



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS FÍSICAS Y MATEMÁTICAS

DEPARTAMENTO DE GEOLOGÍA

**ESTRATIGRAFÍA Y PALEOECOLOGÍA DE SEDIMENTOS
FOSILÍFEROS MARINOS NEÓGENO-CUATERNARIOS EN COQUIMBO,
CHILE (30°S)**

**TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN
CIENCIAS, MENCIÓN GEOLOGÍA**

DIEGO MARTÍN PARTARRIEU BRAVO

PROFESORA GUÍA:

LUISA PINTO LINCOÑIR

MIEMBROS DE LA COMISIÓN:

MARCELO RIVADENEIRA VALENZUELA

VALENTINA FLORES AQUEVEQUE

RODRIGO FERNÁNDEZ VÁSQUEZ

SANTIAGO DE CHILE

2022

RESUMEN DE LA TESIS PARA OPTAR AL GRADO

DE: Doctor en Ciencias, mención Geología

POR: Diego Martín Partarrieu Bravo

FECHA: 2022

PROFESORA GUÍA: Luisa Pinto Lincoñir

ESTRATIGRAFÍA Y PALEOECOLOGÍA DE SEDIMENTOS FOSILÍFEROS MARINOS NEÓGENO-CUATERNARIOS EN COQUIMBO, CHILE (30°S)

El registro fósil en Chile manifiesta la existencia de un marcado episodio de recambio faunístico en los ecosistemas costeros del Plioceno y el Pleistoceno, que se evidencian en la composición, la abundancia y la diversidad de especies y géneros. Este reemplazo sugiere que los cambios climáticos, oceanográficos y/o tectónicos ocurridos durante estas épocas habrían ejercido una importante influencia en la distribución de las comunidades bióticas marinas. Sin embargo, la temporalidad con la cual ocurrió este recambio faunístico no se encuentra suficientemente constreñida, en parte debido a que la cronoestratigrafía de muchas localidades de referencia aún requiere ser precisada. Esto dificulta la evaluación de los procesos que pudieron haber controlado el reemplazo de las faunas.

En la presente investigación, se estudiaron los conjuntos fosilíferos recuperados desde dos nuevos sitios paleontológicos en el Plioceno y el Pleistoceno de Coquimbo. Para precisar la edad de los ensambles, se construyó un esquema lito- y cronoestratigráfico de las sucesiones sedimentarias marinas expuestas frente a la bahía La Herradura. En este marco fueron contextualizados los dos nuevos sitios paleontológicos desde los cuales se recuperaron los materiales. Para determinar las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrollaron las concentraciones fosilíferas, se realizaron análisis de facies sedimentarias y reconstrucciones paleoecológicas. Los cambios faunísticos y sedimentológicos observados en Coquimbo fueron interpretados en consideración de los modelos de evolución climática, oceanográfica y tectónica publicados en la literatura.

Los depósitos marinos neógenos en Coquimbo se acumularon en cuatro episodios de sedimentación: los dos primeros ocurridos en el frente de playa durante el Messiniano-Zancleano y el Zancleano-Piacenziano, respectivamente; y los dos últimos, principalmente en la zona intermareal durante el Calabriano y el Chibaniano. La dinámica deposicional habría estado condicionada tanto por factores tectónicos como glacio-eustáticos. Los cambios taxonómicos más significativos observados en Coquimbo reflejan el paso desde asociaciones faunísticas con preferencias de aguas templadas-cálidas a asociaciones con preferencias de aguas templadas-frías, y se habría ya manifestado en algún momento entre los 3 y los 1,15 Ma. Este lapso coincide con dos pulsos de transición climática en el Pacífico: uno ocurrido en el Piacenziano-Gelasiano, marcado por una disminución en la temperatura de las aguas y una expansión de las zonas de surgencia en el sistema de Humboldt; y otro en el Gelasiano-Calabriano, que generó una intensificación de la circulación de Walker, estableciendo el actual sistema climático ENSO.

AGRADECIMIENTOS

A la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica de Chile (CONICYT), actualmente Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo de Chile (ANID), por el financiamiento otorgado a través de la Beca CONICYT-PCHA/Doctorado Nacional/2015-21151267 y de los proyectos de investigación FONDECYT 1130006 y FONDECYT 1140841. A la consultora Terra Ignota SpA, dirigida por Karen Contreras y Amaro Mourgues, quienes también ofrecieron patrocinio facilitando espacios, equipos, herramientas y apoyo económico para el desarrollo de este proyecto.

A Luisa Pinto, por su apoyo, confianza y su valiosa dirección durante el diseño y la ejecución de este proyecto. A Marcelo Rivadeneira, Jorge Carrillo-Briceño y Valentina Flores, quienes compartieron conmigo su tiempo y conocimiento para apoyar a esta investigación y contribuir a mi formación doctoral. A Rodrigo Fernández, quien amablemente aceptó formar parte de la comisión evaluadora y aportar con sus observaciones y comentarios a mejorar el texto. A Saleta de los Arcos, Amaro Mourgues, Patricio Zambrano, Jaime Villafaña, Eli Amson, Jacobus Le Roux, Gabriel Easton, Cristina Ortega, y a todos aquellos investigadores e investigadoras que contribuyeron con sus preguntas y discusiones a esta investigación.

A las y los profesionales, memoristas y practicantes que contribuyeron a la realización de los análisis en terreno y/o en laboratorio. A Constanza García, que realizó análisis granulométricos, petrográficos e icnológicos que contribuyeron al análisis de facies sedimentarias. A Saleta de los Arcos, quien estudió los restos óseos del notrotérido *Thalassocnus* y contribuyó al estudio estratigráfico. A Francisco Fonseca, quien realizó la determinación taxonómica de foraminíferos. A Amaro Mourgues, Pablo Oyanadel, Alex Albally, Daniel Bordones y Martín Chávez, quienes contribuyeron a la determinación taxonómica de moluscos y peces. A Alfonso Garcés, quien llevó a cabo análisis geoquímicos y petrográficos en nódulos y concreciones. A Melissa González, Amaro Mourgues, Ismael Rincón, Sebastián Severino, Ana Anchelergues, Pablo Oyanadel, Alex Albally, Martín Chávez, Pablo Quilodrán, Romina Figueroa, Ana Navarro, Daniel Navarro, Alessandra Rivero, Estefania Carrera y Benjamín Araya, que apoyaron en las labores de levantamiento de datos y muestreo en terreno. A Tomás Soto, Daniel Bordones, Catalina Orellana, Pablo Martínez, Benjamín Rojas y Natalia Inostroza, quienes contribuyeron en las labores de tamizaje y triado de sedimento y en la preparación de muestras en laboratorio.

Al personal del Laboratorio Universitario de Geoquímica Isotópica (LUGIS) de la Universidad Nacional Autónoma de México, que intervinieron en la obtención de datos para datación con estroncio: Teodoro Hernández Treviño en la preparación mecánica de las muestras; Gabriela Solís Pichardo en los trabajos analíticos isotópicos en el laboratorio de química ultrapura, la reducción de los datos y el cálculo de las edades; y Gerardo Arrieta García en las mediciones isotópicas. Al LUGIS por el financiamiento parcial de los análisis, y a su director Peter Schaaf por posibilitar esta colaboración.

A los administradores de colecciones e investigadores, y a las instituciones que representan, que generosamente colaboraron con el acceso a especímenes y la discusión: Zora Gabsi, Patrice Pruvost, Jhonathan Pfliger y Amandine Allard (MNHN -Ichtyologie); Philippe Maestrati y Barbara Buge (MNHN -Malacologie); Caroline Noyes (MNHN -Geologie); Didier Merle y Jean-Michel Pacaud (MNHN -Paleontologie); Christian Klug y Marcelo Sánchez-Villagra (PIMUZ); Loïc Costeur (BNHM); René Kindlimann (RJK); Ursula Göhlich (NHMW); y Alexander Nützel (BSPG).

Al personal técnico y administrativo del Departamento de Geología y de la Escuela de Postgrado de la Universidad de Chile, quienes mostraron siempre su disposición a ayudarme a gestionar y materializar procesos indispensables para el buen desarrollo de esta investigación: Maritza Acuña, Christian Nievas, Roberto Valles, Julio Díaz, William Godoy, Blanca Baccola, Verónica Carrasco, Rosa Flores, Mariela Delgado, Lorena Fuentes y Erika Latorre.

A modo personal, quiero agradecer especialmente a mi compañera Paulina y mi hija Manuela, y a todos y todas quienes con su cariño y su tiempo me acompañaron y me brindaron soporte durante este proceso.

Con sincera gratitud,

DPB

TABLA DE CONTENIDO

Capítulo 1: INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Presentación.....	1
1.2. Objetivos.....	3
1.2.1. Objetivo General.....	3
1.2.2. Objetivos Específicos.....	3
1.3. Hipótesis y preguntas de investigación.....	3
1.4. Área de estudio.....	4
1.5. Metodología.....	5
1.5.1. Levantamiento de información en terreno.....	5
1.5.2. Análisis en laboratorio.....	8
1.5.3. Determinación taxonómica de los materiales fósiles.....	9
1.5.4. Análisis de facies sedimentarias.....	10
1.5.5. Clasificación estratigráfica.....	10
1.5.6. Análisis de Geohistoria.....	10
1.5.7. Reconstrucción paleoambiental.....	11
Capítulo 2: EL REGISTRO FÓSIL Y SEDIMENTARIO EN EL CONTEXTO PALEOCEANOGRÁFICO DEL OCÉANO PACÍFICO SURORIENTAL DURANTE EL NEÓGENO.....	12
Resumen.....	12
2.1. Introducción.....	13
2.2. El registro paleoclimático y paleoceanográfico global.....	14
2.2.1. Evolución climática durante el Neógeno.....	14
2.2.2. La transición climática y oceanográfica del Plioceno-Pleistoceno.....	20
2.3. El registro fósil y sedimentario en las costas de Chile.....	25
2.3.1. Temperatura de las aguas.....	25
2.3.2. Establecimiento de los centros de surgencia.....	29
2.3.3. Aridización del desierto de Atacama.....	31
2.4. Discusión.....	36
2.4.1. Controles en la evolución de paleotemperaturas del margen chileno.....	37
2.4.2. Relación entre SST y surgencia costera.....	44

2.4.3. Controles en la evolución de las comunidades bióticas marinas.....	45
2.5. Conclusiones.....	46
Capítulo 3: ESQUEMA LITOESTRATIGRÁFICO Y CRONOSTRATIGRÁFICO DE SEDIMENTOS NEÓGENOS MARINOS EN COQUIMBO (30°S), CHILE: ANÁLISIS DE FACIES, DINÁMICA DEPOSICIONAL Y EVOLUCIÓN TECTÓNICA.....	47
3.1. Introduction.....	48
3.2. Materials and methods.....	48
3.2.1. Stratigraphic and sedimentological field data recording.....	48
3.2.2. Strontium isotope dating.....	48
3.2.3. Sedimentary facies analysis.....	49
3.2.4. Geohistory analysis.....	49
3.3. Geological setting.....	50
3.4. Results.....	52
3.4.1. Stratigraphy.....	52
3.4.2 Sr dating and stratigraphic model.....	82
3.5. Discussion.....	85
3.5.1. Facies associations and paleoenvironmental interpretation.....	85
3.5.2. Depositional dynamics of marine sediments at Coquimbo.....	90
3.5.3. Geochronology of Serena II marine terrace.....	91
3.5.4. Sea level changes and tectonic history of the local basement.....	93
3.6. Conclusion.....	101
Capítulo 4: FÓSILES MARINOS DEL PLIOCENO Y PLEISTOCENO DE COQUIMBO, CHILE (30°S): NUEVOS ANTECEDENTES PARA EL ESTUDIO DEL RECAMBIO FAUNÍSTICO EN EL OCÉANO PACÍFICO SURORIENTAL.....	102
Resumen.....	102
4.1. Introducción.....	103
4.2. Materiales y métodos.....	104
4.2.1. Recolección y determinación taxonómica de los materiales fósiles.....	104
4.2.2. Reconstrucción paleoambiental.....	105
4.3. Contexto geológico.....	107
4.4. Resultados.....	108
4.4.1. Paleontología Sistemática.....	108
4.4.2. Condiciones paleoambientales representadas por los ensambles.....	137

4.5. Discusión	152
4.5.1. Taxonomía de los sedimentos fosilíferos del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo	152
4.5.2. Recambio faunístico en el contexto de la transición climática del Plioceno-Pleistoceno en el Océano Pacífico suroriental	153
4.6. Conclusión	157
Capítulo 5: ‘TIBURONES CORNUDOS’ <i>HETERODONTUS</i> (CHONDRICHTHYES: ELASMOBRANCHII) DEL NEÓGENO DEL PACÍFICO SURORIENTAL Y SU SIGNIFICADO PALEOAMBIENTAL	159
Capítulo 6: EL HALLAZGO MÁS MERIDIONAL DEL PEREZOSO MARINO <i>THALASSOCNUS</i> (MAMMALIA, TARDIGRADA) EN DOS NUEVAS LOCALIDADES DEL PLIOCENO DE CHILE	177
Capítulo 7: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	197
7.1. Historia tectónica del basamento y evolución de la dinámica deposicional en Coquimbo	197
7.2. Significado paleoambiental del recambio faunístico observado en el plio-pleistoceno de Coquimbo.....	199
7.3. Síntesis de las principales conclusiones relativas a las hipótesis y preguntas de investigación	201
BIBLIOGRAFÍA	203
ANEXO	221

Capítulo 1: INTRODUCCIÓN

1.1. PRESENTACIÓN

Comprender los cambios oceanográficos y ambientales que se experimentaron en la costa Pacífico sudamericana en el pasado geológico, y la influencia que estas variaciones tuvieron en la evolución de los ecosistemas marinos, constituye un aspecto de especial interés para evaluar potenciales efectos del cambio climático en nuestro país. Debido a las similitudes que existirían entre el clima cálido del Plioceno y las condiciones climáticas globales proyectadas para fines del siglo XXI, el Plioceno y la transición climática del Plioceno al Pleistoceno constituye un experimento natural relevante, que ha sido crecientemente utilizado para entender las causas y los efectos de un eventual clima cálido sostenido en el planeta (e.g., [Haywood et al., 2009](#); [Ravelo et al. 2004, 2006](#); [Wara et al., 2005](#); [Burke et al., 2018](#)).

Un enfoque ampliamente utilizado para el estudio de los cambios paleoambientales en la literatura científica, es a través del registro fósil y sedimentario obtenido mediante perforaciones del fondo marino en los sitios del *Deep Sea Drilling Project* (DSDP) y del *Ocean Drilling Program* (ODP). En la costa Pacífico de Chile y Perú, sin embargo, la escasez de sitios DSDP y ODP repercute en una limitada disponibilidad de registros que permitan comprender la evolución del Océano Pacífico suroriental durante el Neógeno. En este contexto, los sedimentos marinos neógenos expuestos a lo largo del margen Pacífico sudamericano pueden aportar información valiosa para el estudio del mencionado problema. El análisis del registro fósil y sedimentario en estas localidades puede contribuir a determinar el ritmo y el modo en cómo evolucionaron los ambientes y ecosistemas marinos en el pasado, permitiendo evaluar la existencia de procesos climáticos, oceanográficos y/o tectónicos que pudieran haber condicionado la distribución de las especies.

En Chile, los estudios que han aplicado este enfoque muestran que la transición del Plioceno al Pleistoceno fue un lapso de profundos cambios ambientales en el margen Pacífico de Sudamérica, experimentándose un progresivo enfriamiento de las aguas (e.g., [Martínez-Pardo, 1990](#); [Le Roux, 2012](#)), una expansión de las zonas de surgencia costera (e.g., [Ibaraki, 1997](#)), y una intensa actividad tectónica (e.g., [Marquardt et al., 2004](#); [Le Roux et al., 2005, 2006, 2016](#)). Se piensa que estos cambios habrían producido importantes efectos sobre la composición, la abundancia y la diversidad de especies y géneros en los ecosistemas marinos costeros (e.g., [Herm, 1969](#); [Kiel y Nielsen, 2010](#); [Rivadeneira y Marquet, 2007](#)), sin embargo, la magnitud de los cambios ambientales y la temporalidad con la que ocurrieron siguen constituyendo una incógnita. Una parte del problema se debe a que la cantidad de estudios paleoecológicos realizados sobre sedimentos marinos plio-pleistocénicos en la región es aún escasa. Por otro lado, la edad de los estratos portadores del registro fósil es aún materia de discusión o requiere ser precisada en muchas localidades.

Avanzar en la utilización del registro fósil en la región, como un indicador paleoambiental cronoestratigráficamente bien calibrado, es una tarea de largo aliento, pero con potencial de entregar información valiosa que actualmente no se encuentra disponible. La bahía de Coquimbo, en la zona centro-norte de Chile, ofrece posibilidades para aportar en esta tarea, pues posee un registro fósil extenso y de fácil acceso tanto en depósitos del Plioceno como del Pleistoceno. La presente tesis doctoral tiene por objetivo analizar la evolución estratigráfica de los sedimentos fosilíferos marinos del Neógeno y Cuaternario en Coquimbo, en el contexto de las variaciones oceanográficas y tectónicas que ocurrieron en la región durante esos periodos.

Para esto se comenzó por generar, a modo de antecedentes para la investigación, una revisión de los modelos climáticos y oceanográficos propuestos para la región en la literatura científica, los cuales fueron contrastados con las evidencias reportadas en el registro fósil y sedimentario del Neógeno y el Cuaternario a lo largo de la costa de Chile. Los resultados de esta revisión se presentan en el Capítulo 2 de la presente tesis.

Con el fin de generar un marco adecuado para comprender la evolución de los sedimentos fosilíferos de Coquimbo, se construyó un esquema lito- y cronoestratigráfico de las sucesiones sedimentarias marinas expuestas en el área de estudio. Con base en este esquema, se determinó la evolución paleobatimétrica representada en las series sedimentarias, y a partir de esto, se examinó la historia tectónica de alzamiento y subsidencia del basamento local. Los resultados de estos análisis se presentan en el Capítulo 3.

Por otra parte, la evolución de las condiciones paleoceanográficas en la región fueron evaluadas a partir del estudio de los ensambles fósiles recuperados desde dos nuevos sitios paleontológicos en el Plioceno y el Pleistoceno de Coquimbo. Se ensayó una reconstrucción cuantitativa de las condiciones de salinidad y temperatura que habrían predominado en la superficie del mar, mediante la determinación taxonómica de los fósiles recuperados y el análisis estadístico de las preferencias ambientales de dichos taxa en la actualidad. Los resultados de estos análisis se presentan en el Capítulo 4.

La composición taxonómica de los ensambles refleja el recambio faunístico que habrían experimentado los ecosistemas costeros en la región durante la transición Plioceno-Pleistoceno. Los conjuntos del Pleistoceno se encuentran dominados por faunas modernas que habitan actualmente en la región, mientras que en los conjuntos del Plioceno destaca la presencia de diversas especies extintas, o de formas que aún existen en latitudes intertropicales del Océano Pacífico oriental pero que fueron extirpadas de las zonas subtropicales. En los Capítulos 5 y 6 se presentan dos ejemplos estudiados en el contexto de esta investigación: el caso del tiburón cornudo *Heterodontus*, que habitó en la región durante el Neógeno pero que habría sido progresivamente extirpado del Océano Pacífico suroriental, quedando confinado a las latitudes al norte de los 10°S (Partarrieu *et al.*, 2018); y el caso del perezoso acuático *Thalassocnus*, que no sobrevivió a la transición climática plio-pleistocénica, apareciendo en el registro fósil por última vez en el Plioceno superior de Horcón (De los Arcos *et al.*, 2017).

Los resultados presentados en esta tesis doctoral apoyan la idea de que la transición del Plioceno al Pleistoceno fue un periodo de cambios tectónicos y oceanográficos relevantes en la región de estudio. Estos cambios se ven reflejados en el registro fósil y sedimentario de las sucesiones marinas neógeno-cuaternarias expuestas en Coquimbo, a través de variaciones taxonómicas y de facies sedimentarias que fueron caracterizadas e interpretadas en el contexto de los modelos paleoclimáticos y tectónicos propuestos en la literatura científica. A modo de síntesis, en el Capítulo 7 se presenta una discusión final en la cual se resumen los principales resultados y conclusiones de la presente investigación.

1.2. OBJETIVOS

1.2.1. Objetivo General

Analizar la evolución estratigráfica de los sedimentos fosilíferos marinos del Neógeno y Cuaternario en Coquimbo, en el contexto de las variaciones climáticas, oceanográficas y tectónicas que ocurrieron en la región durante esos periodos.

1.2.2. Objetivos Específicos

- O.E.1.** Construir un esquema lito- y cronoestratigráfico para las sucesiones sedimentarias en la bahía de Coquimbo, mediante la definición y caracterización de litofacies, la integración de dataciones isotópicas y la cronocorrelación.
- O.E.2.** Determinar las condiciones ambientales bajo las cuales se generaron las diferentes unidades sedimentarias, a través de análisis de facies y paleoecológicos.
- O.E.3.** Evaluar los factores que pudieron controlar los cambios paleoambientales representados en las sucesiones, contrastándolos con los modelos de evolución oceanográfica y tectónica propuestos en la literatura.

1.3. HIPÓTESIS Y PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Las principales hipótesis de trabajo se presentan a continuación:

- En el registro estratigráfico del Neógeno y Cuaternario en Coquimbo, existen cambios sedimentológicos y faunísticos significativos, reflejados en variaciones de facies sedimentarias y en la composición taxonómica de las asociaciones fosilíferas.
- Los cambios sedimentológicos y faunísticos observados en el registro estratigráfico guardan relación con los principales cambios climáticos, oceanográficos y tectónicos ocurridos en la región.

- Las asociaciones faunísticas del Plioceno representan aguas más cálidas y menos salinas que las que se observan hoy en la región, mientras que las asociaciones del Pleistoceno sugieren condiciones de temperatura y salinidad similares a las actuales.

En línea con lo anterior, las principales preguntas de investigación son las siguientes:

- ¿En qué contexto cronoestratigráfico (e.g., serie o piso) ocurren los cambios sedimentológicos y faunísticos más significativos en Coquimbo?
- ¿Qué ambientes de depositación están siendo representados en las sucesiones sedimentarias marinas?, y ¿cuál es la magnitud y dirección de los cambios ambientales reflejados en la evolución estratigráfica de dichas sucesiones?
- ¿Qué relación tienen los cambios ambientales reflejados en las sucesiones con los cambios climáticos, oceanográficos y tectónicos conocidos para la región durante el Neógeno y el Cuaternario?

1.4. ÁREA DE ESTUDIO

Se estudiaron distintas localidades ubicadas en la quebrada El Culebrón, en la quebrada Las Rosas y en el sector de Los Clarines, a los pies del cordón El Alambrado (Fig. 1.1; Tabla 1.1).

TABLA 1.1. Coordenadas geográficas de las diferentes secciones estudiadas.

Localidad	Sección	Latitud	Longitud
QLR: Quebrada Las Rosas	QLR	29°59'33.98"S	71°20'38.10"W
QEC1: Quebrada El Culebrón 1	QEC1(A)	29°59'4.37"S	71°18'32.34"W
	QEC1(B)	29°59'12.51"S	71°18'32.22"W
	QEC1(C), sección inferior	29°58'58.70"S	71°18'38.10"W
	QEC1(C), sección superior	29°59'1.00"S	71°18'36.90"W
QEC2: Quebrada El Culebrón 2	QEC2	29°58'55.74"S	71°18'49.08"W
QEC3: Quebrada El Culebrón 3	QEC3	29°58'16.92"S	71°19'1.79"W
LDS: Lomas del Sauce	LDS	29°59'42.13"S	71°20'2.76"W
LCIV: Los Clarines	LCIV-CLC	29°59'46.62"S	71°19'18.46"W
	LCIV-CP2	29°59'52.07"S	71°19'7.58"W
	LCIV-CP3	29°59'50.60"S	71°19'7.96"W

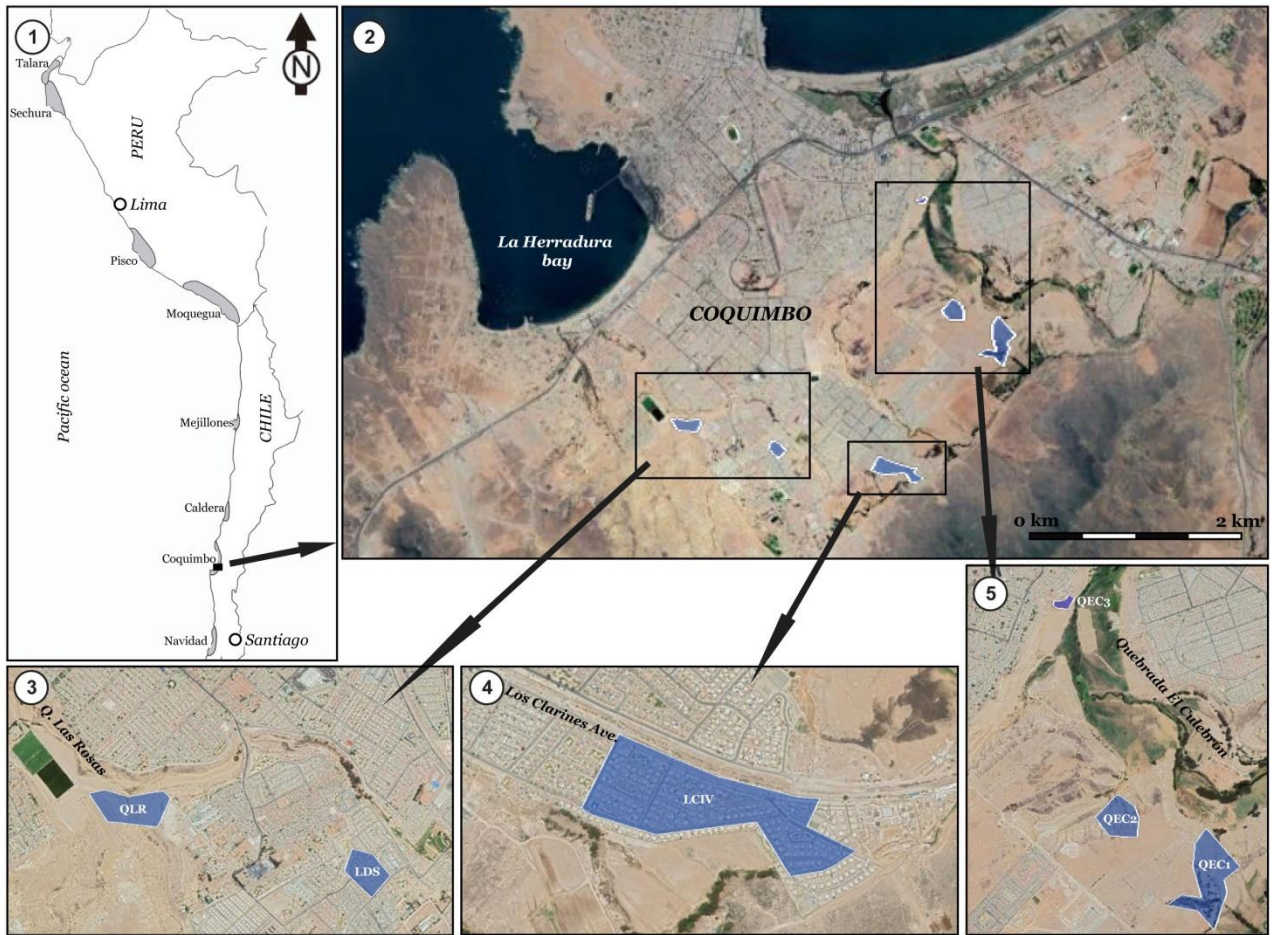


FIGURA 1.1. Ubicación de la zona de estudio. (1) Distribución de las principales cuencas sedimentarias del Neógeno a lo largo de la costa del Pacífico de Sudamérica (áreas grises). (2) Área de estudio frente a la bahía de La Herradura, en Coquimbo. Las localidades estratigráficas descritas en este trabajo se ilustran con polígonos azules. (3) Mapa de ubicación de las localidades de Quebrada Las Rosas (QLR) y Lomas del Sauce (LDS). (4) Mapa de ubicación de la localidad de Los Clarines (LCIV). (5) Mapa de localización de las localidades de Quebrada El Culebrón 1, 2 y 3 (QEC1, QEC2, QEC3).

1.5. METODOLOGÍA

En esta sección se presenta, en términos generales, la metodología empleada para la consecución de los objetivos de la investigación. Los diferentes métodos utilizados se explican en detalle en la sección ‘Materiales y métodos’ de cada uno de los capítulos temáticos que conforman esta tesis (secciones 3.2, 4.2, 5.2 y 6.3).

1.5.1. Levantamiento de información en terreno

El levantamiento de información de campo y muestreo se realizó por medio de diez visitas a terreno, cuyas actividades, fechas y localidades se detallan en la Tabla 1.2.

TABLA 1.2. Síntesis de terrenos realizados en la investigación. LDS: Lomas del Sauce, QLR: Quebrada Las Rosas, QEC: Quebrada El Culebrón, LCIV: Los Clarines, QCT: Quebrada Camarones –Tongoy (sitio adicional [Cap. 5](#)).

Terreno	Fecha	Principales actividades realizadas	Localidades
TD1	16/06/15 al 27/06/15	Excavación paleontológica, Muestreo, Columnas estratigráficas	LDS
TD2	06/02/16 al 13/02/16	Prospección y definición de secciones para estudio estratigráfico	LDS, QLR, QEC
TD3	17/10/16 al 20/10/16	Columnas estratigráficas, Perfiles	QEC
TD4	07/02/17 al 03/03/17	Excavación paleontológica, Columnas estratigráficas, Perfiles, Bioestadística, Muestreo	QEC, QLR, LCIV
TD5	30/03/17 al 04/04/17	Excavación paleontológica, Columnas estratigráficas, Perfiles, Bioestadística, Muestreo	LCIV
TD6	01/05/17 al 05/05/17	Columnas estratigráficas, Muestreo	QCT
TD7	16/06/17 al 18/06/17	Columnas estratigráficas, Bioestadística, Muestreo	QEC, QLR
TD8	04/07/17 al 07/08/17	Revisión de la estratigrafía, Muestreo	QEC, QLR, QCT
TD9	06/03/18 al 07/03/18	Muestreo	QEC, QLR
TD10	25/11/20 al 30/11/20	Columnas estratigráficas, Bioestadística	QEC, QLR

La estratigrafía de la zona se estudió mediante la caracterización de afloramientos ubicados en las principales quebradas del área de estudio, y mediante la inspección de zanjas y calicatas de 3 m de profundidad, excavadas dentro de dos lotes situados en las localidades de LDS y LCIV. A lo largo de las diferentes secciones se construyeron columnas estratigráficas, perfiles y paneles de correlación, las que fueron georreferenciados con dispositivo GPS Garmin 64s.

Junto a esto se describió la estructura general de los afloramientos y los atributos texturales, composicionales y estructurales de las distintas facies reconocidas. En el caso de las facies fosilíferas, también se registraron atributos tafonómicos y se llevaron a cabo análisis bioestadísticos con el objetivo de caracterizar la riqueza taxonómica de los ensambles fósiles y estimar la abundancia relativa de los taxa. En todo el proceso se generó un banco de más de 2.000 fotografías para apoyar el registro, y se realizó muestreo de rocas y sedimento para su posterior análisis en laboratorio.

El muestreo de piezas fósiles se llevó a cabo tanto por recolección directa como mediante tamizaje y triado de sedimento (Fig. 1.2), en el marco de labores de excavación realizadas en los sitios paleontológicos de Lomas del Sauce y Los Clarines. Las colecciones de fósiles recuperados constan de más de 3.000 elementos, entre los cuales se incluyen conchas y moldes de moluscos, piezas dentales y vértebras de peces, restos óseos de mamíferos y conchas de foraminíferos.

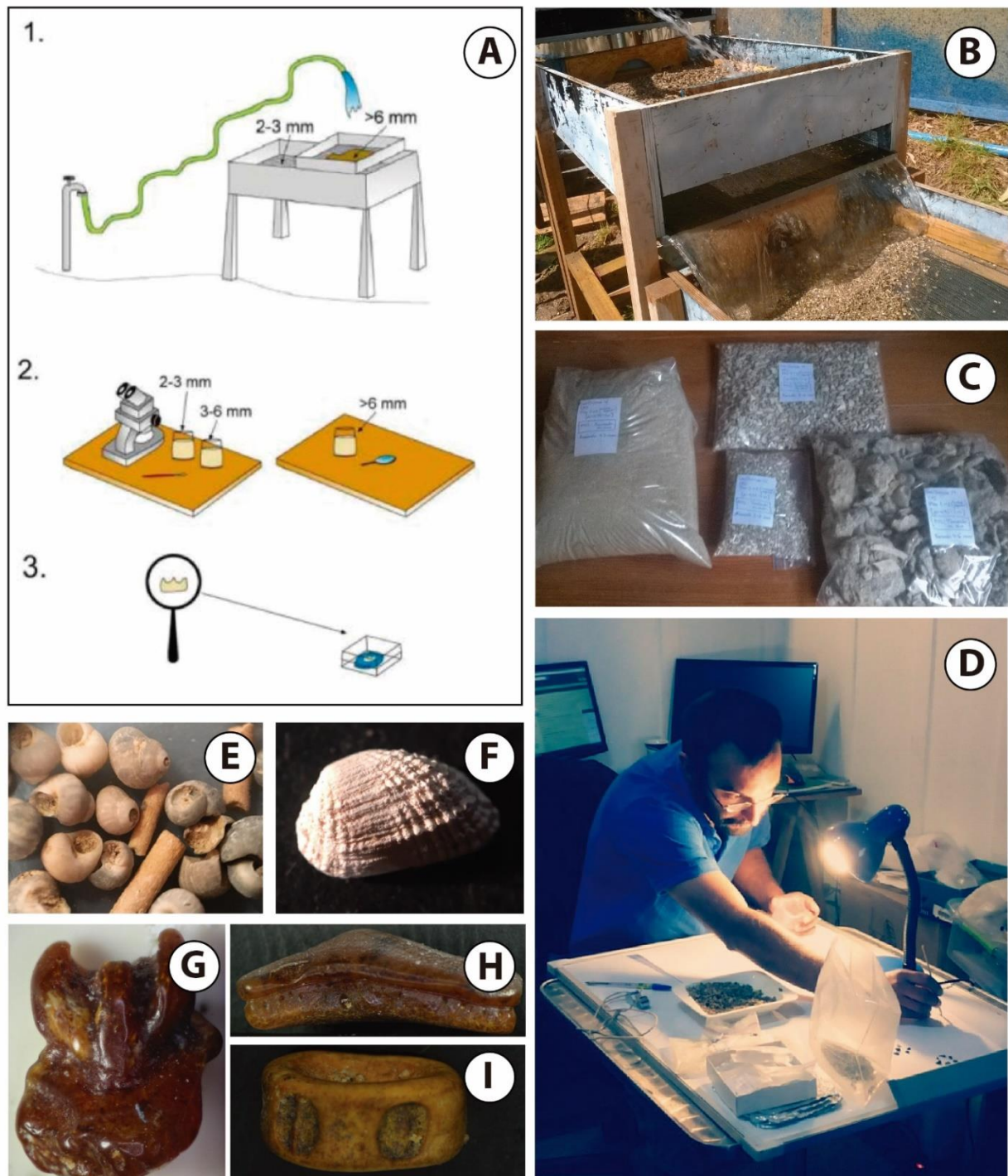


FIGURA 1.2. Tamizaje y triado de sedimento. **(A)**. Ilustración del proceso: (1) El sedimento es lavado y separado utilizando mallas con apertura de 6, 3, y 2 mm. Posteriormente, la fracción más fina es separada utilizando mallas de 250, 125 y 63 μm . (2) Una vez separado, el sedimento se revisa en laboratorio con la ayuda de una lupa. (3) Finalmente, las piezas son recuperadas, indexadas e ingresadas a la colección de referencia. **(B-D)**. Imágenes de diferentes fases del proceso. **(E-I)**. El método permite la recuperación de piezas fósiles pequeñas, tales como dientes y vértebras de peces, conchas de invertebrados y microfósiles.

1.5.2. Análisis en laboratorio

Dataciones de Sr. Se realizaron 22 dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en valvas y conchas de moluscos, principalmente de bivalvos pectínidos, ostreidos y mitílidos. Los materiales fósiles fueron evaluados y preparados mecánicamente, para luego realizarse la digestión química de las muestras, la separación química de Sr, y la espectrometría (Fig. 1.3). Las relaciones isotópicas fueron determinadas con el espectrómetro de masas de ionización térmica (TIMS) *Thermo Scientific™ Triton Plus™* en el Laboratorio Universitario de Geología Isotópica (LUGIS) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).



FIGURA 1.3. Algunas etapas en el proceso de datación de muestras en LUGIS. De izquierda a derecha: preparación mecánica, separación de Sr, carga y medición.

Las edades e incertidumbres fueron calculadas con la base de datos LOWESS versión 5 Fit 26 03 13 de [McArthur et al. \(2012\)](#), quienes traducen las determinaciones isotópicas en edades numéricas a partir de la evolución de la razón $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en el mar a lo largo del tiempo geológico (Fig. 1.4). La incertidumbre en las edades incluye tanto aquella asociada a la medición de las relaciones isotópicas de Sr (equivalente a dos errores estándar de la media; $\pm 2\text{SEM}$) como aquella relacionada con la curva de evolución del agua de mar en el Cenozoico superior (a partir de los intervalos de confianza del 95% incluidos en la tabla LOWESS).

Adicionalmente, para apoyar la caracterización de las facies sedimentarias se llevaron a cabo los siguientes análisis de laboratorio:

Granulometría láser. Se realizaron análisis láser de granulometría de alta resolución en 53 muestras de sedimento, con el *Mastersizer 2000* de Malvern, en el Laboratorio de Sedimentología del Departamento de Geología de la Universidad de Chile.

Petrografía en lámina delgada. Se realizó una descripción y clasificación petrográfica de 19 cortes y briquetas transparentes confeccionadas a partir de muestras de roca y sedimento. Dichos análisis fueron realizados en el Laboratorio de Microscopía Óptica del Departamento de Geología de la Universidad de Chile.

Difracción de rayos X (XRD). Se estudió la química y la mineralogía de concreciones mediante difracción de rayos X en 9 muestras. Los análisis fueron realizados en el Laboratorio de Cristalografía y Difracción de Rayos-X del Departamento de Física de la Universidad de Chile.

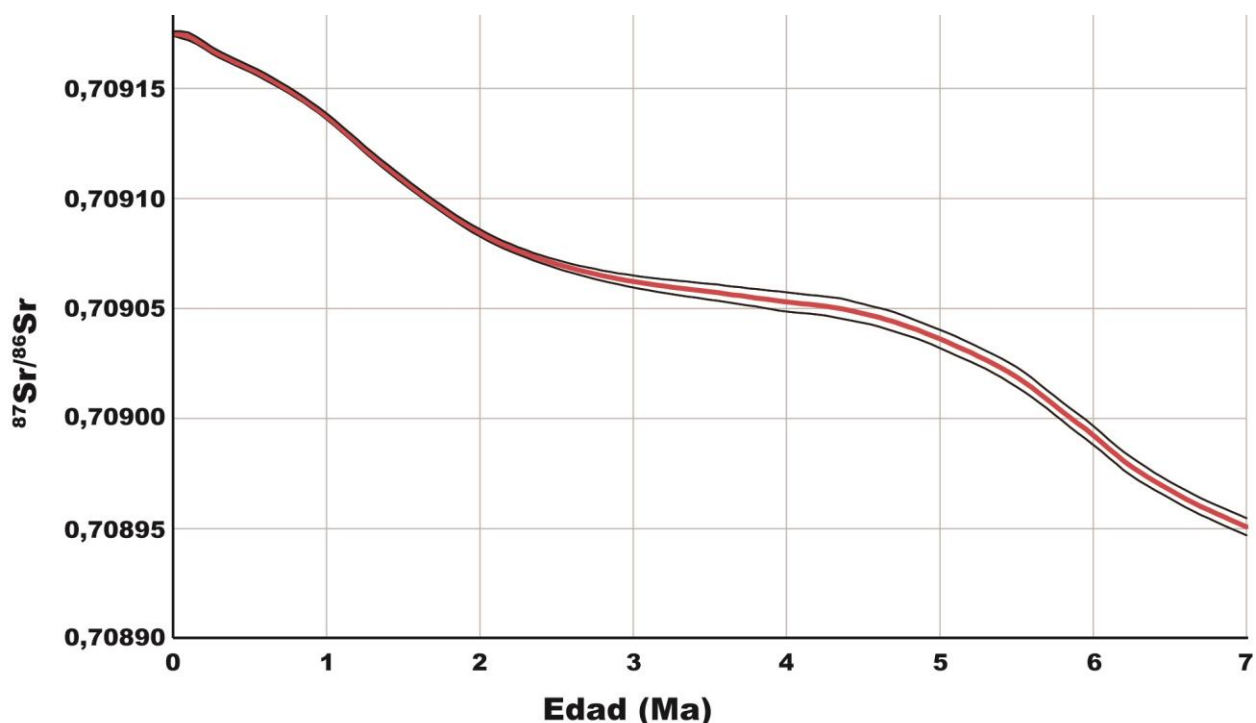


FIGURA 1.4. Variación de la razón $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ en el mar durante los últimos 7 Ma, según base de datos LOWESS de [McArthur *et al.* \(2012\)](#). En color rojo la curva de mejor ajuste, calculada a partir de 4119 pares de datos recopilados por los autores. En color negro las curvas de límite inferior y superior, ilustrando la incerteza en el cálculo de la línea media.

1.5.3. Determinación taxonómica de los materiales fósiles

La identificación taxonómica se centró sólo en algunos grupos; particularmente en moluscos bivalvos y gastrópodos, peces condriictios y foraminíferos.

La identificación de moluscos se apoyó en la revisión de la literatura especializada (e.g., [Hupé, 1854](#); [Philippi, 1887](#); [Herm, 1969](#); [Marincovich, 1973](#); [Guzmán *et al.*, 1998](#); [Griffin y Nielsen, 2008](#); [Nielsen, 2013](#)), así como en la inspección y comparación con especímenes fósiles y actuales alojados en las siguientes colecciones científicas: colecciones de moluscos marinos, terrestres y de agua dulce del Museo Nacional de Historia Natural de París (MNHN-IM); colecciones de paleontología del Museo Nacional de Historia Natural de París (MNHN-F); colecciones de rocas exógenas del Museo Nacional de Historia Natural de París (MNHN-GG); colección de paleontología y geología del Estado de Baviera en Múnich (BSPG).

De la misma manera, para la identificación de piezas dentales de peces condriictios se revisaron las descripciones ilustradas proporcionadas en diversos trabajos (e.g., [Reif, 1976](#); [Herman *et al.*, 1993](#); [Cappetta, 2012](#); [Carrillo-Briceño *et al.*, 2013](#)), y se examinaron especímenes fósiles y actuales en los siguientes repositorios: colecciones de paleontología de vertebrados del Museo de Historia Natural de Basilea (BNHM); colecciones científicas del Instituto y Museo Paleontológico de la Universidad de Zúrich (PIMUZ); colecciones de ictiología del Museo de

Historia Natural de París (MNHN-IC); colecciones de paleontología de vertebrados del Museo de Historia Natural de Viena (NHMW); colección privada con acceso público de René Kindlimann en Uster (RJK).

Por último, la determinación taxonómica de foraminíferos se apoyó en las descripciones e ilustraciones proporcionadas en la literatura científica (e.g., [Loeblich y Tappan, 1988](#); [Boltovskoy et al., 1980](#); [Figueroa et al. 2005](#)).

1.5.4. Análisis de facies sedimentarias

Se desarrolló análisis de facies sedimentarias mediante los métodos tradicionales descritos en la literatura científica (e.g., [Arche, 1992](#)). El análisis incluyó una definición y descripción de las diferentes litofacies identificadas, a partir de los atributos texturales, composicionales, estructurales y tafonómicos registrados en terreno, e integrando la información proveniente de los análisis de muestras en laboratorio (XRD, granulometría láser, petrografía microscópica) aportados por [Garcés \(2018\)](#) y [García \(2019\)](#). Estos datos fueron representados en tablas, columnas y paneles estratigráficos. Las facies fueron finalmente agrupadas en diferentes asociaciones e interpretadas en términos de ambientes de sedimentación.

1.5.5. Clasificación estratigráfica

La información obtenida en terreno y en laboratorio fue procesada e integrada en gabinete. Se reconocieron litozonas y cronozonas que fueron utilizadas como base para la correlación de las diferentes secciones estratigráficas.

La información generada a partir de estos análisis fue sistematizada en un panel de correlación estratigráfica del área de estudio, donde las columnas generadas en las distintas secciones fueron ordenadas (de acuerdo a su altitud y posición geográfica) y correlacionadas (de acuerdo a sus atributos litológicos y cronoestratigráficos). El panel incluyó también la distribución de las asociaciones de facies y las edades obtenidas mediante datación de Sr, indicándose la procedencia de las respectivas muestras.

1.5.6. Análisis de Geohistoria

Los cambios relativos del nivel del mar y la historia tectónica del basamento local se determinaron a partir del método de análisis de geohistoria ([Allen y Allen, 2005](#); [Miall, 2010](#)), un enfoque que se basa en los principios de la estratigrafía secuencial y que se ha utilizado previamente en otros depósitos marinos del Neógeno en el centro-norte de Chile ([Le Roux et al., 2005, 2006, 2016](#)). A grandes rasgos, el método consiste en: (i) dividir una sucesión sedimentaria en unidades estratigráficas para las que se puede determinar su edad y espesor; (ii) estimar la paleobatimetría de cada unidad a partir de los ambientes sedimentarios inferidos del análisis de facies, determinando así los cambios relativos del nivel del mar a lo largo del tiempo; y (iii)

sustraer la componente eustática de esos cambios del nivel base, aislando así la componente no asociada a las fluctuaciones globales del nivel del mar, la cual fue atribuida a la tectónica.

El componente eustático para el Neógeno y el Pleistoceno temprano se ha obtenido a partir de las curvas del nivel del mar global a corto plazo de [Haq *et al.* \(1987\)](#), según la revisión presentada en [Hardenbol *et al.* \(1998\)](#) y [Miller \(2009\)](#). Para las edades más jóvenes se utilizaron las curvas de [Siddall *et al.* \(2007\)](#), disponibles para las escalas de tiempo del Cuaternario. La historia tectónica del basamento local fue interpretada a partir de los resultados del análisis y contrastada con el contexto tectónico regional reportado en la literatura.

1.5.7. Reconstrucción paleoambiental

Las condiciones paleoambientales en las cuales se generó un ensamble fósil pueden ser evaluadas a partir de su riqueza y diversidad taxonómica, mediante un enfoque basado en el actualismo (e.g., [Furundarena, 2005](#); [Murray, 2006](#); [Saraswati y Srinivasan, 2015](#)). Asumiendo que las necesidades y limitaciones ambientales de las especies que aparecen en el registro fósil son similares a las de sus congéneres vivos, i.e., existe un conservatismo evolutivo de sus nichos ecológicos ([Wiens y Graham, 2005](#)), se interpretaron las características del ambiente en el cual estos organismos coexistieron, a partir de un análisis estadístico de las preferencias ecológicas de los taxa presentes en cada ensamble.

Para determinar las preferencias ambientales de los organismos, se estudió la distribución actual de los géneros y especies identificados en los ensamblajes, a partir de los registros reportados en la base de datos *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, <https://www.gbif.org/>). Estos registros georreferenciados fueron contrastados con capas de datos ambientales marinos globales de alta resolución obtenidas desde la base de datos Bio-ORACLE (<https://www.bio-oracle.org/>; [Assis *et al.*, 2018](#)). Las capas fueron extraídas y gestionadas con el software R, vinculando los datos de ocurrencia de géneros y especies (obtenidos previamente desde GBIF) con las variables ambientales (temperatura y salinidad) del entorno físico.

A partir de estos pares de datos (ocurrencia v/s temperatura, ocurrencia v/s salinidad) se obtuvo, para cada variable ambiental, parámetros estadísticos (e.g., promedio, la desviación estándar, valor mínimo, valor máximo) asociados a cada taxón. El análisis integrado de estos parámetros, entre los distintos taxa identificados en el ensamble, permitió generar un diagnóstico para todo el conjunto, e interpretar así las características del ambiente en el cual dichos organismos coexistieron.

Capítulo 2: EL REGISTRO FÓSIL Y SEDIMENTARIO EN EL CONTEXTO PALEOCEANOGRÁFICO DEL OCÉANO PACÍFICO SURORIENTAL DURANTE EL NEÓGENO

RESUMEN

En este capítulo se realiza una revisión de los modelos climáticos y oceanográficos globales que han sido propuestos en la literatura científica para el Cenozoico tardío, con especial foco en aquellos que reportan antecedentes para comprender la evolución paleoambiental del Océano Pacífico suroriental y la costa Pacífico sudamericana. Estos modelos han sido construidos a partir de la información obtenida desde sitios del *Deep Sea Drilling Project* (DSDP) y del *Ocean Drilling Program* (ODP). Posteriormente, se revisan las principales variaciones climáticas representadas en el registro fósil y sedimentario del margen chileno, y se les analiza en consideración a los modelos oceanográficos globales que se han propuesto en la literatura.

El análisis de los modelos globales muestra que la transición desde el mundo cálido del Plioceno hacia las grandes glaciaciones del Pleistoceno se llevó a cabo a través de tres marcados pulsos: uno en el Zancleano (5,3 – 3,5 Ma), otro en el Piacenziano tardío-Gelasiano temprano (3,0 – 2,4 Ma), y un tercero en torno al límite Gelasiano–Calabriano (2,0 – 1,5 Ma). Por otro lado, el análisis del registro fósil en Chile muestra que estos eventos climáticos encuentran una correlación general con un evento de recambio faunístico que introdujo importantes variaciones en la composición, la abundancia y la diversidad de especies y géneros en las comunidades bióticas marinas.

Precisar la cronoestratigrafía de los sedimentos marinos neógeno-cuaternarios en Chile, y estudiar en este marco las características de los cambios taxonómicos observados en el registro fósil, resaltan como tareas clave para evaluar el rol que cumplieron los distintos pulsos de transición climática global -y otros factores de alcance regional- en la evolución de los ecosistemas marinos en el Océano Pacífico suroriental.

2.1. INTRODUCCIÓN

La oceanografía del margen chileno está fuertemente controlada por la dinámica de la corriente de Humboldt, una de las más prominentes corrientes oceánicas conducidas por los vientos a nivel global. Ésta constituye el flanco oriental del Giro Subtropical del Pacífico Sur, transportando aguas frías desde el Océano Antártico hacia los trópicos. A través de los procesos de surgencia costera, el sistema oceanográfico de Humboldt no sólo modula la temperatura de las aguas y el clima en el continente, sino que también sostiene la producción primaria al proveer nutrientes para la zona fótica (Latorre *et al.*, 2007; Marchant *et al.*, 2007; Thiel *et al.*, 2007; Montecino y Lange, 2009).

En Chile, estudiar la evolución oceanográfica del Pacífico oriental es un asunto de elevado interés, dada la influencia que tiene el sistema de Humboldt sobre el régimen climático, las comunidades bióticas marinas y las actividades productivas en el margen costero (Thiel *et al.*, 2007). Entender el ritmo y el modo en cómo evolucionó esta corriente en el pasado, y la influencia que tuvo sobre los ecosistemas, constituye una de las claves para evaluar los posibles efectos del cambio climático en nuestro país. ¿Cómo varió la dinámica de los centros de surgencia? ¿Cómo varió la temperatura de las aguas? ¿De qué manera se vio afectado el régimen de precipitaciones en el continente? ¿En qué medida todos estos factores condicionaron a las comunidades marinas y costeras? Abordar estas preguntas contribuye a prever posibles escenarios en el marco de un clima cambiante.

Hoy, las estimaciones climáticas para los próximos 50 años anuncian que la concentración de CO₂ en la atmósfera alcanzará niveles inéditos durante el Cuaternario, por lo que es necesario revisar en el Plioceno para encontrar concentraciones similares a las que se esperan para el siglo XXI (Haywood *et al.*, 2009). La similitud entre el mundo Plioceno y el del siglo XXI no sólo se limita a las concentraciones de CO₂, sino que también a otras condiciones de borde para los modelos climáticos, como los patrones de circulación oceánica de primer orden, la configuración de los continentes, y una reducida cobertura de hielo en el Hemisferio Norte (Wara *et al.*, 2005). Por esta razón, el Plioceno constituye un experimento natural relevante, que ha sido crecientemente utilizado para entender las causas y los efectos de un eventual clima cálido sostenido en el planeta.

En Chile, el registro fósil y sedimentario nos muestra que, durante la transición Plioceno-Pleistoceno, el enfriamiento climático y los cambios en el sistema de Humboldt produjeron importantes efectos sobre la composición, la abundancia y la diversidad de especies y géneros, modelando la evolución de las comunidades bióticas en el margen Pacífico sudamericano (e.g., Herm, 1969; Kiel y Nielsen, 2010; Rivadeneira y Marquet, 2007). Sin embargo, la temporalidad de estos cambios aún no está suficientemente resuelta, así como tampoco lo está el grado de influencia que tuvieron las distintas variables oceanográficas la evolución de los ecosistemas.

En este capítulo se revisan las principales variaciones climáticas representadas en el registro fósil y sedimentario del margen chileno, y se les analiza en consideración a los modelos climáticos y oceanográficos globales propuestos en la literatura. El análisis se enmarca dentro de la evolución climática global a partir del Mioceno, con el objetivo de comprender los factores y mecanismos que llevaron al establecimiento de las actuales condiciones ambientales en la costa Pacífico sudamericana. En primer lugar, se repasa la evolución climática global a partir del registro en sitios del *Deep Sea Drilling Project* (DSDP) y del *Ocean Drilling Program* (ODP). Posteriormente, se revisa la evolución oceanográfica y climática del margen chileno, a partir del registro fósil y sedimentario de los depósitos marinos fosilíferos y de los estudios paleoclimáticos en el desierto de Atacama. Finalmente, se discuten algunas certezas e interrogantes generales que surgen a partir de la comparación de ambos registros.

2.2. EL REGISTRO PALEOCLIMÁTICO Y PALEOCEANOGRÁFICO GLOBAL

Se comenzará por introducir brevemente la evolución global del clima durante el Neógeno, para luego profundizar en los cambios que habrían tenido lugar durante la última fase de enfriamiento climático.

2.2.1. Evolución climática durante el Neógeno

En esta subsección se revisan las variaciones climáticas globales más importantes del Neógeno, desde una perspectiva basada en distintos proxies paleoclimáticos y paleoceanográficos. Estos cambios se analizan a la luz de los trabajos de [Zachos et al. \(2001\)](#) y de [Beerling y Royer \(2011\)](#), quienes recopilaron numerosos datos alrededor del globo, con resultados que permiten dilucidar las alteraciones climáticas enunciadas en este capítulo.

El trabajo de [Beerling y Royer \(2011\)](#) estuvo enfocado en reconstruir las concentraciones de CO₂ en la atmósfera a partir de distintos indicadores paleoclimáticos (Fig. 2.1). Los niveles de CO₂ constituyen un importante factor en la evolución del clima, pues altas concentraciones de este gas invernadero en la atmósfera promueven el incremento de las temperaturas globales ([Wallace y Hobbs, 2006](#)).

Por otro lado, la compilación del registro de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para foraminíferos bentónicos en más de 40 sitios DSDP y ODP, realizada por [Zachos et al. \(2001\)](#), resulta de especial utilidad para el estudio de la evolución climática y oceanográfica global durante el Cenozoico (Fig. 2.2). Los datos de $\delta^{18}\text{O}$ permiten dilucidar la evolución de las temperaturas de fondo oceánicas y del volumen de hielo global, además de proporcionar un registro de la temperatura superficial del mar (*sea surface temperature*, SST) en latitudes altas, ya que las aguas profundas derivan principalmente del enfriamiento y hundimiento de las aguas superficiales en las regiones polares. Por otro lado, el registro de $\delta^{13}\text{C}$ permite estudiar la naturaleza de las perturbaciones en el ciclo

del carbono y los cambios de primer orden en los patrones de circulación oceánica en el fondo marino (Zachos *et al.*, 2001).

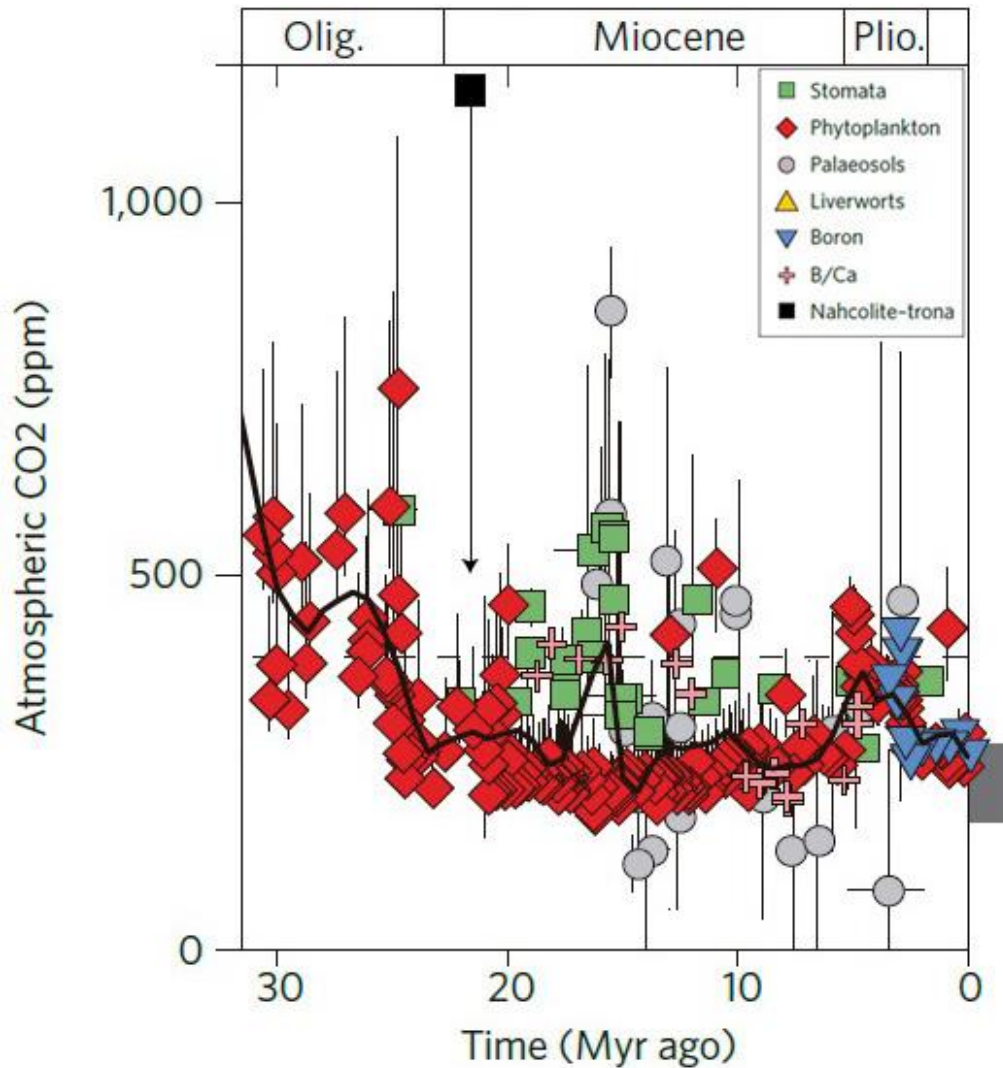


FIGURA 2.1. Concentración de CO₂ en la atmósfera durante los últimos 30 Ma. La línea punteada horizontal indica las concentraciones actuales de CO₂ (390 ppm). Modificado de Beerling y Royer (2011).

El óptimo climático del Mioceno medio [Burdigaliano–Langhiano]

Se piensa que el Neógeno estuvo caracterizado por un clima mucho más cálido que el actual. Esta fase tuvo su clímax en lo que se ha denominado el ‘óptimo climático del Mioceno medio’ (*Mid-Miocene Climatic Optimum*, MMCO), episodio que habría ocurrido hace ~17–15 Ma.

El MMCO se ve claramente reflejado en el registro isotópico de foraminíferos bentónicos (Fig. 2.2). Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ para ese lapso son los más bajos de los últimos 20 Ma, indicando un reducido volumen de hielo global y altas temperaturas de fondo oceánico (Zachos *et al.*, 2001). Concordantemente, el $\delta^{13}\text{C}$ alcanza niveles máximos durante esta fase.

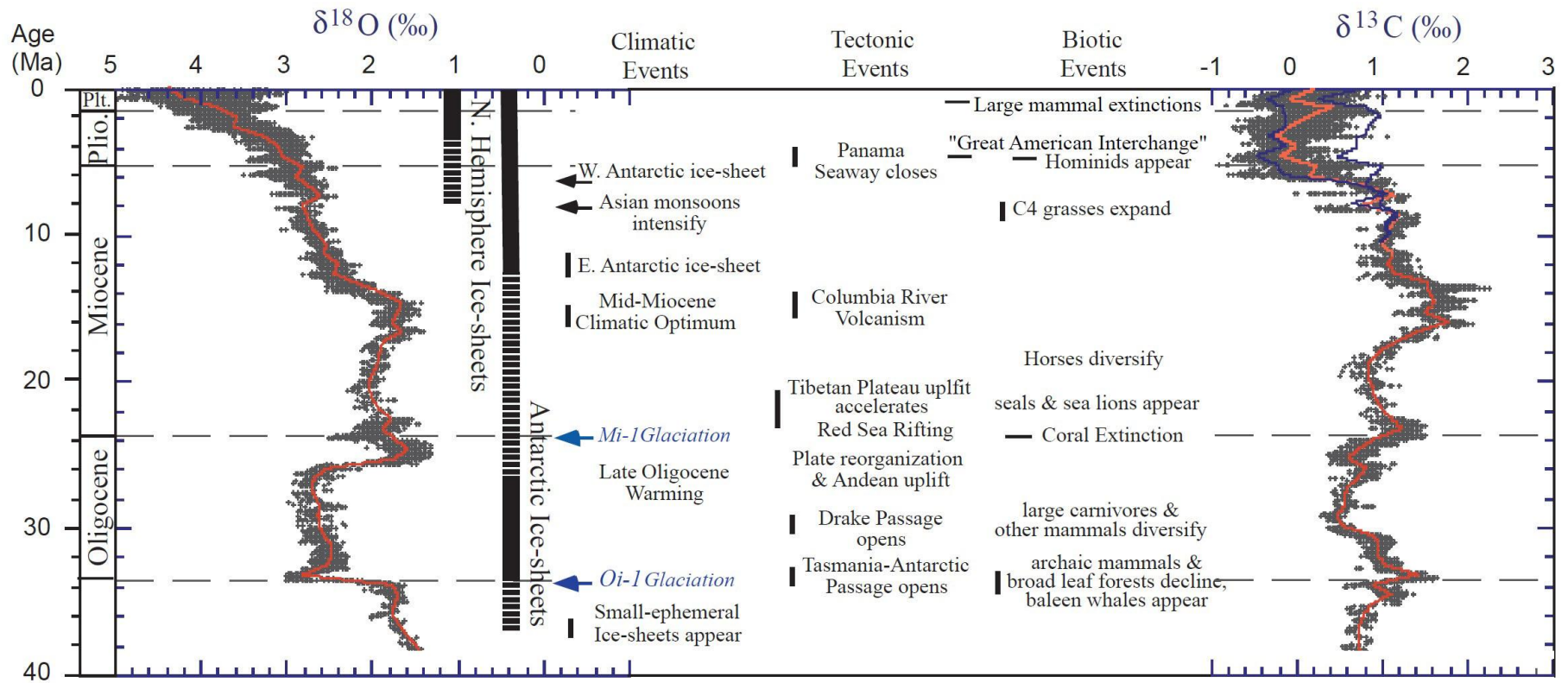


FIGURA 2.2. Registro de isótopos de oxígeno y carbono de más de 40 sitios DSDP y ODP, para los últimos 40 Ma. Las barras verticales ofrecen una representación del volumen de hielo global en cada hemisferio: las barras entrecortadas representan periodos con cobertura de hielo <50% de la actual, y las barras completas, una cobertura >50% de la actual. Se listan también algunos de los eventos climáticos, tectónicos y bióticos más importantes. Modificado de [Zachos et al. \(2001\)](#).

También es posible observar altas concentraciones de CO₂ en la atmósfera durante este episodio, con relación a los niveles medios durante el Neógeno y Cuaternario (Fig. 2.1), lo que concuerda con la idea de un mundo cálido.

El enfriamiento del Mioceno medio-tardío [Langhiano–Messiniano]

Se piensa que el MMCO fue seguido por un episodio de enfriamiento gradual de las temperaturas y el restablecimiento de los principales casquetes de hielo en la Antártica (Zachos *et al.*, 2001). En la Fig. 2.2, esta fase se ve claramente reflejada por el aumento progresivo en la relación isotópica de δ¹⁸O.

La reconstrucción de Beerling y Royer (2011) también da cuenta de una fase de enfriamiento, al evidenciarse un brusco descenso de los niveles de CO₂ en la atmósfera luego del MMCO, y un posterior periodo con concentraciones bajas y estables, que se mantendría hasta el límite Mioceno-Plioceno (Fig. 2.1).

El episodio cálido del Plioceno [Zancleano–Piacenziano]

El enfriamiento que comenzó en el Mioceno medio, habría continuado de manera ininterrumpida hasta el Plioceno temprano, momento en que se produjo un calentamiento sutil de las aguas y en las temperaturas superficiales.

Esta fase se ve apenas evidenciada en los datos de δ¹⁸O de Zachos *et al.* (2001). La tendencia del registro de δ¹³C, en tanto, diverge marcadamente de aquella trazada por los isótopos de oxígeno, evidenciando perturbaciones importantes en los patrones de circulación oceánica. En efecto, ya en el Mioceno tardío se observa una diferencia en el registro de δ¹³C de los océanos Pacífico y Atlántico (línea azul en la Fig. 2.2), ilustrando el fraccionamiento que se produjo entre ambas cuencas (Zachos *et al.*, 2001). Como se verá más adelante, esta segmentación habría ocurrido como respuesta al cierre del paso centroamericano (*Central American Seaway*, CAS) y sus efectos sobre las corrientes oceánicas.

En el registro de CO₂ global compilado por Beerling y Royer (2011), este episodio aparece marcado por un incremento de las concentraciones del gas en la atmósfera (Fig. 2.1). Según Raymo *et al.* (1996), quien realizó estimaciones para el Piacenziano medio a partir de la señal isotópica de carbono en el sitio ODP 806, las concentraciones de CO₂ en la atmósfera eran similares a las actuales, con niveles de pCO₂ un 35% por encima de los niveles pre-industriales. Los niveles promedio de CO₂ fueron estimados por el autor en 380 ppm, llegando a 425 ppm en los intervalos más cálidos.

En el contexto del proyecto PRISM2, el Servicio Geológico de Estados Unidos (*United States Geological Survey*, USGS) ha generado una base de datos de SST para el Piacenziano medio en

distintas regiones del globo, a partir de diversos proxies micropaleontológicos. Una comparación de estos datos con las SST actuales muestra que, hace unos 3,3 – 3 Ma, las temperaturas eran, en promedio, más cálidas que en el presente (Fig. 2.3). Las mayores anomalías se presentan en las latitudes altas, mientras que en los trópicos el contraste es mucho más acotado (Haywood *et al.*, 2009).

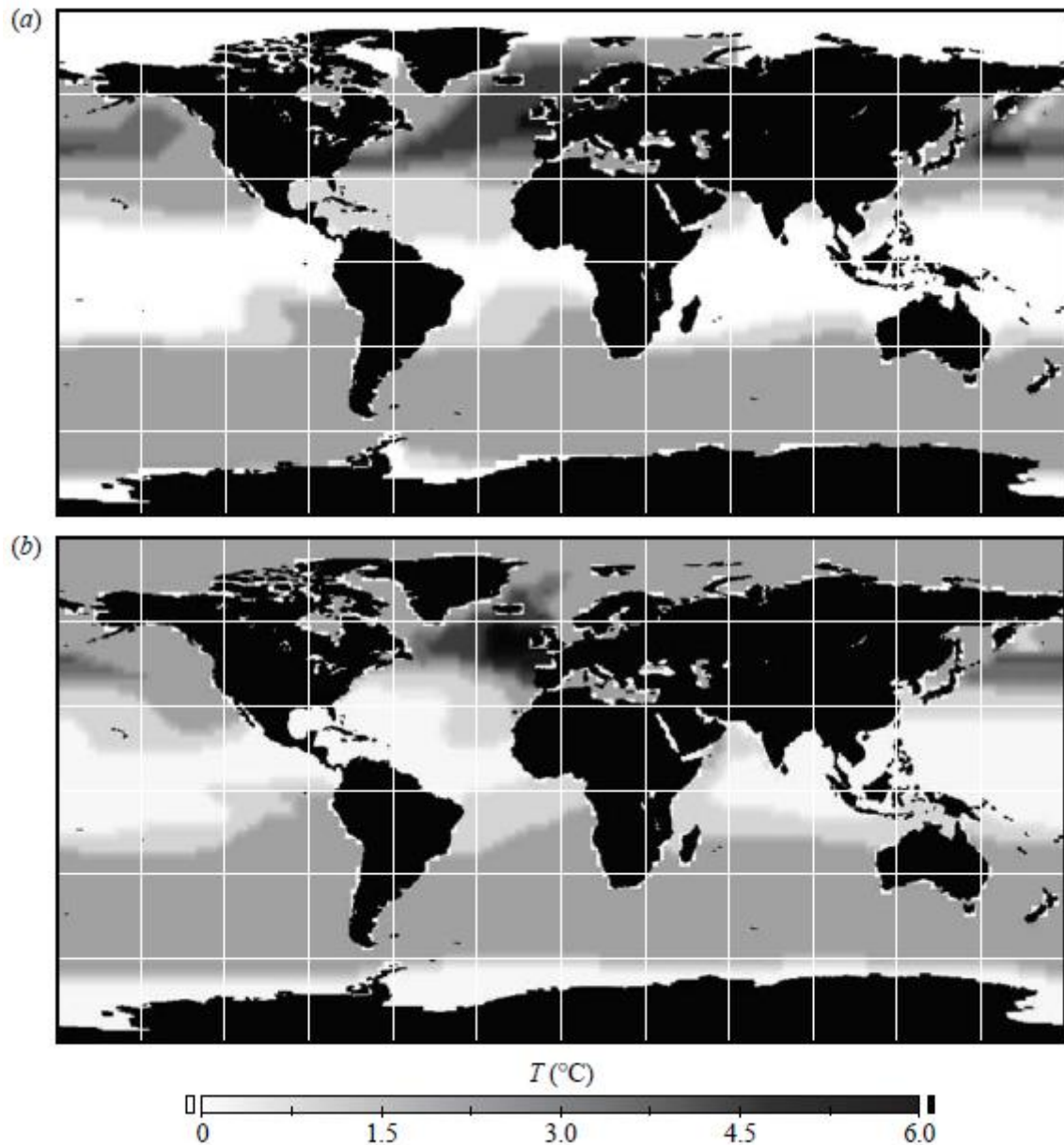


FIGURA 2.3. Anomalías de SST para (a) Febrero y (b) Agosto, obtenidas mediante la sustracción de las temperaturas actuales desde las SST obtenidas por el proyecto PRISM2 para el Plioceno. Modificado de Haywood *et al.* (2009).

En contraposición con lo que se observa en la actualidad, el mundo cálido del Plioceno se habría caracterizado por:

- **Mayores temperaturas globales.** En torno a 3°C más cálidas que en la actualidad (Ravelo *et al.*, 2004; Lawrence *et al.*, 2006; Haywood *et al.*, 2009)

- **Inlandsis más pequeños.** El casquete antártico habría sido un 33% más pequeño que en la actualidad, y el de Groenlandia un 50% menor (Haywood y Valdes, 2004).
- **Nivel eustático más elevado.** Se han realizado numerosas estimaciones para la época, aunque los métodos utilizados suelen tener asociado un grado de incerteza significativo. Estudios hablan de un nivel eustático más elevado, con estimaciones de 35 m (e.g., Dowsett y Cronin, 1990) y más de 50 m (De Boer *et al.*, 2010) por encima del nivel actual.

Diversos estudios en el Océano Pacífico tropical (e.g., Wara *et al.*, 2005; Ravelo *et al.*, 2006) muestran que, en esta región, el episodio cálido del Plioceno estuvo caracterizado por:

- un menor gradiente E-W en las SST,
- una termoclina más profunda en el Pacífico Ecuatorial Oriental (*Eastern Equatorial Pacific*, EEP) y más somera en el Pacífico Ecuatorial Occidental (*Western Equatorial Pacific*, WEP),
- SST más cálidas en el EEP,
- menor variabilidad climática en el EEP.

Todas estas características sugieren que el clima cálido del Plioceno habría presentado los patrones que hoy se observan durante los eventos climáticos de ‘El Niño’. Por esta razón, se ha acuñado la idea de que, durante este tiempo, existieron condiciones de El Niño permanentes en el Pacífico tropical (Wara *et al.*, 2005; Ravelo *et al.*, 2006). Esta analogía resulta conveniente para realizar comparaciones, aunque no debe ser interpretada de manera literal. Dado que existe un cierto grado de condensación temporal (*time-averaging*) inherente en las señales obtenidas del registro sedimentario, los estudios paleoceanográficos de esta escala no poseen la resolución estratigráfica suficiente como para resolver la frecuencia con la que ocurría el fenómeno de El Niño. En esta línea, es más preciso pensar que el fenómeno de El Niño se presentaba con una temporalidad y frecuencia distintas, siendo éste más cercano a la norma que a la excepción durante el Plioceno (Dowsett y Robinson, 2009).

En aquellas zonas costeras subtropicales, que actualmente son afectadas por la surgencia de aguas frías (e.g., California, África SW), las SST eran más cálidas durante el Plioceno. Frente a las costas de África SW, por ejemplo, las SST promedio superaban los 23°C durante el Plioceno, lo que constituye un contraste importante frente a las actuales SST de ~ 16°C (Marlow *et al.*, 2000; Etourneau *et al.*, 2009). En el margen de California, las SST promedio se mantuvieron entre los 22°C y los 25°C durante todo el Plioceno (Dekens *et al.*, 2007).

En la siguiente sección, se analizan los posibles factores que habrían condicionado la transición desde las condiciones climáticas del Plioceno cálido a las que se observan en la actualidad, y se revisa la temporalidad de los eventos que marcaron dicha transición.

2.2.2. La transición climática y oceanográfica del Plioceno-Pleistoceno

Muchos de los estudios paleoclimáticos recientes muestran que el clima de la Tierra ha experimentado una transición global durante los últimos 4 Ma, desde las condiciones cálidas del Plioceno hasta las condiciones frías que observamos en la actualidad (e.g., [Zachos et al., 2001](#); [Ravelo et al., 2004](#); [Wara et al., 2005](#); [Lawrence et al., 2006](#)). Es durante esta fase final que se establecen los grandes casquetes de hielo en el Ártico ([Maslin et al., 1998](#)), en un evento que ha sido denominado la Glaciación del Hemisferio Norte (*Northern Hemisphere Glaciation*, NHG).

En la revisión de [Zachos et al. \(2001\)](#), el episodio cálido del Plioceno es seguido por un nuevo incremento de los valores $\delta^{18}\text{O}$ a partir del Piacenziano (~3,2 Ma), reflejando la reanudación de una marcada tendencia de enfriamiento y de crecimiento del volumen de hielo global (Fig. 2.2). El enfriamiento se refleja también en la drástica disminución de los niveles de CO_2 a partir del Plioceno tardío (~3,3 Ma) (Fig. 2.1).

Según [Ravelo et al. \(2004\)](#), la transición del Plioceno-Pleistoceno no habría ocurrido como respuesta a un único evento, cuyos efectos se expandieron globalmente, sino que se habría producido de manera gradual, a través de distintos pulsos gatillados por procesos regionales específicos. Mediante una comparación de diversos registros climáticos en latitudes altas, subtropicales y tropicales, estos autores identificaron dos marcados pulsos de enfriamiento durante esta transición: uno en el Piacenziano tardío-Gelasiano temprano y otro en torno al límite Gelasiano-Calabriano (Fig. 2.4). Adicionalmente, los registros en latitudes tropicales indican la existencia de una transición previa (e.g., [Billups et al., 1999](#); [Haug et al., 2001](#)). Como se discute en la sección 2.4, esta primera transición habría estado, en parte, vinculada con el episodio cálido del Plioceno, pero también habría establecido las condiciones para el posterior enfriamiento global, razón por la cual se le da tratamiento en esta sección.

Primer pulso de transición climática [Zancleano; 5,3–3,5 Ma]

Este pulso habría influido principalmente en las latitudes tropicales, y se ve reflejado por:

- una somerización de la termoclina en el EEP ([Cannariato y Ravelo, 1997](#); [Chaisson y Ravelo, 2000](#); [Wara et al., 2005](#)).
- un marcado cambio en los gradientes hidrográficos de aguas superficiales entre el Pacífico y el Caribe (Fig. 2.5; [Haug et al., 2001](#)), y entre el Caribe y el Atlántico occidental ([Billups et al., 1999](#)).
- un incremento en la intensidad de la circulación termohalina ([Billups et al., 1998](#); [Haug y Tiedemann, 1998](#); [Steph et al., 2010](#)).
- enfriamiento de las aguas en el EEP desde hace, por lo menos, 4,3 Ma ([Lawrence et al., 2006](#)).

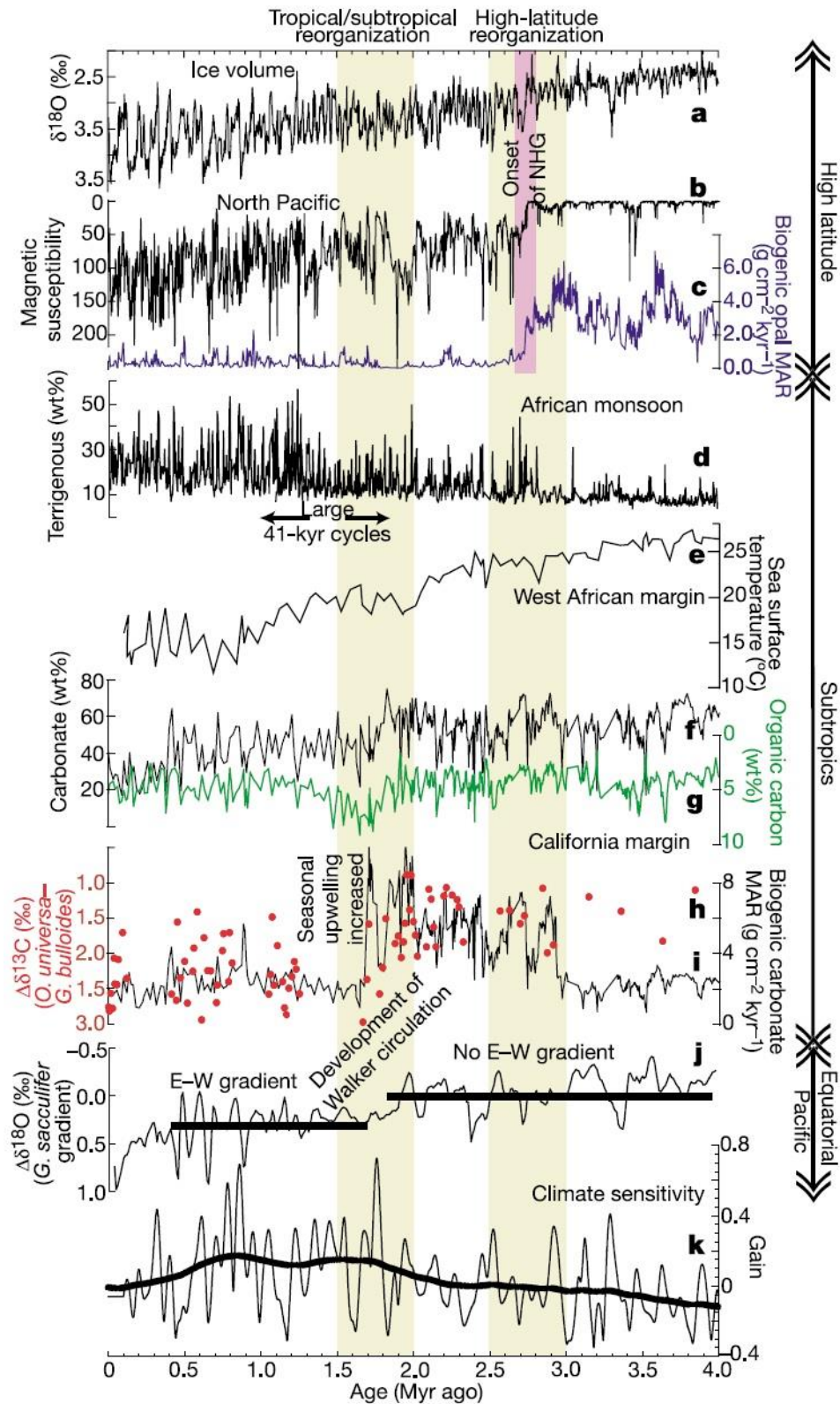


FIGURA 2.4. Segundo y tercer pulsos en la transición climática del Plioceno-Pleistoceno, reflejados mediante la superposición de proxies paleoclimáticos en diferentes regiones de latitudes altas, subtropicales y tropicales. Extraído de [Ravelo et al. \(2004\)](#).

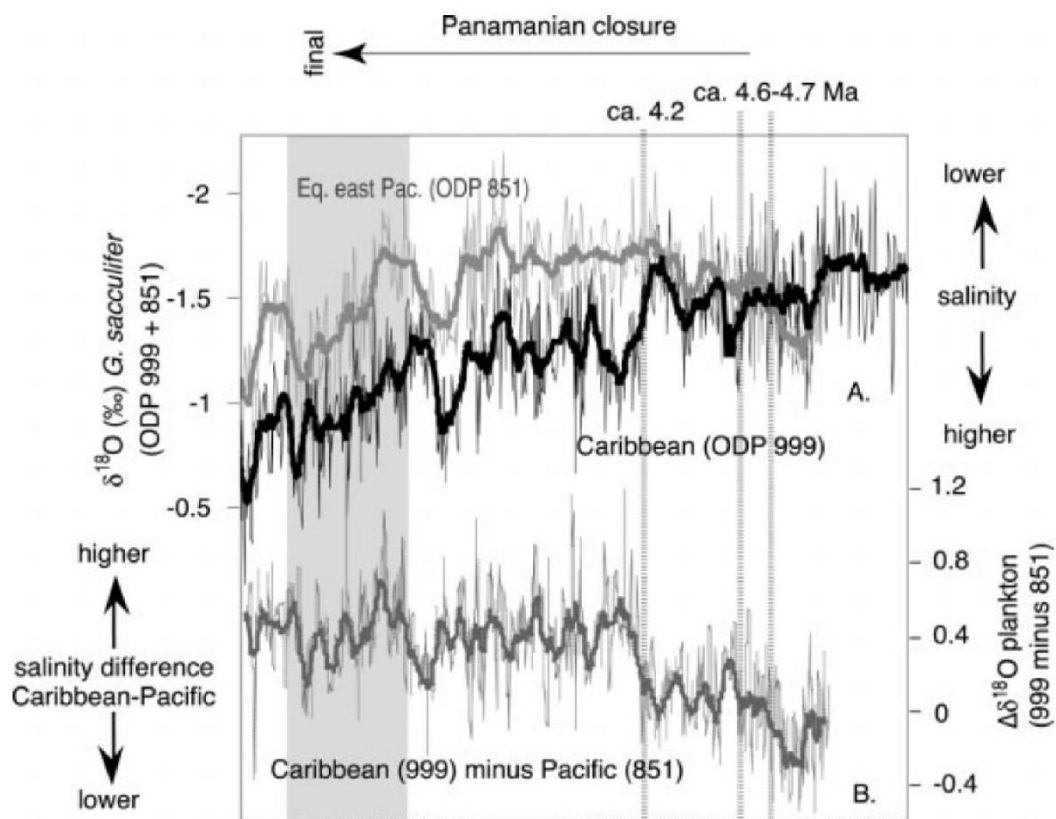
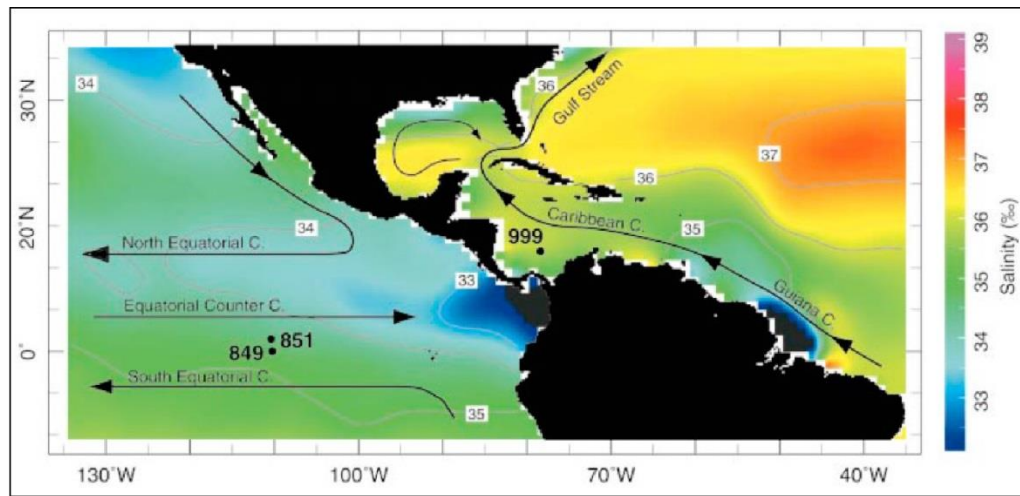


FIGURA 2.5. Evolución del gradiente de salinidad entre el EEP (ODP 851) y el Caribe (ODP 999), reflejado en la diferencia de la señal de $\delta^{18}\text{O}$ para el foraminífero *G. sacculifer* en ambas regiones. La imagen superior deja en evidencia el rol del Istmo de Panamá, en cuanto a evitar el intercambio de aguas y mantener el contraste de salinidad entre las dos cuencas. Modificado de [Haug et al. \(2001\)](#).

