en un fragmento muy mal preservado, proveniente de niveles con huesos de ornitópodos, pterosaurios y posibles cocodrilos (Bell y Suárez 1989, Bell y Padian 1995). El hueso preserva una epífisis triangular, lo que permitiría referirlo a una ulna o fíbula, probablemente de saurópodo dado lo masivo del elemento, sin embargo la falta de caracteres diagnósticos no permite una determinación más precisa.

Parabrontopodus Lockley *et al.*, 1994

Parabrontopodus? isp.

(No figurado)

Parabrontopodus? isp.: Moreno *et al.* 2004.

Material—Número incierto de huellas sin luz de rastro *in situ*. San Salvador, Región de Antofagasta. Formación San Salvador, Miembro Estación, Kimmeridgiano.

Comentarios—Moreno *et al.* (2004) documentan la presencia de *Parabrontopodus* isp. sobre la base de huellas de saurópodo sin luz de rastro asociadas a tres morfologías huellas de terópodos en San Salvador, sin embargo, no hacen una descripción de las mismas, por lo que se requiere de una revisión. La potencial ausencia de icnitas con amplia luz de rastro (*Brontopodus*) en estos niveles sería congruente con una edad Kimmeridgiana para los estratos portadores de huellas (Moreno *et al.* 2004).

Parabrontopodus frenkii (Casamiquela y Fasola, 1968)

(Figura 12)

Dinosaurios: Fasola 1966.

Iguanodonichnus frenkii: Casamiquela y Fasola 1968

Sauropoda indet.: Lockley *et al.* 1994

Sauropoda indet.: Sarjeant *et al.* 1998.

Parabrontopodus frenkii: Rubilar-Rogers 2003

Iguanodonichnus frenki: Moreno y Benton 2005, *lapsus*.

Material—Tres pistas *in situ*, SGO.PV.1151 molde de huella 6 (Holotipo) de rastrillada 3. Termas del Flaco, Región de O'Higgins. Formación Baños del Flaco, Titoniano.

Comentarios—Estas rastrilladas fueron originalmente referidas al icnotaxón *Iguanodonichnus frenkii* cuyo productor se identificó como un ornitópodo afín a *Iguanodon* (Casamiquela y Fasola, 1968). Posteriormente Sarjeant *et al.* (1998) reinterpretan estas pistas como pertenecientes a un saurópodo. Moreno y Benton (2005) describen estas impresiones asignándolas a un saurópodo afín al icnogénero *Parabrontopodus* (Lockley *et al.* 1994). La reducida distancia entre las icnitas (luz de rastro) dentro de la rastrillada debido a la presencia de una cadera estrecha permite descartar como dinosaurio productor a saurópodos titanosauriformes, estando *P. frenkii* posiblemente relacionado con neosaurópodos diplodocoideos.

Brontopodus Lockley *et al.*, 1994

Brontopodus? isp.

(No figurado)

Brontopodus? isp.: Moreno *et al.* 2000.

Material—Varias pistas *in situ*. Quebrada Chacarilla, Región de Tarapacá. Formación Chacarilla, Cretácico Inferior.

Comentarios—Las pistas de saurópodos de Chacarillas fueron preliminarmente estudiadas por Moreno *et al.* (2000), lugar en donde se han hallado también huellas de terópodos (Rubilar-Rogers *et al.* 2008), ornitópodos (Moreno *et al.* 2000) y supuestos estegosaurios (Salinas *et al.* 1991a). Las huellas de saurópodos fueron atribuidas al icnogénero *Brontopodus* en una breve descripción por Moreno *et al.* (2000) en base a pistas con amplia luz de rastro. La presencia de *Brontopodus* es consistente con una edad Cretácica para los niveles mencionados (Rubilar-Rogers 2003) sin embargo se requiere una revisión y descripción formal para confirmar esta asignación.

Brontopodus isp.

(No figurado)

Brontopodus isp.: Rubilar-Rogers y Otero 2008

Brontopodus isp.: Rubilar-Rogers 2010

Material—Cuatro rastrilladas *in situ*. Quebrada Arca, Región de Antofagasta. Formación Quinchamale, Miembro superior, Kimmeridgiano-Cretácico Inferior.

Comentarios—Las rastrilladas de Quebrada Arca están conformadas por impresiones ovales de miembros anteriores y posteriores (Rubilar-Rogers y Otero 2008). Las impresiones de patas traseras (de 72 x 58 cm de tamaño promedio con n=6) son aproximadamente el doble de la longitud máxima de la mano (35 x 17 cm de tamaño promedio con n=5). Están ausentes las impresiones de unguales y la luz de rastro es amplia. La mejor preservada de las rastrilladas contiene once huellas distinguibles con un ángulo de paso de aproximadamente 108°. Estas características permiten referir este material al icnogénero *Brontopodus* (Lockley *et al.* 1994), posiblemente relacionadas con saurópodos del clado Titanosauriformes, cuyo registro fósil comienza desde el Jurásico Superior.

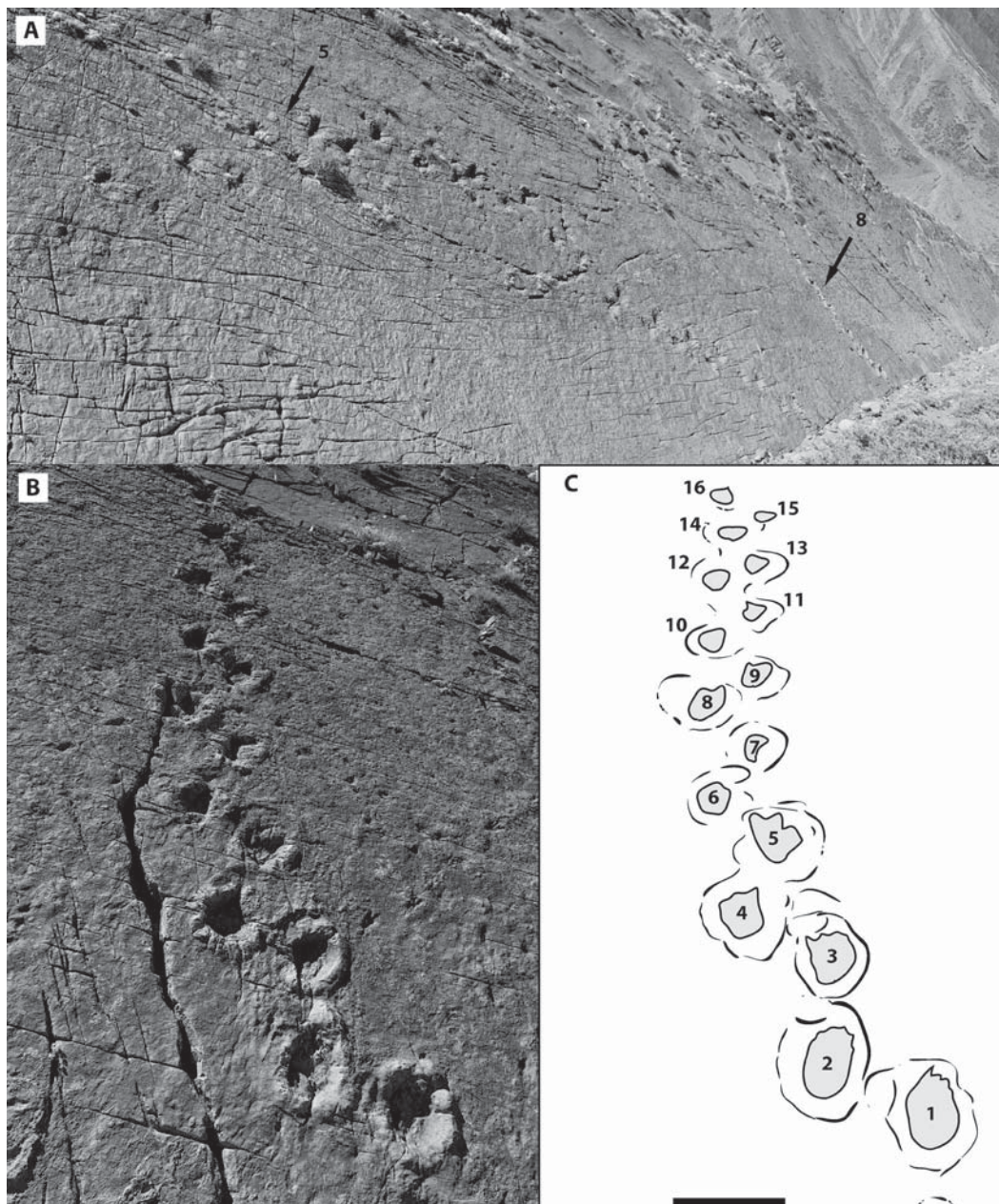


FIGURA 12. Sitio con huellas de Termas del Flaco, Región de O'Higgins. Formación Baños del Flaco (Titoniano). A), fotografía del nivel con icnitas en vista oblicua (sur-oriente) en donde se distinguen las pistas 5 y 8; B), fotografía de la rastrillada 8 referible a *Parabrontopodus frenkii* (Casamiquela y Fasola 1968); C) esquema interpretativo de la pista 8. Barra de escala = 100 cm.

NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986
 MACRONARIA Wilson y Sereno, 1998
 TITANOSAURIFORMES Salgado *et al.*, 1997
 LITHOSTROTIA Wilson y Upchurch, 2003

Lithostrotia indet. 1
 (Figura 13)

Antarctosaurus wichmannianus: Casamiquela *et al.* 1969.

Titanosauridae indet.: Casamiquela *et al.* 1969.

Titanosauridae indet.: Rubilar-Rogers 2003.

Titanosaurs: Rubilar-Rogers *et al.* 2012.

Titanosauridae indet.: Rubilar-Rogers y Gutstein 2012.

Material—SGO.PV.85, sección proximal de húmero derecho (ex - N° 20-VI-68). SGO.PV.876, centro incompleto de vértebra proximal (previamente citada como vértebra caudal, ex - N° 20-VI-68-2), porción proximal de escápula izquierda (ex - N° 20-VI-68-3), costilla dorsal, fragmento de isquion? y la porción proximal de un metápodo. SGO.PV.959, porción anterior de vértebra dorsal. SGO.PV.329a y SGO.PV.329b, dientes. Pichasca, Región de Coquimbo. Formación Viñita, Cretácico superior.

Comentarios—Estos materiales corresponden a los primeros restos óseos de dinosaurios no avianos para Chile (Casamiquela *et al.* 1969). Estos fueron descritos por Casamiquela como pertenecientes a por lo menos dos tipos diferentes de titanosaurios, uno de ellos una forma indeterminada y el otro referido a la especie del Cretácico Superior de Argentina *Antarctosaurus wichmannianus*. Sin embargo a partir del material conocido no es posible establecer afinidades con el taxón argentino debido a la carencia de elementos comparables (Rubilar-Rogers 2003). En campañas posteriores llevadas a cabo en este mismo yacimiento fueron colectados varios fósiles los que incluyeron una gran vértebra dorsal (Vargas *et al.* 2000) y los primeros dientes de saurópodos conocidos en Chile (Salinas y Marshall 1991).

Lithostrotia indet. 2
 (No figurado)

Titanosauridae indet.: Bonaparte (en Chong 1985).

Titanosauridae indet.: Rubilar-Rogers 2003.

Material—Fragmentos de húmero izquierdo y costillas. Cerro Algarrobito, Región de Atacama. Formación Hornitos, Cretácico Superior.

Comentarios—Bonaparte determinó estos materiales (en Chong, 1985) como pertenecientes a un titanosaurio de gran tamaño, equivalente a los géneros argentinos *Laplatasaurus* o *Antarctosaurus*, asignando los ejemplares a un Titanosauridae indeterminado, sin embargo la carencia de rasgos diagnósticos en los restos preservados no permite una identificación más precisa, aunque no se descarta con especificidad con otra forma aún por describir, recuperada en los mismo niveles (Rubilar-Rogers, 2003).

Lithostrotia indet. 3
 (No figurado)

Titanosauridae indet.: Rubilar-Rogers 2003.

Titanosauridae indet.: Rubilar-Rogers y Gutstein 2012.

Titanosauridae indet.: Rubilar-Rogers *et al.* 2012.

Material—SNGM-1, esqueleto poscranial parcial consistente de varios elementos axiales (vértebras cervicales y dorsales con sus respectivos arcos neurales), costillas, húmero, íleon, isquion y fémur (Rubilar-Rogers, 2008). Cercanías de Cerro Algarrobito, Región de Atacama. Formación Hornitos (Cretácico Superior).

Comentarios—Otro magnífico ejemplar de titanosaurio consiste en parte de un esqueleto

postcraneal aún innominado sólo conocido bajo el número SNGM-1 (Iriarte *et al.* 1998), siendo hasta ahora el dinosaurio no aviano más completo encontrado en Chile. Aproximaciones filogenéticas preliminares de este titanosaurio han permitido reconocerlo como perteneciente al clado Lithostrotia (Rubilar-Rogers 2008, Rubilar-Rogers y Gutstein 2012).

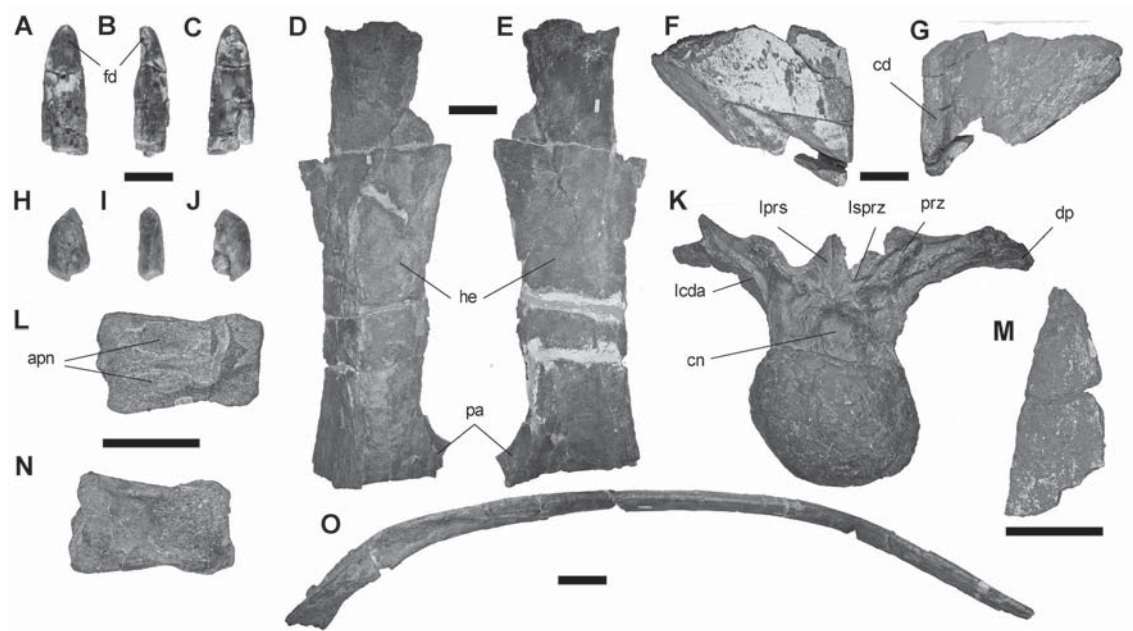


FIGURA 13. *Lithostrotia* indet. material proveniente de Formación Viñita (Cretácico Superior) en Pichasca, Región de Coquimbo: A) SGO.PV.329a diente en vista labial, B) vista lateral, C) vista lingual; D) SGO.PV.876, fragmento proximal de escápula en vista lateral, E) vista medial; F) porción proximal de húmero en vista anterior, G) vista posterior; H) SGO.PV.329b diente en vista labial, I) vista lateral, J) vista lingual; K) SGO.PV.959, porción anterior de vértebra dorsal en vista rostral; L) SGO.PV.876, vértebra cervical en vista dorsal, N) vista ventral; M) SGO.PV.876 fragmento de posible isquion; O) SGO.PV.876 costilla en vista anterior. Abreviaciones anatómicas: apn, articulación para los pedúnculos neurales; cd, cresta deltopectoral; cn, canal neural; dp, diapófisis; fc, faceta de desgaste; he, hoja escapular; lcda, lámina centrodiapofisial; lprs, lámina preespinal; lsprz, lámina spinoprezigapofisial; pa, proceso acromion; prz, prezigapófisis. Barra de escala para A-C, H-J = 1 cm. Barra de escala para D-G, K-O = 10 cm.

Atacamaitan Kellner *et al.*, 2011

Atacamaitan chilensis Kellner *et al.*, 2011
(Figura 14)

Material—SGO.PV.961 (holotipo), esqueleto poscraneal parcial consistente en un húmero derecho casi completo, el extremo proximal de un húmero, dos vértebras dorsales, dos vértebras caudales posteriores, costillas dorsales y un elemento fragmentario posiblemente perteneciente a una placa esternal (Kellner *et al.* 2011). El Abra, Región de Antofagasta. Formación Tolar, Cretácico Superior.

Comentarios—*A. chilensis* es la primera especie de dinosaurio no aviano descrita en Chile. Este se caracteriza principalmente por sus extremidades más gráciles que las de otros titanosaurios de tamaño equivalente (Kellner *et al.* 2011). Rubilar-Rogers *et al.* (2012) realizaron un análisis cladístico preliminar, cuyos resultados arrojan una politomía entre *A. chilensis*, *Nemegtosaurus*, *Rapetosaurus*, *Titanosaurus colberti* y Saltosauridae.

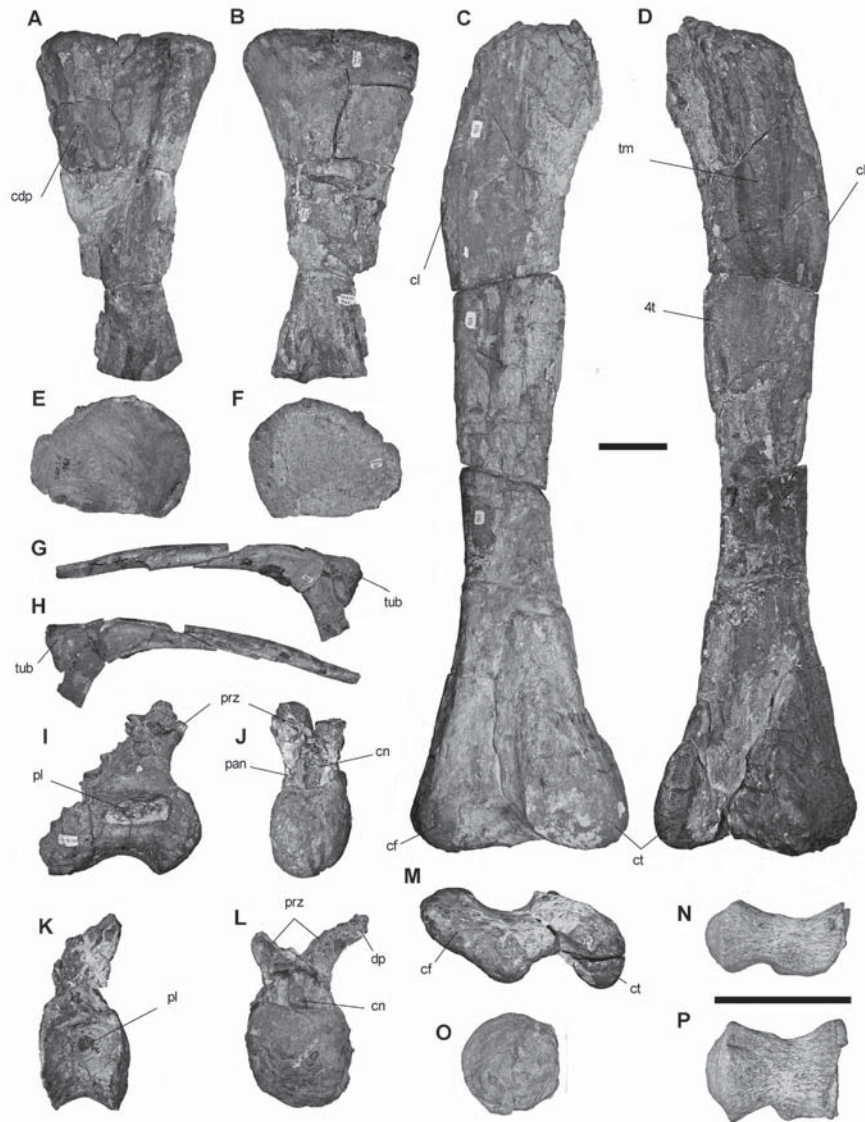


FIGURA 14. *Atamattitan chilensis*, holotipo proveniente de estratos de Formación Tolar (Cretácico Superior), El Abra, Región de Antofagasta. A) SGO.PV.961f húmero derecho carente de porción distal en vista anterior, B) SGO.PV.957 vista posterior; C) fémur derecho en vista anterior, D) vista posterior, M) vista distal; E) SGO.PV.961e placa esternal en vista dorsal?, F) vista ventral?; G) SGO.PV.961d costilla en vista anterior, H) vista posterior; I) SGO.PV.961a, vértebra dorsal en vista lateral derecha, J) vista craneal; K) SGO.PV.961b, vértebra dorsal en vista lateral derecha, L) vista craneal; O) fragmento articular de centro vertebral asociado en vista posterior; N) SGO.PV.961c, vértebra caudal en vista ventral, P) vista ventrolateral. Abreviaciones anatómicas: 4t, cuarto trocánter; cap, capitulum; cdp, cresta deltopectoral; cf, cóndilo fibular; cl, comba lateral; cn, canal neural; ct, cóndilo tibial; dp, diapófisis; pan, pedúnculo de arco neural; pl, pleurocelo; prz, prezigapófisis; tm, tubérculo mayor; tub, tuberculum. Barra de escala para A-M, O = 10 cm. Barra de escala para N, P = 5 cm.

ORNITHISCHIA Seeley, 1888

aff. Ornithischia indet.
(No figurado)

aff. Ornithischia indet.: Otero y Soto-Acuña 2012.

Material—SGO.PV.6503, falange ungual, posiblemente pedal. Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de la Quebrada Municipalidad, Maastrichtiano inferior.

Comentarios—El material consiste en una ungual comprimida dorso-ventralmente, con rugosidades y estriaciones en la superficie dorsal, la cual es convexa. A pesar la semejanza del material descrito con descripciones de ornitópodos del Cretácico Superior de otras localidades (Ósi 2005, Rauhut y López-Arbarello 2008) la carencia de rasgos diagnósticos no permiten asignar el material a un clado más específico, por lo que es considerado tentativamente como un ornitisquio indeterminado.

CERAPODA Sereno, 1986

ORNITHOPODA Marsh, 1881

cf. Ornithopoda indet.
(No figurado)

Iguanodontidae: Bell y Suárez 1989.

Material—SGO.PV.22900. Centro vertebral, probablemente correspondiente a una caudal proximal. Cerro La Isla, Región de Atacama. Formación Quebrada Monardes, Cretácico Inferior.

Comentarios—Este material fue determinado por A.C. Milner (en Bell y Suárez 1989) como centro vertebral aislado de “iguanodóntido”, proveniente de la sección superior del Cerro La Isla, sin embargo no se indicó un número de colección o repositorio ni una descripción por lo que la asignación de dicho material fue mantenida en reserva (Rubilar-Rogers 2003). Recientemente el ejemplar fue encontrado en la colección de paleontología de vertebrados (bajo la numeración de terreno B.27.3) asociado con numerosas piezas de vertebrados provenientes de Cerro La Isla. A pesar de ser fragmentario, las proporciones del centro y la morfología son consistentes con lo descrito para vértebras proximales de la cola en ornitópodos no hadrosauroides (S. Soto-Acuña obs. pers.).

Ornithopoda indet. 1
(No figurado)

Camptosauridae.: Salinas *et al.* 1991.

Ornithopoda indet.: Blanco *et al.* 2000.

Ornithopoda indet.: Rubilar *et al.* 2000.

Ornithopoda indet.: Rubilar-Rogers *et al.* 2003.

Material—Impresiones pedales aisladas y seis pistas *in situ* de 50,0 largo x 40,0 cm ancho promedio. Quebrada Chacarilla, Región de Tarapacá. Formación Chacarilla, Cretácico Inferior.

Comentarios—Estas improntas son tridáctilas con una notoria simetría entre los dígitos II-III y II-IV, sin impresiones de garras y con una pequeña luz de rastro (Rubilar *et al.* 2000). Estas huellas fueron encontradas en los niveles más basales de la Formación Chacarilla (Blanco *et al.* 2000) siendo por su morfología y tamaño características de ornitópodos derivados abundantes en niveles cretácicos (Lockley *et al.* 1994), lo que soporta una edad Cretácica para la Formación Chacarilla (Blanco *et al.* 2000).

Ornithopoda indet. 2
(No figurado)

Camptosauridae.: Salinas *et al.* 1991.

Ornithopoda indet.: Rubilar-Rogers *et al.* 2003.

Material—Varias icnitas de presumibles ornitópodos (Salinas *et al.* 1991a). Quebrada de Huatacondo, Región de Tarapacá. Formación Chacarilla, Cretácico Inferior.

Comentarios—Huellas de dinosaurios fueron mencionadas por Smoje (1989) en estratos de la subunidad II del Miembro Majala, las que son identificadas por Salinas *et al.* (1991) como “alosáuridos y camptosáuridos”. Esta identificación necesita ser confirmada.

Ornithopoda indet. 3
(no figurado)

Ornithopoda indet.: Rubilar-Rogers *et al.* 2014.

Material—Cinco huellas preservadas en un mismo bloque (sin rastrillada) y dos huellas aisladas. Quebrada La Descubridora, Región de Atacama. Formación Pabellón, Barremiano superior-Aptiano inferior.

Comentarios—Un sitio con nueve huellas de dinosaurios fue descrito recientemente por Rubilar-Rogers *et al.* (2014), de las cuales siete fueron referidas a Ornithopoda indet utilizando el criterio discriminante de Moratalla *et al.* (1988) basado en caracteres métricos. De estas siete huellas, cinco se preservan en un solo bloque que presenta evidencia de notoria bioturbación, sin embargo la disposición de las huellas no revela la presencia de ninguna rastrillada. Todas ellas presentan una morfología y tamaño equivalente, con una forma de “trébol” y talón redondeado. La ausencia de impresiones digitales con terminación en punta y presencia de dedos anchos observados en estas icnitas es característica en huellas de ornitópodos Hadrosauriformes más derivados que Iguanodon (Thulborn 1990). La edad Cretácico inferior de los niveles junto a la ausencia de impresiones manuales sugiere descartar a un Hadrosauoidea como productor de las huellas (Rubilar-Rogers *et al.* 2014), aunque tampoco se puede descartar con seguridad un artefacto preservacional en las huellas.

Ornithopoda indet. 4
(No figurado)

Camptosaurichnus fasolae: Casamiquela y Fasola 1968

Camptosaurichnus fasolae: Salinas *et al.* 1991.

Camptosaurichnus fasolae: Moreno y Rubilar 1997.

Theropoda indet.: Sarjeant *et al.* 1998

Camptosaurichnus fasolae?: Rubilar-Rogers *et al.* 2003.

Material—Varias pistas y huellas *in situ* atribuibles a tres morfotipos: morfotipo 1 consistente en dos pistas con huellas de 21,0 largo x 15,0 cm ancho promedio; morfotipo 2 consistente en cinco pistas de 20,0 largo x 7,2 cm ancho promedio; morfotipo 3 consistente en seis pisadas largas y angostas (previamente como holotipo de *Camptosaurichnus fasolae* Casamiquela y Fasola 1968). Termas del Flaco, Región de O'Higgins. Formación Baños del Flaco, Titoniano.

Comentarios—El tercer morfotipo pedal aquí mencionado corresponde al material tipo de la icnoespecie *Camptosaurichnus fasolae* (Casamiquela y Fasola 1968), sin embargo los rasgos diagnósticos del género se encuentran ampliamente distribuidos entre ornitópodos y dada la mala preservación de las improntas Rubilar-Rogers (2003) cuestiona la validez de este icnotaxón. Estas improntas son referidas aquí como Ornithopoda indet. Moreno y Rubilar (1997) reportan un nuevo conjunto de huellas conformado por siete pistas de animales de locomoción bípeda de similares características a las improntas de Ornithopoda indet. 1 de este trabajo (Rubilar-Rogers, 2003). El primer morfotipo presenta una altura estimada a la cadera de 100 cm, mientras que el segundo presenta una altura de 90 cm (Moreno y Rubilar 1997).

Ornithopoda indet. 5
(Figura 15)

Ornithopoda indet.: Rubilar-Rogers *et al.* 2013.

Material—SGO.PV.6582, vértebra caudal media aislada. Sierra Baguales, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano.

Comentarios—Este material corresponde al primer dinosaurio descrito para la Región de Magallanes y uno de los más australes de Sudamérica (Rubilar-Rogers *et al.* 2013). Si bien el material es fragmentario, presenta una morfología y proporciones generales típicas de un ornitópodo (Forster 1990). La presencia de estrías finas en la superficie lateral y ventral del centro cerca de las caras articulares en el material mencionado es característica de los centros caudales de ornitópodos (Ibiricu *et al.* 2010). Por otro lado la ausencia de un contorno hexagonal en vista articular descarta una afinidad a ornitópodos hadrosauroides (Prieto-Márquez y Salinas 2010).

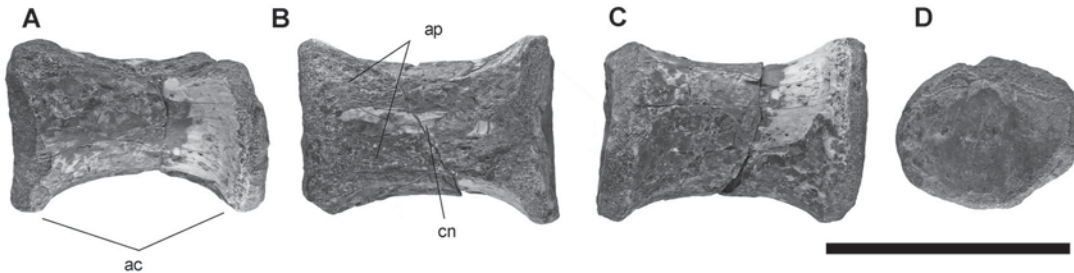


FIGURA 15. Ornithopoda indet. SGO.PV.6582 proveniente de Formación Dorotea (Maastrichtiano) Sierra Baguales, Región de Magallanes. Centro caudal medio en A) vista lateral, B) vista dorsal, C) vista ventral, D) vista articular. Abreviaciones anatómicas: ac, articulaciones para los chevrones; ap, articulación para los pedúnculos neurales; cn, canal neural. Barra de escala = 5 cm.

HADROSAUROIDEA Cope, 1869

HADROSAURIDAE Cope, 1869

Hadrosauridae indet.

(No figurado)

Hadrosauridae indet.: Soto-Acuña *et al.* 2014.

Material—CPAP (sín número), abundantes restos craneales, entre ellos maxilares y dentarios, así como restos poscraneales tales como vértebras dorsales, sacrales y caudales, escápula, húmeros, ulna, metacarpos, fémures, tibias, fíbula, tarsales proximales, metatarsos y falanges unguales de varios individuos semi-articulados. Valle de las Chinas, Provincia de Última Esperanza, Región de Magallanes. Formación Dorotea, Maastrichtiano.

Comentarios—Jujihara *et al.* (2014) reportan un nuevo sitio con abundantes restos de vertebrados en la Patagonia, provenientes de niveles psamíticos que se depositaron en cursos de agua meandriformes. Los restos incluyen fragmento craneales y poscraneales de varios individuos (Soto-Acuña *et al.* 2014). La presencia de surcos alveolares profundos y paralelos en el dentario, vértebras caudales con centros de contorno articular hexagonal, hoja escapular delgada y larga, húmero con cresta deltopectoral extendida por más de la mitad de la diáfisis y fémur rectilíneo con surcos extensor y flexor muy profundos permite la asignación de los restos a Hadrosauridae (Horner *et al.* 2004). Estos materiales corresponden a un taxón de menor tamaño que *Kritosaurus australis*, *Secernosaurus koeneri* y *Lapampasaurus cholinoi* (Bonaparte, 1984; Coria *et al.* 2013, Prieto-Márquez y Salinas 2010), estando en un similar rango de tamaño de algunos de los materiales asignados al hipodigma de *Willinakaqe salitralensis* (Juarez-Valieri *et al.* 2010).

DISCUSIÓN

Exceptuando a los talattosquios, los arcosaurios no avianos de Chile representan la mayor parte de la información que poseemos sobre vertebrados terrestres que habitaron el Mesozoico de Chile. Hasta ahora, el registro chileno no da cuenta de otros taxa de vertebrados terrestres como mamíferos, anfibios y escamosos durante el Mesozoico. La única excepción la constituyen tortugas fósiles (Otero, este volumen, Parham *et al.* 2014, Gasparini y Biró-Bagóczy 1986) y un registro de ave del Cretácico Superior de la Formación Quiriquina (Olson 1992, Sallaberry *et al.* este volumen) los que, sin embargo, siguen siendo escasos. Es necesario profundizar los estudios en áreas significativas para el registro de vertebrados continentales en Chile, como lo es el Monumento Natural de Pichasca o Sierra Baguales por su potencial fosilífero, que no sólo se restringe a dinosaurios, sino además a anfibios, tortugas y cocodrilos.

Los registros del grupo de los Thalattosuchia están concentrados mayormente en el Norte de Chile, entre las regiones de Antofagasta y Atacama, y en niveles que van desde el Sinemuriano al Oxfordiano (Gasparini 1985, Gasparini *et al.* 2000), representados por una amplia variedad de formas. Los Metriorhynchidae estuvieron ampliamente distribuidos en los mares del Jurásico, principalmente en Sudamérica (Rusconi 1948, Gasparini 1973, Gasparini y Dellapé 1976), Europa (Andrews 1913, Cau y Fanti 2011; entre otros), Cuba (Gasparini e Iturralde-Vinent 2001) y Norteamérica (Frey *et al.* 2002, Buchy *et al.* 2006, Buchy *et al.* 2007, Buchy 2008). Esta distribución es compatible con la formación del Corredor Epicontinental Hispánico o Caribeño (Smith 1983) entre el Tetis y el Pacífico durante el Jurásico temprano-medio de América Central, cuya apertura definitiva es de edad caloviana (Iturralde-Vinent 2006) y que es consistente con la herpetofauna oxfordiana descrita en Cuba (Gasparini e Iturralde-Vinent 2006). Particularmente interesante es el registro de Tavera (1981) de un cráneo de edad bajociana de Metriorhynchoidea indet. que junto con *Zoneait nargorum* del Aaleniano de Oregon, EEUU (Wilberg 2015), constituyen los registros más tempranos del grupo para el Pacífico. Por otro lado, el material poscranial fragmentario descrito por Chong y Gasparini (1972) proveniente de niveles sinemurianos, tiene relevancia por el potencial de encontrar esqueletos más completos que permitan comprender la evolución temprana del linaje de los talattosquios en el Pacífico.

Los Crocodyliformes no marinos están escasamente representados por un único registro en el Jurásico (Lio *et al.* 2011). Por otro lado, los depósitos de origen lacustre presentes en Cerro Quimal (Región de Antofagasta) pueden ser considerados como un yacimiento excepcional, ya que contienen ejemplares de arcosaurios basales bien preservados y parcialmente articulados (Desojo 2003, Rubilar-Rogers *et al.* 2013), resguardando un enorme potencial para futuros hallazgos.

Respecto a los pterosaurios, se conocen restos óseos de pterosaurios en tres localidades de las regiones de Antofagasta y Atacama (Salinas *et al.* 1991) y un reporte tentativo y preliminar proveniente del Cretácico Superior de Algarrobo (Otero y Soto-Acuña 2012). Se espera que en el futuro puedan efectuarse prospecciones minuciosas en los yacimientos paleontológicos de la Región de Atacama, orientadas no sólo a incrementar los restos disponibles sino que a abordar con más detalle los aspectos estratigráficos, tafonómicos, sistemáticos y paleobiológicos asociados a estos hallazgos. Restos de un “gran pterosaurio” fueron reportados para Quebrada Los Cóndores en la Región de Atacama (Salinas *et al.* 1991), sin embargo, este dato necesita ser confirmado ya que el material identificado como pterosaurios de Quebrada Los Cóndores depositado en el MNHN podría tratarse de icnofósiles (S. S.-A. obs. pers. 2014).

Sin lugar a dudas los dinosaurios son el grupo de arcosaurios no avianos mejor representado en el registro chileno. Los terópodos chilenos se extienden desde el Jurásico Superior al Cretácico y son conocidos en afloramientos de las regiones de Tarapacá, Antofagasta, Atacama y de O’Higgins (Moreno *et al.* 2004, Rubilar-Rogers 2006, Rubilar-Rogers y Otero 2008, Rubilar-Rogers *et al.* 2008, Rubilar-Rogers *et al.* 2014, Salgado *et al.* 2008). Los fósiles más antiguos de este grupo corresponden a restos óseos provenientes de Formación Toqui (Titoniano) en la Región de Aysén (Salgado *et al.* 2008), constituyendo un nuevo taxón de afinidades aún inciertas (Chimento *et al.* 2014, Vargas *et al.* 2014). Estos fósiles corresponden a los restos óseos más completos para un terópodo no aviano descubiertos en el país. Futuros trabajos podrían esclarecer

las afinidades filogenéticas de estos terópodos. También huellas aisladas y rastrilladas de terópodos de pequeño y mediano tamaño han sido reconocidas para el Jurásico de Chile Central, en Formación Baños del Flaco (Titoniano), las que corresponden a por lo menos dos morfotipos pedales de terópodos en asociación con grandes huellas de saurópodos (Rubilar-Rogers, 2006). En lo concerniente a los vertebrados terrestres, los dinosaurios saurópodos se han convertido en los animales mesozoicos mejor documentados de Chile, reportándose, hasta el momento, restos óseos en cinco localidades y huellas en siete localidades (Rubilar-Rogers 2003). En términos generales, estos dinosaurios, son unos de los grupos mejor representados tanto en número de hallazgos como en número de especies descritas en el mundo, constituyendo el 30% del total de los saurópodos conocidos (Upchurch *et al.* 2004). Finalmente los ornitópodos que hasta hace poco estaban representados casi exclusivamente por huellas (Moreno *et al.* 2000, Moreno y Pino 2002, Moreno *et al.* 2004) y un único registro óseo (Bell y Suárez 1989) han sido recientemente reportados en rocas del Cretácico Superior en altas latitudes del territorio nacional (Jujihara *et al.* 2014, Rubilar-Rogers *et al.* 2013, Soto-Acuña *et al.* 2014) lo que, desde un punto de vista paleobiogeográfico, es relevante para el conocimiento de este y otros grupos de vertebrados por las posibles conexiones faunísticas entre Antártica y Sudamérica a finales del Mesozoico (Reguero *et al.* 2013).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al delicado y minucioso trabajo de los preparadores J. Alarcón, K. E. Buldrini, E. González, J.P. Guevara y H. Rivas con los materiales fósiles de arcosaurios provenientes de diversas localidades el país. Especiales agradecimientos al Dr. Marcelo Leppe (Instituto Antártico Chileno) y a Osvaldo Rojas (Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama) por facilitar el acceso a las colecciones de arcosaurios provenientes del Valle de Las Chinas y de Cerritos Bayos respectivamente. También agradecemos a R. Yury-Yáñez por proveer algunas sugerencias en una versión temprana del manuscrito. Finalmente queremos dedicar este trabajo a los voluntarios del Área de Paleontología del MNHN por su desinteresado aporte a la investigación de la Paleontología de Vertebrados, cuyas contribuciones son un aporte fundamental para el desarrollo de esta disciplina en nuestro país.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACHURRA, L.E., J.P. LACASSIE, J.P. LE ROUX, C. MARQUARDT, M. BELMAR, J. RUIZ-DEL-SOLAR y S.E. ISHMAN
2009 Manganese nodules in the Miocene Bahía Inglesa Formation, north-central Chile: petrography, geochemistry, genesis and palaeoceanographic significance. *Sedimentary Geology* 217: 128–139.
- AGUIRRE, L. y E. EGERT
1965 Cuadrángulo Quebrada Marquesa, provincia de Coquimbo. Instituto de Investigaciones Geológicas. Carta Geológica de Chile 15. Santiago.
- AGNOLIN, F.L., M.E. EZCURRA, D.F. PAIS y S.W. SALISBURY
2010 A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence of their Gondwanan affinities. *Journal of Systematic Palaeontology* 8: 257–300.
- ANDREWS C.W.
1913 A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part Two. London: British Museum (Natural History). 288 p.
- BACZKO VON, M.B. y M.D. EZCURRA
2013 Ornithosuchidae: a group of Triassic archosaurs with a unique ankle joint. *Geological Society, London, Special Publications* 379: 187–202.
- BASSO, M. y C. MPODOZIS
2012 Carta Geológica Cerro Químal, Región de Antofagasta. Subdirección Nacional de Geología, Carta Geológica de Chile. Serie Geología Básica, mapa geológico 1:100.000.
- BELL, C.M.
1991 The relationship between sedimentary structures, transport directions and dune types in Mesozoic aeolian sandstones, Atacama Region, Chile. *Sedimentology* 38: 289–300.

- BELL, C.M. y K. PADIAN
1995 Pterosaur fossils from the Cretaceous of Chile: evidence for a pterosaur colony on an inland desert plain. *Geological Magazine* 132: 31–38.
- BELL, C.M. y M. SUAREZ
1989 Vertebrate fossils and trace fossils in the Upper Jurassic-Lower Cretaceous red beds in the Atacama region, Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 2: 351–357.
- BELL, C.M. y M. SUAREZ
1993 The depositional environment and tectonic development of a Mesozoic intra-arc basin, Atacama Region, Chile. *Geological Magazine* 130: 417–430.
- BENSON, R.B.J., M.T. CARRANO y S.L. BRUSATTE
2010 A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroidea) that survived to the latest Mesozoic. *Naturwissenschaften* 97: 71–78.
- BENTON, M.J.
1994 Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods: testing the pattern, en: N. C.FRASER, N.C. y H.-D. SUES (eds.), *In the Shadow of Dinosaurs*, pp. 366–397; Cambridge University Press (Cambridge)
- BENTON, M.J.
1999 *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 354: 1423–1446.
- BENTON, M.J., J. FORTH y M.C. LANGER
2014 Models for the rise of the dinosaurs. *Current Biology* 24(2): R87–R95
- BIESE, W.A.
1942 La distribución del Cretáceo Inferior al sur de Copiapó. *Anales del Primer Congreso Panamericano de Ingeniería de Minas y Geología* 1(2):427-466.
- BIESE, W.
1961 El Jurásico de Cerritos Bayos. Instituto de Geología, publicación n° 19, Universidad de Chile. 61 p.
- BIRÓ-BAGÓCZKY, L.
1964 Estudio sobre el límite entre el Titoniano y el Neocomiano en la Formación Lo Valdés, Provincia de Santiago, principalmente en base a Ammonoideos. Memoria de Título, Universidad de Chile, Escuela de Geología, 118 p.
- BIRÓ-BAGÓCZKY, L.
1982 Revisión y redefinición de los ‘Estratos de Quiriquina’, Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la Isla Quiriquina, 36°37’ Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario en Cocholegüe. En: *Actas del III Congreso Geológico Chileno*. Concepción, 29–64.
- BLANCO, N., A. TOMLINSON, K. MORENO y D. RUBILAR
2000 Importancia estratigráfica de las icnitas de dinosaurios presentes en la Formación Chacarilla (Jurásico-Cretácico Inferior), Región de Tarapacá, Chile. En: *Actas del IX Congreso Geológico Chileno*. Puerto Varas, 441–445.
- BREITKREUZ, C., F. HELMDACH, R. KOHRING y V. MOSBRUGGER
1992 Late Carboniferous Intra-Arc Sediments in the North Chilean Andes: Stratigraphy, Paleogeography and Paleoclimate. *Facies* 26: 67–80.
- BRONZATI, M., F.M. CHINAGLIA y M. LANGER
2012 A species-level supertree of Crocodyliformes. *Historical Biology* 24(6): 598–606.
- BRUSATTE, S. L., M.J. BENTON, J.B. DESOJO y M.C. LANGER
2010a The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology* 8: 3–47.
- BRUSATTE, S.L., S.J. NESBITT, R.B. IRMIS, R.J. BUTLER, M.J. BENTON y M.A. NORELL
2010 The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews* 101:68–100.
- BUCHY, M-C.
2008 New occurrence of the genus *Dakosaurus* (Reptilia, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of north-eastern Mexico with comments upon skull architecture of *Dakosaurus* and *Geosaurus*: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 249(1): 1–8.

- BUCHY M-C., W. STINNESBECK, E. FREY y A.H.G. GONZÁLEZ
2007 Première mention du genre *Dakosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia) dans le Jurassique supérieur du Mexique. Bulletin Société Géologique de France 178: 63–69.
- BUCHY M-C., P. VIGNAUD, E. FREY, W. STINNESBECK y A.H.G. GONZÁLEZ
2006 A new thalattosuchian crocodyliform from the Tithonian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico. Comptes Rendus Palevol 5: 785–794.
- BURMEISTER, H. y C. GIEBEL
1861 Die Versteinerungen von Juntas im Thal des Rio Copiapo. Abhandlungen der Naturforschenden Gessellschaft zu Halle 6: 122–132.
- BUTLER, R.J., C. SULLIVAN, M.D. EZCURRA, J. LIU, A. LECUONA y R.B. SOOKIAS
2014 New clade of enigmatic early archosaurs yields insights into early pseudosuchian phylogeny and the biogeography of the archosaur radiation. BMC Evolutionary Biology 14(128): 1–16.
- CALVO, J. y R.A. CORIA
1998 New specimen of *Giganotosaurus carolini* (Coria y Salgado 1995), supports it as the largest theropod ever found. Gaia 15: 117–122.
- CALVO, J.O., J.D. PORFIRI, C. VERALLI, F.E. NOVAS y F. POBLETE
2004 Phylogenetic status of *Megaraptor namunhuaiquii* Novas based on a new specimen from Neuquén, Patagonia, Argentina. Ameghiniana 41(4): 565–575.
- CARRANO, M.T.
2007 The appendicular skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 8: 163–179.
- CARRANO, M.T., M.A. LOEWEN y J.J.W. SERTICH
2011 New materials of *Masiakasaurus knopfleri* Sampson, Carrano, and Forster, 2001 and implications for the morphology of the Noasauridae (Theropoda: Ceratosauria). Smithsonian Contributions to Paleobiology 95: 1–53.
- CARRANO, M.T. y S.D. SAMPSON
2008 The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). Journal of Systematic Palaeontology 6: 183–236.
- CASAMIQUELA, R.
1980 Nota sobre restos de un reptil aetosauroideo (Thecodontia, Aetosauria) de Quimal, Cordillera de Domeyko, Antofagasta. Prueba de la existencia del Neotriásico continental en los Andes del Norte de Chile. En: Actas del Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, No. 2, y Congreso Latinoamericano de Paleontología, No. 1. Buenos Aires, 135–142.
- CASAMIQUELA, R. y G. CHONG
1980 La presencia de *Pterodaustro* Bonaparte -Pterodactyloidea-, del neojurásico (?) de la Argentina, en los Andes del norte de Chile. En: Actas del Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, No. 2, y Congreso Latinoamericano de Paleontología, No. 1. Buenos Aires, 201–209.
- CASAMIQUELA, R., J. CORVALÁN y F. FRANQUESA
1969 Hallazgo de dinosaurios en el Cretácico Superior de Chile. Su importancia cronológica-estratigráfica. Instituto de Investigaciones Geológicas, Boletín (25): 31 p.
- CASAMIQUELA, R.M. y A. FASOLA
1968 Sobre pisadas de dinosaurios del Cretácico inferior de Colchagua (Chile). Universidad de Chile, Departamento de Geología y Geofísica, 164 pp.
- CAU, A. y F. FANTI
2011 The oldest known metriorhynchid crocodylian from the Middle Jurassic of north-eastern Italy: *Neptunidraco ammoniticus* gen. et sp. nov. Gondwana Research 19: 550–565.
- CHARRIER, R., L. PINTO y M.P. RODRÍGUEZ
2007 Tectonostratigraphic evolution of the Andean Orogen in Chile, en T. MORENO y W. GIBBONS (eds.), The Geology of Chile, pp. 21–114; The Geological Society of London (Londres).

- CHIMENTO, N.R., AGNOLÍN, F.L y NOVAS, F.E.
2014 Anatomía astragalar de un nuevo dinosaurio carnívoro (Dinosauria, Theropoda) del Jurásico Superior de Chile. *Ameghiniana* 51(6): 8R.
- CHONG, G.
1985 Hallazgo de restos óseos de dinosaurios en la Formación Hornitos, Tercera Región (Atacama, Chile). En: *Actas del IV Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 152–159.
- CHONG-DÍAZ G. y Z. GASPARINI
1972 Presencia de crocodilia marino en el Jurásico de Chile. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 27(4): 406–409.
- CHONG-DÍAZ G. y Z. GASPARINI
1976 Los vertebrados mesozoicos de Chile y su aporte geopaleontológico. En: *Actas del IV Congreso Geológico Argentino*. Bahía Blanca, 45–67.
- CHURE, D. J.
2001 The wrist of *Allosaurus* (Saurischia: Theropoda), with observations on the carpus in theropods, en J. Gauthier y L. F. Gall (eds.), *New perspectives on the origin and early evolution of birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom* pp. 97–121; Peabody Museum of Natural History, Yale University (New Haven).
- CLARK, J.M.
1994 Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes, en: N. C. FRASER y H-D. SUES (eds.), *In the shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*, pp. 84–97; Cambridge University Press (Cambridge & New York).
- COPE, E.D.
1869 Synopsis of the extinct Bbtrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society*, new series 14: 1–252.
- CORIA, R.A. y J.O. CALVO
2002 A new iguanodontian ornithopod from Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3): 503–509.
- CORIA, R.A. y L. SALGADO
1996 A basal iguanodontian (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(3): 445–457.
- CORIA, R.A. y P.J. CURRIE
2006 A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas* 28: 71–118.
- CORIA, R.A., J.J. MOLY, M. REGUERO, S. SANTILLANA y S. MARENSSI
2013 A new ornithopod (Dinosauria; Ornithischia) from Antarctica. *Cretaceous Research* 41: 186–193
- CORIA, R.A. y L. SALGADO
1995 A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224–226.
- CORVALÁN, J.
1974 Estratigrafía del Neocomiano marino de la región al sur de Copiapó, Provincia de Atacama. *Revista Geológica de Chile* 1:13-36.
- COVACEVICH, W.
1981 Informe Paleontológico Interno N° 29, Hoja Toconao. IIG, 28 p. Inédito.
- COVACEVICH, V., J. VARELA y M. VERGARA
1976 Estratigrafía y Sedimentación de la Formación Baños del Flaco al sur del Río Tinguiririca, Cordillera de los Andes. Provincia de Curico, Chile. En: *Actas del I Congreso Geológico Chileno*. Santiago, 191–211.
- CURRIE, P.J. y K. CARPENTER
2000 A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous Antler Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas* 22: 207–246.
- CURRIE, P.J. y X.J. ZHAO
1993 A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2037–2081.

- DESOJO, J.B.
2003 Redescripción del aetosaurio *Chilenosuchus forttae* Casamiquela (Diapsida: Arcosauria): presencia de Triásico continental en el norte de Chile. *Revista Geológica de Chile* 30(1): 53–63.
- DESOJO, J.B., M.D. EZCURRA y E.E. KISCHLAT
2012 A new aetosaur genus (Archosauria: Pseudosuchia) from the early Late Triassic of southern Brazil. *Zootaxa* 3166: 1–33.
- DE LA CRUZ, R. y M. SUÁREZ
2006 Geología del Área Puerto Guadal-Puerto Sánchez scale 1:1.000.000. Carta Geológica de Chile 95. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago, Chile.
- DONG, Z.M.
1984 A new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Sichuan Basin. *Vertebrata Palasiatica* 22: 213–218.
- EZCURRA, M.D., T.M. SCHEYER y R.J. BUTLER
2014 The origin and early evolution of Sauria: reassessing the permian saurian fossil record and the timing of the crocodile-lizard divergence. *PLoS One* 9(2): e89165.
- FASOLA, A.
1966 Hallazgo de huellas de dinosaurios en el Alto Tinguiririca. Museo Nacional de Historia Natural, Noticiero Mensual 10(119): 8 p.
- FASTNACHT, M.
2005 The first dsungaripterid pterosaur from the Kimmeridgian of Germany and the biomechanics of pterosaur long bones. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 273–288.
- FERIGOLO, J. y M.C. LANGER
2007 A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. *Historical Biology* 19: 23–33.
- FERNÁNDEZ, M. y Z. GASPARINI
2000 Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia* 33: 269–276.
- FERNÁNDEZ, M. y Z. GASPARINI
2008 Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. *Naturwissenschaften* 95: 79–84.
- FERNÁNDEZ, M.S. y Y. HERRERA
2009 Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia: Crocodylomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(3): 702–714.
- FERNÁNDEZ, M.S., A.P. CARABAJAL, Z. GASPARINI y G. CHONG DÍAZ
2011 A metriorhynchid crocodyliform braincase from northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(2): 369–377.
- FERUGLIO, E.
1938 El Cretácico superior del lago San Martín (Patagonia) y de las regiones adyacentes. *Physis* 12: 293–342.
- FIGUEROA, A.D.
2007 Geología del sector cerro Caraperote, Cuadrángulo cerro Jaspe, coordenadas 7.577.500N- 7.568.500 y 496.500E-508.500E. Geoquímica de la Formación Icanche, Segunda Región, Chile. Memoria de Título (Inédito), Facultad de Ingeniería y Ciencias Geológicas, Departamento de Ciencias Geológicas, Universidad Católica del Norte, 99 pp.
- FORSTER, C.A.
1990 The postcranial skeleton of the ornithomimid dinosaur *Tenontosaurus tilletti*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10(3): 273–294.
- FORTT, A.
1981 Geología General de los Cuadrángulos: Cerro Químal, Laguna Tevinquiche, Llano de la Paciencia y Salar de Atacama, II Región. IIG, 48 p. Inédito.
- FREY, E., M-C. BUCHY, W. STINNESBECK y J.G. LÓPEZ-OLIVA
2002 *Geosaurus vignaudi* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central-east Mexico (State of Puebla). *Canadian Journal of Earth Sciences* 39: 1467–1483.

- FURQUE, G.
1973 Descripción geológica de la Hoja 58b Lago Argentino. Boletín del Servicio Nacional Minero y Geológico 140: 1–49, Buenos Aires.
- GALTON, P.M. y J.A. JENSEN
1979 A new large theropod dinosaur from the Upper Jurassic of Colorado. Brigham Young University of Geological Studies 26: 1–12.
- GALLI, C. y R. DINGMAN
1962 Cuadrángulos Pica, Alca, Matilla y Chacarilla, con un estudio sobre recursos de agua subterránea, provincia de Tarapacá. Carta Geológica de Chile 7-10: 123 p., escala 1:50.000.
- GANÁ, P., R. WALL y R. GUTIÉRREZ
1996 Mapa Geológico del área Valparaíso-Curacaví, Región de Valparaíso y Región Metropolitana, escala 1:100.000. Servicio Nacional de Geología y Minería Santiago. 20 p.
- GAO, Y.
1993 A new species of Middle Jurassic Carnosauria from Dashanpu, Zigong, Sichuan Province, Szechuanosaurus zigongensis sp. nov. Vertebrata Palasiatica 31: 308–314.
- GARCÍA, F.
1958 Informe geológico preliminar de las quebradas de Guatacondo y Chacarilla. ENAP (Inédito), 30p.
- GARCIA, F.
1967 Geología del Norte Grande de Chile. Sociedad Geológica de Chile 3: 1–138. Santiago.
- GASPARINI, Z.B.
1973 Revisión de ‘*Purranisaurus potens*’ Rusconi, 1948 (Crocodylia, Thalattosuchia). Los Thalattosuchia como un nuevo infraorden de los Crocodylia. En: Actas del V Congreso Geológico Argentino. Córdoba, 423–431.
- GASPARINI, Z.B.
1979 Comentarios críticos sobre los vertebrados mesozoicos de Chile. En: Actas del II Congreso Geológico Chileno. Arica, H15–H32.
- GASPARINI, Z.B.
1980a Un nuevo cocodrilo marino (Crocodylia, Metriorhynchidae) del Caloviano del norte de Chile. Ameghiniana 17(2): 97–103.
- GASPARINI, Z.B.
1980b South American Mesozoic crocodiles. Mesozoic Vertebrate Life 1: 66–72.
- GASPARINI, Z.B.
1985 Los reptiles marinos jurásicos de América del Sur. Ameghiniana 22(1-2): 23–34.
- GASPARINI, Z. y L. BIRÓ-BAGÓCZKY
1986 *Osteopygis* sp. (Reptilia, Testudines, Toxochelyidae). Tortuga Fósil de la Formación Quiriquina, Cretácico Superior, Sur de Chile. Revista Geológica de Chile 27: 85–90.
- GASPARINI, Z., A. CARABAJAL y G. CHONG
2008 Un nuevo espécimen de cocodrilo marino del Jurásico Medio del norte de Chile: revalidación de *Metriorhynchus westermanni* (Crocodyliformes: Metriorhynchidae). Revista Geológica de Chile 35: 335–346.
- GASPARINI, Z.B. y G. CHONG
1977 *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), amarine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie 153(3): 431–464.
- GASPARINI, Z.B. y D. DELLAPÉ
1976 Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Titoniano) de la Provincia de Neuquén. En: Actas del I Congreso Geológico Chileno. Santiago, 1–21.
- GASPARINI, Z. y M. FERNÁNDEZ
1997 Tithonian marine reptiles of the Eastern Pacific, en: J. CALLAWAY y E. NICHOLLS (eds.), Ancient Marine Reptiles pp. 435–450; Academic Press (San Diego).
- GASPARINI, Z. y M. FERNÁNDEZ
2006 Middle and Late Jurassic marine reptile faunas of the Southeastern Pacific, based on discoveries in Argentina and Chile. Paludicola 5(4): 230–241.

- GASPARINI, Z. y M. ITURRALDE-VINENT
2001 Metriorhynchid crocodiles (Crocodyliformes) from the Oxfordian of Western Cuba. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 9: 534–542.
- GASPARINI, Z. y M. ITURRALDE-VINENT
2006 The Cuban Oxfordian herpetofauna in the Caribbean Seaway. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 240: 343–371.
- GASPARINI, Z., P. VIGNAUD, P. y G. CHONG
2000 The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach. *Bulletin Société Géologique de France* 171(6): 657–664.
- GAUTHIER, J.
1986 Saurischian monophyly and the origin of birds. *California Academy of Sciences, Memoirs* 8: 1–55.
- GAUTHIER, J. y K. PADIAN
1985 Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight, en: M. K. HECHT, J. H. OSTROM, G. VIOHL y P. WELLNHOFER (eds.), *The Beginnings of Birds: proceedings of the international Archaeopteryx conference*; 1984, pp. 185–197; *Freunde des Jura-Museums (Eichstätt)*
- GODOY, E., C. MARQUARDT y N. BLANCO
2003 Carta Caldera, Región de Atacama. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile. Serie Geología Básica, No. 76, 38 pp., 1 mapa escala 1:100.000. Santiago.
- GUZMÁN, N., C. MARQUARDT, L. ORTLIEB y D. FRASSINETTI
2000 La malacofauna neogena y cuaternaria del área de Caldera (27°–28° S) especies y rangos bioestratigráficos. En: *Actas del IX Congreso Geológico Chileno. Puerto Varas*, 476–481.
- HALLAM, A.
1987 End-Cretaceous mass extinction event: Argument for terrestrial causation. *Science* 238: 1237–1242.
- HARRINGTON, H.
1961 Geology of parts of Antofagasta and Atacama, Provinces Northern Chile. *American Association of Petroleum Geology* 45(2): 169–197.
- HERM, D.
1969 Marines Pliozän und Pleistozän in Nord und Mittel Chile unter besonderen Berücksichtigung der Entwicklung der Mollusken-Faunen. *Zittelania* 2: 1–159.
- HERRERA, Y., M.S. FERNÁNDEZ y Z. GASPARINI
2013 The snout of *Cricosaurus araucanensis*: a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids. *Lethaia* 46(3): 331–340.
- HERRERA, Y., Z. GASPARINI y M. S. FERNÁNDEZ.
2015 *Purransaurus potens* Rusconi, an enigmatic metriorhynchid from the Late Jurassic–Early Cretaceous of the Neuquén Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35(2): e904790
- HERVÉ, F., E. GODOY, C. MPODOZIS y M. FANNING
2004 Monitoring magmatism of the Patagonian batholith through the U-Pb SHRIMP dating of detrital zircons in sedimentary units of the Magallanes Basin. En: J. CARCIONE, F. DONDA y E. LODOLO (eds.), *International Symposium on the Geology and Geophysics of the Southernmost Andes, the Scotia Arc and the Antarctic Peninsula*, Actas 4-06, Buenos Aires.. *Bolletino di Geofísica Teorica ed Applicata* 45(2): 113–117.
- HOCKNULL, S.A., M.A. WHITE, T.R. TISCHLER, A.G. COOK, N.D. CALLEJA, T. SLOAN y D.A. ELLIOTT
2009 New Mid-Cretaceous (latest Albian) dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *PLoS One* 4(7): e6190.
- HOFFSTETTER, R., H. FUENZALIDA y G. CECIONI
1957 *Lexique Stratigraphique International*, Vol. V, 223 p.
- HOLTZ JR., T.R.
2000 A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. *Gaia* 15: 5–61.
- HOLTZ JR., T. R., R.E. MOLNAR y P.J. CURRIE
2004 Basal Tetanurae, en: D. B. WEISHAMPEL, P. DODSON y H. OSMÓLSKA (eds.) *The Dinosauria*. Second edition, pp. 71–110; University of California Press (Berkeley).

- HORNER, J.R., D.B. WEISHAMPEL y C.A. FORSTER
2004 Hadrosauridae, en: D. B. WEISHAMPEL, P. DODSON y H. OSMÓLSKA (eds.) The Dinosauria. Second edition, pp. 438–463; University of California Press (Berkeley).
- HUENE, F. VON.
1927 Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie B 1927: 22–29.
- HUENE F. VON.
1932 Die fossile Reptil-ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. Monographien zur Geologie und Palaeontologie 1: 1–361.
- HUXLEY, T.H.
1875 On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia. Quarterly Journal of the Geological Society 31: 423–438.
- IBIRICU, L.M., R.D. MARTÍNEZ, M.C. LAMANNA, G.A. CASAL, M. LUNA, J.D. HARRIS y K.J. LACOVARA
2010 A Medium-Sized Ornithopod (Dinosauria: Ornithischia) from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation of Lago Colhué Huapi, Southern Chubut Province, Argentina. Annals of Carnegie Museum 79(1): 39–50.
- IRIARTE, S., A. ARÉVALO y C. MPODOZIS
1999 Hoja La Guardia, Región de Atacama. Servicio Nacional de Geología y Minería, Mapas Geológicos 13, escala 1:100.000.
- IRMIS, R.B., S.J. NESBITT y H.D. SUES
2013 Early Crocodylomorpha. Geological Society, London, Special Publications 379: 275–302.
- ITURRALDE, M.A.
2006 Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. International Geology Review 48: 791–827.
- JENSEN O. y J.C. VICENTE
1976 Estudio geológico del área de “Las Juntas” del Río Copiapó (Provincia de Atacama, Chile). Revista de la Asociación Geológica Argentina 31(3): 145–173.
- JETZ, W., G.H. THOMAS, J.B. JO, K. HARTMANN y A.O. MOOERS
2012 The global diversity of birds in space and time. Nature 491: 444–448.
- JOUBE, S.
2004 Description of the skull of a *Ctenochasma* (Pterosauria) from the latest Jurassic of Eastern France, with a taxonomic revision of European Tithonian Pterodactyloidea. Journal of Vertebrate Paleontology 24(3): 542–554.
- JOUBE, S., M. IAROCHE, B. BOUYA y M. AMAGHZAZ
2006 New material of *Argochampsia krebsi* (Eusuchia: Gavialoidea) and phylogenetic implications. Geobios 39: 817–832.
- JUJIHARA, T., S. SOTO-ACUÑA, A. VARGAS, W. STINNESBECK, M. VOGT, D. RUBILAR-ROGERS y M. LEPPE
2014 The southernmost dinosaurs of South America. En: XXIII Latin American Colloquium. Heidelberg, 88.
- KATZ, H.
1963 Revision of Cretaceous stratigraphy in Patagonian Cordillera of Última Esperanza, Magallanes province, Chile. American Association of Petroleum Geologists Bulletin 47: 506–524.
- KAUP, J.
1834 Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. Isis: 315.
- KELLNER, A.W.A.
2003 Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group, en: E. BUFFETAUT, y J.M. MAZIN, (eds.), Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, pp. 105–137; Geological Society, Special Publications (Londres).

- KELLNER, A.W.A.; PINHEIRO, A. E. P. y CAMPOS, D. A.
2014 A New Sebecid from the Paleogene of Brazil and the Crocodyliform Radiation after the K–Pg Boundary. *PLoS ONE* 9: e81386.
- KELLNER, A.W.A., D. RUBILAR-ROGERS, A. VARGAS y M. SUÁREZ
2011 A new titanosaur sauropod from the cretaceous of Atacama Desert, Chile. *Proc. Third Gondwanan Dinosaurs Symposium. Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83(1): 211–219.
- KLOHN, G.
1960 Geología de Santiago, O'Higgins, Colchagua y Curicó. Instituto de Investigaciones Geológicas Chile. *Boletín* 8: 95 p.
- KRAUS, R.
1998 The cranium of *Piscogavialis jugaliperforatus* n. gen., n. sp. (Gavialidae, Crocodylia) from the Miocene of Peru. *Paläontologische Zeitschrift* 72: 389–406.
- LANGER, M.C., M.D. EZCURRA, J.S. BITTENCOURT y F.E. NOVAS
2010 The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews* 85: 55–110.
- LANGER, M.C. y C.D. FERIGOLO
2013 The Late Triassic dinosauriform *Sacisaurus agudoensis* (Caturrita Formation; Rio Grande do Sul, Brazil): anatomy and affinities, en: S. J. NESBITT, J.B. DESOJO y R.B. IRMIS (eds), *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Geological Society, London, Special Publications 379: 353–392.
- LE ROUX, J.P., J. PURATICH, A. MOURGUES, J.L. OYARZÚN, R.A. OTERO, T. TORRES y F. HERVÉ
2010 Estuary deposits in the Río Baguales Formation (Chatian-Aquitanean), Magallanes Province, Chile. *Andean Geology* 37: 329–344.
- LIRA, G.
1989 Geología del área Preandina de Calama, con énfasis en la estratigrafía y paleogeografía del mesozoico, 22° a 22°40' latitud sur, Región de Antofagasta, Chile. Tesis de Doctorado, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 211 pp.
- LIO, G., F. NOVAS, L. SALGADO, M. SUÁREZ y R. DE LA CRUZ
2011 First record of a non-marine crocodylomorph (Archosauria) from the Upper Jurassic of Chile. *Ameghiniana* 48(4): R88.
- LOCKLEY, M.G., J.O. FARLOW y C.A. MEYER
1994 *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide and narrow-gauge sauropod trackways. *Gaia* 10: 135–145.
- LOCKLEY, M.G. y J.L. WRIGHT
2001 Trackways of large quadrupedal ornithomorphs from the Cretaceous, en D. TANKE y K. CARPENTER (eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*, pp. 428–442; Indiana University Press (Bloomington).
- LÜ, J., D.M. UNWIN, X. JIN Y. LIU y Q. JI
2009 Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B* 277(1680):383–389.
- MADSEN JR., J.H.
1976 *Allosaurus fragilis*: a revised osteology: Utah Geological and Mineral Survey, Bulletin 109: 1–163.
- MAKSAEV, V.
1978 Cuadrángulo Chitigua y sector occidental del cuadrángulo Cerro Palpana. Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile). *Carta Geológica de Chile* 31, 55.
- MALUMIÁN, N. y A. CARAMÉS
1997 Upper Campanian-Paleogene from the Río Turbio coal measures in southern Argentina: micropaleontology and the Paleocene/ Eocene boundary. *Journal of South American Earth Sciences* 10(2): 187–201.
- MARQUARDT, C., N. BLANCO, E. GODOY, A. LAVENU, L. ORTLIEB, M. MARCHANT y N. GUZMÁN
2000 Estratigrafía del Cenozoico Superior en el área de Caldera (26°45'2''S). En: *Actas del IX Congreso Geológico Chileno*. Puerto Varas, 504–508.

- MARTILL, D., E. FREY, G. CHONG y M. BELL
2000 Reinterpretation of a Chilean pterosaur and the occurrence of Dsungaripteridae in South America. *Geological Magazine* 137: 19–25.
- MARTILL, D., E. FREY, M. BELL y G. CHONG, G
2006 Ctenochasmatid pterosaurs from Early Cretaceous deposits in Chile. *Cretaceous Research* 27(5): 603–610.
- MARTIN, J.E.
en prensa A sebecosuchian in a middle Eocene karst with comments on the dorsal shield in Crocodylomorpha. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- MARTIN, S.
2008 Global diversity of crocodiles (Crocodylia, Reptilia) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 587–591.
- MARTÍNEZ, R.
1998 *Notohypsilophodon comodorensis* gen. et. sp. nov. Un Hypsilophodontidae (Ornithischia: Ornithopoda) del Cretácico Superior de Chubut, Patagonia central, Argentina. *Acta Geologica Leopoldensia* 21: 119–135.
- MARTÍNEZ, R.N., P.C. SERENO, O.A. ALCOBER, C.E. COLOMBI, P.R. RENNE, I.P. MONTAÑEZ y B. S. CURRIE
2011 A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science* 331: 201–210.
- MARTÍNEZ, F., C. ARRIAGADA, C. MPODOZIS y M. PEÑA
2012 The Lautaro Basin: A record of inversion tectonics in northern Chile. *Andean Geology* 39(2): 258–278.
- MARTÍNEZ, R.N., C. APALDETTI, O.A. ALCOBER, C. COLOMBI, P.C. SERENO, E. FERNANDEZ, P. SANTI MALNIS, G. CORREA y D. ABELÍN
2013 Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. En: P. C. SERENO (ed.), Basal sauropodomorphs and the vertebrate fossil record of the Ischigualasto Formation (Late Triassic: Carnian–Norian) of Argentina, pp. 10–30 Society of Vertebrate Paleontology Memoir 12.
- MARTÍNEZ-PARDO, R.
1965 The presence of *Bolivinoidea draco dorreeni* Finlay from the Magellan basin, Chile. *Micropaleontology* 11(3): 360–364.
- MERCADO, M.
1982 Hoja Laguna del Negro Francisco, Región de Atacama Servo Nac. Geol. Miner., Carta Geol. Chile No. 56.63 p.
- MORATALLA, J.J, J.L. SANZ y S. JIMÉNEZ
1988 Multivariate analysis on Lower Cretaceous dinosaur footprints: discrimination between ornithopods and theropods. *Geobios* 21(4): 395–408.
- MORENO, K.
2008 Valoración y estado de conservación de huellas de vertebrados mesozoicos en Chile. *Actas del I Simposio Paleontología en Chile*. Santiago, 13–17.
- MORENO, K. y M.J. BENTON
2005 Occurrence of sauropod dinosaur tracks in the Upper Jurassic of Chile (redescription of *Iguanodonichnus frenki*). *Journal of South American Earth Sciences* 20(3): 253–257.
- MORENO, K., N. BLANCO y A. TOMLINSON
2004 New dinosaur footprints from the Upper Jurassic of northern Chile. *Ameghiniana* 41(4): 535–544.
- MORENO, K. y M. PINO
2002 Huellas de dinosaurios de la Formación Baños del Flaco (Titoniano - Jurásico Superior), IV Región, Chile: paleoetología y paleoambiente. *Revista Geológica de Chile* 29: 191–206.
- MORENO, K. y D. RUBILAR
1997 Presencia de nuevas pistas de dinosaurios (Theropoda-Ornithopoda) en la Formación Baños del Flaco, Provincia de Colchagua, VI Región, Chile. En: VIII Congreso Iberoamericano de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados. Concepción, 95.
- MORENO, K., D. RUBILAR-ROGERS y N. BLANCO
2000 Icnitas de dinosaurios de la Formación Chacarilla, I y II Región, norte de Chile. *Ameghiniana* 37(4): 30R.

- MOURGUES, F.
2007 Paléontologie stratigraphique (Ammonites) et évolution tectono-sédimentaire du Bassin d'arrière arc de Chañarcillo (Berriasien-Albien, Nord du Chili). Tesis de doctorado, University of Toulouse iii, France.
- MUÑOZ, N.
1989 Geología y estratigrafía de las Hojas Baquedano y Pampa Unión, II Región, Antofagasta, Chile. Memoria, Departamento de Geología, Universidad de Chile, Santiago.
- NESBITT, S.J.
2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 352: 1–292.
- NESBITT, S.J., P.M. BARRETT, S. WERNING, C.A. SIDOR y A.J. CHARIG
2012 The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania. *Biology Letters* 9: 20120949.
- NESBITT, S. J., S.L. BRUSATTE, J.B. DESOJO, A. LIPARINI, A.G. DE FRANÇA, J.C. WEINBAUM y D.J. GOWER
2013 *Rauisuchia*. Geological Society, London, Special Publications 379: 241–274.
- NESBITT, S. J., C.A. SIDOR, R.B. IRMIS, K.D. ANGIELCZYK, R.M.H. SMITH y L.A. TSUJI
2010 Ecologically distinct dinosaurian sister-group shows early diversification of Ornithodira. *Nature* 464: 95–98.
- NICHOLSON, J.A. y R. LYDEKKER
1889 A manual of palaeontology for the use of students, with a general introduction on the principles of palaeontology. Nature, 1624 p. Londres.
- NOVAS, F.E., A.V. CAMBIASO y A. AMBROSIO
2004 A new basal iguanodontian (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana* 41(1): 75–82.
- NOVAS, F.E., S. DE VALAIS, P. VICKERS-RICH y T. RICH
2005 A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften* 92: 226–230.
- OLSON, S.L.
1992 *Neogaeornis wetzeli* Lambrecht, a Cretaceous loon from Chile (Aves: Gaviidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 122–124.
- ORTEGA, F., Z. GASPARINI, A.D. BUSCALIONI y J.O. CALVO
2000 A new species of *Arapesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1): 57–76.
- ORTIZ, H., H. MANSILLA, D. MONTECINO, T. JUJIHARA y M. LEPPE, M.
2012 Primer reporte de Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia) en estratos del Cretácico Superior en la Reserva Nacional Laguna Parrillar, Península Brunswick, Región de Magallanes y Antártica Chilena. En: *Actas del III Simposio Paleontología en Chile*. Punta Arenas, 135–138.
- ÓSI, A.
2005 *Hungarosaurus tormai*, a new ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(2):370–383.
- OSORIO, R. y S. RIVANO
1985 Pararchitidae (Ostracoda) del Paleozoico Superior en la Formación Pular (Harrington, 1961), Quebrada Pajonales, vertiente occidental de la Sierra de Almeida, Antofagasta. En: *Actas del IV Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 439-457.
- OTERO, R.A., JIMÉNEZ – HUIDOBRO, P., SOTO-ACUÑA, S. y YURY-YÁÑEZ, R.
2014 Evidence of a giant helmeted frog (Australobatrachia, Calyptocephalellidae) from Eocene levels of the Magallanes Basin, southernmost Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 55: 133-140-
- OTERO, R.A. y S. SOTO-ACUÑA
2012 Primera evidencia de una diversidad de arcosaurios continentales en el Maastrichtiano temprano de Chile central. En: *Actas del III Simposio Paleontología en Chile*. Punta Arenas, 142-145.

- OTERO, R.A., M.E. SUÁREZ y J. LE ROUX
2009 First record of Elasmosaurid Plesiosaurs (Sauropterygia: Plesiosauria) in upper levels of the Dorotea Formation, Late Cretaceous (Maastrichtian), Puerto Natales, Chilean Patagonia. *Paleontological Note, Andean Geology* 36: 342–350.
- OTERO, R.A., S. SOTO-ACUÑA y R. YURY-YÁÑEZ
2012 Primer registro de tortugas y cocodrilos en el Eoceno de Magallanes. En: *Actas del XIII Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 722-724.
- OTERO, R.A., S. SOTO-ACUÑA, R.E. YURY-YÁÑEZ y D. RUBILAR-ROGERS
2013 Southernmost occurrence of an elasmosaurid plesiosaur in the Late Cretaceous of South America (Magallanes Basin). En: *Geosur. Viña del Mar*, 334–336.
- OTERO, R.A., J.L. OYARZÚN, S. SOTO-ACUÑA, R.E. YURY-YÁÑEZ, N.M. GUTIÉRREZ, J.P. LE ROUX, T. TORRES y F. HERVÉ
2013 Neoselachians and Chimaeriformes (Chondrichthyes) from the latest Cretaceous-Paleogene of Sierra Baguales, southernmost Chile. Chronostratigraphic, paleobiogeographic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 48: 13–30
- OWEN, R.
1842 Report on British fossil reptiles Pt. II. Report of the British Association of Advanced Sciences, 1841, 60-204.
- PADIAN, K.
1983 Osteology and functional morphology of *Dimorphodon macronyx* (Buckland) (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) based on new material in the Yale Peabody Museum. *Postilla* 189: 1-44.
- PARHAM, J.F., R.A. OTERO y M.E. SUÁREZ
2014 A sea turtle skull from the Cretaceous of Chile with comments on the taxonomy and biogeography of *Euclastes* (formerly *Osteopygis*). *Cretaceous Research* 49: 181–189.
- PARRISH, J.M.
1993 Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 287–308.
- PEECCOOK, B.R., C.A. SIDOR, S.J. NESBITT, R.M.H. SMITH, J.S. STEYER y K.D. ANGIELCZYK
2013 A new silesaurid from the upper Ntawere Formation of Zambia (Middle Triassic) demonstrates the rapid diversification of Silesauridae (Avemetatarsalia, Dinosauriformes), *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(5): 1127–1137.
- PÉREZ, E., COOPER, M. y COVACEVICH, V.
1990 Aptian ammonite-based age for the Pabellón Formation, Atacama region, northern Chile. *Revista Geológica de Chile* 17(2): 181–185.
- PÉREZ D'A., E. y R. REYES
1978 Las trigonias del Cretácico Superior de Chile y su valor cronoestratigráfico. Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile), *Boletín* N° 34. 74 p.
- PIATNITZKY, A.
1938 Observaciones geológicas en el oeste de Santa Cruz (Patagonia). *Boletín de Informaciones Petroleras* 165: 45–85.
- PINEDA, G. y C. EMPARÁN
2006 Geología del Área Andacollo-Puerto Aldea. Carta Geológica de Chile 96, 85. scale 1:1.000.000. Servicio Nacional de Geología y Minería.
- PINO, H. y G. FUENZALIDA
1988 Algunos rasgos geológicos de las sierras de Almeyda, San Juan y Guanaqueros, Región de Antofagasta, Inédito, internal report ENAP (National Petroleum Company, Chile), n° 280. 35 pp.
- POL, D. y Z.B. GASPARINI
2007 Crocodyliformes, en: Z. GASPARINI, L.SALGADO y R. CORIA (eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*, pp. 116–142; Indiana University Press (Bloomington).

- POL, D., O.W.M. RAUHUT, A. LECUONA, J.M. LEARDI, X. XU y J.M. CLARK
2013 A new fossil from the Jurassic of Patagonia reveals the early basicranial evolution and the origins of Crocodyliformes. *Biological Reviews* 88(4): 862-872.
- PRIETO-MARQUEZ, A. y G.C. SALINAS
2010 A re-evaluation of *Secernosaurus koernerii* and *Kritosaurus australis* (Dinosauria, Hadrosauridae) from the Late Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(3): 813-837
- RAUHUT, O.W.M.
2003 The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology* 69: 214 pp.
- RAUHUT, O.W.M.
2005a Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology* 48: 87-110.
- RAUHUT, O.W.M.
2005b Post-cranial remains of 'coelurosaurs' (Dinosauria, Theropoda) from the Late Jurassic of Tanzania. *Geological Magazine* 142: 97-107.
- RAUHUT, O.W.M. y A. LÓPEZ-ARBARELLO
2008 Archosaur evolution during the Jurassic: a southern perspective. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63(4): 557-585.
- RAUHUT, O.W.M. y X. XU
2005 The small theropod dinosaurs *Tugulusaurus* and *Phaedrolosaurus* from the Early Cretaceous of Xinjiang, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(1): 107-118.
- RAUP, D.M. y J.J. SEPKOSKI
1982 Mass extinction in the fossil record. *Science* 215: 1501-1503.
- ROJO, M.
1985 Un aporte al conocimiento del Terciario marino: Formación Bahía Inglesa. En: *Actas del IV Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 514-532.
- RUBILAR, D., K. MORENO y N. BLANCO
2000a Grandes huellas de dinosaurios ornitópodos en la Formación Chacarilla (Jurásico Superior-Cretácico Inferior), I Región de Tarapacá, Chile. En: *Actas del IX Congreso Geológico Chileno*. Puerto Varas, 550-554.
- RUBILAR, D., K. MORENO, N. BLANCO y J. CALVO
2000b Report of theropod trackways from Chacarilla Formation (Upper Jurassic - Lower Cretaceous), Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(3): 66A.
- RUBILAR-ROGERS, D.
2003 Registro de dinosaurios en Chile. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural* 52: 137-150.
- RUBILAR-ROGERS, D.
2006 Icnitas de terópodos de la Formación Baños del Flaco (Jurásico Superior), Chile central. En: *Actas del XI Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 117-120.
- RUBILAR-ROGERS, D.
2008 Filogenia y relaciones biogeográficas de los titanosaurios de Chile. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, 187 p.
- RUBILAR-ROGERS, D.
2010 New locality with dinosaur tracks from the Upper Jurassic of the Atacama Desert, northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(2): 154A.
- RUBILAR, D., S. CHATTERJEE y A. VARGAS
2002 A crocodylomorph from the Late Triassic of Chile. En: *I Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*. Santiago, 47-48.
- RUBILAR-ROGERS, D. y C. GUTSTEIN
2012 Los titanosaurios de Chile y su contexto filogenético y biogeográfico. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Santiago)* 61: 55-73.

- RUBILAR-ROGERS D., M. EZCURRA, R. IRMIS J. DESOJO y S. SOTO-ACUÑA
2013 A silesaurid (Archosauria: Dinosauriformes) from the Triassic of the Atacama Desert, Chile. En: Actas del 73 Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. Los Angeles, 202A.
- RUBILAR-ROGERS, D., K. MORENO, N. BLANCO y J. CALVO
2008 Theropod dinosaur trackways from the Lower Cretaceous of the Chacarilla Formation, Chile. *Revista Geológica de Chile* 35(1): 175–184.
- RUBILAR-ROGERS, D. y R.A. OTERO
2008 Nuevo yacimiento con icnitas de dinosaurios (Theropoda-Sauropoda) en el Desierto de Atacama. En: Actas del I Simposio Paleontología en Chile. Santiago, 87–90.
- RUBILAR-ROGERS, D., R. OTERO, R. YURY-YÁÑEZ, A. VARGAS y C. GUTSTEIN
2012 An overview of the dinosaur fossil record from Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 37: 242–255.
- RUBILAR-ROGERS, D., SALAZAR, C.; SOTO-ACUÑA, S., GUEVARA, J.P., ALARCÓN, J., GUTSTEIN, C.S., SUÁREZ, M. y OTERO, R.
2014 New tridactyl dinosaur footprints from the lower Cretaceous of the Atacama region, northern Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 63: 201–212.
- RUBILAR-ROGERS, D., S. SOTO-ACUÑA, R.A. OTERO y R. YURY-YÁÑEZ
2013 First evidence of a dinosaur from Upper Cretaceous levels of the Dorotea Formation, Sierra Baguales, southernmost Chile. En: *Geosur. Viña del Mar*, 345–347.
- RUBILAR-ROGERS, D. y M. SUÁREZ
2007 Nuevos fósiles de Crocodyliformes del Neógeno del Desierto de Atacama. En: *Internacional Geological Congress on the Southern Hemisphere*. Santiago, 142.
- RUBILAR, D., A. VARGAS y A.WA. KELLNER
2002 Vértebras cervicales de Pterodactyloidea (Archosauria: Pterosauria) de la Formación Quebrada Monardes (Cretácico Inferior), norte de Chile. *Ameghiniana* 39(4): 16–17R.
- RUSCONI, C.
1948 Nuevo plesiosaurio, pez y langostas del mar Jurásico de Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 2: 3–12.
- SALAZAR, C.
2012 The Jurassic-Cretaceous Boundary (Tithonian-Hauterivian) in the Andean Basin, Central Chile: Ammonite fauna, Bio- and Sequence Stratigraphy and Palaeobiogeography. Tesis de Doctorado. Universität Heidelberg. Germany, 388 p
- SALAZAR, C. y STINNESBECK, W.
En prensa Tithonian-Berriasian ammonites from the Baños del Flaco Formation, central Chile. *Journal of Systematic Paleontology*. <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2015.1027310>
- SALGADO, L., R. CORIA y S. HEREDIA
1997 New materials of *Gasparinisaura cincosaltensis* (Ornithischia, Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journal of Paleontology* 71: 933–940.
- SALGADO, L., R. DE LA CRUZ, M. SUÁREZ, M. FERNÁNDEZ, Z. GASPARINI, S. PALMA-HELDT y M. FANNING
2008 First Late Jurassic dinosaur bones from Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(2): 529–534.
- SALINAS P. y L. MARSHALL
1991 Los primeros dientes de dinosaurios en Chile. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia* 12 (2): 235–236.
- SALINAS, P., L.G. MARSHALL y P. SEPÚLVEDA
1991a Vertebrados continentales del Paleozoico y Mesozoico de Chile. En: Actas del VI Congreso Geológico Chileno. Viña del Mar, 310–313.
- SALINAS, P., P. SEPÚLVEDA y L.G. MARSHALL
1991b Hallazgo de restos óseos de dinosaurio (Saurópodos), en la Formación Pajonales (Cretácico Superior), Sierra de Almeyda, II Región de Antofagasta. Chile: implicancia cronológica. En Actas del VI Congreso Geológico Chileno. Viña del Mar, 534–537.

- SANTA LUCA, A.P.
1980 The postcranial skeleton of *Heterodontosaurus tucki* (Reptilia, Ornithischia) from the Stormberg of South Africa. *Annals of the South African Museum* 79: 159–211.
- SARJEANT, W.A.S., J.B. DELAIR y M.G. LOCKLEY
1998 The footprints of *Iguanodon*: a history and taxonomic study. *Ichnos* 6(3): 183–202.
- SEGERSTROM, K. y R.L. PARKER
1959 Geología del cuadrángulo Copiapó. Instituto de Investigaciones Geológicas, Santiago, Carta Geológica de Chile 3: 115 p.
- SEGERSTROM, K.
1968 Geología de las Hojas Copiapó y Ojos del Salado, Provincia de Atacama. Instituto de Investigaciones Geológicas, Santiago, Carta Geológica de Chile 24: 58 p., escala 1: 250.000.
- SENER, P. y J.H. ROBINS
2005 Range of motion in the forelimb of the theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*, and implications for predatory behaviour. *Journal of Zoology* 266: 1–12.
- SEPÚLVEDA, P. y J.A. NARANJO
1982 Geología de la Hoja Carrera Pinto, scale 1:100.000. Carta Geológica de Chile 53, 62. Servicio Nacional de Geología y Minería.
- SERENO, P.C.
1991 Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 2: 1–53.
- SERENO, P.C. y A.B. ARCUCCI
1990 The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 180: 21–52.
- SMITH, P.L.
1983 The Pliensbachian ammonite *Dayiceras dayiceroides* and Early Jurassic paleogeography: *Canadian Journal of Earth Science*, 20: 86–91.
- SMOJE, I.
1989 Estratigrafía y facies del sistema Jurásico en la Precordillera, entre las latitudes de Pica y Quillagua. Memoria de título (Inédito). Universidad de Chile. Departamento de Geología y Geofísica, 164 p.
- SOTO-ACUÑA, S.; JUJIHARA, T.; NOVAS, F.E.; LEPPE, M.; GONZÁLEZ, E.; STINNESBECK, W.; ISASI, M.P., RUBILAR-ROGERS, D y VARGAS, A.O.
2014 Hadrosaurios (Ornithopoda: Hadrosauridae) en el Cretácico Superior del extremo austral de América del Sur. En: *Actas del IV Simposio Paleontología en Chile*. Valdivia, 73.
- SOTO-ACUÑA, S. y OTERO, R.A.
2014 Overview of the fossil Crocodylomorphs (Archosauria: Pseudosuchia) from Chile. En: *Actas del IV Simposio Paleontología en Chile*. Valdivia, 56.
- SOTO-ACUÑA, S., R.A. OTERO y D. RUBILAR-ROGERS
2012 Un nuevo ejemplar de *Metriorhynchus casamiquelai* Gasparini y Chong, 1977 (Crocodylomorpha: Thalattosuchia) del Caloviano de Sierra de Moreno, Región de Antofagasta. En: *Actas del XIII Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 755–757
- STOCKER, M.R. y R.J. BUTLER
2013 Phytosauria. *Geological Society, London, Special Publications* 379: 91–117.
- SUÁREZ, M. y R. DE LA CRUZ
1994 Estratigrafía del Jurásico-Cretácico Inferior de la Cordillera Patagónica Oriental (45°-46° Latitud Sur), Chile: facies, paleogeografía (Inédito). Gobierno Regional, XI Región-Servicio Nacional de Geología y Minería, 82 p.
- SUÁREZ, M.E. y C. MARQUARDT
2003 Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranchios del Mesozoico y Cenozoico de Chile y comentarios sobre su valor cronoestratigráfico. En: *Actas del X Congreso Geológico Chileno*. Concepción.

- TOBAR, A.
1966 Estratigrafía del área Baquedano-Rencoret, Provincia de Antofagasta. Memoria, Departamento de Geología, Universidad de Chile, Santiago, 69 p.
- TAVERA, J.
1981 *Ichthyosaurus* de la Formación Lautaro, en el área de Manflas, Región de Atacama, Chile. Comunicaciones, Universidad de Chile, Departamento de Geología, 33: 1–16.
- THULBORN, T.
1990 Dinosaur tracks: Chapman and Hall. 410 pp. (Londres)
- TOMLINSON, A.J., N. BLANCO, V. MAKSAEV, J.H. DILLES, A.L. GRUNDER y M. LADINO
2001a Geología de la Precordillera Andina de Quebrada Blanca-Chuquicamata, Regiones I y II (20°30'–22°30' S). Servicio Nacional de Geología y Minería. Corporación del Cobre de Chile, SERNAGEOMIN Informe Registrado, IR-01-20. 444 p.
- TOMLINSON, A.J., M.W. MARTIN, N. BLANCO y C. PÉREZ DE ARCE
2001b U–Pb and K–Ar geochronology from the Cerro Empexa Formation, 1st and 2nd Regions, Precordillera, northern Chile. En: III South American Symposium on Isotope Geology. Santiago, 632–635.
- UNWIN, D.M.
2003 On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs, en: E. BUFFETAUT y J.M. MAZIN (eds.), Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs, pp. 139–190; Geological Society (Londres).
- UPCHURCH, P., P.M. BARRETT y P. DODSON
2004 Sauropoda, en: D. B. WEISHAMPEL, P. DODSON, y H. OSMOLSKA (eds.), The Dinosauria, Second edition, pp. 259–322; University of California Press (Berkeley).
- VARGAS, A.O.; SOTO-ACUÑA, S. CORNEJO-SEPÚLVEDA, M.; RUBILAR-ROGERS, D.; SUÁREZ, M.; SALGADO, L.; ISASI, M.P.; EZCURRA, M. CHIMENTO y N. NOVAS, F.
2014 Anatomía de la mano de un terópodo inusual del Jurásico tardío de Aysén. En: Actas del IV Simposio Paleontología en Chile. Valdivia, 37.
- VARGAS, A., M. SUÁREZ, D. RUBILAR y K. MORENO
2000 A titanosaurid vertebra from Pichasca, Formación Viñita (Late Cretaceous), IV Región, northern Chile. *Ameghiniana* 37(4): 35R.
- VERGARA, H.A.
1978 Cuadrángulo Quehuita y sector occidental del Cuadrángulo Volcán Miño. Región de Tarapacá. Instituto de Investigaciones Geológicas, Carta Geológica de Chile 32: 44 p., 1 mapa escala 1:50.000. Santiago.
- WALSH, S.A. y M. SUÁREZ
2005 First post-Mesozoic record of Crocodyliformes from Chile. *Acta Palaeontologica Polonica* 50(3): 595–600.
- WELLES, S.P.
1984 *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda): osteology and comparisons. *Palaeontographica Abteilung A* 185: 85–180.
- WELLNHOFER, P.
1991 The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. 192 pp. Salamander (Londres).
- WHITE, M.A., A.G. COOK, S.A. HOCKNULL, S. SLOAN, H.K.S. SINAPUS y D.A. ELLIOTT
2012 New forearm elements discovered of holotype specimen *Australovenator wintonensis* from Winton, Queensland, Australia. *PLoS ONE* 7(6): e39364.
- WHITE, M.A., P.L. FALKINGHAM, A.G. COOK, S.A. HOCKNULL y D.A. ELLIOTT
2013 Morphological comparisons of metacarpal I for *Australovenator wintonensis* and *Rapator ornitholestoides*: implications for their taxonomic relationships. *Alcheringa* 37: 1–7.
- WHYTE, M.A. y M. ROMANO
2001 A dinosaur ichnocoenosis from Middle Jurassic of Yorkshire, UK. *Ichnos* 8: 223–234.
- WILBERG, E.
2015 A new metriorhynchoid (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the Middle Jurassic of Oregon and the evolutionary timing of marine adaptations in thalattosuchian crocodylomorphs, *Journal of Vertebrate Paleontology* 35(2): e902846

WITTON, M.P. y D. NAISH

2008 A reappraisal of azhdarchid pterosaur functional morphology and paleoecology. PLoS ONE 3: e2271.

XU, X., J.M. CLARK, J. MO, J. CHOINIERE, C.A. FORSTER, G.M. ERICKSON, D.W.E. HONE, C. SULLIVAN, D.A. EBERTH, S. NESBITT, Q. ZHAO, R. HERNANDEZ, C. JIA, F. HAN y Y. GUO

2009 A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. Nature 459: 940–944.

YOUNG M.T. y M.B. ANDRADE

2009 What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. Zoological Journal of the Linnean Society 157: 551–585.

YOUNG MT, S.L. BRUSATTE, M. RUTA y M.B. ANDRADE

2010 The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity and biomechanics. Zoological Journal of the Linnean Society 158: 801–859.

YOUNG, M.T., S.L. BRUSATTE, M.B. DE ANDRADE, J.B. DESOJO, B. L. BEATTY, L. STEEL, M. S. FERNÁNDEZ, M. SAKAMOTO, J.I. RUIZ-OMEÑACA, y R.R. SCHOCH

2012 The cranial osteology and feeding ecology of the metriorhynchid crocodylomorph genera *Dakosaurus* and *Plesiosuchus* from the Late Jurassic of Europe. PLoS ONE 7: e44985

YURY-YÁÑEZ, R., S. SOTO-ACUÑA, R.A. OTERO, O. ROJAS y A. VARGAS

2013 New Upper Jurassic marine vertebrates from a bonebed in the Atacama Desert, Northern Chile. En: Actas del 73 Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. Los Angeles, 242A..

AVES FÓSILES DE CHILE

MICHEL SALLABERRY (1), SERGIO SOTO-ACUÑA (2,3), ROBERTO YURY-YÁÑEZ (1),
JHONATAN ALARCÓN (1) y DAVID RUBILAR-ROGERS (2)

(1) Laboratorio de Zoología de Vertebrados, Departamento de Ciencias Ecológicas,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Av. Las Palmeras 3425, Santiago, Chile;
msallabe@uchile.cl, robyury@ug.uchile.cl, jhoalarc@gmail.com

(2) Red Paleontológica U-Chile, Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago;
arcosaurio@gmail.com

(3) Área de Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural. Interior Quinta Normal s/n, Casilla
787, Santiago, Chile; david.rubilar@mnhn.cl

RESUMEN

Se lista y comenta el registro de aves fósiles de Chile Continental. El registro más antiguo corresponde al gaviforme fósil *Neogaeornis wetzeli* Lambrecht, 1929, proveniente de Formación Quiriquina (Maastrichtiano superior). Las aves paleógenas registradas hasta el momento provienen de los Estratos de Algarrobo, Región de Valparaíso y de las formaciones Loreto, Río Turbio y Man Aike en la Región de Magallanes, todas asignables al Eoceno medio-tardío. La mayor parte de estos restos son fragmentarios, aunque bastante informativos en términos paleobiogeográficos. El ensamble faunístico de Formación Río Turbio en la Sierra Dorotea refleja una estrecha relación con la fauna conocida en el Eoceno medio-superior de la Formación La Meseta en Isla Seymour, Antártica. El registro de aves neógenas en Chile es más extenso y, en consecuencia, mejor estudiado, encontrándose representado en el Mioceno inferior de la Formación Cura-Mallín, el Mioceno medio-Plioceno superior de la Formación Bahía Inglesa y de Formación Coquimbo, y en el Plioceno superior de las formaciones La Portada y Horcón. La Formación Bahía Inglesa ha aportado con el mayor número de especímenes fósiles, estando presentes grupos tales como los Sphenisciformes (pingüinos), el cual es el mejor representado en la diversidad de aves del Cenozoico. Para el Pleistoceno, se reconocen ensambles marinos en la Región de Atacama, provenientes de la unidad Estratos de Caldera. Por otra parte, aves continentales de ambientes lacustres asociadas a restos arqueológicos se reconocen en el sitio Laguna de Tagua Tagua.

Palabras clave: aves marinas, Cretácico, Paleógeno, Neógeno, Pleistoceno.

ABSTRACT

The continental Chile fossil record of birds is presented and commented. The oldest record corresponds to a fossil loon *Neogaeornis wetzeli* Lambrecht, 1929, from the Quiriquina Formation (upper Maastrichtian). Until the date, Paleogene birds are recorded from the Estratos de Algarrobo unit, Valparaíso region and the Loreto, Río Turbio and Man Aike formations in the Magallanes region, all of them assigned to the middle-late Eocene. Most of these remains are fragmentary; however, are paleobiogeographically informative. The fauna assemblage of the Río Turbio Formation found in Sierra Dorotea reveals a close relationship with the known fauna of the middle to late Eocene from La Meseta Formation in Seymour Island, Antarctica. The Neogene record of fossil birds in Chile, are much more extensive and consequently better studied, represented in the lower Miocene from the Cura-Mallín Formation, middle Miocene-upper Pliocene from the Bahía Inglesa and the Coquimbo formations and in the upper Pliocene from the La Portada and Horcón formations. The Bahía Inglesa Formation has contributed the largest amount of fossil specimens, with interesting avian taxa, such as, Sphenisciformes (penguins), which are extensively represented in the Cenozoic bird diversity. In the Pleistocene, a marine bird assemblage is recognized in the Atacama Region, from the Estratos de Caldera geological unit. On the other hand, continental birds are associated to archaeological remains in the Laguna de Tagua Tagua site.

Key words: marine birds, Cretaceous, Paleogene, Neogene, Pleistocene.

INTRODUCCIÓN

Las Aves corresponden a una de las clases de arcosaurios vivientes más diversas y su origen a partir de dinosaurios terópodos ha sido ampliamente respaldado por líneas de evidencia independientes y apoyada por la mayoría de los análisis filogenéticos (Chiappe y Vargas 2003). El presente capítulo restringe el registro fósil a las Neornithes (grupo corona de las Aves). Aves no Neornithes no están representadas hasta el momento en el registro fósil de Chile.

Aunque existen disponibles otras revisiones del registro fósil de aves en Chile (Chávez 2007a, Sallaberry *et al.* 2008, Rubilar-Rogers *et al.* 2012) éstas rápidamente se han desactualizado debido al creciente número de trabajos en la disciplina. En este escrito se resume el registro de aves fósiles en Chile, incluyendo los fósiles actualmente bajo estudio de localidades del Pleistoceno.

La paleornitología (estudio de aves fósiles) en Chile, ha tenido un explosivo aumento desde el año 2001 debido al creciente número de hallazgos, junto con el trabajo en nuevas localidades con restos fósiles de aves. Estos nuevos hallazgos extienden el registro temporal desde el Cretácico al Pleistoceno, sin la presencia, hasta ahora, de fósiles de aves en el Paleoceno y Oligoceno. Este registro abarca todo el territorio continental (Figura 1). La Formación Bahía Inglesa (Mioceno medio-Plioceno) es la que presenta la mayor abundancia y diversidad de fósiles de Neornithes. Aunque las aves de ambientes marinos son las más abundantes, y en consecuencia más estudiadas, recientemente se han incorporado nuevos registros de aves continentales.

Las primeras referencias de aves fósiles fueron realizadas por Philippi (1895), con la descripción de "*Phalacrocorax sulcatus*" de las Guaneras de Tarapacá y "*Sula antiqua*" de las Guaneras de Mejillones, enmendado posteriormente como *Sula variegata* por Murphy (1936). Se desconoce la procedencia estratigráfica y el depósito de estos ejemplares, siendo considerados como subfósiles cuaternarios por algunos autores (Mones 1986). Recientemente, como parte de la revisión de la colección de vertebrados fósiles del Museo Nacional de Historia Natural, se encontraron restos de huevos etiquetados como "Philippi 1895 Guaneras de Tarapacá". Sin embargo, los trabajos publicados por este autor, así como sus diarios de viaje al Desierto de Atacama, no hacen referencia a estos hallazgos, por lo que por el momento permanecen con una procedencia estratigráfica indeterminada, aunque se presume una edad Neógena.

En el s. XX se presentan sólo dos registros de aves fósiles en Chile, los taxa *Neogaeornis wetzeli* y *Meganhinga chilensis*, los cuales son discutidos en detalle más adelante. Posteriormente en el s. XXI, el estudio, particularmente de la Formación Bahía Inglesa, amplía nuestro conocimiento sobre la avifauna fósil del territorio chileno continental (Walsh y Hume 2001). Esta formación es sin duda la que representa el registro más diverso de aves fósiles, siendo también la más abundante en vertebrados cenozoicos del país (Gutstein *et al.* 2008). Además, es de esta unidad de donde provienen los primeros fósiles de aves articulados y más completos del registro fósil nacional (Yury-Yáñez *et al.* 2009, Mayr y Rubilar-Rogers 2010).

FORMACIONES GEOLÓGICAS CON AVES FÓSILES EN CHILE

En la presente revisión son consideradas 14 unidades geológicas como portadoras de aves fósiles en Chile, con un registro que transcurre desde el Cretácico tardío al Pleistoceno. Todavía se desconocen fósiles de aves del Paleoceno y Oligoceno, sin embargo, futuras prospecciones podrían completar este lapso temporal. Las localidades y unidades litoestratigráficas son abordadas en orden temporal.

Mesozoico

Cretácico tardío

Formación Quiriquina

La Formación Quiriquina (Biró-Bagóczy 1982) corresponde a una secuencia marina compuesta por una base de conglomerado basáltico seguido de areniscas marinas principalmente glaucónicas, horizontes de areniscas calcáreas con capas de nódulos concrecionarios y niveles de coquinas. Biró-Bagóczy (1982) asigna una edad Campaniano-Maastrichtiano sobre la base de la fauna de invertebrados, siendo pos-

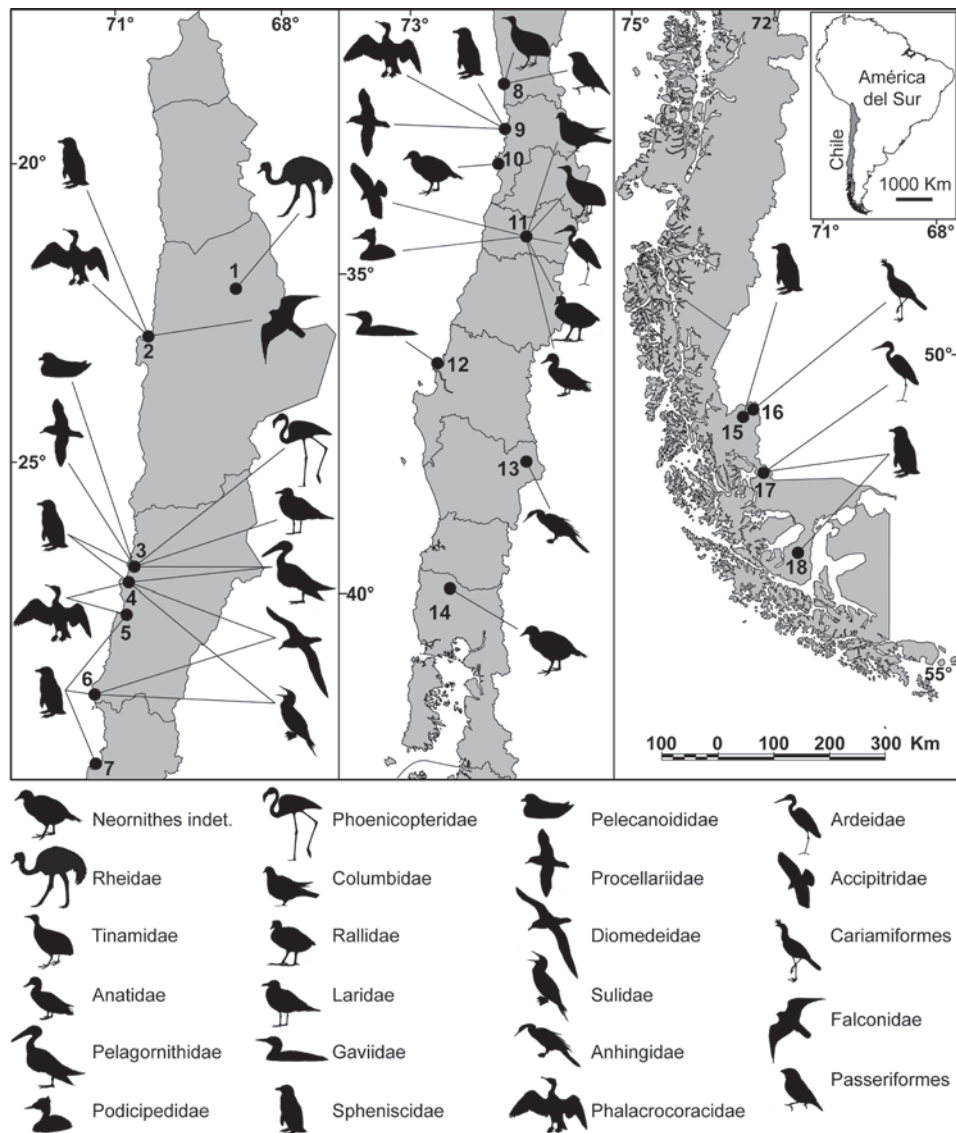


FIGURA 1. Localidades con aves fósiles en Chile. 1) Kamac Mayu, Región de Antofagasta. Pleistoceno; 2) Mejillones, Región de Antofagasta. Formación La Portada (Plioceno); 3) Cerro Ballena, Región de Atacama. Estratos de Caldera (Pleistoceno); 4) Bahía Inglesa, Región de Atacama. Formación Bahía Inglesa (Mioceno medio-Plioceno). 5) Bahía Salada, Región de Atacama. Formación Bahía Inglesa (Mioceno medio-Plioceno); 6) Chañaral de Aceituno, Región de Atacama. Formación Coquimbo (Mioceno medio-Plioceno); 7) La Cantera, Región de Coquimbo. Formación Coquimbo (Mioceno medio-Plioceno); 8) Quereo, Región de Coquimbo. Formación Quereo (Pleistoceno). 9) Maitencillo-Horcón, Región de Valparaíso. Formación Horcón (Plioceno); 10) Algarrobo, Región de Valparaíso. Estratos de Algarrobo (Eoceno); 11) Laguna de Tagua Tagua, Región de O'Higgins. Formación Laguna de Taguatagua (Pleistoceno); 12) San Vicente, Región del BíoBío. Formación Quiriquina (Maastrichtiano superior); 13) Cerro Rucañanco, Región de La Araucanía. Formación Cura-Mallín (Mioceno temprano); 14) Pilauco Bajo, Región de Los Lagos. Unidad no formalizada (Pleistoceno); 15) Sierra Baguales, Región de Magallanes. Formación Man Aike (Eoceno medio-superior); 16) Sierra Baguales, Región de Magallanes. Formación Santa Cruz (Burdigaliano); 17) Sierra Dorotea, Región de Magallanes (Eoceno medio-superior); 18) Río de las Minas, Región de Magallanes. Formación Loreto (Eoceno superior).

teriormente enmendada al Maastrichtiano por Stinnesbeck (1986) y más recientemente acotada al Maastrichtiano tardío en base a correlaciones bioestratigráficas (Salazar *et al.* 2010, Stinnesbeck *et al.* 2012). Aflora a lo largo de Chile Central en diversas localidades entre Loanco y la Península de Arauco (Thiele y Tavera 1967, Suárez *et al.* 2003), exponiéndose con mayor potencia en la Bahía de Concepción, incluyendo Isla Quiriquina, en donde se encuentra la localidad tipo de la Formación (Biró-Bagóczy 1982). Otras unidades litoestratigráficas parcialmente correlacionables son los Estratos de La Quebrada Municipalidad, (Gana *et al.* 1996) en Algarrobo, Región de Valparaíso, y Formación Punta Topocalma (Cecioni 1980) en la Región de O'Higgins, ambas asignadas al Maastrichtiano temprano (Gana *et al.* 1996, Suárez y Marquardt 2003, Encinas *et al.* 2014).

Cenozoico

Paleógeno

Estratos de Algarrobo

Esta unidad sobryace en contacto discordante erosivo con los Estratos de la Quebrada Municipalidad, en Algarrobo, asignada al Maastrichtiano inferior (Gana *et al.* 1996). Esta sucesión está integrada principalmente por areniscas de grano y compactación variables, muy fosilíferas y con abundantes concreciones en varios niveles (Otero y Suárez 2008). Los Estratos de Algarrobo son asignados al Eoceno medio-tardío, sobre la base de su fauna fósil de gastrópodos y bivalvos (Brüggen 1915, Tavera 1980).

