



Revista Chilena de Historia Natural

ISSN: 0716-078X

editorial@revchilhistnat.com

Sociedad de Biología de Chile

Chile

ACOSTA HOSPITALECHE, CAROLINA; CANTO, JHOANN
Primer registro de cráneos asignados a *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae)
procedentes de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Tardío), Chile
Revista Chilena de Historia Natural, vol. 78, núm. 3, 2005, pp. 489-495
Sociedad de Biología de Chile
Santiago, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=369944275010>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Primer registro de cráneos asignados a *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae) procedentes de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Tardío), Chile

First record of skulls assigned to *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae) from the Bahía Inglesa Formation (Middle-Late Miocene), Chile

CAROLINA ACOSTA HOSPITALECHE¹ & JHOANN CANTO²

¹División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, 1900 La Plata, Argentina;
e-mail: acostacaro@museo.fcnym.unlp.edu.ar

²Sección Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787,
Santiago, Chile; e-mail: jcanto@paleontologica.org

RESUMEN

Los cráneos de los Spheniscidae (como los de todas las aves), aunque escasos en el registro paleontológico, muestran importantes caracteres a nivel taxonómico. Hasta el momento se conocían solo seis cráneos en todo el mundo: *Paraptenodytes antarctica* y una nueva especie de Spheniscidae procedentes de las Formaciones Gaiman (Mioceno Temprano) y Puerto Madryn (Mioceno Tardío) de Argentina, respectivamente; *Spheniscus megaramphus* y *S. urbinai* de la Formación Pisco (Mioceno Tardío) de Perú, *Marplesornis novaezealandiae* del Plioceno de Nueva Zelanda y un resto de Spheniscidae cf *Spheniscus* procedente de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Tardío). De esta última unidad provienen cinco restos craneanos recientemente descubiertos en la localidad de Caldera (Región de Atacama, Chile), los cuales fueron descritos y asignados preliminarmente a *Palaeospheniscus*. Estos materiales constituyen el primer registro de cráneos para la especie y significan un importante aporte al conocimiento de la avifauna fósil de Chile y en particular de la Formación Bahía Inglesa.

Palabras clave: Spheniscidae, *Palaeospheniscus*, Mioceno Medio-Tardío, Formación Bahía Inglesa, Chile.

ABSTRACT

Although the skulls of the Spheniscidae are unusual in the paleontologic record, they show important features useful in the systematics of the group, as well as in the rest of the birds. Until now, fossil occurrences were restricted to six skulls: *Paraptenodytes antarctica* and one new species from the Gaiman Formation (Early Miocene) and Puerto Madryn Formation (Late Miocene) of Argentina, respectively; *Spheniscus megaramphus* and *S. urbinai* from the Pisco Formation (Late Miocene), Perú; *Marplesornis novaezealandiae* from New Zealand (Pliocene); and Spheniscidae cf. *Spheniscus* from the Bahía Inglesa Formation (Middle-Late Miocene), Chile. Five new materials have been exhumed from this last unit. These skulls, which come from the Caldera locality (Region of Atacama, Chile), have been preliminarily assigned to *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae), constituting the first skulls described for this species. We made an important contribution to the knowledge of the fossil avifauna of Chile and particularly of the Bahía Inglesa Formation.

Key words: Spheniscidae, *Palaeospheniscus*, Middle-Late Miocene, Bahía Inglesa Formation, Chile.

INTRODUCCIÓN

Los Sphenisciformes constituyen un Orden de aves en el cual la totalidad de las especies son acuáticas marinas y presentan fuertes adaptaciones al buceo. Sus primeros restos fósiles corresponden al Paleoceno Tardío de Isla Seymour, Antártida¹ (Tambussi et al. en prensa) y se encuentran ampliamente distribuidos en los

sedimentos terciarios del Hemisferio Sur, presentando una alta diversidad y abundancia.