La somerización de la termoclina en el EEP habría ocurrido de manera sostenida a lo largo de todo el Zancleano, según sugieren los resultados de [Wara et al. \(2005\)](#). Los autores compararon, en el EEP (sitio ODP 847), el registro $\delta^{18}\text{O}$ para los foraminíferos *Globorotalia sacculifer* (que calcifica en la superficie) y *Globorotalia tumida* (que lo hace en la base de la zona fótica), y usaron esta diferencia para estimar el contraste de temperatura entre las aguas superficiales y

profundas. Los resultados mostraron un incremento sostenido en el gradiente vertical de temperatura entre los 5,3 Ma y los 3,5 Ma, lo que indicaría una somerización progresiva de la termoclina durante ese intervalo.

Como se discute en la sección 2.4, la somerización de la termoclina habría tenido relación con un progresivo cierre del CAS. Si bien este evento tectónico habría comenzado en el Mioceno (e.g., [Duque-Caro, 1990](#)), fue entrando en el Zancleano cuando éste comenzó a afectar de manera notable los patrones de circulación oceánica globales. En particular, el intercambio de aguas entre el Atlántico y el Pacífico habría quedado totalmente restringido hacia los 4,7 – 4,2 Ma, cuando se dispara el gradiente de salinidad a ambos lados del Istmo (Fig. 2.5).

El fraccionamiento entre el Atlántico y el Pacífico habría sido amplificado por el incremento en la circulación termohalina (*thermohaline circulation*, THC), lo cual habría ocurrido en el Zancleano como consecuencia del cierre del CAS ([Billups et al., 1998](#); [Haug y Tiedemann, 1998](#); [Steph et al., 2010](#)).

Otro importante acontecimiento de este pulso de transición climática, es el enfriamiento de las SST en el EEP. Inicialmente datada en 2,5 Ma por [Wara et al. \(2005\)](#), la temporalidad de este evento fue posteriormente reevaluada por [Lawrence et al. \(2006\)](#), quienes presentaron una reconstrucción de las paleotemperaturas para el sitio ODP 846, basada en el índice $U_{37}^{K'}$ de alquenona. Los autores mostraron que hubo una disminución monótona de las SST ($\sim 1^\circ\text{C}$ por cada 1 Ma) en el EEP, la cual habría comenzado, por lo menos, a partir del Zancleano medio (4,3 Ma AP). El enfriamiento habría ocurrido como consecuencia directa de la somerización de la termoclina ([Wara et al., 2005](#); [Steph et al., 2010](#)), por lo que también estaría vinculado al cierre del CAS.

Segundo pulso de transición climática [Piacenziano–Gelasiano; 3,0–2,4 Ma]

Este pulso se manifiesta marcadamente en los registros de latitudes altas, y habría significado:

- una disminución en la temperatura de las aguas profundas ([Ravelo et al., 2004](#)),
- un aumento en los volúmenes de hielo globales ([Ruddiman y Raymo, 1988](#); [Haug et al., 1999](#); [Ravelo et al., 2004](#)),
- el establecimiento de la estratificación oceánica superficial y la reducción de las tasas de inversión termohalina en el Pacífico Norte ([Kwiek y Ravelo, 1999](#)) y en el Atlántico Norte ([Raymo et al., 1992, 1996](#)).
- el establecimiento de la surgencia costera en el EEP ([Dekens et al., 2007](#)).

Los cambios en la temperatura de las aguas profundas se encuentran vinculados al incremento en los volúmenes de hielo, y se ve reflejada, por ejemplo, en la señal de $\delta^{18}\text{O}$ para foraminíferos bentónicos en el sitio ODP 1014, donde se observa un importante incremento en la composición

isotópica (Fig. 2.4-a). Este enfriamiento de las aguas habría ocurrido en torno a los 2,75 Ma, coincidente con la intensificación de la NHG.

El aumento en los volúmenes de hielo globales ha sido ampliamente estudiado en la literatura y se refleja, por ejemplo, en una drástica disminución en la susceptibilidad magnética (Fig. 2.4-b) de los sedimentos en el Pacífico Norte (Haug *et al.*, 1999), así como también en el Atlántico Norte (Ruddiman y Raymo, 1988), lo que estaría indicando un aumento en el suministro de material transportado por el hielo (*ice-rafted debris*) durante procesos de expansión de los casquetes glaciares. Esto ha sido datado entre 2,75 Ma y 2,4 Ma.

La reducción de las tasas de inversión termohalina habría ocurrido de manera contemporánea a estos eventos. Se ve reflejada en una reducción abrupta en las tasas de acumulación de ópalo biogénico en el sitio ODP 882 (Fig. 2.4-c), y ha sido vinculada con el establecimiento de la estratificación oceánica superficial (Ravelo *et al.*, 2004). Se ha postulado que existiría una relación inversa entre la intensidad de la circulación termohalina en el océano Atlántico (AMOC, *Atlantic Meridional Overturning Circulation*) y la profundidad de la termoclina en el EEP (Steph *et al.*, 2010), por lo que ambos fenómenos estaría acoplados a partir de un cierto punto crítico.

El segundo pulso de transición climática también se manifestó en las latitudes subtropicales, según se observa en los registros frente a California (Fig. 2.4-i) y en aquellas regiones influenciadas por los monzones de Asia (Clemens *et al.*, 1996) y África (Tiedemann *et al.*, 1994). En el sistema de Benguela, por ejemplo, las SST comienzan a disminuir en este periodo (Fig. 2.4-e), reflejando una intensificación de la surgencia costera (Marlow *et al.*, 2000). Asimismo, un incremento porcentual del material terrígeno en el sitio ODP 664 reflejaría un aumento en las condiciones de aridez en el continente (Fig. 2.4-d; DeMenocal, 1995). En California y el EEP, la surgencia también se habría establecido para entonces, aunque las aguas aún permanecían relativamente cálidas (Dekens *et al.*, 2007).

Por último, para las latitudes tropicales, se reportó un aumento en la variabilidad climática en el EEP a partir de los 3 Ma, sobre la base del registro de SST en el sitio ODP 846 (Lawrence *et al.*, 2006). Lo mismo ocurriría en las latitudes altas, según se observa en el registro de $\delta^{18}\text{O}$ bentónico de Lisiecki y Raymo (2005).

Tercer pulso de transición climática [Gelasiano–Calabriano; 2,0–1,5 Ma]

Este pulso puede ser identificado en los registros de latitudes tropicales y subtropicales, mientras que el clima en las latitudes altas se mantuvo relativamente constante (Fig. 2.4-a).

Uno de los cambios más llamativos ocurridos durante este pulso es la intensificación del gradiente hidrográfico a lo ancho del Pacífico. Comparando las relaciones de Mg/Ca y $\delta^{18}\text{O}$ entre el WEP y el EEP (sitios ODP 806 y 847, respectivamente), Wara *et al.* (2005) estimaron la evolución del gradiente E-W en las SST. Para el intervalo entre 5,3 y 1,7 Ma, el registro muestra

que el EPP era más cálido, y que la diferencia de SST con el WEP era menor a 2°C. Para el intervalo a partir de los 1,6 Ma, en cambio, ya se observa el gradiente zonal moderno de 4°C. La diferencia isotópica presentada por [Ravelo et al. \(2004\)](#), para los sitios ODP 806 y 851, refleja similares resultados (Fig. 2.4-j). En ambos casos, los autores vincularon el desarrollo de este gradiente al establecimiento de la circulación de Walker, celda atmosférica que hoy en día constituye un rasgo permanente del Pacífico tropical ([Ravelo et al., 2004](#); [Wara et al., 2005](#)). La intensificación de la circulación de Walker habría sido el último evento en la transición desde las condiciones de ‘El Niño permanentes’ hacia el establecimiento del actual sistema climático ENSO (*El Niño Southern Oscillation*).

El desarrollo de la circulación de Walker estaría potencialmente relacionado con una serie de cambios ocurridos en las latitudes subtropicales, tales como:

- un nuevo pulso de aridización en África hace 1,7 Ma (Fig. 2.4-d; [DeMenocal, 1995](#)),
- un aumento de la estacionalidad y un debilitamiento de la surgencia costera frente a las costas de California (Fig. 2.4-h, 2.4-i), lo que ha sido atribuido a reducciones estacionales en la estratificación oceánica superficial.

2.3. EL REGISTRO FÓSIL Y SEDIMENTARIO EN LAS COSTAS DE CHILE

Los estudios realizados en sedimentos continentales y marinos a lo largo del margen chileno también han permitido identificar algunos de los cambios ambientales ocurridos en la región desde el Neógeno. Esta información resulta de interés para comprender la dinámica y las causas de las transiciones climáticas en los últimos 15 Ma y, en particular, aquella que aconteció en torno al límite Plioceno-Pleistoceno.

A continuación se revisan algunos de los principales resultados obtenidos en estos estudios.

2.3.1. Temperatura de las aguas

El estudio del registro fósil y sedimentario en el margen Pacífico sudamericano ha dejado al descubierto la existencia de un paulatino enfriamiento de las aguas desde el Mioceno hasta nuestros días.

Este proceso de enfriamiento climático produjo notables cambios en el registro fósil de moluscos a lo largo del margen chileno, evolución que se realizó en dos fases. Durante la primera etapa (en torno al límite Mioceno – Plioceno), desaparecieron numerosos géneros y especies de aguas cálidas con afinidades atlánticas, y la fauna cobró un carácter de aguas templadas. Durante la segunda etapa (a comienzos del Pleistoceno), continuó disminuyendo la diversidad genérica y

específica, se generó un relevo de las formas dominantes, y se desarrolló un mayor endemismo (Herm, 1969).

Un lugar donde se encuentra bien documentada esta evolución en las faunas de moluscos descrita por Herm (1969), es el área de Navidad, en Chile central. Allí aflora una sucesión de sedimentos terciarios marinos, en cuya base se encuentra la Formación Navidad (Mioceno inferior a medio), que alberga una alta diversidad genérica y específica de faunas de moluscos de indudable origen tropical y subtropical (Covacevich y Frassinetti, 1980, 1983, 1986; Groves y Nielsen, 2003; DeVries y Frassinetti, 2003; Nielsen y Glodny, 2009). A partir de las formaciones Licancheu y Rapel (Mioceno superior), que sobreyacen a la Formación Navidad, se evidencia un notorio recambio faunístico, así como un empobrecimiento general en géneros y especies, el que alcanza su máxima declinación en la Formación Rapel (Covacevich y Frassinetti, 1986). En la localidad de Lo Abarca, sólo 50 km más al norte, donde se ha reportado una fauna de invertebrados que se ubicaría estratigráficamente entre las faunas de la Formación Navidad y aquellas de la Formación La Cueva (Plioceno), que sobreyace a la Formación Rapel. La asociación de Lo Abarca indica aguas menos templadas que las señaladas por las faunas de Navidad, pero más cálidas que las de La Cueva (Covacevich y Frassinetti, 1990), reflejando así un enfriamiento climático paulatino que se habría desarrollado, al menos, entre el Mioceno medio y el Plioceno.

Las investigaciones realizadas desde la perspectiva micropaleontológica también parecen apoyar la existencia de condiciones cálidas en el Mioceno temprano-medio y una posterior declinación de las temperaturas. Por ejemplo:

- En la bahía de Tongoy, Martínez-Pardo (1979) reportó una asociación de foraminíferos que indicaría aguas cálidas próximas a los 26°C, y que asignó a la base del Mioceno medio.
- La asociación de microfósiles silíceos, descritos por Martínez-Pardo y Caro (1980) en niveles de diatomita del Mioceno medio terminal de Tongoy, también indicarían la existencia de aguas cálidas (próximas a los 25°C en superficie).
- En Caleta Herradura de Mejillones, al norte de Antofagasta, se reconstruyó la evolución de las temperaturas superficiales examinando las variaciones en la proporción de foraminíferos planctónicos de aguas cálidas (Fig. 2.6). Los resultados mostraron una elevada proporción de este tipo de formas para el Burdigaliano tardío-Langhiano (~16-15 Ma), seguido de una abrupta disminución que indicaría el comienzo del enfriamiento durante el Langhiano-Serravalliano (~15-13 Ma) (Ibaraki, 1990; Tsuchi, 2002).
- La asociación de foraminíferos planctónicos reportada por Martínez-Pardo (1990), para el Piso de Navidad, llevó al autor a proponer un episodio cálido que cubriría gran parte del lapso Burdigaliano – Serravalliano (Mioceno temprano y medio) en la costa de Chile y Perú.

- En el área de Caldera, las primeras evidencias de aguas frías vienen dadas por la presencia de *Neogloboquadrina pachyderma* con su forma sinestral, en estratos del Mioceno superior de la Formación Bahía Inglesa (Marchant *et al.*, 2000).

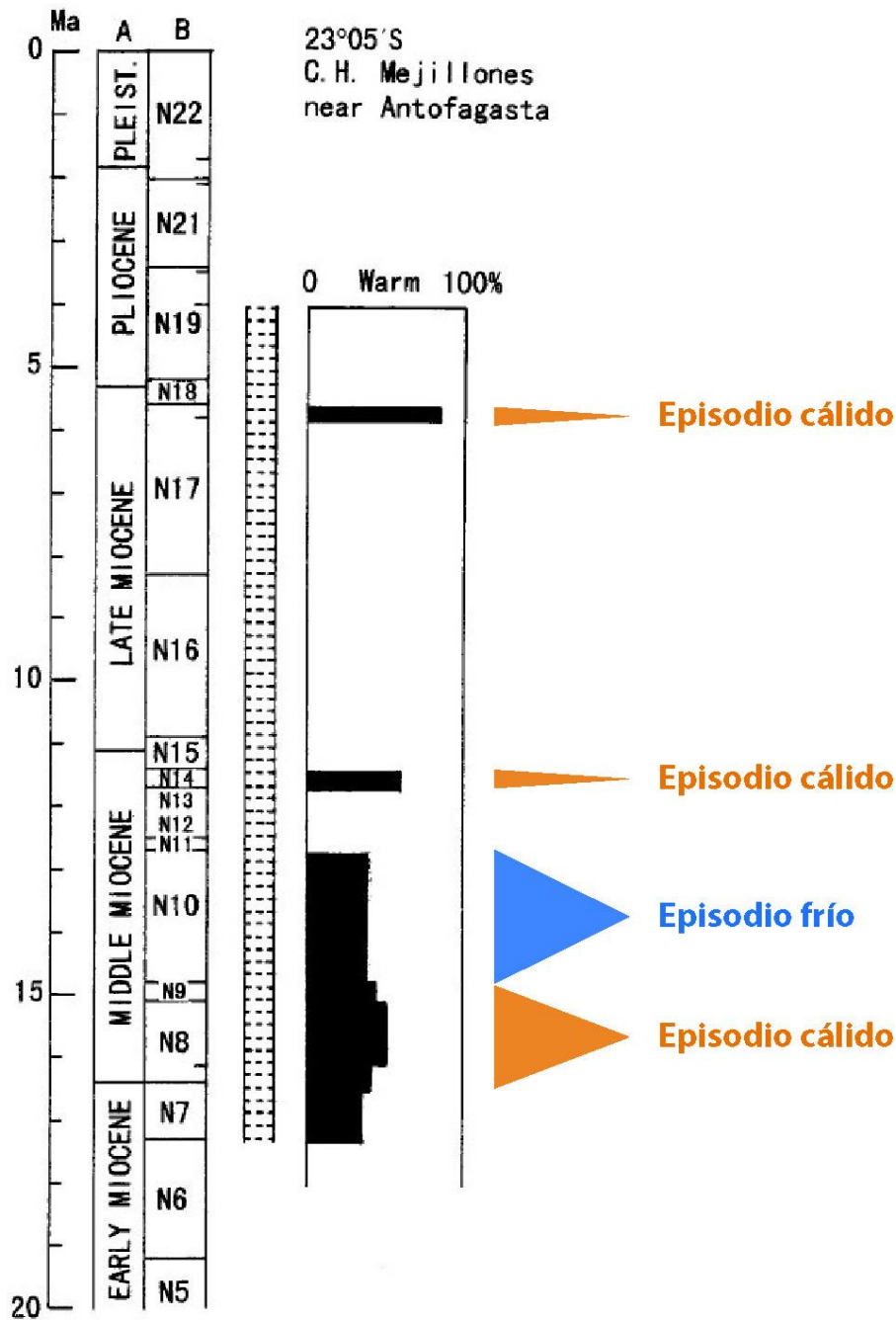


FIGURA 2.6. Fases climáticas inferidas en Mejillones, a partir de la proporción de foraminíferos planctónicos de aguas cálidas en los sedimentos de Caleta Herradura. Modificado de Tsuchi (2002).

A pesar de que el registro de microfósiles corrobora el enfriamiento climático a lo largo de la costa de Chile a partir del Mioceno medio, también ha evidenciado la existencia de una fase

cálida, que habría interrumpido momentáneamente esta tendencia general de enfriamiento. Dicho pulso de calentamiento se habría manifestado en el norte y centro de Chile, y ha sido referido por [Le Roux \(2012\)](#) como el ‘episodio cálido del Messiniano – Plioceno’ (*Messinian-Pliocene warming*, MPW). Algunas evidencias de la existencia de este pulso serían:

- La microflore nerítica y planctónica marina descrita por [Padilla y Elgueta \(1992\)](#) en el sur de Iquique, asignada por los autores al Mioceno tardío - Plioceno, indicaría la influencia de aguas cálidas y de episodios de surgencia moderados a intensos.
- [Krebs et al. \(1992\)](#), quienes estudiaron un nivel de diatomita en la Caleta Herradura de Mejillones, concluyeron que los microfósiles formaban una asociación costera, y que también registraba influencia de aguas oceánicas templadas, así como episodios de surgencia esporádicos. Este nivel fue asignado al Mioceno superior por estos autores, y al Plioceno inferior por [Koizumi \(1990\)](#), ambos sobre la base su asociación de microfósiles.
- Un marcado aumento en la proporción de foraminíferos planctónicos de aguas cálidas, en Caleta Herradura de Mejillones ([Ibaraki, 1990](#); [Tsuchi, 2002](#)), estaría indicando un pulso de calentamiento durante el Messiniano tardío (5,7 Ma).
- La presencia del foraminífero planctónico *Globorotalia menardii* en estratos del Mioceno tardío, así como de *Globorotalia calida* y *Globorotalia crassaformis* en torno a los 3 Ma, también confirmaría la influencia de una fase cálida en el área de Caldera ([Marchant et al., 2000](#)).
- En los pisos de Coquimbo y Tubul en Chile central, [Martínez-Pardo \(1990\)](#) reportó una asociación de foraminíferos planctónicos dominada por *Globigerinoides conglobatus*, *Globigerinoides ruber*, *Globorotalia crassaformis* y *Globorotalia inflata*, que indicaría aguas superficiales cálidas-templadas en las latitudes medias y bajas. El autor denominó este evento ‘*Late Pliocene Warming Event*’ (LPWE), y lo ubicó en el lapso Piacenziano-Gelasiano temprano.

Hasta el momento, en la literatura se han presentado escasos proxies que permitan precisar la temporalidad y la dinámica del enfriamiento final de las aguas frente a las costas de Chile, aunque se piensa que éste habría ocurrido durante la transición Plioceno-Pleistoceno.

Para [Martínez-Pardo \(1990\)](#), el LPWE en las latitudes medias y bajas habría coexistido con un episodio de enfriamiento durante el Gelasiano temprano, reflejado por la ocurrencia de una zona de acme con ~80% de *N. pachyderma* sinestral. Esta etapa habría significado un enfriamiento de las aguas superficiales, en las latitudes altas, y de las aguas intermedias y profundas en las latitudes medias y bajas. En estas últimas regiones, las aguas superficiales aún habrían permanecido bajo la influencia del LPWE. De ser correcta la interpretación de [Martínez-Pardo \(1990\)](#), el Gelasiano temprano constituiría una época de marcada transición oceanográfica en el Pacífico.

Numerosos son los eventos de extinción y recambio faunístico reportados durante la transición Plioceno-Pleistoceno. Entre éstos destacan los cambios en diversidad y composición de las faunas de moluscos fósiles (e.g., [Philippi, 1887](#); [Herm, 1969](#); [DeVries, 2001](#); [Tsuchi, 2002](#); [Rivadeneira y Marquet, 2007](#); [Rivadeneira y Nielsen, 2017](#)), la desaparición local de especies y géneros de peces condriictios (e.g., [Cione et al., 2007](#); [Carrillo-Briceño et al., 2013](#); [Staig et al., 2015](#); [Villafaña y Rivadeneira, 2014, 2018](#)) y pulsos de extinción en mamíferos acuáticos (e.g., [Valenzuela-Toro et al., 2013](#); [Amson et al., 2015](#)) y aves costeras (e.g., [Chávez et al., 2007](#)).

Muchos de las extinciones o cambios evolutivos han sido explicados por el enfriamiento de las aguas durante esta transición climática. La extinción del perezoso marino *Thalassocnus*, por ejemplo, que aparece por última vez en el Plioceno de Perú y Chile, ha sido atribuida a su inhabilidad para adaptarse a dicho enfriamiento ([Amson et al., 2015](#)). Lo mismo ocurre con la extinción local de los tiburones del género *Carcharias*, que se habría producido en torno al Piacenziano ([Cione et al., 2007](#)). La evolución acelerada en la bioserie *Turritella cingulatiformis* – *cingulata* en el norte de Chile desde hace 3 Ma, fue interpretada como respuesta al enfriamiento ([Tsuchi, 2002](#)). La drástica disminución en la biodiversidad costera durante el Pleistoceno fue atribuida, en general, al enfriamiento de las aguas de surgencia y al consecuente colapso en las cadenas tróficas ([Villafaña y Rivadeneira, 2014](#)).

A partir de indicadores paleoceanográficos más directos de la temperatura (e.g., índice $U^{K'}_{37}$, relaciones $\delta^{18}O$), se han realizado reconstrucciones de SST en el margen chileno, pero éstas se concentran para el Pleistoceno tardío-Holoceno (e.g., [Lamy et al., 2002](#); [Marchant et al., 2007](#)). De esta manera, aunque los datos muestran que para dicho lapso las aguas frías ya estaban establecidas, éstos no permiten determinar cuándo ocurrió el tránsito hacia dichas condiciones, ni tampoco el ritmo con el cual ocurrió dicho proceso.

2.3.2. Establecimiento de los centros de surgencia

Aspectos importantes sobre la evolución de la surgencia costera en el margen sudamericano, a partir del Mioceno, han quedado plasmados en la distribución de sedimentos biosilíceos del Neógeno y Cuaternario en la región. Estos sedimentos se consideran el resultado de una alta productividad biológica como consecuencia de episodios intensos de surgencia costera (e.g., [Diester-Haass, 1978](#)).

En el margen peruano, los sedimentos biosilíceos laminados más antiguos registrados en el sitio ODP 112 datan del Mioceno temprano terminal, y los que se registran en las distintas localidades costeras presentan edades que varían desde el Mioceno medio al Pleistoceno tardío (Fig. 2.7).

En el norte de Chile, los sedimentos biosilíceos aparecen de manera extendida en el Plioceno y Pleistoceno de Mejillones y Caldera, lo cual se ha interpretado como el reflejo de una expansión que las zonas de surgencia desde Perú hacia el sur ([Ibaraki, 1997](#)). En todo caso este fenómeno parece haberse desarrollado de manera gradual, estando sus primeras fases marcadas por la

diatomita más antigua, en Caleta Herradura de Mejillones, que ha sido atribuida al Mioceno tardío–Plioceno temprano (Koizumi, 1990; Krebs *et al.*, 1992).

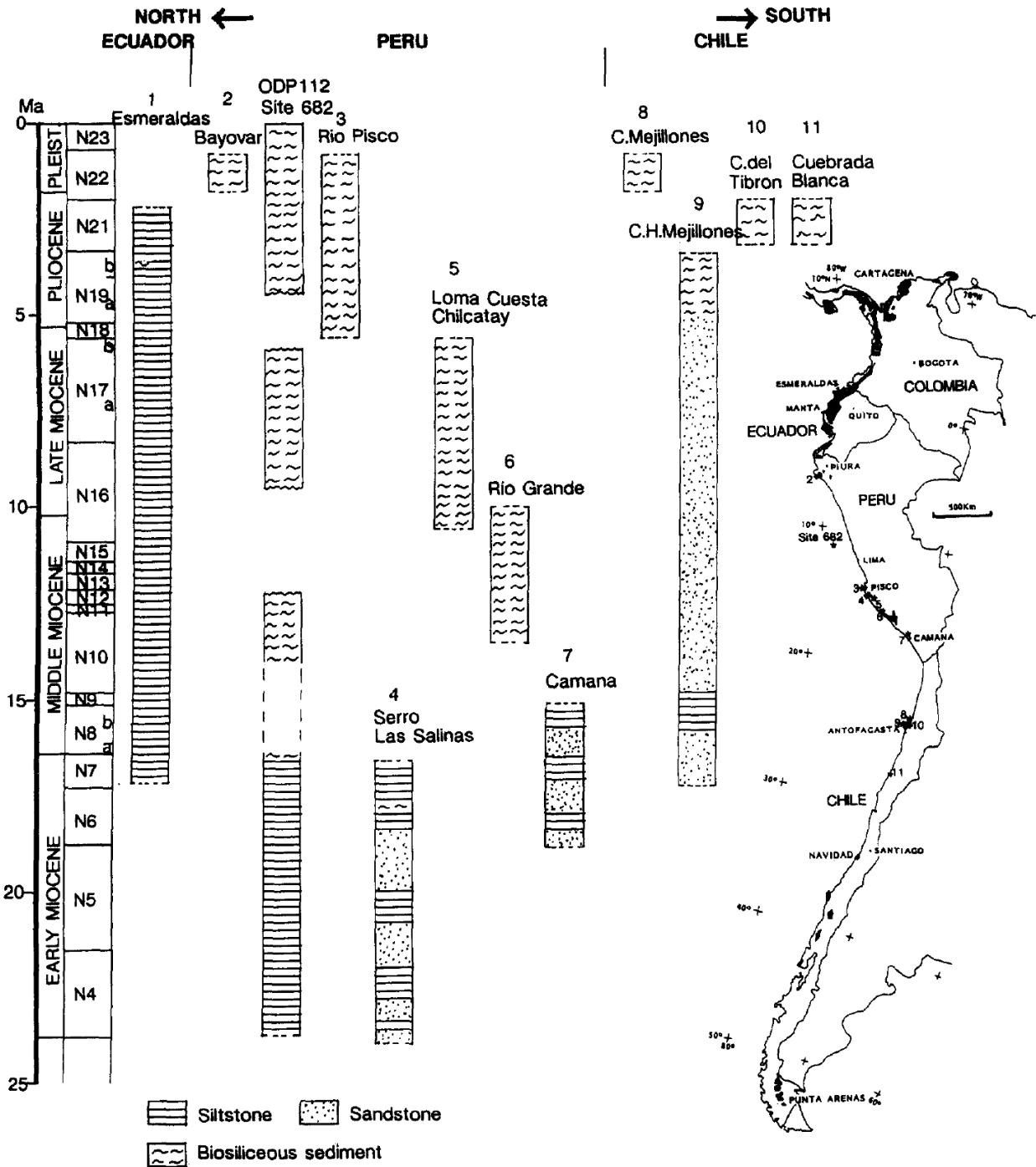


FIGURA 2.7. Secuencias neógenas marinas en Ecuador, Perú y Chile. Obsérvese la aparición de sedimentos biosilíceos en las localidades del norte de Chile a partir del Plioceno. Extraído de Ibaraki (1997).

Otro tipo de trazador de los episodios de surgencia en el pasado proviene de los depósitos de fosforita en el registro geológico. Ocurrencias de este tipo de depósitos han sido descritas para diversas regiones afectadas por eventos de surgencia costera en la actualidad, por lo que se piensa

que la formación de fosforitas marinas se encuentra asociada a dicho fenómeno (Diester-Haass, 1978). Muchas de las teorías con respecto a la génesis de la fosforita han sido generadas a partir del modelo de Kazakov (1937), quien postuló que el ascenso de aguas ricas en fosfato en las regiones de surgencia causaría una reducción en la presión parcial de CO₂, con un consecuente aumento de pH, produciendo la sobresaturación de fluorapatita carbonatada en las aguas y gatillando su precipitación (Burnett, 1977).

La presencia de notables depósitos de fosforita en el norte de Chile, sugiere que los eventos de surgencia podrían haber estado presentes en la región desde el Tortoniano. Uno de ellos corresponde a los mantos fosfatados en Caleta Herradura de Mejillones, que se encuentran en asociación con las diatomitas de Koizumi (1990) y Krebs *et al.* (1992), por lo que pertenecerían al Mioceno tardío o al Plioceno temprano. El otro corresponde al miembro Mina Fosforita de la Formación Bahía Inglesa, en Caldera, que se caracteriza por la presencia de una gruesa capa fosfática rica en fósiles (*'bonebed'*), en la cual se han registrado más de 60 especies de vertebrados (Walsh, 2001), y que se encuentra asociada con otros niveles ricos en nódulos de fosfato (Le Roux *et al.*, 2016). Dataciones en conchas de moluscos (6,8 Ma por el método ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr; Henríquez, 2006) y en una capa de ceniza volcánica (7,6 Ma por el método K-Ar; Godoy *et al.*, 2003) ubicados por encima del *bonebed*, sugieren una edad Mioceno tardío para el mismo, lo que se encuentra en concordancia con la asociación de elasmobranquios contenidas en este nivel fosfático (Le Roux *et al.*, 2016).

2.3.3. Aridización del desierto de Atacama

El desierto de Atacama constituye una de las zonas más áridas del mundo. Su condición de hiperaridez ha sido atribuida a diversos factores, entre los que se puede nombrar: (1) su posición en una zona de subsidencia atmosférica subtropical, (2) el efecto de sombra orográfica de la Cordillera de Los Andes, y (3) la influencia de la corriente fría de Humboldt, que impide la precipitación en el continente al crear una capa de inversión atmosférica que bloquea el paso de las masas de aire húmedo procedentes del Pacífico (Hartley y Chong, 2002; Latorre *et al.*, 2007; Garreaud *et al.*, 2010).

La cuestión acerca de cuándo se estableció la condición de hiperaridez en Atacama es de sumo interés para el estudio de la paleoceanografía del margen costero, dada la influencia que tiene la surgencia de aguas frías sobre la condición de hiperaridez en el desierto.

Diversas investigaciones se han realizado para intentar abordar esta pregunta. Algunas de ellas se han utilizado un enfoque geomorfológico, basándose en la premisa de que la preservación de los rasgos superficiales del paisaje se ve favorecida por la condición de hiperaridez (e.g., Dunai *et al.*, 2005; Evenstar *et al.*, 2009). Otras han utilizado el vínculo que existe entre los procesos de mineralización supérgena y el escurrimiento de aguas lluvias, dado que las zonas de enriquecimiento supérgeno son generadas por la exposición de los sulfuros de cobre a los efectos de la meteorización (e.g., Alpers y Brimhall, 1988; Sillitoe y McKee, 1996). Por último, también

ha existido una serie de argumentos desarrollados a partir de la interpretación paleoambiental de los depósitos sedimentarios y de los paleosuelos que en ellos se desarrollaron (e.g., Sáez *et al.*, 1999; Hartley y Chong, 2002; Rech *et al.*, 2006). A continuación se revisan algunos de los principales resultados obtenidos por la vía de cada uno de estos enfoques.

Enfoque geomorfológico

Uno de los primeros en utilizar la conexión entre la geomorfología y el clima en Atacama fue Mortimer (1973), quien postuló que existe una correlación entre el actual gradiente de precipitaciones y la conservación de rasgos superficiales en el desierto. En palabras del autor, “al sur del Río Huasco, donde la precipitación aumenta significativamente, la erosión ha procedido a una mayor tasa, y la preservación de paisajes más antiguos que el Plioceno rápidamente decrece con la distancia hacia el sur”. Según Amundson *et al.* (2012), este gradiente revelaría que los rasgos superficiales son altamente susceptibles a los incrementos en las precipitaciones, y que su preservación a lo largo de millones de años es el testimonio de la larga data de las actuales condiciones climáticas en el desierto.

Hartley y Chong (2002), por el contrario, puntualizaron que la preservación de ciertos rasgos, como las superficies de pediplanación, está determinada por la tectónica local y, por lo tanto, no puede ser utilizada como evidencia directa de la hiperaridez. Según estos autores, la preservación de estas superficies no tendría significado paleoclimático, aunque sí lo tendría su desarrollo, pues indicaría periodos de aridez en la región.

En cuanto a la interpretación ambiental a partir del desarrollo de los pediplanos, Galli-Olivier (1967) señaló que estas superficies se formaron en el norte de Chile durante el Oligoceno – Mioceno. Dado que los pediplanos se generan en áreas desérticas, el autor concluyó que una cierta condición de aridez en Atacama habría comenzado ya en esas épocas. Naranjo y Paskoff (1980), por su parte, vincularon la acción erosiva lateral que dio origen al pediplano de Atacama con divagaciones de los cursos de agua en condiciones climáticas semi-áridas. El proceso de pedimentación habría ocurrido en el Mioceno tardío (~11,5 - 9,5 Ma), según dataciones K-Ar en ignimbritas entre (12,6 Ma) y sobre (11,5 Ma; 9,5 Ma; 9,0 Ma) el relleno continental (Clark *et al.* 1967; Mortimer, 1973). Según estas observaciones, la región de Atacama ya habría sido un desierto para esa época, aunque todavía no habría alcanzado las actuales condiciones hiperáridas. La sedimentación en diferentes lugares del piedemonte del desierto de Atacama habría disminuido posteriormente hacia los 8 Ma, señalando una marcada reducción de las precipitaciones (Tosdal *et al.*, 1984; Garcia y Hérail, 2005; Farías *et al.*, 2005; Riquelme *et al.*, 2007).

Utilizando el enfoque “preservacionista”, estudios recientes han intentado estimar la edad de la desecación, aportando dataciones adicionales con el objetivo de mejorar la precisión del registro. Dunai *et al.* (2005) examinaron superficies de sedimentación en el área de Pisagua, y calcularon edades midiendo ²¹Ne cosmogénico en clastos de cuarzo. Las 12 edades obtenidas se distribuyen

en un amplio rango (9-37 Ma), con la mayor parte de éstas concentradas en torno al Mioceno temprano y medio (frecuencias máximas a los 25 Ma, 20 Ma y 14 Ma). Sobre la base del vínculo clima-preservación, los autores concluyeron que las actuales condiciones de hiperaridez en Atacama se habrían establecido ya para el Mioceno. [Allmendinger et al. \(2005\)](#), sin embargo, reportaron incisiones sobre una toba datada en 3,49 Ma en la misma área, lo cual sugeriría la persistencia de drenajes para el Plioceno temprano. [Evenstar et al. \(2009\)](#), por su parte, obtuvieron edades de exposición ^3He y concluyeron que el principal periodo de pediplanación cesó a las 14,6 Ma, aunque también habrían existido eventos más jóvenes de modificación de la superficie a los 6,8–7,6 Ma y en torno a los 2,8 Ma.

[Amundson et al. \(2012\)](#), mediante reconstrucciones paleotopográficas en la cuenca de quebrada La Negra (II Región), evidenciaron una reducción en la incisión fluvial y en la remoción de sedimento a partir del Plioceno tardío.

Enfoque por enriquecimiento supérgeno

Como se ha mencionado, otras estimaciones de la edad del desierto de Atacama han surgido a partir del estudio de los pórfidos de cobre. En el área de La Escondida, [Alpers y Brimhall \(1988\)](#) realizaron cuatro dataciones K-Ar en alunita supérgena, obteniendo edades entre 18 y 14,7 Ma. Posteriormente, [Sillitoe y McKee \(1996\)](#) realizaron 25 determinaciones K-Ar entre las latitudes 20° y 27°S, obteniendo un rango de edades entre 34 y 14 Ma. En ambos trabajos se concluyó que los procesos de mineralización supérgena habrían cesado en la región durante el Mioceno medio, como consecuencia de una aridización del clima. Según [Alpers y Brimhall \(1988\)](#), la aridización estaría relacionada con el enfriamiento de las aguas costeras y un incremento en la intensidad de la surgencia, producto del establecimiento del casquete de hielo antártico hace 15-13 Ma.

Estudios posteriores basados en alunita, sin embargo, han mostrado la existencia de pulsos de enriquecimiento supérgeno hasta el Plioceno temprano (~5 Ma) en el sur del desierto de Atacama ([Arancibia et al., 2006](#)). Por otro lado, la reciente utilización de la atacamita como marcador (pues requiere agua salina para su formación y se disuelve rápidamente con las aguas meteóricas), ha evidenciado que la actual condición de hiperaridez sólo se habría alcanzado desde hace 1,5 Ma ([Reich et al., 2009](#)).

Según algunos autores, las implicancias climáticas del gap en la mineralización supérgena deben ser interpretadas con cautela, ya que la dinámica de los procesos de enriquecimiento puede ser fuertemente influenciada por la tectónica local ([Hartley y Chong, 2002](#); [Clarke, 2006](#)).

Enfoque sedimentológico y pedológico

Por último, las condiciones de humedad en la región de Atacama han sido también estimadas a partir de la interpretación paleoambiental de distintos depósitos sedimentarios, así como también de los paleosuelos desarrollados en éstos.

En la cuenca de Calama, [Rech et al. \(2006\)](#) reportaron una transición en el carácter de los suelos identificados en estratos del Mioceno, desde suelos vertisoles cálcicos con restos de raíces a gipsisoles salinos (nitratos). Este cambio, que habría ocurrido entre 19 y 13 Ma AP, representaría una dramática reducción en la precipitación, desde más de 200 mm anuales hasta menos de 20 mm al año. Tal disminución significaría una transición hacia condiciones de aridez en la región, aunque no aún de hiperaridez, escenario en el que la precipitación media anual es menor a 5 mm ([Garreaud et al., 2010](#)).

Por otra parte, se piensa que la existencia de extensos depósitos fluviolacustres y de abanico aluvial, que datan del Mioceno y del Plioceno temprano, sería evidencia de que durante ese lapso prevalecía un clima generalmente semiárido en la región, dado que las condiciones de hiperaridez implicarían una escasez de escorrentías de agua superficial ([Hartley y Chong, 2002](#)).

Un ejemplo de estos depósitos lo constituyen las capas sedimentarias rojas de la cuenca del Lauca, que registrarían un ambiente con descarga fluvial perenne, pero con una tendencia decreciente de las escorrentías superficiales en el tiempo. Este patrón alcanza un máximo distintivo a los 6,4 Ma, con la depositación de sedimentos lacustres salinos someros y con abundante evidencia de precipitación evaporítica. La transición evidenciaría el paso de un clima semihúmedo a uno árido ([Gaupp et al., 1999](#)).

Las evaporitas del Lauca son contemporáneas con un extenso depósito de anhidrita en la cuenca de Quillagua–Llamara, el cual se intercala hacia su base con capas volcánicas datadas en 6 Ma ([Sáez et al., 1999](#)), lo que refuerza la idea de una fase de aridez en el Mioceno tardío terminal a una escala regional.

Esta aridización, sin embargo, no sería la definitiva, ya que los depósitos lacustres evaporíticos son seguidos por los sistemas perennes y no-evaporíticos representados en la Formación Quillagua, datada en 5,8 Ma hacia su base. Esta transición indicaría un mayor aporte de agua desde los sistemas fluviales y el regreso a un clima más húmedo. A la Formación Quillagua le siguen las evaporitas de la Formación Soledad, cuya edad se estima en el intervalo Plioceno – Pleistoceno, y que coincide con una retracción de los abanicos aluviales en la precordillera. Ambas evidencias podrían estar sugiriendo un nuevo incremento de la aridez, aunque el menor aporte de agua a la cuenca podría estar ocurriendo también en respuesta a cambios tectónicos observados para ese periodo ([Sáez et al., 1999](#)).

Según [Hartley y Chong \(2002\)](#), el establecimiento de las actuales condiciones de hiperaridez estaría siendo evidenciado por el cese de la sedimentación aluvial y fluviolacustre hace 4–3 Ma. Además, un limitado flujo de escorrentías superficiales, que desde entonces ha afectado a la región, quedaría evidenciado en la extensa cobertura salina que se ha desarrollado sobre los estratos del Plioceno inferior y aquellos que le subyacen ([Chong, 1988](#)).

Síntesis e integración de resultados

La aridización del desierto de Atacama es un fenómeno que ha sido estudiado desde distintos enfoques y para el cual se han obtenido resultados variados. Como bien plantea [Amundson *et al.* \(2012\)](#), cualquiera de los proxies utilizados presenta fortalezas y deficiencias, por lo que es a través de un enfoque múltiple e integrado como se puede lograr un mejor entendimiento de la historia climática de la región.

En esta línea, y a pesar de las diferencias entre los resultados obtenidos a través de los distintos enfoques, también existen algunas similitudes que merecen ser consideradas en el análisis. En primer lugar, la mayor parte de los estudios parece evidenciar que la aridización en Atacama no fue un fenómeno que ocurrió por medio de una única transición, ni en respuesta a una causa singular. Más bien, el registro indica que la aridización fue un proceso que ocurrió a través de distintos pulsos o fases climáticas.

La integración de los datos permite reconstruir una historia climática para la región que, en términos generales, se podría resumir como sigue:

- (i) Condiciones semiáridas ya habrían estado establecidas en la región a partir del Oligoceno - Mioceno, según indica la edad estimada para el pediplano de Choja ([Galli-Olivier, 1967](#)).
- (ii) Una fase de incremento de la aridez habría ocurrido entre el Burdigaliano y el Langhiano (~ 19 y 13 Ma AP), según refleja la transición desde suelos vertisoles a gipsisoles reportada por [Rech *et al.* \(2006\)](#). Un episodio de aridización para el Langhiano (~14,7–14 Ma) también se encuentra sostenido por los peaks en edades de cese de la pediplanación ([Dunai *et al.*, 2005](#); [Evenstar *et al.*, 2009](#)) y por una detención en la mineralización de alunita supérgena ([Alpers y Brimhall, 1988](#); [Sillitoe y McKee, 1996](#)).
- (iii) Un retorno a las condiciones semiáridas durante el Serravalliano–Tortoniano (~12,6–9,5 Ma) se encontraría registrado por la presencia de extensos depósitos de grava y por su posterior pediplanación en Atacama ([Clark *et al.* 1967](#); [Mortimer, 1973](#); [Naranjo y Paskoff, 1980](#)).
- (iv) Un nuevo incremento de la aridez en el Messiniano (~7,6–6 Ma) se encuentra reportado en un nuevo peak en las edades de cese de la pediplanación en Pisagua ([Evenstar *et al.*, 2009](#)) y por la precipitación de extensos depósitos evaporíticos en las cuencas de Lauca ([Gaupp *et al.*, 1999](#)) y de Quillagua–Llamara ([Sáez *et al.*, 1999](#)). Un pulso de aridización hacia los 8 Ma estaría también respaldado por una reducción de la sedimentación en diferentes lugares del piedemonte del desierto de Atacama ([Tosdal *et al.*, 1984](#); [García y Hérail, 2005](#); [Farías *et al.*, 2005](#); [Riquelme *et al.*, 2007](#)).
- (v) La más reciente fase con condiciones de relativa humedad se habría producido durante el Messiniano tardío y el Zancleano (~5,8–3,5 Ma), según se registra en los

sedimentos de la Formación Quillagua (Sáez *et al.*, 1999) y en las incisiones fluviales desarrolladas en Pisagua (Allmendinger *et al.*, 2005).

- (vi) La aridización final del desierto habría comenzado en el Piacenziano (~3,5 Ma), según indica el último peak en las edades de cese de la pediplanación en Pisagua (Evenstar *et al.*, 2009), el desarrollo de una extensa cobertura salina sobre la geología y el relieve pre-piacenzianos (Chong, 1988), y la reducción general en la remoción de sedimento a partir del Plioceno tardío, identificada a través de reconstrucciones paleotopográficas (Amundson *et al.*, 2012). El cese definitivo de la mineralización de alunita supérgena (Arancibia *et al.*, 2006), así como el desarrollo de las evaporitas de la Formación Soledad y la retracción de los abanicos aluviales precordilleranos al norte de Tocopilla (Sáez *et al.*, 1999), también podrían constituir una respuesta a este pulso final de aridización. Dicho pulso se habría completado hacia los 1,5 Ma AP, momento en que se habría alcanzado la actual condición de hiperaridez extrema, según indican las edades de formación de atacamita (Reich *et al.*, 2009).

La aridización del desierto de Atacama ha sido ampliamente atribuida tanto al alzamiento de la Cordillera de los Andes como al enfriamiento de las aguas en el Océano Pacífico suroriental (y la intensificación de la surgencia costera). El alzamiento andino durante el Mioceno ha sido considerado como un factor influyente en los primeros pulsos de aridización, generado un efecto de sombra orogénica y bloqueando la humedad arrastrada por el monzón de verano sudamericano para que no entre en la región de Atacama (e.g., Rech *et al.*, 2006; Garziona *et al.*, 2008; Reich *et al.*, 2009). El enfriamiento en el Pacífico suroriental, por su parte, ha sido considerado como un factor relevante tanto para los primeros pulsos como para la fase de aridización final, reforzando la subsidencia atmosférica asociada a la célula de alta presión subtropical y bloqueando la humedad proveniente del Océano Pacífico (e.g., Alpers y Brimhall, 1988; Hartley y Chong, 2002; Reich *et al.*, 2009). La interrogante sobre cuál de estos factores fue más influyente en la aridización del desierto de Atacama es aún materia de debate. Simulaciones recientes con modelos climáticos globales, sin embargo, sugieren que el enfriamiento de la superficie del mar (desde el Mioceno tardío, y especialmente durante la transición Plioceno-Pleistoceno) constituyó un factor muy efectivo en la aridización, mientras que el levantamiento andino habría tenido una influencia muy limitada en la falta de precipitaciones (Garreaud *et al.*, 2010).

2.4. DISCUSIÓN

En las secciones previas, se presentaron los principales registros paleoclimáticos y paleoceanográficos que se han obtenido, para el Plioceno y Pleistoceno, a partir del estudio de los sitios ODP y DSDP a nivel global (sección 2.2), así como también a partir del estudio de los sedimentos continentales y marinos del margen chileno (sección 2.3).

En la presente sección, se revisan algunas coincidencias y contradicciones que existen entre los registros en Chile y los modelos de evolución climática y oceanográfica global que se han

propuesto en la literatura. También se señalan algunas de las brechas que existen en el registro y los desafíos que éstas suponen. La discusión se desarrolla en torno a los eventos y procesos que pudieron haber condicionado la evolución paleoceanográfica y biológica de los sistemas costeros en Chile.

2.4.1. Controles en la evolución de paleotemperaturas del margen chileno

En cuanto a la evolución de las temperaturas en el margen Pacífico sudamericano, cabe destacar la concordancia que parece existir entre el registro en Chile y el modelo de evolución climática global propuesto por [Zachos et al. \(2001\)](#). Los datos de $\delta^{18}\text{O}$ presentados por dichos autores, reflejan la existencia de un clima cálido durante el Mioceno temprano y medio, un enfriamiento de las aguas profundas a partir de los 15 Ma, y un calentamiento sutil durante el Zancleano, al que le seguiría una fase final de enfriamiento climático a partir de los 3,2 Ma.

El registro fósil de los sedimentos marinos neógenos y cuaternarios en Chile refleja bastante bien esta tendencia global. Por ejemplo, la fase cálida del Mioceno temprano y medio concuerda con la existencia de microfósiles y moluscos con afinidades tropicales. El enfriamiento global del Mioceno medio y tardío queda reflejado, en Chile, en el recambio faunístico y la pérdida de diversidad que se observa en los moluscos, así como en la aparición de foraminíferos de aguas frías reportado por [Marchant et al. \(2000\)](#). El pulso de calentamiento durante el Plioceno temprano coincide con el MPW postulado por [Le Roux \(2012\)](#), evento que se evidencia principalmente en las asociaciones de microfósiles de aguas cálidas. La fase final de enfriamiento climático, a partir del Piacenziano tardío, coincide con el segundo recambio faunístico reportado por [Herm \(1969\)](#) y que concluyó con la desaparición de diversos géneros y especies de moluscos, peces y mamíferos en la costa chilena.

Estas coincidencias sugieren:

- (i) que las variaciones en la temperatura de las aguas han jugado un rol importante en la evolución de los ecosistemas marinos en el margen Pacífico sudamericano, y
- (ii) que dichos cambios han estado vinculados con variaciones en las temperaturas de fondo oceánicas, los volúmenes de hielo globales y las SST en las latitudes altas, que es lo que se ve reflejado en los datos de $\delta^{18}\text{O}$ de [Zachos et al. \(2001\)](#).

Todo lo anterior indicaría que los mencionados cambios climáticos corresponden a transiciones de carácter global. A continuación, se discuten algunos de los factores que podrían haber controlado la transición entre cada uno de estos pulsos climáticos.

Fin del MMCO y transición hacia condiciones climáticas frías

La fase de enfriamiento, observada a partir del Mioceno medio, es sincrónica con la formación del actual casquete antártico ([Flower y Kennett, 1994](#)). Se piensa que este casquete habría crecido

como respuesta al progresivo desarrollo de la Corriente Circumpolar Antártica (*Antarctic Circumpolar Current, ACC*), luego de la apertura de los pasos Australiano-Antártico y Drake y el consecuente aislamiento del continente (Fig. 2.8; Kennett, 1980).

El desarrollo criosférico en la Antártica habría producido un incremento en los gradientes de temperatura meridionales, y habría gatillado cambios importantes en los patrones de circulación de aguas profundas. Uno de estos cambios habría sido el suministro de aguas intermedias frías en las regiones de latitudes medias, que afloraron a la superficie gracias a los procesos de surgencia (Flower y Kennett, 1994). Esto explicaría el vínculo que se observa entre el descenso de temperaturas y crecimiento de los casquetes en la Antártica, el enfriamiento de las aguas profundas y la disminución de las SST en el margen Pacífico sudamericano.

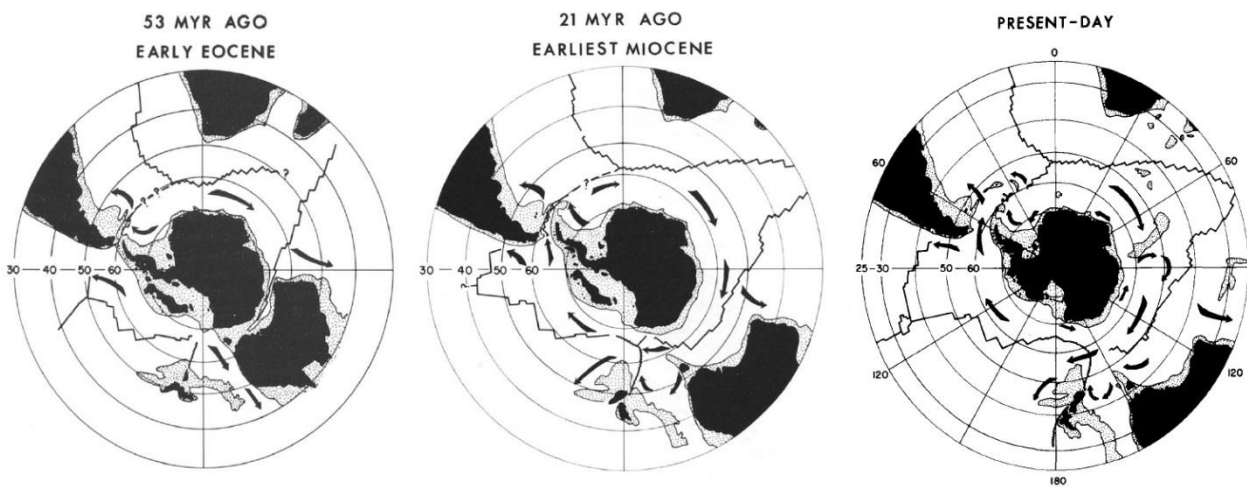


FIGURA 2.8. Desarrollo de la ACC en el Cenozoico. Durante el Eoceno temprano, la Antártica se encontraba unida a Australia y Sudamérica. En el Mioceno temprano, la apertura de los pasos de Drake y Australiano-Antártico habría permitido la formación de la ACC. En la actualidad, la Antártica oriental y occidental se muestran unidos debido a la presencia de una capa de hielo. Modificado de Kennett (1980).

Según Flower y Kennett (1994), la surgencia de aguas frías en las costas habría reducido los niveles de humedad en la atmósfera, produciendo eventos de aridización en las regiones continentales adyacentes. Los autores recopilaron numerosas evidencias de aridización en Sudamérica, Norteamérica, África y Australia, a partir del Mioceno medio, y postularon que estos eventos habrían estado vinculados al enfriamiento de las aguas y al engalazamiento ocurridos en la región antártica durante esa época.

La reconstrucción de la historia climática del desierto de Atacama, realizada en este trabajo, concuerda bastante bien con el esquema propuesto por Hartley y Chong (2002), el cual se ilustra en la Figura 2.9. Los autores identificaron los tres pulsos de aridización ya mencionados (14,7-14 Ma; 7,6-6 Ma; 3,5 Ma al presente), además de un cuarto pulso (en torno a los 9 Ma) para el cual no se encontraron evidencias en la presente revisión. En el esquema de la Figura 2.9, se ilustra el estrecho vínculo entre estos eventos y aquellos reportados en África por Van Zinderen Bakker y

Mercer (1986). También se observa que, al menos hasta el Piacenziano, las fases de aridización coinciden con periodos de disminución de temperaturas en el Océano Antártico, lo cual, en principio, estaría en concordancia con el modelo de Flower y Kennett (1994). La situación cambia básicamente a partir de los 2,5 Ma, cuando el régimen de temperatura global comienza a ser influenciado en mayor medida por la NHG (Van Zinderen Bakker y Mercer, 1986).

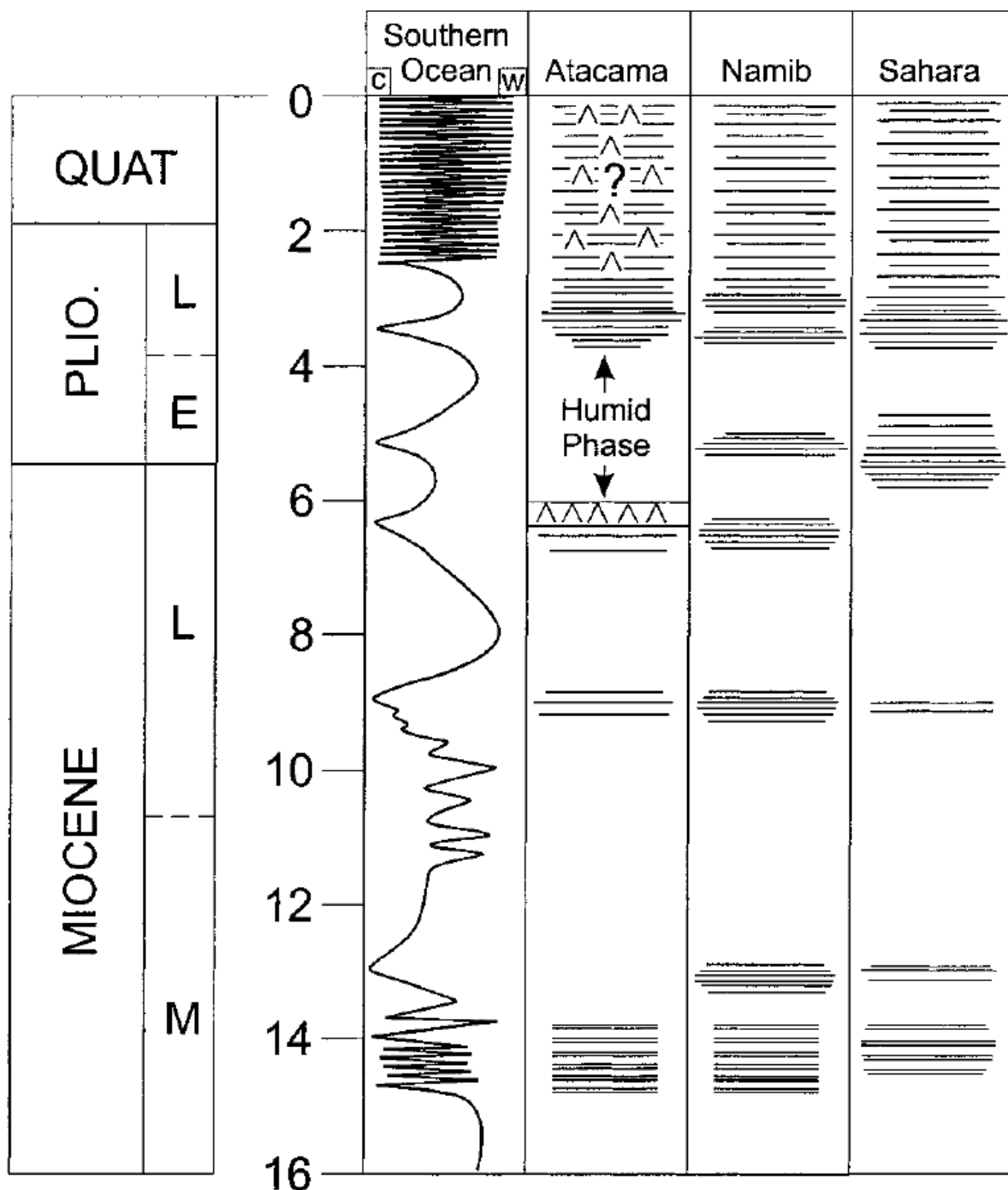


FIGURA 2.9. Carta esquemática que ilustra la relación entre las fases de calentamiento (W) o enfriamiento (C) del Océano Antártico y las fases de aridización en los desiertos de Atacama, Namibia y Sahara. Extraído de Hartley y Chong (2002).

Lo interesante de la relación entre las temperaturas en el Océano Antártico y las fases de hiperaridez en Atacama, es que reflejarían lo que indicó [Dekens et al. \(2007\)](#): que el enfriamiento de las aguas costeras no está controlado sólo por el establecimiento de los episodios de surgencia, sino que también requiere de cambios en las condiciones de las aguas subsuperficiales (sección 2.4.2). Estas condiciones están determinadas por el área fuente de las aguas subsuperficiales, que en este caso es el Océano Antártico. Sería entonces en los periodos de enfriamiento de este océano cuando se experimentaría la surgencia de aguas frías en el margen chileno.

Ahora bien, si la relación que se observa entre el Océano Antártico y los pulsos de aridización en Atacama se explica por la surgencia de aguas frías intermedias, como propusieron [Flower y Kennett \(1994\)](#), entonces sería esperable encontrar registros de surgencia en la costa chilena desde, por lo menos, el Mioceno medio. Si bien la surgencia puede no ser una condición suficiente para explicar el enfriamiento de las aguas, al menos sí constituiría una condición necesaria. Hasta el momento, sin embargo, las evidencias parecen indicar que la surgencia en Chile comenzó a operar recién en el Mioceno tardío (sección 2.3). De aquí pueden extraerse dos posibles conclusiones:

- (i) que aún existen muchas brechas de información en el estudio del registro geológico, con respecto a los episodios de surgencia frente a las costas de Chile, y/o
- (ii) que existen factores adicionales que han controlado la evolución oceanográfica y climática del margen chileno.

Episodio cálido del Plioceno

La cuestión acerca de las posibles causas que podrían haber llevado al establecimiento de esta fase cálida, aún es materia de debate ([Haywood y Valdes, 2004](#)).

Uno de los factores que habría controlado la transición hacia condiciones más cálidas son los niveles de CO₂ en la atmósfera. Como se vio en la sección 2.2, los distintos proxies paleoclimáticos indican que el Plioceno hubo un incremento en las concentraciones de CO₂ (Fig. 2.1), lo cual coincide el pulso de calentamiento.

Sin embargo, para [Raymo et al. \(1996\)](#), quien calculó los niveles de CO₂ entre 380 y 425 ppm para este lapso, el incremento no tuvo la magnitud suficiente como para dar cuenta de este calentamiento. Además, como puntualizaron [Haywood y Valdes \(2004\)](#), el incremento en las concentraciones de CO₂ en la atmósfera no explica, por sí mismo, el patrón observado de SST para esta época, con anomalías acotadas en los trópicos y más pronunciadas para las latitudes altas (Fig. 2.3). Debe haber existido, por lo tanto, un mecanismo retroalimentador que operó en conjunto con el incremento de CO₂, reforzando su impacto en ciertas regiones del globo y mitigándolo en otras.

En esta línea, se ha especulado que una intensificación de la circulación termohalina (*termohaline circulation*, THC) pudo haber afectado los casquetes de hielo polares, actuando como retroalimentador positivo en las latitudes altas y como retroalimentador negativo en los trópicos (Raymo *et al.*, 1996). Esta hipótesis se sostiene en los numerosos registros que dan cuenta de un cierre progresivo del CAS desde los 13 hasta los 1,9 Ma AP (e.g., Duque-Caro, 1990; Collins *et al.*, 1996; Haug y Tiedemann, 1998). El calentamiento que, en un principio, habrían experimentado las aguas en las altas latitudes, se debe a que el cierre de la comunicación entre los océanos Pacífico y Atlántico habría producido una deflexión de las aguas tropicales hacia el norte, reforzando la corriente del Golfo y llevando aguas cálidas hacia el Ártico (Benedetto, 2012).

Usando modelos numéricos, Maier-Reimer *et al.* (1990) investigaron los posibles impactos que habría producido el cierre del CAS sobre los patrones de transporte de calor en los océanos. En este trabajo se realizaron dos experimentos: uno de ‘control’, donde se simularon las condiciones oceánicas y geográficas actuales, y uno ‘perturbado’, donde se estableció una abertura en el Paso Centroamericano como condición de borde. Los autores concluyeron que el cierre del CAS habría tenido, al menos, dos grandes consecuencias:

- En una etapa temprana, se habría incrementado el transporte de calor desde el trópico hacia las latitudes altas en el Atlántico Norte.
- En una etapa más tardía, se habría incrementado la producción de la NADW (*North Atlantic Deep Water*).

Los resultados de Maier-Reimer *et al.* (1990) explican exitosamente las anomalías de SST que se observan en el Atlántico Norte para el Plioceno, sin embargo, no dan cuenta del calentamiento que se observa en el resto de las latitudes altas (Fig. 2.3).

Modelaciones más recientes han estudiado el problema incorporando nuevas condiciones de borde. Lunt *et al.* (2008) evaluaron las interacciones océano-atmósfera en un mundo con el CAS cerrado (Plio^{CS}) y uno con el CAS abierto (Plio^{OS}), imponiendo condiciones iniciales como las que existían en el Plioceno: concentración atmosférica de CO₂ de 400 ppm; nivel del mar, relieve continental y volúmenes de hielo modificados; y distribución de hielo, vegetación y SST acordes con los datos que el USGS, a través del proyecto PRISM2, maneja para la época. Los autores encontraron una respuesta bipolar al cierre del CAS, con un calentamiento en el Hemisferio Norte y un enfriamiento en el Hemisferio Sur (Fig. 2.10).

Estos resultados muestran la influencia que pueden tener los cambios en la THC sobre la distribución de calor en el globo, y su gran potencial como mecanismo retroalimentador de los cambios climáticos inducidos por variaciones en los niveles de CO₂. Sin embargo, también deja muchas preguntas abiertas, al no ser capaz de explicar las fases de calentamiento en el Hemisferio Sur.

Como plantean [Haywood et al. \(2009\)](#), existen problemas en cualquier explicación del episodio cálido del Plioceno basada solamente en la intensificación de la THC, dadas las dificultades de atribuirla como argumento en todas las cuencas oceánicas, así como de reconstruir, por medio de este modelo, el patrón de temperaturas observado para la época. Parece ser que, para lograr una explicación satisfactoria de los patrones observados, es necesario considerar la influencia de otros factores regionales y/o globales, que puedan haber actuado como retroalimentadores climáticos de los cambios ocurridos durante esta fase.

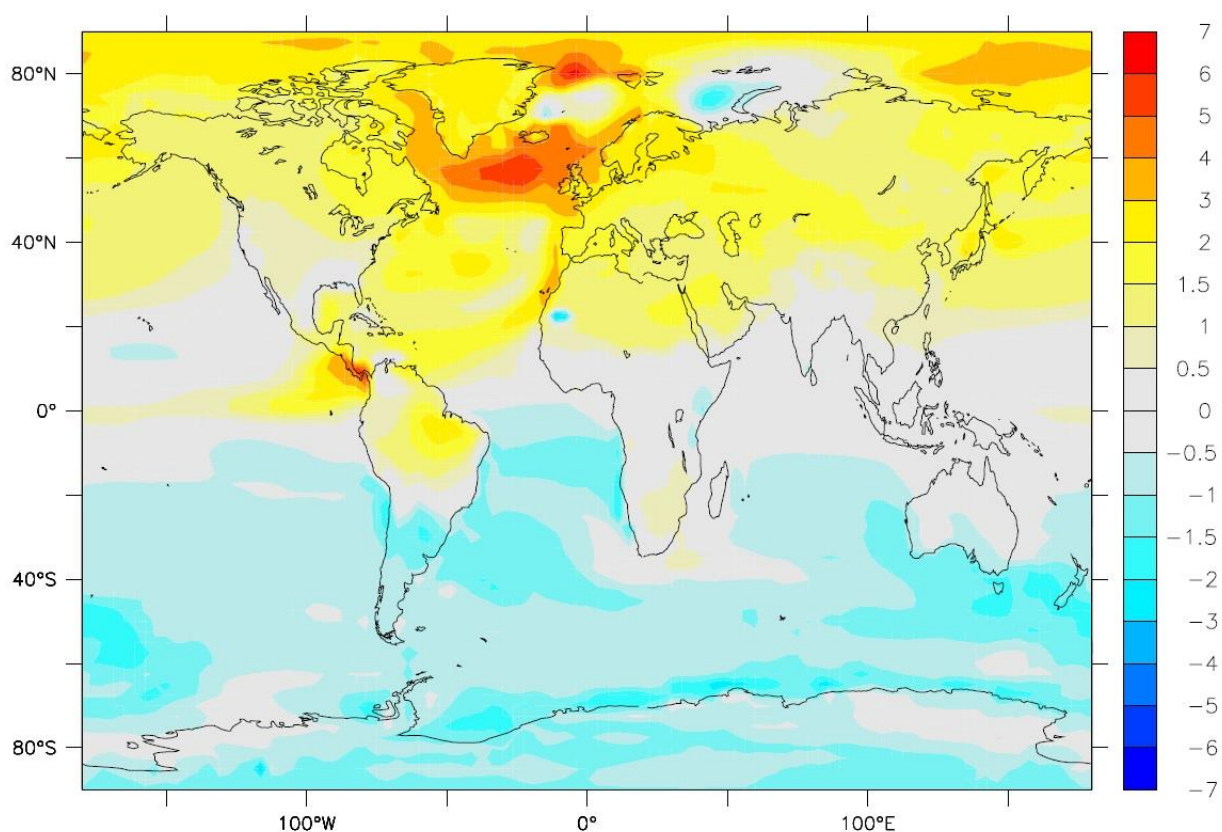


FIGURA 2.10. Estimación del cambio en la temperatura superficial como producto del cierre del Paso Centroamericano. Extraído de [Lunt et al. \(2008\)](#).

Enfriamiento climático del Plioceno-Pleistoceno

Si hay un aspecto que queda en clara evidencia en los modelos de circulación oceánica de [Maier-Reimer et al. \(1990\)](#) y de [Lunt et al. \(2008\)](#), es la marcada influencia que tuvo el cierre del CAS en la intensificación de la THC y en el aumento de las temperaturas en el Atlántico Norte. Lo que resulta aparentemente paradójico, es que este calentamiento habría establecido las condiciones para que se disparara la NHG. La explicación radica en que, con las mayores temperaturas, se habría incrementado la evaporación en el Ártico, aumentando la humedad de las masas de aire y las precipitaciones en las latitudes altas del Hemisferio Norte ([Haug y Tiedemann, 1998](#); [Lunt et al., 2008](#)). La introducción de humedad habría favorecido la ocurrencia de nevadas en las regiones continentales más frías, mientras que el aumento de precipitaciones en Siberia habría

determinado un mayor aporte de agua dulce a las aguas del Ártico, haciendo descender su salinidad y facilitando su congelamiento (Fig. 2.11).

Establecida esta pre-condición, habría bastado la acción de un factor gatillante para desencadenar mecanismos de retroalimentación positiva, capaces de provocar el enfriamiento observado a partir del Plioceno. En esta línea, se ha propuesto que un incremento en la oblicuidad de la órbita terrestre entre los 3,1 y los 2,5 Ma (Haug y Tiedemann, 1998), o una modesta disminución en las concentraciones de CO₂, habrían bastado para iniciar este proceso (DeConto y Pollard, 2003).

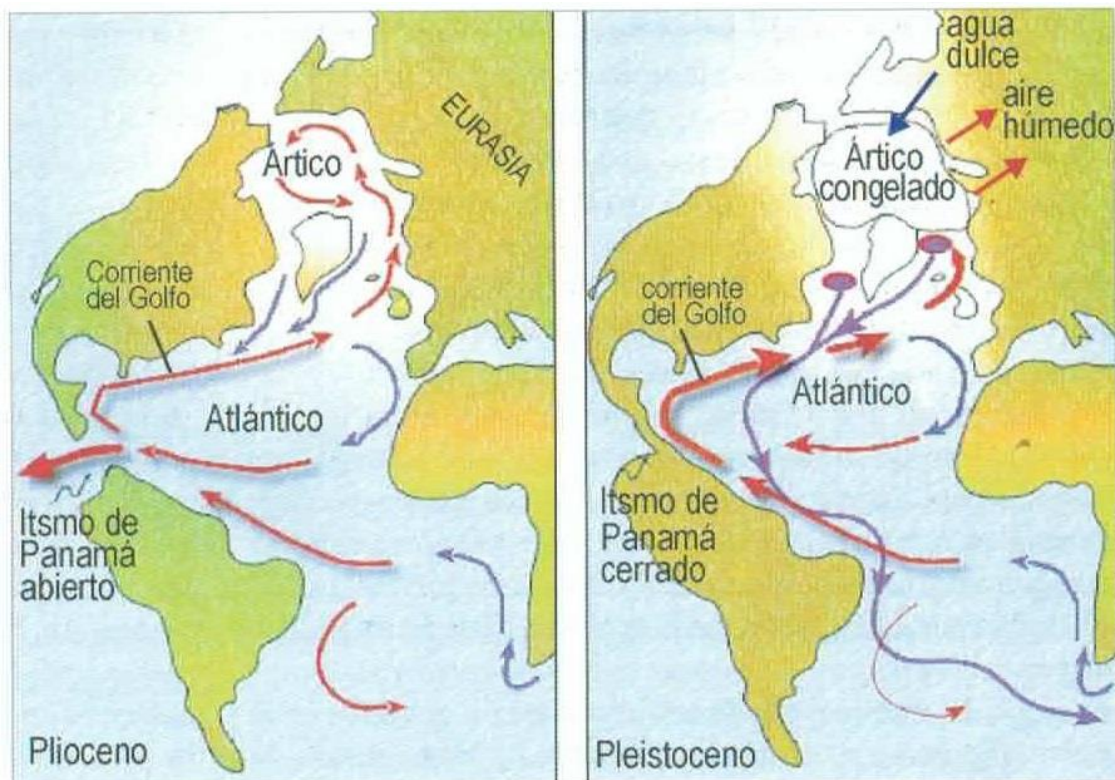


FIGURA 2.11. Esquema que ilustra la intensificación de la THC por efecto del cierre del CAS, y las posibles consecuencias climáticas en el Hemisferio Norte. Extraído de [Benedetto \(2012\)](#).

Ahora bien, como se vio en la sección 2.2, el patrón de SST muestra que el enfriamiento de las aguas en el EEP habría comenzado hace al menos 4,3 Ma (Lawrence *et al.*, 2006). Por lo tanto, si bien la intensificación de la NHG habría cumplido un rol importante como retroalimentador climático durante la transición del Plioceno-Pleistoceno, ésta no habría sido el mecanismo gatillador del enfriamiento en el EEP, pues dicho proceso ya había comenzado a producirse 1 Ma antes del congelamiento del Ártico.

[Steph *et al.* \(2010\)](#), quienes también defendieron la idea de un desarrollo temprano de la lengua fría ecuatorial, propusieron que su formación no se debió únicamente a la NHG sino que a toda una cadena de mecanismos forzantes. Los autores sugirieron que durante el Zancleano, el cierre progresivo del CAS habría gatillado una incremento de la AMOC y una somerización de la

termoclina. Esta condición, a su vez, habría incrementado el potencial de los vientos alisios como generadores de surgencia, produciendo la disminución temprana de las SST en el EEP (Lawrence *et al.*, 2006), y el consecuente desarrollo del gradiente E-W de temperatura en el Pacífico ecuatorial a partir de los 4,0 Ma (Wara *et al.*, 2005).

En conclusión, el enfriamiento climático en el Plioceno-Pleistoceno se habría producido por la acción conjugada de distintos factores, que actuaron a lo largo de los diferentes pulsos de transición climática mencionados en la sección 2.2. Esta compleja conjunción de factores abre una serie de interrogantes con respecto a la evolución oceanográfica y biológica en el margen chileno: ¿cuál fue la temporalidad del recambio faunístico observado durante la transición del Plioceno-Pleistoceno en los ambientes costeros de Chile? ¿Cuáles fueron los factores que gatillaron las extinciones? ¿Afectó este recambio a todas las faunas de manera simultánea, o lo hizo a través de una serie de pulsos? Y en el segundo caso, ¿están estos pulsos de extinción vinculados con los pulsos de transición global, o respondieron más bien a la influencia de eventos de carácter local? Estas preguntas han sido abordadas sólo parcialmente en la literatura, y aún constituyen un importante desafío para la paleontología nacional.

2.4.2. Relación entre SST y surgencia costera

La surgencia costera, en la actualidad, permite el afloramiento en superficie de aguas frías provenientes de las latitudes altas. Sobre la base de esta observación, se podría esperar un estrecho vínculo entre las evidencias de surgencia costera y los indicadores de aguas frías en el registro geológico.

Algunos datos, sin embargo, sugieren que en el pasado pudo haber existido un desacople entre ambos fenómenos. Como se discutió en la sección 2.2, Dekens *et al.* (2007) mostraron que, en el EEP y en la costa de California, la surgencia se habría establecido hacia los 3 Ma, en circunstancias en que las SST aún se mantenían cálidas. Esto es especialmente evidente para el caso de California, donde un enfriamiento drástico de las temperaturas recién habría ocurrido en el Gelasiano. En otras palabras, durante el Plioceno pudieron existir regiones afectadas por episodios de surgencia de aguas relativamente cálidas. Según los autores, esto se explica porque las SST no sólo están influenciadas por la intensidad de los vientos, sino que también por eventuales cambios en las condiciones oceánicas subsuperficiales, es decir, en las áreas fuente desde donde afloran las aguas.

El registro sedimentario en Chile también podría estar indicando un desacople temporal entre el establecimiento de los episodios de surgencia y el enfriamiento de las SST. Casos interesantes a analizar, en este sentido, son los ya mencionados niveles de diatomita descritos por Krebs *et al.* (1992) en Mejillones, y por Padilla y Elgueta (1992) al sur de Iquique. Ambos estarían indicando la influencia de episodios de surgencia, a pesar de que la microfauna en ellos contenida sería indicativa de aguas cálidas. Este hecho podría estar evidenciando que las aguas aflorantes no eran lo suficientemente frías como para producir un impacto importante en las comunidades bióticas.

Un hecho que aparentemente contradeciría dicha hipótesis, es la convivencia que existe, en el registro fósil de Navidad y de Arauco, entre especies de ambientes someros con afinidades tropicales, y especies de ambientes profundos con afinidades de aguas frías (Nielsen *et al.*, 2004). Estos registros implican que, en plena fase cálida del Mioceno medio, ya existía una circulación de aguas frías en zonas profundas, aunque éstas no llegaban a afectar los ambientes someros. Una posible explicación para esto sería la ausencia de condiciones de surgencia en esa época, y que el posterior establecimiento de dichas condiciones sería el causante del enfriamiento en los ambientes superficiales a partir del Mioceno medio-tardío.

2.4.3. Controles en la evolución de las comunidades bióticas marinas

Anteriormente se discutieron aspectos sobre la evolución oceanográfica del margen chileno, y se mencionó a la temperatura de las aguas como uno de los factores que habría controlado la evolución de los ecosistemas marinos. Con respecto a este punto cabe señalar que, si bien es cierto que la temperatura de las aguas parece haber influido en el desarrollo de las comunidades bióticas, esto no niega la existencia de otros factores que puedan haber ejercido un control sobre la evolución de las especies.

Por ejemplo, el aumento en los volúmenes de hielo globales, que ocurre junto a las fases de enfriamiento, implica también una disminución en el nivel eustático y una reducción de las plataformas, limitando los espacios disponibles para la colonización. Un aumento de la competencia por estos espacios habitables puede conducir a eventos de extinción y/o radiación adaptativa de diversas especies (Stanley, 1989).

Adicionalmente, el recambio faunístico que se observa en la costa de Chile, desde el Piacenziano tardío, no sólo coincidió con una fase de enfriamiento global sino que también con una fase de alzamiento tectónico (e.g., Marquardt *et al.*, 2004; Le Roux *et al.*, 2016). Este evento pudo haber homogenizado la fisiografía del margen continental (e.g., líneas de costa rectas limitadas por acantilados, bahías pequeñas, etc.), reduciendo la diversidad de hábitats y, por consiguiente, afectando a la diversidad de especies (DeVries, 2001).

Rivadeneira y Marquet (2007), por otra parte, encontraron que la extinción masiva en bivalvos fue altamente selectiva, con mayor supervivencia de las formas infaunales, lo que les llevó a sugerir como posible causa de la extinción el desarrollo de condiciones anóxicas en profundidades bajas. Los autores señalaron que una somerización de la zona de mínimo oxígeno (*Oxygen minimum zone*, OMZ) podría estar ligada a un aumento en la productividad en el sistema de Humboldt, aunque de momento no existen evidencias paleoceanográficas que vinculen la extinción masiva con el establecimiento de la OMZ actual.

DeVries y Frassinetti (2003), estudiando similitudes entre la fauna de moluscos de Chile y Perú, propusieron que los centros de surgencia podrían actuar como barrera biogeográfica para la

dispersión de especies. Por otro lado, los autores también sugirieron que los eventos de El Niño pudieron haber tendido puentes para la intercambio de ciertas especies, a través de dichas barreras, durante el Plioceno. Dado que la evolución de la dinámica ENSO (*El Niño Southern Oscillation*) se encuentra vinculada a los cambios en la profundidad de la termoclina y en la intensidad de la Circulación de Walker (Wara *et al.*, 2005), la idea de DeVries y Frassinetti (2003) agrega nuevas aristas al análisis de la evolución de las faunas en el marco de la transición del Plioceno-Pleistoceno.

2.5. CONCLUSIONES

El enfriamiento climático global ocurrido a partir del Plioceno tuvo su origen en una confluencia de factores climáticos (e.g., cambios en los niveles de CO₂ en la atmósfera), tectónicos (e.g., cierre del CAS), astronómicos (e.g., cambios en la oblicuidad terrestre) y oceanográficos (e.g., cambios en los patrones de circulación oceánica y la estructura de los océanos). La transición desde el mundo cálido del Plioceno hacia las grandes glaciaciones del Pleistoceno, se llevó a cabo por medio de tres marcados pulsos: uno en el Zancleano (5,3 – 3,5 Ma), otro en el Piacenziano tardío-Gelasiano temprano (3,0 – 2,4 Ma), y un tercero en torno al límite Gelasiano-Calabriano (2,0 – 1,5 Ma).

En el registro fósil marino de Chile, la ocurrencia de un notable evento de recambio faunístico a fines del Neógeno ha sido ampliamente reportado en la literatura. Dentro de dicho contexto se han mencionado cambios en diversidad y composición de las faunas de moluscos fósiles, la desaparición local de ciertas especies de peces condriictios y pulsos de extinción en mamíferos acuáticos y aves costeras.

Si bien existe una tendencia a asociar el recambio de la fauna a la transición climática del Plioceno-Pleistoceno, lo cierto es que la temporalidad en que ocurrió este recambio no está suficientemente resuelta, en parte debido a que aún se requiere precisar la cronoestratigrafía de las sucesiones sedimentarias, así como la biozonación de los géneros y especies implicados en este evento. En particular, falta una mayor cantidad de datos bioestratigráficos que permitan restringir los distintos pulsos a través de los cuales ocurrió este recambio. Por otro lado, tampoco existe claridad en cuanto las causas últimas que condicionaron la evolución de los ecosistemas. ¿Cuál fue el rol de los procesos climáticos y oceanográficos globales en el recambio faunístico en Sudamérica? ¿Qué rol cumplieron los eventos de alcance local o regional? ¿Fue el enfriamiento de las aguas el principal factor que controló el recambio faunístico, o hubo otros factores que desempeñaron un papel en este proceso?

El estudio de los cambios faunísticos plio-pleistocénicos a lo largo de la costa Pacífico sudamericana es una tarea de larga data, con potencial de seguir aportando antecedentes que contribuyan a abordar las mencionadas interrogantes. En los siguientes capítulos, se buscará contribuir en esta tarea, a través del estudio de los cambios sedimentológicos y taxonómicos observados en los depósitos marinos del Neógeno y Cuaternario en Coquimbo.

Capítulo 3: ESQUEMA LITOESTRATIGRÁFICO Y CRONOSTRATIGRÁFICO DE SEDIMENTOS NEÓGENOS MARINOS EN COQUIMBO (30°S), CHILE: ANÁLISIS DE FACIES, DINÁMICA DEPOSICIONAL Y EVOLUCIÓN TECTÓNICA

RESUMEN

En este capítulo se presenta un modelo lito- y cronoestratigráfico de las sucesiones sedimentarias marinas expuestas frente a la bahía de La Herradura, en Coquimbo. Este esquema se apoya en 22 edades numéricas obtenidas a través de dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de conchas de moluscos fósiles.