Formación Loreto

La Formación Loreto en la Provincia de Magallanes (Hoffstetter *et al.* 1957) fue asignada originalmente al Eoceno – Mioceno basado en correlaciones estratigráficas, siendo posteriormente redefinida y reasignada por Fasola (1969) al Oligoceno basado en palinomorfos, y más recientemente enmendada al Eoceno tardío basado en el hallazgo de elasmobranquios con valor cronoestratigráfico y dataciones radiométricas (Otero *et al.* 2012). Está compuesta de areniscas marinas con capas intercaladas de flora fósil y niveles de carbón. Su contenido fósil de vertebrados (Otero *et al.* 2012, Sallaberry *et al.* 2010) e invertebrados (Fasola 1969) sugiere su depositación en un ambiente marino. La presencia de impresiones de hojas y fragmentos de madera, sumado a la presencia de condrictios con preferencia de aguas someras indican un ambiente de depositación con cercanía a la costa.

Formación Río Turbio

La Formación Río Turbio (Feruglio 1938) fue definida en Argentina, sin embargo, de una sección equivalente en territorio chileno en las cercanías de Puerto Natales, Provincia de Última Esperanza, se han recuperado restos de aves (Sallaberry *et al.* 2010). Esta secuencia corresponde a areniscas, conglomerados y niveles coquináceos, con intercalaciones de clastos continentales. Originalmente la edad de esta unidad fue considerada Paleoceno-Eoceno, basado en correlaciones estratigráficas y fósiles de invertebrados marinos (Hünicken 1955). Posteriormente su edad fue reinterpretada como Eoceno medio-tardío sobre la base de microfósiles (Malumián y Caramés 1997).

Formación Man Aike

La Formación Man Aike (Feruglio 1938, Piatnitzky 1938, Furque 1973) corresponde a una sucesión sedimentaria que aflora en el sector NE de la Provincia de Última Esperanza, en donde sobryace por contacto discordante erosivo a la Formación Dorotea (Katz 1963) de edad Maastrichtiano, y subyace en contacto discordante con Formación Río Leona de edad Oligoceno. Está compuesta principalmente por areniscas y conglomerados depositados en una ambiente estuarino (Le Roux *et al.* 2010). Sobre la base de la fauna de condrictios (Otero *et al.* 2013) y dataciones de U-Pb en circones detríticos (Gutiérrez *et al.* 2013) se le asigna una edad Eoceno medio-superior. La Formación Man Aike es correlacionable con el Miembro Inferior de Formación Río Turbio. Originalmente las aves provenientes de esta unidad fueron asignadas a la Formación Río Baguales (Sallaberry *et al.* 2010).

Neógeno

Formación Cura-Mallín

Fue definida por González y Vergara (1962) quienes asignaron una edad jurásica a la unidad. Posteriormente, Niemeyer y Muñoz (1983) enmendaron la edad de la secuencia como Mioceno medio-superior y definen dos miembros para la formación: Miembro Río Queuco y Miembro Malla-Malla. Más recientemente Suárez y Emparán (1995) dividen la formación en dos miembros continentales, Guapitrío y Río Pedregoso, siendo éste último correlacionable con el miembro Malla-Malla. Dataciones de K-Ar en niveles del miembro Río Pedregoso arrojan una edad de $17,5 \pm 0,6$ y $13,0 \pm 1,6$ Ma (Suárez y Emparán 1995), datos consistentes con la presencia de ungulados típicos del Oligoceno tardío-Mioceno temprano en rocas del Miembro Guapitrío (Bostelmann *et al.* 2014, Marshall *et al.* 1990). Del Miembro Río Pedregoso se han descrito restos de mamíferos ungulados (Buldrini y Bostelmann 2011, Croft *et al.* 2003), aves lacustres (Wall *et al.* 1991), peces e invertebrados dulceacuícolas (Rubilar y Wall 1990), depositados en un sistema de margen de cuenca lacustre deltaica y fluvial (Suárez y Emparán 1995, Wall *et al.* 1991).

Formación Santa Cruz

En la Sierra Baguales, sector noreste de la Región de Magallanes, afloran rocas de la Formación Santa Cruz, las que presentan abundante restos de mamíferos característicos de una edad SALMA post-Colhuehuapense – preSantacrucense (Bostelmann *et al.* 2013). Los afloramientos de esta unidad en Chile han sido datados radiométricamente en 19 a 18 Ma (Burdigaliano). La unidad sobreyace con un contacto gradacional y concordante a la Formación Estancia 25 de Mayo de edad Oligoceno-Mioceno temprano. Bostelmann *et al.* (2013) reconocen al menos ocho unidades en una sección estratigráfica y un ambiente depositacional continental y fluvial. La reconstrucción de las paleocorrientes sugiere en esta localidad la presencia de ríos meandriformes y una dirección este-noreste.

Formación Bahía Inglesa

La Formación Bahía Inglesa (definida por Rojo 1985 y enmendada por Marquardt *et al.* 2000) ubicada en la Provincia de Copiapó, consiste en una secuencia marina litoral fosilífera, compuesta por coquinas, areniscas, margas, fangolitas con niveles de diatomitas y fosforitas, y en menor proporción brechas y conglomerados (Godoy *et al.* 2003) la cual sobreyace en contacto discordante a las Gravas de Angostura de edad Oligoceno – Mioceno inferior y subyace en discordancia erosiva a los depósitos cuaternarios de los Estratos de Caldera. Walsh y Suárez (2005) proponen tres miembros litoestratigráficos; el miembro basal “Morro”, el miembro fosfático “Bonebed” y el miembro superior “Lechero”, sin embargo, este esquema no es compartido por todos los autores (Achurra 2004, Gutstein *et al.* 2008). La mayoría de los restos fósiles de vertebrados provienen del nivel fosfático denominado “bonebed” el que se caracteriza por una inusual abundancia y diversidad de vertebrados fósiles (Gutstein *et al.* 2009, Long 1993, Walsh y Naish 2002). La edad sugerida por la fauna de elasmobranchios de valor cronoestratigráfico (Suárez y Marquardt 2003) es concordante con dataciones absolutas de K/Ar (Marquardt *et al.* 2000) en sostener una edad Mioceno tardío (Tortoniano) para el “bonebed”. Sin embargo, se ha propuesto que estas dataciones han sido realizadas sobre cenizas retrabajadas. Dataciones de isótopos de Sr sugieren una edad tortoniana – messiniana para el “bonebed” (Achurra 2004). Por otro lado, las características tafonómicas y litológicas del “bonebed” indican que los restos de vertebrados podrían estar retrabajados desde estratos más antiguos (Walsh y Martill 2006, Gutstein *et al.* 2008, 2009). Un nivel menos abundante en fósiles, pero que presenta restos articulados y asociados de aves con excelente grado de preservación aflora en el sitio denominado como “El Morro” (Gutstein *et al.* 2007, Mayr y Rubilar-Rogers 2010) el cual se encuentra actualmente bajo estudio. Aún de edad indeterminada, este nivel que se ubica estratigráficamente por sobre el “bonebed” podría ser de edad Tortoniano – Messiniano (Yury-Yáñez *et al.* 2009). Otra localidad donde se han recuperado restos de aves, de la Formación Bahía Inglesa, es “Los Negros” (PPC-JFP 217 en Valenzuela-Toro *et al.* 2013). Este nivel

es correlacionado con la unidad 5 de Achurra (2004) por Carreño (2012). La abundancia de *Carcharodon carcharias* y *Prionace glauca*, los cuales son considerados buenos indicadores biocronoestratigráficos (Landini 1977, Cappetta 1987, Suárez y Marquardt 2003, Walsh y Martill 2006, Ehret *et al.* 2009), junto con la presencia de abundantes restos de Delphinidae y la ausencia de Iniioidea fósiles, abundantes en niveles subyacentes (Gutstein *et al.* 2008) sugieren una edad Plioceno para “Los Negros” no más joven que Zancleano. Recientemente Valenzuela-Toro *et al.* (2012) dieron a conocer una nueva localidad fosilífera ubicada a unos 100 km al S de Caldera, en donde se documentaron nuevos hallazgos de aves marinas (Yury-Yáñez *et al.* 2013), cuyos niveles fosilíferos pertenecen a la Formación Bahía Inglesa.

Formación Coquimbo

En las cercanías de la ciudad de Coquimbo, aflora la unidad definida por Moscoso *et al.* (1982) como Formación Coquimbo. Esta consiste en niveles de areniscas, conglomerados y coquinas con intercalaciones de diatomitas, con abundante contenido fosilífero de invertebrados y en menor proporción vertebrados (Acosta Hospitaleche *et al.* 2006b, Le Roux *et al.* 2005, 2006). Inicialmente considerada de edad Plioceno en base a su contenido fosilífero (Herm 1969), fue luego reasignada al Mioceno inferior-medio mediante correlaciones bioestratigráficas (Covacevich y Frassinetti 1990), propuesta consistente con la información aportada por microfósiles (Martínez-Pardo y Caro 1980) y confirmada por dataciones absolutas de Sr que otorgan una edad de 14,6 Ma para la unidad 2 (*sensu* Le Roux *et al.* 2005) y 2 Ma para el techo de la unidad.

Formación La Portada

Definida por Ferraris y Di Biase (1978) se encuentra ubicada en la Península de Mejillones en la Región de Antofagasta. Los restos de aves recuperados de esta formación provienen de la localidad Cuenca del Tiburón. La formación ha sido datada como Plioceno tardío basado en microfósiles e invertebrados (Tsuchi *et al.* 1988, DeVries y Vermeij 1997). En Cuenca del Tiburón se han obtenido edades radiométricas Ar/Ar de $5,67 \pm 0,14$ y $4,17 \pm 0,12$ Ma, lo que junto a la abundancia de restos de *Carcharodon carcharias* confirma su asignación al Plioceno (Suárez y Marquardt 2003, Marquardt *et al.* 2005, Cortés *et al.* 2007).

Formación Horcón

Unidad sedimentaria de origen marino que aflora en acantilados costeros entre las localidades de Caleta Horcón y Maitencillo en la Región de Valparaíso, cuyos estratos están compuestos por areniscas finas, limolitas y arcillolitas (Thomas 1958). Tavera (1960), sobre la base de bioestratigrafía de moluscos asigna una edad Plioceno indiferenciado para esta formación, y más recientemente acotada al Plioceno superior sobre la base de ensambles de invertebrados y condricios (Carrillo-Briceño *et al.* 2013). De esta unidad provienen abundantes restos de aves marinas, entre ellas cormoranes, pingüinos y fardelas (Chávez-Hoffmeister *et al.* 2014).

Pleistoceno

Estratos de Caldera

La localidad con aves fósiles corresponde a una terraza expuesta en la ruta 5, denominada como PPC-CSG 21011-1 en Valenzuela-Toro *et al.* (2013). Corresponde a un afloramiento de la Sucesión Baja de los Estratos de Caldera (Marquardt *et al.* 2000). Es una sucesión sedimentaria marina-litoral compuesta por sedimentos carbonáticos y clásticos, que se presentan como una serie de terrazas de abrasión marina. La edad Pleistoceno es asignada por la presencia de los moluscos *Concholepas concholepas*, *Fisurella crassa*, *Turritella cingulata*, *Chorus giganteus*, y *Protothaca thaca* (Guzmán *et al.* 2000). Estudios realizados en los Estadios Isotópicos Marinos (MIS) de las terrazas marinas de los Estratos de Caldera, permiten asignar

el nivel con restos de aves al MIS 5, con una edad de 105 ± 5 ka (Marquardt *et al.* 2004, Quezada *et al.* 2007).

Kamac Mayu

Este sitio se localiza en la Región de Antofagasta, en las cercanías de la Ciudad de Calama (López Mendoza *et al.* 2010). Está emplazado en una antigua cuenca fluvial a unos 100 metros del Río Loa y a unos 2.250 msnm (Alberdi *et al.* 2007, López *et al.* 2007, Jackson y López 2008, Cartagena *et al.* 2010). En esta localidad, según Chong y Jensen (2004), se distinguen cuatro eventos de depositación. El primer evento corresponde a una etapa lacustre caracterizada por una unidad litológica estratificada de marga pulverulenta con intercalaciones de diatomitas asignadas a la Formación Chiu-Chiu. El segundo es una superficie de erosión y cavidades de disolución. El tercer evento corresponde a grava arenosa y arena de origen fluvial que modelaron el relleno de varios canales que se formaron en una etapa anterior tanto al encajonamiento actual del río Loa como también a la depositación de los restos fósiles, y por último una etapa de cementación calcárea por precipitación de calcita en los espacios intergranulares que generó la cementación de los fragmentos de roca y envolviendo los restos fósiles con una cubierta calcárea. No se conocen dataciones radiométricas para este lugar (López Mendoza *et al.* 2010), aunque la secuencia estratigráfica y la fauna fósil (cf. *Lama gracilis*, *Hippidion saldiasi*, cf. *Macrauchenia patachonica*, Megatheriidae) sugieren una edad Pleistoceno tardío (Alberdi *et al.* 2007, López *et al.* 2007, Gelfo *et al.* 2008, Martínez *et al.* 2009).

Formación Quebrada Quereo

La Formación Quebrada Quereo se ubica en la Provincia de Choapa, Región de Coquimbo (Labarca y López 2006). En esta se emplaza el yacimiento arqueológico de Quebrada Quereo, sitio en el que se han registrado evidencias de asociación entre fauna extinta y actividad humana (López Mendoza 2008, Labarca y Alcaraz 2011). Según Núñez *et al.* (1983, 1994a) esta formación está constituida por seis miembros estratigráficos que se componen de arenas, calizas y turbas que fueron depositadas durante el Pleistoceno tardío-Holoceno (Labarca y Alcaraz 2011), en los que se han reconocido cuatro eventos culturales, siendo nombrados consecutivamente desde el más antiguo al más reciente Quereo I, II, III y IV, siendo los dos primeros los que presentan evidencias de la asociación entre mamíferos extintos y habitantes humanos (Núñez *et al.* 1983, Labarca *et al.* 2003), siendo estimadas para estos dos niveles culturales, edades que abarcan entre los 22.500 y 10.000 años aproximadamente, calculados tanto por técnicas radiocarbónicas como también a partir de la tasa depositacional inferida para el yacimiento (Labarca y López 2006, Labarca y Alcaraz 2011).

Formación Laguna de Taguatagua

En la localidad de Laguna de Tagua Tagua, Región de O'Higgins, Chile central, se han realizado excavaciones sistemáticas desde 1967, con el objetivo de investigar las ocupaciones paleoindias y la megafauna que habitó el lugar (Montané 1968, Alberdi y Frassinetti 2000, Núñez y Santoro 1990, Núñez *et al.* 1994). Dataciones realizadas mediante Carbono 14 otorgan edades para los sitios Tagua Tagua I y II de 11.380 ± 320 años y $10.200-9.700$ años respectivamente, ambos rangos dentro del Pleistoceno tardío-Holoceno (Montané 1968). De esta localidad se ha recuperado gran cantidad de material fósil de fauna de pequeño y gran tamaño, destacando el hallazgo de restos de gonfoterios, équidos, cérvidos (Casamiquela 1970, Casamiquela *et al.* 1976, Labarca y Alcaraz 2011), junto a artefactos arqueológicos. En cuanto a la fauna menor, existen algunas menciones sobre la presencia de roedores (Casamiquela 1976), marsupiales (Buldrini *et al.* 2013) anfibios atribuidos al género *Calyptocephalella* (Jiménez-Huidobro *et al.* 2009) y numerosos restos de aves, principalmente de ambiente lacustre. Fósiles de aves han sido recuperadas de los sitios Tagua Tagua I y II (Casamiquela *et al.* 1976, Núñez *et al.* 1994, Alarcón *et al.* 2014a, b y c), siendo evidencia de lo que parece haber sido una gran diversidad de aves que habitaron la laguna durante la transición Pleistoceno-Holoceno.

Pilauco Bajo

Este es un sitio paleoantropológico que se encuentra en el interior de la población Los Notros en la ciudad de Osorno, descubierto incidentalmente en 1986 y excavado en forma sistemática desde 2007, en donde se han recuperado restos de gonfoterios (*Notiomastodon* sp.), équidos (*Equus (Amerhippus) andium*), cérvidos (cf. *Pudu*), mephítidos (*Conepatus* sp.), roedores (*Loxodontomys*, *Myocastor*) e insectos, así como coprolitos y restos vegetales (Canales 2010, González *et al.* 2010, 2014, Labarca y Alberdi 2011, Montero *et al.* 2008, Recabarren *et al.* 2011, 2014). También se han recuperado restos de aves desde el nivel PB-7 (*sensu* Pino *et al.* 2012) cuya edad, basada en dataciones de C14, se sitúa entre los $12,540 \pm 90$ y los $11,122 \pm 178$ años antes del presente (Pino *et al.* 2012).

FAMILIAS DE AVES FÓSILES PRESENTES EN CHILE

Rheidae

De esta familia se registran restos provenientes del sitio Kamac Mayu (Pleistoceno tardío). Estos corresponden a dos fragmentos distales de un fémur y el centro de una vértebra cervico-torácica que son atribuidas a un individuo adulto. Aunque comparaciones realizadas encontraron similitudes con *Pterocnemia pennata*, el carácter fragmentario de los restos impidió realizar análisis morfométricos que permitieran obtener una determinación más exclusiva (Martínez *et al.* 2009).

Tinamidae

Se registran restos de tinámidos en dos localidades, ambas de edad Pleistocena. Una de ellas es una mención de *Nothoprocta perdicaria* para la Formación Quebrada Quereo (López Mendoza 2008). Otra mención está dada por el hallazgo en la Formación Laguna de Taguatagua de un húmero, un fémur y un coracoides derechos, identificados como *Nothoprocta cf. perdicaria* (Alarcón *et al.* 2014a, 2014b). Ambos registros tienen edades que oscilan entre los 10.000 y 11.000 años aproximadamente.

Anatidae

Hay menciones sobre restos de Anatidae indeterminados y de *Chloephaga* sp. en la Formación Quereo (Pleistoceno superior) (López Mendoza 2008) y en la Formación Laguna de Taguatagua. En esta última, se han determinado varios elementos pertenecientes a anátidos indeterminados y restos asignados como *Lophonetta cf. specularioides*, mostrando una aparente alta variedad de anátidos para esta última formación (Alarcón *et al.* 2014b).

Pelagornithidae

Los pelagornítidos son un grupo de aves marinas pelágicas con un rango temporal desde el Paleoceno hasta el Plioceno (Mourer-Chauviré y Geraads 2008, Olson 1985) que alcanzaron envergaduras alares de hasta seis metros (Ksepka 2014, Mayr y Rubilar-Rogers 2010) y cuyo rasgo anatómico más notable es la presencia de proyecciones óseas a lo largo de la maxila y mandíbula semejantes a dientes (Howard 1957, Louchart *et al.* 2013). Otra característica típica del grupo es el alto grado de neumaticidad ósea, la que dificulta la preservación tridimensional.

El registro de Pelagornithidae incluye hallazgos en Antártica (*e.g.* Tambussi y Acosta Hospitaleche 2007), Chile (Walsh y Hume 2001), Perú (Chavez *et al.* 2007), Venezuela (Rincón y Stucchi 2003), Japón (Matsuoka *et al.* 1998), EEUU (*e.g.* Olson 1985), Inglaterra (*e.g.* Harrison y Walker 1976, Mayr 2008), Portugal (Mayr *et al.* 2008), Marruecos (Bourdon 2005), Australia (Fitzgerald *et al.* 2012) y Nueva Zelanda (Scarlett 1972). *Pelagornis chilensis* Mayr y Rubilar-Rogers, 2010, procedente del sitio "El Morro", de la Formación Bahía Inglesa, corresponde al fósil más completo recuperado de estas grandes aves, del cual se conoce aproximadamente el 70% del esqueleto (Figura 2). El excelente grado de preservación del material tridimensional permitió confirmar la gran envergadura alar y la proporción dispar entre miembros anteriores y posteriores (Rubilar-Rogers *et al.* 2010) y proporcionó nueva evidencia para la posición filogenética del clado Pelagornithidae (Mayr 2011).



FIGURA 2. SGO.PV.1061, cráneo con mandíbulas del holotipo de *Pelagornis chilensis*, en vista lateral izquierda. El Morro, Región de Atacama. Formación Bahía Inglesa (Mioceno medio-Plioceno). Escala = 10 cm.

Podicipedidae

Se menciona la presencia de restos de *Podiceps major* (huala) en la Formación Laguna de Taguatagua (Alarcón *et al.* 2014b). Estudios en curso han permitido detectar, para esta formación, más restos de podicipédidos por el momento indeterminados, mostrando lo que parece ser una alta abundancia dentro de la avifauna pleistocénica de esta localidad.

Phoenicopteridae

Un tibiotarso de un flamenco (Phoenicopteriformes: Phoenicopteridae) juvenil fue recientemente registrado en la unidad Estratos de Caldera (Yury-Yáñez *et al.* 2014). La presencia de un tubérculo lateral al puente supratendíneo, en la cara craneal del extremo distal permite confirmar la asignación del ejemplar como un Phoenicopteridae indeterminado, sin embargo la ausencia de caracteres diagnósticos que permitan distinguir entre géneros no permite una asignación más específica. Otros rasgos que destacan del espécimen son: la presencia de una epífisis proximal redondeada sin crestas cnemiales desarrolladas, la ausencia de un puente supratendíneo completamente osificado y la textura áspera del material. Todos caracteres típicos de aves juveniles. Actualmente los flamencos están escasamente registrados en el área y suelen encontrarse asociadas estacionalmente a los humedales costeros de forma ocasional. La presencia de flamencos juveniles durante el Pleistoceno sugiere la presencia de sitios de anidación en la zona.

Columbidae

Se menciona la presencia de un Columbidae indeterminado en la Formación Laguna de Taguatagua (Alarcón *et al.* 2014b). Estos materiales se encuentran actualmente bajo estudio. Posiblemente estos restos (un húmero izquierdo completo y el fragmento proximal de un húmero derecho), pertenezcan al género *Columbina*.

Rallidae

Hay dos menciones de la presencia de rállidos para la Formación Laguna de Taguatagua. Estos constan del registro de *Fulica cf. rufifrons* y *Fulica cf. armillata* (Alarcón *et al.* 2014b) y también hay una referencia al hallazgo de un tarsometatarso completo, un fragmento distal y uno proximal de tarsometatarsos que han sido asignados al género *Fulica*, destacándose el gran tamaño de los elementos (Alarcón *et al.* 2014c).

Gaviidae

Los colimbos (Gaviiformes: Gaviidae) son aves buceadoras que actualmente presentan una distribución exclusivamente Holártica (Harrison 1983), sin embargo, el registro fósil indica que el grupo tuvo una distribución mucho más amplia (Mayr 2004). La presencia más antigua del grupo está representada en el Maastrichtiano de Chile central (Olson 1992) e Isla Seymour, Antártica (Chatterjee 2002). El registro chileno corresponde a *Neogaeornis wetzelli* Lambrecht, 1929, cuyo holotipo consiste de un tarsometatarso proveniente de niveles superiores de la Formación Quiriquina (Maastrichtiano superior) en la localidad de Bahía San Vicente, Península Tumbes, Región del Bío-Bío. Un segundo tarsometatarso referido a *Neogaeornis* fue exhumado de una localidad cercana, dentro de la Bahía de San Vicente (Oliver Schneider 1940), sin embargo, dicho material no fue adecuadamente descrito ni ilustrado, desconociéndose su actual repositorio (Olson 1992, Chávez 2007a). *N. wetzelli* originalmente fue considerado un Baptonithidae (Lambrecht 1933, Martin y Tate 1976), familia de aves cretácicas que se encuentra por fuera del grupo corona de las aves modernas y cuyo registro fósil se encuentra restringido al hemisferio norte. Posteriormente, Olson (1992) reidentificó *Neogaeornis* como un Gaviiformes, particularmente, afín a las formas neógenas como *Colymboides minutus*. *N. wetzelli* correspondería a un Gaviiformes de pequeño tamaño, menor que las especies actuales. Otro Gaviiforme fósil también ha sido documentado para el Maastrichtiano superior de la Formación López de Bertodano en Isla Seymour, Antártica, *Polarornis gregorii* (Chatterjee 1989), el cual ha sido sugerido como un posible sinónimo de *Neogaeornis* (Mayr 2004). Un segundo ejemplar referible a *Polarornis* sp. fue preliminarmente descrito por Chatterjee *et al.* (2006), proveniente de niveles superiores de Formación López de Bertodano en Isla Vega, Antártica.

Spheniscidae

Los Sphenisciformes (pingüinos) son, sin lugar a dudas, el grupo mejor estudiado y mejor representado del registro fósil de aves. Tanto las especies actuales como las fósiles son exclusivas del hemisferio sur. Su registro fósil más antiguo data del Paleoceno de Nueva Zelanda (Simpson 1971a, Slack *et al.* 2006) y Antártica (Tambussi *et al.* 2005). El grupo es conocido, además de estas dos regiones (*e.g.* Simpson 1971b, Myrcha *et al.* 2002, Jadwiszczak 2006, Tambussi *et al.* 2006), en Australia (*e.g.* Simpson 1965, Jenkins 1974) Sudáfrica (*e.g.* Simpson 1975), Perú (*e.g.* Stucchi 2002, Stucchi *et al.* 2003, Acosta Hospitaleche y Stucchi 2005, Clarke *et al.* 2007, Göhlich 2007), Argentina (*e.g.* Ameghino 1905, Simpson 1972, Clarke *et al.* 2003, Acosta Hospitaleche *et al.* 2007, Acosta Hospitaleche *et al.* 2008) y Chile (*e.g.* Walsh y Hume 2001, Acosta Hospitaleche *et al.* 2006a, Acosta Hospitaleche *et al.* 2006b, Walsh y Suárez 2006, Chávez 2007b, Soto-Acuña *et al.* 2008). Recientemente el conocimiento de la paleobiología de los pingüinos fósiles ha sido revisado y resumido por Jadwiszczak (2009).

En Chile, los registros más antiguos que se conocen son del Eoceno de la Región de Magallanes (Sallaberry *et al.* 2010) con tres localidades (Sierra Dorotea, Río de las Minas y Sierra Baguales), en los que se han encontrado restos de Sphenisciformes, que en su mayoría, por su carácter fragmentario, no han podido ser determinados más allá del nivel de familia. Sin embargo, se distinguen dos clases de tamaño, además, un número ha sido atribuido al género *Palaeeudyptes* (Figura 3), lo cual sugiere una afinidad entre las formas de pingüinos del Eoceno sudamericano y el Eoceno de Isla Seymour, Antártica (Sallaberry *et al.* 2010).

El Neógeno del Desierto de Atacama posee la mayor diversidad de pingüinos fósiles. Tres unidades geológicas del norte de Chile de edad Mioceno medio-Plioceno, presentan fósiles de Sphenisciformes: Formación La Portada, Formación Bahía Inglesa y Formación Coquimbo.

De la Península de Mejillones se reconoce la especie *Spheniscus chilensis*, Emslie y Guerra Correa, 2003, pingüino extinto de talla equiparable al actual pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) residente de las costas chilenas y al resto de las especies actuales del género *Spheniscus*.

La Formación Bahía Inglesa tiene el registro más diverso de Chile. Se reconocen: *Spheniscus urbinai* Stucchi *et al.*, 2003 y *Spheniscus megaramphus* Stucchi, 2002, ambos de talla mayor a las especies actuales de este género (Figura 4). Estas especies fueron previamente descritas en el Mioceno de la

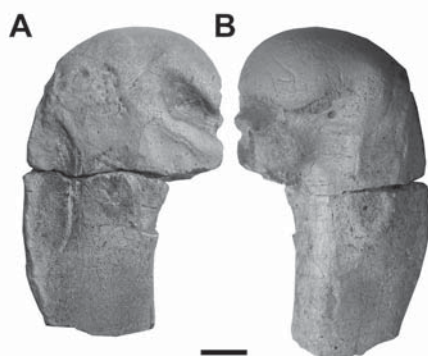


FIGURA 3. SGO.PV.6585, porción proximal de húmero derecho de *Palaeudyptes* sp. en A) vista craneal, B) vista caudal. Sierra Dorotea, Región de Magallanes. Formación Río Turbio (Eoceno medio-superior). Escala = 1 cm.

Formación Pisco, Perú. Walsh y Hume (2001) mencionan varios cráneos referidos a *Spheniscus*, que por su carácter fragmentario no permite determinar si se trata de una nueva especie, sin embargo, probablemente corresponden a las formas del Mioceno de Perú anteriormente mencionadas. Varios cráneos de Spheniscidae similares a los descritos por Walsh y Hume (2001) fueron atribuidos a *Palaeospheniscus* por Acosta Hospitaleche y Canto (2005). Esta asignación fue cuestionada por Chávez (2007b) dado que el material tipo del género fue fundado en base poscráneo, por lo tanto no existen elementos comparables. Además, los neurocráneos descritos por Acosta Hospitaleche y Canto (2005) corresponden a la diagnosis del género *Spheniscus*, siendo de similar talla a los mencionados por Walsh y Hume (2001) y se encuentran en el rango de tamaño de las especies peruanas *S. urbinai* y *S. megaramphus* (Chávez 2007b).

Materiales poscraneales de Formación Bahía Inglesa también asignados a taxones de pingüinos de la Patagonia Argentina (Acosta Hospitaleche *et al.* 2005, Acosta Hospitaleche y Canto 2007) han sido reasignados a géneros del grupo corona Spheniscidae a excepción de un tarsometatarso reconocido como Spheniscidae cf. *Palaeospheniscus bilocolata* (Soto-Acuña *et al.* 2008).

Dos especies extintas del género *Pygoscelis* se conocen en la Formación Bahía Inglesa. Este género actualmente se encuentra relicto a la Corriente Circumpolar Antártica, con su población más septentrional en las Islas Malvinas (Shirihai 2002). *Pygoscelis grandis* Walsh y Suárez 2006, es una especie de tamaño equiparable actual al Pingüino Rey (*Aptenodytes patagonicus*). Las especies actuales de *Pygoscelis* varían entre los 60 y 90 cms mientras que las especies del género *Aptenodytes* pueden superar un metro. Recientemente se ha dado a conocer restos de *P. grandis* entre los cuales se pueden determinar individuos subadultos de la especie (Suárez y Rubilar-Rogers 2008).

Pygoscelis calderensis Acosta Hospitaleche *et al.*, 2006a, descrito a partir de neurocráneos (Figura 4), es de similar tamaño a las especies actuales del género *Pygoscelis*, distinguiéndose de este modo de *Pygoscelis grandis* (Figura 5), el que es conocido sólo a partir del poscráneo.

Otros registros de Spheniscidae de la Formación Bahía Inglesa corresponden a Spheniscidae indet. aff. *Paraptenodytes*, Spheniscidae gen indet nov sp. y *Spheniscus* sp. (Chávez 2007b).

La mayoría de los ejemplares han sido recuperados del “bonebed” a excepción de *Pygoscelis grandis* que corresponde al miembro Lechero (Walsh y Suárez 2005) de edad posiblemente Plioceno temprano.

Una nueva localidad conocida como “El Morro” se encuentra actualmente en estudio (Gutstein *et al.* 2007). De este sitio se han recuperado restos de Spheniscidae asociados, en particular, el esqueleto de un *Spheniscus urbinai* que conserva neurocráneo, rostro, ambos húmeros, coracoides, fémures y tibiotarsos, además de esternón, sinsacro, ambos ilia e isquia (Yury-Yáñez *et al.* 2009).

Más recientemente, una tercera especie del género *Spheniscus*, también presente en la Formación Pisco, ha sido reconocida en la localidad Bahía Salada de la Formación Bahía Inglesa. *Spheniscus muizoni*, Göhlich (2007) con abundante material apendicular y junto con restos de Phalacrocoracidae es la única

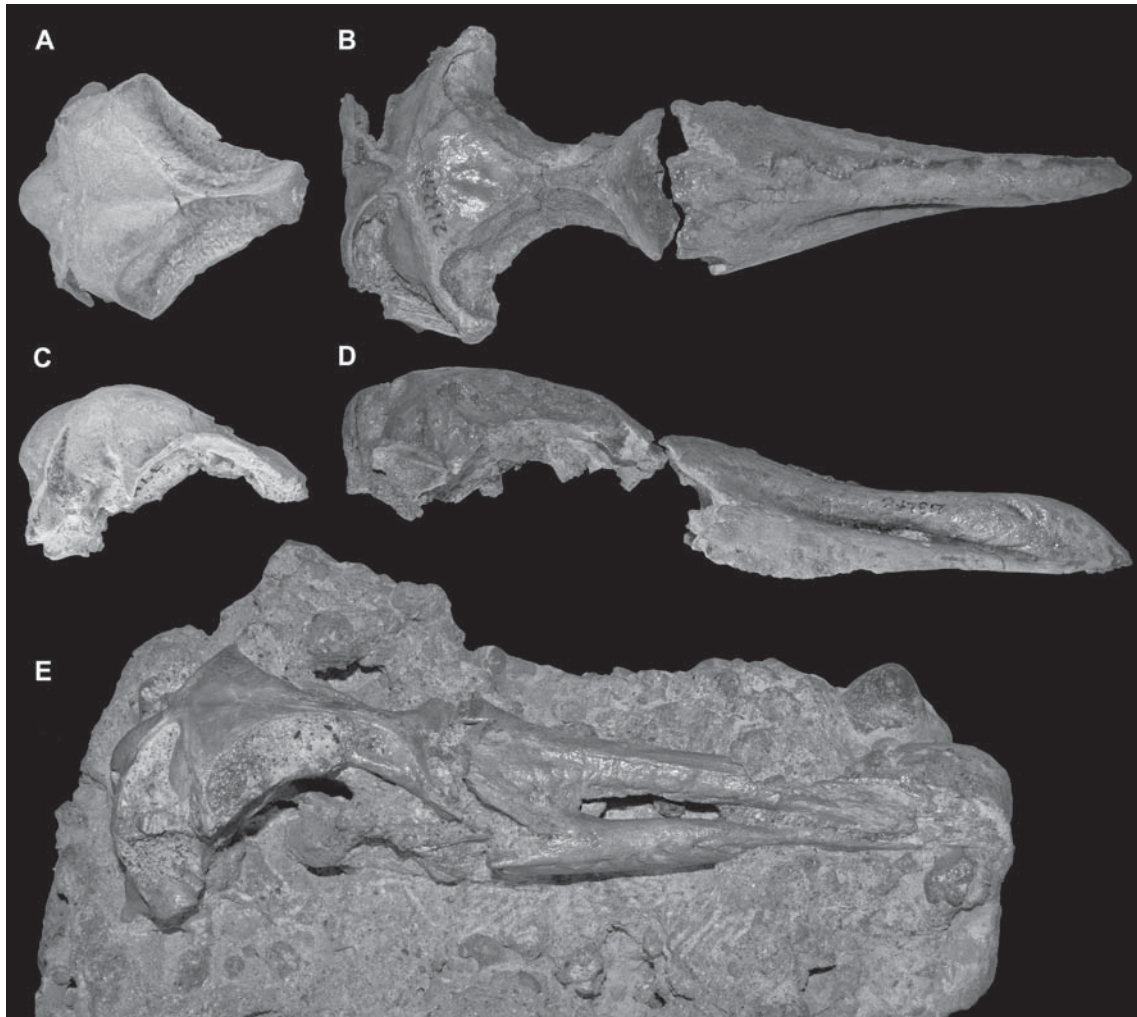


FIGURA 4: cráneos de Spheniscidae de Formación Bahía Inglesa. *Pygoscelis calderensis* en A) vista dorsal, C) vista lateral derecha. *Spheniscus urbinai* en B) vista dorsal, D) vista lateral derecha. E) *Spheniscus megaramphus* en vista dorso-lateral derecha. Escala = 5 cm.

especie reconocida en esta localidad (Valenzuela-Toro *et al.* 2012, Yury-Yáñez *et al.* 2013).

Algunos restos de Sphenisciformes son también conocidos de la Formación Coquimbo, en particular materiales de Spheniscidae indet y Spheniscidae cf. *Palaeospheniscus* (Acosta Hospitaleche *et al.* 2006b). Éste último corresponde a un húmero que posteriormente fue reasignado a cf. *Spheniscus* sp. (Chávez-Hoffmeister 2014). En una segunda localidad de la misma formación, Chañaral de Aceituno, se han reconocido restos de pingüinos del género *Spheniscus* de tamaño comparable a *Spheniscus urbinai* (Chávez 2005).

Recientemente se dio a conocer un nuevo sitio fosilífero en Formación Horcón (Plioceno) con presencia de esfeniscidos indeterminados, y una nuevo taxón bautizado como *Eudyptes calauina*, un pingüino crestado de mayor tamaño que las especies actuales del género *Eudyptes* (Chávez-Hoffmeister *et al.* 2014).



FIGURA 5: Restos poscraneales de *Pygoscelis grandis*. A) húmero izquierdo, B) fémur derecho. Escala = 1 cm.

Diomedeidae

El registro de albatros en Chile, se encuentra limitado al Mioceno de las formaciones Coquimbo y Bahía Inglesa (Chávez 2005, Chávez 2007a, Walsh y Hume 2001). Los cuatro géneros que componen la Familia (Nunn *et al.* 1996) presentan muy poca diferencia a nivel osteológico, sin embargo, la mayoría de los especímenes recuperados son afines a los géneros *Thalassarche* y *Diomedea* (Chávez 2007).

Procellariidae

Los proceláridos son el grupo más recientemente identificado en la Formación Bahía Inglesa. En particular se ha reconocido el género *Pachyptila* (Sallaberry *et al.* 2007) además, restos apendiculares han sido asignados a la tribu Puffinini (Chávez 2007a) y un neurocráneo bajo estudio ha sido designado como Puffinini aff. *Calonectris* (Yury-Yáñez *et al.* 2008). En la colección de vertebrados fósiles del MNHN existen diversos ejemplares de proceláridos que representan más de un taxón, revelando una diversidad poco conocida de esta familia en el Neógeno de Formación Bahía Inglesa. Los registros más recientes de la familia corresponden a restos humerales de yunco (*Pelecanoides* sp.), reconocidos en los Estratos de Caldera (Yury-Yáñez *et al.* 2012a).

Phalacrocoracidae

El registro fósil de cormoranes en Chile es conocido en tres formaciones neógenas: Formación Caleta Herradura de Mejillones (Emslie y Guerra Correa 2003), Formación Bahía Inglesa (Walsh y Hume 2001) y Formación Horcón (Chávez-Hoffmeister *et al.* 2014). El ejemplar de Quebrada Tiburón (Formación Caleta Herradura de Mejillones) fue descrito como de tamaño similar a la especie residente en la costa chilena *Nannopterum brasilianus* (Emslie y Guerra Correa 2003). Los restos de Phalacrocoracidae en la Formación Bahía Inglesa son reconocidos tanto en las localidades El Morro y Bahía Salada, ambos en niveles de edad Mioceno superior, siendo frecuentes pero menos abundantes que los restos de pingüinos y representados por al menos dos formas; una de gran tamaño, en el rango del actual *Leucocarbo bouganvillii*

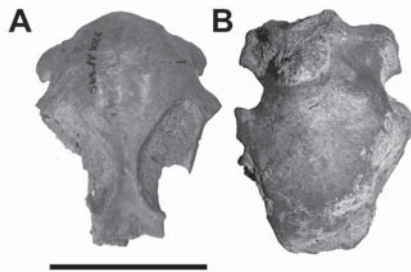


FIGURA 6. Neurocráneos en vista dorsal de aves marinas comunes en el nivel “Bonebed” de la Formación Bahía Inglesa. A) SGO.PV.1065, Diomedeidae indet.; B) SGO.PV.1060, Sulidae indet. Escala = 5 cm.

y una de menor tamaño, en el rango de *N. brasilianum* (Chávez 2008, Valenzuela-Toro *et al.* 2012, Walsh y Hume 2001). Finalmente se ha descrito recientemente restos de un phalacrocorácido indeterminado en las cercanías de la localidad de Horcón, Región de Valparaíso (Formación Horcón) representado por restos apendiculares y cintura escapular de un cormorán en el rango de tamaño de *N. brasilianum* y *Poikilocarbo gaimardi* (Chávez-Hoffmeister *et al.* 2014).

Sulidae

El registro de los Sulidae en Chile se concentra, además de los sub fósiles (*Sula antiqua*) mencionados al comienzo de este capítulo, en los sitios Mina Fosforita y el Morro de la Formación Bahía Inglesa. A lo menos se reconocen tres formas craneales diferentes de Sulidae (Soto-Acuña *et al.* 2009). La primera es documentada previamente por Walsh y Hume (2001) y es probablemente la más abundante, siendo referida a *Sula* sp., con un tamaño equiparable a la especie actual *Sula dactylatra* (Figura 6). Una segunda forma menos abundante es reconocida, similar en tamaño y morfología a la especie viviente *Sula variegata* y que es designada como *Sula* cf. *variegata*, taxón que probablemente es conespecífico con aquel señalado de la Formación Pisco, en Perú, por Stucchi (2003). Finalmente, un tercer morfotipo es reconocido como un súlido de menor tamaño, de identidad genérica aún indeterminada, el que carece de rasgos diagnósticos que permitan interpretarlo más allá del nivel de familia, sin embargo, destaca el pequeño tamaño adulto en comparación a otras formas de súlido (Soto-Acuña *et al.* 2009) comparable en tamaño con el taxón *Sula sula* del Mioceno de Formación Pisco en Perú (Stucchi 2003). Chávez (2007a en comunicación personal con S. Walsh) menciona la existencia de *Morus* en la Formación Bahía Inglesa, sin embargo, no se indican e ilustran ejemplares referibles al género.

Anhingidae

Una especie exclusiva del Neógeno continental de la Formación Cura-Mallín es conocida como *Meganhinga chilensis* Alvarenga, 1995. A lo menos dos ejemplares fueron recolectados (Alvarenga 1995). La proporción de los huesos alares y el gran tamaño del fósil comparado con las especies actuales de la familia, hacen suponer que *Meganhinga chilensis* era posiblemente un ave no voladora (Alvarenga 1995). Nuevos restos fósiles han sido asignados a esta especie (Soto-Acuña *et al.* 2013) entre los que destaca un coracoides y fragmento distal de un húmero derecho, elemento previamente desconocido y que confirma la proporción menor de este elemento apendicular a lo conocido en los representantes actuales del género. Estos elementos además, corresponderían a un tercer ejemplar de la especie.

Ardeidae

Un fragmento proximal de tibiotarso fue reconocido en el Eoceno de Sierra Dorotea, Región de Magallanes (Sallaberry *et al.* 2010). A pesar de la naturaleza fragmentaria del fósil, fue determinarlo como



FIGURA 7: SGO.PV.4001-A, tarsometatarso derecho, holotipo de *Meganhinga chilensis*. Escala 1 cm.

un Ardeidae (garzas) de mayor tamaño a las especies más grandes hoy residentes en Chile. Además, para la Formación Laguna de Taguatagua (Pleistoceno superior) se reportan restos asignados a la especie *Ardea alba* (garza grande) (Alarcón *et al.* 2014b), que consisten en el extremo proximal de un húmero y una vértebra cervical.

Accipitridae

El único registro para esta familia hasta el momento proviene de la Formación Laguna de Taguatagua (Pleistoceno superior) para la que se menciona la presencia de un accipítrido identificado como cf. *Buteo* (Alarcón *et al.* 1014b), a partir de un coracoides prácticamente completo. Además, se han observado más restos atribuibles a accipítridos entre los restos fósiles de aves de la Formación Laguna de Taguatagua, por lo que se espera que su representación de esta familia aumente dentro de la avifauna de esta formación.

Falconidae

Tan sólo un extremo distal de un tarsometatarso aislado de Caleta Herradura de Mejillones es asignado al género *Milvago* (Emslie y Guerra Correa 2003). Según estos autores, el material se encuentra en el rango de tamaño del actual tiiuque *Milvago chimango*, sin embargo, la robustez de las trócleas es más afín al actual chimachimá *Milvago chimachima*.

Laridae

Restos fragmentarios fueron referidos a Charadriiformes cf. Laridae por Chávez-Hoffmeister (2008) provenientes de Formación Bahía Inglesa, pertenecientes a una forma en el rango de tamaño del género *Sterna* (gaviotín), sin embargo estos materiales fueron brevemente descritos, siendo necesaria una re-evaluación.

Thraupidae

Existe sólo una mención en literatura sobre una identificación específica de paseriforme fósil. Este consiste en material craneal proveniente del Nivel I del sitio Quebrada de Quereo, el cual fue determinado como cf. *Diuca diuca* (López Mendoza 2008), sin embargo el material no ha sido figurado ni publicado formalmente, por lo que este registro necesita ser confirmado.

Aves indeterminadas

Dos fragmentos poscraneales de un ave fueron recuperados de la localidad de Algarrobo, tentativamente proveniente de niveles de la unidad Estratos de Algarrobo de edad Eoceno (Gana *et al.* 1996). Los materiales consisten en un fragmento proximal y uno distal de fémur derecho de un ave presumiblemente marina no Sphenisciformes (Yury-Yáñez *et al.* 2012). La correspondencia de tamaño, lateralidad y cercana posición de los materiales en terreno indican que ambas piezas probablemente constituyen un único individuo. A pesar de la naturaleza fragmentaria de los especímenes, la morfología de ambas epífisis sostiene una identificación dentro del grupo corona de las aves modernas (Neornithes).

Un reciente registro de ave continental, proveniente del Mioceno temprano de la Formación Santa Cruz ha sido referido a una seriema fósil (Cariamiformes, Cariamidae) por Soto-Acuña *et al.* (2014) sobre la base de similitudes generales y proporciones. La ausencia de caracteres diagnósticos y la naturaleza fragmentaria del material (fragmento distal de tarsometatarso derecho) no permiten una asignación más exclusiva y no se descarta una afinidad a un Psilopterinae (Cariamiformes, Phorusrhacidae).

Un gran número de ejemplares, el cual incluye cientos de individuos aislados, recuperados de niveles pleistocénicos de la localidad de Laguna de Tagua Tagua en excavaciones sistemáticas realizadas por Lautaro Núñez, Rodolfo Casamiquela y Julio Montané, se encuentran actualmente en estudio. Estos materiales fueron encontrados en asociación a megafauna y comprenden fósiles de buen carácter diagnóstico y bastante bien preservados. Además de las familias previamente mencionadas en el presente capítulo, existe evidencia de al menos tres formas de Passeriformes indeterminados además de un posible Charadriiforme (JA y SSA, obs directa). Se suman a este registro menciones de Passeriformes indeterminados en el sitio LV 017 de la Localidad Quebrada de Quereo, Región de Coquimbo (López Mendoza 2008) y de aves indeterminadas del sitio Pilauco Bajo, Región de los Ríos, se han encontrado también restos de aves, los cuales sólo han sido escuetamente mencionados (Montero *et al.* 2008, Pino *et al.* 2012).

DISCUSIÓN

El registro de aves fósiles en Chile corresponde casi exclusivamente a restos de aves marinas concentradas particularmente en el Neógeno del norte del país. En lo que respecta a las aves fósiles de ambientes continentales, estas presentan hasta el momento un registro relativamente pobre (Emslie y Guerra Correa 2003, Rubilar-Rogers *et al.* 2012), razón por la cual se conoce muy poco sobre aspectos como su variedad, distribución o el origen de su diversidad. No obstante, como se ha mencionado en el presente trabajo, el estudio de las aves fósiles ha comenzado a diversificarse temporal, geográfica y ambientalmente, conociéndose actualmente restos de aves paleógenas, localidades en el sur del país y fósiles asociados a ambientes límnicos continentales. Esta diversificación trae consigo un gran potencial, ya que el estudio de los fósiles de aves hallados en yacimientos paleontológicos no sólo permite conocer la variedad de formas que existieron en el pasado, si no que adicionalmente el estudio de sus fósiles, tratados tanto como individuos así como también, si es posible, como un ensamble, puede entregar información de gran valor para reconstruir

ecosistemas antiguos (Gilbert *et al.* 1981).

Hasta la fecha, el estudio del registro fósil de aves ha implicado su correlación con la evolución de las corrientes marinas en el margen occidental de Sudamérica. El número de secuencias sedimentarias de edad neógena en el norte de Chile ha sido fundamental para comprender la composición de las avifaunas marinas y el establecimiento de la corriente fría de Humboldt. Permanece como interrogante la relación de ésta y la alta diversidad neógena de Spheniscidae, la ausencia en el registro fósil de Charadriiformes o la extinción global de los Pelagornithidae.

El Paleógeno del extremo sur de Chile se caracteriza por un alto grado de correspondencia faunístico con formaciones de altas latitudes en particular, Formación La Meseta en Isla Seymour, Antártica, diferenciándose por ejemplo, del Paleógeno peruano o argentino en donde se encuentran formas endémicas de Sphenisciformes.

El estudio de las aves fósiles de Chile en un contexto global continuará generando materia de investigación en el futuro en aspectos biogeográficos, sistemáticos y paleoambientales, entre otros.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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, Universidad de Chile, Santiago de Chile.
- ACOSTA HOSPITALECHE, C. y J. CANTO
2005 Primer registro de cráneos asignados a *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae) procedentes de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Tardío), Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 489-495.
- ACOSTA HOSPITALECHE, C. y J. CANTO
2007 Comentarios acerca de "Observaciones sobre la presencia de *Parapterodonyx* y *Palaeospheniscus* (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Bahía Inglesa, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 261-264.
- ACOSTA HOSPITALECHE, C. y M. STUCCHI
2005 Nuevos restos terciarios de Spheniscidae (Aves, Sphenisciformes) procedentes de la costa del Perú. *Revista Española de Paleontología* 20(1): 1-5.
- ACOSTA HOSPITALECHE, C., C. P. TAMBUSI y J. CANTO
2005 Pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de la colección del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 54: 141-151.
- ACOSTA HOSPITALECHE, C., M. CHÁVEZ y O. FRITIS
2006a Pingüinos fósiles (*Pygoscelis calderensis* sp. nov.) en la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Plioceno), Chile. *Revista Geológica de Chile* 33(2): 327-338.
- ACOSTA HOSPITALECHE, C., J. CANTO y C. P. TAMBUSI
2006b Pingüinos (Aves, Spheniscidae) en Coquimbo (Mioceno medio-Plioceno tardío), Chile y su vinculación con las corrientes oceánicas. *Revista Española de Paleontología* 21(2): 115-121.
- ACOSTA HOSPITALECHE, C., C. TAMBUSI, M. DONATO y M. COZZUOL
2007 A new Miocene penguin from Patagonia and its phylogenetic relationships. *Acta Paleontologica Polonica* 52(2): 299-314.
- ACOSTA HOSPITALECHE, C., L. CASTRO, C. TAMBUSI y R. A. SCASSO
2008 *Palaeospheniscus patagonicus* (Aves, Sphenisciformes): New discoveries from the Early Miocene of Argentina. *Journal of Paleontology* 82(3): 565-575.
- ALARCÓN, J., R. E. YURY-YÁÑEZ, S. SOTO-ACUÑA, D. RUBILAR-ROGERS y M. SALLABERRY
2014a Presencia de *Nothoprocta* (Tinamiformes: Tinamidae) en laguna de Taguatagua (Pleistoceno superior) Región de O'Higgins, Chile Central. En: *Actas del XI Congreso Chileno de Ornitología*. Coquimbo, 40.
- ALARCÓN, J., R. E. YURY - YÁÑEZ, S. SOTO-ACUÑA, D. RUBILAR-ROGERS y M. SALLABERRY
2014b Las aves fósiles de la laguna de Tagua Tagua (Pleistoceno Superior), Chile Central. *Ameghiniana* 51(6): R4.
- ALARCÓN, J., S. SOTO-ACUÑA, R. E. YURY-YÁÑEZ, D. RUBILAR-ROGERS y M. SALLABERRY.
2014c Presencia de una tagua de gran tamaño en el Pleistoceno tardío-Holoceno de Laguna de Tagua Tagua, Chile Central. En: *Actas del IV Simposio de Paleontología en Chile*. Valdivia, 65.
- ALBERDI, M.T. y D. FRASSINETTI
2000 Presencia de *Hippidion* y *Equus* (*Amerhippus*) (Mammalia, Perissodactyla) y su distribución en el Pleistoceno superior de Chile. *Estudios Geológicos*, 56: 279-290.

- ALBERDI, M.T., J.L. PRADO, P. LÓPEZ, R. LABARCA y I. MARTÍNEZ
2007 *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de Calama, norte de Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 80: 157-171.
- ALVARENGA, H.
1995 A large and probably flightless anHINGA from the Miocene of Chile. Acta Palaeornithologica- Courier Forschungsinstitut Senckenberg 181: 149-161.
- AMEGHINO, F.
1905 Enumeración de los impennes fósiles de Patagonia y de la isla Seymour. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires 6: 97-167.
- BIRÓ-BAGÓCZKY, L.
1982 Revisión y redefinición de los 'Estratos de Quiriquina', Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la Isla Quiriquina, 36°37' Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario en Cocholegüe. En: Actas del III Congreso Geológico Chileno. Concepción, A29-A64.
- BOSTELMANN, E., J.P. LE ROUX, A. VÁSQUEZ, N.M. GUTIÉRREZ, J.L. OYARZÚN, C. CARREÑO, T. TORRES, R.A. OTERO y A LLANOS
2013 Burdigalian deposits of the Santa Cruz Formation in the Sierra Baguales, Austral (Magallanes) Basin: Age, depositional environment and vertebrate fossils. Andean Geology 40(3): 458-489.
- BOSTELMANN, E., K.E. BULDRINI y A. KRAMARZ
2014 A new generic assignment for the quepucu river astrapothere (Mammalia, Astrapotheria). En: Actas del IV Simposio de Paleontología en Chile. Valdivia, 50.
- BOURDON, E.
2005 Osteological evidence for sister group relationship between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes). Naturwissenschaften 92: 586-591.
- BRÜGGEN, J.
1915 El Cretáceo del Algarrobo. Sociedad Imprenta Litografía Barcelona, p. 1-15. Santiago, Valparaíso.
- BULDRINI, K.E. y E. BOSTELMANN
2011 A well preserved skull of *Protypotherium* cf. *P. australe* Ameghino 1887, (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) from the Early Miocene of Chile. Ameghiniana 48(R), R149.
- BULDRINI, K.E., J. ALARCÓN y M. SALLABERRY
2013 Presencia de *Thylamys* sp. (Didelphimorphia: Didelphidae) en el Pleistoceno superior de Chile central. Ameghiniana 50(4): R10.
- CANALES, P.
2010 Identificación de roedor fósil del Pleistoceno Superior, sitio paleontológico Pilauco, Osorno, Chile. Tesis de Grado, Escuela de Ciencias, Universidad Austral de Chile, 68 p.
- CARREÑO, C.
2012 Ambiente deposicional de la Formación Bahía Inglesa (Neógeno) en la Cuenca de Caldera, III Región, Chile. Tesis de Pregrado. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile, 98 p.
- CARRILLO-BRICEÑO J.D., G. GONZÁLEZ-BARBA, M.F. LANDAETA y S.N. NIELSEN
2013 Condriactos fósiles del Plioceno Superior de la Formación Horcón, Región de Valparaíso, Chile central. Revista Chilena de Historia Natural 86: 191-206.
- CARTAJENA, I., P. LÓPEZ y I. MARTÍNEZ
2010 New camelids record from the late Pleistocene of Calama (Second Region, Chile): a morphological and morphometric discussion. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 27(2): 197-122.
- CAPPETTA, H.
1987 Chondrichthyes II: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, en: H.-P. SCHULTZE (ed.) Handbook of Paleochthyology, 193 p., Gustav Fischer Verlag (Stuttgart)
- CASAMIQUELA, R.
1970 Los vertebrados fósiles de Tagua Tagua. Primer informe. Museo Nacional de Historia Natural (inédito).
- CASAMIQUELA, R.
1976 Los vertebrados de Tagua Tagua. En: Actas del I Congreso Geológico Chileno. Santiago, C87-C102.
- CECIONI, G.
1956 Distribuzione verticale di alcune Kossmaticeratinae della Patagonia cilena. Bolettino Società Geologica Italiana 74: 141-148.

- CECIONI, G.
1980 Darwin's Navidad embayment, Santiago Region, Chile, as a model of the southeastern Pacific Shelf. *Journal of Petroleum Geology* 2: 309-321.
- CHATTERJEE, S.
2002 The morphology and systematics of *Polarornis*, a Cretaceous loon (Aves: Gaviidae) from Antarctica. En: Z. ZHOU y F. ZHANG, Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, p. 41-49. Science Press (Beijing).
- CHATTERJEE, S., D. MARTINIONI, F. NOVAS, F. MUSSEL y R. TEMPLIN
2006 A new fossil loon from the Late Cretaceous of Antarctica and early radiation of foot-propelled diving birds. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 49A.
- CHÁVEZ, M.
2005 Una nueva localidad con aves fósiles en la región de Atacama, Chile. En: Actas del VIII Congreso Chileno de Ornitología. Chillán, 47.
- CHÁVEZ, M.
2007a Fossil Birds of Chile and Antarctic Peninsula. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*. 65(4): 551-572.
- CHÁVEZ, M.
2007b Observaciones sobre la presencia de *Parapterodytes* y *Palaeospheniscus* (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Bahía Inglesa, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 255-259.
- CHÁVEZ, M., M. STUCCHI y M. URBINA
2007 El registro de Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) y la avifauna neógena del Pacífico Sudeste. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 36: 175-197.
- CHÁVEZ-HOFFMEISTER, M.
2008 La ornitofauna de la Formación Bahía Inglesa, Caldera, Chile. Tesis de Pregrado. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile, 109 p.
- CHÁVEZ-HOFFMEISTER, M.
2014 The humerus and stratigraphic range *Palaeospheniscus* (Aves, Sphenisciformes). *Ameghiniana* 51(3): 159-172.
- CHÁVEZ HOFFMEISTER, M., J. CARRILLO BRICEÑO y S. NIELSEN
2014 The evolution of seabirds in the Humboldt Current: New clues from the Pliocene of central Chile. *PLoS One* 9(3): e90043.
- CHIAPPE, L.M. y A. O. VARGAS
2003 Emplumando Dinosaurios: La Transición Evolutiva de Terópodos a Aves. *Hornero* 18: 1-11.
- CHONG, D. y A. JENSEN
2004 Informe geológico del sitio de hallazgo de restos de vertebrados en el sector urbano de la ciudad de Calama, sector de Kamac Mayu. Antofagasta, Informe de Impacto Ambiental, 5 p.
- CLARKE, J. A., E. B. OLIVERO y P. PUERTA
2003 Description of the Earliest Fossil Penguin from South America and First Paleogene Vertebrate Locality of Tierra del Fuego, Argentina. *American Museum Novitates* 3423: 1-18.
- CLARKE, J. A., D. T. KSEPKA, M. STUCCHI, M. URBINA, N. GIANNINI, S. BERTELLI, Y. NARVÁEZ y C. A. BOYD
2007 Paleogene equatorial penguins challenge the proposed relationship between biogeography, diversity, and Cenozoic climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(28): 11545-11550.
- CORTÉS, J., C. MARQUARDT, G. GONZÁLEZ, H.-G. WILKE y N. MARINOVIC
2007 Cartas Mejillones y Península de Mejillones, Región de Antofagasta. Servicio Nacional de Geología y Minería. Carta Geológica de Chile, Serie Geológica Básica N° 103 y 104, 58 p., 1 mapa escala 1:100.000. Santiago.
- COVACEVICH, V. y D. FRASSINETTI.
1990 La fauna de Lo Abarca: Hito biocronoestratigráfico y paleoclimático en el Terciario superior marino de Chile central. En: Actas del II Simposio sobre el Terciario de Chile. Concepción, 51-71.
- CROFT, D. A., J. P. RADIC, E. ZURITA, R. CHARRIER, J. J. FLYNN y A. R. WYSS
2003 A Miocene toxodontid (Notoungulata) from the sedimentary series of the Cura-Mallín Formation, Lonquimay, Chile. *Revista Geológica de Chile* 30(2):285-298.
- DEVRIES, T. J. y G. J. VERMEIJ
1997 *Hermineospina*: new genus of Neogene muricid gastropod from Peru and Chile. *Journal of Paleontology* 71: 610-615.

- EHRET, D., G. HUBBEL y B.J. MACFADDEN
2009 Exceptional preservation of the white shark *Carcharodon* (Lamniformes: Lamnidae) from the early Pliocene of Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(1): 1-13.
- EMSLIE, S. D. y C. GUERRA CORREA
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(2): 308-316.
- ENCINAS, A, W. STINNESBECK y V.A. VALENCIA
2014 First radiometric age (U-Pb, LA-ICP-MS, on detrital zircons) from the Punta Topocalma Formation: insights on Late Cretaceous marine deposition in central Chile. *Andean Geology* 41(2): 436-445.
- FASOLA, A.
1969 Estudio palinológico de la Formación Loreto (Terciario Medio), Provincia de Magallanes, Chile. *Ameghiniana* 6(1): 3-49
- FERRARIS, F., y F. DI BIASE
1978 Hoja Antofagasta. Instituto de Investigaciones Geológicas Carta Geológica de Chile 30: 48 p.
- FERUGLIO, E.
1938 El Cretácico Superior del Lago San Martín (Patagonia) y de las regiones adyacentes. *Physis* 12: 293-342.
- FINGER, K.L., S. N. NIELSEN, T. J. DEVRIES, A. ENCINAS y D. E. PETERSON
2007 Paleontologic evidence for sedimentary displacement in Neogene forearc basins of central Chile. *Palaios* 22: 3-16.
- FURQUE, G.
1973 Descripción geológica de la hoja 58b Lago Argentino. *Boletín del Servicio Nacional Minero y Geológico* 140: 1-49. Buenos Aires.
- GANÁ, P., R. WALL y A. GUTIÉRREZ
1996 Mapa Geológico del área de Valparaíso-Curacaví, Región de Valparaíso y Región Metropolitana. Servicio Nacional de Geología y Minería. *Mapa Geológico* (1): 20 p.
- GARCÍA, F.
1968 Estratigrafía del Terciario de Chile Central, en: G. CECIONI (ed.), *Actas del I Simposio sobre el Terciario de Chile, Zona Central*, p. 25-57; Santiago.
- GELFO, J.P., P. LÓPEZ y I. MARTÍNEZ
2008 Una manada de *Macrauchenia* (Litopterna, Mammalia) del Pleistoceno Tardío de Kamac Mayu, Calama, II Región, Chile. En: *Actas del III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Neuquén, 110.
- GILBERT, B.M., L.D. MARTIN y H.G. SAVAGE.
1981 *Avian Osteology*. Missouri Archaeological Society (Laramie) 252 pp.
- GODOY, E., C. MARQUARDT y N. BLANCO
2003 Carta Caldera, Región de Atacama. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile. Serie Geológica Básica. N° 76, 38 pp., 1 mapa escala 1: 100.000. Santiago.
- 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(2): 285-298.
- GONZÁLEZ, E.G., F.J. PREVOSTI y M. PINO
2010 Primer registro de Mephitidae (Carnivora: Mammalia) para el Pleistoceno de Chile. *Magallania* 38(2): 239-248.
- GONZÁLEZ, O y M. VERGARA
1962 Reconocimiento geológico de la Cordillera de los Andes entre los paralelos 35° y 38° latitud sur. Universidad de Chile, Instituto de Geología, Publicación, No. 24, 121 p.
- GONZÁLEZ, E., R. LABARCA, M. CHÁVEZ-HOFFMEISTER y M. PINO
2014 First fossil record of the smallest deer cf. *Pudu* Molina, 1782 (Artiodactyla, Cervidae), in the late Pleistocene of South America, *Journal of Vertebrate Paleontology* 34(2): 483-488.
- GUTIERREZ N. M., J.P. LE ROUX, E. BOSTELMANN, J.L. OYARZÚN, R. UGALDE, A. VÁSQUEZ, R.A. OTERO, J. ARAOS, C. CARREÑO, C.M. FANNING, T. TORRES y F. HERVÉ
2013 Geology and stratigraphy of Sierra Baguales, Última Esperanza Province, Magallanes, Chile. *Bolletino dei Geofisica Teorica ed Applicata* 54(2): 327.
- GUTSTEIN, C. S., D. RUBILAR-ROGERS y M. E. SUÁREZ
2007 Nuevo yacimiento con vertebrados fósiles del Neógeno en el Desierto de Atacama. En: *Actas del Geosur*. Santiago 70.

- GUTSTEIN, C. S., R. E. YURY-YÁÑEZ, S. SOTO-ACUÑA, M. E. SUÁREZ y D. RUBILAR-ROGERS
2008 Fauna de vertebrados y aspectos tafonómicos del “bonebed” (Mioceno tardío) de la Formación Bahía Inglesa. En: Actas del I Simposio Paleontología en Chile. Santiago 102-108.
- GUTSTEIN, C. S., M. A. COZZUOL, A. O. VARGAS, M. E. SUÁREZ, C. L. SCHULTZ y D. RUBILAR-ROGERS.
2009 Patterns of skull variation of *Brachydelphis* (Cetacea, Odontoceti) from the Neogene of the Southeastern Pacific. *Journal of Mammalogy* 90 (2): 504-519.
- GUZMÁN, N., C. MARQUARDT, L. ORTLIEB, L. y D. FRASSINETTI.
2000 La malacofauna Neógena y Cuaternaria del área de Caldera (27°-28° S): Especies y rangos estratigráficos. En: Actas del IX Congreso Geológico Chileno. Puerto Varas, 476-481.
- HARRISON, P.
1983 Seabirds: An identification guide. Ed. Houghton Mifflin Co. 448p.
- HARRISON, J. O. y C. A. WALKER
1976 A review of the bony-toothed birds (Odontopterygiformes): with descriptions of some new species. *Tertiary Research Special Paper* 2: 1-62.
- HOFFSTETTER, R., H. FUENZALIDA y G. CECIONI
1957 Lexique Stratigraphique International, Vol. V, Amérique Latine, Fascicule 7, Chili. Centre National de la Recherche Scientifique. 13, quai Anatole-France, Paris-VII.
- HOWARD, H.
1957 A gigantic ‘toothed’ marine bird from the Miocene of California. *Santa Barbara Museum of Natural History Department of Geology Bulletin* 1: 1-23
- HÜNICKEN, M.
1955 Depósitos neocretácicos y terciarios del extremo SSW de Santa Cruz. Cuenca carbonífera de Río Turbio. *Revista del Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales y Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciencias Geológicas* 4(1): 1-164.
- JACKSON, D. y P. LÓPEZ
2008 Associations of the freshwater mollusks and extinct fauna in Kamac Mayu site during the Late Pleistocene in the Arid North of Chile. *Current Research in the Pleistocene* 25: 172-174.
- JADWISZCZACK, P.
2006 Eocene penguins of Seymour Island, Antarctica: Taxonomy. *Polish Polar Research* 27(1): 3-62
- JADWISZCZAK, P.
2009 Penguin past: The current state of knowledge. *Polish Polar Research* 30(1): 3-28
- JENKINS, R. J. F.
1974 A new giant penguin from the Eocene of Australia. *Palaeontology* 17(2): 291-310.
- JIMÉNEZ – HUIDOBRO, P., C. S. GUTSTEIN, M. SALLABERRY y D. RUBILAR-ROGERS
2009 Anuros del Pleistoceno de Chile Central. *Ameghiniana* 46(4): R32-33.
- KATZ, H. R.,
1963 Revision of Cretaceous stratigraphy in Patagonian Cordillera of Ultima Esperanza, Magallanes Province, Chile. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 47: 506-524.
- KSEPKA, D.T.
2014 Flight performance of the largest volant bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (29): 10624–10629.
- LABARCA, R., P. LÓPEZ y L. NÚÑEZ
2003 Nuevas consideraciones en torno a los niveles I y II (paleoindio) del sitio Quereo (IV Región): Una aproximación tafonómica y zooarqueológica. En: Actas del XVI Congreso Nacional de Arqueología Chilena. Tomé 517-527.
- LABARCA, R. O. y P.G. LÓPEZ
2006 Los mamíferos finpleistocénicos de la Formación Quebrada Quereo (IV Región-Chile): Biogeografía, Bioestratigrafía e Inferencias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical* 13 (1): 89-101.
- LABARCA, R. y M.A. ALCARAZ
2011 Presencia de *Antifer ultra* Ameghino (= *Antifer niemeyeri* Casamiquela) (Artiodactyla, Cervidae) en el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano de Chile central (30-35° S). *Andean Geology* 38(1): 156-170.
- LABARCA, R., y M.T. ALBERDI
2011 An updated taxonomic view on the family Gomphotheriidae (Proboscidea) in the final Pleistocene of south-central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 262(1): 43-57.

- LAMBRECHT, K.
1929 *Neogaeornis wetzeli* n. g. n. sp. der erste Kreidevogel der südlichen Hemisphäre. *Paleontologische Zeitschrift* 11: 121-129.
- LAMBRECHT, K.
1933 *Handbuch der Palaeornithologie*. Gehrüder Borntraeger, Berlin, 1024 pp.
- LANDINI, W.
1977 Revisione degli "Ittiodontoliti pliocenici" della collezione Lawley. *Palaeontologica Italica* 70: 92-134.
- LE ROUX, J. P., C. GÓMEZ, C. VENEGAS, J. FENNER, H. MIDDLETON, M. MARCHANT, B. BUCHBINDER, D. FRASSINETTI, C. MARQUARDT, K. M. GREGORY-WODZICKI y A. LAVENU
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. LE ROUX, J.P., D.M. OLIVARES, S. N. NIELSEN, N. D. SMITH, H. MIDDLETON, J. FENNER y S.E. ISHMAN
2006 Bay sedimentation as controlled by regional crustal behaviour, local tectonics and eustatic sea-level changes: Coquimbo Formation (Miocene–Pliocene), Bay of Tongoy, central Chile. *Sedimentary Geology* 184, 133–153.
- LE ROUX, J., J. PURATICH, A. MOURGUES, J. L. OYARZÚN, R. A. OTERO, T. TORRES y F. HERVÉ
2010 Estuary deposits in the Rfo Baguales Formation (Chatian-Aquitanean), Magallanes Province, Chile. *Andean Geology* 37(2): 329-344.
- LONG, D. J.
1993 Late Miocene and Early Pliocene fish assemblages from the north central coast of Chile. *Tertiary Research* 14(3): 117-126.
- LÓPEZ, P., I. CARTAJENA, R. LABARCA, M.T. ALBERDI y J.L. PRADO
2007 Extinct faunal remains in exokarstic deposits from the Late Pleistocene in Calama (II Región, Chile) *Current Research in the Pleistocene* 24: 175-177.
- LÓPEZ MENDOZA, P.
2008 Tafonomía en la costa meridional del norte semiárido de Chile (IV Región). Alcances culturales y paleoecológicos hacia el Pleistoceno final en la Comuna de los Vilos (31° latitud S). Memoria para optar al título de Arqueólogo. 189 pp.
- LÓPEZ MENDOZA, P., O. ROJAS, P. MANSILLA, L. OLIVARES y I. MARTÍNEZ
2010 Mamíferos extintos del Pleistoceno de la Cuenca de Calama (Segunda Región, Chile). Viejas colecciones y nuevos hallazgos. *Treballs de Museu de Geologia de Barcelona* 17: 11-25.
- LOUCHART, A., J.-Y. SIRE, C. MOURER-CHAUVIRÉ, D. GERAADS, L. VIRIOT y V. DE BUFFRÉNIL
2013 Structure and Growth Pattern of Pseudoteeth in *Pelagornis mauretanicus* (Aves, Odontopterygiformes, Pelagornithidae). *Plos ONE* 8 (11): e80372.
- MALUMIÁN, N. y A. CARAMÉS
1997 Upper Campanian-Paleogene from the Río Turbio coal measures in southern Argentina: micropaleontology and the Paleocene/Eocene boundary. *Journal of South American Earth Sciences* 10(2): 187-201.
- MARQUARDT, C., N. BLANCO, E. GODOY, A. LAVENU, L. ORTLIEB, M. MARCHANT y N. GUZMÁN
2000 Estratigrafía del Cenozoico superior en el área de Caldera (26°45'-28° S), III región de Atacama, Chile. En: *Actas IX Congreso Geológico Chileno*. Puerto Varas, 504-508.
- MARQUARDT, C., A. LAVENU, L. ORTLIEB, E. GODOY y D. COMTE
2004 Coastal neotectonics in the Southern Central Andes: uplift and deformation of marine terraces in Northern Chile (27°S). *Tectonophysics* 394: 193-219.
- MARQUARDT, C., M. FORNARI, A. LAVENU, G. VARGAS, L. ORTLIEB, J. F. RITZ, H. PHILIP y N. MARI-NOVIC
2005 Volcanic ash dating from the Mejillones Peninsula (23°S): Implications for the Neogene outer fore-arc stratigraphy, tectonics and volcanic relationships. En: *Actas del International Symposium on Andean Geodynamics (ISAG)*. Barcelona, 447.
- MARSHALL, L.G. P. SALINAS y M. SUÁREZ
1990 *Astrapotherium* sp. (Mammalia, Astrapotheriidae) from Miocene strata along the Quepuca River, central Chile. *Revista Geológica de Chile* 215-223.
- MARTIN, L. D. y J. TATE JR.
1976 The skeleton of *Baptornis advenus*, en: S.L. OLSON (ed.) *Collected Papers in Avian Paleontology Honoring the 90th Birthday of Alexander Wetmore*, 35-66; *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 27.

- MARTÍNEZ-PARDO, R. y R. CARO
1980 Microfósiles silíceos de las diatomitas de Tongoy, Provincia de Coquimbo, Chile: su significado biocronoes-tratigráfico, biocronológico, paleoecológico y paleogeográfico. *Revista Geológica de Chile* 10: 33-53.
- MARTÍNEZ, I., I. CARTAJENA y P. LÓPEZ
2009 Presence of Late-Pleistocene Rheidae in the Oasis of Calama (Second Region, Chile). *Paleoenvironments: Vertebrates and Invertebrates. Current Research in the Pleistocene* 26: 164-166.
- MATSUOKA, H., F. SAKAKURA y F. OHE
1998 A Miocene pseudodontorn (Pelecaniformes: Pelagornithidae) from the Ichishi Group of Misato, Mie Prefec-ture, Central Japan. *Paleontological Research* 2(4): 246-252.
- MAYR, G.
2004 A partial skeleton of a new fossil loon (Aves, Gaviiiformes) from the early Oligocene of Germany with pre-served stomach content. *Journal of Ornithology* 145: 281-286.
- MAYR, G.
2008 A skull of a giant bony-toothed bird *Dasornis* (Aves: Pelagornithidae) from the lower Eocene of the Isle of Sheppey. *Palaeontology* 51(5): 1107-1116.
- MAYR, G., C. J. HAZEVOET, P. DANTAS y M. CACHÃO
2008 A sternum of a very large bony-toothed bird (Pelagornithidae) from the Miocene of Portugal. *Journal of Verte-brate Paleontology* 28(3): 762-769.
- MAYR, G. y D. RUBILAR-ROGERS
2010 Osteology of a new giant bony-toothed bird from the Miocene of Chile, with a revision of the taxonomy of Neogene Pelagornithidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(5): 1313-1330
- MAYR, G.
2011 Cenozoic mystery birds-on the phylogenetic affinities of bonytoothed birds (Pelagornithidae). *Zoological Scripta* 40: 448-467.
- MONES, A.
1986 Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de America del Sur. Parte 1: Lista preliminar y biblio-grafía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1-50.
- MONTANÉ, J.
1968 Paleo-Indian Remains from Laguna de Tagua Tagua, Central Chile. *Science* 161 (3846): 1137-1138.
- MONTERO, I., O. RECABARREN, K. MORENO, M. CHÁVEZ, L. SALVADORES-CERDA, R. X. NAVARRO y M. PINO
2008 El sitio de Pilauco Bajo, Pleistoceno Superior, Centro-Sur de Chile. En: *Actas III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*. Neuquén, 162.
- MOSCOSO, R., C. NASI y P. SALINAS
1982 Hoja Vallenar y parte norte de La Serena. *Carta Geológica de Chile* 55. Servicio Nacional de Geología y Min-ería.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. y D. GERAADS
2008 The Struthionidae and Pelagornithidae (Aves: Struthioniformes, Odontopterygiformes) from the late Pliocene of Ahl Al Oughlam, Morocco. *Oryctos* 7: 169-187.
- MUÑOZ-CRISTI, J.
1964 Estudios petrográficos y petrológicos sobre el Batolito de la Costa de las provincias de Santiago y Valparaíso. *Anales de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas* 20-21: 9-93.
- MURPHY, R.
1936 Piquero *Sula variegata*, en: R. MURPHY (ed.), *Oceanic birds of South America*, 838 p.; The Macmillan Com-pany (Nueva York).
- MYRCHA, A., P. JADWISZCZAK, C. P. TAMBUSI, J.I. NORIEGA, A. GAZDZICKI, A. TATUR y R.A. DEL VALLE
2002 Taxonomic revisión of Eocene Antarctic penguins based on tarsometatarsal morphology. *Polish Polar Research* 23(1): 5-46.
- NIELSEN, S. N. y D. FRASSINETTI
2007 The Neogene Volutidae (Gastropoda: Neogastropoda) from the Pacific coast of Chile. *Journal of Paleontology* 81(1): 82-102.
- NIEMEYER, H. y J. MUÑOZ
1983 Geología de la Hoja 57 Laguna de la Laja, Región del Bío Bío. 1:250.000. Servicio Nacional de Geología y Minería de Chile. *Boletín* 57, 52 p., Santiago.

- NUNN, G. B., J. COOPER, P. JOUVENTIN, C. J. R. ROBERTSON y G.G. ROBERTSON
1996 Evolutionary relationships among extant albatrosses (Procellariiformes: Diomedidae) established from complete cytochrome-b gene sequences. *Auk* 113(4): 784-801.
- NÚÑEZ, L., L. VARELA y R. CASAMIQUELA
1983 Ocupación paleo-indio en Quereo: reconstrucción multidisciplinaria en el territorio semiárido de Chile (IV Región). Imprenta Universitaria. Universidad del Norte: 130 p.
- NÚÑEZ, L., J. VARELA, R. CASAMIQUELA y C. VILLAGRÁN
1994 Reconstrucción multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, centro de Chile. *Latin American Antiquity* 5: 99-118.
- NÚÑEZ, L. y C. SANTORO
1990 Primeros poblamientos en el cono sur de América (XII-IX Milenio A.P.). *Revista de Arqueología Americana* 1: 91-139.
- NÚÑEZ, L., J. VARELA, R. CASAMIQUELA y C. VILLAGRÁN
1994a Reconstrucción multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, centro de Chile. *Latin American Antiquity* 5: 99-118.
- NÚÑEZ, L., J. VARELA, R. CASAMIQUELA, V. SCHIAPPACASSE, H. NIEMEYER y C. VILLAGRÁN
1994b Cuenca de Taguatagua en Chile: el ambiente del Pleistoceno superior y ocupaciones humanas. *Revista Chilena de Historia Natural* (67): 503-519.
- OLIVER SCHNEIDER, C.
1940 La fauna fósil de Gualpén. *Revista Chilena de Historia Natural Pura y Aplicada* 44: 49-54
- OLSON, S.
1985 The fossil record of birds, en: D. FARNER, J. KING y P. KENNETH (eds.), *Avian Biology*, 342 p.; Academic Press (Orlando).
- OLSON, S.
1992 *Neogaornis wetzeli* Lambrecht, a Cretaceous loon from Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 122-124.
- OTERO, R. A. y M. E. SUÁREZ.
2008 Primer registro de tiburón espinoso (Squaliformes: Echinorhinidae) en el Cretácico superior (Maastrichtiano) de Chile y Sudamérica. En: *Actas del I Simposio Paleontología en Chile*. Santiago, 74-77.
- OTERO, R. A., T. TORRES, J.P. LEROUX, F. HERVÉ, C.M. FANNING, R.E. YURY-YÁÑEZ y D. RUBILAR-ROGERS
2012 A late Eocene age proposal for the Loreto Formation (Brunswick Peninsula, southernmost Chile), based on fossil cartilaginous fishes, paleobotany and radiometric evidence. *Andean Geology* 39(1): 180-200.
- OTERO, R. A., J. L. OTARZÚN, S. SOTO-ACUÑA, R.E. YURY-YÁÑEZ, N.M. GUTIÉRREZ, J.P. LEROUX, T. TORRES y F. HERVÉ
2013 Neoselachians and Chimaeriforms (Chondrichthyes) from the latest Cretaceous-Paleogene of Sierra Baguales, southernmost Chile. Chronostratigraphic, paleobiogeographic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 48: 13-30.
- PEREZ D'A., E. y R. REYES
1978 Las trigonias del Cretácico Superior de Chile y su valor cronoestratigráfico. Instituto de Investigaciones Geológicas (Chile), Boletín N° 34. 74 p.
- PHILIPPI, R.
1887 Los Fósiles Terciarios i Cuaternarios de Chile. Imprenta de FA. Brockhaus: 236 p. Leipzig.
- PHILIPPI, R.
1895 Ueber einige vogelknochen aus dem Guano, en: R. PHILIPPI (ed.) *Verhandlungen des deutschen wissenschaftlichen vereins zu Santiago de Chile*, p. 14-17; Imprenta de Universo de Guillermo Helfmann (Valparaiso).
- PIATNITZKY, A.
1938 Observaciones geológicas en el oeste de Santa Cruz (Patagonia). *Boletín de informaciones Petroleras* 165: 45-85.
- QUEZADA, I., G. GONZÁLES, T. DUNAI, A. JENSEN y J. JUEZ
2007 Alzamiento litoral Pleistoceno del norte de Chile: edades 21NE de la terraza costera más alta del área de Caldera-Bahía Inglesa. *Revista Geológica de Chile* 34: 8-96.
- RECABARREN, O.P., M. PINO y I. CID
2011 A new record of *Equus* (Mammalia: Equidae) from the Late Pleistocene of central-south Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 535-542.

- RECABARREN, O.P., M. PINO y M.T. ALBERDI
2014 La familia Gomphotheriidae en América del Sur: evidencia de molares al norte de la Patagonia chilena. *Estudios Geológicos* 70(1): 367-449.
- RINCÓN, A. D. y M. STUCCHI
2003 Primer registro de la familia Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) para Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 37: 27-30.
- ROJO, M. A.
1985 Un aporte al conocimiento del Terciario marino: Formación Bahía Inglesa. En: *Actas del IV Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 514-533.
- RUBILAR-ROGERS, D., R.A. OTERO, R.Y. YURY-YÁÑEZ, A. O. VARGAS y C.S. GUTSTEIN
2012 An overview of the dinosaur fossil record from Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 37: 242-255..
- RUBILAR, A. y R. WALL
1990 Primer registro en Chile de Siluriformes (Pisces, Ostariophysi) procedentes del Mioceno de Lonquimay. En: *Actas del II Simposio sobre el Terciario de Chile*. Concepción, 335-342.
- SALAZAR, C., W. STINNESBECK, y L.A. QUINZIO-SINN
2010 Ammonites from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) Quiriquina Formation in central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen* 257:181-236.
- SALLABERRY, M., D. RUBILAR-ROGERS, M. E. SUÁREZ y C. S. GUTSTEIN
2007 The skull of a fossil Prion (Aves: Procellariiformes) from the Neogene (Late Miocene) of northern Chile. *Revista Geológica de Chile* 34 (1): 147-154.
- SALLABERRY, M., R. E. YURY-YÁÑEZ, S. SOTO-ACUÑA y D. RUBILAR-ROGERS
2008 Las aves fósiles de la Formación Bahía Inglesa: hallazgos y perspectivas. En: *Actas del I Simposio Paleontología en Chile*. Santiago, 109-115.
- SALLABERRY, M., R. E. YURY-YÁÑEZ, R. A. OTERO, S. SOTO-ACUÑA y T. TORRES
2010 Eocene birds from the western margin of southernmost South America. *Journal of Paleontology* 84(6): 1061-1070.
- SCARLETT, R. J.
1972 Bone of a presumed odontopterygian bird from the Miocene of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 15(2): 269-274.
- SHIRIHAI, H.
2002 *The complete guide to Antarctic wildlife*, 510 pp.; Princeton University Press (New Jersey).
- SIMPSON, G. G.
1965 New record of a fossil penguin in Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 79: 91-93.
- SIMPSON, G. G.
1971a A review of the pre-Pliocene penguins of New Zealand. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 144: 319-378.
- SIMPSON, G. G.
1971b Review of fossil penguins from Seymour Island. *Proceedings B of the Royal Society of London* 178: 357-387.
- SIMPSON, G. G.
1972 Conspectus of Patagonian Fossil Penguins. *American Museum Novitates* 2488: 1-37.
- SIMPSON, G. G.
1975 Notes on variation in penguins and on fossil penguins from the Pliocene of Langebaanweg, Cape Province, South Africa. *Annals of the South African Museum* 69(4): 59-72.
- SLACK, K. E., C. M. JONES, T. ANDO, G. L. HARRISON, R. E. FORDYCE, U. ARNASON y D. PENNY
2006 Early Penguin Fossils, Plus Mitochondrial Genomes, Calibrate Avian Evolution. *Molecular Biology and Evolution* 23(6): 1144-1155.
- SOTO-ACUÑA, S., R. E. YURY-YÁÑEZ, R. OTERO y D. RUBILAR-ROGERS
2008 Rectificación taxonómica de materiales fósiles de Spheniscidae (Aves: Sphenisciformes) de la colección del Museo Nacional de Historia Natural. En: *Actas del I Simposio Paleontología en Chile*. Santiago, 122-127.
- SOTO-ACUÑA, S., R. E. YURY-YÁÑEZ, M. SALLABERRY y D. RUBILAR-ROGERS
2009 Nuevos cráneos de Sulidae (Aves: Pelecaniformes) del Neógeno del Desierto de Atacama, Chile. *Ameghiniana* 46(4): 49R.
- SOTO-ACUÑA, S., J. ALARCÓN, R. E. YURY-YÁÑEZ, R.A. OTERO y M. SALLABERRY.
2013 Nuevos materiales de *Meganhinga chilensis* (Suliformes, Anhingidae) del Mioceno temprano de Lonquimay, Región de la Araucanía de Chile Central. *Ameghiniana* 50(4): R29.

- SOTO-ACUÑA, S., E. BOSTELMANN, K.E. BULDRINI, R.A. OTERO y J.L. OYARZÚN
2014 First record of a fossil *Seriema* (Cariamiformes: Cariamidae) from Chile. En: Actas IV Simposio Paleontología en Chile. Valdivia, 88.
- STINNESBECK, W.
1986 Zu den Faunistischen und Palökologischen Verhältnissen in der Quiriquina Formation (Maastrichtium) Zentral-Chiles. *Palaeontographica (A)* 194: 99-237.
- STINNESBECK, W., C. IFRIM, y C. SALAZAR
2012 The last Cretaceous ammonites in Latin America. *Acta Paleontologica Polonica* 57: 717-728.
- STUCCHI, M.
2002 Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves: Spheniscidae) de la Formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 94: 17-24.
- STUCCHI, M.
2003 Los Piqueros (Aves: Sulidae) de la Formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, 95:75-91.
- STUCCHI, M., M. URBINA Y A. GIRALDO
2003 Una nueva especie de Spheniscidae del Mioceno tardío de la Formación Pisco, Perú. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 32: 361-375.
- SUÁREZ, M. y C. EMPARÁN
1995 The stratigraphy, geochronology and paleophysiology of the a Miocene fresh water interarc basin, southern Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 8(1): 17-31.
- SUÁREZ, M. E. y C. MARQUARDT
2003 Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranquios del Mesozoico y Cenozoico de Chile: su valor como indicadores cronoestratigráficos. En: Actas del X Congreso Geológico Chileno. Concepción, 9.
- SUÁREZ, M. E. y D. RUBILAR-ROGERS
2008 Nuevos ejemplares de *Pygoscelis grandis* (Sphenisciformes, Spheniscidae) provenientes del Neógeno (Plioceno inferior; Miembro Lechero, Formación Bahía Inglesa), Región de Atacama, norte de Chile. En: Actas del I Simposio Paleontología en Chile. Santiago, 121.
- SUÁREZ, M. E., L. QUINZIO, O. FRITIS y R. BONILLA
2003 Aporte al conocimiento de los vertebrados marinos de la Formación Quiriquina. En: Actas del X Congreso Geológico Chileno. Concepción, 7.
- TAMBUSSI, C. P., M. A. REGUERO, S. A. MARENSSI y S. N. SANTILLANA
2005 *Crossvallia unienwillia*, a new Spheniscidae (Sphenisciformes, Aves) from the Late Paleocene of Antarctica. *Geobios* 38: 667-675.
- TAMBUSSI, C. P., C. I. ACOSTA HOSPITALECHE, M. A. REGUERO y S. A. MARENSSI
2006 Late Eocene penguins from West Antarctica: systematics and biostratigraphy, en: J.E. FRANCIS, D. PIRRIE y J.A. CRAME (eds.) *Cretaceous-Tertiary High-Latitude Palaeoenvironments*, James Ross Basin, Antarctica, 145-161; Geological Society, Special Publications 258 (Londres).
- TAMBUSSI, C. y C. ACOSTA HOSPITALECHE
2007 Antarctic birds (Neornithes) during the Cretaceous-Eocene times. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62 (4): 604-617.
- TAVERA, J.
1960 El Plioceno de Bahía Horcón en la provincia de Valparaíso. Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile, *Anales* 17: 346-367.
- TAVERA, J.
1980 Cretáceo y Terciario de la localidad de Algarrobo. Imprentas Gráficas: 45 p. Santiago de Chile.
- TSUCHI, R., T. SHUTO, T. TAKAYAMA, A. FUJIYOSHI, I. KOIZUMI, M. IBARAKI y R. P. MARTÍNEZ
1988 Fundamental data on Cenozoic biostratigraphy of Chile, en: R. TSUCHI (ed.) *Reports of Andean studies Shizuoka University Trans-Pacific Correlation of Cenozoic Geohistory*, 1-108; Kofune Printing 2 (Shizuoka).
- THIELE, R. y J. TAVERA
1967 Estudio sobre muestras paleontológicas practicadas en el sector de la costa comprendido entre Constitución y Pelluhue (latitudes 35°21' a 35°47') con una información adicional sobre la existencia de Terciario carbonífero en Cobquecura. Inédito, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 38 p.
- THOMAS, H.
1958 Geología de la Cordillera de la costa entre el Valle de La Ligua y La Cuesta de Barriga. *Boletín del Instituto de Investigaciones Geológicas* 2: 1-86.

- VALENZUELA-TORO, A., S. SOTO-ACUÑA, R.E. YURY-YÁÑEZ, C. ACOSTA HOSPITALECHE y M.E. SUÁREZ
2012 Nueva localidad con vertebrados marinos del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa en Bahía Salado, Atacama. En: Actas del III Simposio de Paleontología en Chile. Punta Arenas, 181-183.
- VALENZUELA-TORO, A.M., C.S. GUTSTEIN, R.M. VARAS-MALCA, M.E. SUÁREZ y N.D. PYENSON
2013 Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: new evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama desert, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(1): 216-223.
- WALL, R., H. M. F. ALVARENGA, L. G. MARSHALL y P. SALINAS
1991 Hallazgo del primer ave fósil del Terciario de Chile: un ánade (Pelecaniformes; Anhingidae), preservado en un ambiente deltaico-fluvial del Mioceno de Lonquimay, Región de la Araucanía, Chile. En: Actas del VI Congreso Geológico Chileno. Santiago, 394-397.
- WALSH, S. A. y J. P. HUME
2001 A new Neogene marine avian assemblage from north-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 484-491.
- WALSH, S. A. y D. NAISH
2002 Fossil seals from late Neogene deposits in South America: a new pinniped (Carnivora, Mammalia) assemblage from Chile. *Palaeontology* 45(4): 821-842.
- WALSH, S. A. y M.E. SUÁREZ
2005 First post-Mesozoic record of Crocodyliformes from Chile. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 595-600.
- WALSH, S.A. Y M.E. SUÁREZ
2006 New penguin remains from the Pliocene of Northern Chile. *Historical Biology* 18(2): 115-126.
- WALSH, S. A. y D.M. MARTILL
2006 A posible earth quake-triggered mega-boulder slide in a chilean mio-pliocene marine sequence: evidence for rapid uplift and bonebed génesis. *Journal of the Geological Society of London* 163: 697-705.
- YURY-YÁÑEZ, R., D. RUBILAR-ROGERS, M. SALLABERRY, S. SOTO y M.E. SUÁREZ
2008 El cráneo de un Puffinini (aves, Procellariidae) del Mioceno de la Formación Bahía Inglesa, Desierto de Atacama. En: Actas del IX Congreso Chileno de Ornitología, Boletín Chileno de Ornitología. El Tabo, 14.
- YURY-YÁÑEZ, R., S. SOTO-ACUÑA, C. GUTSTEIN y D. RUBILAR-ROGERS
2009 A nearly complete skeleton of *Spheniscus urbinai* Stucchi (Aves, Sphenisciformes) in the Bahía Inglesa Formation (Miocene-Pliocene) Atacama Desert, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(3): 205A.
- YURY-YÁÑEZ, R. E., M. SALLABERRY, M.E. SUÁREZ, C.S. GUTSTEIN y D. RUBILAR-ROGERS.
2012a Avifauna marina del Pleistoceno de la costa del desierto de Atacama, norte de Chile. *Ameghiniana* 49(4): R68-69.
- YURY-YÁÑEZ, R. E., C. ACOSTA HOSPITALECHE, M.E. SUÁREZ, C.S. GUTSTEIN y D. RUBILAR-ROGERS
2012b Pingüinos juveniles (Sphenisciformes, *Pygoscelis grandis* Walsh y Suárez, 2006) del Plioceno de la Formación Bahía Inglesa, desierto de Atacama, norte de Chile. *Ameghiniana* 49(4): R69.
- YURY-YÁÑEZ, R. E., C. R.A. OTERO, S. SOTO-ACUÑA, M.E. SUÁREZ, D. RUBILAR-ROGERS y M. SALLABERRY
2012c First remains from the Eocene of Algarrobo, central Chile. *Andean Geology* 39(3): 548-557.
- YURY-YÁÑEZ, R. E., C. ACOSTA HOSPITALECHE, A. VALENZUELA-TORO y S. SOTO-ACUÑA
2013 First record of *Spheniscus muizoni* in Bahía Inglesa Formation, Atacama Desert, northern Chile. En: Actas del 8th International Penguin Conference. Bristol.
- YURY-YÁÑEZ, R. E., S. SOTO-ACUÑA, M. SALLABERRY, D. RUBILAR-ROGERS y M. E. SUÁREZ
2014 Un flamenco (Aves: Phoenicopteriformes) fósil del Pleistoceno del desierto de Atacama, norte de Chile. *Ameghiniana* 51(6): R23.

MARCO GEOLÓGICO-TECTÓNICO, CONTENIDO FOSILÍFERO Y CRONOLOGÍA DE LOS YACIMIENTOS CENOZOICOS PRE-PLEISTOCÉNICOS DE MAMÍFEROS TERRESTRES FÓSILES DE CHILE

REYNALDO CHARRIER (1,2), JOHN J. FLYNN (3), ANDRÉ R. WYSS (4) y
DARIN A. CROFT (5)

- (1) Departamento de Geología y Advanced Mining Technology Center (AMTC), Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile. rcharrie@ing.uchile.cl
- (2) Escuela de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ingeniería, Universidad Andrés Bello, Santiago, Chile.
- (3) Division of Paleontology, American Museum of Natural History, Nueva York, EE.UU. jflynn@amnh.org
- (4) Department of Geological Sciences, University of California, Santa Barbara, CA 93106, EE.UU. wyss@geol.ucsb.edu
- (5) Department of Anatomy, Case Western Reserve University, School of Medicine, Cleveland, OH 44106, EE.UU. dcroft@case.edu

RESUMEN

Los hallazgos realizados en las dos y media últimas décadas de numerosas localidades a lo largo del territorio chileno con abundantes y variados restos fósiles de mamíferos terrestres cenozoicos, pre-pleistocénicos, han constituido una revolución para el conocimiento de la fauna sudamericana en esta región andina. La fauna recuperada cubre un rango de edad de, al menos, 30 millones de años (entre ~40 y ~10 millones de años atrás) y un rango latitudinal cercano a 30° (entre el Altiplano y la Patagonia) y constituye uno de los más completos e importantes archivos de la evolución de los mamíferos en el continente. Estos hallazgos han tenido importantes implicancias para establecer con bastante precisión el rango estratigráfico y la distribución geográfica de muchos de los grupos fósiles recolectados, comprender la historia evolutiva de los mamíferos sudamericanos y la evolución geológica (tectónica y paleogeográfica) de las regiones donde éstos se desarrollaron. Debido al prolongado aislamiento de América del Sur y la escasez de estudios anteriores en territorio chileno, la mayor parte de las formas fósiles encontradas corresponden a especies nuevas para la ciencia. La importancia que revisten estos hallazgos se hace más palpable aún si se considera que hasta mediados del siglo pasado sólo se tenía conocimiento en el país de un solo sitio con mamíferos fósiles terciarios, cual es el río Frías (río Cisnes), en Aysén. Las regiones fosilíferas corresponden, de Norte a Sur, a: 1. Precordillera de Arica-Iquique (localidad de Caragua), 2. Cordillera Occidental de Arica-Iquique (localidad de Chucal), 3. Franja costera de la región de Caldera, 4. Cordillera Principal de Chile central (entre las hoyas superiores de los ríos Maipo y Bio-Bío), 5. Sector del río Cisnes (o Frías), Región de Aysén, 6. Meseta Guadal-Cosmelli, Región de Aysén, y 7. Región de Magallanes, en diversos sectores. Los estratos fosilíferos de cada una de estas regiones y localidades, a excepción de Bahía Inglesa, que corresponde a un ambiente litoral, se depositaron en cuencas formadas en ambientes terrestres, localmente con desarrollo de lagos y asociadas con actividad volcánica. Estas cuencas estuvieron controladas por la actividad de fallas (en algunos casos por fallas inversas y en otros por fallas normales), lo que significa que se desarrollaron en ambientes geológicos tectónicamente activos, pero de naturaleza diferente. En este estudio se hace especial énfasis en las regiones 1, 2 y 4, mencionadas, donde las investigaciones interdisciplinarias de los autores han permitido una buena definición de las condiciones que controlaron el desarrollo de estos ambientes. Se enumeran las formas fósiles recolectadas y se destaca sus implicancias geológicas, evolutivas y paleoambientales.

Palabras clave: biocronología, geocronología, paleogeografía, Mammalia, Cenozoico, América del Sur.

ABSTRACT

In the last two and a half decades, the finding of several localities with abundant and varied fossil rests of terrestrial pre-Pleistocene Cenozoic mammals constituted a revolution in the knowledge of the South American faunas in this Andean region. The recovered fauna covers an age range of, at least, 30 million years (between ~40 and ~10 million years ago) and a latitudinal range close to 30° (between the Altiplano and Patagonia), and represents one of the most complete and relevant archives for the mammalian evolution in the continent. These findings have had important implications to establish the stratigraphic range and geographic distribution of many of the collected fossil assemblages, to the understanding of the evolution of the South American mammals, and the geological (tectonic and paleogeographic) evolution of the region where these faunas developed. Because of the long isolation of South America from other continents and the very few previous studies existing in the Chilean territory, most of the fossil specimens found correspond to new species. The importance of these findings is still more evident if we consider that until the middle of the last century only one single locality with Cenozoic fossil rests was known in Chilean territory, which is río Frías (río Cisnes), in the Aysén Region. The fossiliferous localities are, from north to south: 1. Caragua, in the Precordillera of Arica and Iquique, 2. Chucal, in the Western Cordillera of Arica and Iquique, 3. The coastal region next to Caldera, 4. Several localities between the upper Maipo and Bio-Bío river basins, in the Principal Cordillera in central Chile, 5. Río Cisnes (o Frías), in Aysén, 6. Meseta Guadal-Cosmelli, in Aysén, and 7. Several localities in the Magallanes Region. The fossiliferous horizons in these regions and localities, except for the coastal region next to Caldera, which corresponds to a littoral environment, were deposited in basins formed in terrestrial environments, with local development of lakes and associated with volcanic activity. These basins were controlled by the activity of faults (in some cases reverse and in other normal faults), which implies their development in active, though different geological settings. In this study we emphasize on regions 1, 2 and 4, where the interdisciplinary studies made by the authors allowed a good characterization of the conditions that controlled the development of these environments. We provide lists of the collected fossil specimens, and stress the importance of these faunas on the understanding of the geological, paleoenvironmental, and mammalian evolution in these regions.

Key words: biochronology, geochronology, paleogeography, Mammalia, Cenozoic, South America.

INTRODUCCIÓN

América del Sur, con el desmembramiento del Supercontinente de Gondwana en el Cretácico Superior, inició su aislamiento progresivo hasta que, hace unos 50 millones de años, en el Eoceno, se separó definitivamente del resto de ese supercontinente. A partir de ese momento hasta hace unos tres millones de años, en el Plioceno, estuvo casi completamente separada de las demás masas continentales. Esta separación causó el total aislamiento de las especies vivientes respecto de aquellas que se desarrollaron en otras regiones del Gondwana y permitió un proceso evolutivo independiente del que se verificó en otras regiones de la Tierra. De esta manera se desarrollaron formas nativas adaptadas a las condiciones existentes en este continente-isla sudamericano. Esta es una tendencia semejante a la que se produjo con la fauna de Australia, donde predominan formas muy particulares, como los platipos (ornitorrincos), y abundantes formas de marsupiales, como los koalas y canguros, y la de Madagascar, donde predominan los lemúridos. Esta situación de aislamiento para América del Sur y la relativa escasez de estudios anteriores en territorio chileno determinan que en su mayoría las formas fósiles encontradas por nuestro y, recientemente, por otros equipos de trabajo en diferentes localidades del país correspondan a especies nuevas.

El aislamiento geográfico de América del Sur concluyó con la formación del istmo de Panamá, a mediados del Plioceno. Esta conexión terrestre permitió la migración de formas desde y hacia Norteamérica,

lo que se conoce como el Gran Intercambio Faunístico, y puso fin al marcado endemismo que caracterizó a la fauna sudamericana durante el Cretácico Superior y casi todo el Cenozoico. Con este Gran Intercambio Faunístico se comenzó a configurar la fauna que conocemos hoy en el continente. No obstante las fuertes modificaciones experimentadas en las características y composición de la fauna, subsisten en la actualidad formas descendientes de las faunas fósiles cenozoicas, como los perezosos y armadillos, entre otros. Un aspecto muy relevante que presentan los hallazgos de fauna fósil cenozoica reside precisamente en el conocimiento de las formas ancestrales que derivaron en las formas autóctonas conocidas en la actualidad en América del Sur.

Los hallazgos, en los últimos 25 años, de numerosas localidades a lo largo del territorio chileno con una abundante fauna fósil de mamíferos terrestres cenozoicos pre-pleistocénicos han constituido una revolución para el conocimiento de esta fauna en América del Sur. Así mismo, estos hallazgos han tenido importantes implicancias para la comprensión de la historia evolutiva de los mamíferos sudamericanos y la evolución geológica y paleogeográfica de las regiones donde éstos se efectuaron.

La importancia paleontológica de estos descubrimientos se debe, tanto a la abundancia de especímenes encontrados y la variedad de formas presentes en cada lugar como también a la existencia en una misma región de abundantes horizontes fosilíferos, lo que ha permitido establecer con bastante precisión el rango estratigráfico de muchos de los grupos fósiles recolectados. La existencia de yacimientos fosilíferos en diferentes regiones del país ha permitido, por otra parte, determinar la distribución geográfica y temporal de muchas de estas formas. La importancia que revisten estos hallazgos para Chile se hace más palpable si se toma en cuenta que hasta mediados del siglo pasado sólo se tenía conocimiento en el país de la presencia esporádica de mamíferos fósiles terciarios encontrados en un solo sitio (río Frías, actualmente río Cisnes) de la región patagónica (Roth 1908, 1925).

Las regiones donde se han encontrado restos de mamíferos en rocas del Cenozoico pre-pleistocénico (por ahora conocidos solamente entre el Eoceno medio y el Mioceno superior) de Chile son (Figura 1):

- 1) La Precordillera de Arica-Iquique, Región de Arica y Parinacota, en la localidad de Caragua, a 18°20'S,
- 2) La Cordillera Occidental de Arica-Iquique, Región de Arica y Parinacota, en la localidad de Chucal, a 18°50'S,
- 3) La franja costera de la región de Caldera, Región de Atacama, entre 26°45' y ~28°S,
- 4) La Cordillera Principal de Chile central, con numerosas localidades entre las hoyas superiores de los ríos Maipo y Biobío, entre 33°30'S y 38°30'S,
- 5) Sector del río Cisnes (o Frías), Región de Aysén, a 44°40'S
- 6) Meseta Guadal-Cosmelli, Región de Aysén, a 46°45'S,
- 7) Región de Magallanes, en los sectores de: a, Alto río Baguales, b, Lago Toro, c, Cueva de Fell y d, Laguna Blanca, entre 50°45' y 52°45'S.

Los estratos fosilíferos de cada una de estas regiones y localidades, a excepción de Bahía Inglesa, se depositaron en cuencas formadas en ambientes terrestres, localmente con desarrollo de lagos y asociadas con actividad volcánica. Estas cuencas estuvieron controladas por la actividad de fallas (en algunos casos por fallas inversas y en otros por fallas normales), lo cual significa que se desarrollaron en ambientes tectónicamente activos, pero de diferentes características:

- En el norte de Chile, en las regiones 1 y 2, los depósitos se acumularon en cuencas relacionadas con la actividad de fallas inversas y, por lo tanto, se trata de cuencas formadas bajo el imperio de condiciones de deformación en compresión y se las puede denominar *cuencas contraccionales*.

- En la franja costera de Caldera, en la región 3, los depósitos se acumularon en el borde externo de la plataforma continental. Este es un ambiente donde se acumulan los sedimentos transportados hacia el mar por los ríos y aquellos formados por la degradación de las rocas que forman el acantilado costero y los restos orgánicos que se desarrollan en el mismo sector litoral.

- En las localidades pertenecientes a la región 4, la o las cuencas se formaron por el desarrollo de fallas normales, o sea, se formaron bajo el imperio de condiciones de deformación en extensión y se las puede denominar *cuencas extensionales*; sin embargo, en esta región, una vez concluida la extensión, la

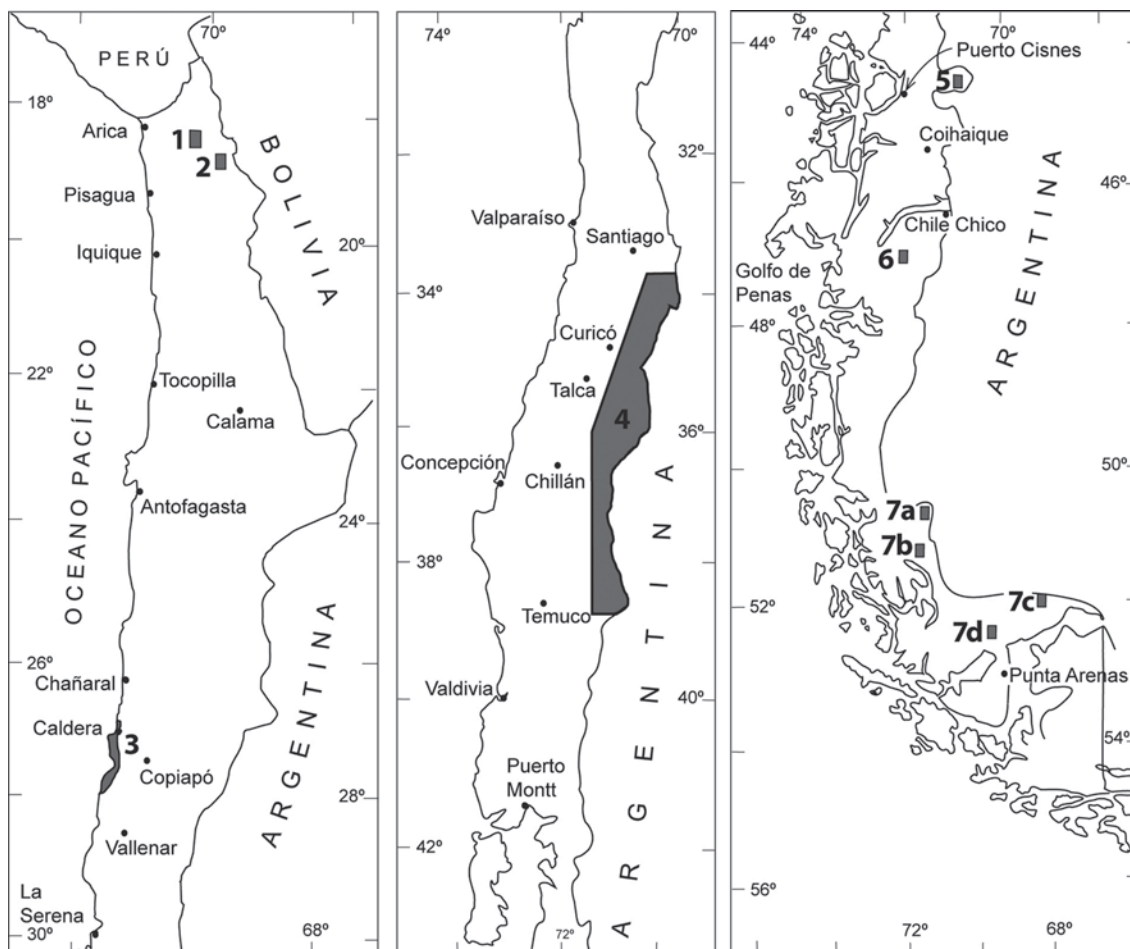


FIGURA 1. Mapa de ubicación de las localidades y regiones donde se han encontrado restos de mamíferos en rocas cenozoicas pre-pleistocénicas (terciarias) en Chile: 1. Caragua en la Precordillera oriental de Arica, 2. Chucal, en la parte oriental de la Cordillera Occidental de Arica, 3. Franja costera de la región de Caldera, Región de Atacama, 4. Cordillera Principal de Chile central, 5. Río Cisnes (ex Frías), en la región fronteriza de Aysén, 6. Pampa Castillo en la Meseta Guadal-Cosmelli, al sur del Lago General Carrera, Aysén, 7. Región de Magallanes: a. Alto río Baguales, b. Lago Toro, c. Cueva de Fell, y d. Sector de Laguna Blanca.

deposición continuó durante sucesivos episodios de deformación compresiva (inversión tectónica de la cuenca).

- En las regiones 5 a 7a-d, los depósitos se acumularon, en cambio, en cuencas desarrolladas al pie oriental de un cordón montañoso en formación, es decir, en proceso de alzamiento y corresponden a *cuencas de antepaís*, desarrolladas por flexión de la corteza terrestre en el frente (en este caso al este) de una cordillera en proceso de alzamiento en condiciones tectónicas de compresión. Esta flexión cortical se debe al peso o carga ejercida por el cordón montañoso.