La totalidad de las especies actuales se encuentran reunidas en la subfamilia Spheniscinae,

1 TAMBUSSI CP, MA REGUERO, S MARENSSI & S SANTILLANA (2002) The earliest known penguin and the evolution of spheniscid size. Actas del Primer Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Santiago, Chile: Resumen 53.

mientras que los fósiles se clasifican en cuatro subfamilias según Simpson (1946) o en tres según Marples (1952), quien incluye a los *Anthropornithinae* en los *Palaeudyptinae*. Los *Paraptenodytinae*, conocidos para el Eoceno Tardío-Oligoceno Temprano de Patagonia, Mioceno Temprano y Mioceno Tardío Temprano de la Patagonia, Argentina (Tonni 1980, Acosta Hospitaleche 2003, 2004), y el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano de Chile; los *Palaeospheniscinae*, conocidos para el Mioceno Temprano de Patagonia (Tonni 1980, Acosta Hospitaleche 2004), el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano de Chile² y el Mioceno Medio de Perú (Acosta Hospitaleche & Stucchi 2005); los *Anthropornithinae* citados para Nueva Zelanda y Antártida (Simpson 1946, Ando 2003); y finalmente los *Palaeudyptinae*, representados en el Mioceno de Australia (Simpson 1970) y Eoceno de Antártida (Tambussi et al. en prensa) y Nueva Zelanda (Fordyce & Jones 1990).

El carácter fragmentario del registro paleontológico ha provocado que la diagnosis de estas Subfamilias, así como la de la mayoría de las especies extintas se haya basado en los caracteres presentes en el húmero y en el tarsometatarso (Simpson 1946). Los cráneos de los *Spheniscidae* (como los de todas las aves), aunque escasos en el registro paleontológico, exhiben importantes caracteres a nivel taxonómico³. Por este motivo, la sistemática de las formas extintas se ha basado en los húmeros y los tarsometatarsos. Hasta el momento solo se conocían cráneos fósiles asignados a *Paraptenodytes antarctica* Moreno y Mercerat, 1891 (Simpson 1946) y *Spheniscidae* nov. gen y sp procedentes de las Formaciones Gaiman del Mioceno Temprano y Puerto Madryn del Mioceno Tardío⁴, respectivamente; *Spheniscus*

megaramphus Stucchi, Urbina y Giraldo, 2003 (Stucchi et al. 2003) y *S. urbinai* Stucchi, 2002 de la Formación Pisco del Mioceno Tardío (Stucchi 2002); *Marplesornis novaezealandiae* (Marples, 1960) del Plioceno de Nueva Zelanda (Marples 1960) y un resto de *Spheniscidae* cf. *Spheniscus* Brisson, 1760 procedente de la Formación Bahía Inglesa del Mioceno Tardío-Plioceno Temprano (Walsh & Hume 2001).

Se dan a conocer en este trabajo cinco nuevos restos craneanos procedentes de la Formación Bahía Inglesa (Fig. 1) que han sido asignados preliminarmente al género *Palaeospheniscus* Moreno y Mercerat, 1891.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales aquí descritos se encuentran depositados en el Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) de Santiago. Como materiales de comparación directa se consultaron los cráneos de las especies actuales y fósiles de las colecciones argentinas del Museo de La Plata (MLP), Museo de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) de Buenos Aires y Museo Paleontológico Egidio Feruglio de Trelew (MEF).

Las descripciones de los materiales se efectuaron empleando la terminología de Baumel & Witmer (1993) y las medidas, expresadas en milímetros, fueron tomadas con un Calibre Vernier.

La sistemática empleada sigue la propuesta de Acosta Hospitaleche (2004) y para el establecimiento de las edades se utilizó la Geología de la Carta de Caldera (Godoy et al. 2003).

GEOLOGÍA DEL ÁREA

La formación Bahía Inglesa fue definida por Rojo⁵, indicando a Caldera (Fig. 1) como su localidad tipo y fue posteriormente enmendada por Marquardt⁶. Los sedimentos marinos que la componen son portadores de una amplia variedad de fósiles de vertebrados. Estas secuencias sedimentarias afloran en forma discontinua entre la franja costera de Caldera por el norte (27°00'S) y la desembocadura de la quebrada Totoral por el sur (28°00'S).

² ACOSTA HOSPITALECHE C, O FRITIS, C TAMBUSI & A QUINZIO (2002) Nuevos restos de pingüinos (Aves: Spheniscidae) en la Formación Bahía Inglesa (Mioceno superior - Plioceno inferior) de Chile. Actas del Primer Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Santiago, Chile Resumen 16.