Las sucesiones se acumularon en cuatro episodios de sedimentación: los dos primeros en el frente de playa durante el Messiniano-Zancleano y el Zancleano-Piacenziano, respectivamente; y los dos últimos, principalmente en la zona intermareal durante el Calabriano y el Chibaniano. A partir de este marco cronoestratigráfico y del análisis de facies sedimentarias, se evalúan los cambios relativos del nivel del mar y la historia tectónica de la zona durante los últimos 6 Ma.

Los resultados indican que el basamento local mostró una tendencia general a una suave subsidencia tectónica durante el Neógeno tardío, seguida de un rápido levantamiento a partir del Pleistoceno. La subsidencia neógena es de alcance local y es atribuible a la migración hacia el sur de la Dorsal de Juan Fernández desde el Mioceno tardío; mientras que el levantamiento cuaternario, que ha sido reconocido en toda la región, posiblemente respondió a un control tectónico de mayor extensión.

Este capítulo constituye un artículo científico que será sometido a una revista de circulación internacional, razón por la cual se encuentra escrito en idioma inglés.

3.1. INTRODUCTION

The Neogene marine sediments on the Pacific coast of South America comprise a series of marine deposits that are distributed discontinuously from Ecuador to Chile. These deposits are grouped in different geological units, such as the Pisco Formation in southern Peru and the Bahía Inglesa, Coquimbo and Navidad formations in north-central Chile (Martínez-Pardo, 1990; DeVries y Frassinetti, 2003; Charrier *et al.*, 2007), which have gained high notoriety because of their abundant and diverse fossil record. Multiple studies conducted in these sediments have contributed to a better understanding of the climatic, oceanographic and tectonic changes that have affected the region during the late Cenozoic (e.g., Darwin, 1846; Herm, 1969; Paskoff, 1970; Martínez-Pardo, 1990; Tsuchi, 2002; Le Roux *et al.*, 2016; Rivadeneira y Nielsen, 2017).

Refining the chronostratigraphic framework of the Neogene marine sediments outcropping along the South American Pacific margin could provide the basis needed for the understanding of the dynamics of past environmental changes, from their imprints in the fossil and sedimentary record.

In this contribution, we present a stratigraphic and chronostratigraphic interpretation of the marine sediments exposed in Coquimbo, in front of La Herradura bay (Fig. 1.1). It includes a new set of 22 numerical ages obtained through $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ dating of fossil mollusc shells. These ages are the first reported for the Neogene marine sediments in the Coquimbo area. Additionally, we use sedimentary facies analysis to evaluate the relative sea level changes and the tectonic history of the area. Then we discuss the role played by glacio-eustatism and tectonics in the depositional dynamics of the successions and in the local geomorphology.

3.2. MATERIALS AND METHODS

3.2.1. Stratigraphic and sedimentological field data recording

The stratigraphy of the area was studied by the examination of exposed outcrops distributed along the main ravines carved on the marine terraces; and by the systematic characterization of trenches and pits 3 m deep, excavated within two development lots located on one of these terraces. Throughout the different sections, stratigraphic columns, profiles and correlation panels were built. In the process, the general structure of the outcrop and the textural, compositional and structural parameters of the different strata were recorded. Sediment and fossil samples were also taken for further study and characterization in the laboratory. Coordinates and geographical altitude were recorded using a Garmin 64s GPS device.

3.2.2. Strontium isotope dating

22 numerical ages were obtained through $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ dating of fossil mollusc shells; mainly from pectinid, ostreid and mytilid bivalves. The preservation of fossil materials has been previously evaluated by analysis of microstructures and major element chemistry with the Thermo

Scientific™ Quanta™ 250 scanning electron microscope (SEM) at the Departamento de Geología of the Universidad de Chile, following procedures described in [Clark \(2014\)](#).

The fossils were mechanically cleaned and prepared, followed by chemical digestion of the samples, chemical separation of Sr, and spectrometry. Isotopic ratios were determined with the *Thermo Scientific™ Triton Plus™* thermal ionization mass spectrometer (TIMS) at the Laboratorio Universitario de Geología Isotópica (LUGIS) of the Universidad Nacional Autónoma de Mexico (UNAM).

The spectrometer has 9 adjustable Faraday collectors. All measurements were made statically. The Sr samples were loaded as chlorides and measured as metal ions. In each run, 60 isotopic ratios were analyzed for Sr. The integrated software shows outliers depending on the stability of the signal. The values ($1sd = \pm 1\sigma_{abs}$) refer to the uncertainty of the measurements, in the last two digits. $2 SE (M) = 2\sigma_{abs}/\sqrt{n}$. All Sr isotopic ratios were corrected by mass fractionation via normalization to $^{86}\text{Sr}/^{88}\text{Sr} = 0.1194$. LUGIS values for the NBS 987 (Sr) standard: $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} = 0.710253 \pm 12 (\pm 1\sigma_{abs}, n = 79)$. The analytical blanks obtained over time from the analysis of the samples in this work resulted in 0.37 ng Sr (chemistry blank).

3.2.3. Sedimentary facies analysis

The definition and characterization of sedimentary facies was based on sedimentological, taxonomic and taphonomic data, collected both directly in the field and through the analysis of samples. Laboratory data includes information obtained from XRD, laser granulometry and microscopic petrography. All textural, compositional and structural attributes were considered for their definition. The information was systematized and represented in tables, columns and profiles. Facies were later grouped into associations and interpreted in terms of sedimentary environments.

3.2.4. Geohistory analysis

Relative sea level changes and the tectonic history of the study area were determined using a modified backstripping method ([Allen and Allen, 2005](#); [Miall, 2010](#)); an approach that is based on the principles of sequence stratigraphy and that has been previously used in other Neogene marine deposits in north-central Chile ([Le Roux et al., 2005, 2006, 2016](#)). Broadly speaking, the method consists of: (i) dividing a sedimentary succession into stratigraphic units for which its age and thickness can be determined; (ii) estimating the paleobathymetry of each unit from the sedimentary environments inferred from the facies analysis, thus determining the relative sea level changes over time; and (iii) subtracting the eustatic component from those base level changes, thus isolating the component not associated to global sea level fluctuations but mainly to local or regional tectonism. The eustatic component for the Neogene and the early Pleistocene has been obtained from the short-term global sea level curves of [Haq et al. \(1987\)](#), as reviewed by [Hardenbol et al. \(1998\)](#) and [Miller \(2009\)](#). Even shorter-term curves of [Sidall et al. \(2007\)](#),

available for Quaternary timescales, were used for the younger ages. The resulting tectonic history of the study area has been discussed in view of the regional tectonic framework reported in the literature.

3.3. GEOLOGICAL SETTING

The geology of the South American Pacific coast is characterized by a series of marine Neogene sedimentary basins, with several deposits exposed discontinuously from Ecuador to Chile, at different locations such as Pisco, Mejillones, Caldera, Coquimbo and Navidad (Fig. 1.1.1), among others.

In the area in front of La Herradura Bay, in Coquimbo (Fig. 1.1.2), these marine sediments include sandstones, siltstones, limestones, coquinas and conglomerates. Different levels of marine terraces have been carved in them. One of them is the 'Serena II' terrace *sensu* Paskoff (1970) (Fig. 3.1), which is formed mainly by a succession of silts, sands and coquinas attributed to the Coquimbo Formation (Moscoso *et al.*, 1982; Emparan and Pineda, 2000). These sediments are unconformably overlain by younger coastal deposits which cover the top of the terrace, and that have been accumulated during the transgression and regression events that shaped the terrace during the Pleistocene (Herm, 1969; Paskoff, 1970). Most stratigraphic sections in this work were studied in erosion slopes carved into the terrace (QEC1, QEC2 and QLR sections), or by paleontological excavations carried out on its top (LCIV and LDS sections).

In Quebrada El Culebrón, Herm (1969) described profiles and attributed the Neogene basal sediments to the lower Pliocene. According to the author, the sequence is truncated by an irregular erosion surface, which would indicate a slight regression of the sea level, and later covered by sediments from the upper Pliocene and Upper Pleistocene. Herm (1969) stated that the differences between the lower and upper Pliocene are not significant, while between the Pliocene and the Pleistocene it is possible to make both sedimentological and faunal distinctions.

In later studies, however, some authors have questioned the chrono- and biostratigraphic interpretation of Herm (1969) for the Neogene marine sediments in northern and central Chile. Based on micropaleontological studies in Tongoy Bay, Martínez-Pardo (1979) attributed to the lower Langhian sediments that were thought to be Pliocene by Herm (1969), and suggested by correlation that the dating of Pliocene units in Coquimbo should be corrected and would also represent the middle Miocene. According to Naranjo and Paskoff (1980) and Paskoff *et al.* (1995), near the mouth of the Elqui River, marine sediments grade laterally with continental gravels which are attributable to the upper Miocene. On the other hand, Guzmán *et al.* (2000), based on the micropaleontologic studies carried out by Marchant *et al.* (2000) in Caldera, proposed that the deposits assigned by Herm (1969) to the lower Pliocene would actually correspond to the upper Miocene; while those deposits that Herm (1969) attributed to the upper Pliocene would correspond to the lower Pliocene. However, the malacofauna reported by Herm

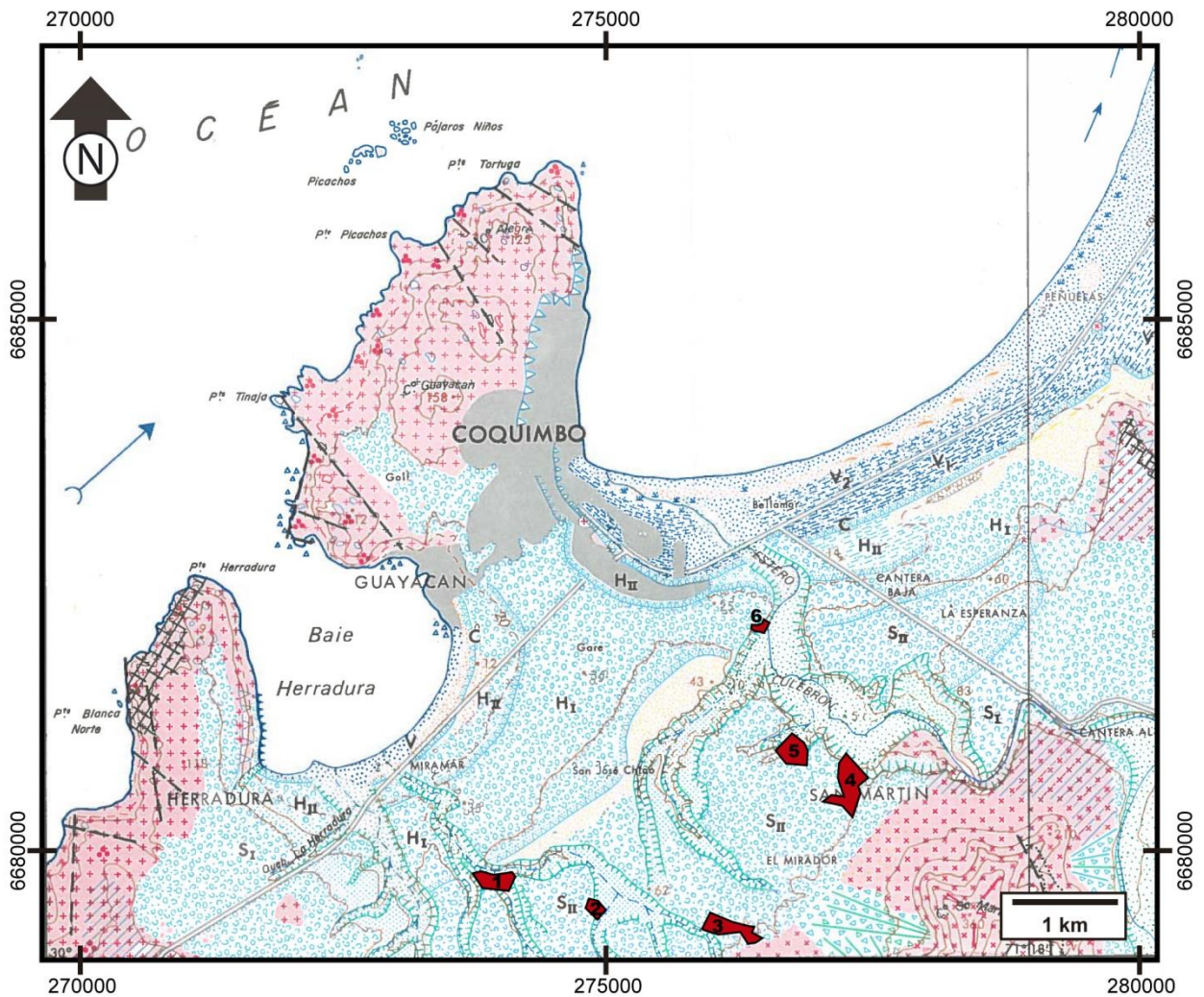
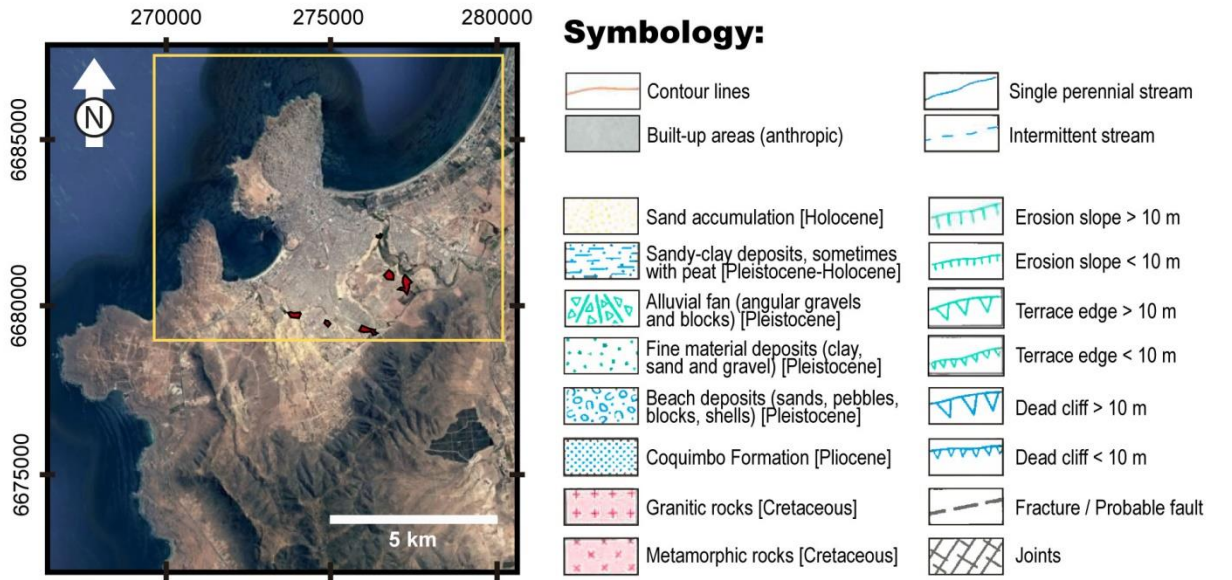


FIGURE 3.1. Geomorphological map of the study area (after Paskoff, 1970). Sites referred in this work are projected on it. 1: QLR, 2: LDS, 3: LCIV, 4: QEC1, 5: QEC2, 6: QEC3. The different terraces in the area are: S_I : *Serena I*, S_{II} : *Serena II*, H_I : *Herradura I*, H_{II} : *Herradura II*, V_1/V_2 : *Vega*. Ages in symbology according to the author. Location of the map on the satellite image (above) is indicated by the yellow square.

(1969) for Quebrada El Culebrón still suggest Pliocene ages when it is evaluated on the basis of the biochrons provided by Guzmán *et al.* (2000) for these taxa.

Studies in other localities of the Coquimbo Formation, such as Tongoy or Quebrada Chañaral, have assigned a wide range of ages for the successions, ranging from the middle Miocene to the Pleistocene, on the basis of microfossil biostratigraphy (Martínez-Pardo, 1979; Martínez-Pardo and Caro, 1980) and dating of fossil mollusc shells using Sr isotope ratios (Le Roux *et al.*, 2005, 2006). In the Bay of Coquimbo, however, chronostratigraphic studies that provide data based on these tools have not yet been carried out.

3.4. RESULTS

3.4.1. Stratigraphy

Nine stratigraphic sections were examined in the study area. These were grouped into six localities: Quebrada Las Rosas (QLR), Quebrada El Culebrón 1, 2 and 3 (QEC1, QEC2, and QEC3, respectively), Lomas del Sauce (LDS) and Los Clarines (LCIV) (Fig. 1.1; Table 1.1). In this section we describe and illustrate the stratigraphy of each locality. The major attributes of the sedimentary facies identified in them have been summarized in Tables 3.1, 3.2 and 3.3. These facies have been grouped into six facies associations, named FA-I to FA-VI, and later interpreted in section 3.5.1. Stratigraphic columns and facies photographs are presented in Figures 3.2 to 3.21, and a general correlation panel is shown in Figure 3.22.

Quebrada Las Rosas (QLR, upper Miocene)

In this locality a 20 m thick succession outcrops (Fig. 3.2), where fossiliferous concentrations (*FbsS* and *FbmS* facies; Table 3.1, Figs. 3.3.1, 3.4.1, 3.4.2 and 3.5.1) alternate with sand and silt layers (*fSDm*, *vfSD*, *cST*, *mSTm*, *cSDng* and *mSDrg* facies; Table 3.2, Figs. 3.3.1, 3.5.1, 3.6.1, 3.7.1 and 3.7.2). *FbsS* is a friable, loosely packed concentration of almost not dissolved but highly fragmented shells, which is seen towards the base of the succession, interbedded in gradational contact between layers of the same *fSDm* sand that conforms its matrix (Figs. 3.3.1 and 3.5.1). The fossil assemblage is dominated by mytilid bivalves and balanid barnacles, although muricid gastropods are also common (Table 3.3). Less common are mesodesmatid bivalves. *FbmS* coquinas, in turn, appear as hard concentrations of molds, casts and skeletons of a variety of molluscs and other invertebrates (Figs. 3.4.1 and 3.4.2). They often show greater dissolution of the shells, but also higher mechanical integrity, with many of the casts representing complete gastropods and articulated bivalves. The taxonomic richness of the fossil assemblages in this facies varies among layers, but it is usually high. Diverse taxa of marine invertebrates and vertebrates can be observed, especially in molluscs (Tables 3.1 and 3.3). Its matrix is more indurated, and incorporates usually a greater amount of micritic mud. The sediments with which they are interbedded begin to progressively decrease in size, from fine sand with almost no clay matrix (*fSDm* facies, Table 3.2, Figs. 3.3.1 and 3.5.1) to sandy silt with almost 50% of particles <0.03 mm (*mSTm* facies, Table 3.2, Fig. 3.7.2). At this point, the sediment appears highly

bioturbated; and the bioclasts, with intense dissolution, both in silt and in coquina layers. This trend then reverses, so the facies associations in the upper third are similar to those observed in the lower third.

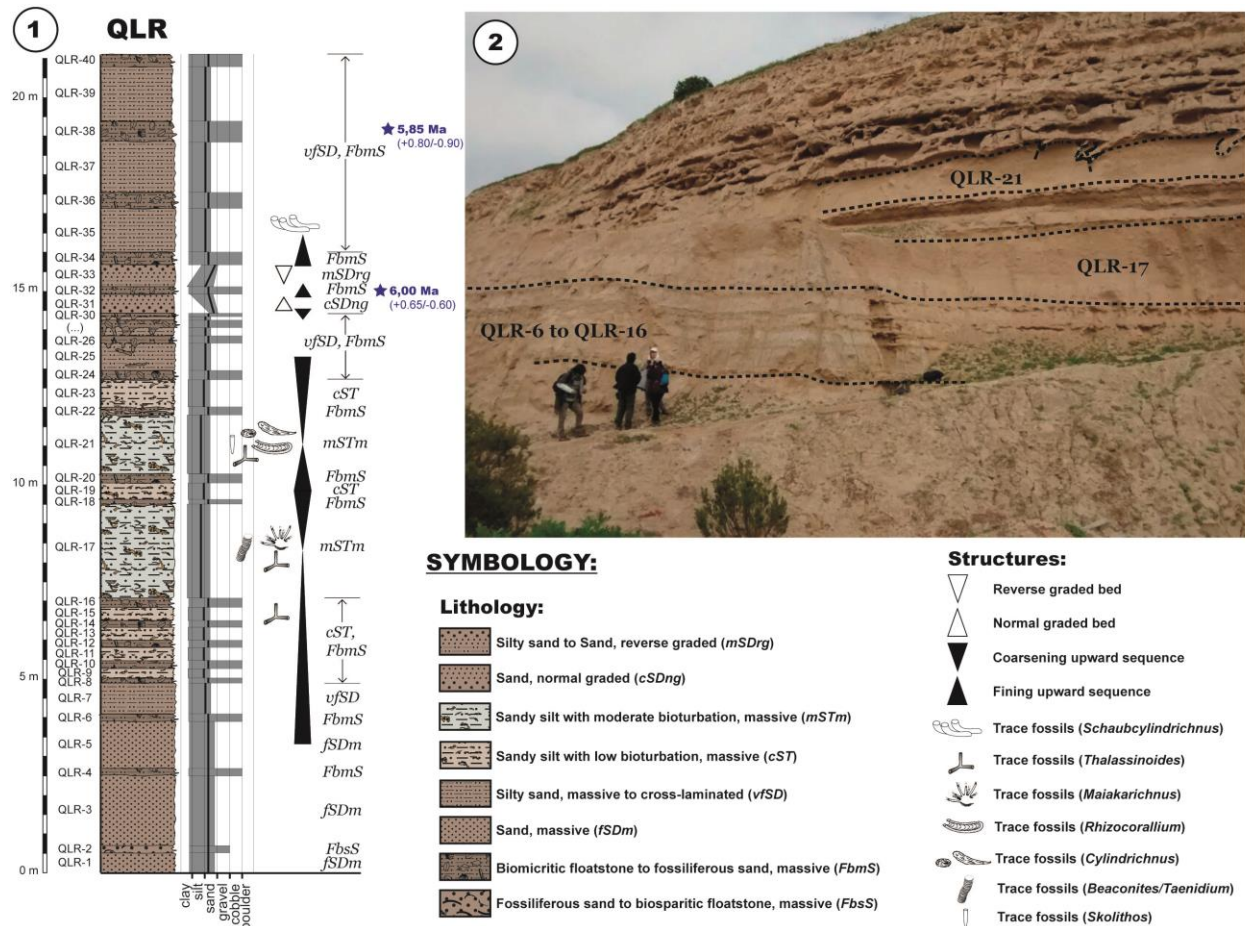


FIGURE 3.2. Stratigraphic column and outcrop photograph of Quebrada Las Rosas locality (QLR).

Sr dating of pectinids bivalves collected from two *FbmS* layers at this locality yielded ages around 5.85 and 6.00 Ma, suggesting that at least part of the succession would have accumulated during the Messinian. The presence of *Panopea coquimbensis* and *Herminespina philippii*, taxa that have been previously reported for the upper Miocene of Chile and Peru (DeVries and Vermeij, 1997; DeVries and Frassinetti, 2003), would give additional support to this dating.

TABLE 3.1. Carbonate rocks and fossiliferous sediments identified in the study area. Petrographic Classification: based on Stow (2005: fig.4.1) for conglomerates, Stow (2005: fig.5.1, table 5.1) for sandstones, Stow (2005: fig.6.2) for mudrocks, and Stow (2005: figs.7.1-7.2) for limestones (after Folk, 1962 and Dunham, 1962). For some facies (†) classification can be based on more than one system, depending on variations in the amount of skeletal debris, siliciclastic components and calcareous cement. Texture, composition and color: Packing terminology taken from Kidwell and Holland (1991). Size-sorting estimated from Stow (2005: fig.3.29). Color names and codes are from the Munsell Soil Color Charts. Structure: Thickness as in Stow (2005: fig.3.1). For beds (> 1 cm): ‘very thin’ (1 to 3 cm), ‘thin’ (3 to 10 cm), ‘medium’ (10 to 30 cm), ‘thick’ (30 to 100 cm) and ‘very thick’ (>100 cm). For laminae (< 1 cm): ‘very thin’ (<1 mm), ‘thin’ (1 to 3 mm), ‘medium’ (3 to 6 mm), ‘thick’ (6 to 10 mm). Fossil Content: taxa are presented at the family level (when possible) and grouped at the class or superclass level. The dominant taxa are indicated in bold. When available, taxa identified in thin section are also noted in general terms. Samples: the number of samples for thin section petrography (‘TS’), laser diffraction (‘LD’) and x-ray diffraction (‘XRD’) analyses are indicated.

Facies	Locality	Facies Association	Petrographic Classification	Texture, composition and color	Structure	Chemical, biogenic and rheotropic structures	Fossil Content	Taphonomic Attributes	Photographs; Samples
FbsS: Fossiliferous sand to Biosparitic floatstone; pale brown; friable to hard; massive to graded; mussels and barnacles dominant.	QLR, QEC1(A), QEC3	FA-I	Fossiliferous arkosic sand to Biosparitic floatstone †	Invertebrate skeletal debris (15-30%, granule- to cobble-sized) loosely packed in an arkosic sand matrix (mostly very fine to medium sand), with variable amounts of calcareous cement . Some beds include subordinate lithic pebbles, cobbles and boulders, concentrated at the base. Very poorly sorted. Color: pale brown (10YR 6/3) to grayish brown (10YR 5/2 – 2.5Y 5/2).	Medium to thick beds with tabular geometry. Gradational contacts with sandy layers above and below. Internal structure is normally massive , although coarse-tail grading has been observed in beds that include lithic boulders.	Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field	Bivalves: Mytilidae , Ostreidae, Anomiidae, Pectinidae. Gastropods: Muricidae, Fasciolaridae, Buccinidae. Crustaceans: Balanidae .	Low to moderate dissolution and moderate to high fragmentation of skeletal elements	Figs. 3.3.1-3.3.4 Fig. 3.5.1 Fig. 3.17
FbmS: Biomicrotic floatstone and Fossiliferous sand/sandy silt; brown; friable to very hard; massive to accretionary; variable taxonomic diversity	QLR QEC1(A) QEC2 QEC3 LDS LCIV	FA-II FA-III	Main lithologies: Biomicrotic floatstone; Fossiliferous arkosic sand to sandy silt. Subsidiary layers: Biomicrotic boundstone; Pelmicritic floatstone.	Invertebrate and vertebrate skeletal remains (15%–40%, granule- to boulder-sized), loosely to densely packed in an arkosic sand matrix (mostly very fine to fine sand), with locally varying amounts of silt and micritic mud . Subordinate lithic pebbles, cobbles and boulders. Very poorly sorted. Sparse calcareous cement. Color: brown (10YR 4/3 – 5/3), varying to brownish yellow (10YR 6/6), to dark brown (10YR 3/3) or to reddish brown (5YR 4/3 – 5/3).	Medium to thick beds with tabular to undulatory geometry. Most strata studied in profiles seem to have no internal structure (massive). However, at least locally, a complex accretionary microstratigraphy of subsidiary layers (fine, irregular to lenticular fossiliferous beds), with varying textural and compositional attributes, has been observed.	Fe-Mn oxides, Fe-hydroxides and glauconite in concretions and coatings at the top. Scarce fibrous to bladed cement around polychaete tubes recognized in thin section Loads and pseudonodules into underlying <i>vfsD</i> layers	Bivalves: Veneridae, Nuculidae, Tellinidae, Pectinidae, Pharidae, Ostreidae, Mactridae , Hiatellidae, Solecurtidae, Cardiidae, Anomiidae, Arcidae, Mytilidae. Gastropods: Muricidae, Olividae , Tegulidae, Turbinidae, Turritellidae, Calyptraeidae, Naticidae. Scaphopods: Dentaliidae. Crustaceans: Balanidae, [Decapoda] . Fishes: Heterodontidae , Pristiophoridae, Lamnidae, Myliobatidae, Triakidae, Dasyatidae, Squatinidae, Hexanchidae, [Lamniformes], [Perciformes]. Rhynchonellids: Terebratulidae, Terebratulidae. Polychaetes: [Polychaeta] Sea urchins: [Echinoidea]. Mammals: Nothrotheriidae, Balaenopteridae. Birds: [Aves].	High to low dissolution and low to moderate fragmentation in skeletal elements. Casts and molds of articulated bivalves and of complete gastropod shells are common. Some mammalian bone remains (from cetaceans and nothrotheriid) were observed semi-articulated or closely associated. Phosphatization of fossil remains (e.g., decapod chelae, fish teeth) at different degrees.	Figs. 3.4.1-3.4.8 Fig. 3.6.4 Figs. 3.2, 3.8, 3.14, 3.18, 3.20 1 LD sample 1 XRD sample 3 TS samples
Rbsm: Biosparitic rudstone, light yellowish brown, friable to hard, massive; barnacles, oysters and scallops dominant	QEC1(A)	FA-IV	Biosparitic rudstone	Invertebrate skeletal debris (40-70%, granule-to small cobble-sized) densely packed in a sandy silt matrix (40-20%, mostly silt to very fine sand), with significant calcareous cement (20-10%). Lithic pebbles and cobbles up to 15 cm size are common. Locally, it may include metric-scale boulders. Poorly to very poorly sorted. Color: light yellowish brown (10YR 6/4 – 2.5Y 6/4) to olive yellow (2.5Y 6/6)	Thin to thick beds with wedge-like to lenticular geometry. No internal structure observed (massive).	Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field	Bivalves: Ostreidae , Pectinidae, Anomiidae. Gastropods: Muricidae, Turritellidae. Crustaceans: Balanidae , [Decapoda]. Rhynchonellids: Terebratulidae. Fishes: [Elasmobranchii].	Low dissolution and moderate to high fragmentation of skeletal elements	Figs. 3.9.1-3.9.2 Fig. 3.8 2 LD samples

<p>Rbsr:</p> <p>Calcareous sandy silt to Biosparitic rudstone, light yellowish brown, friable to hard, reverse graded; barnacles, oysters and scallops dominant</p>	QEC1(B)	FA-IV	From calcareous sandy silt, at the base; to biosparitic rudstone, at the top †	<p>Invertebrate skeletal debris (5-40%, granule- and pebble-sized) in a sandy silt matrix (95-40%, mostly silt to very fine sand), with scarce to significant calcareous cement (0-20%). Subordinate lithic pebbles and cobbles up to 15 cm size.</p> <p>From friable, loosely packed, poorly sorted at the base; to hard, densely packed, and very poorly sorted at the top.</p> <p>Color: light yellowish brown (10YR 6/4 – 2.5Y 6/4), varying to pale brown (10YR 6/3), or to yellowish brown (10YR 5/6).</p>	<p>Thick to very thick beds with tabular to wedge-like geometry.</p> <p>Reverse grading.</p>	<p>Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field</p>	<p>Bivalves: Ostreidae, Anomiidae, Pectinidae.</p> <p>Gastropods: Muricidae, Epitoniidae.</p> <p>Crustaceans: Balanidae, [Decapoda].</p> <p>Sand- to granule-sized brachiopods, bryozoans and corals recognized in thin section petrography.</p>	<p>Low dissolution and high fragmentation of skeletal elements</p>	<p>Figs. 3.9.3-3.9.4</p> <p>Fig. 3.10</p> <p>1 LD sample</p> <p>1 TS sample</p>
<p>Fbmg:</p> <p>Biomictic floatstone; very pale brown; hard to very hard; coarse-tail graded; venerids and mactrids dominant</p>	QEC1(B)	FA-VI	Biomictic floatstone	<p>Invertebrate skeletal debris (20-30%, granule- to pebble-sized) and sub-rounded to well-rounded lithic clasts (<10%, granule- to cobble-sized), loosely to densely packed in a bioclastic sandy matrix (~30%, skeletal and crystalline grains) with significant micritic mud (~30%) and scarce calcareous cement (~10%). Very poorly sorted.</p> <p>Color: very pale brown (10YR 7/3–8/2) to pinkish white (7.5YR 8/2)</p>	<p>Very thick bed with tabular to wedge-like geometry.</p> <p>Coarse-tail grading (cobbles and boulders concentrated at the base; lithoclasts more abundant in the lower half)</p>	<p>CO3 concretions observed in the field.</p> <p>Syntaxial, isopachous columnar and poikilotopic cement recognized in thin section.</p>	<p>Bivalves: Veneridae, Mactridae, Mytilidae.</p> <p>Gastropoda: Calyptraeidae, Turritellidae.</p> <p>Crustaceans: Balanidae.</p> <p>Sand- to granule- sized echinoderms, bryozoans and red algae recognized in thin section.</p>	<p>Low dissolution and moderate to high fragmentation of skeletal elements</p>	<p>Fig. 3.11.1</p> <p>Fig. 3.10</p> <p>1 TS sample</p>
<p>Mmss:</p> <p>Micritic mudstone, very pale brown, hard, stratified</p>	QEC1(B) QEC1(C)	FA-VI	Micritic mudstone	<p>Scarce crystalline grains (<5%, <0.4 mm size) in abundant micritic mud (~95%) and scarce calcareous cement (<5%). Few isolated mollusk fossil remains were observed locally.</p> <p>Color: very pale brown (10YR 8/2–7/3) to pinkish white (7.5YR 8/2).</p>	<p>Very thin to medium beds that overlie and interdigitate with silty and sandy sediments (<i>Fbmg</i> matrix and <i>vcSDs</i>, respectively), defining either a planar parallel bedding or a wavy anastomosing cross-bedding pattern.</p>	<p>Scarce microsparitic cement observed in thin section</p>	<p>Bivalves: Veneridae, Solecurtidae, Mytilidae.</p> <p>Gastropods: Calyptraeidae.</p>	<p>Low dissolution and low to moderate fragmentation of fossil remains, when present.</p>	<p>Figs. 3.11.2, 3.11.6</p> <p>Fig. 3.10</p> <p>2 TS samples</p>
<p>sCbg:</p> <p>Calcareous sandy conglomerate; very pale brown; hard to very hard; coarse-tail graded to massive.</p>	QEC1(C)	FA-VI	Fossiliferous calcareous sandy conglomerate	<p>Sub-rounded to well-rounded lithic clasts (20-30%, granule- to boulder-sized) and invertebrate skeletal debris (15-20%, granule- to pebble-sized), loosely packed in a bioclastic sand matrix (mainly coarse to very coarse sand) with significant to abundant calcareous cement. Very poorly sorted.</p> <p>Color: very pale brown (10YR 8/2–7/3), varying to pinkish white (7.5YR 8/2) or to light brown (7.5YR 6/3).</p>	<p>Thick beds with irregular to wedge-like geometry.</p> <p>Coarse-tail graded to massive.</p>	<p>Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field</p>	<p>Bivalves: Veneridae, Mesodesmatidae, Mytilidae, Pectinidae.</p> <p>Gastropods: Calyptraeidae, Turritellidae.</p>	<p>Low dissolution and high to moderate fragmentation of skeletal elements.</p>	<p>Fig. 3.11.3,</p> <p>Fig. 3.13.1</p> <p>Fig. 3.12</p>
<p>GbsF:</p> <p>Biosparitic grainstone to floatstone; very pale brown; very hard; flaser bedding.</p>	QEC1(C)	FA-VI	Biosparitic grainstone to floatstone	<p>Invertebrate skeletal debris (5-15%, granule- to pebble-sized) loosely packed in a bioclastic sandy matrix (>50%, mainly coarse to very coarse sand) with abundant calcareous cement. Poorly sorted.</p> <p>Color: very pale brown (10YR 8/2 – 7/3), varying to pinkish white (7.5YR 8/2) or to light brown (7.5YR 6/3).</p>	<p>Thick to very thick beds with irregular to wedge-like geometry.</p> <p>Flaser and wavy cross-bedding.</p>	<p>Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field</p>	<p>Bivalves: Veneridae, Mesodesmatidae, Mytilidae, Pectinidae.</p> <p>Gastropods: Calyptraeidae, Turritellidae.</p>	<p>Low dissolution and high to moderate fragmentation of skeletal elements.</p>	<p>Figs. 3.11.4-3.11.5</p> <p>Fig. 3.12</p>

FbsC: Biosparitic floatstone, brown, hard, massive, turritelids and barnacles dominant	QEC2	FA-V	Biosparitic floatstone to Fossiliferous lithic sandy conglomerate †	Sub-rounded to well-rounded lithic clasts (20-30%, granule- to boulder-sized) and invertebrate skeletal debris (15-20%, granule- to pebble-sized), loosely packed in a lithic sandy matrix with abundant calcareous cement (50-65%). Color: brown (7.5YR 5/4) to light yellowish brown (10YR 6/4)	Thick bed with tabular to wedge-like geometry. No internal structure observed (massive).	Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field	Bivalves: Mactridae, Solecurtidae, Veneridae. Gastropods: Turritellidae , Muricidae, Tegulidae, Calyptraeidae, Ranellidae. Crustaceans: Balanidae .	Low dissolution and low to moderate fragmentation of skeletal elements	Figs. 3.15.1-3.15.2
Rbbs: Biosparitic rudstone; light brown; friable to hard; coarse-tail graded to massive; high taxonomic diversity	LCIV	FA-VI	Biosparitic rudstone	Invertebrate and vertebrate skeletal debris (30-50%, granule- to cobble-sized) and angular to well-rounded lithic clasts (<10%, granule- to boulder-sized), densely packed in a bioclastic sand matrix (20-40%) with significant calcareous cement (20-30%). Very poorly sorted. Color: light brown (7.5YR 6/4), varying to light yellowish brown (10YR 6/4 – 2.5Y 6/4), to light brownish gray (10YR 6/2 – 2.5Y 6/2) or to strong brown (7.5YR 4/6).	Thick bed with tabular to wedge-like geometry. Internal structure varies laterally from coarse-tail grading to structureless (massive). When graded, a compositional variation is also observed from hard substrate taxa (barnacles, pectinids, <i>Concholepas</i>) at the base to soft substrate taxa (clams, mitilids) at the top.	CO3 concretions. Mosaic and drusy sparitic cement.	Bivalves: Mactridae, Veneridae, Pectinidae, Mesodesmatidae, Mytilidae, Pharidae, Solecurtidae. Gastropods: Calyptraeidae, Turritellidae, Muricidae, Turbinidae, Tegulidae, Epitonidae, Rissoinidae, Nassariidae. Crustaceans: Balanidae, [Decapoda]. Sea urchins: [Echinoidea]. Fishes: [Actinopterygii], [Elasmobranchii]. Mammals: [Cetacea]. Birds: [Aves].	Low dissolution and moderate fragmentation of skeletal elements	Fig. 3.21.1 Figs. 3.19, 3.20 4 TS samples
Rbus: Biosparitic rudstone to fossiliferous sand, light brown, unconsolidated to friable, thinly bedded to massive	LCIV	FA-VI	Biosparitic rudstone to Fossiliferous sand	Invertebrate skeletal debris (30-40%, up to 3 cm size), densely packed in an arkosic sand matrix (45%-60%). Scarce calcareous cement (<15%). Matrix granulometry: mostly very fine to coarse sand, poorly sorted (1.37φ). Color: light brown (7.5YR 6/3 – 6/4), varying to grayish brown (10YR 5/2) or to reddish gray (5YR 5/2).	Very thin to thick beds with lenticular to wedge-like geometry It defines a wavy cross-bedding structure with Rbfs facies , with which it alternates.	CO3 concretions	Bivalves: Mytilidae, Veneridae, Mactridae, Mesodesmatidae, Arcidae, Carditidae. Gastropods: Calyptraeidae, Turbinidae, Turritellidae, Fissurellidae, Muricidae, Chitonidae, Nassaridae, Solecurtidae. Polyplacophorans: Chitonidae. Crustaceans: Balanidae, [Decapoda]. Sea urchins: [Echinoidea]. Polychaetes: [Polychaeta].	Low dissolution and high fragmentation of skeletal elements (fragments <3 cm).	Fig. 3.21.2 Fig. 3.20 1 LD sample
Rbfs: Biosparitic rudstone, light brownish gray, friable to hard, thinly bedded	LCIV	FA-VI	Biosparitic rudstone	Invertebrate skeletal debris (30-40%, up to 1.5 cm size) densely packed in an arkosic sand matrix (15-30%, mostly silt to very fine sand), with significant calcareous cement (~35%) and scarce micrite mud (~5-10%). Color: light brownish gray (10YR 6/2 – 2.5Y 6/2), varying to grayish brown (10YR 5/2 – 2.5Y 5/2) or to light gray (10YR 7/2 – 2.5Y 7/2).	Very thin to medium beds with lenticular to wedge-like geometry. It defines a wavy cross-bedding structure with Rbus facies , with which it alternates.	Mosaic sparite, syntaxial and columnar cement. Few peloids. CO3 concretions	Bivalves: Mactridae, Carditidae, Veneridae, Arcidae, Mytilidae, Semelidae, Mesodesmatidae. Gastropods: Calyptraeidae, Muricidae, Turritellidae. Crustaceans: Balanidae, [Decapoda].	Low dissolution and high fragmentation in skeletal elements (fragments <1 cm).	Fig. 3.21.3 Fig. 3.20 2 TS samples 1 XRD sample
Pbmm: Biomicrotic packstone, pinkish white, hard to very hard, massive	LCIV	FA-VI	Biomicrotic packstone	Skeletal allochems (~30%, sand-sized), densely packed in abundant micrite mud (~40%), with significant calcareous cement (~30%). Color: pinkish white (7.5YR 8/2) to pale yellow (5Y 8/2).	Medium to thick bed with undulatory to wedge-like geometry. No internal structure observed (massive).	Columnar, drusy, meniscus and syntaxial cement.	Sand-sized echinoderms, brachiopods, bryozoans and red algae recognized in thin section petrography.	Very high fragmentation of skeletal elements (fragments <1 mm).	Fig. 3.21.4 Fig. 3.19 1 TS sample

TABLE 3.2. Sandy (SD) and silty (ST) terrigenous sediments identified in the study area. Petrographic Classification: based on Stow (2005: fig.4.1) for conglomerates, Stow (2005: fig.5.1, table 5.1) for sandstones, Stow (2005: fig.6.2) for mudrocks, and Stow (2005: figs.7.1-7.2) for limestones (after Folk, 1962 and Dunham, 1962). For some facies (†) classification can be based on more than one system, depending on variations in the amount of skeletal debris, siliciclastic components and calcareous cement. Texture, composition and color: When numerical grain size analyses were available, average values and standard deviations are given in parentheses. For those cases, the word ‘mostly’ is used for indicate grain-size range between $\phi 16$ and $\phi 84$, and sorting nomenclature follow Folk and Ward (1957). Color names and codes are from the Munsell Soil Color Charts. Structure: Thickness as in Stow (2005: fig.3.1). For beds (> 1 cm): ‘very thin’ (1 to 3 cm), ‘thin’ (3 to 10 cm), ‘medium’ (10 to 30 cm), ‘thick’ (30 to 100 cm) and ‘very thick’ (>100 cm). For laminae (< 1cm): ‘very thin’ (<1 mm), ‘thin’ (1 to 3 mm), ‘medium’ (3 to 6 mm), ‘thick’ (6 to 10 mm). Samples: the number of samples for thin section petrography (‘TS’), laser diffraction (‘LD’) and x-ray diffraction (‘XRD’) analyses are indicated.

Facies	Locality	Facies Association	Petrographic Classification	Texture, composition and color	Structure	Chemical, biogenic and rheotropic structures	Fossil Content	Taphonomic Attributes	Photographs; Samples
fSDm: Sand, pale brown, unconsolidated to very friable, massive	QLR, QEC1(A) QEC3	FA-I	Arkosic sand (unlithified arenite)	Grain-size median/mean = Fine sand (2.62±0.05 ϕ /2.56±0.07 ϕ). Mostly very fine to medium sand , moderately to poorly sorted (1.00±0.07 ϕ). Scarce argillaceous matrix (<0.03mm) = 4.45±1.58% Color: pale brown (10YR 6/3), varying to grayish brown (10YR 5/2 – 2.5Y 5/2) or to pink (7.5YR 7/3–7/4)	Very thick beds with tabular geometry. Normally structureless (massive); more rarely, planar parallel lamination.	Sparse bioturbation (<i>Thalassinoides</i> , <i>Cylindrichnus</i> , <i>Macaronichnus</i>)	Few isolated gastropod casts and skeletons were observed locally	-	Fig. 3.3.1, 3.3.4 Figs. 3.2, 3.17 16 LD samples
vfSD: Silty sand, light yellowish brown, very friable to friable, massive	QLR QEC1(A) QEC2 QEC3	FA-II	Arkosic silty sand (unlithified arenite to greywacke)	Grain-size median/mean = Very fine sand (3.60±0.23 ϕ / 3.78±0.34 ϕ). Mostly silt to fine sand , moderately to poorly sorted (1.31±0.37 ϕ). Scarce to significant argillaceous matrix (<0.03mm) = 15.25±6.45%. Color: light yellowish brown (10YR 6/4), varying to brown (10YR 5/3) or to reddish yellow (7.5YR 7/6).	Medium to very thick layers with tabular geometry. Normally structureless (massive), although small scale trough cross-lamination has been observed in some beds.	Low bioturbation (<i>Thalassinoides</i> , <i>Cylindrichnus</i> , <i>Teichichnus</i> , <i>Schaubcylindrichnus</i>) Loads and pseudonodules from overlying <i>FbmS</i> beds	Locally it may include thin lenticular fossil concentrations, with molds and casts of bivalves and gastropods.	-	Figs. 3.6.2-3.6.5 Figs. 3.2, 3.8, 3.14, 3.17 1 XRD sample 25 LD samples
cST: Sandy silt, light yellowish brown, very friable to friable, massive, moderately bioturbated	QLR, LDS, QEC1(A) QEC1(B) QEC1(C) QEC3	FA-II FA-III FA-IV	Sandy silt (unlithified greywacke)	Grain-size median/mean = Coarse silt (4.17±0.16 ϕ / 4.38±0.18 ϕ) Mostly silt to very fine sand ; poorly sorted (1.42±0.33 ϕ). Significant argillaceous matrix (<0.03mm) = 23.65±5.71%. Color: light yellowish brown (10YR 6/4), varying to pale brown (10YR 6/3), to reddish yellow (7.5YR 7/6), or to olive yellow (2.5Y 6/6).	Thick to very thick beds with tabular geometry. Normally structureless (massive), although small scale wave/current ripples have been observed in some beds.	Moderate bioturbation (<i>Thalassinoides</i>) Mosaic cement	Echinoderm spicules.	-	Fig. 3.7.1 Fig. 3.9.2 Figs. 3.2, 3.8, 3.14 27 LD samples 1 TS sample
mSTm: Sandy silt, light gray, friable, massive, highly to intensely bioturbated.	QLR, LDS, QEC1, QEC2	FA-III	Sandy silt (unlithified greywacke to mudstone)	Grain-size median/mean = Medium silt (4.98±0.29 ϕ / 5.33±0.36 ϕ) Mostly silt to very fine sand ; poorly sorted (1.76±0.12 ϕ). Locally, it may include few horizons of dispersed pebbles, cobbles and boulders. Significant to abundant argillaceous matrix (<0.03mm) = 47.67±8.09%. Glauconite and dolomite among its main components. Color: light gray (10YR 7/1–7/2 to 5Y 7/1–7/2), varying to pinkish gray (7.5YR 7/2) or to grayish brown (10YR 5/2 to 2.5Y 5/2).	Very thick layers with tabular geometry. No internal structure observed (massive).	High to intense bioturbation (<i>Cylindrichnus</i> , <i>Thalassinoides</i> , <i>Rhizocoralium</i> , <i>Maiakarichnus</i> , <i>Skolithos</i> , <i>Beaconites/Taenidium</i>) Fe oxides, hydroxides and sulphates in concretions, soil horizons, and around sediment disruptions (<i>e.g.</i> , fossil traces or remains) Small phosphate nodules (fluorapatite) disseminated	Few dispersed fish vertebrae and molds and casts of small bivalves and gastropods.	Complete dissolution of shell in casts. Bioclasts show high mechanical integrity, although they are severely deteriorated by chemical weathering.	Figs. 3.7.2-3.7.4, 3.7.6-3.7.7 Figs. 3.2, 3.8, 3.14, 3.18 11 LD samples 4 XRD samples 1 TS sample

cSDng: Very coarse to fine sand, light brown, poorly to moderately consolidated, normal graded.	QLR	FA-II	Arkosic sand	Grain-size median/mean = Coarse/Medium sand (0.99±2.03φ/1.01±2.03φ). Mostly very coarse sand at the base (median/mean = -0.44φ±0.03 /-0.42±0.05φ); and very fine to medium sand at the top (median/mean = 2.42±0.01φ/2.45±0.02φ). Scarce argillaceous matrix (<0.03mm) = 0.00±0.00% at the base; 3.14±0.26% at the top. As a whole, selection is very poor. Seen locally; it varies from well sorted at the base to moderately sorted at the top. Color: light brown (7.5YR 6/3) to pinkish gray (7.5YR 6/2).	Thick bed with tabular geometry. Normal grading.	Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field	No fossils observed	-	4 LD samples
mSDrg: Very fine to very coarse sand, light brown, poorly to moderately consolidated, reverse graded.	QLR	FA-II	Arkosic sand	Grain-size median/mean = Medium sand (1.65φ/2.00φ). Mostly silt to fine sand at the base (median/mean = 3.68φ/4.00φ); mostly medium to very coarse sand at the top (median/mean = -0.39φ/-0.01φ). Significant to scarce argillaceous matrix (<0.03mm) = 19.05±3.01% at the base; 0.00±0.00% at the top. As a whole, selection is very poor. Seen locally; it varies from poorly sorted at the base to moderately sorted at the top. Color: light brown (7.5YR 6/3) to pinkish gray (7.5YR 7/2).	Thick bed with tabular geometry. Reverse grading.	Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field	No fossils observed	-	4 LD samples
fSDps: Fine sand, pale brown, unconsolidated to very friable, planar to swaley cross stratification	QEC1(A)	FA-I / FA-II	Arkosic sand	Mostly very fine to medium sand , moderately sorted. Color: pale brown (10YR 6/3) to light brownish gray (10YR 6/2).	Medium beds with irregular to lenticular geometry. Medium scale planar to swaley cross-stratification , defined by an alternation of laminae and very thin beds with different amounts of heavy minerals.		No fossils observed	-	Fig. 3.6.1
vcSDs: Very coarse sand, very pale brown, hard, stratified.	QEC1(C)	FA-VI	Calcareous sand	Grain-size mean = Very coarse sand . Mostly fine sand to granules , poorly sorted. Scarce argillaceous matrix (<0.03mm). Color: very pale brown (10YR 7/3) to light brown (7.5YR 6/3).	Medium beds with lenticular geometry. Planar low-angle cross-lamination and upper-flow regime mega-ripples .		Sand- to granule-sized skeletal fragments of bivalves and gastropods.	Low dissolution and high fragmentation of skeletal elements	Fig. 3.13.1 Fig. 3.11.6 Fig. 3.12
pSDgs: Fine sandstone to sandy conglomerate, brown, hard, gravel-sand stratification.	QEC2	FA-V	Arkosic sandstone to Sandy conglomerate	Grain-size mean = Fine sand . Mostly very fine to medium sand, with lenticular intercalations of sandy conglomerate . Poorly to very poorly sorted. Scarce argillaceous matrix. Color: brown (7.5YR 5/4), varying to light yellowish brown (10YR 6/4) or to yellowish red (5YR 5/6).	Thick bed with wedge-like geometry. Gravel-sand stratification , defined by thin lenses of sandy conglomerate intercalated between medium beds of feldspathic sandstone.	Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field	No fossils observed	-	Figs. 3.16.1-3.16.2
mSTl: Sandy silt, light gray, friable, thinly laminated, low bioturbation.	LDS	FA-III	Sandy silt (unlithified greywacke or mudstone)	Mostly silt to very fine sand ; roughly poorly sorted . Significant or abundant argillaceous matrix . Color: light gray (10YR 7/2 to 2.5Y 7/2)	Very thick layer with tabular geometry. Trough cross-lamination . Some troughs are partially filled by smaller troughs representing linguoid ripples (rib-and-furrow structure).	Low bioturbation (<i>Thalassinoides</i>). Fe oxides, hydroxides and glauconite in concretions. CaCO ₃ veins.	Few casts of small bivalves and fragments of balanid exoskeletons.	-	Fig. 3.7.5 1 XRD sample

STrg: Sandy silt, light gray to strong brown, moderately consolidated, reverse graded.	LDS	FA-III	Sandy silt (unlithified greywacke to mudstone at the base)	Mostly silt to very fine sand; very poorly sorted as a whole. Significant argillaceous matrix; more abundant at the base. Color: light gray (10YR 7/2 to 2.5Y 7/2), at the base ; to strong brown (7.5YR 5/6–5/8), at the roof.	Very thick layer with tabular geometry. Reverse grading.	Fe oxides, hydroxides and glauconite in concretions	No fossils observed	-	Fig. 3.18
spST: Sandy to pebbly silt; strong brown; very friable to friable; massive; pervasively mineralized.	LDS	FA-III	Sandy to pebbly silt (unlithified greywacke to pebbly mudstone)	Mostly silt to very fine sand ; poorly to very poorly sorted. Sparse granule- to pebble-sized intraclasts and fossil molds and casts. Significant argillaceous matrix. Color: strong brown (7.5YR 5/6–5/8)	Discontinuous medium to thick beds with irregular geometry. Diffuse boundaries with gray sandy silt layers (<i>mSTm</i> and <i>STrg</i> facies) above and below. No internal structure observed (massive).	Horizons of abundant Fe oxides and hydroxides , in concretions and sediment disruptions. Mn dendrites.	Sparse molds and casts of small bivalves.	Complete dissolution of shell in molds and casts. These are also severely deteriorated by chemical weathering.	Fig. 3.7.6 Fig. 3.18
fSDlb: Fine sand, grayish brown, unconsolidated, high bioturbation.	LCIV	FA-VI	Arkosic sand	Mostly very fine to fine sand , well sorted (0.41 ϕ). Very thin fossiliferous lenses containing faunal assemblage similar to <i>Rbps</i> . Color: grayish brown (10YR 5/2), varying to light brownish gray (10YR 6/2) or to brown (10YR 5/3 – 4/3)	Medium to thick beds with lenticular geometry. Planar low-angle cross-lamination , normally obliterated by bioturbation. Includes thin to very thin fossiliferous beds with lenticular geometry.	High bioturbation (cf. <i>Arenicolites</i> , <i>Thalassinoides</i> , <i>Ophiomorpha</i>). CO3 concretions. Mn dendrites.	In intercalated lenses: Bivalves: Pectinidae, Mytilidae , Mesodesmatidae, Mactridae, Veneridae. Gastropods: Turbinidae, Turritellidae , Calyptraeidae, Buccinidae, Muricidae.	Low dissolution and moderate to high fragmentation of skeletal elements in lenticular intercalations.	Fig. 3.13.2 1 LD sample
fSDss: Fine sand, light brown, poorly consolidated, swaley stratification	LCIV	FA-VI	Arkosic sand	Mostly very fine to fine sand , well sorted (0.41 ϕ). Color: light brown (7.5YR 6/3 – 6/4) to reddish brown (5YR 5/3 – 5/4).	Medium bed with lenticular to wedge-like geometry. Medium scale swaley cross-stratification (SCS) , defined by an alternation of laminae and very thin beds with different amounts of heavy minerals and/or skeletal fragments.	Moderate bioturbation	Sand- to granule-sized brachiopods, bryozoans, red algae and ooids recognized in thin section.	-	Fig. 3.13.3 1 LD sample 1 TS sample
fSDpl: Calcareous fine sand, light brown, poorly to moderately consolidated, thin planar lamination	LCIV	FA-VI	Calcareous sand	Mostly very fine to medium sand , moderately well sorted (0.61 ϕ). Scarce disarticulated valves of bivalves. Color: light brown (7.5YR 6/3 – 6/4), varying to reddish brown (5YR 5/3 – 5/4) or to light yellowish brown (10YR 6/4).	Thick bed with undulatory to irregular geometry. Planar parallel to low-angle cross-lamination , defined by an alternation of thin laminae with slight granulometric and compositional differences.	Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field	Bivalves: Pectinidae, Veneridae, Solecurtidae. Sand- to granule-sized bryozoans recognized in thin section petrography.	Low dissolution of skeletal elements. Isolated valves were found complete but disarticulated. The rest of skeletal elements shows very high fragmentation (fragments <4 mm).	Fig. 3.13.5 1 LD sample 1 TS sample
fSDtp: Fine sand, light brown, poorly consolidated, trough and planar cross-lamination	LCIV	FA-VI	Arkosic sand	Mostly very fine to fine sand , well sorted. Color: light brown (7.5YR 6/3 – 6/4) to reddish brown (5YR 5/3 – 5/4).	Thin beds with lenticular geometry. Trough and planar cross-lamination , defined by an alternation of thin laminae with slight granulometric and compositional differences.	Not chemical, biogenic or rheotropic structures observed in the field	No fossils observed	-	Fig. 3.13.4

TABLE 3.3. Taxonomic richness of the coquina facies as recognized all over the study area. Categories of relative abundance are: dominant (++), more than 20%; common (+), between 5% and 20%; rare (-), less than 5%; absent or not observed (n.o.).

Class / Infraclass	Family	Coquina facies						
		<i>FbsS</i>	<i>FbmS</i>	<i>Rbsm,</i> <i>Rbsr</i>	<i>Fbmg,</i> <i>Mmss</i>	<i>sCbg,</i> <i>GbsF</i>	<i>Rbps</i>	<i>Rbus,</i> <i>Rbfs</i>
Bivalvia	Anomiidae	–	–	+	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
	Arcidae	n.o.	–	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	–
	Carditidae	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	–
	Cardiidae	n.o.	–	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
	Hiatellidae	n.o.	–	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
	Mactridae	n.o.	+	n.o.	+	n.o.	+	+
	Mesodesmatidae	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	++	+	+
	Mytilidae	++	–	n.o.	–	+	+	+
	Nuculidae	n.o.	+	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
	Ostreidae	+	+	++	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
	Pectinidae	–	+	+	n.o.	+	+	n.o.
	Pharidae	n.o.	+	n.o.	n.o.	n.o.	–	n.o.
	Semelidae	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	–
	Solecurtidae	n.o.	–	n.o.	+	n.o.	–	–
	Tellinidae	n.o.	+	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
Veneridae	n.o.	+	n.o.	++	++	+	++	
Gastropoda	Buccinidae	–	–	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
	Calyptraeidae	n.o.	–	n.o.	+	++	+	++
	Epitoniidae	n.o.	n.o.	–	n.o.	n.o.	–	n.o.
	Fascioliariidae	–	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
	Fissurellidae	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	–
	Muricidae	+	+	–	n.o.	n.o.	–	–
	Nassariidae	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	–	–
	Naticidae	n.o.	–	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
	Olividae	n.o.	+	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.
	Rissoinidae	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	–	n.o.
	Tegulidae	n.o.	–	n.o.	n.o.	n.o.	–	n.o.
	Turbinidae	n.o.	–	n.o.	n.o.	n.o.	–	–
Turritellidae	n.o.	–	–	+	–	+	–	
Polyplacophora: Chitonidae	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	–	
Scaphopoda: Dentaliidae	n.o.	–	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	
Rhynchonellata: Terebratulidae	n.o.	–	–	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	
Rhynchonellata: Terebratellidae	n.o.	–	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	
Cirripedia: Balanidae	++	+	++	–	n.o.	+	–	
Polychaeta: Serpulidae (?)	n.o.	+	n.o.	–	n.o.	–	–	
Malacostraca: Decapoda	n.o.	+	–	n.o.	n.o.	+	+	



FIGURE 3.3. Carbonate and fossiliferous sediments of *FA-I* facies association (*FbsS* facies). (1). A fossiliferous sand layer (*FbsS*) interbedded between two arkosic sand strata (*fSDm*) at QLR-1/3. Scale bar: 10 cm. (2). *FbsS* floatstone at QEC1(A)-1, showing the same matrix texture and fossil assemblages than in QLR, but in thicker and more densely packed beds. Scale bar: 20 cm. (3). Detail view of *FbsS* facies at QEC1(A)-1. Scale bar: 10 cm. (4). *FbsS* overlying *fSDm* sand strata in first third of QEC3-5/6. Scale bar: 20 cm.

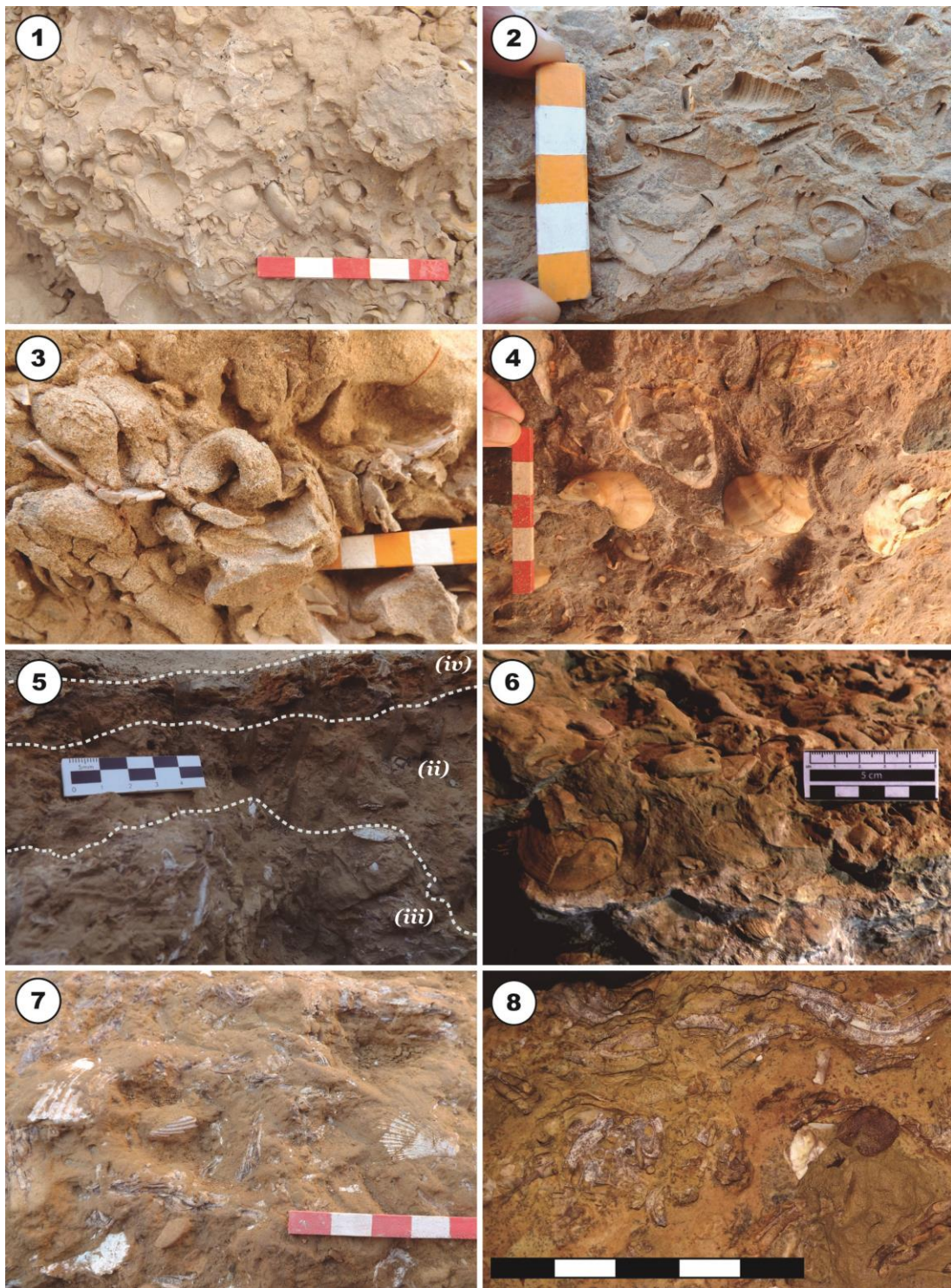


FIGURE 3.4. Carbonate and fossiliferous sediments of FA-II and FA-III facies associations (*FbmS* facies). (1). Plan view of biomicritic floatstone *FbmS* at QLR. Scale bar: 10 cm. (2). Profile view of biomicritic floatstone *FbmS* at QLR-18. Scale bar: 5 cm. (3). Fossiliferous sand *FbmS* at QEC1(A)-20. Scale bar: 5 cm. (4). Basal view of fossiliferous sandy silt *FbmS* at QEC2-5. Scale bar: 10 cm. (5). Accretionary structure of *FbmS* facies at LDS-3: a fossiliferous sandy silt layer (*FbmS-ii*) interbedded between a biomicritic boundstone crust (*FbmS-iii*) and a very thin bed of pelmicritic floatstone (*FbmS-iv*). (6). Perspective view of a biomicritic floatstone block from LDS-3 (*FbmS-i*). (8). Biomicritic boundstone (*FbmS-iii*) with serpulid tubes, pectinids, oysters and barnacles in LDS-3, partially covered by the sandy silt matrix of the overlying *FbmS-ii*. Scale bar: 10 cm. (8). Detail view of a biomicritic boundstone block from LDS-3 (*FbmS-iii*). Scale bar: 5 cm.



FIGURE 3.5. Terrigenous sediments of *FA-I* facies association (*fSDm* facies). (1). Arkosic sand (*fSDm*) under a fossiliferous arkosic sand layer (*FbsS*) at QLR-1/2. Scale bar: 5 cm. (2). Crustacean fecal pellets in *fSDm* sand at QEC3-5. Scale bar: 5 cm. (3). *Cylindrichnus* (*Terebellina*) and *Thalassinoides* ichnofossils in *fSDm* sand at QEC3-5. Scale bar: 10 cm.

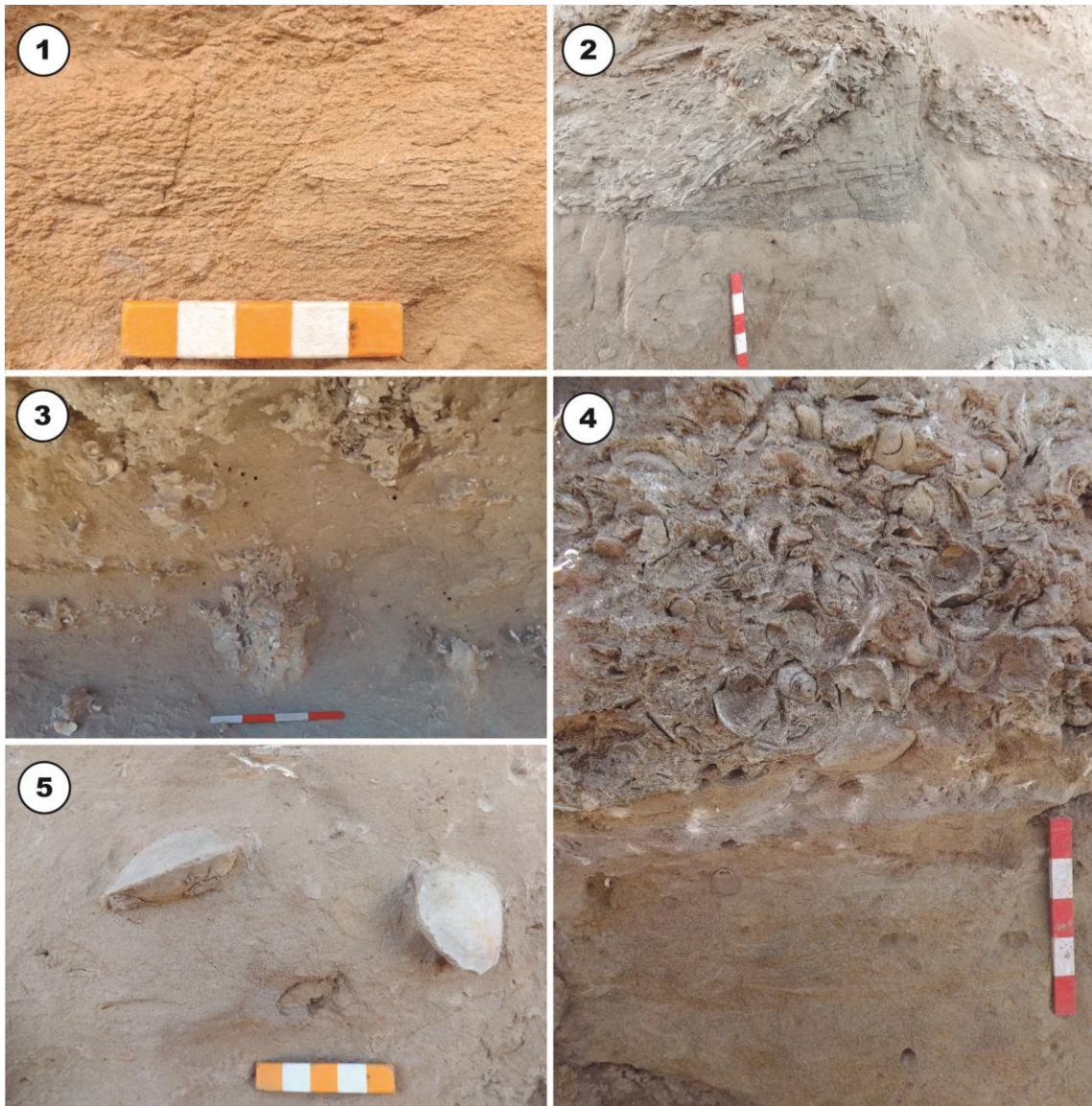


FIGURE 3.6. Terrigenous sediments of *FA-II* facies association (*fSDps* and *vfSD* facies). (1). *Schaubcylindrichnus* isp. in *vfSD* facies at QLR-35. Scale bar: 5 cm. (2). Swaley to planar cross stratification in *fSDps* sand at QEC1(A)-11. Scale bar: 10 cm. (3). Loads of *FbmS* fossiliferous sand into *vfSD* silty sand in QEC1(A). Scale bar: 20 cm. (4). Bioturbated *vfSD* silty sand (with *Cylindrichnus* and *Thalassinoides*), overlain by a layer of *FbmS* biomicritic floatstone at QEC3-11. Scale bar: 10 cm. (5). Dispersed bivalve casts in *vfSD* facies at QEC3-19. Scale bar: 5 cm.

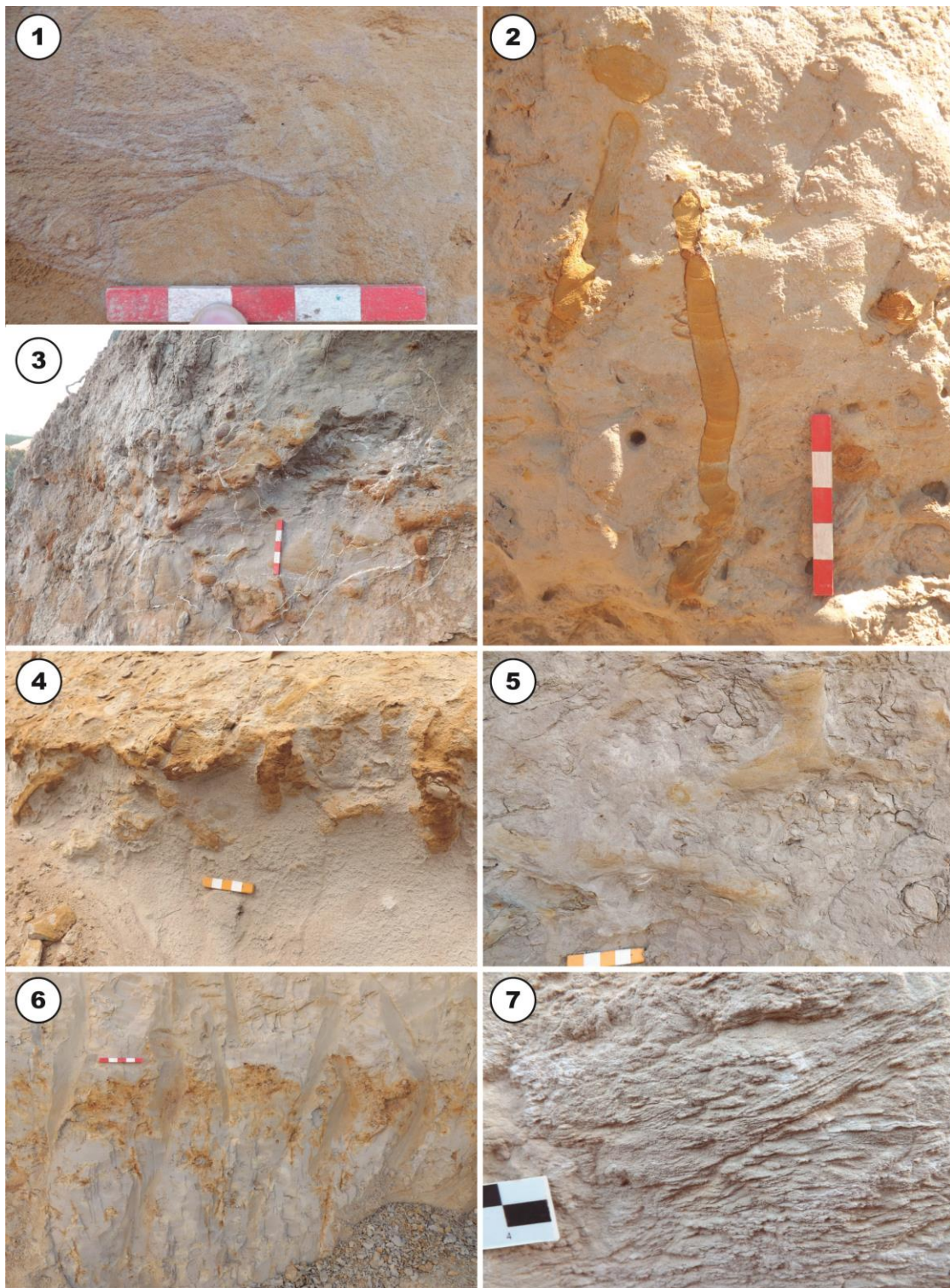


FIGURE 3.7. Terrigenous sediments of *FA-III* facies association (*cST*, *mSTm* and *mSTl* facies). (1). *cST* facies at QLR-13, with small-scale trough cross-lamination partly obscured by weathering. Scale bar: 10 cm. (2). Passively filled *Thalassinoides* in *mSTm* facies at QLR-17. Scale bar: 10 cm. (3). Highly bioturbated *mSTm* sandy silt at QEC1(A)-52. Scale bar: 10 cm. (4). Burrow system showing passive infill in *mSTm* facies at QEC2-10. Scale bar: 5 cm (5). *Thalassinoides* isp. displaying characteristic triple junction in *mSTm* sandy silt at QEC3-15. Scale bar: 5 cm. (6). *spST* pebbly silts, interbedded in between finer grained *mSTm* and *STrg* sandy silts, favor the formation of Fe-enriched horizons due to groundwater stagnation at LDS-5. Scale bar: 10 cm. (7). Rib and furrow structure in *mSTl* sandy silt with trough cross-lamination at LDS-2.

Quebrada El Culebrón 1 (QEC1, upper Miocene? – Pleistocene)

Here is the largest section described in this work: a succession of more than 40 m thick, exposed in the cliffs of a tributary gorge of the stream El Culebrón, which has been carved into the terrace. The stratigraphy in this area is described by the composition of three stratigraphic columns (Table 1.1): in QEC1(A), the lower segment of the stratigraphic succession outcrops; whereas in QEC1(B) and QEC1(C), the upper segment emerges. Throughout this succession, three informal members were recognized:

Lower member. At the lower half of QEC1(A), a 20 m thick succession of sand, silt and coquina layers is exposed (Fig. 3.8). The basal strata correspond to *FbsS* coquina (Table 3.1, Figs. 3.3.2 and 3.3.3) interbedded with *fSDm* fine sand (Table 3.2); while upwards, layers of *FbmS* coquina (Table 3.1, Fig. 3.4.3) alternates with finer grained sand beds (*vfSD*; Table 3.2, Fig. 3.6.3). In between, there is a transitional zone in which layers of *fSDps* fine sand (Table 3.2, Fig. 3.6.1) alternates with both *FbsS* and *FbmS* coquina layers.

FbsS beds here, by contrast to those at QLR, are thicker (almost 1 m thick) and contain lithic cobbles and boulders in greater proportion and size (Fig. 3.3.2). *FbmS* deposits are similar to those in QLR, although its matrix is slightly coarser and towards its erosional base concentrates some lithic blocks and a significant proportion of sessile faunas (such as mytilids and balanids). As in QLR, they tend to generate loads and pseudonodules into the *vfSD* layers with which they alternate (Fig. 3.6.3).

This member is attributed to the Messinian, based on stratigraphic correlation with QLR and QEC3 localities and on Sr dating of mollusks shells at the base of the QEC1 middle member (section 3.4.2).

Middle member. The succession described above is interrupted below a distinct level on which large lithic boulders up to 2 m in diameter are aligned (Fig. 3.8). Then a new succession of sandy silt (*cST* facies; Table 3.2) and coquina (*Rbsm* facies; Table 3.1, Figs. 3.9.1 and 3.9.2) begins. *Rbsm* coquina differs from the previous one both in petrographic and taphonomic attributes, as well as in their fossil content. They are shelly concentrations accumulated in cm- to dm- thick beds with wedge-like to lenticular geometry. In relation with the *FbmS* coquinas of the lower member, they are less indurated, and have also a lower taxonomic richness, being dominated mainly by sessile organisms such as balanid barnacles, ostreid, anomiid and pectinid bivalves, and rhynchonellid brachiopods (Tables 3.1 and 3.3). Their bioclasts tend to show almost no dissolution but a higher fragmentation (Fig. 3.9.1). In some few layers, this facies forms cm- thick lenticular beds with a fossil assemblage dominated mostly by oyster valves with high mechanical integrity, which are orientated concordant to stratification (Fig. 3.9.2). The matrix of the *Rbsm* strata is the same silt of the *cST* facies with which it alternates. This *Rbsm-cST* alternance is only interrupted, at its lower half, by a 6 m- thick segment of light gray sandy silt, which is finer grained than *cST* and shows a more intense bioturbation (*mSTm* facies; Table 3.2, Fig. 3.7.3).

QEC1(B) section (Fig. 3.10) is regarded as the upward extension of the succession represented in QEC1(A). At this point, the coquinas become thicker and show a reverse graded internal structure (*Rbsr* facies; Table 3.1, Figs. 3.9.3 and 3.9.4).

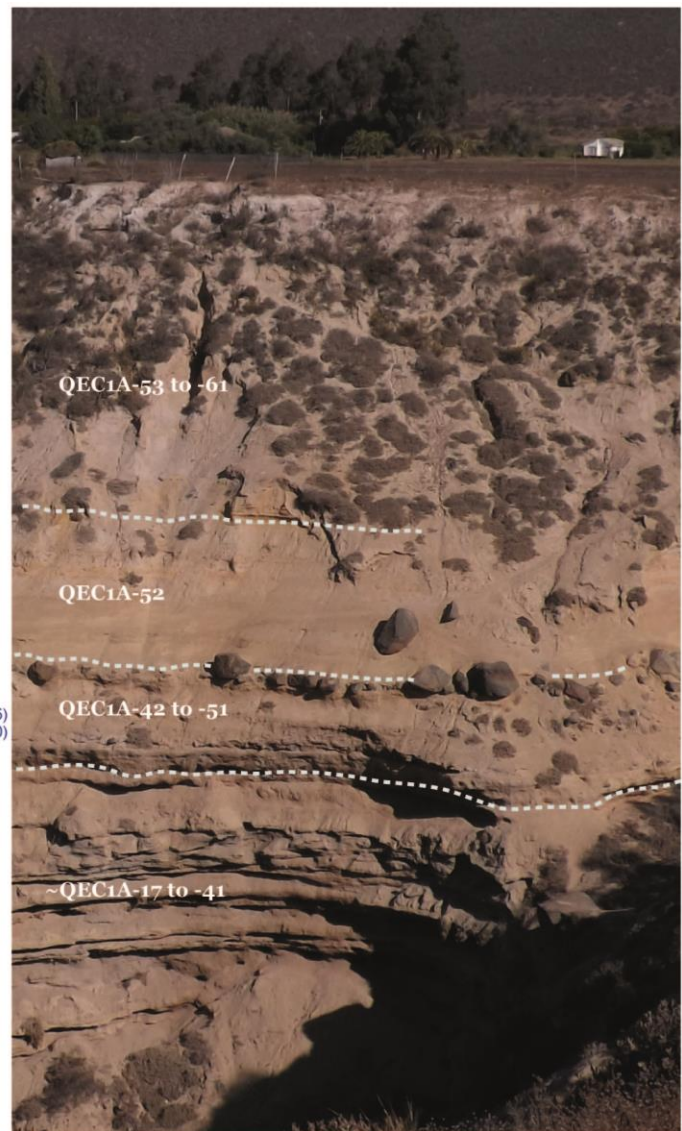
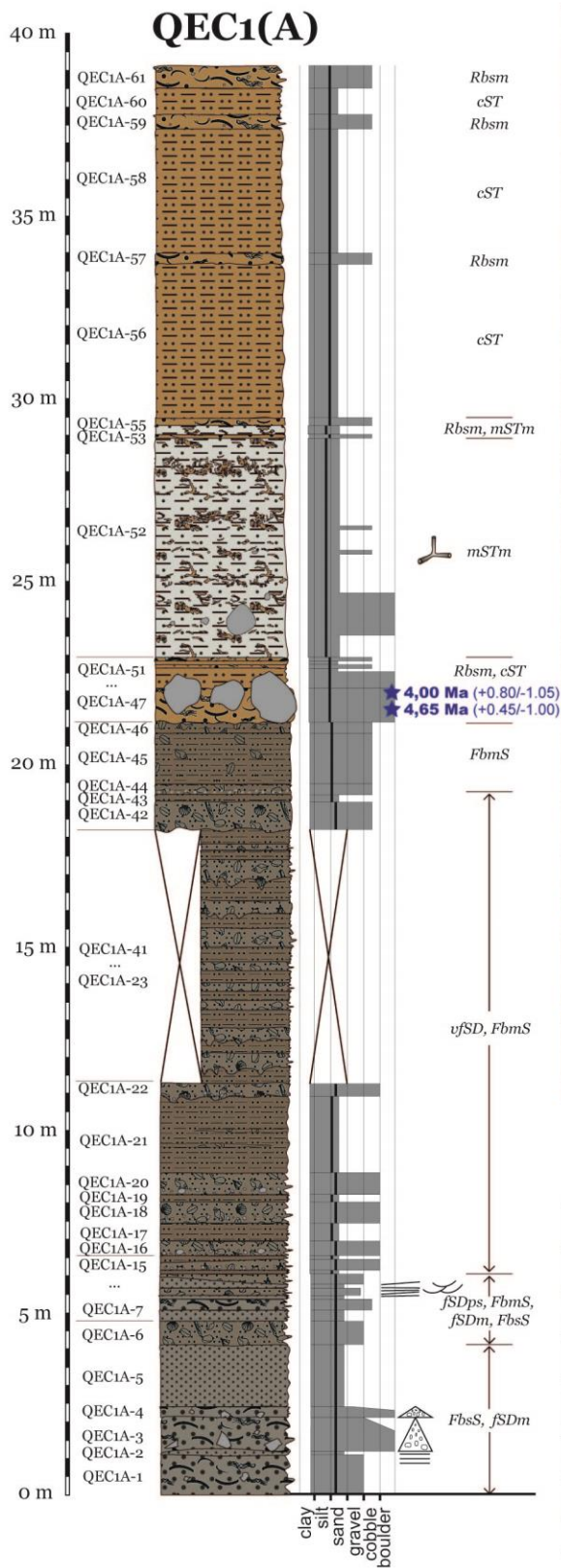
Sr dating of fossil mollusks suggests a Zanclean to Piacenzian age for the middle member of QEC1, ranging from 3.65 – 4.8 Ma for the lower strata to 2.3 – 3.7 Ma for the upper ones (Figs. 3.8, 3.10 and 3.22). These ages agree with the occurrence, in those layers, of species such as *Zygochlamys coquimbensis*, *Zygochlamys vidali*, *Chorus doliaris* and *Chorus covacevichi*, which have been previously recognized in Pliocene sediments from other coastal localities in Chile and Peru (DeVries, 1997; Jonkers, 2003; Nielsen, 2013).