De acuerdo con lo anterior, este texto analizará cada una de las siete regiones y localidades por separado. Para cada una de ellas, una vez expuestas las características de los depósitos, regiones y localidades relacionadas por las condiciones estructurales y ambientales en que éstos se acumularon, se analizarán las asociaciones fosilíferas, el rango estratigráfico de las diferentes formas, la distribución geográfica y las implicancias generales que se derivan de lo anterior. Al final se hace una discusión y se presentan las conclusiones generales de esta contribución.

ANÁLISIS DE LAS CONDICIONES GEOLÓGICO-TECTÓNICAS, CONTENIDO FAUNÍSTICO, CRONOLOGÍA Y DISCUSIÓN PARA CADA UNA DE LAS REGIONES Y LOCALIDADES FOSILÍFERAS

La Precordillera y Cordillera Occidental de Arica-Iquique, Región de Arica y Parinacota, en las localidades de Caragua (18°20'S) y Chucal (18°50'S), respectivamente

Introducción

A continuación se tratarán ambas localidades conjuntamente debido a que su marco geológico-tectónico está estrechamente relacionado y que los estudios realizados en esa región formaron parte de una misma investigación.

Hallazgos de mamíferos fósiles en el Altiplano chileno y regiones adyacentes habían sido muy escasos hasta el inicio de nuestros trabajos de recolección sistemática en 1998. Se tenía información del hallazgo aislado de restos en las localidades de Caragua (localidad 1 en Figura 1), en la Precordillera oriental (Salinas *et al.* 1991), y de Chucal (localidad 2 en Figura 1), en la Cordillera Occidental (Bargo y Reguero 1989, Charrier *et al.* 1994a). El hallazgo de un húmero de toxodonte durante estudios geológicos en la región de Chucal (Charrier *et al.* 1994a) estimuló nuestro reconocimiento de la región en- 1998, el cual permitió el hallazgo de numerosos sitios fosilíferos, correspondientes a diferentes niveles estratigráficos. La asociación fosilífera recolectada en la región de Chucal corresponde a la primera fauna de mamíferos conocida para el altiplano chileno (Flynn *et al.* 2002a, 2005a, Croft *et al.* 2004, 2007, Charrier *et al.* 2005a).

Marco geológico

En esta región, los depósitos cenozoicos están desarrollados principalmente en las siguientes unidades morfoestructurales, de oeste a este: la Depresión Central, la Precordillera y el Altiplano (Figura 2). Los volcanes recientes que jalonan la cordillera en esta región se encuentran en la parte oriental de la Precordillera y la parte occidental del Altiplano, en lo que se denomina comúnmente Cordillera Volcánica o Cordillera Occidental.

Aquí, el desarrollo paleogeográfico, incluyendo el desarrollo de las cuencas sedimentarias que contienen restos de mamíferos fósiles, y el alzamiento de la cordillera, están íntimamente ligados a la existencia de dos sistemas de fallas inversas: 1. Un sistema de fallas de orientación N-S a NNO-SSE, de fuerte inclinación (60° o más), y de propagación y vergencia (empuje) al Oeste (SFVO) desarrollado en la Precordillera (Muñoz y Charrier 1996, Charrier y Muñoz 1997, más referencias en Charrier *et al.* 2005a, 2007, 2013), y 2. Un sistema de fallas inversas convergencia al este (SFVE) desarrollado en la Cordillera Occidental al este del SFVO (Riquelme y Hérail 1997, Charrier *et al.* 2005a, 2013). Debido a que ambos sistemas de fallas inversas tienen vergencias opuestas, se formó entre el SFVO y el SFVE un bloque elevado, denominado Cordón de Chapiquiña-Belén (Charrier *et al.* 1999, 2000) (Figura 2a, b). La prolongación hacia el sur de este cordón parece corresponder a la Sierra de Moreno hasta la latitud de Antofagasta y, más al sur, a la Cordillera de Domeyko, también flanqueados por sistemas de fallas con vergencias opuestas.

Precordillera. En la región de Arica, el SFVO consiste en dos grupos de fallas (Figura 2b): (1) uno, en la parte occidental de la Precordillera formado por la Falla Ausipar, que define el límite entre la Precordillera y la Depresión Central, y, (2) otro, en la Precordillera oriental, denominado Sistema de Fallas Belén, constituido, de este a oeste, por las siguientes tres fallas: Chapiquiña-Belén, Cerro Lagunas-Belén-Tignamar y Copaquilla-Tignamar. El último grupo de fallas controló el cabalgamiento hacia el Oeste de rocas metamórficas del Paleozoico inferior (Complejo Metamórfico Belén) sobre depósitos cenozoicos. La actividad de estas fallas originó depósitos sintectónicos (generados contemporáneamente con la actividad de estas fallas), que tienen distintas edades: Formación Joracane, sedimentada entre 18,2±0,8 Ma y ~16 Ma, y la Formación Huaylas, que contiene restos de mamíferos, sedimentada entre 11,7±0,7 Ma y 10,7±0,3 Ma (García, 1996, 2002; García *et al.* 2004) (Figura 3). El sistema de fallas que forma el SFVO se puede seguir

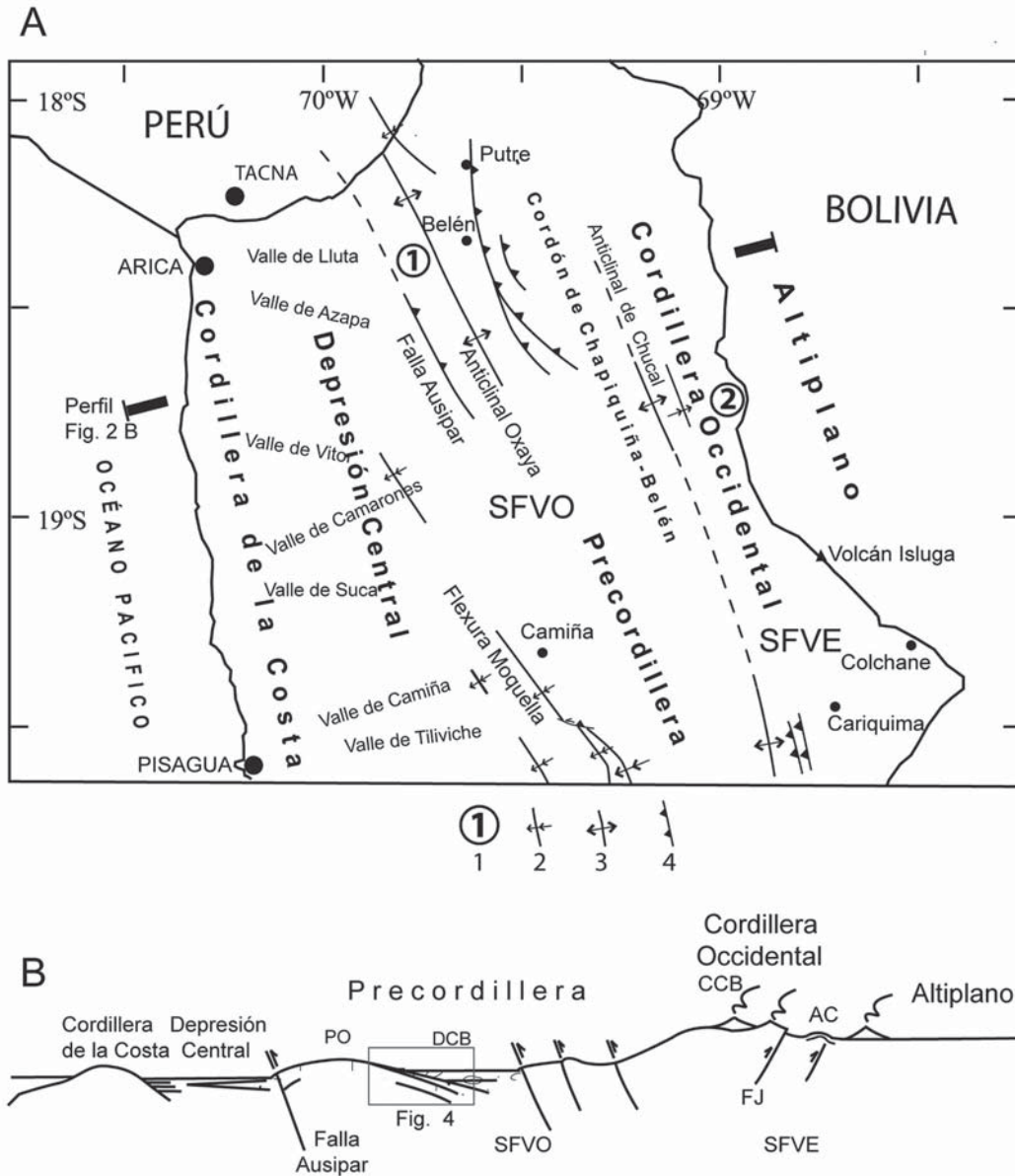


FIGURA 2. A. Mapa estructural del extremo norte de Chile con la ubicación de las localidades fosilíferas de Caragua (1), en la Precordillera al oeste de Belén, y de Chucal (2), en la Cordillera Occidental en el sector del salar de Surire, basada en Farías *et al.* (2005) y Charrier *et al.* (2007). 1. Localidades fosilíferas. 2. Flexura. 3. Pliegue anticlinal. 4. Falla inversa. B. Sección mostrando las unidades morfológicas y los sistemas estructurales con vergencia al oeste y al este y, entre ellas, el Cordón de Chapiquiña-Belén. AC. Anticlinal Chucal, CCB. Cordón de Chapiquiña-Belén, DCB. Depresión de Chapiquiña-Belén, FJ. Falla Jaropilla, PO. Pampa Oxaya, SFVE. Sistema de fallas con vergencia al este, SFVO. Sistema de fallas con vergencia al oeste. En el recuadro se indica la ubicación de Figura. 4.

a lo largo de la Precordillera, hacia el sur, hasta la región de Iquique y aún más al sur, y, hacia el norte, en la parte sur de Perú.

Los depósitos fosilíferos de la Precordillera se encuentran en la cercanía de la localidad de Caragua, en la Depresión de Copaquilla, ubicada inmediatamente al este de Pampa Oxaya, la cual corresponde a la cresta de un amplio pliegue anticlinal que afecta principalmente a la Formación Oxaya (Figura 2). El flanco oriental de este pliegue es el elemento topográfico que cierra por el oeste a la Depresión de Copaquilla. En este sector, sobre los depósitos superiores de la Formación Oxaya, se depositaron lavas de la Formación

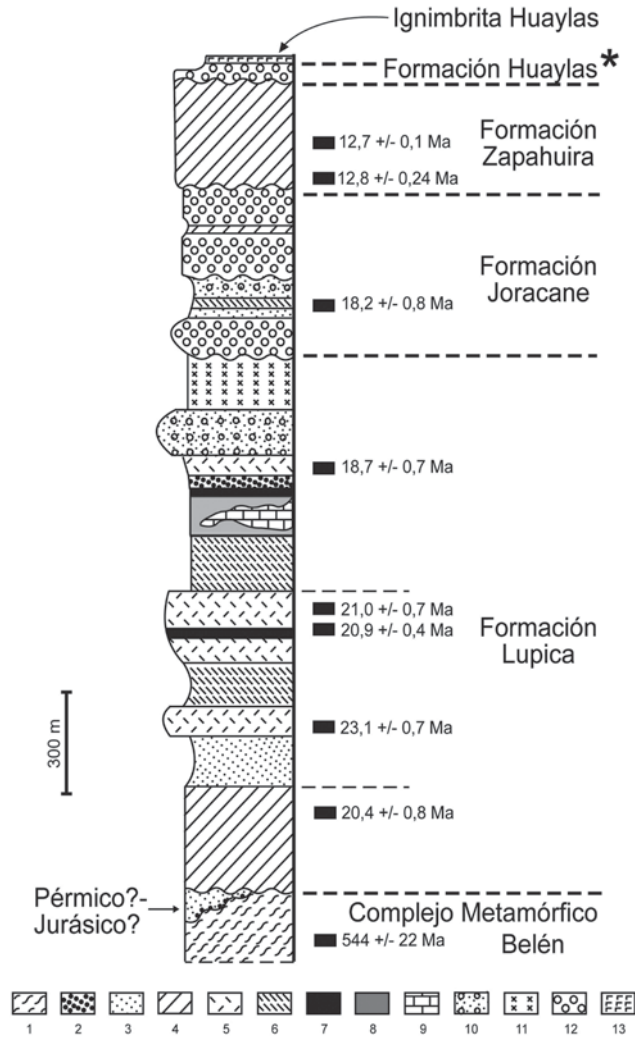


FIGURA. 3. Columna estratigráfica de la Precordillera oriental de Arica con indicación de las edades radioisotópicas obtenidas en los diferentes niveles (basada en García, 2002, Farías *et al.* 2005, Basei *et al.* 1996). En esta región la unidad fosilífera es la Formación Huaylas (con asterisco). La Formación Lupica se considera un equivalente oriental de la Formación Chucal y se extiende hacia la Cordillera Occidental donde subyace a los depósitos fosilíferos de la Formación Oxaya y se extiende hacia la Cordillera Occidental donde subyace a los depósitos fosilíferos de la Formación Chucal (ver Figura 5). 1. Complejo Metamórfico Belén, 2. Conglomerado basal, 3. Arenisca, 4. Andesita basáltica, 5. Ignimbrita, 6. Toba andesítica, 7. Limolita laminada, 8. Fangolita, 9. Caliza, 10. Arenisca conglomerádica, 11. Toba silíceo, 12. Conglomerado, 13. Ignimbrita Huaylas.

Zapahuira y, encima de esta última, se acumularon los depósitos de la Formación Huaylas, en cuyos niveles inferiores fueron encontrados los restos fósiles (Figura 4).

La Formación Oxaya consiste de ~1.000 m de depósitos correspondientes a flujos ignimbríticos en los cuales se efectuaron numerosas dataciones por los métodos K-Ar y $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, los cuales permiten acotar la edad de la formación entre $19,0 \pm 0,6$ Ma y $25,6 \pm 0,9$ Ma (Naranjo y Paskoff, 1985; Aguirre, 1990; Walford *et al.* 1995; Muñoz y Charrier, 1996; García *et al.* 1996, 2000, 2004; Wörner *et al.* 2000). Estos depósitos provienen de centros volcánicos ubicados en la Cordillera Occidental y cubrieron toda

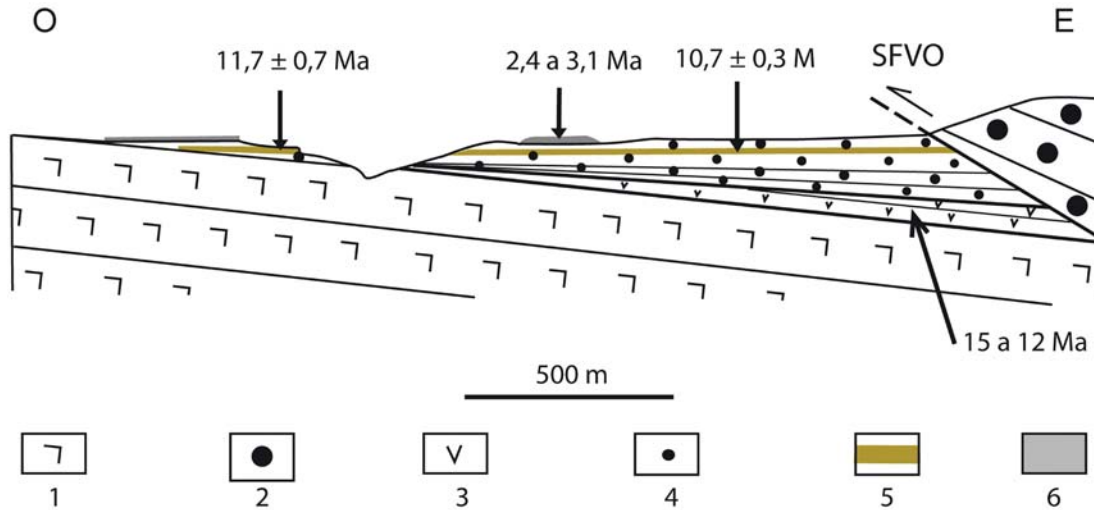


FIGURA 4. Sección de la Depresión de Copaquilla con la ubicación estratigráfica de la fosilífera Formación Huaylas y de las edades radioisotópicas disponibles (modificada de García, 2002 y Charrier *et al.*, 2007). La localidad de Caragua (1 en Figura. 1) se encuentra en esta depresión. El nivel fosilífero se encuentra en la parte inferior de la Formación Huaylas. 1. Formación Oxaya, 2. Formación Joracane, 3. Formación Zapahuira, 4. Formación Huaylas, 5. Nivel de toba en la parte superior de Formación Huaylas, 6. Ignimbrita Huaylas.

la Precordillera hasta la Depresión Central. La Formación Zapahuira, que recubre concordantemente a la Formación Oxaya, forma un delgado espesor de unos 600 m de espesor de lavas andesíticas y andesítico-basálticas negras, grises y marrón, que representan los primeros derrames del volcanismo del Mioceno medio en esta localidad. En estas lavas se han obtenido edades por el método $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ comprendidas entre $15,1 \pm 0,1$ Ma y $12,3 \pm 0,4$ Ma (García, 1996, 2002). Sobre una superficie de erosión que afecta a las formaciones Oxaya y Zapahuira, se depositaron en onlap los sedimentos de la Formación Huaylas (Figura 4). Esta formación, que constituye el relleno de la Depresión de Copaquilla, consiste en una sucesión detrítica, semiconsolidada de ripios, gravas y areniscas con intercalaciones delgadas de limolitas y tobas, que alcanza hasta 350 m de espesor (García *et al.* 2004). La parte inferior fosilífera está ligeramente inclinada hacia el este y consta de unos 20 m de espesor de areniscas, limolitas y gravas, mientras que el resto de la sucesión presenta depósitos de grano algo más grueso y una tendencia gradual a disponerse horizontalmente. Esta gradual horizontalización de los depósitos pone en evidencia que la depositación tuvo lugar durante un episodio de deformación. Las características del depósito permiten deducir que la sedimentación se produjo en ambientes predominantemente aluviales y que los aportes provenían desde un relieve ubicado más al este, en proceso de alzamiento por la actividad de las falla Copaquilla-Tignamar, del Sistema de Fallas Belén. Los depósitos basales fosilíferos corresponden a un ambiente de depositación de relativamente menor energía que en el resto de la formación, probablemente fluvial-lacustre, apropiado para concentrar vida vegetal y animal. Dataciones radioisotópicas de una capa de toba (ceniza volcánica) intercalada en la parte superior de la Formación Huaylas (Figura 4) dió edades $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ en biotitas de $10,7 \pm 0,3$ Ma y de $11,7 \pm 0,7$ Ma (García 2002, García *et al.* 2004), lo cual enmarca a los depósitos de

esta formación entre la edad más joven obtenida en la Formación Zapahuira ($12,3\pm 0,4$ Ma) y los ~ 11 Ma obtenidos en la Formación Huaylas (García 2002, García *et al.* 2004), es decir, en la parte superior del Mioceno medio. La sucesión completa acumulada en la Depresión de Copaquilla culmina con una extensa y gruesa capa de ignimbrita (Ignimbrita Lauca-Pérez), en la que se obtuvieron numerosas edades $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ en biotita y sanidina comprendidas entre $2,4\pm 0,4$ Ma y $3,09\pm 0,04$ Ma (García *et al.* 2004).

Cordillera Occidental o Volcánica. La compresión que en esos momentos afectaba a esta región causó la deformación con vergencia (empuje) hacia el este conocida en la Cordillera Occidental, al este del Cordón de Chapiquiña-Belén. Los efectos de esta compresión se manifiestan particularmente bien en el sector de Chucal (Charrier *et al.* 2005a) (Figura 2b). Las estructuras resultantes son la Falla Jaropilla, inversa con vergencia hacia el este, el pliegue anticlinal de Chucal, algo más al este, y una serie de discordancias progresivas asociadas con los depósitos sintectónicos del limbo oriental de este pliegue. La sucesión de depósitos a ambos lados del anticlinal es diferente, lo cual permite reconocer que la formación del pliegue produjo un relieve que separó ambientes sedimentarios diferentes a ambos lados de esta estructura (Figura 2b). Estos depósitos constituyen la Formación Chucal (Muñoz, 1991; Hérail y Riquelme, 1997; Riquelme, 1998), en la cual se ha colectado, a ambos lados del anticlinal, abundante fauna fósil de mamíferos y algunos otros vertebrados (ranas) (Charrier *et al.* 1994a, Flynn 2002, Flynn *et al.* 2002a, Croft *et al.* 2004, 2007). Los depósitos sedimentarios de la Formación Chucal se apoyan sobre una toba blanca asignada a la Formación Lupica, un equivalente lateral (oriental) de la Formación Oxaya, en la que se obtuvo una edad radioisotópica K-Ar de $21,7\pm 0,8$ Ma (Riquelme, 1998), o sea, del Mioceno inferior (Figura 5). La Formación Chucal se encuentra cubierta por una sucesión de estratos predominantemente tobáceos que se incluyen en la Formación Quebrada Macusa (García, 1967; Riquelme, 1998) o Formación Macusa (García *et al.* 2004). En un nivel de toba de la parte inferior de esta formación se obtuvieron edades radioisotópicas $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ en biotita de $16\pm 0,3$ Ma y $17,5\pm 0,4$ Ma (García 2002, Bond y García 2002, García *et al.* 2004).

La sucesión estratigráfica de esta región culmina con los depósitos lacustres de la Formación Lauca, de edad Mioceno superior a Plioceno (Aguirre 1990, Muñoz y Charrier 1996, Kött *et al.* 1995, Riquelme 1998, Gaupp *et al.* 1999). Esta formación se apoya con suave discordancia angular sobre la Formación Quebrada Macusa, de cuya parte superior se dispone de dos edades $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ $11,2\pm 0,5$ Ma (roca total) y $9,6\pm 0,7$ Ma (en anfíbol). En la parte media a superior de esta formación existe una intercalación ignimbítica que corresponde a la Ignimbrita Lauca-Pérez, conocida también hacia el oeste en la Precordillera, en la Depresión de Copaquilla. En esta región la ignimbrita ha arrojado edades radioisotópicas similares a las obtenidas para la región de Copaquilla (2,4 - 3 Ma). Reconocimientos preliminares, poco intensivos no han permitido identificar por el momento restos fósiles en ninguno de estos depósitos.

Discusión. El desarrollo de estas cuencas a ambos lados del Cordón de Chapiquiña-Belén, controladas por sistemas de fallas inversas con vergencias opuestas, tuvo lugar durante un episodio de generación de relieve, por lo menos en el mencionado cordón y cuencas adyacentes, si no en toda la cordillera. Si bien no se dispone de antecedentes precisos respecto de la cronología del alzamiento andino en esta región, éste parece haberse verificado en el norte de Chile con posterioridad a los 10 millones de años antes del Presente (Charrier *et al.* 1994b, Gregory-Wodzicky 2000, 2002, Gregory-Wodzicky *et al.* 1998, Riquelme *et al.* 2003, Farías *et al.* 2005; ver discusión en Charrier *et al.* 2005a, 2007). De acuerdo con lo anterior, los depósitos fosilíferos en las cuencas referidas se habrían formado a alturas relativamente bajas y, si bien es posible que estas regiones estuviesen en proceso de ascenso, lo más probable es que su altitud no excediese mayormente los 1000 m (Charrier *et al.* 2004b).

El desarrollo del Cordón de Chapiquiña-Belén (Figura 2) separando a los sectores donde se formaron estas cuencas favoreció, en una época en la que imperaron condiciones de hiperaridez en el norte de Chile (Dunai *et al.* 2005), cierta concentración de humedad que debe haber favorecido el desarrollo de vegetación y de vida animal. Los 20 m inferiores de depósitos finos de la Formación Huaylas corresponden a sedimentos fluviales y, tal vez, también lacustres. La presencia en ellos de restos de mamíferos fósiles

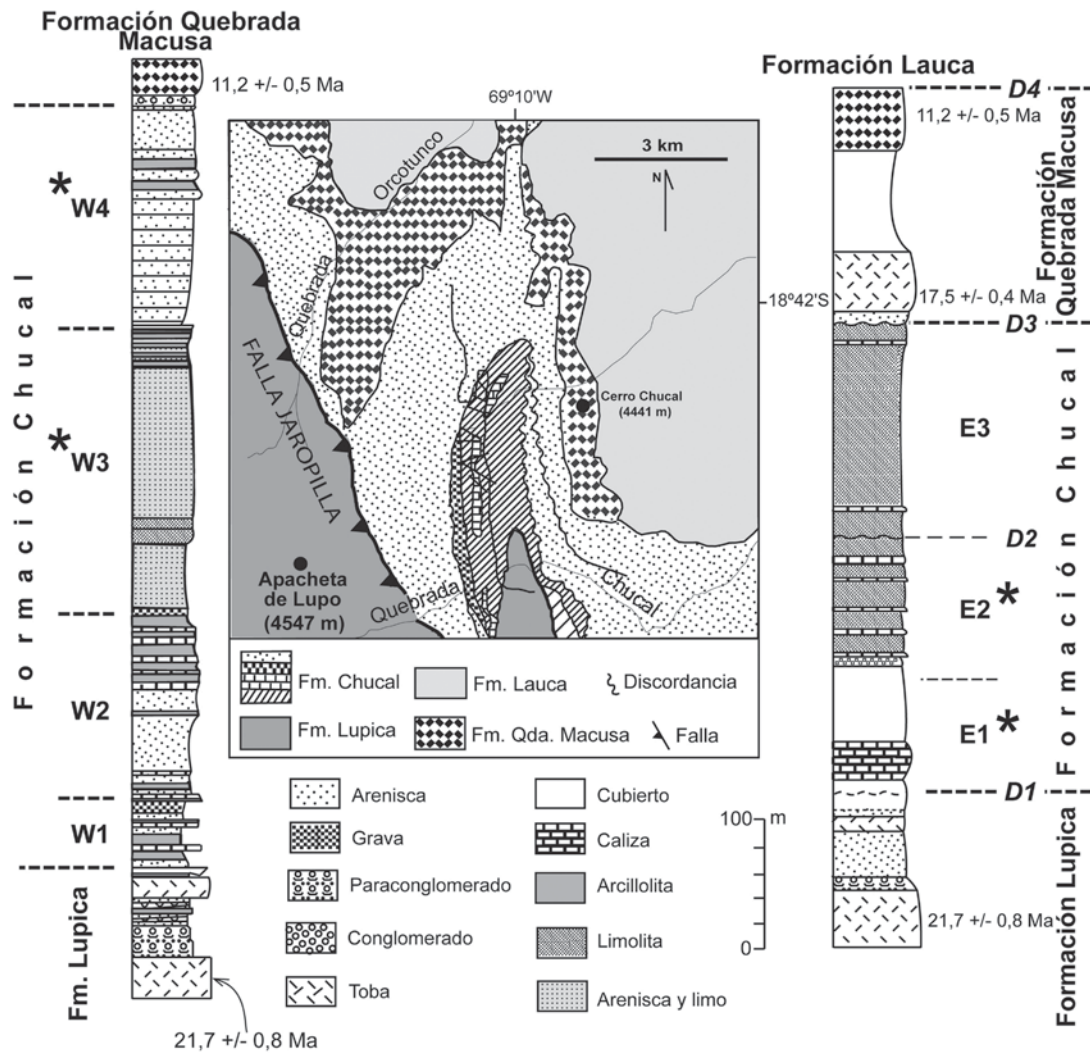


FIGURA 5. Región de Chucal en la Cordillera Occidental. Mapa geológico y columnas estratigráficas a ambos lados del Anticlinal de Chucal, con las edades radioisotópicas obtenidas y los niveles fosilíferos (con asterisco). Notar la diferencia entre las columnas occidental y oriental de la Formación Chucal, que pone en evidencia diferencias ambientales entre ambos sectores. La columna occidental de esta formación presenta cuatro miembros dispuestos en sucesión continua (W1 a W4), mientras que la columna oriental presenta sólo tres miembros (E1 a E3), una discordancia que la separa de la Formación Lupica (D1), otra discordancia (progresiva) (D2) que separa los miembros E2 y E3 y una tercera discordancia (progresiva) (D3) que la separa de la suprayacente Formación Quebrada Macusa. Al oeste del anticlinal se desarrolló un ambiente deprimido al pié de un cordón montañoso de escasa elevación con ambientes predominantemente fluviales y lacustres con desarrollo de praderas y algunos macizos arbóreos, mientras que al este del anticlinal se desarrollaron ambientes predominantemente aluviales (modificada de Charrier *et al.* 2005).

hace pensar que pudo desarrollarse en ese lugar alguna concentración de vegetación y vida animal asociada. En cambio, hacia el este, en la región de Chucal, en el lado oriental del Cordón de Chapiquiña-Belén, los depósitos indican condiciones considerablemente más húmedas con desarrollo de extensos lagos y abundante vegetación (Charrier *et al.* 1994b, 2005a) y vida animal (Charrier *et al.* 1994a, 2005a, Flynn *et al.* 2002a). Esta diferencia de condiciones climáticas, a uno y otro lado del Cordón de Chapiquiña-Belén, parece indicar la existencia, ya en esa época, de un control de la pluviosidad causado por el desarrollo de los relieves que constituyan la cordillera.

Fósiles y asociaciones faunísticas en la región

Precordillera. El hallazgo de un resto parcial de un paladar de mesotérido en la Formación Huaylas en la cercanía de Caragua, complementa el escaso conocimiento que se disponía hasta hace poco sobre restos fósiles de mamíferos en el Altiplano y regiones adyacentes del norte de Chile. Este material permite resolver las asignaciones taxonómicas contradictorias (e implicancias cronológicas) de los dos especímenes de mesoterido previamente informados para esta formación en el área (Salinas *et al.* 1991). Referimos a los tres especímenes a un nuevo taxón, *Caraguatypotherium munozi*, el cual está cercanamente relacionado con *Plesiotypotherium*, *Typotheriopsis*, *Pseudotypotherium* y *Mesotherium* (Flynn *et al.* 2005a). Esta asignación filogénica permite una estimación biocronológica revisada correspondiente a una edad post-Friasiano /pre-Huayqueriense (~15 a 9 Ma) para la Formación Huaylas, la cual concuerda con las nuevas edades radioisotópicas obtenidas en esta formación y las unidades estratigráficas infra y suprayacentes.

Los mesotéridos son el único tipo de mamífero cenozoico (pre-pleistocénico) conocido hasta ahora en la Precordillera del norte de Chile. Éste es un grupo común y diverso en las faunas fósiles del Altiplano de Bolivia y en la fauna descubierta en el Altiplano chileno, hecho que contrasta con la mayoría de las asociaciones faunísticas tropicales y de latitudes más altas. Este carácter de la fauna altiplánica sugiere que estas latitudes intermedias podrían haber sido distintivas desde el punto de vista biogeográfico y haber actuado como centros de diversificación para los mesoteridos y otros grupos de mamíferos autóctonos sudamericanos.

Cordillera Occidental. En el sector de Chucal la fauna de vertebrados es considerablemente diversa e incluye unas 18 especies de mamíferos (Cuadro 1), de las cuales todas, excepto cinco de ellas, han sido completamente descritas (Croft *et al.* 2004, 2007). Para este sector, se consigna también una rana, aún no descrita, que se encuentra bien representada en esta fauna.

Rango cronológico-estratigráfico de las faunas de la Formación Chucal

La asociación de mamíferos fósiles de Chucal indica que esta fauna pertenece a la “Edad” de Mamíferos Terrestres Sudamericanos (EMTS, o SALMA en inglés; Figura 6) denominada Santacrucense, que corresponde al Mioceno inferior tardío (Flynn *et al.* 2002a, Croft *et al.* 2004, 2007). Esta asignación de edad es consistente con las edades radioisotópicas obtenidas en niveles ubicados estratigráficamente por debajo y encima de los niveles portadores de fósiles, que se mencionan más arriba.

Discusión: similitudes y distribución regional de los grupos en Formación Chucal

Los depósitos de la Formación Chucal contienen abundantes restos fósiles. En este sector se han recolectado hasta la fecha unos 300 especímenes. Como es característico para muchas de las faunas cenozoicas sudamericanas, los notoungulados constituyen el grupo más frecuente en la Fauna de Chucal. Sin embargo, los notoungulados de esta región, como también toda la fauna de mamíferos, difieren considerablemente de las faunas contemporáneas de Patagonia. Por ejemplo, el subgrupo de notoungulados más común y variado conocido para la región de Chucal, que corresponde a los Mesotheriidae y está representado por tres especies endémicas, no ha sido registrado en regiones australes del continente durante el Mioceno inferior (Colhuehuapense-Santacrucense) (Croft *et al.* 2004). Como ejemplo de exclusión geográfica entre la región de Chucal y regiones de latitudes más altas, los Interatheriinos, un grupo prolíficamente representado en los depósitos Tinguiririquenses a Santacrucenses (Oligoceno inferior a Mioceno medio) de Tinguiririca (35° de

CUADRO 1. Lista faunística de Chucal (según Flynn et al. 2002a; modificado por Croft et al. 2004, 2007)

Mammalia	
Marsupialia	
Caenolestidae	
?Pichipilinae sp. indet. (Taxon 2 no descrito, pequeño, de Croft <i>et al.</i> 2004)	
Notoungulata	
Toxodontidae	
Toxodontidae ?nuevo taxon [?Palyeiodon (?) sp. de Bond y García, 2002)	
Nesodontinae	
<i>Nesodon imbricatus</i>	
<i>Adinotherium</i> sp. indet.	
Mesotheriidae	
Mesotheriinae	
<i>Altiyotherium paucidens</i> (Taxon A no descrito, aff. <i>Microtyotherium</i> sp. de Flynn <i>et al.</i> 2002a)	
<i>Altiyotherium chucalensis</i> (Taxon B no descrito, aff. <i>Microtyotherium</i> sp. de Flynn <i>et al.</i> 2002a)	
<i>Eotyotherium chico</i> (Taxon C no descrito, aff. <i>Tyotheriopsis</i> sp., <i>Plesiotyotherium</i> sp., o <i>Eutyotherium</i> sp. de Flynn <i>et al.</i> 2002a)	
Hegetotheriidae	
Hegetotheriinae	
<i>Hegetotherium</i> cf. <i>H. mirabile</i> (cf. <i>Pseudohegetotherium torresi</i> , de Flynn <i>et al.</i> 2002a)	
Litopterna	
Macraucheniidae	
Cramaucheniinae	
<i>Theosodon</i> sp. indet.	
Rodentia	
Chinchillidae	
Chinchillinae	
Taxon no descrito 1	
Taxon no descrito 2	
Dasyproctidae	
<i>Neoreomys</i> sp.	
Octodontoidea	
<i>Acarechimys</i> sp.	
Taxon no descrito	
Xenarthra	
Cingulata	
Dasypodidae	
Euphractini sp. indet.	
<i>Stenotatus</i> sp. nov.? (=Euphractini sp. indet. de Croft <i>et al.</i> 2004).	
Glyptodontidae sp. indet.	
<i>Parapropalaeophlophorus septentrionalis</i> (Croft <i>et al.</i> 2007; =Glyptodontidae sp. indet. de Croft <i>et al.</i> 2004)	
Peltephilidae	
cf. <i>Peltephilus</i> sp. (Croft <i>et al.</i> 2007)	
<i>Incertae sedis</i>	
Taxon 1, no descrito, pequeño	

latitud Sur), de otras localidades en la Cordillera Central de Chile, y de Patagonia, parece estar totalmente ausente en el Altiplano chileno. En ambos casos (abundancia de mesothéridos y ausencia de interatheriinos), la Fauna de Chucal se asemeja a faunas miocénicas de Bolivia, lo cual destaca las marcadas diferencias faunísticas que existieron en las latitudes medias y altas de América del Sur en ese momento

Conclusiones

Tal vez, los aspectos más llamativos de la Fauna de Chucal son su reducida diversidad comparada con faunas contemporáneas de latitudes más altas como las de Chile central y Pampa Castillo y su disimilitud, tanto en composición taxonómica (a distintos niveles) como en abundancia relativa, respecto de esas faunas. Considerando que, tanto en Chucal como en Pampa Castillo, se recolectó aproximadamente el mismo número de especímenes, pareciera que estas diferencias no se deben exclusivamente a un efecto de muestreo. Algunas de las diferencias distintivas entre las faunas de notoungulados de ambas regiones se señalaron anteriormente. Sin embargo, no es menos llamativa la naturaleza depauperada de la fauna de roedores de Chucal, representada por sólo tres especies, en comparación con su contemporánea austral. El único taxón de roedor de la Fauna de Chucal que aparece con abundancia es un indiscutible pariente de los Chinchillinae, representado por excelente material maxilar, craneano, y mandibular. Este taxón es notable, en particular, por su antigüedad, ya que ninguna forma de chinchillinos había sido previamente registrada en América del Sur antes de ~3 Ma (en el EMTS Lujanense). Además de este chinchillino sorprendentemente antiguo, las muestras de roedores recolectadas en Chucal son extremadamente escasas, incluyendo sendos especímenes de un octodontoide aún no descrito y de una especie no descrita de dasypróctido *Neoreomys*. En comparación, los roedores constituirían una fracción sustancial de una muestra de tamaño similar de fósiles del Mioceno medio de Patagonia y exhibirían una diversidad taxonómica considerablemente mayor en esa región. De manera similar, restos de edentados glyptodóntidos, generalmente muy comunes en depósitos de la misma edad en las latitudes altas del continente, son extremadamente escasos en los depósitos de Chucal y los dos especímenes registrados hasta la fecha (Croft *et al.* 2007) son desde el punto de vista taxonómico bastante diferentes de las formas previamente conocidas. Los marsupiales son escasos y, hasta la fecha, están exclusivamente representados por un solo caenoléstido. Por último, los perezosos, un grupo que se esperaría encontrar en Chucal (aunque no necesariamente en gran número), siguen sin haberse encontrado. En suma, la Fauna de Chucal es notable, no sólo por ofrecer una completa visión de conjunto a la historia de los mamíferos en el norte de Chile, sino también por ser tan inesperadamente diferente a las faunas contemporáneas de las altas latitudes en el continente. En su conjunto, esta fauna ofrece una de las evidencias más robustas disponibles a la fecha respecto del marcado grado de provincialismo que desarrollaron las faunas de América del Sur en el Mioceno medio.

Franja costera de Caldera, entre 26°45' y ~28°S

Los restos de mamíferos terrestres encontrados en esta región provienen de la Formación Bahía Inglesa, definida por Rojo (1985). Esta formación se desarrolla entre Caleta Obispito, al norte, y Quebrada Agua de los Burros, al sur, y su edad está comprendida entre el Mioceno superior y el Plioceno inferior (Región 3 en Figura 1). Esta formación corresponde a depósitos litorales bien estratificados consistentes en conglomerados, brechas, areniscas, coquinas y fangolitas. Entre los sedimentos más finos existen intercalaciones de diatomitas, fosforitas y cenizas volcánicas re TRABAJADAS (Rojo, 1985; Marquardt *et al.* 2000). Según los autores mencionados, estos depósitos se acumularon en la plataforma continental en ambientes sublitorales a neríticos a profundidades comprendidas entre 0 y 500 m. Algunos niveles clásticos gruesos corresponderían a flujos de detritos provenientes de áreas emergidas.

Los restos de mamíferos terrestres, que corresponden a *Thalassocnus* (Canto *et al.* 2008, Valenzuela-Toro *et al.* 2012) y en otras localidades a un resto asignable a Rodentia y una mandíbula que pertenece a un ungulado (cuyo estudio está en curso) se presentan junto con restos de invertebrados y vertebrados marinos de la misma edad, lo cual muestra que en este sector existe una mezcla de fauna marina

y terrestre. Esta última podría haber sido llevada hasta el mar por flujos de detritos o transporte fluvial. Cordillera Principal de Chile central

Introducción

En la región central de Chile, entre 27° y 33°S, justo al norte de la ciudad de Santiago, se desarrolla un segmento andino, correspondiente a la región denominada Norte Chico. Este segmento se caracteriza por no presentar una Depresión Central y por la ausencia de volcanismo de arco en el eje de la cordillera durante el Cenozoico tardío, lo que lo diferencia de los segmentos que se continúan hacia el Norte y el Sur (Figura 7). En la región aquí considerada, comprendida entre 33°30'S y 38°30'S y, por lo tanto, ubicada inmediatamente al sur del segmento correspondiente al Norte Chico, la cadena andina se subdivide en las siguientes unidades morfoestructurales, de oeste a este: Cordillera de la Costa, Depresión Central, Cordillera Principal y, en la parte norte, las estribaciones más australes de la Cordillera Frontal. Más al este se desarrolla la Llanura Pampeana (Figura 7b).

Marco geológico: La Cuenca de Abanico

A lo largo de la alta cordillera central de Chile entre la región de Vallenar (29°S) y la región de Lonquimay (39°S), se ha propuesto la existencia de una cuenca extensional, denominada Cuenca de Abanico (Charrier *et al.* 2002, 2005b) (Figura 8). Esta cuenca se habría desarrollado al este de un cordón montañoso preexistente de orientación aproximada NNE-SSW. Este cordón o Cordillera Incaica se extendió entre el sur de Perú y la región central del territorio chileno y es el resultado de la inversión tectónica de la cuenca de intra-arco del Cretácico Superior - Paleogeno Inferior, en el Eoceno medio, hace aproximadamente 45 millones de años. Los depósitos acumulados en la cuenca se conocen, en la región aquí considerada (33°30'S a 38°30'S), a lo largo de la Depresión Central y la Cordillera Principal. Al norte de 36°S, se encuentran sólo en territorio chileno, mientras que al sur de esta latitud se extienden hacia territorio argentino (Jordan *et al.* 2001, Charrier *et al.* 2002, 2005b, 2007) (Figura 8). Al sur de 39°S, la cuenca se habría prolongado hasta aproximadamente 44°S en Argentina (Godoy 2011). En la región comprendida entre 32° y 36°S, la cuenca se extendía desde el borde occidental de la Depresión Central hasta el actual sector fronterizo. Más al sur de la Laguna del Maule, el borde oriental se prolongaba en lo que hoy es territorio argentino. Por su ancho de 90-100 km y su longitud mayor a 1000 km, la Cuenca de Abanico corresponde a un rasgo tectónico y paleogeográfico mayor de los Andes de esta región de América del Sur. La subsidencia en esta cuenca se atribuye a un débil acoplamiento entre las placas de Nazca y América del Sur durante un periodo de convergencia oblicua y, consecuentemente, de subducción lenta y, posiblemente también, de subducción de alta inclinación, que sucedió al periodo de convergencia rápida que habría causado la inversión incaica y formación de la cordillera homónima.

En la región considerada se pueden distinguir dos sectores de la cuenca con evoluciones algo diferentes (Región 4 en Figura 1). El sector norte, entre Santiago (33°30'S) y la Laguna del Maule (36°S), y el sector sur, entre la Laguna del Maule (36°S) y la región de Lonquimay (39°S).

a. Sector norte (principalmente entre Santiago y Laguna del Maule, 33°30' y 36°S).

En este sector la extensión se habría iniciado en el Eoceno medio a tardío, a continuación de la deformación incaica, y se habría mantenido hasta el Oligoceno superior-Mioceno inferior, momento en que se inició la inversión tectónica de la cuenca con la consiguiente deformación de los depósitos acumulados en ella y la formación de las fajas plegadas y corridas de Aconcagua y Malargüe al este de la cuenca (Charrier *et al.* 2002, Muñoz-Sáez *et al.* 2014). La extensión y consiguiente subsidencia de la cuenca, controladas por la actividad de fallas de orientación meridiana, permitieron la acumulación, sobre un piso de rocas mesozoicas, de los más de 3000 m de depósitos de la Formación Abanico (= Coya-Machalf) (ver Aguirre 1960, Klohn 1960, Thiele 1980, Charrier 1981). Estos depósitos son predominantemente volcánicos y volcanoclásticos y presentan gruesas intercalaciones lenticulares de hasta 500 m de espesor de sedimentitas fluviales y lacustres. A fines del Oligoceno y comienzos del Mioceno, se produjo un nuevo episodio de

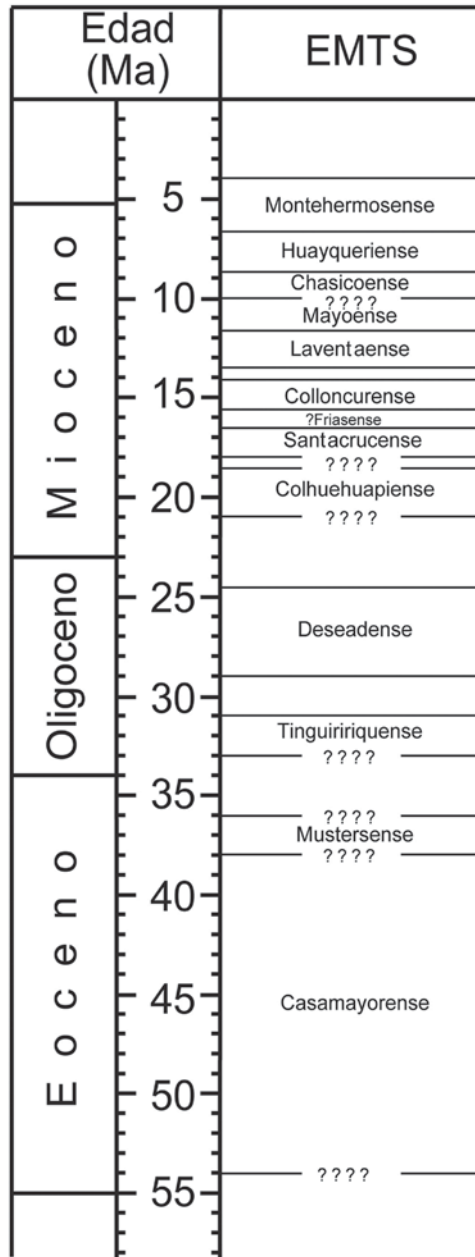


FIGURA 6. Edades de Mamíferos Terrestres Sudamericanos (EMTS o SALMA, en inglés, acrónimo de South American Land Mammal Ages] definidas para el Eoceno, Oligoceno y Mioceno (basado en Flynn y Swisher, 1995 y Flynn et al., 2003). Notar la nueva edad mamífero Tinguiririquense en el Oligoceno inferior definida por Flynn et al. (2003) sobre la base del hallazgo de faunas transicionales entre las edades Mustersense y Deseadense. Hasta la fecha del hallazgo, si bien se habían encontrado en América del Sur estratos fosilíferos de la misma edad, no se los había reconocido como del Oligoceno temprano.

compresión en el margen continental que provocó la deformación de los depósitos acumulados en la cuenca y su consiguiente alzamiento (inversión tectónica de la cuenca). La actividad volcánica se prosiguió en el sector más oriental de la cuenca, originado a los más de 3000 m de depósitos volcánicos de la Formación Farellones, expuesta al norte de 34°45'S.

La Formación Farellones forma una franja central a lo largo de la Cordillera Principal chilena que separa dos franjas de afloramientos de la Formación Abanico, una occidental y otra oriental (Figura 9). Más al sur, entre los valles de Teno y Lontué (35° y 35°30'S), los depósitos portadores de mamíferos de la Formación Abanico están cubiertos discordantemente por lavas y flujos piroclásticos asignados a la Formación Cola de Zorro por González y Vergara (1962) (Figura 10), y recientemente datados en 4.2±0.3 Ma (K-Ar en roca total) (Charrier *et al.* 2002), lo cual, probablemente indica que éstos corresponden a depósitos más antiguos que los de esa formación.

En los últimos años se han realizado numerosas dataciones radioisotópicas en las unidades cenozoicas de la Cordillera Principal en esta región. Estas dataciones permiten acotar con bastante precisión los rangos de tiempo durante los cuales estas unidades se depositaron. En la franja occidental de la Formación Abanico, en el sector de Cuesta de Chacabuco (33°-33°15'S), se obtuvo una edad por el método $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de 34,3±2,2 Ma en un dique que corta los depósitos basales de la formación (Gana y Wall 1997). Estos recubren pseudo-discordantemente estratos del Cretácico Superior de la Formación Lo Valle con edades $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de 72,4±1,4 y 71,4±1,4 Ma (Gana y Wall 1997), lo cual determina entre las dos formaciones un hiato de 37 millones de años. También en la parte occidental de la Formación Abanico, pero algo más al sur, en Angostura de Paine (34°S), se tiene una disposición discordante de esta formación sobre estratos cretácicos de la Formación Las Chilcas con una edad U-Pb en circón de 116,1±0,4 Ma, intruida por plutones del Cretácico Superior (Sellés 2000, Sellés y Gana 2001). En este sector, se dispone para la sucesión cenozoica de una edad U-Pb SHRIMP de 43,0±0,4 Ma en los Estratos del Cordón Los Ratones (Fock 2005) y de una edad de 26,3±0,4 Ma (K-Ar en plagioclasa) en la suprayacente y posiblemente discordante Formación Abanico (Sellés 2000). En el sector de Angostura de Paine, el hiatus entre las sucesiones mesozoicas y las cenozoicas que las recubren en discordancia es, por lo tanto, mayor que el registrado para el sector de Cuesta de Chacabuco, y abarca unos 76 millones de años.

En la Cordillera Principal, en la franja oriental de la Formación Abanico, se dispone de información radioisotópica y paleontológica que coincide con la información disponible para el borde occidental (Charrier *et al.* 1996). En el sector de Termas del Flaco, en el valle del río Tinguiririca, donde los estratos cenozoicos se disponen discordantemente sobre capas de la titoniana-neocominana Formación Baños del Flaco y una unidad sedimentaria detrítica roja denominada informalmente BRCU (Brownish-red Clastic Unit), se han obtenido, en cristales individuales de plagioclasa y biotita provenientes de un basalto intercalado en los niveles más inferiores de la Formación Abanico edades $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de 37,67±0,31 Ma y 37,22±0,85 Ma, respectivamente. Una muestra del mismo basalto, analizada por el método $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ con calentamiento escalonado ("step-heating"), arrojó una edad plateau de 36,22±0,19 Ma. Las edades radioisotópicas obtenidas para los niveles inferiores de la Formación Abanico coinciden con una edad Eoceno medio a tardío para el inicio de la depositación cenozoica en esta región. En el sector de Termas del Flaco, se dispone, además, de la presencia de abundante fauna de mamíferos fósiles (Fauna de Tinguiririca; Flynn *et al.* 2003) en los estratos asociados con el nivel basáltico datado y de la existencia, a unos 15 kilómetros al oeste de esta localidad, de niveles fosilíferos con una fauna que, por sus características, es más primitiva que la anterior (Fauna El Tapado) y, en consecuencia, más antigua (Flynn *et al.* 2003, 2005b), alcanzando tal vez el Eoceno medio.

La edad de la parte superior de la Formación Abanico es un poco más compleja de precisar. Los criterios tradicionalmente utilizados para diferenciar estas dos formaciones son: 1. Intenso y ubicuo metamorfismo de bajo grado en la Formación Abanico y la casi inexistencia de éste en la Formación Farellones, y 2. Fuerte plegamiento en la Formación Abanico que contrasta con la escasa deformación de la Formación Farellones. Si bien estos criterios permiten un acercamiento al problema, las observaciones de terreno indican que el contacto con la suprayacente Formación Farellones puede ser, tanto concordante

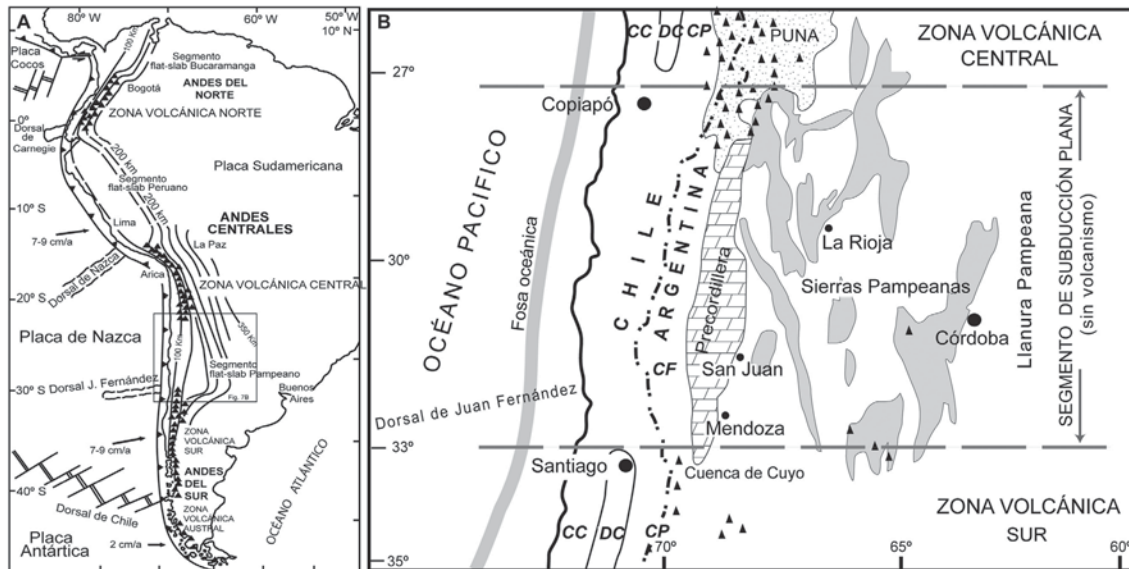


FIGURA 7. Segmentación andina. A. Segmentos con subducción plana (“flat-slab”) y subducción normal a lo largo de la cadena andina. Los primeros coinciden con la subducción bajo el margen continental de dorsales oceánicas (Nazca y Juan Fernández) y en ellos no existe Depresión Central y no hay en la actualidad volcanismo activo. El recuadro corresponde al área representada en B correspondiente al segmento con subducción plana del Norte Chico chileno la cual presenta las unidades morfoestructurales señaladas en el texto. CC. Cordillera de la Costa, DC. Depresión Central, CP. Cordillera Principal, CF. Cordillera Frontal. Triángulos negros. Volcanes cuaternarios. En la Cordillera Principal, al sur del segmento con subducción plana de Chile central, es donde se han efectuados los hallazgos de mamíferos fósiles en la Formación Abanico descritos en el texto (ver Fig. 9).

como discordante, y que, en el primer caso, es difícil establecer un límite litológico preciso (ver Fock 2005, Fock *et al.* 2006). Por otra parte, (1) es frecuente la existencia de estratos de crecimiento, generados por la reactivación de fallas pre-existentes, que, probablemente, fueron activas al producirse la extensión de la cuenca, y (2) las edades obtenidas para la deformación de estas estructuras y las discordancias asociadas es variable de una localidad a otra (ver Charrier *et al.* 2002). En general, se puede señalar que la deformación se produjo a fines del Oligoceno e inicios del Mioceno; sin embargo, los estratos de crecimiento reconocidos en el sector del río Las Leñas (34°30’S) se formaron entre 20 y 16 Ma y serían más tardíos que aquellos formadas más al norte (Charrier *et al.* 2002).

b. Sector sur (entre Laguna del Maule y Lonquimay, 36° y 39°S)

En este sector se ha podido diferenciar depósitos acumulados en dos sub-cuencas de la Cuenca de Abanico (Figura 12). Una sub-cuenca al norte de 38°S y otra al sur de esa latitud. Estas sub-cuencas corresponden a hemigrábenes de polaridad opuesta (Niemeyer y Muñoz 1983, Muñoz y Niemeyer 1984, Carpinelli 2000, Jordan *et al.* 2001, Radic *et al.* 2002, Burns 2002, Melnick *et al.* 2006). La sub-cuenca norte está bordeada por el este por una falla mayor (maestra) con manteo al oeste, mientras que la sub-cuenca sur está bordeada por el oeste por una falla maestra con manteo al este (Burns y Jordan 1999, Carpinelli 2000, Radic *et al.* 2002).

Los depósitos en este sector corresponden a las formaciones Cura-Mallín y Trapa Trapa (ver Figura 10). La Formación Cura-Mallín se dispone formando una franja de orientación norte-sur y consiste de más de 1800 m de espesor de lavas, depósitos volcanoclásticos y sedimentarios, fluviales y lacustres. Aún cuando los espesores de la Formación Cura-Mallín acumulados en ambas cuencas son semejantes, las edades disponibles para esta formación (entre 24,6 - 14,5 Ma) y la Formación Trapa Trapa sugieren que la

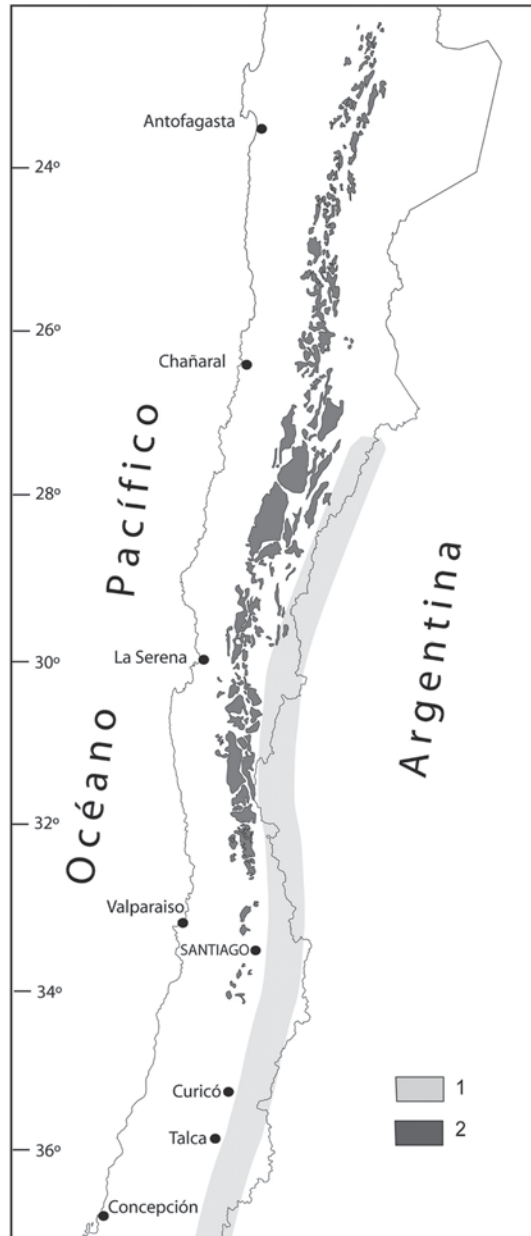


FIGURA 8. Ubicación de la cuenca extensional de Abanico (1) (Eoceno tardío a Mioceno medio) al este de los afloramientos pertenecientes al arco magmático de la etapa precedente de la evolución andina (2) (Cretácico tardío a Eoceno medio) (modificada de Charrier et al., 2007). En esta cuenca extensional se alojó la actividad volcánica del Cenozoico tardío generando ambientes propicios para el desarrollo de abundantes faunas de mamíferos herbívoros; así mismo, la actividad volcánica explosiva generadora de flujos particulados constituidos por cenizas y lapillis (piedrecillas volcánicas) favoreció la magnífica preservación de los restos fósiles

deposición de la Formación Cura-Mallín en la subcuenca norte habría terminado antes que en la sur (~22 - 10,7 Ma) (Suárez y Emparan 1995, 1997, Jordan *et al.* 2001, Radic *et al.* 2002, Flynn *et al.* 2008) (Figura 12).

En la sub-cuenca norte, la Formación Cura-Mallín consta de dos miembros: Río Queuco y Malla Malla. El primero es predominantemente volcánico, mientras que el segundo es predominantemente sedimentario y se dispone sobre el anterior. Este último, casi inexistente hacia el norte, se desarrolla gradualmente hacia el sur de la sub-cuenca donde alcanza un espesor de 500 m (Muñoz y Niemeyer, 1984; Suárez y Emparan, 1995; Jordan *et al.* 2001; Radic *et al.* 2002).

En la sub-cuenca sur, en el sector de Lonquimay o Alto Bio-Bío, a 150 km al sur de la Laguna del Laja, la Formación Cura-Mallín fue también subdividida en dos miembros: Guapitrio, volcánico, y Río Pedregoso, sedimentario (Suárez y Emparan 1995, 1997). La parte inferior de este último engrana con el miembro inferior y la parte superior lo sobreyace. Los miembros de la Formación Cura-Mallín en cada sub-cuenca, sean o no equivalente laterales, tienen litologías y relaciones estratigráficas que sugieren historias similares para ambos depocentros. Cerca de la base, las facies volcánicas del miembro Guapitrio arrojaron edades de $20,3 \pm 4,0$, $19,9 \pm 1,4$ y $19,1 \pm 2,8$ Ma, y cerca de su techo, edades de $10,7 \pm 1,1$ Ma (Suárez y Emparan, 1995, 1997).

En el sector de Laguna del Laja, la Formación Cura-Mallín está cubierta por ~300 m de espesor de depósitos de areniscas y conglomerados de la Formación Trapa-Trapa, los que representan un marcado cambio en las condiciones de sedimentación. En este sector, se dispone para la Formación Cura-Mallín, de las siguientes edades $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$: $18,2 \pm 0,8$ (plagioclasa), $15,4 \pm 0,5$ (roca total) y $14,7 \pm 0,7$ (plagioclasa) Ma (Flynn *et al.* 2008), a las que se agregan las de Herriott (2006) (ver Figura 13), y, más recientemente, las de Shockey *et al.* (2012) de $19,53 \pm 0,60$ y $19,25 \pm 1,22$ Ma, que se ubican en la parte inferior de la formación. Otra datación para esta formación, proveniente de la región de Andacollo en Argentina, arrojó una edad $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de $16,2 \pm 0,2$ Ma (Jordan *et al.* 2001). Estas edades ubican a la Formación Cura-Mallín en el Mioceno inferior a medio. Una datación en la parte superior, pero no el techo, de la suprayacente y también fosilífera Formación Trapa Trapa, arrojó 8,9 Ma (Flynn *et al.* 2008). Estas edades indican que la sucesión de estratos fosilíferos de esta región abarca un rango de tiempo cercano a los 10 millones de años.

Los resultados geocronológicos muestran que la Formación Cura-Mallín cubre un rango de edad que abarca la parte más alta de la Formación Abanico y la Formación Farellones (Figura 10). La Formación Trapa-Trapa no tiene equivalente litoestratigráfico conocido en la región comprendida entre $32^{\circ}30'$ y 36°S , pero es equivalente a los depósitos sintectónicos de la cuenca de antepaís de Alto Tunuyán, en la vertiente oriental andina, los cuales están relacionados con el alzamiento de la Cordillera Frontal (formaciones Palomares, Papal y La Pilona) (Giambiagi *et al.* 2001, 2002). En esta región la compresión e inversión tectónica de la cuenca no se habría producido antes que el Mioceno medio (Jordan *et al.* 2001, Herriott *et al.* 2006), lo cual muestra un retardo de la deformación hacia el sur. Una situación también detectada por Charrier *et al.* (2005b) en el sector comprendido entre 32° y 36°S .

Fósiles y asociaciones faunísticas en la región

a. Sector norte (principalmente entre Santiago y Laguna del Maule, $33^{\circ}30'$ y 36°S)

Aún cuando la existencia de abundantes restos de invertebrados marinos y de muy escasos restos de vertebrados en estratos de edad Jurásico Superior y Cretácico Inferior es bien conocida, la cubierta cenozoica de Chile central fue considerada por largo tiempo desprovista de fósiles diagnósticos. Esta situación fue drásticamente revertida en el año 1988 con el descubrimiento en el valle del río Tinguiririca de restos fósiles de mamíferos indiscutiblemente cenozoicos en estratos considerados hasta ese momento como pertenecientes a la Formación Colimapu y, en consecuencia, asignados al Cretácico. Este hallazgo permitió incluir a estos estratos en la Formación Abanico. El descubrimiento de esta fauna cenozoica resultó de la búsqueda de las pistas de dinosaurios en la base de la Formación Baños del Flaco en la cercanía de Termas (Baños) del Flaco, descritas por Casamiquela y Fasola (1968) y en estratos suprayacentes considerados en ese entonces de edad mesozoica y que resultaron ser de edad cenozoica (Charrier *et al.* 1996). Los intensos

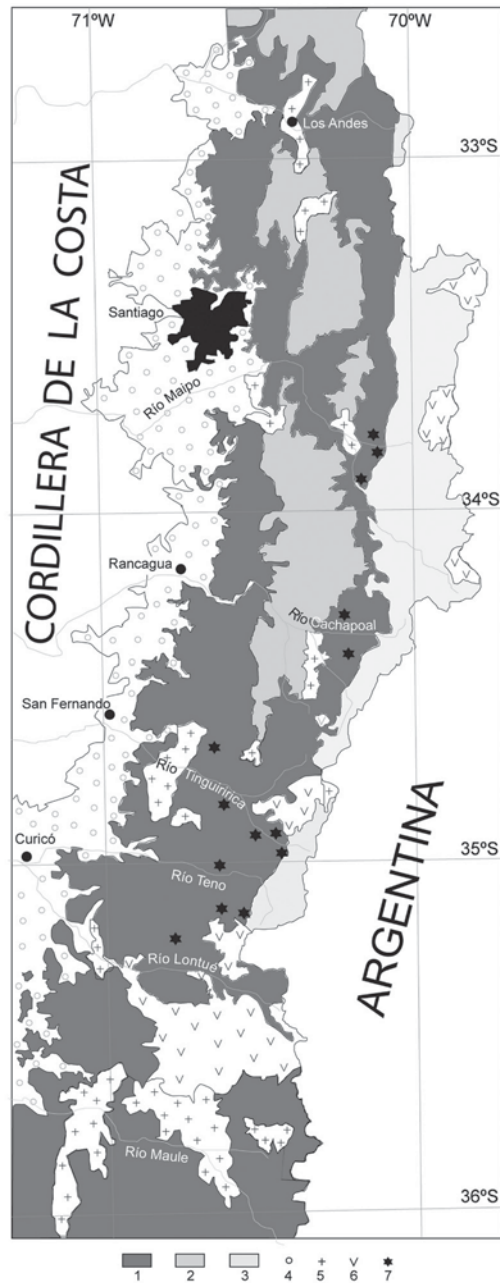


FIGURA 9. Mapa geológico esquemático de la región entre 33° y 36°S mostrando la distribución de las formaciones cenozoicas expuestas entre la Depresión Central y los depósitos mesozoicos cercanos al sector fronterizo. La fosilífera Formación Abanico se presenta en esta región formando dos franjas (occidental y oriental), separadas entre 33° y 34°40'S, por afloramientos de la Formación Farellones. Las localidades fosilíferas se concentran en la franja oriental de la Formación Abanico. 1. Formación Abanico, 2. Formación Farellones, 3. Depósitos mesozoicos orientales, 4. Depósitos de la Depresión Central, 5. Intrusivos, 6. Centros volcánicos, 7. Localidades fosilíferas.

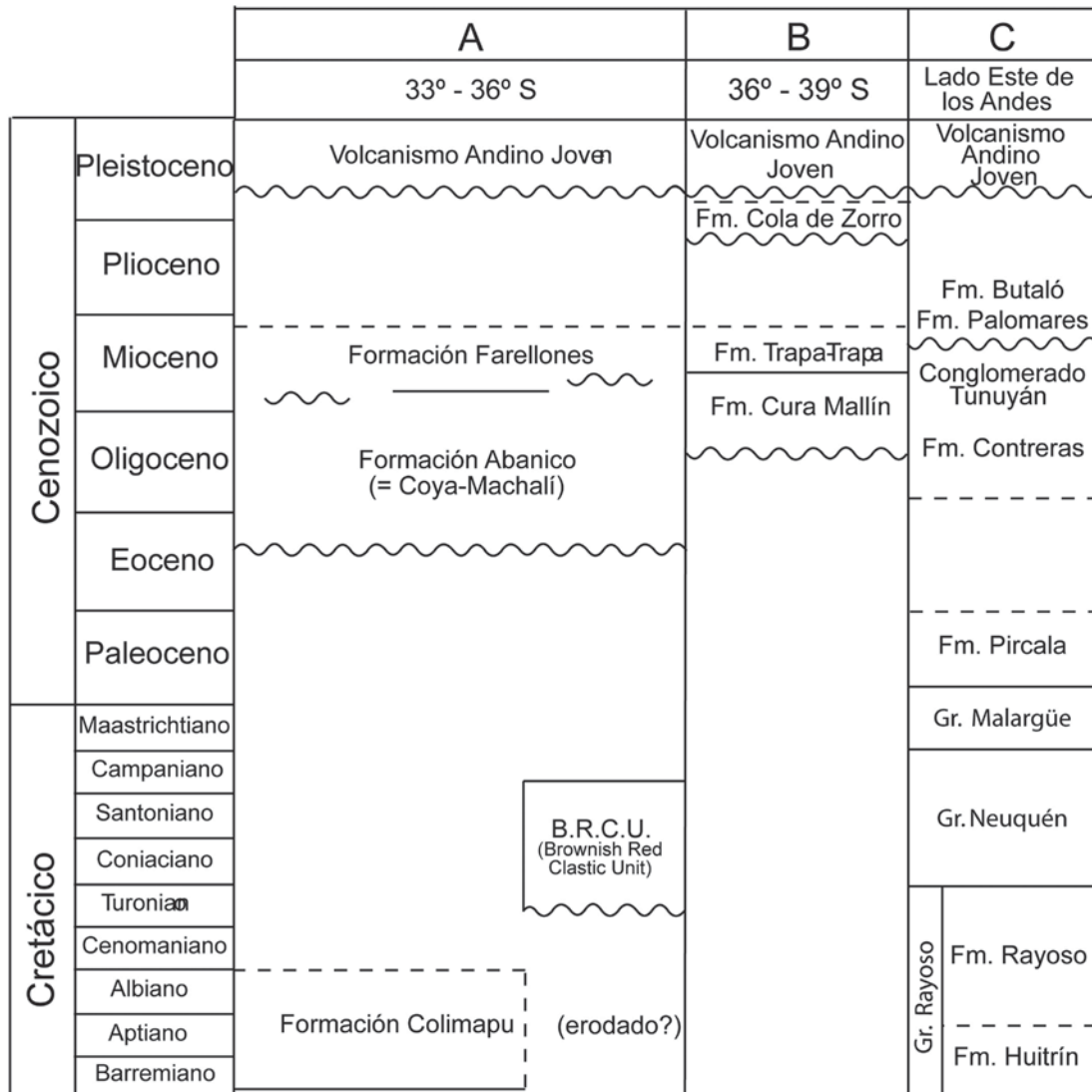


FIGURA 10. Correlaciones entre las formaciones del Cretácico “medio” a Superior y cenozoicas de las vertientes occidental y oriental de la Cordillera Principal, entre 33°30' y 39°S. En la dirección norte-sur la fosilífera Formación Cura-Mallín es un equivalente cronológico tardío de la Formación Abanico, mientras que la fosilífera y predominantemente clástica Formación Trapa Trapa es un equivalente de la volcánica Formación Farellones, en la cual no se han encontrado restos fósiles.

estudios realizados posteriormente en ese sector, a lo largo de numerosas campañas, permitieron recuperar una rica asociación de mamíferos de edad Oligoceno temprano conocida como Fauna de Tinguiririca (Wyss *et al.* 1990, 1993, Flynn y Wyss 1999, Flynn *et al.* 1995, 2003, 2005b, 2007, 2012, Charrier *et al.* 2012, ver a continuación) y comprender las relaciones de contacto entre estos estratos fosilíferos de la Formación Abanico y las unidades infrayacentes ya mencionadas. El hallazgo posterior de nuevas y extraordinariamente bien conservadas faunas (ver Figura 11a y b) en otros sectores del mismo valle de Tinguiririca, así como también en otros valles de la Cordillera Principal central, han puesto en evidencia la amplia distribución que presentan los mamíferos fósiles, pasados por alto por tanto tiempo, en la Formación

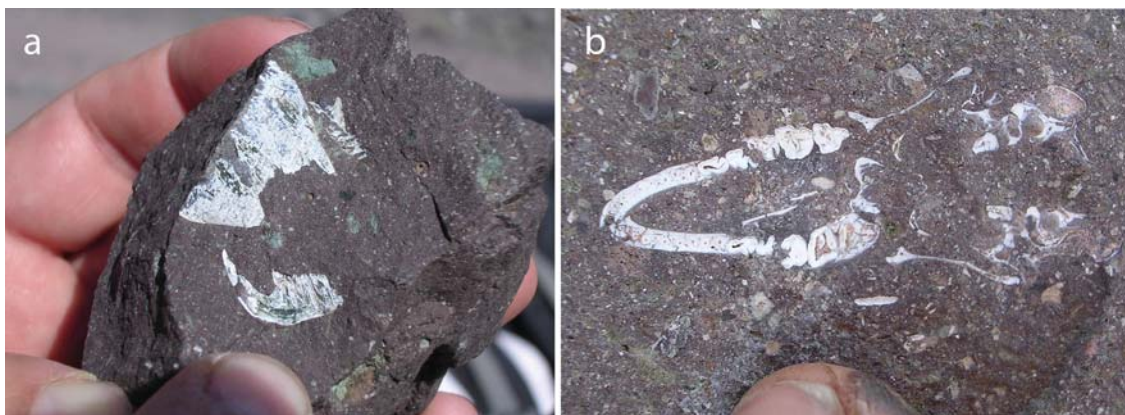


FIGURA 11. Ejemplos de la buena conservación de los restos de mamíferos fósiles. Ejemplares, aún no estudiados, tal cual como fueron encontrados en roca volcanoclástica de la Formación Abanico en localidades de la Cordillera Principal de Chile central. A. Restos desagregados de un cráneo y mandíbulas de un roedor. En la parte central inferior se distingue una mandíbula con el característico desarrollo de los incisivos. B. Vista ventral de un cráneo y mandíbulas de un pequeño notoungulado, anterior hacia la izquierda. La sección es oblicua al eje mayor del espécimen. A la izquierda de la figura se observan secciones de las raíces de los dientes inferiores anteriores, en el centro se observan las coronas de algunos de los molares superiores y a la derecha, secciones de las regiones auditivas. Fotos tomadas por DC.

Abanico (ver Flynn *et al.* 2007).

b. Sector sur, comprendido entre Laguna del Maule y Lonquimay, 36° y 39°S

Nuestro hallazgo en 2001 de restos de mamíferos fósiles en la cercanía de la Laguna del Laja, en la sub-cuenca norte, permitió conocer una segunda, muy gruesa y extensamente expuesta, unidad litoestratigráfica de enorme significado paleontológico en la Cordillera Principal de Chile central, de la cual se disponía de escasa información respecto de su edad absoluta.

Una reducida y muy fragmentaria fauna de vertebrados había sido reconocida previamente en la sub-cuenca sur, cerca de la localidad de Lonquimay, en el miembro Río Pedregoso de la Formación Cura-Mallín (Suárez *et al.* 1990, Wall *et al.* 1991, Rubilar 1994, Azpelicueta y Rubilar 1998). Esta fauna incluye peces osteichthyos, aves y mamíferos, entre los cuales se cuenta con un glyptodóntido, un posible roedor, un liptoterno macraucheniido, *Protypotherium*, un posible mesotheriido y *Astrapotherium*. Elementos aislados de *Astrapotherium* sp. fueron recuperados también a lo largo del río Quepuca, en el sector de Lonquimay (Marshall *et al.* 1990), en estratos que no han sido formalmente asignados a ninguna formación, pero que se pueden correlacionar con el miembro Guapitrio. Un notoungulado cronológicamente diagnóstico, *Nesodon conspurcatus*, fue encontrado en este área (Croft *et al.* 2003), el cual indica una EMTS Santacruciana (16-17,5 Ma; Flynn y Swisher 1995) para, por lo menos, parte del miembro Río Pedregoso. Edades K-Ar de $13,0 \pm 1,6$ y $17,5 \pm 0,6$ Ma (Suárez y Emparan 1995, 1997) obtenidas en depósitos lacustres que sobreyacen el nivel portador del espécimen de *Nesodon* son razonablemente consistentes con esta asignación de edad.

Además de los aproximadamente 300 especímenes de mamíferos recolectados en la Formación Cura-Mallín en la sub-cuenca norte en el sector de la Laguna del Laja, hemos recuperado dos especímenes identificables y algunos fragmentos en la suprayacente Formación Trapa Trapa. Estos restos representan los primeros fósiles de cualquier tipo recolectados en esta unidad. En este sector destaca la presencia de un notoungulado leontiniido, *Colpodon antucoensis*, recolectado en el estero Correntoso, y descrito por Shockey *et al.* (2012). Este ejemplar se encuentra en uno de los niveles fosilíferos de la parte inferior de la

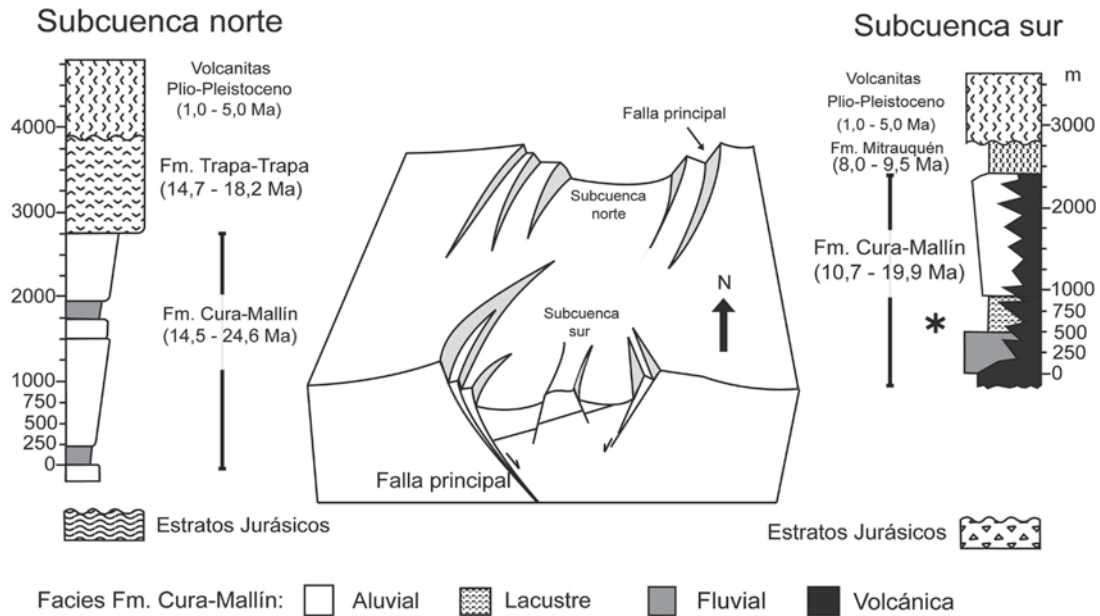


FIGURA 12. Esquema tentativo mostrando el desarrollo de las dos sub-cuencas extensionales relativamente aisladas, desarrolladas al norte y al sur de 38°S, con las columnas estratigráficas correspondientes (modificada de Radic *et al.*, 2002, y Croft *et al.*, 2003). Notar que la sucesión de los depósitos no es la misma en ambas cuencas, lo cual pone en evidencia evoluciones diferentes. El asterisco indica los niveles fosilíferos de la sub-cuenca sur; para los niveles fosilíferos de la sub-cuenca norte, ver Fig. 13.

Formación Cura-Mallín (Figura 13), entre niveles datados en $19,53 \pm 0,60$ Ma y $19,25 \pm 1,22$ Ma, lo cual lo ubica en el Colhuehuapense.

Rango cronológico-estratigráfico de las faunas estudiadas

a. Sector comprendido entre Santiago y Laguna del Maule, 33°30' y 36°S

A lo largo de este sector hemos descubierto niveles volcanoclásticos ricamente fosilíferos en más de 12 localidades que cubren el rango de la Formación Abanico. Se han colectado más de 1500 especímenes de roedores, marsupiales, armadillos, perezosos y una gran variedad de notoungulados, peces teleosteos, aves (muy fragmentarios), una tortuga y un cráneo de primate casi completo.

La asociación de mamíferos mejor conocida de la Formación Abanico corresponde a la Fauna de Tinguiririca, la cual consiste en más de 25 especies, la mayoría de las cuales eran desconocidas hasta entonces (ver Cuadro a continuación, Flynn *et al.* 2003, Croft *et al.* 2003, Reguero *et al.* 2003, Hitz *et al.* 2006, McKenna *et al.* 2006, Carlini *et al.* 2009). Las características particulares de esta fauna permiten asignarla a una nueva EMTS denominada Tinguiririquense, ubicada entre las edades mamífero Mustersense y Deseadense.

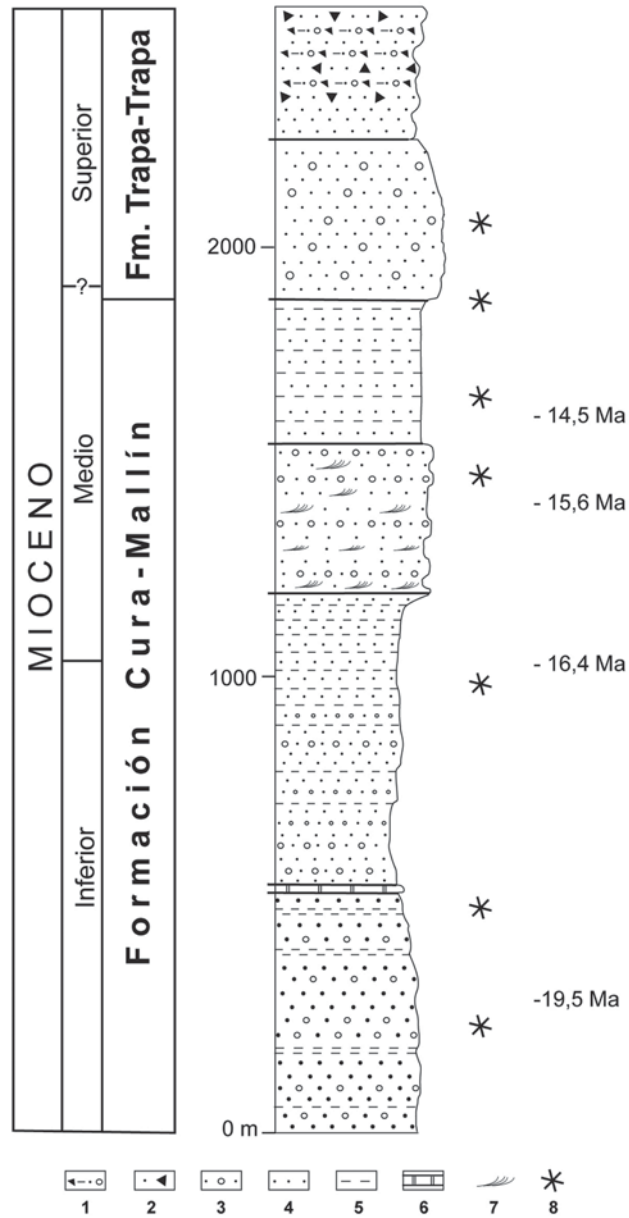


FIGURA 13. Columna estratigráfica que comprende las formaciones Cura-Mallín y Trapa-Trapa en la región de Laguna del Laja, basada en Herriott (2006). La sucesión estratificada de ambas formaciones supera los 2400 m de espesor. En la columna se indican los principales horizontes fosilíferos y algunas de las edades radioisotópicas obtenidas. 1. Fangolita, 2. Brecha con matriz arenosa, 3. Conglomerado con matriz arenosa, 4. Arenisca, 5. Limolita, 6. Ignimbrita, 7. Estratificación cruzada, 8. Horizonte fosilífero.

Cuadro 2: Fauna de Tinguiririca

Marsupialia

Groeberiidae

Klohnia charrieri

Polydolopidae

Polydolops abanicoi

Didelphimorphia incertae sedis

Pascualdelphys ferroensis

Eutheria

Incertae sedis

Indaleciinae

Taxon no descrito

Edentata

Dasypodidae inc. sed.

Euphractinae

*Parutaetus chilensis**Meteutatus tinguiririquensis*

Tardigrada

Pseudoglyptodon chilensis

Rodentia

Caviomorpha

?Dasyproctidae

Taxon no descrito

Chinchillidae

Taxon no descrito

Notoungulata

Notostylopidae

Taxon no descrito

Interatheriidae

"Notopithecinae"

Johnbell hatcheri

Interatheriinae

Santiagorothia chiliensis

Archaeohyracidae

*Pseudhyrax eutrachytheroides**Pseudhyrax strangulatus**Pseudhyrax* sp. indet.*Archaeotypotherium tinguiriricaense**Archaeotypotherium pattersoni**Protarchaeohyrax gracilis**Protarchaeohyrax intermedium*

Isotemnidae

Isotemnidae inc. sed., cf. *Rhyphodon* sp.

Homalodotheriidae

Trigonolophodon cf. *T. elegans**Periphragnis* sp. no descrita

Notohippidae

Eomorphippus sp. no descrita, near *E. obscurus*

“*Eomorphippus*” cf. “*E.*” *pascuali*

Taxon no descrito A

Taxon no descrito B

Leontiniidae incertae sedis

b. Sector comprendido entre Laguna del Maule y Lonquimay, entre 36° y 39°S

En el sector de Laguna del Laja, las edades radioisotópicas $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ obtenidas en diversas secciones estratigráficas son estratigráficamente consistentes e indican que la sucesión formada por las formaciones Cura-Mallín y Trapa Trapa contiene mamíferos fósiles que abarcan el rango de hasta seis Edades de Mamíferos Terrestres Sudamericanos (EMTS), desde el Colhuehapiense al Chasicense (utilizando las calibraciones de Flynn y Swisher 1995), correspondientes al Mioceno inferior tardío, Mioceno medio y Mioceno tardío temprano (~20 a ~9 Ma) (ver Figura 6).

Los restos de mamíferos fósiles fueron recolectados en cinco áreas principales en estratos de la Formación Cura-Mallín, al sureste de la Laguna del Laja. Estas áreas incluyen una notable diversidad de taxa cubriendo una sección estratigráfica que cubre un rango de unos 5 millones de años. La fauna de roedores es particularmente frecuente y diversa (Wertheim 2007). Diferencias significativas caracterizan a cada una de las áreas de recolección. Estas diferencias reflejan la existencia de faunas diferentes, superpuestas estratigráficamente a lo largo de un amplio rango temporal. Se detectan diferencias taxonómicas marcadas entre las faunas del sector de la Laguna del Laja y faunas cercanamente contemporáneas conocidas para la región aledaña de Argentina, indicando que la región de la Laguna del Laja se caracterizaba por un pronunciado endemismo local durante el Mioceno. Estudios en curso indican un patrón de endemismo similar en los notoungulados de estas faunas (Luna *et al.* 2011a, b, 2013).

Posibles explicaciones para las diferencias observadas entre estas faunas cercanas geográficamente pueden tener una base ambiental, depositacional o altitudinal, u obedecer a barreras geográficas y/o a razones temporales. Esta sucesión de faunas a lo largo de la columna estratigráfica, conjuntamente con una serie de dataciones radioisotópicas de alta precisión que actualmente se están practicando en muestras recolectadas a lo largo de la sucesión estratificada que las contiene, permitirá disponer de una de las sucesiones de EMTS más extensa y mejor constreñida temporalmente de América del Sur, pudiéndose con ello ilustrar la historia y cronología de los cambios faunísticos durante el Cenozoico medio.

La presencia de mamíferos fósiles diagnósticos y las dataciones radioisotópicas obtenidas ponen en evidencia que la Formación Cura-Mallín en el sector de Laguna del Laja abarca un rango de tiempo de unos 5 millones de años y que es, aproximadamente, un equivalente temporal de la parte inferior de la Formación Farellones, al norte de 35°S (aceptando las estimaciones cronológicas más recientes de esta unidad) o de los niveles más jóvenes conocidos de la Formación Abanico (ver Charrier *et al.* 2002, Fock 2005, Fock *et al.* 2006).

La información cronológica disponible para el sector de Laguna del Laja concuerda con las edades publicadas para esta misma formación en la sub-cuenca sur. Las edades determinadas mediante la fauna fósil colectada y las dataciones radioisotópicas muestran que las formaciones Cura-Mallín y Trapa Trapa, en el sector de Laguna del Laja, son considerablemente más jóvenes, ≥ 10 millones de años y ~5-10 millones de años, respectivamente, que la edad aceptada para estas formaciones en Argentina (Jordan *et al.* 2001). Esto plantea la posible existencia de problemas, tanto con los datos radioisotópicos en las regiones vecinas como también con una mayor complejidad en el desarrollo de la cuenca que la reconocida hasta el momento como, por ejemplo, diacronismo en los depósitos entre el sector de Laguna del Laja y la parte argentina de la cuenca, o bien, la existencia de discordancias progresivas en el contacto entre ambas formaciones. Si estas diferencias temporales fueran corroboradas por estudios posteriores, esto pondría en evidencia las limitaciones que tiene el uso de unidades litoestratigráficas para el análisis de cuencas tectónicas complejas, dominadas, además, por actividad volcánica.

Aspectos tectónicos generales en el sector comprendido entre 33°30' y 39°S

La reconstrucción de la arquitectura de la Cuenca de Abanico y de la estratigrafía cenozoica de Chile central se enfrenta con complejidades asociadas, tanto al carácter predominantemente volcánico de los depósitos, lo que impide el desarrollo de horizontes guías, como a la deformación que los afecta. Los estudios más recientes entre 32° y 39°S plantean la existencia de una cuenca extensional (Charrier *et al.* 1994c, 1996, 2002, 2005b, 2012, Godoy y Lara 1994, Jordan *et al.* 2001, Radic *et al.* 2002, Nystrom *et al.* 1993, 2003, Godoy *et al.* 1999, Fock *et al.* 2006, Godoy, 2011). La inversión de la cuenca se habría iniciado a fines del Oligoceno y continuado en el Mioceno inferior mostrando una gradual progresión hacia el sur (Charrier *et al.* 2005b). Esto parece confirmarse con la edad considerablemente más joven que presentan los depósitos de la Formación Cura-Mallín en la parte sur de la cuenca (entre 36° y 39°S). Futuros estudios geocronológicos en niveles volcánicos asociados con los depósitos de las formaciones Cura-Mallín y Trapa permitirán precisar las correlaciones con las unidades de más al norte de la cuenca y los depósitos sinorogénicos de las cuencas de antepaís, contemporáneos con la inversión de la Cuenca de Abanico (ver Giambiagi 1999, Giambiagi *et al.* 2001, Giambiagi y Ramos 2002, Charrier *et al.* 2009).

Rango cronológico-estratigráfico de las faunas estudiadas

Como ya se ha mencionado, la Formación Cura-Mallín en el sector de Laguna del Laja presenta horizontes fosilíferos a lo largo de casi todos sus 1800 m de espesor. Si bien los estratos no se pueden seguir lateralmente a lo largo y ancho del área de estudio debido a valles que los interrumpen y a cierto grado de complejidad estructural, ha sido posible reconstruir una columna estratigráfica compuesta (Herriott, 2006) (Figura 13). De esta manera, la posición relativa y absoluta de las varias decenas de horizontes fosilíferos y estratos datados por métodos radioisotópicos en este sector está bien precisada. En esta columna se han podido registrar, por lo menos, 4 EMTS del Mioceno inferior y medio en directa superposición estratigráfica (Colhuehuapiense, Santacrucense, Friasense y Colloncureense) (ver Figura 6); una quinta EMTS, probablemente Mayoense, está también representada en el sector, pero se encuentra en contacto por falla con las otras. Esta sucesión constituye un excelente complemento a las series de faunas registradas más al norte en la Formación Abanico, ya que los horizontes fosilíferos más antiguos del sector de Laguna del Laja son aproximadamente contemporáneos con los horizontes más jóvenes encontrados en el extremo más joven del espectro de faunas contenidas en la Formación Abanico. Las aproximadamente 12 faunas diferentes recolectadas hasta la fecha en la Formación Abanico están geográficamente mucho más dispersas (a lo largo de unos dos grados de latitud) que las de la Formación Cura-Mallín. Esto, asociado con el carácter volcánico y la deformación de los depósitos, además del relieve intensamente disectado de la región de afloramiento de la Formación Abanico, dificulta la confección de una columna estratigráfica sintética para esta formación. Sin embargo, la información biocronológica y una floreciente cantidad de edades radioisotópicas permite ya ordenar las faunas de manera confiable en una secuencia relativa. Los fósiles más antiguos recolectados hasta la fecha en la Formación Abanico provienen de un grupo de localidades ubicadas en el valle del río Tinguiririca a unos 15 kilómetros al oeste del poblado de Termas del Flaco. Esta fauna, denominada El Tapado, no debe confundirse con aquella encontrada más al este, Fauna de Tinguiririca, a la misma latitud, alrededor del poblado de Termas del Flaco, adyacente al contacto entre los depósitos de la Formación Abanico y los depósitos mesozoicos de esta región. La Fauna El Tapado ha sido referida tentativamente a la EMTS Casamayoreense, considerada tradicionalmente de edad Eoceno temprano, pero actualmente considerada Eoceno tardío (Flynn *et al.* 2005b). Estudios radioisotópicos en curso en muestras del sector de El Tapado seguramente aportarán luces respecto de la precisa asignación temporal de esta fauna dentro de la Formación Abanico y, eventualmente, de la edad del EMTS Casamayoreense.

La fauna más joven recuperada de la Formación Abanico proviene del sector inmediatamente al este de las lagunas del Teno y al oeste del valle del río Vergara y podría referirse a la EMTS Santacrucense. Se piensa que dataciones en curso en niveles volcánicos que limitan a los estratos fosilíferos indiquen una edad Mioceno inferior tardío.

Discusión: similitudes, distribución regional de los grupos

La fauna mejor estudiada de todas aquellas descubiertas en el sector norte de la región considerada en este acápite (entre 33°30' y 36°S) es la Fauna de Tinguiririca, proveniente del valle del mismo nombre en la cercanía inmediata de Termas del Flaco (Wyss *et al.* 1994, Flynn *et al.* 2003) (ver Cuadro 2). Los antecedentes proporcionados por este estudio y aquellos provenientes del análisis inicial de las faunas de Laguna del Laja auspician algunas predicciones respecto de las faunas que aún falta por estudiar en detalle.

La mayoría de los taxa que constituyen la Fauna de Tinguiririca corresponde a especies previamente desconocidas y en algunos casos a categorías taxonómicas superiores a la categoría de especie que también eran desconocidas. Este alto grado de novedad taxonómica obedece a una cantidad de factores, entre los cuales, el principal, es que esta fauna corresponde a un intervalo de la evolución de mamíferos sudamericanos escasamente recolectada previamente. En efecto, la Fauna de Tinguiririca constituye la base para la definición de una nueva EMTS, Tinguiririquense (Flynn *et al.* 2003), la cual se interpone entre las EMTS Mustersense (Eoceno superior) y Deseadense (Oligoceno medio a superior) en la sucesión convencional de las EMTS (ver Flynn y Swisher 1995). En efecto, es esperable encontrar un gran número de nuevos taxa en una fauna que cubre un intervalo de tiempo previamente no representado. Un segundo factor que contribuye al carácter distintivo de la Fauna de Tinguiririca es su ubicación geográfica respecto de las faunas temporalmente más cercanas, la mayoría de las cuales se conocen de Patagonia. En este respecto, los mamíferos de Tinguiririca y, de hecho, todos los mamíferos de los Andes Centrales proveen un primer conocimiento de las faunas que habitaron el dominio del arco volcánico durante el Cenozoico medio, en las cuales, obviamente, se puede esperar también alguna novedad taxonómica. La Fauna de Tinguiririca es un soberbio ejemplo de provincialismo biogeográfico de fines del Paleógeno, que consiste en una amalgama de elementos faunísticos sudamericanos del norte y sur del continente. Por el hecho de que no se conozcan depósitos contemporáneos a la Fauna de Tinguiririca fuera de Patagonia y dada su proximidad con esa región austral, no es sorprendente que el grueso de la Fauna de Tinguiririca tenga un carácter "patagónico". Tal vez, sea más inesperada aún la presencia de un "notopithecino", un indalecciino y un groebériido, los cuales son desconocidos en Patagonia y no presentan afinidades cercanas con formas de más al norte en el continente. Por consiguiente, la peculiar mezcla de taxas presente en la Fauna de Tinguiririca es probablemente atribuible, tanto a aspectos temporales como geográficos, resultantes estos últimos de los procesos tectónicos que estuvieron activos en esta región. Su novedosa composición refleja, sin duda, el muestreo de un intervalo de tiempo y a una latitud con escaso conocimiento previo.

Conclusiones

Las faunas de Tinguiririca, del Oligoceno inferior (incluyendo tal vez el Eoceno tardío), y de El Tapado, del Eoceno medio?, reconocidas a lo largo del valle superior del río Tinguiririca, corresponden a nuestros dos primeros hallazgos paleontológicos en esa región, en 1988 y 1990, respectivamente. Dos o más nuevas asociaciones del Oligoceno superior (al Mioceno inferior?) reconocidas en el estero Los Sapos, afluente del río Maipo, aguas arriba de la bocatoma de la central hidroeléctrica de Los Queltehues, y en el estero San Francisco, afluente del río Yeso, ambos en la hoya del río Maipo y a unos 100 km al norte del valle de Tinguiririca, y varios huesos encontrados, aún más al norte, en la hoya del río Aconcagua, representan nuestras localidades más alejadas hacia el norte y siempre en rocas de la Formación Abanico. Un poco menos alejadas hacia el norte, a sólo unos 60 km al norte de Tinguiririca, se encontraron, al menos, otras tres nuevas asociaciones del Oligoceno inferior al Mioceno inferior, en la hoya superior del río Cachapoal, en los valles de los ríos Cachapoal superior y Las Leñas. La última localidad mencionada es notable por haber proporcionado el cráneo mejor conservado, más antiguo de un antroipoide del Nuevo Mundo (Flynn *et al.* 1995). Algunos fósiles, probablemente del Eoceno, se han encontrado en el valle del río Azufre, afluente desde el norte del río Tinguiririca. Un poco más al sur, asociaciones importantes de edad Oligoceno superior a Mioceno inferior se descubrieron en lagunas del Teno, río Vergara y río Upeo, todas ellas ubicadas entre unos 15 a 25 km al sur del valle de Tinguiririca. El inusual contexto geológico, predominantemente volcánico de la Formación Abanico y sus equivalentes en la Cordillera Principal

de Chile central, en que se encuentran estas faunas, es precisamente el factor principal que favorece la excepcional preservación que presenta la gran mayoría de los especímenes recolectados y ha permitido realizar las primeras dataciones radioisotópicas precisas para varias EMTS.

La importancia paleontológica de estos registros fosilíferos se debe a varios factores. En primer lugar se debe señalar que los restos fósiles provienen de ambientes tectónicos y biogeográficos considerablemente diferentes a aquellos en los que el registro de mamíferos sudamericanos es mejor conocido, como lo es la región patagónica. Por lo tanto, estas faunas permiten obtener una visión más completa y a escala continental de la evolución de la fauna sudamericana. En segundo lugar, los restos fósiles, por estar contenidos en depósitos volcanoclásticos, son notablemente completos y bien conservados en comparación con aquellos encontrados en otras regiones, lo que ha permitido el desarrollo de las primeras filogenias sustanciales para varios de los grupos reconocidos. En tercer lugar se debe señalar que la presencia de los restos fósiles en niveles volcanoclásticos y la pertenencia de estos niveles a sucesiones estratificadas predominantemente volcánicas representa una enorme ventaja para establecer el control radioisotópico directo de estos niveles, algo que, en general, no es posible en las sucesiones sedimentarias detríticas de Patagonia. Finalmente, en cuarto lugar, es necesario hacer mención al hecho de que estos depósitos corresponden a intervalos de tiempo importantes o de los cuales no se disponía de información, pudiéndose, en consecuencia, aportar nuevos antecedentes sobre períodos durante los cuales se han producido profundas reestructuraciones ambientales, faunísticas y florísticas, tales como, la más temprana aparición del hábitat de praderas o pastizales (áreas cubiertas predominantemente por pastos gramíneas), pulsos de diversificación de linajes de mamíferos arcaicos endémicos, y arribo y diversificación inicial de varios clados, como es el caso de los roedores caviomorfos y los primates platirrininos.

Sector de río Cisnes (o río Frío), región de Aysén, 44°30'S-44°50'S

Marco geográfico y geológico

Esta localidad se ubica a lo largo del curso superior del valle actualmente denominado del río Cisnes, al este de villa La Tapera, donde éste adquiere una orientación norte-sur, entre aproximadamente 44°30'S y 44°50'S (localidad 5 en Figura 1).

Ploszkiewicz y Ramos (1977) y Ramos (1981) definieron con el nombre Formación Río Frías a la sucesión estratigráfica y fosilífera previamente denominada como “Río Frías Stufe” (Roth 1908), “Formación Friaseana” (Kraglievich 1930) y “Friasian Formation” (Simpson 1940), formalizada posteriormente como unidad litoestratigráfica con el nombre de “Formación Frías” (Ramos 1976). Estudios realizados al final de la década de 1980 (Marshall 1990, Marshall y Salinas 1990, ver también Flynn y Swisher 1995, Madden *et al.* 1997) documentaron que la localidad tipo de la Formación Río Frías es, efectivamente, la fuente de la fauna de mamíferos informada por Roth (1908, 1925). Los fósiles de esta región constituyeron la base de la EMTS Friasense (ver Kraglievich 1930, Simpson 1940, 1971, Feruglio 1949, Pascual *et al.* 1965, Pascual y Oldreman Rivas 1971, 1973, Marshall 1990, Marshall y Salinas 1990, Flynn y Swisher 1995, Madden *et al.* 1997, Flynn *et al.* 2002b). A pesar de lo anterior, el Friasense es una edad mamífero de importancia y de mucho interés para la paleontología nacional por ser ésta: (1) la primera EMTS definida sobre la base de una fauna recolectada en el país y (2) por haber ocurrido esto casi cien años antes que la definición de la segunda EMTS basada en fauna chilena (la EMTS Tinguiririquense). Además, la fauna de la Formación Río Frías en Chile, que está representada por numerosos especímenes, todavía no completamente descritos, actualmente depositados en el Museo Nacional de Historia Natural en Santiago y en el Museo de La Plata, Argentina, es de enorme importancia para resolver la confusión sobre la correlación intracontinental de la fauna y la validez de la EMTS Friasense.

Contenido faunístico, rango cronológico-estratigráfico y comparaciones con otras faunas

La edad de la fauna fósil recolectada en río Frías o Cisnes, que corresponde a la asociación tipo de la “edad” mamífero Friasense, y su diferenciación respecto de otras EMTS ha sido controversial. Hasta hace poco el único análisis contemporáneo de esta fauna es la descripción de los marsupiales realizada por Marshall (1990). Este autor señaló que estos taxa sugieren una correlación temporal con la “edad” mamífero Santacrucense (Santacrucense temprano, aunque no existe una base formal para subdividir esta EMTS). Cifelli (1991) describió posteriormente un nuevo litopterno adiantido, el cual tendría una estrecha cercanía con dos especies pertenecientes a la EMTS Santacrucense. Madden (1990), en cambio, enfatizó que varios de los toxodóntidos de río Frías se encuentran solamente en esta fauna tipo friasense o en faunas más jóvenes y que varios taxa típicos del Santacrucense están ausentes en ella. Kay y Madden (1997) destacaron que los índices de similitud faunística para la fauna tipo del Friasense (de río Frías o Cisnes) y las faunas de los EMTS Santacrucense y Colloncurense difieren una de otra, pero que, en conjunto, son muy semejantes (69-81%), y que reflejarían ligeras diferencias de edad o de provincialidad geográfica para asociaciones contemporáneas. Otros autores han hecho notar que una cierta cantidad de taxa cuyos rangos (o sea, presencia o ausencia en ciertos EMTS) permiten distinguir claramente a los tres EMTS mencionados (Bondesio *et al.* 1980, Vucetich 1984, Madden 1990, Vucetich *et al.* 1993, Ortiz Jaureguizar *et al.* 1993, Madden *et al.* 1997, Tauber 1997a, b, Flynn *et al.* 2002b).

Marshall y Salinas (1990) realizaron un detallado análisis de la estratigrafía de los depósitos de río Frías y hacen mención (citando un resumen de Flynn *et al.* 1989) a una edad Ar/Ar de ~17 Ma proveniente de la base de la sucesión fosilífera. Flynn *et al.* (2002b) hicieron notar varios problemas con esa edad y concluyeron que aunque la parte fosilífera de la sucesión que contiene la fauna tipo de Friasense podría superponerse temporalmente con una parte menor de la EMTS Santacrucense, la sucesión completa en río Frías o Cisnes podría representar un rango de tiempo mayor y alcanzar edades considerablemente menores que las representadas por las asociaciones de la EMTS Santacrucense en otras localidades. Esta situación, que ponía en evidencia la necesidad de realizar estudios adicionales para clarificar las relaciones temporales entre las faunas tipo de las EMTS Santacrucense, Friasense y Colloncurense, fue recientemente modificada por los hallazgos de abundantes mamíferos fósiles (Bostelmann *et al.* 2012).

La fauna fósil colectada por estos autores y los restos conservados en las colecciones del Museo de Historia Natural de Santiago y el Museo de La Plata permiten señalar para los niveles fosilíferos de esta región una edad del Mioceno temprano tardío y del Mioceno medio temprano (Bostelmann *et al.* 2012). La totalidad de los restos conocidos para la localidad tipo del Friasense asciende ahora a 49 taxa identificados, e incluye restos parciales de grandes mamíferos como *Astrapotherium*, notoungulados toxodóntidos como *Palyeidodon obtusum* y *Andinotherium*, y restos de *Andinotherium* y de hegetotéridos, como *Pachyrhokos*. Entre los interatheriidos se reconoció la presencia de *Protypotherium* cf. *P. australe*, y entre los litopternos, la presencia de *Adinathus godoyi* y *Thesodon*. Entre los xenartros o desdentados se reconoció la presencia de armadillos del género *Stenostatus* sp. y *Proeutatus* sp.; asimismo se reconocieron *Vetelia* cf. *V. punctata* y *Prozaedyus*. Los restos de gliptodóntidos, aunque frecuentes, corresponden sólo a miembros de la subfamilia Propalaehoplophorinae (*Eucinepeltus* cf. *E. petesatus*), y los escasos restos de perezosos pertenecen a *Megathericulus friasensis*. Además de los marsupiales determinados por Marshall (1990), estos autores reconocieron al género *Abderites*. Entre los roedores señalan la presencia de *Perimys* sp., *Prolagostomus* sp., posiblemente *Simplimus?* sp., *Alloiomys friasensis*, *Neroreomys australis* y restos de los géneros *Acharechimys* y *Protacaremys*.

Meseta Guadal-Cosmelli – Formación Galera (= Formación Santa Cruz), región de Aysén, 47°S.

Introducción

El hallazgo de mamíferos fósiles en esta región se produjo en enero de 1986 al este de Pampa Castillo en la Meseta Guadal - Cosmelli, al sur del Lago General Carrera en la Región de Aysén, a 47° de

latitud sur (Flynn *et al.* 2002b) (localidad 6 en Figura 1).

En la Región de Aysén, las unidades estratificadas mesozoicas y cenozoicas se encuentran depositadas sobre el Complejo Metamórfico Andino Oriental, el cual consiste en rocas metamórficas polideformadas de edad pre-Jurásica (Hervé *et al.* 2007). En el área aquí considerada, se disponen sobre este complejo solamente unidades cenozoicas, las que constituyen una sucesión sedimentaria continua de unos 1000 m de espesor conformada por las siguientes unidades: (1) Formación Ligorio Márquez, continental fluvial, de edad Paleoceno superior-Eoceno inferior, probablemente equivalente de los Basaltos eocénicos de la Meseta Buenos Aires, (2) Formación San José, continental fluvial y volcanoclástica, de edad Eoceno superior-Oligoceno inferior (Flint *et al.* 1994), (3) Formación Guadal, marina, de edad Oligoceno superior-Mioceno inferior (Niemeyer *et al.* 1984, Frassinetti y Covacevich 1999), y (4) Formación Galera (Niemeyer *et al.* 1984), continental fluvial, de edad Mioceno medio, correlacionada con la Formación Santa Cruz, reconocida en la región oriental Argentina al este y sur del área aquí considerada, y el Grupo Río Zeballos, definida para el sector del río Jeinimeni, al sur-este de la localidad de Chile Chico, y portadora de mamíferos fósiles (Suárez y De la Cruz 2000, De la Cruz *et al.* 2004).

Los depósitos de las formaciones San José, Guadal y Galera presentan estructuras sedimentarias que indican aportes desde el oeste, lo cual permite deducir la existencia de relieves emergidos en esa dirección. La transición de marino a continental entre las formaciones Guadal y Galera, y la presencia de pliegues con estructuras de crecimiento asociadas en la Formación Galera (Suárez y De la Cruz 2001) sugieren que estos depósitos se acumularon durante un episodio de deformación compresiva y son el producto de la erosión de áreas emergidas ubicadas hacia el oeste. Estos depósitos se habrían acumulado en depresiones ubicadas en la vertiente oriental de estas áreas elevadas y asociadas con el desarrollo de las fallas inversas activadas con la compresión.

Marco geológico local

En esta región, la sucesión fosilífera corresponde a los depósitos continentales o subaéreos que sobreyacen en continuidad a los depósitos regresivos de la Formación Guadal, la que, a su vez, contiene una abundante fauna de invertebrados marinos (Frassinetti y Covacevich 1999). Esta sucesión está bien expuesta en una colina prominente de 1349 m de altitud ubicada inmediatamente al este de Pampa Castillo en un terreno boscoso a unos 25 km al sureste de Puerto Guadal (Flynn *et al.* 2002b). Esta sucesión fosilífera de 300 m de espesor manta suavemente hacia el norte y consiste de limonitas y areniscas fluviales con algunas intercalaciones de arcillolitas y conglomerados. Los fósiles se encuentran en una variedad de litologías, pero principalmente en areniscas de grano fino. Estas areniscas no presentan componentes volcánicos y se puede deducir que se depositaron en áreas alejadas del arco volcánico. La mayoría de los especímenes se recolectaron en superficie, sin embargo, en un nivel inferior de la sección la concentración de restos fósiles fue suficientemente grande como para realizar alguna excavación. Se detectaron nueve horizontes muy productivos, sin embargo, restos fósiles aparecieron de manera casi continua a lo largo de la sección.