³ ACOSTA HOSPITALECHE C & G GASPARINI (2004) Análisis multivariado de caracteres cuantitativos craneanos en Spheniscidae (Aves, Sphenisciformes). Reunión de Comunicaciones de la Asociación Argentina de Paleontología, Diamante, 2004. Ameghiniana 41: 4R.

⁴ COZZUOL MA, C TAMBUSI & J NORIEGA (1993) Un pingüino (Aves: Spheniscidae) de la Formación Puerto Madryn (Mioceno Medio) en Península Valdés, Chubut, Argentina, con importantes implicancias filogenéticas. Décimas Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. La Plata, Ameghiniana 30: 327-328.

⁵ ROJO M (1985) Un aporte al conocimiento del Terciario marino: Formación Bahía Inglesa. Actas del Cuarto Congreso Geológico Chileno 1: 514-533.

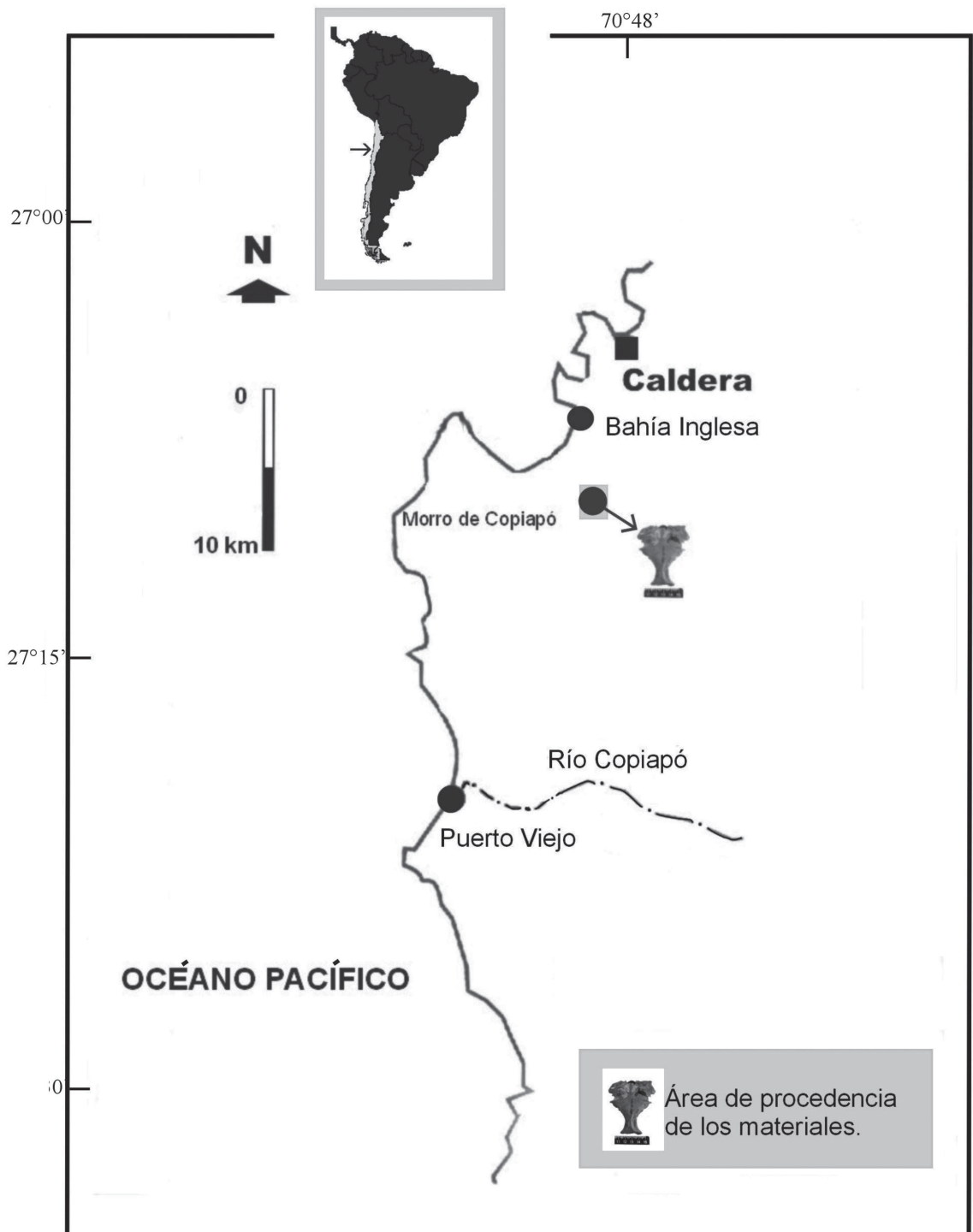


Fig. 1: Mapa de ubicación.

Location map.

Predominan las litofacies de coquinas, areniscas y fangolitas, que incluyen diatomitas, fosforitas y cenizas retrabajadas. Las coquinas son de espesores cercanos a un metro, y generalmente están intercaladas con bancos de arena y guijarros. Su estructura es arenosa a conglomerádica, de color blanco amarillento y presentan material de *Ostrea* Sacco, 1897, *Chlamys* Röding, 1798 y *Balanus* da Costa, 1778. Los estratos de areniscas se presentan en bancos métricos masivos o con estratificación plana y cruzada en artesa. Pueden variar en una granulometría de fina a gruesa, así como de colores grises a pardo verdosas. La malacofauna es abundante, con frecuente bioturbación atribuida a poliquetos y bivalvos. También se registran contenidos variables de foraminíferos y abundantes restos de vertebrados (Long 1993, Walsh & Hume 2001, Walsh & Naish 2002).

Los materiales fósiles se han conservado en una matriz compuesta mayoritariamente por fosforita, la que se presenta en el sector de Bahía Inglesa, tanto en forma de depósitos mantiformes constituidos por capas decimétricas, así como depósitos asociados con sistemas de canales, los que son de distribución local (Rojo 1983).