Upper member. It is exposed at the upper part of the QEC1(B) section, unconformably overlaying the *cST-Rbsr* succession at the top of the middle member (Fig. 3.10). It begins with a hard layer of biomicritic floatstone (*Fbmg* facies; Table 3.1, Fig. 3.11.1), bearing sand- to gravel- sized igneous lithoclasts and abundant bioclasts (mainly mactrid and venerid bivalves, as well as balanids). At its base it concentrates significant boulders up to 30 cm in diameter; while towards the top, the coarse fraction decrease in abundance and size. *Fbmg* facies grades vertically into a micritic mudstone (*Mmss* facies; Table 3.1, Fig. 3.11.2), showing a lower proportion of skeletal and clastic components and a greater abundance of micrite mud.

The upper member was also recognized at the QEC1(C) section (Fig. 3.12). Here, the *cST* sandy silt of the middle member is unconformably overlaid by a fossiliferous sandy conglomerate (*sCbg* facies; Table 3.1, Figs. 3.11.3 and 3.12), formed by sub-rounded to well-rounded lithic clasts and invertebrate skeletal debris in a bioclastic sand matrix. The larger boulders tend to concentrate towards the base of the strata, while upwards the lithic clasts decrease in size and abundance. Eventually, this facies can grade to a biosparitic grainstone to floatstone (*GbsF* facies, Table 3.1, Figs. 3.11.4, 3.11.5 and 3.12), similar in terms of their matrix and fossil content, but hardly bearing lithic pebbles, cobbles and boulders. Strongly consolidated by calcareous cement, it forms very hard horizontal layers usually constituting the roof of the terrace and that are known locally as "lozas".

Intercalated between the *sCbg-GbsF* facies, lenticular layers of bioclastic sand were also observed (*vcSDs*, Table 3.2, Figs. 3.12 and 3.13.1). Very coarse-grained, this sand is similar to the matrix of the aforementioned facies, although it usually shows a higher amount of detrital component and a laminated to finely stratified internal structure. At the top of the succession, *vcSDs* sand is interbedded with *Mmss* mudstone in a wavy anastomosing cross-bedding pattern (Fig. 3.11.6).

At QEC1(C), a well-preserved venerid valve belonging to a *GbsF* layer was collected for Sr dating. The resulting age of 0.25 ± 0.25 Ma points to a Chibanian age for the upper member of QEC1. This dating is consistent with the fossil assemblages observed in the facies of this member, which comprise typical Quaternary taxa such as *Leukoma thaca*, *Incatella cingulata*, *Trochita trochiformis*, *Crepipatella dilatata*, *Argopecten purpuratus* and *Eurhomalea lenticularis* (Herm, 1969; Guzmán *et al.*, 2000; Tsuchi, 2002).



SYMBOLOLOGY

Lithology:

- Medium silt, massive (*mSTm*)
- Coarse silt, massive (*cST*)
- Silty sand, massive (*vfSD*)
- Sand, massive to laminated (*fSDm*; *fSDps*)
- Biosparitic rudstone, massive (*Rbsm*)
- Fossiliferous sand to biomicritic floatstone, massive (*FbmS*)
- Fossiliferous sand to biosparitic floatstone, massive (*FbsS*)
- Lithic pebbles, cobbles and/or boulders

Structures:

- Planar parallel lamination
- Low angle planar cross-stratification
- Swaley cross-stratification
- Coarse-tail grading
- Trace fossils (*Thalassinoides*)

FIGURE 3.8. (1). Stratigraphic column of QEC1(A) section. **(2).** Outcrop photograph in QEC1(A) section. A distinctive level of large boulders up to 2 m in diameter is observed, marking the transit from the lower to the middle member of the succession.

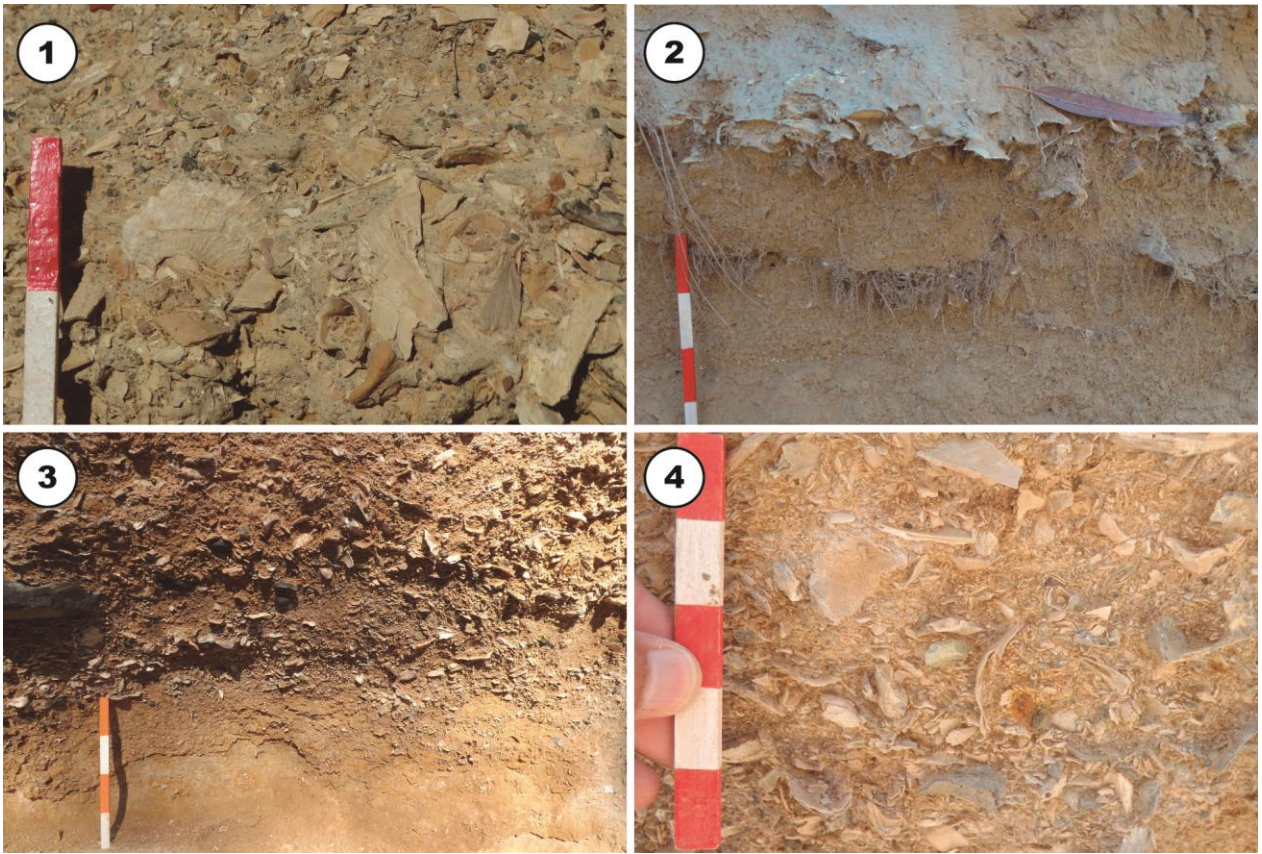
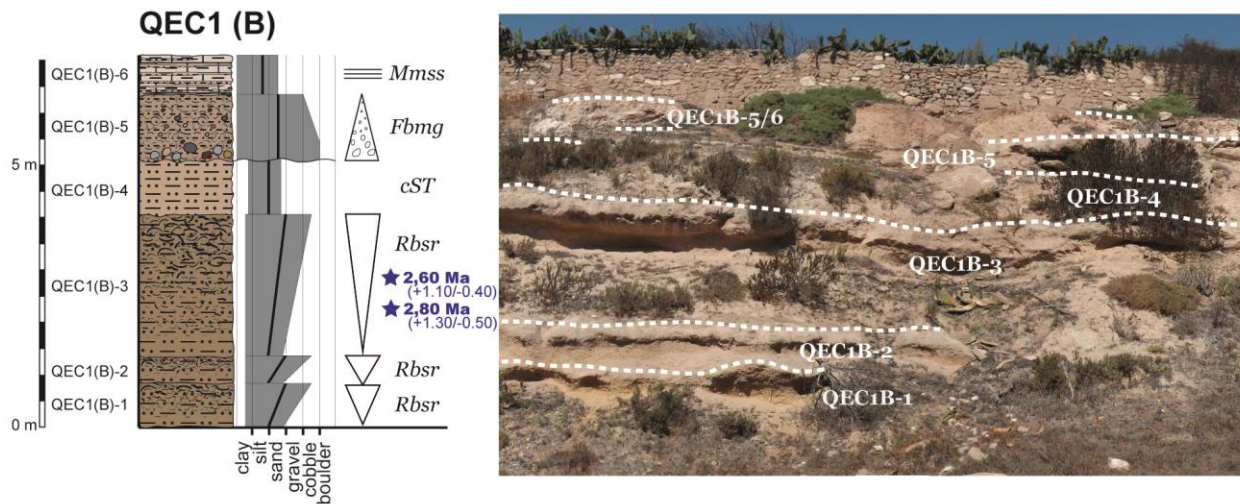


FIGURE 3.9. Carbonate and fossiliferous sediments of *FA-IV* facies association (*Rbsm* and *Rbsr* facies). **(1).** Plan view of *Rbsm* rudstone, formed mainly by moderate- to highly fragmented skeletal debris of invertebrate sessile faunas, at QEC1(A)-53. Scale bar graduated each 5 cm. **(2).** Thin bed of *Rbsm* rudstone overlaying a *cST* sandy silt at QEC1, between sections A and B. Scale bar graduated each 5 cm. **(3).** Reverse graded *Rbrg* rudstone at QEC1(B)-1. Scale bar: 20 cm. **(4).** Detailed view of the texture of an *Rbrg* rudstone in its upper half, showing a densely packed concentration of highly fragmented skeletal debris, mainly from oysters and barnacles. Scale bar: 10 cm.



SYMBOLOLOGY

Lithology:

- Micritic mudstone, hard, stratified (*Mmss*)
- Biomicritic floatstone, hard to very hard, coarse-tail graded (*Fbmg*)
- Sandy silt, friable, massive (*cSTm*)
- Calcareous sandy silt to Biosparitic rudstone, friable, reverse graded (*Rbsr*)
- Lithic cobbles

Structures:

- Planar parallel bedding
- Coarse-tail grading
- Reverse grading

FIGURE 3.10. (1). Stratigraphic column of QEC1(B) section. **(2).** Photograph of outcrop in section QEC1(B).

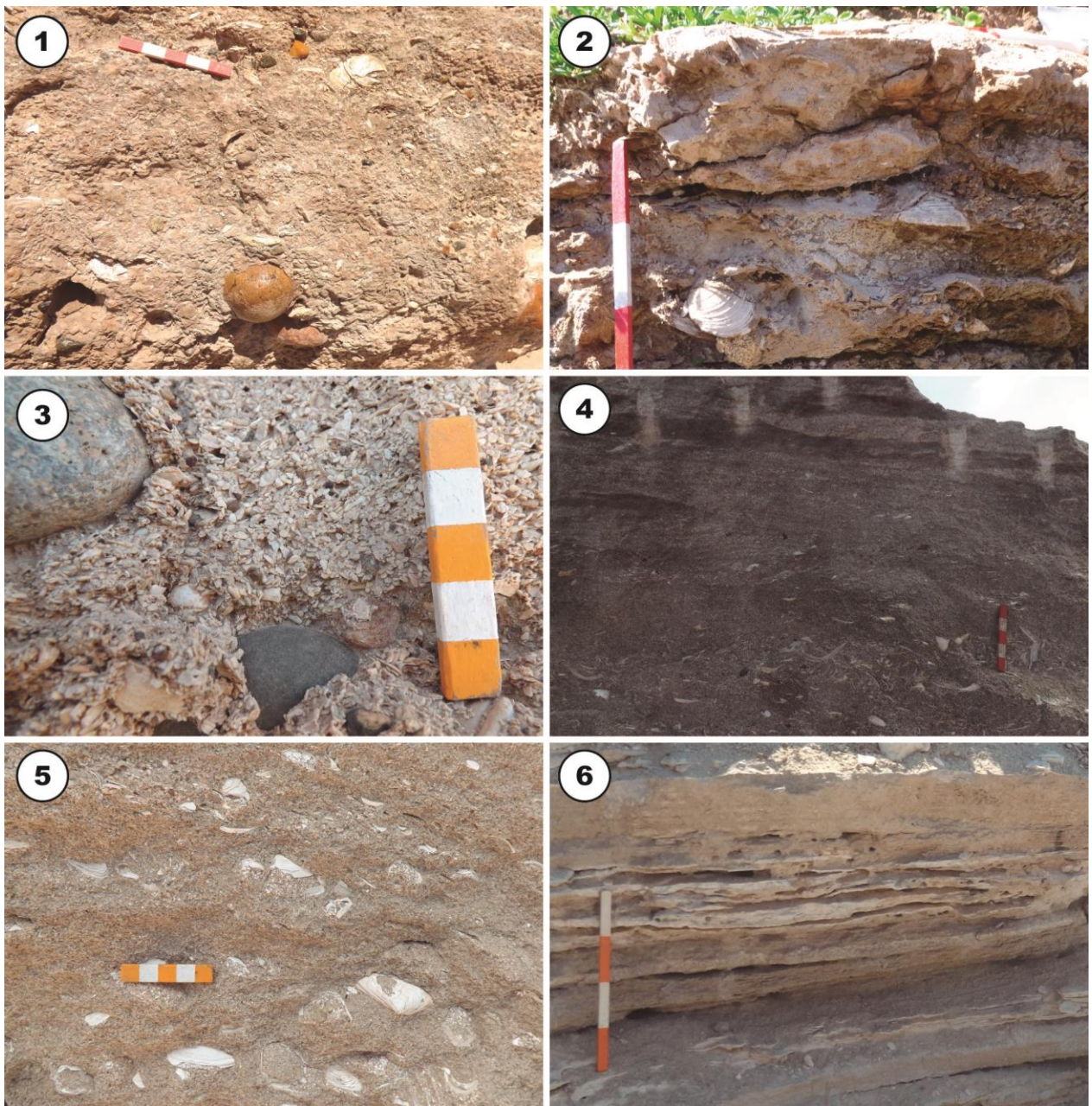


FIGURE 3.11. Carbonate rocks and fossiliferous sediments of *FA-VI* facies association at QEC1. **(1).** *Fbmg* facies at QEC1(B)-5. Scale bar: 10 cm. **(2).** *Mmss* facies at QEC1(B)-6. Scale bar graduated each 5 cm. **(3).** Detail view of *sCbg* facies at QEC1(C)-4, showing sub-rounded to well-rounded lithic clasts in a bioclastic sand matrix similar to *vcSDs*. Scale bar: 5 cm. **(4).** *GbsF* bed at QEC1(C)-8, displaying flaser and wavy cross-bedding at its upper half. Scale bar: 10 cm. **(5).** Plan view of a *GbsF* floatstone at QEC1(C). Scale bar: 5 cm. **(6).** *Mmss* mudstone at QEC1(C)-9, alternating with *vcSDs* sand in a wavy cross-bedding pattern. Scale bar: 20 cm.

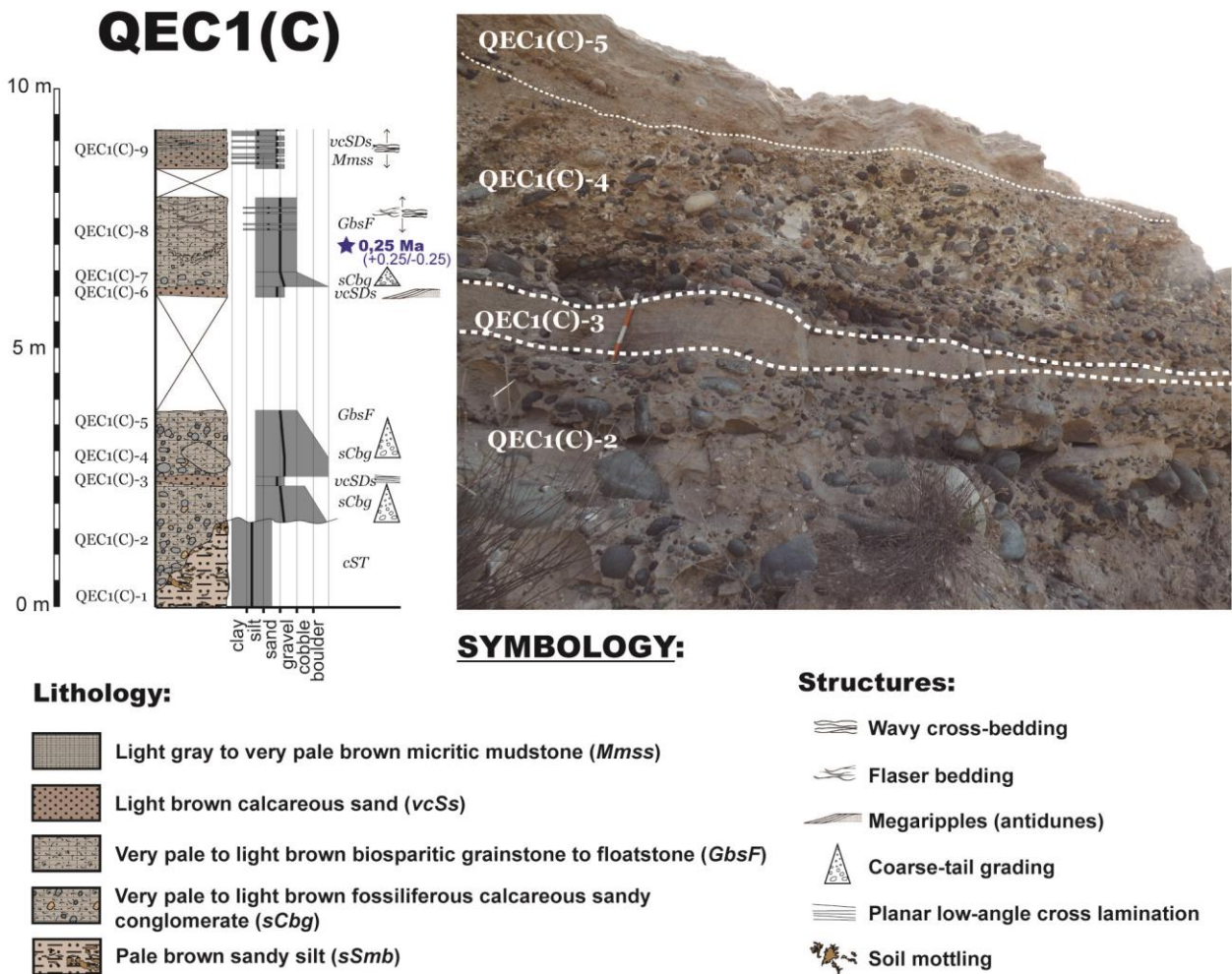


FIGURE 3.12. (1). Composite stratigraphic column of QEC1(C) section. (2). Photograph of outcrop in section QEC1(C).

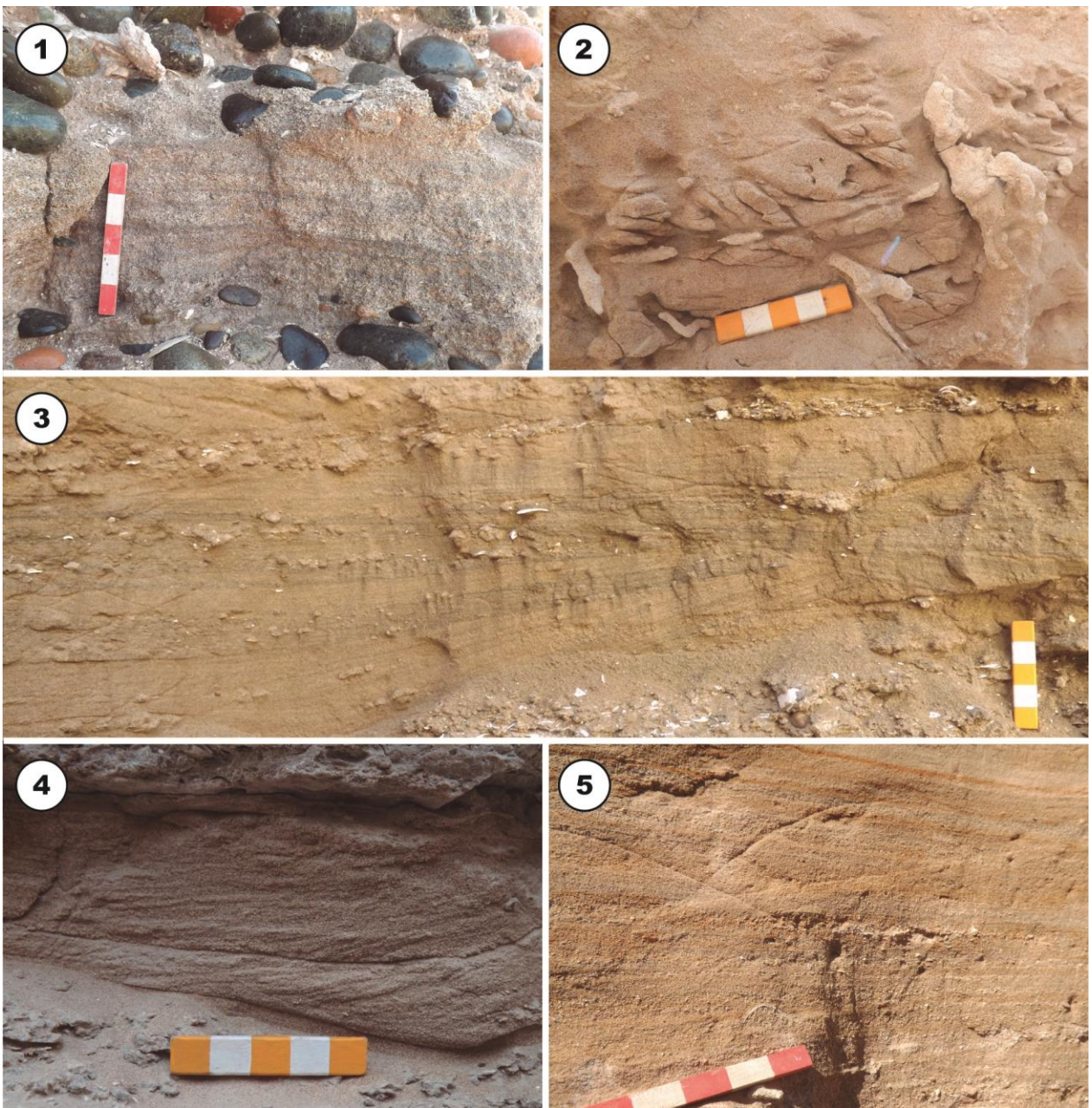


FIGURE 3.13. Terrigenous sediments of *FA-VI* facies association. (1). *vcSDs* facies at QEC1(C). Scale bar: 10 cm. (2). Branched burrows in *fSDlb* fine sand facies at LCIV(CLC)-2. Scale bar: 5 cm. (3). *fSDss* sand at LCIV(CP2)-2, showing swaley cross-stratification. Scale bar: 5 cm. (4). Small-scale troughs in *fSDtp* sand at LCIV(CP3)-4. Scale bar: 5 cm. (5). *fSDpl* facies at LCIV(CLC)-4, with planar parallel lamination. Scale bar graduated each 2 cm.

Quebrada El Culebrón 2 (QEC2, upper Miocene? – Pleistocene)

The stratigraphy of this locality is shown in Figure 3.14. At its base, an alternation of silt (*cST* facies; Table 3.2), sand (*vfSD* facies; Table 3.2) and coquina (*FbmS* facies; Table 3.1, Figure 3.4.4) is exposed. This succession is overlaid by an intensely bioturbated light gray sandy silt (*mSTm* facies, Table 3.2, Figure 3.7.4), for which a thickness of almost 14 m is inferred. At the top of this section, a hard fossiliferous sandy conglomerate (*FbsC* facies; Table 3.1, Fig. 3.15.1 and 3.15.2) unconformably overlies the *mSTm* silt. The succession ends with a fine brown sandstone with lenses of sandy conglomerate of well-rounded clasts (*pSDgs* facies; Table 3.2, Fig. 3.16.1 and 3.16.2), which rests above the *FbsC* layer. The latter facies lacks fossils and its brown matrix is relatively more reddish than the underlying ones.

The lower segment of this section has similar facies and stratigraphic position than the upper half of the lower member of QEC1(A), and is therefore correlateable with it. Thus, a late Miocene (Messinian) age is roughly attributed to this segment. The same criteria can be used to correlate the *mSTm* silt with that exposed at the first half of the middle member of QEC1(A), being then attributed to the Pliocene. As for the upper strata, a Calabrian age (between 1.05 and 1.25 Ma) is attributed to them, based on the Sr dating of two venerid valves found in the *FbsC* layer (5991 DPCR and 5992 DPCR in Table 3.3). The latter is in accordance with the fossil assemblage observed at this stratum, which includes typical Quaternary mollusk taxa of this region such as *Mulinia edulis*, *Incatella cingulata* and *Concholepas concholepas* (Herm, 1969; DeVries, 1995; Guzmán *et al.*, 2000; Tsuchi, 2002).

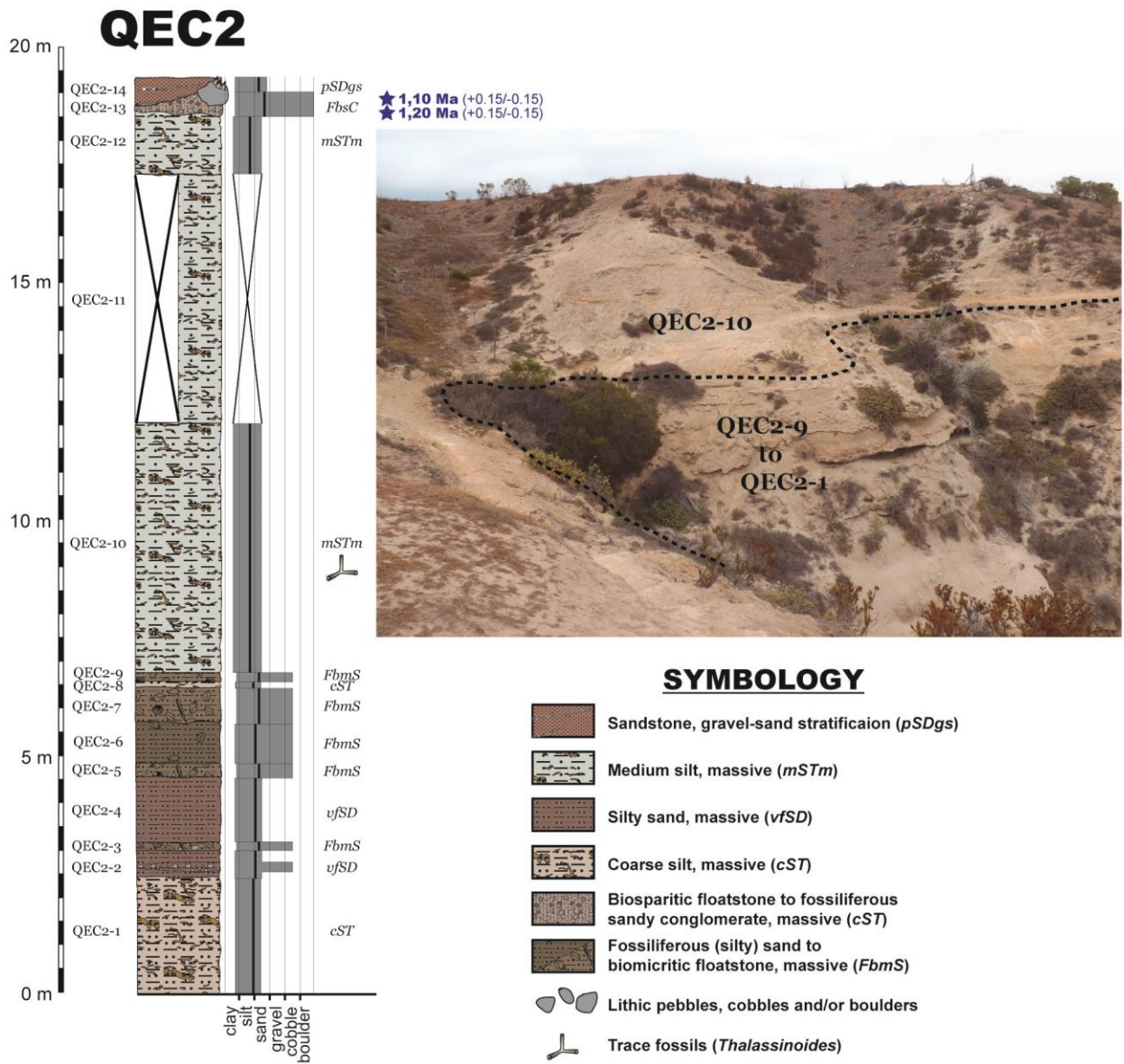


FIGURE 3.14. (1). Stratigraphic column of QEC2 section. (2). Photograph of outcrop in QEC2.

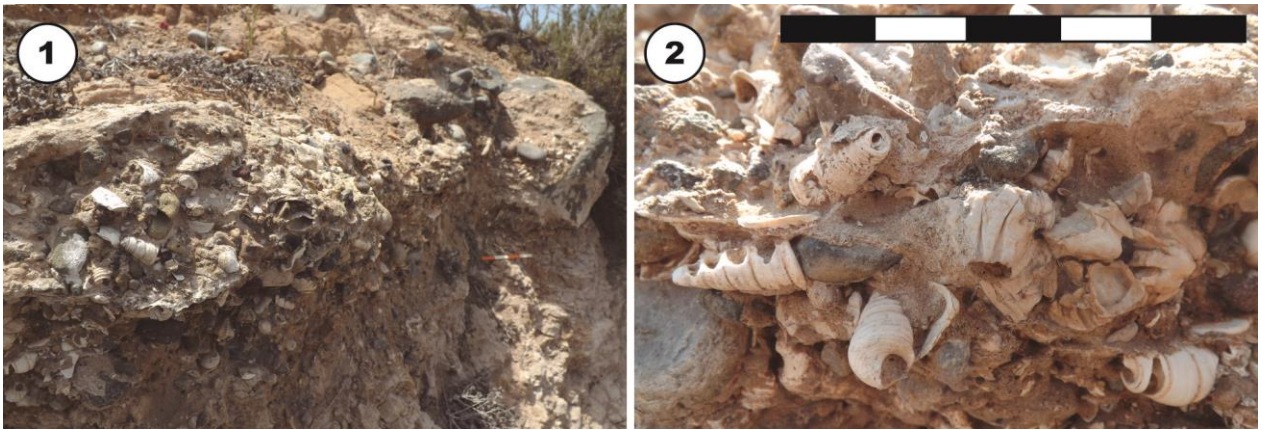


FIGURE 3.15. Carbonate and fossiliferous sediments of *FA-V* facies association (*FbsC* facies). (1). Perspective view of *FbsC* bed (QEC2-13): a thick concentration of lithic and skeletal debris, unconformably overlying *mSTm* sandy silt. Scale bar (20 cm) placed in the background. (2). Detail view of *FbsC* at QEC2-13. Scale bar: 10 cm.

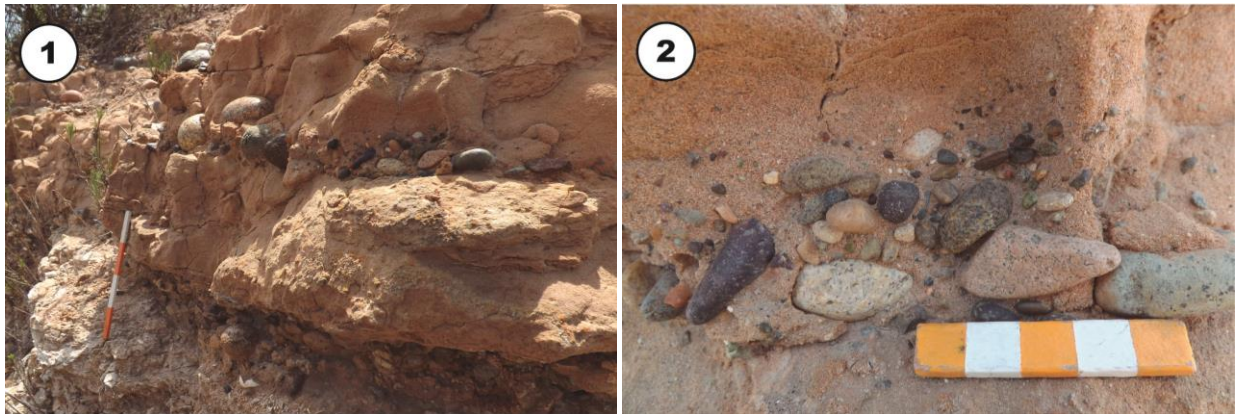


FIGURE 3.16. Terrigenous sediments of *FA-V* facies association (*pSDgs* facies). (1). The *pSDgs* sandstone at QEC2-14, with gravel-sand stratification, overlying the *FbsC* floatstone at QEC2-13. (2). Detail view of *pSDgs* facies at QEC2-14.

Quebrada El Culebrón 3 (QEC3, upper Miocene – lower Pliocene?)

QEC3 locality is placed in the lower part of the Quebrada El Culebrón (Fig. 1.1.5). Its stratigraphy, illustrated in Figure 3.17, consists of an alternation of coquina (*FbsS* and *FbmS* facies; Table 3.1, Figs. 3.3.4 and 3.6.4), sand (*fSDm* and *vfSD* facies; Table 3.2, Fig. 3.5.2, 3.5.3, 3.6.4 and 3.6.5) and silt (*cST* and *mSTm* facies, Table 3.2, Fig. 3.7.5). The *FbsS* coquina facies consists of concentrations of fragmented and undissolved skeletal elements of invertebrae. The fossil assemblage is largely dominated by mytilid bivalves and balanid barnacles, with significant muricid gastropods and occasional ostreid and anomiid bivalves (Fig. 3.3.4, Tables 3.1 and 3.3). Bioclasts are loosely packed in a matrix made by the same *fSDm* fine sand with which the coquina layers are interbedded. Both facies (*FbsS* and *fSDm*) alternate in the lower part of the succession (Fig. 3.17). Higher up, the sand becomes finer grained (*vfSD* facies), and intercalate with *FbmS*-type coquina (Fig. 3.6.4). Grain size decreases until around 12-16 m of column, where the terrigenous sediments intercalating with the *FbmS* coquinae correspond to sandy silt

(*mSTm* and *cST* facies, Table 3.2, Fig. 3.7.5). Subsequently, the grain size increases again, and the *vfSD-FbmS* association is newly observed (Fig. 3.6.5).

The above-mentioned transgressive-regressive trend is comparable to that represented in section QLR, since the facies observed in both sections are similar and their vertical progression is essentially the same. In addition, strontium dating of shells in layers QEC3-6 and QEC3-24 shows that at least a large part of the QEC3 succession have accumulated during the Messinian. However, the age around 5.1 Ma given by the Sr dating in layer QEC3-24 suggests that sedimentation in this locality could have continued even into the early Zanclean.

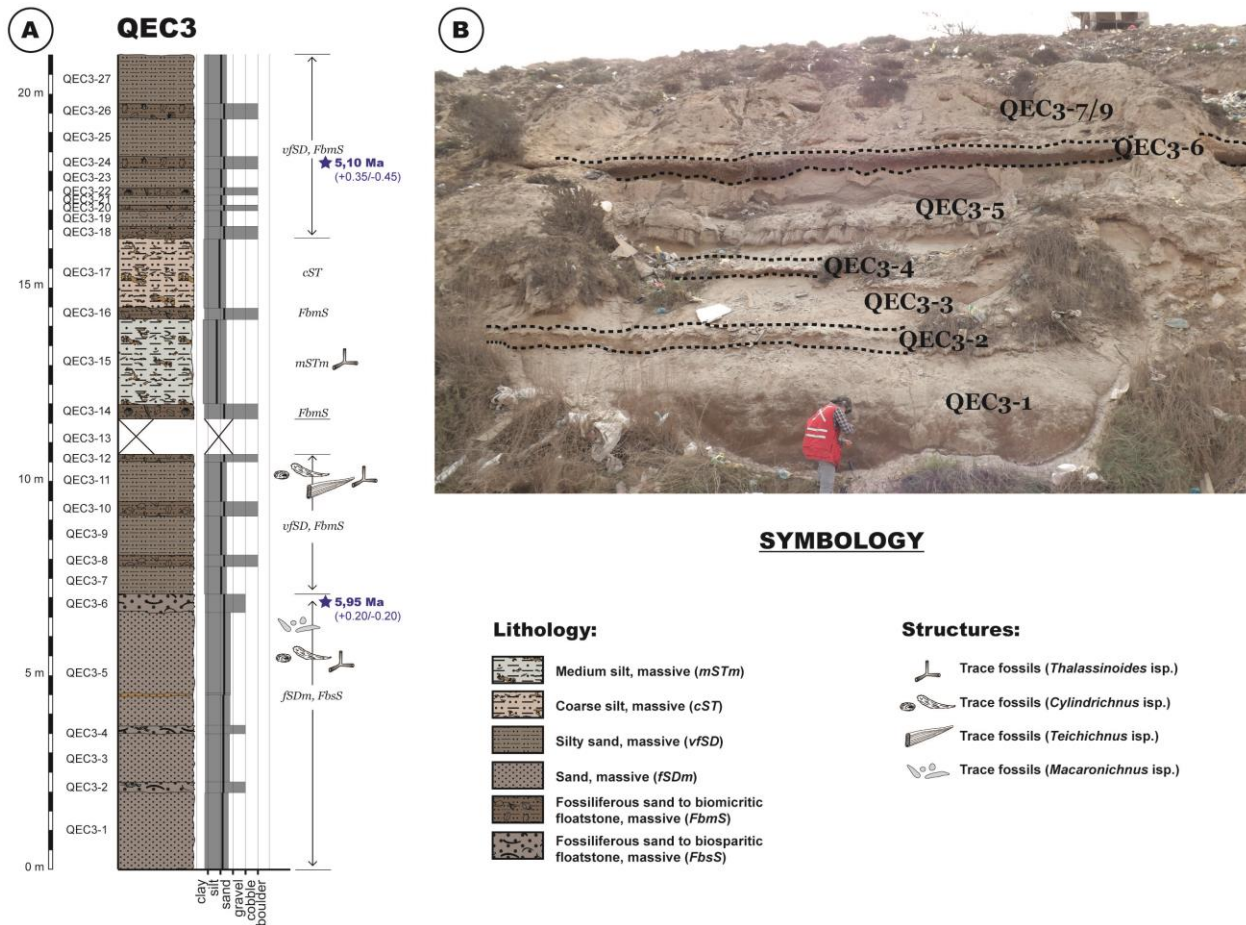


FIGURE 3.17. (1). Composite stratigraphic column of QEC3 section. (2). Photograph of outcrop in QEC3.

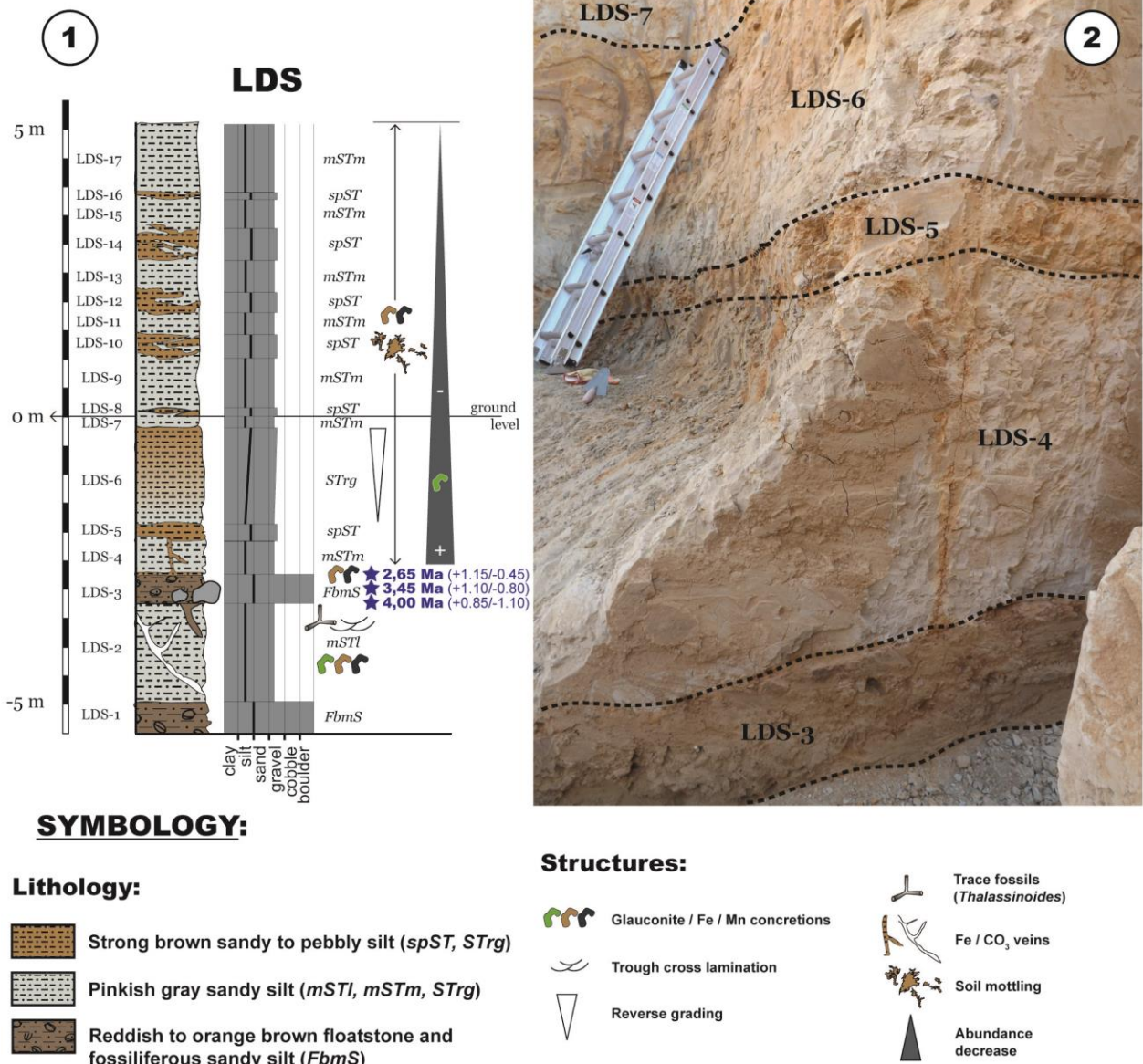
Lomas del Sauce (LDS, Pliocene)

Lomas del Sauce stratigraphy (Fig. 3.18) is characterized by the presence of two fossiliferous beds (*FbmS* facies; Table 3.1, Figs. 3.4.5 to 3.4.8), interbedded between a succession of grayish and brownish silty sediments (*mSTL*, *cST*, *STrg* and *mSTm*; Table 3.2, Figs. 3.7.6, 3.7.7 and 3.18).

Paleontological excavations carried out on the two fossiliferous beds *FbmS* revealed the presence of an abundant and diverse fossil assemblage, including shells, molds and casts of several taxa of bivalves, gastropods, brachiopods, balanid barnacles, decapods and echinoids; teeth and vertebrae of chondrichthyan and osteichthyan fishes; and bone fragments of birds and mammals such as cetaceans and nototherids (Tables 3.1 and 3.3). Some of these mammal remains were found semi-articulated or closely associated. In addition to bioclasts, this bed contains lithic clasts of varying morphology and size, from rounded granules and gravels to large angular blocks. An accretionary internal structure was observed within this facies, defined by the overlapping of discontinuous beds with an irregular to lenticular geometry (Fig. 3.4.5). Although these layers were observed in a close spatial association, forming a single sedimentary unit, it is possible to distinguish different sedimentological, taphonomic and paleontological attributes in them. The most common corresponds to a very hard biomicritic floatstone (subfacies-*i*, Fig. 3.4.6), which at LDS was observed in association with lenses of poorly consolidated fossiliferous sandy silt (subfacies-*ii*, Fig. 3.4.5). Locally, a biomicritic boundstone formed by hard irregular layers of colonial serpulid worm tubes with incrusting oysters, balanids and pectinids was observed between these lenses (subfacies-*iii*, Figs. 3.4.5, 3.4.7 and 3.4.8). Finally, at the top of the LDS-3 fossiliferous bed, a coating of pelmicritic floatstone (subfacies-*iv*, Fig. 3.4.5) has been recognized as well.




The *mSTL*, *cST*, *STrg* and *mSTm* facies correspond to layers of sandy silt with grayish to brownish tones. Although generally massive, some internal structures -such as thin lamination or grading- were observed in a few beds (Figs. 3.7.7 and 3.18). Fossil traces were also recognized in some of these facies, such as *Thalassinoides* burrows in *mSTL* silt, passively filled with sediments from the coarser-grained *FbmS* overlying bed.

A Pliocene age (between 2.9 and 3.8 Ma) is attributed to Lomas del Sauce locality, based on Sr dating of fossil mollusks collected in the LDS-3 fossiliferous bed (section 3.4.2). This age is consistent with that suggested by the fossil assemblage found in it, which includes typical Pliocene mollusk taxa like *Chorus grandis*, *Anadara chilensis* and *Incatella cingulatiformis* (DeVries, 1997; Guzmán *et al.*, 2000; Tsuchi, 2002; Nielsen, 2013), as well as the aquatic sloth *Thalassocnus carolomartini*, which has been previously found in the Pliocene of the Pisco Formation (Muizon *et al.*, 2004; Amson *et al.*, 2014, 2015; De los Arcos *et al.*, 2017).



SYMBOLOLOGY:

Lithology:

-  Strong brown sandy to pebbly silt (*spST*, *STrg*)
-  Pinkish gray sandy silt (*mSTl*, *mSTm*, *STrg*)
-  Reddish to orange brown floatstone and fossiliferous sandy silt (*FbmS*)

Structures:

-  Glaucinite / Fe / Mn concretions
-  Trough cross lamination
-  Reverse grading
-  Trace fossils (*Thalassinoides*)
-  Fe / CO₂ veins
-  Soil mottling
-  Abundance decrease

FIGURE 3.18. (1). Composite stratigraphic column of *Lomas del Sauce* site (LDS). (2). Photograph of trench and pit in LDS: stratigraphy of the first 3 m below the ground level is observed.

Los Clarines (LCIV, Pliocene – Pleistocene)

Stratigraphy of this locality is illustrated in Figures 3.19 and 3.20. The basal unit corresponds to a thick fossiliferous sandy silt bed (subfacies *ii* of *FbmS* facies, Table 3.1), with lithological, taphonomic and paleontological attributes similar to those observed in *Lomas del Sauce*. This layer is unconformably overlaid by a succession of sand (*fSDlb*, *fSDss*, *fSDpl* and *fSDtp* facies; Table 3.2, Figs. 3.13.2 to 3.13.5, Fig. 3.20) and coquina (*Rbps*, *Rbus*, *Rbfs* and *Pbmm* facies; Table 3.1, Fig. 3.20, Figs. 3.21.1 to 3.21.4), with lenticular and wedge-shaped to irregular geometry, that follow each other both vertically and laterally through wedging, interdigitation and gradational contacts (Figs. 3.19 and 3.20).

The basal unit has an upper Pliocene age (between 2.9 and 3.15 Ma), as suggested by the Sr dating of two fossil mollusks found in it (section 3.4.2). This age agrees with that indicated by the assemblage of fossil mollusks found in the bed, which includes the gastropods *Herminespina mirabilis*, *Herminespina philippi*, *Chorus doliaris* and *Chorus covacevichi*, since these taxa have been recognized previously for the Pliocene in the region (DeVries, 1997; DeVries and Vermeij, 1997; Guzmán *et al.*, 2000; Nielsen, 2013). As for the sand and coquina set that overlies the basal unit, Sr dating of fossil mollusks suggests a Chibanian age, ranging from 0.8 – 0.85 Ma for the lower strata to 0.1 – 0.55 Ma for the upper ones (section 3.4.2). These datings are also consistent with the fossil content of the source strata, which is dominated by mollusks such as *Argopecten purpuratus*, *Cyclocardia compressa*, *Mesodesma donacium*, *Mulinia edulis*, *Incatella cingulata* and *Concholepas concholepas*, all of them forms that appeared or acquired a massive development in the region during the Pleistocene (Herm, 1969; DeVries, 1995; Guzmán *et al.*, 2000; Tsuchi, 2002).

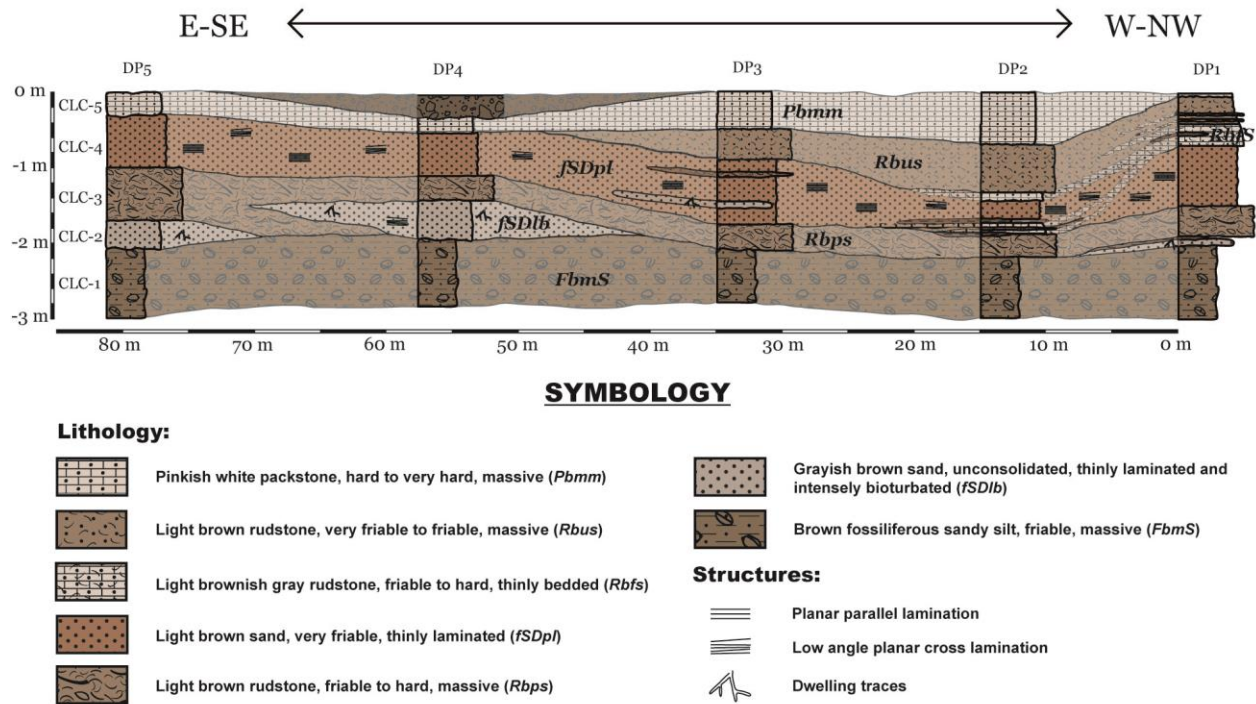
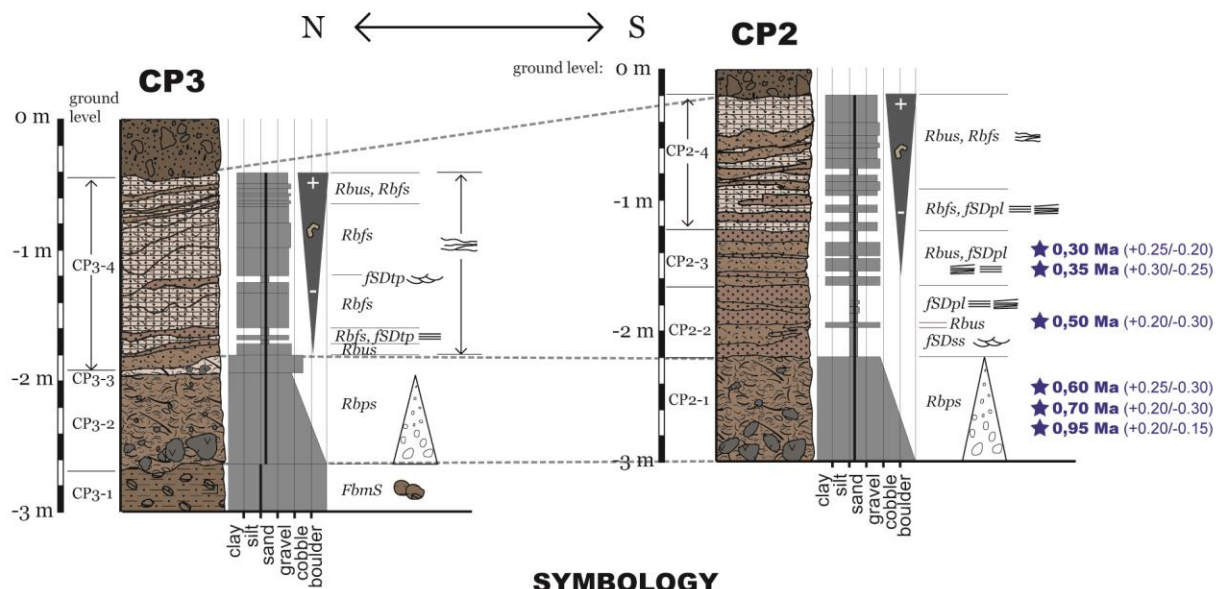
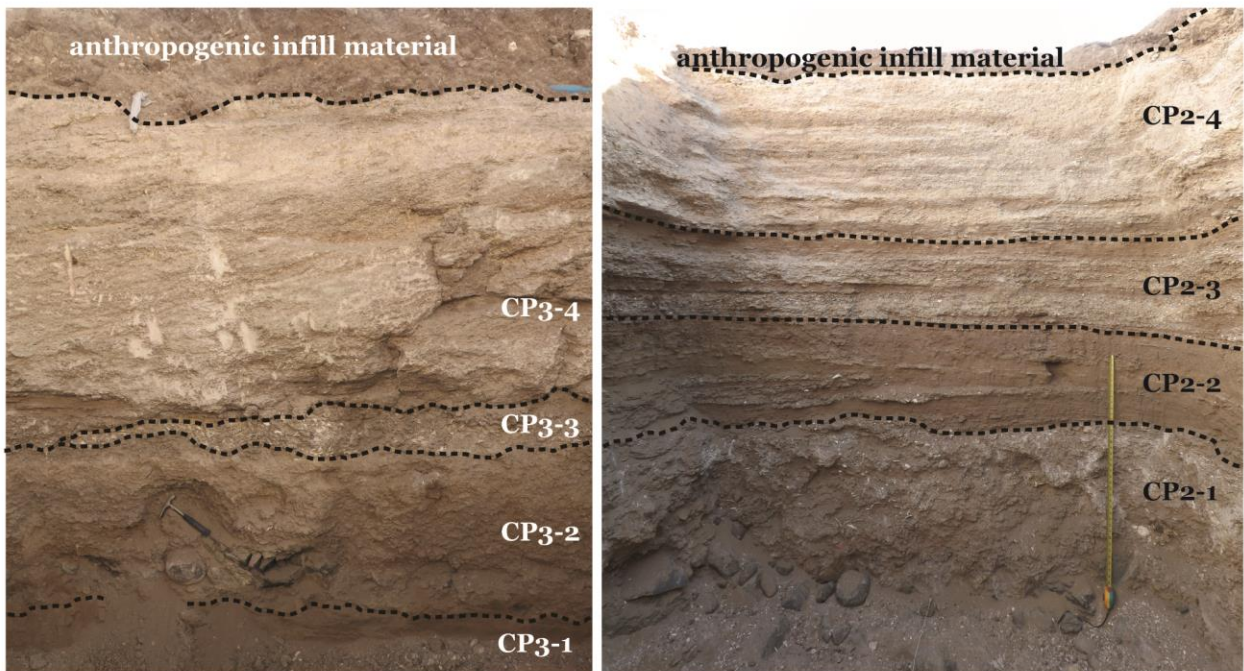


FIGURE 3.19. Correlation panel for five stratigraphic columns (DP1-DP5) along a trench in *Los Clarines* avenue (CLC section at LCIV site).



Lithology:

- Light brownish gray rudstone, friable to hard, thinly bedded (*Rbfs*)
- Light brown rudstone, unconsolidated to friable, very thinly to thinly bedded (*Rbus*)
- Light brown sand, unconsolidated to very friable, thinly laminated to very thinly bedded (*fSDss, fSDtp, fSDpl*)
- Light brown rudstone, friable to hard, coarse-tail graded (*Rbps*)
- Brown fossiliferous sandy silt, friable, massive (*FbmS*)
- Lithic boulders

Structures:

- Planar parallel stratification
- Low angle planar cross stratification
- Trough / Swaley cross stratification
- Wavy cross bedding
- Coarse-tail grading
- CO₂ nodules
- Increasing abundance

FIGURE 3.20. Stratigraphy and profile photographs of CP2 and CP3 pits, excavated 300 meters inland from the CLC trench at LCIV site.

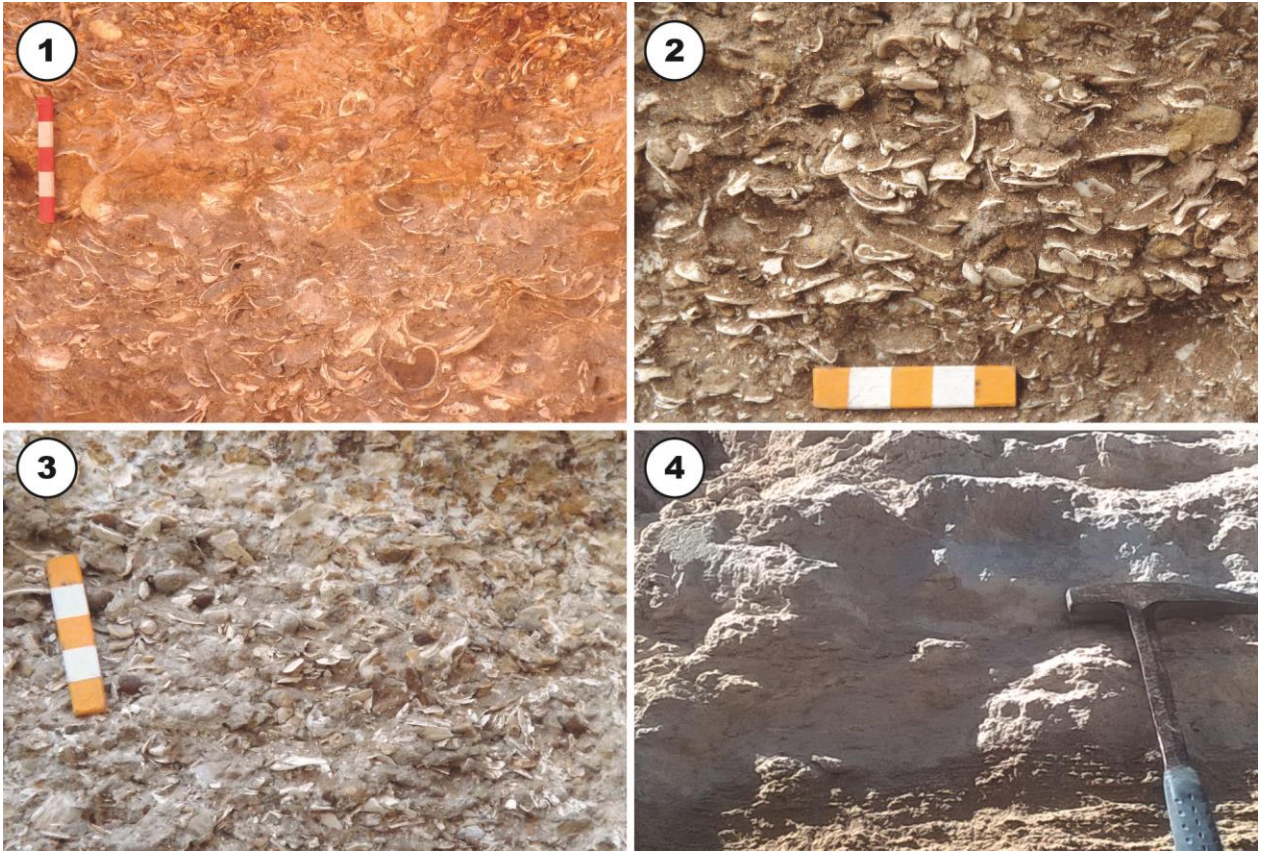


FIGURE 3.21. Carbonate rocks and fossiliferous sediments of *FA-VI* facies association at LCIV. **(1).** *Rbps* rudstone at LCIV(CLC)-3. Scale bar: 10 cm. **(2).** *Rbus* facies at LCIV(CP3)-4. Scale bar: 5 cm. **(3).** *Rbfs* rudstone at LCIV(CP3)-4. Scale bar: 5 cm. **(4).** *Pbmm* packstone, overlying *fSDpl* sand at LCIV(CLC)-5.

3.4.2 Sr dating and stratigraphic model

Table 3.4 summarizes the results of the Sr dating of fossil mollusc shells at LUGIS. These data have been integrated into the stratigraphy, thus generating a chronostratigraphic interpretation for the successions (Fig. 3.22). Ages obtained by Sr isotopic dating and confidence intervals (derived from the age uncertainties) are plotted in the figure, next to the corresponding strata. In case there is more than one Sr date available for the same layer, the confidence interval has been constrained by the intersection of the uncertainties, and the midpoint of that interval has been considered as the representative age of the bed.

As seen in Figure 3.22, the ages obtained in LUGIS are consistent with the proposed stratigraphic model. The marine deposits studied in this work would have accumulated as a result of successive sedimentation stages occurred between the late Miocene and the middle Pleistocene. The first of these would have begun in the Messinian and may have extended into the Zanclean: at that time, the successions exposed in QLR and QEC3 accumulated, as well as those represented in the basal segments of QEC1 and QEC2. Later in the Pliocene the successions exposed in LDS and in the middle segments of QEC1 and QEC2 would have been deposited. Finally, sedimentation during the Pleistocene would have developed in two distinct stages. The first one, which occurred during the Calabrian, has deposited sediments that today cover the terrace in its most coastal portion (e.g., at the top of QEC2). The second, which occurred during the Chibanian, has generated the sedimentary cover exposed inland in the higher parts of the terrace.

TABLE 3.4. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ dating of fossil mollusc shells collected at Coquimbo. Ages and age errors calculated from the LOWESS Database (Version 5 Fit 26 03 13) of [McArthur *et al.* \(2012\)](#). Uncertainty in ages includes both the errors during the measurement of Sr isotopic ratios (as two standard errors of the mean; $\pm 2\text{SE}(\text{M})$) and the uncertainty in the Tertiary seawater evolution curve (from the 95% confidence intervals included in the LOWESS table).

Stratigraphic unit	LUGIS code	Taxa	$^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	1 sd*	2SE(M)*	n	Mass [g]	Age [Ma]	\pm Ma
LCIV(CP2)-3	5998 DPCR	<i>Choromytilus chorus</i>	0.709163	32	8	57	0.05174	0.35	0.30/-0.25
LCIV(CP2)-3	6010 DPCR	<i>Choromytilus chorus</i>	0.709165	23	6	56	0.12014	0.30	0.25/-0.20
LCIV(CP2)-2	6004 DPCR	<i>Choromytilus chorus</i>	0.709160	28	7	58	0.16373	0.50	0.20/-0.30
LCIV(CP2)-1	6005 DPCR	<i>Argopecten purpuratus</i>	0.709156	30	8	58	0.11785	0.60	0.25/-0.30
LCIV(CP2)-1	6008 DPCR	<i>Choromytilus chorus</i>	0.709152	29	8	57	0.05668	0.70	0.20/-0.30
LCIV(CP2)-1	6013 DPCR	<i>Argopecten purpuratus</i>	0.709139	27	7	58	0.10879	0.95	0.20/-0.15
LCIV(CLC)-1	5996 DPCR	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.709054	28	7	59	0.11832	3.90	0.85/-1.00
LCIV(CLC)-1	6007 DPID	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.709071	28	7	56	0.07713	2.45	0.70/-0.30
QEC1(C)-8	5990 DPCR	<i>Eurhomalea</i> sp.	0.709167	27	7	57	0.09918	0.25	0.25/-0.25
QEC1(B)-3	5989 DPCR	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.709065	30	8	56	0.06414	2.80	1.30/-0.50
QEC1(B)-3	6006 DPCR	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.709068	30	8	58	0.14222	2.60	1.10/-0.40
QEC1(A)-47	5993 DPCR	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.709045	28	7	57	0.12358	4.65	0.45/-1.00
QEC1(A)-47	6014 DPCR	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.709053	27	7	58	0.06395	4.00	0.80/-1.05
LDS-3	5995 DPCR	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.709053	30	8	58	0.08616	4.00	0.85/-1.10
LDS-3	5997 DPCR	<i>Crassostrea transitoria</i>	0.709067	30	8	58	0.10721	2.65	1.15/-0.45
QEC2-13	5991 DPCR	<i>Mulinia edulis</i>	0.709131	29	8	58	0.12518	1.10	0.15/-0.15
QEC2-13	5992 DPCR	<i>Leukoma</i> sp.	0.709125	31	8	58	0.06764	1.20	0.15/-0.15
LDS-3	5999 DPCR	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.709058	25	7	58	0.15513	3.45	1.10/-0.80
QLR-38	5988 DPCR	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.709000	34	9	57	0.07878	5.85	0.25/-0.25
QLR-32	6012 DPID	<i>Zygochlamys</i> sp.	0.708993	26	7	56	0.08749	6.00	0.20/-0.25
QEC3-24	5994 DPCR	<i>Chorus</i> sp.	0.709033	29	8	58	0.06426	5.10	0.35/-0.45
QEC3-6	6011 DPCR	<i>Mytilus cf. chilensis</i>	0.708995	23	6	56	0.11926	5.95	0.20/-0.20

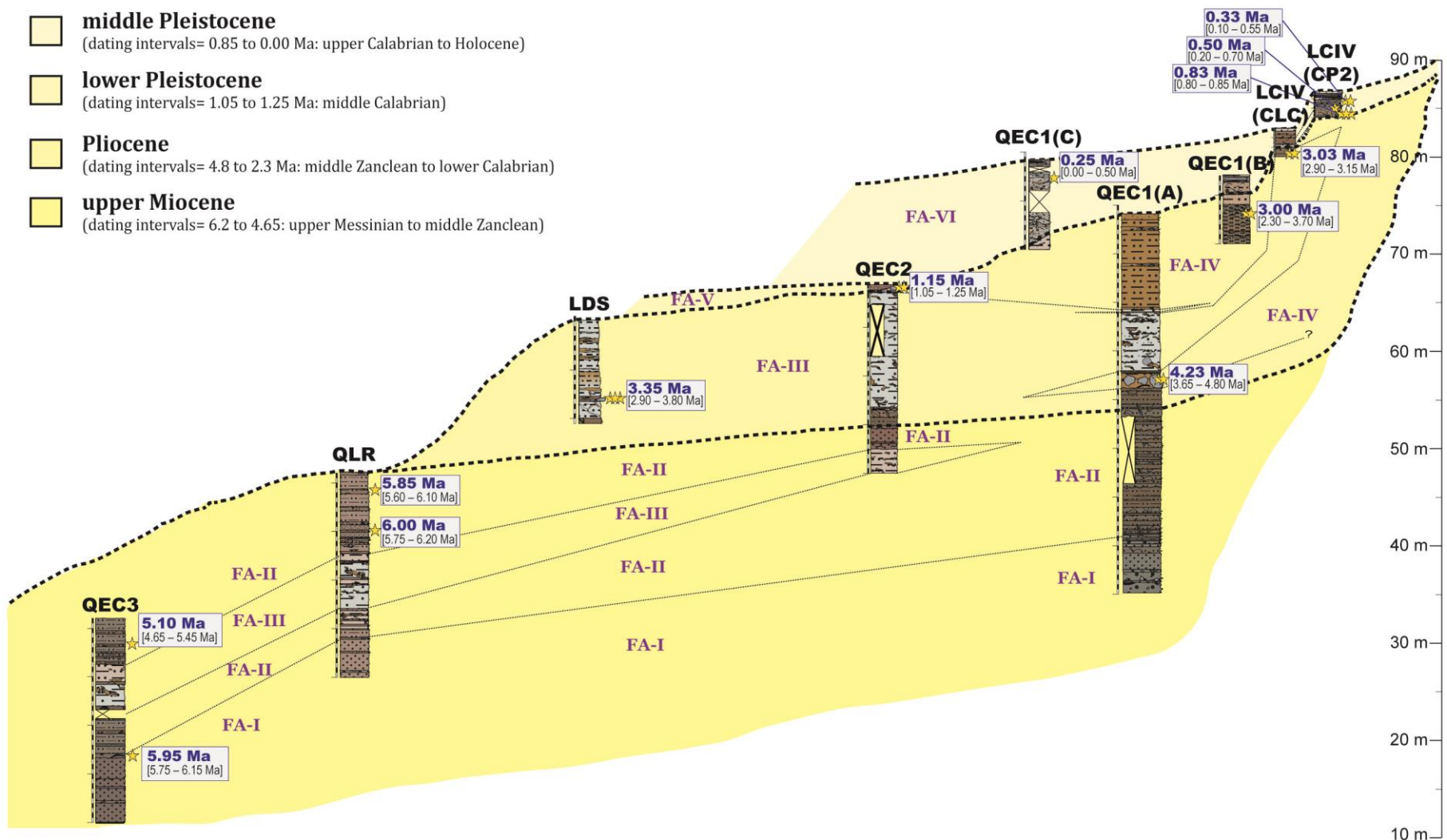


FIGURE 3.22. Schematic stratigraphic panel for the study area, showing two types of correlations: chronostratigraphic, illustrated by colored areas (symbology in the upper left part of the image) delimited by thick dashed lines; and lithostratigraphic (facies correlations, which can be diachronic), identified by thin continuous lines. The spatial arrangement of the columns is as follows: laterally, from the more coastal to the more inland localities; and vertically, according to their respective elevations above sea level (indicated in the scale at the right). For graphical simplicity, the distances between the columns on the horizontal are not to scale. Still, note that the total distance on the horizontal axis is greater than 2 km and, therefore, the vertical scale is greatly exaggerated. Plan distribution of the sites in Figure 3.1.

3.5. DISCUSSION

3.5.1. Facies associations and paleoenvironmental interpretation

The different facies were grouped into 6 associations (FA-I to FA-VI), in order to interpret the processes and sedimentary environments represented in them.

Facies association I (FA-I)

This association is well represented in the lower portion of QEC1(A), QEC3, and QLR sections (Fig. 3.22). It groups facies of sand and silty sand (*fSDm*, *fSDps* and *vfSD* facies), which are interbedded mostly with *FbsS* coquinas. Sandy facies are usually arranged in medium to thick tabular beds showing no internal structure, although planar to swaley cross-stratification can be seen in some beds at QEC1(A). Some *fSDm* layers show sparse bioturbation; mainly feeding- and dwelling- burrows produced by detritus feeders and arthropods (*Cylindrichnus*, *Thalassinoides*). Feeding traces produced by polychaetes (*Macaronichnus*) has also been observed at the upper part of these beds. *FbsS* assemblages are largely dominated by stationary filter-feeders such as mytilid bivalves (e.g., *Mytilus chilensis*) and balanid barnacles (e.g., *Balanus laevis*, *Autromegabalanus psittacus*). Muricid and buccinoid gastropods (e.g., *Chorus* spp., *Concholepas* cf. *nodosa*, *Herminespina* sp., *Fusinus remondi*) as well as ostreid and pectinid bivalves (e.g., *Crassostrea* sp., *Zygochlamys* spp.) are also present. Most of these elements show moderate fragmentation and little dissolution.

We interpret this association as sediments accumulated in the upper to middle shoreface, according to grain size, sedimentary structures and ichnofossils in the sandy facies. Within this context, the presence of *Macaronichnus* would indicate the incidence of high-energy conditions such as those recorded in the upper shoreface deposits in wave-agitated beaches (Buatois and Mangano, 2011) or in tidal-inlet and subtidal-bar sandstones from wave dominated estuarine-mouth areas (Savrda and Uddin, 2005). The dominance of mytilids and balanids in the *FbsS* assemblages suggests a material input from a rocky shore, which could have been dragged from coastal areas with availability of hard substrates, where these faunas live attached (Guzmán *et al.*, 1998).

Facies association II (FA-II)

This association is well exposed above FA-I at QLR, QEC1(A) and QEC3 sections, as well as above FA-III at QLR, QEC2 and QEC3 (Fig. 3.22). It is mainly composed of silty sand and sandy silt (*vfSD* and *cST* facies) interbedded with coquina layers (*FbmS* facies). Locally, it also includes subordinate layers of coarser sand facies, both fining- and coarsening- upward (*cSDng* and *mSDrg* facies, respectively).

The sediments of this association have a smaller grain size compared to those of FA-I, and also show a slight change in their ichnofossil assemblages, with the appearance of new feeding traces

and burrows (*Teichichnus*, *Schaubcylindrichnus*, *Planolites*) in the silty sand segments, and the absence of high-energy feeding traces (*Macaronichnus*), previously found in the coarsest facies of FA-I. *Cylindrichnus* and *Thalassinoides* burrow structures, as in FA-I, are still present in this association. Although bioturbation becomes somewhat more abundant, its intensity is still low.

Regarding *FbmS* fossil concentrations interbedded with these sediments, they show several differences with *FbsS* coquinas of FA-I. In relation to its textural and structural attributes, *FbmS* matrix has a smaller grain size and is more indurated than the matrix of *FbsS* coquinas. In some segments, they tend to produce load-deformation structures into the underlying sediments. Taxonomically, *FbmS* fossil assemblages normally show a greater richness: while the coquinas of FA-I were mainly dominated by mitylid bivalves and balanid barnacles, in most of the *FbmS* coquinas are also common venerid, ostreid, pectinid and tellinid bivalves; as well as buccinid, muricid and olivid gastropods. Taphonomically, bioclasts in *FbmS* coquinas show higher dissolution than in *FbsS* coquinas of FA-I.

The FA-II has been interpreted as being deposited in a middle shoreface environment, in agreement with the grain size and the composition of the ichnofossil and fossil assemblages. The sediment is generally fine, but coarse sand is sometimes present. Although bioturbation is dominated by icnotaxa that are typical of deeper settings, variety and abundance of forms is still rather low. Some deposits where these ichnofossil assemblages can be found include those formed in the central basin or the estuary-mouth, in wave dominated estuaries; or at the toe of the subtidal sandbar complex, in tide dominated shallow marine environments ([Buatois and Mangano, 2011](#)).

Facies association III (FA-III)

It groups a set of facies of sandy silt (*cST*, *mSTm*, *mSTl*, *STrg* and *spST* facies) and coquina (*FbmS* facies). They are observed in the Miocene series, interspersed among the sediments of FA-II in those localities closer to the coast (QLR, QEC2 and QEC3); and then again in the Pliocene (at LDS, QEC1(A) and QEC2), interdigitating with sediments attributed to the FA-IV.

For the first localities, the silty sediments of this association correspond to the final stage of a fining-upward cycle. This pattern, which can be clearly recognized through the terrigenous sediments from FA-I to FA-III at QLR and QEC3 (Fig. 3.2; Fig. 3.17), reflect a general decrease in sediment transport energy, suggesting a further deepening of the sedimentation environment.

The idea of a deeper setting represented in FA-III is supported as well by the higher bioturbation, the ichnotaxa and the sedimentary structures recognized in silty facies of this association. Bioturbation varies from high or intense in *mSTm* silt, to moderate in the other silty facies. In addition to some structures already present in the previous facies associations (e.g., *Cylindrichnus*, *Thalassinoides*), U-shaped feeding structures (*Rhizocorallium*) and new types of burrows (*Maiakarichnus*, *Skolithos*, *Beaconites/Taenidium*) were recognized. The coexistence of

suspension-feeding traces (such as *Skolithos*) with burrows of moderate- to low-energy conditions (such as *Rhizocorallium*, *Thalassinoides* or *Cylindrichnus*), is consistent with sedimentation in the lower shoreface, where transition between distal *Skolithos* and proximal *Cruziana* ichnofacies usually occur. Such an environment located below the fair weather wave base and above the storm wave base also provides the ideal conditions for the formation of rib-and-furrow cross lamination and small troughs such as those recognized in *mSTl* silt.

Regarding fossil assemblages interbedded with silt beds in FA-III, they have several similarities with the *FbmS* concentrations of FA-II, with a high taxonomic diversity and a dense packing of bioclasts in a hardened matrix. However, mytilid fauna, which is dominant in *FbsS* assemblages of FA-I and can be significant in *FbmS* assemblages of FA-II, is rare in this association. The fossil components are mostly intensely dissolved but mechanically undamaged, with a high proportion of molds and casts representing complete specimens, commonly articulated or semi-articulated in the case of bivalves. Some marine mammal remains were found semi-articulated or closely associated as well (e.g., [De los Arcos et al., 2017](#)). Micropetrography of three microfacies within *FbmS* at LDS shows high amounts (over 60%) of micrite, reflecting protected settings, subjected to low energy conditions. These attributes of the fossiliferous beds also support the idea of a quiet environment, not agitated by everyday wave action.

In summary, the aforementioned attributes favours the idea that sediments of the FA-III accumulated preferentially on a lower shoreface environment. *FbmS* concentrations would have formed by the gradual accumulation of hard, indigenous to para-indigenous parts produced locally during periods of hiatuses or low sedimentation (a ‘within-habitat time-averaged assemblage’ in the sense of [Kidwell, 1998](#)), whereas the thicker silt beds would have accumulated during periods of higher sedimentation.

This alternate pattern of sedimentation was possibly controlled by lower order sea-level variations, which would have been superimposed on higher order trends observed throughout the series, leading to the cyclic occurrence of minor hiatuses or periods of low sedimentation represented in *FbmS* beds. In fact, some sedimentological and taphonomical features observed in *FbmS* assemblages of the FA-III support the hypothesis of them formed by the accumulation of organisms above condensation surfaces generated on the sea floor. The complex internal structure recognized in some of these beds, with thin subsidiary layers arranged in vertical and lateral succession, reveals they would not have formed in a single event but by an accretionary process, as described for composite or hiatal concentrations in [Kidwell \(1991\)](#). Hardgrounds, identified as microfacies within the *FbmS* layers, are usually associated with episodes of hiatuses or low sedimentation rates ([Stow, 2005](#)). In addition, the highly variable *post-mortem* modification in their fossil materials (e.g., the degree of phosphatization of decapod cheelas or fish teeth) suggests differences in the time during which these elements were subjected to the taphonomic agents ([Kidwell, 1998](#)). A fluctuating sea level during the deposition of the FA-III would also explain the overprinting of the marine ichnofossil suites (*Rhizocorallium*, *Cylindrichnus*, *Thalassinoides*, *Maiakarichnus*, *Skolithos*) with meniscate trace fossils (*Beaconites*/*Taenidium*)

observed in *mSTm* facies, which are typical of abandoned channel and desiccated-overbank deposits either in estuarine, deltaic or even fluvial environments (Buatois and Mangano, 2011). Finally, passively filled feeding burrows, branched burrow systems and vertical U-shaped burrows in the silty facies, including some of the marine suites such as *Rhizocorallium*, *Thalassinoides* and *Skolithos*, in addition to the high bioturbation but low ichnodiversity of the assemblage, are consistent as well with colonization in the substrate-controlled *Glossifungites* ichnofacies, which typically occurs during a depositional hiatus over erosional surfaces, developed on stable and cohesive substrates (firmgrounds) such as dewatered muds.

Facies association IV (FA-IV)

It interdigitates with FA-III in the Pliocene series, and it is exposed at the more inland sections (QEC1(A), QEC1(B) and QEC1(C)). It is composed of several layers of coquina (*Rbsm* and *Rbsr*) interbedded in sandy coarse silt strata (*cST*).

Both types of coquina are interpreted as sedimentological concentrations formed in environments with high hydraulic energy, as suggested by the intense mechanical fragmentation to which the bioclasts were subjected. The significant amount of lithic cobbles and pebbles included in the assemblages are consistent with this interpretation. Moreover, reverse grading in *Rbsr* constitutes a monotonic pattern characteristic of single skeletal concentrations (Kidwell *et al.*, 1986). The high-energy events that remobilized, selected and concentrated these materials would have alternated with periods of sedimentation under lower energy conditions, as reflected by the layers of silt interbedded with the coquinas.

Rbsm-cST cycles in FA-IV are interpreted as episodic events of epiclastic input into basin with background hemipelagic sedimentation in the middle to upper shoreface. The change in the sedimentary succession observed towards the top of this association (with a lower presence of silts, a thickening of the fossiliferous concentrations, and with the appearance of a graded internal structure in them) reflect a greater dominance of high-energy siliciclastic systems, a fact that could be explained by a progressive somerization of the sedimentation environment due to a decrease in the base level. This regression would reach its apex towards the transition from Pliocene to Pleistocene and would be reflected in the erosion surface that separates FA-IV from FA-VI.

Facies association V (FA-V)

The FA-V is laid on erosional unconformity over the FA-III in QEC2, forming the Pleistocene coverage of the coastal terrace in this sector. Showing the same erosive base it has been locally observed on the top of other two terraces, both north and south of the QEC3 section. Only two facies have been included in this association: fossiliferous sandy conglomerate or biosparitic floatstone (*FbsC*) and sterile sandstone with gravel-sand stratification (*pSDgs*). This facies

association represents part of a regressive sequence in a deltaic environment, in which fluvial deposits prograde over sediments previously accumulated in the foreshore area.

FbsC fossil concentrations are interpreted as parautochthonous assemblages composed of autochthonous specimens that have been reworked to some degree but not transported out of their original life habitat. The assemblage is composed entirely of specimens that inhabit the littoral zone around the low tide level. Their habitat was probably a mixed sandy and rocky beach, since some of them (e.g., *Mulinia edulis*, *Leukoma thaca*, *Xanthochorus cassidiformis*, *Incatella cingulata*) correspond to taxa that prefer sandy substrates, while others (e.g., *Trochita trochiformis*, *Concholepas concholepas*, *Chlorostoma atrum*) show a preference for rocky surfaces. Taxa such as *Tagelus dombeii* and *Priene scabrum*, also present in the assemblage, can be found associated with both types of substrates (Marincovich, 1973; Osorio *et al.*, 1979; Guzmán *et al.*, 1998; Reid y Osorio, 2000).

Resting over those deposits, *pSDgs* sand contrasts with them due to the complete absence of fossils, a feature that would reflect the interruption of the tidal influence and the establishment of sedimentation controlled by the action of surface occasional runoff through distributary channels. Its marked gravel-sand stratification and the more reddish tone of its brownish matrix would reflect the migration of fluvial bars and the oxidation of minerals due to subaerial exposure.

Facies association VI (FA-VI)

FA-VI is distributed in the highest elevations of the *Serena II* terrace, in erosional unconformity over the Pliocene deposits of FA-III and FA-IV. It includes a facies of coquina and limestone (*Rbfs*, *Rbus*, *Rbps*, *GbsF*, *Fbmg*, *Mmss* and *Pbmm*), sandy conglomerate (*sCbg*) and sand (*fSDlb*, *fSDss*, *fSDpl*, *fSDtp* and *vcSDs*). These facies usually show rapid lateral and vertical changes. For this reason, the FA-VI varies considerably among different localities, although in all of them are represented regressive sequences developed in coastal environments.