Fósiles y asociaciones faunísticas en la región

La fauna de Pampa Castillo es muy variada con al menos 36 especies de mamíferos (Flynn *et al.* 2002b) (ver Cuadro 3). La diversidad al nivel de especie de esta fauna excede la de la mayoría, si no, la de todas las localidades de “edad” Santacrucense y el grueso de los clados mayores encontrados en la EMTS Santacrucense están representados en ella. Clados que aparecen en faunas santacrucenses en otras localidades, pero que no han sido encontradas en Pampa Castillo, incluyen a los Microbiotheriidae, los enigmáticos y extremadamente raros Necrolestidae (Marsupialia), los Megatheriidae, Mylodontidae, Entelopidae y Myrmecophagidae (Edentata), los Adiantidae (Liptoptera), los Notohippidae (Notoungulata) y Primates. Se puede establecer una buena correlación entre la fauna de Pampa Castillo y faunas de la EMTS Santacrucense de Argentina: 19 de los taxa, que representan más del 50% de la fauna de Pampa Castillo, se encuentran solamente en estratos santacrucenses de otras localidades y la mayoría de los otros taxa cubre un rango temporal más amplio y son también conocidos para la EMTS Santacrucense.

Cuadro 3. Fauna de Pampa Castillo

Marsupialia

Palaeothentidae

- Palaeothentes pascuali*
- Palaeothentes minutus*
- Palaeothentes intermedius*
- Palaeothentes smeti*

Borhyaenidae

- Cladosictis* sp.

Edentata

Dasypodidae

- Prozaedius* sp.
- Proeutatus* sp.

Glyptodontidae

- Propalaeohoplophorus* sp.

Megalonychidae

- Hapalops* sp.

Notoungulata

Homalodotheriidae

- Homalodotherium*

Toxodontidae

- Adinotherium* sp.
- Nesodon* sp.

Interatheriidae

- Protypotherium* sp.

Hegetotheriidae

- Hegetotherium* sp.

Astrapotheria

Astrapotheriidae

- Astrapotherium* sp.

Litopterna

Proterotheriidae

- Proterotherium* sp.

Macraucheniidae

- Theosodon* cf. *T. gracilis*

Rodentia

Chinchillidae

- Prolagostomus pusilus*
- Prolagostomus profluens*
- Prolagostomus divisus*
- Pliolagostomus notatus*

Echimyidae

- Stichomys* sp.?
- Spaniomys riparius*
- Acarechimys* cf. *A. minutus*
- Acarechimys* new sp.

Dasyproctidae

- Neoreomys australis*
- Scleromys* sp. («*Scleromys*» en la EMTS Laventense)

- Octodontidae
 - Sciamys principalis*
- Eocardiidae
 - Eocardia perforata*
 - Schistomys erro*
- Erethizontidae
 - Steiromys duplicatus*
 - Steiromys new sp.*
- Neoepplemyidae
 - Perimys impactus*
 - Perimys scalaris*
 - Perimys procerus*
 - Perimys onustus*
 - Perimys perpunguis*

Prospecciones recientes en el sector de Pampa Guadal al noroeste de la Meseta Cosmelli permitieron el hallazgo, en niveles estratigráficamente y deposicionalmente similares a los prospectados por Flynn *et al.* (2002b), de nuevos restos de ungulados, gliptodontes y roedores de edad santacrucense (Bostelmann y Buldrini 2012). Entre estos restos, que complementan el listado precedente, los autores mencionan la presencia de *Astrapotherium* cf. *A. magnum*, *Nesodon imbricatus*, *Andinotherium* sp., *Hegetotherium* sp., *Protypotherium* sp. cf. *P. australe* e *Interatherium* cf. *I. robustum*. Los restos de caparazones de gliptodontes permiten provisoriamente señalar la presencia de formas cercanas a *Propalaeohoplophorus* y *Cochlops*. Un fragmento de mandíbula permite reconocer a *Neoreomys australis*.

Consideraciones generales y conclusiones

La asociación faunística recolectada en pampas Castillo y Guadal pertenece, sin lugar a dudas, al Santacrucense, una EMTS muy bien documentada por los depósitos fosilíferos de la región costera austral de Argentina.

A pesar de que las localidades fosilíferas están circunscritas a áreas relativamente pequeñas, el sector de Pampa Castillo ha proporcionado un inusualmente rico conjunto de mamíferos fósiles, que contiene 36 taxa. A lo largo de la sección levantada no se observaron cambios notorios en la composición de la fauna. Si bien esta fauna tiene la misma edad que la Fauna de Chucal, las semejanzas entre ambas faunas son muy escasas. En cambio, las faunas de la Meseta Guadal-Cosmelli no presentan mayores diferencias con las faunas contemporáneas de la Patagonia argentina y presentan muy poco del endemismo reconocido para la Fauna de Laguna del Laja, ubicada a unos 10 grados de latitud más al norte. Estas observaciones son consistentes con la evidencia geológica que señala que los mamíferos de Meseta Cosmelli fueron depositados cerca del nivel del mar en una región relativamente plana (con poco relieve) y a alguna distancia de las regiones elevadas o en proceso de elevación.

Región de Magallanes

Hasta hace poco en esta región no se conocían asociaciones de mamíferos pre-pleistocénicas, sólo se conocía la existencia en varias localidades de escasos restos de mamíferos fósiles, todos ellos de edad miocena (Marshall y Salinas 1989-1990). Estas localidades se encuentran en los siguientes sectores (localidades 7 a-d en Figura 1):

- a. Alto río Baguales (50°45'S),
- b. Lago Toro (51°S),
- c. Cueva de Fell (52°), y
- d. Laguna Blanca (52°45'S).

En la Sierra Baguales, en el curso superior del río Baguales, Marshall y Salinas (1989-1990) refieren la existencia de restos de *Astrapotherium magnum* y de un posible ungulado, encontrados por lugareños.

Recientemente, detallados estudios geológicos interdisciplinarios en esta misma región (ladera sur del cerro Cono) han permitido el descubrimiento de una abundante e interesante fauna fósil de mamíferos de edad post-Colheupense a pre-Santacrucense, contenida en estratos datados entre 19 a 17,8 Ma (Mioceno temprano tardío) (Bostelmann *et al.* 2013). En esta localidad, los restos de mamíferos se encuentran en depósitos fluviales y de lagos efímeros en llanuras aluviales asignados a la Formación Santa Cruz. Estos restos consisten en fragmentos aislados de huesos, dientes, osteodermos y vértebras, y en partes de cráneos y de regiones postcraneanas, que se pueden referir a 23 especies de vertebrados. Bostelmann *et al.* (2013) presentan una extensa lista sistemática de los restos encontrados en este sector en la cual se destaca la presencia de huesos de *Astrapotherium iheringi* (Ameghino 1899), molares de un toxodóntido referido al género *Nesodon*, restos de roedores, notoungulados y litopternos.

En la región de Sierra Baguales, exploraciones posteriores permitieron descubrir nuevas localidades fosilíferas en depósitos de la misma formación en las cuales se encontraron restos de xenartros (armadillos, gliptodontes y edentados) que fueron descritos por Bostelmann y Oyarzún (2013) y que enriquecen el listado arriba mencionado para esa región. Estos estudios representan un importante aporte al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles de la región austral de Chile que permite establecer relaciones con otras regiones de la Patagonia en Chile y Argentina. En ese sentido, cabe señalar que esta fauna tiene la misma edad que aquella encontrada en Aysén en Meseta Guadal-Cosmelli en estratos correlacionados con la Formación Santa Cruz por Flynn *et al.* (2008) y Bostelmann y Buldrini (2012).

En la orilla sur del Lago Toro, Hemmer (1935) refirió la presencia de un espécimen de *Astrapotherium magnum* y uno *Theosodon lallemanti* recolectados también por lugareños en el área de estancia Consuelo. En la cueva de Fell, ubicada a 130 km al nor-noreste de Punta Arenas, se habrían encontrado, según el arqueólogo Emperaire (1988), restos de gliptodón, los cuales, según Marshall y Salinas (1989-1990), provendrían de niveles arcillosos ubicados por debajo del nivel arqueológico más profundo.

En el sector de laguna Blanca, entre 60 y 80 km al norte de Punta Arenas, se han efectuado hallazgos de mamíferos fósiles en dos localidades: Los Cruceros y cañadón La Leona (Marshall y Salinas, 1989-1990). En Los Cruceros, en la ribera nor-este de la laguna del Toro, Hemmer (1935) refirió la presencia de *Astrapotherium magnum*, mientras que en cañadón La Leona, al este de laguna Blanca, el arqueólogo Junius B. Bird habría encontrado un cráneo casi completo de un perezoso *Nematherium birdi*, descrito por Simpson (1941).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES FINALES

i) El descubrimiento de aproximadamente una docena de nuevas faunas de mamíferos fósiles pre-pleistocénicos en los últimos 25 años, incluyendo el segundo después de cerca de un siglo, incluye restos espectacularmente bien conservados y completos. En la sola Formación Abanico y sus equivalentes, nuestro equipo de trabajo han recolectado más de 1.500 mandíbulas, cráneos, esqueletos parciales y otros huesos de mamíferos en más de una docena de localidades mayores que abarcan unos 5 grados de latitud en la Cordillera Principal de Chile central.

ii) Las numerosas faunas de mamíferos recolectadas en estos 25 años constituyen, sin duda, sólo la proverbial “punta del iceberg”. Considerando el amplio conocimiento de la geología del territorio chileno y la gran variedad de los depósitos en los cuales se tiene conocimiento de la existencia de mamíferos fósiles, sería extraño que esta región no continúe proporcionando nuevos hallazgos importantes para las generaciones venideras, como lo ha venido haciendo en los últimos años. Esto permitiría establecer una detallada bioestratigrafía de importantes unidades estratigráficas, como las formaciones Abanico y Santa Cruz y sus equivalentes.

iii) La dentición de los mamíferos herbívoros de la Fauna de Tinguiririca, del Oligoceno inferior, presentan coronas extremadamente desarrolladas o hipsodontes en comparación con predecesores inmediatos

que presentan coronas poco desarrolladas o bajas. Los niveles altos de hipsodontismo, que retardan el desgaste dental causado por alimentos abrasivos, se correlacionan, en general, con faunas de mamíferos que habitan en la actualidad en ambientes abiertos. Esta evidencia, junto con análisis estadísticos que relacionan el número de especies existentes en una cierta fauna dentro de diferentes categorías de tamaño del cuerpo con los ambientes ecológicos en los que habitan estas categorías (cenogramas y análisis de macronichos), indica que la Fauna de Tinguiririca habitó ambientes relativamente secos de llanuras con extensas praderas, salpicadas de macizos boscosos aislados, similares a los que se conocen en la actual sabana africana, las Caatingas y la región del Chaco, en América del Sur (Flynn *et al.* 2003). Estos ambientes deben haberse desarrollado poco después del inicio de la cuenca extensional de Abanico y el cambio desde condiciones más boscosas a ambientes semejantes a las actuales sabanas parece reflejar una modificación del clima hacia condiciones más frías y secas, aunque es importante contrastar y complementar esta hipótesis, a través del análisis de otros indicadores paleoambientales independientes.

iv) Los eventos de deformación que jalanan la evolución tectónica en el margen continental han condicionado el desarrollo de ambientes apropiados para la proliferación de estas faunas. Estos ambientes correspondieron a cuencas extensionales y contraccionales en las que se establecieron condiciones de relieve, suministro de agua y, probablemente, climáticas que no sólo deben haber favorecido el desarrollo de estas faunas, sino que también el de una abundante vegetación, de la cual se alimentó gran parte de las especies de mamíferos fósiles encontradas.

En el Oligoceno, el control geodinámico parece haber sido particularmente determinante. En ese momento una fuerte disminución de la velocidad de convergencia entre las placas tectónicas en el margen continental de Sudamérica habría favorecido el desarrollo en Chile central de las condiciones que condujeron a la formación de la cuenca extensional de Abanico. Por otra parte, el enfriamiento climático, conjuntamente con el desarrollo de ambientes locales favorables para la proliferación de la vida como los que se desarrollaron en la cuenca extensional, fue muy probablemente el detonante de la aparición de los ambientes de praderas con la proliferación de gramíneas o pastos. A su vez, la aparición de estos ambientes, que antecedió en unos 10-15 millones de años su aparición en otras regiones de la Tierra (Willis y McElwain 2002), es, posiblemente, el detonante del desarrollo de hipsodontismo en las poblaciones de mamíferos.

v) La variada fauna del Mioceno inferior tardío (EMTS Santacrucense, ~16-17.5 Ma) de los Andes Australes, en Meseta Cosmelli, Aysén, y en Sierra Baguales, Magallanes, representan la fauna austral más occidental conocida de América del Sur y su similitud con las faunas costeras orientales de la misma edad (Santacrucense) sugiere la existencia de hábitats similares (incremento de la aridez y extensas praderas) a través de toda la Patagonia. La fauna de mamíferos se encuentra en estratos que recubren una sucesión fosilífera marina, la cual documenta la extensión más occidental de la última incursión marina epicontinental proveniente desde el Atlántico y determina una edad máxima de 16 Ma para el inicio del alzamiento en esta región.

vi) Nuestros resultados en la localidad de Chucal, a 4.500 m de altitud sobre el nivel mar, permiten acotar mejor la edad de los estratos, la edad de la deformación y el inicio del alzamiento mayor andino (ver Charrier *et al.* 2005a). Esta región constituía, en el Mioceno, una cuenca intermontana en compresión, pero a una altitud todavía bastante baja, con un ambiente caracterizado por la presencia de praderas y el desarrollo de bosques y grupos de árboles a lo largo de los cursos de agua y orillas de lagos. El inusual grupo de herbívoros con pezuñas (mesotherios) son abundantes en esta región del Altiplano chileno y en el Altiplano de Bolivia, pero escasos en otras regiones (Patagonia, y La Venta en Colombia), mientras que los roedores chinchillinos (un grupo hoy en día montano) parecen haberse originado en esta región andina, 10-15 millones de años antes de su aparición en otras localidades fuera del ámbito andino. Las faunas miocénicas altiplánicas (Chile y Bolivia) tienen composiciones similares, pero difieren de las faunas contemporáneas existentes, tanto en los trópicos de bajas latitudes (Colombia) como en las altas latitudes (Patagonia); estos patrones podrían deberse a una marcada provincialidad regional en el Mioceno, la que a su vez podría ser el resultado de significativos cambios climáticos globales, de la tectónica andina y de

cambios paleogeográficos asociados con esta tectónica.

vii) Finalmente, deseamos hacer notar que, en contraste con el muy rico registro de mamíferos fósiles en Argentina y la larga tradición existente en ese país respecto de su estudio, la importancia paleontológica de los depósitos chilenos ha sido sólo recientemente reconocida. Después de los estudios pioneros de Santiago Roth (1908, 1925) en río Cisnes (Frías) en la región de Aysén, en el extremo noroeste de Patagonia, debió pasar cerca de un siglo antes que otra asociación de mamíferos fósiles fuese descubierta en Chile (ver discusiones en Charrier *et al.* 2012, Flynn y Wyss 1999, Flynn *et al.* 2002b, 2003, 2012, Bostelmann y Oyarzún 2013, Bostelmann *et al.* 2013). Este lento avance del conocimiento es comprensible si se toma en cuenta que gran parte del país estuvo afectada desde fines del Paleozoico y, en particular, desde el Jurásico por la actividad de un arco magmático con abundante actividad volcánica sometido, además, a intensa erosión, y que, en consecuencia, el territorio está dominado por rocas que los paleontólogos normalmente consideran inapropiadas para sus prospecciones. Nuestro descubrimiento, hace cerca de 25 años, de que los intervalos volcánicoclásticos intercalados en las sucesiones asociadas con el arco volcánico contienen frecuentemente restos magníficamente bien preservados de mamíferos, ha llevado a un florecimiento de nueva información sobre la evolución de los mamíferos, no sólo en Chile, sino en toda América del Sur. Por otra parte, estos estudios han permitido clarificar aspectos importantes de la evolución andina, incluyendo la edad y los paleoambientes en los que se depositaron varias formaciones como, así mismo, determinar las relaciones de éstas con las unidades infra y suprayacentes y caracterizar los rasgos estructurales y la cronología de la deformación, y aportar antecedentes respecto del alzamiento andino. En consecuencia, en menos de dos décadas se pudo demostrar que un muy extenso conjunto de rocas como la Formación Abanico, que por mucho tiempo se consideró estéril en restos fósiles, constituye uno de los archivos más importantes del continente en mamíferos cenozoicos pre-pleistocénicos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Museo Nacional de Historia Natural, Santiago (MNHN) y a sus Directores desde 1986, año en el que iniciaron estos estudios, por el decidido apoyo recibido de su parte. El MNHN es el repositorio de todos los especímenes estudiados, los cuales quedan registrados con el código SGO PV y el número correspondiente. Agradecen al Consejo de Monumentos Nacionales por las autorizaciones proporcionadas para prospectar en diferentes localidades del país y por el acuerdo suscrito con los autores, el cual regula el procedimiento para el estudio y depósito de material fosilífero recolectado por este grupo de trabajo.

Los autores desean agradecer a todas aquellas instituciones y personas que han facilitado y apoyado estos estudios y colaborado con ellos en las campañas de terreno, en la elaboración de la información y del material recolectado. En particular, a Daniel Frassinetti (MNHN), Philip Gans (Universidad de California, Santa Bárbara), Gérard Hérail (IRD), Nelson Muñoz (ENAP-SIPETROL S.A.), Thierry Nalpas (Université de Rennes-IRD, Francia) y Luisa Pinto (Departamento de Geología, Universidad de Chile) por su apoyo, estímulo y participación en las investigaciones de terreno y colaboración científica. A Gabriel Carrasco, Andrés Charrier, Claude Hérail, Miguel Ortiz y Sergio Villagrán (IRD) por su valiosa colaboración en el terreno. A los pilotos de helicóptero Francisco Arcos, René (Titino) Pairoa y Javier Sánchez. Deseamos destacar y agradecer la tenacidad de los Editores de esta Publicación Ocasional, sin la cual este valioso documento no habría visto la luz, y agradecer también las valiosas sugerencias efectuadas por el revisor Dr. Enrique Bostelmann T. al primer manuscrito presentado.

Se agradece el financiamiento proporcionado por diferentes instituciones desde el año 1986, en que se iniciaron las investigaciones de este grupo en torno al tema de los mamíferos fósiles cenozoicos de Chile y su marco geológico, paleogeográfico y tectónico en diferentes regiones del país. A Reynaldo Charrier: Departamento Técnico de Investigación (DTI), Universidad de Chile; National Geographic Society (NGS), USA, Grant 5371-94; FONDECYT N^{os}. 1224-91, 1970736, 1030965, 1120272; Proyecto Anillo ACT N° 18 del PBCT (CONICYT); Advanced Mining Technology Center (AMTC) (Fondo Basal de CONICYT). A John J. Flynn: NSF DEB-0317014 y DEB-0513476 y John S. Guggenheim Foundation. A André R. Wyss: NSF DEB-0317177 y Petroleum Research Fund 40881-AC8.

Finalmente los autores desean agradecer a sus instituciones madres: Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile (RC), FMNH - Chicago y AMNH - Nueva York (JF), Departamento de Ciencias Geológicas, Universidad de California Santa Barbara (AW) y Departamento de Anatomía, Case Western Reserve University (DC) por el apoyo y las facilidades brindadas en el curso de los estudios.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIRRE, E.
1990 Geología del Complejo Volcánico Choquelimpie-Ajoya de Arica, I Región. Tesis de Pregrado, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 150 p.
- AGUIRRE, L.
1960 Geología de los Andes de Chile Central, provincia de Aconcagua. Instituto de Investigaciones Geológicas, Santiago, Chile, Boletín N° 9, 70 p.
- AZPELICUETA, M. y A. RUBILAR
1998 A Miocene *Nematogenys* (Teleostei: Siluriformes: Nematogenyidae) from south-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(3): 475–483.
- BASEI, M.A., R. CHARRIER y F. HERVÉ
1996 New ages (U-Pb, Rb/Sr, K-Ar) from supposed pre-Cambrian units in northern Chile: swlome geotectonic implications. En: *Actas del 3º Simposio de Geodinámica Andina (ISAG)*. Saint Malo, 763–766.
- BOND, M. y M. GARCÍA
2002 Nuevos restos de toxodonte (Mamalia, Notoungulata) en estratos de la Formación Chucal, Mioceno, Altiplano de Arica, norte de Chile. *Revista Geológica de Chile* 29: 81–92.
- BONDESIO, P., J. RABASSA, R. PASCUAL, M.G. VUCETICH y G.J. SCILLATO YANÉ
1980 La Formación Collón-Curá de Pilcaniyeu Viejo y sus alrededores (Río Negro, República Argentina). Su antigüedad y las condiciones ambientales según su distribución, su litogénesis y sus vertebrados. En: *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*. 85–99.
- BOSTELMANN, J.E. y K.E. BULDRINI
2012 Late-early Miocene faunas of the Pampa Guadal area, Meseta Cosmelli, Aysén Region, Chilean Patagonia. En: *Actas del III Simposio de Paleontología en Chile*. Punta Arenas, 38–41.
- BOSTELMANN, J.E., R. BOBE, G. CARRASCO, B.V. ALLOWAY, P. SANTI-MALNIS, A. MANCUSO, B. AGÜERO, Z. ALEMSEGED e Y. GODOY
2012 The Alto Río Cisnes Fossil Fauna (Río Frías Formation, early middle Miocene Friasian Salma): Keystone and paradigmatic vertebrate assemblage of the South American fossil record. En: *Actas del III Simposio de Paleontología en Chile*. Punta Arenas, 42–45.
- BOSTELMANN, J.E. y J.L. OYARZÚN
2013 Fossil Xenarthran of the early Miocene Santa Cruz Formation of Sierra Baguales, Magallanes, Chile: Diversity and biogeographic affinities. *Bollettino di Geofisica teorica ed applicata*, Vol. 54, Supplement 2, Instituto Nazionale di Oceanografia e di Geofisica Sperimentale, Trieste, Italy, p. 319–322.
- BOSTELMANN, J.E., J.P. LE ROUX, A. VÁSQUEZ, N.M. GUTIÉRREZ, J.L. OYARZÚN, C. CARREÑO, T. TORRES, R. OTERO, A. LLANOS, C.M. FANNING y F. HERVÉ
2013 Burdigalian deposits of the Santa Cruz Formation in the Sierra Baguales, Austral (Magallanes) Basin: Age, depositional environment and vertebrate fossils. *Andean Geology* 40: 458–489.
- BURNS, W.
2002 Tectonics of the southern Andes from stratigraphic, thermochronologic and geochemical perspectives. Tesis de Doctorado, Cornell University, Ithaca, 204 pp.
- BURNS, W.M. y T.E. JORDAN
1999 Extension in the Southern Andes as evidenced by an Oligo-Miocene age intra-arc basin. En: *Actas 4º Simposio Internacional de Geodinámica Andina (ISAG)*. Göttingen, 115–118.
- CANTO, J., R. SALAS-GISMONDI, M. COZZUOL y J. YÁNEZ
2008 The aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late Miocene of north-central Chile: Biogeographic and ecological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 918–922.
- CARLINI, A.A., M.R. CIANCIO, J.J. FLYNN, G.J. SCILLATO-YANÉ Y A.R. WYSS
2009 The phylogenetic and biostratigraphic significance of new armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae, Euphractinae) from the Tinguirirican (early Oligocene) of Chile. *Journal of Systematic Palaeontology*, Vol. 7: 489–503.

CARPINELLI, A.

2000 Análisis estratigráfico, paleoambiental, estructural y modelo tectono-estratigráfico de la cuenca de Curamallín, VIII y IX Región, Chile, Provincia de Neuquén, Argentina. Tesis de Magíster, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Concepción, 158 pp.

CHARRIER, R.

1981 Geologie der chilenischen Hauptkordillere zwischen 34° 30' südlicher Breite und ihre tektonische, magmatische und paleogeographische Entwicklung. Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, (A) 36, 270 p.

CHARRIER, R. y N. MUÑOZ

1997 Geología y tectónica del Altiplano chileno, en: R. CHARRIER (ed.), El Altiplano: Ciencia y conciencia en los Andes, pp. 23–31. Universidad de Chile, .

CHARRIER, R., N. MUÑOZ, A.R. WYSS, J.J. FLYNN y G. HÉRAIL

1994a Hallazgo de un húmero de Toxodonte (Mammalia) en la Formación Chucal (Oligoceno Tardío - Mioceno Inferior) en el Altiplano de Arica, Chile. En: Actas del VII Congreso Geológico Chileno. Concepción, 430–433.

CHARRIER, R., N. MUÑOZ y S. PALMA-HELDT

1994b Edad y contenido paleoflorístico de la Formación Chucal y condiciones paleoclimáticas para el Oligoceno tardío - Mioceno Inferior en el Altiplano de Arica, Chile. En: Actas del VII Congreso Geológico Chileno. Concepción, 434–437.

CHARRIER, R., A.R. WYSS, J.J. FLYNN, C.C. III SWISHER, S. SPICHTIGER y F. ZAPATTA

1994c Nuevos antecedentes estratigráficos y estructurales para las Formaciones Coya-Machalí y Abanico, entre 33° 50' y 35° S, Cordillera Principal Chilena. En: Actas del VII Congreso Geológico Chileno. Concepción, 1316–1319.

CHARRIER, R., A.R. WYSS, J.J. FLYNN, C.C. III SWISHER, M.A. NORELL, F. ZAPATTA, M.C. MCKENNA y M.J. NOVACECK

1996 New evidence for late Mesozoic - early Cenozoic evolution of the Chilean Andes in the upper Tinguiririca valley (35° S), Central Chile. Journal of South American Earth Sciences, Vol. 9, Nº 2, p. 1–30.

CHARRIER, R., G. HÉRAIL, J.J. FLYNN, R. RIQUELME, M. GARCÍA, D. CROFT y A.R. WYSS

1999 Opposite thrust-vergencies in the Precordillera and Western Cordillera in northern Chile and structurally linked Cenozoic paleoenvironmental evolution. En: Actas 4º Simposio Internacional de Geodinámica Andina (ISAG). Göttingen, 155–158.

CHARRIER, R., G. HÉRAIL, J.J. FLYNN, R. RIQUELME, M. GARCÍA, D. CROFT y A.R. WYSS

2000 El Cordón Chapiquiña-Belén en el borde occidental del Altiplano chileno: significado paleogeográfico y contexto tectónico regional. En: Actas del IX Congreso Geológico Chileno. Puerto Varas, 763–767.

CHARRIER, R., O. BAEZA, S. ELGUETA, J.J. FLYNN, P. GANS, S.M. KAY, N. MUÑOZ, A.R. WYSS y E. ZURITA

2002 Evidence for Cenozoic extensional basin development and tectonic inversion south of the flat-slab segment, southern Central Andes, Chile (33°-36°S.L.). Journal of South American Earth Sciences, Vol. 15, p. 117–139.

CHARRIER, R., A.N. CHÁVEZ, S. ELGUETA, G. HÉRAIL, J.J. FLYNN, D.A. CROFT, A.R. WYSS, R. RIQUELME y M. GARCÍA

2005a Rapid tectonic and paleogeographic evolution associated with the development of the Chucal Anticline and the Chucal-Lauca Basin in the Altiplano of Arica, northern Chile. Journal of South American Earth Sciences, Vol. 19, p. 35–54.

CHARRIER, R., M. BUSTAMANTE, D. COMTE, S. ELGUETA, J.J. FLYNN, N. ITURRA, N. MUÑOZ, M. PARDO, R. THIELE y A.R. WYSS

2005b The Abanico Extensional Basin: Regional extension, chronology of tectonic inversion, and relation to shallow seismic activity and Andean uplift. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh. 236, (1-2), p. 43–47.

- CHARRIER, R., L. PINTO y M.P. RODRÍGUEZ
2007 Tectono-stratigraphic evolution of the Andean orogen in Chile, en: W. GIBBONS y T. MORENO (eds.), *Geology of Chile*, p. 21–114, Chapter 3; The Geological Society, London, Special Publication.
- CHARRIER, R., M. FARÍAS y V. MAKSAEV
2009 Evolución tectónica, paleogeográfica y metalogénica durante el Cenozoico en los Andes de Chile norte y central e implicaciones para las regiones adyacentes de Bolivia y Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, Vol. 65, Nº 1, p. 5–35.
- CHARRIER, R., D.A. CROFT, J.J. FLYNN, L. PINTO y A.R. WYSS
2012 Mamíferos fósiles cenozoicos en Chile: Implicancias paleontológicas y tectónicas. Continuación de investigaciones iniciadas por Darwin en América del Sur, en: A. VELOSO y A. SPOTORNO (eds.), *Darwin y la evolución: avances en la Universidad de Chile*, p. 281–316; Editorial Universitaria (Santiago).
- CHARRIER, R., G. HÉRAIL, L. PINTO, M. GARCÍA, R. RIQUELME, M. FARÍAS y N. MUÑOZ
2013 Cenozoic tectonic evolution in the Central Andes in northern Chile and west-central Bolivia. Implications for paleogeographic, magmatic and mountain building evolution. *International Journal of Earth Sciences* 102: 235–264.
- CIFELLI, R.L.
1991 A new adiantid litoptern (Mammalia) from the Miocene of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 119–125.
- CROFT, D.A., J.P. RADIC, E. ZURITA, R. CHARRIER, J.J. FLYNN y A.R. WYSS
2003 A Miocene toxodontid (Mammalia: Notoungulata) from the sedimentary series of the Cura-Mallín Formation, Lonquimay, Chile. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 30: 285–298.
- CROFT, D.A., J.J. FLYNN y A.R. WYSS
2004 Notoungulata and Litopterna of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *Fieldiana Geology (Field Museum of Natural History)* 50(1): 1–52.
- CROFT, D.A., J.J. FLYNN y A.R. WYSS
2007 A new basal glyptodontid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(4): 780–796.
- DE LA CRUZ, R., D. WELKNER, M. SUÁREZ y D. QUIROZ
2004 Geología del área oriental de las Hojas Cochrane y Villa O'Higgins. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago, Región de Aysén. Carta Geológica de Chile Nº 85, escala 1:250.000, 57 p.
- DUNAI, T.J., G. GONZÁLEZ y J. JUEZ-LARRÉ
2005 Oligocene-Miocene age of aridity in the Atacama Desert revealed by exposure dating of erosion-sensitive landforms. *Geology*, Vol. 33(4): 321–324.
- EMPERAIRE, J.
1988 Paisajes y hombres prehistóricos de la Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales*, Vol. 18, p. 79–94, Punta Arenas.
- FARÍAS, M., R. CHARRIER, D. COMTE, J. MARTINOD y G. HÉRAIL
2005 Late Cenozoic deformation and uplift of the western flank of the Altiplano: evidence from the depositional, tectonic, and geomorphologic evolution and shallow seismic activity (northern Chile at 19°30'S). *Tectonics*, Vol. 24, TC4001, doi:10.1029/2004TC001667.
- FERUGLIO, E.
1949-1950. Descripción geológica de la Patagonia. República Argentina, Ministerio de Industria y Comercio de la Nación, Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales, Buenos Aires, 3 volúmenes.
- FLINT, S.S., D.J. PRIOR, S.M. AGAR y P. TURNER
1994 Stratigraphical and structural evolution of the Tertiary Cosmelli Basin and its relationship to the Chile triple junction. *Journal of the Geological Society, London* 151: 251–268.
- FLYNN, J.J., L. MARSHALL, J. GUERRERO y P. SALINAS
1989 Geochronology of middle Miocene ("Friasian" Land Mammal Age) faunas from Chile and Colombia. Abstracts with Programs, Annual Meeting, Geological Society of America 21(6): p. A133.

- FLYNN, J.J. y C.C. SWISHER III
 1995 Chronology of the Cenozoic South American Land Mammal Ages; *In* W.A. Berggren, D.V. Kent y J. and Hardenbol (eds.), *Geochronology, Time-Scales, and Global Stratigraphic Correlation*, SEPM (Soc. for Sedimentary Geology) Special Publication No. 54, pp. 317–333.
- FLYNN, J.J. y A.R. WYSS
 1999 New marsupials from the Eocene-Oligocene transition of the Andean Main Range, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 533–549.
- FLYNN, J.J., A.R. WYSS, R. CHARRIER y C.C. SWISHER III.
 1995 An early Miocene anthropoid skull from the Chilean Andes. *Nature* 373: 603–607.
- FLYNN, J.J., D. CROFT, R. CHARRIER, G. HÉRAIL y A.R. WYSS
 2002a The first Cenozoic mammal fauna from the Chilean Altiplano. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(1): 200–206.
- FLYNN, J.J., M.J. NOVACEK, H.E. DODSON, D. FRASSINETTI, M.C. MCKENNA, M.A. NORELL, K.E. SEARS, C.C. SWISHER y A.R. WYSS
 2002b A new fossil mammal assemblage from the southern Chilean Andes: implications for geology, geochronology, and tectonics. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 285–302.
- FLYNN, J.J., A.R. WYSS, D.A. CROFT y R. CHARRIER
 2003 The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal “Age”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195(3-4): 229–259.
- FLYNN, J.J., D.A. CROFT, R. CHARRIER, A.R. WYSS, G. HÉRAIL y M. GARCÍA
 2005a New Mesotheriidae (Mammalia, Notoungulata, Typotheria), geochronology and tectonics of the Caragua area, northernmost Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 19: 55–74.
- FLYNN, J.J., D.A. CROFT, R.B. HITZ y A.R. WYSS
 2005b The Tapado Fauna (?Casamayoran SALMA), Abanico Formation, Tinguiririca Valley, central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 57A–58A.
- FLYNN, J.J., A.R. WYSS y R. CHARRIER
 2007 South America’s missing mammals. *Scientific American*, 295, p. 68–75.
- FLYNN, J.J., R. CHARRIER, D.A. CROFT, P.B. GANS, T.M. HERRIOTT, J.A. WERTHEIM y A.R. WYSS
 2008 Chronologic implications of new Miocene mammals from the Cura-Mallín and Trapa Trapa Formations, Laguna del Laja area, south central Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 26: 412–423.
- FLYNN, J.J., R. CHARRIER, D.A. CROFT y A.R. WYSS
 2012 Cenozoic Andean faunas: shedding new light on South American mammal evolution, biogeography, environments, and tectonics, en: B.D. PATTERSON y L.P. COSTA (eds.), Chapter 4, *Bones, clones and biomes: the extended history of recent neotropical mammals*, pp. 51–75; University of Chicago Press.
- FRASSINETTI, D. y V. COVACEVICH
 1999 Invertebrados fósiles marinos de la Formación Guadal (Oligoceno Superior–Mioceno Inferior) en Pampa Castillo, Región de Aysén, Chile. *Servicio Nacional de Geología y Minería, Boletín Vol. 51: 1–96.*
- FOCK, A.
 2005 Cronología y tectónica de la exhumación en el Neógeno de los Andes de Chile central entre los 33° y los 34°S. Tesis, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 179 p.
- FOCK, A., R. CHARRIER, M. FARÍAS Y M. MUÑOZ
 2006 Fallas de vergencia Oeste en la Cordillera Principal de Chile Central: Inversión de la cuenca de Abanico (33°–34°S). *Revista de la Asociación Geológica Argentina, Serie D, Publicación Especial* 10: 48–55.
- GANÁ, P. y R. WALL
 1997 Evidencias geocronológicas ⁴⁰Ar/³⁹Ar y K-Ar de un hiatus Cretácico Superior-Eoceno en Chile Central (33°–33°30’ S). *Revista Geológica de Chile* 24(2): 145–163.

- GARCÍA, M.
1996 Geología y estructura del borde del Altiplano occidental, en el área de Belén (Chile), Tesis de Pregrado, Departamento de Geología, Universidad de Chile, Santiago, 111 p.
- GARCÍA, M.
2002 Évolution Oligo-Miocène de l'Altiplano occidental (arc et avant-arc du Nord du Chili, Arica): Tectonique, volcanisme, sédimentation, géomorphologie et bilan érosion-sédimentation. Géologie Alpine, Université I de Grenoble, Mémoire H.S. N° 40, 118 p.
- GARCÍA, M., G. HÉRAIL y R. CHARRIER
1996 The Cenozoic forearc evolution in northern Chile: the western border of the Altiplano of Belén. En: Actas del 3er Internacional Simposio de Geodinámica Andina (ISAG). Saint Malo, 359-362.
- GARCÍA, M., M. GARDEWEG, G. HÉRAIL y C. PÉREZ DE ARCE
2000 La ignimbrita Oxaya y la Caldera Lauca: un evento explosivo de gran volumen del Mioceno Inferior en la Región de Arica (Andes Centrales, 18-19°S). En: Actas del IX Congreso Geológico Chileno. Puerto Varas, 286-290.
- GARCÍA, M., M. GARDEWEG, J. CLAVERO y G. HÉRAIL
2004 Hoja Arica. Región de Tarapacá. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago. Carta Geológica de Chile N° 84, 150 p.
- GAUPP, R., A. KÖTT y G. WÖRNER
1999 Paleoclimatic implications of Mio-Pliocene sedimentation in the high-altitude intra-arc Lauca basin of northern Chile. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 151: 79-100.
- GIAMBIAGI, L.B.
1999 Interpretación tectónica de los depósitos neógenos de la ceunca de antepaís del Alto Tunuyán, en la región del Río Palomares, Provincia de Mendoza. Revista de la Asociación Geológica Argentina 54: 361-374.
- GIAMBIAGI, L. B. y V.A.RAMOS
2002 Structural evolution of the Andes in a transitional zone between flat and normal subduction (33° 30'-33° 45'S), Argentina and Chile. Journal of South American Earth Sciences 15(1): 101-116.
- GIAMBIAGI, L.B., M.A. TUNIK y M. GHIGLIONE
2001 Cenozoic tectonic evolution of the Alto Tunuyán foreland basin above the transition zone between the flat and normal subduction segment (33°30'-34°S), western Argentina. Journal of South American Earth Sciences 14: 707-724.
- GODOY, E.
2011 Structural setting and diachronism in the Central Andean Eocene to Miocene volcano-tectonic basins. In: Salfity, J.A. y Marquillas, R.A. (eds) Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina. SCS, Salta, Argentina, p. 155-167.
- GONZÁLEZ, O. y M. VERGARA
1962 Reconocimiento geológico de la Cordillera de los Andes entre los paralelos 35(y 38(latitud S.: Instituto de Geología, Universidad de Chile, Santiago, Publicación N° 24, 121 p.
- GREGORY-WODZICKI, K.
2000 Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. Geological Society of America Bulletin 112(7): 1091-1105.
- GREGORY-WODZICKI, K.
2002 A late Miocene subtropical-dry flora from the northern Altiplano, Bolivia. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 180: 331-348.
- GREGORY-WODZICKI, K., W.C. MACINTOSH y K. VELÁZQUEZ
1998 Climatic and tectonic implications of the late Miocene Jakokhota flora, Bolivian Altiplano. Journal of South American Earth Sciences, Vol 11(6): 533-560.
- HEMMER, A.
1935 Sobre la presencia de *Astrapotherium magnum* Ameghino en los estratos de Palomares en la región Magellanes. Boletín Minas y Petróleo (Santiago de Chile), Vol. 5(52): p. 534.

HÉRAIL, G. y R. RIQUELME

1997 Estructuras de crecimiento sinsedimentario y de reactivación tectónica cenozoicas en la Región de Chucal (Altiplano de Chile). Implicaciones tectónicas. En: Actas del VIII Congreso Geológico Chileno. Antofagasta, 90–94.

HERRIOTT, T.M.

2006 Stratigraphy, structure, and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology of the southeastern Laguna del Laja area: Implications for the mid-late Cenozoic evolution of the Central Chilean Andes near 37.5°S, Chile. Tesis de Magister, Department of Earth Science, University of California.

HERRIOTT, T.M., R. CHARRIER, D.A. CROFT, J.J. FLYNN, P.B. GANS, J.A. WERTHEIM y A.R. WYSS

2006 Geologic mapping, sedimentology, structure, and $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology of the southeast Laguna del Laja area, Central Andes, Chile (37°30' S 71°15' W). GSA Specialty Meetings Abstracts with Programs, No. 2, p. 66–67.

HERVÉ, F., V. FAÚNDEZ, M. CALDERÓN, H-J. MASSONNE y A. WILLNER

2007 Metamorphic and plutonic basement complexes, en: W. GIBBONS y T. MORENO (eds), The Geology of Chile, Chapter 2, pp. 5–19; The Geological Society (London).

HITZ, R.H., J.J. FLYNN y A.R. WYSS

2006 New basal Interatheriidae (Tyotheria, Notoungulata, Mammalia) from the Paleogene of central Chile. American Museum Novitates 3520: 1–32.

JORDAN, T.E., W.M. BURNS, R. VEIGA, F. PÁNGARO, P. COPELAND, S. KELLEY, y C. MPODOZIS

2001 Extension and basin formation in the Southern Andes caused by increased convergence rate: A mid-Cenozoic trigger for the Andes. Tectonics 20(3): 308–324.

KLOHN, C.

1960 Geología de la Cordillera de los Andes de Chile Central, Provs. de Santiago, Colchagua y Curicó. Instituto de Investigaciones Geológicas, Santiago, Boletín N° 8, 95 p.

KÖTT, A., R. GAUPP y G. WÖRNER

1995 Miocene to recent history of the Western Altiplano in northern Chile revealed by lacustrine sediments of the Lauca Basin (18°15'/18°40'S-69°30'/69°05'W), Geologische Rundschau, 84: 770–780.

KRAGLIEVICH, L.

1930 La formación Friaseana (del Río Frías, Río Fénix, Laguna Blanca, etc., y su fauna de mamíferos). Physis (Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales) 10: 127–161.

LUNA, D.A., J.J. FLYNN, D.A. CROFT y A.R. WYSS

2011a Endemic South American ungulate (Mammalia) fossils from the Laguna del Laja Region, Andean Main Range, Central Chile. Ameghiniana 48(4): R126–R127.

LUNA, D.A., J.J. FLYNN, D.A. CROFT y A.R. WYSS

2011b Endemic South American Ungulate (Mammalia) Fossils from the Laguna del Laja Region, Andean Main Range, Central Chile. Abstracts with Program. En: Actas del IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. San Juan, 21–24.

LUNA, D.A., J.J. FLYNN, D.A. CROFT y A.R. WYSS

2013 Taxonomy, biogeography, and phylogeny of Miocene endemic South American ungulates (Mammalia) from the Laguna del Laja Region, Andean Main Range, Central Chile. Journal of Vertebrate Paleontology, SVP Program and Abstracts Book 2013, p. 166.

MCKENNA, M.C., A.R. WYSS y J.J. FLYNN

2006 Paleogene pseudoglyptodont xenarthrans from central Chile and Argentine Patagonia. American Museum Novitates 3536: 1–18.

MADDEN, R.H.

1990 Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile. Tesis de Doctorado, Duke University, 407 pp.

- MADDEN, R.H., J. GUERRERO, R.F. KAY, J.J. FLYNN, C.C. III SWISHER y A.W. WALTON
1997 The Laventan Stage and Age, en: R.F. KAY, R.H. MADDEN, R.L. CIFELLI, y J.J. FLYNN (eds.), Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia, pp. 499–519; Smithsonian Institution Press (Washington, D.C.).
- MARQUARDT, C., N. BLANCO, E. GODOY, A. LAVENU, L. ORTLIEB, M. MARCHANT y N. GUZMÁN
2000 Estratigrafía del Cenozoico Superior en el área de Caldera (26°45'–28°S), III Región de Atacama, Chile. En: Actas del IX Congreso Geológico Chileno. Puerto Varas, 504–508.
- MARSHALL, L.G.
1990 Fossil marsupials from the type Friasian land mammal age (Miocene), Alto Río Cisnes, Aysén, Chile. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 17(1): 19–55.
- MARSHALL L.G. y P. SALINAS
1989-1990 Vertebrados continentales del Mioceno Inferior de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia*, Ser., Ciencias Naturales 19(1): 27–38, Punta Arenas.
- MARSHALL, L.G. y P. SALINAS
1990 Stratigraphy of the Río Frías Formation (Miocene), along the Alto Río Cisnes, Aysén, Chile. *Revista Geológica de Chile* 17(1): 57–87.
- MARSHALL, L.G., P. SALINAS y M. SUÁREZ
1990 *Astrapotherium* sp. (Mammalia, Astrapotheriidae) from Miocene strata along the Quepuca River, central Chile. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 17(2): 215–221.
- MELNICK, D.
2006 Neogene tectonic evolution of the Neuquén Andes western flank (37–39°S), en: S.M. KAY, V.A. RAMOS (eds.), Evolution of an Andean margin: A tectonic and magmatic view from the Andes to the Neuquén Basin (35°–39°S lat). *Special Paper Geological Society of America* 407: 73–95.
- MUÑOZ, J. y H. NIEMEYER
1984 Hoja Laguna del Maule, Regiones del Maule y del Bio-Bio. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago, Chile, Carta N° 64, 1:250.000, 98 p.
- MUÑOZ, N.
1991 Marco geológico y estratigráfico de un sistema fluvio-lacustre Paléogeno, Altiplano de Arica, Norte de Chile. En: Actas del VI Congreso Geológico Chileno. Viña del Mar, 201–204.
- MUÑOZ, N. y R. CHARRIER
1996 Uplift of the western border of the Altiplano on a west-vergent thrust system, Northern Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 9(3-4): 171–181.
- MUÑOZ-SÁEZ, C., L. PINTO, R. CHARRIER y T. NALPAS
2014 Influence of depositional load on the development of a shortcut fault system during inversion of an extensional basin: The Eocene-Oligocene Abanico Basin case, central Chile Andes (33°–35°S). *Andean Geology*, 41(1): 1–28.
- NARANJO, J.A. y R. PASKOFF
1985 Evolución cenozoica del piedemonte andino en la Pampa del Tamarugal, norte de Chile (18°–21° S). En: Actas del IV Congreso Geológico Chileno. Antofagasta, 149–164.
- NIEMEYER, H. y J. MUÑOZ
1983 Hoja Laguna de la Laja, Región del Bío-Bío. Servicio Nacional de Geología y Minería, Santiago, Chile, Carta N° 52, 1:250.000, 52 p.
- NIEMEYER, H., J. SKARMETA, R. FUENZALIDA y W. ESPINOSA
1984 Hojas Península de Taitao y Puerto Aysén. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Nos. 60-61, 80 pp. + 1 mapa.
- ORTIZ JAUREGUIZAR, E., R.H. MADDEN, M.G. VUCETICH, M. BOND, A.A. CARLINI, F. GOIN, G.J. SCILLATO-YANÉ y S. VIZCAÍNO
1993 Un análisis de similitud entre las faunas de la “Edad-Mamífero Friasense.” En: XI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Plata, p. 74.

- PASCUAL, R., E. ORTEGA HINOJOSA, D. GONDAR y E. TONNI
1965 Las Edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio Bonaerense. *Anales del Comité de Investigaciones Científicas* (Buenos Aires) 6: 165-193.
- PASCUAL, R. y O.E. ODREMAN RIVAS
1971 Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8(3-4): 372-412.
- PASCUAL, R. y O.E. ODREMAN RIVAS
1973 Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de Mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. En: *Actas del 5º Congreso Geológico Argentino*. 293-338.
- PLOSZKIEWICZ, J.V. y V.A. RAMOS
1977 Geología de la Sierra de Payaniyeu, Provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 32(3): 209-226.
- RADIC, J.P., L. ROJAS, A. CARPINELLI y E. ZURITA
2002 Evolución tectónica de la Cuenca de Cura-Mallín, región cordillerana chileno argentina (36°30'-39°00'S). En: *Actas del 15º Congreso Geológico Argentino*. El Calafate, 233-237.
- RAMOS, V.A.
1976 Estratigrafía de los Lagos La Plata y Fontana, Provincia de Chubut; Republica Argentina. En: *Actas del I Congreso Geológico Chileno*. Santiago, 43-64
- RAMOS, V.A.
1981 Descripción geológica de la Hoja 47ab Lago Fontana, Provincia del Chubut. Servicio Geológico Nacional, Buenos Aires, Boletín 183, 130 p.
- REGUERO, M.A., D.A. CROFT, J.J. FLYNN y A.R. WYSS
2003 Small archaeohyracids (Tyotheria, Notoungulata) from Chubut Province, Argentina and Central Chile: Implications for trans-Andean temporal correlation. *Fieldiana (Geology New Series)* N° 48, pp. 1-17.
- RIQUELME, R. y G. HÉRAIL
1997 Discordancias progresivas en el Cenozoico Superior del borde occidental del Altiplano de Arica: implicancias tectónicas. En: *Actas del VIII Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 205-209.
- ROJO, M.
1985 Un aporte al conocimiento del Terciario marino: Formación Bahía Inglesa. En: *Actas del IV Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 514-533.
- ROTH, S.
1908 Beiträge zur Gliederung der Sedimentabdeckungen in Patagonien in der Pampas Region. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, Stuttgart 26: 92-150.
- ROTH, S.
1925 Investigaciones geológicas de la región norte de la Patagonia durante los años 1897 a 1899. IV. La región al Sudeste del Rfo Corcovado hasta el Lago Fontana. *Revista Museo de La Plata* 28: 146-180.
- RUBILAR, A.
1994 Diversidad ictiológica en depósitos continentales miocenos de la Formación Cura-Mallín, Chile (37-39°S): implicancias paleogeográficas. *Revista Geológica de Chile* 21(1): 3-29.
- SALINAS, P., C. VILLARROEL, L. MARSHALL, P. SEPÚLVEDA y N. MUÑOZ
1991 *Tyotheriopsis* sp. (Notoungulata, Mesotheriidae), mamífero del Mioceno Superior en las cercanías de Belén, Arica, Norte de Chile. En: *Actas del VI Congreso Geológico Chileno*. Viña del Mar, 314-317.
- SELLÉS, D.
2000 La relación discordante entre las Formaciones Abanico y Las Chilcas en la localidad de Angostura: implicancias regionales. En: *Actas del IX Congreso Geológico Chileno*. Puerto Varas, 555-558.
- SELLÉS, D. y P. GANA
2001 Geología del área Talagante- San Francisco de Mostazal, Regiones Metropolitana de Santiago y del Libertador General Bernardo O'Higgins. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile N° 74, 30 p.

- SHOCKEY, B.J., J.J. FLYNN, D.A. CROFT, P. GANS y A.R. WYSS
2012 New leontiniid Notoungulata (Mammalia) from Chile and Argentina: comparative anatomy, character analysis, and phylogenetic hypotheses. *American Museum Novitates* 3737: 1–64
- SIMPSON, G.G.
1940 Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 83(5):. 649–709.
- SIMPSON, G.G.
1941 A Miocene sloth from southern Chile. *American Museum Novitates*, No. 1156: 1–6.
- SIMPSON, G.G.
1971 The evolution of marsupials in South America. *Anais de Académia Brasileira de Ciências* 43: 1–118.
- SUÁREZ, M. y C. EMPARAN
1995 The stratigraphy, geochronology and paleophysiography of a Miocene fresh-water interarc basin, southern Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 8: 17–31.
- SUÁREZ, M. y C. EMPARAN
1997 Hoja Curacautín, Regiones de Araucanía y Bío-Bío, escala 1:250.000, Carta geológica de Chile, Santiago, Servicio Nacional de Geología y Minería, N° 71, 105 p.
- SUÁREZ, M. y R. DE LA CRUZ
2000 Tectonics in the eastern central Patagonian Cordillera (45°30'–47°30'S). *Journal of the Geological Society, London* 157: 995–1001.
- SUÁREZ, M., C. EMPARAN, R. WALL, P. SALINAS, L.G. MARSHALL y A. RUBILAR
1990 Estratigrafía y vertebrados fósiles del Mioceno del Alto Bío-Bío, Chile Central (38°–39°S). En: *Actas 2° Simposio sobre el Terciario de Chile Central*. 311–324.
- TAUBER, A.A.
1997a. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34(4): 413–426.
- TAUBER, A.A.
1997b Paleoecología de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34(4): 517–529.
- THIELE, R.
1980 Hoja Santiago, Región Metropolitana. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile N° 29, 21p.
- VALENZUELA-TORO, A., S. SOTO-ACUÑA, R.E. YURY-YÁÑEZ, C. HOSPITALECHE y M.E. SUÁREZ
2013 Una nueva localidad con vertebrados marinos del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa en Bahía Salado, Atacama, Norte de Chile. En: *Actas III Simposio de Paleontología en Chile*. Punta Arenas, 181–183.
- VUCETICH, M.G.
1984 Los roedores de la edad Friasense (Mioceno medio) de Patagonia. *Revista del Museo de la Plata (Nueva Serie)* 8 (Paleontología 50): 47–126.
- VUCETICH, M.G., M.M. MAZZONI y U.F.J. PARDIÑAS
1993 Los roedores de la Formación Collón Curá (Mioceno medio) y la Ignimbrita Pilcaniyeu, Cañadón del Tordillo, Neuquén. *Ameghiniana* 30: 361–381.
- WALFORD, B., K. HAMMERSCHMIDT y G. WÖRNER
1995 New Ar/Ar ages from Tertiary volcanics in the North Chilean Andes (18° S): Implications for tectonic and magmatic evolution, *Terra Abstracts, Terra Nova* 7: p. 353.
- WILLIS, K.J. y J.C. MCELWAIN
2002. The Evolution of Plants. *Annals of Botany* 90: 678–679.
- WÖRNER, G., K. HAMMERSCHMIDT, F. HENJES-KUNST, J. LEZAUN y H. WILKE
2000 Geochronology (40 Ar/ 39AR, K-Ar and He-exposure ages) of Cenozoic magmatic rocks from Northern Chile (18°–22°S): implications for magmatism and tectonic evolution of central Andes. *Revista Geológica de Chile*, 27(2): 205–240.

- WYSS, A.R., M.A. NORELL, J.J. FLYNN, M.J. NOVACEK, R. CHARRIER, M.C. MCKENNA, D. FRASSINETTI, P. SALINAS y J. MENG
1990 A new early Tertiary mammal fauna from central Chile: implications for stratigraphy and tectonics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 10(4): 518–522.
- WYSS, A.R., J.J. FLYNN, M.A. NORELL, C.C. III SWISHER, R. CHARRIER, M.J. NOVACEK y M.C. MCKENNA
1993 South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature*. 365, N° 6445: 434–437.
- WYSS, A.R., J.J. FLYNN, M.A. NORELL, C.C. III SWISHER, M.J. NOVACEK, M.C. MCKENNA y R. CHARRIER
1994 Paleogene Mammals from the Andes of Central Chile: A preliminary taxonomic, biostratigraphic, and geochronologic assesment. *American Museum Novitates*:3098: 1–31.

CETÁCEOS FÓSILES DE CHILE: CONTEXTO EVOLUTIVO Y PALEOBIOGEOGRÁFICO

CAROLINA S. GUTSTEIN (1, 2), FANNY E. HORWITZ (3), ANA M. VALENZUELA-TORO (1, 4) y CONSTANZA P. FIGUEROA-BRAVO (1)

(1) Red Paleontológica U. Chile, Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile; sscarolina@gmail.com, fbconstanza@gmail.com

(2) Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, P.O. Box 37012, Washington DC, 20013-7012, U.S.A.

(3) Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Barrio Universitario, Concepción, Región del Bío Bío, Chile; fannyhorwitz@gmail.com

(4) Laboratorio de Ecofisiología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile; avalenzuela.toro@gmail.com

RESUMEN

El registro geológico marino de Chile es extenso, evidenciando muchos períodos en donde la mayor parte de su territorio estuvo cubierto por océanos o mares epicontinentales someros. En consecuencia, los taxa de vertebrados marinos (ej.: cocodrilos marinos, plesiosaurios, ictiosaurios, elasmobranchios, pinnípedos, cetáceos) son una parte importante del patrimonio paleontológico de Chile, siendo muy abundantes, tanto en número, como en diversidad de formas, aportando valiosa información estratigráfica y paleobiogeográfica. Debido a esa abundancia, el registro fósil de cetáceos ha sido documentado en la literatura desde la última parte del siglo XIX por el naturalista Rodolfo A. Philippi quien describió taxa nuevos como *Neobalaena simpsoni*, (Ancud, Región de Los Lagos; Mysticeti) y *Delphinus domeykoi* (costa central, La Cueva; Odontoceti), aunque estos no sean válidos actualmente. La casi totalidad de los registros formales en la literatura provienen de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Plioceno Tardío, Región de Atacama) con 17 taxa de misticetos (ballenas barbadas) y odontocetos (marsopas, delfines, orcas, cachalotes, zifios). Dentro de los odontocetos, se destaca la superfamilia Iniioidea (grupo que incluye actualmente al bufeo del Amazonas, *Inia* spp.) representada por cráneos, dientes y perióticos. También están presentes cráneos de la familia Phocoenidae, dientes de Physeteridae, Ziphiidae y Delphinidae. La Formación Coquimbo (Mioceno Tardío-Plioceno, Región de Coquimbo) presenta mayoritariamente registros de Mysticeti y un espécimen de Pontoporiidae, familia estrechamente relacionada a los bufeos y que actualmente está reducida a una especie que habita aguas costeras y estuarinas del Atlántico Sur. En el área de Navidad (Región de O'Higgins), la Formación Rapel (=Fm. Navidad para algunos autores) presenta un fragmento de rostro articulado con dientes asignado a Physeteridae. Hasta el momento no hay registros, en la literatura, de cetáceos en el Neógeno marino de las Formaciones Ranquil y Lincai, aunque probablemente se necesitan campañas de prospección y estudios sistemáticos. En resumen, la Región de Atacama presenta el 85% de los registros de Chile. Lo que en términos del registro sudamericano, corresponde al 50% de las familias registradas en la última revisión (1996).

Palabras clave: Cetacea, Neógeno, Mysticeti, Odontoceti, Chile.

ABSTRACT

The marine geological record of Chile is extensive, showing many periods where most of its territory was covered by shallow shelf seas or oceans. Consequently, marine vertebrate taxa (e.g. marine crocodiles, plesiosaurs, ichthyosaurs, elasmobranchs, seals, whales) are an important part of the paleontological heritage of Chile, being very abundant, both in number and diversity of forms, providing valuable stratigraphic and paleobiogeographic information. Because of this abundance, the fossil record of cetaceans has been documented in the literature since the late XIX century by the naturalist Rodolfo A. Philippi who described new taxa as *Neobalaena simpsoni* (Ancud, Los Lagos Region; Mysticeti) and *Delphinus domeykoi* (Central Coast, La Cueva, Odontoceti), although these are not currently

valid. Almost all records in the formal literature are from Bahía Inglesa Formation (Middle Miocene-Pliocene, Atacama Region) with 17 taxa of mysticetes (baleen whales) and Odontoceti (porpoises, dolphins, killer whales, sperm whales, beaked whales). Within odontocetes, the super-family Iniioidea stands out (a group that today includes the Amazon dolphin, *Inia* spp.) represented by skulls, teeth and periotics. Phocoenidae skulls, Physeteroidea teeth and periotics, Ziphiidae and Delphinidae teeth are also present. The Coquimbo Formation (Late Miocene-Pliocene, Coquimbo Region) presents mostly Mysticeti records and a specimen of Pontoporiidae, family closely related to dolphins and that is currently restricted to one specie that inhabits coastal and estuarine waters of the South Atlantic. In the area of Navidad (O'Higgins Region), the Rapel Formation (= Navidad Fm. for some authors) has a fragmented articulated rostrum with teeth assigned to Physeteridae. So far, there are no records in the literature of cetaceans in the marine Neogene of Ranquil and Lincai Formations, although field work and systematic research studies are probably needed. In summary, the Atacama region has 85% of the records in Chile. So, in terms of the South American record, it corresponds to 50% of the families registered in the latest revision (1996).

Key words: Cetacea, Neogene, Mysticeti, Odontoceti, Chile.

INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente, el Orden Cetacea Brisson 1762, incluye al Suborden Archaeoceti (ballenas extintas y formas anfibias), Mysticeti (ballenas con barbas) y Odontoceti (delfines, marsopas y cachalotes; Van Valen 1968). Otros ordenamientos en categorías lineanas han sido propuestos, como por ejemplo, la del orden Cetartiodactyla (O'Leary y Gatesy 2008), que incluiría a los cetáceos como grupo hermano de los artiodáctilos. De la misma manera, se han acuñado términos basados en el Phylocode (nomenclatura establecida por grupos definidos cladísticamente, Cantino y de Queiroz 2006), tales como: Cetancodonta (Arnason *et al.* 2000), para agrupar a los cetáceos y su grupo hermano Hipopotamidae; y Cetaceomorpha (Spaulding *et al.* 2009), para definir a los cetáceos corona (modernos) a su vez definidos como los Cetacea y todos los clados extintos más relacionados a los cetáceos que a cualquier otro grupo viviente. No obstante, independientemente de la nomenclatura propuesta, el clado que define a los Cetacea es considerado un grupo monofilético.

Los arqueocetos empezaron su notable incursión al ambiente acuático en el mar de Tethys (antiguo mar ubicado en el hemisferio norte, en lo que hoy es Europa) durante el Eoceno Temprano (aproximadamente 50 Millones de años atrás; M.a.). En años recientes, se ha incrementado notablemente el registro fósil de este grupo, mostrando de manera evidente, la transformación de artiodáctilos terrestres (mamíferos con número par de dedos en las extremidades) en "ballenas" completamente acuáticas, siendo considerado uno de los casos de macroevolución mejor representados en el registro fósil (Thewissen y Bajpai 2001). Según Eldredge (1991), esto se debe a la rápida diversificación de especies y modificaciones morfológicas, en respuesta a las oportunidades ecológicas que se dieron durante su transición terrestre-acuática.

A través del Eoceno, existían muchas formas de arqueocetos que empezaron a extender su distribución inicial restringida hasta alcanzar todos los océanos del planeta. La diversidad de formas es notable, desde animales grandes y cuadrúpedos, como *Ambulocetus natans* Thewissen, Madar y Hussain (1996) hasta los gráciles remingtonocétidos (Eoceno Medio), como *Remingtonocetus harudiensis* (Kumar y Sahni 1986). Esta diversidad de formas debió reflejar diferentes "modos de vida": los primeros probablemente cazaban vertebrados terrestres que se acercaran a cuerpos de agua como bahías y estuarios, similar a la manera de caza de los cocodrilos en los márgenes de ambientes marinos y dulce-acuícolas; mientras que los últimos, eran de pequeño tamaño, poseedores de un hocico largo y delgado, que habitaron mares someros sobre el actual territorio de Pakistán, constituyendo un linaje que es muy distinto al plan corporal de los cetáceos modernos, siendo un ejemplo de la diversificación y recambio taxonómico en la evolución de los arqueocetos durante el Eoceno, no formando parte de la rama que origina a las ballenas y delfines modernos. Esta diversificación de los primeros cetáceos se relaciona con el cambio transicional y progresivo de un hábitat terrestre a ambientes oceánicos, y a los cambios en su locomoción y mecanismos auditivos (Gingerich 2005).

Los Pakicetidae fueron considerados las primeras ballenas, debido a que fueron encontrados en sedimentos marinos eocénicos y presentan marcas del desarrollo de sinus aéreos del pterigoide, en los huesos de basicráneo¹, esto permite inferir que, en los taxones fósiles, debieron poseer cierto aislamiento acústico del oído medio e interno, carácter esencial y determinante de las primeras “ballenas” (Luo y Gingerich 1999). Sin embargo, según estudios recientes, incluso sus ancestros podrían ser de hábitos acuáticos, como es el caso del raoéllido *Indohyus* (Thewissen *et al.* 2007), que poseía un engrosamiento en la bula timpánica (*involucrum*) y los huesos osteocleróticos (con médula reducida) así como todos los mamíferos acuáticos y semi-acuáticos actuales. De esta manera, para estos autores, el origen de la modificación morfológica que se dio en el linaje de los cetáceos, fue el reflejo del cambio a una dieta acuática y depredatoria, y no del cambio de medio simplemente, debido a que sus ancestros ya tenían el hábito acuático.

Las relaciones filogenéticas de Cetacea dentro de Mammalia, y de los clados dentro de Cetacea, son constantemente debatidas en la literatura (Agnarsson y May-Collado 2008, Thewissen *et al.* 2007, Gatesy *et al.* 1999, Geisler y Sanders 2003, Gingerich *et al.* 1983, Milinkovitch *et al.* 1993, 1994, 1995, Kellogg 1928, Spaulding *et al.* 2009, Geisler *et al.* 2011, Uhen *et al.* 2011). Entre las evidencias utilizadas, están los caracteres morfológicos y moleculares, que han sido interpretados por diferentes autores, sugiriendo distintas hipótesis de relación (ver Figuras 1, 2 y 3). Relaciones entre Archaeoceti (Cetacea) y Mesonychia (condilartros extintos), como grupos-hermanos relacionados al clado Artyodactyla (O’Leary y Gatesy 2008); o entre Archaeoceti y Artyodactyla, como grupos-hermanos (Gingerich *et al.* 1983, O’Leary y Geisler 1999, Thewissen *et al.* 1998, Thewissen y Madar 1999). Gingerich (2001) y Thewissen *et al.* (2001) consideran a Cetacea como un grupo monofilético y hermano de Artyodactyla, dada la estrecha relación entre Archaeoceti y *Diacodexis* (un artiodáctilo primitivo). Por otro lado, el clado Hippopotamidae, también ha sido propuesto como grupo hermano de Cetacea (Thewissen y Williams 2002, Thewissen *et al.* 2007, Gatesy 1997, Gatesy *et al.* 1999, Gatesy y O’Leary 2001, Nikaido *et al.* 1999, Ursing y Arnason 1998), lo que formaría el clado Cetartiodactyla y, consecuentemente, caracterizaría a Artiodactyla como parafilético. Esa hipótesis fue basada principalmente en análisis filogenéticos moleculares, pero que también vienen siendo discutida con base en caracteres morfológicos (Geisler y Uhen 2003) y con análisis de evidencia total (Geisler *et al.* 2011). La morfología de *Indohyus* Thewissen *et al.* (2007), corrobora, al menos en parte, esta hipótesis.

Uhen (2008) ha propuesto una nomenclatura taxonómica para los grupos de arqueocetos, incluyendo: Pakicetidae, *Ambulocetus*, Remingtonocetidae, Protocetidae (parafilético) y los más derivados Pelagiceti (Basilosauridae y demás). Recientes hallazgos en Perú, indican la presencia y diversidad de arqueocetos (un espécimen atribuido a Protocetidae y tres géneros nuevos de Pelagiceti; Martínez-Cáceres y Muizon 2011, Uhen *et al.* 2011) en el Pacífico Sur en una temprana edad (Eoceno Medio). Estos nuevos registros cambian, una vez más, la interpretación paleobiogeográfica del grupo, sobretodo en el caso de Protocetidae que era hasta entonces considerado exclusivo del hemisferio norte.

Diversos análisis cladísticos discuten la posición de Cetacea dentro de Artiodactyla, teniendo como grupo-hermano los raoéllidos, hipopótamos o mesoníquidos (Spaulding *et al.* 2009), todos artiodáctilos, entretanto, apenas los mesoníquidos son carnívoros. Gatesy *et al.* (2013) compusieron una super matriz que promete reconciliar las evidencias moleculares y paleontológicas, ofreciendo una revisión incluyente de ambas. De esta manera pudieran confirmar la evolución muy temprana (~ 60 M.a.) dentro de Cetacea de caracteres tradicionales como astrágalo con doble polea (trochlea), penis fibroelástico y estómago multicámaras. Estos caracteres fueron seguidos por la pérdida de pelos y glándulas sebáceas, habilidad de procrear y crear a la prole en el agua, caracteres relacionados al hábito acuático y compartidos con Hippopotamidae. Según este análisis, que considera la evolución del linaje que origina a los grupos modernos de cetáceos (grupo corona), en los siguientes 20 M.a. habría ocurrido una serie de cambios morfológicos tales como, la adquisición del involucrum (porción densa y espesa del timpánico que posibilita el equilibrio 1. La porción ventral del cráneo, incluye los esfenoides, basioccipital y pterigoides, y complejo periótico-timpánico. Las marcas de la expansión de los sinus del pterigóideos se encuentran alrededor del complejo periótico-timpánico, crestas basioccipitales y basiesfenoides. En algunos delfines modernos y marsopas se encuentran expandidos hasta el maxilar y frontal, alrededor de la cavidad ótica.

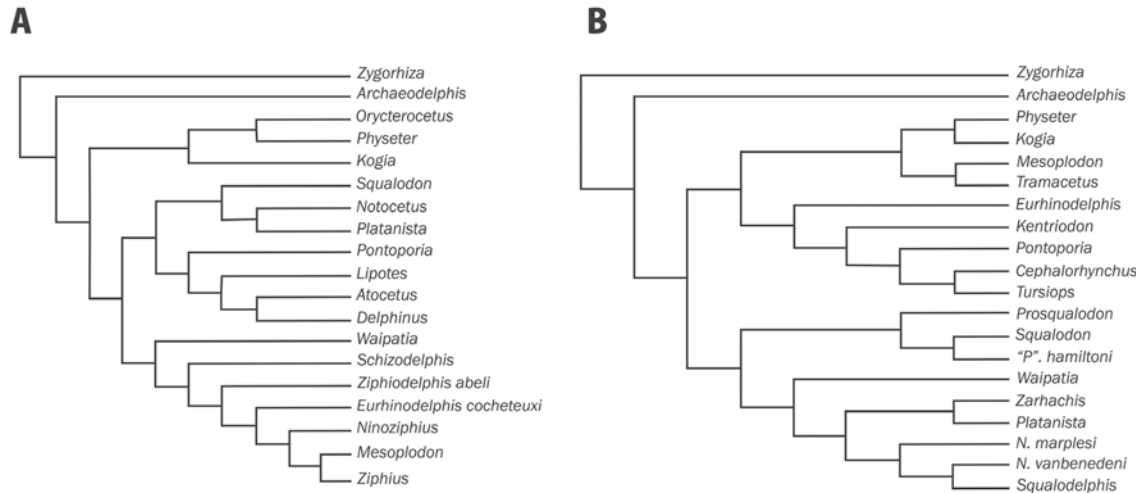


FIGURA 1. Hipótesis de relación filogenética en Cetacea, con énfasis en odontocetos:

A) Modificado de Lambert 2005; B) Modificado de Fordyce 1994.

de impedancias en un medio acuático), la simplificación de la dentición, el desarrollo de una aleta caudal robusta, la presencia de un foramen mandibular grande, transición al ambiente marino, la presencia de vértebras cervicales cortas y comprimidas, separación de la pelvis y la columna vertebral, migración de las narinas a una posición posterior, reducción de las extremidades posteriores en elementos vestigiales, reducción de la flexión del codo, entre otros.

Si bien la evolución temprana de los arqueocetos ha sido bastante estudiada, aspectos aún poco entendidos son la filogenia de las ballenas y de los delfines modernos, los Neoceti (Fordyce y Muizon 2001). Neoceti, que incluye a los cetáceos modernos y sus ancestros, surge en el Oligoceno-Mioceno (35-25 M.a. aproximadamente) pero su origen filogenético aún es controvertido y las relaciones entre las diferentes familias permanece incierta en muchos casos. En su revisión de los taxa oligocenos de Cetacea, Whitmore y Sanders (1977) señalaron que existen pocos registros, pero éstos están ampliamente distribuidos en el mundo. En las últimas décadas, nuevos hallazgos fósiles, principalmente de especímenes mejor preservados, posibilitaron la descripción de nuevos taxa oligoceno-miocenos (Fordyce 1994, 2002, Muizon 1987) que hoy son cruciales para el entendimiento de la evolución de los cetáceos modernos (grupos vivientes). En esa etapa, ya se empieza a tener un panorama amplio acerca de la evolución de los Neoceti. *Simocetus rayi* Fordyce, 2002, *Waipatia mauhereana* Fordyce, 1994 y *Notocetus vanbenedeni* Muizon, 1987, son ejemplos de especies descritas en los últimos 25 años y que cambiaron la interpretación evolutiva de los odontocetos, pasando de un grupo unido por caracteres dentales plesiomórficos, los squalodontidos, a una visión más integradora de la morfología craneal, como el levantamiento del vértex y el desplazamiento hacia posterior de los forámenes del nervio trigémino. Características morfológicas faciales relacionadas a la capacidad de ecolocalizar, la que es observada en los cráneos de odontocetos basales, como es el caso de *Simocetus rayi* (Fordyce 2002). La radiación y tendencias morfológicas de los neocetos están directamente relacionadas a la apertura de nichos ecológicos originados por la modificación de los sistemas oceánicos y su productividad durante la transición Eoceno-Oligoceno (Lindberg y Pyenson 2007, Marx y Uhen 2010, Clementz *et al.* 2014).

Actualmente, los registros fósiles de cetáceos del Neógeno han cobrado importancia por ser un evento evolutivo clave para la filogenia y clasificación sistemática del clado Cetacea. Durante el Mioceno Medio, tanto odontocetos como mysticetos presentaron una extensiva diversificación en el Océano Austral (Uhen 2007), como resultado de un aumento en la producción de diatomeas, impulsado por el incremento en la surgencia (Marx y Uhen 2010) y la mezcla de aguas profundas inducidas por la Corriente Circumpolar

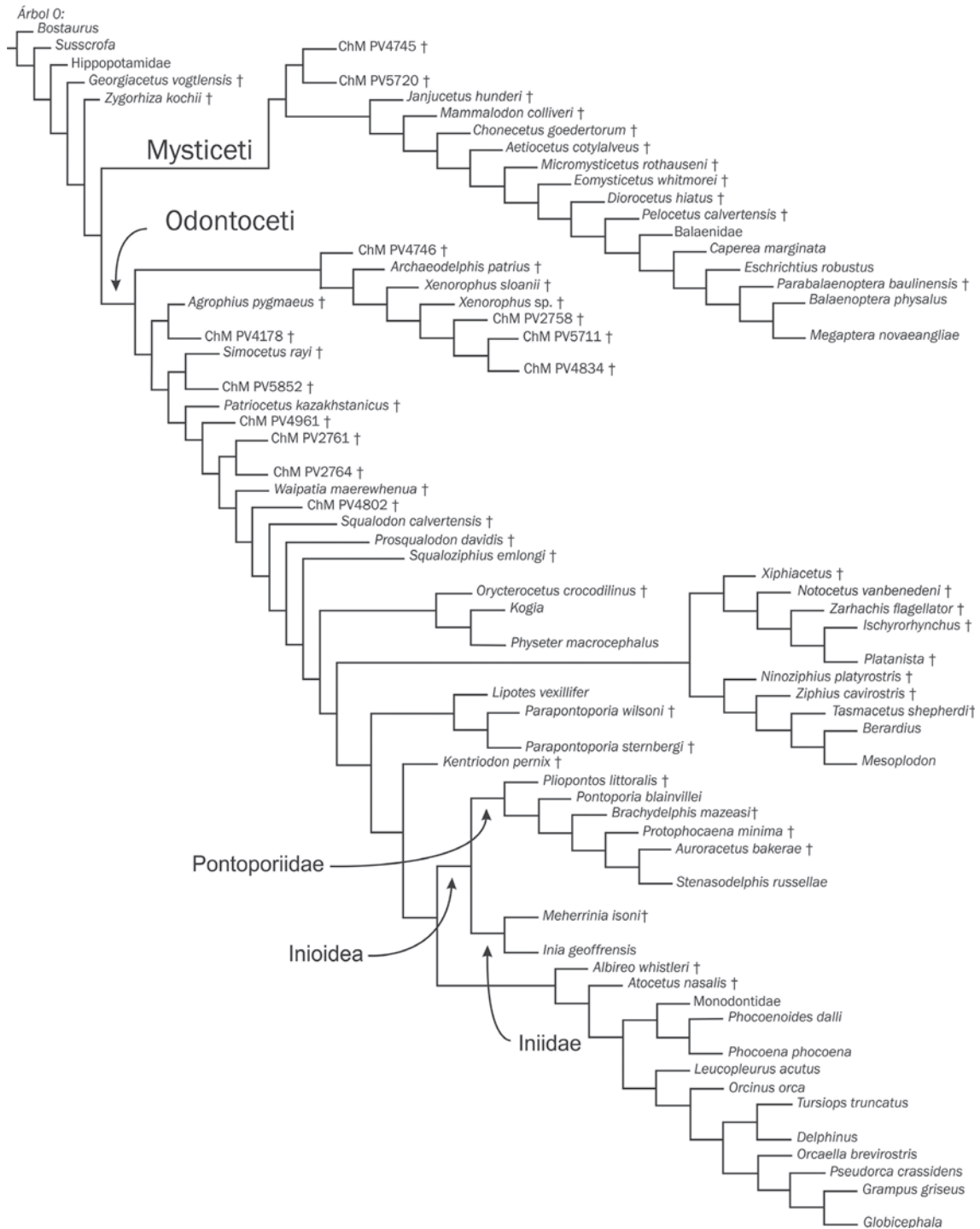


FIGURA 2. Hipótesis de relación filogenética en Cetacea, con énfasis en odontocetos. Modificado de Geisler *et al.* 2012.

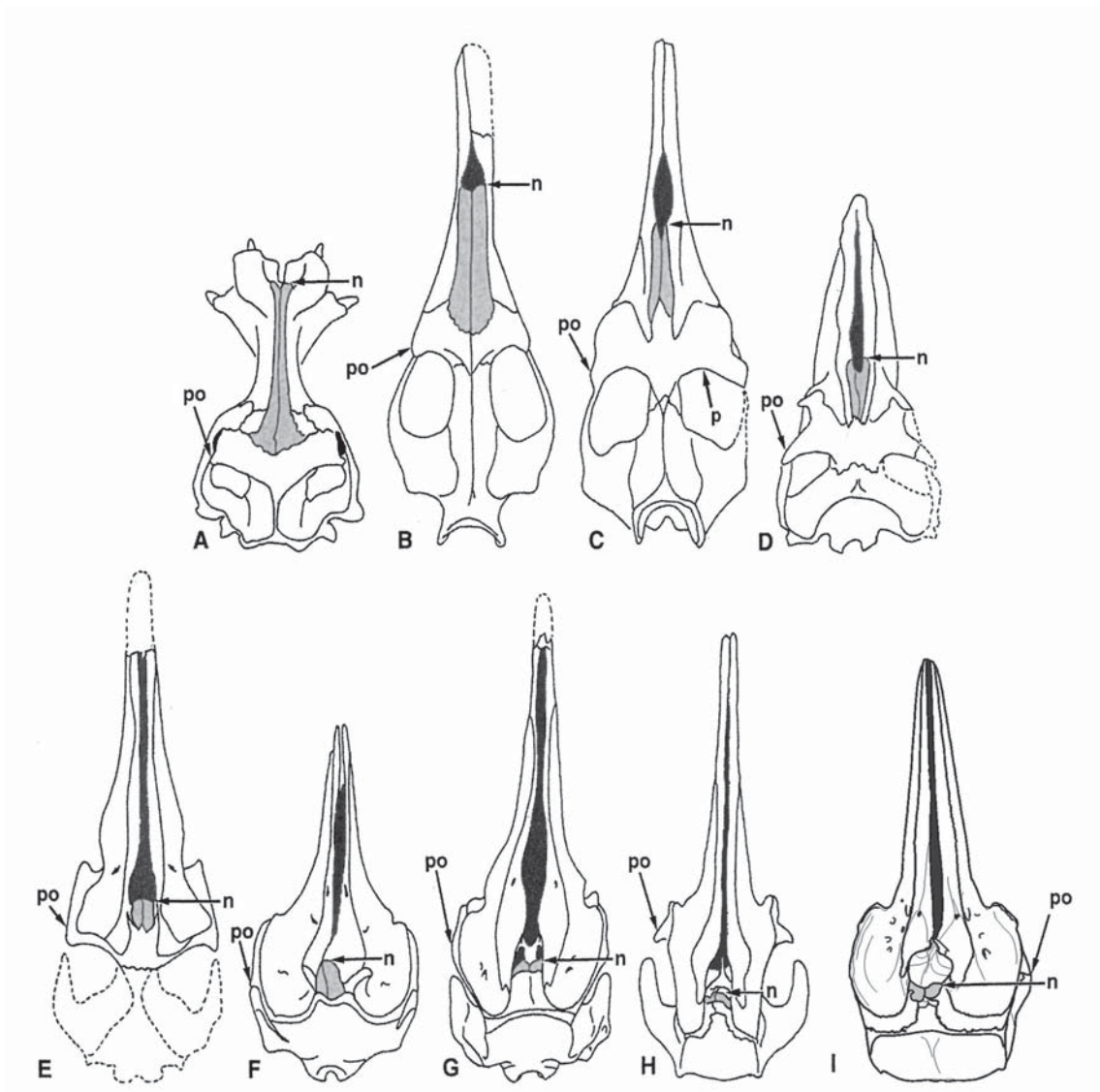


FIGURA 3. Vista dorsal de cráneos de artiodactylos y cetáceos mostrando la posición de la narina ósea externa (ne, en negro: canal mesorostral) y los huesos nasales (en gris). (A) *Hippopotamus amphibius*: nasales largos y delgados. (B) *Georgiacetus vogtlensis* (Protocetidae, Archaeoceti): apertura nasal a la mitad del rostró. (C) *Zygorhiza kochii* (Basilosauridae, Archaeoceti). (D) *Aetiocetus cotylalveus* (Misticeto dentado temprano): borde posterior de la narina externa posicionada un poco anterior a la muesca anteorbital. (E) *Xenorophus sloanii* (porción posterior reconstruida): borde anterior de los nasales en línea con la porción media de la órbita. (F) *Ziphius cavirostris*: borde anterior de los nasales en línea con la mitad posterior del proceso supraorbital del frontal. (G) *Waipatia maerewhenua* (Squalodontidae): nasales en línea con el gap entre el proceso postorbital y el proceso zigomático del escamoso. (H) *Inia geoffrensis*: nasales en línea con el borde anterior de la fosa del escamoso (fosa temporal). (I) *Delphinapterus leucas*: nasales posteriores al borde anterior de la fosa del escamoso. Modificado de Geisler y Sanders 2003.

Antártica (Fordyce 1977). Según Gaskin (1985), la aparición de estos nuevos registros y la consecuente diversificación de especies en la zona costera, pudo deberse a dos factores principales: a) nuevos nichos ecológicos y b) nuevo sistema de corrientes marinas que habilitaron una nueva oferta trófica, en especial para las poblaciones de ballenas y delfines.

Por otro lado, el registro fósil de cetáceos en América del Sur e islas cercanas, según la última revisión (Cozzuol 1996) incluye a una familia de Archaeoceti (Basilosauridae) y 15 familias de Neoceti: Llanocetidae (islas antárticas), Cetotheriidae, Balaenidae, Balaenopteridae (Mysticeti), Physeteridae, Ziphiidae, Squalodelfidae, Squalodontidae, Eurhinodelfidae, Iniidae, Pontoporiidae, Kentriodontidae, Phocoenidae, Odobenocetopsidae, y Delphinidae (Odontoceti). Solamente diez familias de Neoceti están registradas en Chile (Anexo 1). Hasta la fecha no hay registro de arqueocetos en el país, grupo que, en el continente, está restringido a formaciones eocenas de Perú (Martínez-Cáceres 2011, Uhen *et al.* 2011). Adicionalmente, restos fragmentarios (mandíbula con dientes) de un arqueoceto fueron registrados en Isla Seymour (Fm. La Meseta, Antártica; Buono *et al.* 2011), como también una serie de dientes aislados de asignación incierta (Borsuk-Bialynicka 1988, Fostowicz-Frelik 2003, Jadwiszczak 2006). La diversidad encontrada en Perú y los registros de Antártica sugiere que la ausencia de registro fósil de arqueocetos en Chile es temporal, incrementando la importancia de realizar búsquedas sistemáticas enfocadas en sedimentos marinos paleógenos tales como la Fm. Loreto (Sierra Dorotea, Región de Magallanes) en donde fueron documentados restos fósiles de aves (Yury-Yanez *et al.* 2011, Sallaberry *et al.* este volumen).

LOS CETÁCEOS FÓSILES DE CHILE

Debido al amplio registro geológico marino del país (la mayor parte de lo que hoy es el territorio nacional, estuvo cubierto por océanos o mares someros epicontinentales), los Cetáceos, son parte importante del patrimonio paleontológico de Chile, estando registrados abundantemente en las cuencas sedimentarias marinas cenozoicas. Sin embargo, casi la totalidad de los especímenes de cetáceos fósiles chilenos están restringidos al Neógeno, período comprendido entre los 23 y los 1,8 M.a. antes del presente, lo que es equivalente a las épocas Mioceno y Plioceno, del más antiguo al más reciente.

En 1887, R. Philippi documentó los primeros restos fósiles de cetáceos en Chile, que corresponden a un misticeto de Ancud, Región de Los Lagos (posiblemente Fm. Lacuí), *Balaena simpsoni* (*nomen nudum*), y a un odontoceto, *Delphinus domeykoii* (*nomen nudum*), de la localidad de La Cueva, probablemente Fm. la Cueva (Plioceno Tardío – Encinas *et al.* 2006). Posteriormente, Gigoux (1899) señaló una ballena fósil que afloraba durante la marea baja en la Playa del Cable (Caldera, Región de Atacama), sin embargo, esta no fue recolectada. Oliver-Schneider (1926, 1927 y 1935) hizo una serie de listados de las especies de cetáceos fósiles incluyendo las familias Balaenidae, Balaenopteridae, Cetotheriidae y Delphinidae. Sin embargo, la mayor parte de los registros de esa época no fueron recolectados y/o no se encuentran en museos o colecciones científicas, por lo que no es posible corroborarlos actualmente.

El estudio de los cetáceos fósiles se dio apenas de manera tangencial durante los años subsiguientes. Ya en las últimas décadas, Tavera (1979) indicó la presencia de vértebras aisladas y de un esqueleto completo (en las dependencias del MNHN, pero sin número de colección) de *Balaena? simpsoni* provenientes del Neógeno de la localidad de Boca del Río Rapel (Formación Navidad). Donoso-Barros (1975) publicó una revisión sumaria de los cetáceos fósiles de Chile, Tamayo y Frassinetti (1980) registran los mamíferos fósiles y vivientes, y posteriormente, Frassinetti (1982) realizó una revisión de la literatura acerca de mamíferos fósiles del país, en que son citados y comentados los trabajados citados aquí, pero en esta ocasión no se verificó la identificación ni la existencia de los especímenes en las colecciones. Por último, durante 1983, Dathe descubrió de un esqueleto parcial en Bahía Herradura de Guayacán, situada en Coquimbo, y asigna "*Megaptera*" *hubachi* al espécimen. El material fue trasladado a Alemania y actualmente se encuentra en poder del Museum für Naturkunde de Berlín, por lo que no ha sido posible confirmar su asignación.

En paralelo, existe una serie de registros informales en resúmenes de congresos que intentaron dar cuenta de la gran diversidad y abundancia de los restos de vertebrados en Caldera (Fm. Bahía Inglesa,

Mioceno Medio-Plioceno Tardío, Canto *et al.* 2002a, Quilodrán 2002, entre otros). Sin embargo, en general, los especímenes asignados a diferentes taxa fueron apenas mencionados, sobre todo en el caso de los odontocetos, muchas veces sin referencia a números de colecciones o fotos, haciendo imposible la corroboración de dichos registros. Por ejemplo, en la Fm. Coquimbo (Región de Coquimbo) fueron reportados restos fósiles atribuidos a misticetos (Plioceno; Salinas 1988, Yáñez y Canto 1991) que habrían sido recolectados e ingresados en la colección de la Universidad Católica del Norte de Coquimbo, pero no se ha informado su número de acceso lo que impide corroborar la existencia y/o asignación taxonómica de este espécimen.

La revisión más reciente de los registros de cetáceos del país fue realizada por Donoso-Barros en 1975, sin embargo, una revisión crítica no ha sido efectuada hasta el momento, por lo que éstos no han podido ser confirmados y apenas han sido referidos a los trabajos anteriores de Philippi (1887) y Oliver-Schneider (1926, 1927, 1935). Por lo que se hace necesario el estudio y descripción sistemática, bien como una revisión completa de los registros existentes de manera de identificar los registros todavía válidos y así conocer la real diversidad de cetáceos fósiles.

Abreviaciones Institucionales

SGO.PV., Sección Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile; MPC, Museo Paleontológico de Caldera, Municipalidad de Caldera, Región de Atacama, Chile. MNHN, Museo Nacional de Historia Natural de Chile.

DEPÓSITOS DEL NEÓGENO MARINO EN CHILE

El Neógeno es un período de grandes transformaciones geomorfológicas y, consecuentemente, ambientales. Se estima que un evento tectónico con consecuencias globales, una erosión por debajo de la placa continental ocasionó transgresiones marinas en diversas localidades (en Nueva Zelanda, Costa Rica y Guatemala) lo que podría ser atribuido como origen de las cuencas neógenas marinas de Chile (Encinas *et al.* 2006). De manera más local tres grandes acontecimientos ocurrieron en el devenir de este período (~30 - 2 M.a.): los dos últimos puntos altos de la orogénesis andina, lo que produce en el norte de Chile una altitud promedio estimada en más de 2000 m de altitud (Rech *et al.* 2006) y como consecuencia, el establecimiento de la sombra de lluvia de la cordillera de los Andes favoreciendo la expansión de la Diagonal Árida y del Desierto de Atacama. Además, de manera virtualmente sincrónica, a los procesos antes descritos, se establece la corriente de Humboldt, la que ciertamente interfiere también en la formación y mantención de la ya mencionada Diagonal Árida. Más específicamente en el ambiente marino, ocurren una serie de transgresiones y regresiones conocidas a nivel global, sobre todo durante el Mioceno, pero con el fuerte tectonismo de la costa chilena como componente local. Esto es evidenciado por los depósitos de la Fm. Coquimbo (LeRoux *et al.* 2006), Bahía Inglesa (Marquardt 1999, Achurra 2004, Achurra *et al.* 2009, Carreño 2012), Mejillones (Marquardt *et al.* 2004), Ranquil y Lacuí (Finger *et al.* 2007), que consisten en varios metros de sedimentos marinos neógenos ubicados sobre el nivel del mar actual.

Tales eventos geológicos debieron generar cambios considerables en los ambientes marinos los que pueden estar relacionados con el establecimiento, diversificación y origen de ciertos grupos de vertebrados, incluyendo los cetáceos. Específicamente, el levantamiento del Morro Copiapó en la cuenca sedimentaria de Caldera, de manera contemporánea con la deposición de sedimentos de la Fm. Bahía Inglesa, generó cambios de batimetría de la cuenca (Achurra 2004), incrementando el aporte de sedimentos a la misma lo que ciertamente habría facilitado el proceso de fosilización de la tanatocenosis (conjunto de organismos que murieron al mismo tiempo) de la cuenca, haciéndola más probable y mejor preservada como indican los trabajos en evolución (Gutstein *et al.* 2007, Rubilar-Rogers y Gutstein 2009, Pyenson *et al.* 2010). A continuación se describe sumariamente las formaciones geológicas en que se han documentado cetáceos fósiles ordenados por ubicación geográfica de Norte a Sur.

En la Región de Atacama, la Formación Bahía Inglesa se destaca por la gran diversidad y abundancia de restos de vertebrados. Esta formación fue descrita por Rojo (1985) y enmendada por

Marquardt (1999), comprende sedimentos del Mioceno Medio-Plioceno Tardío (Achurra 2004, Achurra *et al.* 2009) y está ubicada a lo largo del borde costero del desierto de Atacama en la región homónima. Los registros de vertebrados marinos, pese al apenas reciente estudio sistemático, ya cuentan con cerca de 70 taxa reconocidos, entre ellos, peces, reptiles, aves y mamíferos (Walsh y Suárez 2005, Gutstein *et al.* 2009). Esta abundancia convierte el yacimiento en uno de los más importantes en fauna de vertebrados marinos de Chile e incluso del continente. Esa formación presenta una fauna de cetáceos diversa con 11 géneros distintos, en su mayoría de odontocetos. En la localidad de “Mina Fosforita”, Fm. Bahía Inglesa, se han realizado muchos hallazgos recientes, habiéndose creado áreas de protección con la categoría de Parque Paleontológico y Monumento Natural en dos sitios distintos, dada la relevancia de los yacimientos. El “bonebed” (capa de huesos) es el nivel mejor estudiado en la localidad de “Mina Fosforita”, con 66 taxa reconocidos en la última revisión (Gutstein *et al.* 2008). Además existen nuevos sitios que ofrecen capas de areniscas finas con acumulaciones de esqueletos articulados de vertebrados (Gutstein *et al.* 2007) como “El Morro” y “Cerro Ballena” (Suárez *et al.* 2010, Pyenson *et al.* 2014). En este último sitio se encontraron decenas de esqueletos en una excavación de aproximadamente 1.000 m², incluyendo cetáceos mysticetos, como ballenas rorcuales; cetáceos odontocetos, como cachalotes y un extraño grupo de delfines tipo morsa. Adicionalmente, en “Cerro Ballena”, se señaló un conjunto de restos de otros grupos de mamíferos marinos (ver Valenzuela-Toro *et al.* 2013, Valenzuela-Toro y Gutstein este volumen), así como aves y peces (Pyenson *et al.* 2014).

En este sentido, Pyenson *et al.* (2014) proponen que el origen de tal acumulación de restos esqueléticos articulados estaría dada por una serie de muertes masivas y rápidas de organismos debido a una intoxicación por microalgas con elevadas concentraciones de toxinas, conocido popularmente como marea roja. Se propone una edad Mioceno Tardío sobre la base a la presencia de *Thalassocnus natans* (perezoso acuático) y *Carcharodon hastalis* (tiburón), ambos descritos para el Mioceno Tardío de Formación Pisco (Perú; Ehret *et al.* 2012, Muizon *et al.* 2004), sin embargo, el contexto estratigráfico de este sitio dentro de la Formación Bahía Inglesa es aún incierto (Carreño 2012).

En el Norte chico, en el litoral de la Región de Coquimbo, la Formación Coquimbo (Mioceno Tardío-Plioceno, LeRoux *et al.* 2006) ha sido poco estudiada en el contexto de los cetáceos. Aunque existen registros en la literatura de un Pontopórido asignado a *Pliopontos* sp. (Canto *et al.* 2002), género descrito para el Plioceno de la Fm. Pisco, y de Mysticeti (Salinas 1988, Yáñez y Canto 1991), estos fueron hallazgos fortuitos, no habiéndose realizado prospección y/o excavación sistemática específica para recuperar restos de vertebrados. En el caso de los mysticetos señalados (Salinas 1988) los materiales nunca fueron ingresados a una colección. La excepción es el caso de un espécimen compuesto por cráneo de un mysticeto, recolectado en Quebrada Carrizalillo e ingresado en la colección del MNHN (SGO.PV.3017), que se encuentra completo y bien preservado, y en vistas de la publicación de su descripción formal (Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014). En términos geológicos, esta formación ha sido recientemente descrita usando la estratigrafía de secuencias, y se reconocen 13 unidades estratigráficas dentro de cinco secuencias transgresivo-regresiva, lo que además permitió caracterizar los ambientes, profundidades, cambios eustáticos y la tectónica localizada (LeRoux *et al.* 2006).

El Plioceno en Chile Central, está registrado en sedimentos que corresponden a los miembros o formaciones Rapel y La Cueva, según el autor. Los niveles atribuidos a Fm. Rapel representan un sistema deposicional diferente y que presenta discordancias con las formaciones Licancheu (subyacente) y La Cueva (suprayacente) (Encinas *et al.* 2006). En la Formación o Miembro Licancheu todavía no se registran restos de cetáceos, en la literatura. La Fm. La Cueva, definida por Tavera (1979), es considerada Plioceno por la asociación de invertebrados encontrada en sus niveles. Esta Formación da la edad máxima a las Fm. Rapel y Licancheu que no poseen evidencia bioestratigráfica o dataciones que permitan acotar sus edades.

La Formación Navidad (Mioceno Tardío - Plioceno Temprano) fue primeramente descrita por Darwin (1846). Dicha formación o el área de Navidad (con diversas formaciones según Encinas *et al.* 2006) comprende secuencias de areniscas, teniendo una edad y estratigrafía muy discutida (ver también Finger *et al.* 2007, Nielsen y Glodny 2009). La discrepancia entre estos autores probablemente está dada por

retrabajo y desplazamiento hacia zonas más profundas de sedimentos más antiguos todavía desconocidos (Finger *et al.* 2007). Esos yacimientos fueron reconocidos como miembros (Licancheu, Rapel y Navidad) por Tavera (1968, 1979), entre otros ordenamientos (ver resumen en Encinas *et al.* 2006) siendo más recientemente interpretados como una secuencia transgresiva marina depositada entre el Mioceno Tardío y el Plioceno Temprano (Encinas *et al.* 2006). Según esos autores, los miembros son elevados a formaciones geológicas independientes (Plioceno: Fm. Licancheu, Fm. Rapel y Fm. La Cueva) ya que encontraron discordancias sedimentarias entre ellos. Sin embargo, todavía no existe consenso entre los investigadores no existiendo una propuesta única de nomenclatura para dichas formaciones, los últimos trabajos parecen resaltar el hecho de que existe un importante retrabajo de los macrofósiles, los que serían de una edad y ambiente diferente al registrado por los microfósiles y sedimentos (Finger *et al.* 2007, Nielsen *et al.* 2009). Además, según los mismos autores, las formaciones Navidad (*sensu* Encinas *et al.* 2006), Ranquil y Lacuí se formaron por acción del mismo conjunto de eventos geológicos (tectónica, sedimentación, etc). En el área de Navidad es posible encontrar restos fósiles de una diversa fauna marina, tales como moluscos (bivalvos, pelecypodos, gastrópodos, escafópodos y cefalópodos), artrópodos (crustáceos), equinodermos, briozoos y braquiópodos. En la localidad de Punta Perro, particularmente en areniscas amarillo-café, características de la unidad 2 de la sucesión sedimentaria de Suárez *et al.* (2006), se registran fósiles de vertebrados: dientes de tiburón, peces óseos y restos no determinados de cetáceos.

En general, los fósiles tanto aislados como articulados de misticetos son muy numerosos en toda la porción costera del territorio nacional. Contradictoriamente, son poco representados en las colecciones institucionales, eso debido, en parte, a la complicada logística para la excavación de dichos especímenes, siendo a la vez extremadamente frágiles y de gran tamaño. A continuación se detallan algunos de estos especímenes citados en la literatura.

MYSTICETI

En relación a los misticetos, las relaciones entre sus familias siguen siendo a menudo objeto de continuos debates, ya que todavía se discute sobre la cercanía entre las especies extintas y modernas. Un claro ejemplo es la especie *Caperea marginata*, donde aún se discute a qué familia debería pertenecer. Si bien algunos estudios sitúan a *C. marginata* dentro de la Familia Neobalaenidae (Gatesy *et al.* 2013) (Figura 4A), otros la consideran un fósil viviente, siendo clasificado dentro de la Familia Cetotheriidae (Fordyce y Marx 2013) (Figura 4B), antes considerada una familia extinta.

En términos del registro chileno, como fue mencionado por Tamayo y Frassinetti (1980), Oliver-Schneider (1927) habría asignado todos los restos de misticetos como pertenecientes a *Neobalaena simpsoni*, pero posteriormente Oliver-Schneider (1935) reconsideró esta opinión, dejando la asignación de esta especie exclusivamente a la ballena descrita anteriormente por Philippi (ver abajo). Estos materiales fueron solamente mencionados en la literatura (Tavera 1979, Tamayo y Frassinetti 1980), y no se encuentran en colecciones, ni tampoco en fotos o dibujos en los artículos citados, por lo que no pueden ser corroborados.

Mysticeti indet. 1

El holotipo de *Balaena simpsoni* Philippi, 1887 o *Neobalaena simpsoni* (Oliver 1927, 1935), proveniente de la localidad de Ancud (Isla de Chiloé, Región de los Lagos), consistía en una placa occipital, fragmento de la mandíbula, seis vértebras y apófisis dorsales todavía en la matriz. La asignación a un nuevo taxón ya había sido cuestionada por Cabrera (1926), quien señaló que podrían, incluso, no corresponder a la familia Balaenidae. Además, del holotipo (SGO.PV.S/N) apenas perduran en las colecciones del MNHN un fragmento de cráneo que incluye el occipital, lo que no permite diagnóstico precisa, ya que las características diagnósticas se encuentran en la región facial del cráneo (morfología y relación entre los huesos nasal, frontal, parietal, maxilla y premaxilla en la porción facial), entre otros. El cóndilo occipital presenta un alto grado de porosidad, lo que junto con el tamaño y extensión anterior del supraoccipital, permite clasificar el material como Mysticeti. La morfología lateromedialmente comprimida del escudo occipital, es similar al observado en el género actual *Caperea*, lo que probablemente (aunque no mencionado) fue utilizado para

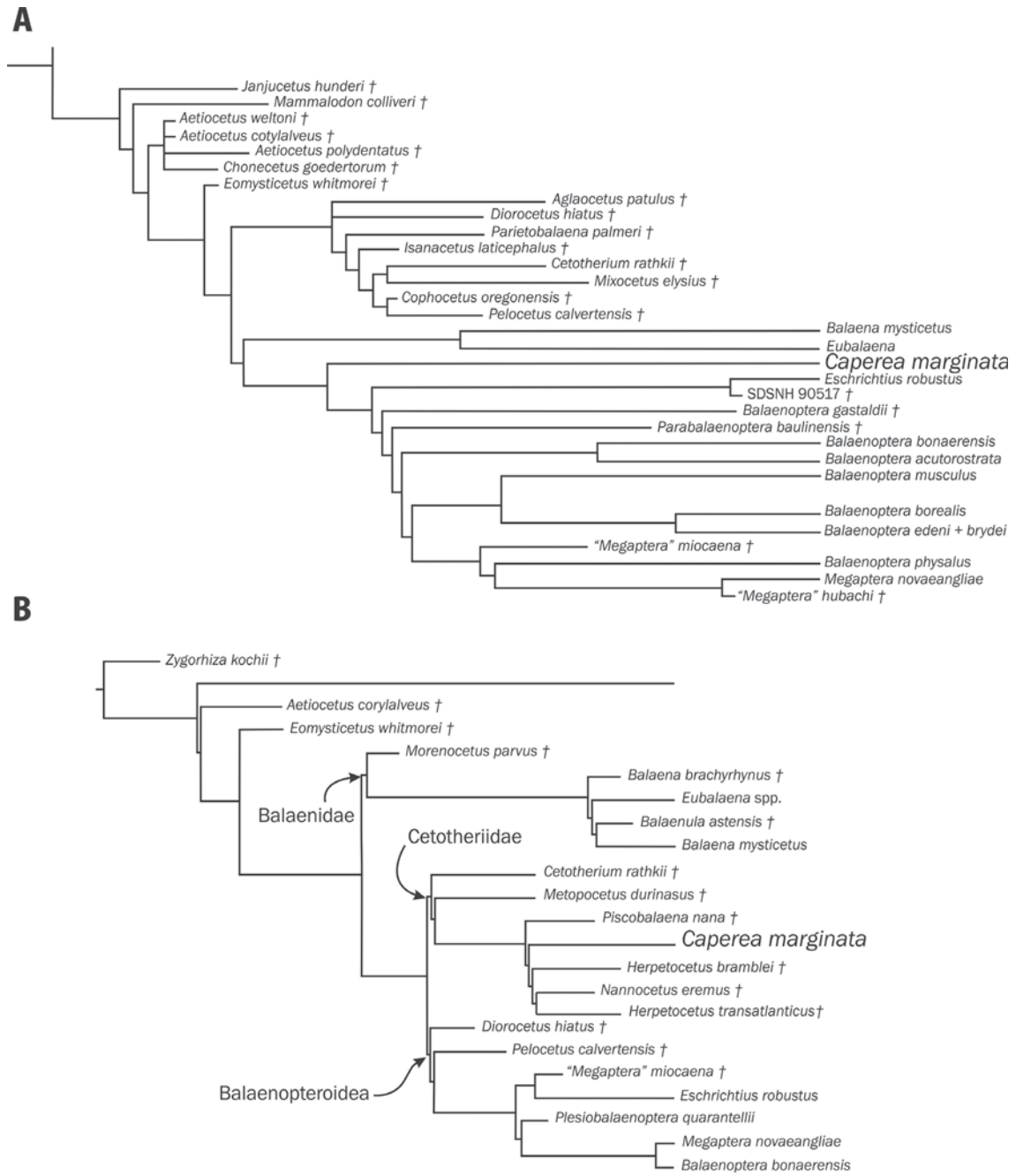


FIGURA 4. Hipótesis de relación filogenética en misticetos: (A) Modificado de Gatesy *et al.* 2013; (B) Modificado de Fordyce y Marx 2013).

asignar el espécimen, en Tamayo y Frassinetti (1980), al género actual *Caperea*, asignándolo a la nueva combinación *C. simpsoni*. Sin embargo, estas asignaciones necesitan ser revisadas y más material debe ser analizado antes que se pueda confirmar su asignación taxonómica, por lo que se considerará, en el presente trabajo, como un misticeto indeterminado. De la misma manera, los otros materiales citados, como vértebras aisladas (Tavera 1979) y un ejemplar virtualmente completo de *Neobalaena simpsoni* (Oliver 1927, 1935) de las Formaciones Licancheu y Navidad (Tavera 1979, p. 32 y 75), Área de Navidad, también permanecen indeterminados.

Mysticeti indet. 2

Salinas (1988) documentó, para la Fm. Coquimbo, el hallazgo de dos esqueletos articulados con exposición de cráneo, columna vertebral casi completa y porciones de los miembros anteriores. Los cuales fueron ilustrados (fotografías y dibujos) pero sin referencias a su local de resguardo o número de colección y/o terreno. Los esqueletos reportados por Salinas (1988) no fueron recolectados en esta ocasión. La misma autora asignó dichos esqueletos a Balaenopteridae por la separación entre las vértebras cervicales. Según Yáñez y Canto (1991) esta diagnosis fue equívoca, ya que el cráneo que figura en ambos artículos posee el arqueamiento del rostro característico de Balaenidae. Además, los autores señalan que el carácter de las vértebras cervicales no puede ser corroborado, ya que el fósil no fue recolectado. Sin embargo, la falta de material recolectado también es un problema para corroborar el carácter señalado por estos autores (arqueamiento del rostro) lo que no puede ser confirmado por las imágenes disponibles, pudiéndose tratar de una deformación por diagénesis, o de un artefacto producto del paralaje (las fotos están tomadas en vista dorso-lateral). A ese último factor se suma el hecho de que esa característica es distinta en el dibujo y en la foto, y que además difiere entre los dos esqueletos. Asimismo, el carácter señalado por Salinas (1988) “separación de las vértebras cervicales” excluye la asignación a Balaenidae pero podría ser atribuido a un Cetotheriidae (familia de misticetos extinta). Por la ausencia de evidencias craneales diagnósticas (forma del maxilar, nasal, parietal, entre otros), que al parecer no fueron observadas, y con la imposibilidad de revisar los materiales, aquí se considerará la asignación a Mysticeti indet. proveniente de los niveles pliocenos de la Formación Coquimbo.

Mysticeti indet. 3

Domínguez y Brito (2002) habían asignado los restos de MPC0001 (Figura 5), proveniente de la Fm. Bahía Inglesa a un Balaenidae. Una descripción formal es necesaria para concluir la asignación taxonómica, ya que el espécimen consiste en un cráneo completo y fue atribuido a una edad antigua para la familia (Mioceno Medio). Sin embargo, la forma del rostro es ensanchada y no estrecha como en los Balaenidae, sugiriendo más bien una afinidad con Balaenopteridae o Cetotheriidae. Existen registros más antiguos de misticetos modernos (*crown-group*; ej.: *Morenocetus* un Balaenidae del Mioceno Temprano de Argentina, Fm. Gayman; Cabrera 1926, Cione *et al.* 2007, Churchill *et al.* 2011), sin embargo, de tratarse de un taxón de los Balaenopteridae modernos (*crown group*) podría indicar una edad más antigua para éste (Pyenson, *com. pers. nov.* 2009). Desde luego, la descripción formal y estudio acabado de este material se hace necesario.

Thalassotherii indet.

Adicionalmente, existe un amplio registro de misticetos de la Fm. Bahía Inglesa (Gutstein *et al.* 2006, 2008) que se encuentran en proceso de investigación y fueron preliminarmente asignados al clado Thalassotherii (Bisconti 2013) (Figura 6) indeterminados (SGO.PV.760, 969, 970, 1115-1116, 1124-1125, 1138, 3014-3020; Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014) (Figuras 7 y 8). Estos son perióticos y timpánicos aislados que se diferencian de Balaenomorph, por ejemplo, por el involucrum plano a ligeramente convexo, con superficie lisa y no presenta surcos como en los Balaenomorph, en especial los Balaenidae.



FIGURA 5. Cráneo de misticeto indeterminado (Cetacea, Mysticeti) que se encuentra en exhibición y como pieza fundacional (MPC 0001) del Museo Paleontológico de Caldera. Escala 10 cm.

Cetotheriidae

En 1894 se registraron restos fósiles encontrados en Rapel, Región de O'Higgins, asignados por Oliver-Schneider (1935) a la Familia Cetotheriidae y específicamente al género *Plesiocetus*. Sin embargo, en 1975, Donoso-Barros (1975) basándose en las descripciones de Oliver-Schneider, pone en duda la asignación a *Plesiocetus* sp., indicando, además, que el género corresponde a la Familia Balaenopteridae. Esto se debió, principalmente, a que Van Beneden (1872) restringe la aplicación del nombre genérico *Plesiocetus* a *P. garopii*, especie perteneciente a Balaenopteridae. Estos restos fósiles se encontrarían en la colección del Museo Nacional de Historia Natural, sin embargo, no han vuelto a ser estudiados, por lo que no es posible confirmar su asignación a esta familia.

Posteriormente, en la misma zona central de Rapel, en 1980, Tamayo y Frassinetti (1980) registraron un cráneo semi completo, con una porción mandibular fusionada al mismo, el cual fue asignado al género *Plesiocetopsis* sp., perteneciente a la familia Cetotheriidae. Sin embargo, no se ha podido verificar la existencia del ejemplar y por lo tanto no ha sido posible corroborar su asignación a esta familia.