La edad asignada a esta Formación, en base a estudios de paleomalacología, micropaleontología y relaciones estratigráficas, correspondería al Mioceno Medio a Plioceno Temprano, (Herm 1969, Marquardt 1999, Marquardt et al. 2000, Marchant et al. 2000⁶, Godoy et al. 2003). Los registros de *Globigerina bulloides* (D'Orbigny 1826) y *Neoglobobulimina pachyderma* (Ehremberg, 1861) permiten asignar una edad máxima de Mioceno Medio, mientras que la presencia de *Globigerina calida* (Parker, 1962) y *G. crassaformis* (Galloway & Wissler, 1927) permiten ubicar el techo de la secuencia en el Plioceno temprano. También una datación K-Ar

en biotita de una capa cinerítica ubicada hacia el techo de una de las sucesiones, en el sector de El Valle arrojó una edad de $7,6 \pm 1,3$ Ma (Mioceno Tardío). Los restos fósiles proceden de estratos bajo esta línea de datación, por lo que son preliminarmente asignados a una edad comprendida entre Mioceno Medio a tardío (Godoy et al. 2003).

PALEOAMBIENTE

Los datos micropaleontológicos permiten interpretar esta unidad como una zona caracterizada por ambientes litorales a neríticos. Los foraminíferos béntonicos indican profundidades de hasta 150 m (Marchant 2000). De acuerdo a la microfauna se evidencia un predominio de periodos de aguas subantárticas, interrumpidos por eventos más cálidos en el Mioceno Medio y alrededor de los 6 Ma. Los depósitos de fosfatos y diatomitas señalan un ambiente de surgencia litoral de aguas profundas ricas en nutrientes (Marchant et al. 2000).

Las areniscas que se interdigitan con coquinas en la desembocadura del río Copiapó (al sur del área de recolección de los materiales), han sido interpretadas como pertenecientes a un delta proximal con influencia marina (Marchant et al. 2000).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Orden Sphenisciformes Sharpe, 1891; Familia Spheniscidae Bonaparte, 1831; Subfamilia Palaeospheniscinae Simpson, 1946; Palaeospheniscinae cf. *Palaeospheniscus* Moreno y Mercerat, 1891.