At the three localities where it was observed (LCIV, QEC1(B) and QEC1(C)), the FA-VI begins to develop with poorly selected fossiliferous rudite banks with substantial amounts of lithic cobbles and boulders (*Rbps*, *Fbmg* and *sCbg*, respectively), specially at their base. At LCIV, the more inland locality, clasts vary from sub-rounded to angular and can reach metric proportions; while at QEC1, which is slightly more distal, clasts are more rounded and their maximum size is smaller. Extensive fragmentation of the skeletal debris, low proportion of articulated specimens and the absence of specimens in life positions support the idea that these fossil assemblages represent sedimentologic concentrations accumulated by hydraulic transport and selective redeposition of skeletal elements under high-energy conditions (e.g., by wave or storm action on the shoreface). A certain degree of environmental condensation cannot be discarded, based on a slight disparity in the ecological preferences of the faunas admixed in the assemblages. For example, in *Rbps* facies at LCIV, although most of the assemblage is formed by taxa that inhabit both the intertidal and subtidal zone, some of the specimens represent taxa with a shallow

subtidal preference (e.g., *Argopecten purpuratus*, *Eurhomalea lenticularis*, *Austromegabalanus psittacus*), while others correspond to taxa most commonly found at the intertidal zone (e.g., *Prisogaster niger*, *Chlorostoma atrum*, *Mesodesma donacium*, *Tagelus dombeii*).

At LCIV, *fSDIb* sand (Fig. 3.13.2), exposed in lenticular intercalations below and between *Rbps* concentrations (Fig. 3.19), shows abundant simple cylindrical galleries (cf. *Arenicolites*) and branched systems (*Ophiomorpha*, *Thalassinoides?*), representing dwelling traces of infaunal organisms (sessile suspension feeders and passive predators). These structures are among the most common ichnogenera of the *Skolithos* ichnofacies, typical of foreshore to shoreface environments on wave-dominated coasts (Buatois and Mangano, 2011). The gallery domain of suspended organisms reflects an environment with a high abundance of organic particles in suspension, in a column of water well oxygenated by waves and currents. In addition, the low ichnodiversity would reflect conditions of environmental stress, in this case related to high energy regimes. Over these sediments, a facies progression is observed towards foreshore environments, represented in *Rbus*, *Rbfs* and *Pbmm* facies.

At QEC1(B), *Fbmg* floatstone becomes poorer in lithic clasts towards its upper half and then transit into an *Mmss* mudstone. Similarly, in QEC1(C), *sCbg* bioclastic sandy conglomerates grade upwards towards *GbsF* grainstones and then towards *Mmss* mudstones. These facies progressions would be reflecting the transition from higher to lower energy conditions. In particular, the increasing amount of micrite observed towards some of the upper facies would correspond to authigenic mud precipitated in zones of low-energy conditions, as those seen in tidal flats. Finally, syntaxial and poikilotopic cement observed in thin section indicate the occurrence of diagenetic processes in the continental phreatic zone, reflecting further regression and the end of marine influence in these area.

3.5.2. Depositional dynamics of marine sediments at Coquimbo

The facies analysis and the stratigraphic model generated in this work allow us to reconstruct part of the sedimentation history in the study area. Marine deposits in Coquimbo accumulated in four sedimentation stages: the first two in the shoreface during the Messinian-Zanclean and Zanclean-Piacenzian, respectively; and the last two, mainly in the foreshore during the Calabrian and Chibanian.

First sedimentation stage (Messinian-Zanclean). The sedimentary successions accumulated during this stage are the most developed in the study area. They are formed by an intercalation of sands, silts and coquinas accumulated on the shoreface. The onset of deposition during the Messinian was controlled by a transgressive phase, which is reflected in a marked retrogradation of facies from upper to lower shoreface environments (facies associations FA-I to FA-III). By the end of the Messinian this trend would have been reversed, reflected in a return to sedimentation in the middle to upper shoreface (FA-II).

The sedimentation during the Messinian would have not been constant: the successive cycles of sand and coquina that characterize this floor are interpreted as the result of a variable pattern of sedimentation, possibly controlled by second-order variations in sea level, which would have been superimposed on the first-order transgressive-regressive trend. This would have favoured the periodic occurrence of minor hiatuses (or periods of low sedimentation), during which condensation surfaces represented in the *FbmS* coquina layers developed; which alternated with periods of high sedimentation, during which the thick layers of sand and silt accumulated.

Second sedimentation stage (Zanclean-Piacenzian). The depositional dynamics initiated in the Messinian was interrupted sometime during the Zanclean (probably at some age between 5.1 and 4.23 Ma BP), with the development of a discontinuity surface and the subsequent deposition of a progradational shoreface succession. A progressive somerization of the sedimentary environment led to the deposition of fragmented sands and bioclasts under conditions of higher hydraulic energy (FA-IV).

The regression that controlled the depositional dynamics during this stage eventually led to the development of an erosional unconformity towards the top of the succession. On top of this, the sediments of the FA-V facies association were subsequently deposited.

Third sedimentation stage (Middle Calabrian). The Zanclean-Piacenzian sedimentary succession is truncated at the top by an unconformity, which would have formed at some age between the late Piacenzian and the Calabrian (most probably between 3 and 1.15 Ma BP). In the middle Calabrian, a new submergence of the platform favoured the deposition of a regressive succession of sediments in a deltaic environment, which covers the terrace in its most coastal portion (~1.25 to 1.05 Ma).

Fourth sedimentation stage (Chibanian). Sedimentary cover in the uppermost and innermost parts of the study area developed during the Chibanian, at some stage between 850 and 100 ka BP. This succession would have accumulated in response to a last phase of occupation of the studied terrace. The sediments correspond mainly to facies deposited in the intertidal zone, with subordinate presence of sediments accumulated in the upper shoreface. The succession represented in these sediments constitutes the last stage of coastal sedimentation before the definitive emergence of the platform.

3.5.3. Geochronology of Serena II marine terrace

Marine terraces system at Coquimbo was studied by Paskoff (1970), who described it as a succession of five terraces developed due to the transgressions and regressions of the Quaternary. Fig. 3.23 shows his chronological interpretation of the terraces: the author suggests a progressive decrease of the ages from the highest to the lowest terrace (Fig. 3.23), controlled essentially by glacio-eustatic changes throughout the Pleistocene, as a result of the progressive increase in the volume of the Antarctic ice sheet. Thus, from one interglacial to the other, the mass of water

stored in the glaciers around the South Pole would have continued to increase, which would explain the decreasing altitude of the successive peaks reached by the Quaternary glacio-eustatic transgressions (Paskoff, 1970). According to this model, the Serena II terrace would have developed in the early Pleistocene, while the Herradura I terrace would correspond to the penultimate interglacial.

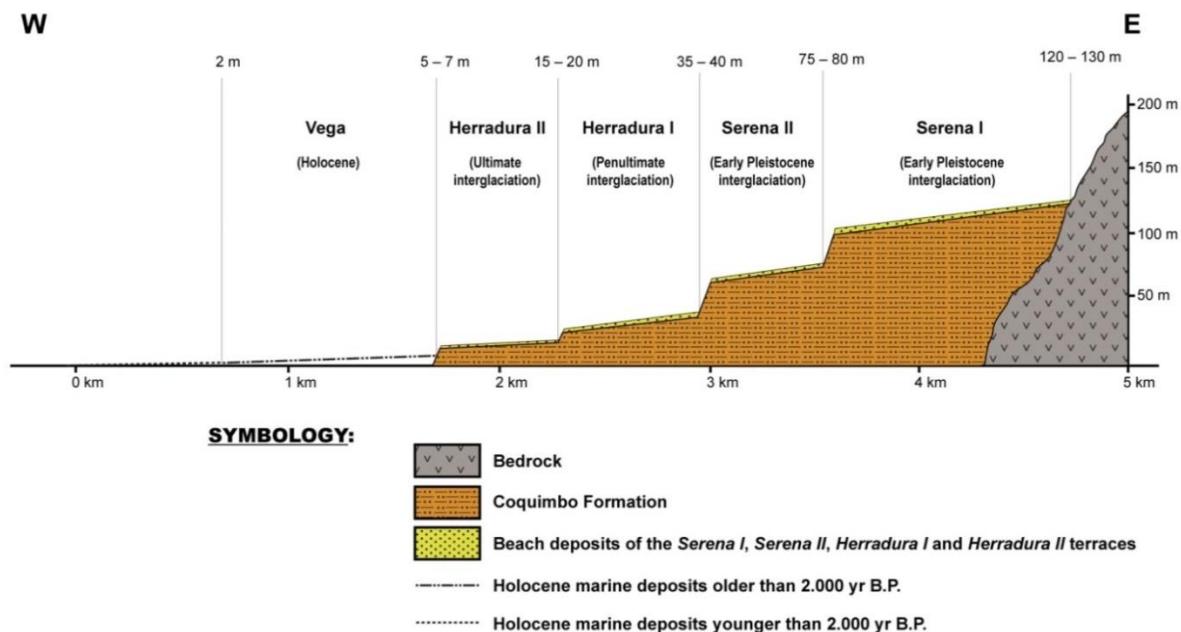


FIGURE 3.23. Terraces in the southern part of the Coquimbo Bay area. After Paskoff (1970) and Paskoff *et al.* (1995).

Our results of the Sr dating carried out at LUGIS shows that, in the upper and innermost areas of the *Serena II* terrace (those above 70 m a.s.l.), the sedimentary cover is mainly Chibanian in age (~0.83-0.25 Ma); whereas on the more coastal areas of the terrace (those where the roof of the terrace reaches elevations below 70 m a.s.l.), the coverage dates back to the middle Calabrian (~1.15 Ma) (Fig. 3.22).

These data could be indicating that the development of each abrasion terrace in Coquimbo may not have taken place during a single interglacial period; but that, for a given terrace, there could have been different periods of occupation that contributed to its development. As stated by Paskoff (1970), this terrace corresponds to an abrasion platform cut into the Coquimbo Formation; an interpretation that agrees with the regressive pattern observed, in the present work, in the Quaternary sediments that crown the terrace, both in QEC2 (FA-V) and QEC1-LCIV (FA-VI) (see section 3.5.1). In both cases, the sediments are deposited unconformably over the Piacenzian deposits of the AF-IV, which are truncated at the top by an erosional surface.

On the other hand, the chronostratigraphic zonation described above does not reflect a pattern of decreasing ages with altitude as proposed by Paskoff (1970). Instead, the two periods of occupation identified in this terrace show the opposite trend: with the middle Pleistocene at the higher elevations; and the lower Pleistocene, on the top of the terrace as well, but at lower

altitudes. This trend does not favour the idea that the development of the terraces in Coquimbo had been controlled solely by glacio-eustatism. As shown in Figure 3.24, sea level curves show that in the middle Calabrian (~1.15 Ma) the eustatic level was between 20 and 30 m above its present level (Hardenbol *et al.*, 1998; Miller *et al.*, 2009); while throughout the Chibanian it remained always below the current sea level, varying between 0 and -140 m (Siddall *et al.*, 2007), with a long-term trend around -50 m (Hardenbol *et al.*, 1998). Since both the Calabrian deposits of QEC2 and the Chibanian deposits of QEC1-LCIV represent depositional environments close to the coastline, if terrace development in Coquimbo had been determined solely by eustatic level variations, one would expect the Quaternary deposits of QEC2 to be located at higher altitudes than those of QEC1 and LCIV, and not lower, as observed here (Fig. 3.22). Thus tectonic factors should have played a role as well in the relative variations of sea level and, consequently, in the development of the terraces in Coquimbo. This role is discussed below.

3.5.4. Sea level changes and tectonic history of the local basement

The tectonic behaviour of the basement in Coquimbo area was studied using a modified backstripping method known as ‘geohistory analysis’ (Allen and Allen, 2005; Miall, 2010); an approach that has been already applied by Le Roux *et al.* (2005, 2006, 2016) for estimating coastal uplift and subsidence events during the Neogene–Quaternary in north-central Chile.

Data used in this analysis is summarized in Table 3.5. For a given stratigraphic layer, its age was determined based on Sr dating. From the facies analysis, the paleobathymetry of the sediment-water interface was estimated. The eustatic level at the time of deposition was evaluated from global curves published in the literature (e.g., Hardenbol *et al.*, 1998; Miller, 2009; Siddall *et al.*, 2007). The elevation of the sediment-water interface at the time of deposition, expressed relative to present-day sea level, is obtained by adding the eustatic level with paleobathymetry. The difference between the elevation of such interface at that time and its current elevation is attributed to an equivalent change in the elevation of the local basement, on which the whole sedimentary succession rests.

By applying this analysis to different layers along the sedimentary succession, it is possible to estimate the tectonic history of the area in terms of subsidence and uplift events (see central graph in Figure 3.24). Note that the current elevation of the depositional interface, and therefore the elevation of the basement, has been calculated for recognized sedimentary units in different locations within the study area (see Fig. 1.1). Therefore, Figure 3.24 represents the tectonic evolution of the study area as a whole, therefore assuming that the vertical movements have affected all these localities in the same way, as a single block. In other words, this analysis supposes the absence of differential tectonic movements between these localities during the Neogene and Quaternary, since the relative difference in altitude between them is assumed constant over time. This assumption is considered reasonable, since geological studies carried out in the area have not indicated the existence of faults between the different localities (e.g., Empanan and Pineda, 2000; Méndez, 2019).

The values and errors in Table 3.5 have been estimated as follows. Global sea level at the time has been obtained from the eustatic curves of [Hardenbol *et al.* \(1998\)](#), [Miller \(2009\)](#) and [Siddall *et al.* \(2007\)](#). For ages older than 0.8 Ma, the short-term Hardenbol and Miller curves were composed; whereas for the younger ages, both Hardenbol and Siddall curves were used separately, as the latter was elaborated for Quaternary time scales. [Siddall *et al.* \(2007\)](#) assumed for their curve an envelope of ± 30 m, which covers the variation of the different estimates on which they relied. For consistency, and in the absence of envelopes reported for the Hardenbol and Miller curves, here we have assumed an envelope of equal magnitude for the composite curve for ages older than 0.8 Ma. Note, from Figure 3.24, that this envelope is enough to cover the difference between the composite curve and its two components. The errors shown in Table 3.5 represent an interval of expected values considering all the values covered by the composite curve in a range of $\pm 1\sigma$ from the mean age, with a ± 20 m envelope (i.e., a 2σ interval assuming that the ± 30 m envelope covers most of the range of possible values). Paleobathymetry was estimated from the interpretation of sedimentary environments, taking as representative the following depths relative to mean sea level (average depths in brackets): foreshore, -3 to 3 m (0 m); upper shoreface, 0 to 8 m (4 m); middle shoreface, 1 to 13 m (7 m); lower shoreface, 2 to 28 m (15 m) (e.g., [Prothero, 1990](#); [Clifton, 2005](#); [Boggs, 2006](#); [Dumas and Arnott, 2006](#); [Nichols, 2009](#)). Altitude of each layer was estimated from repeated measurements with Garmin 64s GPS device, carried out in different days of field work. For each point, the average value of the measurements was taken as representative. The range of possible values was estimated by considering a variation of 8 m from the mean, equivalent to the maximum difference obtained between any of the measurements and the respective mean value of the point. Both for paleobathymetry and altitude, the errors shown in Table 3.5 represent expected values in a range of $\pm 2\sigma$, assuming a normal distribution for the variable and a 99% representation for the above-mentioned possible value intervals.

Figure 3.24 is a schematic diagram summarizing the main results of the geohistory analysis. In the left part of the figure, in dark gray color, the chronostratigraphic distribution of the dated units is presented, expressed in a range within $\pm 1\sigma$ from the average ages obtained from Sr dating (dark gray color). The localities from which the samples were extracted and the sedimentary environments interpreted in them are indicated. In light gray, the chronostratigraphic range and facies associations interpreted for each sedimentary series are included. The sedimentation stages discussed in section 3.5.2 are indicated next to the respective series. Discontinuity surfaces identified in the study area are also illustrated: one in the lower Zanclean (~ 5.1 - 4.23 Ma), which separates the Miocene (first sedimentation stage) and Pliocene (second sedimentation stage) series; and another between the upper Piacenzian and middle Calabrian (~ 3 - 1.15 Ma), which separates the Pliocene (second sedimentation stage) and Pleistocene (third and fourth sedimentation stages) series. The latter surface corresponds to an unconformity that erodes the Piacenzian deposits, generating a significant hiatus that -even considering the uncertainties in the ages- would cover at least a 1 Ma interval (between 2.3 and 1.25 Ma).

TABLE 3.5. Geohistory analysis at Coquimbo, showing the relative elevation of the basement during the last 6 Ma. Stratigraphic units dated in this work are listed in the first column. Each of them represents a depositional interface at a given moment of the basin's sedimentation history. The age, geographical altitude, facies association, sedimentary environment and estimated paleobathymetry are indicated for each layer. The sum of the eustatic level with paleobathymetry equals the elevation of the sediment-water interface at the time of deposition, expressed relative to the present mean sea level. Finally, the elevation of the basement at the time is considered to be equivalent to the difference between the elevation of the interface at the time and its current elevation. The resulting errors were estimated by propagation with standard deviations, i.e.: $(\Delta z)^2 = (\Delta x)^2 + (\Delta y)^2 + \dots$. For ages younger than 0.8 Ma the results are shown in double columns, since the analysis was performed separately with Neogene-scale sea level curves (Hardenbol *et al.*, 1998; left column) and Quaternary-scale curves (Siddall *et al.*, 2007; right column). Acronyms in Table: *a.s.l.*, above sea level; *a.p.s.l.*, above present sea level; *a.p.b.l.*, above present basement level.

Unit	Age [Ma]	Altitude [m a.s.l.]	Facies association Depositional environment	Paleo-bathymetry (m)	Global Sea Level at the time [m a.p.s.l.]		Level of water-sediment interface at the time [m a.p.s.l.]		Basement elevation at the time [m a.p.b.l.]	
<i>[Present Beach]</i>	0.00	0	<i>[Foreshore]</i>	0	0	0	0	0	0	0
QEC1(C)-2	0.25	78 (± 5)	FA-VI Foreshore	0 (± 2)	-48 (+24/-25)	-97 (+116/-60)	-48 (+24/-25)	-97 (+116/-60)	-126 (+25/-26)	-175 (+116/-60)
LCIV(CP2)-3	0.33	86 (± 5)	FA-VI Foreshore	0 (± 2)	-54 (+23/-22)	-3 (+22/-154)	-54 (+23/-22)	-3 (+22/-154)	-140 (+24/-23)	-89 (+22/-154)
LCIV(CP2)-2	0.50	85 (± 5)	FA-VI Foreshore	0 (± 2)	-57 (+20/-20)	-16 (+35/-91)	-57 (+20/-20)	-16 (+35/-91)	-142 (+21/-21)	-101 (+35/-91)
LCIV(CP2)-1	0.83	84 (± 5)	FA-VI Upper shoreface	-4 (± 3)	-25 (+28/-19)		-29 (+28/-19)		-113 (+29/-20)	
QEC2-13	1.15	66 (± 5)	FA-V Foreshore	0 (± 2)	23 (+20/-21)		23 (+20/-21)		-43 (+21/-22)	
QEC1(B)-3	3.00	74 (± 5)	FA-IV Upper shoreface	-4 (± 3)	-11 (+90/-69)		-15 (+90/-69)		-89 (+90/-69)	
LCIV(CLC)-1	3.03	80 (± 5)	FA-V Upper shoreface	-4 (± 3)	9 (+56/-66)		5 (+56/-66)		-75 (+56/-66)	
LDS-3	3.35	55 (± 5)	FA-III Lower shoreface	-15 (± 9)	49 (+30/-86)		34 (+31/-86)		-21 (+32/-87)	
QEC1(A)-47	4.23	57 (± 5)	FA-IV Upper shoreface	-4 (± 3)	77 (+32/-28)		73 (+32/-28)		16 (+33/-29)	
QEC3-24	5.10	30 (± 5)	FA-II Middle shoreface	-7 (± 4)	50 (+54/-93)		43 (+54/-93)		13 (+54/-93)	
QLR-38	5.85	46 (± 5)	FA-II Middle shoreface	-7 (± 4)	27 (+32/-53)		20 (+32/-53)		-26 (+33/-53)	
QEC3-6	5.95	19 (± 5)	FA-I Upper shoreface	-4 (± 3)	-3 (+50/-23)		-7 (+50/-23)		-26 (+50/-24)	
QLR-32	6.00	41 (± 5)	FA-II Middle shoreface	-7 (± 4)	-11 (+54/-25)		-18 (+54/-25)		-59 (+54/-26)	

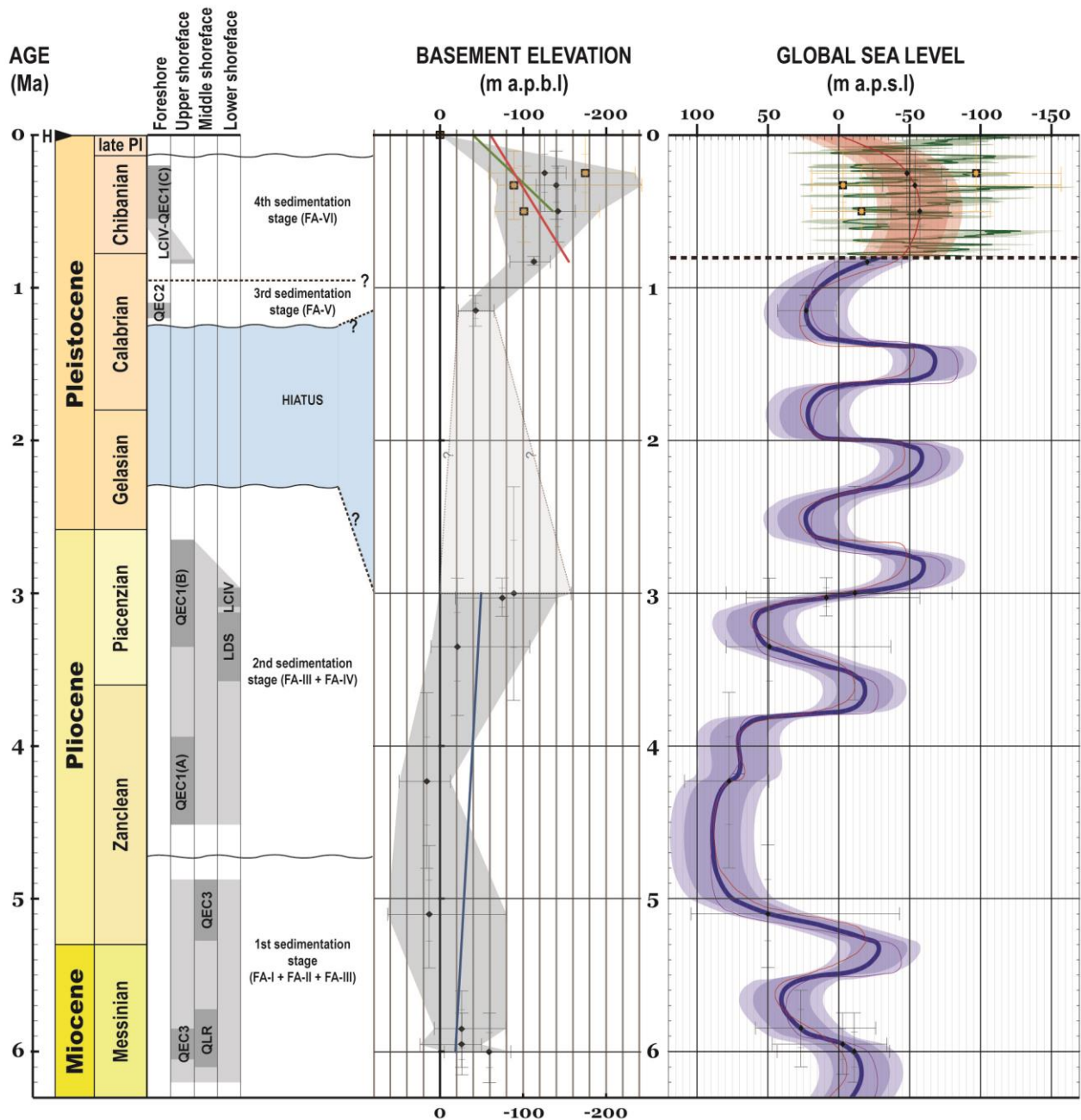


FIGURE 3.24. Global sea level curves (right graph) and tectonic history of the Coquimbo area for the last 6 Ma, expressed in terms of the elevation of the basement relative to its current level (central graph). Yellow dots represent results based on the Quaternary-scale sea level curves of [Siddall *et al.* \(2007\)](#); while black dots are those based on the longer-term sea level curves of [Hardenbol *et al.* \(1998\)](#) and [Miller \(2009\)](#). Vertical bars represent the uncertainty in the ages derived from Sr dating, at 1σ and 2σ from the mean age. Horizontal bars represent the uncertainty in basement elevation (central graph) and sea level curves (right graph). Gray area in the central graph is a schematic representation of the uncertainty obtained by connecting the upper/lower limits of the horizontal bars. Right graph shows the sea level curves of [Hardenbol *et al.* \(1998\)](#) in red, those of [Miller \(2009\)](#) in purple, and those of [Siddall *et al.* \(2007\)](#) in green. The blue color illustrates the composite curve used in the analysis for ages > 0.8 Ma, with the respective 20 m and 30 m envelopes. For ages < 0.8 Ma, both Hardenbol and Siddall curves were used separately. On the left, the chronostratigraphic distribution of the dated units is shown, indicating the locality to which they belong and the sedimentary environment they represent. The main stratigraphic discontinuities and sedimentation stages are also identified.

These features can be analyzed from the perspective of the eustatic changes reported in the scientific literature (right graph in Fig. 3.24). Although the curves of [Hardenbol *et al.* \(1998\)](#) and [Miller \(2009\)](#) show differences in terms of the magnitude and timing of the eustatic changes, they both agree on the existence of a long-term rise in sea level between ~6.1 and ~4.6 Ma, interrupted by a regressive phase between ~5.6 and 5.3 Ma. Sr ages obtained at LUGIS suggest that the successions exposed in QLR and QEC3 would have accumulated during this long-term transgressive interval, marking the first sedimentation stage in the study area. In contrast, the second sedimentation stage would have been developed in a general context in which sea level decreased from *ca.* 90 m above present sea level (p.s.l), in the maximum highstand at ~4.6 Ma, to approximately 60 m below p.s.l. at ~2.8 Ma. This long-term sea level fall would have been interrupted by a transgressive phase between ~3.8 and ~3.2 Ma. The discontinuity surface between the Miocene and Pliocene series would have developed around the maximum highstand at 4.6 Ma. This discontinuity has been previously documented by [Herm \(1969\)](#) and [Paskoff \(1970\)](#), who interpreted it as a ravinement surface generated during shoreline transgression. If so, the development of this surface could be attributed to sea level rise that occurred prior to 4.6 Ma.

In terms of the geohistory analysis (central graph in Fig. 3.24), the comparison between the sea level curves and the altitudes at which the sedimentary deposits were recorded allows estimating the elevation of the local basement in relation to its present position. The data obtained from the average ages suggest that, 6 to 5.85 Ma ago, the basement must have been at elevations between 26 and 59 m below its present level; while in the interval between 5.1 and 4.23 Ma, it would have been 13-16 m above it. Theoretically, this would imply that the basement experienced an uplift phase between the two periods. Later, a subsidence phase would have followed, since the data indicate that around 3 Ma the basement must have been at an elevation close to 80 m below its present level. Age uncertainties, however, prevent a detailed analysis of basement uplift and subsidence patterns. The global sea level curves, which are an input to the analysis, evidence major changes over short periods of time, so that small deviations in age estimates (even within the $\pm 1\sigma$ interval) can produce significant errors in the assessment of basement elevation. This is shown in the central graph of Figure 3.24 by the error bars, which on average exceed 100 m for the period between 6 and 3 Ma. An evaluation of this problem by new approaches, such as Bacon modelling ([Blaauw and Christen, 2011](#)), could contribute to elucidate more detailed patterns in the basement uplift/subsidence history. As such an assessment is still under study, it is preferred here to analyze the trend of the data in its most general form, which is represented by the blue line in the figure, corresponding to a first-order trendline. It suggests a gentle subsidence of the basement over the period between 6 and 3 Ma, with a rate of 0.01 mm/yr. This rate is consistent with the subsidence rates of 0.02 mm/yr reported for 8-2.6 Ma in Carrizalillo ([Le Roux *et al.*, 2005](#)) and for 6.9-2.1 Ma in Tongoy ([Le Roux *et al.*, 2006](#)), which are located about 100 km north and 50 km southwest of the study area, respectively.

Between ~3-1.15 Ma there is a marked hiatus in the stratigraphic record. Although the curves of [Hardenbol *et al.* \(1998\)](#) and [Miller \(2009\)](#) for that period reflect the existence of three eustatic cycles, after the initial sea level fall after 3.1 Ma the eustatic level never again reached its previous levels, which had exceeded 50 m above p.s.l. In contrast, it fluctuated between +25 and -70 m relative to the p.s.l. throughout the time span covered by the hiatus. This condition, with a relatively decreased eustatic level, would have been linked to a global cooling phase reflecting the onset of the Northern Hemisphere Glaciation (e.g., [Zachos *et al.*, 2001](#); [Beerling and Roger, 2011](#)), and may have favoured the formation of the unconformity that separates the second and third sedimentation stages in Coquimbo.

The foreshore deposits represented in the third sedimentation stage (middle Calabrian) would have been accumulated during the highstand at ~1,15 Ma. For younger ages, the curve of [Hardenbol *et al.* \(1998\)](#) shows a general fall in eustatic level to a lowstand of 55 m below the p.s.l. at 0.5 Ma, followed by a rise to its present level. The curve of [Siddall *et al.* \(2007\)](#), elaborated for Quaternary time scales, reveal instead the short-term variations, showing several eustatic cycles of lower order, along which the sea level remained always below its present level throughout the Chibanian, varying between 0 and -140 m. It is in this context that the upper shoreface and foreshore deposits represented in LCIV and QEC1 were deposited. They have been attributed to the fourth and last stage of sedimentation in the study area.

In the previous section, the problem of the difference in height between the deposits of the third and fourth sedimentation stages has been stated. While the Calabrian deposits are placed on the more coastal areas of the Serena II terrace, at altitudes below 70 m a.s.l., the Chibanian deposits are located in the upper and innermost areas of the terrace, reaching altitudes of up to 86 m a.s.l. This relationship, with Chibanian deposits at higher altitudes than Calabrian deposits, diverges to what would be expected from the eustatic changes alone, since sea level throughout the Chibanian was substantially lower than during the Calabrian. Since both represent depositional environments close to the coastline, geohistory analysis suggests that the basement experienced a phase of subsidence between these two ages. However, this idea can only be considered as a hypothesis, since the limited amount of data for the Calabrian precludes an assessment of the magnitude or rate at which such change would have occurred.

Finally, the existence of Chibanian beach deposits at altitudes between 78 and 86 m a.s.l. would imply a significant Quaternary coastal uplift, as proposed by previous studies in north-central Chile (e.g., [Paskoff, 1970](#); [Marquardt *et al.*, 2004](#); [Le Roux *et al.*, 2005, 2006, 2016](#); [Saillard *et al.*, 2009](#); [Regard *et al.*, 2010](#)). Such uplift, which has led to the emergence of the platform and the development of the marine abrasion terraces in Coquimbo, is revealed by geohistory analyses conducted separately on the basis of [Hardenbol *et al.* \(1998\)](#) and [Siddall *et al.* \(2007\)](#) curves, and is illustrated -in the central plot of Fig. 3.24- by the red and green first-order trendlines, which suggest uplift rates of 0.11 mm/yr and 0.19 mm/yr for the last 830 ka and 500 ka, respectively. These values are consistent with the short-term estimates of [Regard *et al.* \(2010\)](#) for the Quaternary terraces in the Herradura and South Coquimbo Bay area (0.05-0.21 mm/yr), as well

as with the longer-term estimates of [Le Roux *et al.* \(2005, 2006\)](#) for uplift in Carrizalillo and Tongoy during the Pleistocene (0.08 mm/yr from 2.6 and 2.1 Ma, respectively).

In summary, the long-term tectonic behaviour of the study area can be described by a subtle subsidence phase in the late Neogene (6-3 Ma) and a rapid uplift from the Pleistocene (<830 ka). This general behaviour is consistent with that proposed by [Le Roux *et al.* \(2005, 2006\)](#) for the areas of Carrizalillo and Tongoy. Figure 3.25 compares the results of the geohistory analyses performed at Coquimbo (Table 3.5 in this work), Carrizalillo (Table 3 in [Le Roux *et al.*, 2005](#)) and Tongoy (Table 3 in [Le Roux *et al.*, 2006](#)), for the last ~6 Ma. Different regression curves have been fitted to the datasets, illustrating the differences that may be observed in the trends depending on the chosen curve. This problem adds to the aforementioned limitations of regression based only on mean ages, given the high sensitivity of the analysis to small deviations in age estimates. Since new regression approaches based on probability distributions are still under study, only general trends in the data sets are discussed here. In such terms, the results of this work present both similarities and differences with those of [Le Roux *et al.* \(2005, 2006\)](#). Regarding similarities, a general pattern of slow subsidence in the Pliocene followed by rapid uplift in the Quaternary can be observed at the three localities. Subsidence and uplift rates are also comparable: late Neogene subsidence would have occurred at rates of 0.04 mm/yr for 6-3 Ma at Carrizalillo, 0.02 mm/yr for 6.3-2.2 Ma at Tongoy, and 0.01 mm/yr for 6-3 Ma at Coquimbo (red lines on the left in Fig. 3.25); while subsequent uplift would have occurred at rates of 0.11 mm/yr from 2.3 Ma at Carrizalillo, 0.08 mm/yr from 1.8 Ma at Tongoy, and 0.11 mm/yr from 0.83 Ma at Coquimbo (red lines on the right in Fig. 3.25). As for the differences, the time at which the Quaternary uplift began does not match for the three areas: it seems to have started at ~2.6 Ma in Carrizalillo, at ~2 Ma in Tongoy, and at ~1 Ma in Coquimbo.

The inferred subsidence for late Neogene have been attributed to the migration south of the Juan Fernández Ridge (JFR), after the uplift experienced in the region during the late Miocene due to the subduction of the ridge. The rapid uplift during the Quaternary was attributed to an increase in the spreading rate of the Eastern Pacific Ridge ([Le Roux *et al.*, 2016](#)), which would have produced a compressive episode due to the increased speed of convergence between the Nazca and South American plates. Whether or not the latter is the cause, there seems to be consensus in the literature that many regions of the central Andes experienced significant tectonic activity since the late Pliocene (e.g., [González *et al.*, 2003](#); [Le Roux *et al.*, 2005, 2006, 2016](#); [Clift and Hartley, 2007](#)). From here it follows that the uplift inferred for Coquimbo in the Quaternary would respond to a tectonic control of regional and not only local scope.

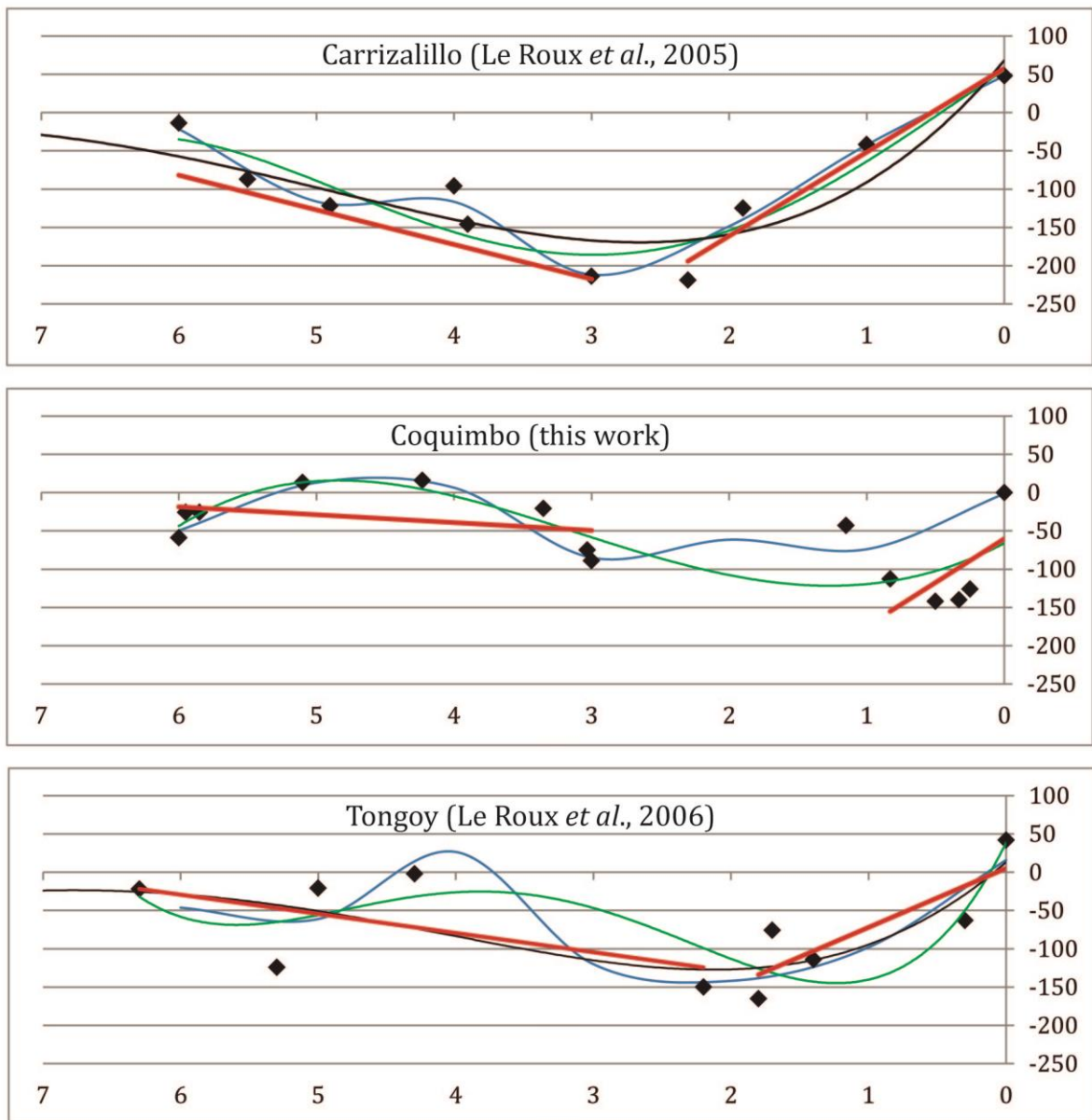


FIGURE 3.25. Tectonic behaviour of the crust as derived from geohistory analysis at Carrizalillo (29.1°S), Coquimbo (30°S) and Tongoy (30.3°S). Different types of regression curves can be applied to these results in order analyze the long-term trends. The black curve is the fourth-order trend line used by [Le Roux *et al.* \(2005, 2006\)](#), based on data obtained for the last ~15 Ma. The green curve is the same trend line, but using as input only the subset of data from the Messinian, for equal comparison with the Coquimbo dataset. The blue curve is a 4-point LOESS moving regression curve. The red lines correspond to first-order trend lines, applied for the data subsets in the inferred periods of subsidence and uplift.

3.6. CONCLUSION

Based on twenty-two $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ages obtained on fossils from the area front of La Herradura Bay, a litho- and chronostratigraphic model was constructed for the Neogene marine sediments in Coquimbo, north-central Chile. The ages reported herein are the first numerical dating of these sediments.

According to our results, a first stage of Neogene sedimentation in Coquimbo began in the Messinian and may have extended into the Zanclean (~6 to 5.1 Ma), with the accumulation of sand, silt and shelly concentrations on the shoreface. This dynamic was interrupted at some point in the Zanclean, with the development of a discontinuity surface and the deposition of a progradational shoreface succession (~4.23 to 3 Ma), which is in turn truncated towards the top by an erosional surface formed at some age between the late Piacenzian and the Calabrian (probably between 3.00 and 1.15 Ma). In the middle Calabrian, a new immersion of the platform favoured the deposition of a regressive succession of sediments in a deltaic environment, which covers the terrace in its most coastal portion (~1.15 Ma). Finally, the coverage on the higher and inner parts of the terrace developed during the Chibanian (~0.83-0.25 Ma), in response of a last occupation phases of this platform. These sediments correspond to prograding successions of facies from upper shoreface to foreshore environments.

Based on this model and the facies analysis, we have estimated the relative sea level changes and the tectonic history of the area. Although glacio-eustatism was a controlling factor in the Neogene sedimentation and the subsequent development of the marine terraces in Coquimbo, our results show that tectonism could have also played a role, by inducing relative sea level changes that affected the depositional dynamics and the local geomorphology.

In general terms, the basement in the area has experienced a slow tectonic subsidence during the late Neogene, followed by a rapid uplift since the Pleistocene. Subsidence would have begun in the late Miocene as a result of the southward migration of the JFR, triggering the beginning of sedimentation on the continental shelf during the Messinian. This general tendency to subsidence would have been maintained at least until late Pliocene. Finally, a rapid and prominent uplift of the basement in the Quaternary, added to a progressive decrease in the eustatic sea level due to the growth of the Antarctic ice sheet, led to the emergence of the platform and the development of the characteristic marine abrasion terraces in the area. This significant tectonic uplift may have been regional in scope. Large-scale controls, such as an increase in the convergence rate between Nazca and South American plates, have been proposed to explain its causes.

Capítulo 4: FÓSILES MARINOS DEL PLIOCENO Y PLEISTOCENO DE COQUIMBO, CHILE (30°S): NUEVOS ANTECEDENTES PARA EL ESTUDIO DEL RECAMBIO FAUNÍSTICO EN EL OCÉANO PACÍFICO SURORIENTAL

RESUMEN

En este capítulo se reportan abundantes y diversos conjuntos de fósiles procedentes de dos nuevos yacimientos paleontológicos del Plioceno y Pleistoceno en Coquimbo, Chile (30°S). Los materiales incluyen restos de foraminíferos bentónicos, peces condriictios y moluscos bivalvos y gastrópodos. El conjunto de peces condriictios procede del Plioceno de la Formación Coquimbo y abarca ocho géneros, de los cuales cuatro (*Squatina*, *Heterodontus*, *Galeorhinus* y *Dasyatis*) corresponden a su primer registro para la formación. El conjunto de foraminíferos fue recolectado desde sedimentos del Pleistoceno medio y comprende cuatro géneros (*Buccella*, *Buliminella*, *Nonionella* y *Cibicides*), dos de ellos inéditos en el registro fósil de la región de Coquimbo. Los ensambles de moluscos fueron recuperados tanto desde el Plioceno como del Pleistoceno, y en ellos se reconocieron 41 géneros, de los cuales tres (*Rissoina* y *Cirsotrema*) corresponderían al primer registro para el Pleistoceno de Coquimbo.

Analizando los ensambles fósiles y las preferencias ambientales actuales de los taxa identificados, se evalúa el significado paleoecológico de los hallazgos, estimando las condiciones paleoambientales representadas en los sedimentos marinos neógeno-cuaternarios de Coquimbo. Los cambios taxonómicos más significativos observados en Coquimbo reflejan el paso desde asociaciones faunísticas con preferencias de aguas templadas-cálidas a asociaciones con preferencias de aguas templadas-frías, y se habría ya manifestado en algún momento entre los 3 y los 1,15 Ma. Este lapso coincide con dos pulsos de transición climática en el Pacífico: uno ocurrido en el Piacenziano-Gelasiano, marcado por una disminución en la temperatura de las aguas y una expansión de las zonas de surgencia en el sistema de Humboldt; y otro en el Gelasiano-Calabriano, que generó una intensificación de la circulación de Walker, estableciendo el actual sistema climático ENSO.

4.1. INTRODUCCIÓN

Debido a las similitudes que existirían entre el clima cálido del Plioceno y las condiciones climáticas globales proyectadas para finales del siglo XXI, el Plioceno constituye un experimento natural relevante, que ha sido crecientemente utilizado para entender las causas y los efectos de un eventual clima cálido sostenido en el planeta (e.g., [Haywood et al., 2009](#); [Ravelo et al. 2004, 2006](#); [Wara et al., 2005](#); [Burke et al., 2018](#)). En particular, el estudio de la transición desde el clima cálido del Plioceno hacia las condiciones más frías que han predominado en el Cuaternario, puede entregar pistas sobre los procesos que se desencadenan en ambos contextos y sus efectos a largo plazo.

Dentro de este marco, un aspecto de especial interés para nuestro país es la evolución oceanográfica de la costa Pacífico sudamericana, dada la influencia que ésta tiene sobre el régimen climático, las comunidades bióticas marinas y las actividades productivas. Uno de los rasgos característicos de esta región es el Sistema de Humboldt, el cual, a través de la surgencia costera de aguas frías provenientes desde el Océano Antártico, modula la temperatura del mar y el clima en el continente, y sostiene la producción primaria de los ecosistemas marinos al proveer nutrientes para la zona fótica ([Latorre et al., 2007](#); [Marchant et al., 2007](#); [Montecino y Lange, 2009](#)). Entender su evolución, y la influencia que ésta tuvo sobre los ecosistemas, constituye una de las claves para evaluar los posibles efectos del cambio climático en nuestro país.

Muchos de los modelos paleoclimáticos propuestos en la literatura científica para el Cenozoico tardío se han apoyado en pruebas realizadas sobre sedimentos y fósiles de aguas marinas, obtenidos en testigos perforados en el fondo marino en los sitios del *Deep Sea Drilling Program* (DSDP) y del *Ocean Drilling Program* (ODP) (e.g., [Raymo et al., 1996](#); [Billups et al., 1999](#); [Haug et al., 2001](#); [Zachos et al., 2001](#); [Ravelo et al., 2004](#); [Lawrence et al., 2006](#); [Beerling y Royer, 2011](#)). En las latitudes medias del Océano Pacífico suroriental, sin embargo, la escasez de sitios DSDP y ODP repercute en una limitada disponibilidad de registros climáticos para el estudio de las dinámicas locales durante el Neógeno.

Un enfoque que puede contribuir a subsanar esta brecha de información es el estudio del registro fósil y sedimentario en los antiguos depósitos marinos expuestos a lo largo de las zonas costeras del Pacífico sudamericano. Mediante el estudio de los sedimentos y del registro fósil en estas localidades, se ha podido comprobar que la transición del Plioceno al Pleistoceno fue un lapso de profundos cambios ambientales en la región, marcado por un progresivo enfriamiento de las aguas (e.g., [Martínez-Pardo, 1990](#); [Le Roux, 2012](#)), y por una expansión de las zonas de surgencia costera (e.g., [Ibaraki, 1997](#)). Estos cambios habrían producido importantes efectos sobre la composición, la abundancia y la diversidad de especies y géneros, modelando la evolución de las comunidades bióticas marinas (e.g., [Herm, 1969](#); [Rivadeneira y Marquet, 2007](#); [Kiel y Nielsen, 2010](#)). Sin embargo, la magnitud de estos cambios y la temporalidad con la que ocurrieron no ha sido del todo resuelta; en parte, debido a que los estudios paleoecológicos

realizados para el Plioceno y Pleistoceno son aún escasos en Chile; y, por otra parte, debido a que el marco cronoestratigráfico de muchas localidades de referencia aún requiere ser precisado.

La bahía de Coquimbo, en la zona centro-norte de Chile, ofrece posibilidades para el estudio de la evolución paleoceanográfica y paleoecológica en las latitudes medias del Océano Pacífico suroriental, al poseer un registro fósil extenso y de fácil acceso tanto en depósitos del Plioceno como del Pleistoceno. En el presente capítulo, se ensaya una reconstrucción de las condiciones de salinidad y temperatura en la superficie del mar durante el Plioceno y el Pleistoceno en la región, a través del estudio de ensambles fósiles recuperados en dos nuevos sitios paleontológicos en la ciudad de Coquimbo.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Recolección y determinación taxonómica de los materiales fósiles

El muestreo de especímenes fósiles se llevó a cabo tanto por recolección directa como mediante tamizaje y triado de sedimento, en el marco de labores de excavación paleontológica realizadas en Lomas del Sauce (LDS) y Los Clarines (LCIV) (sección 4.3). El conjunto de fósiles recuperados incluyó conchas y moldes de moluscos marinos, piezas dentales de peces y esqueletos de foraminíferos bentónicos, entre otros elementos. Mediante recolección directa se recuperó la mayor parte de los macrofósiles, incluyendo una fracción importante de los invertebrados marinos, además de otros elementos como restos óseos de aves y mamíferos. La recuperación de piezas fósiles más pequeñas se llevó a cabo mediante el muestreo sistemático de sedimentos y su posterior tamizaje y triado, utilizando en primera instancia mallas metálicas con aberturas de 6, 3 y 2 mm. De esta forma se recuperaron las piezas dentales y vértebras de peces, así como también los especímenes más pequeños de invertebrados marinos. En segunda instancia, la fracción fina de los sedimentos fue tamizada utilizando mallas de 500, 250 y 125 μm , lo cual permitió la recuperación del conjunto de foraminíferos. El carácter sistemático del muestreo en peces condictios y foraminíferos permitió la realización de análisis bioestadísticos en las capas de procedencia, con el objetivo de caracterizar la diversidad taxonómica de los ensambles fósiles considerando la abundancia relativa de los taxa componentes. En el caso de los moluscos, esta medida fue estimada en forma semi-cuantitativa mediante notas de campo llevadas a cabo durante el proceso de muestreo. Los restos fósiles fueron preparados y conservados en la Sala de Colecciones Biológicas de la Universidad Católica del Norte, en Coquimbo (colecciones Lomas del Sauce y Los Clarines, con acrónimos SCBUCN), y en el Museo Nacional de Historia Natural (SGOPV), en Santiago (colección de vertebrados Lomas del Sauce, asociada al acrónimo SGOPV 15500).

La determinación taxonómica se centró en los conjuntos de moluscos bivalvos y gastrópodos, foraminíferos y peces condictios. Los ejemplares fósiles fueron comparados con los de diversos taxa previamente reportados para el Cenozoico superior, especialmente aquellos con presencia en Chile y otras localidades del Océano Pacífico oriental. La identificación se apoyó tanto en las

descripciones ilustradas en la literatura especializada (e.g., Hupé, 1854; Philippi, 1887; Loeblich y Tappan, 1988; Herm, 1969; Reif, 1976; Boltovskoy *et al.*, 1980; Herman *et al.*, 1993; Guzmán, 1998; Figueroa *et al.*, 2005; Cappetta, 2012; Carrillo-Briceño *et al.*, 2013) como en análisis comparados con especímenes fósiles y recientes alojados en diversos museos y colecciones, tales como: las colecciones científicas del *Paläontologisches Institut und Museum* de la Universidad de Zúrich (PIMUZ); las colecciones de paleontología (MNHN-F), geología (MNHN-GG), invertebrados marinos (MNHN-IM) e ictiología (MNHN-IC) del *Muséum National d'Histoire Naturelle* en París; las colecciones de paleontología de vertebrados del *Naturhistorisches Museum Wien* (NHMW), en Viena, y del *Naturhistorisches Museum Basel* (BNHM), en Basilea; las colecciones de paleontología del *Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie* (BSPG) en Múnich; y la colección privada con acceso público René Kindlimann (RK), en Uster.

4.2.2. Reconstrucción paleoambiental

Las condiciones paleoambientales en las cuales se generaron las concentraciones fosilíferas fueron evaluadas a partir de la riqueza y diversidad taxonómica de los ensambles recuperados. Este enfoque se basa esencialmente en el actualismo: las necesidades y limitaciones ambientales de las especies que aparecen en el registro fósil se asumen similares a las de sus congéneres vivos. Así, mediante el análisis de las preferencias ecológicas de los taxa presentes en un ensamble, es posible interpretar las características del ambiente en el cual estos organismos coexistieron (Furundarena, 2005; Murray, 2006; Saraswati y Srinivasan, 2015). Si bien son múltiples los parámetros ambientales que pueden ser evaluados mediante este enfoque, en el caso del presente estudio la reconstrucción se basó principalmente en la temperatura y salinidad superficiales del mar.

Una de las estrategias utilizadas consistió en estimar los rangos de tolerancia de los taxa que conforman el ensamble, y luego intersectarlos para obtener un intervalo que sea representativo para todo el conjunto. Adicionalmente, se ensayó una reconstrucción mediante ‘funciones de transferencia’, en las cuales se estiman las condiciones ambientales por medio de ecuaciones donde se ponderan las preferencias ambientales de los taxa con sus abundancias relativas en los ensambles. Para esto se aplicó un modelo de función de transferencia de tipo promedio ponderado (e.g., Berger, 1969), donde el valor estimado (X) para la variable ambiental (temperatura, salinidad) del nicho ecológico se consiguió mediante la promediación de los valores obtenidos para cada uno de los taxa del ensamble, ponderadas por sus respectivas abundancias relativas. Esto es:

$$X = (\sum_i p_i * \bar{x}_i) \pm \varepsilon (\sim 95\% I. C.) \quad (\text{Eq. 1})$$

donde *i* representa a cada uno de los taxa del ensamble identificados al nivel más bajo posible (especie o género), y donde:

$p_i = \left(Q_i / \sum_i Q_i \right)$ es la abundancia relativa del taxón i en el ensamble, siendo Q_i el número de especímenes recolectados para el taxón i ;

\bar{x}_i es la media muestral de temperaturas/salinidades obtenidas a partir de los registros globales del taxón i ; y

$\varepsilon = \sqrt{\sum_i (p_i * \varepsilon_i)^2}$ es un error mínimo estimado para la función, mediante la propagación de los errores asociados al cálculo de \bar{x}_i en cada taxón i , con

$\varepsilon_i = 2 * SEM_i \approx 2 * \frac{s_i}{\sqrt{n_i}}$ una estimación de dos veces el error estándar de la media para el taxón i , siendo s_i la desviación estándar corregida de la muestra de temperaturas/salinidades obtenidas a partir de los n_i registros de ocurrencia globales para dicho taxón.

Aquí ε es considerado una estimación aproximada del error en el cálculo del promedio ponderado, suponiendo por simplicidad una distribución normal de la variable en cada taxón.

Para aplicar cualquiera de los dos métodos descritos, se requiere como insumo de información las preferencias ambientales (temperatura/salinidad media, rangos de tolerancia, etc.) de los taxa que conforman los ensambles. Para la determinación de estos requerimientos ambientales, se estudió en primer lugar la distribución actual de los distintos géneros y especies identificados, a partir de los registros reportados en la base de datos *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, <https://www.gbif.org/>). GBIF es una red internacional e infraestructura de datos financiada por los gobiernos del mundo, con el objetivo de proporcionar acceso abierto a información sobre registros de ocurrencia de especies en la Tierra. Este conocimiento proviene de muchas fuentes, las cuales son reunidas por la red GBIF mediante el uso de estándares de datos, incluido Darwin Core. Para obtener los registros de ocurrencias actuales para los diferentes taxa, se aplicaron filtros a los data sets, descartándose las ocurrencias de especímenes fósiles o aquellas con base del registro desconocida, así como todas las ocurrencias sin coordenadas y aquellas con coordenadas etiquetadas como sospechosas.

Una vez recopilados todos los registros georreferenciados de las especies y géneros relevantes para este estudio, éstos fueron contrastados con información oceanográfica obtenida desde la base de datos Bio-ORACLE (<https://www.bio-oracle.org/>). Bio-ORACLE (*Ocean Rasters for Analysis of Climate and Environment*) proporciona capas de datos ambientales marinos globales de alta resolución para la elaboración de modelos bioclimáticos. La fiabilidad de estos datos ha sido evaluada mediante un marco de validación cruzada con datos *in situ* de calidad controlada, mostrando una buena concordancia general entre las capas de datos y los patrones climáticos globales (Tyberghein *et al.*, 2012; Assis *et al.*, 2018). La información oceanográfica utilizada para el presente estudio fue obtenida desde la versión 2.2 de BioORACLE. Los datos vienen

condensados en celdas generadas a partir de una grilla de meridianos y paralelos distanciados entre sí por 0°05' de arco. Las capas fueron extraídas y gestionadas con el software R (código en Anexo), vinculando los datos de ocurrencia de géneros y especies (obtenidos previamente desde GBIF) con las variables ambientales (temperatura y salinidad) del entorno físico. Se obtuvo así un marco estadístico que permitió dilucidar las preferencias ecológicas de los taxa a partir de sus patrones espaciales de distribución global. Los registros de GBIF fueron previamente filtrados, procesando sólo una ocurrencia por celda para aliviar posibles sesgos geográficos (i.e., alta concentración de ocurrencias en las costas de países del primer mundo, producto de diferencias en la intensidad de la investigación y de las campañas de muestreo).

Para el análisis de las preferencias ambientales de los taxa se obtuvo, para cada variable ambiental: el promedio, la desviación estándar, el valor mínimo, el valor máximo, los percentiles 5, 10, 90 y 95, y el tamaño de la muestra. Estos datos (presentados en el Anexo) fueron ilustrados para cada taxón de un mismo ensamble en un diagrama de barras de rangos, lo que permitió la posterior comparación entre taxa y la obtención un diagnóstico para todo el conjunto.

4.3. CONTEXTO GEOLÓGICO

El material recolectado proviene de dos nuevos sitios paleontológicos en sedimentos marinos del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo: el sitio Lomas del Sauce (LDS; coordenadas 29° 59' 42" S, 71° 20' 02" O) y Los Clarines (LCIV; coordenadas 29° 59' 51" S, 71° 19' 08" O).

En el área de Coquimbo, los sedimentos marinos incluyen areniscas, limolitas, calizas, coquinas y conglomerados. Todo el conjunto ha sido asignado al Plioceno y Pleistoceno sobre la base de su fauna de moluscos fósiles (Herm, 1969; Empanan y Pineda, 2000). En estos sedimentos se han labrado diferentes niveles de terrazas marinas. Los sitios LDS y LCIV fueron excavados en la terraza 'Serena II' *sensu* Paskoff (1970), a unos 60 m y 80 m sobre el nivel del mar, respectivamente (Fig. 5.5). Esta terraza está compuesta principalmente por una sucesión de limos, arenas y coquinas de edad pliocena (Herm, 1969; Paskoff, 1970; Empanan y Pineda, 2000). Localmente aparecen algunas facies de arenas y conglomerados coquináceos de edad pleistocénica, cuya fauna y características tafonómicas y sedimentológicas son notablemente diferentes. Éstas constituyen sedimentos de regresión que se distribuyen en algunas zonas altas de la terraza, descansando sobre la serie pliocena en disconformidad erosiva (Herm, 1969; Paskoff, 1970). En base a su lito- y biofacies, LDS puede asignarse íntegramente a la serie pliocena, mientras que en LCIV afloran tanto series pliocenas como pleistocenas (Fig. 5.5). En LDS, la edad pliocena está apoyada por la asociación del gastrópodo *Chorus grandis*, el bivalvo *Anadara chilensis* y el perezoso acuático *Thalassocnus carolomartini* en sus capas fosilíferas (De Los Arcos *et al.*, 2017), además de tres dataciones de Sr realizadas sobre conchas de moluscos fósiles, que en conjunto entregan una edad de $3,35 \pm 0,45$ Ma (Capítulo 3), correspondiente al Piacenziano. En LCIV, la asociación de los gastrópodos *Hermineospina mirabilis*, *Hermineospina philippi*, *Chorus doliaris* y *Chorus covacevichi* también sugiere una edad pliocena para la unidad basal (DeVries, 1997; DeVries y Vermeij, 1997; Guzmán *et al.*, 2000; Nielsen, 2013). El

miembro superior de la LCIV es una sucesión de arenas, calizas y capas coquináceas que se superpone a los sedimentos del Plioceno en disconformidad erosiva. Seis dataciones de Sr realizadas en conchas de moluscos fósiles entregan edades entre $0,95 \pm 0,2$ Ma y $0,3 \pm 0,25$ Ma para toda la sucesión (Capítulo 3), lo cual indicaría una edad Chibaniano para los depósitos. Lo anterior concuerda con su contenido fósil de moluscos (que incluye los bivalvos *Argopecten purpuratus*, *Cyclocardia compressa*, *Mesodesma donacium* y *Mulinia edulis*, y a los gastrópodos *Incatella cingulata* y *Concholepas concholepas*), pues estas han sido reconocidas como formas que aparecieron o adquirieron un desarrollo masivo en la región durante el Pleistoceno (Herm, 1969; DeVries, 1995; Guzmán *et al.*, 2000; Tsuchi, 2002).

4.4. RESULTADOS

4.4.1. Paleontología Sistemática

Foraminíferos

A continuación se presentan los foraminíferos fósiles recuperados desde sedimentos pleistocénicos en la localidad de Los Clarines. Una síntesis de los taxa identificados y sus abundancias relativas se presenta en la Tabla 4.1 y en la Figura 4.1.

TABLA 4.1. Diversidad taxonómica de los foraminíferos fósiles recuperados en Los Clarines. Las categorías de abundancia relativa son: (++) dominante, más de 20%; (+) común, entre 5% y 20%; (-) raro, menor a 5%.

Familia	Género / Especie	Abundancia relativa
Buliminellidae	<i>Buliminella elegantissima</i>	+
	<i>Nonionella auris</i>	-
Nonionidae	<i>Nonionella</i> sp.	+
	<i>Cibicides</i> sp.	-
Trichohyalidae	<i>Buccella peruviana</i>	++
	<i>Buccella</i> sp.	-

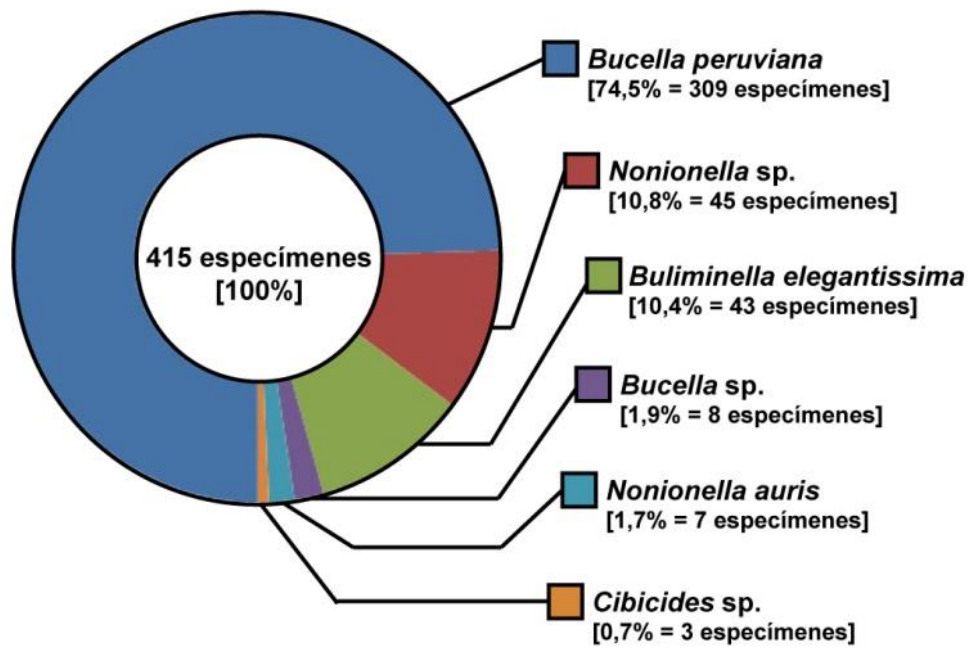


FIGURA 4.1. Abundancias relativas de los foraminíferos fósiles recuperados en Los Clarines, Pleistoceno de Coquimbo.

Clase GLOBOTHALAMEA Pawlowski, Holzmann y Tyszka
 Orden BULIMINIDA Calkins
 Familia BULIMINELLIDAE Hofker
 Género *Buliminella* Cushman

Buliminella elegantissima (d'Orbigny)

Fig. 4.2.1

Material referido. 43 especímenes (SCBUCN-6739).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Orden ROTALIIDA Delage y Hérouard

Familia NONIONIDAE Schultze

Género *Nonionella* Cushman

Nonionella auris (d'Orbigny)

Fig. 4.2.2

Material referido. 7 especímenes (SCBUCN-6740).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Nonionella sp.

Fig. 4.2.3

Material referido. 45 especímenes (SCBUCN-6741).

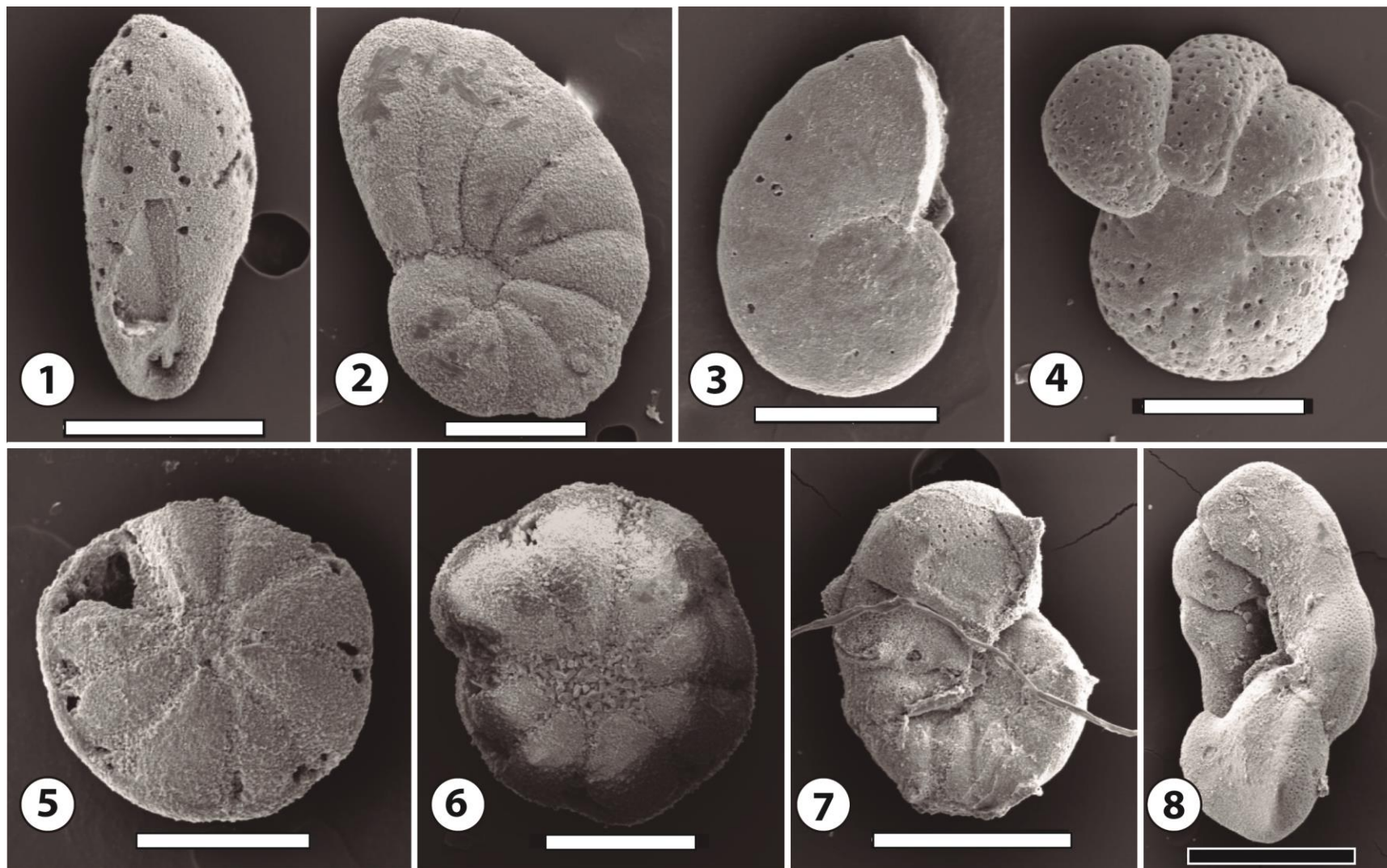


FIGURA 4.2. Foraminíferos fósiles (Buliminida, Rotaliida) del Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) *Buliminella elegantissima*, vista lateral. (2) *Nonionella* cf. *auris*, vista ventral. (3) *Nonionella* sp., vista dorsal. (4) *Cibicides* sp., vista ventral. (5) *Buccella peruviana*, vista ventral. (6) *Buccella* sp., vista ventral. (7) Foraminifera indet. 1. (8) Foraminifera indet. 2. Barra de escala blanca = 200 μ m; Barra de escala negra = 300 μ m.

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Familia CIBICIDIDAE Cushman

Género *Cibicides* Montfort

***Cibicides* sp.**

Fig. 4.2.4

Material referido. 3 especímenes.

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Familia TRICHOHYALIDAE Saidova

Género *Buccella* Andersen

Buccella peruviana (d'Orbigny)

Fig. 4.2.5

Material referido. 309 especímenes (SCBUCN-6742).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

***Buccella* sp.**

Fig. 4.2.6

Material referido. 8 especímenes (SCBUCN-6743).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

A los materiales anteriormente descritos, se suman también 4 especímenes indeterminados:

Foraminifera indet. 1

Fig. 4.2.7

Material referido. 3 especímenes (SCBUCN-6744).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Foraminifera indet. 2

Fig. 4.2.8

Material referido. 1 espécimen.

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Moluscos

A continuación se presentan los bilvalvos y gastrópodos fósiles recuperados en Coquimbo. En las Tablas 4.2 y 4.3 se presenta una síntesis de los taxa identificados en el Plioceno de Lomas del Sauce y en el Pleistoceno de Los Clarines, con sus respectivas abundancias relativas.

TABLA 4.2. Diversidad taxonómica de los gastrópodos fósiles, para el Plioceno de Lomas del Sauce (LDS) y el Pleistoceno de Los Clarines (LCIV). Las categorías de abundancia relativa son: (++) dominante, más de 20%; (+) común, entre 5% y 20%; (-) raro, menor a 5%; (n.o.) ausente o no observado. Facies sedimentarias (*FbmS*, *Rbps*, *Rbus* y *Rbfs*) según se indica en el Capítulo 3.

Familia	Género / Especie	LDS (Plioceno)		LCIV (Pleistoceno)	
		<i>FbmS</i>		<i>Rbps</i>	<i>Rbus, Rbfs</i>
Buccinidae	<i>Aeneator? cleryanus</i>	–		n.o.	n.o.
Calyptraeidae	<i>Trochita</i> spp. (<i>T. trochiformis</i>)	–		+	+
	<i>Crepidatella dilatata</i>	n.o.		–	+
Epitoniidae	cf. <i>Cirsotrema magellanicum</i>	n.o.		–	n.o.
Fissurellidae	<i>Fissurella</i> spp.	n.o.		n.o.	–
Muricidae	<i>Acanthina unicornis</i>	–		n.o.	n.o.
	<i>Chorus blainvillei</i>	–		n.o.	n.o.
	<i>Chorus</i> spp. <i>Chorus doliaris</i>	+	–	n.o.	n.o.
	<i>Chorus grandis</i>	–		n.o.	n.o.
	<i>Chorus giganteus</i>	n.o.		–	n.o.
	<i>Crassilabrum crassilabrum</i>	n.o.		–	n.o.
	<i>Concholepas concholepas</i>	n.o.		–	–
	Nassariidae	<i>Nassarius</i> spp.	n.o.		–
Naticidae	cf. <i>Neverita</i> sp.	–		n.o.	n.o.
Olividae	<i>Felicioliva peruviana</i>	+		n.o.	n.o.
Rissoinidae	<i>Rissoina inca</i>	n.o.		–	n.o.
Tegulidae	<i>Chlorostoma</i> cf. <i>atrum</i>	n.o.		–	n.o.
Turbinidae	<i>Prisogaster niger</i>	–		–	–
Turritellidae	<i>Incatella</i> sp.	–		n.o.	n.o.
	<i>Incatella</i> spp. <i>Incatella cingulata</i>	n.o.		+	–

TABLA 4.3. Diversidad taxonómica de los bivalvos fósiles, para el Plioceno de Lomas del Sauce y el Pleistoceno de Los Clarines. Las categorías de abundancia relativa son: (++) dominante, más de 20%; (+) común, entre 5% y 20%; (-) raro, menor a 5%; (n.o.) ausente o no observado. Facies sedimentarias (*FbmS*, *Rbps*, *Rbus* y *Rbfs*) según se indica en el Capítulo 3.

Familia	Género / Especie	LDS	LCIV (Pleistoceno)	
		(Plioceno)	<i>FbmS</i>	<i>Rbps</i>
Anomiidae	<i>Anomia</i> cf. <i>peruviana</i>	–	n.o.	n.o.
	<i>Monia alternans</i>	–	n.o.	n.o.
Arcidae	<i>Anadara chilensis</i>	+	n.o.	n.o.
	cf. <i>Acar pusilla</i>	n.o.	n.o.	–
Carditidae	<i>Cyclocardia</i> cf. <i>compressa</i>	n.o.	n.o.	–
Cardiidae	<i>Trachycardium procerum</i>	–	n.o.	n.o.
Hiatellidae	<i>Panopea coquimbensis</i>	+	n.o.	n.o.
	cf. <i>Mactra</i> sp.	+	n.o.	n.o.
Mactridae	<i>Mulinia</i> spp. (<i>M. edulis</i>)	n.o.	+	+
	<i>Mesodesma donacium</i>	n.o.	+	+
Mesodesmatidae	<i>Choromytilus chorus</i>	n.o.	+	+
	<i>Brachidontes</i> spp. (<i>B. granulatus</i>)	n.o.	–	+
Mytilidae	<i>Perumytilus purpuratus</i>	n.o.	n.o.	–
	cf. <i>Nucula</i> sp.	+	n.o.	n.o.
Nuculidae	<i>Crassostrea</i> spp. (<i>C. transitoria</i>)	+	n.o.	n.o.
Ostreidae	<i>Zygochlamys</i> spp.	+	n.o.	n.o.
	(<i>Z. cf. hupeanus</i> ; <i>Z. cf. vidali</i>)	+	n.o.	n.o.
Pectinidae	cf. “ <i>Chlamys</i> ” <i>simpsoni</i>	–	n.o.	n.o.
	<i>Argopecten purpuratus</i>	n.o.	+	n.o.
Pharidae	<i>Ensis macha</i>	+	–	n.o.
Semelidae	<i>Semele solida</i>	n.o.	n.o.	–
Solecurtidae	<i>Tagelus dombeii</i>	–	–	–
Tellinidae	cf. <i>Tellina</i> sp.	+	n.o.	n.o.
	<i>Leukoma</i> spp. (<i>L. thaca</i> ; <i>L. antiqua</i>)	n.o.	n.o.	+
Veneridae	<i>Eurhomalea</i> spp.	+	n.o.	n.o.
	(<i>E. cf. lenticularis</i>)	n.o.	+	+
	<i>Petricola</i> cf. <i>rugosa</i>	n.o.	n.o.	–

Clase BIVALVIA Linnaeus
Orden NUCULIDA Dall
Superfamilia NUCULOIDEA Gray
Familia NUCULIDAE Gray
Género *Nucula* Lamarck

cf. *Nucula* sp.

Fig. 4.3.1

Material referido. 2 especímenes (SCBUCN-5872, -5873).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Orden MYTILIDA Férussac
Superfamilia MYTILOIDEA Rafinesque
Familia MYTILIDAE Rafinesque
Género *Perumytilus* Olsson

***Perumytilus purpuratus* (Lamarck)**

Fig. 4.3.2

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-10253).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Género *Choromytilus* Soot-Ryen

***Choromytilus chorus* (Molina)**

Fig. 4.3.3

Material referido. 5 especímenes (SCBUCN-10207, -10209 a -10212)

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Género *Brachidontes* Swainson

***Brachidontes granulatus* (Hanley)**

Fig. 4.3.4

Material referido. 4 especímenes (SCBUCN-10208, -10252, -10254, -10255).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

***Brachidontes* sp.**

Material referido. 2 especímenes (SCBUCN-10108, -10251).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

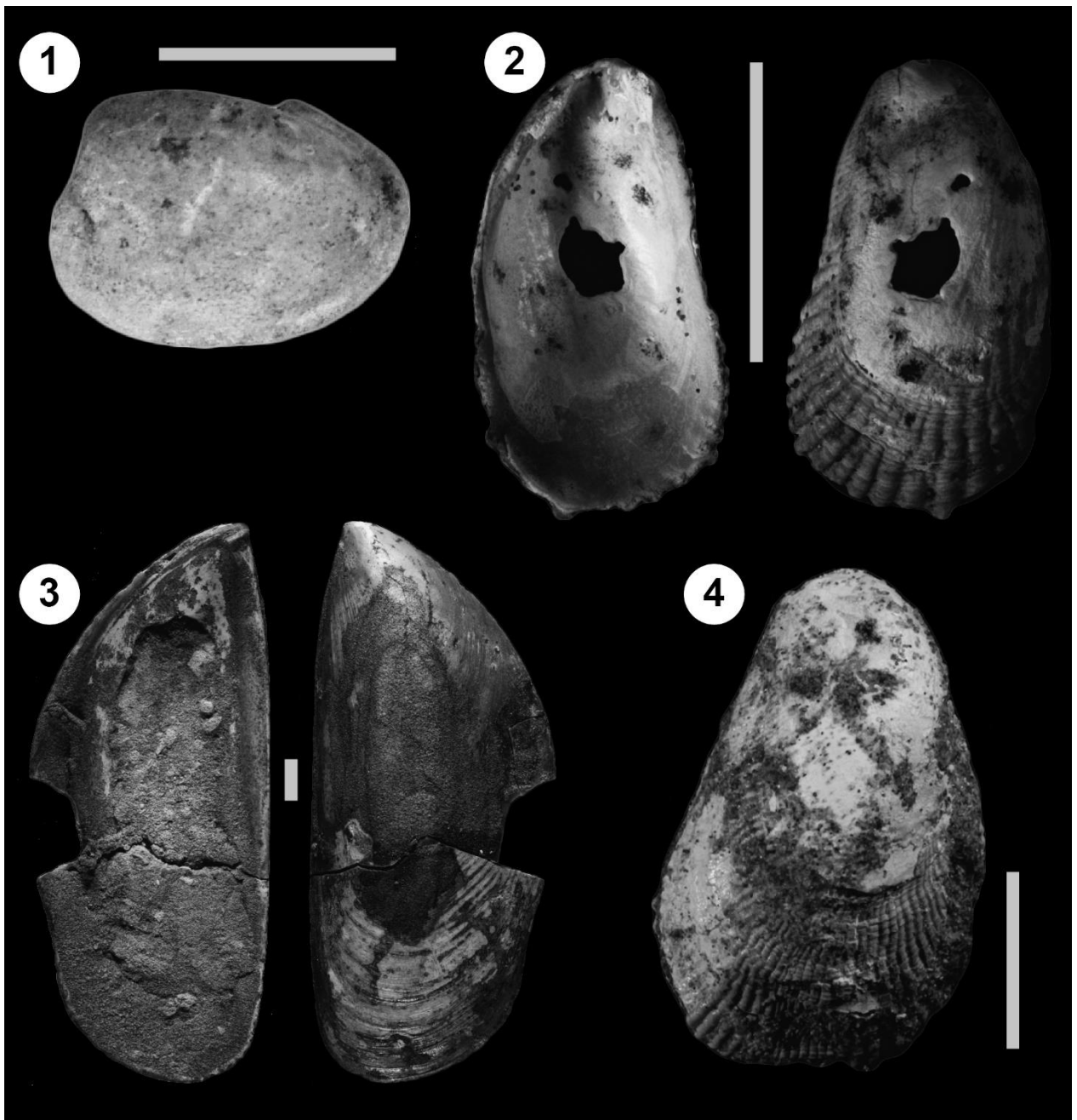


FIGURA 4.3. Bivalvos fósiles (Nuculida, Mytilida) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) cf. *Nucula* sp. (SCBUCN-5872), Lomas del Sauce, Plioceno. (2) *Perumytilus purpuratus* (SCBUCN-10253), Los Clarines, Pleistoceno. (3) *Choromytilus chorus* (SCBUCN-10211), Los Clarines, Pleistoceno. (4) *Brachidontes granulatus* (SCBUCN-10208), Los Clarines, Pleistoceno.

Orden ARCIDA Gray
Superfamilia ARCOIDEA Lamarck
Familia ARCIDAE Lamarck
Género *Anadara* Gray

Anadara chilensis[†] (Philippi)

Fig. 4.4.1

Material referido. 8 especímenes (SCBUCN-5863 a -5868, -6110, -6139).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Género *Acar* Gray

cf. *Acar pusilla* (Sowerby)

Fig. 4.4.2

Material referido. 5 especímenes (SCBUCN-10103 a -10106, -10160).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Orden OSTREIDA Férussac
Superfamilia OSTREOIDEA Rafinesque
Familia OSTREIDAE Rafinesque
Género *Crassostrea* Sacco

Crassostrea transitoria[†] (Hupé)

Fig. 4.4.3

Material referido. 5 especímenes (SCBUCN-5995, -6026, -6029, -6090, -6134).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Crassostrea spp.

Fig. 4.4.4

Material referido. 53 especímenes (SCBUCN-5996 a -6025, -6027, -6028, -6030 a -6033, -6087 a -6089, -6091 a -6108, -6133, -6159, -6163 a -6171, -10062 a -10064).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Plioceno).

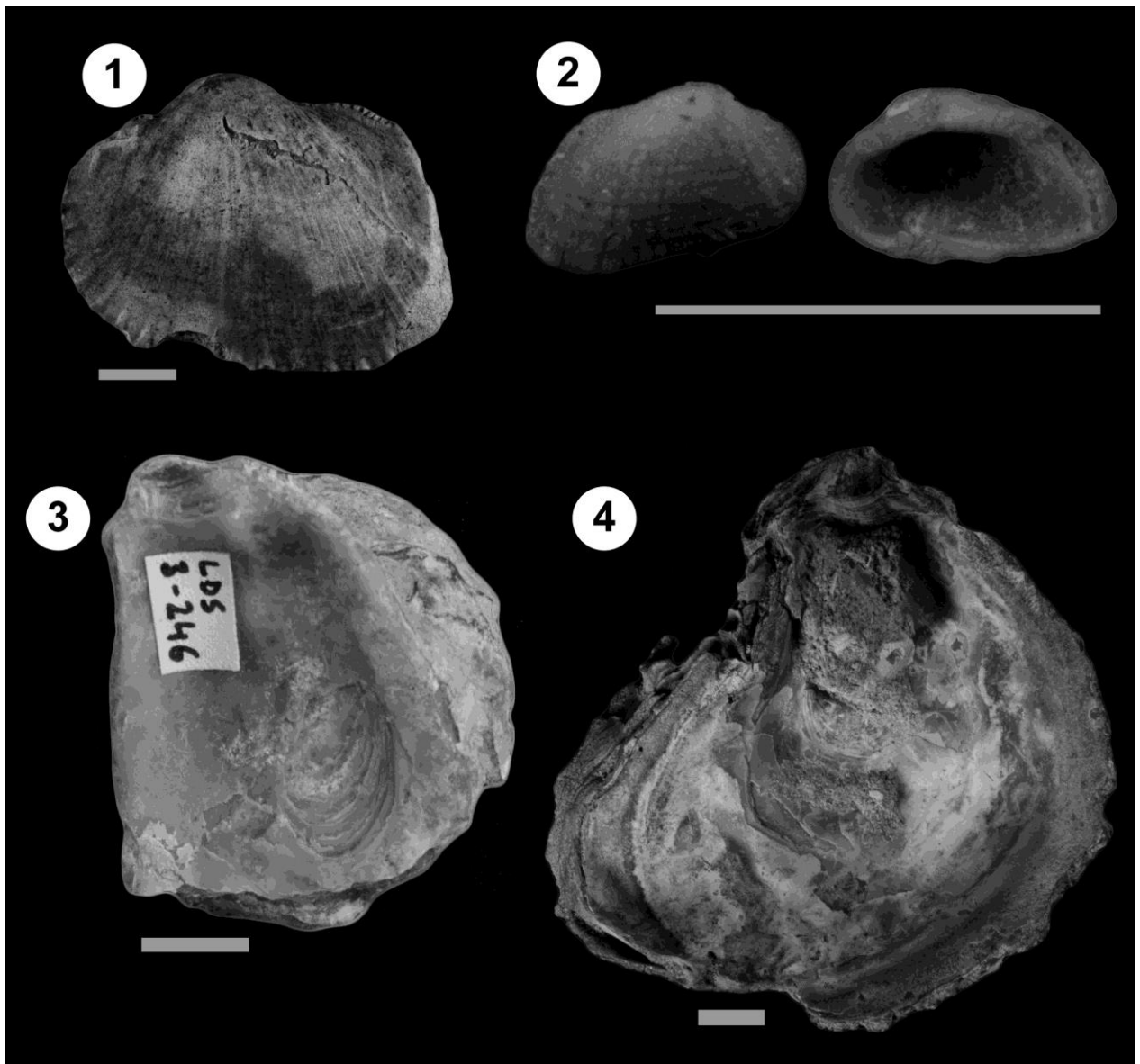


FIGURA 4.4. Bivalvos fósiles (Arcida, Ostreida) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, descritos en este trabajo. (1) *Anadara chilensis* (SCBUCN-6110), Lomas del Sauce, Plioceno. (2) cf. *Acar pusilla* (SCBUCN-10106), Los Clarines, Pleistoceno. (3) *Crassostrea transitoria* (SCBUCN-6090), Los Clarines, Plioceno. (4) *Crassostrea* sp. (SCBUCN-10062), Los Clarines, Plioceno. Barra de escala = 1 cm.