Más recientemente, se han revisado dos especímenes craneales: un basicráneo de misticeto (mencionado como Balaenopteridae anteriormente) recolectado en la Quebrada Carrizalillo, Fm. Coquimbo, y correspondiente al espécimen SGO.PV.301 y una porción del dentario, recolectado en la Fm. Bahía Inglesa, correspondiente al espécimen SGO.PV.760. Ambos ejemplares se encuentran en buen estado de preservación y dentro del catálogo actual del MNHN. El basicráneo fue descubierto por Ricardo Chávez y extraído y preparado por Martín Chávez. Procede de los niveles superiores que afloran en el área, por lo

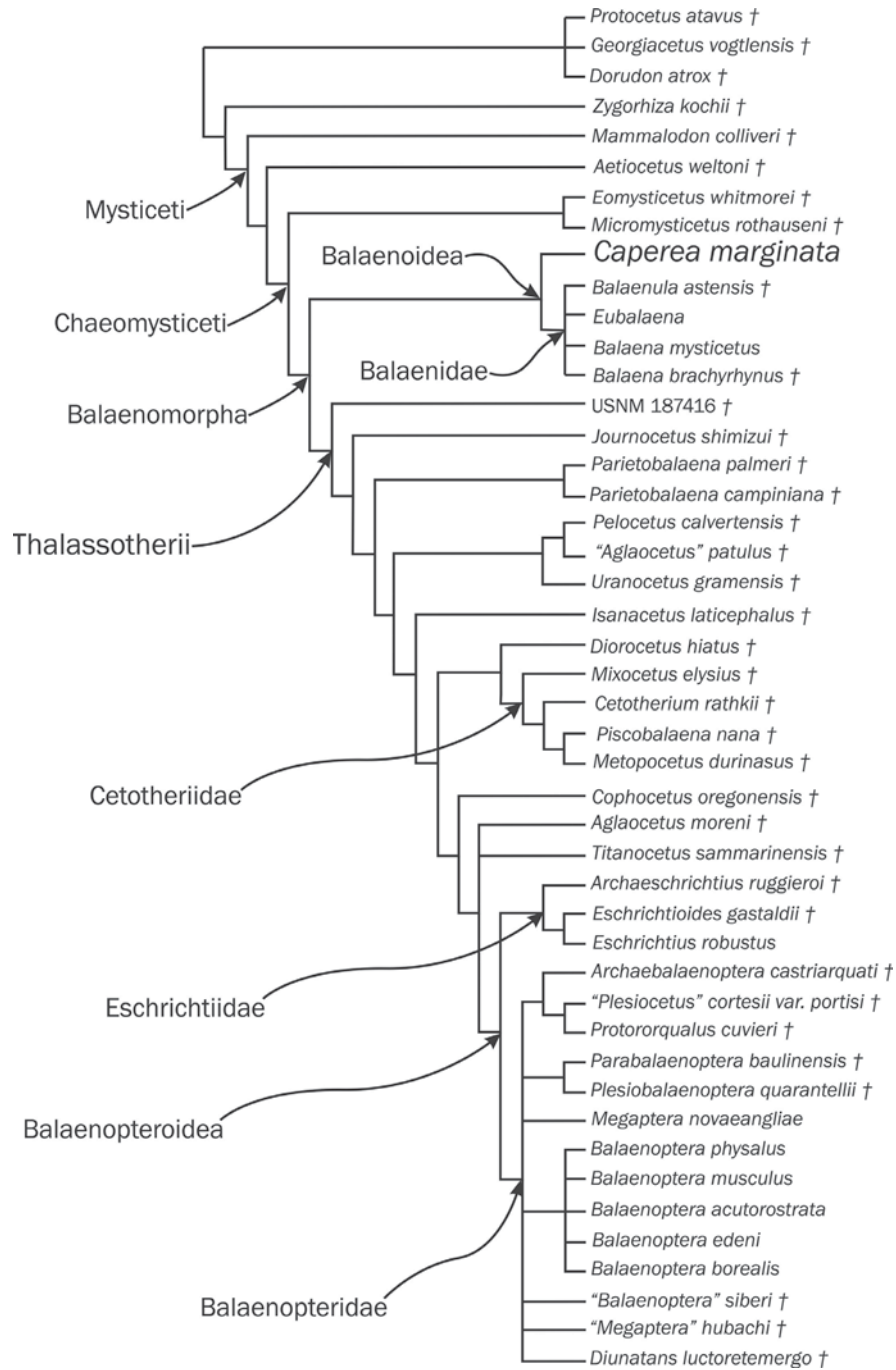


FIGURA 6. Hipótesis de relación filogenética en misticetos. Modificado de Bisconti *et al.* 2013.

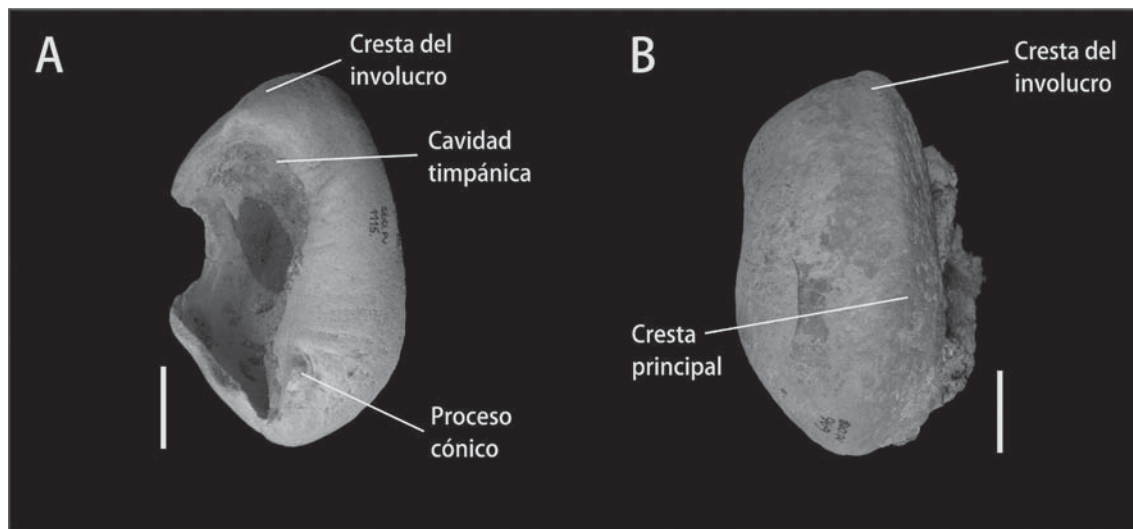


Figura 7. Bula timpánica del espécimen SGO.PV.3020, asignado a *Thalassotherii*, en vistas: (A) Dorsal y (B) Posterior. Escala = 2 cm.

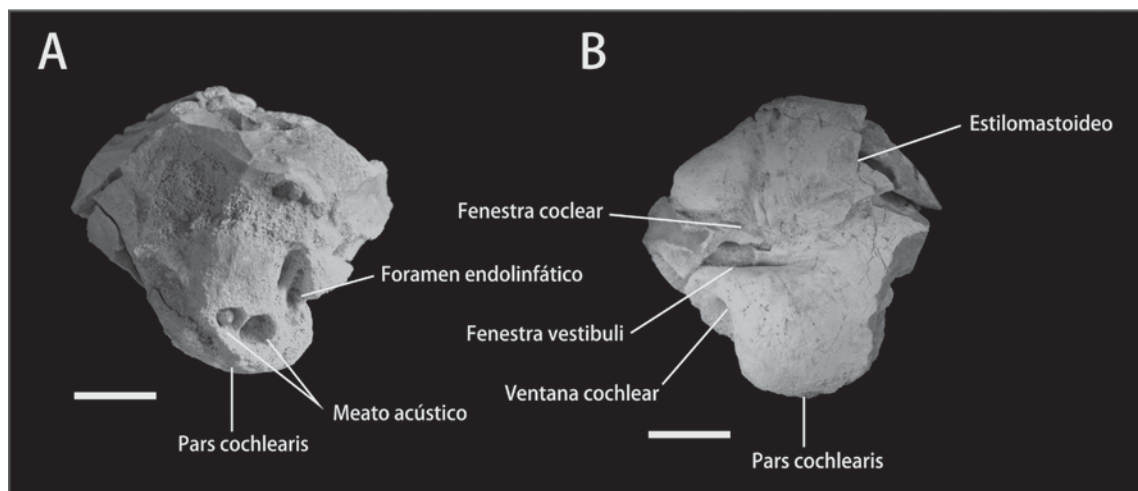


FIGURA 8. Periótico del espécimen SGO.PV.1115, asignado a *Thalassotherii*, en vistas: (A) Dorsal y (B) Medial. Escala = 2 cm.

que ha sido asignado a los niveles pliocenos de la Fm. Coquimbo (M. Chávez *com. pers.* 2014, siguiendo al esquema de Le Roux *et al.* 2006). El dentario fue recolectado durante una campaña del 2009 y ha sido asignado a una edad Mioceno Tardío, por las características que posee el “bonebed” fosfático donde fue encontrado. En este momento, las descripciones de ambos ejemplares (SGO.PV.3017 y SGO.PV.760) se encuentran en proceso de ser publicadas, pero es posible decir que el conjunto de caracteres morfológicos presentes en ambos, permite asignarlos a la Familia Cetotheriidae (Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014).

Eschrichtiidae y Balaenidae modernos

El único registro de Balaenidae del país se remonta a 1987 con el descubrimiento de un ejemplar que consistía en un cráneo incompleto, porción del dentario izquierdo con presencia de barbas, costillas, centros vertebrales y vértebras completas. El espécimen fue recolectado en la zona central, particularmente Reñaca, Región de Valparaíso, y estudiado en el verano de 1987 por una comisión interdisciplinaria organizada por el Museo de la Sociedad Fonck. Andrade (1987; Andrade y Jopia 1988, Aguirre y Valenzuela 1997) asigna el ejemplar a Balaenidae, y más específicamente, al género *Morenocetus* sp., por poseer características similares a *M. parvus*, de Argentina. Sin embargo, su asignación a esta familia fue hecha sobre la base de la presencia de barbas en el dentario, y no por alguna característica distintiva de este grupo, como el marcado arqueamiento de las ramas mandibulares. Este diagnóstico no permite confirmar que se trate de un balénido. Asimismo, no fueron presentados los caracteres utilizados para asignar al género *Morenocetus*, de manera que, y por lo tanto, su asignación se considerará como no válida. Además, en la actualidad, este ejemplar no se encuentra disponible para su estudio.

Dentro de los resultados preliminares del estudio sistemático de Horwitz (2014), Horwitz y Gutstein (2014), se obtiene un real listado de taxa que amplía la diversidad de misticetos del país, contribuyendo al primer registro formal (con descripción y reconocimiento tanto de los caracteres diagnósticos, como de los caracteres sujetos a variación individual y ontogenética) después de casi cuatro décadas de registros informales. En este sentido, tal vez los hallazgos más importantes sean la asignación de dos especímenes de complejos periótico-timpánico aislados a dos grupos de misticetos, antes considerados exclusivos del hemisferio norte (Eschrichtiidae indet.- SGO.PV.1124 y Balaenidae aff. *Balaena mysticetus* - SGO.PV.1138). De esta manera, no sólo se observa una gran diversidad sincrónica de misticetos, sobretodo en el norte de Chile, sino que además, estudios como éste tienen grandes implicancias para la historia evolutiva y biogeográfica de estos grupos. Actualmente, estos registros están por ser publicados en extenso.

Balaenopteridae

De la misma formación geológica, en la localidad de Cerro Ballena, se ha reportado recientemente la acumulación más densa de vertebrados marinos, en especial esqueletos de ballenas completos de la familia Balaenopteridae (Pyenson *et al.* 2014) (Figuras 9, 10 y 11). Los 31 esqueletos de ballenas rorcuales y 11 especímenes de otros vertebrados marinos fueron recolectados en una excavación de aproximadamente 1.000 m² en cuatro niveles estratigráficos, y se encontraban en su mayoría con su porción ventral orientada hacia arriba, y dado que todavía se encuentran en preparación, no se ha podido identificar de manera más específica los especímenes. Sin embargo, los esqueletos pueden ser observados en panorámicas del sitio y reconstrucciones 3D de esqueletos representativos, en la página web www.cerroballena.si.edu.

“*Megaptera*” *hubachi*

Dathe (1983) asigna un esqueleto parcial, encontrado en la Bahía Herradura de Guayacán, Región de Valparaíso, y lo asigna a “*Megaptera*” *hubachi*. El esqueleto incluye un cráneo parcial y dentario junto con partes del esqueleto axial y elementos de las extremidades. El material se encuentra catalogado dentro del Museo für Naturkunde, en Berlín, bajo el código MB.Ma. 28570. Bisconti (2010) estudió el espécimen durante una exposición temporal del Museo. De acuerdo a su descripción, el ejemplar consiste en un esqueleto casi completo de aprox. 6 m de longitud. El húmero derecho, radio y ulna están faltantes; los procesos neurales de las vértebras cervicales y lumbares están desaparecidos; 14 vértebras



FIGURA 9. Vista del yacimiento paleontológico en la localidad de “Cerro Ballena”, Caldera, Región de Atacama. Se pueden observar distintos ejemplares a lo largo de la carretera Panamericana (Ruta 5).

caudales están perdidas y se han reconstruido; muchos de los dedos están desaparecidos; las porciones anteriores de los dentarios y los bordes laterales de los maxilares se rompieron; el yugal y lagrimal faltan. De acuerdo a su estudio, el individuo era un adulto, debido a que las epífisis vertebrales se encuentran completamente fusionadas con los cuerpos vertebrales. La epífisis distal del radio izquierdo y el cúbito no se fusionaron. Dentro de sus conclusiones, Bisconti (2010) menciona que “*Megaptera*” *hubachi* no posee las características apomórficas típicas de *Megaptera novaeangliae*. Tanto la morfología comparada, como el análisis filogenético, excluyen que estos taxones formen un clado monofilético, por lo tanto, deben ser asignados a diferentes géneros. Por esta razón, se sugiere la creación de un nuevo nombre genérico para “*Megaptera*” *hubachi*, el que sigue pendiente.

El registro de Mysticeti en Chile es amplio, abundante y aparentemente diverso (Horwitz 2014). Sin embargo, esta abundancia no se ve reflejada en los especímenes conservados en las colecciones, debido en parte por el desafío logístico que representa la excavación y extracción de una ballena completa. Pero, tal vez, un argumento más importante es la falta de estudios sistemáticos en paleontología y en especial en misticetos.

En la actualidad, el estudio moderno de misticetos en Chile se encuentra en pleno proceso de desarrollo, considerando la reciente revisión sistemática de este grupo en el Neógeno Tardío del norte del país (Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014); así como el descubrimiento y estudio del cementerio de ballenas en la localidad de “Cerro Ballena” que no solo evidenció la primera ocurrencia de marea roja y la preservación de la resultante tanatocenosis, sino que además ofreció un amplio registro digital del sitio, posibilitando el estudio aún cuando los especímenes todavía se encuentran en preparación y

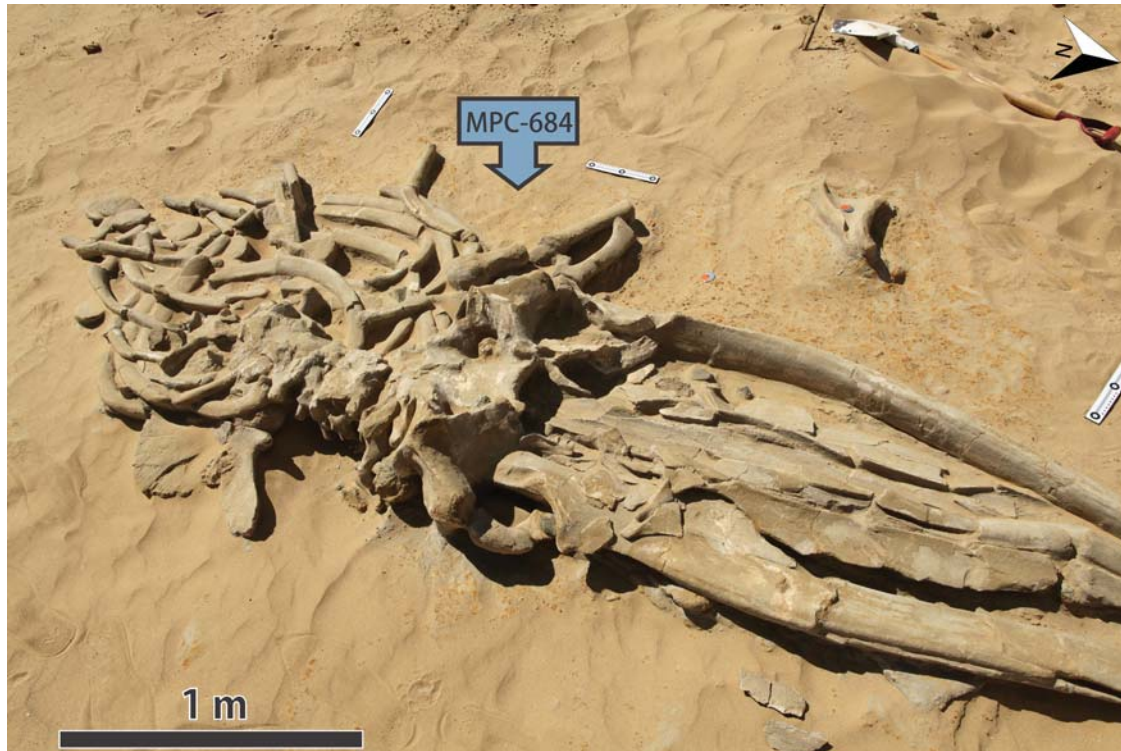


FIGURA 10. Esqueleto articulado de un juvenil asignado a Balenopteridae (Mysticeti) de la localidad de “Cerro Ballena”.

curación (Pyenson *et al.* 2014). Esta técnica, que incluyó una combinación de scanner con láser digital y fotogrametría, se mostró esencial para tratar yacimientos de este tipo y sobretodo de tratar especímenes de gran tamaño y difícil logística de recolecta y preparación. De esta manera, se generó una nueva forma de interactuar (digitalmente) con los especímenes y recuperar datos morfométricos y tafonómicos de los mismos de manera fácil y rápida.

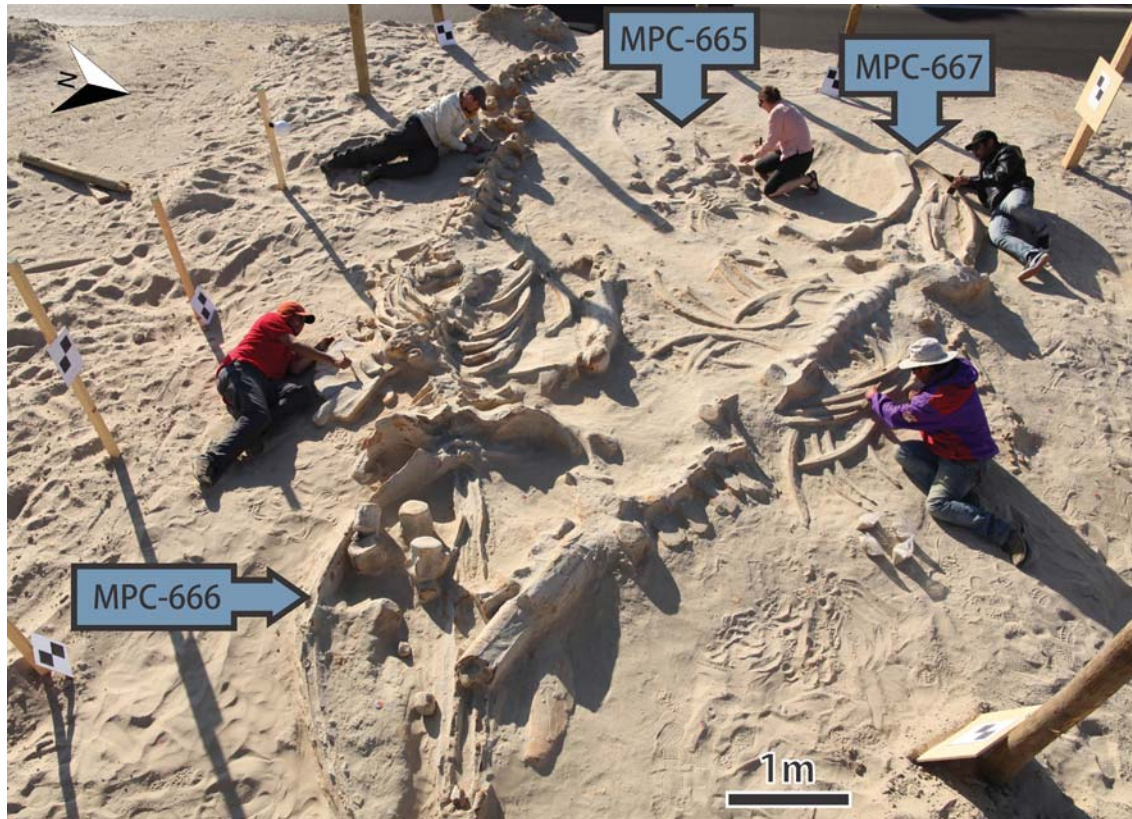


FIGURA 11. Superposición de especímenes de esqueletos articulados de Balaenopteridae de la localidad de “Cerro Ballena”, correspondientes a dos adultos (MPC 666 y 667) y un juvenil (MPC 665), conocidos popularmente como “La Familia”.

ODONTOCETI

El registro más antiguo de un odontoceto fósil (en la literatura) en Chile es el de Philippi (1887), quien describió dos huesos fragmentarios de la aleta pectoral, nombrando una nueva especie, *Delphinus domeykoi* (Figura 12). Los materiales asignados al holotipo (SGO.PV.6018) consisten en dos huesos que según el mismo autor corresponderían al cúbito (ulna) y el radio de la mano derecha, ambos provenientes de la localidad de La Cueva, Colchagua, Región de O’Higgins (Fm. La Cueva, Plioceno; Encinas *et al.* 2006). Este material fue señalado posteriormente por Tamayo y Frassinetti (1980) que señalan lo fragmentario del registro. Debido a la escasez de materiales y de la poca información diagnóstica que estos restos fragmentarios ofrecen, asignamos estos restos a Odontoceti indet., ya que, además, por su gran tamaño se puede descartar la pertenencia al género *Delphinus*. Adicionalmente, el espécimen SGO.PV.6018b identificado como cúbito derecho (=ulna) por Philippi (1887) es en verdad correspondiente a un húmero izquierdo, ya que presenta la articulación bipartida para la ulna y el radio, además del olécranon muy poco desarrollado en el borde superior. El ejemplar SGO.PV.6018a corresponde a la porción distal del radio como fue identificado originalmente por Philippi (1887), aunque del lado izquierdo (y no derecho), presenta la faceta de contacto distal con la ulna en el borde medial, en forma triangular, y el borde externo más afilado en forma de quilla. De todas maneras, no es posible asegurar que ambos especímenes pertenezcan a un mismo individuo, ya que tampoco se cuentan con datos de recolecta. La textura del hueso (poco porosos) permite descartar la asignación a Mysticeti y asignar provisoriamente a Odontoceti, aunque su tamaño, grande y alargado (sobre todo del radio) descartan la pertenencia a Delphinidae, haciendo que *Delphinus*

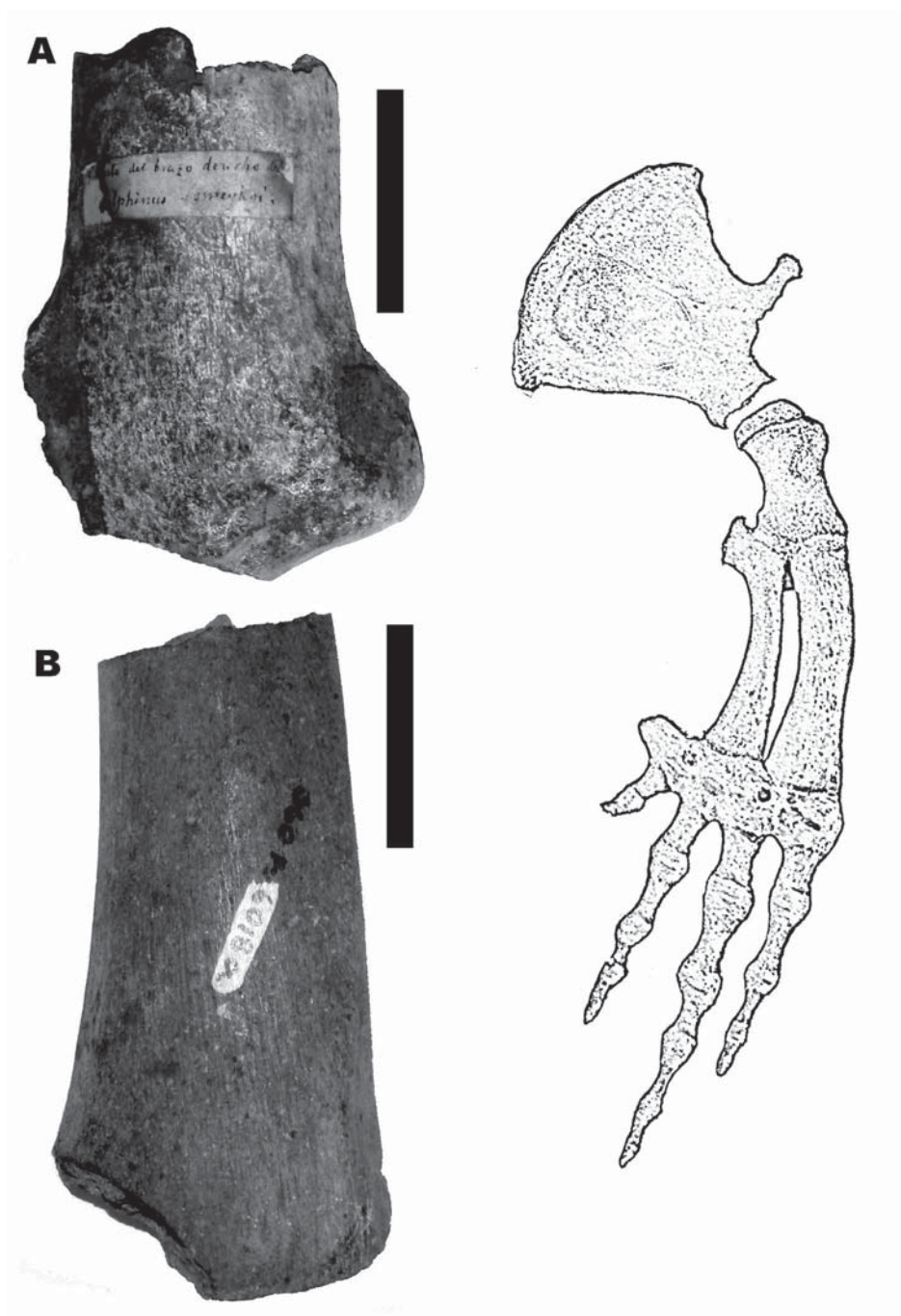


FIGURA 12. Restos de *Delphinus domeykoi*. Escala = 5 cm.

domeykoi sea considerado aquí *nomen nudum*.

Delphinida

Definido por Muizon (1988), Delphinida es considerado un grupo monofilético hasta el momento, con apenas algunas modificaciones. Análisis moleculares lo sitúan un poco más basalmente, incluyendo a *Platanista* y bautizándolo con un nuevo nombre, Pandelphinida (May-Collado *et al.* 2007). Utilizaremos el término Delphinida (Pandelphinida es definido en base a análisis moleculares que no incluyen especies fósiles) para referirnos al grupo que comprende los Inioidea (“delfines de río sudamericanos”) y Delphinoidea (delfines y marsopas modernos). Este grupo surge en el Mioceno Temprano, con registros cosmopolitas de Kentriodontidae (Fordyce y Muizon 2001). Luego esta familia se diversifica, aunque cabe la duda si no se trata de un grupo parafilético o incluso polifilético, dado que análisis filogenéticos que comprueben su monofilia no han sido realizados. Posteriormente, en el Mioceno Medio-Tardío, todas las demás familias están representadas y diversificadas, habiendo un recambio faunístico con la paulatina desaparición de los Kentriodontidae en el registro fósil, origen y diversificación de los demás Delphinoidea, los que se tornan más abundantes desde el Plioceno hasta el presente. Por otro lado, su grupo hermano, los Inioidea, alcanzan su máxima diversificación durante el Mioceno Tardío y Plioceno, habiendo actualmente apenas dos especies. Aparentemente este grupo también fue sustituido con la creciente diversificación ocurrida en Delphinidae sobretodo en el Plioceno, lo que es visible hoy en día, ya que los Delphinidae son la familia más común, ampliamente distribuida y diversa en nuestros litorales (Shirihai y Jarrett 2009).

Inioidea

Los Inioidea son tradicionalmente conocidos como los delfines de río de América del Sur, aunque al analizar el registro fósil esta definición ya no tiene cabida. Se compone de dos o tres familias, dependiendo del autor, siendo Pontoporiidae y Iniidae siempre presentes, ambos restringidos a los sistemas fluviales y costeros de la porción atlántica de Sudamérica en la actualidad, sin embargo, en el Neógeno Tardío, estas dos familias se encuentran en localidades tan lejanas como la costa atlántica de los EEUU, *Goniodelphis hudsoni* Allen, 1941 de los estratos del Mioceno Tardío-Plioceno Temprano de la Fm. Bone Valley (Hemphilliano, NALMA; Sellards 1915, Morgan 1994) en Florida. En el mar del Norte también se encuentran restos comúnmente atribuidos a Pontoporiidae, como especímenes de cf. *Pontistes* (Figura 13) y aff. *Brachydelphis* (Pyenson y Hoch 2007) y *Protophocoena minima* (Lambert y Post 2005). Aunque representadas por material fragmentario, son registros marinos que sugieren una distribución más bien cosmopolita que endémica a un continente, cambiando radicalmente la visión evolutiva y biogeográfica del grupo. En el caso de *Goniodelphis* la Fm. Bone Valley (Florida, EEUU) está marcada por una fuerte mezcla de ambientes a juzgar por los taxa de vertebrados, siendo posible el hábito fluvial o marino para la especie.

Brachydelphis mazeasi y *B. jahuyensis*

En Chile, en los niveles de la Fm. Bahía Inglesa (Mioceno Tardío), se destaca la presencia masiva de restos de Inioidea, como es el caso del género *Brachydelphis* (Cozzuol 2010, Geisler *et al.* 2011). Este género posee relevancia sistemática generando controversia entre los distintos autores, siendo asignado a Pontoporiidae (*sensu* Muizon 1988), Platanistoidea (*sensu* Geisler y Sanders 2003), Brachydelphidae (Cozzuol 2010) e Inioidea (Geisler *et al.* 2011), dependiendo del autor. Así como también son comunes los especímenes asignados a los géneros *Pliopontos* sp. y *Pontistes* sp., asignados a Pontoporiidae (Muizon 1988), aunque ambos fueron apenas mencionados, sin una descripción formal hasta el momento (Gutstein *et al.* 2006, 2008, ver abajo).

El género *Brachydelphis* fue descrito como un Pontoporiidae derivado, fundador de la Subfamilia Brachydelphininae (Muizon 1988a, b), pero revisiones recientes (Gutstein *et al.* 2009, Cozzuol 2010) lo sugieren como taxón basal de Inioidea (*sensu* Muizon 1988b) o a lo menos no dentro de Pontoporiidae (Geisler *et al.* 2011). Este género fue incrementado, habiéndose reconocido inicialmente una nueva forma para la Fm. Bahía Inglesa, también presente en la Fm. Pisco (Perú). La condición de nueva forma fue

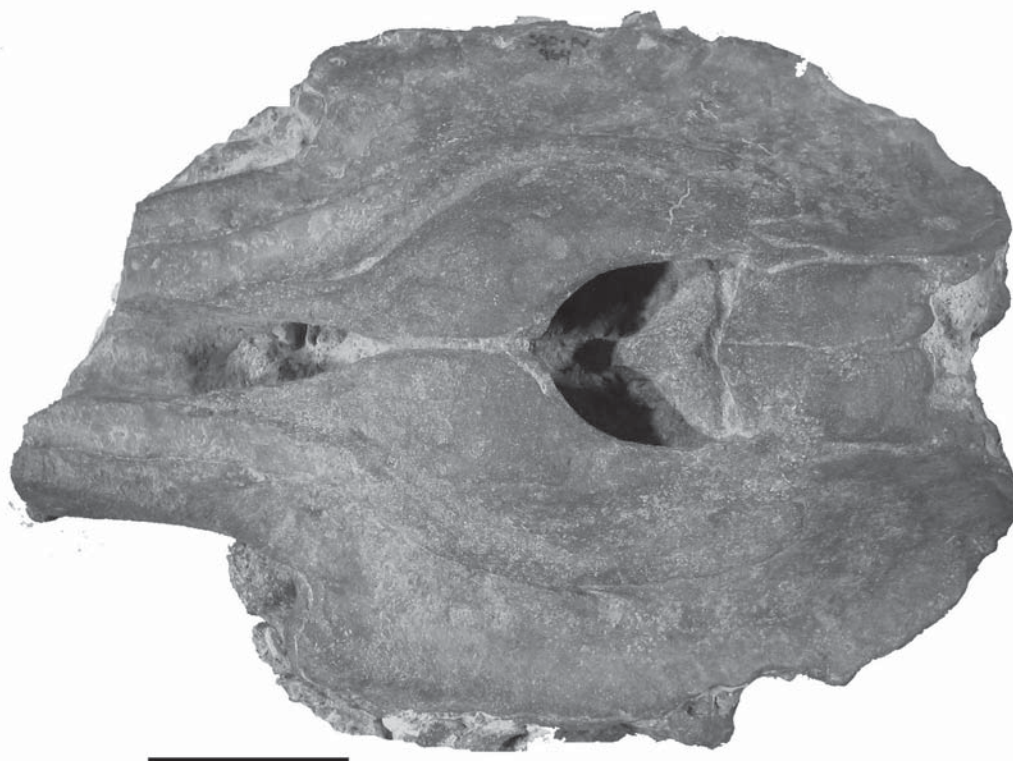


FIGURA 13. Cráneo de *Pontistes* sp. (Inioidea, Pontoporiidae, SGO.PV.964) proveniente de los niveles fosfáticos de la Formación Bahía Inglesa. Escala = 5 cm.

conservadoramente propuesta dada la semejanza con la especie tipo del género, la falta de materiales más completos y también debido a la gran variación presente en *Brachydelphis mazeasi* y en la especie actual *Pontoporia blainvillei* (Gutstein *et al.* 2009). Luego, estos especímenes fueron nombrados como nueva especie, *B. jahuayensis* Lambert y Muizon, 2013, la que está caracterizada por presentar un rostro largo, polidontia (en comparación a *Brachydelphis mazeasi*, pero no en relación a *P. blainvillei*), poseer mayor tamaño, en general, y presentar un surco entre los nasales. Además, presenta una excavación en la porción lateral del nasal, carácter que es considerado diagnóstico para *Stenasodelphis russelae* Godfrey y Barnes 2008, del Mioceno Tardío de la Fm. St. Marys (Maryland, EEUU). Más estudios son necesarios, pero al parecer *B. jahuayensis* (Fm. Bahía Inglesa y Fm. Pisco) y *S. russelae* (Fm. St. Marys) podrían corresponder al mismo taxón, estando presente en el Pacífico Sur y Norte, de manera similar a la distribución antitropical observada en los Phocoenidae (Barnes 1985b). Otra situación de posible sinonimia y distribución en ambos hemisferios, ocurre con *Auroracetus bakerae* Gibson y Geisler 2009 (Plioceno de Carolina del Norte, EEUU) que es una especie basada en un espécimen juvenil, y probablemente un neonato, dado la ausencia de fusión en la mayor parte de los huesos craneales. Esto hace que los caracteres diagnósticos sean dudosos, ya que por ejemplo el premaxilar reducido mencionado en su diagnosis (Gibson y Geisler 2009) es un carácter observado en especímenes juveniles de *Brachydelphis* y *Pontoporia* (Gutstein *et al.* 2009).

Pontistes sp.

Por otro lado, especímenes craneales preservados en vista dorsal (MPC 3052, SGO.PV.964, ver Figura 13), de la localidad de “Mina fosforita” de la Fm. Bahía Inglesa fueron preliminarmente mencionados y referidos a cf. *Pontistes* por Gutstein *et al.* (2008). El género *Pontistes* fue creado por Burmeister (1885) cuando describió la especie *P. rectifrons*, proveniente de sedimentos del Mioceno Tardío marino de la Fm. Ituzaingó el Noreste de Argentina. El holotipo es un cráneo parcial, donde se observa los premaxilares con un proceso posterolateral y uno posteromedial a la diferencia de los otros géneros (*Brachydelphis*, apenas posteromedial; *Pontoporia* y *Pliopontos*, apenas posterolateral). Rasgo que presenta el espécimen de Bahía Inglesa, así como la ausencia de crestas maxilares; placa premaxilar (fossa premaxilar en los demás odontocetos) elevada, plana y recta. El registro de *Pontistes* sp. amplía la distribución del género para el Océano Pacífico. Siendo anteriormente conocido en el Atlántico Norte (Pyenson y Hoch 2007) y Sur (Burmeister 1885, Cozzuol 1996).

Pliopontos sp.

Aún en la Fm. Bahía Inglesa, restos craneales fueron determinados como *Pliopontos* sp. (SGO. PV.967, ver Figura 14) por presentar el proceso premaxilar posterolateral más desarrollado que el proceso medial, característica observada apenas en *Pliopontos littoralis* dentro de todos los demás Pontoporiidae. Este espécimen también posee crestas maxilares como en *Pliopontos* y *Pontoporia* pero menos desarrolladas que en *Brachydelphis*; cráneo plano, con vértex poco prominente y cuenca preauricular poco desarrollada, similar a los demás Pontoporiidae. El género monoespecífico, *Pliopontos*, fue creado por Muizon (1983) para describir especímenes (cráneos) del Plioceno de la Fm. Pisco y fue considerado un taxón guía para niveles pliocenos de esta formación. Su presencia en el Mioceno Tardío de Chile aumenta su rango de distribución espacial y temporal.

Pontoporiidae *indet.*

Canto *et al.* (2002b) asignan restos postcraneales (secuencia vertebral) provenientes de niveles pliocenos de la Fm. Coquimbo al género *Pliopontos* sp. Sin embargo, el espécimen no está asociado o articulado a restos craneales por lo que no se pueden reconocer los caracteres diagnósticos del género. La determinación señalada por Canto *et al.* (2002b) no pudo ser corroborada en el presente análisis ya que el espécimen carece de caracteres diagnósticos (los que son apenas craneales en *P. littoralis*) y el análisis morfométrico y estadístico, llevado a cabo por los autores mencionados, presentan problemas conceptuales (*e.g.*: atribuyen los ejes X e Y al holotipo de *Pliopontos littoralis* y SGO.PV.305, respectivamente; ver cuadro 3 en Canto *et al.* 2002b). Es decir, los autores consideran los especímenes como variables en lugar de las medidas tomadas, lo que viola los supuestos de una regresión lineal (Zar 1996). Por lo tanto, el resultado estadísticamente significativo es un artefacto del mal uso del coeficiente de determinación de Pearson (r^2).

Sin embargo, aunque Muizon (1988) no cita caracteres postcraneales en la definición de Pontoporiidae, *P. blainvillei* presenta una morfología vertebral peculiar y única, con los procesos transversos comprimidos dorsoventralmente y ensanchados latero-medialmente (Gutstein, C.S., observación personal) muy semejantes al espécimen de la Fm. Coquimbo, permitiendo la asignación preliminar a Pontoporiidae.

Este registro reafirma, junto con los depósitos de la Fm. B. Inglesa, la importancia del grupo Iniioidea como un componente de la fauna de cetáceos del Neógeno de Chile, ya señalada en la Formación Pisco (Perú; Muizon 1983, 1988a). Esto es interesante ya que esta familia no está presente en el Pacífico en la actualidad y, sin embargo, en el Neógeno eran cetáceos relativamente comunes.

Delphinoidea

Delphinoidea, como definido por Muizon (1988b), agrupa a las familias relacionadas a los delfines actuales, que se tornaron dominantes en las asociaciones marinas de odontocetos, sobre todo después del Neógeno tardío. Su origen es muy debatido, habiéndose considerado por mucho tiempo que

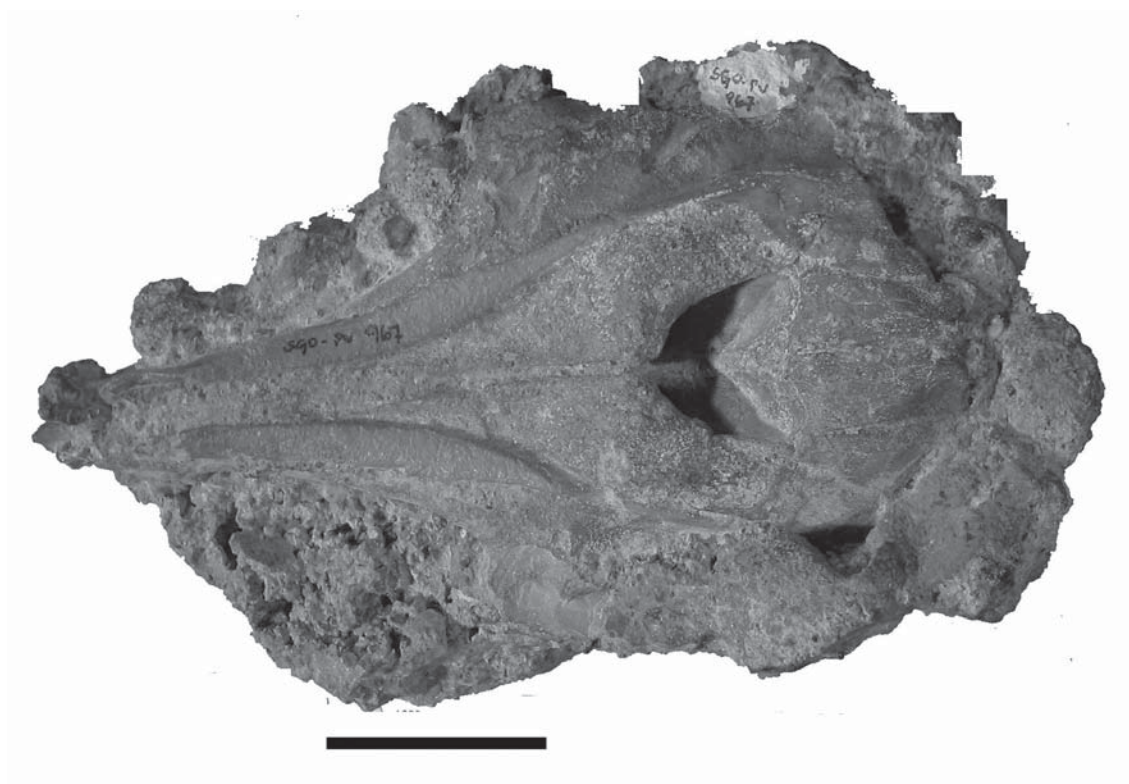


FIGURA 14. Cráneo de *Pliopontos* sp. (Iniioidea, Pontoporiidae) proveniente de los niveles fosfáticos de la Formación Bahía Inglesa. Escala = 5 cm.

una familia primitiva habría originado a la superfamilia, la familia Kentriodontidae, como fue definida por Barnes (1985a). En su sentido tradicional (Muizon 1988b) los Delphinoidea incluyen a las familias: Kentriodontidae, Phocoenidae, Delphinidae y Monodontidae. De las cuales la familia Phocoenidae está mejor representada en Chile. Según la literatura, Kentriodontidae y Monodontidae no presentan registros en Chile y Delphinidae está pobremente mencionada en resúmenes de congreso (Gutstein *et al.* 2006). En general, especímenes atribuibles a cualquier grupo dentro de Delphinoidea son escasamente registrados para las formaciones neógenas de Chile. Esfuerzos de recolecta y estudio sistemáticos en diversas localidades de la Fm. Bahía Inglesa vienen siendo realizados desde el año 2009, siendo ya posible apreciar un incremento de especímenes de Delphinoidea modernos e incluso de Kentriodontidae, un grupo de delfinoideos basales (Rubilar-Rogers y Gutstein 2009, Pyenson *et al.* 2011, 2014) respecto de la última revisión (Gutstein *et al.* 2008), haciendo posible que este hecho esté más relacionado a la falta de esfuerzos sistemáticos que a la ausencia o poca representatividad de este grupo en los depósitos neógenos del país.

Phocoenidae

Los Phocoenidae (marsopas) son una familia de Delphinoidea que se diversifica al mismo tiempo que los Delphinidae en el Mioceno Tardío (*crown-group*). Se ha postulado que el origen y diversificación de los Phocoenidae hubieron ocurrido en el hemisferio norte (Fordyce 2009), sin embargo, esto no puede ser asegurado debido a la falta de estudios en diversas formaciones del Neógeno tardío, destacándose las formaciones sudamericanas e incluso de Chile. Gutstein *et al.* (2008) listaron la familia Phocoenidae en los registros del “bonebed” de la Fm. Bahía Inglesa, sobre la base de un cráneo parcial preservado en vista dorsal (MPC 0004). Además de un cráneo preservado apenas en vista ventral (MPC S/N), siendo muy

similar a *Lomacetus* y *Piscolithax* (Gutstein et al. 2008), ambos géneros fueron descritos para la Fm. Pisco, siendo el primero del Mioceno Tardío y el segundo asignado al intervalo Mioceno-Plioceno (Muizon 1984, 1988).

Se ha reportado la presencia de una especie actual de la familia que habita la costa de Chile, *Phocoena spinipinnis*, como fósil (Yáñez et al. 1994). Sin embargo, casi con toda seguridad se trata más bien un registro histórico, dada la falta de información de procedencia estratigráfica y principalmente por el hecho que el rango temporal de los foraminíferos recuperados de los sedimentos colectados, en el espécimen, corresponde al periodo actual. Dichos restos históricos son comunes y muchas veces se encuentran mineralizados (no en este caso), siendo en algunos casos confundidos con registro fósil.

Fordyce (2009) hace referencia a que el registro de los Phocoenidae empieza en el Mioceno Tardío, sin embargo, los registros de Phocoenidae modernos (*crown-group*) no se separan temporalmente de los Phocoenidae basales (*stem-group*) no aportando para acotar el origen y la diversificación de la familia. El registro más antiguo de Phocoenidae basal es de la Fm. Monterey (Mioceno Tardío), *Salumniphocoena stocktoni* Wilson, 1973. De esta manera, la distribución de los registros de Phocoenidae están usualmente restringidos en la zona tropical del Pacífico Norte y Este (Fordyce 2009).

En la actualidad la familia posee una distribución antitropical (Barnes 1985b), habiendo pares de especies congénéricas y estrechamente relacionadas separadas por la zona tropical (Fajardo-Mellor et al. 2006). Fajardo-Mellor et al. (2006), invocan una serie de eventos geológicos en la cuenca del Pacífico Norte que explicarían este patrón de distribución de los Phocoenidae y otros organismos marinos. Este patrón se habría originado a partir de cambios de corrientes que favorecieron el enfriamiento y surgencia, creando aguas ricas en nutrientes en el Mioceno Medio en el hemisferio norte (Jacobs et al. 2004) y luego un calentamiento y alteración de la corriente de California debido al cierre del portal de Panamá en el Plioceno que habría favorecido la migración de especies marinas hacia el hemisferio sur, seguido de un nuevo enfriamiento de las aguas tropicales permitiendo la migración a través de la zona ecuatorial en el Plioceno Tardío y el Pleistoceno (Lindberg 1991, Jacobs et al. 2004). Los registros de Chile (Gutstein et al. 2008), amplían el rango de la familia en la zona subtropical Sur durante el Neógeno, siendo relevantes para acotar el tiempo y espacio de estas migraciones y/o otros patrones responsables por generar la distribución actual.

Odobenocetops sp.

Tal vez la especie más impresionante y bizarra es la del delfín morsa, *Odobenocetops*. El género fue descrito para localidades pliocenas de la Fm. Pisco e incluye a dos especies, *O. peruvianus* y *O. leptodon* (Muizon 1993, Muizon et al. 2002).

El material asignado a *Odobenocetops* sp. (SGO.PV. 21610, Pyenson et al. 2014) proveniente de Cerro Ballena (Fm. Bahía Inglesa) comprende ambos colmillos un cráneo parcial, algunas vértebras y costillas. La porción preservada del cráneo es muy similar a *Odobenocetops peruvianus* y *O. leptodon*. El espécimen chileno no pudo ser diferenciado entre éstas ya que no posee la porción anterior del cráneo preservada, en donde se encuentran los caracteres diagnósticos específicos siendo asignado a *Odobenocetops* sp., sobre la base de los siguientes rasgos: presencia de un par de colmillos de diferente tamaño y con dentina lisa y recta (y no espiralada como en narvales, Monodontidae); un paladar cóncavo; orientación anterior del frontal en la órbita; el proceso ascendente de la maxilla restringido a la porción medial de la caja craneana; el proceso post-orbitario del frontal en posición anterolateral; y una fossa glenoide abierta y orientada lateralmente.

De esta manera, este nuevo registro constituye el registro más austral y más antiguo del género, extendiendo su rango a la zona subtropical del Mioceno Tardío. Una descripción detallada del material, sobretodo de la región del oído que está muy bien preservada en este material (Pyenson et al. 2012), se hace necesaria de manera de explorar la posibilidad de tratarse de una nueva especie dado su edad temprana. Además, análisis filogenéticos preliminares indican una divergencia más temprana de este taxón, pudiendo tratarse de un grupo basal a Delphinoidea (Gutstein, C.S. y Cozzuol, M.A., datos no publicados).

Ziphoidea

Las ballenas picudas o los zifios son odontocetos que en la actualidad perdieron sus dientes (a excepción de un par de dientes presentes en los machos) y desarrollaron una gran diversidad de formas en el vértex craneal, siendo la asimetría en la cresta premaxilar² una característica conspicua y variada en la familia (Bianucci *et al.* 2007: fig. 33-3), y un hocico alargado, producto de su especialización alimentaria conocida como “suction feeding” (alimentación por succión). La familia tiene registros entre el Mioceno y el Plioceno Temprano, *Squaloziphis emlongi* Muizon, 1991, fue descrito como el zifio más antiguo (Mioceno Temprano), sin embargo, existe discusión acerca de la validez de su asignación a Ziphiidae (Lambert 2005).

Los registros de zifios fósiles del hemisferio norte suman ocho géneros y 12 especies y los más recientemente estudiados fósiles de Sudáfrica registrando ocho géneros y 10 especies. En América del Sur, existen tres especies descritas para la Fm. Pisco (Perú; Bianucci *et al.* 2009, Lambert *et al.* 2010), donde se encuentra además una gran concentración de zifios (ocho esqueletos asociados. Bianucci *et al.* 2010). En el Atlántico Sur, recientemente fue descrito un nuevo género y especie de zifio, *Notoziphius bruneti* para el Mioceno Tardío de Patagonia, Argentina (Buono y Cozzuol 2013) evidenciando la distribución cosmopolita y gran diversidad del grupo en el Mioceno.

En contraste, los zifios son escasos en el registro de cetáceos de Chile pudiéndose encontrar apenas una mención de un diente (MPC 227) del “bonebed” de la Fm. Bahía inglesa (Gutstein *et al.* 2008). El espécimen consiste en un diente con la base robusta y de forma rectangular, como observado en zifios como *Ninoziphius platyrostris* Muizon 1983 o *Ziphirostrum marginatum* (Lambert 2005).

Physeteroidea

Physeteroidea comprende las familias Kogiidae y Physeteriidae y fue originada en el Oligoceno con *Ferecetotherium* Mchlidze, 1970. Al igual que la mayor parte de los grupos de odontocetos, alcanzó su máxima diversificación durante el Mioceno (Kazár 2002, Fordyce 2009). Ejemplos de registros en el Mioceno Temprano son *Idiorophus patagonicus* Lydeker, 1894 y *Diaphorocetus* de Argentina.

La familia Physeteridae es reconocida principalmente por la modificación de los huesos de la face. La familia es caracterizada por presentar una región cóncava que ocupa toda la face y parte del rostro, la cuenca supracraneal dorsal (Heyning 1989). Esta estructura ósea está relacionada principalmente al órgano exclusivo de la superfamilia (Physeteroidea) el espermaceti, como observado en fisetéridos vivientes (cachalotes).

aff. *Idiorophus* Kellogg 1925

Existe registro de una porción mediana del rostro, con porción mandibular, maxilar y dientes articulados (SGO.PV.250) provenientes de la localidad de Sur de Río Rapel (desembocadura), equivalente al Mioceno Tardío según Encinas *et al.* (2006) y Nielsen y Glodny (2009). Covacevich y Frassinetti (1986) aluden a la edad y locación de estos materiales como Mioceno Medio-Tardío, aunque los restos no fueron encontrados *in situ*, pero los estudios anteriores los sitúan a nivel de la Fm. Licanheu.

SGO.PV.250 fue mencionado como Odontoceti *indet.* (Tamayo y Frassinetti 1980) y como Physeteriidae *indet.* (Canto 2007), aunque sin una descripción o mención a los caracteres que llevaron los autores a dichas asignaciones. Aquí se asigna a Physeteriidae con afinidad al género *Idiorophus* Kellogg, 1925 por presentar dientes cónicos con esmalte con líneas longitudinales en la corona, dientes alargados y afilados en la extremidad distal, que también es curvada hacia posterior. El rostro es afilado, con los maxilares no visibles en vista dorsal, posicionados abajo de los premaxilares, siendo este un carácter plástico también observado en otros taxa de rostros largos como en *Pontoporia*, *Inia*, *Platanista*. El espécimen presenta sínfisis mandibular fusionada en toda la porción preservada concordante con lo observado en los Physeteriidae. Estos poseen una sínfisis alargada, extendiéndose más de la mitad del largo de la mandíbula. No obstante, presenta dientes mandibulares y maxilares/premaxilares, lo que no ocurre en los Physeteridae

² Cresta formada por el engruesamiento en el proceso nasal del premaxilar (*sensu* Mead y Fordyce 2009) la sutura con el nasal y el frontal, es considerada diagnóstica para la familia (Lambert 2005, Bianucci *et al.* 2007).

modernos, pero si en las especies fósiles (Hampe 2006). El género *Idiorophus* viene siendo utilizado (Uhen *et al.* 2008), después de ser validado, sinonimizando varios otros géneros como *Apenophyseter* (ahora *nomen dubium*) creados durante el último siglo, la mayoría de ellos basados en material bastante fragmentario. La morfología de la mandíbula en sección transversal se asemeja mucho a la observada en *Idiorophus*, por presentar los alveólos inclinados muy profundos, bien como un canal meckeliano expandido y dispuesto separadamente. Además la forma ventral de la unión de las hemimandíbulas no es dividida como en *Physeter* y *Aulophyseter* (como ilustrado en Cozzuol 1988).

Por otro lado, la morfología de los dientes también se asemeja a la de *Idiorophus*, siendo alargados, sin embargo, la morfología dentaria así como la mandibular puede ser muy variable y en muchos casos convergente, por lo que no podemos hacer una asignación taxonómica más precisa, por lo incompleto del fósil. De todas maneras, este espécimen representa el primer registro de Physeteriidae en la Fm. Navidad.

aff. *Scaldicetus* Du Bus 1867

La validez del género *Scaldicetus* (Figura 15) ha sido cuestionada ya que se basa en especímenes fragmentarios y existe un gran número de ejemplares reconocidos casi exclusivamente por caracteres dentales, los cuales suelen ser homoplásicos (convergentes o simplemente plesiomórficos) (Hampe 2006). Sin embargo, si se tiene en cuenta que se tratan de morfotipos, pueden ser usados con fines prácticos. Los especímenes estudiados en Gutstein *et al.* (2008) corresponden a dientes de diferentes rangos de tamaño, por lo que corresponden a diferentes morfotipos. De esta manera, los dientes aislados mencionados en Gutstein *et al.* (2008; MPC 0008-20, 0057-60, 0070-78, 0214, 0215) corresponden a una serie numerosa de dientes de cf. *Scaldicetus*. Estos se diferencian de los dientes de Hoplocetinae por no presentar la corona separada por un “cuello” alargado (Hampe 2006). Al margen de la discusión de la validez de este taxón, los dientes ilustrados (Figura 15) son semejantes a los comúnmente atribuidos a este morfotipo.

Dentro de los grandes odontocetos están los nuevos registros de Physeteriidae de la Fm. Bahía Inglesa, siendo además un nuevo registro de Hoplocetinae, *Livyathan melvillei* Lambert *et al.*, 2010, que presenta dientes desproporcionadamente grandes para su tamaño corporal e incluso de cabeza, siendo la proporción de la cabeza con el resto del cuerpo menor que en *Physeter macrocephalus*. El tamaño del diente es al menos el doble del tamaño del diente de un cachalote actual, midiendo 12 cm de diámetro y 36 cm de largo. Pyenson *et al.* (2011) mencionan la presencia de *Livyathan* en Chile (en la Fm. Bahía Inglesa) aunque el espécimen se encuentre todavía en estudio.

Kogiidae *indet.*

Se registra un periótico aislado (SGO.PV.1117) de la localidad de “Mina Fosforita” (Fm. Bahía Inglesa) asignado al primer registro de Kogiidae para la Formación (Canto 2007). Sin embargo, dicha comunicación no presenta una descripción anatómica o un análisis de los caracteres diagnósticos para respaldar su asignación. Además, del uso de literatura desactualizada e imprecisa, como es el caso de la asignación de la edad de las capas fosfáticas al rango temporal de todo el paquete sedimentario de la Formación Bahía Inglesa (Marquardt *et al.* 2000) en vez de su edad conocida como Mioceno Tardío (Achurra 2004, Achurra *et al.* 2009).

Una revisión de este material permitió reconocer el carácter diagnóstico de Physeteroidea: presencia de un osículo accesorio fusionado con la fovea epitubaria del proceso anterior del periótico (ver Mead y Fordyce 2009). El proceso anterior está incompleto, sin embargo, las proporciones de la cochlea vs los procesos anterior y posterior son compatibles con la de la forma general de Kogiidae. Otros rasgos observados, tales como, la inclinación de los procesos entre sí, su pequeño tamaño y la reducción del proceso posterior del periótico permiten determinar SGO.PV.1117 como Kogiidae a diferencia de Physeteriidae.

RESUMEN DEL REGISTRO DE CETÁCEOS NEÓGENOS DE CHILE

Como ya fue mencionado anteriormente el registro geológico marino de Chile es extenso, ya que en muchos períodos (Jurásico, Cretácico, Paleógeno, Neógeno) la mayor parte de su territorio, fue



FIGURA 15. Dientes de *Scaldicetus* sp. (Physeteroidea) proveniente de los niveles fosfáticos de la Formación Bahía Inglesa. Escala = 5 cm.

cubierto por océanos o mares someros epicontinentales. Por esa razón los cetáceos son un componente abundante e importante del patrimonio paleontológico de Chile, estando registrados abundantemente en las formaciones marinas neógenas (Cuadro 1). Los más antiguos registros de cetáceos fósiles en la literatura datan de 1887 con los trabajos del naturalista Rodulfo A. Philippi que describió *Neobalaena simpsoni* (Sur, Ancud; Mysticeti), y *Delphinus domeykoi* (costa central, La Cueva, Odontoceti) aunque no son taxa válidos actualmente.

La casi totalidad de los registros son parte de la Fm. Bahía Inglesa que presenta 17 taxa, en su mayoría provenientes de capas de arenisca a conglomerado fosfóricos, conocidas como “bonebed” (capa de huesos) y de limolitas suprayacentes que contiene gran proporción de esqueletos articulados a asociados (Gutstein *et al.* 2007). Los taxa presentes en dicha formación incluyen restos craneales de Inioidea (*Brachydelphis mazeasi*, *B. jahuayensis*, *Pliopontos* sp., *Pontistes* sp., nueva especie no descrita), así como dientes y perióticos aislados (Pontoporiidae *indet.*), restos cráneos de Delphinoidea, como Phocoenidae (aff. *Lomacetus* y *Phocoeninae indet.*); y Physeteroidea, correspondiendo a dientes de diferentes formas de Physeteridae (cf. *Scaldicetus*, *Livyathan*), además de Ziphiidae *indet.* La Fm. Coquimbo registra restos de Mysticeti *indet.*, Cetotheriidae, Balaenopteridae (“*Megaptera*” *hubachi*) y Pontoporiidae *indet.* El Área de Navidad (Fm. Rapel) con un fragmento de rostro articulado con dientes asignado a aff. *Idiorophus* (Physeteridae).

De las familias de odontocetos fósiles que habitaron en América del Sur durante el Neógeno (Physeteriidae, Kogiidae, Ziphiidae, Delphinidae, Pontoporiidae, Monodontidae, Kentriodontidae, Phocoenidae, Odobenocetopsidae) la mayor parte está registrada en las formaciones de Chile, con la excepción de Monodontidae (familia que incluye a belugas y narvales y algunas formas fósiles). Sin embargo, estos registros provienen de trabajos preliminares en resúmenes de congreso, existiendo escasas

publicaciones, revisada por pares, describiendo odontocetos fósiles en Chile (*i.e.*: Gutstein *et al.* 2009). Esta disparidad entre registro y publicaciones muestra la necesidad de continuar e incrementar el estudio de este grupo.

Tratándose de cetáceos, los estratos neógenos más importantes de Chile son el Área de Navidad (diversas formaciones *sensu* Encinas *et al.* 2006), la Fm. Coquimbo y destacadamente la Fm. Bahía Inglesa. Estas formaciones tienen cierto grado de contemporaneidad, sobretodo teniendo en consideración la reasignación temporal del área de Navidad para el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano y habiendo facies sedimentarias similares entre la base de la Fm. Coquimbo (Plioceno) y buena parte de la Fm. Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Plioceno Tardío), sobretodo las capas fosilíferas que corresponden predominantemente al Mioceno Tardío-Plioceno Temprano en esta última (Encinas *et al.* 2006, Achurra 2004, Achurra *et al.* 2009).

PALEOBIOLOGÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA DE INIOIDEA A LA LUZ DE LOS HALLAZGOS DE LA FM. BAHÍA INGLESA.

Es conocido a nivel mundial que ocurre un reemplazo en las familias dominantes en términos de diversidad taxonómica a través del Neógeno en mamíferos marinos (pinnípedos, Valenzuela-Toro *et al.* 2013; odontocetos, Fordyce 1980, Steeman *et al.* 2009, Cozzuol 1996, Cione *et al.* 2007). Por ejemplo, en el registro mundial de odontocetos se observa un cambio de las formas dominantes de Kentriodontidae a Delphinidae desde el Mioceno Medio-Tardío, además de la presencia de otros grupos de odontocetos modernos (Fordyce y Muizon 2001). Se observa también una disparidad morfológica entre las formas del Mioceno Medio en relación a los del Mioceno Tardío, en donde las formas del Mioceno Tardío se parecen más a los grupos hoy existentes, con algunas excepciones (Gutstein *et al.* 2014a, Fordyce 1980, Steeman *et al.* 2009, Cozzuol 1996, Cione *et al.* 2007). Algunas publicaciones recientes documentan una gran diversidad de inioideos en ambos hemisferios (Pyenson y Hoch 2007, Barnes y Godfrey 2008, Geisler *et al.* 2012) destacándose lo observado en la Fm. Bahía Inglesa, en donde coexisten cuatro géneros (cinco especies) del grupo, además estos restos son abundantes, tanto en terreno como en colecciones científicas (MPC y SGO.PV).

En una perspectiva más general, las familias de odontocetos presentes en Neógeno de la Región de Atacama son las mismas encontradas en Perú (Ica, Fm. Pisco, Mioceno Medio-Plioceno; DeVries y Muizon 1985). En términos de especies existen nuevas formas como *Pliopontos*, de la familia Pontoporiidae, de la cual la única especie viviente habita el Océano Atlántico (*Pontoporia blainvillei*), pero que en el registro fósil se encuentra bien representada en el Océano Pacífico (Plioceno de la Fm. Pisco y Mioceno Tardío de la Fm. Bahía Inglesa). Además, dentro de la misma familia, se extiende el registro del género *Pontistes* que, hasta recientemente era considerado exclusivo del Océano Atlántico (Burmeister 1885, Pyenson y Hoch 2007). Estos nuevos registros se suman a la redescipción de *Brachydelphis mazeasi* y el reconocimiento de una nueva forma con rostro largo (Gutstein *et al.* 2009), *B. jahuayensis* Lambert y Muizon, 2012, ampliando el conocimiento de los Inioidea en las costas de América del Sur. Este grupo está representado apenas por dos géneros en la actualidad y por registros aislados de géneros neógenos, en general restringidos temporalmente y en su distribución, como por ejemplo el registro de *Ischyrorhynchus* y *Saurocetes* (Iniidae) en la Fm. Ituzaingó (Entre Ríos, Argentina; Cozzuol 1996, 2010). De esta manera, se destaca la coexistencia de al menos cuatro géneros en la Fm. Bahía Inglesa, hecho que convierte dicha formación en la más diversa en cuanto a registros de Inioidea y que amplía la distribución de los géneros antes conocidos por registros puntuales y/o considerados endémicos. Por otro lado, a pesar de la predominancia de registros de la familia en América del Sur, registros más recientes y nuevas interpretaciones, aunque sobre la base de especímenes fragmentarios, vienen siendo documentados para el Atlántico Norte como es el caso de algunos perióticos asignados a aff. *Pontoporia* (Whitmore 1994), cráneos de *Protophocoena minima* Lambert, 2005, cf. *Pontistes* y Pontoporiidae *indet.* (Pyenson y Hoch 2007), *Stenasodelphis* Barnes y Godfrey, 2008, *Auroracetus* Gibson y Geisler, 2009, *Meherrinia* Geisler *et al.*, 2012.

Estos registros son interesantes, dado que el registro fósil es significativamente similar al registro de varamientos de las costas (tanatocenosis) y es además fidedigno a la real población que habita el área marina colindante (Pyenson *et al.* 2011), por lo que se desprende una nueva interpretación biogeográfica del grupo. Además, las diferentes abundancias de taxa de mamíferos marinos en una tanatocenosis, y por ende en su tafocenosis, esta correlacionada a la real población: una población residente de una área marina cercana (una cuenca o un estuario, por ejemplo) será más abundante en la tanatocenosis que una especie que vive en aguas oceánicas o áreas relativamente más lejanas (Liebig *et al.* 2003). Por lo tanto, en el caso de la Fm. Bahía Inglesa se puede afirmar que los abundantes inioideos eran parte importante de la comunidad costera de la cuenca de caldera, durante el Mioceno Tardío. En contraposición en el Plioceno de la misma formación el grupo no está representado, encontrándose apenas delfines (Delphinidae; Gutstein, C.S., observación personal) de manera similar al recambio faunístico observado entre Phocidae y Otariidae (Valenzuela-Toro *et al.* 2013).

En este sentido, el registro de Pyenson y Hoch (2007) ahora visto desde la perspectiva de la revisión morfológica de *Brachydelphis* (Gutstein *et al.* 2009), que caracteriza la variación morfológica del género, nos permite determinar ese espécimen como cf. *Brachydelphis* sp. lo que tiene implicancias mayores para la interpretación paleobiológica del taxón y también del origen de los Inioidea y de los Pontoporiidae dependiendo del marco sistemático al que uno se atiene. Por ejemplo, la distribución en dos océanos en una variedad de ambientes durante el Mioceno Medio a Tardío hace difícil la comparación con los Inioidea vivientes, restringidos a “pequeñas” áreas con hábitats más bien homogéneos: someros y con aporte continental.

Por otro lado, como un hito especial en la biogeografía y evolución de los delfines de América del Sur, dos eventos de invasión del ambiente fluvial ocurrieron en tiempo y grupos distintos: Delphinidae e Iniidae. En el primer grupo, el género *Sotalia*, de origen estimado en el océano Atlántico (*Sotalia guianensis*), habría invadido la cuenca amazónica (*S. fluviatilis*) entre 5 y 2,5 M.a. durante el Plioceno (Cunha *et al.* 2005). Sin embargo, el registro fósil del género es inexistente y esta divergencia fue estimada utilizando la tasa de mutación de mamíferos en general, por lo que esta fecha podría estar sobreestimada. Sobre todo considerando que la población dulceacuícola estaría más sujeta a cambios en el número poblacional (*i.e.* durante el descenso del nivel del mar del Pleistoceno) pudiendo provocar efecto fundador y fijación de alelos raros (Cozzuol, comunicación personal).

La entrada de los Inioidea al sistema fluvial es estimada por Banguera-Hinestroza *et al.* (2005) para el Mioceno Medio-Tardío, basándose en género fósil más antiguo y basal, *Brachydelphis mazeasi* (Perú y Chile). Como mencionado anteriormente este segundo grupo ha sido recientemente incrementado en número de especies, especímenes, rango biogeográfico y de edad (Gutstein *et al.* 2014a, Pyenson y Hoch 2007, Godfrey y Barnes 2008, Lambert y Post 2005, Ribeiro *et al.* 1998, Whitmore *et al.* 1994), tornando más compleja la historia evolutiva del grupo.

En relación al registro fósil se tiene como el registro fluvial más antiguo de Iniidae a *Ischyrorhynchus* y *Sauroctes* en el Norte de Argentina. *Ischyrorhynchus* es un taxón cuya afinidad filogenética ha estado en debate por más de 30 años (Pilleri y Gihl 1979, Muizon 1988b, Cozzuol 2010, Geisler *et al.* 2012). Su distribución, edad y morfología apunta para una afinidad con los Inioidea, más específicamente su posición dentro de Iniidae (Cozzuol 1988, 1996, 2010). Sin embargo, algunas interpretaciones morfológicas (Pilleri y Gihl 1979) y un reciente análisis filogenético (Geisler *et al.* 2012) lo sitúan dentro del grupo de delfines del río Ganges (India), Platanistidae. Esta interpretación no es parsimoniosa en el sentido biogeográfico, suponiendo una doble entrada al sistema fluvial para el grupo de los platanistideos en dos continentes distintos, sincrónicamente con la invasión al sistema fluvial en América del Sur por los ínidos (Gutstein *et al.* 2009).

Los platanistoides son un grupo de origen marino y distribución más bien cosmopolita, siendo muy abundantes sobretudo en el Mioceno del hemisferio norte. Aunque los registros de Platanistidae y en especial Platanistinae (grupo corona) son escasos y restringidos al Mioceno Temprano de Oregon (E.E.U.U.), un registro reciente del grupo en Amazonía confirma la presencia del grupo en América del

Sur (Bianucci *et al.* 2013). Sin embargo, este fue encontrado en sedimentos del Mioceno Medio, siendo posible que esté relacionado a sedimentos fluviales o bien a las transgresiones marinas registradas en esta edad. Considerando la distribución amplia del grupo, el registro amazónico de Platanistinae no supone implicancias directas a la afinidad de *Ischyrorhynchus* presente en sedimentos fluviales de la última parte del Mioceno Tardío y austral a la cuenca Amazónica. Por otro lado, una revisión preliminar (Gutstein *et al.* 2014b) de la codificación de *Ischyrorhynchus* en la matriz de Geisler *et al.* (2012) detectó la codificación equívoca de siete caracteres (el que fue codificado con la utilización de fotografías en el referido trabajo), de manera tal que las relaciones filogenéticas es de grupo-hermano de la especie actual *Inia geoffrensis*, y por lo tanto dentro de Iniidae.

Por su parte, el sistema fluvial amazónico tiene una historia geológica interesante: en el Mioceno Medio a Tardío hubo dos grandes transgresiones marinas que cubrieron buena parte de América del Sur. Se tiene consenso de que dos cuerpos de agua estaban presentes (Latrubesse *et al.* 2007): el mar Paranaense (en la región de entre Ríos, Argentina) y las cuencas de Amazonas y del Orinoco inundadas (*Tethys water spot*, según Donato 2003). De esta manera, el registro de Platanistidae en la cuenca Amazónica estaría dentro del periodo de las transgresiones marinas en la cuenca Amazónica y sería una extensión de la distribución austral del grupo ya presente en las costas de América del Norte para el mismo período.

CONCLUSIONES

En resumen la Región de Atacama posee 85% de los registros de Chile. Lo que en términos del registro sudamericano corresponde a más del 50% de las familias registradas en la última revisión (Cozzuol 1996).

Hasta el momento no hay registros, en la literatura, de cetáceos en el neógeno marino de las formaciones Ranquil, Lincai y Mejillones, aún que probablemente se necesitan campañas de prospección y estudio de los materiales, ya que restos vertebrales han sido observados informalmente (exhibición del museo de la Universidad de Antofagasta), provenientes de la Fm. Mejillones.

Los misticetos fósiles están bien representados y bien preservados en las formaciones Navidad, Coquimbo y Bahía Inglesa, sin embargo, nuevos estudios son necesarios para dar cabo de toda la abundancia y diversidad de misticetos en el país. En los niveles del llamado “bonebed” de la Fm. Bahía Inglesa se encuentran registros, basados en caracteres periótico-timpánicos fósiles (región auditiva), de todas las familias. Aunque, en su mayoría, se tratan de reportes informales en congresos, con las publicaciones respectivas aún pendientes. También se registra, en niveles de areniscas sólo encontrados en la localidad de “Cerro Ballena”, la ensamble de ballenas rorcuales de mayor densidad conocida. Éstas están conservadas en cuatro niveles y son parte de un ensamble multiespecífico de vertebrados bien preservados, los que han sido atribuidos a su vez a la acumulación de cadáveres, indicando una tanatocenosis originada de una mortalidad masiva por intoxicación de microalgas con elevadas concentraciones de toxinas (marea roja).

La fauna de odontocetos de la Fm. Bahía Inglesa es similar a la registrada en niveles miocenos de la Formación Pisco (Walsh y Suárez 2005), e incluye un significativo componente de odontocetos fósiles, como: *Pliopontos* (Plioceno Temprano, Fm. Pisco), *B. mazeasi* y *B. jahuyensis* (Mioceno Medio, Fm. Pisco) y *Pontistes* (Mioceno Tardío, Fm. Ituzaingó, Argentina). Los registros chilenos amplían el rango cronoestratigráfico y paleobiogeográfico de los taxa mencionados, haciendo más compleja la historia evolutiva de la familia. Sin embargo, también deja en evidencia que los ‘niveles de vertebrados’ descritos para la Formación Pisco (DeVries y Muizon 1985) no tienen su correspondencia en los estratos de la Formación Bahía Inglesa, que presenta retrabajo pero no con niveles pliocenos. En el caso de los taxa de odontocetos (ej.: Pontoporiidae, Phocoenidae) utilizados en la Fm. Pisco (DeVries y Muizon 1985) parece no ser preciso, ya que taxa propuestos como guías del Mioceno Tardío y Plioceno en la Fm. Pisco (*sensu* DeVries y Muizon 1985) se encuentran juntos en el “bonebed” (Mioceno Tardío, Achurra 2004, Suárez y Marquardt 2003, Walsh y Suárez 2005).

La Fm. Bahía Inglesa cuenta con capas bien expuestas con tal aglomeración de restos que fueron llamadas “capa de huesos” (bonebeds) de edad Messiniano-Tortoniano (Mioceno Tardío). El estudio de la fauna de cetáceos, bien como la fauna y flora general, tiene potenciales como el de ampliar el entendimiento

en los tiempos de formación de la corriente de Humboldt en estas latitudes (e.g. Rubilar-Rogers y Gutstein 2009) y por ende en la expansión en esta zona del desierto de Atacama. Como estas capas condensan la diversidad de estas edades con un registro diverso y abundante, su ensamble debería reflejar esas modificaciones macro-climáticas.

Se destacan los nuevos registros que amplían el rango cronoestratigráfico de *Pliopontos*, que se consideraba una especie tipo del Plioceno y aquí aparece en capas del Mioceno Tardío. Además de la

CUADRO 1. Restos fósiles asignados a Cetacea provenientes de diversas formaciones geológicas chilenas.

(* Taxa no válidos.)

Taxa	Número colección	Asignación taxonómica válida	Localidad/Fm.	Edad/Época/Periodo
Mysticeti				
Mysticeti indet. 1 (<i>Neobalaena simpsoni</i> *)	SGO.PV.S/N	Phillipi, 1887, Gutstein 2013	Ancud (Isla de Chiloé, Región de los Lagos) Fm. Indet.	Indet.
Mysticeti indet. 2	S/N	Salinas 1992	Formación Coquimbo	Mioceno-Plioceno
Mysticeti Indet. 3	MPC 001	Gutstein <i>et al.</i> 2008	Punta Cachos, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Medio-Tardío
Thalassotherii				
Thalassotherii Indet.	SGO.PV.969, 970, 1115, 1116, 3014-3016, 3020	Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014	Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama	Mioceno Medio-Tardío
Cetotheriidae				
Cetotheriidae Indet.	SGO.PV.1125, SGO. PV.3017	Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014	Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama	Mioceno Medio
<i>Plesiocetus</i> sp.*	SGO.PV.S/N	Oliver-Schneider, 1894, Donoso-Barros 1975	Río Rapel, Formación Navidad, Región de Valparaíso	Indet.
<i>Plesiocetopsis</i> sp.*	S/N	Tamayo y Frassinetti 1980	Río Rapel, Formación Navidad, Región de Valparaíso	Indet.
aff. <i>Herpetocetus</i> sp.	SGO.PV.760	Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014	Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama	Mioceno Tardío
Balaenopteroidea				
Balaenopteridae				
" <i>Megaptera</i> " <i>hubachi</i> *	MB.Ma. 28570, Museum für Naturkunde, Berlin	Dathe, 1983, (Bisconti 2010)	Bahía Herradura de Guayacán, Formación Coquimbo Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama	Plioceno?
aff. <i>Balaenoptera acutorostrata</i>	SGO.PV.3018	Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014	Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama	Mioceno Tardío

Eschrichtiidae				
Eschrichtiidae Indet.	SGO.PV.1124	Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014	Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama	Mioceno Tardío
Balaenoidea				
Balaenidae				
Balaenidae Indet.	SGO.PV.3019	Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014	Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama	Mioceno Tardío
<i>Morenocetus</i> sp.*	S/N	Andrade 1987, Andrade y Jopia 1988	Reñaca, Región de Valparaíso	Indet.
aff. <i>Balaena mysticetus</i>	SGO.PV.1138	Horwitz 2014, Horwitz y Gutstein 2014	Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama	Mioceno Tardío
Odontoceti				
Odontoceti Indet.	SGO.PV.6018	Gutstein 2013	La Cueva, Colchagua, Región del Lib. Bernardo O'Higgins, Fm. La Cueva	Plioceno
Inioidea				
Pontoporiidae				
Pontoporiidae Indet.	SGO.PV.305	Gutstein 2013	Caleta Herradura, Fm. Coquimbo	Mioceno Tardío-Plioceno
<i>Pliopontos</i> sp.	SGO.PV.967, MPC 0003, 3034	Gutstein <i>et al.</i> 2008	Mina Fosforita, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Tardío
<i>Pontistes</i> sp.	SGO.PV.964, MPC 3052	Gutstein <i>et al.</i> 2008	Mina Fosforita, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Tardío
<i>Brachydelphis mazeasi</i>	SGO.PV.746, 748-750, 966, MPC 202, 377s	Gutstein <i>et al.</i> 2009	Mina Fosforita, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Tardío
<i>Brachydelphis jahuayensis</i>	SGO.PV.759, 972, 1109	Gutstein <i>et al.</i> 2009, Lambert y Muizon 2013	Mina Fosforita, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Tardío
Delphinoidea				
Phocoenidae				
Phocoenidae Indet.	MPC 0004	Gutstein <i>et al.</i> 2008	Mina Fosforita, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Tardío
Odobenocetopsidae				
<i>Odobenocetops</i> sp.	SGO.PV.21610	Pyenson <i>et al.</i> 2012	Cerro Ballena, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Tardío

Physeteroidea				
Physeteridae				
cf. <i>Scaldicetus</i> sp.	MPC 0008-20, 0057-60, 0070-78, 0214, 0215	Gutstein <i>et al.</i> 2008	Mina Fosforita, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Tardío
aff. <i>Idiorophus</i> sp.	SGO.PV.250	Gutstein 2013	Sur de Río Rapel, Fm. Licancheu	Mioceno Tardío
Kogiidae				
Kogiidae Indet.	SGO.PV.1117	Gutstein 2013	Mina Fosforita, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Tardío
Ziphioidea				
Ziphiidae				
Ziphiidae Indet.	MPC 227	Gutstein <i>et al.</i> 2008	Mina Fosforita, Fm. Bahía Inglesa	Mioceno Tardío

presencia de *Pontistes*, como primer registro en el Océano Pacífico. Estos hallazgos refuerzan la importancia de la Fm. Bahía Inglesa en el entendimiento de la biodiversidad del final del Neógeno y especialmente de la evolución y biogeografía de los Inioidea, grupo hasta ahora enigmático y muy interesante dado su cambio morfológico y ambiental correlacionados (Gutstein *et al.* 2014a).

Los fósiles constituyen una fuente de evidencia importante para comprender cómo cambios climáticos, geográficos y ambientales ocurridos en un pasado profundo afectaron a los diferentes grupos de seres vivos, ya sea en su modo de vida, ecología, y evolución. Esta información resulta relevante para entender y visualizar en un contexto más amplio los efectos de cambios ambientales sobre los representantes modernos de estos grupos, otorgando, además, una valiosa información para el desarrollo de estrategias de conservación más completas (Pyenson y Lindberg 2011). A modo de ejemplo, el reciente descubrimiento de un cementerio de ballenas en Cerro Ballena, norte de Chile, contribuye al primer registro del varamiento masivo más antiguo ocasionado por marea roja en mamíferos marinos (Pyenson *et al.* 2014).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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, Universidad de Chile, 138 p.
- ACHURRA, L. E., J.P. LACASSIE, J. P. LE ROUX, C. MARQUARDT, M. BELMAR, J. RUIZ-DEL-SOLAR, y S.E. ISHMAN
2009 Manganese nodules in the Miocene Bahía Inglesa Formation, north-central Chile: petrography, geochemistry, genesis and palaeoceanographic significance. *Sedimentary Geology* 217:128–139.
- AGUIRRE, R. y E. VALENZUELA
1997 Hallazgo de restos óseos de cetáceo en el Mioceno de Reñaca. En: *Actas del VIII Congreso Geológico Chileno*. Antofagasta, 406-410.
- ANDRADE, V.
1987 La ballena fósil de Reñaca. *Boletín Museo Sociedad Fonck* 6: 1.
- ANDRADE, V. y H.R. JOPIA
1988 Descubrimiento de un cetáceo fósil del género *Morenocetus* encontrado en Reñaca, Quinta Región Chile. En: 1º Taller Sobre Conservación y Manejo de Mamíferos Marinos de Chile, Valdivia.
- AGNARSSON, I. y J. MAY-COLLADO
2008 The phylogeny of Cetartiodactyla: The importance of dense taxon sampling, missing data, and the remarkable promise of cytochrome b to provide reliable species-level phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 964–985.

- ARNASON, U., A., GULLBERG, S. GRETASDOTTIR, B. URSING y A. JANKE
2000 The mitochondrial genome of the sperm whale and a new molecular reference for estimating eutherian divergence dates. *Journal of Molecular Evolution* 50: 569–578.
- BANGUERA-HINESTROZA, E., H. CÁRDENAS, M. RUIZ-GARCÍA, M. MARMONTEL, E. GAITÁN, R. VÁZQUEZ y F. GARCÍA-VALLEJO
2002 Molecular Identification of Evolutionarily Significant Units in the Amazon River Dolphin *Inia* sp. (Cetacea: Iniidae). *Journal of Heredity* 93: 312-322.
- BARNES, L.G.
1985a Fossil pontoporiid dolphin (Cetacea: Mammalia) from the Pacific coast of North America. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 363: 1-34.
- BARNES, L.G.
1985b Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the porpoises (Phocoenidae, Mammalia). *Marine Mammal Science* 1: 149–165.
- BIANUCCI, G., O. LAMBERT y K. POST
2007 A high diversity in fossil beaked whales (Mammalia, Odontoceti, Ziphiidae) recovered by trawling from the sea floor off South Africa. *Geodiversitas* 29: 561-618.
- BIANUCCI, G., S.C. VAIANI y S. CASATI
2009 A new delphinid record (Odontoceti, Cetacea) from the Early Pliocene of Tuscany (Central Italy): systematics and biostratigraphic considerations. *Neus Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie Abhandlungen* 254: 275-292.
- BIANUCCI, G., O. LAMBERT y K. POST
2010 High concentration of long-snouted beaked whales (Genus *Messapicetus*) from the Miocene of Peru. *Palaeontology* 53: 1077-1098.
- BIANUCCI, G., O. LAMBERT, R. SALAS-GISMONDI, J TEJADA, F. PUJOS, M. DE, URBINA y P.-O. ANTOINE
2013 A Miocene relative of the Ganges River dolphin (Odontoceti, Platanistidae) from the Amazonian Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(3): 741-745.
- BISCONTI, M.
2010 New description of “*Megaptera*” *hubachii* Dathe, 1983 based on the holotype skeleton held in the Museum fur Naturkunde, Berlin, en: M. BISCONTI, A. ROSELLI A y A. BORZATTI DE LOEWENSTERN (eds.), Climatic change, Biodiversity, Evolution: Natural History Museum and Scientific Research. Proceedings of the meeting, 37-68. *Quaderni del Museo di Storia Naturale di Livorno* 23.
- BISCONTI M., O. LAMBERT y M. BOSSELAERS
2013 Taxonomic revision of *Isocetus depauwi* (mammalia, cetacea, mysticeti) and the phylogenetic relationships of archaic ‘cetothere’ mysticetes. *Palaeontology* 56: 95–127.
- BORSUK-BIALYNICKA, M.
1988 New remains of Archaeoceti from the Paleogene of Antarctica. *Polish Polar Research* 9(4): 437-445.
- BUONO, M.R. y M.A. COZZUOL
2013 A New Beaked Whale (Cetacea, Odontoceti) from the Late Miocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(4): 986-997. (doi: <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2013.752377>).
- BUONO, M.R., M.S. FERNÁNDEZ, C. TAMBUSI, T. MÖRS y M. REGUERO
2011 Un Arqueoceto (Cetacea: Archaeoceti) del Eoceno medio de Isla Marambio (Formación la Meseta), Antártida. *Ameghiniana* 48(4): 149-150.
- BURMEISTER, G.
1885 Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por D. Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 97-174 + 2 láminas.
- CABRERA, A.
1926 Cetáceos fósiles del Museo de La Plata. *Revista del Museo de La Plata* 29: 363-411.

- CANTINO, P. D. y K. DE QUEIROZ
2006 International Code of Phylogenetic Nomenclature. Version 3a. Part 1: Clade Names. Available via <http://www.ohiou.edu/phylocode>
- CANTO, J.
2007 Phisetetoidea (Cetacea: Odontoceti) fósiles en el neógeno de Chile. Noticiario Mensual, Museo Nacional de Historia Natural 359: 9-22.
- CANTO, J., M.A. COZZUOL y J. YAÑEZ
2002a Mamíferos marinos neógenos de la Formación Bahía Inglesa, Caldera1, III Región, Chile. En: Actas del I Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Santiago, 22-23.
- CANTO, J.H., A. CROVETTO y V. COVACECHI
2002b Hallazgo de *Pliopontos* sp. (Cetacea: Pontoporiidae) en el Neógeno de Chile. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile 350:28-37.
- CARREÑO, C. A.
2012 Ambiente deposicional de la Formación Bahía Inglesa (Neógeno) en la cuenca de Caldera, III Región, Chile. Memoria para optar al título de Geólogo, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 98 pp.
- CIONE, A.L., J. MENNUCCI, F. SANTALUCITA y C. ACOSTA HOSPITALECHE
2007 Local extinction of sharks of genus *Carcharias* (Elasmobranchii, Odontaspidae) in the eastern Pacific Ocean. Revista Geológica de Chile 34: 139-145.
- CLEMENTZ, M.T., R.E. FORDYCE, S.L. PEEK y D.L. FOX
2014 Ancient marine isoscapes and isotopic evidence of bulk-feeding by Oligocene cetaceans. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 400: 28-40.
- COZZUOL M.
1988 Una nueva especie de *Saurodelphis* Burmeister, 1891 (Cetacea: Iniidae) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano) de la Provincia de Entre Rios, Argentina. Ameghiniana 25: 39-45.
- COZZUOL, M.A.
1996 The records of the aquatic mammals in Southern South America. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen 30: 321-342.
- COZZUOL, M. A.
2010 Fossil record and the evolutionary history of Iniodea, en: M. RUIZ-GARCIA y J. SHOTSELL (eds.), Biology, Evolution, and Conservation of River Dolphins within South America and Asia, 193-217; Nova Science Publishers (Nueva York).
- COVACEVICH, V. y D. FRASSINETTI
1986 El género *Cancellaria* en el Mioceno de Chile con descripción de cuatro especies nuevas (Gastropoda: Cancellariidae). Revista Geológica de Chile 28-29: 33-67.
- CUNHA H.A., V.M.F. DA SILVA, J. LAILSON-BRITO, M.C.O. SANTOS, P.A.C. FLORES, A.R. MARTIN, A.F. AZEVEDO, A.B.L. FRAGOSO, R.C. ZANELATTO y A.M. SOLÉ-CAVA
2005 Riverine and marine ecotypes of *Sotalia* dolphins are different species. Marine Biology 148: 449-457.
- DATHE, F.
1983 *Megaptera hubachi* n. sp., ein fossiler Bartenwal aus marinen Sandsteinschichten des tieferen Pliozäns Chiles. Zeitschrift für Geologische Wissenschaften 11: 813-852.
- DARWIN, C.
1846 Geological observations on South America. Smith, Elder and Co.: 279 p. Londres.
- DONATO, M., P. POSADAS, D.R. MIRANDA-ESQUIVEL, E.O. JAUREGUIZAR y G. CLADERA
2003 Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera : Curculionidae : Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. Biological Journal of the Linnean Society (80): 339-352.
- DONOSO-BARROS, R.
1975 Contribución al conocimiento de los cetáceos vivientes y fósiles del territorio de Chile. Gayana, Zoología, 36: 127 pp.

- EHRET, D.J., B.J. MACFADDEN, D.S. JONES, T.J. DEVRIES, D.A. FOSTER, R. y SALAS-GISMONDI
2012 Origin of the white shark *Carcharodon* (Lamniformes: Lamnidae) based on recalibration of the Upper Neogene Pisco Formation of Peru. *Palaeontology* 55, 1139 – 1153.
- ELDRIDGE, N.
1991 Macroevolución. En *Paleobiología* (ed. L. seleccionadas), pp. 219-240, México, D.F.
- EMSLIE, S. y C. GUERRA-CORREA
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(2): 308-316.
- ENCINAS, A., J.P. LE ROUX, L.A. BUATOIS, S.N. NIELSEN, K.L. FINGER, E. FOURTANIER y A. LAVENU
2006 Nuevo esquema estratigráfico para los depósitos mio-pliocenos del área de Navidad (33°00'-34°30'S), Chile central. *Revista Geológica de Chile* 33 (2): 221-246.
- FAJARDO-MELLOR, L., A. BERTA, R. BROWNELL, C. BOY y R.N. GOODALL
2006 The Phylogenetic Relationships and Biogeography of True Porpoises (Mammalia: Phocoenidae) Based On Morphological Data. *Marine Mammal Science* 22(4): 910–932.
- FINGER, K.L., S.N. NIELSEN, T.J. DEVRIES, A. ENCINAS y D.E. PETERSON
2007 Paleontologic evidence for sedimentary displacement in Neogene forearc basins of central Chile. *Palaios* 22: 3-16.
- FRASSINETTI, D.C.
1982 Bibliografía escogida y comentada sobre mamíferos fósiles de Chile. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia natural, Santiago de Chile* 3: 24 p.
- FORDYCE, R.E.
1977 The development of the Circum-Antarctic Current and the evolution of the Mysticeti (Mammalia: Cetacea). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 21: 265-271.
- FORDYCE, R.E.
1980 The Fossil Cetacea of New Zealand. *New Zealand Geological Survey Report* 90:1-60.
- FORDYCE, R.E.
1994 *Waipatia maerewhenua*, new genus and species (Waipatiidae, New Family), an archaic Late Oligocene dolphin (Cetacea: Odontoceti: Platanistoidea) from New Zealand, en: A. BERTA y T. DEMÉRÉ (eds), *Contributions in Marine Mammal Paleontology honoring Frank C. Whitmore, Jr.*, pp. 147-176; *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 29.
- FORDYCE, R.E.
2002 *Simocetus rayi* (Odontoceti: Simocetidae, New Family): A bizarre new archaic Oligocene dolphin from the Eastern Pacific, en: R.E. EMRY (ed.) *Cenozoic Mammals of Land and Sea, Tributes to the Career of Clayton E. Ray*, pp. 185–222; *Smithsonian Contribution. Paleobiology* 93.
- FORDYCE, R.E.
2009 Cetacean Evolution, en : W.F. PERRIN, B. G. WURSIG y J.G.M. THEWISSEN (eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*, pp. 201-207; Academic Press.
- FORDYCE, R.E. y L.G. BARNES
1994 The evolutionary history of whales and dolphins. *Annual Review of Earth Planetary Sciences* 22:419-455.
- FORDYCE, R.E. y C. MUIZON
2001 Evolutionary history of Cetaceans: a review. in *Secondary Adaptation to Life in the Water*, en: V. DEBUVRENIL y J.M. MAZIN (eds.), pp. 163–233; Pfeil Verlag (Munich).
- FORDYCE, R.E. y F.G. MARX
2013 The pygmy right whale *Caperea marginata*: the last of the cetotheres. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20122645.
- FOSTOWICZ-FRELIK, L.
2003 An enigmatic whale tooth from the Upper Eocene of Seymour Island, Antarctica. *Polish Polar Research* 24(1): 13-28.

- GASKIN, D.E.
1985 The ecology of whales and dolphins. Heineman, Londres. 480 p.
- GATESY, J.
1997 More DNA support for a Cetacea/Hippopotamidae clade: the blood-clotting protein gene *Y-Fibrinogen*. *Molecular Biology and Evolution* 14: 537-543.
- GATESY, J.
1999 Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher Artiodactyla taxa. *Systematic Biology* 48(1): 6-20.
- GATESY, J. y M.A. O'LEARY
2001 Deciphering whale origins with molecules and fossils. *Trends Ecology Evolution* 16: 562-570.
- GATESY, J., M. MILINKOVITCH, V. WADDELL y M. STANHOPE
1999 Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher Artiodactyla taxa. *Systematic Biology* 48(1): 6-20.
- GATESY, J., J.H. GEISLER, J. CHANGA, C. BUELL, A. BERTA, R.W. MEREDITH, M.S. SPRINGER y M.R. MCGOWEN
2013 A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66(2): 479-506.
- GEISLER, J.H. y A.E. SANDERS
2003 Morphological evidence for the phylogeny of Cetacea. *Journal of Mammalian Evolution* 10: 23-129.
- GEISLER, J.H. y M.D. UHEN
2003 Morphological Support for a close relationship between Hippos and Whales. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 991-996.
- GEISLER, J.H., M.R. MCGOWEN, G. YANG y J. GATESY
2011 A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown Cetacea. *BMC Evolutionary Biology* 11: 112.
- GEISLER J.H., S.J. GODFREY y O. LAMBERT
2012 A new genus and species of late Miocene inioid (Cetacea, Odontoceti) from the Meherrin River, North Carolina, U.S.A. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 198-211.
- GIBSON, M.L. y J.H. GEISLER
2009 A new Pliocene dolphin (Cetacea: Pontoporiidae), from the Lee Creek Mine, North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 966-971.
- GINGERICH, P.D., N.A. WELLS, D.E. RUSSELL y S.M.I. SHAH
1983 Origin of whales in epicontinental remnant seas: new evidences from the early Eocene of Pakistan. *Science*. 220: 403-406.
- GINGERICH, P.D.
2001 Origin of whales from early Artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetid from Pakistan. *Science*. 293: 2239-2242.
- GINGERICH, P.D.
2005 Cetacea. In *Placental Mammals: Origin, Timing, and Relationships of the Major Extant Clades*, pp. 234-252. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- GIGOUX, E.
1899 Un fósil más en Caldera. *Revista Chilena de Historia Natural*, 3(9): 129-131.
- GODFREY S.J. Y L.G. BARNES
2008 A new genus and species of late Miocene pontoporiid dolphin (Cetacea: Odontoceti) from the St. Marys Formation in Maryland. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:520-528.
- GUTSTEIN, C.S.
2013 Evolución de las estructuras asociadas a la ecolocalización en delfines de río y marinos (Cetacea, Odontoceti) de América del Sur. Tesis de Doctorado, Universidad de Chile, 382 pp.
- GUTSTEIN, C.S., M.A. COZZUOL y M.E. SUÁREZ
2006 The cetaceans from Bahía Inglesa Formation (Atacama, Chile): Taphonomic approach and paleogeographical implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 71A.

- GUTSTEIN, C.S., D. RUBILAR-ROGERS y M.E. SUÁREZ
2007 Nuevo yacimiento con vertebrados fósiles del Neógeno del desierto de Atacama (Formación Bahía Inglesa). En: GEOSUR, Santiago, p. 70.
- GUTSTEIN, C.S., R.Y. YURY, S. SOTO, M.E. SUÁREZ y D.E. RUBILAR-ROGERS
2008 La fauna de vertebrados fósiles del “bonebed” de la Formación Bahía Inglesa y aspectos taxonómicos. En: Actas del I Simposio Paleontología en Chile. Santiago, 102-108.
- GUTSTEIN, C.S., M.A. COZZUOL, A.O. VARGAS, M. SUÁREZ y C.L. SCHULTZ
2009 Patterns of skull variation of *Brachydelphis* (Cetacea, Odontoceti, Pontoporiidae) from South-Eastern Pacific Neogene. *Journal of Mammalogy* 90: 504-519.
- GUTSTEIN, C.S., C.P. FIGUEROA-BRAVO, N.D. PYENSON, R.E. YURY-YAÑEZ, M.A. COZZUOL y M.L. CANALS
2014a High frequency echolocation, ear morphology, and the marine-freshwater transition: a comparative study of extant and extinct dolphins (Odontoceti). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 400: 62-74. (doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.01.026>).
- GUTSTEIN, C.S., M.A. COZZUOL y M.L. CANALS
2014b Redefining the “South American river dolphins” (Inioidea, Delphinida, Cetacea). *Secondary Adaptations of Tetrapods to Life in the Water 2014*. (<http://events2.gmu.edu/secad2014/category/abstracts/>).
- HAMPE, O.
2006 Middle/late Miocene hoplocetine sperm whale remains (Odontoceti: Physeteridae) of North Germany with an emended classification of the Hoplocetinae. *Fossil Record – Mitteilungen Aus Dem Museum Für Naturkunde* 9: 61-86.
- HEYNING, J.E.
1989 Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant Odontoceti. *Contributions in Science Natural History Museum of Los Angeles County* 405: 1-64.
- HORWITZ, F.E.
2014 *Misticetos* (Mammalia, Cetacea) del Neógeno del Norte de Chile, con énfasis en la Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama, y Formación Coquimbo, Región de Coquimbo. Tesis de pregrado, Universidad de Concepción, 103 pp.
- HORWITZ, F. y C.S. GUTSTEIN
2014 *Misticetos* (Mammalia, Cetacea) del Neógeno del Norte de Chile, con énfasis en la Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama, y Formación Coquimbo, Región de Coquimbo. En: Actas del IV Simposio Paleontología en Chile. Valdivia, 45.
- JACOBS, D.K., T.A. HANEY y K.D. LOUIE
2004 Genes, diversity, and geologic process on the Pacific coast. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 32: 601–652.
- JADWISZCZAK, P.
2006 Eocene penguins of Seymour Island, Antarctica: The earliest record, taxonomic problems and some evolutionary considerations. *Polish Polar Research* 27(4): 287-302.
- KÁZAR, E.
2002 Revised phylogeny of the Physeteridae (Mammalia: Cetacea) in light of *Placoziphius* Van Beneden, 1869 and *Aulophyseter* Kellogg, 1927. *Bulletin de l’Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 72: 151-17.
- KELLOGG, R.
1928 The history of whales - their adaptation to life in the water. *Quarterly Review of Biology* 3: 29-76.
- KUMAR K. y A. SAHNI
1986 *Remingtonocetus harudiensis*, new combination, a middle Eocene archaeocete (Mammalia, Cetacea) from western Kutch, India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6(4): 326-349

LAMBERT, O.

2005 Systematics and Phylogeny of the fossil beaked whales *Ziphirostrum* du Bus, 1868 and *Choneziphius* Duvernoy, 1851 (Mammalia, Cetacea, Odontoceti), from the Neogene of Antwerp (North of Belgium). *Geodiversitas* 27(3): 443-497.

LAMBERT, O. y K. POST

2005 First European pontoporiid dolphins (Mammalia: Cetacea, Odontoceti) from the Miocene of Belgium and The Netherlands. *Deinsea* 11: 7-20.

LAMBERT, O. y C. MUIZON

2013 A new long-snouted species of the Miocene pontoporiid dolphin *Brachydelphis* and a review of the Mio-Pliocene marine mammal levels in the Sacaco Basin, Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(3): 709-721. doi:10.1080/02724634.2013.743405.

LAMBERT O., G. BIANUCCI y K. POST

2010 Tusk-bearing beaked whales from the Miocene of Peru: sexual dimorphism in fossil ziphiids? *Journal of Mammalogy* 91: 19-26.

LAMBERT, O., G. BIANUCCI, K. POST, C. MUIZON, R. SALAS-GISMONDI, M. URBINA y J. REUMER

2010 The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru. *Nature* 466: 105-108.

LATRUBESSE, E., S.F. SILVA, M. COZZUOL y M.L. ABSY

2007 Late Miocene continental sedimentation in the southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Science* 23: 61-80.

LE ROUX, J.P., D.M. OLIVARES, S.N. NIELSEN, N.D. SMITH, H. MIDDLETON, J. FENNER y S.E. ISHMAN

2006 Miocene-Pliocene bay sedimentation as controlled by regional crustal behaviour, local tectonics and eustatic sea-level changes in the Coquimbo Formation at the Bay of Tongoy, central Chile. *Sedimentary Geology*, 184 (1-2): 133-153.

LIEBIG, P.M., T.-S. TAYLOR y K.W. FLESSA

2003 Bones on the Beach: Marine Mammal Taphonomy of the Colorado Delta, Mexico. *Palaios* 18:168-175.

LINDBERG, D.R.,

1991 Marine biotic interchange between the northern and southern hemispheres. *Paleobiology* 17(3): 308-324.

LINDBERG, D.R. y N.D. PYENSON

2007 Things that go bump in the night: evolutionary interactions between cephalopods and cetaceans in the tertiary. *Lethaia*, 1111(10): 1-9.

LUO, Z., y P.D. GINGERICH

1999 Terrestrial Mesonychia to aquatic Cetacea: transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales. *University of Michigan Papers on Paleontology* 31: 1-98.

MARQUARDT, C.

1999 Neotectónica de la franja costera y aportes a la geología regional entre Caldera y Caleta Pajonal (278009-278459S), III Región de Atacama. Tesis de Pregrado, Universidad de Chile, 297 pp.

MARQUARDT, C., N. BLANCO, E. GODOY, A. LAVENU, L. ORTLIEB, M. MARCHANT y N. GUZMÁN

2000 Estratigrafía del Cenoico Superior en el área de Caldera (26°45'-28°S). En: *Actas del IX Congreso Geológico Chileno*. Puerto Varas, 504-508.

MARQUARDT, C., A. LAVENU, L. ORTLIEB, E. GODOY y D. COMTE

2004 Coastal neotectonics in Southern Central Andes: uplift and deformation of marine terraces in Northern Chile (27°S). *Tectonophysics* 394: 193-219.

MARTÍNEZ-CÁCERES, M. y C. MUIZON

2011 A new basilosaurid (Cetacea, Pelagiceti) from the Late Eocene to Early Oligocene Otuma Formation of Peru. *Comptes Rendus Palevol* 10: 517-526.

MARX, F.G. y M.D. UHEN

2010 Climate, critters, and cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern whales. *Science* 327: 993-996.

- MAY-COLLADO, L. y I. AGNARSSON
2006 Cytochrome b and Bayesian inference of whale phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 344-354.
- MAY-COLLADO, L. J., I. AGNARSSON y D. WARTZOK
2007 Phylogenetic review of tonal sound production in whales in relation to sociality. *BMC Evolutionary Biology* 7(136). doi:10.1186/1471-2148-7-136
- MILINKOVITCH, M.C., G. ORTI y A. MEYER
1993 Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Science* 12: 346-348.
- MILINKOVITCH, M.C., A. MEYER y J.R. POWELL
1994 Phylogeny of all major groups of cetaceans based on DNA sequences from three mitochondrial genes. *Molecular Biology and Evolution* 11: 939-948.
- MILINKOVITCH, M.C., G. ORTI y A. MEYER
1995 Novel phylogeny of whales revisited but not revised. *Molecular Biology and Evolution* 12: 518-520.
- MORGAN, G.S.
1994 Miocene and Pliocene marine mammal faunas from the Bone Valley Formation of Central Florida. *Proceedings of San Diego Society of Natural History* 29: 239-268.
- MUIZON, C.
1983 *Pliopontos littoralis* un nouveau Platanistidae Cetacea du Pliocène de la côte péruvienne. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences de Paris. Série II.* 296: 1203-1206.
- MUIZON, C.
1984 Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou) II. Les odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Pliocène inférieur de Sud-Sacaco. *Travaux de l'Institut Français d'Études Andines* 27: 1-188.
- MUIZON, C.
1987 The affinities of *Notocetus vanbenedeni*, an early Miocene Platanistoid (Cetacea, Mammalia) from Patagonia, Southern Argentina. *American Museum Novitates* 2904: 1-20.
- MUIZON, C.
1988a Vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou) III: Les Odontocètes (Cetacea: Mammalia) du Miocène. *Recherche sur les Civilisations, Institut Français d'Études Andines, Memoire.* 78: 1- 244.
- MUIZON, C.
1988b Les relations phylogénétiques des Delphinida (Cetacea; Mammalia). *Annales de Paleontologie (Vert.-Invert.)*, 74(4): 159-227.
- MUIZON, C.
1991 A new ziphiid (Odontoceti, Mammalia) from the Early Miocene of Washington State (USA) and a phylogenetical analysis of the major groups of odontocetes. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4e sér.Sect. C* 12: 279-326.
- MUIZON, C.
1993 Walrus-like feeding adaptation in a new cetacean from the Pliocene of Peru. *Nature*, 365: 745-748.
- MUIZON, C., D.P. DOMMING y D.R. KETTEN
2002 *Odobenocetops peruvianus*, the walrus-convergent delphinoid (Mammalia: Cetacea) from the Early Pliocene of Peru. *Cenozoic mammals of land and sea: tributes to the career of Clayton E. Ray. Vol. 93:* 223-261.
- MUIZON, C., H.G. MCDONALD, R. SALAS y M. URBINA
2004 The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and a reassessment of the relationships of the nothrothere sloths (Mammalia: Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 387-397.
- DEVRIES, T.J. y C. MUIZON
1985 Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau* 74(3): 547-563.
- NIELSEN, S.N. y J. GLODNY
2009 Early Miocene subtropical water temperatures in the southeast Pacific. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 280(3-4): 480-488.

- NIELSEN, S.N., K. BANDEL y B. KRÖGER
2009 Palaeobiogeographical provenance, taphonomy, and mode of life of *Aturia cubaensis* (Lea, 1841) (Cephalopoda, Nautiloidea) from Cainozoic deposits of Chile. *Geobios* 42: 73-88.
- NIKAIDO, M., A.P. ROONEY y N. OKADA
1999 Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 10261–10266.
- O'LEARY, M.A. y J.H. GEISLER
1999 The position of Cetacea within mammalia: phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa. *Systematic Biology* 48: 455-490.
- O'LEARY, M.A. y J. GATESY
2008 Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics* 24: 397–442
- OLIVER-SCHNEIDER, C.
1926 Lista preliminar de los mamíferos fósiles de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 30: 144-156. 1 mapa.
- OLIVER-SCHNEIDER, C.
1927 Las condiciones biológicas de la fauna vertebrada en Chile en la era Cenozoica. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* 1(1-2): 68-79.
- OLIVER-SCHNEIDER, C.
1935 Mamíferos fósiles de Chile. Adiciones y correcciones a una lista preliminar. *Revista Chilena de Historia Natural* 39: 297-304.
- O'LEARY, M.A. y J.H. GEISLER
1999 The position of Cetacea within Mammalia: phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa. *Systematic Biology* 48(3): 455-490.
- O'LEARY, M.A. y J.H. GATESY
2008 Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): Combined analysis including fossils. *Cladistics* 24: 397–442.
- PHILIPPI, R.A.
1887 Los fósiles terciarios i cuartarios de Chile. 256 pp. 58 lams. Imprenta Brockhaus, Leipzig.
- PILLERI, G. y M. GIHR
1979 Skull, sonar field and swimming behaviour of *Ischyrorhynchus vanbenedeni* (Ameghino, 1891) and taxonomical position of the genera *Ischyrorhynchus*, *Saurodelphis*, *Anisodelphis* and *Pontoplanodes* (Cetacea). *Investigations on Cetacea* 5: 17-69.
- PYENSON, N.D. y E. HOCH
2007 Tortonian pontoporiid odontocetes from the eastern North Sea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(3): 757-762.
- PYENSON, N.D., R.B. IRMIS Y J.H. LIPPS
2010 Comment on "Climate, Critters, and Cetaceans: Cenozoic Drivers of the Evolution of Modern Whales." *Science* 330: 178.
- PYENSON, N.D., M. COZZUOL, C.S. GUTSTEIN, J. LE ROUX, J.F. PARHAM, D. RUBILAR-ROGERS y M.E. SUÁREZ
2011 New late Miocene marine tetrapods and the origin of the Bahía Inglesa Formation bonebed from the Atacama Desert of Chile. *Ameghiniana* 48(4): R48.
- PYENSON, N., C.S. GUTSTEIN, J.F. PARHAM, D. RUBILAR-ROGERS, A. METALLO, V. ROSSI, M.A. COZZUOL, M.T. CLEMENTZ, J. VELEZ-JUARBE y M. SUÁREZ
2012 New data on the walrus-whale *Odobenocetops* (Odontoceti) from the Neogene of Atacama of Chile and insights into its evolution and paleobiology. En: XV Reunión de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de la América del Sur, Puerto Madryn, Argentina. Pendrive de resúmenes.