Materiales: cráneos carentes de la región rostral: SGO-PV 1013 y SGO-PV 1063 colectados por uno de los autores (JC), SGO-PV 1022 colectado por Martín Chávez, SGO-PV 1035 colectado por Alejandro Marchini, SGO-PV 1036, colectado por Mario Suárez y SGO-PV 1054, colectado por Carlos Larraín.

Procedencia: sector central de la zona denominada Fosforita (27°09'11" S, 70°52'35" O) de la localidad de Caldera, Región de Atacama, Chile. Formación Bahía Inglesa. Mioceno Medio-Tardío (Godoy et al. 2003).

Descripción: su tamaño es apenas mayor al de *S. magellanicus* (Forster 1781) y mucho

⁶ MARQUARDT C, N BLANCO, E GODOY, A LAVENU, L ORTLIEB, M MARCHANT & N GUZMÁN (2000). Estratigrafía del Cenozoico superior en el área de Caldera (26°45'-28° S). Actas del Noveno Congreso Geológico Chileno 2: 588-592.

⁷MARCHANT M, C MARQUARDT, N BLANCO & E GODOY (2000) Foraminíferos del área de Caldera (26°45'-28° S) y su utilización como indicadores cronoestratigráficos del Neógeno. Actas del Noveno Congreso Geológico Chileno, 5: 499-503.

menor al de *Spheniscus urbinai* y *S. megaramphus*. (Tabla 1) Las cristae nuchalis temporalis son oblicuas y convergen hacia la crista nuchalis sagitalis como en *Spheniscus*, mientras que en *Paraptenodytes* Ameghino, 1891 son paralelas a la crista nuchalis transversa y en *Pygoscelis* Wagler, 1832, *Aptenodytes* Miller, 1778, *Eudyptula* Bonaparte, 1856 y *Eudyptes* Vieillot, 1816, no alcanzan la línea media. La crista nuchalis sagitalis presenta mayor extensión que en *S. magellanicus* y *S. humboldti*. Fossa temporalis más amplia que en *Spheniscus* pero de similar configuración, profundizándose caudalmente.

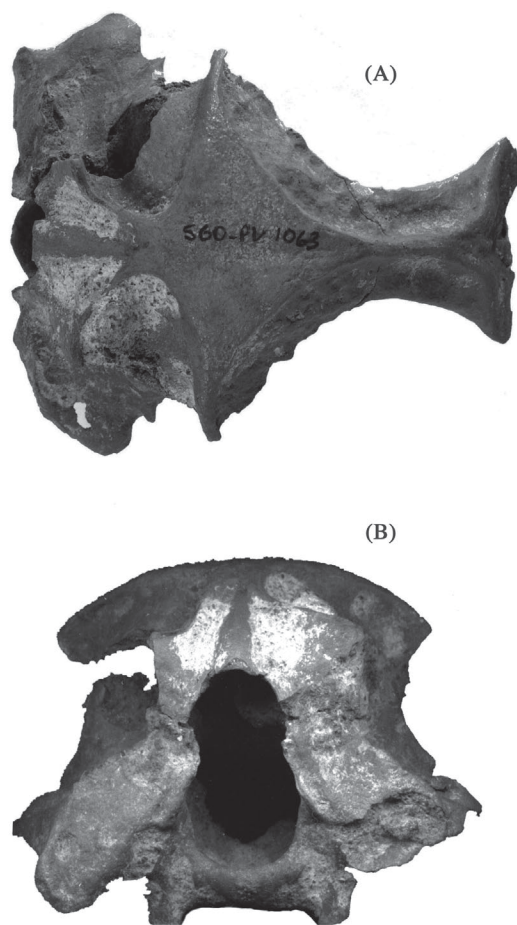


Fig. 2: Cráneo de *Palaeospheniscus* sp. SGO-PV 1063, (A) vista dorsal, (B) vista occipital. Escala gráfica: 10 mm.

Skull of *Palaeospheniscus* sp. SGO- PV 1063, (A) dorsal view, (B) occipital view. Scale bar: 10 mm.