Orden PECTINIDA Gray
Superfamilia PECTINOIDEA Rafinesque
Familia PECTINIDAE Rafinesque
Género *Zygochlamys* Ihering

Zygochlamys cf. vidali[†] (Philippi)

Fig. 4.5.1

Material referido. 9 especímenes (SCBUCN-5884 a -5889, -6115, -6118, -10066/2).

Localidad y Edad. Los Clarines (Plioceno), Lomas del Sauce (Plioceno).

Zygochlamys cf. hupeanus[†] (Philippi)

Fig. 4.5.2

Material referido. 15 especímenes (SCBUCN-5874 a -5883, -6114, -6116, -6117, -6155, -6181).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Zygochlamys coquimbensis[†] (Möricke)

Fig. 4.5.3

Material referido. 4 especímenes (SCBUCN-10065, -10066/1, -10101, -10299).

Localidad y Edad. Los Clarines (Plioceno).

Zygochlamys sp.

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-6157).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Pleistoceno).

Género *Chlamys* Röding

cf. "Chlamys" simpsoni[†] (Philippi)

Fig. 4.5.4

Material referido. 5 especímenes (SCBUCN-5890, -5891, -10099, -10100, -10306)

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Plioceno).

Género *Argopecten* Monterosato

Argopecten purpuratus (Lamarck)

Fig. 4.5.5

Material referido. 36 especímenes (SCBUCN-10262 a -10265, -10286 a -10298, -10300, -10301).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

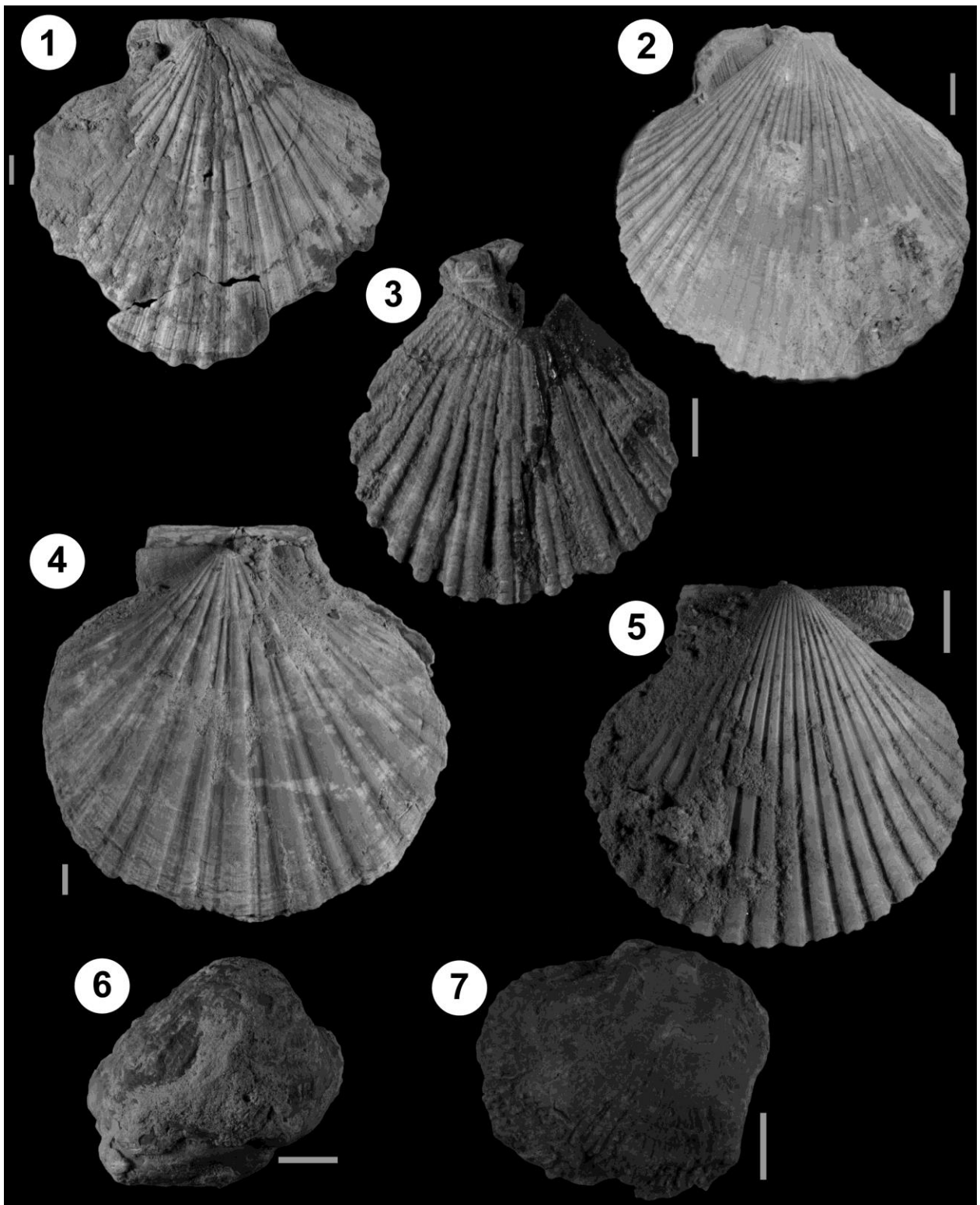


FIGURA 4.5. Bivalvos fósiles (Pectinida) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) *Zygochlamys* cf. *vidali* (SCBUCN-10066/2), Los Clarines, Plioceno. (2) *Zygochlamys* cf. *hupeanus* (SCBUCN-5881), Lomas del Sauce, Plioceno. (3) *Zygochlamys coquimbensis* (SCBUCN-10299), Los Clarines, Plioceno. (4) cf. “*Chlamys*” *simpsoni* (SCBUCN-10100), Los Clarines, Plioceno. (5) *Argopecten purpurauts* (SCBUCN-10298), Los Clarines, Pleistoceno. (6) *Anomia* cf. *peruviana* (SCBUCN-5898), Lomas del Sauce, Plioceno. (7) *Monia alternans* (SCBUCN-5897), Lomas del Sauce, Plioceno. Barra de escala = 1 cm.

Superfamilia ANOMIOIDEA Rafinesque
Familia ANOMIIDAE Rafinesque
Género *Anomia* Linnaeus

Anomia cf. peruviana d'Orbigny

Fig. 4.5.6

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-5898).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Género *Monia* Gray

Monia alternans[†] (Sowerby)

Fig. 4.5.7

Material referido. 7 especímenes (SCBUCN-5892 a -5897, -6160).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Orden CARDITIDA Dall

Superfamilia CARDITOIDEA Férussac
Familia CARDITIDAE Férussac
Género *Cyclocardia* Conrad

Cyclocardia cf. compressa (Reeve)

Fig. 4.6.1

Material referido. 7 especímenes (SCBUCN-10107, -10109 a -10112, -10250).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Orden CARDIIDA Férussac

Superfamilia CARDIOIDEA Lamarck
Familia CARDIIDAE Lamarck
Género *Trachycardium* Mörch

Trachycardium procerum (Sowerby)

Fig. 4.6.2

Material referido. 3 especímenes (SCBUCN-5869, -6086, -10249)

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Plioceno).

Superfamilia TELLINOIDEA Blainville

Familia TELLINIDAE Blainville
Género *Tellina* Linnaeus

cf. *Tellina* sp.

Fig. 4.6.3

Material referido. 47 especímenes (SCBUCN-5935 a -5979, -6111, -6112).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

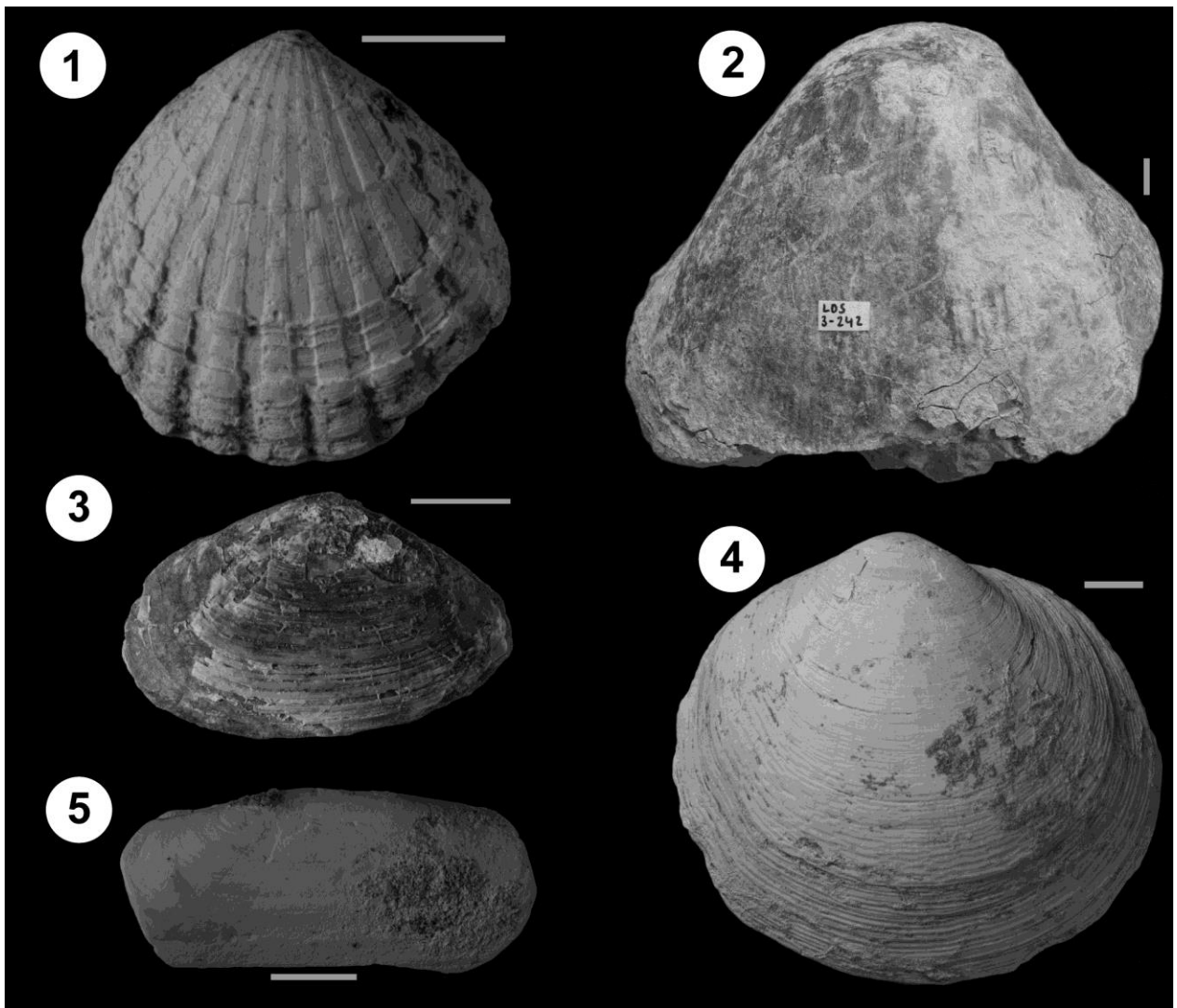


FIGURA 4.6. Bivalvos fósiles (Carditida, Cardiida: Cardioidea, Tellinoidea) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) *Cyclocardia* cf. *compressa* (SCBUCN-10112), Los Clarines, Pleistoceno. (2) *Trachycardium procerum* (SCBUCN-6086), Lomas del Sauce, Plioceno. (3) cf. *Tellina* sp. (SCBUCN-5971), Lomas del Sauce, Plioceno. (4) *Semele solida* (SCBUCN-10308), Los Clarines, Pleistoceno. (5) *Tagelus dombeii* (SCBUCN-10305), Los Clarines, Pleistoceno. Barra de escala = 1 cm.

Familia SEMELIDAE Stoliczka

Género *Semele* Schumacher

Semele solida (Gray)

Fig. 4.6.4

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-10308).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

cf. *Semele* sp.

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-10219).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Familia SOLECURTIDAE d'Orbigny

Género *Tagelus* Gray

Tagelus dombeii (Lamarck)

Fig. 4.6.5

Material referido. 4 especímenes (SCBUCN-6113, -10302, -10303, -10305).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Pleistoceno).

Superfamilia MACTROIDEA Lamarck

Familia MACTRIDAE Lamarck

Género *Mactra* Linnaeus

cf. *Mactra* sp.

Fig. 4.7.1

Material referido. 15 especímenes (SCBUCN-5980 a -5994)

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Género *Mulinia* Gray

Mulinia edulis (King)

Fig. 4.7.2

Material referido. 23 especímenes (SCBUCN-10223 a -10229, -10231 a -10244).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

cf. *Mulinia* sp.

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-10213).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Familia MESODESMATIDAE Gray

Género *Mesodesma* Deshayes

Mesodesma donacium (Lamarck)

Fig. 4.7.3

Material referido. 5 especímenes (SCBUCN-10067 a -10071).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

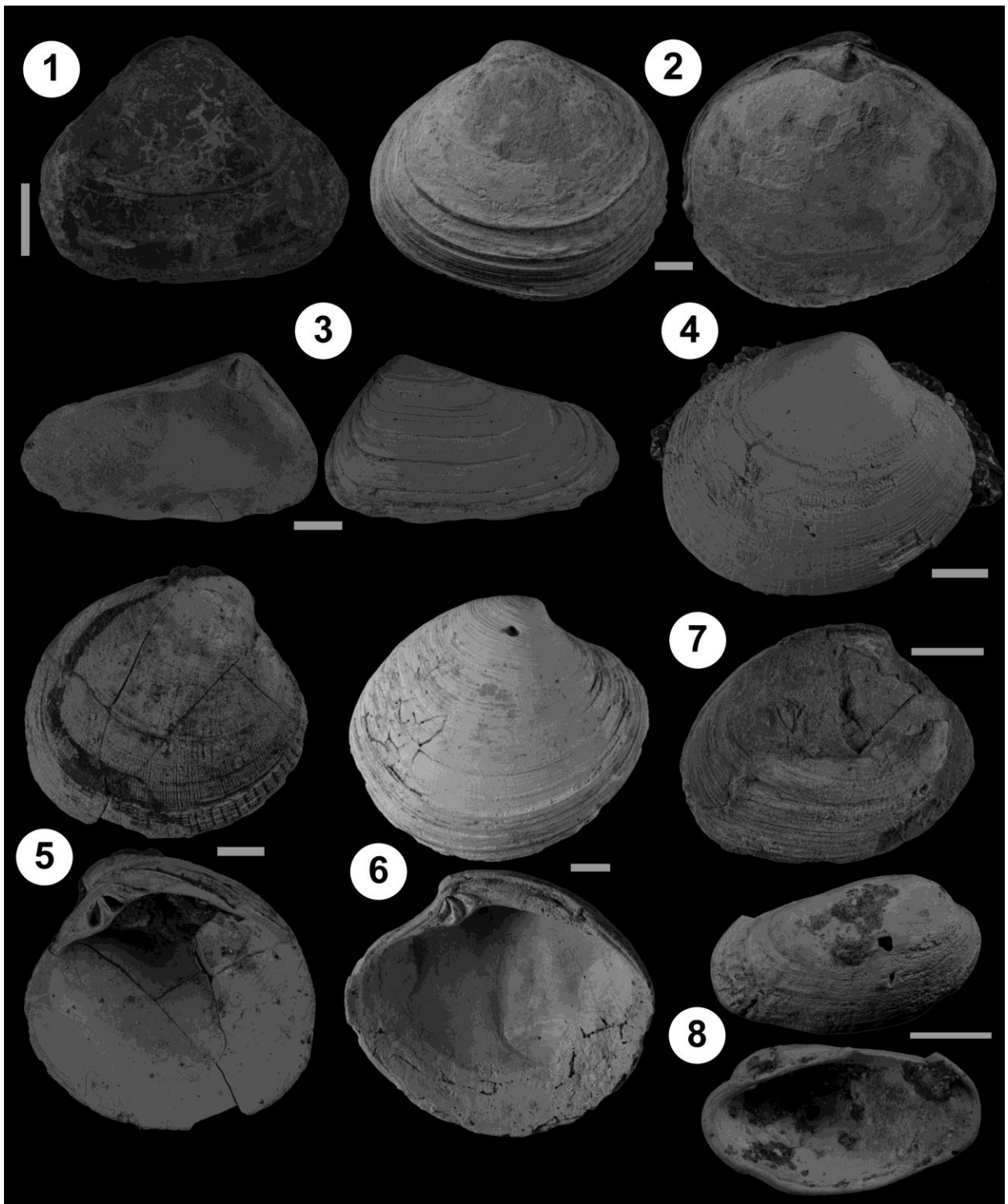


FIGURA 4.7. Bivalvos fósiles (Cardiida: Mactroidea, Veneroidea) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) cf. *Mactra* sp. (SCBUCN-5984), Lomas del Sauce, Plioceno. (2) *Mulinia edulis* (SCBUCN-10226), Los Clarines, Pleistoceno. (3) *Mesodesma donacium* (SCBUCN-10068), Los Clarines, Pleistoceno. (4) *Leukoma thaca* (SCBUCN-10084), Los Clarines, Pleistoceno. (5) *Leukoma antiqua* (SCBUCN-10083), Los Clarines, Pleistoceno. (6) *Eurhomalea* cf. *lenticularis* (SCBUCN-10214), Los Clarines, Pleistoceno. (7) *Eurhomalea* sp. (SCBUCN-6136), Lomas del Sauce, Plioceno. (8) *Petricola* cf. *rugosa* (SCBUCN-10309), Los Clarines, Pleistoceno. Barra de escala = 1 cm.

Superfamilia VENEROIDEA Rafinesque

Familia VENERIDAE Rafinesque

Género *Leukoma* Römer

Leukoma thaca (Molina)

Fig. 4.7.4

Material referido. 2 especímenes (SCBUCN-10084, -10085).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Leukoma antiqua (King)

Fig. 4.7.5

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-10083).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Leukoma sp.

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-10082).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Género *Eurhomalea* Cossmann

Eurhomalea cf. *lenticularis* (Broderip y Sowerby)

Fig. 4.7.6

Material referido. 13 especímenes (SCBUCN-10214 a -10218, -10220 a -10222).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Eurhomalea spp.

Fig. 4.7.7

Material referido. 59 especímenes (SCBUCN-5901 a -5905, -5918 a -5929, -6034 a -6072, -6135 a -6137).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Género *Petricola* Lamarck

Petricola cf. *rugosa* Sowerby

Fig. 4.7.8

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-10309).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Orden SOLENIDA Dall
Superfamilia SOLENOIDEA Lamarck
Familia PHARIDAE Adams y Adams
Género *Ensis* Schumacher

Ensis macha (Molina)

Fig. 4.8.1

Material referido. 7 especímenes (SCBUCN-5912 a -5916, -6138, -10304).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Pleistoceno).

Orden HIATELLIDA Carter
Superfamilia HIATELLOIDEA Gray
Familia HIATELLIDAE Gray
Género *Panopea* Ménard de la Groye

Panopea coquimbensis[†] d'Orbigny

Fig. 4.8.2

Material referido. 3 especímenes (SCBUCN-5899, -5900, -6151).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).



FIGURA 4.8. Bivalvos fósiles (Solenida, Hiatellida) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) *Ensis macha* (SCBUCN-10304), Los Clarines, Pleistoceno. (2) *Panopea coquimbensis* (SCBUCN-5899), Lomas del Sauce, Plioceno. Barra de escala = 1 cm.

Clase GASTROPODA Cuvier
Subclase VETIGASTROPODA Salvini-Plawen
Orden LEPETELLIDA Moskalev
Superfamilia FISSURELLOIDEA Fleming
Familia FISSURELLIDAE Fleming
Género *Fissurella* Bruguière

***Fissurella* spp.**

Fig. 4.9.1

Material referido. 2 especímenes (SCBUCN-10202, -10203)

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Orden TROCHIDA
Superfamilia TROCHOIDEA Rafinesque
Familia TEGULIDAE Kuroda, Habe y Oyama
Género *Chlorostoma* Swainson

***Chlorostoma cf. atrum* (Lesson)**

Fig. 4.9.2

Material referido. 5 especímenes (SCBUCN-10162, -10164 a -10166, -10172).

Localidad y Edad. Los Clarines (Plioceno, Pleistoceno).

Familia TURBINIDAE Rafinesque
Género *Prisogaster* Mörch

***Prisogaster niger* (Wood)**

Fig. 4.9.3

Material referido. 8 especímenes (SCBUCN-5842, -5843, -10161, -10163, -10167 a -10171).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Plioceno, Pleistoceno).

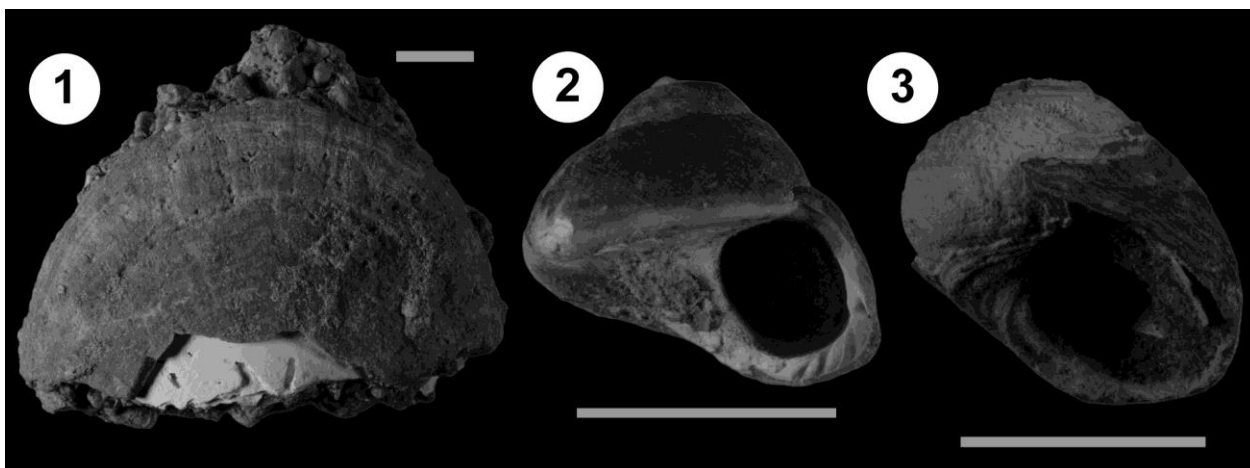


FIGURA 4.9. Gastrópodos fósiles (Vetigastropoda) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) *Fissurella* sp. (SCBUCN-10203), Los Clarines, Pleistoceno. (2) *Chlorostoma* cf. *atrum* (SCBUCN-10172), Los Clarines, Pleistoceno. (3) *Prisogaster niger* (SCBUCN-10169), Los Clarines, Pleistoceno. Barra de escala = 1 cm.

Subclase CAENOGASTROPODA Cox
 Superfamilia CERITHIOIDEA Fleming
 Familia TURRITELLIDAE Lovén
 Género *Incatella* DeVries

Incatella cingulata (Sowerby)

Fig. 4.10.1

Material referido. 5 especímenes (SCBUCN-10052, -10053, -10057).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Incatella cingulatiformis[†] (Möricke)

Fig. 4.10.2

Material referido. 15 especímenes (SCBUCN-10047, -10054, -10056, -10057/4, -10059, -10159).

Localidad y Edad. Los Clarines (Plioceno).

Incatella sp.

Material referido. 8 especímenes (SCBUCN-5870, -5871, -6152, -6158, -6178, -6179, -10048, -10058).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Pleistoceno).

Superfamilia EPITONIOIDEA Berry
 Familia EPITONIDAE Berry
 Género *Cirsotrema* Mörch

cf. *Cirsotrema magellanicum* (Philippi)

Fig. 4.10.3

Material referido. 2 especímenes (SCBUCN-10196, -10197).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

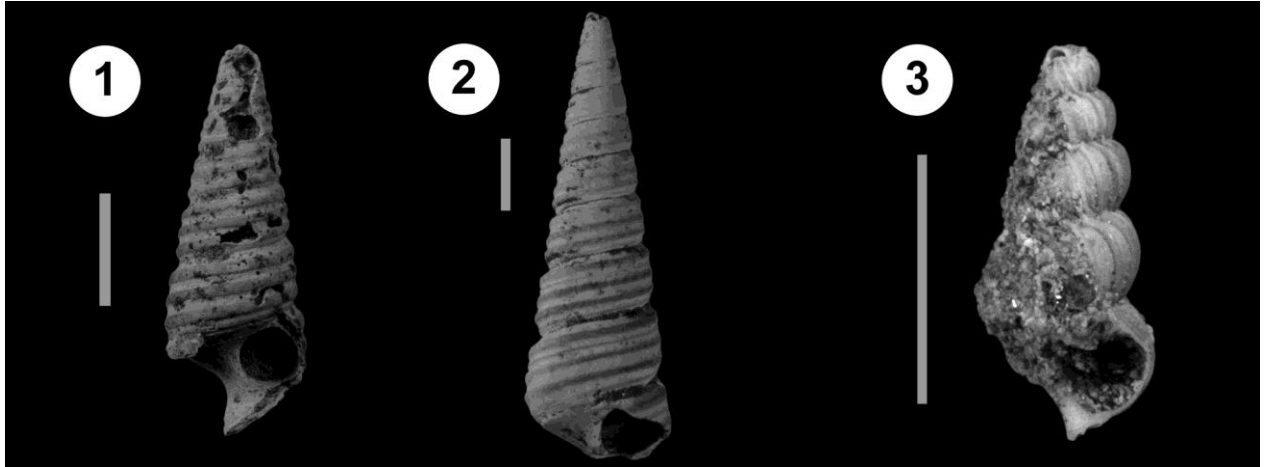


FIGURA 4.10. Gastrópodos fósiles (Caenogastropoda: Cerithioidea, Epitonioidea) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) *Incatella cingulata* (SCBUCN-10057), Los Clarines, Pleistoceno. (2) *Incatella cingulatiformis* (SCBUCN-5983), Los Clarines, Plioceno. (3) cf. *Cirsotrema magellanicum* (SCBUCN-10196), Los Clarines, Pleistoceno. Barra de escala = 1 cm.

Orden LITTORINIMORPHA

Superfamilia NATICOIDEA Guilding

Familia NATICIDAE Guilding

cf. *Neverita* sp.

Fig. 4.11.1

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-5844).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Superfamilia RISSOOIDEA Gray

Familia Rissoidae Gray

Género *Rissoina* d'Orbigny

***Rissoina inca* d'Orbigny**

Fig. 4.11.2

Material referido. 2 especímenes (SCBUCN-10195, -10261).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Superfamilia CALYPTRAEOIDEA Lamarck
Familia CALYPTRAEIDAE Lamarck
Género *Trochita* Schumacher

Trochita trochiformis (Born)

Fig. 4.11.3

Material referido. 25 especímenes (SCBUCN-6156, -6173, -9911 a -9922, -10002, -10029 a -10031, -10060, -10200).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Pleistoceno).

Trochita sp.

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-10061).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

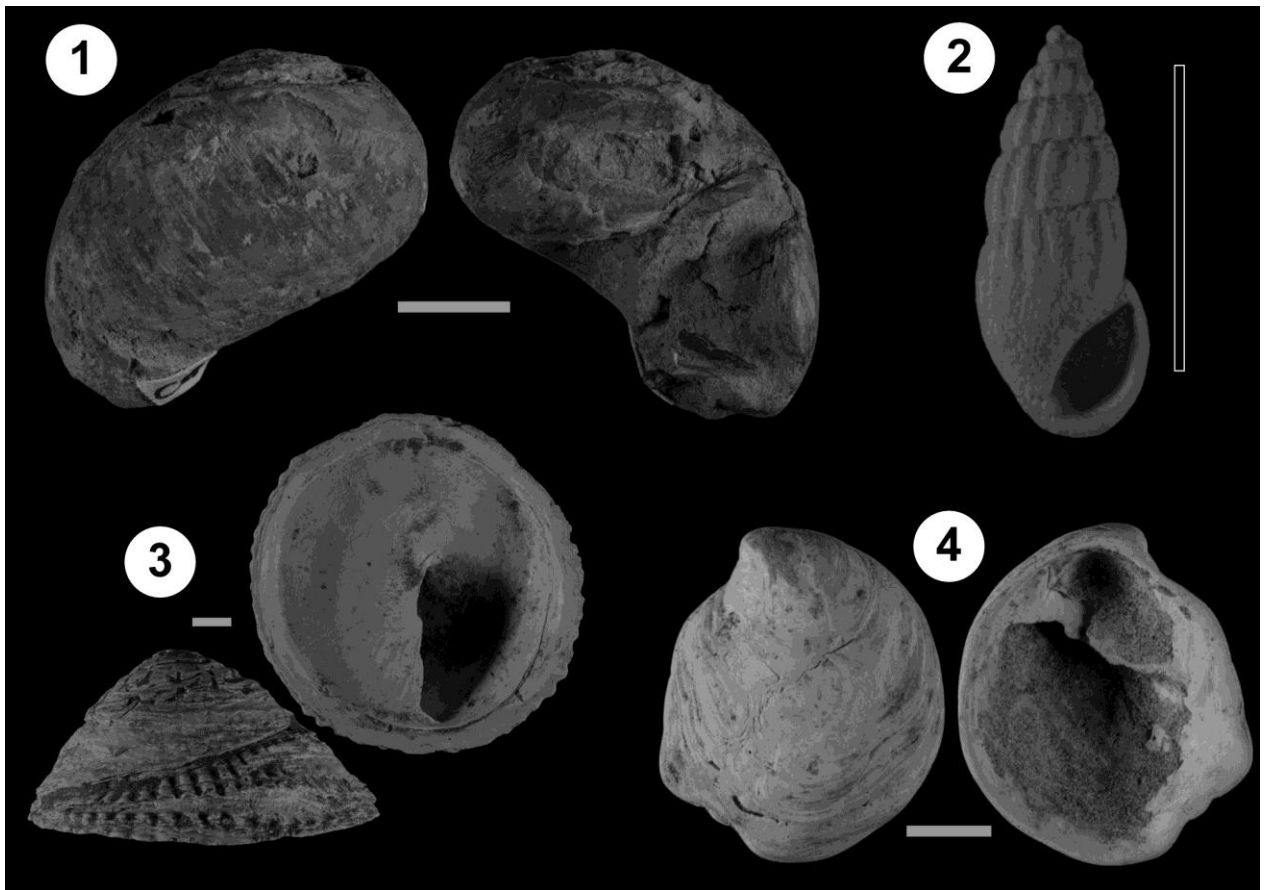


FIGURA 4.11. Gastrópodos fósiles (Caenogastropoda: Littorinimorpha) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) Naticidae indet. cf. *Neverita* sp. (SCBUCN-5844), Lomas del Sauce, Plioceno. (2) *Rissoina inca* (SCBUCN-10195), Los Clarines, Pleistoceno. (3) *Trochita trochiformis* (SCBUCN-9912), Los Clarines, Pleistoceno. (4) *Crepipatella dilatata* (SCBUCN-10045), Los Clarines, Pleistoceno. Barra de escala gris = 1 cm; barra de escala negra = 5 mm.

Género *Crepipatella* Lesson

Crepipatella dilatata (Lamarck)

Fig. 4.11.4

Material referido. 20 especímenes (SCBUCN-10034 a -10045, -10158).

Localidad y Edad. Los Clarines (Plioceno, Pleistoceno).

Orden NEOGASTROPODA Wenz

Superfamilia BUCCINOIDEA Rafinesque

Familia BUCCINIDAE Rafinesque

Género *Aeneator* Finlay

Aeneator? cleryanus[†] (d'Orbigny)

Fig. 4.12.1

Material referido. 20 especímenes (SCBUCN-5849 a -5862, -6125 a -6128, -6142, -6143).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Familia NASSARIIDAE Rafinesque

Género *Nassarius* Duméril

Nassarius spp.

Fig. 4.12.2

Material referido. 3 especímenes (SCBUCN-10178 a -10180).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).



FIGURA 4.12. Gastrópodos fósiles (Caenogastropoda: Neogastropoda: Buccinoidea, Olivoidea) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) *Aeneator? cleryanus* (SCBUCN-5860), Lomas del Sauce, Plioceno. (2) *Nassarius* sp. (SCBUCN-10178), Los Clarines, Pleistoceno. (3) *Felicioliva peruviana* (SCBUCN-10019), Los Clarines, Plioceno. Barra de escala gris = 1 cm; barra de escala negra = 5 mm.

Superfamilia OLIVOIDEA Latreille

Familia OLIVIDAE Latreille

Género *Felicioliva* Petuch y Berschauer

Felicioliva peruviana (Lamarck)

Fig. 4.12.3

Material referido. 16 especímenes (SCBUCN-5845 a -5848, -6149, -6150, -10009 a -10012, -10014 a -10019).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Plioceno).

Superfamilia MURICOIDEA Rafinesque

Familia MURICIDAE Rafinesque

Género *Acanthina* Fischer von Waldheim

Acanthina unicornis (Bruguière)

Fig. 4.13.1

Material referido. 5 especímenes (SCBUCN-6148, -10013, -10020 a -10022)

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Plioceno).

Género *Chorus* Gray

Chorus giganteus (Lesson)

Fig. 4.13.2

Material referido. 15 especímenes (SCBUCN-9900 a -9910, -10003, -10004, -10023, -10024)

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Chorus blainvillei[†] (d'Orbigny)

Fig. 4.13.3

Material referido. 6 especímenes (SCBUCN-6124, -6129, -6146, -6154, -6162, -10025).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Plioceno).

Chorus doliaris[†] (Philippi)

Fig. 4.13.4

Material referido. 15 especímenes (SCBUCN-5837, -5838, -6073 a -6075, -6140, -6141, -6144, -6147).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

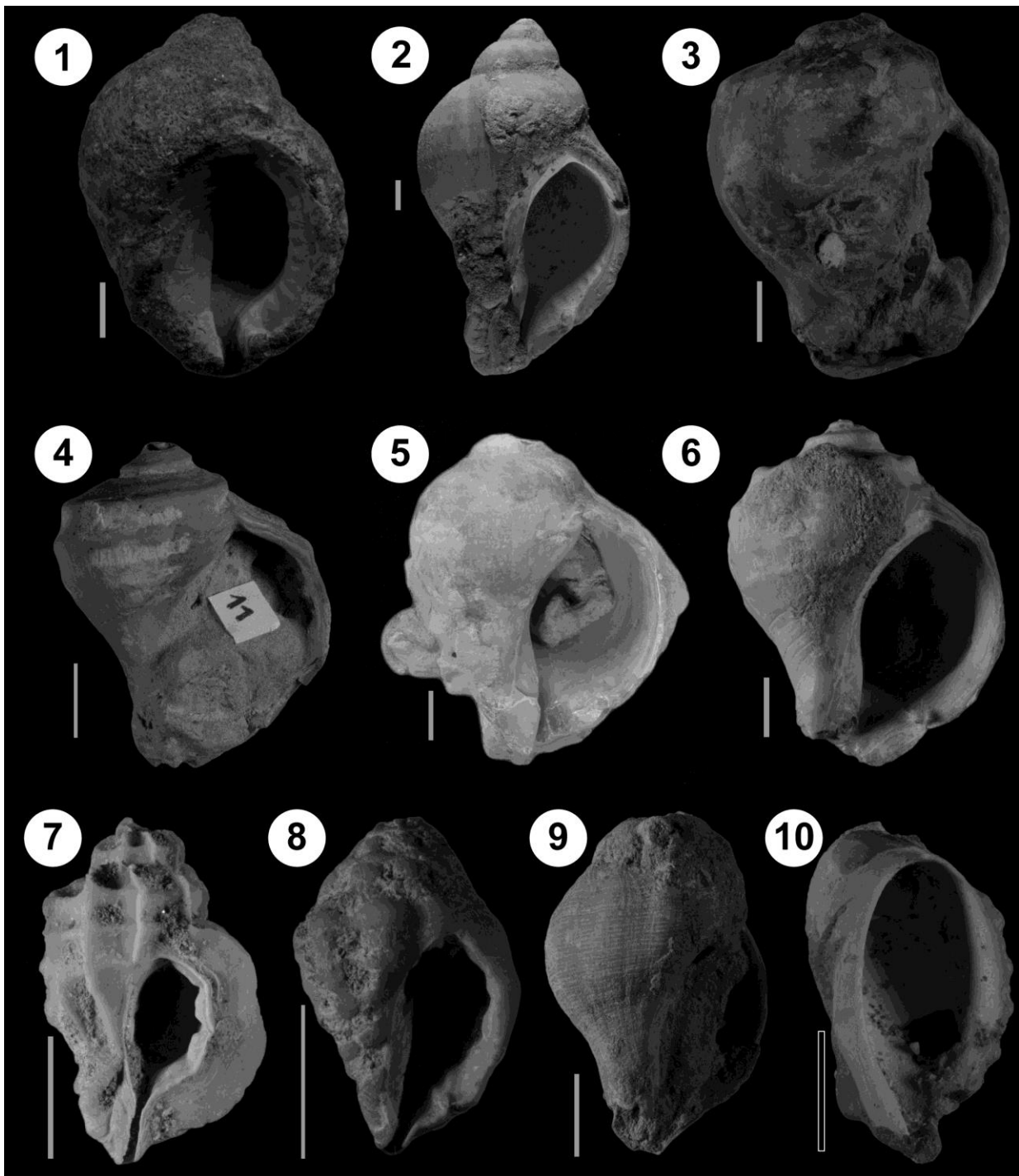


FIGURA 4.13. Gastrópodos fósiles (Caenogastropoda: Neogastropoda: Muricoidea) del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) *Acanthina unicornis* (SCBUCN-10021), Los Clarines, Plioceno. (2) *Chorus giganteus* (SCBUCN-9910), Los Clarines, Pleistoceno. (3) *Chorus blainvillei* (SCBUCN-6146), Lomas del Sauce, Plioceno. (4) *Chorus doliaris* (SCBUCN-5837), Lomas del Sauce, Plioceno. (5) *Chorus grandis* (SCBUCN-6130), Lomas del Sauce, Plioceno. (6) *Chorus* cf. *covacevichi* (SCBUCN-10026), Los Clarines, Plioceno. (7) *Crassilabrum crassilabrum* (SCBUCN-10177), Los Clarines, Pleistoceno. (8) *Herminespina mirabilis* (SCBUCN-10188), Los Clarines, Plioceno. (9) *Herminespina philippii* (SCBUCN-10185), Los Clarines, Plioceno. (10) *Concholepas concholepas* (SCBUCN-10194), Los Clarines, Pleistoceno. Barra de escala gris = 1 cm; barra de escala negra = 5 mm.

Chorus grandis[†] (Philippi)

Fig. 4.13.5

Material referido. 5 especímenes (SCBUCN-5839 a -5841, -6130, -6145).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Chorus cf. covacevichi[†] DeVries

Fig. 4.13.6

Material referido. 2 especímenes (SCBUCN-10026, -10190)

Localidad y Edad. Los Clarines (Plioceno).

Chorus spp.

Material referido. 11 especímenes (SCBUCN-6131, -6161, -10005 a -10008, -10027, -10028, -10191 a -10193)

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno), Los Clarines (Pleistoceno).

Género *Crassilabrum* Jousseaume

Crassilabrum crassilabrum (Sowerby)

Fig. 4.13.7

Material referido. 8 especímenes (SCBUCN-10173 a -10177).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Género *Hermineospina*[†] DeVries y Vermeij

Hermineospina mirabilis[†] (Möricke)

Fig. 4.13.8

Material referido. 1 espécimen (SCBUCN-10188).

Localidad y Edad. Los Clarines (Plioceno).

Hermineospina philippii[†] (Möricke)

Fig. 4.13.9

Material referido. 12 especímenes (SCBUCN-10181 a -10189, -10198, -10199).

Localidad y Edad. Los Clarines (Plioceno).

Género *Concholepas* Lamarck

Concholepas concholepas (Bruguière)

Fig. 4.13.10

Material referido. 3 especímenes (SCBUCN-10032 a -10033, -10194).

Localidad y Edad. Los Clarines (Pleistoceno).

Peces condriccios

A continuación se presentan las piezas dentales de condriccios fósiles recuperadas desde sedimentos pliocénicos en la localidad de Lomas del Sauce. Una síntesis de los taxa identificados y sus abundancias relativas se presenta en la Tabla 4.4 y en la Figura 4.14.

TABLA 4.4. Diversidad taxonómica de los condriccios fósiles recuperados en Lomas del Sauce. Las categorías de abundancia relativa son: (++) dominante, más de 20%; (+) común, entre 5% y 20%; (-) raro, menor a 5%; (n.o.) ausente o no observado.

Familia	Género / Especie	Abundancia relativa
Hexanchidae	<i>Hexanchus griseus</i>	-
Pristiophoridae	<i>Pristiophorus</i> sp.	+
Squatinaidae	<i>Squatina</i> sp.	-
Heterodontidae	<i>Heterodontus</i> ex gr. <i>francisci</i>	++
Lamnidae	<i>Carcharodon carcharias</i>	+
Lamnidae	<i>Isurus oxyrinchus</i>	-
Triakidae	<i>Galeorhinus galeus</i>	+
Dasyatidae	<i>Dasyatis</i> sp.	-
Myliobatidae	<i>Myliobatis</i> sp.	+

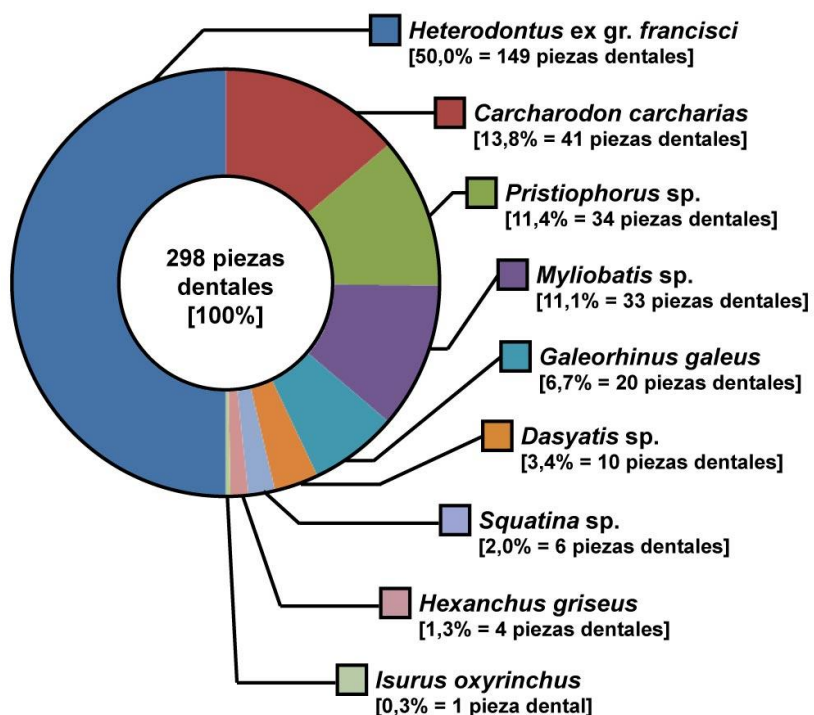


FIGURA 4.14. Abundancias relativas de los condriccios fósiles recuperados en Lomas del Sauce, Plioceno de Coquimbo.

Clase CHONDRICHTHYES Huxley
Orden HEXANCHIFORMES Buen
Familia HEXANCHIDAE Gray
Género *Hexanchus* Rafinesque

Hexanchus griseus (Bonaterre)

Fig. 4.15.1

Material referido. 4 piezas dentales (SGOPV 15500/122-123).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Orden PRISTIOPHORIFORMES Berg
Familia PRISTIOPHORIDAE Bleeker
Género *Pristiophorus* Müller y Henle

Pristiophorus sp.

Fig. 4.15.2

Material referido. 34 piezas dentales (SGOPV 15500/118 a 121, /124, /125, /127, /328, /341, /347 a /349, /357; SCBUCN-6191, -6667 a -6673, -6686).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Orden SQUATINIFORMES Buen
Familia SQUATINIDAE Bonaparte
Género *Squatina* Dumeril

Squatina sp.

Fig. 4.15.3

Material referido. 6 piezas dentales (SCBUCN-6192).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Orden HETERODONTIFORMES Berg
Familia HETERODONTIDAE Gray
Género *Heterodontus* Blainville

Heterodontus ex gr. francisci (Girard)

Fig. 4.15.4

Material referido. 149 piezas dentales (SCBUCN-6193, -6649 a -6660).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

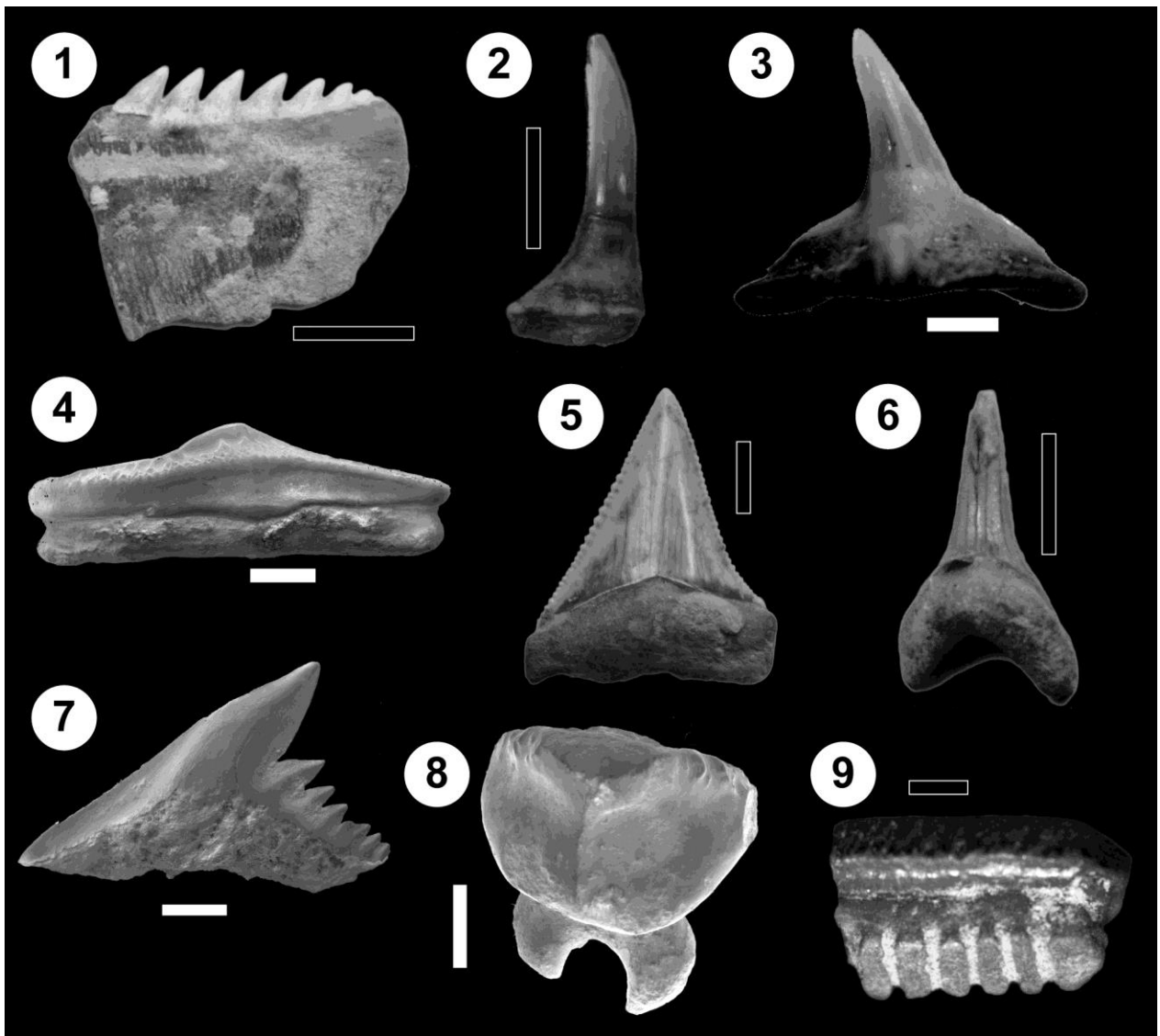


FIGURA 4.15. Condriictios fósiles del Plioceno de Coquimbo, reportados en este trabajo. (1) *Hexanchus griseus* (SGOPV 15500/122), Lomas del Sauce, Plioceno. (2) *Pristiophorus* sp. (SGOPV 15500/347), Lomas del Sauce, Plioceno. (3) *Squatina* sp. (SCBUCN-6192), Lomas del Sauce, Plioceno. (4) *Heterodontus* ex gr. *francisci* (SCBUCN-6655), Lomas del Sauce, Plioceno. (5) *Carcharodon carcharias* (SGOPV 15500/108), Lomas del Sauce, Plioceno. (6) *Isurus oxyrinchus* (SGOPV 15500/145), Lomas del Sauce, Plioceno. (7) *Galeorhinus galeus* (SCBUCN-6679), Lomas del Sauce, Plioceno. (8) *Dasyatis* sp. (SCBUCN-6663/2), Lomas del Sauce, Plioceno. (9) *Myliobatis* sp. (SCBUCN-6662), Lomas del Sauce, Plioceno. Barra de escala blanca = 1 mm; barra de escala negra = 1 cm.

Orden LAMNIFORMES Berg

Familia LAMNIDAE Müller y Henle

Género *Carcharodon* Müller y Henle

Carcharodon carcharias (Linnaeus)

Fig. 4.15.5

Material referido. 41 piezas dentales (SGOPV 15500/8, /28, /107 a 116, /131, /133-143, /146, /316 a 327, /329, /350, /363; SCBUCN-6194).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Género *Isurus* Rafinesque

Isurus oxyrinchus Rafinesque

Fig. 4.15.6

Material referido. 1 pieza dental (SGOPV 15500/145).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Orden CARCHARHINIFORMES Compagno

Familia TRIAKIDAE Gray

Género *Galeorhinus* Blainville

Galeorhinus galeus (Linnaeus)

Fig. 4.15.7

Material referido. 20 piezas dentales (SCBUCN-6195, -6674 a -6680).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Orden MYLIOBATIFORMES Compagno

Familia DASYATIDAE Jordan

Género *Dasyatis* Rafinesque

Dasyatis sp.

Fig. 4.15.8

Material referido. 10 piezas dentales (SCBUCN-6196, -6663/1 a /3).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

Familia MYLIOBATIDAE Bonaparte

Género *Myliobatis* Cuvier

Myliobatis sp.

Fig. 4.15.9

Material referido. 33 piezas dentales (SCBUCN-6197, -6662, -6663/4, -6665, -6666).

Localidad y Edad. Lomas del Sauce (Plioceno).

4.4.2. Condiciones paleoambientales representadas por los ensambles

A continuación se presentan los resultados del análisis de preferencias ambientales de los taxa que conforman los ensambles, realizado con el fin de evaluar las condiciones paleoambientales bajo las cuales se generaron las concentraciones fosilíferas. Los análisis fueron efectuados sobre

los ensambles de peces condricios y moluscos recuperados en el Plioceno de Lomas del Sauce (con edad estimada en el Piacenziano temprano, ~3,35 Ma) y sobre los conjuntos de foraminíferos y moluscos recuperados desde el Pleistoceno de Los Clarines (con edad estimada en el Calabriano terminal – Chibaniano, ~0,83-0,33 Ma).

Temperatura superficial del mar (SST) en el Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo

La temperatura es un factor relevante en el rendimiento y la distribución de las especies marinas, tanto en moluscos (Camacho, 2007) como en foraminíferos (Alegret, 2004) y en peces, especialmente los ectotérmicos (e.g., López, 1963; Compagno *et al.*, 2005; Sinclair *et al.*, 2016; Luongo y Lowe, 2018). En las Figuras 4.16 a 4.19 se ilustran los rangos de tolerancia asociados a las especies y géneros identificados en el Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo, de acuerdo a la modelación realizada mediante la vinculación de los registros de ocurrencia de los taxa con capas de información oceanográfica. En la Tabla 4.5 se presentan los intervalos de temperatura estimados para cada ensamble, a partir de la intersección de los rangos de tolerancia. Asimismo, se presentan también las estimaciones realizadas a partir del método por función de transferencia (ecuación 1 en sección 4.2.2).

Las reconstrucciones realizadas a partir del ensamble de peces condricios sugieren aguas templadas-cálidas para la costa de Coquimbo durante el Plioceno medio (Fig. 4.16; Tabla 4.5). Mediante el método de la función de transferencia, se obtiene una SST de $19,2 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$. Este valor cae en la zona central del intervalo obtenido a partir de la intersección de los rangos de tolerancia de las especies, el cual entrega una estimación amplia que va desde $12,3^{\circ}\text{C}$ a $27,3^{\circ}\text{C}$. Dicho intervalo viene dado por los límites de tolerancia de las especies americanas de *Heterodontus* ex gr. *francisci*, el taxón más abundante del ensamble. El intervalo es aún más amplio al aplicar el método a nivel genérico, entregando valores que van desde los $10,3^{\circ}\text{C}$ (límite inferior para el género *Heterodontus*) a los $28,1^{\circ}\text{C}$ (límite superior para el género *Galeorhinus*).

Estimaciones análogas se pueden establecer para el Pleistoceno de Los Clarines, a partir de los foraminíferos bentónicos recuperados desde muestras de sedimento (Fig. 4.17; Tabla 4.5). En este caso, la SST obtenida mediante función de transferencia es de $14,3 \pm 3,3^{\circ}\text{C}$, mientras que la intersección de rangos de tolerancia nuevamente entrega un intervalo amplio, de $5,8^{\circ}\text{C}$ a $21,3^{\circ}\text{C}$.

Para el caso de los moluscos, sólo es posible establecer estimaciones mediante la intersección de los rangos de tolerancia, ya que al no realizarse muestreos sistemáticos no se pudo obtener un cálculo preciso de las abundancias relativas de los taxa, insumo necesario para la aplicación de la función de transferencia. Lo que sí se logró fue estimar, de forma semi-cuantitativa, dichas abundancias relativas mediante datos de campo, dividiendo los taxa en las tres categorías principales: dominante (>20%), común (5 a 20%) y raro (<5%). En este caso, la cantidad de taxa identificados permite obtener un rango relativamente acotado de SST para el conjunto.

TABLA 4.5. Resumen de las temperaturas oceánicas superficiales (SST) obtenidas para el Plioceno de Lomas del Sauce (arriba) y el Pleistoceno de Los Clarines (abajo) en Coquimbo. Se presenta el rango obtenido para cada método y grupo taxonómico. “N.A.”: No aplica (cálculo no realizado para el grupo taxonómico en cuestión). El método de la intersección de los rangos de tolerancia se aplicó de forma diferenciada a nivel genérico y específico, considerando la totalidad de los registros de ocurrencia para cada taxón. En la columna de la derecha se intersectan los rangos calculados para los distintos grupos, obteniendo así un rango representativo para todo el conjunto. El método de la función de transferencia, se aplicó sobre el taxón de nivel más bajo posible (género o especie), para peces condrictios en Lomas del Sauce y foraminíferos en Los Clarines.

	Método \ Grupo	Condrictios		Foraminíferos		Moluscos		SST estimada
		Géneros	Especies	Géneros	Especies	Géneros	Especies	
PLIOCENO	Intersección de rangos de tolerancia	10,3–28,1°C	12,3–27,3°C	N.A.	N.A.	14,5–18,8°C	11,4–18,7°C	16,6 ± 2,1°C (14,5–18,7°C)
	Función de transferencia	19,2 ± 0,2°C		N.A.		N.A.		19,2 ± 0,2°C (19,0–19,4°C)
PLEISTOCENO	Intersección de rangos de tolerancia	N.A.	N.A.	-1,6–29,3°C	5,8–21,3°C	12,7–18,8°C	11,6–15,4°C	14,1 ± 1,4°C (12,7–15,4°C)
	Función de transferencia	N.A.		14,3 ± 3,3°C		N.A.		14,3 ± 3,3°C (10,9–17,6°C)

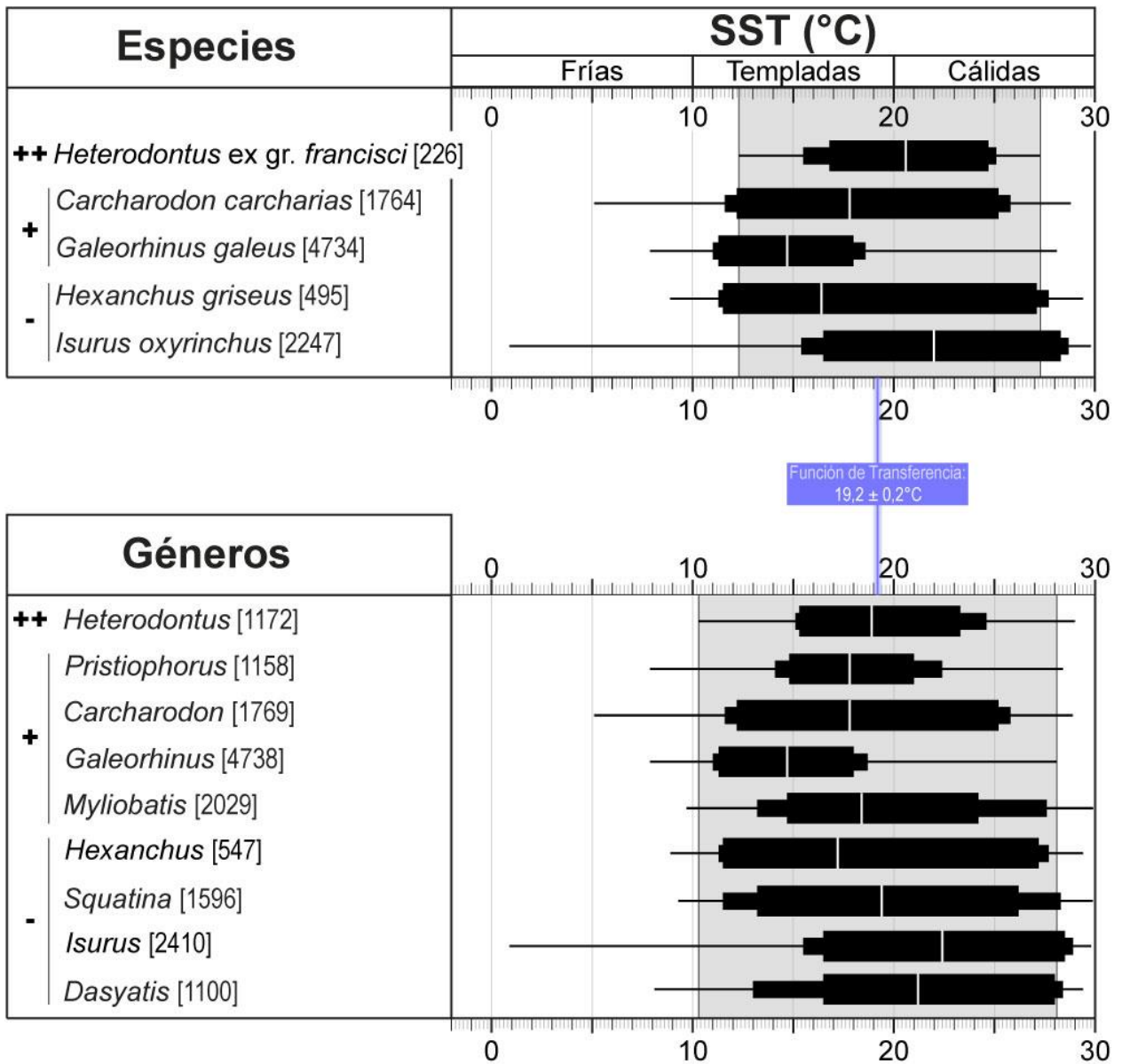


FIGURA 4.16. Temperatura superficial del mar (SST) asociada a los taxa de peces condriictios identificados en Lomas del Sauce (Plioceno de Coquimbo). Las barras horizontales delgadas indican el rango de tolerancia calculado a partir del total de los registros globales para el taxón; las barras medianas, para el 90% de los registros (percentiles 5 al 95); las barras gruesas, para el 80% de los registros (percentiles 10 al 90). Las líneas blancas verticales representan el promedio de las temperaturas para cada taxón. A la izquierda, se indican las abundancias relativas de los taxa en el ensamble: (++) dominante, (+) común, y (-) raro. Entre paréntesis de corchetes, el número de registros globales para cada taxón ('n'). Para la intersección de los rangos de tolerancia (área gris), sólo se consideran los taxa con 'n' \geq 30. La zona azulada, ubicada entre el cuadro superior y el inferior, indica el intervalo obtenido a partir del uso de la función de transferencia en la ecuación Eq.1.

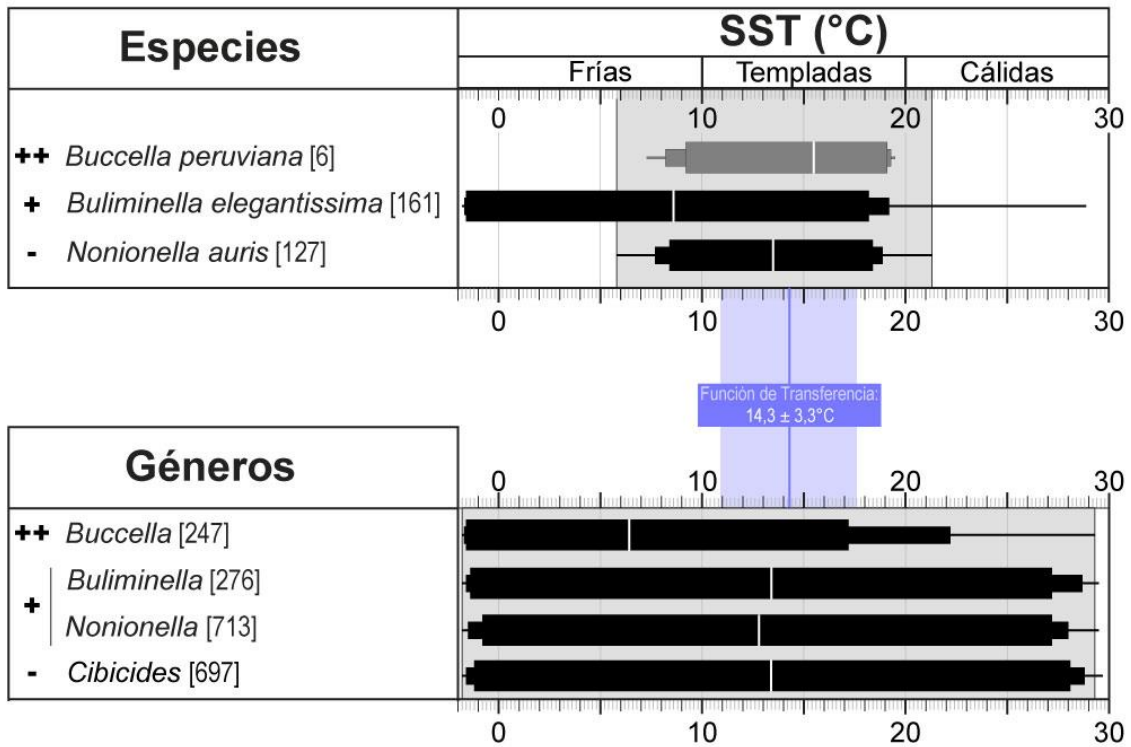


FIGURA 4.17. Temperatura superficial del mar (SST) asociada a los taxa de foraminíferos bentónicos identificados en el Pleistoceno de Los Clarines. Las barras horizontales delgadas indican el rango de tolerancia calculado a partir del total de los registros globales para el taxón; las barras medianas, para el 90% de los registros (percentiles 5 al 95); las barras gruesas, para el 80% de los registros (percentiles 10 al 90). Las líneas blancas verticales representan el promedio de las temperaturas para cada taxón. A la izquierda, se indican las abundancias relativas de los taxa en el ensamble: (++) dominante, (+) común, y (-) raro. Entre paréntesis de corchetes, el número de registros globales para cada taxón ('n'). Para la intersección de los rangos de tolerancia (área gris), sólo se consideran los taxa con 'n' ≥ 30 (barras horizontales negras). La zona azulada, ubicada entre el cuadro superior y el inferior, indica el intervalo obtenido a partir del uso de la función de transferencia en la ecuación Eq.1.

Mediante la intersección de los rangos de tolerancia, el ensamble de moluscos del Plioceno de Lomas del Sauce sugiere un intervalo de SST entre 14,5°C y 18,7°C (Fig. 4.18; Tabla 4.5). El ensamble de moluscos del Pleistoceno, en tanto, sugiere un rango de 12,7°C y 15,4°C (Fig. 4.19; Tabla 4.5).

En la Tabla 4.5 se sintetizan los resultados obtenidos mediante los distintos métodos para la estimación de las SST en el Plioceno y el Pleistoceno de Coquimbo. En general, se puede observar que las estimaciones varían con cada método, especialmente en el caso del Plioceno, donde no existe una convergencia entre la SST sugerida por la función de transferencia en peces condriictios (19,2±0,2°C) y el rango obtenido a partir de la intersección de los rangos de tolerancia de los moluscos (14,5–18,7°C). Esto podría deberse a múltiples causas. Una de ellas guarda relación con el significado de las SST estimadas por cada método. El método de la función de transferencia pondera las SST medias de los distintos taxa por sus respectivas abundancias relativas, para obtener así una temperatura representativa para el nicho ecológico. Ésta representaría una estimación puntual de la temperatura media del ambiente, promediada en

el intervalo de tiempo durante el cual se acumuló el ensamble. Como se ha discutido en la sección 3.5, las facies *FbmS* (desde donde extrajeron los ensambles del Plioceno analizados en este capítulo) se habrían generado por la acumulación gradual de organismos en el fondo marino durante periodos de baja o nula sedimentación (concentración del tipo *within-habitat time-averaged assemblage*, en el sentido de [Kidwell, 1998](#)). Los ensambles fosilíferos en este tipo de concentraciones reflejan una promediación temporal (mezcla de fósiles de distintas edades), dentro de una ventana de tiempo que en ambientes costeros varía en el orden de 1 a 10^3 años ([Kidwell y Bosence, 1991](#)). Así, la estimación de $19,2^{\circ}\text{C}$ dada por la función de transferencia entrega una buena idea de la SST media en el intervalo de tiempo representado en el ensamble, pero no es capaz de reflejar las variaciones que pudieron haber existido dentro de dicho lapso. En el caso del método de la intersección de los rangos de tolerancia de las especies, éste entrega el rango de SST dentro del cual podrían coexistir los taxa del ensamble. Esto representa una limitación en el caso del ensamble del Plioceno, dado que no necesariamente todos los taxa que lo componen coexistieron en el mismo momento, en cuyo caso el “rango permitido” de SST pudo haber sido mayor que lo expresado por el método. Suponiendo que la región experimentó fases cálidas y fases frías durante el periodo de tiempo en que se acumularon las concentraciones fosilíferas, el límite superior de $18,7^{\circ}\text{C}$ representaría la temperatura media más alta que pudo haber alcanzado el ambiente durante la fase más fría, y el límite inferior de $14,5^{\circ}\text{C}$ representaría la temperatura media más baja posible para la fase más cálida. En este sentido, el método de la intersección de rangos de tolerancia presenta limitaciones para la estimación de una SST puntual, pero puede aportar información que complementa aquella entregada por el método de la función de transferencia.

A pesar de las diferencias entre los métodos y las limitaciones del análisis, una mirada a la Tabla 4.5 permite obtener una idea general sobre las SST en el Plioceno y el Pleistoceno de Coquimbo. En ambos métodos las SST obtenidas para el Pleistoceno son significativamente más bajas que aquellas obtenidas para el Plioceno. El método de la función de transferencia sugiere que en el Plioceno la SST promedio era $4,9 \pm 3,3^{\circ}\text{C}$ más cálida que en el Pleistoceno, considerando la diferencia entre las SST medias y la propagación de los errores estimados para un I.C. 95% (última columna en la Tabla 4.5). El método de la intersección de los rangos de tolerancia sugiere una diferencia de $2,6 \pm 2,5^{\circ}\text{C}$, considerando la diferencia entre los puntos medios de los intervalos obtenidos y la propagación de los errores estimados para el intervalo completo (última columna en la Tabla 4.5). Futuros análisis de los datos utilizando diferentes aproximaciones estadísticas y nuevos modelos predictivos podrían contribuir a precisar las estimaciones y reducir las incertezas.

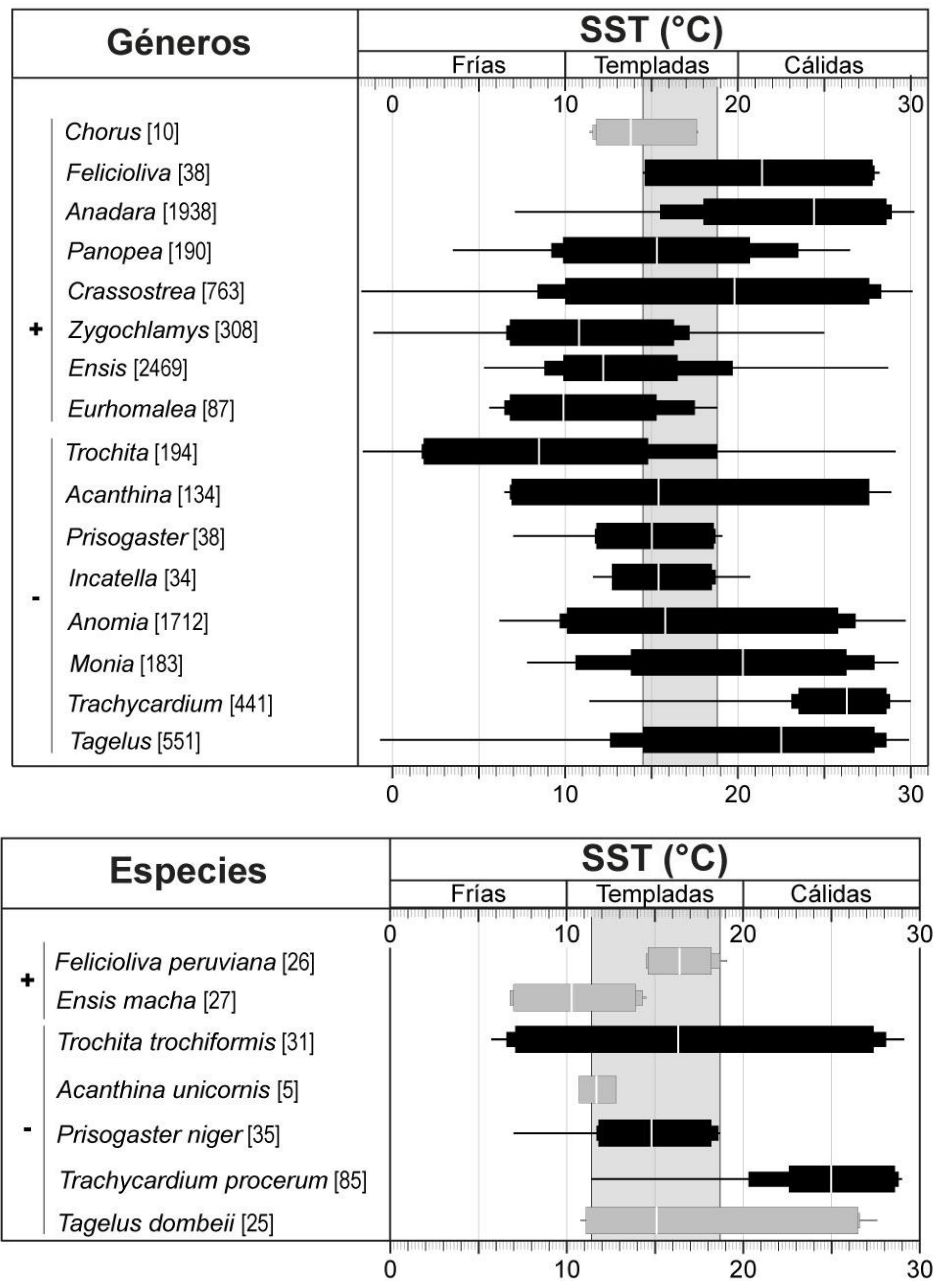


FIGURA 4.18. Temperatura superficial del mar (SST) asociada a los géneros (arriba) y especies (abajo) de moluscos identificados en Lomas del Sauce (Plioceno de Coquimbo). Las barras horizontales delgadas indican el rango de tolerancia calculado a partir del total de los registros globales para el taxón; las barras medianas, para el 90% de los registros (percentiles 5 al 95); las barras gruesas, para el 80% de los registros (percentiles 10 al 90). Las líneas blancas verticales representan el promedio de las temperaturas para cada taxón. A la izquierda, se indican las abundancias relativas de los taxa en el ensamble: (++) dominante, (+) común, y (-) raro. Entre paréntesis de corchetes, el número de registros globales para cada taxón ('n'). Para la intersección de los rangos de tolerancia (área gris), sólo se consideran los taxa con 'n' \geq 30 (barras horizontales negras).

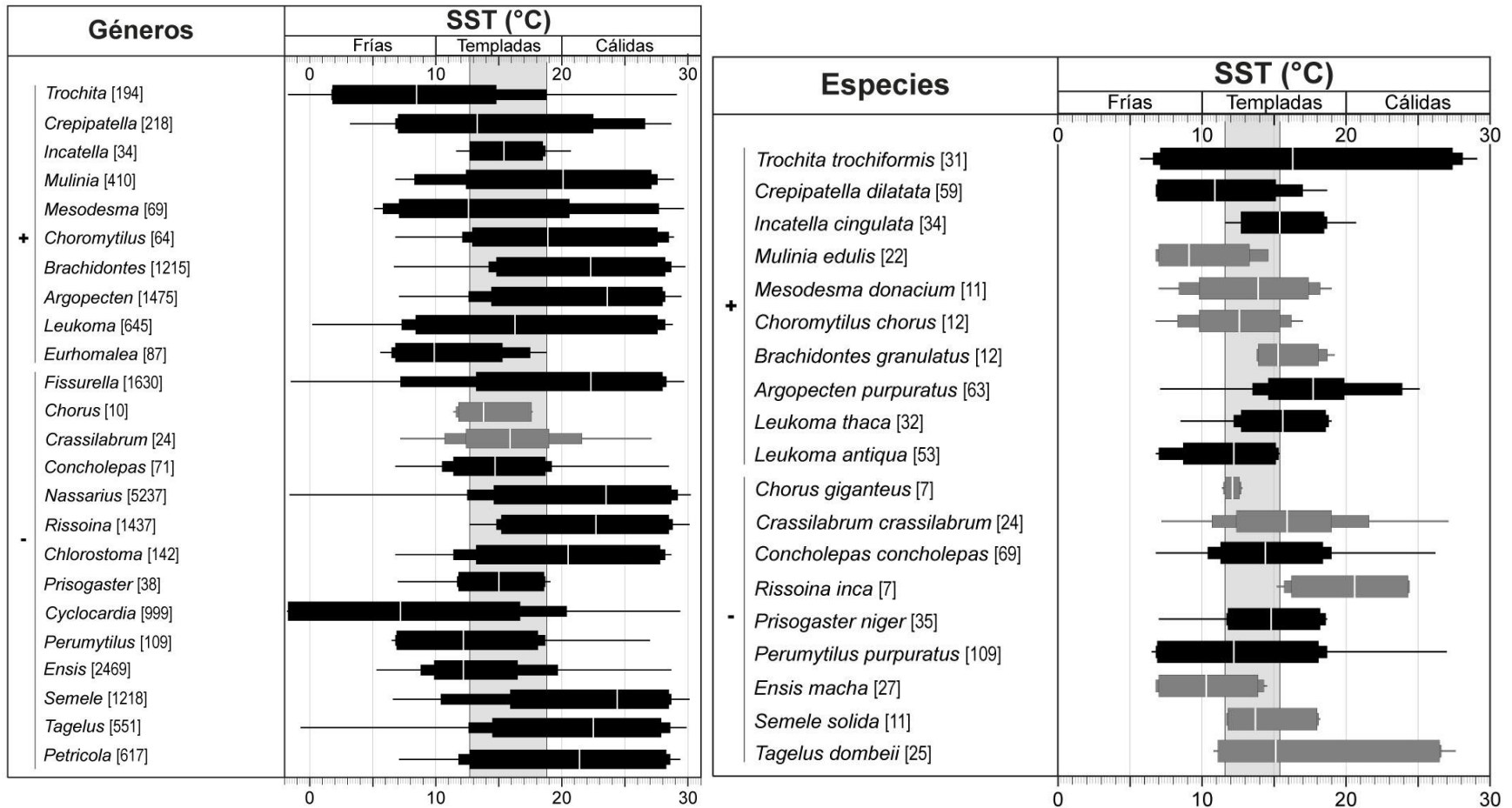


FIGURA 4.19. Temperatura superficial del mar (SST) asociada a los géneros (izquierda) y especies (derecha) de moluscos identificados en el Pleistoceno de Los Clarines. Las barras horizontales delgadas indican el rango de tolerancia calculado a partir del total de los registros globales para el taxón; las barras medianas, para el 90% de los registros (percentiles 5 al 95); las barras gruesas, para el 80% de los registros (percentiles 10 al 90). Las líneas blancas verticales representan el promedio de las temperaturas para cada taxón. A la izquierda, se indican las abundancias relativas de los taxa en el ensamble: (++) dominante, (+) común, y (-) raro. Entre paréntesis de corchetes, el número de registros globales para cada taxón ('n'). Para la intersección de los rangos de tolerancia (área gris), sólo se consideran los taxa con 'n' ≥ 30 (barras horizontales negras).

Salinidad de las aguas en el Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo

La composición taxonómica de las comunidades de foraminíferos bentónicos puede variar en ambientes de distintas salinidades, según muestra el diagrama ternario de la Figura 4.20, basado en la estructura de la pared de las conchas. Así, la proporción entre foraminíferos bentónicos de conchas calcíticas hialinas (subórdenes Rotalliina, Spirillina, Lagenina y Robertinina), aporcelanadas (suborden Miliolina) y aglutinadas (suborden Textulariina) pueden dar una idea de la salinidad del medio y, con ello, de los distintos tipos de ambientes que podrían estar representados en el ensamble (Murray, 1991; Alegret, 2004).

En el caso del ensamble de foraminíferos bentónicos recuperado del Pleistoceno de Los Clarines, éste se encuentra conformado en un 100% por especímenes de pared calcítica hialina (órdenes Buliminida y Rotaliida). Este tipo de asociaciones puede darse en prácticamente todos los ambientes marinos y costeros, excepto en lagunas costeras y plataformas carbonatadas donde se esperaría un mayor número de foraminíferos aporcelanados. En general, este último tipo de foraminíferos son más abundantes en plataformas y ambientes arrecifales someros, especialmente en latitudes bajas a medias, donde se dan condiciones hipersalinas; mientras que los foraminíferos aglutinados son más abundantes en ambientes marinos marginales hiposalinos, y también en profundidades por debajo de la línea de compensación del carbonato de calcio (LCCC). Los foraminíferos de pared calcárea hialina, como los que se observan en el Pleistoceno de Los Clarines, se encuentran en ambientes de salinidad intermedia por encima de la LCCC, como por ejemplo en la plataforma (Camacho, 2007). Asimismo, este tipo de salinidades puede darse en ambientes costeros con bajos aportes de agua dulce del continente.

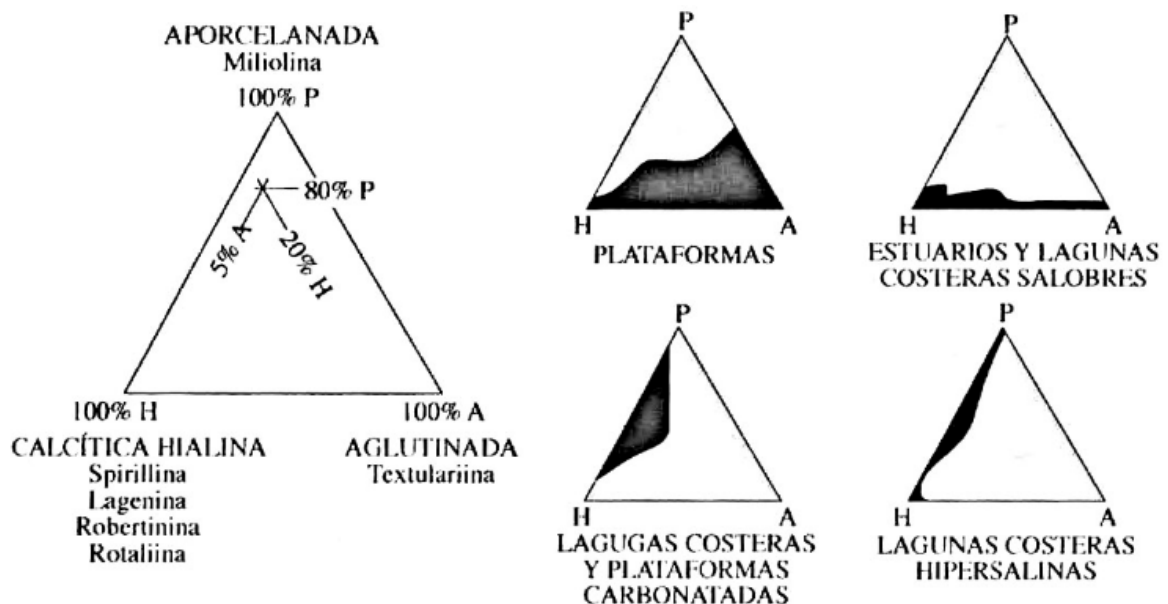


FIGURA 4.20. Representación de una asociación de foraminíferos bentónicos en un diagrama ternario. Medios de diferentes salinidades aparecen indicados en color negro. Extraído de Alegret (2004).

Un análisis actualista considerando el rango de tolerancia de las especies del ensamble y/o sus congéneres vivos entrega información congruente con relación a la salinidad del medio en el cual habrían habitado estos organismos. Aplicando el método de la función de transferencia, se obtiene una salinidad superficial de $34,3 \pm 0,4\text{‰}$ (Fig. 4.21; Tabla 4.6), característica de ambientes euhalinos como los que se observan actualmente en zonas costeras de la región (Talley, 2002; Silva *et al.*, 2009). El intervalo obtenido a partir de la intersección de los rangos de tolerancia de los foraminíferos bentónicos identificados es de $33,7\text{‰}$ a $35,7\text{‰}$ (Fig. 4.21; Tabla 4.6); mientras que el intervalo sugerido por los ensamblajes de moluscos varía entre $33,2\text{‰}$ y $35,0\text{‰}$ (Fig. 4.22; Tabla 4.6).