- PYENSON, N.D., C.S. GUTSTEIN, J.F. PARHAM, J.P. LE ROUX, C.C. CHAVARRÍA, H. LITTLE, A. METALLO, V. ROSSI, A.M. VALENZUELA-TORO, J. VELEZ-JUARBE, C.M. SANTELLI, D. RUBILAR ROGERS, M.A. COZZUOL y M.E. SUÁREZ
- 2014 Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20133316.
- QUILODRÁN, P. V.
- 2002 Una nueva especie de marsopa fósil (Phocoeninae, Phocoenidae, Odontoceti, Cetacea) para el Neógeno de la Formación Bahía Inglesa, III Región, Norte de Chile. En: *Actas del I Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*. Santiago, 46-47.
- RECH, J.A., B.S. CURRIE, G. MICHALSKI y A.M. COWAN
- 2006 Neogene climate change and uplift in the Atacama Desert, Chile. *Geology* 34: 761.
- RIBEIRO, A.M., C.J. DREHMER, F.S.C. BUCHMANN y P.C. SIMÕES-LOPES
- 1998 Pleistocene skull remains of *Pontoporia blainvillei* (Cetacea, Pontoporiidae) from the coastal plain of Rio Grande do Sul State, Brazil, and the relationships of pontoporiids. *Revista da Universidade de Guarulhos* 3(6): 71-77.
- RUBILAR-ROGERS, D. y C.S. GUTSTEIN
- 2009 Nuevo yacimiento con vertebrados fosiles de la Formacion Bahía Inglesa (Mioceno-Plioceno), del Norte de Chile. En: Herrera, S.R. *Informes Fondo de Apoyo a la Investigacion Patrimonial*.
- ROJO, M.A.
- 1985 Un aporte al conocimiento del Terciario marino: Formación Bahía Inglesa. En: *Actas del IV Congreso Geológico Chileno*. 514-533.
- SALINAS, P.
- 1988 Hallazgo de cetáceos fósiles (Mysticeti, Balaenopteridae) en la ciudad de Coquimbo, Chile. *Revista Geológica de Chile* 15(1): 89-94.
- SELLARDS, E.H.
- 1915 The pebble phosphates of Florida. *Florida Geological Survey, Annual Report* 7: 25-116.
- SHIRIHAI, H. y B. JARRET
- 2009 *Whales, Dolphins and Seals. A Guide to the Marine Mammals of the World*. A&C Black Publishers, Londres. 384 pp.
- SPAULDING, M., M.A. O'LEARY y J. GATESY
- 2009 Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution. *PLoS ONE* 4(9) e7062:1-14. doi:10.1371/journal.pone.0007062:1-14.
- STEEMAN, M.E., M.B. HEBGAARD, R.E. FORDYCE, S.Y.W. HO, D.L. RABOSKY, R. NIELSEN, C. RAHBK, H. GLENNER, M.V. SØRENSEN y E. WILLERSLEV
- 2009 Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology* 58: 573-585.
- SUÁREZ, M.E. y C. MARQUARDT
- 2003 Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranchios del Mesozoico y Cenozoico de Chile: Su valor como indicadores cronoestratigráficos. En: *Actas del X Congreso Geológico Chileno*. Concepción.
- SUÁREZ, M.E., A. ENCINAS y D. WARD
- 2006 An Early Miocene elasmobranch fauna from the Navidad Formation, Central Chile, South America. *Cainozoic Research* 4: 3-18.
- SUÁREZ M., R. YURY-YÁÑEZ y A. VALENZUELA-TORO
- 2010 Primer sitio con vertebrados marinos de edad pleistoceno en Chile, Caldera, Región de Atacama. En: *Actas del II Simposio Paleontología en Chile*. Concepción, 65.
- TAMAYO, M. y D. FRASSINETTI
- 1980 *Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile*. *Boletín Museo Nacional Historia Natural* 37: 323-399.
- TAVERA, J.
- 1968 Estudio de la formación Navidad en el Provincia de Santiago con referencia especial a las localidades tipos de Navidad, Matanza, Boca Rapel y Topocalma. *Sociedad Geológica de Chile, Resúmenes*: 59-60.

- TAVERA, J.J.
1979 Estratigrafía y paleontología de la Formación Navidad, Provincia de Colchagua, Chile (LAT 30°50' – 34°S). Boletín del Museo Nacional Historia Natural de Chile. 36: 5-176, laminas 1-21.
- THEWISSEN, J.G.M. y S.I. MADAR
1999 Ankle morphology of the earliest cetaceans and its implications for the phylogenetic relations among Ungulates. Systematic Biology 48(1): 21-30.
- THEWISSEN, J.G.M. y S. BAJPAI
2001 Dental Morphology of Remingtonocetidae (Cetacea, Mammalia). Journal of Paleontology 75: 463-465.
- THEWISSEN, J.G.M. y E.M. WILLIAMS
2002 The early radiations of Cetacea (Mammalia): Evolutionary Pattern and Developmental Correlations. Annual Review of Ecology and Systematics 33: 73-90.
- THEWISSEN, J.G.M., S.I. MADAR y S.T. HUSSAIN
1996 Ambulocetus natans, an Eocene cetacean (Mammalia) from Pakistan. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 191: 1-81.
- THEWISSEN, J.G.M., S.I. MADAR y S.T. HUSSAIN
1998 Whales ankles and evolutionary relationships. Nature 395: 452.
- THEWISSEN, J.G.M., E.M. WILLIAMS, L.J. ROE y S.T. HUSSAIN
2001 Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales and artiodactyls. Nature 413: 277-281.
- THEWISSEN, J.G.M., L.N. COOPER, M.T. CLEMENTZ, S. BAJPAI y B.N. TIWARI
2007 Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. Nature 450: 1190-1194.
- UHEN, M.D.
2007 Evolution of marine mammals: back to the sea after 300 million years. Anat Rec (Hoboken) 290: 514-522.
- UHEN, M.D.
2008 New protocetid whales from Alabama and Mississippi, and a new cetacean clade, Pelagiceti. Journal of Vertebrate Paleontology, 28: 589-593.
- UHEN, M.D., N.D. PYENSON, T.J. DEVRIES, M. URBINA y P.R. RENNE
2011 New Middle Eocene Whales from the Pisco Basin of Peru. Society 85: 955-969.
- URSING, B.M. y U. ARNASON
1998 The complete mitochondrial DNA sequence of the pig (*Sus scrofa*). Journal Molecular Evolution 47: 302-306.
- VALENZUELA-TORO, A.M., C.S. GUTSTEIN, R.M. VARAS-MALCA, M.E. SUÁREZ y N.D. PYENSON
2013 Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama desert, Chile. Journal of Vertebrate Paleontology 33: 216-223.
- VAN BENEDEN, P.
1872 Les baleines fossiles d'Anvers. Bulletins de l'Academie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux - Arts de Belgique 2: 6-20.
- VAN VALEN, L.M.
1968 Monophyly or diphyly in the origin of whales. Evolution. 22(1): 37-41.
- WALSH, S.A. y M. SUÁREZ
2005 First post-Mesozoic record of Crocodyliformes from Chile. Acta Palaeontologica Polonica 50 (3): 595-600.
- WHITMORE, F.C.
1994 Neogene climatic changes and the emergence the modern whale fauna of the North Atlantic Ocean, en: A. BERTA y T. DEMÉRÉ (eds.) Contributions in Marine Mammal Paleontology honoring Frank C. Whitmore, Jr. Pp. 221-227; Proceedings of the San Diego Society of Natural History 29 (San Diego).
- WHITMORE F.C. y A.E. SANDERS
1977 Review of the Oligocene Cetacea. Systematic Zoology 25: 304-320.
- WILSON, L.E.
1973 A delphinid (Mammalia, Cetacea) from the Miocene of Palos Verdes Hills, California. University of California Publications in Geological Sciences 103: 1-34.

YÁÑEZ J y J. CANTO

1991 Rectificación de cetáceos fósiles de Coquimbo, Chile. *Revista Geológica de Chile* 18: 181-182.

YÁÑEZ J., J. CANTO y J.C. REYES

1994 Cráneo fósil de *Phocoena spinipinnis* (Cetacea: Phocoenidae). *Noticiario Mensual del Museo de Historia Natural (Chile)* 324: 24-29.

YURY-YÁÑEZ R., R. OTERO, S. SOTO-ACUÑA, M.E. SUÁREZ, D. RUBILAR-ROGERS y M. SALLABERRY

2012 First bird remains from the Eocene of Algarrobo, central Chile. *Andean Geology* 39: 548-557.

ZAR, J.H.

1996 *Biostatistical Analysis*. Third Edition. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., New Jersey. USA.

MAMÍFEROS MARINOS (EXCEPTO CETÁCEOS) FÓSILES DE CHILE

ANA M. VALENZUELA TORO (1) y CAROLINA S. GUTSTEIN (1, 2)

(1) Red Paleontológica U. Chile, Laboratorio de Ontogenia y Filogenia, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile, avalenzuela.toro@gmail.com, sgcaraolina@gmail.com

(2) Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, P.O. Box 37012, Washington DC, 20013-7012, U.S.A.

RESUMEN

Presentamos una síntesis del registro fósil de mamíferos marinos (excepto cetáceos) de Chile, el que incluye a pinnípedos, sirenios y un grupo de xenarthros con hábitos acuáticos. Casi todos los hallazgos provienen de localidades en la costa norte del país, siendo la cuenca de Caldera (Región de Atacama), la más importante. Otros hallazgos se han realizado en la Región de Antofagasta. La edad de los materiales varía entre el Mioceno tardío (~8 Ma) y el Pleistoceno tardío (~100.000 años). En general, los materiales acá referidos corresponden a elementos craneales y postcraneales aislados, lo que en algunos casos, ha dificultado realizar determinaciones taxonómicas o sistemáticas específicas. No obstante, estudios recientes han resultado en la determinación de al menos cuatro diferentes tipos de focas (de ellas, solo dos han sido formalmente descritas), un género de sirenio y al menos una especie perteneciente al género *Thalassocnus* (perezosos acuáticos actualmente extintos). Todos estos hallazgos proporcionan información sobre la diversidad de vertebrados marinos en la costa norte del país el final del Neógeno y el Cuaternario. En este sentido, en este trabajo discutimos desde un punto de vista sistemático y paleobiogeográfico, los principales hallazgos de mamíferos marinos fósiles de Chile.

Palabras clave: mamíferos marinos, pinnípedos, perezoso acuático, sirenios, Neógeno

ABSTRACT

We present a summary of the fossil record of marine mammals (with the exception of cetaceans) from Chile, which includes pinnipeds, sirenians and a group of xenarthrans with aquatic habits. Almost all the findings are from the north of Chile, being the Caldera Basin (Atacama Region), the most important. Other findings are from the Antofagasta Region. The age of the materials are from the Late Miocene (~8 Mya) to the Late Pleistocene (~100.000 years ago). In general, the material here mentioned are isolated cranial and post cranial elements, which have difficult exhaustive taxonomical identifications. However, recent studies have resulted in the identification of, at least, four different seals (just two have been formally described), a genus of sirenian and, at least, one species of *Thalassocnus* (aquatic sloths, currently extinct). All these findings provide information about the diversity of marine vertebrates in the northern coast of the country during the Neogene and the Quaternary. In this sense, in the present work we discuss from a systematic and paleobiogeographic point of view of the main findings of fossil marine mammals.

Key words: marine mammals, pinnipeds, aquatic sloth, sirenians, Neogene.

INTRODUCCIÓN

Los mamíferos marinos son un grupo variado de aproximadamente 120 especies, que dependen del mar para sobrevivir (Berta *et al.* 2006). Dentro de los mamíferos acuáticos (y marinos) se pueden distinguir dos tipos de animales, aquellos que pasan todos los ciclos de su vida en el agua (cetáceos, sirenios) y los llamados anfibios, que solo pasan parte del tiempo en el agua realizando la mayoría de las actividades vitales en tierra (o hielo) tales como el apareamiento, alumbramiento, lactancia y la muda (ej.: pinnípedos; Berta *et al.* 2006).

El registro fósil muestra que los mamíferos han ingresado al agua al menos en siete oportunidades

independientes: Cetacea, Pinnipedia, Sirenia, Desmostylia, *Ursus maritimus* (oso polar), *Enhydra lutris* (nutria marina) y *Thalassocnus* spp. (perezoso acuático; Uhen 2007).

Actualmente solo existen tres órdenes de mamíferos marinos: Carnívora, Cetacea y Sirenia. Dentro del orden Carnívora encontramos a pinnípedos, nutrias y osos polares, el que a pesar de ser semi-acuático pasa todo el año (o gran parte de él) viviendo en los hielos marinos. En el orden Cetacea están las ballenas, cachalotes, delfines y marsopas mientras que el orden Sirenia se compone por manatíes y dugongos. Hoy en día, la fauna de mamíferos marinos de Chile está compuesta por 51 especies, incluyendo mustélidos (nutrias), pinnípedos y cetáceos (Hucke-Gaete *et al.* 2006). Sin embargo, a partir del registro fósil se ha podido determinar que en el pasado existió una mayor diversidad de mamíferos marinos, incluyendo especies de focas actualmente extintas, sirenios y un extraño grupo de perezosos acuáticos.

En la presente contribución se resume el registro fósil de mamíferos marinos conocidos en Chile, el que proviene principalmente de la zona norte del país. Este registro se ordenó por grupo taxonómico.

PINNÍPEDOS

Los pinnípedos son un grupo de mamíferos marinos del Orden Carnívora, cuyos representantes modernos son incluidos en la familia Phocidae (focas y elefantes marinos), Otariidae (lobos y leones marinos) y Odobenidae (morsas). Actualmente se reconocen 33 especies (18 fócidos, 14 otarios y 1 odobénido; véase Berta y Churchill 2012), que se encuentran distribuidas a través de todos los océanos, excepto el Océano Índico (Murray 1866, Shirihai y Jarret 2009). Externamente, los pinnípedos se caracterizan por tener un cuerpo alargado y fusiforme con extremidades anteriores y posteriores modificadas en aletas (Howell 1930). El rango de tamaño corporal dentro de los pinnípedos varía desde 1 m y ~45 kilos de *Pusa sibirica* hasta los 5 metros y ~3000 kilos de la foca elefante del sur (*Mirounga leonina*).

La evidencia paleontológica, sugiere que el origen de los pinnipedomorfos se produjo a finales del Oligoceno (~25 millones de años atrás) en la costa Nor-Este del Océano Pacífico, con el hallazgo de *Enaliarctos* (Berta y Ray 1990). El esqueleto de *Enaliarctos* presenta una serie de caracteres derivados compartidos por el resto de los pinnipedomorfos lo que sugiere que *Enaliarctos* constituiría un vínculo morfológico entre los pinnípedos y un ancestro terrestre. *Puijila darwini*, un putativo pinnipedomorfo basal descubierto en sedimentos de lago del Mioceno temprano de Canadá (Rybczynski *et al.* 2009), sugiere que el origen de los pinnípedos habría sucedido primariamente en el Ártico. No obstante, por ahora no existe una descripción en detalle de la anatomía ósea de *Puijila*, por lo que cualquier conclusión sobre las implicancias filogenéticas y biogeográficas de este hallazgo relativo al origen de los pinnípedos es aún arriesgada. El origen de los pinnipediformes (grupo que incluye a *Pteronarctos* y todos sus descendientes, vivientes y extintos) se sitúa en el Mioceno temprano-Mioceno medio con el hallazgo de un esqueleto incompleto de *Pteronarctos* en la costa este del Océano Pacífico Norte (Berta 1994).

El grupo corona más antiguo de pinnipediformes corresponde a Otariidae y de acuerdo a evidencias paleontológica y molecular se propone un origen durante el Mioceno temprano (Berta 2009). El registro fósil más antiguo de esta familia corresponde al extinto *Pithanotaria* proveniente del Mioceno tardío de California. *Thalassoleon*, otro taxón primitivo, ha sido descrito para el Mioceno tardío-Plioceno temprano de la costa Este y Oeste del Océano Pacífico Norte (Repenning y Tedford 1977, Kohno 1992, Deméré y Berta 2005). El registro fósil de *Callorhinus*, género que incluye a los actuales lobos marinos del hemisferio norte (*C. ursinus*), es conocido desde el Plioceno tardío en costa Este y Oeste del Océano Pacífico Norte (Berta y Deméré 1986, Kohno y Yanisawa 1997, Boessenecker 2011).

El registro más antiguo de la familia Odobenidae corresponde a *Prototaria* y *Proneotherium* del Mioceno temprano de la costa oriental y occidental del Océano Pacífico Norte. Actualmente Odobenidae, está integrado por un única especie: *Odobenus rosmarus*. Sin embargo, el registro paleontológico muestra que en el pasado esta familia fue más diversa que en la actualidad. De hecho, al incluir el registro fósil, se han descrito 15 especies hasta el momento, incluidas en tres subfamilias: Imagotheriinae, Dusingathinae y Odobeninae (Takeyama y Ozawa 1984, Barnes 1988, Tomida 1989, Miller 1990, Horikawa 1994, Kohno 1994, Kohno *et al.* 1995; Deméré y Berta 2001; Kohno 2006; Boessenecker y Churchill 2013, entre

otros), siendo esta última la que incluye a la morsa actual. Notablemente, el registro fósil de Odobénidos está restringido al Pacífico Norte, con excepción de un único hallazgo realizado en el Plioceno tardío de Marruecos (Geraads 1997).

Finalmente, Phocoidea es el grupo que incluye a la actual familia Phocidae y a la extinta Desmatophocidae. La familia Desmatophocidae incluye a los géneros extintos *Desmatophoca* y *Allodesmus*, con dos y siete especies descritas, respectivamente, provenientes del Mioceno medio-Mioceno tardío del Pacífico Norte (Downs 1953, Mitchell 1966, Barnes 1970, 1972, 1989, Barnes y Hirota 1994). La relación de Desmatophocidae con las otras familias de pinnípedos ha sido objeto de controversia, siendo considerada más cercanamente relacionada a Otariidae por Mitchell (1966), Barnes (1970, 1972) mientras que en una revisión más recientes la sitúan como el grupo hermano de Phocidae (Deméré y Berta 2001; Furbish y Berta 2014).

El registro fósil de los pinnípedos en el hemisferio sur es relativamente poco conocido y está referido exclusivamente a miembros de la familia Otariidae y Phocidae, principalmente en América del Sur y la costa Oeste de África del sur, documentándose algunas presencias en Oceanía (véase Deméré *et al.* 2003, Valenzuela-Toro *et al.* 2013).

El registro más antiguo de Otariidae del hemisferio sur corresponde a *Hydrarctos lomasiensis*, un otárido primitivo extinto, conocido en el Pleistoceno temprano de Perú (Muizon 1978, Muizon y DeVries 1985). Ya en el Pleistoceno, el registro fósil de otarios está compuesto por taxones con representantes modernos, tales como el león marino del Sur, *Otaria flavescens* (= *O. byronia* de Berta y Churchill 2012) del que se han descrito restos fragmentarios en el Pleistoceno tardío de Brasil y Chile (ver más adelante; Drehmer y Ribeiro 1998, Oliveira y Drehmer 1997, Rodríguez *et al.* 2004, Valenzuela-Toro *et al.* 2013). De la misma forma, en el Pleistoceno tardío de Argentina, han sido documentados dos géneros de oatrios: *Arctophoca* (según Berta y Churchill 2012, anteriormente *Arctocephalus*) y *Eumetopias*, estando aún pendiente su revisión exhaustiva (Cozzuol 1996). Adicionalmente, Cozzuol (1996) comenta la existencia de restos esqueléticos de un otárido del Pleistoceno de Coquimbo, sin embargo, el espécimen se encuentra perdido por lo que su identidad taxonómica no puede ser verificada (ver más adelante).

El registro fósil de Phocidae en el hemisferio sur es dominado por hallazgos del Mioceno y Plioceno del continente americano, íntegramente compuestos por especies extintas. El registro más antiguo de Phocidae en América del Sur se remonta al Mioceno medio de Formación Pisco (Perú) con el hallazgo de restos de un Monachinae indeterminado (Muizon y DeVries 1985) y de un húmero aislado con características observadas en formas basales del grupo (Varas-Malca y Valenzuela-Toro 2011). También del Mioceno medio, pero en la Formación Puerto Madryn (Argentina), Cozzuol (2001) comunica el hallazgo de una nueva especie denominada *Kawas benegasorum*, que presenta algunas características observables solo en especies de fócidos del hemisferio norte (Phocinae). En el Mioceno tardío de Fm. Pisco (Perú), se han descrito cinco taxones de fócidos pertenecientes a Monachinae, tres de las cuales aún no son formalmente descritas (Cozzuol 1996) mientras que las dos restantes corresponden al género *Acrophoca* (Muizon y DeVries 1985). Adicionalmente, en el Mioceno tardío de Formación Paraná (Argentina), se descubrieron restos craneales y postcraneales aislados, los cuales fueron asignados a *Properiptychus argentinus* (Muizon y Bond 1982). En el Plioceno de Fm. Pisco, se han revelado abundantes restos de pinnípedos fócidos, incluidos en al menos cuatro especies, de las cuales apenas *Acrophoca longirostris* y *Piscophoca pacifica* han sido descritas formalmente (Muizon 1981). Recientemente, una nueva especie fósil, *Hadrokirus martini*, fue descrita en el Neógeno de Fm. Pisco (Amson y Muizon 2013), incrementando la diversidad de fócidos fósiles en la costa Este del Pacífico Sur.

Registro fósil de los pinnípedos en Chile

El registro fósil de Phocidae en Chile consiste en los géneros *Acrophoca* y *Piscophoca* (Walsh y Naish 2002, Valenzuela *et al.* 2009), ambos provenientes del Nivel Fosfático de la localidad de Mina Fosforita de Fm. Bahía Inglesa (Región de Atacama; Mioceno tardío de acuerdo a Carreño 2012; Figura 1). En dicho trabajo, los autores señalan que parte de los materiales descritos presentan diferencias significativas

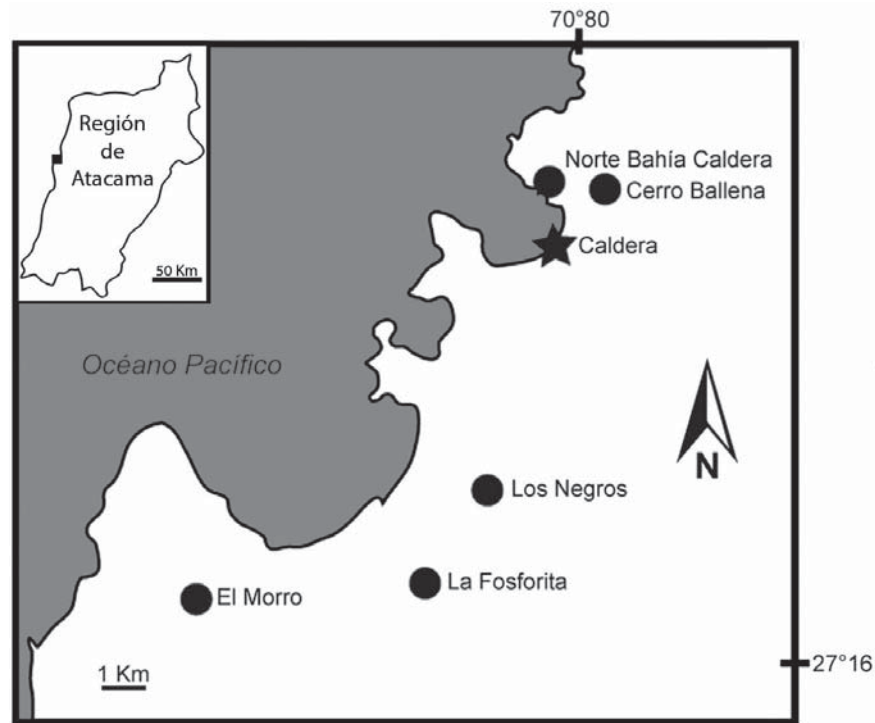


FIGURA 1. Mapa de localidades fosilíferas de la Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama. Los círculos negros representan las principales localidades fosilíferas mencionadas en el texto.

respecto de los materiales tipo de Perú, lo que podría corresponder posiblemente a nuevas especies, siendo este un antecedente de una mayor diversidad de pinnípedos fósiles en la zona de Caldera. Dado que todos los materiales reportados por Walsh y Naish (2002) se encuentran actualmente depositados en el Muséum National d'Histoire Naturelle de París (Francia), sus descripciones no han podido ser corroboradas para este trabajo.

En 2009, Valenzuela y colaboradores, describieron nuevos restos fósiles aislados asignables a *Acrophoca* y *Piscophoca* provenientes también del nivel fosfático (*bonebed*) de la localidad de Mina Fosforita y El Morro de Fm. Bahía Inglesa. Posteriormente, Valenzuela-Toro *et al.* (2010) presentaron una breve descripción de un hueso dentario, proveniente de la localidad de Mina Fosforita, que correspondería a un nuevo morfotipo. Dado lo incompleto del material, éste continúa sin ser asignado a una categoría taxonómica más exclusiva que Monachinae indeterminado. Valenzuela-Toro *et al.* (2013) dieron cuenta del hallazgo de nuevos materiales fósiles de pinnípedos provenientes de la Cuenca de Caldera. El primero de ellos corresponde al descubrimiento de dos astrágalos (hueso del pie) de Phocidae proveniente de niveles del Plioceno temprano de la localidad de Los Negros (Fm. Bahía Inglesa; Figura 2). Dado lo incompleto del material, este fue indicado como Phocidae indeterminado, constituyendo el registro fósil más reciente de Phocidae en Chile. El segundo hallazgo de estos autores corresponde al descubrimiento de restos craneales (dentarios) y postcraneales (escápula y radio) de Otariidae, los cuales, por medio de comparaciones anatómicas, pudieron ser determinados como pertenecientes al león marino de un pelo, *Otaria flavescens*. Dichos materiales fueron encontrados en la localidad de Cerro Ballena, en niveles del Pleistoceno Superior pertenecientes a la unidad informal denominada Estratos de Caldera, la cual sobreyace a Fm. Bahía Inglesa en su zona costera, y constituyen el registro más antiguo de Otariidae en Chile.

Otros hallazgos fósiles de otarios se han realizado en Chile, sin embargo, su procedencia estratigráfica y su taxonomía es problemática. Por ejemplo, en niveles del Pleistoceno de Coquimbo se halló un cráneo incompleto de Otariidae que, basado en su forma general, estaría probablemente relacionado

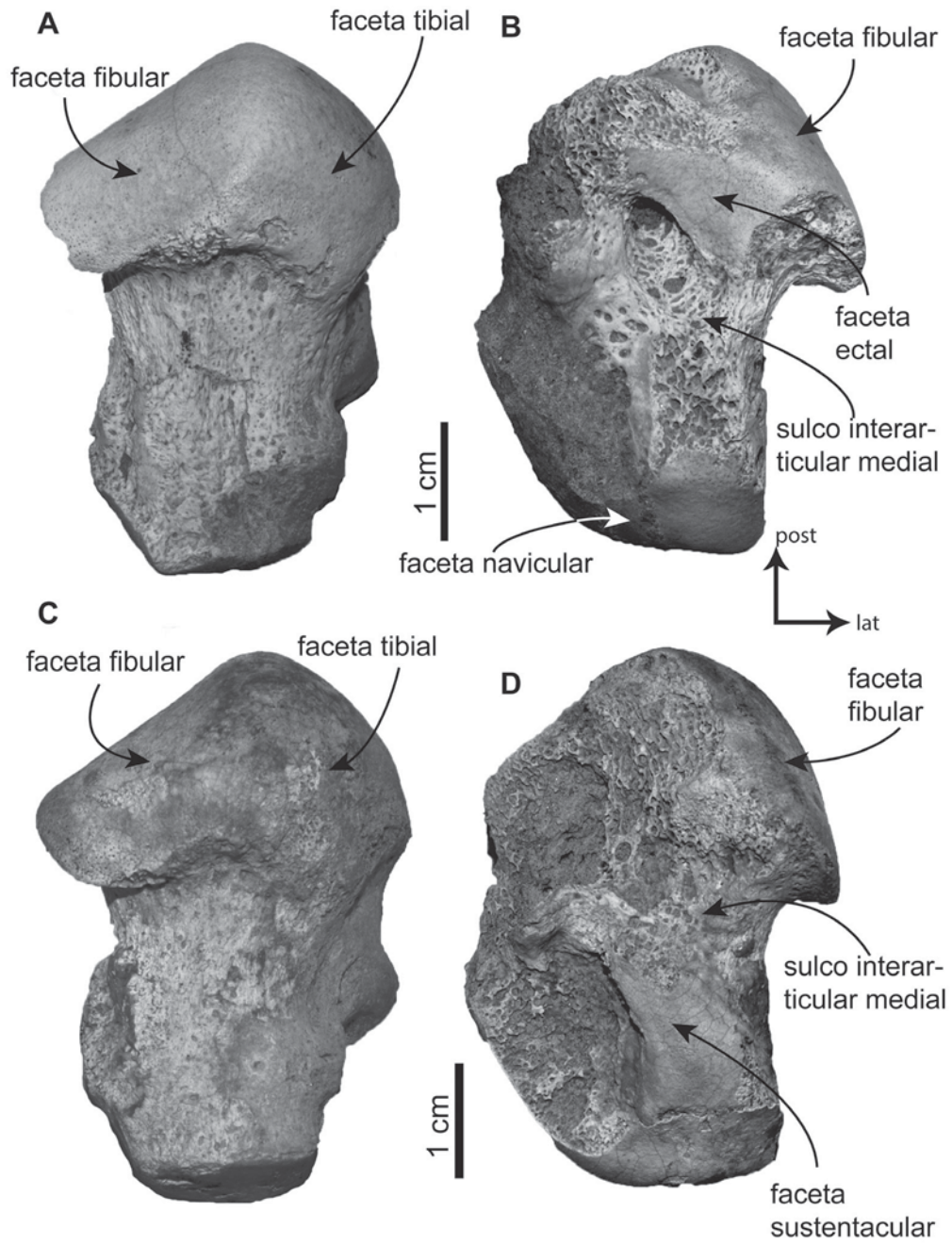


FIGURA 2. Astrágalos de Phocidae indeterminado proveniente de la localidad de Los Negros, Fm. Bahía Inglesa. A-B, SGO.PV.21172 en vista dorsal (A) y plantar (B). C-D, SGO.PV.21173 en vista dorsal (C) y plantar (D). Modificado de Valenzuela-Toro *et al.* (2013).

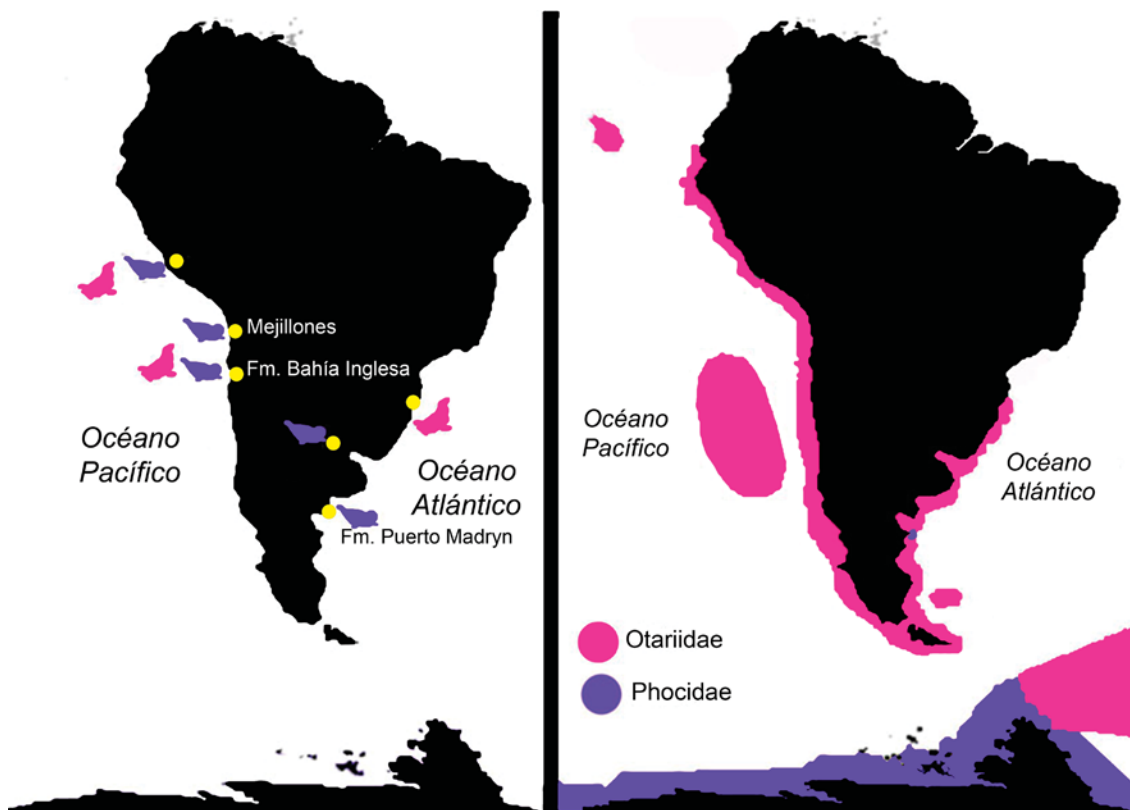


FIGURA 3. Comparación entre el registro fósil (izquierda) y el registro arqueológico e histórico (derecha) de pinnípedos en Sudamérica. El registro fósil de otarios proviene exclusivamente de niveles del Plioceno Tardío-Pleistoceno de Perú, Brasil y Chile.

con el género *Arctophoca*, sin embargo, el espécimen se encuentra extraviado por lo que no es posible determinar con precisión el taxón al que pertenecía (Cozzuol 1996).

Por otro lado, asociado al registro arqueológico se hallan numerosos restos de pinnípedos otarios. Estudios arqueológicos referidos a las actividades pesqueras de algunos asentamientos pre-hispánicos en el sector costero de los Vilos, provincia de Choapa (Región de Coquimbo), han indicado que ya hacia finales del Pleistoceno y comienzos del Holoceno la fauna marina chilena estaba integrada por *O. flavescens* (Báez *et al.* 2003), lo que corroboró Jackson *et al.* (2005), que menciona la presencia de restos de otarios en asentamientos arqueológicos del Holoceno tardío en la provincia de Choapa.

Considerando la evidencia arqueológica y paleontológica se concluye que durante el Neógeno tardío, las comunidades de pinnípedos en el norte de Chile estaban compuestas exclusivamente por miembros de la familia Phocidae, mientras que otarios se registran recién a partir del Pleistoceno, permaneciendo en las costas chilenas hasta el día de hoy (ver Figura 3). De esta forma, este recambio faunístico de pinnípedos (entre fócidos y otarios), habría sucedido entre el Plioceno tardío y el Pleistoceno inferior en las costas del norte de Chile.

Adicionalmente, existe evidencia de que a finales del Plioceno e inicios del Pleistoceno, en la Cuenca de Caldera, se produjo un evento transgresivo asociado a eventos tectónicos locales y a cambios eustáticos a nivel global a la transición Plio-Pleistoceno (Achurra 2004). En este sentido, los autores proponen que este aumento del nivel del mar habría determinado la disminución de áreas de playas arenosas, predominando ambientes litorales con roqueríos, hábitat preferido de los otarios. Adicionalmente,

los autores proponen dos hipótesis no excluyentes para la ocurrencia de este recambio. La primera hipótesis propone que durante el Plioceno temprano, los fócidos se extinguieron (ya sea local o globalmente) como resultado de una disminución de su hábitat, siendo repoblada el área por miembros de la familia Otariidae durante el Pleistoceno. La segunda hipótesis propone que durante la transición Plio-Pleistoceno existió una co-existencia de fócidos y otarios, hasta que la ocurrencia de cambios ambientales condujo a la desaparición de los fócidos y la permanencia de los otarios. Consecuentemente, se asumiría que la ausencia de evidencia fósil de otarios en rocas anteriores al Pleistoceno se debe a las limitaciones del registro fósil.

Posteriormente, proveniente de niveles del Mioceno tardío de la localidad de Cerro Ballena, se determinaron restos aislados de fócidos entre los que se incluyen restos vertebrales de *Acrophoca* y un pequeño húmero izquierdo que presenta indicadores de madurez física a pesar de su tamaño (Pyenson *et al.* 2014), constituyendo una nueva forma de foca, diferente de todos los demás focas conocidas. Este nuevo morfotipo tendría un tamaño corporal comparable con miembros del género *Pusa* (las focas de menor tamaño que se conocen hoy en día). A partir de dicho hallazgo, nuevos restos postcraneales han sido referidos a este nuevo morfotipo, provenientes de diferentes localidades de la Formación Bahía Inglesa (Norte Bahía de Caldera y Mina Fosforita).

Recientemente, en el Pleistoceno de Mejillones (Región de Antofagasta), Valenzuela-Toro *et al.* (2015) comunicaron la primera ocurrencia fósil de *Mirounga* en Chile y América del Sur (ver Figura 3). El material corresponde a un fragmento maxilar, un dentario y húmero incompleto, referibles a la foca elefante. De esta forma, este hallazgo incrementa significativamente el escaso registro fósil de este género y amplía su rango de distribución geográfica, que hoy en día es restringido a regiones de altas latitudes.

SIRENIOS

El orden Sirenia es un grupo de mamíferos herbívoros que, al igual que los cetáceos, son completamente acuáticos (Howell 1930), siendo comúnmente conocidos como vacas marinas. Externamente, los sirenios, tienen un cuerpo robusto y fusiforme, con huesos densos, dentición muy reducida y presentan las extremidades anteriores transformadas en aletas mientras que las posteriores han casi desaparecido siendo la cola, en forma de paleta, el único sistema que propulsa su nado. Diversos estudios, tanto anatómicos como moleculares han confirmado que Sirenia se encuentra cercanamente emparentada con Proboscidea (Seiffert 2007) y con Desmostylia (grupo extinto de mamífero de hábitos semiacuáticos semejante a un hipopótamo; véase Clementz *et al.* 2003) constituyendo el grupo Tethytheria (Uhen 2007).

En la actualidad Sirenia comprende dos familias: Trichechidae (manatíes; tres especies) y Dugongidae (dugongo; una especie). Sin embargo, basado en el registro paleontológico se sabe que los sirenios tuvieron un pasado más diverso, incluyendo a dos familias actualmente extintas (Prorastomidae y Protosirenidae). Actualmente, los manatíes habitan aguas costeras y de baja profundidad en la costa Atlántica de América Central y América del Sur, ríos de la Amazonía y parte de las costas de África occidental, mientras que el dugongo habita en zonas costeras del Océano Índico y Pacífico Occidental.

Se propone el origen de los sirenios en el área del Mar de Tethys. El registro fósil de los sirenios se remonta al Eoceno medio (~50 Ma), con el hallazgo de prorastómidos (cuadrúpedos con hábitos semiacuáticos) en Jamaica (*e.g.* Domning 2001, Domning *et al.* 1994) y Senegal (Hautier *et al.* 2012). Protosirenidae es otra familia primitiva de sirenios con hábitos semiacuáticos que presentaba extremidades reducidas. El registro fósil de esta familia está compuesto por diferentes hallazgos realizados principalmente en el Eoceno de Egipto y el sur de Asia (Domning y Gingerich 1994, Gingerich *et al.* 1995, Zalmout *et al.* 2003, Bajpai *et al.* 2009), así como también en la costa Atlántica del Pacífico Norte (Domning 2001). El registro fósil de las familias Dugongidae y Trichechidae es amplio y diverso, siendo conocido diferencialmente desde el Eoceno tardío al Pleistoceno del hemisferio norte y sur (Berta *et al.* 2006, Velez-Juarbe *et al.* 2012, Rivin *et al.* 2012, Velez-Juarbe y Domning 2014a, Velez-Juarbe y Domning 2014b).

El registro fósil de sirenios en la costa oriental del Pacífico Sur consta de materiales asignados a Dugongidae, hallados en niveles del Neógeno tardío de Argentina, Perú y Chile. En Formación Paraná, Argentina (Mioceno tardío) se hallaron restos dentarios pertenecientes al género *Dioplotherium* y

Metaxytherium (Velez-Juarbe *et al.* 2012). Adicionalmente, dos cráneos incompletos, una mandíbula y una vértebra torácica anterior se encontraron en sedimentos marinos del Mioceno temprano a Mioceno medio de Formación Montera, Perú (Muizon y Domning 1985). Ambos cráneos fueron asignados a *Metaxytherium crataegense* (Subfamilia Halitheriinae).

En la localidad de Aguada de Lomas en Formación Pisco, Perú, fue hallado un dentario derecho incompleto que fue relacionado al género *Nanosiren* (Subfamilia Dugonginae; Domning y Aguilera 2008).

Una costilla aislada proveniente de sedimentos marinos del Plioceno temprano de Fm. Pisco fue señalada por Domning y Muizon (1985) como perteneciente a un taxón cercano al género *Dugong*. Más tarde, Domning y Aguilera (2008), mostraron que este espécimen exhibe características singulares que lo distinguirían de este grupo y lo acercaría al género *Nanosiren*. Sin embargo, recientemente Amson *et al.* (2015), basado en análisis histológicos, lo reasignaron al género de perezosos acuáticos *Thalassocnus* (ver más adelante).

Registro fósil en Chile

Bianucci *et al.* (2006) comunicaron el descubrimiento de un diente molariforme de Dugongidae proveniente de los niveles de areniscas verdes de la localidad “Las Arenas” (Mioceno tardío) de Fm. Bahía Inglesa. Dicho material corresponde a un pequeño diente molariforme inferior derecho, con forma rectangular, dos raíces y con una cúspide principal sin cúspides accesorias, y presenta el arreglo de estas cúspides compatible con el habitual de Dugongidae, siendo asignado como Dugongidae indet. Posteriormente, Domning y Aguilera (2008), comentan que este molar tiene un tamaño comparable al género *Nanosiren* (Dugongidae) y que correspondería a *N. sanchezi*, una especie descrita originalmente para el Mioceno tardío de Venezuela. Así, este hallazgo constituye el primer registro de Sirenia en Chile, siendo además el registro más austral del Orden en la costa Sureste del Océano Pacífico y sugeriría que durante el Mioceno tardío predominaría un clima más cálido, con un limitado efecto de la corriente de Humboldt.

Es conocido que los manatíes y dugongos actuales se alimentan de los pastos marinos que habitan aguas someras, relativamente cálidas e incluso estuarinas (Green y Short 2003). En Chile se encuentra una población relictual de estos pastos marinos solamente en la Región de Coquimbo, en las cercanías de Puerto Aldea (obs. pers, C.S. Gutstein 2012), la que es considerada un relicto de una distribución más amplia en el pasado de la especie *Zostera tasmanica* (anteriormente denominada como *Heterozostera tasmanica*, González y Edding 1990, Philipps 1992, Creed 2003), la que también es encontrada en la costa de Australia. De esta manera, es posible considerar que durante el pasado, en la zona de Caldera predominó un ambiente somero, de cuenca semi-cerrada, con la coexistencia de pastos marinos en la zona de Caldera, con especies consumidoras de estos pastos como son los dugongos y posiblemente, perezosos acuáticos (ver más adelante).

THALASSOCNUS (XENARTHRA, NOTHROTHERIIDAE, NOTHROTHERIINAE)

El Superorden Xenarthra incluye a los órdenes Cingulata (armadillos), Vermilingua (osos hormigueros) y Phyllophaga (también llamada Folivora o Tardigrada, perezosos). Phyllophaga comprende cuatro familias de las cuales, en este capítulo, solo será abordada Nothrotheridae (la única familia en presentar un taxón marino), las restantes familias de xenartros, son tratadas en Charrier *et al.* (este volumen) y Labarca (este volumen), este último incluyendo Megalonychidae, con un extenso registro fósil Pleistoceno en Chile.

Las dos especies de perezosos actuales están incluidos en dos Familias: Megalonychidae (perezosos con dos dedos) y Bradypodidae (perezosos con tres dedos), todas ellas son arborícolas y habitan exclusivamente en América Latina por el Este (desde Venezuela y Colombia hasta Bolivia y Norte de Argentina) y Oeste de los Andes (Honduras hasta Ecuador; Emmons y Feer 1997). Cabe resaltar que ambas especies no se encuentran cercanamente emparentadas (Gaudin 2004), por lo que estamos frente a un caso de convergencia evolutiva. Ambos grupos poseen notable habilidad en el agua, lo que apenas confirma que

la posibilidad de nadar es intrínseca al grupo pero no se ha desarrollado como una tendencia general. De hecho, se ha propuesto que durante el Plioceno, perezosos (*Megatheriidae*, originarios de América del Sur), al ser buenos nadadores fueron colonizando islas (stepping stone) alcanzando las costas de Norteamérica, incluso antes del levantamiento del istmo de Panamá hace ~5 millones de años atrás (McDonald 2005).

A diferencia de otros grupos de mamíferos como los pinnípedos o los sirénidos antes mencionados, los xenarthros tienen apenas un género, *Thalassocnus*, en una rama muy derivada que ha incursionado en el mar. Inicialmente, *Thalassocnus* fue registrado en Formación Pisco (Perú), siendo interpretado como un grupo de perezosos con hábitos acuáticos basado únicamente en evidencia tafonómica (ya que fue encontrado en sedimentos de origen marino; Muizon y McDonald 1995) y morfológica de algunos elementos postcraneales (Muizon *et al.* 2003). Posteriormente, análisis de la microanatomía dental demostraron una adaptación creciente de las diferentes especies de *Thalassocnus* a una alimentación basada en plantas, como el pasto marino (Muizon *et al.* 2004b). Asimismo, Amson *et al.* (2014 a, b y c) demostraron que las cinco especies de *Thalassocnus* exhiben una adaptación gradual hacia el estilo de vida acuático a través de un estudio de la microestructura y morfología comparada de los huesos de las extremidades anteriores y posteriores.

Thalassocnus pertenece a la familia Nothrotheriidae que ya estaba diferenciada de *Megatheriidae* y *Megalonychidae* desde el Mioceno temprano (SALMA Paranaense). Mostrando ser más bien una incursión marina aislada, más que una tendencia para todo el grupo. Sus restos están restringidos desde el Mioceno

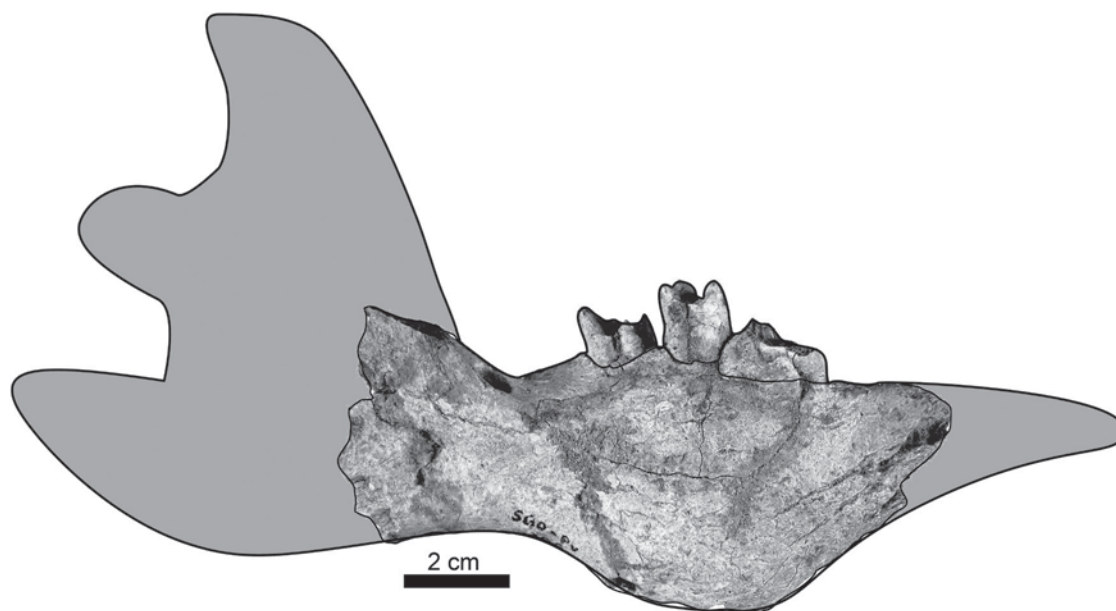


FIGURA 4. Rama dentaria derecha asignada a *Thalassocnus* sp. (SGO.PV.1093) en vista lateral. Escala igual a 2 cm. Modificado de Canto *et al.* (2008).

tardío al Plioceno tardío, reconociéndose hasta el momento cinco especies: *T. antiquus* Muizon *et al.*, 2003 (Mioceno tardío), *T. natans* Muizon y McDonald, 1995 (Mioceno más tardío), *T. littoralis* McDonald y Muizon, 2002 (Mio-Plioceno), *T. carolomartini* McDonald y Muizon, 2002 (Plioceno temprano) y *T. yaucensis* Muizon *et al.*, 2004a (Plioceno tardío), todos ellos descubiertos en Formación Pisco, Perú.

A través del tiempo, este grupo exhibe un gradual alargamiento anterior del hueso premaxilar y de la sínfisis mandibular lo cual ha sido interpretado como adaptaciones alimentarias (Muizon *et al.* 2004a). En este mismo trabajo se propone que *T. natans*, *T. antiquus* y *T. littoralis* fueron posiblemente herbívoros parciales, mientras que *T. carolomartini* y *T. yaucensis* serían herbívoros más especializados y que probablemente se alimentaban a mayores profundidades.

Dos hipótesis filogenéticas se han propuesto (Muizon *et al.* 2003) para este grupo: la de un linaje único, en la que las distintas especies de *Thalassocnus* pertenecen a un único linaje (desde *T. natans* a *T. yaucensis*) y la que hipotetiza que existe más de un linaje, en donde *T. natans* es excluida de un linaje que incluye a las demás especies. No existe consenso general en favor de una teoría, sin embargo, la hipótesis que involucra relaciones evolutivas más complejas dentro de *Thalassocnus* se ha tornado más discutida. Registro fósil en Chile

Un dentario derecho incompleto (SGO.PV 1093; Figura 4) fue recuperado de la localidad nombrada como “Estanques de Copec” por Canto *et al.* (2008). En realidad corresponde a la localidad Norte de la Bahía de Caldera y corresponde a niveles fosfáticos de Fm. Bahía Inglesa (Carreño 2013). Dicho material presenta un tamaño semejante a la mandíbula de *T. antiquus* y *T. natans*. Sin embargo, dado lo incompleto del material, este es asignado a *Thalassocnus* sp., el que constituye el registro más austral del género, antes considerado como endémico de Perú (Muizon *et al.* 2003).

Posteriormente, Suárez *et al.* (2011) comunicaron el hallazgo de nuevos restos craneales y postcraneales de *Thalassocnus* provenientes de la localidad Norte Bahía de Caldera. Sin embargo, dichos materiales continúan sin ser descritos formalmente.

En la localidad de Cerro Ballena, en la que fueron encontrados decenas de esqueletos de cetáceos misticetos (ver Gutstein *et al.*, este volumen), se descubrió un dentario y un fémur, no asociados entre sí, los cuales fueron determinados como *T. natans*, expandiendo el rango geográfico de esta especie (Pyenson *et al.* 2014).

DISCUSIÓN

El presente trabajo da cuenta del registro fósil de mamíferos marinos (excepto Cetáceos) de Chile, que incluye restos de pinnípedos, sirenios y un singular grupo de xenartros con hábitos acuáticos. Los materiales provienen del Neógeno y Cuaternario de la Cuenca de Caldera, con excepción de restos aislados de *Mirounga* sp. del Pleistoceno de Mejillones (Región de Antofagasta). Es probable que en otras formaciones litorales de Chile, sobre todo las Neógenas, presenten restos fosilíferos de mamíferos marinos, pero hasta el momento no han sido sistemáticamente estudiadas por lo que estudios terreno y en colecciones son necesarios para conocer la verdadera diversidad paleontológica de estos grupos en el país.

Abundantes restos de fócidos han sido hallados en la Fm. Bahía Inglesa, siendo formalmente reconocidos los género *Acrophoca* y *Piscophoca* (Walsh y Naish 2002; Valenzuela *et al.* 2009; Valenzuela-Toro *et al.* 2013). Sin embargo, existe una considerable proporción de material fósil que no ha sido posible identificar debido a lo fragmentario de éste, además de la falta de estudios de variación morfológica en elementos postcraneales, por ejemplo, que pudiesen contribuir para su determinación más exclusiva. Por otro lado, existe material que presenta significativas variaciones morfológicas respecto de los holotipos (ver Valenzuela-Toro *et al.* 2010, 2013), lo que puede ser atribuido a variaciones ontogénicas, dimorfismo sexual o en último caso a un nuevo taxón. Siendo necesario nuevos estudios para confirmar cualquiera de las hipótesis. Sin embargo, recientes hallazgos realizados en Perú (Varas-Malca y Valenzuela-Toro 2011) ya muestran que la diversidad taxonómica y morfológica de focas de la costa Este del Pacífico Sur es subestimada, siendo necesarios nuevos trabajos con el fin de comprender la verdadera diversidad de este

grupo en la costa sudamericana durante el Neógeno.

De todas maneras, los registros fósiles de Phocidae del Plioceno y de Otariidae del Pleistoceno (Valenzuela-Toro *et al.* 2013) permiten acotar temporalmente la ocurrencia de un reemplazo faunístico de pinnípedos en el área de Caldera, que habría ocurrido asociado a la transición Plioceno-Pleistoceno. Por otro lado, y en un sentido más amplio, el registro de *Mirounga* del Pleistoceno de Mejillones (Valenzuela-Toro *et al.* 2015), además de ser el primer registro fósil de este género en el continente, proporciona nuevas luces sobre los cambios en la fauna de pinnípedos en el hemisferio sur a través del tiempo.

El registro de Sirenia, está únicamente referido al hallazgo de un molar en la Fm. Bahía Inglesa, siendo preliminarmente asignado al Género *Nanosiren* (Domning y Aguilera 2008). Así, este hallazgo constituye el registro más austral del orden en la costa oriental del Océano Pacífico (Bianucci *et al.* 2006). A partir del registro fósil, se plantea que durante parte del Neógeno tardío, este orden se habría encontrado ampliamente distribuido a lo largo de la costa Este del Pacífico, contrastando con su actual ausencia en la zona. De forma similar, el registro fósil de *Thalassocnus* en el país es escaso, estando referido a las ocurrencias reportadas por Canto *et al.* 2008, Suarez *et al.* 2011 y Pyenson *et al.* 2014, los cuales presumiblemente corresponden a la especie *T. natans*.

De manera complementaria los registros de Sirenia y *Thalassocnus* sugieren que durante el Neógeno tardío se desarrolló un mar de aguas poco profundas con temperaturas más templadas que las actuales posibilitando el desarrollo de algas y plantas marinas (*e.g.* pasto marino, Philipps 1992) en la zona de lo que es hoy Caldera (Bianucci *et al.* 2006; Canto *et al.* 2008). Esta afirmación es contraria a la encontrada en estudios de paleobatimetría y sedimentología de los niveles expuestos en las localidades de "El Morro" y "La Mina fosforita" (Marquardt *et al.* 2000). De esta forma, el hallazgo de los especímenes de Dugongidae y *Thalassocnus* descubiertos en las localidades de "Las Arenas" y "Norte Bahía Caldera", se podrían explicar por un cambio local de batimetría y por ende de ambientes en la cuenca Neógena de Caldera durante este tiempo.

AGRADECIMIENTOS

A Mario E. Suárez por facilitarnos el acceso a la colección de paleontología de vertebrados del Museo Paleontológico de Caldera, como también por la colaboración, junto a Carlos Marquardt en la datación de la Unidad Pleistocena Estratos de Caldera; David Rubilar-Rogers por permitirnos el acceso a la colección de Paleontología de Vertebrados del MNHN y Donald Jackson por su valiosa información sobre aspectos culturales de pueblos prehispánicos asociados a los registros de pinnípedos. Parte de las actividades de terreno que posibilitaron la elaboración de este trabajo fue financiado por National Geographic Society (National Geographic Society Committee on Research Exploration Grants: 8903-11 y 9019-11 a Nicholas D. Pyenson; y Young Explorer Grant, 9391-13 a Ana M. Valenzuela-Toro) y por U-REDES (Domeyko II UR-C12/1) de la Universidad de Chile. Adicionalmente, durante la elaboración de este trabajo, Ana M. Valenzuela-Toro fue financiada por CONICYT-PCHA/Magister Nacional/2013-221320410.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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, Universidad de Chile, 138 pp.
- AMSON, E., y C. DE MUIZON
2013 A new durophagous phocid (Mammalia: Carnivora) from the late Neogene of Peru and considerations on monachine seals phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* 12: 523-548. doi: 10.1080/14772019.2013.799610
- AMSON, E., C. DE MUIZON, M. LAURIN, C. ARGOT y V. BUFFRÉNIL
2014a Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20140192. doi: 10.1098/rspb.2014.0192
- AMSON, E., C. ARGOT, G.H. MCDONALD y C. DE MUIZON
2014b Osteology and Functional Morphology of the Hind Limb of the Marine Sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution*. doi: 10.1007/s10914-014-9274-5.
- AMSON, E., C. ARGOT, G.H. MCDONALD y C. DE MUIZON
2014c Osteology and Functional Morphology of the Forelimb of the Marine Sloth *Thalassocnus* (Mammalia,

- Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution*. doi: 10.1007/s10914-014-9268-3
- AMSON, E., C. DE MUIZON, D. DOMNING, C. ARGOT y V. BUFFRÉNIL
2015 Bone histology as a clue for resolving the puzzle of a dugong rib in the Pisco Formation, Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology*. doi: 10.1080/02724634.2014.922981
- BÁEZ, P., D. JACKSON y B. BAHAMONDES
2003 Pesquerías pre-hispánicas de Chile: abundancia de recursos y recolección costera de subsistencia a comienzos del Holoceno en la Provincia de Choapa, en: E. YÁNEZ (ed.). *Actividad pesquera y de acuicultura en Chile*, pp. 317–325; Pontificia Universidad Católica de Valparaíso (Valparaíso).
- BAJPAI, S., D.P. DOMNING, D.P. DAS y V.P. MISHRA
2009 A new middle Eocene sirenian (Mammalia, Protosirenidae) from India. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 252:257–267.
- BARNES, L.G.
1970 A reevaluation of mandibles of *Allodesmus* (Otariidae: Carnivora) from the round Mountain Silt, Kern County, California. *Contributions from the University of California Museum of Paleontology, Berkeley* 10, 24 pp.
- BARNES, L.G.
1972 Miocene Desmatophocinae (Mammalia: Carnivora) from California. *University of California Publications in Geological Sciences* 89: 1-68.
- BARNES, L.G.
1988 A new fossil pinniped (Mammalia: Otariidae) from the middle Miocene Sharktooth Hill Bonebed, California. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 396: 1–11.
- BARNES, L.G.
1989 A new enaliarctine pinniped from the Astoria Formation, Oregon, y a classification of the Otariidae (Mammalia: Carnivora). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 403: 1–26.
- BARNES, L.G. y K. HIROTA
1994 Miocene pinnipeds of the otariid subfamily Allodesminae in the North Pacific Ocean: Systematics y Relationships. *The Island Arc* 3: 329–360.
- BERTA, A.
1994 A new species of phocoid pinniped *Pinnarctidion* from the early Miocene of Oregon. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 405–413.
- BERTA, A.
2009 Pinnipedia, Overview, en: W. F. PERRIN, B. WURSIG y J.G.M. THEWISSEN (eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*, Second edition, pp. 878-885; Academic Press (San Diego).
- BERTA, A., y T.A. DEMÉRE
1986 *Callorhinus gilmorei* n. sp., (Carnivora: Otariidae) from the San Diego Formation (Blancan) and its implications for otariid phylogeny. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 21: 111–126.
- BERTA, A., y C.E. RAY
1990 Skeletal morphology and locomotor capabilities of the archaic pinniped *Enaliarctos mealsi*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 141–157.
- BERTA, A., y M. CHURCHILL
2012 Pinniped taxonomy: review of the evidence for description of currently recognized pinniped species and subspecies. *Mammal Review* 42: 207–234.
- BERTA, A., J. SUMICH y K. KOVACS
2006 *Marine Mammals. Evolutionary Biology*. Second Edition. Academic Press.
- BIANUCCI, G., S. SORBI, M.E. SUÁREZ y W. LANDINI
2006 The southernmost sirenian record in the eastern Pacific Ocean, from the Late Miocene of Chile. *Comptes Rendus Palevol* 5: 945–952.
- BOESSENECKER, R.W.
2011 New records of the fur seal *Callorhinus* (Carnivora: Otariidae) from the Plio-Pleistocene Rio Dell Formation of Northern California and comments on otariid dental evolution. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 454–467.
- BOESSENECKER, R.W. y M. CHURCHILL
2013 A Reevaluation of the Morphology, Paleoecology, and Phylogenetic Relationships of the Enigmatic Walrus *Pelagiarctos*. *PLoS ONE* 8: e54311.
- CANTO, J., R. SALAS-GISMONDI, M.A. COZZUOL y J. YÁNEZ
2008 The aquatic sloth *Thalassocnus* (mammalia, xenarthra) from the Late Miocene of north-central Chile:

- biogeographic and ecological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 918–922.
- CARREÑO, C.C.
2012 Ambiente deposicional de la formación Bahía Inglesa (neógeno) en la cuenca de Caldera, III Región, Chile. Memoria para optar al Título de Geólogo, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 109 pp.
- CLEMENTZ, M.T., K.A. HOPPE y P.L. KOCH
2003 A paleoecological paradox: the habit and dietary preferences of the extinct tethythere *Desmostylus*, inferred from stable isotope analysis. *Paleobiology* 29: 506–519.
- COZZUOL, M.A.
1996 The record of the aquatic mammals in Southern South America. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 321–342.
- COZZUOL, M. A.
2001 A "northern" seal from the Miocene of Argentina: Implications for phocid phylogeny and biogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 415–421.
- CREED, J. C.
2003 The seagrasses of South America: Brazil, Argentina and Chile, en: E.P. GREEN y F.T. SHORT (eds.), *World Atlas of seagrasses*, pp. 263–270; The university California Press.
- DEMÉRÉ, T.A. y A. BERTA
2005 New skeletal material of *Thalassoleon* (Otariidae: Pinnipedia) from the late Miocene-Early Pliocene (Hemphillian) of California. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45: 379–411.
- DEMÉRÉ, T.A. y A. BERTA
2001 A reevaluation of *Proneotherium repenningi* from the Miocene Astoria Formation of Oregon and its position as a basal odobenid (Pinnipedia: Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 279–310.
- DEMÉRÉ, T.A., A. BERTA y P.J. ADAM
2003 Pinnipedimorph evolutionary biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 13: 32–76.
- DOMNING, D.P.
2001 The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature* 413: 625–627.
- DOMNING, D.P., y O.A. AGUILERA
2008 Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. VIII. *Nanosiren garciae*, gen. et sp. nov. and *Nanosiren sanchezi*, sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 479–500.
- DOMNING, D.P.; y P.D. GINGERICH
1994 *Protosiren smithae*, new species (Mammalia, Sirenia), from the Late middle Eocene of Wadi Hitán, Egypt. *Contributions From the Museum of Paleontology University of Michigan* 29: 69–87.
- DOWNS, T.
1953 A mandible of the seal *Allodesmus kernensis* from the Kern River Miocene of California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 52: 93–102.
- DREHMER, C.J., y A.M. RIBEIRO
1998 A temporal bone of an Otariidae (Mammalia, Pinnipedia) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências* 3: 39–44.
- EMMONS, L.H. y F. FEER
1997 Neotropical rainforest mammals, a field guide. Second edition. Chicago, The University of Chicago Press, Chicago, Illinois. xvi + 307 pp. + pls. 1–29, A–G.
- FURBISH, R. y A. BERTA
2014 Written in bone: Combining morphological y molecular data to determine *Allodesmus* placement in pinniped phylogeny. *Secondary Adaptations of Tetrapods to Life in the Water*. Washington DC, June 2–4 (<http://events2.gmu.edu/secad2014/category/abstracts/>)
- GAUDIN, T.J.
2004 Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255–305.
- GERAADS, D.
1997 Carnivores du Pliocene terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Morocco). [Late Pliocene Carnivora from Ahl al Oughlam (Casablanca)]. *GEOBIOS* 30: 127–164.
- GONZÁLEZ, S.A. y M.E. EDDING
1990 Extension of the range of *Heterozostera tasmanica* (Martens ex Aschers.) den Hartog in Chile. *Aquatic Botany*

- 38: 391–395. doi: 10.1016/0304-3770(90)90033-H
- GREEN, E.P., y F.T. SHORT
2003 World atlas of seagrasses. Prepared by UNEP World Conservation Monitoring Centre. Berkeley (California, USA): University of California, 332 pp.
- HAUTIER, L.; R. SARR, R. TABUCE, F. LIHOREAU, S. ADNET, D.P. DOMNING, M. SAMB y P. MARWAN HAMEH
2012 First prorastomid sirenian from Senegal (Western Africa) and the Old World origin of sea cows. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 1218–1222.
- HORIKAWA, H.
1994 A primitive odobenine walrus of Early Pliocene age from Japan. *The Island Arc* 3: 309–328.
- HOWELL, A.B.
1930 Aquatic mammals. Their adaptations to life in the water. Charles C. Thomas Publisher, Springfield, Illinois, 338 pp.
- HUCKE-GAETE, R., VIDDI, F. y BELLO, M.
2006 Conservación marina en el sur de Chile. La importancia de la región Chiloé-Corcovado para las ballenas azules, la diversidad biológica y el desarrollo sustentable. Valdivia: Centro Ballena Azul, Universidad Austral de Chile.
- JACKSON, D., C. MÉNDEZ, P. LÓPEZ y R. SEGUEL
2005 Evaluación de un asentamiento arqueológico en el semiárido de Chile: procesos de formación, fauna extinta y componentes culturales. *Intersecciones en Antropología* 6: 139–151.
- KOHNO, N.
1992 An early Miocene enaliarctine pinniped from the western North Pacific. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 19: 273–292.
- KOHNO, N.
1994 A new Miocene pinniped in the genus *Prototaria* (Carnivora: Odobenidae) from the Moniwa Formation, Miyagi, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 414–426.
- KOHNO, N.
2006 A new Miocene odobenid (Mammalia: Carnivora) from Hokkaido, Japan, and its implications for odobenid phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 411–421.
- KOHNO, N., L.G. BARNES y K. HIROTA
1995 Miocene fossil pinnipeds of the genera *Prototaria* y *Neotherium* (Carnivora; Otariidae; Im agotariinae) in the North Pacific Ocean: evolution, relationships, and distribution. *Island Arc* 3: 285–308.
- KOHNO, N., y Y. YANAGISAWA
1997 The first record of the Pliocene Gilmore fur seal in the western North Pacific Ocean. *Bulletin of the National Science Museum series C (Geology y Paleontology)* 23: 119–130.
- MCDONALD, H.G., y C.DE. MUIZON
2002 The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia) a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 349–365.
- MCDONALD, H.G.
2005 Paleoeecology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural* 45: 313–333.
- MILLER, R.F.
1990 New records of postglacial walrus and a review of Quaternary marine mammals in New Brunswick. *Atlantic Geology* 26: 97–107.
- MITCHELL, E.D.
1966 The Miocene pinniped *Allodesmus*. University of California Publications in Geological Sciences 61, 109 pp.
- MUIZON, C. DE.
1978 *Arctocephalus (Hydrarctos) lomasiensis*, subgen, nov. et nov. sp. un nouvel Otariidae du Mio-Pliocène de Sacaco (Pérou). *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 7: 169–188.
- MUIZON, C. DE
1981 Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Première partie: deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène inférieur de Sud-Sacaco. *Travaux de l'IFEA*, Vol. 22: 1–160.
- MUIZON, C. DE y M. BOND
1982 Le Phocidae (Mammalia) de la Formation Paraná (Entre Rios, Argentine). *Bulletin du Muséum national*

- d'Histoire naturelle, Paris, 4ème Série, section C 4: 165–207.
- MUIZON, C. DE y T. DE VRIES
1985 Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). Sonderdruck aus Geologische Rundschau 74: 547–563.
- MUIZON, C. DE. y D.P. DOMNING
1985 The first records of fossil sirenians in the southeastern Pacific Ocean. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle. Section C: Sciences de la Terre: Paleontologie, Geologie, Mineralogie, Paris : Museum National d'Histoire Naturelle 7: 189–213.
- MUIZON, C. DE y H.G. MCDONALD
1995 An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. Nature 375: 224–227.
- MUIZON C. DE., H.G. MCDONALD, R. SALAS y M. URBINA
2003 A new early species of the aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late Miocene of Peru. Journal of Vertebrate Paleontology 23: 886–894.
- MUIZON, C. DE, H.G. MCDONALD, R. SALAS, y M. URBINA
2004a The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus*, and a reassessment of the relationships of the nothrothere sloths (Mammalia: Xenarthra). Journal of Vertebrate Paleontology. 24: 387–397.
- MUIZON, C. DE, H.G. MCDONALD, R. SALAS Y M. URBINA
2004b The evolution of feeding adaptations of the aquatic sloth *Thalassocnus*. Journal of Vertebrate Paleontology 24: 398–410.
- MURRAY, A.
1866 The Geographical Distribution of Mammals. London: Day & Son, LTD., London, 420 pp.
- OLIVEIRA, E.V., y C.J. DREHMER
1997 Sobre algunos restos de Pinnipedia-Otariidae (Mammalia, Carnivora) do Quaternário do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Universidade Guarulhos, Geociências 2: 19–22.
- PHILLIPS, R.C.
1992 The seagrass ecosystem and resources in Latin America, en: U. SEELIGER (ed.) Coastal Plant Communities of Latin America, pp. 107–121; Academic Press (San Diego).
- PYENSON, N.D., C.S. GUTSTEIN, J.F. PARHAM, J.P. LE ROUX, C.C. CHAVARRÍA, H. LITTLE, A. METALLO, V. ROSSI, A.M. VALENZUELA-TORO, J. VELEZ-JUARBE, C.M. SANTELLI, D. RUBILAR ROGERS, M.A. COZZUOL, y M.E. SUÁREZ
2014 Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 281: 1781 20133316.
- REPENNING, C.A. y R.H. TEDFORD
1977 Otarioid seals of the Neogene. Geological Survey Professional Paper 992: 1–87.
- RIVIN, M., J. VÉLEZ-JUARBE y V.R. RHUE.
2012 A New Halitheriine Dugongid from the Early Miocene of Orange County, California. Journal of Vertebrate Paleontology 32: 162–162.
- RODRIGUES, P., F. PREVOSTI, J. FERIGOLO, y A. RIBEIRO
2004 Novos materiais de Carnivora para o Pleistoceno do estado do Rio Grande Do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia 7: 77–86.
- RYBCZYNSKI, N., M.R. DAWSON y R.H. TEDFORD
2009 A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from Miocene epoch and origin of Pinnipedia. Nature 458: 1021–1024.
- SEIFFERT, E.
2007 A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence. BMC Evolutionary Biology 7: 224.
- SHIRIHAI, H., y B. JARRET
2009 Whales, Dolphins and Seals. A Guide to the Marine Mammals of the World. A&C Black Publishers, London, 384 pp.
- SUÁREZ, M. E.; A.M. VALENZUELA-TORO, C.S. GUTSTEIN, M.A. COZZUOL y N.D. PYENSON
2011 Nuevos restos de *Thalassocnus* (Nothrotheriidae, Thalassocninae) del neógeno de la Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama, Norte de Chile. En: Actas del IV Congreso de Paleontología de Vertebrados, 371 pp.
- TAKEYAMA, K., y T. OZAWA

- 1984 A new Miocene Otarioid from Japan. *Proceedings of the Japan Academy* 60: 36–39.
TOMIDA, Y.
- 1989 A new walrus (Carnivora: Odobenidae) from the middle Pleistocene of the Boso Peninsula, Japan, and its Implications on Odobenid paleobiogeography. *Bulletin of the National Science Museum, Series C, Geology and Paleontology* 15: 109–119.
- UHEN, M.
- 2007 Evolution of Marine Mammals: Back to the Sea After 300 Million Years. *The anatomical record* 290: 514–522.
- VALENZUELA, A., C.S. GUTSTEIN, y D. RUBILAR-ROGERS
- 2009 Nuevos materiales fósiles referidos a *Acrophoca* Muizon y *Piscophoca* Muizon (Pinnipedia: Phocidae) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa, Chile. En: *Actas del XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, pp. 61–62.
- VALENZUELA-TORO, A.M., C.S. GUTSTEIN y M.A. COZZUOL
- 2010a A new true seal morphotype (Phocidae, Carnivora) from Bahía Inglesa Formation, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(3): 180A.
- VALENZUELA-TORO, A.M., C.S. GUTSTEIN, M.E. SUÁREZ, R. OTERO y N.D. PYENSON
- 2015 Elephant seal (*Mirounga* sp.) from the Pleistocene of the Antofagasta Region, northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*. *Journal of Vertebrate Paleontology*. doi: 10.1080/02724634.2014.918883
- VALENZUELA-TORO, A.M., C.S. GUTSTEIN, R.M. VARAS-MALCA, M.E. SUÁREZ y N.D. PYENSON
- 2013 Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama desert, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 216–223.
- VARAS-MALCA, R.M., y A.M. VALENZUELA-TORO
- 2011 A basal monachine seal from the Middle Miocene of the Pisco Formation, Peru. En: *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*. 378.
- VELEZ-JUARBE, J., D.P. DOMNING y N.D. PYENSON
- 2012 Iterative Evolution of Sympatric Seacow (Dugongidae, Sirenia) Assemblages during the Past 26 Million Years. *PLoS ONE* 7(2): e31294. doi:10.1371/journal.pone.0031294
- VELÉZ-JUARBE, J., J. NORIEGA. y B. FERRERO
- 2012 Fossil Dugongidae (Mammalia, Sirenia) from the Paraná Formation (Late Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Ameghiniana* 49: 585–593.
- VÉLEZ-JUARBE, J., y D.P. DOMNING
- 2014a Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region. IX. *Metaxytherium albifontanum*, sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 444–464.
- VÉLEZ-JUARBE, J., y D.P. DOMNING
- 2014b Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean region: X. *Priscosiren atlantica*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 951–964.
- WALSH, S. y D. NAISH
- 2002 Fossil seals from late Neogene deposits in South America: a new pinniped (Carnivora, Mammalia) assemblage from Chile. *Palaeontology* 45: 821–842.
- WYSS, A.R.
- 1988 On 'retrogression' in the evolution of the Phocinae and phylogenetic affinities of the monk seals. *American Museum Novitates* 2924: 1–38.
- ZALMOUT, I.S., M. UL-HAQ y P.D. GINGERICH
- 2003 New species of *Protosiren* (Mammalia, Sirenian) from the early middle Eocene of Balochistan (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan* 31: 79–87.

LA MESO Y MEGAFUNA TERRESTRE EXTINTA DEL PLEISTOCENO DE CHILE

RAFAEL LABARCA ENCINA

LabPaleo, Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Universidad Austral de Chile, Casilla 567,
Valdivia, Chile; r.labarca.e@gmail.com

RESUMEN

El presente trabajo sintetiza, a partir de la literatura publicada entre 1847 y 2013, el estado del conocimiento de los mamíferos extintos del Pleistoceno de Chile de más de 10 kg de masa. Las asignaciones taxonómicas fueron actualizadas considerando las más recientes revisiones de cada grupo, verificándose la presencia de al menos 19 formas distribuidas de manera irregular entre Surire (Región de Arica y Parinacota) y Tierra el Fuego (Región de Magallanes). Gran parte de la información disponible, no obstante, se centra en los momentos finales del Pleistoceno (post Último Máximo Glacial). Para cada taxa se documentan sinonimias, antecedentes taxonómicos e históricos, breves descripciones y comentarios paleoecológicos, cronológicos y geográficos.

Palabras clave: Pleistoceno, mesofauna, megafauna, actualización taxonómica, antecedentes paleoecológicos.

ABSTRACT

This paper synthesizes, from the literature published between 1847 and 2013, the state of knowledge of the extinct Pleistocene mammals of Chile over 10 kg mass. Taxonomic assignments were updated considering the latest revisions of each group. The presence of at least 19 forms distributed irregularly among Surire (Región Arica y Parinacota) and Tierra del Fuego (Región de Magallanes) is confirmed. Much of the information available, however, focuses on the final moments of the Pleistocene (post Last Glacial Maximum). For each taxa synonymies, taxonomic and historical background, descriptions and palaeoecological, chronological and geographical comments are presented.

key words: Pleistocene, mesofauna, megafauna, taxonomical update, paleoecological background.

INTRODUCCIÓN

El Pleistoceno corresponde a la sexta época de la era Cenozoica, la que se extiende entre los 2,58 millones de años (ma.) y los 11,7 miles de años (ka.) (IUGS 2009). A nivel planetario se caracteriza por una sucesión de extensos períodos fríos (glaciaciones), dominados por condiciones frías y secas, intercalados por períodos cálidos comparativamente más cortos, denominados interglaciales, con condiciones relativamente similares a las actuales. El mecanismo que controla estas oscilaciones climáticas se ha relacionado tradicionalmente con cambios en la configuración astronómica de la órbita de la tierra (Berger y Loutre 1991). Estudios de la variación de $\delta^{18}\text{O}$ en sedimentos marinos de distintos puntos del planeta, han documentado cerca de 100 momentos de cambios en la temperatura de los océanos (Marine Isotope Stages, MIS) durante el Pleistoceno, siendo las glaciaciones del Pleistoceno final (MIS 2, 6, 8, 10, 12, 14 y 16, *ca.* 1 ma – 11,7 ka.), las más severas y extensas (Huybers 2007, Lisiecky y Raymo 2005). La información paleoclimática disponible en Chile al menos para momentos previos al Último Máximo Glacial (LGM, *ca.* 20.000 - 17.000 A.P.), sugiere que habría ocurrido un patrón cíclico similar al descrito a nivel planetario (Harrison y Glasser 2011). Los archivos paleoclimáticos posteriores al LGM son más variados y señalan, en términos generales, un aumento en las temperaturas en torno a los 15.000-14.000 años AP, marcando la transición hacia condiciones similares a las actuales (Latorre *et al.* 2007, Harrison y Glasser 2011). Sin embargo, no se trató de un proceso unilineal, ya que por ejemplo McCulloch *et al.* (2000), indican para el distrito de lagos del sur de Chile, al menos dos pulsos de calentamiento previos a la transición Pleistoceno - Holoceno (14.600-14.300 y 13.000-12.700 años A.P.). Para momentos inmediatamente posteriores (*ca.* 11.000-9.000 años A.P.) en el norte grande, norte semiárido y centro del país se ha señalado un momento de mayor

humedad que en el presente, seguido por un abrupto cambio hacia condiciones más secas que las actuales (p.e. Grosjean *et al.* 2001, Maldonado *et al.* 2010, Valero Garcés *et al.* 2005).

La mastofauna terrestre del Pleistoceno de Chile se encuentra conformada por dos grandes linajes. Por un lado se registran aquellos mamíferos endémicos de Sudamérica, los que evolucionaron en el subcontinente en un aislamiento relativo tras su separación de África en el Cretácico superior hace 130 ma. y de la Antártica en el Oligoceno superior, hace 30 ma. (Pascual y Ortíz-Jaureguizar 2007). Este grupo se encuentra representado en nuestro país para el período en estudio por los Xenarthra, la infraclase Marsupialia, el orden Litopterna y parte del orden Rodentia (Cione y Tonni 1995, Woodborne *et al.* 2006). A este conjunto se le suman taxones foráneos de origen holártico, los que comienzan a colonizar de manera intermitente el subcontinente hace unos 9 ma., y de manera más intensiva tras el levantamiento del istmo de Panamá, hace unos 2,7 ma., en el límite Plioceno-Pleistoceno (Webb 1991). Este último evento, conocido como Gran Intercambio Biótico Americano (GABI), significó el arribo del parvorden Proboscidea, los ordenes Cetartiodactyla y Perissodactyla, así como la mayoría de los representantes de las familias Canidae y Felidae y de la subfamilia Sigmodontinae (Cione y Tonni 1995, Marshall *et al.* 1984, Webb 1991, Woodburne *et al.* 2006).

En 1847 Claudio Gay publicó su obra “Historia Física y Política de Chile”, donde incorporó una descripción de materiales fósiles que asignó a *Mastodon andium* y *Equus americanus* (Gay 1847 a y b), transformándose en el primer antecedente científico de mamíferos extintos. Tras estas primeras referencias, se registró un sostenido avance en el conocimiento de la paleomastofauna Pleistocena chilena hasta las primeras décadas del siglo XX, lo que se vio reflejado en la descripción de nuevos taxones, la ampliación del registro en Chile de formas conocidas en los países vecinos (Bolivia y Argentina) y en las primeras discusiones taxonómicas y biogeográficas (p.e. Latham 1929, Lydekker 1886, Phillipi 1893, Oliver 1926, 1927, 1935, Wyman 1855). Hasta 1935, la información disponible daba cuenta de 10 taxones terrestres extintos en 30 localidades distribuidas entre Pisagua y Magallanes (Oliver 1926, 1935). No obstante, casi la totalidad de los materiales que sustentaron estos avances fueron extraídos de manera científica (para excepciones, ver Nordenskjöld 1996[1900]), lo que resultó en un vacío respecto de temáticas como asociaciones contextuales, estratigrafía y cronología de los depósitos, entre otros. Con la introducción de la arqueología científica -de manera inicial en la década de los 30 y más intensivamente en los 70 y 80- esta falencia comenzó a subsanarse parcialmente debido a la excavación de yacimientos enmarcados en la transición Pleistoceno-Holoceno (*ca.* 13.500 – 9.000 A.P.) con mamíferos fósiles asociados en muchos casos a artefactos culturales (Bird y Bird 1937, Borrero *et al.* 1997, Casamiquela *et al.* 1967, Dillehay 1997, Jackson *et al.* 2007, Nami y Menegaz 1991, Núñez *et al.* 1983, 1994 a y b, Massone 1987, Prieto 1991, San Román *et al.* 2000, entre otros). Entre 1935 y 2013 se dieron a conocer 79 nuevas localidades con mastofauna continental Pleistocena, lo que elevó a 109 los yacimientos documentados en el país. El rango geográfico y el número de formas conocidas igualmente aumentó, existiendo registros de por lo menos 19 taxones distribuidos entre Surire y Tierra del Fuego (ver lista parcial en Casamiquela 1999, Moreno *et al.* 1991). Sin embargo, sólo 27 yacimientos fueron intervenidos con un control contextual y cronoestratigráfico adecuado. De este universo, casi la totalidad posee una antigüedad post Último Máximo Glacial (*ca.* 20.000 – 9.900 años A.P.). De esta manera, sólo para el rango temporal mencionado se dispone en la actualidad de información paleofaunística construida a partir de estudios taxonómicos (p.e. Alberdi y Frassinetti 2000, Labarca y López 2006, Latorre 1998, Prevosti *et al.* 2003, Prieto *et al.* 2010), filogenéticos (p.e. Barnett *et al.* 2005), isotópicos (p.e. Sánchez *et al.* 2004, 2006, Prevosti y Martín 2013) y tafonómicos (p.e. Labarca 2009, López 2007, Martín 2008, Martín 2013), apoyados por una abundante cantidad de fechados radiocarbónicos.

Este capítulo resume, a partir de información exclusivamente bibliográfica, el estado actual del conocimiento de una parte importante de estos dos macrogrupos: la meso y megamastofauna terrestre extinta (mamíferos por sobre 10 kg de masa) del Pleistoceno de Chile. Se explicita esta división ya que no serán tratados roedores y otros animales menores, mamíferos marinos y todas las formas vivientes que se encuentran representadas en el registro fósil (p.e. otáridos, cérvidos, camélidos, algunas especies de zorros

CUADRO 1. Resumen taxonómico de las formas descritas en este trabajo.

	Orden	Familia	Subfamilia	Género	Subgénero	Especie	Subespecie
Xenarthra	Pilosa	Megatheriidae	Megatheriinae	<i>Megatherium</i>	<i>Pseudomegatherium</i>	<i>medinae</i>	
		Mylodontidae	Mylodontinae	<i>Myiodon</i> <i>Glossotherium</i> <i>Scelidodon</i> <i>Diabolootherium</i>		<i>darwini</i> <i>robustum</i> <i>chiliense</i> cf. <i>D. nordenskioldi</i>	
Afrotheria	Litopterna	Megalonychidae				<i>patachonica</i>	
		Macraucheniiidae	Macraucheninae	<i>Macrauchenia</i>		<i>platensis</i>	
Laurasiatheria	Perissodactyla	Gomphotheriidae	Cuvieroninae	<i>Notiomastodon</i>		<i>andium</i>	
		Equidae	Equinae	<i>Equus</i>	<i>Amerhippus</i>	indet.	
				<i>Hippidion</i>		<i>principale</i> <i>saldiasi</i>	
				<i>Palaeolama</i>		cf. <i>P. weddelli</i>	
				cf. <i>Hemiauchenia</i>		<i>paradoxa</i>	
				<i>Vicugna</i>		<i>provicugna</i>	
				<i>Antifer</i>		<i>ultra</i>	
				<i>Dusicyon</i>		<i>avus</i>	
				<i>Arctotherium</i>		<i>tarijense</i>	
				<i>Panthera</i>		<i>onca</i>	<i>mesembrina</i>
				<i>Smilodon</i>		<i>populator</i>	

y félidos) (Fuenzalida 1936b, Latorre 1998, Norsdenkjöld 1996[1900], González *et al.* 2014, Weinstock *et al.* 2009). De esta manera, la lista de taxa se compone de 11 familias, 16 géneros y por lo menos 19 formas (Cuadro 1).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una recopilación de la bibliografía publicada en el país y en el extranjero referente a mamíferos terrestres Pleistocenos de Chile desde 1847 hasta 2013. Adicionalmente, se incluyeron aquellas referencias de mastofauna extinta del Holoceno temprano (11.500 – 9.000 A.P.). La paleontología sistemática de las distintas formas descritas para el territorio nacional fue actualizada siguiendo a McKenna y Bell (1997), complementada con recientes revisiones morfológicas y/o filogenéticas (Alberdi y Prado 2004, Delsuc *et al.* 2001, Esteban 1996, Gaudin 2004, Liu *et al.* 2001, Madsen *et al.* 2001, Murphy *et al.* 2001, Pujós 2006, Scherer 2009, Prevosti 2010, entre otros), lo que implicó la modificación del arreglo taxonómico y/o la reasignación de varias de las taxa mencionadas en el texto. Al respecto, en este trabajo, se sigue la propuesta de Madsen *et al.* (2001) y Murphy *et al.* (2001) quienes dividen a los placentarios en cuatro grandes clados: Xenarthra, Afrotheria, Laurasiatheria y Euarchontoglires. En este esquema, sin embargo, aún no existe claridad respecto a la ubicación de los Litopternos, por lo que no son incluidos en ninguno de los grupos mencionados. Algunas formas previamente descritas sólo a nivel genérico, fueron asignadas en este trabajo, con reserva, a nivel específico. Esto se realizó sólo cuando existían descripciones detalladas e imágenes ilustrativas del material fósil. Para aquellos materiales poco diagnósticos o descritos someramente, se utilizaron categorías taxonómicas generales (p.e. familia o subfamilia). Para cada una de las formas revisadas se entregan discusiones taxonómicas y filogenéticas, así como breves descripciones y comentarios paleoecológicos, cronológicos y geográficos. Producto de la asistematicidad con que han sido exhumados una parte importante de los restos que componen esta revisión, no se hizo mención a la estratigrafía de los depósitos portadores de los fósiles, más allá de algunos aspectos generales. Una situación similar ocurre con la información tafonómica, temática que ha sido abordada casi exclusivamente en el área patagónica (p.e. Borrero *et al.* 1997, Martín 2008, 2013; ver Labarca 2009, López 2007 para trabajos tafonómicos fuera del área austral), generando un desbalance en la información disponible.

La cronología de los taxones y localidades se presenta tanto en términos de épocas (p.e. Pleistoceno) como de edades o SALMAS (South American Land Mammals Ages). Estos últimos corresponden a bloques cronoestratigráficos superpuestos a los que se asocian ensambles de mamíferos particulares (Cione y Tonni 1999, Cione *et al.* 2007, Pascual *et al.* 1965), conformando unidades bioestratigráficas con límites relativamente acotados. Aún cuando fueron delimitados originalmente para el área pampeana de Argentina por Pascual *et al.* (1965) sobre la base de los pisos continentales de Ameghino (1889), las edades definidas para el Pleistoceno son utilizadas en la actualidad en toda América del Sur (Figura 1). Todos los fechados radiocarbónicos absolutos presentados a lo largo del texto se encuentran sin calibrar. Para efectos de análisis y síntesis biogeográfica, el territorio Chileno fue dividido en cuatro grandes macrozonas: Norte Grande (18°S-26°S), Norte Semiárido (26°S-32°S), Centro sur (32°S-41°50'S) y Patagonia (41°50'S-55°S). La ubicación de algunas de las localidades mencionadas durante este capítulo se encuentra en la Figura 2, mientras que el resumen de la composición faunística de éstas se reseña en el Cuadro 2.

Abreviaciones: MNHN: Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Chile; MAS: Museo Arqueológico de La Serena, Chile; IPUM: Instituto de la Patagonia, Universidad de Magallanes, Chile. A.P.: Antes del presente. SALMA: South American Land Mammal Age. RGA: Relative grinding area of the lower molars; OSA: Occlusal surface area; IG: Índice de Gracilidad de los huesos largos (largo máximo/ancho máximo); I/i: Incisivo; C/c: canino; P/p: premolar; M/m: molar. La letra mayúscula hace referencia a las piezas superiores y las minúsculas a las inferiores.

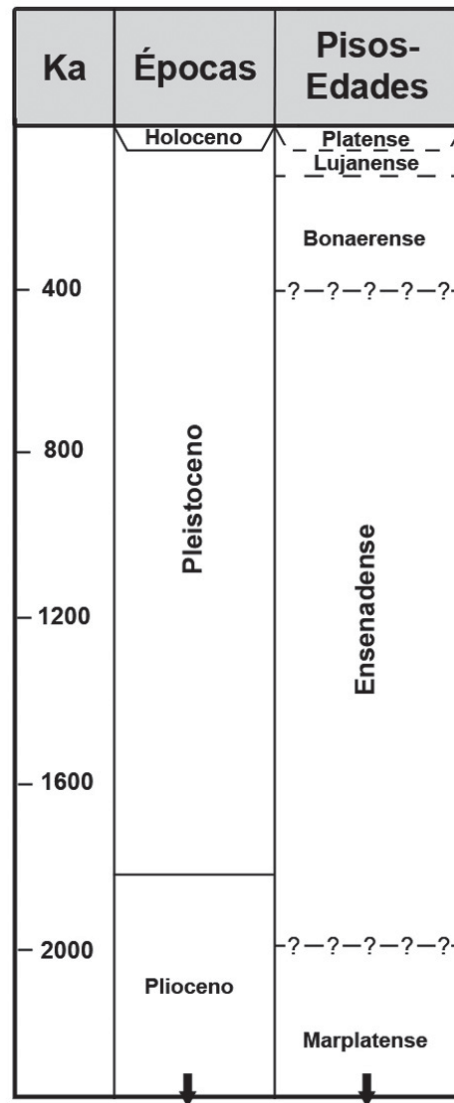


FIGURA 1. Cuadro cronológico de América del Sur (modificado de Cione *et al.* 2007).

CUADRO 2. Resumen de la composición faunística de las distintas localidades mencionadas en el texto. Números como en Figura 1.

	Megatheriidae	Megalomichidae	Mylodontidae	Xenarthra Indet.	Litopterna	Gomphotheriidae	Equidae	Camelidae	Cervidae	Canidae	Felidae	Ursidae
1. Salar de Surire							X					
2. Pampa del Tamarugal	X	X	X				X?					
3. Río Salado - Chiu-Chiu	X				X		X					
4. Tuina 5							X					
5. Kamae-Mayu - Betessa I				X	X			X				
6. Ojo de Opache-Jalquincha I				X			X	X		X		
7. Valle de Elqui					X		X					
8. Tongoy						X	X					
9. Ovalle							X					
10. Quereo-Los Vilos-Santa Julia			X			X	X	X	X		X	
11. Tierras Blancas						X	X					
12. La Calera							X					
13. Chacabuco	X				X	X	X	X				
14. Batauco						X						
15. Conchalí						X	X					
16. Peñalolén	X											
17. Santa Rosa de Chena				X			X					X
18. Taguatagua						X	X					
19. Marchigüe						X	X	X				
20. Cauquenes						X						

Continuación CUADRO 2

	Megatheriidae	Megalonychidae	Mylodontidae	Xenarthra Indet.	Litopterna	Gomphotheriidae	Equidae	Camelidae	Cervidae	Canidae	Felidae	Ursidae
21. Parral						X						
22. Concepcion						X	X					
23. Los Sauces						X		X				
24. Lonquimay			X									
25. Carahue						X	X					
26. Pilauco						X		X				
27. Mulpulmo						X						
28. Nochaco						X						
29. Monte Verde						X		X				
30. Naitri						X						
31. Baño Nuevo			X		X		X	X		X	X	
32. Las Guanacas		X	X		X		X	X		X		
33. Cueva del Milodón			X		X		X	X		X		X
34. Cueva Lago Sofía 1			X				X					
35. Cueva Lago Sofía 4			X				X	X		X		
36. Cueva del Medio			X				X	X		X		
37. Cueva Fell			X				X	X		X		
38. Cueva Pali Aike			X				X	X		X		
39. Cueva del Puma			X				X			?		X
40. Cueva de Los Chingues			X				X			?		X
41. Tres Arroyos 1			X				X			X		X

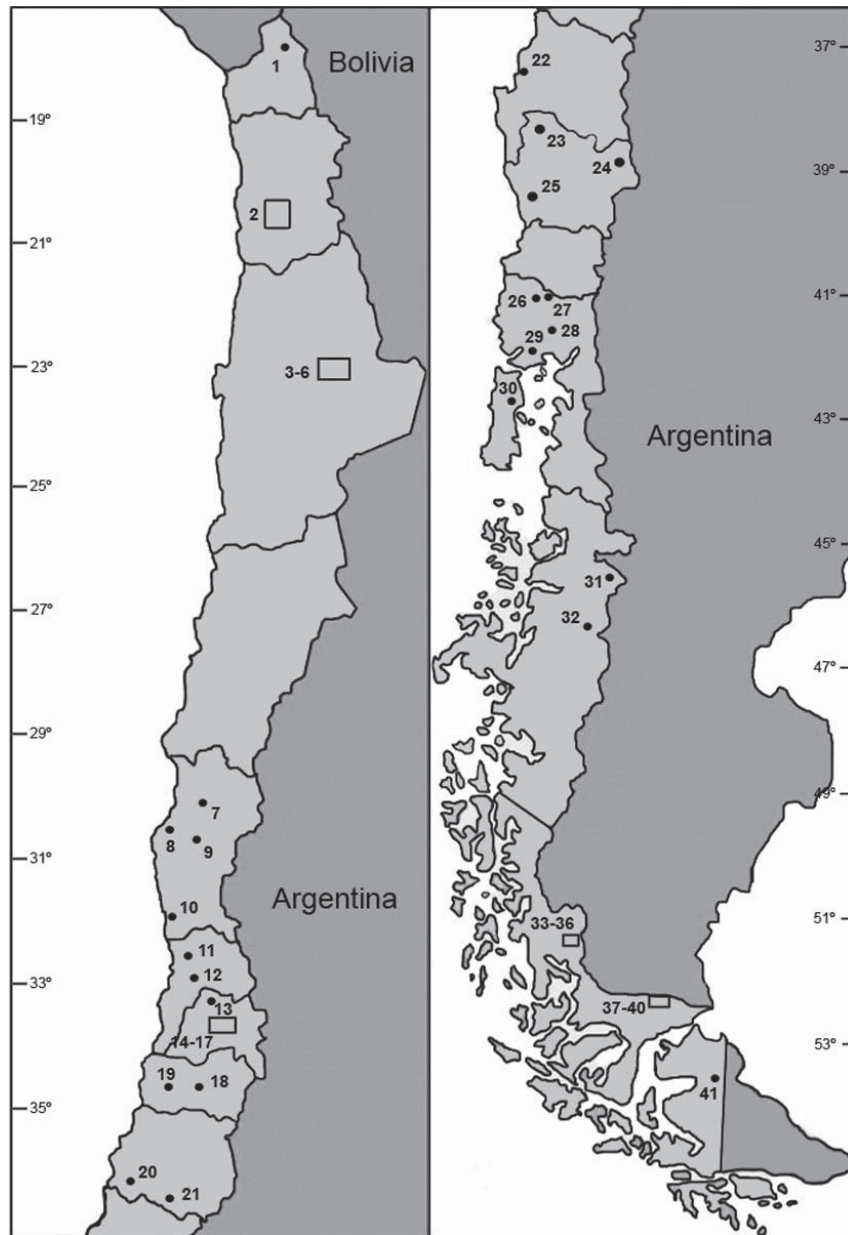


FIGURA 2. Ubicación relativa de algunos los yacimientos paleontológicos y arqueológicos mencionados en el texto. Región de Arica y Parinacota: 1. Salar de Surire; Región de Tarapacá: 2. Pampa del Tamarugal; Región de Antofagasta: 3. Río Salado – Chiu-Chiu ; 4. Tuina 5; 5. Kamac Mayu – Betecsa 1; 6. Ojo de Opache – Jalquincha 1; Región de Coquimbo: 7. Valle del Elqui; 8. Tongoy; 9. Ovalle; 10. Los Vilos (incluye los sitios arqueológicos de Quereo y Santa Julia); Región de Valparaíso: 11. Tierras Blancas; 12. La Calera; Región Metropolitana: 13. Chacabuco; 14. Batuco; 15. Conchalí; 16. Peñalolén; 17. Santa Rosa de Chena; Región de O'Higgins: 18. Taguatagua 1 y 2; 19. Marchigüe; Región del Maule: 20. Cauquenes; 21. Parral; Región del Biobío: 22. Concepción; Región de La Araucanía: 23. Los Sauces; 24. Lonquimay; 25. Carahue; Región de Los Lagos: 26. Pilauco; 27. Mulpulmo; 28. Nochaco; 29. Monte Verde; 30. Natri; Región de Aysén: 31. Baño Nuevo 1; 32. Cueva de Las Guanacas; Región de Magallanes: 33. Cueva del Milodón; 34. Cueva Lago Sofía 1; 35. Cueva Lago Sofía 4; 36. Cueva del Medio– Cueva Chica; 37. Cueva Fell; 38. Cueva Pali Aike; 39. Cueva del Puma; 40. Cueva de Los Chingues; 41. Tres Arroyos 1.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Clase Mammalia Linnaeus, 1758

Xenarthra Cope, 1889

Orden Pilosa Flower, 1883

Suborden Folivora Delsuc *et al.*, 2001

Superfamilia Megatherioidea Gray, 1821

Familia Megatheriidae Gray, 1821

Subfamilia Megatheriinae Gray, 1821

Género *Megatherium* Cuvier, 1796Subgénero *Megatherium* (*Pseudomegatherium*) Kraglievich 1931*Megatherium* (*Pseudomegatherium*) *medinae* Philippi 1893

(Figura 3a)

Megatherium meginae Philippi 1893 *lapsus**Megatherium medinae* Philippi 1893, Oliver 1923, Casamiquela y Sepúlveda 1974, Frassinetti y Azcárate 1974, Tamayo y Frassinetti 1980, Salinas *et al.* 1991*Pseudomegatherium medinae* Kraglievich 1931, Oliver 1935*Megatherium medinae*? Casamiquela 1969-70

Holotipo—Fragmento mandibular (SGO-PV.252) depositado en el MNHN procedente de Pampa del Tamarugal, Región de Tarapacá, Chile (Pleistoceno superior) (De Iuliis 2006).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—En 1796 Cuvier fundó el género *Megatherium* a partir de materiales exhumados en la región Pampeana del entonces Virreynato de La Plata, transformándose en la primera descripción científica de un grupo taxonómico de mamíferos fósiles (De Iuliis 1996). De acuerdo a De Iuliis (1996) y Pujós (2006, 2008) en este género se reconocerían por lo menos ocho especies, separadas en dos subgéneros: *M. (Megatherium)* y *M. (Pseudomegatherium)*.Philippi, en 1893 describió la especie *Megatherium medinae*, a partir de restos procedentes de Pampa del Tamarugal (Región de Tarapacá) (Figura 2). Esta especie aparece mencionada en el texto original de Philippi (1893) como “*M. meginae*” lo que aparentemente fue un error de impresión. *M. medinae* es, sin embargo, un nombre válido ya que una figura que precede al texto erróneo se encuentra correctamente escrita (De Iuliis 1996). Todos los hallazgos posteriores de megaterios en Chile han sido asignados a esta misma forma (Casamiquela y Sepúlveda 1974, Frassinetti y Azcárate 1974, Salinas *et al.* 1991) (Figura 3a).Descripción, aspectos paleoecológicas y paleoambientales—Pujós (2008) indica que el subgénero *M. (Pseudomegatherium)* se caracteriza por presentar un cráneo con cóndilos occipitales prominentes y extendidos posteriormente, un rostro corto, una fuerte reducción de la cresta deltopectoral del húmero, un fémur moderadamente torcido y una hipsodoncia moderada comparada con *M. (M.) americanum* Cuvier 1796. *M. (P.) medinae* posee un tamaño medio, similar a *M. (P.) sundti* Philippi 1893 y *M. (P.) tarijense* Gervais y Ameghino 1880, más pequeño que *M. (M.) americanum* y más grande que *M. (M.) altiplanicum* Saint-André y De Iuliis, 2001. Para esta última especie se ha estimado una masa corporal de entre 1.000 y 1.800 kg, (*cf.* Fariña *et al.* 1998, Saint-André y De Iuliis 2001), lo que sugiere valores levemente superiores para *M. (P.) medinae*.Se ha postulado que *M. (P.) medinae* presentaría una mayor tendencia hacia el cuadrupedismo que *M. (M.) americanum* (Pujós 2008) debido al paisaje comparativamente menos regular que este y otros *Megatheriinae* andinos habrían habitado. Saint-André y De Iuliis (2001) sugieren que esta especie habría habitado climas templados.Distribución geográfica y estratigráfica—La subfamilia presenta una amplia distribución en Sudamérica (Pujós 2006, 2008), abarcando desde Mioceno medio hasta el Holoceno temprano (Carlini *et al.* 2002, De Iuliis 2006, Politis *et al.* 2003, Pujós 2006). En Chile, los hallazgos de *M. (P.) medinae* son escasos y se concentran en el extremo norte del país: Chiu-Chiu y Jalquincha 1 (Región de Antofagasta)

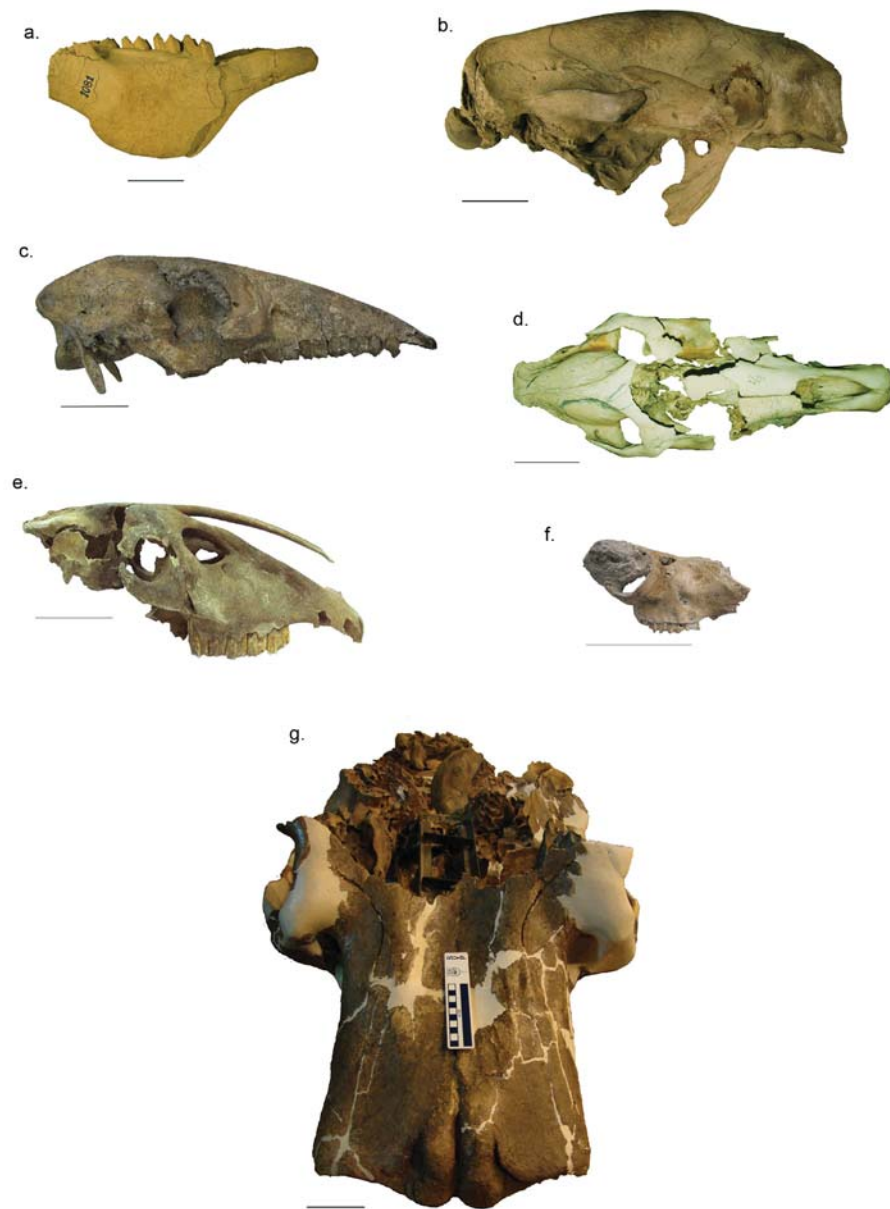


FIGURA 3. Restos fósiles de distintos mamíferos Pleistocenos recuperados en territorio chileno. a. fragmento mandibular derecho de *Megatherium (Pseudomegatherium) mediane* proveniente de Colchagua, vista lateral (SGO-PV.1081); b. cráneo de *Glossotherium robustum* proveniente de Lonquimay, vista lateral (SGO-PV.2); c. cráneo de *Macrauchenia patachonica* proveniente de Kamac Mayu, vista lateral (CA4-B4/C3/RP12); d. cráneo de *Equus (Amerhippus)* sp. proveniente de Quereo, vista dorsal (87-33/S0-W0 19/IV); e. Cráneo de *Hippidion saldiasi* proveniente de Betecsa 1, vista lateral (s.n. Rec. Sup.); f. fragmento craneal de *Vicugna provicugna* proveniente de Kamac Mayu, vista lateral (CB4/C3/RP3-1); g. fragmento craneal de *Notiomastodon platensis* proveniente de Taguatagua 2, vista dorsal (SGO-PV.269). La barra mide 10 centímetros. Fotografías a., b. y g. David Rubilar; d. y e., Patricio López.

(Moreno *et al.* 1991, López *et al.* 2010), Pampa del Tamarugal, en aparentemente tres locaciones distintas (Oliver 1926, Casamiquela 1969): Cumiñalla, Salar de Pintados y Pica. Se documenta igualmente en Chacabuco, Peñalolén (Región Metropolitana) y Colchagua (Región de O'Higgins) (Frassinetti y Azcárate 1974, Fuenzalida 1936b, 1963, Oliver 1926) (Figura 2). Muy poco se sabe acerca de la posición estratigráfica de los materiales, aunque probablemente deban ser atribuidos al Pleistoceno final (SALMA Lujanense) (Casamiquela 1999).

Megatherium sp.
(No figurado)

Comentarios taxonómicos, distribución geográfica y estratigráfica—Rojas *et al.* (2012), señalan la presencia de una mandíbula en regular estado de conservación procedente del curso inferior del río Salado (Región de Antofagasta), la que asignan a *Megatherium* sp. El punto específico de procedencia es desconocido ya que el material no se encontró *in situ*. Tentativamente ha sido asignado al Pleistoceno superior.

Familia Megalonychidae Gervais 1855
Género *Diabolotherium* Pujos *et al.* 2007

Diabolotherium cf. *nordenskioldi* Kraglievich 1926
(No figurado)

Nothropus nordenskioldi Kraglievich 1926, 1931
cf. *Nothropus* Marshall *et al.* 1984

Holotipo—Húmero izquierdo (NRM-PZ M4287) depositado en el Museo Nacional de Historia Natural de Suecia, proveniente de la cueva Casa del Diablo, Departamento de Puno, Perú (Pleistoceno superior) (Pujos *et al.* 2007).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Esta forma, descrita por Kraglievich en 1926, fue originalmente incluida dentro del género *Nothropus* Burmeister 1882. El descubrimiento de nuevos y más completos materiales en el Perú, justificó su incorporación dentro de un nuevo género, *Diabolotherium* (Pujos *et al.* 2007). Recientemente (Bostelmann *et al.* 2011) indicó la presencia de esta forma en Patagonia central de Chile y en Pampa de Tamarugal. Los materiales de esta última localidad, habían sido previamente asignados por Casamiquela (1969-70) a *Nothroteriinae* indet.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—*D. nordenskioldi* es un edentado de tamaño pequeño, con una fórmula dental 5/4. El M1 es levemente triangular, pero no caniniforme, con una incisión longitudinal; los M2-M4 son rectangulares, comprimidos anteroposteriormente con dos incisiones longitudinales laterales y mediales, mientras que el M5 es comparativamente más pequeño y sin incisión alguna. La escápula exhibe una morfología rectangular con presencia de fosa postescapular. Los huesos de las extremidades son en general más largos y delgados que otros representantes del grupo. El húmero posee una cresta deltopectoral larga pero reducida; la ulna presenta un olécranon corto, la escotadura troclear abierta, la escotadura radial orientada anteriormente y un proceso estilóideo espatulado y largo en sentido distomedial. El escafoides es extendido en sentido proximo - distal. Los metacarpos son cortos y robustos, mientras que el ilion se ubica subparalelo a las vértebras sacras. En vista distal, el ángulo entre el proceso odontoideo del astrágalo y las facetas discoideas es de 160°; la faceta ectal presenta forma de "L" y la faceta sustentacular esta conformada por dos segmentos dispuestas en ángulo recto (Pujos *et al.* 2007).

Las características reseñadas para las extremidades anteriores permiten incrementar las habilidades de pronación y supinación, lo que sumado al buen desarrollo de los músculos pronadores y flexores inferidos para la especie, articulaciones del codo, pelvis y rodillas altamente móviles y un amplio rango de flexión de los dígitos, permiten sugerir que *Diabolotherium* habría tenido habilidades trepadores, similares a las de los xenartos vivientes de hábitos arbóreos (Pujos *et al.* 2007). Los recientes halazgos en Patagonia no obstante, desafiarían esta interpretación.

Distribución geográfica y estratigráfica—Los Megalonychidae se registran desde el Oligoceno temprano hasta la actualidad (Pujós *et al.* 2007). Presentan una amplia distribución geográfica, con registros desde Alaska (McDonald *et al.* 2000) hasta Patagonia (Bostelmann *et al.* 2011, López 2009). Corresponden a unos de los primeros grupos de xenartros que habrían poblado Norteamérica, antes incluso del establecimiento del istmo de Panamá (Woodburne *et al.* 2006). Hasta el momento *D. nordeskioldi* ha sido documentado en Perú y Bolivia, en el desierto de Atacama y en la Patagonia Argentina y Chilena (Casamiquela 1969-70, Bostelmann *et al.* 2011, Pardiñas *et al.* 2008). Las dataciones radiocarbónicas del sitio de Baño Nuevo 1, indican una antigüedad Pleistocena final para este depósito (Mena y Stafford 2006) (Cuadro 3).