Fossae glandulae nasale más amplias que en *Spheniscus* y *Eudyptula* y menos separadas entre sí que en *Paraptenodytes antarctica*. La fosa se encuentra abierta lateralmente como en *Paraptenodytes*, *Spheniscus*, *Eudyptula*, *Megadyptes* Hombron y Jacquinot, 1841 y *Aptenodytes*, mientras que en *Pygoscelis* y *Eudyptes* se desarrolla un reborde supraorbitario.

Frontales constituyendo una delgada cresta en forma de varilla en la región interorbitaria, como en *Pygoscelis* y *Eudyptes* y mucho menor que en los demás géneros comparados. Techo de la bóveda craneal de forma triangular en vista dorsal y proporcionalmente más pequeño que en las especies actuales, como ocurre en las especies fósiles de *Spheniscus*. Los processus paroccipitalis son amplios y se proyectan ventrocaudalmente. La región occipital presenta forma trapezoidal (en las especies actuales de *Spheniscus* es triangular).

TABLA 1

Medidas (expresadas en milímetros) de los ejemplares estudiados en este trabajo

Measurements (in millimeters) of the specimens studied in this contribution

Medidas	SGO- PV 1063	SGO-PV 1013	SGO- PV 1036
Altura	47,2	-	43
Ancho postorbital	55,8	58	60
Ancho sulcus g. nasalis	32	-	-
Ancho región occipital	55	-	56

DISCUSIÓN

De confirmarse su asignación sistemática, estos restos constituirían los primeros cráneos conocidos para el género *Palaeospheniscus*. Los restos aquí estudiados son claramente distinguibles en su morfología de los géneros *Paraptenodytes*, *Spheniscus* y *Pygoscelis*, presentes en la misma unidad y para las cuales se conoce su esqueleto completo. Por otra parte, elementos apendiculares de *Palaeospheniscus* son abundantes en estos mismos sedimentos. No se ha hallado aún en esta unidad geológica ningún resto de Spheniscidae distinto de

Palaeospheniscus, *Paraptenodytes*, *Pygoscelis* y *Spheniscus* a pesar del gran número de materiales del área descrita. La talla, robustez y caracteres generales observados en los materiales, se corresponden con aquellos esperables para este taxón.

Los cráneos aquí descritos constituyen un hallazgo de gran importancia debido a la escasez de restos craneanos que han sido dados a conocer hasta el momento en el registro paleontológico a nivel mundial y constituyen la primera cita de un resto craneal asignado a un *Palaeospheniscinae*.

La presencia conjunta en esta unidad de los diferentes géneros mencionados previamente sugiere por un lado una posible promediación temporal de los materiales (carácter no sincrónico de los depósitos), o por el otro, que los *Spheniscinae* y los *Palaeospheniscinae* habrían tenido una relación simpátrica en las costas chilenas entre el Mioceno Medio al Plioceno.

Dada la representación de especies mencionada en el registro paleontológico de elementos apendiculares y la elevadas abundancia de restos asignados a *Palaeospheniscus*, aunque posible, resulta sumamente improbable que estos restos pertenezcan a una especie diferente y aún no conocida.

Cabe señalar que este estudio contribuye a ampliar nuestro conocimiento sobre la anatomía esquelética de los *Spheniscidae* y constituye además un importante aporte al conocimiento de la avifauna fósil de Chile y en particular de la Formación Bahía Inglesa.

AGRADECIMIENTOS

Al investigador principal Daniel Frassinetti por permiternos consultar la colección de Bahía Inglesa del MNHN, así como sus aportes al manuscrito. A José Yáñez por su revisión crítica al trabajo, a Sergio Hillebrandt por preparar los materiales, a Carlos Marquard por la información geológica proporcionada, y a la Empresa Minera Bifox Ltda. por permiternos el ingreso a sus instalaciones. A Carlos Larraín y Patricio Covarrubias por su constante apoyo en terreno y a Herman Núñez por las fotografías. Este trabajo ha sido posible gracias al apoyo financiero del Consejo de las Américas a través

del Proyecto “Estudio de Campo y Educación Ambiental Aplicada para la Conservación y Uso Sustentable del Patrimonio Paleontológico Costero de Bahía Inglesa-Caldera”.