En el caso del Plioceno, la función de transferencia aplicada sobre el ensamble de peces condriictios entrega una salinidad de $34,5 \pm 0,1\text{‰}$ (Fig. 4.23; Tabla 4.6), un promedio ponderado apenas superior al obtenido para el Pleistoceno a partir de los foraminíferos bentónicos. Considerando el error asociado a este último (del orden de $0,4\text{‰}$), la diferencia entre ambos se considera poco significativa. Por otro lado, la intersección de los rangos de tolerancia de los peces condriictios entrega un intervalo amplio entre $31,8\text{‰}$ y $35,7\text{‰}$. En el caso de los moluscos (Fig. 4.24; Tabla 4.6), el conjunto sugiere un intervalo de salinidades de entre $33,7\text{‰}$ y $35,0\text{‰}$.

En síntesis, al contrario de lo ocurrido en el análisis de SST, en el análisis para la salinidad los resultados no permiten dilucidar diferencias significativas entre los rangos obtenidos para el Plioceno y el Pleistoceno en Coquimbo. Si bien las funciones de transferencia sugieren una leve diferencia de $+0,2\text{‰}$ entre ambas épocas, ésta se encuentra contenida dentro del rango de error asociado al método ($\pm 0,4\text{‰}$). Por otro lado, la intersección de los rangos de tolerancia de los taxa entrega el mismo resultado para ambos ensamblajes: un intervalo amplio de salinidades permitidas, que varía entre $33,7\text{‰}$ y $35,0\text{‰}$ (Tabla 4.6). Lo anterior indicaría que tanto las comunidades del Plioceno como las del Pleistoceno presentan una significativa tolerancia a las variaciones de salinidad.

TABLA 4.6. Resumen de las salinidades obtenidas para el Plioceno de Lomas del Sauce (arriba) y el Pleistoceno de Los Clarines (abajo) en Coquimbo. Se presenta el rango obtenido para cada método y grupo taxonómico. “N.A.”: No aplica (cálculo no realizado para el grupo taxonómico en cuestión). El método de la intersección de los rangos de tolerancia se aplicó de forma diferenciada a nivel genérico y específico, considerando la totalidad de los registros de ocurrencia para cada taxón. En la columna de la derecha se intersectan los rangos calculados para los distintos grupos, obteniendo así un rango representativo para todo el conjunto. El método de la función de transferencia, se aplicó sobre el taxón de nivel más bajo posible (género o especie), para peces condictios en Lomas del Sauce y foraminíferos en Los Clarines.

	Grupo taxonómico → Método ↓	Condictios		Foraminíferos		Moluscos		Salinidad estimada
		Géneros	Especies	Géneros	Especies	Géneros	Especies	
PLIOCENO	Intersección de rangos de tolerancia	31,8–38,4‰	30,4–35,7‰	N.A.	N.A.	33,7–35,0‰	33,2–35,0‰	34,4 ± 0,7‰ (33,7–35,0‰)
	Función de transferencia	34,5 ± 0,1‰		N.A.		N.A.		34,5 ± 0,1‰ (34,5–34,6‰)
PLEISTOCENO	Intersección de rangos de tolerancia	n.a.	n.a.	15,6–37,9‰	33,7–35,7‰	32,9–35,0‰	33,2–35,0‰	34,4 ± 0,7‰ (33,7–35,0‰)
	Función de transferencia	n.a.		34,3 ± 0,4‰		n.a.		34,3 ± 0,4‰ (33,9–34,7‰)

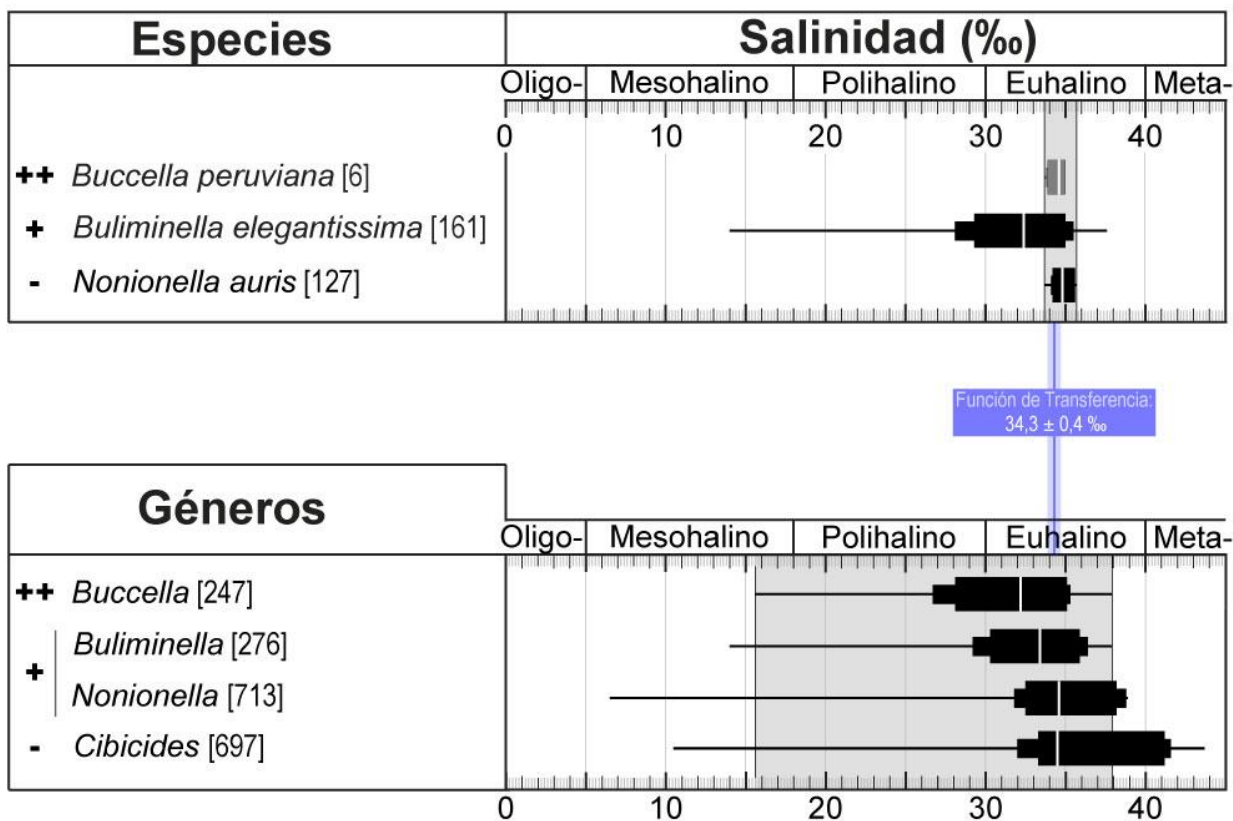


FIGURA 4.21. Salinidad (en partes por mil, ‰) asociada a los géneros (abajo) y especies (arriba) de foraminíferos bentónicos identificados en el Pleistoceno de Los Clarines. Las barras horizontales delgadas indican el rango de tolerancia calculado a partir del total de los registros globales para el taxón; las barras medianas, para el 90% de los registros (percentiles 5 al 95); las barras gruesas, para el 80% de los registros (percentiles 10 al 90). Las líneas blancas verticales representan el promedio de las salinidades para cada taxón. A la izquierda, se indican las abundancias relativas de los taxa en el ensamble: (++) dominante, (+) común, y (-) raro. Entre paréntesis de corchetes, el número de registros globales para cada taxón ('n'). Para la intersección de los rangos de tolerancia (área gris), sólo se consideran los taxa con 'n' ≥ 30 (barras horizontales negras). La zona azulada, ubicada entre el cuadro superior y el inferior, indica el intervalo obtenido a partir del uso de la función de transferencia en la ecuación Eq.1.

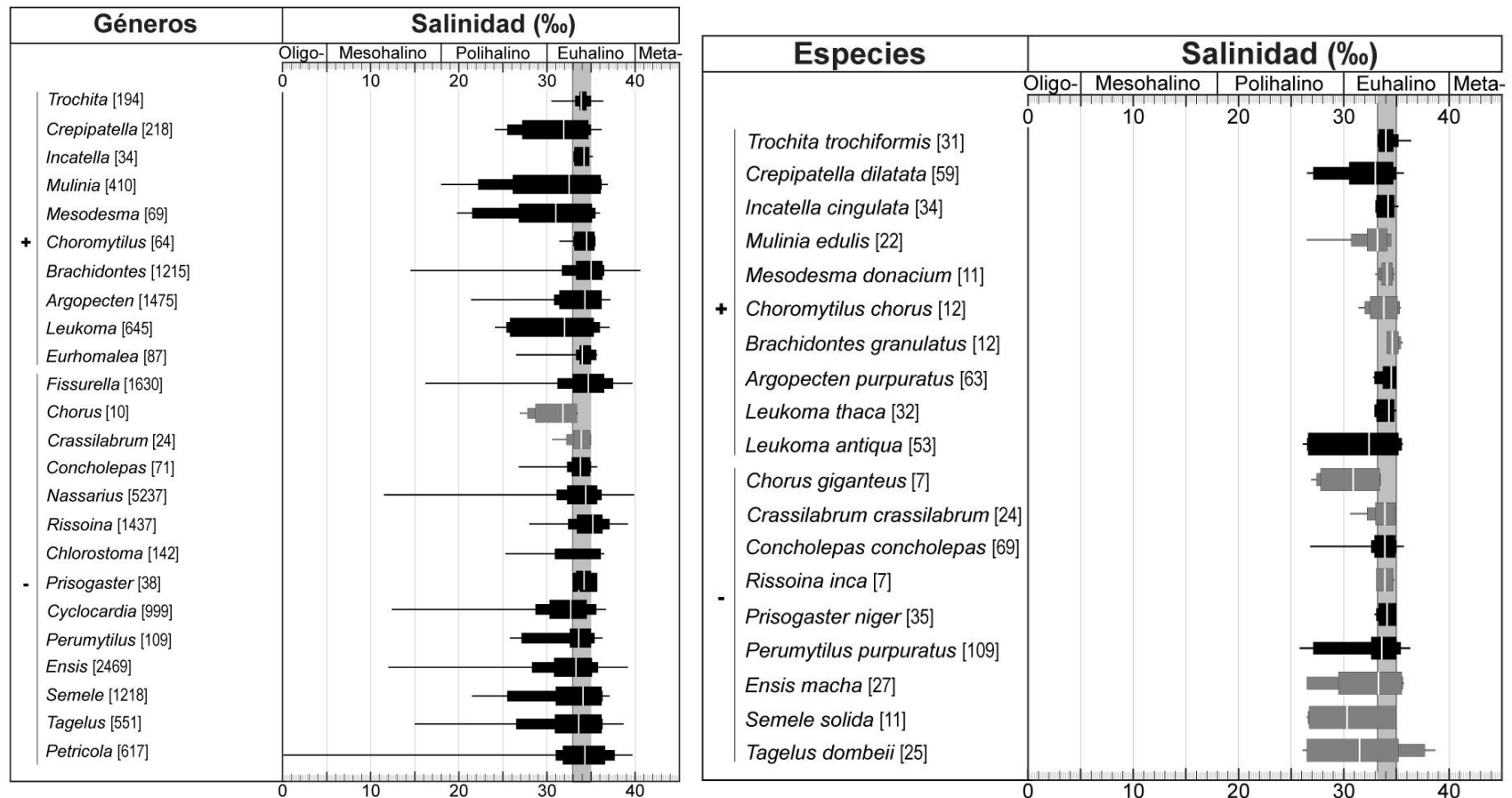


FIGURA 4.22. Salinidad (en partes por mil, ‰) asociada a los géneros (izquierda) y especies (derecha) de moluscos identificados en el Pleistoceno de Los Clarines. Las barras horizontales delgadas indican el rango de tolerancia calculado a partir del total de los registros globales para el taxón; las barras medianas, para el 90% de los registros (percentiles 5 al 95); las barras gruesas, para el 80% de los registros (percentiles 10 al 90). Las líneas blancas verticales representan el promedio de las salinidades para cada taxón. A la izquierda, se indican las abundancias relativas de los taxa en el ensamble: (++) dominante, (+) común, y (-) raro. Entre paréntesis de corchetes, el número de registros globales para cada taxón ('n'). Para la intersección de los rangos de tolerancia (área gris), sólo se consideran los taxa con 'n' ≥ 30 (barras horizontales negras).

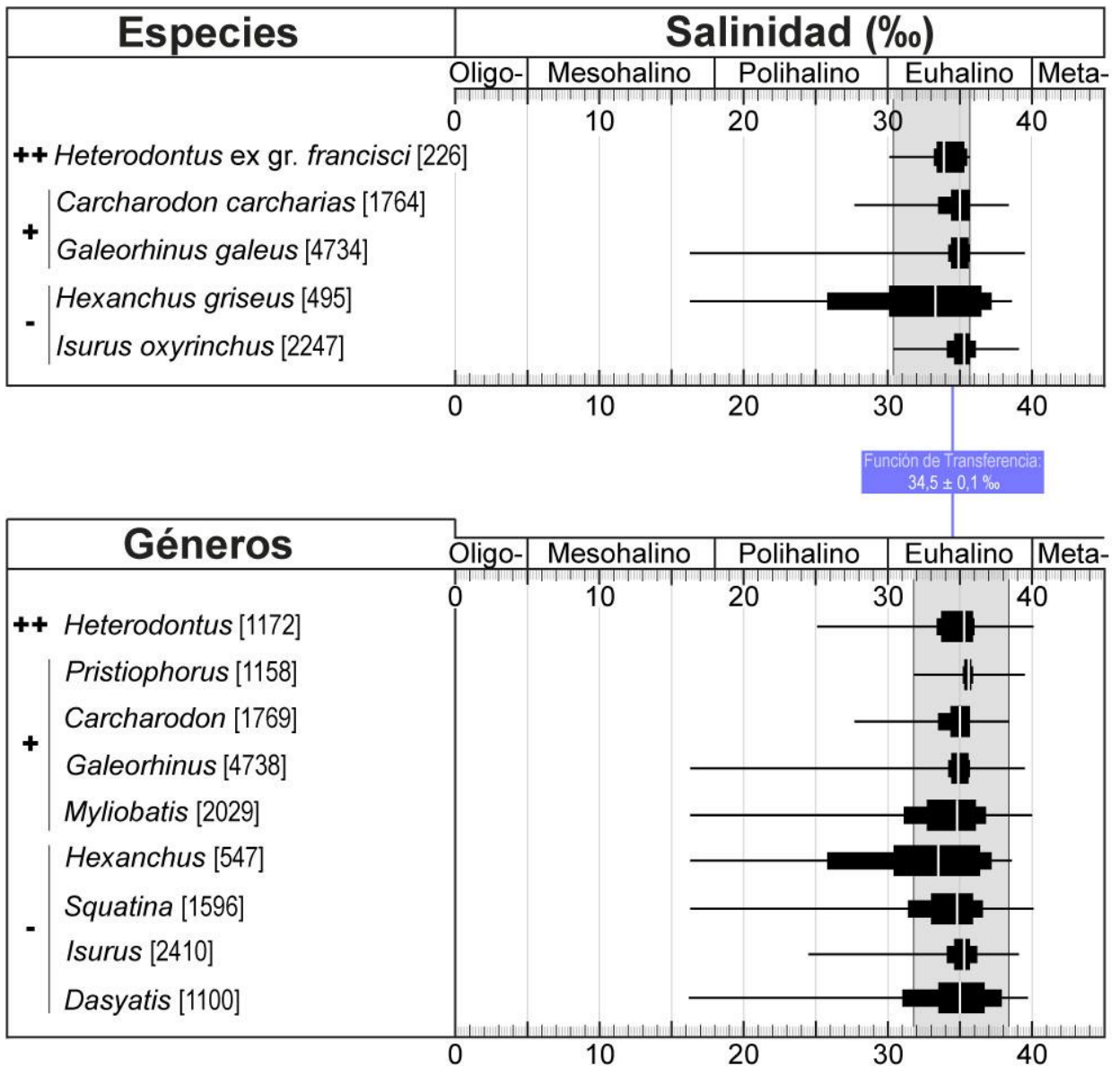


FIGURA 4.23. Salinidad (en partes por mil, ‰) asociada a los géneros (abajo) y especies (arriba) de peces condriktios identificados en Lomas del Sauce (Plioceno de Coquimbo). Las barras horizontales delgadas indican el rango de tolerancia calculado a partir del total de los registros globales para el taxón; las barras medianas, para el 90% de los registros (percentiles 5 al 95); las barras gruesas, para el 80% de los registros (percentiles 10 al 90). Las líneas blancas verticales representan el promedio de las salinidades para cada taxón. A la izquierda, se indican las abundancias relativas de los taxa en el ensamble: (++) dominante, (+) común, y (-) raro. Entre paréntesis de corchetes, el número de registros globales para cada taxón ('n'). Para la intersección de los rangos de tolerancia (área gris), sólo se consideran los taxa con 'n' ≥ 30 (barras horizontales negras). La zona azulada, ubicada entre el cuadro superior y el inferior, indica el intervalo obtenido a partir del uso de la función de transferencia en la ecuación Eq.1.

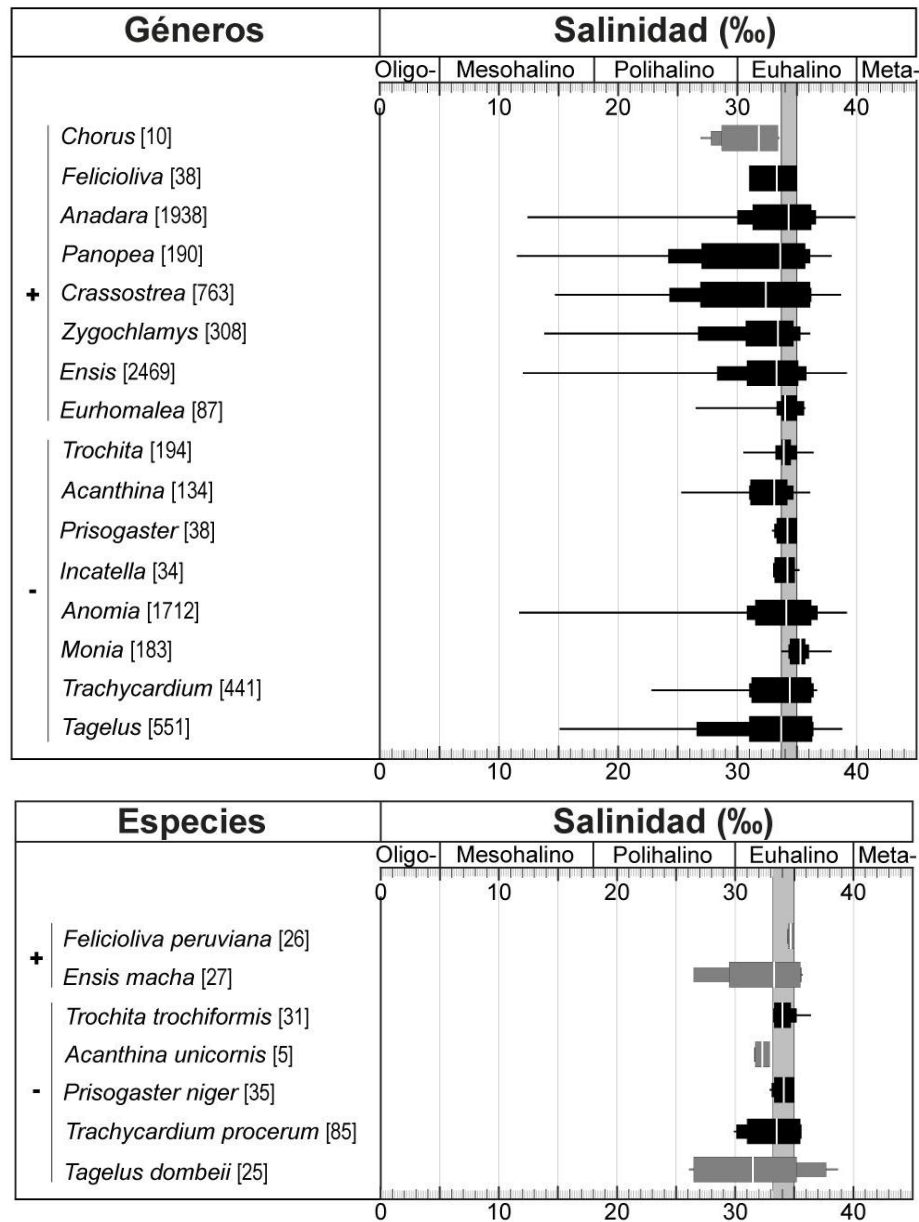


FIGURA 4.24. Salinidad (en partes por mil, ‰) asociada a los géneros (arriba) y especies (abajo) de moluscos identificados en Lomas del Sauce (Plioceno de Coquimbo). Las barras horizontales delgadas indican el rango de tolerancia calculado a partir del total de los registros globales para el taxón; las barras medianas, para el 90% de los registros (percentiles 5 al 95); las barras gruesas, para el 80% de los registros (percentiles 10 al 90). Las líneas blancas verticales representan el promedio de las salinidades para cada taxón. A la izquierda, se indican las abundancias relativas de los taxa en el ensamble: (++) dominante, (+) común, y (-) raro. Entre paréntesis de corchetes, el número de registros globales para cada taxón ('n'). Para la intersección de los rangos de tolerancia (área gris), sólo se consideran los taxa con 'n' ≥ 30 (barras horizontales negras).

4.5. DISCUSIÓN

4.5.1. Taxonomía de los sedimentos fosilíferos del Plioceno y Pleistoceno de Coquimbo

Los ensambles de moluscos fósiles del Plioceno y Pleistoceno reportados en este trabajo muestran diferencias significativas en su composición taxonómica, pero no así en su riqueza, siendo ambos conjuntos diversos. Se reconoció un total de 41 géneros: 16 de ellos procedentes de los sedimentos del Plioceno, 16 recolectados desde el Pleistoceno, y 9 géneros (*Trochita*, *Crepipatella*, *Chorus*, *Chlorostoma*, *Prisogaster*, *Incatella*, *Ensis*, *Tagelus* y *Eurhomalea*) encontrados tanto en el Plioceno como en el Pleistoceno. Esto corresponde a sólo un 22% de géneros comunes entre ambos ensambles, lo cual concuerda con la extendida idea de que un importante recambio faunístico habría ocurrido en la región durante la transición del Plioceno-Pleistoceno (e.g., Herm, 1969; DeVries, 2001; Tsuchi, 2002; Rivadeneira y Marquet, 2007; Chávez *et al.*, 2007; Valenzuela-Toro *et al.*, 2013; Villafaña y Rivadeneira, 2014, 2018).

En los conjuntos del Pleistoceno se observa un dominio de faunas que habitan actualmente en las latitudes medias del Océano Pacífico suroriental. Entre los moluscos del Plioceno, en cambio, más de un tercio de los géneros reconocidos ya no tienen presencia en dicha región, ya sea porque fueron extirpados de ella (*Anomia*, *Monia*, *Anadara*, *Trachycardium*, *Panopea*, *Crassostrea*, *Tellina*, *Neverita*) o porque fueron del todo extintos (*Herminessina*).

Entre los moluscos del Plioceno, destaca la presencia de los gastrópodos *Trochita trochiformis*, *Prisogaster niger* y *Crepipatella dilatata*, especies bien conocidas en sedimentos cuaternarios de la costa Pacífico sudamericana, pero con escaso registro en el Neógeno. Los materiales aquí reportados constituyen su primera ocurrencia para el registro fósil del Plioceno de Coquimbo, confirmando la idea de que estas especies habrían ya estado presentes en la costa Pacífico durante el Neógeno tardío, tal como sugieren recientes estudios para el Plioceno de La Cueva, Bahía Inglesa, Mejillones, y el sur de Perú (e.g., Walsh y Hume, 2001; Ragaini *et al.*, 2008; Nielsen, 2013). Entre los moluscos del Pleistoceno, los géneros *Rissoina* y *Cirsotrema* también constituirían ocurrencias inéditas en el registro fósil de la región.

Con relación a los ensambles de peces condriictios del Plioceno, éstos están constituidos por piezas dentales pertenecientes a nueve géneros, de los cuales cuatro (*Squatina*, *Heterodontus*, *Galeorhinus* y *Dasyatis*) son reportados por primera vez para la Formación Coquimbo. Similar a lo observado entre los moluscos del Plioceno, casi la mitad de los géneros reconocidos (*Pristiophorus*, *Heterodontus*, *Carcharodon* y *Dasyatis*) corresponden a formas que fueron extirpadas de las latitudes medias del Pacífico suroriental.

En el ensamble de foraminíferos del Pleistoceno, todos los géneros identificados (*Buccella*, *Buliminella*, *Nonionella* y *Cibicides*) registran ocurrencias holocénicas a actuales en la costa de Chile (e.g., Figueroa *et al.*, 2005; Fonseca, 2018). Con relación al registro fósil, en la región de Coquimbo, *Buliminella elegantissima* y *Nonionella auris* habían sido previamente reportadas en

el Plioceno y Pleistoceno de Tongoy y Carrizalillo (López, 1965; Le Roux *et al.*, 2005), mientras que los géneros *Buccella* y *Cibicides* constituyen las primeras ocurrencias reportadas.

4.5.2. Recambio faunístico en el contexto de la transición climática del Plioceno-Pleistoceno en el Océano Pacífico suroriental

Como se ha visto en la sección 4.4.2, los análisis de preferencias ambientales de los taxa sugieren una disminución de $\sim 2,6^{\circ}\text{C}$ (según el método de los rangos de tolerancia) a $\sim 4,9^{\circ}\text{C}$ (según la función de transferencia) en la temperatura superficial del mar entre el Piacenziano temprano ($\sim 3,35$ Ma, edad de los ensamblajes pliocénicos) y el Calabriano tardío-Chibaniano ($\sim 0,83$ - $0,33$ Ma, edad de los ensamblajes pleistocénicos).

Tal conclusión se alinearía con el hecho de que muchos de los taxa que conforman los ensamblajes del Plioceno de Coquimbo hoy se encuentran extirpados de la región (sección 4.5.1), pero aún existen en regiones más septentrionales de la costa Pacífico sudamericana. Un ejemplo es el del tiburón cornudo *Heterodontus*, que –como se propuso en el marco de la presente investigación– fue progresivamente eliminado de la costa chilena en el transcurso del Neógeno al Cuaternario (Cap. 5; Partarrieu *et al.*, 2018). Al igual que éste, se ha postulado una extirpación de diversos organismos marinos en la región (e.g., Rivadeneira y Marquet, 2007; Kiel y Nielsen, 2010; Villafaña y Rivadeneira, 2014) durante el evento de recambio faunístico que se produjo a lo largo de la transición del Plioceno-Pleistoceno. A continuación se discute el contexto paleoclimático en el cual estas extinciones locales tuvieron lugar, y el aporte de los ensamblajes fósiles de Coquimbo para la determinación de la temporalidad con la cual se desarrolló el mencionado recambio.

Las evidencias reportadas en la literatura científica, a través de proxies independientes, sugieren que durante el Plioceno medio existía un clima global más cálido, con temperaturas *ca.* 3°C más cálidas que en la actualidad (e.g., Ravelo *et al.*, 2004; Lawrence *et al.*, 2006; Haywood *et al.*, 2009), casquetes polares reducidos (Haywood y Valdes, 2004) y un nivel eustático más elevado (e.g., Dowsett y Cronin, 1990; Hardenbol *et al.*, 1998; Miller, 2009; De Boer *et al.*, 2010).

Este clima más cálido se ve reflejado en las elevadas concentraciones de CO_2 en la atmósfera que habían predominado durante esa época (Beerling y Royer, 2011). Estimaciones para el Piacenziano medio sugieren que las concentraciones de CO_2 eran similares a las de la actual crisis climática, con niveles de pCO_2 un 35% por encima de los niveles pre-industriales (Raymo *et al.*, 1996). Estas condiciones habrían tenido un efecto sobre las temperaturas oceánicas a nivel global, y explicarían, en particular, las anomalías de SST observadas para el Piacenziano medio en el Océano Pacífico suroriental, las cuales –según distintos proxies micropaleontológicos– serían mayores a $+2^{\circ}\text{C}$ para toda la región (Haywood *et al.*, 2009). Estas anomalías positivas en la temperatura superficial de las aguas concuerda con la evidencia micropaleontológica recogida frente a las costas de Chile (e.g., Martínez-Pardo, 1990; Krebs *et al.*, 1992; Padilla y Elgueta, 1992). Además, dichas condiciones parecen haber predominado también en otras zonas costeras subtropicales que en la actualidad albergan corrientes oceánicas frías (e.g., California, África

suroriental). Por ejemplo, en el sistema de Benguela, frente a las costas del suroeste africano, las SST promedio superaban los 23°C durante el Plioceno, lo que constituye un contraste importante frente a las actuales SST de ~ 16°C (Marlow *et al.*, 2000; Etourneau *et al.*, 2009). En el margen de California, en tanto, las SST promedio se mantuvieron entre los 22°C y los 25°C durante todo el Plioceno (Dekens *et al.*, 2007).

El clima cálido del Plioceno habría llegado a su fin durante un episodio de enfriamiento climático global que se habría producido entre el Plioceno y el Pleistoceno temprano (e.g., Zachos *et al.*, 2001; Ravelo *et al.*, 2004; Wara *et al.*, 2005; Lawrence *et al.*, 2006). La transición del Plioceno-Pleistoceno no habría ocurrido como respuesta a un único evento sino que se habría producido de manera gradual, a través de distintos pulsos gatillados por procesos regionales específicos. Mediante diversos registros climáticos en latitudes altas, subtropicales y tropicales, se han identificado tres marcados pulsos de enfriamiento durante esta transición: uno en el Zancleano, otro en el Piacenziano tardío-Gelasiano temprano, y otro en torno al límite Gelasiano-Calabriano (e.g., Billups *et al.*, 1999; Haug *et al.*, 2001; Ravelo *et al.*, 2004). Estos dos últimos pulsos se encuentran contenidos en el intervalo representado, en la presente investigación, por la disconformidad erosiva que separa a las series del Plioceno (con faunas de aguas templadas-cálidas) y del Pleistoceno (con asociaciones de aguas templadas-frías).

El primer pulso de transición, ocurrido en el Zancleano, ha sido inferido a partir de los registros en latitudes tropicales y no parece haber ocasionado un efecto inmediato en las latitudes intermedias y altas (e.g., Billups *et al.*, 1999; Haug *et al.*, 2001; Ravelo *et al.*, 2004). Sin embargo, es posible que haya establecido condiciones favorables para los cambios que se observarían en dichas latitudes durante los pulsos posteriores, al generar una intensificación en la circulación termohalina como consecuencia del cierre del paso marítimo centroamericano (*Central American Seaway*, CAS), que conectaba los océanos Pacífico y Atlántico (Billups *et al.*, 1998; Haug y Tiedemann, 1998; Steph *et al.*, 2010).

El segundo pulso de transición climática, durante el Piacenziano-Gelasiano (3.0 Ma – 2.4 Ma), se manifiesta en los registros de las latitudes altas con una disminución en la temperatura de las aguas profundas (Ravelo *et al.*, 2004) y un aumento en los volúmenes de hielo globales (Ruddiman y Raymo, 1988; Haug *et al.*, 1999; Ravelo *et al.*, 2004). En el contexto de una circulación termohalina ya intensificada, este enfriamiento de las aguas profundas tuvo una marcada influencia en las condiciones oceanográficas de las zonas de surgencia costera en latitudes intermedias. Así se refleja en los registros frente a California (Ravelo *et al.*, 2004) y en aquellas regiones influenciadas por los monzones de Asia (Clemens *et al.*, 1996) y África (Tiedemann *et al.*, 1994). En el sistema de Benguela (análogo africano al sistema de Humboldt en Sudamérica), se ha visto que las SST comenzaron a disminuir en este periodo (Marlow *et al.*, 2000). Esto se condice con un aumento en las condiciones de aridez en esa región (DeMenocal, 1995), fenómeno que se encuentra vinculado con la surgencia de aguas frías en la costa (Hartley y Chong, 2002). En el sistema de Humboldt, en tanto, los centros de surgencia habrían experimentado una notable expansión desde Perú hacia el sur (Ibaraki, 1997). La surgencia

costera también se habría establecido con fuerza en California y en las zonas tropicales del Pacífico oriental, aunque las aguas en dichas regiones aún permanecerían relativamente cálidas (Dekens *et al.*, 2007).

El tercer pulso de la transición climática, en torno al límite Gelasiano-Calabriano (2,0 Ma – 1.5 Ma), puede ser identificado en los registros de latitudes tropicales y subtropicales, y se caracteriza por una intensificación del gradiente hidrográfico a lo ancho del Pacífico. El desarrollo de este gradiente habría estado vinculado a la intensificación de la circulación de Walker, celda atmosférica que hoy en día constituye un rasgo permanente del Pacífico tropical (Ravelo *et al.*, 2004; Wara *et al.*, 2005). Esto produjo una serie de cambios en las latitudes subtropicales, tales como nuevos pulsos de aridización en África hace 1.7 Ma (DeMenocal, 1995), y un aumento de la estacionalidad y un debilitamiento de la surgencia costera frente a las costas de California, lo que ha sido atribuido a reducciones estacionales en la estratificación oceánica superficial. La intensificación de la circulación de Walker habría marcado la transición entre un clima con predominio de las condiciones de ‘El Niño’ hacia el establecimiento del actual sistema climático ENSO (*El Niño Southern Oscillation*) (Wara *et al.*, 2005; Ravelo *et al.*, 2004, 2006).

En la costa Pacífico sudamericana, estos cambios climáticos y oceanográficos habrían producido efectos significativos en las comunidades bióticas marinas. En Chile, numerosas evidencias de extinción y recambio faunístico han sido reportadas en la transición del Plioceno al Pleistoceno. Entre éstos destacan los cambios en diversidad y composición de las faunas de moluscos fósiles (e.g., Philippi, 1887; Herm, 1969; DeVries, 2001; Tsuchi, 2002; Rivadeneira y Marquet, 2007; Rivadeneira y Nielsen, 2017), la desaparición local de especies y géneros de peces condricios (e.g., Cione *et al.*, 2007; Carrillo-Briceño *et al.*, 2013; Staig *et al.*, 2015; Villafaña y Rivadeneira, 2014, 2018) y pulsos de extinción en mamíferos acuáticos (e.g., Valenzuela-Toro *et al.*, 2013; Amson *et al.*, 2015) y aves costeras (e.g., Chávez *et al.*, 2007). La temporalidad con la cual habrían ocurrido los recambios faunísticos del Plio-Pleistoceno en la costa Pacífico de Chile aún no está del todo resuelta, aunque la mayor parte de los autores ubican estos eventos en diferentes momentos entre el Piacenziano y el Calabriano. Parte importante de estos cambios han sido atribuidos al enfriamiento de las aguas durante la mencionada transición climática.

La extinción del perezoso acuático *Thalassocnus*, que aparece por última vez en el Plioceno superior de Horcón, ha sido atribuida a su inhabilidad para adaptarse al mencionado enfriamiento de las aguas (Amson *et al.*, 2015; De los Arcos *et al.*, 2017). Lo mismo ocurre con la extinción local de los tiburones del género *Carcharias*, que se habría producido en torno al Piacenziano (Cione *et al.*, 2007). La evolución acelerada en la bioserie *Turritella cingulatiformis* – *cingulata* en el norte de Chile desde hace 3 Ma, fue también interpretada como respuesta al enfriamiento (Tsuchi, 2002). La drástica disminución en la biodiversidad costera durante el Pleistoceno fue atribuida, en general, al enfriamiento de las aguas de surgencia y al consecuente colapso en las cadenas tróficas (Villafaña y Rivadeneira, 2014). Herm (1969) postuló que esta disminución de la biodiversidad habría tenido lugar a comienzos del Pleistoceno, sin embargo, sus asignaciones

cronoestratigráficas fueron cuestionadas en estudios posteriores (e.g., [Naranjo y Paskoff, 1980](#); [Guzmán et al., 2000](#)), sugiriéndose que aquellas localidades atribuidas por él al Pleistoceno inferior corresponderían en verdad al Plioceno superior. Por último, con base en evidencia micropaleontológica, [Martínez-Pardo \(1990\)](#) identificó un episodio de enfriamiento durante el Gelasiano temprano, indicando que éste se habría manifestado en aguas superficiales sólo en las latitudes altas, mientras que en las latitudes medias y bajas se habría encontrado restringido principalmente a las zonas de aguas intermedias y profundas.

Las asociaciones fosilíferas del Plioceno de Coquimbo, estudiadas en la presente investigación, apoyan la idea de SST más cálidas para la región durante el Piacenziano temprano. Los materiales fósiles han sido datados en $3,35 \pm 0,45$ Ma (LDS en Cap.3), y –como se ha visto en el presente capítulo– éstos sugieren una disminución significativa de las SST entre el Piacenziano y el Chibaniano (de $\sim 2,6^{\circ}\text{C}$ según método de rangos de tolerancia, y de $\sim 4,9^{\circ}\text{C}$ según la función de transferencia). Esto apoyaría la idea de un enfriamiento de las aguas durante la transición del Plioceno-Pleistoceno. El momento en el cual pudo haberse producido este cambio puede ser constreñido atendiendo al marco cronoestratigráfico que se ha desarrollado para las sucesiones sedimentarias marinas en Coquimbo (Fig. 3.22). En dicho contexto, el evento de recambio faunístico entre las faunas del Plioceno y el Pleistoceno se encuentra marcado por una disconformidad erosiva que separa a ambas series y que se habría desarrollado durante el Plioceno tardío-Pleistoceno temprano ($\sim 3,00$ - $1,15$ Ma; Cap. 3). Esta superficie de erosión constituye el techo de los depósitos del Piacenziano, los cuales contienen conjuntos dominados por géneros como los reconocidos en el Plioceno de Lomas del Sauce (e.g., *Crassostrea*, *Zygochlamys*, *Anomia*); y la base de los depósitos del Calabriano, donde se observa una total ausencia de las formas pliocénicas, siendo éstos reemplazados por asociaciones pleistocénicas como las que se reportan en el sitio de Los Clarines (e.g., *Incatella cingulata*, *Crassilabrum crassilabrum*, *Mulinia edulis*, *Leukoma* spp.). Por lo tanto, el hiato estratigráfico representado entre ambas series se correspondería con el momento en el cual ocurrieron los cambios más significativos en las comunidades bióticas marinas en Coquimbo.

Con relación a la salinidad superficial, los modelos climáticos sugerirían que ésta debió ser menor en Coquimbo durante el Plioceno que durante el Pleistoceno: el reducido gradiente hidrográfico que existía a lo ancho del Pacífico durante el Plioceno, con una ausente o débil circulación de Walker, habría generado en la región un predominio de condiciones atmosféricas y oceanográficas como las que hoy se observan durante el fenómeno de ‘El Niño’ ([Ravelo et al., 2004](#); [Wara et al., 2005](#)), en el cual aguas más cálidas, pobres en nutrientes y menos salinas son transportadas a la zona de la costa por las ondas Kelvin ([Arntz et al., 2006](#)). Además, como se ha visto en la sección 2.3.3, durante el Piacenziano temprano recién comenzaba el último pulso de aridización en el norte de Chile (e.g., [Chong, 1988](#); [Evenstar et al., 2009](#); [Amundson et al., 2012](#)), por lo que en ese tiempo la región habría experimentado mayores precipitaciones que durante el Chibaniano, cuando dichas condiciones ya estaban establecidas. Dado que la tasa de precipitación es un factor de primer orden en la salinidad del agua del mar ([Talley, 2002](#)), y considerando que una mayor precipitación habría generado mayores aportes de agua dulce desde

el continente, esta condición también favorecería la idea de una menor salinidad para la región durante el Plioceno. Los análisis realizados sobre los ensambles fósiles en Coquimbo, sin embargo, no permiten corroborar esta hipótesis. Tanto los conjuntos del Piacenziano como los del Chibaniano muestran tolerancia a un extenso rango de salinidades, que varía entre 33,7‰ y 35,0‰, según sugiere la intersección de los rangos de tolerancia de los distintos taxa que conforman los ensambles. Cualquier variación que hubiese ocurrido dentro de ese rango no sería develada por el análisis. Puede concebirse la magnitud de este intervalo notando que, en la actualidad, la salinidad superficial en casi toda la costa Pacífico sudamericana (entre los 51°S y los 10°S aprox.) varía entre dichos límites (Silva *et al.*, 2009). Considerando la amplia tolerancia que, tanto los conjuntos del Piacenziano como los del Chibaniano, manifiestan a las variaciones de salinidad, es posible concluir que dichas variaciones -de haber existido- no habrían ejercido un control de primer orden en el recambio faunístico del Plioceno-Pleistoceno en la región.

4.6. CONCLUSIÓN

Las notables diferencias taxonómicas entre las asociaciones fósiles del Plioceno y el Pleistoceno de Coquimbo apoyan la idea de que un recambio faunístico generalizado afectó a las comunidades bióticas marinas durante aquellas épocas. En los conjuntos del Pleistoceno dominan las mismas faunas que habitan actualmente en las latitudes medias del Océano Pacífico suroriental; mientras que en los ensambles del Plioceno, entre un tercio y la mitad de los géneros reconocidos ya no tienen presencia en dicha región, ya sea porque fueron extirpados de ella o porque fueron del todo extintos.

La temporalidad y el ritmo con el que ocurrió el recambio faunístico en los ecosistemas marinos del Océano Pacífico suroriental no se encuentran lo suficientemente constreñidos, lo cual dificulta la evaluación de los procesos climáticos y oceanográficos que pudieron haber ejercido un control sobre dicho reemplazo. Esto se debe, en parte, a que la cronoestratigrafía de las localidades de proveniencia de los fósiles aún no se encuentra del todo resuelta. En Coquimbo, la caracterización bio- y cronoestratigráfica de las series sedimentarias marinas llevada a cabo durante esta investigación, sugiere que, si bien el recambio de las faunas pudo haberse desarrollado de forma gradual, éste no se habría producido de forma generalizada antes de los 3,35 Ma (edad de los ensambles pliocénicos analizados en el presente capítulo), y que su expresión más significativa se habría ya manifestado en algún momento entre los 3 y los 1,15 Ma (edad de la disconformidad erosiva que separa a las series del Plioceno y el Pleistoceno). Este lapso coincide con dos pulsos de transición climática reportados en la literatura científica: uno ocurrido en el Piacenziano-Gelasiano, que conllevó a la disminución en la temperatura de las aguas profundas en las latitudes altas y, consecuentemente, en las zonas de surgencia del sistema de Humboldt; y otro en el Gelasiano-Calabriano, que generó una intensificación de la circulación de Walker en el Océano Pacífico, estableciendo el actual sistema climático ENSO.

Las reconstrucciones paleoambientales llevadas a cabo a partir de los ensambles fósiles en Coquimbo sugieren que el enfriamiento de las aguas pudo haber ejercido alguna influencia sobre

las comunidades bióticas marinas. Los métodos utilizados, basados en las preferencias ecológicas de los ensambles, coinciden en que durante el Plioceno las SST en la región eran significativamente más cálidas que durante el Pleistoceno, aunque difieren en la magnitud de dicha diferencia ($\sim 2,6^{\circ}\text{C}$ según el método de rangos de tolerancia, y $\sim 4,9^{\circ}\text{C}$ según la función de transferencia). En cuanto a la salinidad superficial, en cambio, ambos conjuntos muestran un amplio intervalo de tolerancia, lo cual sugiere que las variaciones en la salinidad no habrían constituido un control de primer orden en el evento de recambio faunístico. Futuros estudios basados en análisis de isótopos estables en especímenes fósiles contribuirían a dilucidar la validez de estas ideas.

Capítulo 5: ‘TIBURONES CORNUDOS’ *HETERODONTUS* (CHONDRICHTHYES: ELASMOBRANCHII) DEL NEÓGENO DEL PACÍFICO SURORIENTAL Y SU SIGNIFICADO PALEOAMBIENTAL

RESUMEN

Los tiburones cornudos (Elasmobranchii: *Heterodontus*) conforman un género de peces condriictios, principalmente distribuidos en regiones templado-cálidas a tropicales de los océanos Pacífico e Índico. El registro fósil muestra que, en contraposición a su distribución actual, durante el Neógeno los tiburones cornudos se distribuyeron ampliamente tanto en el Pacífico oriental como en el Atlántico occidental, siendo posteriormente extirpados de algunas de estas áreas.

En este capítulo, se describen nuevos dientes de *Heterodontus* de tres localidades del Plioceno en la Región de Coquimbo, en el centro-norte de Chile, y se realiza una extensa revisión del registro fósil del género en las Américas, para precisar el momento en que se produjo su extirpación en el Pacífico suroriental y discutir las posibles causas de este acontecimiento.

Los nuevos materiales aquí descritos pertenecen a una especie con dentición del tipo *Heterodontus francisci*. Los análisis sugieren que la extirpación de los tiburones cornudos se produjo en el contexto de una renovación general de la fauna en la transición del Plioceno al Pleistoceno, y que fue probablemente controlada por una interacción entre los cambios oceanográficos, tectono-eustáticos y ecológicos ocurridos en la región durante aquellos tiempos.

Este capítulo constituye un artículo científico que fue publicado en la revista de circulación internacional *Ameghiniana*, razón por la cual se presenta en idioma inglés y con el formato en el que fue publicado por la revista.



NEOGENE 'HORN SHARKS' *HETERODONTUS* (CHONDRICHTHYES: ELASMOBRANCHII) FROM THE SOUTHEASTERN PACIFIC AND THEIR PALEOENVIRONMENTAL SIGNIFICANCE

DIEGO PARTARRIEU^{1,2}, JAIME A. VILLAFÁÑA³, LUISA PINTO¹, F. AMARO MOURGUES², PABLO A. OYANADEL-URBINA⁴, MARCELO M. RIVADENEIRA^{4,5,6}, AND JORGE D. CARRILLO-BRICEÑO⁷

¹Departamento de Geología, Universidad de Chile, Plaza Ercilla 803, 8370450 Santiago, Chile. dpartarrieu@gmail.com

²Terra Ignota Heritage and Geosciences Consulting, Domingo Toro Herrera 1451, 7750144 Santiago, Chile.

³Department of Paleontology, University of Vienna, Geozentrum, Althanstrasse 14, 1090 Vienna, Austria.

⁴Laboratorio de Paleobiología, Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA), Av. Bernardo Ossandón 877, 1781681 Coquimbo, Chile.

⁵Departamento de Biología Marina, Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, 1781421 Coquimbo, Chile.

⁶Departamento de Biología, Universidad de La Serena, Av. Raúl Bitrán 1305, 1720256 La Serena, Chile.

⁷Paleontological Institute and Museum, University of Zurich, Karl-Schmid-Strasse 4, 8006 Zürich, Switzerland.

Abstract. Horn sharks (Elasmobranchii: *Heterodontus* Blainville) correspond to a genus of chondrichthyan fishes, mostly distributed in warm-temperate to tropical regions of the Pacific and Indian Oceans. The fossil record shows that, in contrast to its current distribution, horn sharks were widely distributed both in the eastern Pacific and western Atlantic during the Neogene, being subsequently extirpated from some of these areas. In this contribution, we describe new *Heterodontus* teeth from three Pliocene localities in the Coquimbo Region, in north-central Chile, and make an extensive revision of the fossil record of the genus in the Americas, in order to specify the timing of their extirpation in the southeastern Pacific and discuss the possible causes of this event. The new specimens described herein belong to a species with a *Heterodontus francisci* type dentition. Our analysis suggest that the removal of horn sharks occurred in the context of a general faunal turnover in the transition from Pliocene to Pleistocene, and that it was probably controlled by an interplay between the oceanographic, tectono-eustatic and ecological changes occurred in the region at that time.

Key words. Miocene. Pliocene. Pleistocene. America. Chile. Fossil. Elasmobranchs. Extirpation.

Resumen. 'TIBURONES CORNUDOS' *HETERODONTUS* (CHONDRICHTHYES: ELASMOBRANCHII) NEÓGENOS DEL PACÍFICO SURORIENTAL Y SU SIGNIFICADO PALEOAMBIENTAL. Los tiburones cornudos (Elasmobranchii: *Heterodontus* Blainville) conforman un género de peces condricios, principalmente distribuidos en regiones templado-cálidas a tropicales de los océanos Pacífico e Índico. El registro fósil muestra que, en contraposición a su distribución actual, durante el Neógeno los tiburones cornudos se distribuyeron ampliamente tanto en el Pacífico oriental como en el Atlántico occidental, siendo posteriormente extirpados de algunas de estas áreas. En este trabajo, describimos nuevos dientes *Heterodontus* de tres localidades del Plioceno en la Región de Coquimbo, en el centro-norte de Chile, y realizamos una extensa revisión del registro fósil del género en las Américas, para precisar el momento en que se produjo su extirpación en el Pacífico suroriental y discutir las posibles causas de este acontecimiento. Los nuevos materiales aquí descritos pertenecen a una especie con dentición del tipo *Heterodontus francisci*. Nuestros análisis sugieren que la extirpación de los tiburones cornudos se produjo en el contexto de una renovación general de la fauna en la transición del Plioceno al Pleistoceno, y que fue probablemente controlada por una interacción entre los cambios oceanográficos, tectono-eustáticos y ecológicos ocurridos en la región durante aquellos tiempos.

Palabras clave. Mioceno. Plioceno. Pleistoceno. América. Chile. Fósil. Elasmobranchios. Extirpación.

HETERODONTUS Blainville, 1816 is a genus of elasmobranch fishes represented by nine living species that mainly inhabit warm-temperate to tropical regions of the Pacific and Indian oceans (Compagno *et al.*, 2005; Nelson, 2006). Three of these species occur in the eastern Pacific, namely: *Heterodontus francisci* (Girard, 1854), *Heterodontus mexicanus* Taylor and Castro-Aguirre, 1972 and *Heterodontus quoyi* (Frémin-

ville, 1840), with a distribution restricted to tropical and subtropical latitudes (Fig. 1), from the coasts of California to those of Ecuador and Peru (Compagno *et al.*, 2005; Kaschner *et al.*, 2016; Froese and Pauly, 2018; OBIS, 2018).

The fossil record suggests that horn sharks originated in the Jurassic and had a wide global distribution during the Mesozoic and Paleogene, being present in Europe, Central

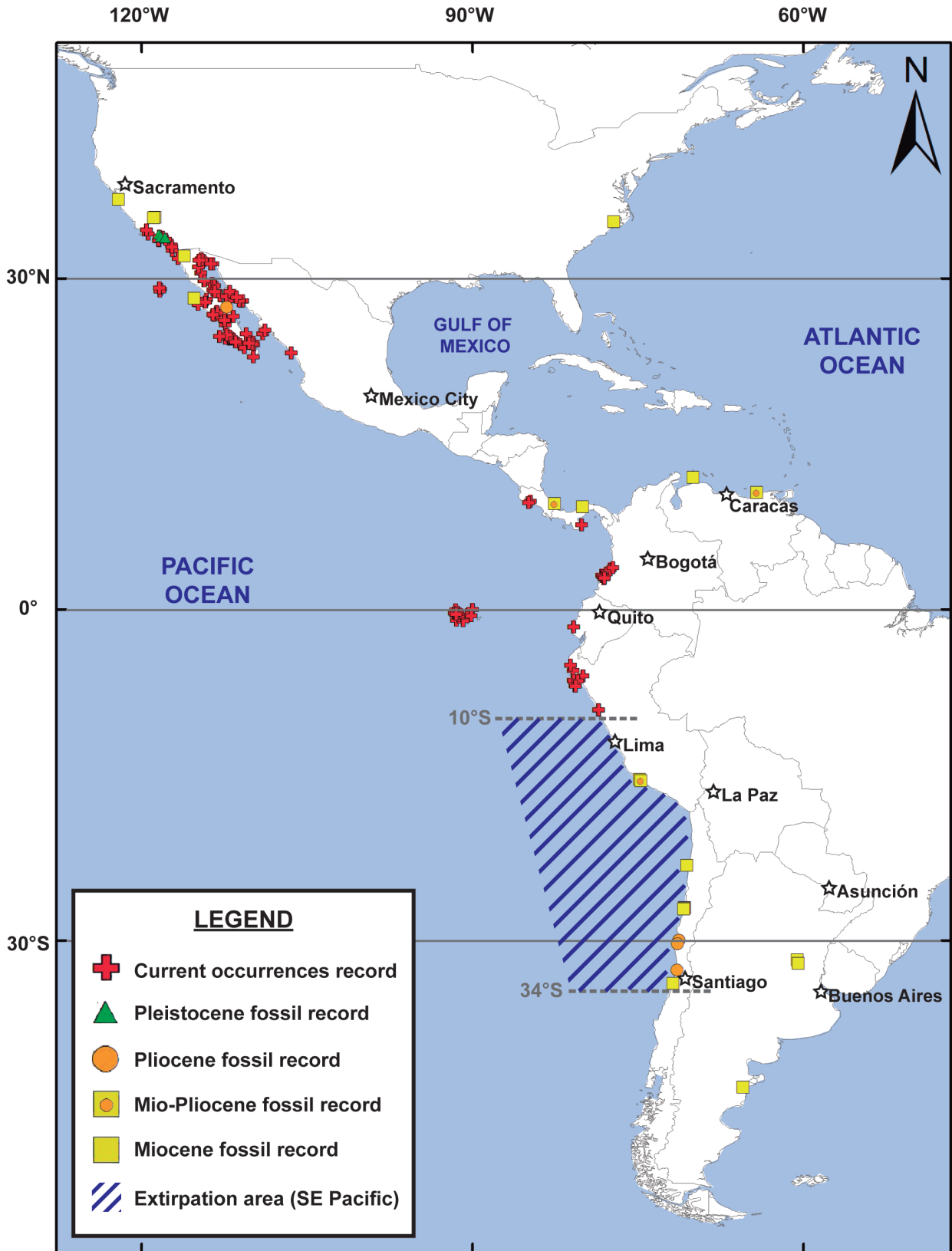


Figure 1. Distribution of *Heterodontus* in the Americas, from Neogene to Recent. Fossil records have been compiled from specialized literature (references in Table 1), while current occurrence records have been taken from the UNESCO's Ocean Biogeographic Information System database (OBIS, 2018). Note the existence of a large extirpation area, with no horn sharks occurrences at Recent times.

and Western Asia, northern Africa, South America, North America and Australia (Christiansen and Bonde, 2002; Fitzgerald, 2004; Kennedy *et al.*, 2008; Cappetta, 2012). In the Americas, their fossil record ranges from the Cretaceous to the Pleistocene (*e.g.*, Cappetta, 2012; Carrillo-Briceño *et al.*, 2018: tables S3-S4). Their current distribution, however, is very limited (Fig. 1). The Neogene fossil record of the Americas, for instance, indicates a wider distribution that included also the Western Atlantic coast, as far as Argentina (*e.g.*, Ameghino, 1906; Cione, 1978; Case, 1980; Laurito, 1999; Cione *et al.*, 2000, 2005, 2011; Aguilera, 2010; Carrillo-Briceño *et al.*, 2015, 2016, 2018). Likewise, for the eastern Pacific coast, the fossil record suggests that *Heterodontus* reached latitudes far as south as 34°S during the Neogene, thus inhabiting waters off the coast of north and central Chile (*e.g.*, Walsh, 2001; Suárez *et al.*, 2003, 2006; Carrillo-Briceño *et al.*, 2013; Suárez, 2015), where today it is absent. This region is nowadays affected by the upwelling of cold waters, brought from the sub-Antarctic region by the Humboldt Current (Marchant *et al.*, 2007; Montecino and Lange, 2009), which creates an environment that contrasts with the ecological preferences of horn sharks. Their ancient presence at mid-latitudes agrees well with the warmer water conditions suggested for this region during Miocene and Pliocene times (*e.g.*, Ibaraki, 1997; Tsuchi, 2002; Dekens *et al.*, 2007; Nielsen and Glodny, 2009; Le Roux, 2012). Therefore, the subsequent extirpation of *Heterodontus* from mid-latitudes in the southeastern Pacific is probably the consequence of deep paleoenvironmental changes and seems to be related to the oceanographic, tectonic and ecological changes that took place in that region during Plio–Pleistocene times. The reasons that explain the decline of horn sharks in the southeastern Pacific are possibly different from those for which they were extirpated from the western Atlantic, since these events occurred at different times and in dissimilar oceanographic and tectonic settings. In any case, to identify the controls that may have caused the extirpation of *Heterodontus*, it will be necessary to pinpoint the timing of its decline and disappearance in the fossil record.

In this contribution, we report and describe an abundant occurrence of horn shark's fossil teeth collected from new localities in the Coquimbo Region (north-central Chile). We also analyze the *Heterodontus* fossil record in the Americas, reviewing the geographic and chronostratigraphic distribu-

tion of the source localities in order to discuss the paleobiogeographic evolution of the genus and the time and mode in which the extirpation of *Heterodontus* may have occurred.

MATERIALS AND METHODS

The specimens herein described were collected through sediment sampling at three fossiliferous sites—called 'Lomas del Sauce' (LdS), 'Los Clarines' (LCIV), and 'Quebrada Camarones' (QCT)—and subsequent sieving using meshes with 6, 3, and 2 mm openings. This allowed generating three rich collections of anterior and lateral teeth (89 from LdS, 46 from LCIV and 17 from QCT), most of which are complete and well-preserved. The specimens are housed at the Sala de Colecciones Biológicas of the Universidad Católica del Norte, Chile (SCBUCN).

Measurements and tooth terminology used in the text are illustrated in Figure 2. Taxonomic determination of the material were achieved by following the illustrated descriptions provided by Taylor (1972), Reif (1976), Herman *et al.*,

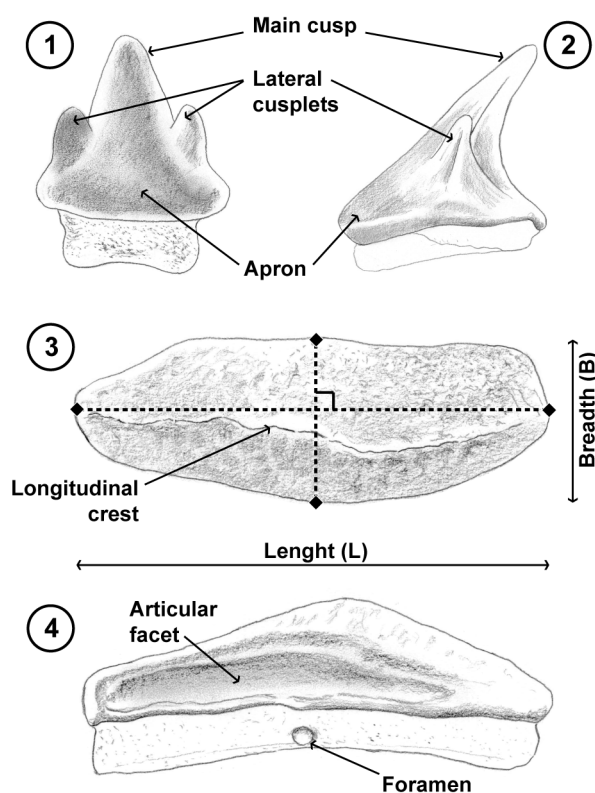


Figure 2. Tooth measurements and terminology used in this work. 1, anterior tooth, labial view; 2, anterior tooth, profile view; 3, lateral tooth, occlusal view; 4, lateral tooth, lingual view.

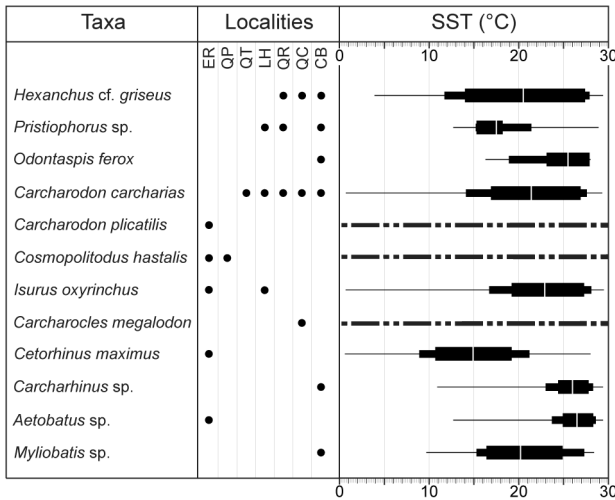


Figure 3. Chondrichthyan fossil record of the Coquimbo Formation. Source localities in the Tongoy area: ER, 'El Rincón'; QP, 'Quebrada Pachingo'; QT, 'Quebrada Tongoy' (Quebrada Camarones). Source localities in the Coquimbo area: LH, 'La Herradura'; QR, 'Quebrada Las Rosas'; QC, 'Quebrada El Culebrón'; and CB, 'Cantera Baja' (Long, 1993a; Suárez y Marquardt, 2003; Le Roux *et al.*, 2006; Staig *et al.*, 2015; Suárez, 2015). Sea surface temperatures (SST), are illustrated for the regions of occurrences of each taxon, based on the current records provided by Kaschner *et al.* (2016) in "Aquamaps" (datasets in Supplementary Online Material 1). For each taxon, it is shown: the temperature range for all the occurrences (thin bars), for the records located between the 10th and 90th percentiles (medium bars), and for those located between the 20th and 80th percentiles (thick bars). Mean temperature for each species is also shown (vertical white line inside the thick bars). For taxa with no SST data available, a dashed line is used.

(1993) and Cappetta (2012), as well as through comparative analyses with fossil and recent specimens from the following collections: Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN collection, Paris); Paläontologisches Institut und Museum at the Universität Zürich (PIMUZ collection, Zurich); Naturhistorisches Museum Basel (BNHM collection, Basel); Centro de Investigaciones Antropológicas, Arqueológicas y Paleontológicas de la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda (CIAAP-UNEFM collection, Coro) and René Kindlimann private collection with public access (RK collection, Uster).

Finally, an extensive data collection was made from the literature, in order to determine the chronostratigraphic and geographic distribution of the fossil records of *Heterodontus* in the Americas. Additionally, we collected information about current distributions and environmental preferences of horn sharks and other chondrichthyans from global information systems (Kaschner *et al.*, 2016; Froese and Pauly, 2018;

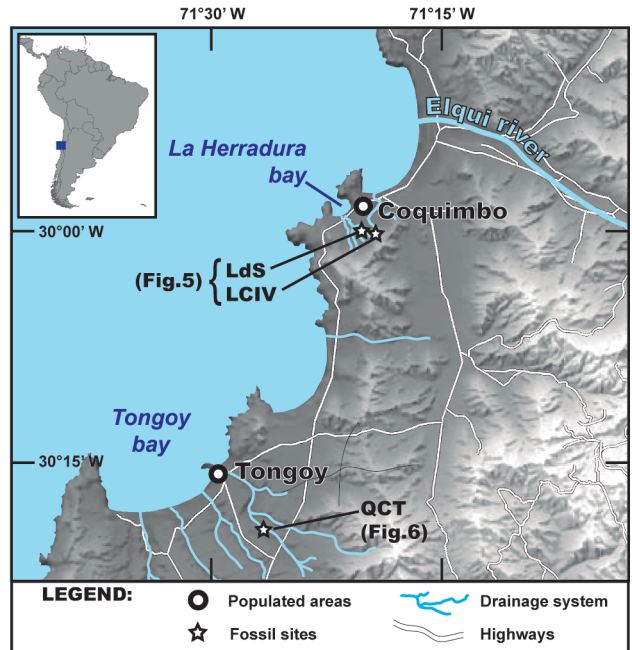


Figure 4. Location of the source localities, in the Coquimbo and Tongoy areas, Chile. Abbreviations: LCIV, Los Clarines; LdS, Lomas del Sauce; QCT, Quebrada Camarones.

OBIS, 2018). Sea surface temperatures (SST) in areas of occurrence of these taxa have been obtained by registering the mapping parameters provided by Kaschner *et al.* (2016) for each species; in particular, the information associated with the cells used for creating environmental envelope (see SST datasets in the Supplementary Online Material, 1–2). When available, improved versions of the distribution maps were used instead of the default computer-generated maps. The environmental data are derived from the United States National Centers for Environmental Prediction (NCEP) SST Climatology observations and from the Institut Pierre-Simon Laplace (IPSL) Climate model Special Report on Emissions Scenarios (SRES) A2 simulations, as explained in Kesner-Reyes *et al.* (2016). All this information served as input for analysis and discussion.

GEOLOGICAL SETTING

The collected material comes from three sites of the Neogene marine sediments of the Coquimbo Formation, in north-central Chile, and it is the first record of *Heterodontus* for this geological unit (Fig. 3). Both LdS and LCIV sites are placed in the city of Coquimbo, in front of La Herradura bay; while QCT site is located in the Tongoy bay area (Fig. 4).

Coquimbo

In the Coquimbo area (Fig. 4), the marine sediments include sandstones, siltstones, limestones, coquinas, and conglomerates. The whole set has been assigned to the Pliocene and Pleistocene on the basis of its fossil mollusk fauna (Herm, 1969; Emparan and Pineda, 2000). Different levels of marine terraces have been carved into these sediments. Both LdS (29° 59' 42" S; 71° 20' 02" W) and LCIV (29° 59' 51" S; 71° 19' 08" W) sites were excavated on the 'Serena II' terrace *sensu* Paskoff (1970), at about 60 m and 80 m above sea level, respectively (Fig. 5). This terrace is mostly composed by a succession of siltstones, sandstones and coquinaceous layers of Pliocene age

(Herm, 1969; Paskoff, 1970; Emparan and Pineda, 2000). Locally, some facies of sandstones and coquinaceous conglomerates of Pleistocene age appear, whose fauna and taphonomic and sedimentological characteristics are remarkably different. They are regression sediments that are distributed in some high areas of the terrace, resting on the Pliocene series in erosional discontinuity (Herm, 1969; Paskoff, 1970). Based on their litho- and biofacies, LdS can be entirely assigned to the Pliocene series, whereas in LCIV both Pliocene and Pleistocene series crop out (Fig. 5). At LdS, the Pliocene age is supported by the association of the gastropod *Chorus grandis*, the bivalve *Anadara chilensis* and the aquatic sloth *Thalassocnus carolomartini* in their fossiliferous

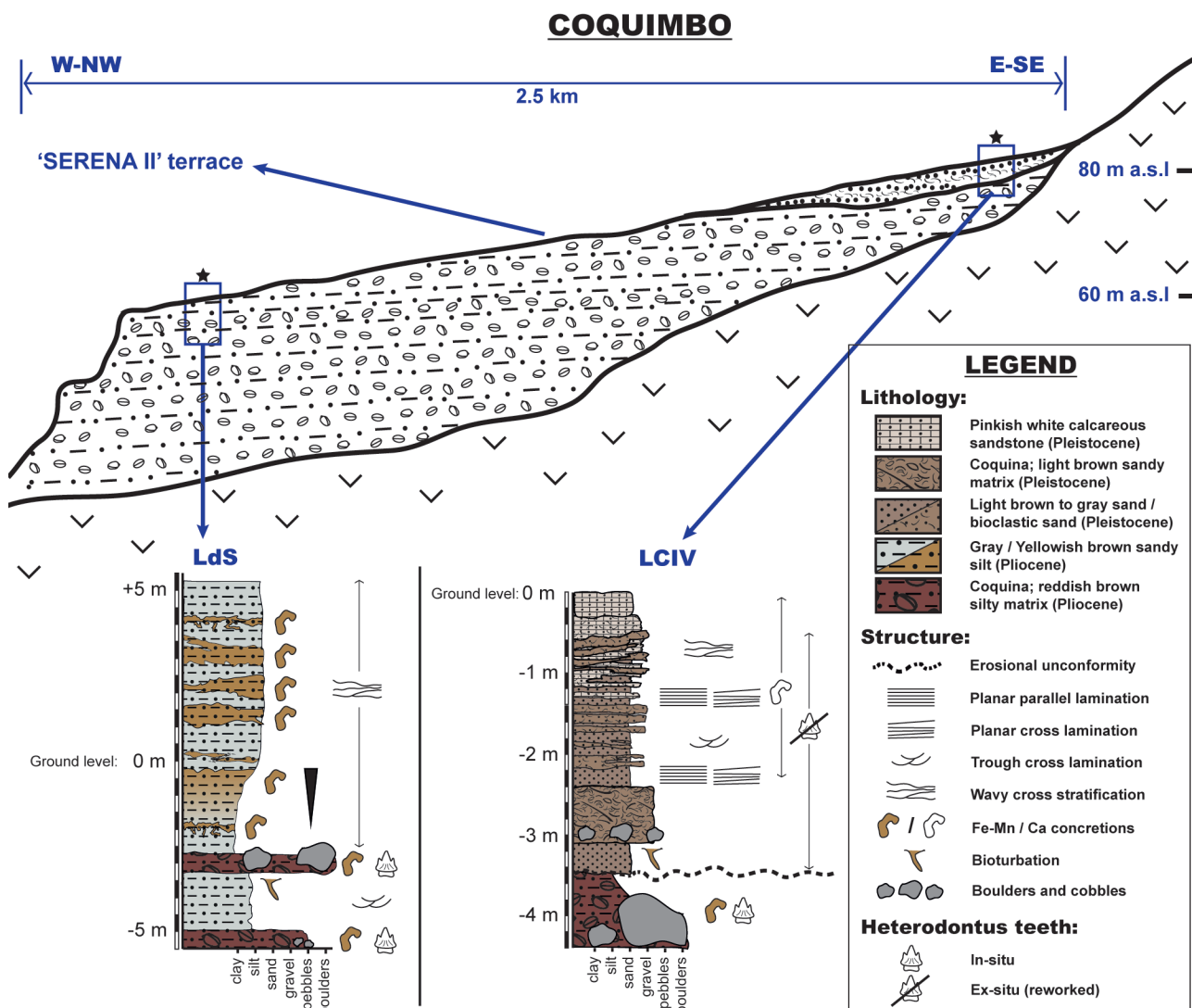


Figure 5. Stratigraphy of LdS and LCIV sites, in the Coquimbo Bay area.

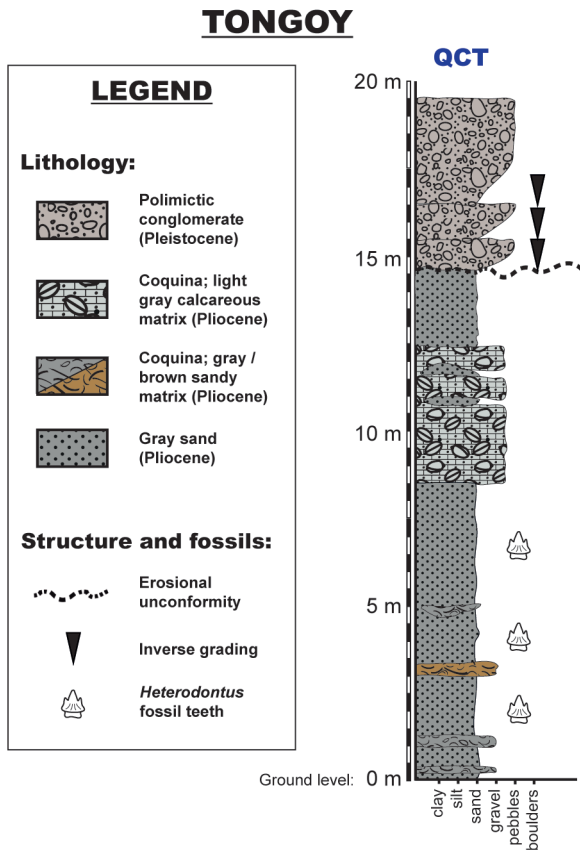


Figure 6. Stratigraphy of QCT site, in the Tongoy area.

layers (De Los Arcos *et al.*, 2017). At LCIV, the association of the gastropods *Hermespina mirabilis*, *Hermespina philippi*, *Chorus doliaris*, and *Chorus covacevichi* suggest a Pliocene age for the basal unit (DeVries, 1997; DeVries and Vermeij, 1997; Guzmán *et al.*, 2000; Nielsen, 2013). The upper member of LCIV is a succession of sand, limestones and coquinaeous layers that overlies the Pliocene sediments with an erosional disconformity. Their mollusk fossil content includes the bivalves *Argopecten purpuratus*, *Cyclocardia compressa*, *Mesodesma donacium*, and *Mulinia edulis*, as well as the gastropods *Incatella cingulata*, and *Concholepas concholepas*. This favors a Pleistocene age for the upper member, since all these species are forms which appeared or acquired massive development in the region during that epoch (Herm, 1969; DeVries, 1995; Guzmán *et al.*, 2000; Tsuchi, 2002).

Quebrada Camarones, Tongoy

In the Tongoy area (Fig. 4), the marine sediments appear

as a succession of muds, sands, coquinas and gravel infilling an extensive paleobay surrounded by topographic highs to the west and to the east (Le Roux *et al.*, 2006). The stratigraphic interval encompassed by the whole set is broad: while the basal layers date back to the early Miocene, the younger strata were deposited during the Pleistocene (Paskoff, 1970; Martínez-Pardo, 1979; Martínez-Pardo and Caro, 1980; Le Roux *et al.*, 2006). As in Coquimbo, they form marine terraces that have been affected by fluvial erosion, thus resulting in different ravines where the stratigraphy is exposed. One of them is Quebrada Camarones, next to the town of Tongoy. QCT site (30° 19' 14" S; 71° 26' 32" W; Fig. 4) is located on the north bank, where a 20 m-thick sedimentary succession crops out on a slope (Fig. 6). The strata where *Heterodontus* materials come from, overlies coquinaeous layers that contain the gastropods *Concholepas kieneri* and *Concholepas nodosa*, and underlies calcareous coquinaeous beds with the gastropods *Chorus grandis*, *Chorus giganteus*, and *C. doliaris*. Both assemblages support a Pliocene age for the source beds (DeVries, 1995, 1997; Nielsen, 2013).

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

- Class CHONDRICHTHYES Huxley, 1880
- Subclass ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838
- Order HETERODONTIFORMES Berg, 1937
- Family HETERODONTIDAE Gray, 1851
- Genus *Heterodontus* Blainville, 1816

Type species. *Squalus philippi* Schneider, 1801; original designation in Bloch and Schneider (1801). Recent.

?*Heterodontus francisci* (Girard, 1854)

Figure 7

Locality and age. Coquimbo (LdS, LCIV) and Tongoy (QCT), Pliocene.

Referred material. 22 anterior teeth (SCBUCN-6656 to SCBUCN-6661, and SCBUCN-6700 to SCBUCN-6703) and 130 lateral teeth (SCBUCN-6649 to SCBUCN-6655, SCBUCN-6687 to SCBUCN-6699, and SCBUCN-6704 to SCBUCN-6738).

Anterior teeth (Fig. 7.1–3). Anterior teeth are rather small,

and usually higher than wide. They range from 2.4 to 3.6 mm in height, and from 1.9 to 3.6 mm in width. Their crown is tricuspid, with a triangular and erect main cusp and two lateral cusplets, which are joined to the base of the main cusp and converge slightly towards it. The height of the main cusp is significantly greater than that of the lateral cusplets.

The crown expands over the root both labially and lingually, forming a wide apron (Fig. 2). On the lingual face the apron rests over the root, reaching the root edge. On the labial face, it extends beyond the root with a rectilinear basal outline. In profile view, the lingual face of the crown is strongly convex, whereas the labial face shows a more rectilinear outline.

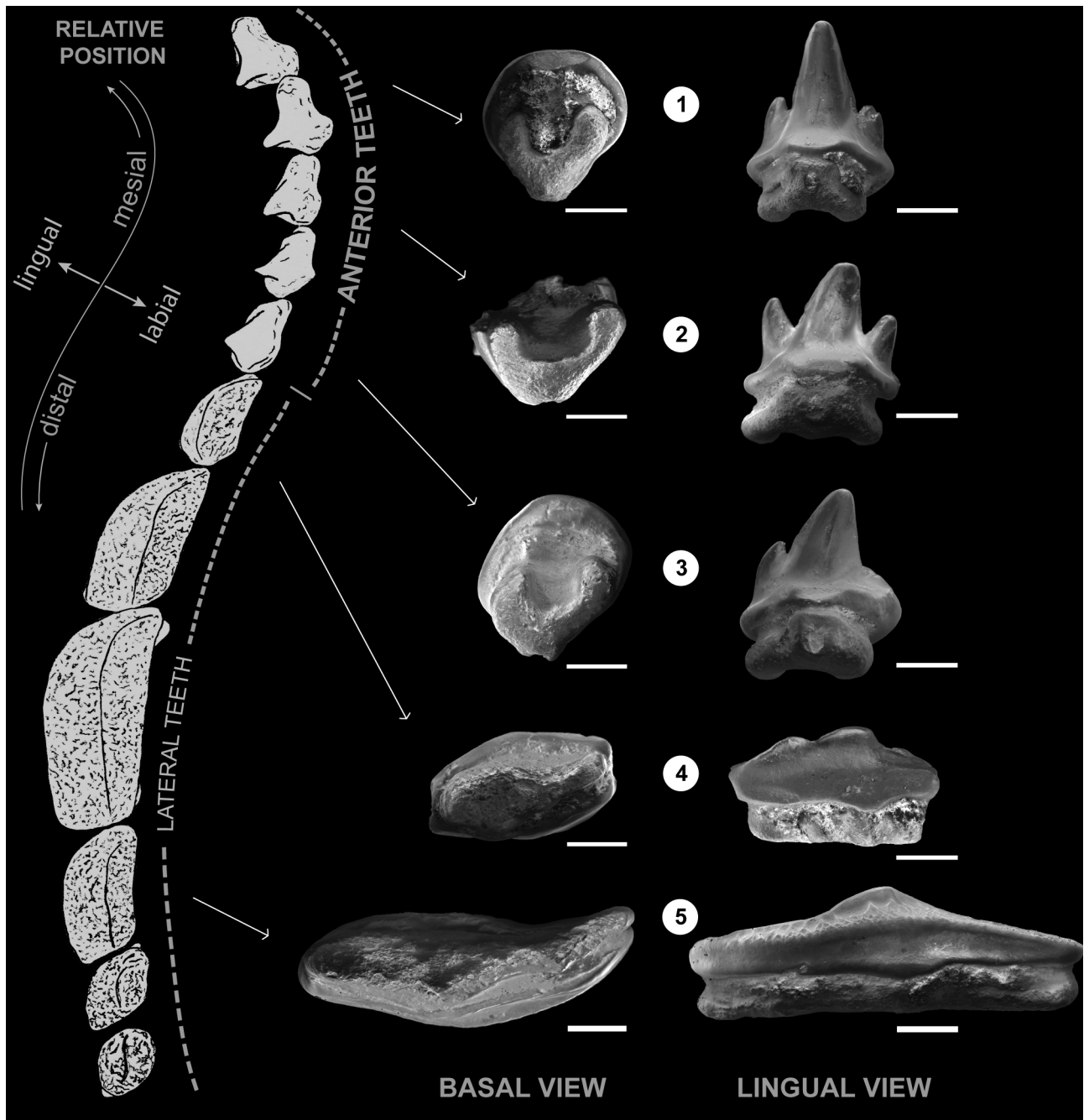


Figure 7. *Heterodontus* fossil teeth found in the Coquimbo Bay area, in basal and lingual view. 1, SCBUCN-6658; 2–3, SCBUCN-6660; 4, SCBUCN-6650; 5, SCBUCN-6655. This series partially shows the continuous morphological transition that exists from anterior to lateral teeth in *Heterodontus*. Their functional positions, within a *Heterodontus* jaw, are illustrated by means of the scheme on the left side. Scale bar = 1 mm.

The root is low and narrower than the crown. It is 'V'-shaped in basal view, showing two well-developed branches, which join towards the lingual side (Fig. 7). It also differentiates a lingual protuberance, which is partially covered by the apron of the crown. In many specimens this protuberance is pierced by a foramen, in the middle of the lingual root face. This medio-lingual foramen seems to be connected by a duct with a central foramen, which is located in the middle of the basal face.

Lateral teeth (Fig. 7.4–5). The lateral teeth are larger than the anterior ones and, in contrast to the latter, they are wider than high. They range from 1.4 to 4 mm in height, and from 3.6 to 11.6 mm in width. They are molariform-like teeth, which show a mesio-distally elongated and labio-lingually compressed shape. The crown extends beyond the root at all points in occlusal view, and it is slightly curved, showing an oval to sigmoidal shape. In lingual and profile view, it is cambered to nearly triangular, because of the presence of a keel-like longitudinal crest on its occlusal face (Figs. 2, 7).

The crown is strongly textured by folding of the enameloid. The longitudinal crest, mesio-distally oriented, runs through the whole occlusal face in a roughly medial position, following the outline of the lingual edge of the crown. From this crest arise numerous short ridges, which intertwine and extend towards both the lingual and labial edges of the crown, thus defining an ornamentation of enameloid ridges and alveoli. Towards its lingual edge, the crown also bears a medio-lingual articular facet (Figs. 2, 7), which is elongated in the mesio-distal direction.

The root is low and narrower than the crown and has a flat to slightly concave basal face. It bears a lingual protuberance pierced by a foramen, which appears to be connected with other two foramina, which are sometimes observed in the labial face of the root.

Heterodonty. Morphological transition between anterior and lateral teeth is continuous, and can be clearly appreciated in both basal and lingual views. This progressive change is partially illustrated in Figure 7.

In lingual view, while the symphyseal tooth is symmetrical, in more distal anterior teeth the main cusp of the crown is bent distally (Fig. 7.1–3). In the latter, there is also a difference in the size of the lateral cusplets, being smaller the distal one, towards which the main cusp bends. For the first

lateral tooth, both the main cusp and the mesial lateral cusplet have significantly reduced their heights, while the distal lateral cusplet is barely noticeable. So, at this point, the tooth is no longer tricuspid but it rather has a keel-like shape (Fig. 7.4). For lateral teeth in more distal positions, the keel acquires their characteristic triangular to cambered outline (Fig. 7.5).

In basal view, while the root of symphyseal teeth is symmetrical, with two wings of equal size arranged in 'V' form (Fig. 7.1), in the more distal anterior teeth the distal wing becomes smaller relative to the mesial wing (Fig. 7.2–3). For the first lateral teeth, the distal wing has become much reduced, and the rest of the base has broadened into a more rectangular form (Fig. 7.4). This trend continues in more distal lateral teeth, where the outline of the root gets to resemble that of the crown (Fig. 7.5).

DISCUSSION

Taphonomic comments on Heterodontus teeth

In contrast to all the teeth found in Pliocene outcrops from Tongoy and Coquimbo, many of the teeth found in the Pleistocene of LCIV exhibit intense abrasion, suggesting that they have undergone a significant reworking. Since the Pleistocene layers rest over fossiliferous Pliocene strata in erosional disconformity, these teeth could well have been remobilized from them. The addition of reworked Pliocene material within the Pleistocene layers can also be verified by: (1) the presence of fragments of the Pliocene coquina lithofacies, and (2) the inclusion of internal molds of mollusks, filled by the reddish brown silt which characterize the Pliocene lithofacies, rather than by the light brown to reddish gray sandy matrix of the Pleistocene units (compare in Figure 5). The intense dissolution observed in the calcareous mollusks from the Pliocene contrasts with the good preservation of the Pleistocene shells, indicating significant differences on the taphonomic processes that affected both fossil assemblages. Iron and manganese oxide mineralization, one of the most widespread features in Pliocene sediments and bioclasts, is also observed in the *Heterodontus* teeth found in Pleistocene layers. Altogether, these observations suggest an ex-situ condition for teeth found in Pleistocene sediments, so one should be cautious when making biostratigraphic and paleoecological interpretations of them.

Taxonomic inferences

Taylor (1972), Reif (1976) and Herman *et al.* (1993) have studied the dentition of current horn sharks, noticing some variances among species. According to Reif (1976) there are two types of dentition in the living species of *Heterodontus*: a) the 'francisci-type' of dentition, in which the molariform-like teeth are slender and have a strong longitudinal crest, as in *H. francisci* (e.g., Reif, 1976: fig. 2; Herman *et al.*, 1993: pl. 23–30) or *H. quoyi* (e.g., Reif, 1976: fig. 4; Herman *et al.*, 1993: pl. 31–38); and b) the 'portusjacksoni-type' of dentition, with very broad molariform-like teeth that no longer looks like a keel, as in the case of *Heterodontus portusjacksoni* (Meyer, 1793) (e.g., Reif, 1976: fig. 5; Herman *et al.*, 1993: pl. 3–22). These two types are equivalent to the 'carinate molar' and the 'rounded molar' ones previously proposed by Taylor (1972). Although useful for morphological distinctions, it has not been proven that dentition types of Taylor (1972) and Reif (1976) have a systematic significance, so that the

groups derived from these distinctions may not represent monophyletic clades within the genus.