Superfamilia Mylodontoidea Gill 1872

Familia Mylodontidae Gill 1872

Subfamilia Mylodontinae Gill 1872

Género *Glossotherium* Owen 1839

Glossotherium robustum Owen 1842

(Figura 3b)

Mylodon robustum Owen, 1842, Burmeister 1866, Gervais y Ameghino 1880, Lydekker 1887, Ameghino 1889, Lydekker 1894

Lestodon myloides Gervais, 1855

Myldon gracilis Burmeister, 1865

Mylodon sauvagei Gervais y Ameghino, 1880

Pseudolestodon reinhardtii Gervais y Ameghino, 1880

Pseudolestodon morenoii Gervais y Ameghino, 1880

Pseudolestodon debilis Gervais y Ameghino, 1880

Pseudolestodon bisulcatus Gervais y Ameghino, 1880

Pseudolestodon trisulcatus Gervais y Ameghino, 1880

Pseudolestodon leptosomi Gervais y Ameghino, 1880

Pseudolestodon aequalis Ameghino, 1886

Pseudolestodon injuctus Ameghino, 1886

Mylodon robustus Lydekker, 1887

Mylodon lettsomi Lydekker, 1887

Pseudolestodon tarijensis Ameghino, 1902

Eumylodon robustum Ameghino, 1904

Pseudolestodon hexaspondilus Rautenberg, 1906

Pseudolestodon myloides gallenii Kraglievich, 1921

Eumylodon incertus Kraglievich, 1922

Glossotherium robustum Kraglievich, 1928

Glossotherium uruguayense Kraglievich, 1928

Eumylodon incertus sanluisense Rusconi, 1935

Glossotherium robustum flexum Rusconi, 1944

Pseudolestodon puelchensis Rusconi, 1944

Glossotherium lettsomi Cabrera, 1936, Casamiquela 1968a, Tamayo y Frassinetti 1980, Moreno *et al.* 1991

Glossotherium (Pseudolestodon) guerrai Roselli, 1976

Glossotherium emmersoni Esteban, 1988

Holotipo—Esqueleto completo (MNH M2500) depositado en el Natural History Museum, Londres, Inglaterra, procedente de Buenos Aires, Provincia de Buenos Aires, Argentina (Pleistoceno superior) (Esteban 1996).

CUADRO 3. Fechados I4C taxón de fauna pleistocena extinta en Chile. Todas las dataciones son sobre hueso, a excepción de *: fechado de estiércol; **: fechado de cuero, SD: Sin datos.

Sector	Sitio	Sigla	I4C años AP	Taxón	Referencia
Norte grande	Beteca 1	GrA-29389	21.070 ± 100	<i>Hippidion saldiasi</i>	Alberdi <i>et al.</i> 2007
	Beteca 1	GrA-29388	21.380 ± 100	<i>Hippidion saldiasi</i>	Alberdi <i>et al.</i> 2007
Norte semiárido	El Membrillo	NSRL-11081	13.500 ± 65	<i>Xenarthra</i> indet.	Jackson <i>et al.</i> 2003
	Quereo	GAK-2984	9.100 ± 300	<i>Notiomastodon platensis</i>	Paskoff 1971
Centro-sur	Nochaco	SD	16.150 ± 750	<i>Notiomastodon platensis</i>	Veischet 1958, 1964 en Casamiquela 1969
	Mulpulmo	SD	18.700 ± 900	<i>Notiomastodon platensis</i>	Veischet 1958, 1964 en Casamiquela 1969
	Pilauco	POZ-2731	12.540 ± 90	<i>Notiomastodon platensis</i>	Recabarren 2007
	Monte Verde	TX-3760	11.990 ± 200	<i>Notiomastodon platensis</i>	Dillehay 2000
	Monte Verde	OxA-105	12.000 ± 250	<i>Notiomastodon platensis</i>	Dillehay 2000
	Pilauco	AA81810	11.457 ± 140	<i>Equus</i> sp.	Pino 2008
	Lago Sofía 1	GX-31641	9700 ± 100	<i>Mylodon darwini</i>	Martin 2013
	Cueva del Milodón	SA-49	10.200 ± 400	<i>Mylodon darwini</i> *	ref. en Martinic 1996
	Cueva Fell	Ua-34249	10.295 ± 65	<i>Mylodon darwini</i>	Martin 2008
	Cueva del Milodón	LP-49	10.377 ± 481	<i>Mylodon darwini</i>	ref. en Martinic 1996
Patagonia	Cueva del Milodón	A-1391	10.400 ± 330	<i>Mylodon darwini</i> **	ref. en Martinic 1996
	Cueva del Milodón	GX-6248	10.575 ± 400	<i>Mylodon darwini</i> *	Markgraff 1985
	Cueva Chica	Beta-288287	10.780 ± 50	<i>Mylodon darwini</i>	Martin <i>et al.</i> 2012
	Cueva del Milodón	C-484	10.832 ± 400	<i>Mylodon darwini</i> *	ref. en Martinic 1996
	Cueva del Milodón	GX-6243	10.880 ± 300	<i>Mylodon darwini</i> *	Markgraff 1985
	Baño Nuevo 1	UCIAMS-10105	11.255 ± 30	<i>Mylodon darwini</i>	Mena & Stafford 2006
	Baño Nuevo 1	UCIAMS-10106	11.265 ± 35	<i>Mylodon darwini</i>	Mena & Stafford 2006
	Cueva del Milodón	LP-255	11.330 ± 140	<i>Mylodon darwini</i> *	ref. en Martinic 1996
	Dos Herraduras	LP-421	11.380 ± 50	<i>Mylodon darwini</i>	ref. en Martinic 1996
	Baño Nuevo 1	UCIAMS-10104	11.410 ± 25	<i>Mylodon darwini</i>	Mena & Stafford 2006
	Baño Nuevo 1	CAMS-32685	11.480 ± 50	<i>Mylodon darwini</i>	Mena & Stafford 2006
	Lago Sofía 4	PITT-0940	11.590 ± 100	<i>Mylodon darwini</i>	Borrero <i>et al.</i> 1997
	Cueva del Milodón	BM-1210	11.810 ± 229	<i>Mylodon darwini</i> *	Markgraff 1985
	Cueva del Milodón	GX-6246	11.775 ± 480	<i>Mylodon darwini</i> *	Markgraff 1985
Cueva del Milodón	GX-6247	11.905 ± 335	<i>Mylodon darwini</i> *	Markgraff 1985	

Continuación CUADRO 3

Cueva del Milodón	GX-6244	12.020 ± 460	<i>Myiodon darwini</i> *	Markgraff 1985
Pozo consuelo	SD	12.125 ± 85	<i>Myiodon darwini</i>	Stern <i>et al.</i> 2011
Cueva de Los Chingues	Ua-32861	12.165 ± 80	<i>Myiodon darwini</i>	Martin 2008
Cueva del Milodón	A-2447	12.240 ± 50	<i>Myiodon darwini</i> *	Markgraff 1985
Cueva del Milodón	A-2445	12.270 ± 350	<i>Myiodon darwini</i> *	Markgraff 1985
Cueva del Milodón	BM-1210B	12.308 ± 288	<i>Myiodon darwini</i> *	ref. en Martinić 1996
Cueva del Milodón	GX-6245	12.285 ± 480	<i>Myiodon darwini</i> *	Markgraff 1985
Cueva del Milodón	BM-1209	12.496 ± 148	<i>Myiodon darwini</i> *	ref. en Martinić 1996
Baño Nuevo 1	UCIAMS-10105	12.510 ± 30	<i>Myiodon darwini</i>	Mena & Stafford 2006
Cueva del Milodón	BM-1375	12.552 ± 128	<i>Myiodon darwini</i> *	ref. en Martinić 1996
Cueva del Milodón	LP-257	12.570 ± 160	<i>Myiodon darwini</i> *	ref. en Martinić 1996
Cueva del Medio	NUJA-2341	12.720 ± 300	<i>Myiodon darwini</i>	Nami & Nakamura 1995
Dos Herraduras	AA-12574	12.825 ± 110	<i>Myiodon darwini</i>	Borrero & Massone 1994 en Martin 2008
Cueva del Milodón	A-2448	12.870 ± 100	<i>Myiodon darwini</i>	Markgraff 1985
Cueva del Milodón	BM-728	12.984 ± 76	<i>Myiodon darwini</i>	ref. en Martinić 1996
Lago Sofía 1	PITT-0939	12.999 ± 490	<i>Myiodon darwini</i>	Prieto 1991
Cueva del Milodón	W-2998	13.040 ± 300	<i>Myiodon darwini</i>	ref. en Martinić 1996
Cueva del Milodón	BM-1208	13.183 ± 202	<i>Myiodon darwini</i>	ref. en Martinić 1996
Cueva del Milodón	LU-794	13.260 ± 115	<i>Myiodon darwini</i>	ref. en Martinić 1996
Lago Sofía 4	AA-11498	13.400 ± 90	<i>Myiodon darwini</i>	Borrero <i>et al.</i> 1997
Cueva del Milodón	A-2446	13.470 ± 180	<i>Myiodon darwini</i> *	Markgraff 1985
Cueva del Milodón	Beta-164896	13.480 ± 40	<i>Myiodon darwini</i>	Borrero & Martin 2012
Cueva del Milodón	A-4299	13.500 ± 410	<i>Myiodon darwini</i> **	ref. en Martinić 1996
Cueva del Milodón	NZ-1680	13.500 ± 470	<i>Myiodon darwini</i> **	ref. en Martinić 1996
Cueva del Milodón	A-1390	13.560 ± 180	<i>Myiodon darwini</i>	ref. en Martinić 1996
Cueva del Milodón	Beta-164895	13.630 ± 50	<i>Myiodon darwini</i>	Borrero com pers en Martin 2013
Cueva Chica	Beta-284477	13.970 ± 170	<i>Myiodon darwini</i>	Martin <i>et al.</i> 2013
Cueva Chica	Beta-288230	14.240 ± 60	<i>Myiodon darwini</i>	Martin <i>et al.</i> 2013
Baño Nuevo 1	UCIAMS-19491	11.665 ± 50	<i>Macrauchenia patachonica</i>	Mena com. pers. 2008
Cueva del Medio	GrN-14912	10.310 ± 70	<i>Hippidion saldiasi</i>	Nami 1987

Continuación CUADRO 3

Cueva del Medio	Beta-58105	10.350 ± 130	<i>Hippidion saldiasi</i>	Nami & Nakamura 1995
Tres Arroyos	Oxa-9247	10.685 ± 70	<i>Hippidion saldiasi</i>	Massone 2004
Cueva del Medio	NUTA-1811	10.710 ± 100	<i>Hippidion saldiasi</i>	Nami & Nakamura 1995
Lago Sofia 1	OxA-9319	10.780 ± 60	<i>Hippidion saldiasi</i>	Prieto 1991
Cueva del Medio	NUTA-2331	10.810 ± 160	<i>Hippidion saldiasi</i>	Nami & Nakamura 1995
Cueva de Los Chingues	Beta-147744	11.210 ± 50	<i>Hippidion saldiasi</i>	San Román et al. 2000
Cueva del Medio	A-7241	11.570 ± 100	<i>Hippidion saldiasi</i>	Martinić 1996
Cueva del Medio	A-7240	11.990 ± 100	<i>Hippidion saldiasi</i>	Martinić 1996
Cueva de Los Chingues	Ua-24685	11.990 ± 90	<i>Hippidion saldiasi</i>	Martin 2008
Tres Arroyos	Beta-123152	12.540 ± 70	<i>Hippidion saldiasi</i>	Massone 2004
Cueva de Los Chingues	GX-32665	11360 ± 70	<i>Arctotherium tarijense</i>	Prevosti & Martin 2013
Cueva del Puma	Ua-211033	10.345 ± 75	<i>Arctotherium tarijense</i>	Martin et al. 2004
Cueva del medio	Ua-37622	11.100 ± 80	<i>Smilodon populator</i>	Prieto et al. 2010.
Cueva del Milodón	IB-249	11.420 ± 50	<i>Smilodon populator</i>	Cooper en prep. en Sagredo 2007
Cueva del Milodón	IB-247	11.265 ± 45	<i>Smilodon populator</i>	Cooper en prep. en Sagredo 2007
Cueva Lago Sofia 4	GX-31643	10.840 ± 60	<i>Panthera onca</i>	Moreno com pers. en Martin 2008
Tres Arroyos	OxA-9248	11.085 ± 70	<i>Panthera onca</i>	Massone 2004
Cueva del Milodón	RB3	11.405 ± 55	<i>Panthera onca</i>	Cooper en prep. en Sagredo 2007
Cueva del Medio	Ua-24687	11.410 ± 80	<i>Panthera onca</i>	Martin 2008
Cueva Chica	Beta-319537	11.470 ± 50	<i>Panthera onca</i>	Martin et al. 2013
Cueva Chica	Beta-288828	11.520 ± 50	<i>Panthera onca</i>	Martin et al. 2013
Cueva del Milodón	RB5	11.925 ± 55	<i>Panthera onca</i>	Cooper en prep. en Sagredo 2007
Cueva del Milodón	RB7	11.995 ± 55	<i>Panthera onca</i>	Cooper en prep. en Sagredo 2007
Cueva del Milodón	RB6	12.285 ± 55	<i>Panthera onca</i>	Cooper en prep. en Sagredo 2007
Cueva del Milodón	RB1	12.610 ± 60	<i>Panthera onca</i>	Cooper en prep. en Sagredo 2007
Cueva del Milodón	Beta-284439	12.890 ± 60	<i>Panthera onca</i>	Martin et al. 2013
Baño Nuevo	UCIAMS-19490	7.070 ± 25	<i>Duscicyon avus</i>	Mena com. pers. 2008
Tres Arroyos	OxA-9245	10.575 ± 75	<i>Duscicyon avus</i>	Massone 2004
Cueva de Los Chingues	GX-32663	10.490 ± 80	<i>Duscicyon avus</i>	Prevosti & Martin 2013

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Originalmente descrito por Owen (1839), el género *Glossotherium* fue posteriormente considerado por este mismo autor como una sinonimia de *Myiodon* Owen, 1842 (Esteban 1996). Kraglievich (1928) revalidó su carácter genérico incluyendo en éste a la especie *G. robustum*, creada por Owen y que había sido incluida en *Myiodon* (Kraglievich 1928). Hoffstetter (1958, en Esteban 1996) incluyó diversos géneros afines a *Glossotherium* fundados posteriormente (p.e. *Paramyiodon*, *Oreomylon*) como subgéneros de éste, propuesta que no fue mayormente aceptada (Cabrera 1936). Esteban (1996) simplificó el esquema taxonómico del género, reconociendo en la actualidad sólo dos especies: *G. robustum* y *G. chapadmalense* Kraglievich 1925, ambas con rangos temporales acotados. Carlini y Scillato-Yané (1999), sin embargo, sugieren mantener el nombre genérico de *Glossotheridium* para esta última especie, como fuera postulado originalmente por Cattoi en 1966 (Carlini y Scillato-Yané 1999). Recientes análisis morfológicos indican que el género *Glossotherium* se encuentra estrechamente emparentado con *Paramyiodon* dentro de los Mylodontinae (McAfee 2009).

En Chile existe sólo un registro de *Glossotherium* proveniente de Lonquimay que Casamiquela asigna a *G. lettsomi* (Casamiquela 1968a). Teniendo en cuenta la antigüedad indicada por Casamiquela para los restos (Pleistoceno superior) y considerando las propuestas taxonómicas de Esteban (1996) y Carlini y Scillato-Yané (1999), los restos chilenos son asignados en este trabajo a *G. robustum* (Figura 3b).

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—*G. robustum* posee un cráneo relativamente largo, cilíndrico, pero más corto que *Myiodon* y sin arco óseo prenasal (Esteban 1996). La sutura nasofrontal del cráneo forma dos convexidades que se unen en la línea media, donde el frontal penetra en los nasales. Paladar largo, con la escotadura postpalatina por detrás del eje que une los procesos postorbitales. Fórmula dental 5/5 con el C1 siempre presente. Fíbula con articulaciones tibial y astragalar muy separadas. Fémur con surco intercondilar muy prolongado hacia delante, de manera que se observa en vista anterior (Esteban 1996, McAfee 2009). Se ha estimado una masa corporal de 1.200 Kg. para esta forma (Prevosti y Vizcaíno 2006).

Bargo *et al.* (2000) indican que *Glossotherium* posee un fémur lo suficientemente fuerte como soportar el resto del cuerpo en una posición bípeda. Estos autores apuntan que *G. robustum* presenta un gran proceso olecraneano, lo que sugiere que la extremidad delantera estaba mejor preparada para ejercer fuerza que desarrollar velocidad (Bargo *et al.* 2000). Un olécranon largo mejora, además, el desempeño del tríceps, que corresponde al músculo extensor de la extremidad delantera. Ambas características han sido observadas en animales excavadores (p.e. armadillos), por lo que Bargo *et al.* (2000) postulan que *Glossotherium* podría haber presentado algún hábito fosorial. Las falanges ungueales de *G. robustum* presentan también una morfología acorde para esta actividad (largas, rectas, planas y anchas). De acuerdo a Bargo *et al.* (2000, 2006) y Vizcaíno *et al.* (2001), esta habilidad habría sido utilizada para excavar madrigueras y buscar alimento en el subsuelo. Esto último, indica que *Glossotherium* habría tenido una dieta selectiva (pero ver Bargo y Vizcaíno 2008) y al mismo tiempo abrasiva. Vizcaíno *et al.* (2006) postulan, a partir de la relación entre la masa corporal y el OSA, que este taxón habría tenido una baja eficiencia durante el procesamiento oral del alimento, situación que podría haberse compensado con una alta fermentación en el tracto digestivo, con requerimientos metabólicos menores, o una mezcla de ambos (Vizcaíno *et al.* 2006).

G. robustum es un taxón cosmopolita lo que permite postular una alta tolerancia ecológica para el género (Scillato-Yané *et al.* 1995).

Distribución geográfica y estratigráfica—En Sudamérica se ha documentado la presencia de *G. robustum* en Ecuador, Perú, Bolivia, Colombia, Venezuela, Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay (Esteban 1996; Paula Couto 1979, Pujós y Salas 2004, Scillato-Yané *et al.* 1995, Ubilla *et al.* 2004), aparentemente desde el Plioceno tardío hasta el Pleistoceno tardío (Esteban 1996). En Chile sólo existe un registro en Lonquimay (Región de La Araucanía) (Casamiquela 1968a) (Figura 2 y 3b). La presencia de este taxón en la precordillera del sur de Chile ha servido de sustento para postular una colonización de faunas pampeanas

al territorio nacional (Casamiquela 1968a, Moreno *et al.* 1994). Casamiquela (1999) asigna una edad Lujanense (Pleistoceno superior) a este hallazgo.

Género *Mylodon* Owen, 1839

Mylodon darwini Owen 1839
(Figura 4)

Mylodon darwini Owen 1842, Burmeister 1866, H. Gervais y Ameghino 1880, Kraglievich 1928, 1934; Casamiquela 1969, Tamayo y Frassinetti 1980, Esteban 1996, Labarca *et al.* 2008

Grypotherium darwini Reinhardt 1879, Lydekker 1887

Mylodon zeballosi H. Gervais y Ameghino 1880

Glossotherium darwini Ameghino 1889, Nordenskjold 1996[1900]

Glossotherium zeballosi Ameghino 1889

Neomylodon listai Ameghino 1898

Grypotherium domesticum Roth 1899

Grypotherium (Neomylodon) darwini Smith Woodward 1900

Glossotherium domesticum Oliver 1926

Mylodon insigne Kraglievich 1928



FIGURA 4. Detalle de fragmento de piel de *Mylodon darwini* recolectada de la Cueva del Milodón (Región de Magallanes y la Antártica Chilena) depositada en el Museo de La Plata (Argentina). La barra mide 10 cm.

Mylodon darwini listai Kraglievich 1934, Oliver 1935

Mylodon (?) *listai* Scillato-Yané 1976, Nami y Menegaz 1991, Cione *et al.* 2009

Holotipo—Mandíbula casi completa (NMH M16563) depositada en el Natural History Museum, Londres, Inglaterra, procedente de Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires, Argentina (Pleistoceno superior) (Esteban 1996).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—La sistemática del género *Mylodon* aún no ha sido resuelta satisfactoriamente (Brandoni *et al.* 2010). Tradicionalmente, se ha mencionado la presencia de por lo menos cuatro especies: *M. darwini*, *M. zeballozi* Gervais y Ameghino 1880, *M. listai* Ameghino 1898 y *M. insigne* Kraglievich 1928. Sin embargo, de acuerdo a la revisión de los Mylodontinae Pleistocenos de Esteban (1996), estos cuatro taxones serían conespecíficos, siendo válida sólo la especie *M. darwini*. Las variaciones de tamaño utilizadas como argumento para separar algunas formas (p.e. *M. listai*), caen, a juicio de Esteban (1996), dentro de la variación intraespecífica del grupo. Aun cuando posteriores trabajos han mantenido la validez de *M. insigne* y *M. listai* (p.e. Carlini y Scillato-Yané 1999), en esta revisión se acepta a *M. darwini* como la única especie del género (Brandoni *et al.* 2010, Esteban 1996).

En Chile, la nomenclatura utilizada para denominar esta forma durante la primera mitad del siglo XX varió considerablemente, proponiéndose una diversidad de nombres genéricos (*Neomylodon*, *Grypothorium*, *Glossotherium*), subgenéricos (*Grypothorium* (*Neomylodon*)), específicos (*N. listai*, *Gr. domesticum*) y subespecíficos (*M. d. listai*), los que se combinaron de diversas maneras (Ameghino 1898, Kraglievich 1934, Nordenskjöld 1996[1900], Oliver 1926, 1935, Roth 1899, Smith Woodward 1900, entre otros). Quizás el más singular fue *Grypothorium domesticum* (Roth 1899), ya que hacía alusión a su coexistencia con el hombre y una eventual domesticación por parte de éste. Hallazgos recientes de restos de milodón, asociados en algunos casos a instrumentos de factura humana (Figura 2), fueron designados como *Mylodon*, *Mylodon* sp., *Mylodon darwini*, Mylodontinae cf. *Mylodon* o Mammalia cf. Mylodontinae (Bird 1993, Borrero 1997, Latorre 1998, Martín *et al.* 2004, Martín 2008, Prieto 1991, San Román *et al.* 2000, Martín 2012, Martín *et al.* 2012). Sólo Nami y Menegaz (1991) siguiendo a Scillato-Yané (1976), asignaron los restos del sitio arqueológico de Cueva del Medio a *Mylodon listai*.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—*M. darwini* presenta un cráneo relativamente largo y ancho al nivel de la región mastoidal y del proceso postorbital. Este último se encuentra más desarrollado que en otros milodontinos. El borde dorsal de la fosa temporal es cóncavo anterior y posteriormente, y subparalela en su porción media. El rostro es largo y los márgenes laterales son relativamente paralelos. El techo del cráneo es casi plano entre el borde dorsal del occipital hasta la región postorbital, desde donde se eleva gradualmente, formando una pequeña convexidad. El premaxilar presenta un proceso ascendente que se fusiona con los nasales, formando un arco óseo (Brandoni *et al.* 2010). La rama horizontal de la mandíbula es relativamente larga con su mayor profundidad a la altura del m3. El margen dorsal de la sínfisis mandibular se encuentra sobre el plano oclusal (Brandoni *et al.* 2010). Los m1 y m2 poseen sección subelíptica con presencia de lóbulos y el m3 posee sección alargada con una lobulación variable. Genéricamente, Esteban (1996) indica que las extremidades superiores son comparativamente más largas que las inferiores. Kraglievich (1928) apunta que en el astrágalo, la apófisis odontoides y la polea tibial externa forman un ángulo obtuso. Al igual que otros xenartros posee osículos dérmicos dispuestos de manera subcutánea (Figura 4). Se ha estimado una masa de 1.600 kg para *M. darwini* de la región pampeana (Vizcaíno *et al.* 2006).

De acuerdo a Fariña y Vizcaíno (1999), *Mylodon darwini* se habría movilizó principalmente sobre sus cuatro extremidades, como lo sugiere su gran olécranon. Sus extremidades posteriores serían lo suficientemente fuertes como para erguirse sobre ellas ayudado por su cola (Fariña y Vizcaíno 1999). De acuerdo a Bargo (2001, en Bargo *et al.* 2006), *M. darwini* habría tenido una dieta selectiva. El análisis de la gran cantidad de fecas recuperadas en Cueva del Milodón ha permitido reconstruir las preferencias dietarias de este herbívoro. Salmi (1955) indica que las fecas de milodón poseen una importante cantidad de gramíneas, umbelíferas, compuestas y cariopiláceas. Moore (1978), reporta que hacia los 12.300 A.P. la

dieta de *M. darwini* estaba compuesta por gramíneas y ciperáceas. Posterior a ese período se registra un aumento de *Nothofagus* en las fecas analizadas. Heusser *et al.* (1992) encuentra preferentemente gramíneas y *Empetrum*, estas últimas aumentando hacia el 11.000 A.P. Cárdenas (2008) sugiere que este reemplazo en la cubierta vegetal registrado en Patagonia durante la transición Pleistoceno-Holoceno explicaría, en parte, la desaparición de *M. darwini* en el área. Vizcaíno *et al.* (2006), a partir de la relación entre la masa corporal y el OSA, estiman que este Mylodontinae habría presentando una baja eficiencia en el procesamiento oral del alimento, lo que podría haberse compensado con una alta fermentación en el tracto digestivo y/o con requerimientos metabólicos menores (Vizcaíno *et al.* 2006).

Distribución geográfica y estratigráfica—*M. darwini* se registra desde el Ensenadense al Lujanense en Argentina, Paraguay, Uruguay, sur de Brasil y sur de Chile (Brandoni *et al.* 2010, Esteban 1996, Scillato-Yané *et al.* 1995). En Chile, se documenta desde la Región de Aysén hasta Magallanes, casi exclusivamente en reparos rocosos o cuevas asignadas al finipleistoceno (Baño Nuevo 1, Cueva Las Guanacas, Fell, Pali Aike, Cerro Sota, Dos Herraduras, Cueva de los Chingues, Cueva del Milodón, Cueva Chica, Cueva del Puma, Cueva Lago Sofía 1 y 4 y Tres Arroyos 1) (Figura 2) (Bird 1993, Borrero *et al.* 1988, Borrero *et al.* 1997, Labarca *et al.* 2008, Latorre 1998, López 2009, Martín *et al.* 2004, Martinic 1996, Nami 1987, Prieto 1991, San Román *et al.* 2000, Martín *et al.* 2013). Existen una gran cantidad de fechados radiocarbónicos realizados sobre huesos, fecas o cueros de *M. darwini*, provenientes de Baño Nuevo 1, Dos Herraduras, Cueva Lago Sofía 1, Cueva Chica y fundamentalmente Cueva del Milodón (Martinic 1996, Mena y Stafford 2006, Mena com. pers. 2008, Martín *et al.* 2012, Martín 2013). Éstos entregan un rango temporal que va desde el 14.240 ± 60 A.P. hasta 9.700 ± 100 A.P. (Cuadro 3).

Subfamilia Scelidotheriinae Ameghino 1904

Género *Scelidodon* Ameghino 1881

Scelidodon chiliense Lydekker 1886

(No figurado)

Scelidotherium chiliense Lydekker, 1886

Scelidodon chiliense Ameghino, 1889, Tamayo y Frassinetti 1980, Moreno *et al.* 1991

Scelidotherium? bolivianum Philippi, 1893

Scelidotherium bolivianum Sevfé, 1915

Scelidodon chiliensis Oliver, 1926

Scelidodon chilense Oliver, 1935, Casamiquela 1969

Mylodon sp. Spillman, 1942

Mylodon gigante Spillman, 1942

Mylodon enano Spillman, 1942

Scelidotherium (? *Scelidodon*) *reyesi* Hoffstetter, 1952

Scelidodon S. cf. *chiliense* Casamiquela, 1967, 1969-70

Scelidodon. cf. *tarijense* Casamiquela, 1968c

Catonyx (*Exscelidodon*) *chiliense* McDonald, 1987

Lectotipo—Cráneo incompleto (MNH M2819) depositado en el Natural History Museum, Londres, Inglaterra, procedente de Pampa del Tamarugal, Región de Tarapacá, Chile (Pleistoceno superior) (Pujós 2000).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Respecto de la taxonomía de los Scelidotheriinae existen dos posturas. Una primera interpretación sugiere la presencia de siete géneros, tres de los cuales se encontrarían presentes en el Pleistoceno de Sudamérica: *Scelidodon*, *Scelidotherium* Owen 1839 y *Catonyx* Ameghino 1891 (Carlini *et al.* 2005, Guérin y Faure 2004a, Pujós 2000). Un segundo arreglo plantea la existencia de sólo seis géneros, ya que considera sinónimos a *Scelidodon* y *Scelidotherium*, siendo válido este último. En este esquema todas las especies de *Scelidodon* deberían incluirse dentro de *Catonyx* (McDonald 1987, McDonald y Perea 2002). En este trabajo se utiliza el primer

esquema taxonómico a la espera de nuevas revisiones comparativas (Miño-Boillini y Carlini 2009).

En Chile, Lydekker (1886) fundó la especie *Scelidotherium chilense* a partir de tres cráneos incompletos, una porción de mandíbula y huesos de las extremidades procedentes de Pampa del Tamarugal (Oliver 1926). Posteriormente Ameghino (1889) incluye esta forma en el género *Scelidodon*.

Descripción de la especie, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—Lydekker (1886: 100, en Casamiquela 1967: 132) describe a *S. chilense* de la siguiente manera: “Esta especie está caracterizada por el ancho y cortedad extrema de los nasales y maxilares, y la falta de desarrollo de la parte anterior de la mandíbula. El largo de los nasales, excedía por un tercio el largo total del cráneo, el lagrimal es prominente, la porción interdental del paladar muy angosta (...). El largo de la porción de la mandíbula por delante de los dientes, escasamente excede aquel de la serie dentaria completa, y el borde superior de la sínfisis es sólo apenas curvado hacia arriba”. Pujós (2000) agrega que M2, M3 y M4 se encuentran desprovistos de depresiones mediales y la morfología es más triangular que lobulada. Este mismo autor estima un tamaño aproximadamente 30% menos que *S. tarijense* (Pujós 2000).

Distribución geográfica y estratigráfica—La subfamilia Scelidotheriinae es endémica de Sudamérica no participando del Gran Intercambio Biótico Americano (Miño-Boillini y Carlini 2009). Los registros más antiguos provendrían del Mioceno medio de Argentina, aún cuando la inclusión de la especie *Chubutherium ferelloi* Cattoi 1962 dentro de la subfamilia ampliaría el biocrón al Oligoceno tardío (Miño-Boillini y Carlini 2009, Scillato-Yané 1977). Durante el Pleistoceno, esta subfamilia se registra en Brasil, Uruguay, Perú, Bolivia, Argentina, Ecuador y Chile (Carlini *et al.* 2005, McDonald y Perea 2002, Miño-Boillini y Carlini 2009, Pujós y Salas 2004). *Scelidodon chilense* es la especie con más amplia distribución dentro del género ya que se documenta en toda el área andina: Ecuador, Perú, Bolivia, Chile y Argentina (Guérin y Faure 2004a, Miño-Boillini *et al.* 2007, Pujós 2000). En Chile existen sólo registros en Pampa del Tamarugal (por lo menos cuatro cráneos, Casamiquela 1967, Oliver 1935), los que son asignados al Pleistoceno superior (SALMA Lujanense) por Casamiquela (1999).

Scelidotheriinae indet.

(No figurado)

Comentarios taxonómicos, distribución geográfica y estratigráfica—Casamiquela (1967) incluye en *S. cf. chilense* restos fósiles de scelidoterios provenientes de Conchalí, pero posteriormente (1968c) los determina como *S. cf. tarijense*. La ausencia de elementos craneales entre los restos mencionados por Casamiquela no permite una asignación específica, situación que también es válida para los restos de scelidoterios exhumados en otros yacimientos ubicados en el centro de Chile (Moreno *et al.* 1991, Tamayo y Frassinetti 1980).

Restos postcraneales de Scelidotheriinae han sido recuperados en Conchalí (Región Metropolitana, Casamiquela 1967), las cercanías de Quereo (Región de Coquimbo) y posiblemente en San Bernardo (Región Metropolitana) (Moreno *et al.* 1991, Tamayo y Frassinetti 1980) (Figura 2). Con seguridad los fósiles de Conchalí provienen de sedimentos asignados al Pleistoceno tardío (20.000 – 30.000 AP) (Casamiquela 1967); los restos de Quereo podrían corresponder al Pleistoceno final, debido a que contextos cercanos han sido datados en *ca.* 13.500 A.P. (Jackson *et al.* 2003).

Xenarthra indet.

(No figurado)

Comentarios taxonómicos, distribución geográfica y estratigráfica—Núñez *et al.* (1983, 1994 a y b), López (2005, 2007) y Jackson *et al.* (2007) reportan la presencia de restos óseos poco diagnósticos de xenarthros en los yacimientos arqueológicos de Taguatagua 1 y 2 (Región de O'Higgins), Santa Julia (Región de Coquimbo), Quereo y en diversas locaciones cercanas a este último (Figura 2). Éstos han sido asignados a *Mylodon* y/o *Glossotherium* (Núñez *et al.* 1983, 1994 a y b), cf. *Mylodon* sp. (López 2005), Mylodontidae indet. (López 2007) y *Mylodon* sp. (Jackson *et al.* 2007). La gran mayoría de los elementos recuperados corresponden a osteodermos (López 2005, Núñez *et al.* 1994 a y b), los que se encuentran presentes en

distintos grupos del clado, como Megatheriidae, Mylodontidae y Glyptodontidae (Cartele y Bohórquez 1986, Esteban 1996, Rinderknecht 2000). Producto de lo anterior, los materiales son asignados en este trabajo a *Xenarthra* indet. Cartajena *et al.* (2012) y Pino *et al.* (2013), publicaron restos óseos de xenartros indeterminados en el sumergido sitio de GNLQ 1, ubicado en la bahía de Quintero y en Pilauco (Región de Los Lagos) respectivamente. Estratigráficamente, todos estos hallazgos son de edad Lujanense. Existe un fechado radiocarbónico absoluto en un sacro de xenartro proveniente de uno de los sitios superficiales del sector de Los Vilos, denominado El Membrillo (Jackson *et al.* 2003) (Cuadro 3).

Otros restos de edentados han sido exhumados de los yacimientos paleontológicos de Ojo de Opache y Kamac Mayu (Región de Antofagasta) (López y Labarca 2005, López *et al.* 2005b), ubicados en el extremo norte del territorio. La antigüedad de los depósitos no ha sido definida con claridad, pero han sido asignados al Pleistoceno final.

Mirorden Meridiungulata McKenna 1975

Orden Litopterna Ameghino 1889

Superfamilia Macraucheniioidea Gervais 1855

Familia Macraucheniidae Gill 1872

Subfamilia Macraucheniinae Gervais 1855

Género *Macrauchenia* Owen 1838

Macrauchenia patachonica Owen 1838

(Figura 3c)

Macrauchenia patachonica Owen 1838, Gelfo *et al.* 2008, Labarca *et al.* 2008

Macrauchenia sp. Nordenskjöld 1996[1900], Oliver 1935, Hoffstetter y Paskoff 1965, Casamiquela 1969-70, Tamayo y Frassinetti 1980

Holotipo—Fragmentos vertebrales (NMH M43402) depositados en el Natural History Museum, Londres, Inglaterra, recuperados en Puerto San Julián, Provincia de Santa Cruz, Argentina (Pleistoceno superior) (Fericola *et al.* 2009).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Durante el Pleistoceno se reconocen tres géneros de Macraucheniidae: *Windhausenia* Kraglievich 1930, *Macraucheniopsis* Paula Couto 1945 y *Macrauchenia*. *Windhausenia* se registra entre el Plioceno superior y el Pleistoceno medio (SALMA Marplatense – Ensenadense), mientras que *Macraucheniopsis* es propia del Pleistoceno medio-inferior (SALMAS Ensenadense – Bonaerense) (Bond *et al.* 1995, Guérin y Faure 2004b, Paula Couto 1979), mientras que *Macrauchenia* es característica de SALMA Lujanense (aun cuando existen probables citas atribuidas al SALMA Ensenadense, Bond *et al.* 1995). Tres especies se incluirían dentro de este género: *M. (Pseudomacrauchenia) yepesi* Kraglievich 1930, *M. ullomensis* Sefve 1913 y *M. patachonica* (Guérin y Faure 2004b, Paula Couto 1979). Se ha postulado que *M. (Pseudomacrauchenia)* sería sinónimo de *Promacrauchenia* lo que implicaría una antigüedad Pliocena para este taxón (Guérin y Faure 2004b). Respecto de *M. ullomensis*, su validez ha sido cuestionada debido a sus escasos caracteres diagnósticos (Guérin y Faure 2004b), por lo que podría corresponder a un sinónimo de *M. patachonica*. Mientras no se verifique el verdadero status de esta última forma, resulta prudente sostener una sola especie para el género *Macrauchenia* durante las edades Bonaerense y Lujanense: *M. patachonica*.

En Chile, Nordenskjöld (1996[1900]) incluye una falange de Cueva del Milodón en *Macrauchenia* sp. Esta asignación es utilizada en hallazgos posteriores ocurridos en otras localidades chilenas (Hoffstetter y Paskoff 1966, López 2009, López y Labarca 2005, Oliver 1936). Gelfo *et al.* (2008) y Labarca *et al.* (2008), indicaron la presencia de *Macrauchenia patachonica* en yacimientos ubicados en el norte de Chile y en Patagonia central (Figura 3c), respectivamente. En este trabajo, todos los restos de *Macrauchenia* recuperados en territorio chileno son asignados a *M. patachonica*.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—*M. patachonica* posee en términos

generales un cráneo alargado, estrecho, bajo, con una cresta sagital baja o poco representada; región supraparietal plana, corta y estrecha. Región nasal muy modificada, con los huesos respectivos reducidos al mínimo. Aberturas nasales externas situadas prácticamente sobre las órbitas, orientadas hacia arriba. Frontal profundamente deprimido. Fórmula dental completa con un total de 44 dientes (Figura 3c). La mandíbula posee las ramas horizontales bajas y subparalelas. En las vértebras cervicales, el canal arterial no perfora los procesos transversos, pasando por el lado interno del arco neural superior. El húmero es corto en relación a la radioulna y el fémur es más largo que la tibia (Guérin y Faure 2004b, Paula Couto 1979). Fariña *et al.* (1998) estima una masa de 1.100 kg.

La particular disposición de la abertura nasal en *M. patachonica* permite suponer que esta especie habría estado provista de una pequeña probóscide semejante a los tapires actuales (*Tapirus* spp.). Alternativamente, se ha sugerido que la abertura nasal habría estado provista de músculos destinados a abrir y cerrar las narinas, similar a lo observado en la ballena azul (*Balaenoptera musculus* Linnaeus 1758) (Paula Couto 1979). Fariña *et al.* (2005) estiman que el aparato locomotor de *M. patachonica* estaba preparado para alcanzar velocidades relativamente altas (ca. 50 Km./h). Debido a que los huesos largos de las extremidades de *M. patachonica* son más fuertes en el sentido transversal que en el anteroposterior, Fariña *et al.* (2005) postulan que este litopterno habría evitado la depredación a través del esquivo, es decir, generando un arco durante la carrera menor que el de su depredador. Análisis de isótopos estables indican una dieta mixta (pastadora-ramoneadora: plantas C3 y C4) (McFadden y Shockey 1997).

Distribución geográfica y estratigráfica—La familia Macraucheniiidae es endémica de Sudamérica. Posee una larga historia evolutiva, desde el Paleoceno superior hasta el límite Pleistoceno-Holoceno (Guérin y Faure 2004b, Paula Couto 1979). *Macrauchenia patachonica* presenta una amplia distribución por América del sur, existiendo registros en Perú, Bolivia, Chile, Brasil, Argentina, Uruguay y posiblemente Venezuela (Bond *et al.* 1995, Casamiquela 1999, Guérin y Faure 2004b, Paula Couto 1979, Pujós y Salas 2004, Ubilla *et al.* 2004). Se registraría desde el Pleistoceno medio (edad Bonaerense) hasta el Pleistoceno final (edad Lujanense). En Chile, *M. patachonica* se ha documentado desde la Región de Antofagasta hasta la Región Magallanes, en las localidades de Kamac Mayu, Tongoy, Chacabuco, Baño Nuevo 1, Cueva Las Guanacas y Cueva del Milodón (Gelfo *et al.* 2008, Labarca 2009, Labarca *et al.* 2008, López 2009, Nordenskjöld (1996[1900]) (Figura 2). Existe sólo un fechado taxón para *M. patachonica* proveniente de Baño Nuevo 1 (Cuadro 3), el que indica una antigüedad Lujanense. En Cueva del Milodón y Cueva de Las Guanacas, fechados radiocarbónicos sobre carbón y hueso de otras taxa, arrojan un rango temporal entre 13.500 A.P. y 10.200 A.P. (Martinic 1996) (Cuadro 3). Otros contextos (p.e. Chacabuco) han sido igualmente asignados al Pleistoceno superior (Casamiquela 1999).

Superorden Afrotheria Stanhope *et al.* 1998

Orden Uranotheria McKenna y Bell 1987

Suborden Tethytheria McKenna 1975

Parvorden Proboscidea Illiger 1811

Superfamilia Elephantoidea Osborn 1912

Familia Gomphotheriidae Cabrera 1929

Subfamilia Cuvieroninae Cabrera 1929

Género *Notiomastodon* Cabrera 1929

Notiomastodon platensis Ameghino 1888.

(Figura 3g)

Elephas humboldtii Blainville, 1845, *Nec* Cuvier 1824

Mastodon platensis Ameghino, 1888

Mastodon argentinus Ameghino, 1888

Mastodon superbus Ameghino, 1888, Casamiquela *et al.* 1996

Mastodon bonaerensis Moreno, 1888, *nomen nudum*.

Mastodon rectus Ameghino, 1889
Mastodon maderianus Ameghino, 1891
Msstodon chilensis Phillipi, 19893
Mastodon waringi Holland, 1920, *nomen dubium*
Masthodon chimborazi Proaño, 1922
Tetrabelodon ayora Spillmann, 1928
Notiomastodon ornatus Cabrera, 1929
Mastodon humboldti Latham, 1929
Bunolophodon ayorae Spillmann, 1931
Bunolophodon postremus Spillmann, 1931
Cuvieronius ayora Osborn, 1936
Cuvieronius postremus Osborn, 1936
Haplomastodon (Haplomastodon) chimborazi Hoffstetter, 1952
Stegomastodon brasilensis Hoffstetter, 1952
Haplomastodon waringi Simpson y Paula-Couto, 1957
Cuvieronius humboldtii Casamiquela, 1972, 1976, 1999, Frassinetti 1985, Frassinetti y Salinas 1986
Mastotherium humboldtii Moreno *et al.*, 1991
Haplomastodon chimborazi Ficcarelli *et al.*, 1993
Stegomastodon humboldtii Casamiquela *et al.*, 1994a
Stegomastodon platensis Alberdi y Prado, 1995
Stegomastodon waringi Alberdi y Prado, 1995, Alberdi *et al.* 2004, Prado y Alberdi 2005
 “S.” *platensis* Ferretti, 2008.
Stegomastodon sp. Frassinetti y Alberdi, 2005
Notiomastodon platensis Lucas y Alvarado, 2010, Mothé *et al.* 2011, 2012

Holotipo—Defensa superior (MLP 8-63) depositada en el Museo de La Plata (Argentina), proveniente de San Nicolás de los Arroyos, Provincia de Buenos Aires (Cabrera 1929).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—La subfamilia Cuvieroninae presenta una intrincada historia taxonómica en Sudamérica, la que aún permanece en discusión (Alberdi y Prado 1995a, Ferreti 2008, 2010, Lucas *et al.* 2010, Mothé *et al.* 2011, Prado *et al.* 2003, 2005). Alberdi y colaboradores (Alberdi y Prado 1995a, Prado *et al.* 2003, 2005, 2008) indican la presencia de dos géneros en América del sur: *Cuvieronius* Osborn 1923 y *Stegomastodon* Pohlig 1912, ambos descendientes de un stock norteamericano. En el primero incluyen sólo *C. hyodon* Fischer 1814, mientras que para *Stegomastodon* reconocen las especies *S. waringi* Holland, 1920 y *S. platensis*. Ferreti (2008, 2010) y Lucas y Alvarado (2010) sobre la base de análisis morfológicos y filogenéticos, postulan la existencia de tres géneros en Sudamérica: *Cuvieronius*, *Haplomastodon* Hoffstetter 1950, en donde se incluiría *H. waringi* (= *H. chimborazi* Proaño 1922 *sensu* Ferreti 2010) y *Notiomastodon* Cabrera 1929, con la especie *N. platensis*. Particularmente Ferreti (2010) apunta a que la subfamilia Cuvieroninae conformaría un clado monofilético, en el que no se incluiría el género *Stegomastodon*. En esta línea, Lucas y Alvarado (2010) postulan que únicamente *Cuvieronius* habría ingresado a Sudamérica, diversificándose en los géneros *Haplomastodon* y *Notiomastodon*. Recientemente, Mothé *et al.* (2011, 2012) a partir de una revisión morfológica comparativa, proponen sinonimizar *H. waringi* (= *S. waringi*) y *N. platensis* (= *S. platensis*) debido a la poca consistencia en los caracteres propuestos para su diferenciación específica, correspondiéndole por precedencia el nombre de *Notiomastodon platensis*. Este panorama se complejiza aun más con la descripción de la especie *Amahuacatherium peruvium* Romero-Pittman 1996, proveniente de estratos asignados al Mioceno superior de la Amazonía del Perú, ya que obligaría a revisar completamente la historia evolutiva de los gonfoterios en sudamérica. En el presente trabajo se acepta la presencia en el subcontinente de *Cuvieronius hyodon* y *Notiomastodon platensis*, manteniendo la validez taxonómica de *A. peruvium* en reserva a la espera de nuevos trabajos sistemáticos y de campo.

La taxonomía de los gonfoterios en Chile ha girado en torno a dos posturas: la existencia de una sola forma, la que ha sido incluida indistintamente en los géneros *Cuvieronius* y *Stegomastodon* (Oliver 1926, Cabrera 1929, Frassinetti y Alberdi 2000, 2005) y la presencia de más de un taxa (Latham 1929, Casamiquela 1972). Cuvier (1806, en Cabrera 1929), describió originalmente el “Mastodonte des Cordillieres” con molares procedentes de Ecuador y Bolivia, y la especie “Mastodonte Humboldtii”, sobre la base de un premolar, obtenido en “La Concepción du Chili, par les 37° de latitude sud” (Cabrera 1929: 64). Gay (1847), Wyman (1855), Oliver (1926, 1930) y Cabrera (1929) sinonimizaron ambas formas, postulando solo la presencia de *Cuvieronius hyodon* en Chile, taxón que recibió diversas nomenclaturas (p.e. *Mastodon andium*, *Dibelodon andium*, *Cordillerion hyodon*). Contrario a esto, Phillipi (1893) detectó diferencias entre los mastodontes de Bolivia (hoy asignados a *Cuvieronius hyodon*) y los recuperados en Chile central, creando la especie *Mastodon chilensis*. Latham (1929), siguiendo a Ameghino (1889), distinguió *Mastodon andium* (= *C. hyodon*), restringido al extremo norte, *Mastodon superbus* (= *S. platensis*) y *Mastodon humboldti*, éstas últimas circunscritas a Chile central (Latham 1929).

Casamiquela (1972), retomó los postulados de Latham (1929). Siguiendo en parte las propuestas taxonómicas de Osborn (1923, 1926) y Fischer (1814) diferenció a *Cordillerion hyodon* (= *Cuvieronius hyodon*) en el extremo norte de Chile y *Cuvieronius humboldtii* (refiriéndose a *Stegomastodon*) en el área centro sur del país. Esta clasificación empleó Frassinetti al describir nuevos hallazgos de mastodontes (Frassinetti 1985, Frassinetti y Salinas 1986). Moreno *et al.* (1991), de acuerdo a Fischer (1814), reconocieron la presencia de *Cuvieronius hyodon* en el extremo norte y *Mastotherium humboldtii* en Chile centro-sur. Casamiquela cambió en diversas oportunidades la asignación genérica de los gonfoterios Chilenos. En 1976, determinó los restos del sitio arqueológico de Taguatagua 1 como *Cuvieronius humboldtii*; en 1994, incluye los materiales de Taguatagua 2 en *Stegomastodon humboldti* (Núñez *et al.* 1994a), y ese mismo año describe los restos del sitio arqueológico de Quereo como *Cuvieronius* sp. (Núñez *et al.* 1994b). En 1996 (Casamiquela *et al.* 1996) indicó la presencia en todo el territorio de *Cuvieronius*, pero en 1999 mencionó la existencia de *Cordillerion hyodon* y *Cuvieronius humboldti*. Frassinetti y Alberdi (2000) revisaron los materiales depositados en el MNHN de Santiago asignando todos los restos a *C. hyodon*. Una nueva revisión, sumado a la reconstrucción parcial de un cráneo exhumado en el sitio Taguatagua 2 (Figura 3g), llevó a estos autores a reconocer la presencia de *Stegomastodon* en algunas localidades de Chile centro sur (Frassinetti y Alberdi 2005) (Figura 2). Aquellos materiales poco diagnósticos fueron asignados a Gomphotheriidae indet. Recabarren (2007) llegó a similares conclusiones a partir del estudio de porciones de defensas provenientes de la Región de Los Lagos. Este mismo autor, realizó análisis multivariados con los molares de Chile, *C. hyodon* y *S. platensis*, sugiriendo que la forma chilena podría ser compatible con esta última especie. Labarca y Alberdi (2011) revisaron nuevamente los materiales chilenos, reconociendo sólo el género *Stegomastodon* en el centro-sur de Chile. De acuerdo a la revisión de Mothé *et al.* (2011, 2012), los gonfoterios del centro-sur chileno son asignados en este trabajo a *N. platensis*.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—*Notiomastodon* posee un cráneo elefantoídeo, más alto y menos deprimido que *Cuvieronius*. Alvéolos de las defensas y la parte anterior de la sínfisis prácticamente rectas y paralelas con una escasa divergencia en la parte anterior (Figura 3g); defensas rectas o levemente curvadas, con ausencia o leve torsión en espiral en algunos casos, y sin banda de esmalte, únicamente presente en algunos juveniles. Posee mandíbula brevírostrina y dientes bunodontos. Los dientes intermedios (P4-M1-M2) trilofodontos con tres cúspides completas. Los M3/m3 generalmente tienen cuatro cúspides y media y un talón más o menos desarrollado en los dientes superiores, y cinco cúspides y un talón también robusto en los inferiores (Alberdi *et al.* 2002, Alberdi y Prado 1995a, Frassinetti y Alberdi 2005). Fariña estima una masa cercana a las cuatro toneladas para *N. platensis* (Fariña *et al.* 1998).

Análisis de isótopos estables realizados con muestras de gonfoterios chilenos (Sánchez *et al.* 2004) indican una marcada tendencia hacia el consumo de plantas C3 (mayormente árboles y/o arbustos) (Sánchez *et al.* 2004). García *et al.* (2001), sugieren que estos proboscídeos en el Pleistoceno de Chile central habrían generado circuitos de movilidad probablemente estacionales en torno a lugares críticos de concentración

de recursos vegetales y acuíferos, los que paulatinamente fueron volviéndose más escasos hacia finales del Pleistoceno (cfr. Núñez *et al.* 1987). Esta situación habría sido aprovechada por los grupos humanos que habitaron Chile centro sur, como lo demuestra la explotación de gonfoterios en por lo menos cinco yacimientos arqueológicos: Quereo, Taguatagua 1 y 2, Pilauco y Monte Verde (Casamiquela *et al.* 1967, Dillehay 1997, Labarca 2003, Labarca *et al.* 2005, Núñez *et al.* 1994a y b, Pino *et al.* 2013) (Figura 2).

García (2005) analizó los materiales de Taguatagua 2, indicando que la composición etárea y el dimorfismo sexual observado en los restos óseos, permitiría plantear la existencia de una unidad familiar compuesta por hembras y sus crías en el sitio. Este rasgo etológico es propio de los proboscideos actuales (Haynes 1991).

Distribución geográfica y estratigráfica—*Notiomastodon* se registraría en Sudamérica desde el Pleistoceno medio hasta comienzos del Holoceno, desde Venezuela hasta Chile y en ambas vertientes de Los Andes (Frassinetti y Alberdi 2005, Mothé *et al.* 2011, Prado *et al.* 2002, 2003, 2005, Salas *et al.* 2004). *Notiomastodon* es una de las formas fósiles más comunes en Chile, con cerca de 55 hallazgos distribuidos desde La Serena (Región de Coquimbo) hasta Chiloé (Región de Los Lagos) (Casamiquela 1969, 1972, 1999, Moreno *et al.* 1991, Navarro 2000, Oliver 1925, 1936) (Figura 2). Los yacimientos se concentran en la depresión intermedia y sectores costeros, no detectándose evidencias por sobre los 1.500 msnm. Todos los registros remitirían al Pleistoceno final (SALMA Lujanense) (Frassinetti y Alberdi 2000). Existen seis fechados radiocarbónicos taxón para este gonfoterio (Cuadro 3). Otras dataciones contextuales provenientes de los sitios arqueológicos de Monte Verde, Pilauco y Taguatagua 1 y 2, indican antigüedades en el límite Pleistoceno-Holoceno (ca. 13.000 – 9.700 AP) (Dillehay 1997, Montané 1968, Núñez *et al.* 1994 a y b, Pino *et al.* 2013).

Gomphotheriidae indet.
(No figurado)

Comentarios taxonómicos, distribución geográfica y estratigráfica—Algunos autores (p.e. Casamiquela 1972, Latcham 1929) sugieren sobre la base de antiguos registros, la presencia de gonfoterios en la Región de Antofagasta, en al menos tres localidades distintas. No existen registros fósiles para contrastar esta posición. Recientemente López *et al.* (2010) señalan la presencia de un fragmento dorsal de costilla proveniente del río Salado (Región de Antofagasta) que asignan a esta familia. Este sitio tendría una antigüedad Pleistocena final. La confirmación definitiva de gonfoterios en el norte grande el país y su correspondiente asignación taxonómica dependerá de nuevos trabajos de campo.

Laurasiatheria Waddell *et al.* 1999
Mirorden Artungulata Protero y Schoch 1989
Orden Perissodactyla Owen 1848
Familia Equidae Gray 1821
Subfamilia Equinae Gray 1821
Género *Equus* Linnaeus 1758

Equus (Amerhippus) Hoffstetter 1950

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Hoffstetter en 1950 funda el subgénero *E. (Amerhippus)* teniendo en consideración sólo la falta del infundíbulo en la superficie de los incisivos superiores. Alberdi (1974, en Alberdi y Prado 2004) sugiere que este carácter es muy variable y se encontraría ligado a los cambios en la superficie oclusal del diente por el desgaste. Pese a esto, Prado y Alberdi (1994) mantienen la validez de este subgénero debido a ciertas características morfológicas (Alberdi y Prado 2004). Recientes estudios de ADN han arrojado estrechas similitudes entre *Equus* (A.) y *Equus caballus* Linnaeus 1758, lo que cuestiona la validez del subgénero *Amerhippus* al tiempo que simplificaría la taxonomía de los “caballos verdaderos”, ya que la elevada variabilidad morfológica del género *Equus* no indicaría necesariamente diferencias específicas (Orlando *et al.* 2008). Estos resultados

contrastan con la propuesta taxonómica de Alberdi y Prado (Alberdi y Prado 1995b, 2004, Prado y Alberdi 1994), quienes sobre la base de atributos principalmente métricos, distinguen cinco especies dentro del subgénero: *E. (A.) andium* Branco 1883, *E. (A.) santaeelenae* Spillmann 1938, *E. (A.) insulatus* Ameghino 1904, *E. (A.) neogeus* Lund 1849 y *E. (A.) lasallei* Daniel 1948. En este trabajo se utilizara la propuesta taxonómica de Alberdi y Prado (2004) a la espera de nuevas revisiones taxonómicas.

Equus (Amerhippus) andium Branco 1883
(No figurado)

Equus fossilis andium Wagner 1860 *nomen nudum*
Equus quitensis Wolf 1875 *nomen nudum*
Equus andium Branco 1883
Hippidium jijoni Spillmann 1931
Neohippus rivadeneira Spillmann 1938
Neohippus postremus Spillmann 1938
Equus (Amerhippus) andium Hoffstetter 1952
Equus andium Branco 1883, *nec* Wagner-Branco, Azarolli 1992

Lectotipo—Fragmento craneal derecho que conserva P4-M3 (V-78) depositado en el Museo de La Escuela Politécnica de Nacional de Quito, procedentes de la Formación Cancagua, Provincia de Santa Elena, Ecuador (Pleistoceno superior) (Prado y Alberdi 1994).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Alberdi y Frassinetti (2000) describen por primera vez esta especie en Chile central a partir de molares depositados en el MNHN de Santiago.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—De acuerdo a Alberdi y Prado (2004) *E. (A.) andium* presenta características propias del subgénero: un cráneo grande con una afilada y marcada cresta supraoccipital; región preorbital y nasal estrecha y ligeramente excavada; dientes superiores con protoconos triangulares, en donde la parte distal es más larga que la mesial. En los bordes de las prefosetas y postfosetas de los dientes superiores se observan pocos pliegues desarrollados. Las mandíbulas son robustas y en la superficie oclusal de los dientes inferiores muestran que el doble nudo (lazo metacónido-metastílido), es redondeado y angular respectivamente. Posee extremidades cortas y robustas, particularmente en radio y metapodios, lo que origina proporciones poco comunes entre los caballos sudamericanos. Corresponde a la especie de menor talla del subgénero. Prado y Alberdi (1994) estiman una masa de 220 Kg.

Equus (A.) andium se caracteriza igualmente por presentar los metapodios laterales segundo y cuartos más desarrollados, que sobrepasan ampliamente la diáfisis del metapodio tercero y se ubican de forma más lateral. Se ha sugerido que los representantes del subgénero *E. (Amerhippus)* son en general especies pastadoras, no obstante análisis de isótopos estables sugieren que éste subgénero y particularmente *E. (A.) andium* presentaría una dieta pastadora/ramoneadora (McFadden *et al.* 1999, Sánchez *et al.* 2006).

Distribución geográfica y estratigráfica—En Sudamérica, *E. (A.) andium* se registra exclusivamente en Ecuador y Chile, en sedimentos atribuidos al Pleistoceno superior (Alberdi y Frassinetti 2000, Alberdi y Prado 2004, Recabarren *et al.* 2010). En Chile existen registros en el Valle del Elqui, La Calera y Pilauco (Figura 2). Alberdi y Prado (2004) sugieren que este équido habría utilizado el corredor andino para desplazarse hasta el centro del país, no obstante en Perú, sólo se ha descrito *E. (A.) santaeelenae* (Salas *et al.* 2004), mientras que en Bolivia se ha identificado *E. (A.) insulatus* (McFadden y Shockey 1997).

Equus (Amerhippus) sp.
(Figura 3d)

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Gay (1847b) asignó los restos de molares de équidos de la localidad de Taguatagua a la especie *Equus americanum*. Oliver (1919) incluyó los restos de caballos fósiles de Chile central en *Equus curvidens* (= *E. (A.) neogeus*), nomenclatura que utilizó en posteriores publicaciones (Oliver 1934, 1935). Alberdi y Frassinetti (2000) revisaron los restos de *Equus (A.)* depositados en el MNHN, concluyendo que algunos restos de molares de gran talla podrían

corresponder a *E. (A.) santaeelenae* o *E. (A.) insulatus*. Labarca y López (2006) analizaron los restos de équidos del sitio arqueológico de Quereo depositados en el MAS, llegando a similares conclusiones. Restos óseos provenientes de distintos puntos del norte grande del país han sido asignados subgenéricamente por falta de materiales diagnósticos (López *et al.* 2010, Orellana 1965). La asignación específica de esta(s) forma(s) quedará a la espera de nuevas revisiones del clado, más aún considerando los recientes estudios de ADN fósil (Orlando *et al.* 2008).

Distribución geográfica y estratigráfica—Los restos asignados a *Equus* (A.) sp. se concentran en dos bloques geográficos. En el norte grande del país existen hallazgos en los yacimientos de La Vega (López *et al.* 2010) Ojo de Opache (Moreno *et al.* 1991), Río Salado (Región de Antofagasta) (Orellana 1965) y posiblemente en Pampa del Tamarugal (Casamiquela 1969-70) (Figura 2)¹. Probablemente los restos de Ojo de Opache correspondan a *Hippidion* (López *et al.* 2005b). En Chile centro sur, los registros se distribuyen entre la Regiones de Coquimbo (La Serena) y Bio-Bio (Concepción), contabilizándose cerca de 16 localidades (Casamiquela 1999, Moreno *et al.* 1991) (Figura 2). Aunque no existe información estratigráfica precisa, todos los hallazgos son referidos al Pleistoceno final (SALMA Lujanense) (Casamiquela 1999). Casamiquela (1969-70) infiere una edad Pleistocena inferior (SALMA Ensenadense) para los hallazgos de Río Salado, pero a la luz del biocrón de *Equus* (A.) sp., la edad de este hallazgo podría ser posterior. Al respecto López *et al.* (2010) sugiere un SALMA Lujanense para este yacimiento. Una situación similar ocurre con los restos de équidos recuperados en Tongoy (Región de Coquimbo) (Casamiquela 1999), asignados a ?*Equus* sp. (sic). Dataciones radiocarbónicas contextuales de los sitios arqueológicos de Taguatagua 1 (Montané 1968), Taguatagua 2 (Núñez *et al.* 1994a), Quereo (Núñez *et al.* 1994b) y Santa Julia (Jackson *et al.* 2007) confirman, en parte, una antigüedad Pleistocena final para este taxón.

Género *Hippidion* Owen 1869

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Alberdi (1987) analizó los distintos caracteres taxonómicos de los hippidiformes sudamericanos reconociendo sólo el género *Hippidion*. De acuerdo a Alberdi (1987) y Alberdi y Prado (1992, 1993, 2004) este género incluiría tres especies: *H. devillei* Lund 1846, *H. principale* Gervais 1855 e *H. saldiasi* Roth 1899. Alternativamente, McFadden (1997) sugiere que en América del sur se encontrarían tanto el género *Hippidion* como *Onhippidium* (también presente en Norteamérica). McFadden (1997) sostiene que el mayor o menor desarrollo la fosa preorbital dorsal (FPOD) del cráneo justificaría una separación genérica entre *H. principale* – *H. saldiasi* y *O. devillei* (= *H. devillei*). Alberdi y Prado criticaron la validez genérica de la FPOD ya que presenta una gran variedad intraespecífica, la que incluso podría estar relacionada con dimorfismo sexual (Alberdi y Prado 1993, 2004). En este trabajo se utiliza la propuesta de Alberdi y Prado (2004), aceptando sólo la presencia de *Hippidion* en Sudamérica, cuestión que ha sido recientemente confirmada con estudios de ADN fósil (Orlando *et al.* 2009). Estos trabajos han revelado una estrecha relación entre *Hippidion* y el grupo caballino (*Equus* o “caballos verdaderos”) (Orlando *et al.* 2008, 2009, Weinstock *et al.* 2005), indicando que su separación de un tronco común habría ocurrido tardíamente.

Hippidion principale Lund 1846

(No figurado)

Equus principalis Lund, 1846

Equus arcidens Owen, 1869

Equus neogaeus Lund, 1846, en Boas 1881 Lam. II

Onhippidium compressidens F. Ameghino, 1888, en F. Ameghino 1889

¹ Para el yacimiento arqueológico de Tuina-5 (Región de Antofagasta), se ha señalado la presencia de Equidae indet. (Cartajena 2003)

Hippidium angulatum F. Ameghino, 1889

Honohippidium munizi Moreno, 1891

Hippidium bonaerense C. Ameghino, 1907

Hippidium principale (Lund 1846) Souza Cunha, 1960

Holotipo—P3-4 derecho (3019) depositado en el Zoological Museum de Copenhague, Dinamarca, procedente de Lapa Come Não bebe, Región de Lago Santa, Estado de Minas Gerais, Brasil (Pleistoceno superior) (Alberdi y Prado 2004).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos.—Alberdi y Frassinetti (2000) identifican por primera vez esta especie en territorio chileno en la localidad de Taguatagua. Anteriormente Fuenzalida (1936a) había sugerido la afinidad entre esta forma y los restos recuperados de la localidad de Tierras Blancas (Región de Valparaíso) (Figura 2).

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—El género *Hippidium* se caracteriza por la retracción del nasal a nivel del M2 o posterior a M3, siendo este largo y angosto en forma de estilete. La dentición es primitiva, similar a *Pliohippus* de Norteamérica, con el protocono oval redondeado. En general el diseño de los pliegues de esmalte son simples y los dientes conservan un cierto grado de braquiodoncia, que denota una dieta de vegetales con poco biosflice. *H. principale* corresponde a la especie de mayor talla del género. Alberdi y Prado (1993) estiman una masa de 460,35 kg, mientras que Fariña *et al.* (1998) calculan 483 kg. Algunos individuos pueden tener una FPOD muy desarrollada (Alberdi y Prado 2004).

Distribución geográfica y estratigráfica—*Hippidium principale* es descrito en Brasil, Argentina, Uruguay, Bolivia y Chile (Alberdi y Frassinetti 2000, Alberdi y Prado 1995b, 2004, Alberdi *et al.* 2001), desde el Pleistoceno medio (SALMAS Ensenadense-Bonaerense) al superior (SALMA Lujanense) (Alberdi y Prado 1995b). En Chile se registra exclusivamente en Taguatagua, en el límite Pleistoceno-Holoceno (Figura 2) (Alberdi y Frassinetti 2000).

Hippidium saldiasi Roth, 1899

(Figura 3e)

Onohippidium saldiasi Roth 1899, Tamayo y Frassinetti 1980, Latorre *et al.* 1991

Parahipparion saldiasi Oliver 1926, 1934, 1935

Hippidium chilensis Fuenzalida 1936a

Onohippidium (Parahipparion) saldiasi Casamiquela 1969

Onohippidion sp. Casamiquela 1969-70

Hippidium saldiasi Alberdi 1987, Alberdi y Prieto 2000, Alberdi *et al.* 2007, Labarca *et al.* 2008

Holotipo—M1-2 superior izquierdo (MLP 81-VI-28.8) depositado en el Museo de La Plata, Argentina, procedente de Cueva del Milodón, Región de Magallanes y la Antártica Chilena, Chile (Pleistoceno superior) (Roth 1899).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Roth (1899), a partir de restos exhumados de la Cueva del Milodón, definió la especie *Onohippidium saldiasi*, denominación que continuó en uso durante los primeros años del siglo siguiente (p.e. Nordenskjöld 1996[1900]). En 1926 Oliver empleó el nombre genérico de *Parahipparion* para referirse a estos restos, en concordancia con la propuesta de Seffe (1912). Hallazgos más recientes de hippidiformes ocurridos en Patagonia son asignados a *Onohippidium saldiasi* o *Hippidium* sp. (p.e. Mengoni-Góñalons 1987; Nami y Menegaz 1991, Prieto 1991, Saxon 1976). Fuera del sector Austral, Fuenzalida (1936a) crea la especie *Hippidium chilensis* con materiales de la localidad de Chacabuco, forma que en la actualidad es sinónimo de *H. saldiasi* (Alberdi y Frassinetti 2000). Alberdi (Alberdi y Frassinetti 2000, Alberdi y Prieto 2000) revisó los restos de caballos depositados en el MNHN y en el IPUM, confirmando la presencia de *Hippidium saldiasi* en Patagonia y en algunos yacimientos de la Región Metropolitana. Recientemente, Alberdi *et al.* (2007) y López *et al.* (2010) señalan la presencia de esta forma para el norte grande de Chile (Figura 3e).

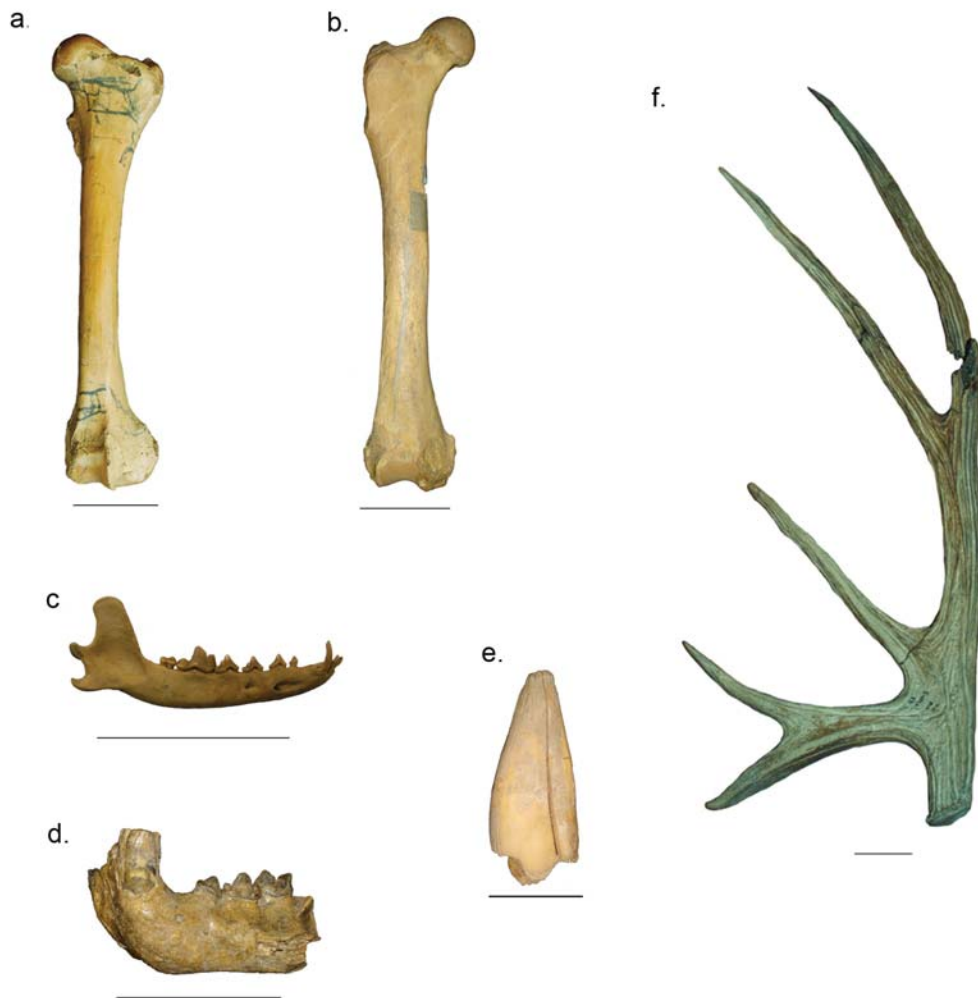


FIGURA 5. Restos fósiles de distintos mamíferos Pleistocenos recuperados en territorio Chileno. a. fémur izquierdo de *Palaeolama* cf. *P. weddelli* proveniente de Quereo, vista anterior (S0-E09-IV); b. fémur derecho de *Arctotherium tarijense* proveniente de Cueva del Puma, vista anterior (s/n); c. mandíbula derecha de *Dusicyon avus* proveniente de Baño Nuevo 1, vista lateral (N0369); d. porción oral de mandíbula izquierda de *Panthera onca mesembrina* proveniente de Cueva del Medio, vista lateral (s/n); e. porción proximal de canino superior izquierdo de *Smilodon populator*, proveniente de Cueva Lago Sofía 4, vista lingual (86661(i-08)); f. cornamenta de *Antifer ultra* proveniente de Quereo (S3-E0-17). La barra mide 10 cm. a excepción de la figura e. en donde tiene una longitud de 5 cm. Fotografías a. y f. Patricio López; b., d. y e. Víctor Sierpe; c. Valentina Trejo.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—Corresponde a la especie de *Hippidion* de talla más pequeña. Alberdi y Prado (1993) estiman una masa de 265,60 kg. Posee falanges y metapodios muchos más cortos y anchos que las otras especies de *Hippidion*, con superficies articulares ensanchadas. Presenta fuertes inserciones musculares en la cara posterior de las primeras, segundas y terceras falanges, siendo particularmente fuertes aquellas de la primera falange.

Las marcadas inserciones musculares de la primera falange, particularmente en el borde postero-proximal indican que este animal se desplazaba relativamente despacio pero que estaba adaptado para recorrer largas distancias (Alberdi y Prado 2004). Los análisis de isótopos estables practicados al *H. saldiasi* de Betecsa 1 (Figura 2) indican una predominancia de plantas C3 en su dieta (Alberdi *et al.* 2007).

Distribución geográfica y estratigráfica—Casi la totalidad de los hallazgos de *H. saldiasi* se ubican en el extremo sur del subcontinente (Alberdi y Prado 2004). Proviene fundamentalmente de yacimientos arqueológicos y paleontológicos tempranos de Patagonia austral, asociados en algunos casos a instrumentos de piedra y hueso (p.e. Cueva Lago Sofia 1, Cueva del Medio, Cueva Fell y Pali Aike, Tres Arroyos 1, Cueva del Milodón, Cueva de los Chingues y Cueva Lago Sofia 4 y en las capas basales de Cueva Las Guanacas y Baño Nuevo 1, Bird 1993, Borrero *et al.* 1997, Labarca *et al.* 2008, López 2009, Martín 2008, Massone 1987, Nordenskjöld 1996[1900], Prieto 1991, Roth 1899, San Román *et al.* 2000) (Figura 2). Se han obtenido varios fechados taxón para *H. saldiasi* (Cuadro 3), los que apuntan a una antigüedad Lujanense. Fechados contextuales indican un rango entre 13.500 A.P. y ca.10.200 A.P. en Patagonia (Martín 1996). Fuera del extremo austral, se documenta *H. saldiasi* en Chacabuco y Santa Rosa de Chena (Región Metropolitana) (Alberdi y Frassinetti 2000). Estos registros muy probablemente tengan una antigüedad Pleistocena final. Los hallazgos más norteños corresponden a los documentados en los yacimientos de Ojo de Opache, Betecsa 1 y Kamac Mayu, con fechas absolutas de 21.070 ± 100 A.P. y 21.380 ± 100 A.P. para el segundo (Alberdi *et al.* 2007, López *et al.* 2005b, López *et al.* 2010).

Hippidion sp.
(No figurado)

Comentarios taxonómicos y distribución geográfica y estratigráfica—Alberdi y Frassinetti (2000) asignan los restos de hippidiformes provenientes de Tierras Blancas y Chacabuco a *Hippidion* sp. Anteriormente, estos materiales habían sido incluidos en *Hippidium nanum* por Oliver (1934). En esta última localidad Fuenzalida (1936a), indicó la presencia de una forma afín a *H. bonaerense* (= *H. principale*). Hoffstetter y Paskoff (1966) determinaron como *Hippidion* sp., restos provenientes del Pleistoceno inferior de Ovalle (Región de Coquimbo). De ser cierta la determinación estratigráfica, los especímenes deberían corresponder a *H. devillei* debido al biocrón de este taxón (Alberdi y Prado 2004). Una situación similar se aplicaría a las pisadas de équidos de la localidad de La Chimba (Región de Antofagasta) que en un principio fueron asignadas a *Ichnhippus cotaposi* (Casamiquela y Chong 1974) y posteriormente a *Hippidion* (Casamiquela 1999), las que tendrían una edad Plio-Pleistocena (Casamiquela y Chong 1974). Por último, restos asignados tentativamente a *Hippidion* han sido recuperados en el Salar de Surire, correspondiendo al hallazgo más norteño de mamíferos Pleistocenos del país (Santoro 2009 com. pers.).

Mirorden Eparctocyona McKenna 1975
Orden Cetartiodactyla Montgelard *et al.* 1997
Suborden Tylopoda Illgner 1811
Familia Camelidae Gray 1821
Subfamilia Camelinae Zittel 1893

Tribu Lamini Webb, 1965

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—La taxonomía de la tribu Lamini presenta una compleja historia debido principalmente a la utilización de rasgos morfológicos altamente variables en la diagnosis de las formas (Cabrera 1932, Menegaz 2000, Scherer 2009). Scherer (2009) revisó un total de 28 caracteres descritos en la literatura, concluyendo que sólo 11 de éstos permiten asignaciones genéricas y/o específicas. A partir de éstos reconoció cinco géneros válidos para Sudamérica: *Hemiauchenia* Gervais y Ameghino 1880, *Palaeolama* Gervais 1867, *Eulamaops* Ameghino 1889, *Vicugna* Miller 1924 y *Lama* Frisch 1775, sumando por lo menos 12 especies (Scherer 2009).

En Chile, los hallazgos de camélidos extintos son exiguos y muy fragmentarios (López *et al.* 2005a). Los restos, en términos generales, pueden dividirse en dos grandes grupos: camélidos con un

tamaño general más grande que el guanaco (*Lama guanicoe* Müller 1776), los que han sido adscritos a formas como *Palaeolama* y *Lama owenii* (Núñez *et al.* 1983, 1994b, Nami y Menegaz 1991) y camélidos de tamaño pequeño, afines al género *Vicugna* (Latorre 1998, López y Labarca 2005, López *et al.* 2005b, López *et al.* 2007, Nami y Menegaz 1991, Prieto y Canto 1997).

Género *Palaeolama* Gervais 1867

Palaeolama cf. *P. weddelli* Gervais, 1855
(Figura 5a)

Auchenia weddelli Gervais 1855, Ameghino 1889 en parte

Palaeolama weddelli Gervais 1867 en parte, Gervais y Ameghino 1880 en parte, Ameghino 1902, Boule y Thevenin 1920, Cabrera 1931 en parte, López-Aranguren 1930, Cabrera 1935 en parte, Hoffstetter 1952, Webb 1974, Menegaz y Ortiz-Jaureguizar 1995

Protoauchenia reissi Branco 1883, Spillmann 1931, Spillmann 1938, Cabrera 1931, Marshall *et al.* 1984

Hemiauchenia paradoxa Boule y Thevenin 1920

Lama angustimaxila Cabrera 1931 en parte, Webb 1974 en parte, McFadden y Shockey 1997

Palaeolama reissi Hoffstetter 1952

Palaeolama crassa Hoffstetter 1952, Marshall *et al.* 1984

Palaeolama (Protoauchenia) reissi Churcher 1965

Paleolama sp. Núñez *et al.* 1983

Palaeolama sp. López *et al.* 2005, López y Labarca 2006, López 2007

Lectotipo—Fragmento proximal de metacarpo izquierdo depositado en el Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia, procedente de Tarija, Provincia de Cercado, Bolivia (Pleistoceno superior) (Cabrera 1935). El material, sin embargo, no se encontraría en las colecciones de ese Museo de acuerdo a Scherer (2009).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—El género *Palaeolama* fue originalmente descrito por Gervais (1867) para incluir restos de camélidos provenientes de Bolivia y Argentina, los que presentaban un gran tamaño y presencia de p3. Desde ese momento las propuestas taxonómicas han variado enormemente. Utilizando una perspectiva integrativa, Cabrera (1932) propuso sinonimizar *Palaeolama* con *Hemiauchenia* e incluir sólo la especie *P. weddelli*. Hoffstetter (1952), en cambio, distinguió seis especies de *Palaeolama*, insertando en este género las formas definidas para *Hemiauchenia*. Guérin y Faure (1999), por su parte, validaron únicamente el género *Palaeolama* con dos subgéneros: *P. (Palaeolama)* y *P. (Hemiauchenia)* y cuatro especies. De acuerdo a la revisión de los Lamini sudamericanos realizada por Scherer (2009) dentro de *Palaeolama* se incluyen las especies *P. weddelli*, *P. major* Liais 1872 y con cierta reserva *P. hoffstetteri* Guérin y Faure 1999. Para esta última forma, Scherer (2009) no entrega una diagnosis formal debido al escaso material con que fue definida, sólo indicando que se trataría del taxón de mayor tamaño dentro del género. Atendiendo a la elevada variabilidad intraespecífica de los Camelidae (Cabrera 1932), probablemente la especie *P. hoffstetteri* corresponda a un individuo de gran porte de *P. weddelli*.

Uno de los registros más abundantes y significativos de camélidos fósiles en Chile proviene de la localidad de Los Vilos, y particularmente del sitio arqueológico de Quereo. Casamiquela (Núñez *et al.* 1983) adscribe los restos de Camelidae a *Paleolama* (sic) tendiendo como criterio exclusivamente el tamaño de éstos (Figura 5a). López *et al.* (2005a) y Labarca y López (2006) confirmaron esta asignación, aun cuando utilizaron criterios morfológicos no diagnósticos de acuerdo a Scherer (2009). Los molares de las mandíbulas (S3-E3-2 y S3-E3-10) y maxilares (S3-E0-8) de Quereo figuradas por López (2005 Figura 8 y 9 y Labarca y López 2006 Figura 3) presentan tres de los cuatro caracteres diagnósticos del género de acuerdo a Scherer (2009) (n° 1, 2 y 3 en apartado de descripción de la especie). El índice de gracilidad (largo máximo/ancho máximo) obtenido para el metatarso SE-E3-9 (López 2005, Cuadro 9) (IG: 0,18) es igualmente compatible con *Palaeolama* (Menegaz 2000, Scherer 2009).

Específicamente, Scherer (2009) listó once rasgos para diferenciar *P. weddelli* de *P. major*, tres de

ellos relacionados con la morfología de los molares y nueve con variables métricas. Ocho de estos fueron aplicados a los materiales de Quereo (Mandíbulas: S3-E3-2 y S3-E3-10, Maxilar: S3-E0-8, Metatarso: S3-E3-9, Fémur: S0-E0-9/IV, Tibias: S3-E8 y S3-E0-24, López 2005 Figura 8 y 9, Cuadros 4, 7, 9 y 13 y Labarca y López 2006 Figura 3) y del sitio LV-089, cercano a este último (Radioulna LV-089-1, López 2005 Cuadro 11). Dos variables morfológicas (n° 1 y 2 en apartado de descripción de la especie) resultaron compatibles con *P. weddelli*, mientras que una tercera (n° 3) arrojó resultados ambiguos. En relación a las variables métricas, dos de éstas son compatibles con *P. weddelli* (n° 6 y 11), dos con *P. major* (n° 9 y 10) y una entregó resultados ambiguos (n° 4). Lo anterior permite asignar los restos de Los Vilos provisoriamente a *Palaeolama* cf *P.weddelli* a la espera de nuevos estudios morfológicos y métricos.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—De acuerdo a Scherer (2009) el género *Palaeolama* se caracteriza por su gran tamaño y rostro dolicognato; (1) dientes con los lofos linguales y lófidos bucales en forma de “V”; (2) fosas de los dientes superiores con forma triangular; (3) proto y parastílido poco desarrollado; (4) surco que separa los lofos más estrecho y profundo que *Hemiauchenia*; (5) presencia de pequeños pliegues de esmalte en la cara distal o mesial de los lofos y lófidos; y por (6) huesos de los miembros cortos y robustos, con un índice de gracilidad en los metapodios por sobre 0,15. Específicamente *P. weddelli* presenta (1) un surco mesial del mesostílo y surco distal del metastílido de los molares más largo y superficial que en *P. major*; (2) surco que separa a los lofos más largo que en *P. major*; (3) estilos bucales y estílicos linguales menos pronunciados que en *P. major*; (4) m1 y m2 con anchos que oscilan entre los 15 y 16,5 y 16,5 y 17 mm; (5) metacarpo con largo entre 266 y 285 mm, (6) con índice de gracilidad entre 0,17 y 0,20; (7) metacarpo más corto que el húmero; (8) metacarpo mas corto que el metatarso; (9) fémur con largo similar a la tibia; (10) radioulna con largo entre 385 y 415 mm y (11) con ancho distal entre 60 y 75 mm (Scherer 2009).

McFadden y Shockey (1997) indican que *P. weddelli* poseería una dieta ramoneadora. La conformación más robusta de las extremidades podría ser una adaptación a ambientes montañosos (Salas *et al.* 2003), en contraposición a las extremidades más gráciles y largas de *Hemiauchenia* asociada a ambientes abiertos, como la pampa bonaerense (Menegaz 2000). López *et al.* (2005a) homologa su comportamiento con *Lama guanicoe*, sugiriendo una dieta ramoneadota-pastadora y oportunista, lo que explicaría la variabilidad de ambientes en donde se documenta.

Distribución geográfica y estratigráfica—En Sudamérica, el género *Palaeolama* se registra en Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay, Argentina y Brasil, desde el Plio-Pleistoceno hasta el Holoceno temprano (Marshall *et al.* 1984, Salas *et al.* 2003, Scherer 2009, Scherer *et al.* 2007). *P. weddelli* ha sido registrada en el Pleistoceno de Bolivia y Ecuador. En Chile, sólo se documentaría en la localidad de Los Vilos, en yacimientos arqueológicos y paleontológicos adscritos al Pleistoceno final (Labarca y López 2006, López 2005).

cf. *Palaeolama* sp.
(No figurado)

Comentarios taxonómicos y distribución geográfica y estratigráfica—En el sitio GNLQ1 ubicado en Quintero (Región de Valparaíso), Cartajena *et al.* (2013) señalan la presencia de materiales postcraneales fragmentarios compatibles con el género *Palaeolama*. El yacimiento posee una antigüedad Lujanense.

Género *Hemiauchenia* Gervais y Ameghino, 1880

cf. *Hemiauchenia paradoxa* Gervais y Ameghino, 1880
(No figurado)

Palaeolama weddelli Gervais 1867 en parte, Gervais y Ameghino 1880 en parte, Ameghino 1881, 1882, 1884, 1902, López-Aranguren 1930 en parte, Cabrera 1931 en parte
Palaeolama owenii Gervais y Ameghino 1880, Ameghino, 1881, 1882
Palaeolama major Gervais y Ameghino 1880, Ameghino 1881, 1882 1889, 1898

Hemiauchenia paradoxa Gervais y Ameghino 1880, Ameghino 1881, 1882, 1889, 1898, Boule y Thevenin 1920 en parte, Webb 1974, Tonni *et al.*, 1985, Menegaz y Ortiz Jaureguizar 1995, Cione y Tonni 1999, Menegaz 2000; Scherer *et al.* 2007

Auchenia weddelli Ameghino 1889 en parte, 1898

Protoauchenia reissi Ameghino 1889

Palaeolama leptognatha Ameghino, 1889, 1898, Castellanos 1944

Stilauchenia oweni Ameghino 1889, 1898

Lama major López-Aranguren 1930

Lama gigantea López-Aranguren 1930

Lama angustimaxila López-Aranguren 1930 en parte, Cabrera 1931 en parte, Webb 1974, Menegaz *et al.*, 1989 en parte

Hemiauchenia major López-Aranguren 1930 en parte

Lama oweni Cabrera 1931, Webb 1974, Menegaz *et al.*, 1989 en parte, Menegaz 2000

Palaeolama gigantea; Rusconi 1931

Palaeolama paradoxa Hoffstetter 1952, Ubilla 1985, Buchmann, 1994

Palaeolama major Cartelle 1992 en parte, Scherer *et al.* 2006

Palaeolama (Hemiauchenia) paradoxa Guérin y Faure 1999

Holotipo—Fragmento de cráneo, con maxilares incompletos, con P3-M3 izquierdos y P2-M3 derechos depositados en el Muséum National d'Histoire Naturelle. De acuerdo a Scherer (2009) este espécimen no se encontraría en las colecciones de esa institución.

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Gervais y Ameghino (1880, en Scherer 2009) fundan el género y la especie *Hemiauchenia paradoxa* para incluir un fragmento craneal que presentaba la particularidad de retener el P2. Este carácter fue discutido por autores posteriores (p.e. López-Aranguren 1930), sugiriéndose que podría corresponder a un individuo anómalo. Por este motivo, López-Aranguren (1930) reunió *H. paradoxa* con *Auchenia major* Liais 1872 -descrita para Brasil-, bajo el nombre de *Hemiauchenia major*. Cabrera (1932) sinonimizó esta última especie con *Palaeolama weddelli*, en donde incluyó a todos los representantes de gran tamaño de la región Pampeana de Argentina. Posteriormente, Hoffstetter (1952), revalidó el carácter específico de la forma, pero la incluyó en el género *Palaeolama*, en conjunto con *P. major* y *P. weddelli*. Webb (1974) encontró elementos suficientes como para aceptar el género *Hemiauchenia*, mencionándolo por primera vez para Norteamérica. En su estudio de los camélidos argentinos, Menegaz (2000) mantuvo la separación entre *Palaeolama* y *Hemiauchenia*, impresión que no es compartida por Guérin y Faure (1999), quienes rebajaron a *Hemiauchenia* a un subgénero de *Palaeolama*. La revisión de los Lamini sudamericanos de Scherer (2009) confirmó a validez de *Hemiauchenia paradoxa* como entidad independiente, siendo la única especie del género reconocida en Sudamérica. En Chile, esta forma es mencionada por Labarca *et al.* (2013) para el sitio de Pilauco. Los autores indican, sin embargo, que se trata de una asignación tentativa debido a que se realizó teniendo en consideración exclusivamente variables métricas.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—Se trata de una forma de gran porte, con extremidades más largas y gráciles que *Palaeolama*. El fémur es más corto que la tibia. Rostro dolicoognato, con molares de gran tamaño, con lofos linguales y lófidos vestibulares en forma de U; surco mesial del mesostilo y surco distal del metastilido superficiales y largos; surcos entre los lofos y lofidos superficiales y largos; fosa de los dientes superiores alargada y con forma trapezoidal; proto y parastilido bien desarrollado (Scherer 2009).

Webb y Stehli (1995) indican que los caracteres morfológicos observados en la dentadura de *Hemiauchenia* permiten sustentar una adaptación ambientes abiertos, con predominio de pastizales, debido a la presencia de incisivos fuertes, molares con un mayor grado de hipsodoncia que en *Palaeolama* y con una capa de esmalte comparativamente más gruesa. Estudios de isótopos estables con muestras de *Hemiauchenia* de Estados Unidos (Feranec 2003) indican una dieta mixta C3-C4, con una tendencia

hacia el ramoneo. La información paleoambiental de la única localidad Chilena en donde esta especie se documentaría (Pilauco), apunta hacia un pasaje abierto, con predominancia de gramíneas (Pino 2008).

Distribución geográfica y estratigráfica—El género *Hemiauchenia* posee registros desde el Mioceno medio de Norteamérica hasta el Pleistoceno final de América del norte y sur (Menegaz 2000, Scherer 2009, Webb y Stehli 1995). *H. paradoxa* se documenta desde el Plio-Pleistoceno de la región Pampeana, hasta el Pleistoceno final del sur de Bolivia, Argentina, sur de Uruguay, sur de Brasil y probablemente sur de Chile (Marshall y Sempere 1991, Menegaz 2000, Ubilla *et al.* 2004, Scherer 2009). En Chile existiría sólo un registro proveniente del yacimiento de Pilauco (Región de Los Lagos) (Labarca *et al.* 2013), el que presenta fechados absolutos de entre 12.500 y 11.000 años A.P. (Pino 2008) (Cuadro 2).

Género *Vicugna* Miller 1924

V. provicugna Gervais y Ameghino, 1880
(Figura 3f)

Palaeolama crequii var. *provicugna* Boule y Thevenin 1920

Vicugna vicugna Cabrera 1931 en parte

Vicugna provicugna Hoffstetter 1963, MacFadden y Shockey 1997, Guérin y Faure 1999

Lama mesolithica Takai *et al.* 1984 en parte

Lama provicugna Marshall y Sempere 1991, Werdelin 1991

Sintipos—Radioulna derecho (MNHN TAR 206), fragmento de maxilar derecho con M3 (MNHN TAR 270), fragmento de mandíbula con p3-m3 derechos y p3-m3 izquierdos (MNHN TAR 259), fragmento de metacarpo (MNHN TAR 157) y fragmento de metatarso (MNHN TAR 176), depositados en el Muséum National d'Histoire Naturelle, París, Francia, procedente de Tarija, Provincia de Cercado, Bolivia (Pleistoceno superior) (Scherer 2009).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Molina (1782) describió tempranamente la especie *Camelus vicugna*, la que fue posteriormente incluida por distintos autores en los géneros *Auchenia* y *Lama* (Wheeler 1995). Formas pequeñas de camélidos fósiles afines a la actual vicuña fueron descritas en Argentina por Ameghino, bajo los nombres de *Auchenia gracilis*, *Auchenia frontosa*, *Auchenia lujanensis* y *Hemiauchenia pristina* (Scherer 2009). En Bolivia, Boule y Thevenin (1920) describieron la forma *Palaeolama crequii* var. *provicugna*, indicando que se trataba de un taxón muy afín a la actual vicuña (Scherer 2009). En 1924 Miller ubicó a la vicuña actual en un género aparte (*Vicugna*), nomenclatura que utilizó Cabrera (1932) al sinonimizar todas los taxones fósiles de pequeño tamaño de la Argentina en *V. vicugna*, incluyendo *P. crequii* var. *provicugna*. Hoffstetter (1952), revalidó esta última forma, denominándola *Vicugna provicugna*, debido a las similitudes morfológicas de los incisivos con este género. Menegaz (Menegaz *et al.* 1989, Menegaz 2000), ratificó la validez de *L. gracilis* y creó el subgénero *Lama (Vicugna)* en donde ubicó a esta especie y a la actual vicuña. Guérin y Faure (1999), consideraron válida la forma *V. provicugna* y sugirieron que *L. (V.) gracilis* probablemente corresponda a una subespecie *V. vicugna*. Estudios de ADN confirmaron la separación genérica entre *Lama* y *Vicugna* (Kadwell *et al.* 2001, Marin *et al.* 2007), situación que coincide con las revisiones osteológicas de las formas actuales y fósiles (Scherer 2009). De acuerdo a lo anterior y siguiendo la propuesta sistemática de Scherer (2009), se reconocen dentro del género *Vicugna* las especies *V. provicugna* y *V. vicugna*, siendo *L. (V.) gracilis* una sinonimia de ésta última.

Hallazgos de camélidos fósiles con morfología compatible con el género *Vicugna* se han registrado en Patagonia austral y en el norte del país (Cartajena *et al.* 2010, López y Labarca 2004, López *et al.* 2005b, Prieto y Canto 1997). En el primero de los sectores, Prieto y Canto (1997) indicaron la presencia de *Vicugna* sp. en yacimientos finipleistocenos de Patagonia meridional, lo que amplió de manera considerable el registro geográfico del género. Análisis de ADN fósil (Weinstock *et al.* 2009) indicaron que se trataría de

Vicugna vicugna. Estudios osteométricos realizados a partir de falanges y huesos cortos arrojaron similares resultados (Labarca y Prieto 2009). No obstante estos resultados, la nomenclatura “*Lama gracilis*” ha seguido siendo utilizada por algunos investigadores (p.e. Martin *et al.* 2012). Por su parte, en la localidad de Kamac Mayu se ha mencionado la presencia *Lama gracilis* (Cartajena *et al.* 2010, López y Labarca 2004), debido a la presencia de huesos largos que presentan una morfología “grácil” (largo total/ancho proximal) y un tamaño intermedio entre *Vicugna vicugna* y *Lama guanicoe* (Cartajena *et al.* 2010). En este lugar también fue recobrada una mandíbula, la que a pesar de encontrarse fracturada en su porción oral, mantiene *in situ* fragmentos distales de los incisivos con sus raíces abiertas. Las medidas entregadas por López y Labarca (2004 Cuadros II.1 y II.4) y Cartajena *et al.* (2010, Cuadros 8 y 10) para el metatarso y fémur de este sitio son compatibles con las publicadas por Scherer (2009, Cuadros 72 y 76) para *V. provicugna*, siendo más grandes que *V. vicugna* (actual y fósil) y más pequeñas que *Lama guanicoe*. De acuerdo a lo anterior, los especímenes de Kamac Mayu son reasignados en este trabajo a *Vicugna provicugna*.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—El género *Vicugna* se caracteriza por un tamaño menor que *Lama*, con un rostro mesognato y con incisivos inferiores con corona cilíndrica de sección trapezoidal, con capa de esmalte gruesa en la porción labial y delgada o ausente en la cara lingual, poco imbricados entre sí, con facetas de desgaste en bisel (Scherer 2009). *V. provicugna* es un camélido que posee un tamaño menor que *L. guanicoe* y mayor que *V. vicugna*, con metapodios más gráciles que estas dos especies; M1 y M2 mayores que en *V. vicugna*, y M3 menor que ésta; molares inferiores un poco mayores que en *V. vicugna*; metacarpo con índice de gracilidad entre 0,13 y 0,14, y metatarso con índice de gracilidad entre 0,12 y 0,13 (Scherer 2009).

McFadden y Shockey (1997), infieren una estrategia pastadora para este herbívoro en función del índice de hipsodoncia y una dieta compuesta por plantas C4. Esta impresión se encuentra acorde con el crecimiento continuo de los incisivos, el que es interpretado como una respuesta a la ingesta sistemática de vegetación con alto contenido silíceo y por tanto más abrasiva (Menegaz *et al.* 1989). Esta adaptación se refleja también en el desarrollo de facetas de desgaste en bisel en los incisivos (generados por la presencia diferencial de esmalte) y el contacto mesiodistal entre éstos, ya que constituye una herramienta útil para la aprehensión por corte de gramíneas duras (Menegaz *et al.* 1989).

Distribución geográfica y estratigráfica—El género *Vicugna* se registra desde la SALMA Ensenadense (Pleistoceno temprano) hasta la actualidad. Durante el Pleistoceno, su distribución geográfica abarcó desde Bolivia hasta Tierra del Fuego (desde los ca. 3.000 a 20 msnm), incluyendo el Sur de Bolivia y Argentina (Menegaz 2000, Prieto y Canto 1997, Scherer 2009, Tauber 1999). *V. provicugna* se registra en Bolivia (McFadden y Shockey 1997) y en la localidad de Kamac Mayu, norte de Chile (Cartajena *et al.* 2010) y Ojo de Opache (López *et al.* 2010).

Lamini gen. et sp. indet.
(No figurado)

Comentarios taxonómicos, distribución geográfica y estratigráfica—En yacimientos arqueológicos y paleontológicos de Patagonia (Baño Nuevo 1, Cueva del Medio, Tres Arroyos 1, Figura 2), existe el registro de grandes camélidos con una morfología similar a la del guanaco actual (Labarca *et al.* 2008, Latorre 1998, López 2009, Mengoni-Goñalons 1987, Nami y Menegaz 1991). Particularmente, Nami y Menegaz (1991) indican que esta forma sería compatible con *Lama owenii*, descrita para la región pampeana de Argentina (Menegaz 2000), especie que sin embargo fue incluida dentro de *Palaeolama major* por Scherer (2009). González *et al.* (2006) indican que la subespecie de *Lama guanicoe* que habita en la actualidad surpatagonia posee un tamaño corporal comparativamente mayor que el resto de las poblaciones de guanacos sudamericanos, situación que también ha sido demostrada a nivel osteológico (Mengoni-Goñalons y Yacobaccio 2006). Por otra parte, estudios osteométricos realizados por L’Heureux (2008) han documentado una progresiva disminución del tamaño de las poblaciones de *Lama guanicoe* patagónicas desde el Pleistoceno final en adelante, lo que en conjunto permite sugerir que las formas de

gran tamaño registradas en Patagonia austral podrían corresponder a individuos de *L. guanicoe*.

En Chile centro sur, Fuenzalida (1936b), describió restos de un camélido de grandes proporciones, el que incluye dentro de *Lama major* (= *Palaeolama major*) sobre la base de su tamaño. López (2005) publica medidas de un metapodio de esta localidad que podrían ser compatibles con *Palaeolama*. Casamiquela (1969), mencionó un metapodio de grandes dimensiones en la localidad de Los Sauces (Región de la Araucanía), mientras que en el yacimiento arqueológico de Monte Verde se exhumó una escápula de un “paleocamélido” (Casamiquela y Dillehay 1989). De acuerdo a Casamiquela (1999), estos hallazgos podrían corresponder a *Palaeolama*. López y Cartajena (2006) describen escasos restos de un camélido de mayores dimensiones que el guanaco actual, procedente de Marchigüe (Figura 2). Para esta localidad se ha estimado una antigüedad pleistocena media (López y Cartajena 2006).

Suborden Ruminantia Scopoli 1777

Infraorden Pecora Flower 1883

Familia Cervidae Gray 1821

Subfamilia Capreolinae Brookes 1828

Tribu Odocoileini Pocock 1923

Género *Antifer* Ameghino 1889

Antifer ultra Ameghino, 1889

(Figura 5f)

Cervus ultra Ameghino 1888

Antifer ultra Ameghino 1889, Crette 1922, Castellanos 1924 Kraglievich 1932

Cariacus ultra Lydekker 1893 en parte

Mazama ultra Lydekker 1898

Antifer niemeyeri Casamiquela 1984, Núñez *et al.* 1994a: Moreno *et al.* 1991

Antifer sp. Labarca y López 2006

Holotipo—Porción proximal de asta (MLP-20) depositada en el Museo Nacional de La Plata, Argentina, proveniente de Laguna La Adela, Provincia de Buenos Aires, Argentina (Pleistoceno Medio) (Menegaz 2000).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—La subfamilia Capreolinae presenta en Sudamérica por lo menos nueve géneros, seis de los cuales aún habitan el subcontinente (Menegaz 2000, Menegaz y Ortiz-Jaureguizar 1995). Las formas fósiles en su gran mayoría han sido clasificadas sobre la base de las cornamentas, cuyo valor taxonómico ha sido puesto en duda (Menegaz 2000). Dentro del género *Antifer* se incluirían dos especies: *A. ensenadensis* Ameghino 1888 y *A. ultra*, cada una con un biocrón acotado (Alcaraz *et al.* 2005, Labarca y Alcaraz 2011, Menegaz 2000).

Domeyko (1868) entregó el primer dato de cérvidos extintos en Chile, al mencionar restos de una gran cornamenta en la localidad de Taguatagua. Casamiquela (1968b) documentó por primera vez la presencia del género *Antifer* en el registro fósil del Pleistoceno final de Chile central. Más tarde, este mismo autor (Casamiquela 1984) definió la especie *Antifer niemeyeri*, empleando materiales exhumados en los yacimientos de Taguatagua y Quereo (Figura 5d). Labarca y Alcaraz (2011) realizaron una revisión morfométrica comparativa de las astas de *Antifer* de Chile y Argentina no encontrando diferencias significativas para sustentar a *A. niemeyeri* como una entidad independiente, por lo que asignan los materiales de esas localidades a *A. ultra*.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—El género *Antifer* se caracteriza por su gran tamaño corporal, muy similar al género *Blastocerus* Gray 1872, correspondiendo al extremo superior de la variabilidad conocida para los ciervos sudamericanos (Menegaz 2000). *A. ultra* posee astas de gran tamaño, robustas y anchas de ramificación dicotómica irregular y vara convexa. El pedúnculo de

la vara es subcilíndrico junto a la roseta, la que se ve reforzada con tubérculos continuos o aislados. Posee una garceta que forma ángulo de 90°, bifurcada, recta y comprimida. Ambas caras del asta están recorridas por surcos, estrias profundas y rugosidades que forman tuberosidades. Presenta ramificaciones secundarias poco divergentes, guardando un ángulo agudo con el sector superior de la vara y muy divergentes respecto de la garceta (Alcaraz *et al.* 2005, Casamiquela 1968b, Menegaz 2000, Menegaz y Ortiz-Jaureguizar 1995).

Los registros de *Antifer* en Argentina se asocian a ambientes cálidos y húmedos en la Región de Mesopotamia y a condiciones frías y áridas en la región Pampeana (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Ambos sectores tienen por denominador común la ausencia de comunidades boscosas densas.

Distribución geográfica y estratigráfica—*Antifer ultra* se registra desde la edad Bonaerense hasta el Lujanense en Uruguay, Argentina, sur de Brasil y Chile (Menegaz 2000). Los registros en territorio Chileno se remiten a Taguatagua, Quereo (Figura 5d) y Pudahuel (Región Metropolitana) (Domeyko 1868, Casamiquela 1984, Labarca y Alcaraz 2011, Tavera 1978) (Figura 2). Casamiquela (1968) asigna tentativamente una edad de 35.000 años para el asta de Taguatagua, mientras que los materiales de Quereo poseen fechas contextuales de entre 11.100 A.P. y 9.300 A.P. (Núñez *et al.* 1994b). Los fósiles de Pudahuel tendrían una data cercana a los 150.000 años A.P. (Labarca y Alcaraz 2011).

Grandorden Ferae Linnaeus 1758

Orden Carnivora Bowdich 1821

Suborden Caniformia Kretozoi 1943

Familia Canidae Fischer De Waldheim 1817

Subfamilia Caninae Fischer De Waldheim 1817

Género *Dusicyon* Hamilton Smith 1839

Dusicyon avus Burmeister 1866

(Figura 5c)

Canis protojubatus Gervais y Ameghino 1880

Dusicyon avus Burmeister 1866, Oliver 1926, 1935, Tamayo y Frassinetti 1980, Trejo y Jackson 1998, Casamiquela 1999, Soibelzon y Prevosti 2007

Canis avus Burmeister 1866, Nordenskjöld 1900, Smith Woodward 1900, Roth 1902

Canis platensis Mercerat 1891

Canis palaeoplatensis Ameghino 1891

Canis (Dusicyon) avus Kraglievich 1930, Tonni y Politis 1981, Berman y Tonni 1987

Cerdocyon (Dusicyon) avus Rusconi 1936

Pseudalopex (Dusicyon) avus Caviglia 1985-86

Canis familiaris en parte Clutton-Brock 1988

Holotipo—Fragmento de cráneo con I1-3, alveolo del C, P1-3 fracturados, y P4-M3 (MACN 53), depositado en el Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (Argentina), proveniente de la Formación Pampeana, Provincia de Buenos Aires (Pleistoceno superior).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—Se reconocen entre seis y ocho géneros de cánidos sudamericanos (Berta 1987a, Soibelzon y Prevosti 2007, Zrzavý y Řičánková 2004, Zunino *et al.* 1995), dentro de los cuales es posible separar un subclado de zorros sudamericanos, conformado por los géneros *Cerdocyon* Allen 1916, *Atelocynus* Sclater 1883, *Dusicyon*, *Pseudalopex* Burmeister 1856 y *Lycalopex* Burmeister 1854 (Zrzavý y Řičánková 2004). A partir de análisis filogenéticos (p.e. Berta 1987a, Zrzavý y Řičánková 2004), se ha sugerido sinonimizar estos dos últimos bajo *Lycalopex*. Estudios de ADN mitocondrial y nuclear (Bardeleben *et al.* 2005, Wayne *et al.* 1997) coinciden en agrupar a los géneros *Cerdocyon*, *Atelocynus* y *Lycalopex* en un solo clado. En relación a *Dusicyon*, Zrzavý y Řičánková (2004) encuentran estrechas relaciones filéticas entre *D. australis* Kerr 1792 (zorro de las Malvinas) y *Lycalopex culpaeus* Molina 1782, sugiriendo que probablemente las especies de estos géneros deberían ser incluidas dentro de *Dusicyon*. Prevosti (2010), arriba a similares conclusiones indicando que las formas

del género *Dusycion* conforman un clado con las del género *Lycalcopec*. Contrario a esto, Slater *et al.* (2009) documentan afinidades moleculares entre *D. australis* y *Chrysocyon brachyurus* Illgner 1815, los que formarían un grupo independiente fuera del clado de zorros sudamericanos.

Dentro del género *Dusycion* se reconocen cuatro formas, todas extintas (Cione *et al.* 1999, Nabel *et al.* 2000, Soibelzon y Prevosti 2007, Zrzavý y Řičánková 2004): *D. avus*, *D. australis*, *D. ensenadensis* Ameghino 1885 y *D. cultridens* Ameghino 1885.

En Chile, se mencionó tempranamente la presencia de *D. avus* entre los restos fósiles hallados en las cavernas Pleistocenas de Patagonia (Roth 1899, Smith Woodward 1900), situación que se confirmó con estudios métricos y morfológicos posteriores (p.e. Caviglia 1985-86, Trejo y Jackson 1988). A nivel genérico y aún subgenérico, es posible apreciar una mayor variabilidad nomenclatural, ya que a través del tiempo se utilizaron distintas combinaciones de los géneros *Canis* Linnaeus 1758, *Pseudalopex* y *Dusycion* para designar a este taxón (Borrero 1997, Caviglia 1985-86, Latorre 1998, Oliver 1926, 1935, Trejo y Jackson 1998). Clutton-Brock identificó erróneamente algunos restos de cánidos de gran tamaño de Patagonia austral como *Canis familiaris* Linnaeus 1758 (Bird 1993).

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—Se ha postulado que *D. avus* es un zorro de mayor tamaño y más robusto que *Lycalopex culpaeus* Molina 1782 (Berman y Tonni 1987, Berta 1987a), sin embargo Soibelzon y Prevosti (2007) indican tamaños similares para estas dos formas. Berman y Tonni (1987) mencionan que *D. avus*, presenta un molar carnívoros más grande que en *Lycalopex* y un hipoconúlido en el talónido del m1. Mazzanti y Quintana (1997) apuntan que esta especie posee un p4 con cúspides secundarias detrás de la principal. Prevosti y Vizcaíno (2006) estimaron una masa de 14,65 kg. para este taxón en el área pampeana, mientras que Prevosti y Martin (2013) calcularon una masa en torno a los 16 kg para la forma patagónica.

Berman y Tonni (1987) indican que las características craneodentales de *D. avus* sugieren que habría tenido una dieta con mayor componente cárneo que los zorros actuales. Prevosti y Martin (2013) indican que *D. avus* podría haber predado sobre animales de hasta 63 kg, pero su presa típica se ubicaría cercana a los 4 kg. Comparativamente *L. culpaeus* tiene un tamaño máximo de presa de 27 kg, y un valor típico de 2 kg (Sillero Zubiri *et al.* 2004, en Prevosti y Vizcaíno 2006). El índice de área de molienda de los molares (RGA), indica para *D. avus* valores intermedios entre los taxones omnívoros y aquellos hipercarnívoros (Prevosti y Martin 2013); no obstante, el análisis isotópico ($\delta^{13}\text{C}$) arroja valores que sugieren una dieta hipercarnívora, cuestión que es interpretada como producto de una práctica sistemática de carroñeo (Prevosti y Martin 2013). En algunos yacimientos de Patagonia austral y central, se han recuperado huesos de *D. avus* con marcas de instrumentos de piedra, indicando que habrían sido consumidos por los tempranos habitantes de estas localidades (Massone 2004, Trejo y Jackson 1998).