LITERATURA CITADA

- ACOSTA HOSPITALECHE C (2003) *Paraptenodytes antarcticus* (Aves: Sphenisciformes) en la formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío temprano), provincia de Chubut, Argentina. Revista Española de Paleontología 18: 179-183.
- ACOSTA HOSPITALECHE C (2004) Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de Patagonia. Sistemática, biogeografía y evolución. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina 321 pp.
- ACOSTA HOSPITALECHE C & M STUCCHI (2005) Nuevos restos terciarios de Spheniscidae (Aves, Sphenisciformes) procedentes de la costa del Perú. Revista de la Sociedad Española de Paleontología 20: 1-5.
- BAUMEL J & LM WITMER (1993) Osteología. En: Baumel J, A King, JE Breazile, H Evans & JC Vanden Bergue (eds) Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium: 45-132. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- FORDYCE R & C JONES (1990) Penguin history and new fossil material from New Zealand. En: Davis LS & JT Darby (eds) Penguin Biology: 419-446. Academic Press Inc., San Diego, California, USA.
- GODOY E, C MARQUARDT & 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.
- HERM D (1969) Marines Pliözan und Pleistözan in Nord und Mittel Chile unter besonderen Berücksichtigung der Entwicklung der Mollusken-Faunen. Zitteliana (Germany) 2: 1-159.
- LONG D (1993) Late Miocene and early Pliocene fish assemblages from the north central coast of Chile. Tertiary Research 14:117-126.
- MARCHANT M (2000) Micropaleontología del área entre Caleta Obispio y Quebrada Los Burros, III Región. Servicio Nacional de Geología y Minería, Informe inédito. 52 pp.
- 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 Magíster, Departamento de Geología, Universidad de Chile. Santiago, Chile. 297 pp.
- MARPLES B J (1952) Early Tertiary penguins of New Zealand. Geological Survey Paleontological Bulletin 20: 1-66.
- MARPLES BJ (1960) A fossil penguin from the Late Tertiary of North Canterbury. Records of the Canterbury Museum (New Zealand) 7: 185-195.
- ROJO M (1983) Geología y evaluación geológica del yacimiento de fosforitas uraníferas de Bahía Inglesa, III Región. Inédito CORFO-CECHEN, Chile.
- SIMPSON GG (1946) Fossil penguins. Bulletin of the American Museum of Natural History 87: 1-100.

- SIMPSON GG (1970) Miocene penguin from Victoria, Australia and Chubut, Argentina. *Memoires of the Natural Museum of Victoria (Australia)* 31: 17-24.
- SIMPSON GG (1972) Conspectus of Patagonian fossil penguins. *American Museum Novitates (USA)* 2488: 1-37.
- STUCCHI M (2002) Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves:Spheniscidae) de la Formación Pisco, Perú. *Boletín Geológico del Perú* 94: 17-24
- STUCCHI M, M URBINA & A GIRALDO (2003) Una nueva especie de Spheniscidae del Mioceno Tardío de la Formación Pisco, Perú. *Bulletin Institut Français d'Études Andines* 32: 361-375
- TAMBUSSI C, M REGUERO, S MARENSI & S SANTILLANA (en prensa) *Crossvallia unienwillia*, a new Spheniscidae (Sphenisciformes, Aves) from the Late Paleocene of Antarctica. *Geobios*.
- TAMBUSSI C, C ACOSTA HOSPITALECHE, M REGUERO & S MARENSI (en prensa) Late Eocene penguins from west Antarctica: systematic and biostratigraphy. En: Pirrie D, Francis J, & A Crame (eds) *Cretaceous Tertiary high-latitude palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica*. Geological Society of London, Special Publication.
- TONNI EP (1980) The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. *Contributions in Science. Natural History Museum* 330: 105-114.
- WALSH SA & JP HUME (2001) A new Neogene marine avian assemblage from north-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 484-491.
- WALSH SA & D NAISH (2002) Fossil seals from late neogene deposits in South America: a new pinniped (Carnivora, Mammalia) assemblage from Chile. *Palaeontology* 45: 821-842.

Editor Asociado: Juan Carlos Torres-Mura

Recibido el 6 de abril de 2004; aceptado el 3 de febrero de 2005