Dusycion avus se ha relacionado con ambientes fríos y áridos (Berman y Tonni 1987), lo que es compatible con el ambiente de estepa sugerido para Patagonia austral hacia finales del Pleistoceno (Cárdenas 2006). No obstante, el hecho de que existan registros posteriores al establecimiento del bosque de *Nothofagus* en Patagonia, sugiere que este cánido habría estado adaptado a una mayor diversidad de ambientes, quizás de manera similar a *L. culpaeus*.

Distribución estratigráfica y geográfica—El género *Dusycion* se registra desde el Ensenadense en la región pampeana. Por su parte, los registros de *D. avus* en la región patagónica aparecen durante la SALMA Lujanense (Cione *et al.* 1999, Soibelzon y Prevosti 2007), llegando hasta por lo menos el Holoceno medio (Miotti y Salemne 1999). En Chile, existen dos fechados taxón para este zorro (Cuadro 3). Otros fechados contextuales de Cueva del Milodón y Cueva Lago Sofía 1 indican una edad Pleistocénica final (Martinic 1996, Prieto 1991). Geográficamente en Chile, *D. avus* sólo se documenta en Patagonia meridional y austral, principalmente en yacimientos arqueológicos y paleontológicos como Baño Nuevo 1, Fell, Pali Aike, Cueva del Milodón, Cueva Lago Sofía 1, Tres Arroyos 1 y Cueva del Medio (Bird 1993, Borrero 1997, Massone 1987, 2004, Oliver 1925, Prieto 1991, Trejo y Jackson 1998) (Figura 2).

Familia Ursidae Gray, 1825
 Subfamilia Tremarctinae Merriam y Stock 1925
 Género *Arctotherium* Burmeister 1879

Arctotherium tarijense Ameghino 1902
 (Figura 5b)

Arctotherium tarijense F. Ameghino 1902, Boule 1920, Kraglievich 1926, Paula Couto 1943, 1960, Hoffstetter 1963, Mones 1986
Pararctotherium enectum F. Ameghino 1904a, Kraglievich 1926, Rusconi 1932, 1938, Paula Couto 1960, Berman 1994
Pararctotherium pamparum F. Ameghino 1904b, Kraglievich 1926, 1934, Oliver 1935, Rusconi 1938, Paula Couto 1943, 1960, Berman 1994
Arctotherium tarijensis Rusconi 1932
Pararctotherium tarijensis Rusconi 1932
Pararctotherium enectum Kraglievich 1934
Proarctotherium tarijense Kraglievich y C. Ameghino 1940
Arctodus (Arctotherium) pamparus Kurten 1967, Berta y Marshall 1978
Arctodus pamparus Kurtén 1967
Arctodus (Pararctotherium) enectum Berman 1994
Arctodus (Pararctotherium) pamparum Berman 1994
Arctodus (Arctotherium) bonaerensis Berman 1994
Arctodus enectum Trajano y Ferrarezi 1994
Arctotherium enectum Trajano y Ferrarezi 1994
Arctotherium (Pararctotherium) enectum Trajano y Ferrarezi 1994
Arctotherium (Pararctotherium) pamparum Trajano y Ferrarezi 1994
Arctodus bonaerense Fariña *et al.* 1998

Holotipo—Fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-2 (MACN 1458), depositada en el Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina, procedente de Tarija, Provincia de Cercado, Bolivia (Pleistoceno superior).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—De acuerdo a la propuesta de Soibelzon (2004, Soibelzon *et al.* 2005), los Tremarctinae presentan dos géneros en Sudamérica: uno extinto, *Arctotherium* y uno viviente, *Tremarctos* Cuvier 1825. En lo que respecta al género *Arctotherium*, Soibelzon (2004) distingue cinco especies, *A. vetustum* Ameghino 1885, *A. wingei* Ameghino 1902; *A. angustidens* Gervais y Ameghino 1880; *A. bonariense* Gervais 1852 y *A. tarijense* Ameghino 1902.

En Chile, Smith Woodward (1900) identificó una porción de fémur distal de arctoterino entre los restos que Roth (1899) asignara a *Iemisch listai* (actualmente *Panthera onca mesembrina*), provenientes de Cueva del Milodón. Oliver (1935), designó esta pieza como *Pararctotherium pamparum* (= *A. vetustum*). Prevosti (Martin *et al.* 2004, Prevosti *et al.* 2003) confirma la presencia de este género en Patagonia al asignar un I2 y un fémur completo a *Pararctotherium* sp. Debido a que la revisión de Soibelzon (2004) indica sólo la existencia del género *Arctotherium* en Sudamérica y particularmente *A. tarijense* en Patagonia, todos los registros son asignados a esta especie.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—Todos los caracteres diagnósticos de *A. tarijense* se concentran en el cráneo: presencia de dos forámenes anteorbitarios; borde dorsal continuo del foramen magno continuo; cresta masetérica rectilínea y perpendicular al eje mesiodistal de la mandíbula; lóbulo de I1 bien desarrollado; lóbulo distal del I2 pequeño; lóbulo mesial del I3 bien desarrollado; parastilo vestigial en M1; cúspides del borde lingual de M1 de tamaño mediano con relación a las del borde

labial; parastilo de tamaño pequeño en relación al paracono en M2; cúspides del borde lingual de M2 bien diferenciadas y separadas por valles muy profundos (Soibelzon 2004).

Soibelzon (2004) estima una masa corporal de 139,42 kg para *A. tarijense*. Por su parte, Prevosti y Martín (2013), señalan una masa cercana a los 360 kg. Soibelzon (Figueirido y Soibelzon 2009, Soibelzon 2004) a partir de la morfología mandibular y dental, deduce una dieta omnívora para el género, la que fue variando hacia un mayor contenido vegetal desde la forma registrada en el Ensenadense (*A. angustidens*) hasta aquellas registradas en el Bonaerense y Lujanense (p.e. *A. vetustum* y *A. bonariense*) (Figueirido y Soibelzon 2009). Pese a lo anterior, Figueirido y Soibelzon (2009) indican que algunas formas de *Arctotherium* pudieron haber carroñeado carcasas dejadas por los hipercarnívoros del Pleistoceno sudamericano (p.e. *Smilodon*). El RGA calculado para *Arctotherium* en Patagonia señala una dieta mesocarnívora, aun cuando el análisis isotópico lo emparejó con los grandes depredadores del área (Prevosti y Martín 2013). Lo anterior se explicaría por una conducta carroñera. Prevosti y Vizcaíno (2006) infieren que *A. tarijense* habría depredado sobre animales de ca. 300 Kg., con una masa típica promedio de 100 Kg.

Berman (1994, en Prevosti *et al.* 2003) indican que algunos arctoterinos se habrían adaptado a ambientes abiertos con climas áridos y/o fríos. Los registros de *A. tarijense* concordarían con esta impresión, ya que la información paleoambiental de Patagonia indica un ambiente frío compuesto principalmente por especies de estepa y taxones arbustivos (Heusser *et al.* 1992, Markgraf 1985).

Distribución geográfica y estratigráfica—*Arctotherium* posee una distribución que alcanza Venezuela por el norte hasta el extremo austral de Chile por el sur (Soibelzon *et al.* 2005). Posee un biocrón que comprende desde la SALMA Ensenadense (Plioceno – Pleistoceno) hasta el Lujanense (Holoceno Temprano). Los registros de *A. tarijense* incluyen Bolivia, Chile, Argentina y Uruguay. En Chile se documenta exclusivamente en Patagonia continental, particularmente en Cueva del Milodón (Oliver 1936), Cueva de los Chingues (Prevosti *et al.* 2003) y en Cueva del Puma (Martín *et al.* 2004) (Figura 2 y 5b). Todos los hallazgos remiten al Lujanense, existiendo una fecha taxón procedente de Cueva del Puma (Martín *et al.* 2004). Fechados de otras especies provenientes de cueva de los Chingues y Cueva del Milodón, indican rangos que oscilan entre 13.500 y 10.200 A.P. (Martinic 1996) (Cuadro 3).

Suborden Feliformia Kretzoi, 1945

Familia Felidae Fischer De Waldheim, 1817

Subfamilia Felinae Fischer De Waldheim, 1817

Género *Panthera* Oken 1816

Especie *Panthera onca* Linnaeus, 1758

Panthera onca mesembrina Cabrera, 1934

(Figura 5d)

Iemish listai Roth 1899 *nomen nudum*

Smilodon neogaeus Mercerat 1899, Trouessart 1904

Felis onca Nordenskjöld 1900

Felis cf. onca Smith Woodward 1900

Felis listai Roth 1902

Panthera onca mesembrina Cabrera 1934, Oliver 1935, Casamiquela 1969, Tamayo y Frassinetti 1980, Nami y Menegaz 1991, Latorre *et al.* 1991, Latorre 1998, Casamiquela 1999, Martín 2008

Holotipo—Fragmento craneal incompleto (MLP 10-90) con ambos arcos zigomáticos ausentes, depositado en el Museo de La Plata, La Plata (Argentina), procedente de Cueva del Milodón, Región de Magallanes y la Antártica Chilena, Chile (Pleistoceno superior) (Cabrera 1934).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—En América, el género *Panthera* se encuentra en la actualidad representado por una sola especie *P. onca*, la que posee una amplia dispersión por el continente (Nowak y Paradiso 1999). A partir de la distribución geográfica y características fenotípicas,

se reconocerían ocho subespecies vivas (Nowak y Paradiso 1999), aun cuando la evidencia genética sugiere la presencia de cuatro poblaciones espacialmente diferenciadas (Eizirik *et al.* 2001). En el registro fósil ha sido descrita la subespecie *P. o. mesembrina* restringida a Patagonia austral (Cabrera 1934).

Roth (1899) publicó por primera vez restos fósiles de un félido extinto proveniente de Cueva del Milodón como *Iemish listai*. Smith Woodward (1900) y Nordenskjöld (1996[1900]) indicaron afinidades con el jaguar, determinándolos como *Felis cf. onca* y *Felis onca*, respectivamente. Erróneamente Mercerat (1899), un año antes, había sugerido denominar este taxón como *Smilodon neogaeus*. Cabrera creó con estos materiales una subespecie extinta de jaguar, *Panthera onca mesembrina* (Cabrera 1934), ya que el nombre *listai* había sido utilizado para designar al milodontino austral. En esta subespecie se incluyeron posteriores hallazgos de este félido realizados en Patagonia chilena (Latorre 1998, Martín 2008, 2013, Nami y Menegaz 1991).

En Chile central, Casamiquela (Núñez *et al.* 1983) determinó un metatarso procedente del sitio de Quereo como *Puma concolor*, indicando que se trata de una especie de gran talla. Labarca y López (2006), postulan que podría tratarse de una subespecie fósil de *Panthera onca*, debido a que las medidas de esta pieza caen dentro del rango del jaguar. De manera indirecta, esta impresión ha sido confirmada por López (2005, 2007) quien describió huellas de grandes carnívoros en algunos huesos de fauna extinta de sitios cercanos a Quereo. La asignación taxonómica de esta forma quedará a la espera de nuevos materiales diagnósticos.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—*P. onca* es un felino robusto, de extremidades cortas y macizas, y cabeza comparativamente grande. Posee una gran variabilidad en la masa corporal, la que tiende a aumentar en función de la latitud, registrándose individuos de hasta 151 kg, con una media de 56-96 kg (Novell y Jackson 1996). Prevosti y Vizcaíno (2006), infieren para *P. onca* del Pleistoceno de la región pampeana una masa cercana a los 119 kg, mientras que para la subespecie patagónica Prevosti y Martín (2013) calculan una masa en torno a los 190 kg.

Prevosti y Martín (2013) estiman que *P. onca mesembrina* podría preñar sobre animales de hasta ca. 913 kg, aun cuando la masa de su presa típica rondaría los 404 kg. El RGA y los resultados isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) obtenidos por Prevosti y Martín (2013) confirman una dieta hipercarnívora, con una tendencia hacia un mayor consumo de *Hippidion* y *Vicugna* (*Lama gracilis sensu* Prevosti y Martín 2013) por sobre otros herbívoros. A manera comparativa, estudios actuales de la dieta de este félido indican que se alimenta principalmente de animales de entre 3 y 63 kg, aunque esporádicamente puede atacar al ganado bovino (Hoogesteijn y Mondolfi 1993, en Prevosti y Vizcaíno 2006). Martín (2008) ha documentado huesos de *H. saldiasi* y *Mylodontinae cf. Mylodon* con mordeduras compatibles con *P. onca mesembrina* en diversos aleros y cuevas de surpatagonia Chilena. Algunos de estos han sido interpretados como cubiles (p.e. Lago Sofía 4), mientras que otros habrían sido utilizados como lugares de caza (p.e. Cueva del Milodón).

Distribución estratigráfica y geográfica—En la actualidad, *P. onca* se registra desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina (Perovic y Herran 1998). Su distribución durante el Pleistoceno era aún mayor, abarcando hasta Patagonia austral (Latorre 1998). Berman (1994, en Pomi y Prevosti 2005) postula que los primeros registros de *P. onca* en América del Sur remiten al Ensenadense (Pleistoceno inferior), mientras que Arroyo-Cabrales (1992, en Pomi y Prevosti 2005) indica que la entrada de este félido es mucho más tardía (Pleistoceno superior). La subespecie *P. onca mesembrina* se documenta exclusivamente en el Lujanense de la región patagónica (Cabrera 1934). En Chile existen registros en Cueva del Milodón, Tres Arroyos 1, Cueva del Medio, Cueva Chica, Cueva Lago Sofía 4 y Cueva del Puma (Latorre 1998, Martín 2008, Martín *et al.* 2004, Martín *et al.* 2012, Nami y Menegaz 1991, Roth 1902), todos datados contextualmente hacia finales del Pleistoceno (Figura 2). Fechados taxón confirman esta apreciación (Cuadro 3).

Subfamilia Machairodontinae Gill 1872

Tribu Smilodontini Kurtén 1963

Género *Smilodon* Lund 1842

Smilodon populator Lund 1842

(Figura 5e)

Hyaena neogaea Lund 1839a, Burmeister 1864, Paula Couto 1940

Felis protopanther Lund 1839b, Burmeister 1879, Gervais y Ameghino 1880

Smilodon populator Lund 1842, Berta 1987, Kurtén y Werdelin 1990, Mol *et al.* 2003, Barnett *et al.* 2005, Prieto *et al.* 2010

Munifelis bonaerensis Muñiz 1845

Machaerodus neogaeus (Lund) Pictet 1853, Burmesiter 1864, Lydekker 1885, Winge 1895, Spillman 1931

Felis smilodon Desmarest 1853, Paula Couto 1940

Smilodon blainvillii Desmarest 1860

Machaerodus necator Gervais 1878 *nomen nudum*

Machaerodus cf. *M. neogaeus* Branca 1883

Smilodon ensenadensis Ameghino 1888, Paula Couto 1945

Machaerodus ensenadensis Ameghino 1889

Smilodon crucians Ameghino 1904, Kraglievich 1947

Smilodon bonaerensis Ameghino 1907, Rusconi 1931, Méndez-Alzola 1941

Smilodon neogaeus ensenadensis Boule y Thévenin 1920

Smilodon (*Prosmilodon*) *ensenadensis* Rusconi 1929

Smilodon neogaeus Paula Couto 1940, Churcher 1967

Smilodon necator Paula Couto 1940

Smilodon (*Prosmilodon*) *ensenadensis ferox* Kraglievich 1947

Smilodon (*Prosmilodon*) *ensenadensis minor* Kraglievich 1948, Rusconi 1929

Smilodontion riggii Kraglievich 1948, Pascual *et al.* 1966

Smilodon populator populator Paula Couto 1955

Smilodon sp. Canto 1991

Sintipos—I2, I3 derechos, fragmento de C1 derecho, metacarpos II y IV izquierdos, metacarpo V derecho, depositados en la colección Peter W. Lund, Zoological Museum de Copenhagen, Dinamarca, provenientes de las cuevas de Lagoa Santa, Región de Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais, Brasil (Pleistoceno superior).

Comentarios taxonómicos y antecedentes históricos—En relación a la taxonomía de este género, existen dos propuestas. Berta (1987b) sobre una base principalmente métrica, sugiere la existencia de dos especies durante el Pleistoceno en América: *S. gracilis* Cope 1880 y *S. populator*, registrándose sólo ésta última en sudamérica. Kurtén y Werdelin (1990), revisan la información morfométrica de Berta (1987b) encontrando diferencias suficientes para separar *S. populator* de *S. fatalis* Leidy 1868 (especie incluida por Berta en *S. populator*). En este trabajo se utiliza este último esquema taxonómico.

Canto (1991) menciona una porción de premaxilar con una configuración compatible con el género *Smilodon* en Cueva Lago Sofía 4. Barnett *et al.* (2005) y Mol *et al.* (2003) indicaron la presencia de *S. populator* para Cueva del Milodón sin entregar descripciones que sustentaran esta afirmación. Martin (2008) mencionó que tal vez los restos puedan provenir de Cueva del Medio. Prieto *et al.* (2010) documentan una porción proximal de canino superior con una morfometría compatible con *S. populator* (Figura 5e) y un incisivo de Cueva del Medio que podría corresponder a esta misma especie.

Descripción, aspectos paleoecológicos y paleoambientales—*Smilodon* se caracteriza por su particular morfología y configuración dental, la que presenta una gran reducción numérica 3/3-2 I, 1/1C, 2/2-1P, 1/1M= 12-14 dientes. Los incisivos son relativamente pequeños, los premolares anteriores son

de tamaño reducido, de una sola cúspide; P4 bien desarrollado generalmente con tres cúspides externas, siendo la mesial la de mayor tamaño. Los caninos superiores presentan un gran tamaño, curvos hacia atrás, comprimidos lateralmente (con forma de “sable”) y finamente estriados, principalmente en la parte posterior. Estos se encuentran separados del P4 por un corto diastema. En contraposición, el diastema que separa los premolares de los caninos en la mandíbula es más extenso, incluso presentando una pequeña depresión en su cara externa para encajar el canino superior (Paula Couto 1979). Los caninos inferiores son pequeños. El molar carnívoro inferior (m1) está desprovisto de metacónido y de talónido. Los miembros anteriores son más robustos que los posteriores (Kurtén y Werdelin 1990, Paula Couto 1979). Se ha estimado una masa de entre 220 y 360 Kg. para *S. populator* (Christiansen y Harris 2005), valores compatibles con los resultados de Prevosti y Martín (2013) (≈ 322 Kg).

Se trata de una forma con una dieta hipercarnívora, como lo ha demostrado el RGA (Prevosti y Vizcaíno 2006, Prevosti y Martín 2013). El promedio del tamaño máximo de presa calculado para *Smilodon* de Patagonia es de 1543 kg, con un promedio de presa típica de 879 kg, pudiendo por tanto preñar sobre cualquiera de los herbívoros reconocidos para el área, incluyendo *Myiodon*. Los análisis isotópicos, no obstante, confirman un cosumo generalizado de presas (Prevosti y Martín 2013).

La morfología de los miembros locomotores, sugiere que este félido no estaba capacitado para carreras prolongadas, por lo que su estrategia de caza se centraría en la emboscada por sobre la persecución (Gonyea 1976). La forma en que habría ultimado a sus presas difiere de la que emplean los grandes félidos actuales (p.e. asfixia), ya que *Smilodon* habría utilizado sus caninos, en conjunto con los músculos aductores de la mandíbula y cuello y los depresores del cráneo, en una mordida denominada “canine shear bite”, la que habría cercenado la garganta (Akersten 1985, Christiansen 2007). Esta habría sido utilizada cuando la presa ya se encontraba inmovilizada, y se habría aplicado fundamentalmente sobre animales de gran tamaño, debido a que así se evitaba el contacto de los caninos con huesos densos, los que podían generar fracturas (Akersten 1985, Anyonge 1996, Therrien 2005). El bajo dimorfismo sexual observado en *Smilodon fatalis* sumado al escaso desarrollo cerebral, han llevado a postular a McCall *et al.* (2003) hábitos solitarios. Por el contrario, Carbone *et al.* (2009) compararon observaciones actualísticas de abundancia de carnívoros africanos con la información paleontológica del yacimiento de Rancho La Brea (EE.UU.), concluyendo que *Smilodon* pudo haber tenido un comportamiento social.

Distribución estratigráfica y geográfica—El género *Smilodon* se distribuye por prácticamente toda Sudamérica, desde Venezuela hasta Patagonia austral, en ambas vertientes de los Andes (Berta 1987b, Canto 1991, Kurtén y Werdelin 1990, Paula Couto 1979, Rincón 2006). Es una forma típica del Pleistoceno americano (Paula Couto 1979), documentándose a partir de la SALMA Ensenadense. En Chile existen registros exclusivamente en Patagonia Austral, en Cueva Lago Sofía 4 (Canto 1991, Prieto *et al.* 2010), Cueva del Milodón (Barnett *et al.* 2005), Cueva del Medio y Tres Arroyos 1 (Prieto *et al.* 2010, Prevosti *et al.* 2013) (Figura 2). Fechados taxón para restos de *Smilodon populator* indican una antigüedad Pleistocena final (Barnett *et al.* 2005; Prieto *et al.* 2010) (Cuadro 3).

COMENTARIOS FINALES Y PERSPECTIVAS

Biogeografía

Un estudio biogeográfico de las faunas Pleistocenas de Chile requiere necesariamente de un registro fósil numéricamente significativo y bien documentado estratigráfica y cronológicamente, cuestión que sólo se cumple en sectores puntuales del país (p.e. Patagonia austral) y para los momentos más tardíos del período (p.e. SALMA Lujanense). Producto de lo anterior, este apartado debe ser considerado como una aproximación sobre la base de un registro que es en general muy fragmentario y escaso, quedando sujeto a evaluaciones futuras. Los xenartros, con por lo menos cinco formas, se encuentran representados en todo el

territorio nacional, aunque con ciertas variaciones latitudinales. *Diabolotherium* cf. *nordenskioldi* se registra en la depresión intermedia del norte grande y en Patagonia central. *Megatherium* (*P.*) *mediane* y *Scelidodon chilense* se documentan fundamentalmente en el extremo norte del país, siendo su registro escaso en Chile central y nulo en el sector sur y en Patagonia. Esta distribución se encuentra acorde con las evidencias fuera del territorio nacional, las que en el caso de *S. chilense* remiten exclusivamente al área andina (cfr. Miño-Boillini y Carlini 2009). De manera opuesta, *Myiodon darwini* sólo se observa en Patagonia, no existiendo evidencias al norte de los 41° 50' S. *Glossotherium*, por su parte, presenta sólo un registro en el sector cordillerano de la Región de La Araucanía, aún cuando la presencia de huesecillos dérmicos en Chile central (Taguatagua) y en el norte semiárido (Quereo) podría ampliar su distribución. Esta evidencia sirvió de base a Casamiquela (1968a) para sustentar una colonización de faunas “pampeanas” a nuestro país, cuestión que a la luz del abundante registro de este género en toda Sudamérica no parece plausible. Dentro de los litopternos, *M. patachonica* es un taxón cosmopolita (Cione *et al.* 2007), documentándose desde Venezuela hasta el extremo austral de Chile, situación acorde con la presencia de esta forma en distintos puntos geográficos del país (norte grande, norte semiárido, Chile central y Patagonia).

Los taxa alóctonos provenientes del hemisferio norte se documentan igualmente por todo el actual territorio chileno. Los gonfoterios, representados hasta el momento por una sola forma propia de las tierras bajas (*Notiomastodon*) (Alberdi y Prado 1995a, Mothé *et al.* 2011), presentan una distribución que abarca desde el semiárido hasta el sector centro sur, siendo los registros más extremos, La Serena y Chiloé, respectivamente. Moreno *et al.* (1994), sugirieron que este taxón podría haber atravesado la cordillera de Los Andes desde la región pampeana a través de pasos de baja altitud; sin embargo, registros en la costa de Perú (Alberdi *et al.* 2007) podrían sugerir más de una vía de acceso al territorio nacional (Labarca y Alberdi 2011). Los “caballos verdaderos”, exhiben una distribución muy similar a los gonfoterios, ya que están ausentes en Patagonia, son escasos en el extremo norte, pero abundantes en Chile centro sur, tanto en el valle central como en sectores costeros. No deja de ser llamativo el registro de *E. (A.) andium*, ya que esta forma se documenta solamente en Ecuador, no existiendo evidencias en Bolivia y Perú. Como se mencionó anteriormente, es probable que exista una sobredimensión en el número de especies que conforman este subgénero. Para el caso de *Hippidion saldiasi*, su presencia intermitente en todo el territorio, apuntaría a dos eventuales rutas de desplazamiento (“andina” y “patagónica”), hipótesis que, sin embargo, requiere de mayores evidencias empíricas fuera del área austral. Los Lamini extintos se encuentran mayormente representados en el extremo norte y norte semiárido, siendo menos abundantes en Chile central y sur. Dos de las tres formas identificadas (*Palaeolama* cf. *P. weddelli* y cf. *Hemiauchenia paradoxa*) presentan una amplia distribución en América (Scherer 2009), por lo que su baja frecuencia en sectores meridionales posiblemente se relacione con desbalances en la investigación paleontológica.

Los Ferae presentan un registro muy abundante en el extremo austral de Patagonia, con por lo menos cinco géneros e igual número de especies. Fuera de este sector existen escasísimas referencias (Labarca y López 2006). Este aparente desbalance se debe muy probablemente a un sesgo en la investigación, ya que en el área Patagónica se han estudiado preferentemente aleros rocosos y cuevas, los que fueron utilizados de manera sistemática por felinos y posiblemente úrsidos como madrigueras (p.e. Borrero *et al.* 1997, Martín 2008, 2013). En Chile central, en cambio, se ha privilegiado el estudio de sitios a cielo abierto, asociados a cuerpos de agua, en donde es separable la presencia de herbívoros por sobre carnívoros. Los estudios tafonómicos en sitios a cielo abierto (p.e. López 2007, Cartajena *et al.* 2013) han probado ser una buena vía para documentar indirectamente grandes carnívoros.

Cronología

Prácticamente todos aquellos yacimientos con mamíferos Pleistocenos que no poseen un control cronoestratigráfico adecuado han sido adscritos a su tramo final (*sensu lato*), dentro de la edad Lujanense (Casamiquela 1999). Sin embargo, no todas las especies descritas son exclusivas de este momento

cronológico (Cione *et al.* 2007), por lo que no se puede descartar que algunos yacimientos tengan una antigüedad mayor (p.e. SALMA Bonaerense). En este sentido, sólo *Hippidion saldiasi*, *Equus (A.) andium*, *Panthera onca mesembrina*, *Diabolotherium cf. nordenskioldi* y posiblemente *Megatherium (P.) mediane* tendrían un real valor como indicadores temporales, al encontrarse remitidos exclusivamente al Pleistoceno superior (Alberdi y Prado 2004, Cabrera 1934). Una futura asignación específica de algunas formas (p.e. *Hippidion* sp. y *Equus (A.)* sp.) podrá entregar mayor precisión cronoestratigráfica al registro paleontológico chileno. De esta manera, teniendo en consideración el biocrón genérico de ciertas formas de Chile norte y centro sur (p.e. *Notiomastodon*, *Macrauchenia* y *Equus (Amerhippus)*), sólo es posible estimar la antigüedad máxima (Pleistoceno medio) para la gran mayoría de los depósitos no datados de estos sectores. En surpatagonia, en cambio, la gran cantidad de fechados absolutos realizados sobre huesos de mamíferos extintos, permite acotar con claridad el rango cronológico para las faunas de este sector, las que remiten exclusivamente a la transición Pleistoceno-Holoceno (p.e. Borrero 1997).

Un pequeño grupo de yacimientos paleontológicos, fundamentalmente ubicados en el norte de Chile, han sido asignados tentativamente al Pleistoceno inferior (Casamiquela 1999). Estos sitios, no obstante, poseen asignaciones taxonómicas poco precisas como para discutir su antigüedad (Casamiquela 1999).

Extinción

Hacia el Holoceno temprano, se produce la desaparición de casi la totalidad de las especies reseñadas en este capítulo. Aún cuando se trata de un fenómeno global, no existe una explicación satisfactoria única (Barnosky *et al.* 2004). Las distintas hipótesis propuestas pueden dividirse en dos grandes posturas: causas antrópicas (p.e. Diamond 1989, Martin 1967, 1984) y factores ecológicos (p.e. Ficarelli *et al.* 1997, Graham y Lundelius 1984, Guthrie 1984, Markgraf 1985, Sánchez *et al.* 2004, 2006). En Sudamérica, la información disponible indica que la extinción de los taxones Pleistocenos habría sido producto fundamentalmente de los cambios climáticos y vegetacionales generados durante el fin de la glaciación, con un aporte antrópico final en ciertas especies y lugares particulares (p.e. Borrero 2009, Politis *et al.* 1995). Por ejemplo, Sánchez *et al.* (2004, 2006) postularon, a partir de análisis de isótopos estables, un progresivo aumento en la especialización en la dieta de los gonfoterios y équidos, lo que habría desembocado en su colapso tras el fin del Pleistoceno. Markgraf (1985) y Cárdenas (2008), a partir de los estudios de las fecas de *Myiodon darwini*, demostraron que el cambio de la tundra magallánica en Patagonia hacia el finpleistoceno, habría sido una de las causas de la desaparición de este perezoso. Ficarelli *et al.* (1997) indicaron que el aumento del frío y las condiciones áridas en Ecuador habrían desembocado en la extinción de los proboscídeos en ese país.

En el norte grande de Chile, estudios paleoambientales llevados a cabo en la puna de la Región de Tarapacá señalan momentos de mayor humedad que en la actualidad hacia el final del Pleistoceno, seguido por eventos comparativamente más cálidos (Grosjean *et al.* 2009, Núñez *et al.* 2005). Núñez *et al.* (2005) han sugerido que la fauna Pleistocena se encontraba prácticamente ausente a la llegada de los grupos humanos a la zona, por lo que el rol de éstos dentro del proceso de extinción habría sido mínimo. En Chile central, la evidencia polínica apunta hacia un abrupto cambio climático hacia los 10.000 A.P., pasando de condiciones más frías y lluviosas que en la actualidad hacia más cálidas y secas (Núñez *et al.* 1994 a y b). Esta situación habría repercutido negativamente en los megahervíboros, los que se habrían visto obligados a concentrarse en los cuerpos de agua remanentes, lo que fue explotado por los cazadores-recolectores que habitaban el valle central y sectores costeros (Núñez *et al.* 1994a). Labarca *et al.* (2005), indican, no obstante, que de todo el espectro paleofaunístico, sólo los gonfoterios habrían sido un recurso alimenticio numéricamente importante, detectándose sólo en Taguatagua 1 y 2 evidencias claras de caza. En Quereo y Monte Verde, en cambio, el carroñeo parece haber sido la forma de acceder a estos proboscídeos (Labarca *et al.* 2005). En Patagonia, se ha demostrado la caza de *Hippidion saldiasi* y en menor medida *Dusicyon avus*, mientras que para *Myiodon darwini* se ha sugerido una apropiación a través del carroñeo (Bird 1993,



FIGURA 6. Reconstrucción de un ambiente lagunar final de la región central de Chile. De izquierda a derecha: *Glossotherium robustum*, *Megatherium* (*Pseudomegatherium*) *medinae*, *Notiomastodon platensis*, *Hippidion saldiasi*, *Palaeolama* cf. *P. weddelli*, *Panthera onca* y *Macrauchenia patachonica*.

Borrero *et al.* 1988, Nami y Menegaz 1991, Massone 1987). En todos los sitios arqueológicos tempranos se recuperan restos de guanaco, siendo más abundantes que aquellos de fauna extinta (Borrero 2009).

Las fechas taxón sobre huesos de fauna Pleistocena han permitido afinar su cronología de extinción (Borrero 1997), demostrándose que no fue un proceso simultáneo, sino que habrían existido distintos pulsos de desaparición. De esta manera, algunas especies se habrían extinguido antes de la llegada de los grupos humanos a Chile (p.e. *Macrauchenia patachonica*, la que sólo ha sido detectada en yacimientos paleontológicos), otras desaparecen durante la SALMA Lujanense (p.e. familias Equidae y Gomphotheriidae), mientras que unas terceras coexisten por varios milenios con el hombre (p.e. *Dusicyon avus*). De igual manera, no es posible sostener que las extinciones habrían ocurrido simultáneamente en todo el continente, ya que se han detectado lugares con condiciones favorables en donde ensambles de megafauna Pleistocena (p.e. *Megatherium (M.) americanum*, *Myodon* sp.) habrían subsistido hasta cerca del 7.000 A.P. (p.e. La Moderna y Campo Laborde en la región Pampeana Argentina, Messineo y Politis 2006, Politis *et al.* 2003).

Perspectivas futuras

Respecto de la taxonomía, se deben definir y precisar ciertas asignaciones, así como establecer relaciones de las distintas formas Chilenas con aquellas sudamericanas. Es importante terminar con la problemática *Cuvieronius/Notiomastodon*. Una situación similar ocurre con los camélidos y caballos fósiles, al no existir claridad respecto del número de especies que efectivamente habitaron territorio chileno. Revisiones comparativas, estudios filogénicos y de ADN fósil podrán ayudar a esclarecer este tipo de interrogantes. Existe igualmente muy poca información respecto de los carnívoros fuera del área Patagónica. Su ausencia el registro probablemente se deba a falencias en la investigación más que a una cadena trófica desbalanceada y/o sesgos en el proceso de génesis de los yacimientos. En relación a la biogeografía, grandes sectores de Chile poseen registros paleofaunísticos escasos, muy antiguos, mal documentados o inexistentes. Se necesita enriquecer el panorama paleontológico del norte grande y semiárido, ya que es un sector clave para discutir la colonización y dispersión de las faunas Pleistocenas. Exceptuando el área patagónica, muy poco se sabe respecto de la dieta de los mamíferos fósiles en Chile, por lo que análisis de isótopos estables y fitolitos son igualmente indispensables. En términos estratigráficos, es necesario documentar el registro faunístico de todo el Pleistoceno y no restringirse a la información entregada por los sitios arqueológicos. Por último, la obtención de nuevos fechados taxón permitirán afinar los distintos pulsos de extinción de la fauna en la transición Pleistoceno-Holoceno en las distintas áreas del territorio. En síntesis, la realización de programas de investigación multidisciplinarios con una orientación paleontológica es la vía para avanzar hacia un conocimiento sólido de las faunas Pleistocenas en Chile (Figura 6).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los distintos investigadores, colegas y amigos que ayudaron a la realización de este trabajo facilitando bibliografía, discutiendo taxonomías y revisando versiones previas: Alfredo Zurita, Ángel Miño y Alejandra Alcaraz (CECOAL-CONICET); María Teresa Alberdi (Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC); Francisco Prevosti, Leopoldo Soibelzon y Gustavo Scillato-Yané (Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata-CONICET); François Pujós (Institut Français d'Etudes Andines); Per Christiansen (Zoological Museum, Copenhagen); Robert McAfee (Doane Collage Crete); Carolina Scherer (Seção Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB/RS); Alfredo Prieto (CEHA-UMAG); Francisco Mena (CIEP); Donald Jackson (Universidad de Chile), Lucas Spencer (NMMNH, New Mexico) y Alan Cooper (ACAD-University of Adelaide). Agradezco igualmente a David Rubilar-Rogers (Área de Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural de Chile) por su invitación a participar en este libro. J. Enrique Bostelmann revisó detalladamente dos versiones previas de este capítulo, aportando comentarios que ayudaron a enriquecer de manera sustancial el mismo. Agradezco igualmente a todos los autores de las fotografías utilizadas en el presente trabajo. Patricio López, Víctor Sierpe, Valentina Trejo y David Rubilar-Rogers. Jorge González confeccionó la Figura 6.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKERSTEN, W.A.
1985 Canine function in *Smilodon* (Mammalia; Felidae; Machairodontinae). Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County 356: 1–22.
- ALBERDI, M.T.
1987 La familia Equidae, Gray, 1821 (Perissodactyla, Mammalia) en el Pleistoceno de Sudamérica. En: Actas del IV Congreso Latinoamericano de Paleontología. Bolivia (Santa Cruz de La Sierra), 484–499.
- ALBERDI, M.T. y D. FRASSINETTI
2000 Presencia de *Hippidion* y *Equus* (*Amerhippus*) (Mammalia, Perissodactyla) y su distribución en el Pleistoceno superior de Chile. Estudios Geológicos 56(5–6): 279–290.
- ALBERDI, M.T. y J.L. PRADO
1992 El registro de *Hippidion* Owen, 1869 y *Equus* (*Amerhippus*) Hoffstetter, 1950 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. Ameghiniana 29: 265–284.
- ALBERDI, M.T. y J.L. PRADO
1993 Review of the genus *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia; Perissodactyla) from the Pleistocene of South America. Zoological Journal of the Linnean Society 108: 1–22.
- ALBERDI, M.T. y J.L. PRADO
1995a Los mastodontes de América del Sur, en: M.T. ALBERDI, G. LEONE y E.P. TONNI (eds.), Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, pp. 277–292 (Madrid).
- ALBERDI, M.T. y J.L. PRADO
1995b Los équidos de América del Sur, In M.T. ALBERDI, G. LEONE y E.P. TONNI (eds.), Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, pp. 293–307 (Madrid).
- ALBERDI, M.T. y J.L. PRADO
2004 Los caballos fósiles de América del Sur. Una historia de 3 millones de años. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, INQUAPA Serie monográfica 3, 269 pp.
- ALBERDI, M.T. y A. PRIETO
2000 Restos de *Hippidion saldiasi* en las cuevas de la Patagonia chilena. Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas 28: 147–171.
- ALBERDI, M.T., M. ZÁRATE y J.L. PRADO
2001 Presencia de *Hippidion principale* en los acantilados costeros de Mar del Plata (Argentina). Revista Española de Paleontología 16(1): 1–7.
- ALBERDI, M.T., J.L. PRADO y C. CARTELLE
2002 El registro de *Stegomastodon* (Mammalia Gomphotheriidae) en el Pleistoceno superior de Brasil. Revista Española de Paleontología 17(2): 217–235.
- ALBERDI, M.T., J.L. PRADO y R. SALAS
2004 The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from Peru. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 231: 423–452.
- ALBERDI, M.T., J.L. PRADO, P. LÓPEZ, R. LABARCA e I. MARTÍNEZ
2007 *Hippidion saldiasi* Roth 1899 (Mammalia Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de Calama. Revista Chilena de Historia Natural 80: 157–171.
- ALCARAZ, A., B.S. FERRERO y J.I. NORIEGA.
2005 Primer registro de *Antifer ultra* Ameghino 1889 (Artiodactyla: Cervidae) en el Pleistoceno de Entre Ríos. INSUGEO, Miscelánea 14: 65–70.
- AMEGHINO, F.
1889 Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 6: 1–1027.
- AMEGHINO, F.
1898 Première notice sur le “*Neomyiodon listai*”, un représentant vivant des anciens Edentés Gravigrades fossiles de l’Argentine. Imprenta La Libertad: 1–8.
- ANYONGE, W.
1993 Body mass in large extant and extinct carnivores. Journal of Zoology 231: 339–350.

- BARDELEBEN, C., R.L. MOORE y R.K. WAYNE
2005 A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37(2): 815–831.
- BARGO, M.S. y S.F. VIZCAÍNO
2008 Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45(1): 175–196.
- BARGO, M.S., S.F. VIZCAÍNO, F.M. ARCHUBY y R.E. BLANCO
2000 Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (late Pleistocene-early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 601–610.
- BARGO, M.S., G. DE IULIIS y S.F. VIZCAÍNO
2006 Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Paleontologica Polonica* 51: 53–61.
- BARNETT, R., I. BARNES, M.J. PHILLIPS, L.D. MARTIN, C.R. HARINGHTON, J.A. LEONARD y A.L. COOPER
2005 Evolution of the extinct sabretooth and the America cheetah-like cat. *Current Biology* 15: R589–R590.
- BARNOSKY, A., P. KOCH, R. FERANEC, S. WING y A. SHABEL
2004 Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. *Science* 304: 70–75.
- BERGER, A. y M.F. LOUTRE
1991 Insolation values for the climate of the last 10 million years. *Quaternary Science Review* 10: 297–317.
- BERMAN, W.D. y E.P. TONNI
1987 *Canis (Dusicyon) avus*, Brumeister, 1864 (Carnivora, Canidae) en el Pleistoceno tardío y Holoceno de la Provincia de Buenos Aires. Aspectos sistemáticos y bioestratigráficos. *Ameghiniana* 24(3-4): 245–250.
- BERTA A.
1987a Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana Zoology, New Series* 39: 455–471.
- BERTA A.
1987b The sabercat *Smilodongracilis* and discussion of its relationship (Mammalia, Felidae, Smilodontini). *Bulletin of the Florida state museum, Biological Science* 31(1): 1–63.
- BIRD, J.
1993 Viajes y arqueología en Chile austral. Ediciones de la Universidad de Magallanes. Punta Arenas.
- BIRD, J. y M. BIRD
1937 Human artifacts in association with horses and sloth bones in southern South America. *Science* 86: 36–37.
- BOND, M., E.P. CERDEÑO y G. LÓPEZ
1995 Los ungulados nativos de América del Sur, en: M.T. ALBERDI, G. LEONE y E.P. TONNI (eds.), *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, pp. 259–275 (Madrid).
- BORRERO, L.A.
1997 La extinción de la megafauna en la Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 25: 89–102.
- BORRERO, L.A.
2009 The elusive evidence: The archaeological record of the South American extinct megafauna, en: G. HAYNES (ed.), *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*, pp. 145–168; Springer Science (Nueva York).
- BORRERO, L.A., J.L. LANATA y F. BORELLA
1988 Reestudiando huesos: nuevas consideraciones sobre sitios de Última Esperanza. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales* 18: 133–156.
- BORRERO, L.A., F.M. MARTIN y A. PRIETO
1997 La Cueva Lago Sofia 4, Última Esperanza: una madriguera de felino del Pleistoceno tardío. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 25: 103–122.
- BOSTELMANN, E., P. LÓPEZ, R. SALAS-GISMONDI y F. MENA
2011 First record of *Diabolotherium* cf. *nordeskioldi*, Kraglievich 1926, (Mammalia, Tardigrada, Megalonychidae), from the late Pleistocene of Chile. *Ameghiniana* 48(4): R146.
- BOULE, M. y A. THEVENIN
1920 Mammifères fossiles de Tarija. Paris: Soudier. 256 pp. (Mission Scientifique de Crequi-Montfort et Sénéchal de la Grange VII).

- BRANDONI, D., B.S. FERRERO y E. BRUNETTO
2010 *Myiodon darwini* Owen (Xenarthra, Mylodontinae) from the late Pleistocene of Mesopotamia, Argentina. Remarks on individual variability, paleobiology, paleobiogeography and paleoenvironment. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(5): 1547–1558.
- CABRERA, A.
1929 Una revisión de los mastodontes Argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 32: 61–144.
- CABRERA, A.
1932 Sobre los camélidos fósiles y actuales de la América austral. *Revista del Museo de la Plata* 33: 89–117.
- CABRERA, A.
1934 Los yaguarees vivientes y extinguidos de la América austral. *Notas Preliminares del Museo de la Plata* 2: 34–50.
- CABRERA, A.
1935 Sobre la osteología de *Palaeolama*. *Anales Museo Argentino de Ciencias Naturales, Paleontología de vertebrados* 66(38): 283–312.
- CABRERA, A.
1936 Las especies del género *Glossotherium*. *Notas Preliminares del Museo de La Plata* 5: 56–72.
- CANTO, J.
1991 Posible presencia de una variedad de *Smilodon* en el Pleistoceno tardío de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales* 20: 96–99.
- CARBONE, C., T. MADDOX, P.J. FUNSTON, M.G. MILLS, G.F. GREYER y B. VAN VALKENBURGH
2009 Parallels between playbacks and Pleistocene tar seeps suggest sociality in an extinct sabretooth cat, *Smilodon*. *Biology Letters* 5: 81–85.
- CÁRDENAS, M.
2006 Vegetación y clima postglacial en Última Esperanza, Patagonia sur de Chile. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, 78 pp.
- CÁRDENAS, M.
2008 Climate change, paleoindian and megafauna extinction in Southern Patagonia during the late Pleistocene. South American archaeology seminar, University London College, Institute of Archaeology.
- CARLINI, A. y G.J. SCILLATO-YANÉ
1999 Evolution of Quaternary xenarthrans (Mammalia) of Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 10: 149–175.
- CARLINI, A., D. BRANDONI y F. PUJÓS
2002 Una nueva especie de megaterio del Mio-Plioceno de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 39: 367–377.
- CARLINI, A., A.E. ZURITA, G.J. SCILLATO-YANÉ, A. MIÑO y A. LUTZ
2005 *Scelidodon* Ameghino (Tardigrada Scelidotheriinae) en el Lujanense (Pleistoceno tardío) de la Provincia de Corrientes. En: *Actas XVI Congreso Geológico Argentino*. La Plata, 255–260.
- CARTAJENA, M.I.
2001 Los conjuntos arqueofaunísticos del Arcaico temprano en la Puna de Atacama, Norte de Chile. Tesis Doctoral, Área de Historia y Cultura de la Universidad de Berlín, 189 pp.
- CARTAJENA, M.I., P. LÓPEZ e I. MARTÍNEZ
2010 New camelid (*Artiodactyla*: Camelidae) record of the late Pleistocene of Calama (Second Region, Chile): a morphological and morphometric discussion. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27(2): 197–212.
- CARTAJENA, M.I., P. LÓPEZ, P. CARABIAS, C. MORALES, G. VARGAS y C. ORTEGA
2013 First evidence of an underwater Final Pleistocene terrestrial extinct faunal bone assemblage from Central Chile (South America): Taxonomic and taphonomic analyses. *Quaternary International* 305: 45–55.
- CARTELLE, C. y G.A. BOHÓRQUEZ
1986 Presença de ossículos dérmicos em *Eremotherium laurillardii* (Lund) Cartelle y Bohórquez 1982 (Edentanta, Megatheriidae). *Iheringia, serie Geológica* 11: 9–14.
- CASAMIQUELA, R.
1967 Nota sobre los restos de desdentados fósiles (Mylodontidae, Scelidotheriinae) de Conchalí, suburbios de Santiago. *Revista Universitaria* 52: 127–135.
- CASAMIQUELA, R.
1968a Noticia sobre la presencia de *Glossotherium* (Xenarthra, Mylodontidae) en Chile central. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 1: 143–172.

- CASAMIQUELA, R.
1968b Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles chilenos. I. Los ciervos. La presencia de *Antifer* (= *Blastocerus*?) en el Pleistoceno superior. *Revista Universitaria* 53: 101–106.
- CASAMIQUELA, R.
1968c El celidodón de Conchalí y los desdentados sudamericanos. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 145: 5–11.
- CASAMIQUELA, R.
1969 Enumeración crítica de los mamíferos continentales Pleistocenos de Chile. *Rehue* 2: 143–172.
- CASAMIQUELA, R.
1969-70 Primeros documentos de la paleontología de vertebrados para un esquema estratigráfico y zoogeográfico del Pleistoceno de Chile. *Boletín de Prehistoria de Chile* 2: 65–73.
- CASAMIQUELA, R.
1972 Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles chilenos. II Los mastodontes. *Ameghiniana* 9(3): 193–208.
- CASAMIQUELA, R.
1976 Los vertebrados fósiles de Tagua-Tagua, Chile. En: I Congreso Geológico Chileno. Santiago, C87–C102.
- CASAMIQUELA, R.
1984 Critical catalogue of some Chilean fossil vertebrates. I. The deers: Complementary considerations on *Antifer* (*Antifer niemeyeri* n.sp.), the Pleistocene giant deer. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 41–50.
- CASAMIQUELA, R.
1999 The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 91–107.
- CASAMIQUELA, R. y G. CHONG
1974 Icnitas (Mammalia, Equidae?) en rocas del Plio-Pleistoceno de la costa Provincia de Antofagasta (Chile). En: *Actas I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Tucumán, 621–632.
- CASAMIQUELA, R. y T.D. DILLEHAY
1989 Vertebrate and invertebrate faunal analysis, en: T.D. DILLEHAY (ed.), *Monte Verde: A late Pleistocene settlement in Chile*, pp: 205-2010; Smithsonian Institution Press.
- CASAMIQUELA, R. y F. SEPÚLVEDA
1974 Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles chilenos. III. Los megaterioideos. Sobre *Megatherium medinae* Philippi. *Ameghiniana* 11(2): 97–123.
- CASAMIQUELA, R., J. MONTANÉ y R. SANTANA
1967 Convivencia del hombre con el mastodonte en Chile central. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural* 132: 1–6.
- CASAMIQUELA, R., J. SHOSHANI y T.D. DILLEHAY
1996 South American proboscidean: general introduction and reflections on Pleistocene extinctions, en: J. SHOSHANI y P. TASSY (eds.), *The Proboscidea. Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*, pp. 316–320; Oxford University Press (Oxford).
- CAVIGLIA, S.
1986 Nuevos restos de cánidos tempranos en sitios arqueológicos de Fuego- Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales* 16: 85–93.
- CHRISTIANSEN, P.
2007 Comparative bite forces and canine bending strength in feline and saberthoot felid: implication of predatory ecology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 151:423–437.
- CHRISTIANSEN, P. y J.M. HARRIS
2005 The body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology* 266: 369–384.
- CIONE, A.L. y E.P. TONNI
1995 Chronostratigraphy and ‘Land Mammals-Ages’: The Uquián Problem. *Journal of Paleontology* 69: 135–159.
- CIONE, A.L. y E.P. TONNI
1999 Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean area, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 23–52.
- CIONE, A.L., E.P. TONNI y L.H. SOIBELZON
2009 Did humans cause the late Pleistocene-early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas?, en: G. HAYNES (ed.), *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*, pp. 125–144 Springer Science (Nueva York).

- CIONE, A.L., E.P. TONNI, M. BOND, A. CARLINI, U. PARDIÑAS, G. SCILLATO-YANÉ, D. VERZI y M.VUCETICH
1999 Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7:53–59.
- CIONE, A.L., E.P. TONNI, M.S. BARGO, M. BOND, A.M. CANDELA, A. CARLINI, C. DESCHAMPS, M.T. DOZO, G. ESTEBAN, F.J. GOIN, C. MONTALVO, N. NASIF, J. NORIEGA, E. ORTÍZ-JAUREGUIZAR, R. PASCUAL, J.L. PRADO, M. REGUERO, G. SCILLATO-YANÉ, L. SOIBELZON, D. VERZI, E.C. VIEYTES, S.F. VIZCAÍNO y M.G. VUCETICH
2007 Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial* 11: 257–278.
- CUENCA ANAYA, J.
1992 El aparato locomotor de los Escelidoterios (Edentata, Mammalia) y su paleobiología. Tesis Doctoral, Facultad de ciencias Biológicas, Universidad Complutense, 539 pp.
- CUVIER, G.
1796 Notice sur le squelette d'une très grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent trouvé au Paraguay et déposé au cabinet d'histoire naturelle de Madrid. *Magasin Encyclopédique: ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts* 1: 303–310.
- DE IULIIS, G.
1996 A systematic review of the Megatheriinae (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). Tesis Doctoral, Department of Zoology, University of Toronto, 719 pp.
- DE IULIIS, G.
2006 Sobre la posición taxonómica de *Megatherium sundti* Philippi, 1893 (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). *Ameghiniana* 43(1): 161–169.
- DELSUC, F., F.M. CATZEFLIS, M.J. STANHOPE y E.J.P. DOUZERY
2001 The evolution of armadillos, anteaters and sloths, depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: Implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. *Proceedings of Royal Society of London, Biological Sciences* 268: 1605–1615.
- DIAMOND, J.
1989 Quaternary megafaunal extinctions: Variations on a theme by Paganini. *Journal of Archaeological Science* 16(2):167–175.
- DILLEHAY, T.D.
1997 Monte Verde: A late Pleistocene Settlement in Chile. The Archaeological Context and Interpretation. Smithsonian Institution Press (Washington).
- DOMEYKO, I.
1868 Algunas palabras sobre el terreno en que se hallan huesos de mastodonte en Chile. *Anales de la Universidad de Chile* 31(3): 369–374.
- EIZIRIK, E., J.H. KIM, M.P.G. MENOTTI-RAYMOND, J.R. CRAWSHAW, S.J. O'BRIEN. y W.E. JOHNSON
2001 Phylogeography, population history and conservation genetics of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Molecular Ecology* 10: 65–79.
- EMMONS, L.H.
1987 Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 271–283.
- ESTEBAN, G.
1996 Revisión de los Mylodontinae cuaternarios (Edentata, Tardigrada) de Argentina, Bolivia y Uruguay. *Sistemática, Filogenia, Paleobiología, Paleozoogeografía y Paleoecología*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Instituto Miguel Lillo, 235 p.
- FARIÑA, R. A. y S.F. VIZCAÍNO
1999 A century after Ameghino: the palaeobiology of the large Quaternary mammals of South America revisited. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 255–277.
- FARIÑA R.A., S.F. VIZCAÍNO y M.S. BARGO
1998 Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5: 87–108.

- FARIÑA, R.A., R.E. BLANCO y P. CHRISTIANSEN
2005 Swerving as the escape strategy of *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia; Litopterna). *Ameghiniana* 42(4): 751–760.
- FERANEC, R.S.
2003 Stable isotopes, hypsodonty, and the paleodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae): A morphological specialization creating ecological generalization. *Paleobiology* 29(2): 230–242.
- FERNÍCOLA, J.C., S.F. VIZCAÍNO y G. DE IULIIS
2009 The fossil mammals collected by Charles Darwin in South America during his travels on board the HMS Beagle. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64(1): 147–159.
- FERRETI, M.P.
2008 A review of South American proboscideans. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 44: 381–391.
- FERRETI, M.P.
2010 Anatomy of *Haplomastodon chimborazi* (Mammalia, Proboscidea) from the late Pleistocene of Ecuador and its bearing on the phylogeny and systematics of South American gomphotheres. *Geodiversitas* 32(4): 663–721.
- FICCARELLI, G., A. AZZAROLI, A. BERTLNI, M. COLTORTL, P. MAZZA, C. MEZZABOT, A. MORENO ESPLNOSA, L. ROOK y D. TORRE
1997 Hypothesis on the cause of extinction of the South American mastodonts. *Journal of South American Earth Sciences* 10(1): 29–38.
- FIGUEIRIDO, B y L.H. SOIBELZON
2009 Inferring palaeoecology in extinct tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) using geometric morphometrics. *Lethaia* 43(2): 209–222.
- FISCHER VON WALDHEIM, G.
1814 Zoognosia tabulis synopticis illustrata, in usum praelectionum Academiae Imperialis Medico- Chirurgicae Mosquensis Edita. Nicolai Sergeidis Vsevolozsky, Moscow, 3, Quadrupedum reliquorum, cetorum et monotrymatum descriptionem continens, xxiv+694 pp.
- FRASSINETTI, D.
1985 Restos de un mastodonte en Alto de Boroa y antecedentes de otros hallazgos en la Región de la Araucanía. *Boletín Museo Regional de la Araucanía* 2: 91–96.
- FRASSINETTI, D. y M.T. ALBERDI
2000 Revisión y estudio de los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae): *Cuvieronius hyodon*, Pleistoceno superior. *Estudios Geológicos* 56(3-4): 197–208.
- FRASSINETTI, D. y M.T. ALBERDI
2005 Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae), Pleistoceno superior. *Estudios Geológicos* 61: 101–107.
- FRASSINETTI, D. y V. AZCÁRATE
1974 Presencia de *Megatherium* en los alrededores de Santiago (Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 33: 35–42.
- FRASSINETTI, D. y P. SALINAS
1986 Nuevos hallazgos de mastodontes ocurridos en Chile. *Noticiero Mensual Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 311: 3–6.
- FUENZALIDA, H.
1936a. Los caballos fósiles encontrados en Chacabuco y otros con los cuales se relacionan. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 15: 47–62.
- FUENZALIDA, H.
1936b Noticia sobre los fósiles encontrados en la Hacienda Chacabuco, en Abril de 1929. *Revista Chilena de Historia Natural*, 40: 96–99.
- FUENZALIDA, H.
1963 Un *Megatherium* de Tarapacá. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural*, 79: 4–5, 8.
- GARCÍA, CH., R. LABARCA y P. LÓPEZ
2001 Paleambiente y mastodontes en la transición Pleistoceno-Holoceno en Chile central. *Gayana Botánica* 58(1): 60.

GARCÍA, CH.

2005 Análisis zooarqueológico de restos óseos de mastodonte (*Cuvieronius hyodon*) procedentes de Taguatagua 2, Chile Central. En: Actas XVI Congreso Nacional de Arqueología Chilena. Tomé, 529–536.

GAUDIN, T.J.

2004 Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. Zoological Journal of the Linnean Society 140(2): 255–305.

GAY, C.

1847a I. Proboscideos, in: Historia Física y Política de Chile. Zoología 1. Mamíferos: 136–138. Paris.

GAY, C.E

1847b. III. Solipedos, in: Historia Física y Política de Chile. Zoología 1. Mamíferos: 141–148. Paris.

GELFO, J.N., P. LÓPEZ e I. MARTÍNEZ

2008 Una manada de *Macrauchenia* (Litopterna, Mammalia) del Pleistoceno tardío de Kamac Mayu, Calama II Región, Chile. En: Actas III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén, p. 110

GERVAIS, P.

1867 Sur une nouvelle collection d'ossements fossiles de Mammifères recueillie par M. Fr. Seguin dans la confederation Argentine. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 65, 281 pp.

GRAHAM, R.W. y E.L. LUNDELIUS

1984 Coevolutionary Disequilibrium and Pleistocene extinctions, en: P. MARTIN. y R.G. KLEIN (eds.), Quaternary extinctions: A prehistoric revolution, pp. 223–249; University of Arizona Press (Tucson).

GONYEA, W.J.

1976 Behavioral implications of saber-toothed felid morphology. Palaeobiology 2: 332–342.

GONZÁLEZ B.A., R.E. PALMA, B. ZAPATA y J.C. MARÍN

2006 Taxonomic and biogeographic status of guanaco *Lama guanicoe* (Artiodactyla, Camelidae). Mammal Review 36: 157–178.

GROSJEAN, M., J.F.N.VAN LEEUWEN, W.O. VAN DER KNAAP, M.A. GEYH, B. AMMANN, W. TANNER, B. MESSERLI y H. VEIT

2001 A 22,000 ¹⁴C year BP sediment and pollen record of climate change from Laguna Miscanti (23°S), northern Chile. Global and Planetary Change 28(1–4): 35–51.

GUÉRIN, C. y M. FAURE

1999 *Palaeolama (Hemiauchenia) niedae* nov. sp., nouveau camelidae du nordeste brésilien et sa place parmi les lamini d'Amérique du Sud. Geobios 32 (4): 620–659.

GUÉRIN, C. y M. FAURE

2004a *Scelidodon piauense* nov. sp., nouveau Mylodontidae Scelidotheriinae (Mammalia, Xenarthra) du Quaternaire de la région du parc national Serra da Capivara (Piauí, Brésil). Comptes Rendus Palevol 3: 35–42.

GUÉRIN, C. y M. FAURE

2004b *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia, Litopterna) de la région de São Raimundo Nonato (Piauí, Nordeste brésilien) et la diversité des Macraucheniiidae pléistocènes. Geobios 37: 516–535.

GUTHRIE, R.D.

1984 Mosaics, allelochemicals and nutrients. An ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinction, en: P. MARTIN. y R.G. KLEIN (eds.), Quaternary extinctions: A prehistoric revolution, pp. 259–298; University of Arizona Press (Tucson).

HARRISON, S y N. GLASSIER

2011 Quaternary Glaciation of Chile. Development in Quaternary Sciences 15:739–756.

HAYNES, G.

1991 Mammoths, mastodons, and elephants: Biology, behavior, and the fossil record. Cambridge University Press. 413 pp. (Nueva York)

HEUSSER, C.J.

1983 Quaternary pollen record from Laguna de Tagua Tagua, Chile. Science 219: 1429–1432.

HEUSSER, C.J., L.A. BORRERO y J.A. LANATA

1992 Late glacial vegetation at Cueva del Mylodon. Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales 21: 97–102.

HOFFSTETTER, R.

1950 Algunas observaciones sobre los caballos fósiles de América del Sur. *Amerhippus* gen. nov. Boletín Informaciones Científicas Nacionales 3: 426–454.

- HOFFSTETTER, R.
1952 Les mammifères Pléistocènes de la République de l'Equateur. Mémoires Société Géologique de France 31(66): 1–391.
- HOFFSTETTER, R. y R. PASKOFF
1966 Présence des genres *Macrauchenia* et *Hippidion* dans la faune Pléistocène du Chili. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2^e Série 38: 476–490.
- HUYBERS, P.
2007 Glacial variability over the last two million years: an extended depth-derived agemodel, continuous obliquity pacing, and the Pleistocene progression. Quaternary Science Reviews 26: 37–55.
- JACKSON, D., C. MÉNDEZ y R. SEGUEL
2003 Late-Pleistocene human occupation on the semiarid coast of Chile: A Comment. Current Research in the Pleistocene 20: 35–37.
- JACKSON, D., C. MÉNDEZ, R. SEGUEL, A. MALDONADO y G. VARGAS
2007 Initial occupation of the Pacific coast of Chile during Late Pleistocene times. Current Anthropology 48(5): 725–731.
- KADWELL, M., M. FERNÁNDEZ, H. STANLEY, R. BALDI, J.C. WHEELER, R. ROSADIO y W. BRUFORD
2001 Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. Proceedings of Royal Society of London, Biological Series 268: 2575–2584.
- KRAGLIEVICH, L.
1923 Descripción de dos cráneos y otros restos del género *Pliomorphus* Ameghino procedentes de la Formación Entrerriana de las barrancas del río Paraná. Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires 33: 1–56.
- KRAGLIEVICH, L.
1928 *Myiodon darwini* Owen es la especie genotipo de *Myiodon* Owen. Physis 9: 169–185.
- KRAGLIEVICH, L.
1934 Contribución al conocimiento de *Myiodon darwini* Owen y especies afines. Revista del Museo de La Plata 34: 225–292.
- KURTÉN, B. y L. WERDELIN
1990 Relationship between North and South American *Smilodon*. Journal of Vertebrate Palaeontology 10(2): 158–169.
- L'HEUREUX, G.L.
2008 El estudio arqueológico del proceso coevolutivo entre las poblaciones humanas y las poblaciones de guanaco en Patagonia meridional y norte de Tierra del Fuego. BAR International Series 1751, 275 pp. (Oxford).
- LABARCA, R.
2003 Relación hombre-mastodonte en el semiárido chileno: el caso de Quebrada Quereo (IV Región, Coquimbo). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile 52: 151–175.
- LABARCA, R.
2009 El yacimiento paleontológico “Kamac Mayu”: tafonomía y procesos de formación en el Cuaternario kárstico de la cuenca de Calama (Región de Antofagasta-Chile). Ameghiniana 46(1): 3–16.
- LABARCA, R. y P. LÓPEZ
2006 Los mamíferos finipleistocénicos de la Formación Quebrada Quereo: (IV Región-Chile): biogeografía, bioestratigrafía e inferencias paleoambientales. Mastozoología Neotropical 13(1): 89–101.
- LABARCA, R. y A. PRIETO
2009 Osteometría de *Vicugna vicugna* Molina, 1782 en el Pleistoceno final de Patagonia meridional chilena: Implicancias paleoecológicas y biogeográficas. Revista del Museo de Antropología 2: 127–140.
- LABARCA, R. y A. ALCARAZ
2011 Presencia de *Antifer ultra* (= *Antifer niemeyeri*) en el Pleistoceno tardío – Holoceno temprano de Chile central (30–35°S). Andean Geology 38 (1): 156–170.
- LABARCA, R. y M.T. ALBERDI
2011 An updated taxonomic view on the family Gomphotheriidae (Proboscidea) in the final Pleistocene of south central Chile. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 262(1): 43–57.
- LABARCA, R., P. LÓPEZ y CH. GARCÍA
2005 Interacción entre hombre y fauna extinguida en la transición Pleistoceno-Holoceno en Chile centro-sur: una revisión. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile 54: 115–127.

- LABARCA, R.F. FUENTES y F. MENA
2008 Los conjuntos faunísticos pleistocénicos de Cueva las Guanacas (Región de Aisén, Patagonia chilena): Alcances taxonómicos y tafonómicos. *Magallania* 36(2): 123–142.
- LABARCA, R., M. PINO y O. RECABARREN
2013 Los Lamini (Cetartiodactyla: Camelidae) extintos del yacimiento de Pilauco (Norpatagonia chilena): aspectos taxonómicos y tafonómicos preliminares. *Estudios Geológicos* 69(2): 255–269
- LATCHAM, R.
1929 Los mastodontes chilenos. *Revista de Educación* 6: 423–432.
- LATORRE, C.
1998 Paleontología de mamíferos del Alero Tres Arroyos 1, Tierra del Fuego, XII Región, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales* 26: 77–90.
- LATORRE, C., P.I. MORENO, G. VARGAS, A. MALDONADO, R. VILLA-MARTÍNEZ, J.J. ARMESTO, C. VILLAGRÁN, M. PINO, L. NÚÑEZ y M. GROSJEAN
2007 Late Quaternary environments and palaeoclimate, en: W. GIBBONS, y T. MORENO (eds.), *The Geology of Chile*, pp. 309–328; London Geological Society Press (London).
- LISIECKI, L. y M. RAYMO
2005 A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography* 20 PA103. doi:10.1029/2004PA001071
- LIU, F.G.R., M.M. MIYAMOTO, N.P. FREIRE, P.Q. ONG, M.R. TENNANT, T.S. YOUNG y K.F. GUGEL
2001 Molecular and morphological supertrees for eutherian (placental) mammals. *Science* 291: 1786–1789.
- LÓPEZ, P.
2005 Tafonomía en la costa meridional del norte semiárido de Chile (IV región). Alcances culturales y paleoecológicos hacia el Pleistoceno final en la Comuna de Los Vilos (31° latitud S). Tesis de Pregrado, Departamento de Ciencias Sociales de la Universidad de Chile, 215 pp.
- LÓPEZ, P.
2007 Tafonomía de los mamíferos extintos del Pleistoceno tardío de la costa meridional del semiárido de Chile (IV Región-32° latitud S). Alcances culturales y paleoecológicos. *Chungara* 39(1): 69–86.
- LÓPEZ, P.
2009 El mundo perdido de Patagonia central: Una aproximación tafonómica al estudio de los mamíferos extintos del sitio Baño Nuevo 1 (XI Región-Chile), en: P. LÓPEZ, M.I. CARTAJENA, CH. GARCÍA y F. MENA. (eds.), *Zoarqueología y tafonomía del confin del mundo. Monografías arqueológicas N°1*, pp.115–133; Universidad Internacional SEK-Chile, Facultad de Estudios del Patrimonio Cultural, Área de Arqueología.
- LÓPEZ, P. y M.I. CARTAJENA
2006 Hallazgos de mastodonte (Mammalia, Proboscidea) y un camélido extinto (Mammalia, Artiodactyla) en la comuna de Marchihue (VI Región). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 25: 72–78.
- LÓPEZ, P. y R. LABARCA
2004 Informe del material paleontológico del sitio Kamac Mayu (Calama II Región): análisis taxonómico y tafonómico. Informe preparado para Nawel Consultores.
- LÓPEZ, P. y R. LABARCA
2005 *Macrauchenia* (Liptoptera), *Hippidion* (Perissodactyla), Camelidae y Edentata en Calama (II Región): Comentarios taxonómicos y tafonómicos. *Noticiero Mensual del Museo Historia Natural, Chile* 355: 7–10.
- LÓPEZ, P., D. JACKSON y D. JACKSON
2005a Presencia del género *Palaeolama* Gervais (Artiodactyla, Camelidae) en el extremo meridional del semiárido de Chile. *Boletín del Museo de Historia Natural, Chile* 54: 129–140.
- LÓPEZ, P., I. MARTÍNEZ, R. LABARCA y D. JACKSON
2005b Registro de *Hippidion*, Canidae, Camelidae y Edentata en el sector de Ojo de Opaque, Calama, II Región. *Noticiero Mensual del Museo Historia Natural, Chile* 356: 22–26.
- LÓPEZ, P., M.I. CARTAJENA, R. LABARCA, M.T. ALBERDI y J.L. PRADO
2007 Extinct faunal remains in exokarstic deposits from the late Pleistocene in Calama (II Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 24: 175–177.
- LÓPEZ, P., O. ROJAS, P. MANSILLA, L. OLIVARES e I. MARTÍNEZ
2010 Mamíferos extintos del Pleistoceno de la Cuenca de Calama (Segunda Región, Chile). Nuevos registros y viejas colecciones. *Treballs de Museu de Geologia de Barcelona* 17: 11–25.

- LÓPEZ-ARANGUREN, D.
1930 Camélidos fósiles argentinos. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 109: 15–35: 97–126.
- LUCAS, S. Y G. ALVARADO
2010 Fossil proboscidea from the upper Cenozoic of Central America: Taxonomy, evolutionary, paleobiogeographic significance. *Revista geológica de América Central* 42: 9–42.
- LYDEKKER, R.
1886 Descriptions of three Species of *Scelidotherium*. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 491–498.
- MADSEN O., M. SCALLY, C.J. DOUADY, D.J. KAO, R.W. DEBRY, R. ADKINS, H.M. AMRINE, M.J. STANHOPE, W.W. DE JONG y M.S. SPRINGER
2001 Parallel adaptative radiations into two major clades of placental mammals. *Nature* 409: 610–614.
- MALDONADO, A., C. MÉNDEZ, P. UGALDE, D. JACKSON, R. SEGUEL y C. LATORRE
2010 Early Holocene climate change and human occupation along the semiarid coast of north-central Chile. *Journal of Quaternary Science* 25(6): 985–988.
- MARIN, J.C., B. ZAPATA, B. GONZÁLEZ, C. BONACIC, J.C. WHEELER, C. CASEY, M. BRUFORD, E. PALMA, E. POULIN, M.A. ALLIENDE y A. SPOTORNO
2007 Sistemática, taxonomía y domesticación de alpacas y llamas: nueva evidencia cromosómica y molecular. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 121–140.
- MARKGRAF, V.
1985 Late Pleistocene faunal extinctions in southern Patagonia. *Science* 228 (4703): 1110–1112.
- MARSHALL, L.G. y T. SEMPERE
1991 The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 12(3/4): 631–652.
- MARSHALL, L.G., A. BERTA, R. HOFFSTETTER, R. PASCUAL, M. BOMBIN y A. MONES
1984 Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata, Memoire Extraordinaire*: 1–76.
- MARTIN, F.M.
2008 Bone-crunching felids at the end of the Pleistocene in Fuego-Patagonia, Chile. *Journal of Taphonomy* 6(3–4): 337–372.
- MARTIN, F.M.
2013 Tafonomía y paleoecología de la Transición Pleistoceno – Holoceno en Fuego-Patagonia. Interacción entre humanos y carnívoros y su importancia como agentes en la formación del registro fósil. Ediciones de la Universidad de Magallanes.
- MARTIN, F.M., A. PRIETO, M. SAN ROMÁN, F. MORELLO, F. PREVOSTI, P. CÁRDENAS y L.A. BORRERO
2004 Late-Pleistocene megafauna at Cueva del Puma, Pali-Aike lava field, Chile. *Current Research in the Pleistocene* 21: 101–103.
- MARTIN, F.M., M. SAN ROMÁN, F. MORELLO, D. TODISCO, F.J. PREVOSTI, F.J. y L.A. BORRERO
2013 Land of the ground sloths: Recent research at Cueva Chica, Ultima Esperanza, Chile. *Quaternary International* 305: 56–66.
- MARTIN, P.
1967 Prehistoric overkill, en: P. MARTIN y H.E. WRIGHT (eds.), *Pleistocene extinction: search for a cause*, pp. 75–120; Yale University Press.
- MARTIN, P.
1984 Prehistoric overkill: The global model, en P. MARTIN y R.G. KLEIN (eds.), *Quaternary extinctions: A prehistoric revolution*, pp. 235–403; University of Arizona Press (Tucson).
- MARTINIC, M.
1996 La Cueva del Milodón: Historia de los hallazgos y otros sucesos. Relación de los estudios realizados a lo largo de un siglo (1895–1995). *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 24: 43–80.
- MASSONE, M.
1987 Los cazadores paleoindios de Tres Arroyos (Tierra del Fuego). *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 17: 47–60.
- MASSONE, M.
2004 Los cazadores después del hielo. Colección de Antropología 7, Centro de Investigación Barros Arana. Ediciones de la Dirección de Archivos y Museos (DIBAM).

MAZZANTI, D.L. y C.A. QUINTANA

1997 Asociación cultural entre fauna extinguida en el sitio arqueológico de Cueva Tixi, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Española de Antropología Americana* 27: 11–21.

MCAFEE, R.K.

2009 Reassessment of the cranial characters of *Glossotherium* and *Paramylodon* (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 155(4): 885–903.

MCCALL, S., V. NAPLES y L. MARTIN

2003 Assessing behaviour in extinct animals: Was *Smilodon* social? *Brain Behavioural Evolution* 61: 159–164.

MCCULLOCH, R.D., M.J. BENTLEY, R.S. PURVES, N.R.J. HULTON, D.E. SUGDEN y C.M. CLAPPERTON

2000 Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, southern South America. *Journal of Quaternary Science* 15 (4): 409–417.

MCDONALD, G.H.

1987 A Systematic review of the Plio-Pleistocene Scelidotherinae group sloth (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). Tesis Doctoral, University of Toronto, 478 pp.

MCDONALD, G.H. y D. PEREA

2002 The large Scelidothere *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3): 677–683.

MCDONALD, G.H., C.R. HARRINGTON y G. DE IULIIS

2000 The ground sloth *Meagalonyx* from Pleistocene deposits of the Old Crow Basin, Yukon, Canadá. *Artic* 53(3): 213–220.

MCFADDEN, B.

1997 Pleistocene horses from Tarija, Bolivia, and validity of the genus *Onohippidium* (Mammalia: Equidae). *Journal of vertebrate Paleontology* 17(1): 199–218.

MCFADDEN, B. y B. SHOCKEY

1997 Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleontology* 23 (1): 77–100.

MCFADDEN, B., T.E. CERLING, J.M. HARRIS y J.L. PRADO

1999 Ancient latitudinal gradients of C3/C4 grasses interpreted from stable isotopes of the new world Pleistocene horses. *Global Ecology and Biogeography* 8: 137–149.

MCKENNA, M.C. y S.K. BELL

1997 Classification of Mammals above the species level, i-xii. 631 pp. Columbia University Press (Nueva York).

MENA, F. y T. STAFFORD

2006 Contexto estratigráfico y fechación directa de esqueletos humanos del Holoceno temprano en Cueva Baño Nuevo (Patagonia Central, Chile). En: *Actas II Simposio Internacional del Hombre Temprano en América*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, 139–154.

MENEGAZ, A.

2000 Los camélidos y cérvidos del cuaternario del sector bonaerense de la Región Pampeana. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, 211 pp.

MENEGAZ, A. y E. ORTIZ-JAUREGUIZAR

1995 Los Artiodáctilos, en: M.T ALBERDI, G. LEONE y E.P. TONNI (eds.), *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, pp. 311–337; Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC (Madrid).

MENEGAZ, A., F. GOIN y E. ORTÍZ-JAUREGUÍZAR

1989 Análisis morfológico y morfométrico multivariado de los representantes fósiles y vivientes del género *Lama* (Artiodactyla, Camelidae). Sus implicancias sistemáticas, biogeográficas, ecológicas y biocronológicas. *Ameghiniana* 26(3–4): 153–172.

MENGONI-GOÑALONS, G.L.

1987 Modificaciones culturales y animales en los huesos de los niveles inferiores del sitio Tres Arroyos 1 (Tierra del Fuego, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales* 17: 61–66.

- MENGGONI-GOÑALONS, G.L. y H.D. YACOBACCIO
2006 The domestication of South American camelids: a view from the South-Central Andes, en: M.A. ZEDER, D. BRADLEY, E. ESMHWILLER y Y.B. SMITH (eds.), Documenting domestication: New genetic and archaeological paradigms, pp. 228–244; University of California Press (Berkeley).
- MERCERAT, A.
1899 Sur le *Neomylodon listai* Ameghino. Comunicaciones del Museo Nacional de Buenos Aires 1: 155–157.
- MESSINEO, P.G. y G.G. POLITIS
2006 The Campo Laborde site: New evidence for the Holocene survival of Pleistocene megafauna in the Argentine Pampas. Paper presented in the 10th International Conference of International Council for Archaeozoology. México.
- MILLER, G.S.
1924 A second instance of the development of rodent-like incisors in on Artiodactyl. Proceedings of the United States National Museum 66(8): 1–4.
- MIÑO-BOILLINI, A.R. y A.A. CARLINI
2009 The Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Phyllophaga, Xenarthra) from the Ensenadan–Lujanian Stage/Ages (early Pleistocene to early-Middle Pleistocene–early Holocene) of Argentina. Quaternary International 210: 93–101.
- MIÑO-BOILLINI, A.R., J.O. CHIESA, N.P. LUCERO, A.E. ZURITA y A.A. CARLINI
2007 Los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la Provincia de San Luis, Argentina. En: Resúmenes de la Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Corrientes. 16R.
- MIOTTI, L. y M. SALEMME
1999 Biodiversity, taxonomic richness and specialists-generalists during late Pleistocene/early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, Southern South America). Quaternary International 53/54: 53–68.
- MOL, D., P.J.H. VAN BREE y G.H. MCDONALD
2003 De Amsterdamse collectie fossielen uit de Grot van Ultima Esperanza (Patagonie, Zuid-Chili). Grondboor & Hamer 2: 26–31.
- MOLINA, G.I.
1782 Saggio sulla storia naturale del Chile. Bologna: S. Tommaso d'Aquino 367 pp.
- MONTANÉ, J.
1968 Primera fecha radiocarbónica de Tagua-Tagua. Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural 139: 11.
- MOORE D, M.
1978 Post-glacial vegetation in the South American territory of the giant ground sloth, *Myiodon*. Botanical Journal Linnean Society 77: 177–202.
- MORENO, P., L.G. MARSHALL y P. SALINAS
1991 Mamíferos Pleistocenos del norte y centro de Chile en su contexto geográfico: una síntesis. En: VI Congreso Geológico Chileno. Santiago, 670–673.
- MORENO, P., C. VILLAGRÁN, P.A. MARQUET y L.G. MARSHALL
1994 Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. Revista Chilena de Historia Natural 67: 487–502.
- MOTHÉ, D., L.S. AVILLA, M. COZZUOL y G.R. WINCK
2011 Taxonomic revision of the Quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American lowlands. Quaternary International 276–277: 2–7.
- MOTHÉ, D., L. AVILLA. y M. COZZUOL
2012 The South American gomphotheres (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae): Taxonomy, Phylogeny, and Biogeography. Journal of Mammal Evolution 20: 23–32.
- MURPHY W.J., E. EIZIRIK, W.E. JOHNSON, Y.P. ZHANG, O.A. RYDERK y S.J. O'BRIEN
2001 Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. Nature 409: 614–618.
- NABEL P., A.L. CIONE y E.P. TONNI
2000 Environmental changes in the Pampean area of Argentina at the Matuyama–Brunhes (C1r–C1n) chron boundary. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 162: 403–412
- NAMI, H.G.
1987 Cueva del Medio: perspectivas arqueológicas para la Patagonia austral. Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas 17: 73–106.

- NAMI, H.G. y A. MENEGAZ
1991 Cueva del Medio: aportes para el conocimiento de la diversidad faunística hacia el Pleistoceno-Holoceno en la Patagonia Austral. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 20: 117–132.
- NAMI, H.G. y T. NAKAMURA
1995 Cronología radiocarbónica con AMS de hueso procedentes de sitio Cueva del Medio (Última Esperanza, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 23: 125–133.
- NAVARRO, X.
2000 Informe sobre el sitio del Lago Natri. Consejo de Monumentos Nacionales.
- NORDENSKIÖLD, E.
1996[1900]. Observaciones y descubrimientos en cuevas de Última Esperanza en Patagonia Occidental. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 24: 99–124.
- NOWELL K. y P. JACKSON
1996 Wild cats: status survey and conservation action plan. Cats Specialist Group. Switzerland.
- NOWAK, R.M. y J.L. PARADISO
1991 Walker's mammals of the world, Vol. II. Fifth Edition. John Hopkins University Press (Baltimore).
- NÚÑEZ, L., J. VARELA. y R. CASAMIQUELA
1983 Ocupación Paleoindio en Quereo. Reconstrucción multidisciplinaria en el territorio semiárido de Chile. Universidad del Norte, Antofagasta 131 p.
- NÚÑEZ, L., J. VARELA. y R. CASAMIQUELA
1987 Ocupación paleoindio en el centro-norte de Chile: Adaptación circunlacustre en las tierras bajas. *Estudios Atacameños* 8: 142–185.
- NÚÑEZ, L., J. VARELA, R. CASAMIQUELA, V. SCHIAPPACASSE, H. NIEMEYER y C. VILLAGRÁN
1994a Cuenca de Taguatagua en Chile: el ambiente del Pleistoceno superior y ocupaciones humanas. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 503–519.
- NÚÑEZ, L., J. VARELA, R. CASAMIQUELA y C. VILLAGRÁN
1994b Reconstrucción multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, centro de Chile. *Latin American Antiquity* 5: 99–118.
- NÚÑEZ, L., M. GROSJEAN y M.I. CARTAJENA
2005 Ocupaciones humanas y paleoambientes en la Puna de Atacama. Editorial Taraxcum, 484 pp.
- OLIVER, C.
1919 Contribución a la paleontología chilena. Sobre el *Equus curvidens* Owen. *Revista Chilena de Historia Natural* 23: 6–11.
- OLIVER, C.
1926 Lista preliminar de los mamíferos fósiles de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 30: 144–156.
- OLIVER, C.
1927 Las condiciones biológicas de la fauna vertebrada de Chile en la era Cenozoica. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 1: 68–79.
- OLIVER, C.
1930 Algunos comentarios sobre mastodontes chilenos. *Revista Universitaria* 15(8): 886–893.
- OLIVER, C.
1934 Los hallazgos de restos de caballos fósiles de Chile. *Revista Universitaria* 19(4): 541–553.
- OLIVER, C.
1935 Mamíferos fósiles de Chile. Adiciones y correcciones a una lista preliminar. *Revista Chilena de Historia Natural* 39: 297–304.
- ORELLANA, M.
1965 Informe de la primera fase del proyecto arqueológico Río Salado. *Antropología* 3: 81–117.
- ORLANDO, L., D. MALE, M.T. ALBERDI, J.L. PRADO, A. PRIETO, A. COOPER y C. HÄNNI
2008 Ancient DNA clarifies the evolutionary history of the American late Pleistocene equids. *Journal of Molecular Evolution* 66(5): 533–538.
- ORLANDO, L., J.L. METCALF, M.T. ALBERDI, M. TELLES-ANTUNES, D. BONJEAN, M. OTTE, F.M. MARTIN, V. EISENMANN, M. MASHKOUR, F. MORELLO, J.L. PRADO, R. SALAS-GISMONDI, B.J. SHOCKEY, P.J. WRINN, S.K. VASIL'EV, N.D. OVODOV, M.I. CHERRY, B. HOPWOOD, D. MALE, J.J. AUSTIN, C. HÄNNI y A. COOPER
2009 Revising the recent evolutionary history of Equids using ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Science* 106 (51): 21754–21759.

- ORTÍZ-JAUREGUIZAR, E. y G.A. CLADERA
2006 Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environment* 66: 498–532.
- OSBORN, H.F.
1923 New subfamily, generic and specific stages in the evolution of the Proboscidea. *American Museum Novitates* 99: 1–4.
- OSBORN, H.F.
1926 Additional new genera and species of the mastodontoid proboscidea. *American Museum Novitates* 238: 1–16.
- OWEN, R.
1839 Fossil Mammalia, en, C.R. DARWIN (ed.), *Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitz-Roy, during the years 1832 to 1836* 1(2-3), pp 41–80.
- PARDIÑAS, U.F.J., D.E.UDRIZAR-SAUTHIER, A.A.CARLINI, I. BORRERO y J. SALAZAR-BRAVO
2008 ¿El último Tardígrado de la Patagonia? En: III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén, 191.
- PASCUAL, R. y E. ORTÍZ-JAUREGUÍZAR
2007 The Gondwanan and South American episodes: Two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. *Journal of Mammal Evolution* 14(2): 75–137.
- PASCUAL, R., E.J. ORTEGA HINOJOSA, D. GONDAR y E.P. TONNI
1965 Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonaerense. *Comisión Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Anales* 6: 165–193.
- PASKOFF, R.
1971 Edad radiométrica del mastodonte de Los Vilos. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural* 177: 11.
- PAULA COUTO, C.
1979 *Tratado de paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 599 pp.
- PEROVIC, P. y M. HERRÁN
1998 Distribución del jaguar *Panthera onca* en las Provincias de Jujuy y Salta, noroeste de Argentina. *Mastozoología Neotropical* 5(1): 47–52.
- PHILIPPI, R. A.
1893 Vorläufige Nachricht tiber fossile Saugethierknochen von Ulloma, Bolivia. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 45: 87–96.
- PINO, M.
2008 (Ed.). *Pilauco: un sitio complejo del Pleistoceno tardío, Osorno, Norpatagonia chilena*. Universidad Austral de Chile. Valdivia.
- POLITIS, G.G., J.L. PRADO y R.P. BEUKENS
1995 The human impact In Pleistocene-Holocene extinctions, en: E. JOHNSON (ed.), *South America-The Pampean Case. Ancient Peoples and Landscapes*, pp. 187- 205; Museum of Texas Tech University (Texas).
- POLITIS, G., E. JOHNSON, M. GUTIÉRREZ y W.T. HARTWELL
2003 Survival of Pleistocene fauna: New radiocarbon dates on organic sediments from La Moderna (Pampean region, Argentina). en: L. MIOTTI, M. SALEMME y N. FIEGENHEIMER (eds.), *Where the south winds blow: Ancient evidence of Paleo South Americans*, pp. 45–50; Center for the Study of the First Americans (Texas A&M)
- POMI, L.H. y F. PREVOSTI
2005 Sobre el status sistemático de *Felis longifrons* Burmeister, 1866 (Carnivora: Felidae). *Ameghiniana* 42(2): 489–494.
- PRADO, J.L. y M.T. ALBERDI
1994 A quantitative review of the horse *Equus* from South America. *Paleontology* 37: 459–481.
- PRADO, J.L. y M.T. ALBERDI
2008 A cladistic análisis among trilophodont gomphotheres (Mammalia, Proboscidea) with especial attention to the South American genera. *Paleontology* 51(4): 903–915.
- PRADO, J.L., M.T. ALBERDI y G. GÓMEZ
2002 Late Pleistocene gomphotheres (Proboscidea) from the Arroyo Tapalqué locality (Buenos Aires, Argentina) and their taxonomic and biogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 225(2): 275–296.

- PRADO, J.L., M.T. ALBERDI, B. SÁNCHEZ y B. AZANZA
2003 Diversity of the Pleistocene gomphoterids (Gomphotheriidae, Proboscidea) from South America. *Deinsea* 9: 347–363.
- PRADO, J.L., M.T. ALBERDI, B. AZANZA, B. SÁNCHEZ y D. FRASSINETTI
2005 The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from South America. *Quaternary International* 126–128: 21–30.
- PREVOSTI, F.J.
2010 Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a “total evidence” approach. *Cladistics* 26(5): 456–481.
- PREVOSTI, F. y F.M. MARTIN
2013 Paleoeology of the mammalian predator guild of Southern Patagonia during the latest Pleistocene: Ecomorphology, stable isotopes, and Taphonomy. *Quaternary International* 305: 74–84.
- PREVOSTI, F. y S.F. VIZCAÍNO
2006 Paleoeology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 51(3): 407–422.
- PREVOSTI, F., SOIBELZON, L., PRIETO, A., SAN ROMÁN, M. y MORELLO, F.
2003 The southernmost bear: *Paracotherium* (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) in the latest Pleistocene of Southern Patagonia, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(3): 709–712.
- PREVOSTI, F.J., F.M. MARTIN y M. MASSONE
2013 First record of *Smilodon* Lund (Felidae: Machairodontinae) in Tierra del Fuego Island (Chile). *Ameghiniana* 50(6): 605–610.
- PRIETO, A.
1991 Cazadores tempranos y tardíos en la Cueva 1 del Lago Sofía. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales* 20: 75–96.
- PRIETO, A. y J. CANTO
1997 Presencia de un lamoide atípico en cueva Lago Sofía 4 (Última Esperanza) y Tres Arroyos (Tierra del Fuego) región de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 25: 147–150.
- PRIETO, A., R. LABARCA y V. SIERPE
2010 Presence of *Smilodon populator* Lund (Carnivora, Felidae, Machairodontinae) in the late Pleistocene of southern Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 83 (2): 299–307.
- PUJÓS, F.
2000 *Scelidodon chiliensis* (Xenarthra, Mammalia) Du pleistocene terminal de “Pampa de los Fósiles” (nord-Pérou). *Quaternaire* 11(3–4): 197–206.
- PUJÓS, F.
2006 *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of the Peruvian and the phylogenetic relationship of the megatheriines. *Paleontology* 49(2): 285–306.
- PUJÓS, F.
2008 Paleogeographic repartition and anatomical adaptations in Peruvian Megatheriine ground sloths (Edentata: †Megatherioidea), en: S.F. VIZCAÍNO y J. LOUGHRY (eds.), *The Biology of the Xenarthra*, pp. 56–63; University Press of Florida.
- PUJÓS, F. y R. SALAS
2004 A systematic reassessment and paleogeographic review of fossil Xenarthra from Peru. *Bulletin de l’Institut Français d’Etudes Andines* 33: 331–378.
- PUJÓS, F., G. DE IULIIS, C. ARGOT y L. WERDELIN
2007 A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149(2): 179–235.
- RECABARREN, O.
2007 Análisis de restos óseos de gomfoterios del área comprendida entre los 39° 39’ y 42° 49’ S, centro - sur de Chile. Tesis de Pregrado, Escuela de Ciencias, Universidad Austral de Chile, 54 pp.
- REED, E.C.
1903 El elefante chileno. *El Sur*, 6 de Octubre 1903, Año XXI, N° 7740:1. Concepción.
- RINCÓN, A.
2006 A first record of the Pleistocene saber-toothed cat *Smilodon populator* Lund, 1842 (Carnivora: Felidae: Machairodontinae) from Venezuela. *Ameghiniana* 43(2): 499–501.

- RINDERKNECHT, A.
2000 La presencia de osteodermos en las extremidades posteriores de *Glyptodon clavipes* Owen, 1839 (Mammalia: Cingulata). *Ameghiniana* 37(3): 369–373.
- ROJAS, O., P. LOPEZ e I. MARTÍNEZ
2012 Nostas sobre un hallazgo de *Megatherium* sp., (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae) en el curso inferior del Río Salado (Región de Antofagasta, Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 61: 75–84
- ROTH, S.
1899 El mamífero misterioso de la Patagonia *Grypotherium domesticum*. II. Descripción de los restos encontrados en la Caverna de Última Esperanza. *Revista del Museo de La Plata* 9: 421–453.
- SAGREDO, E.
2007 Geomorfología, estratigrafía y geocronología de la última terminación glacial en Última Esperanza (51°S): Implicancias paleoecológicas y paleoclimáticas. Tesis de Magíster, Departamento de Ciencias de la Universidad de Chile, 150 p.
- SAINT-ANDRÉ, P.A. y G. DE IULIIS
2001 The smallest and most ancient representative of the genus *Megatherium* Cuvier, 1796 (Xenarthra, Tardigrada, Megatheriidae), from the Pliocene of the Bolivian Altiplano. *Geodiversitas* 23: 625–645.
- SALAS, R., M. STUCCHI y T. DEVIRES
2003 The presence of plio-pleistocene *Palaeolama* sp. (Artiodactyla: Camelidae) on the southern coast of Perú. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines* 32(2): 347–359.
- SALAS, R., M. URBINA y T. DEVIRES
2004 Los mamíferos de Quebrada el Jahuay (Arequipa, Perú): Fauna típica del Pleistoceno de la costa peruana. En: *Actas XII Congreso Peruano de Geología*. Lima, 525–528.
- SALMI, M.
1955 Additional information of the findings in the Mylodon Cave at Ultima Esperanza. *Acta Geographica* 14(19): 314–333.
- SALINAS, P., J.A. NARANJO y L.G. MARSHALL
1991 Nuevos restos del perezoso gigante (Megatheriidae, *Megatherium medinae*) de la Formación Chiuchiu, cuenca del río Loa, Calama, Norte de Chile. En: VI Congreso Geológico Chileno. Antofagasta, 306–309.
- SAN ROMÁN, M., A. PRIETO y F. MORELLO
2000 Cueva de los Chingues (Parque Nacional Pali Aike), Magallanes, Chile. Historia natural y cultural I. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 28: 125–146.
- SÁNCHEZ, B., J.L. PRADO y M.T. ALBERDI
2004 Feeding ecology, dispersal and extinction of South American gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology* 30(1): 146–163.
- SÁNCHEZ, B., J.L. PRADO y M.T. ALBERDI
2006 Ancient feeding, ecology, and extinction of Pleistocene horses from the Pampean Region, Argentina. *Ameghiniana* 43: 427–436.
- SAXON, E.C.
1976 La prehistoria de Fuego-Patagonia: colonización de un hábitat marginal. *Anales del Instituto de la Patagonia* 7:63–73.
- SCHERER, C.S.
2009 Os Camelidae Lamini (Mammalia, Artiodactyla) do Pleistoceno da América do Sul: Aspectos taxonômicos e filogenéticos. Tesis de Doctorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 460 pp.
- SCHERER, C.S., J. FERIGOLO, A.M. RIBEIRO y C. CARTELLE
2007 Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the pleistocene of southern Brazil. *Revista brasileira de paleontologia* 10(1): 35–52.
- SCILLATO-YANÉ, G.
1976 Sobre algunos restos de *Mylodon* (?) *listai* (Edentata, Tardigrada) procedentes de la cueva “Las Buitreras”. *Relaciones* 10: 309–312.
- SCILLATO-YANÉ, G.
1977 Octomylodontinae: nueva Subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo, mandíbula de *Octomylodon robertoscagliani* n. sp., procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (edad Chasicuense, Plioceno temprano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”* 2(5): 123–140.

- SCILLATO-YANÉ, G, A. CARLINI, S. VIZCAÍNO y E. ORTÍZ JAUREGUÍZAR
 1995 Los xenarthros, en: M.T. ALBERDI, G. LEONE y E.P. TONNI (eds.), Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental, pp. 183-209; Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC (Madrid)
- SEVFE, I.
 1912 Die Fossilen Pierde Südaemrikas. Swenka Vetensk. Akademiens 48(6): 1–185.
- SLATER, G.J., O. THALMANN, J.A. LEONARD, R.M. SCHWEIZER, K.P. KOEPFLI, J.P. POLLINGER, N.J. RAWLENCE, J.J. AUSTIN, A. COOPER y R.K. WAYNE
 2009 Evolutionary history of the Falklands wolf. *Current Biology* 19(20): R937– R938.
- SMITH WOODWARD, A.
 1900 On some remains of *Grypotherium (Neomyiodon) listai* and associated mammals from a cavern near Consuelo Cove, Last Hope Inlet, Patagonia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 5: 64–79.
- SOIBELZON, L.H.
 2004 Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de América del Sur. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6(1): 107–133.
- SOIBELZON, L.H. y F. PREVOSTI
 2007 Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur, en: G.X. PONS y D. VICENS (eds.), Geomorfología Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló, pp. 49-68; Monografies de la Societat de Història Natural de Balears 14.
- SOIBELZON, L.H., E.P. TONNI y M. BOND
 2005 The fossil record of the South American Short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South America Earth Sciences* 20: 105–113.
- STERN, C.H., P. MORENO, R. VILLA-MARTÍNEZ, E. SAGREDO, A. PRIETO y R. LABARCA
 2011 Evolution of ice-dammed proglacial lakes in Última Esperanza, Chile: implications from the late-glacial R1 eruption of Reclús volcano, Andean Austral Volcanic Zone. *Andean Geology* 38(1): 82–97.
- TAMAYO, M. y D. FRASSINETTI
 1980 Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 37: 323–405.
- TAUBER, A.
 1999 Hallazgo de una vicuña en el Pleistoceno de la Provincia de Córdoba. *Ameghiniana* 36(1): 55–62.
- TAVERA, J.
 1978 Noticia sobre el hallazgo de material de cornamenta de cérvido en depósito Cuaternario (Pleistoceno) de Pudahuel. *Comunicaciones Departamento de Geología Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas Universidad de Chile* 23: 26–29.
- THERRIEN, F.
 2005 Feeding behaviour and bite force of sabretoothed predators. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145: 393–426.
- TREJO, V. y D. JACKSON
 1998 Cánidos patagónicos: identificación taxonómica de mandíbulas y molares del sitio arqueológico Cueva Baño Nuevo-1 (Alto Ñirehuao, XI Región). *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 26: 181–194.
- UBILLA, M. D. PEREA, C. GOSO AGUILAR y N. LORENZO
 2004 Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114: 129–142.
- VALERO-GARCÉS, B., B. JENNY, M. RONDANELLI, A. DELGADO-HUERTAS, S. BURNS, H. VEIT y A. MORENO
 2005 Palaeohydrology of Laguna de Tagua Tagua (34°30' S) and moisture fluctuations in Central Chile for the last 46 000 yr. *Journal of Quaternary Science* 20 (7-8): 625–641.
- VIZCAÍNO, S.F., M.A. ZÁRATE, M.S. BARGO y A. DONDAS
 2001 Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Buenos Aires Province, Argentina) and their probable builders, en: S.F. VIZCAÍNO, R.A. FARIÑA y C. JANIS (eds.), Biomechanics and Paleobiology of Vertebrates, 157–169; *Acta Paleontologica Polonica, Special Issue* 46.
- VIZCAÍNO, S.F., M.S. BARGO y G.H. CASSINI
 2006 Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biological features in fossil xenarthrans *Ameghiniana* 43(1): 11–26.

- WAYNE, R.K., E. GEFFEN, D.J. GIRMAN, K.P. KOEPFLI, L.M. LAU y C.R. MARSHALL
1997 Molecular systematics of the Canidae. *Systematic Biology* 46(4): 622–653.
- WEBB, S.D.
1991 Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17(3): 266–280.
- WEBB, S.D. y F.G. STEHLI
1995 Selenodont Artiodactyla (Camelidae and Cervidae) from the Leisey Shell Pits, Hills Borough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37(19): 621–643.
- WEINSTOCK, J., E. WILLERSLEV, A.SHER, W. TONG, S. HO, D. RUBENSTEIN, J. STORER, J., BURNS, L. MARTIN, C. BRAVI, A. PRIETO, D. FROESE, E. SCOTT, L. XULONG y A. COOPER
2005 Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the New World: A molecular perspective. *Plos Biol* 3(8): e241.
- WEINSTOCK, J., B. SHAPIRO, A. PRIETO, J.C. MARÍN, B.A. GONZÁLEZ, P. GILBERT, M. THOMAS y E. WILLERSLEV
2009 The late Pleistocene distribution of vicuñas (*Vicugna vicugna*) and the “extinction” of the gracile llama (“*Lamagracilis*”): New molecular data. *Quaternary Science Reviews* 28(15–16): 1369–1373.
- WHEELER, J.C.
1995 Evolution and present situation of the South-American Camelidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 52: 271–295.
- WOODBURNE, M.O., A.L. CIONE y E.P. TONNI
2006 Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange, en: O. CARRANZA-CASTAÑEDA y E.H. LINDSAY (eds.), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*, pp. 73–101; Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias, Publicación Especial 4.
- WROE, S., C. MCHENRY y J. THOMASON
2005 Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society B*: 1–7.
- WYMAN, J.
1855 Fossil Mammals, en: J.M. GILLIS (ed.), *The U.S. Naval Astronomical Expeditions to the Southern Hemispheres during the years 1849-50-51-52*, pp. 275–281.
- ZRZAVÝ, J. y V. ŘIČÁNKOVÁ
2004 Phylogeny of recent Canidae (Mammalia, Carnivora): relative reliability and utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Scripta* 33: 311–33.
- ZUNINO, G.E., O.B. VACCARO, M. CANEVARI y A.L. GARDNER
1995 Taxonomy of the genus *Lycalopex* (Carnivora: Canidae) in Argentina. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 108: 729–747.

MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL
PUBLICACION OCASIONAL

- Nº 1 (1963). Catálogo de las arañas chilenas de las familias de la división Metarachnae. 32 p. Allan F. Archer.
- Nº 2 (1963). Informe sobre el descubrimiento de un área arqueológica. 16 p. Emil de Bruyne.
- Nº 3 (1963). Dos Nuevos Cerambícidos Chilenos (Coleoptera-Cerambycidae). 8 p. Miguel Cerda G.
- Nº 4 (1963). Fototipos, una Valiosa Documentación Científica en el Estudio de las Plantas. 18 p. Carlos Muñoz P.
- Nº 5 (1964). Homenaje a Don Ricardo E. Latham 1868-1943. 41 p. Humberto Fuenzalida V., Eugenio Pereira E., Tomás Lago y Grete Mostny G.
- Nº 6 (1965). El "Catálogo de los Lepidópteros de Chile" del Dr. Emilio Ureta Rojas. 15 p. Vicente Pérez D'A.
- Nº 7 (1965). El género *Garthia* Donoso-Barros & Vanzolini y los geckos Gimnodactílicos afines. 8 p. Roberto Donoso-Barros.
- Nº 8 (1965). Distribución de las tortugas en Sudamérica. 14 p. Roberto Donoso-Barros.
- Nº 9 (1965). Los afloramientos plantíferos de "El Arrayán", inmediaciones de Santiago. 8 p. Humberto Fuenzalida V.
- Nº 10 (1966). Termes citados para Chile. 11 p. Rodio Guzmán S.
- Nº 11 (1966). Dos nuevos *Gonatodes* de Venezuela. 32 p. Roberto Donoso-Barros.
- Nº 12 (1967). Notas sobre ofidios colectados por el Dr. Emilio Ureta en la Amazonía Boliviana. 8 p. Roberto Donoso-Barros.
- Nº 13 (1972). Revisión de 1a subfamilia Oxypeltinae (Coleoptera, Cerambycidae). 10 p. Miguel Cerda G.
- Nº 14 (1972). Morfometría del lago Riñihue (Prov. de Valdivia, Chile). 14 p. José N. Arenas.
- Nº 15 (1973). Acerca de la posible función de bacterias agarolíticas del erizo blanco *Loxechinus albus* (Mol.). 8 p. Patricio García-Tello y Ana María Baya.
- Nº 16 (1973). Desarrollo intracapsular de *Concholepas concholepas* (Bruguíere) (Gastropoda-Muricidae). 16 p. Carlos Gallardo S.
- Nº 17 (1975). Diccionario de sitios arqueológicos de Chile Central. 96 p. Rubén Stehberg L.
- Nº 18 (1975). Osteología de *Pygidium aerolatum* Valenciennes. 1848 (Peces Siluriformes, Trichomycteridae). 12 p. Gloria Arratia E y Augusto Chang G.
- Nº 19 (1975). Osteocráneo de *Nematogenys inermis* Guichenot, 1848 y consideraciones acerca de la primitividad del género (Peces Siluriformes, Trichomycteridae). 7 p. Gloria Arratia F. y Augusto Chang G.
- Nº 20 (1975). Organogénesis de la rana chilena *Calyptocephalella caudiververa* (Amphibia, Leptodactylidae). 29 p. Boris Jorquera y Emilio Pugin.
- Nº 21 (1975). Peces de Chile. Lista sistemática. 20 p. Nibaldo Bahamonde N. y Germán Pequeño R.
- Nº 22 (1976). Lista de Cormófitos acuáticos de la región valdiviana. 12 p. Carlos Ramírez G., Madalena Romero A. y Magaly Riveros G.
- Nº 23 (1976). La Fortaleza de Chena y su relación con la ocupación incaica de Chile Central. 50 p. Rubén Stehberg L.
- Nº 24 (1978). Estudio florístico y vegetacional del Parque Nacional Tolhuaca (Malleco-Chile). 23 p. Carlos Ramírez G.
- Nº 25 (1978). Petroleum possibilities of the Darwin's Navidad Formation near Santiago, Chile. 31 p. Giovanni O. Cecioni.
- Nº 26 (1978). Estudio poblacional de *Mus musculus* silvestre en Santiago, Chile. 12 p. Jaime E. Péfaur, Fabián Jaksic y José L. Yáñez.
- Nº 27 (1978). Historia Natural de *Octodon degus* Molina (Rodentia, Octodontidae). 11 p. José Yáñez y Fabián Jaksic.
- Nº 28 (1979). Acción depredadora de aves silvestres en cultivos de arroz de la provincia de Talca. 11 p. Patricio Drouilly, Roberto Montecinos y Carlos Muñoz C.
- Nº 29 (1979). La clorofila "a" como indicador de la biomasa presente en dos estuarios y un lago de Chile Central, 10 p. Sergio Cabrera-Silva.
- Nº 30 (1979). Algunos Copépodos de América del Sur, 13 p. Bernard H. Dussart.
- Nº 31 (1980). Diccionario de Sitios Arqueológicos de Araucanía. 209 p. Rubén Stehberg.
- Nº 32 (1980). Catálogo de los Tipos de Insecta depositados en la colección del Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile). 45 p. Ariel Camousseight M.
- Nº 33 (1981). El uso medicinal y alimenticio de plantas nativas y naturalizadas en Chile. 91 p. Mélica Muñoz S., Elizabeth Barrera M. e Inés Meza P.
- Nº 34 (1981). Géneros de peces de aguas continentales de Chile. 108 p. Gloria Arratia F.
- Nº 35 (1981). El complejo prehispánico Aconcagua en la Rinconada de Huechún. 87 p. Rubén Stehberg L.
- Nº 36 (1981). Estudio sobre discriminación y clasificación de poblaciones prehispánicas del N-O-Argentino. 60 p. José A. Cocilovo.

- Nº 37 (1982). Bibliografía escogida y comentada sobre mamíferos fósiles de Chile. 24 p. Daniel Frassinetti C.
- Nº 38 (1982). Primer Encuentro Nacional de Mastozoólogos. Talca, 7-9 noviembre 1980. Actas. 237 p. Coordinación y Edición Daniel Frassinetti C. y José Yáñez V.
- Nº 39 (1983). Nombres folclóricos y usos de la flora de la isla Quinchao, Chiloé. 58 p. Carolina Villagrán, Inés Meza, Erika Silva y Nelda Vera.
- Nº 40 (1984). Catálogo de la colección de hongos de Rolf Singer. 43 p. Elizabeth Barrera M.
- Nº 41 (1984). Descripción y análisis interpretativo de un sitio arcaico temprano en la quebrada de Camarones. 194 p. Virgilio Schiappacasse F. y Hans Niemeyer F.
- Nº 42 (1985). *Hoplosphyrum griseus* (Philippi) y *Microgryllus pallipes* Philippi, dos especies de grillos escamosos en Chile (Insecta: Grylloptera: Gryllidae: Mogoplistinae). 54 p. Madeleine Lamborot Ch.
- Nº 43 (1986). Catálogo crítico de los tipos reptiles conservados en el Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Chile. 23 p. Juan Carlos Ortiz y Herman Núñez.
- Nº 44 (1989). Tipos de Aves en el Museo Nacional de Historia Natural: Catálogo crítico. 31 p. Juan C. Torres-Mura y Marina L. Lemus.
- Nº 45 (1989). Cladóceros y Copépodos, límnicos en Chile y su distribución geográfica. Lista sistemática. 48 p. Rosario Ruiz L. y Nivaldo Bahamonde N.
- Nº 46 (1992). Origen de las especies por medio de la deriva natural o la diversificación de los linajes a través de la conservación y cambio de los fenotipos ontogénicos. 48 p. Humberto Maturana R. y Jorge Mpodozis M.
- Nº 47 (1993). Catálogo colección de peces depositada en el Museo Nacional de Historia Natural de Chile. 224 p. Roberto Meléndez C., Oscar Gálvez H. y Augusto Cornejo C.
- Nº 48 (1993). Las especies de Curculionioidea (Insecta: Coleoptera) de interés agrícola en Chile. 79 p. Mario Elgueta D.
- Nº 49 (1994). Introducción a los insectos del Orden Psocoptera en Chile. 26 p. Ariel Camousseight y Timothy R. New.
- Nº 50 (1996). Autoecología comparada de dos especies de lagartijas de Chile Central. 59 p. Herman Núñez.
- Nº 51 (1997). Helechos de Juan Fernández, 104 p. Elizabeth Barrera M.
- Nº 52 (1998). El sitio agroalfarero temprano de la Granja: un aporte desde la perspectiva arqueobotánica. 66 p. M. Teresa Planella O. y M. Blanca Tagle A.
- Nº 53 (1999). La colección de Carlos José Bertero depositada en el Herbario del Museo Nacional de Historia Natural. 84 p. Mélica Muñoz S.
- Nº 54 (1999). Catálogo de Orthoptera (Insecta) de Chile. 60 p. Mario Elgueta, Ariel Camousseight y Carlos S. Carbonell.
- Nº 55 (2000). Catálogo de la colección de musgos antárticos depositada en el Museo Nacional de Historia Natural de Chile. 56 p. Elizabeth Barrera.
- Nº 56 (2000). Colección Max Uhle: Expedición a Calama 1912. 49 p. Eliana Durán, María F. Kangiser y Nieves Acevedo.
- Nº 57 (2001). Colección de Cefalópodos del Museo Nacional de Historia Natural: Catálogo de especies de aguas chilenas. 86 p. Marco Antonio Vega P., Sergio Letelier y Esteban Carreño P.
- Nº 58 (2003). Distribución estacional de Cladóceros y Copépodos en el lago Rapel, Chile central. 58 p. Rosario Ruiz L. y Nivaldo Bahamonde N.
- Nº 59 (2005). Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae). Taxonomía, Sistemática y Evolución. 486 p. Daniel Pincheira-Donoso y Herman Núñez
- Nº 60 (2006). Epidermis foliar de árboles chilenos. 90 p. Elizabeth Barrera M. e Inés Meza P.
- Nº 61 (2009). Biobibliografía 1980-2008 Museo Nacional de Historia Natural.
- Nº 62 (2012). Caverna Piuquenes: aproximaciones a las adaptaciones humanas al medio cordillerano del Aconcagua. Pleistoceno Tardío al Holoceno Medio (11.500-7.500 AP). 217 p. Rubén Stehberg, José F. Blanco, Rafael Labarca, Gloria Rojas, Eugenio Aspillaga y Carolina Belmar.