In the case of the lateral teeth from Coquimbo and Tongoy, most of them are slender (Fig. 8) and show a well-developed longitudinal crest, as in teeth of the *francisci*-type. They usually show a rather blunt keel. Some authors (e.g., Reif, 1976) have proposed the strength of the keel as an additional criterion that would help to distinguish among different species with *francisci*-type dentition. This criterion, however, cannot be evaluated straightforwardly on isolated teeth, since the shape and prominence of the keel can vary widely depending on the ontogenetic stage of the individual and the functional position of the tooth in the jaw (e.g., Herman *et al.*, 1993: pl. 23–38).

Regarding the anterior teeth, they are usually tricuspid in adults; except for *Heterodontus zebra* (Gray, 1831), whose anterior teeth can have 5 cusps; and *H. portusjacksoni*, whose anterior teeth can be both unicuspid and tricuspid (Taylor, 1972; Reif, 1976; Herman *et al.*, 1993). The anterior teeth described herein are all tricuspid. The lateral cusplets are poorly developed in some specimens, a feature that is observed in *H. francisci* and differentiates it from *H. quoyi* (Hermann *et al.*, 1993), but not from other species such as *H. mexicanus* or even *H. japonicus* (e.g., Reif, 1976: fig. 25).

In summary, all the traits observed in both lateral and anterior teeth agree well with those observed in *Heterodontus francisci*, so their attribution to this species is possible. However, we have used an open nomenclature (e.g., Matthews, 1973; Bengtson, 1988; Sigovini *et al.*, 2016), since it is not possible to discard the presence of some other species with *francisci*-type dentition among these specimens. According to Reif (1976), there are five species showing such a dentition: the three 'American' species (*H. francisci*, *H. quoyi*, and *H. mexicanus*), currently distributed along the eastern Pacific; and two other species, *Heterodontus galeatus* (Günther, 1870) and *Heterodontus ramalheira* (Smith, 1949), currently confined to the southwestern Pacific and the Indian Ocean, respectively (Compagno *et al.*, 2005). In addition to the current species, there are two Neogene extinct species that have been described in the Americas: *Heterodontus janefirdae* Case, 1980, from the early Miocene of North Carolina, USA, and *Heterodontus uscariensis* Laurito, 1999, from the late Miocene–Pliocene of Costa Rica. Future works dedicated to an exhaustive taxonomic review of the *Heterodontus* fossil

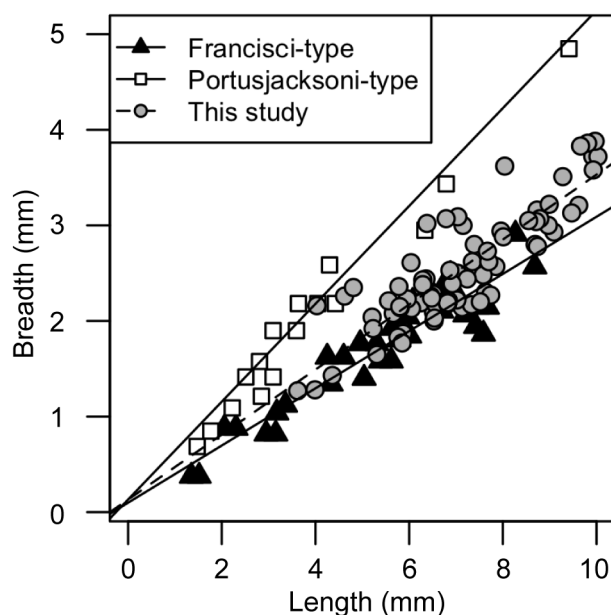


Figure 8. Relationship between breadth and length of lateral teeth from Coquimbo and Tongoy (regression equation, breadth = $0.34 \cdot \text{length} + 0.13$, $r^2 = 0.76$). These measurements exclude fragmented teeth. Grow behavior of main crushing teeth of the Portusjacksoni-type (breadth = $0.51 \cdot \text{length} + 0.13$, $r^2 = 0.96$) and the Francisci-type (breadth = $0.30 \cdot \text{length} + 0.10$, $r^2 = 0.89$) is also shown, as reported by Reif (1976). Lines show the fit of linear regression. Coquimbo and Tongoy teeth show a better correlation with *H. francisci* than with *H. portusjacksoni*; however, an analysis of co-variance revealed that still exist significant differences with both of them (intercepts, $P < 0.0001$ in both cases).

specimens reported for the Neogene basins of Western Atlantic (Fig. 1), could support the taxonomic validity of both species, or by the contrary, a relationship with the extant species on the Pacific side.

Late Cenozoic paleobiogeography of *Heterodontus* in eastern Pacific

The fossil record of *Heterodontus* in the Americas shows that horn sharks were widespread in the eastern Pacific and western Atlantic during the Neogene (Fig. 1; Tab. 1). This Neogene distribution, in both the eastern Pacific and western Atlantic, contrasts markedly with the current distribution of the genus in the Americas, now restricted to the Pacific coast from California to Ecuador and Peru (Compagno *et al.*, 2005; Kaschner *et al.*, 2016; Froese and Pauly, 2018; OBIS, 2018). In the southeastern Pacific region, one of the most striking differences between fossil and current records is observed: there is a large region of more than 2,500 km of coastline (between 10°S and 34°S) where no horn sharks have been observed at Recent times (Compagno *et al.*, 2005; Lamilla and Bustamante, 2005; Kaschner *et al.*, 2016; Froese and Pauly, 2018; OBIS, 2018); nevertheless, there have been several paleontological finds of *Heterodontus* in Neogene sediments of the same area (Fig. 1; Tab. 1). So far, the genus has already been reported from the early Miocene of Navidad (Suárez and Encinas, 2002; Suárez *et al.*, 2006), the middle to late Miocene of Mejillones (Suárez *et al.*, 2003) and Caldera (Walsh, 2001; Suárez *et al.*, 2004; Gutstein *et al.*, 2008; Villafaña, 2015), the late Miocene to early Pliocene of Pisco (Muizon and DeVries, 1985; Kindlimann, 1990), the Pliocene of Tongoy and Coquimbo (this work), and the late Pliocene of Horcón (Carrillo-Briceño *et al.*, 2013). These records suggest that horn sharks inhabited the region during most of the Neogene and that, at some stage after; they have been extirpated from that area (Fig. 1).

For the Pleistocene, teeth of *Heterodontus* have been found in California (Kanakoff, 1956; Fitch, 1966, 1968; Long, 1993b) and Ecuador (pers. obs. JDCB; ongoing research). In all the extirpation area, there have not been records of the genus from Pleistocene strata so far. So it seems like the last occurrence of *Heterodontus* in this region is around the Pliocene/Pleistocene boundary. In any event, research on Pleistocene fossil fishes from the southeastern Pacific is

still scarce, so that the absence of horn sharks teeth in the Pleistocene could well be a sampling effect, produced by a reduced sample size in the fossil record. Systematic sampling through complete sections, at different Pliocene and Pleistocene locations along the Chilean and Peruvian coast, could contribute to addressing the information gaps still existing in the fish fossil record, thereby improving our understanding of the *Heterodontus* extirpation pattern.

Environmental controls on *Heterodontus* extirpation

The extirpation of horn sharks from the southeastern Pacific occurred in the context of a general faunal turnover that has been widely recognized in the transition from Pliocene to Pleistocene in the region (*e.g.*, Philippi, 1887; Möricke, 1896; Herm, 1969; Rivadeneira and Marquet, 2007; Kiel and Nielsen, 2010; Valenzuela-Toro *et al.*, 2013; Villafaña and Rivadeneira, 2014; Rivadeneira and Nielsen, 2017). Oceanographic, tectono-eustatic and ecological factors have been mentioned as mutually non-exclusive drivers of this turnover:

Oceanographic changes. Temperature of sea water is known to affect physiological processes in ectothermic organisms, which may influence their movement and distribution patterns (*e.g.*, Fry and Hart, 1948; Brett, 1971; Di Santo and Bennett, 2011; Johansen and Jones, 2011; Luongo and Lowe, 2018). In the case of horn sharks living in temperate regions, temperature seems to be a major limiting factor: in north-eastern Pacific, *Heterodontus francisci* occurs off central California only in warmer-than-usual years, being otherwise restricted to the southern coast of California; while in south-western Pacific, *H. portusjacksoni* is known to conduct long migrations of up to 800 km from the southeastern coast of Australia to Tasmania in summer, and back to the north in winter (Compagno, 2001).

In the study region, along most of the extirpation area, prevailing conditions are marked by the presence of cool Subantarctic water masses, brought by the effect of the Humboldt Current; one of the most prominent eastern boundary currents in the world's oceans. There, dominant equatorward alongshore wind stress induces the upwelling of the cold waters nearshore (Marchant *et al.*, 2007). These conditions contrast with the environmental preferences of horn sharks, which mainly occur in warm-temperate to tropical shallow waters on continental shelves (Compagno

TABLE 1 – Heterodontus fossil record in the Americas and age of source beds.

ID	Region	Country	Locality	Age	Formation	Reference(s)
1	Pacific E	United States	California	late Miocene	Santa Margarita Sandstone	Domning (1978)
2	Pacific E	United States	Kern County, California	early Miocene	Jewett Sand Fm.	Mitchell and Tedford (1973)
3	Pacific E	United States	California	middle Miocene	Temblor Fm.	Mitchell (1965)
4	Pacific E	United States	LACMIP 59, Playa del Rey, California	Pleistocene	[unspecified]	Fitch (1966)
5	Pacific E	United States	San Pedro, California	Pleistocene	Timms Point Silt	Fitch (1968)
6	Pacific E	United States	Costa Mesa, California	late Pleistocene	Palos Verdes Sand Fm.	Long (1993b)
7	Pacific E	United States	Capistrano Beach Palisades, California	Pleistocene	San Pedro sand stratum	Kanakoff (1956)
8	Pacific E	Mexico	Baja California	middle Miocene	Playa Rosarito Fm./ San Ignacio Fm.	González-Rodríguez et al. (2013)
9	Pacific E	Mexico	Isla Cedros, Baja California	late Miocene	Almejas Fm.	Barnes (2008); González-Rodríguez et al. (2013)
10	Pacific E	Mexico	Loma del Tirabuzón, Baja California Sur	Pliocene	Tirabuzon Fm.	Applegate (1978); González-Rodríguez et al. (2013)
11	Pacific E	Peru	El Jahuay, Sacaco	late Miocene	Pisco Fm.	Muizon and DeVries (1985)
12	Pacific E	Peru	Sacaco	late Miocene to early Pliocene	Pisco Fm.	Kindlimann (1990)
13	Pacific E	Chile	Caleta Herradura de Mejillones	middle to late Miocene	La Portada Fm.	Suárez et al. (2003)
14	Pacific E	Chile	Cerro Ballena Norte, Caldera	late Miocene	Bahía Inglesa Fm.	Villafaña (2015)
15	Pacific E	Chile	Las Arenas, Caldera	middle to late Miocene	Bahía Inglesa Fm.	Suárez et al. (2004)
16	Pacific E	Chile	Mina Fosforita, Caldera	late Miocene	Bahía Inglesa Fm.	Walsh (2001); Gustin et al. (2008)
17	Pacific E	Chile	Lomas del Sauce, Coquimbo	Pliocene	Coquimbo Fm.	This work
18	Pacific E	Chile	Los Clarines, Coquimbo	Pliocene	Coquimbo Fm.	This work
19	Pacific E	Chile	Quebrada Camarones, Tongoy	Pliocene	Coquimbo Fm.	This work
20	Pacific E	Chile	Horcón-Maitencillo cliffs	late Pliocene	Horcón Fm.	Carrillo-Briceño et al. (2013)
21	Pacific E	Chile	La Boca, Navidad	early Miocene	Navidad Fm.	Suárez and Encinas (2002); Suárez et al. (2006)
22	Atlantic W	Argentina	Paraná river valley, Entre Ríos province	middle to late Miocene	Paraná Fm.	Cione (1978); Cione et al. (2000, 2005, 2011); Arratia and Cione (1996)
23	Atlantic W	Argentina	Arroyo Ensenada valley, Entre Ríos province	late Miocene	Paraná Fm.	Cione et al. (2005, 2011, 2012); Arratia and Cione (1996)
24	Atlantic W	Argentina	Trelew, Chubut province	late Oligocene to early Miocene	Gaiman Fm.	Cione (1978; 1986; 1988); Cione and Pandolfi (1984); Arratia and Cione (1996); Cione et al. (2011)
25	Atlantic W	Venezuela	Cerro Barrigón	late Miocene to early Pliocene	Cubagua Fm.	Aguilera and Rodrigues de Aguilera (2001); Aguilera (2010)
26	Atlantic W	Venezuela	Casa Cantaure, Paraguaná peninsula	early Miocene	Cantaure Fm.	Carrillo-Briceño et al. (2016)
27	Atlantic W	Panama	Piña, Colón province	late Miocene	Chagres Fm.	Carrillo-Briceño et al. (2015)
28	Atlantic W	Costa Rica	Alto Guayacán, Limón province	late Miocene to early Pliocene	Uscari Fm.	Laurito (1999)
29	Atlantic W	United States	Craven County, North Carolina	early Miocene	Trent Fm.	Case (1980)

et al., 2005; Nelson, 2006). As seen in Figure 9, mean SST for each *Heterodontus* species varies from 19.2°C to 26.3°C. Most of the records of horn sharks worldwide have occurred in regions with SST between 17.9°C and 23.9°C; while for the eastern Pacific species only, they are concentrated between 19°C and 24.2°C (Kaschner *et al.*, 2016; Froese and Pauly, 2018).

Although progressive cooling of the Humboldt Current System seems to have already begun by the end of Miocene (Covacevich and Frassinetti, 1990; Tsuchi, 2002; DeVries and Frassinetti, 2003; Le Roux, 2012), SST reconstructions show that conditions remained significantly warmer than today until about 3 Ma (Dekens *et al.*, 2007; Dowsett and Robinson, 2009; Dowsett *et al.*, 2013), collapsing afterwards towards colder temperatures. Warmer water conditions during Miocene and early Pliocene are also supported by the ecological preferences of microfossils (Ibaraki, 1990; Krebs *et al.*, 1992; Padilla and Elgueta, 1992; Marchant *et al.*, 2000; Tsuchi, 2002) and mollusk fauna (Herm, 1969; Covacevich and Frassinetti, 1980, 1983, 1986, 1990; Muizon and DeVries, 1985; DeVries and Frassinetti, 2003; Groves and

Nielsen, 2003) found in sediments from Chile and Peru.

The subsequent collapse of sea water temperature occurred at times of major global climatic and oceanographic changes (Zachos *et al.*, 2001; Ravelo *et al.*, 2004; Wara *et al.*, 2005; Lawrence *et al.*, 2006), being coeval with a major expansion of upwelling cells in the region (Ibaraki, 1997) and with the onset of modern oceanic conditions during late Pliocene (Le Roux, 2012). This cooling is thought to have exercised a control on the decrease in the diversity of mollusks (Herm, 1969; Covacevich and Frassinetti, 1990; DeVries, 2001; Rivadeneira and Marquet, 2007) and vertebrates (Cione *et al.*, 2007; Villafaña and Rivadeneira, 2014, 2018; Amson *et al.*, 2015) in the region.

Tectonic activity and sea-level changes. Many regions of the central Andes have experienced significant tectonic activity since late Pliocene (González *et al.*, 2003; Le Roux *et al.*, 2005, 2006, 2016; Clift and Hartley, 2007). In north-central Chile, facies changes observed in marine sediments reflects that the coastal area began to rise rapidly from 2.6 Ma, leading to the emergence of the platform during the Pleistocene (Le Roux *et al.*, 2005, 2006, 2016). This emergence, probably intensified by the coeval global sea level drop linked to the growth of polar ice caps (De Boer *et al.*, 2010), may have affected marine ecosystems by reducing living space on the platform, as proposed by Cione *et al.* (2007) for the extirpation of *Carcharias taurus*. Coastal uplift also imposed a physiographic uniformity (straight shorelines, small rivers, small embayments), which may have affected marine communities by destroying wave-sheltered environments and reducing habitat diversity (DeVries, 2001; Villafaña and Rivadeneira, 2014).

Ecological feedbacks. The effects that ocean cooling and reduction of habitats had on the faunal diversity may have triggered ecological feedbacks, that affected the ability of horn sharks to successfully adapt to these changes. DeVries (2001) mentioned a mass extinction event that, between 3 and 2 Ma ago, removed invertebrate taxa with warm-water affinities, as well as fauna from quiet-water, mixed substrate environments. Gastropods and bivalves, prey for larger vertebrates, experienced extremely elevated extinction rates at the species level (Rivadeneira and Marquet 2007; Kiel and Nielsen 2010), suggesting that trophic cascades may have also triggered vertebrate extinction during the faunal turnover (Villafaña and Rivadeneira, 2014). Then the loss of

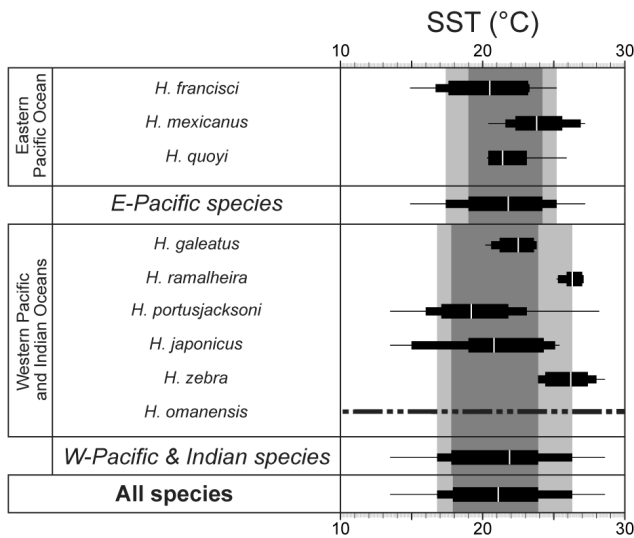


Figure 9. Sea surface temperatures (SST) in areas of occurrence of *Heterodontus*, according to the records of Kaschner *et al.* (2016) in *Aquamaps* (datasets in Supplementary Online Material 2). For each taxa within the genus, the temperature range is shown for all the records (thin bars), for the records located between the 10th and 90th percentiles (medium bars), and for those located between the 20th and 80th percentiles (thick bars). Mean temperature for each species is also shown (vertical white line inside the thick bars). For *Heterodontus omanensis*, with no SST data available, a dashed line is used.

potential prey for sharks might have produced additional environmental stress for *Heterodontus*.

Therefore, all these controls (*i.e.*, oceanographic, through sea-water cooling; tectono-eustatic, through the reduction of habitats; and ecological, through the removal of prey) could have affected the distribution patterns of horn sharks in that time. In a recent analysis, Villafaña and Rivadeneira (2018) showed that both physiological tolerances (*e.g.*, salinity and thermal range) and life-history traits (*e.g.*, body size) were first-order modulators in the response of chondrichthyans to different environmental changes in the region. Regarding their body size, regional extirpation was more pronounced in small-sized forms (such as *Heterodontus*), being these forms more prone to experience strong range contractions related to different environmental changes. On the other hand, thermal tolerance may have represented an ecophysiological limit for horn sharks, since they cannot regulate its body temperature as do other species of the family Lamnidae, such as *Carcharodon carcharias*, *Isurus oxyrinchus*, and *Lamna nasus*. The expansion of the southern latitudinal range of these three genera (*Carcharodon*, *Isurus*, and *Lamna*) during the Neogene to the Recent, versus the contraction experimented concurrently by *Heterodontus*, brings support to this idea (Villafaña and Rivadeneira, 2018: tab. 3). However, it has also been found that *Heterodontus* can physiologically perform well in cooler conditions, being able to venture into deeper (and cooler) habitats for short periods of time (Luongo and Lowe, 2018). It appears thus that *Heterodontus* is able to live on those environments, either making incursions into higher latitudes or into cooler waters brought to low latitudes by the effect of currents. This capacity of horn sharks to perform in cooler waters would explain the fact that, despite their preference for tropical to subtropical environments, some of them have been found in areas with SST even lower than 17° C (Fig. 9). Then it seems that cooling by itself would not account for the extirpation of *Heterodontus*, so favoring the idea that tectono-eustatic and ecological drivers must have played an important role as well. Additionally, changes on other oceanographic variables, such as environmental oxygenation or salinity, could have also affect in the paleobiogeographic distribution of the genus. To evaluate this, further information on how these ecological variables evolved from Pliocene to Pleistocene in the region is needed.

CONCLUSIONS

The fossil record of *Heterodontus* in Chile and Peru (between 10°S and 34°S) suggests that horn sharks inhabited the southeastern Pacific during most of the Neogene, and that they were extirpated from the region around the Pliocene/Pleistocene boundary. Oceanographic changes, such as sea water cooling; reduction of habitats, by tectonic activity and sea-level changes; and ecological feedbacks, such as trophic cascades; might have played a key role in this fate. Assessing the relative influence of these and other environmental factors in the extirpation of horn sharks from the region will require new data and research. Futures studies should be aimed at: (i) completing the fossil record by systematic sampling in Pliocene and Pleistocene marine sediments of Chile and Peru, (ii) refining the chronostratigraphy of the source localities, and (iii) unveiling additional imprints of climatic and tectonic changes within the Pliocene and Pleistocene marine sediments of the Chilean coast.

ACKNOWLEDGMENTS

These studies have been funded by CONICYT (Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica de Chile) through the CONICYT-PCHA/Doctorado Nacional/2015-21151267 Grant, and by the contributions from the research projects FONDECYT 1140841 and FONDECYT 1130006. The authors would like to thank to the following collection managers, researchers and professionals, and to the institutions they represent, for their generous and significant collaboration in the access to the specimens, the use of infrastructure and discussion: Zora Gabsi, Patrice Pruvost, Jhonathan Pfliger, and Amandine Allard (MNHN, Paris); Christian Klug, Marcelo Sánchez-Villagra, and the group of Evolutionary Morphology and Palaeobiology (PIMUZ, Zurich); Loïc Costeur (BNHM, Basel); René Kindlimann (RK, Uster); Christian Nieves and Jacobus Le Roux (Universidad de Chile, Santiago); Alex H. Albailly (Paleobiology Lab. CEAZA, Coquimbo); Martín Chávez Hoffmeister (Universidad Austral de Chile, Valdivia); Karen Contreras and Saleta de Los Arcos (Terra Ignota Heritage and Geosciences Consulting-Santiago); and Pablo Quilodrán (Descubre Natural Heritage Consulting-Santiago).

REFERENCES

- Aguilera, O.A. 2010. *Peces fósiles del Caribe de Venezuela*. Gorham Printing, Washington, 258 p.
- Aguilera, O.A., and Rodrigues de Aguilera, D. 2001. An exceptional coastal upwelling fish assemblage in the Caribbean Neogene. *Journal of Paleontology* 75: 732–742.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'Ancien Continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 1–568.
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H.G., and Muizon, C.de. 2015. Osteology and functional morphology of the forelimb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution* 22: 169–242.

- Applegate, S.P. 1978. Phyletic studies; part 1; Tiger sharks. *Revista mexicana de ciencias geológicas* 2: 55–64.
- Arratia, G., and Cione, A. 1996. The record of fossil fishes of southern South America. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 9–72.
- Barnes, L.G. 2008. Miocene and Pliocene Albireonidae (Cetacea, Odontoceti), rare and unusual fossil dolphins from the Eastern North Pacific Ocean. *Natural History of Los Angeles County Science Series* 41: 99–152.
- Bengtson, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology* 31: 223–227.
- Berg, L.S. 1937. A classification of fish-like vertebrates. *Bulletin de l'Académie des Sciences de l'URSS* 4: 1277–1280.
- Blainville, H.D. 1816. Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. *Bulletin de la Société Philomathique de Paris* 8: 105–112.
- Bloch, M.E., and Schneider, J.G. 1801. *M.E. Blochii Systema Ichthyologiae iconibus ex illustratum. Post obitum auctoris opus inchoatum absolvit, correxit, interpolavit Jo. Gottlob Schneider, Saxo.* Sumtibus auctoris impressum et Bibliopolio Sanderiano commissum, Berolini, 584 p., pls. 1–110.
- Bonaparte, C.L. 1838. Selachorum tabula analytica. *Nuovi Annali delle Scienze Naturali* 2: 195–214.
- Brett, J.R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist* 11: 99–113.
- Cappetta, H. 2012. Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth. *Handbook of Palaeoichthyology* 3E. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 512 p.
- Carrillo-Briceño, J.D., González-Barba, G., Landaeta, M.F., and Nielsen, S.N. 2013. Condrictios fósiles del Plioceno superior de la Formación Horcón, Región de Valparaíso, Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 191–206.
- Carrillo-Briceño, J.D., De Gracia, C., Pimiento, C., Aguilera, O.A., Kindlimann, R., Santamarina, P., and Jaramillo, C. 2015. A new late Miocene chondrichthyan assemblage from the Chagres Formation, Panama. *Journal of South American Earth Sciences* 60: 56–70.
- Carrillo-Briceño, J.D., Aguilera, O.A., De Gracia, C., Aguirre-Fernández, G., Kindlimann, R., and Sánchez-Villagra, M.R. 2016. An early Neogene elasmobranch fauna from the southern Caribbean (western Venezuela). *Palaeontologia Electronica* 19: 1–32.
- Carrillo-Briceño, J.D., Carrillo, J.D., Aguilera, O.A., and Sánchez-Villagra, M.R. 2018. Shark and ray diversity in the Tropical America (Neotropics) -an examination of environmental and historical factors affecting diversity. *PeerJ* 6: e5313.
- Case, G.R. 1980. A selachian fauna from the Trent Formation, lower Miocene (Aquitanian) of eastern North Carolina. *Palaeontographica Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie* 171: 75–103.
- Christiansen, P., and Bonde, N. 2002. A new species of gigantic mosasaur from the Late Cretaceous of Israel. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 629–644.
- 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. *Ameghiniana* 15: 183–208.
- Cione, A.L., and Pandolfi, A. 1984. A fin spine of *Heterodontus* from the «Patagoniano» of Trelew, Chubut, Argentina. *Tertiary Research* 6: 59–63.
- Cione, A.L. 1986. A new *Megascyliorhinus* (Chondrichthyes, Galeomorphii) from the middle Tertiary of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6: 105–112.
- Cione, A.L. 1988. [Los peces de las formaciones marinas del Cenozoico de Patagonia. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata, La Plata, 536 p. Unpublished.].
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yane, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D., and Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. *INSUGEO, Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Cione, A.L., Casciotta, J.R., Azpelicueta, M., Barla, M.J., and Cozzuol, M.A. 2005. Peces marinos y continentales del Mioceno del área mesopotámica argentina. Edad y relaciones biogeográficas. *INSUGEO, Miscelánea* 14: 49–64.
- Cione, A.L., Mennucci, J.A., Santalucita, F., and Acosta Hospitaleche, C. 2007. Local extinction of sharks of genus *Carcharias* Rafinesque, 1810 (Elasmobranchii, Odontaspidae) in the eastern Pacific Ocean. *Andean Geology* 34: 139–146.
- Cione A.L., Cozzuol, M.A., Dozo, M.T., and Acosta Hospitaleche, C. 2011. Marine vertebrate assemblages in the southwest Atlantic during the Miocene. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 423–440.
- Cione, A.L., Cabrera, D.A., and Barla, M.J. 2012. Oldest record of the great white shark (Lamnidae, *Carcharodon*; Miocene) in the Southern Atlantic. *Geobios* 45: 167–172.
- Clift, P.D., and Hartley, A.J. 2007. Slow rates of subduction erosion and coastal underplating along the Andean margin of Chile and Peru. *Geology* 35: 503–506.
- Compagno, L.J.V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes* 2: 1–269.
- Compagno, L.J.V., Dando, M., and Fowler, S. 2005. *Sharks of the world*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, 368 p.
- Covacevich, V., and Frassinetti, D. 1980. El género *Ficus* en el Mioceno de Chile central con descripción de *F. gayana* sp. nov. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 37: 281–294.
- Covacevich, V., and Frassinetti, D. 1983. *Diconoficus*, nuevo subgénero de *Ficus* (Mollusca: Gastropoda) en la Formación Navidad, Mioceno, Chile central. *Andean Geology* 19–20: 105–110.
- Covacevich, V., and Frassinetti, D. 1986. El género *Cancellaria* en el Mioceno de Chile, con descripción de cuatro especies nuevas (Gastropoda: Cancellariidae). *Andean Geology* 28–29: 33–67.
- Covacevich, V., and Frassinetti, D. 1990. La fauna de Lo Abarca: hito biocronoestratigráfico y paleoclimático en el Terciario Superior marino de Chile Central. 2° *Simposio sobre el Terciario de Chile* (Concepción), *Actas* 1: 51–71.
- De Boer, B., Van de Wal, R.S.W., Bintanja, R., Lourens, L.J., and Tuenner, E. 2010. Cenozoic global ice-volume and temperature simulations with 1-D ice-sheet models forced by benthic $\delta^{18}O$ records. *Annals of Glaciology* 51: 23–33.
- De los Arcos, S., Partarrieu, D., Carrillo-Briceño, J.D., and Amson, E. 2017. The southernmost occurrence of the aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) from two new Pliocene localities in Chile. *Ameghiniana* 54: 351–369.
- Dekens, P.S., Ravelo, A.C., and McCarthy, M.D. 2007. Warm upwelling regions in the Pliocene warm period. *Paleoceanography* 22: PA3211. doi:10.1029/2006PA001394.
- DeVries, T.J. 1995. *Concholepas* Lamarck, 1801 (Neogastropoda: Muricoidea): a Neogene genus native to South America. *The Veliger* 38: 284–297.

- DeVries, T.J. 1997. A review of the genus *Chorus* Gray, 1847 (Gastropoda: Muricidae) from western South America. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 30: 125–145.
- DeVries, T.J. 2001. Contrasting patterns of Pliocene and Pleistocene extinctions of marine mollusks in western North and South America. *97th Annual meeting of the Geological Society of America (Boston), Abstracts with Programs* 33: 35.
- DeVries, T.J., and Frassinetti, D. 2003. Range extensions and biogeographic implications of Chilean Neogene mollusks found in Peru. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 52: 119–135.
- DeVries, T.J., and Vermeij, G.J. 1997. *Hermineospina*: new genus of Neogene muricid gastropod from Peru and Chile. *Journal of Paleontology* 71: 610–615.
- Di Santo, V., and Bennett, W.A. 2011. Effect of rapid temperature change on resting routine metabolic rates of two benthic elasmobranchs. *Fish Physiology and Biochemistry*, 37: 929–934.
- Domning, D.P. 1978. Sirenian evolution in the North Pacific Ocean. *University of California Publications in Geological Sciences* 118: 1–176.
- Dowsett, H.J., and Robinson, M.M. 2009. Mid-Pliocene equatorial Pacific sea surface temperature reconstruction: a multi-proxy perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 367: 109–125.
- Dowsett, H.J., Foley, K.M., Stoll, D.K., Chandler, M.A., Sohl, L.E., Bentsen, M., Otto-Bliesner, B.L., Bragg, F.J., Chan, W.L., Contoux, C., Dolan, A.M., Haywood, A.M., Jonas, J.A., Jost, A., Kamae, Y., Lohmann, G., Lunt, D.J., Nisancioglu, K.H., Abe-Ouchi, A., Ramstein, G., Riesselman, C.R., Robinson, M.M., Rosenbloom, N.A., Salzmann, U., Stepanek, C., Strother, S.L., Ueda, H., Yan, Q., and Zhang, Z. 2013. Sea surface temperature of the mid-Piacenzian ocean: a data-model comparison. *Scientific reports* 3: 1–8.
- Emparan, C., and Pineda, G. 2000. Área La Serena - La Higuera. Región de Coquimbo. Escala 1:100.000. *Servicio Nacional de Geología y Minería (Chile), Mapas Geológicos* 18.
- Fitch, J.E. 1966. Additional fish remains, mostly otoliths, from a Pleistocene deposit at Playa del Rey, California. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 119: 1–16.
- Fitch, J.E. 1968. Otoliths and other fish remains from the Timms Point Silt (early Pleistocene) at San Pedro, California. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 146: 1–29.
- Fitzgerald, E.M.G. 2004. A review of the Tertiary fossil Cetacea (Mammalia) localities in Australia. *Memoirs of the Museum of Victoria* 61: 183–208.
- Fréminville, C.P.P. 1840. Notice sur une nouvelle espèce de poisson, appartenant au genre *Cestracion* de Cuvier. *Magasin de zoologie, d'anatomie comparée et de palaeontologie, Guerin* 2: 1–3.
- Froese, R., and Pauly, D. 2018. *FishBase*. World Wide Web electronic publication: <http://www.fishbase.org>, version (04/2018).
- Fry, F., and Hart, J. 1948. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. *Biological Bulletin*, 94: 66–77.
- Girard, C. 1854. Characteristics of some cartilaginous fishes of the Pacific coast of North America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 7: 196–197.
- González, G., Cembrano, J., Carrizo, D., Macci, A., and Schneider, H. 2003. The link between forearc tectonics and Pliocene–Quaternary deformation of the Coastal Cordillera, northern Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 16: 321–342.
- González-Rodríguez, K.A., Espinosa-Arribarrena, L., and González-Barba, G. 2013. An overview of the Mexican fossil fish record. In: G. Arratia, H.P. Schultze, and M.V.H. Wilson (Eds.), *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*. Friedrich Pfeil, München, p. 9–34.
- Gray, J.E. 1831. Description of three new species of fish, including two undescribed genera, discovered by John Reeves, Esq., in China. *Zoological Miscelany* 6: 4–5.
- Gray, J.E. 1851. *List of the specimens of fish in the collection of the British Museum. Part I. Chondropterygii*. British Museum (Natural History), London, 160 p.
- Groves, L.T., and Nielsen, S.N. 2003. A new late Miocene *Zonaria* (Gastropoda: Cypraeidae) from central Chile. *The Veliger* 46: 351–354.
- Günther, A. 1870. *Catalogue of the fishes in the British Museum. 8: Catalogue of the Physostomi containing the families Gymnotidae, Symbranchidae, Muraenidae, Pegasidae and of the Lophobranchii, Plectognathi, Dipnoi, Ganoidei, Chondropterygii, Cyclostomata, Lepetocardi in the collection of the British Museum*. British Museum (Natural History), London, 549 p.
- Gutstein, C.S., Yury-Yañez, R.E., Soto-Acuña, S., Suárez, M.E., and Rubilar-Rogers, D. 2008. Fauna de vertebrados y aspectos tafonómicos del “bonebed” (Mioceno tardío) de la Formación Bahía Inglesa. *1^{er} Simposio de Paleontología en Chile (Santiago), Libro de Actas*: 102–108.
- Guzmán, N., Marquardt, C., Ortielb, L., and Frassinetti, D. 2000. La malacofauna neógena y cuaternaria del área de Caldera (27°–28°S): especies y rangos bioestratigráficos. *9^o Congreso Geológico Chileno (Puerto Varas), Actas* 1: 476–481.
- Herm, D. 1969. Marines Pliozän und Pleistozän Nord-und Mittel-Chile unter besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der Mollusken-Faunen. *Zitteliana* 2: 1–159.
- Herman, J., Hovestadt-Euler, M., and Hovestadt, D.C. 1993. Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living superaspecific taxa of chondrichthyan fishes. Addendum to Part A, No. 1b: Hexanchiformes - Family: Chlamidoselachidae; No. 5: Order: Heterodontiformes - Family: Heterodontidae; No. 6: Order: Lamniformes - Families: Cetorhinidae, Megachasmidae; Addendum 1 to No. 3: Order: Squaliformes; Addendum 1 to No. 4: Order Orectolobiformes; General Glossary; Summary Part A. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 63: 185–256.
- Huxley, T.H. 1880. On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 43: 649–662.
- Ibaraki, M. 1990. Planktonic foraminiferal biostratigraphy of the Neogene of Caleta Herradura de Mejillones, northern Chile. In: R. Tsuchi (Ed.), *Reports of Andean Studies. Special volume 3*. Shizuoka University, Shizuoka, p. 9–16.
- Ibaraki, M. 1997. Closing of the Central American Seaway and Neogene coastal upwelling along the Pacific coast of South America. *Tectonophysics* 281: 99–104.
- Johansen, J., and Jones, G. 2011. Increasing ocean temperature reduces the metabolic performance and swimming ability of coral reef damselfishes. *Global Change Biology* 17: 2971–2979.
- Kanakoff, G.P. 1956. Fish records from the Pleistocene of southern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 55: 47–49.
- Kaschner, K., Kesner-Reyes, K., Garilao, C., Rius-Barile, J., Rees, T., and Froese, R. 2016. *AquaMaps: Predicted range maps for aquatic species*. World Wide Web electronic publication: www.aquamaps.org, version (08/2016).
- Kennedy, W.J., King, C., and Ward, D.J. 2008. The upper Albian and lower Cenomanian succession at Kolbay, eastern Mangyshlak

- (southwest Kazakhstan). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 78: 117–147.
- Kesner-Reyes, K., Kaschner, K., Kullander, S., Garilao, C., Barile, J., and Froese, R. 2016. AquaMaps: algorithm and data sources for aquatic organisms. In: R. Froese, and D. Pauly (Eds.), *FishBase*. World Wide Web electronic publication: www.fishbase.org, version (Accessed: 04-2012).
- Kiel, S., and Nielsen, S.N. 2010. Quaternary origin of the inverse latitudinal diversity gradient among southern Chilean mollusks. *Geology* 38: 955–958.
- Kindlimann, R. 1990. Selacios del Terciario Tardío de Sacaco, Departamento de Arequipa. *Boletín de Lima* 69: 91–95.
- Krebs, W.N., Aleman, A.M., Padilla, H., Rosenfeld, J.H., and Niemyer, H. 1992. Age and paleoceanographic significance of the Caleta Herradura diatomite, Península de Mejillones, Antofagasta, Chile. *Andean Geology* 19: 75–81.
- Lamilla, J., and Bustamante, C. 2005. Guía para el reconocimiento de: tiburones, rayas y quimeras de Chile. *Oceana* 17: 1–80.
- Laurito, C.A. 1999. *Los selacios fósiles de la localidad de Alto Guayaacán (y otros ictiolitos asociados). Mioceno superior-Plioceno inferior de la Formación Uscari, provincia de Limón, Costa Rica*. Texto Comunicación S.A., San José, 168 p.
- Lawrence, K.T., Liu, Z., and Herbert, T.D. 2006. Evolution of the eastern tropical Pacific through Plio-Pleistocene glaciation. *Science* 312: 79–83.
- Le Roux, J.P. 2012. A review of Tertiary climate changes in southern South America and the Antarctic Peninsula. Part 1: Oceanic conditions. *Sedimentary Geology* 247: 1–20.
- Le Roux, J.P., Gómez, C., Venegas, C., Fenner, J., Middleton, H., Marchant, M., Buchbinder, B., Frassinetti, D., Marquardt, C., Gregory-Wodzicki, K.M., and Lavenu, A. 2005. Neogene–Quaternary coastal and offshore sedimentation in north central Chile: Record of sea-level changes and implications for Andean tectonism. *Journal of South American Earth Sciences* 19: 83–98.
- Le Roux, J.P., Olivares, D.M., Nielsen, S.N., Smith, N.D., Middleton, H., Fenner, J., and Ishman, S.E. 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.P., Achurra, L., Henríquez, Á., Carreño, C., Rivera, H., Suárez, M.E., Ishman, S.E., Pyenson, N.D., and Gutstein, C.S. 2016. Oroclinal bending of the Juan Fernández Ridge suggested by geohistory analysis of the Bahía Inglesa Formation, north-central Chile. *Sedimentary Geology* 333: 32–49.
- Long, D.J. 1993a. Late Miocene and early Pliocene fish assemblages from the north central coast of Chile. *Tertiary Research* 14: 117–126.
- Long, D.J. 1993b. Preliminary list of the marine fishes and other vertebrate remains from the late Pleistocene Palos Verdes Sand Formation at Costa Mesa, Orange County, California. *PaleoBios* 15: 9–13.
- Luongo, S.M., and Lowe, C.G. 2018. Seasonally acclimated metabolic Q₁₀ of the California horn shark, *Heterodontus francisci*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 503: 129–135.
- Marchant, M., Marquardt, C., Blanco, N., and Godoy, E. 2000. Foraminíferos del área de Caldera (26° 45'–28° S) y su utilización como indicadores cronoestratigráficos del Neógeno. *9º Congreso Geológico Chileno (Puerto Varas), Actas*: 499–503.
- Marchant, M., Cecioni, A., Figueroa, S., González, H., Giglio, S., Hebel, D., Kaiser, J., Lamy, F., Mohtadi, M., Pineda, V., and Romero, O. 2007. Marine geology, oceanography and climate. In: T. Moreno, and W. Gibbons (Eds.), *The Geology of Chile*. The Geological Society, London, p. 289–309.
- Martínez-Pardo, R. 1979. Hallazgo de foraminíferos miocénicos cerca de Puerto Aldea, Bahía de Tongoy, Provincia de Coquimbo, Chile. *Andean Geology* 8: 65–78.
- Martínez-Pardo, R., and Caro, R. 1980. Microfósiles silíceos de las diatomitas de Tongoy, Provincia de Coquimbo, Chile: su significado biocronoestratigráfico, biocronogeológico, paleoecológico y paleogeográfico. *Andean Geology* 10: 33–53.
- Matthews, S.C. 1973. Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Paleontology* 16: 713–719.
- Meyer, F.A.A. 1793. *Systematisch-summarische Uebersicht der neuesten zoologischen Entdeckungen in Neu-holland und Afrika. Nebst zwei andern zoologischen Abhandlungen*. Dytischen Buchhandlung, Leipzig, 178 p.
- Mitchell, E.D. 1965. *History of research at Sharktooth Hill, Kern County, California*. Kern County Historical Society, Bakersfield, 45 p.
- Mitchell, E., and Tedford, R.H. 1973. The Enaliartinae: a new group of extinct aquatic Carnivora and a consideration of the origin of the Otariidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 151: 201–284.
- Montecino, V., and Lange, C.B. 2009. The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. *Progress in Oceanography* 83: 65–79.
- Mörické, W.V. 1896. Versteinerungen der Tertiärformationen von Chile. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie Beilage Band* 10: 548–612.
- Muizon, C. de, and DeVries, T.J. 1985. Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau* 74: 547–563.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons, Hoboken, 601 p.
- Nielsen, S.N. 2013. A new Pliocene mollusk fauna from Mejillones, northern Chile. *Paläontologische Zeitschrift* 87: 33–66.
- Nielsen, S.N., and Glodny, J. 2009. Early Miocene subtropical water temperatures in the southeast Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 480–488.
- OBIS, 2018. Distribution records of *Heterodontus francisci* (Girard, 1854), *Heterodontus mexicanus* Taylor and Castro-Aguirre, 1972 and *Heterodontus quoyi* (Fréminville, 1840) [Datasets]. Ocean Biogeographic Information System. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. World Wide Web: www.iobis.org. (Accessed: 10-16-2018).
- Padilla, H., and Elgueta, S. 1992. Neogene marine deposits of Caleta Patillos, northern Chile: their relationship with Neogene sediments of the peninsula de Mejillones. *Andean Geology* 19: 83–89.
- Paskoff, R. 1970. *Recherches Géomorphologiques dans le Chili Semi-aride*. Biscaye Freres, Bordeaux, 420 p.
- Philippi, R.A. 1887. *Los fósiles terciarios y cuaternarios de Chile*. Brockhaus, Leipzig, 256 p.
- Ravelo, A.C., Andreasen, D.H., Lyle, M., Lyle, A.O., and Wara, M.W. 2004. Regional climate shifts caused by gradual global cooling in the Pliocene epoch. *Nature* 429: 263–267.
- Reif, W.E. 1976. Morphogenesis, pattern formation and function of the dentition of *Heterodontus* (Selachii). *Zoomorphologie* 83: 1–47.
- Rivadeneira, M.M., and Marquet, P.A. 2007. Selective extinction of late Neogene bivalves on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology* 33: 455–468.
- Rivadeneira, M.M., and Nielsen, S.N. 2017. Diversification dynamics, species sorting, and changes in the functional diversity of marine benthic gastropods during the Pliocene–Quaternary at temperate western South America. *PLoS ONE* 12: e0187140. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187140>

- Sigovini, M., Keppel, E., and Tagliapietra, D. 2016. Open Nomenclature in the biodiversity era. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1217–1225.
- Smith, J.L.B. 1949. Interesting fishes of three genera new to South Africa. *Annals and Magazine of Natural History* 2: 367–374.
- Staig, F., Hernández, S., López, P., Villafaña, J.A., Varas, C., Soto, L.P., and Carrillo-Briceño, J.D. 2015. Late Neogene elasmobranch fauna from the Coquimbo Formation, Chile. *Revista Brasileira de Paleontologia* 18: 261–272.
- Suárez, M.E. 2015. Tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes) fósiles de Chile. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 63: 17–33.
- Suárez, M.E., and Encinas, A. 2002. Vertebrados marinos del miembro inferior de la Formación Navidad (Mioceno temprano), Chile central. *1er Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados (Santiago), Resúmenes*: 49.
- Suárez, M.E., and Marquardt, C. 2003. Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranquios del Mesozoico y Cenozoico de Chile: su valor como indicadores cronoestratigráficos. *10° Congreso Geológico Chileno (Concepción), Actas*: ST3.
- Suárez, M.E., Marquardt, C., Lavenu, A., Marinovic, N., and Wilke, H.G. 2003. Vertebrados marinos neógenos de la Formación La Portada, II Región, Chile. *10° Congreso Geológico Chileno (Concepción), Actas*: ST3.
- Suárez, M.E., Lamilla, J., and Marquardt, C. 2004. Peces Chimaeriformes (Chondrichthyes, Holocephali) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa (Región de Atacama, Chile). *Andean Geology* 31: 105–117.
- Suárez, M.E., Encinas, A., and Ward, D. 2006. An early Miocene elasmobranch fauna from the Navidad Formation, central Chile, South America. *Cainozoic Research* 4: 3–18.
- Taylor, L. 1972. [A revision of the shark family Heterodontidae. PhD Thesis, University of California, San Diego, 176 p. Unpublished.].
- Taylor, L.R., and Castro-Aguirre, J.L. 1972. *Heterodontus mexicanus*, a new horn shark from the Golfo de California. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 19: 123–143.
- Tsuchi, R. 2002. Neogene evolution of surface marine climate in the Pacific and notes on related events. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 19: 260–270.
- Valenzuela-Toro, A.M., Gutstein, C.S., Varas-Malca, R.M., Suárez, M.E., and Pyenson, N.D. 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.
- Villafaña, J.A. 2015. [Estructura biogeográfica de condricthios de la costa Pacífica Templada de Sudamérica: Dinámicas desde el Neógeno al Presente. Tesis de magister, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, 53 p. Unpublished.].
- Villafaña, J.A., and Rivadeneira, M.M. 2014. Rise and fall in diversity of Neogene marine vertebrates on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology* 40: 659–674.
- Villafaña, J.A., and Rivadeneira, M.M. 2018. The modulating role of traits on the biogeographic dynamics of chondrichthyans from the Neogene to the present. *Paleobiology* 44: 251–262.
- Walsh, A.A. 2001. [The Bahía Inglesa Formation bonebed: genesis and palaeontology of a Neogene konzentrat lagerstätte from north-central Chile. PhD Thesis, School of Earth and Environmental Sciences, University of Portsmouth, Portsmouth, 440 p. Unpublished.].
- Wara, M.W., Ravelo, A.C., and Delaney, M.L. 2005. Permanent El Niño-like conditions during the Pliocene warm period. *Science* 309: 758–761.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., and Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–693.

doi: 10.5710/AMGH.19.10.2018.3202

Submitted: May 9th, 2018Accepted: October 18th, 2018Published online: October 21st, 2018

Capítulo 6: EL HALLAZGO MÁS MERIDIONAL DEL PEREZOSO MARINO *THALASSOCNUS* (MAMMALIA, TARDIGRADA) EN DOS NUEVAS LOCALIDADES DEL PLIOCENO DE CHILE

RESUMEN

Thalassocnus es un perezoso (Mammalia, Tardigrada) adaptado al medio acuático que fue descrito por primera vez en depósitos neógenos de la Formación Pisco en Perú, de la cual procede la mayor parte de los especímenes conocidos. El género está representado por cinco especies, que se extienden desde el Mioceno tardío al Plioceno tardío, ocupando niveles estratigráficos sucesivos. Estudios morfo-funcionales del esqueleto craneal y postcraneal de *Thalassocnus* han permitido constatar la progresiva adaptación de este perezoso al medio acuático, desde las especies geológicamente más antiguas a las más recientes. Los primeros registros de *Thalassocnus* fuera de la Formación Pisco corresponden a la Formación Bahía Inglesa, del Neógeno del Norte de Chile, y fueron asignados a las especies antiguas.

En este capítulo se describe material de *Thalassocnus* procedente de dos nuevas localidades en depósitos pliocenos de las formaciones Coquimbo y Horcón en el norte y centro de Chile. El material de la Formación Coquimbo proviene de la localidad Lomas del Sauce y pertenece a un único individuo que conserva buena parte del esqueleto postcraneal. La comparación detallada de aquellos elementos óseos con características diagnósticas ha permitido asignarlo a *T. carolomartini*. El material de la Formación Horcón, colectado en la localidad Playa La Luna, es una falange aislada, que fue asignada a alguna de las especies más recientes que *T. natans*. Se muestran por tanto los registros más meridionales de *Thalassocnus*, y los primeros de las especies recientes en Chile, y se discute el significado paleoambiental de los hallazgos.

Este capítulo constituye un artículo científico que fue publicado en la revista de circulación internacional *Ameghiniana*, razón por la cual se presenta en idioma inglés y con el formato en el que fue publicado por la revista.

THE SOUTHERNMOST OCCURRENCE OF THE AQUATIC SLOTH *THALASSOCNUS* (MAMMALIA, TARDIGRADA) IN TWO NEW PLIOCENE LOCALITIES IN CHILE

SALETA DE LOS ARCOS¹, DIEGO PARTARRIEU^{1,2}, JORGE CARRILLO-BRICEÑO³, AND ELI AMSON^{3,4}

¹Terra Ignota, Heritage and Geoscience Consulting, Domingo Toro Herrera 1451, Ñuñoa, 7750144 Santiago, Chile. sdelosarcos@terraignota.cl

²Universidad de Chile, Departamento de Geología, Plaza Ercilla 803, 8370450 Santiago, Chile. dpartarrieu@terraignota.cl

³Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Karl Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Switzerland. jorge.carrillo@pim.uzh.ch; eli.amson@pim.uzh.ch

⁴Humboldt-Universität, AG Morphologie und Formengeschichte, Bild Wissen Gestaltung - ein interdisziplinäres Labor und Institut für Biologie, Philippstraße 12/13, D-10115 Berlin, Germany. eli.amson@hu-berlin.de

Abstract. *Thalassocnus* is a sloth (Mammalia, Tardigrada) adapted to an aquatic lifestyle. It was first described from the Neogene deposits of the Pisco Formation of Peru, from where most of the specimens come. The genus is represented by five species ranging from the late Miocene to the late Pliocene, occupying successive stratigraphic levels. Morpho-functional studies of the cranial and postcranial skeleton of *Thalassocnus* have demonstrated the progressive adaptation of these sloths to a marine environment, establishing gradual differences from the geologically oldest to the youngest species of the genus. The first records of *Thalassocnus* outside the Pisco Formation have been referred to the Neogene Bahía Inglesa Formation, in northern Chile, where older species were recovered. In this paper, we describe materials from two new Pliocene localities in Chile: the Coquimbo and the Horcón formations, in northern and central Chile, respectively. The Coquimbo Formation material was collected from the Lomas del Sauce locality and consists of a partial skeleton of a single individual. Detailed comparisons of the elements with diagnostic features enabled the referral of this specimen to *T. carolomartini*. The material from the Horcón Formation was collected from the Playa La Luna locality and consists of an isolated phalanx, which is attributed to one of the species of *Thalassocnus* younger than *T. natans*. Thus, we present the first record of younger species of *Thalassocnus* in Chile and the southernmost occurrence of the genus.

Key words. Coquimbo Formation. Horcón Formation. Marine assemblage. Tardigrada. *Thalassocnus*. Xenarthra.

Resumen. EL HALLAZGO MÁS MERIDIONAL DEL PEREZOSO MARINO *THALASSOCNUS* (MAMMALIA, TARDIGRADA) EN DOS NUEVAS LOCALIDADES DEL PLIOCENO DE CHILE. *Thalassocnus* es un perezoso (Mammalia, Tardigrada) adaptado al medio acuático que fue descrito por primera vez en depósitos neógenos de la Formación Pisco en Perú, de la cual procede la mayor parte de los especímenes conocidos. El género está representado por cinco especies, que se extienden desde el Mioceno tardío al Plioceno tardío, ocupando niveles estratigráficos sucesivos. Estudios morfo-funcionales del esqueleto craneal y postcraneal de *Thalassocnus* han permitido constatar la progresiva adaptación de este perezoso al medio acuático, desde las especies geológicamente más antiguas a las más recientes. Los primeros registros de *Thalassocnus* fuera de la Formación Pisco corresponden a la Formación Bahía Inglesa, del Neógeno del Norte de Chile, y fueron asignados a las especies antiguas. En este trabajo describimos material de *Thalassocnus* procedente de dos nuevas localidades en depósitos pliocenos de las formaciones Coquimbo y Horcón, del Norte y Centro de Chile respectivamente. El material de la Formación Coquimbo proviene de la localidad Lomas del Sauce y pertenece a un único individuo que conserva buena parte del esqueleto postcraneal. La comparación detallada de aquellos elementos óseos con características diagnósticas ha permitido asignarlo a *T. carolomartini*. El material de la Formación Horcón, colectado en la localidad Playa La Luna, es una falange aislada, que fue asignada a alguna de las especies más recientes que *T. natans*. Se muestran por tanto los registros más meridionales de *Thalassocnus* y los primeros de las especies recientes en Chile.

Palabras clave. Formación Coquimbo. Formación Horcón. Ensemble marino. Tardigrada. *Thalassocnus*. Xenarthra.

THALASSOCNUS Muizon and McDonald, 1995 is an aquatic sloth (Mammalia, Tardigrada) that was first described in the Neogene Pisco Formation of Peru (Muizon and McDonald, 1995). This formation contains a diverse fauna, typical of a littoral environment, that includes molluscs, brachiopods,

crustaceans, teleosteans, selachians, sea birds, cetaceans, and pinnipeds (Bianucci *et al.*, 2016, and references therein). The genus *Thalassocnus* consists of five species initially described based on the skull, mandible, dentition, and a few postcranial elements (Muizon and McDonald, 1995;

McDonald and Muizon, 2002; Muizon *et al.*, 2003, 2004a) with a temporal range that spans from the late Miocene to the late Pliocene (Muizon *et al.*, 2003, 2004a; Amson *et al.*, 2015b). The five species were found in five successive stratigraphic levels that were dated using absolute methods (Muizon and DeVries, 1985; Muizon *et al.*, 2004a; Ehret *et al.*, 2012): *Thalassocnus antiquus* Muizon, McDonald, Salas, and Urbina, 2003, located in the Aguada de Lomas horizon (AGL) that ranges in age from 8 to 8.8 Ma (Huayquerian SALMA); *Thalassocnus natans* Muizon and McDonald, 1995, found in the Montemar horizon (MTM), dated to 7.30 Ma (Huayquerian SALMA); *Thalassocnus littoralis* McDonald and Muizon, 2002, located in several levels of the Sacaco Sur horizon (SAS), dated from 7.1 Ma to 5.93 Ma (late Huayquerian to late Montehermosan SALMA); and *Thalassocnus carolomartini* McDonald and Muizon, 2002, found at the Sacaco horizon with an age of 5.75 Ma (Montehermosan SALMA). No absolute dating exists for the deposits where the *Thalassocnus yaucensis* Muizon, McDonald, Salas, and Urbina 2004 material is present; however, a stratigraphic correlation enables the estimation of a Pliocene or early Pliocene age.

The first reconstruction of the aquatic lifestyle of *Thalassocnus* was made on the basis of taphonomic arguments and a few anatomical features (Muizon and McDonald, 1995). Subsequent studies analyzing the functional morphology of the skeleton and bone microstructure revealed a gradual adaptation to a marine environment from the oldest to the youngest species of *Thalassocnus*. Different feeding adaptations were demonstrated based on cranial, mandibular and dental characters, and enabled the recognition of the three oldest species as partial grazers (most likely of stranded or shallow marine vegetation), and the two youngest species as specialized grazers (Muizon *et al.*, 2004b). Gradual increases in bone compactness (osteosclerosis) and volume (pachyostosis) were observed from the oldest to the youngest species, affecting both the ribs and long bones (Amson *et al.*, 2015a). Such modifications would facilitate buoyancy control and stability in aquatic environments. Forelimb and hind limb morphology also support gradual adaptation to an aquatic lifestyle (Amson *et al.*, 2015b, c), suggesting that aquatic locomotion was achieved by means of “quadrupedal paddling” and “bottom walking”. Manus morphology showed the capability for gripping fixed

objects on the seafloor, which may have facilitated *Thalassocnus* feeding and stabilization (Amson *et al.*, 2015b); moreover, secondary plantigrady in the youngest species, and the development of a strong claw on the third digit of the pes would also have favored this stabilization (Amson *et al.*, 2015c). Forelimb adaptations are also consistent with digging habits (Amson *et al.*, 2015b). Axial postcranium morphology of the youngest species showed adaptations consistent with a greater amount of time spent in water and a downturned inclination of the head, constituting an adaptation to grazing on the sea floor (Amson *et al.*, 2015d). Furthermore, the genus is characterized by a long tail that would have enabled the stabilization of the body while feeding.

Most of the specimens of *Thalassocnus*, including the most complete remains, come from the Pisco Formation, but additional findings in Neogene marine deposits from Chile, in the Bahía Inglesa Formation, had already been reported (Canto *et al.*, 2002, 2008; Walsh and Suárez, 2005; Suárez *et al.*, 2011; Pyenson *et al.*, 2014). The first report of *Thalassocnus* from Chile corresponded to a partial mandible found in the Miembro Lechero of the Bahía Inglesa Formation (Canto *et al.*, 2002). The material (SGO.PV1093) was referred to *T. antiquus* or *T. natans* (Canto *et al.*, 2008), consistent with the assignment of the deposits to the late Miocene, as indicated by radiometric ages derived from ash levels in the formation.

Subsequent findings of *Thalassocnus* in deposits of the Bahía Inglesa Formation were reported by Suárez *et al.* (2011). In the locality “Arenas de Caldera”, attributed to the late Miocene (Walsh and Suárez, 2005), two femora were preliminary assigned to *Thalassocnus* sp. (SGO.PV 1133). The specimens housed in the Museo Paleontológico de Caldera (MPC-SPN2) comprise some elements of the postcranial skeleton and a cranium, and were attributed to *T. natans*, except for a specimen with characteristics intermediate between *T. natans* and *T. littoralis*.

Thanks to the 2010 to 2012 road expansion of the Pan-American Highway at the Cerro Ballena locality in Caldera, new isolated remains attributed to *T. natans* from the Bahía Inglesa Formation were recovered (Pyenson *et al.*, 2014). This attribution allowed these authors to assign the upper boundary of the section to the late Miocene on the basis of the correlation with the Montemar horizon of the Pisco For-

mation. Although initially based on characters shared by the entire genus, this attribution was subsequently confirmed (Amson *et al.*, 2015c): the morphology of the medial trochlear ridge of the femur enabled the attribution of the femur to either *T. antiquus* or *T. natans*. Thus, the upper age limit of the Cerro Ballena site might be as initially supposed or older (Amson *et al.*, 2015c).

In this work, we present new material of *Thalassocnus* from the Neogene Coquimbo and Horcón formations, located in north and central Chile, respectively (Fig. 1). The Coquimbo material comes from the new locality Lomas del Sauce and consists of a partial skeleton of a single individual recovered during a systematic excavation in June 2015. The Horcón material ascribed to *Thalassocnus* is restricted to a single phalanx recovered in May 2011 by one of the authors (JCB) in level 12 of the upper member of the Horcón Formation (Carrillo-Briceño *et al.*, 2013).

GEOLOGICAL SETTING

The Pacific coastline of South America is marked by a series of Neogene basins that comprise marine deposits discontinuously exposed from Ecuador to Chile. Within

these basins, several units, such as the Pisco, Bahía Inglesa, Coquimbo, and Horcón formations, are recognized (Fig. 1).

According to Martínez-Pardo (1979), after having been first studied by Darwin (1846), many of the Neogene marine deposits of northern-central Chile were referred to as “Coquimbo Formation”, although often by an improper extension of the “Coquimbo Stufe” of Steinmann (1895). In view of this, Moscoso *et al.* (1982) proposed to reserve the term “Coquimbo Formation” for a set of marine sediments located along the coastline between 28° and 30° S. In La Herradura Bay area, the Formation appears as a succession of marine sediments including sandstones, siltstones, limestones, coquinas, and conglomerates, which have been attributed to the Pliocene-Pleistocene interval based on their fossil malacofauna (Herm, 1969; Emparan and Pineda, 2000). Different levels of marine terraces were carved in these sediments as a result of the Plio-Quaternary marine transgressions and regressions that occurred in this area (Paskoff, 1970; Paskoff *et al.*, 1995). The Lomas del Sauce locality is situated in the Herradura Bay sector (29° 59' 42" S; 71° 20' 2" W), where some of the higher levels of one of these terraces are recorded at an altitude of 60-70 m above

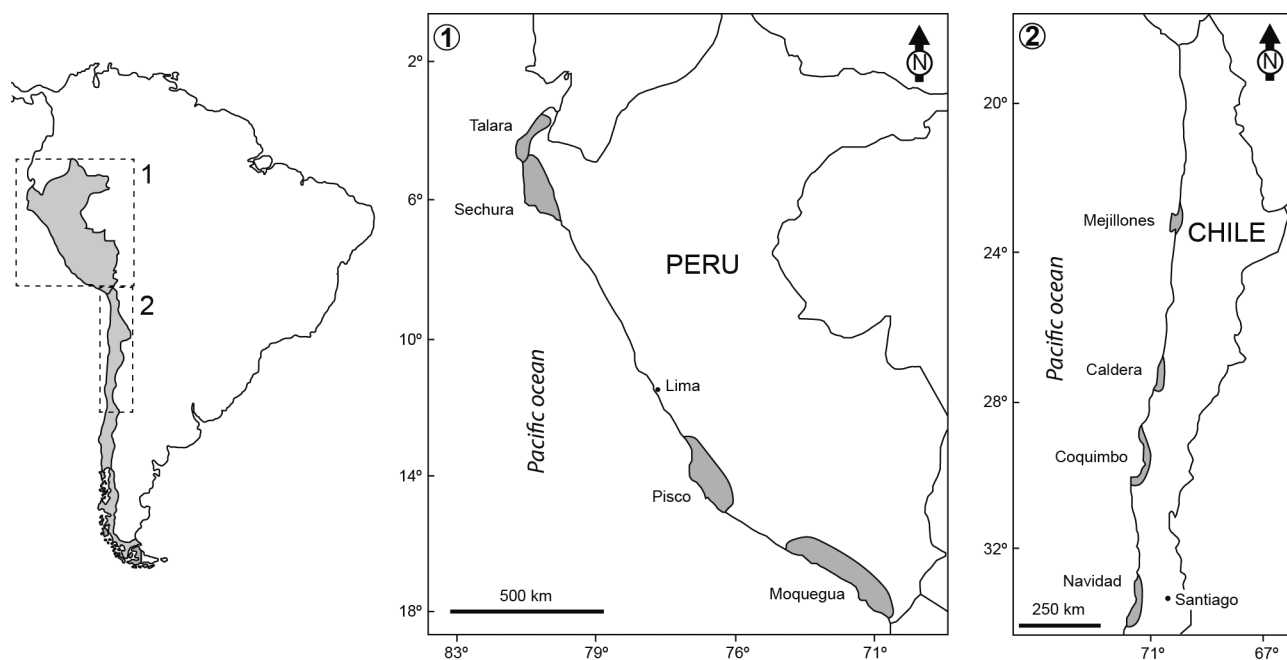


Figure 1. 1, Neogene sedimentary basins located along the Pacific coast of Peru and 2, northern and central Chile. The Horcón Formation is part of the Navidad Basin, the Coquimbo Formation is included in the Coquimbo Basin and Bahía Inglesa Formation fills the Caldera Basin. Modified from Martínez-Pardo (1990).

sea level (Fig. 2). The stratigraphy of this locality is characterized by a succession of sandy to clayey poorly consolidated siltstones interbedded with two fossiliferous beds made up of silt and coquinas (Fig. 3) with abundant bivalve, gastropod, serpulid, barnacle, and decapod remains, as well as a conspicuous record of vertebrates including marine mammals, chondrichthyans, bony fishes, and birds. The fossil invertebrate assemblage in these levels enables their attribution to the Pliocene, taking into account the biostratigraphic ranges proposed by Guzmán *et al.* (2000) for the Caldera Formation. The presence of *Chorus grandis*, whose first occurrence dates from the early Pliocene (DeVries, 1997; Guzmán *et al.*, 2000), in combination with *Anadara chilensis*, characteristic of the Pliocene (upper and probably also to the early Pliocene), confirms this age assignment.

The *Thalassocnus* specimen from Lomas del Sauce was recovered from the upper fossiliferous bed (bed '3'), in the silt layer that underlies the serpulids crust (Fig. 3). Part of the axial postcranium, specifically the cervical and some thoracic vertebrae, and also the left humerus and scapula,

were found articulated. The rest of the bones were dispersed in the area and isolated, although somewhat following the general body disposition. The pelvis was facing downwards whereas the axial postcranium and the forelimb remains were lying upwards, indicating that the postcranium suffered a slight displacement before burial. Some bones (pelvis, scapula, and humerus) were broken just before or during the burial, since broken fragments were lo-

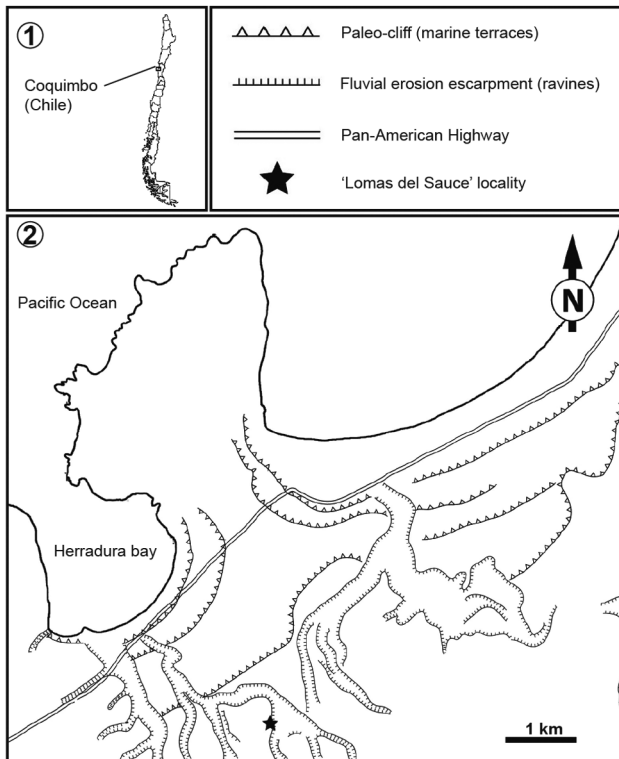


Figure 2. Map of fossiliferous locality of Lomas del Sauce. Modified from Paskoff *et al.* (1995).

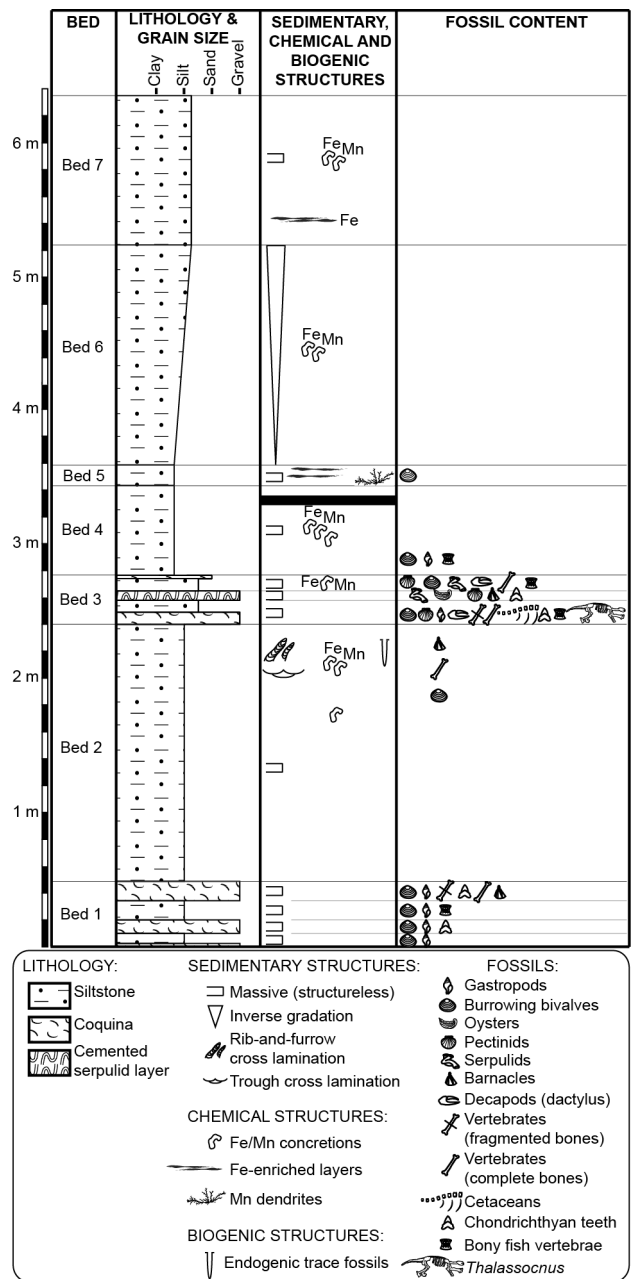


Figure 3. Stratigraphic column of the Lomas del Sauce locality.

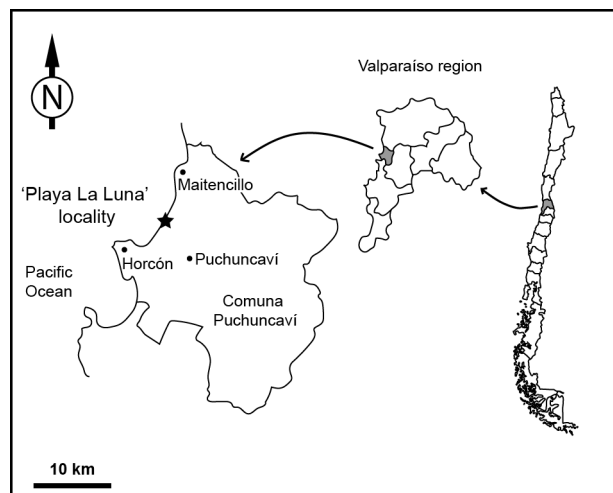


Figure 4. Map of fossiliferous locality Playa La Luna. Modified from Carrillo-Briceño *et al.* (2013).

cated *in situ*, showing only a slight vertical displacement. A phosphatic crust developed at the bottom of the fossiliferous level was fixed to most of the bones.

The Horcón Formation is part of the Neogene Navidad Basin and was defined by Thomas (1958) as a set of sediments that includes sandstones, mudstones, and siltstones forming a cliff along the coastline between Caleta Horcón and Maitencillo (Carrillo-Briceño *et al.*, 2013). Carrillo-Briceño *et al.* (2013) recognized two different stratigraphic intervals for this unit and assigned them to the upper interval of the Horcón Formation. According to Carrillo-Briceño *et al.* (2013), the lithology is dominated by fine to coarse sandstones poorly consolidated and interbedded with a few layers of conglomerates and boulders. Based on the association of fossil molluscs contained in these sequences, Carrillo-Briceño *et al.* (2013) proposed a late Pliocene age for the Horcón Formation. The phalanx described in this paper was collected in the Playa la Luna locality (32° 42' 2" S; 71° 27' 38" W), situated 3 km northeast of Caleta Horcón (Fig. 4). In this locality, a boulder bed overlies a medium-grained sandstone layer. The latter, which corresponds to layer '12' in Carrillo-Briceño *et al.* (2013), is a fossiliferous stratum where several remains of vertebrates have been found, such as sharks (Carrillo-Briceño *et al.*, 2013), bony fishes, birds (Chávez-Hoffmeister *et al.*, 2014), and some mammals currently under study.

MATERIAL AND METHODS

Both specimens described here are housed at the Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (MNHN) in Chile. We will hereafter describe only the elements with specific diagnostic features.

Both specimens were compared with the previously recovered specimens ascribed to the five species of *Thalassocnus* using the descriptions of the postcranial skeleton provided by Amson *et al.* (2015b–d). Bone dimensions were measured following these authors (Tabs. 1–2). In order to refer to mediolateral, proximodistal, and anteroposterior directions of the long bones, the terms width, length, and depth were conventionally used. For the description and tables we used the following abbreviations: **AP**, anteroposterior; **D**, depth; **DP**, dorsopalmar; **DV**, dorsoventral; **L**, length; **LTR**, depth of the distal epiphysis at the level of the lateral trochlear ridge (femur); **ML**, mediolateral; **MTR**, anteroposterior depth of medial trochlear ridge at the level of the lateral trochlear ridge (femur); **PD**, proximodistal; **W**, width. Institutional abbreviations corresponds to: **SGO.PV**, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago de Chile, Chile and **MUSM**, Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

MAMMALIA Linnaeus, 1758

XENARTHRA Cope, 1889

TARDIGRADA Latham and Davies in Forster, 1795
(= PHYLLOPHAGA Owen, 1842; = FOLIVORA Delsuc, Catzeflis, Stanhope, Douzery, 2001)

MEGATHERIIDAE *sensu* Amson, Muizon, Gaudin, 2016

THALASSOCNINAE Muizon, McDonald, Salas, Urbina, 2004

Thalassocnus Muizon and McDonald, 1995

Thalassocnus carolomartini McDonald and Muizon, 2002

Figures 5–17

Referred specimen. SGO.PV 15500, partial postcranium comprising partial left scapula, right clavicle, complete left humerus, and distal end of right humerus, proximal end of right and distal end of left ulna, distal end of right radius, right scaphoid, almost complete digital complex of right manus, partial left and right femora, left and right patellae,

TABLE 1- Measurements of forelimb bones (in millimetres) of *T. carolomartini* from Lomas del Sauce (SGO.PV 15500).

<i>Humerus</i>		<i>Middle phalanx, digit two</i>	
Head, AP length	58	Greatest PD length (at midwidth)	49
Head, ML width	55	ML width at midshaft	32
Proximal tuberosity, greatest ML width	94	DP depth at midshaft	21
<i>Radius</i>		<i>Ungual phalanx, digit two</i>	
Articular facet for manus, AP depth	74	Greatest PD length (N.B. the distal tip is rarely preserved)	74.5
Articular facet for manus, greatest ML width	36	PD length of subungual process	42
ML width just proximal to distal epiphysis	35	Greatest ML width (at proximal articular surface)	33
<i>Scaphoid</i>		DP depth at proximal end	30
Greatest PD length (at level of distal process)	28	DP depth of unguinal process palmar to level of subungual process	15
Greatest ML width (at level of articular facet for MCC)	53	<i>Digit three</i>	
Greatest DP depth (at level of dorsal process)	33	Angle between middle and unguinal phalanxes when flexed	61
ML width (W)	53	<i>Proximal phalanx, digit three</i>	
PD length (L)	29	Greatest PD length	23
W/L	1.82	Greatest ML width	30
<i>Trapezium-first metacarpal complex</i>		Greatest DP depth	37
Angle between facets with Mc II	122	<i>Middle phalanx, digit three</i>	
Greatest PD length	40	Greatest PD length (at midwidth)	44
Greatest ML width (at lateroproximal complex)	34	ML width at midshaft	26
DP depth at midshaft	19	DP depth at midshaft	18
PD length (L)	40	<i>Ungual phalanx, digit three</i>	
DP depth (D)	19	Greatest PD length	97
L/D	2.11	Greatest ML width (at proximal end)	26
<i>Phalanx digit one</i>		Greatest DP depth (at proximal end)	40
Greatest PD length	43	<i>Proximal phalanx, digit four</i>	
Greatest ML width (at proximal end)	25	Greatest PD length	20
Greatest DP depth (at proximal end)	34	Greatest ML width	28
<i>Metacarpal II</i>		Greatest DP depth	38
Angle between the carina and vertical plane	36	<i>Middle phalanx, digit four</i>	
<i>Proximal phalanx, digit two</i>		Greatest PD length	38
Greatest PD length	25	Greatest ML width	23
Greatest ML width	33	Greatest DP depth (at proximal end)	32
Greatest DP depth	36		

Abbreviations: AP, anteroposterior; D, depth; DP, dorsopalmar; L, length; ML, mediolateral; PD, proximodistal; W, width.

partial left and right tibiae, and fibulae, right astragalus, left cuboid and fourth metatarsal, partial pelvis, cervical, some thoracolumbar and caudal vertebrae, and fragmentary ribs. **Locality and age.** Lomas del Sauce locality, Coquimbo Formation, Pliocene.

Description. Based on the size of the femoral head, the Lomas del Sauce specimen is roughly 5% smaller than

MUSM 434, the largest specimen of *Thalassocnus* known to date (referred to *T. yaucensis*, estimated to be ca. 330 cm long) (Amson *et al.*, 2015b, c). This would be consistent with the attribution to a younger species of *Thalassocnus*, as the largest body sizes are found in the younger (Amson *et al.*, 2015b,c).

The complete left humerus is preserved although par-

TABLE 2- Measurements of hind limb bones (in millimetres) of *T. carolomartini* from Lomas del Sauce (SGO.PV 15500).

<i>Pelvis</i>	
<i>Ilium, maximum ML width of the iliac wing</i>	190*
<i>Acetabulum, DV depth</i>	57
<i>Right femur</i>	
<i>Head, PD radius (normal to the base of the head, anterior view)</i>	43
<i>Head, ML diameter (normal to the base of the head)</i>	68
<i>Head, AP diameter (normal to the base of the head)</i>	66
<i>Proximal end, greatest ML width (from medial edge of head to lateral edge of greater trochanter)</i>	125
<i>Epicondyles, ML width (oblique to shaft)</i>	124
<i>MTR</i>	5.2
<i>LTR</i>	66.5
<i>MTR/LTR</i>	0.08
<i>Patella</i>	
<i>PD length of apex (La)</i>	25
<i>PD length of facet for femur at midwidth (Lf)</i>	34
<i>La/Lf</i>	0.73
<i>Tibia</i>	
<i>Greatest PD length</i>	272
<i>Proximal end, greatest ML width (at anterior tuberosity)</i>	29
<i>Proximal end, greatest AP depth</i>	48
<i>Distal end, greatest ML width</i>	42
<i>Astragalus</i>	
<i>Greatest PD length (at level of junction between medial and lateral trochleae)</i>	60
<i>Greatest ML width (between odontoid process and fibular facet)</i>	61
<i>Greatest DP depth (between dorsal edge of trochleae and level of plantar edge of navicular process)</i>	61
<i>Angle between trochleae in distal view ($\pm 5^\circ$)</i>	109
<i>Cuboid</i>	
<i>Greatest PD length</i>	36
<i>Greatest ML width</i>	32
<i>Greatest DP depth</i>	43
<i>Abbreviations: *, approximate; AP, anteroposterior; D, depth; DV, dorso-ventral; L, length; LTR, depth of the distal epiphysis at the level of the lateral trochlear ridge; ML, mediolateral; MTR, anteroposterior depth of medial trochlear ridge at the level of the lateral trochlear ridge; W, width.</i>	

tially covered by a phosphatic crust on the anterior side that masks some features (Fig. 5). Older species of *Thalassocnus* present a shallow broad groove on the anterior surface of the lesser tuberosity at the proximal end of the humerus so it is subdivided into a larger medial process and a smaller process located on the lateral edge. In *T. carolomartini* and

T. yaucensis, this groove is reduced. In the left humerus of the Lomas del Sauce specimen, this groove is absent. The transverse expansion of the distal end of the humerus is symmetric in the old species and asymmetric in *T. yaucensis* due to the reduction of the medial epicondyle. The Lomas del Sauce specimen shows a symmetrical distal epiphysis.

A partial proximal end of the right ulna and a distal end of the left ulna are preserved. The proximal end preserves only the portion at the level of the anconeal process so the articular facet for the humerus is partially preserved and the articular facet for the radius is not. The medial extension of

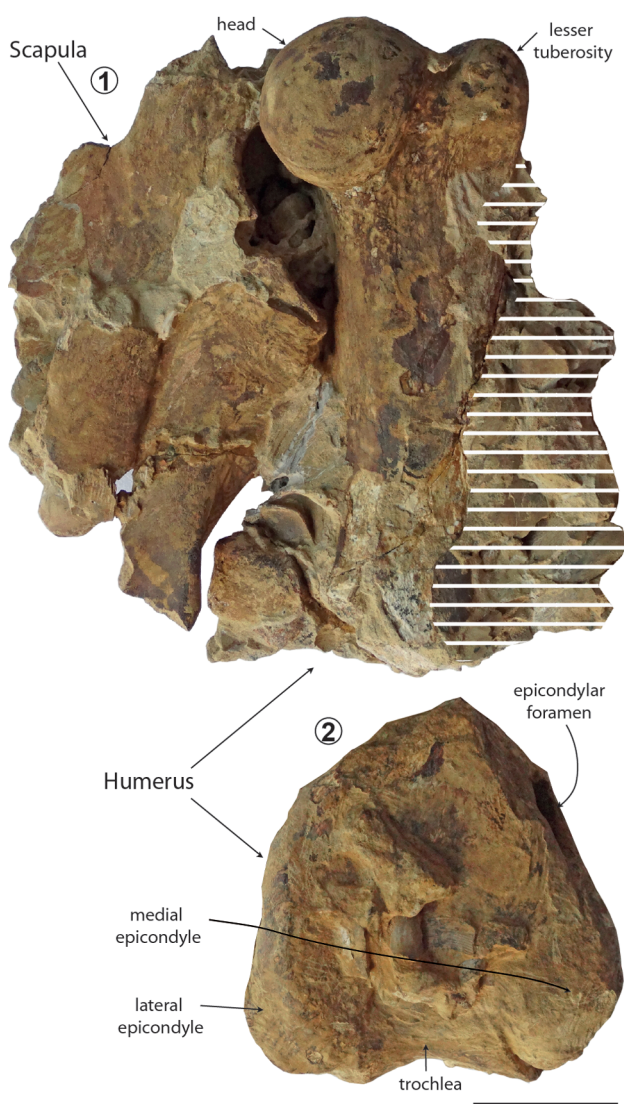


Figure 5. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. 1, left proximal humerus and partial left scapula in posterior view; 2, left distal humerus in posterior view. Hatched area corresponds to the phosphatic crust with molluscs. Scale bar = 5 cm.

the posteromedial edge of the olecranon process is visible and reminiscent of the specimen of *T. carolomartini* figured by Amson *et al.* (2015b). The distal end has a well-developed surface for the articulation with the carpus, distally located and extending anteriorly. This surface is oval with its long axis extending anteromedially to posterolaterally. From the anteromedial edge of this facet, a small ridge departs to the medial edge of the bone, separating two small fossae. These fossae are not described in Amson *et al.* (2015b).

The distal end of the right radius is preserved (Fig. 6). The radius is one of the most clearly diagnostic elements in *Thalassocnus*. Interspecific variations are reflected in the radius length and the relative development of the pronator ridge, implying a progressive increase of the distal width from the oldest to the youngest species. Although fragmentary, the pronator ridge is clearly well developed in the Lomas del Sauce specimen, as it is in the younger species of the genus. Another diagnostic feature is found in the development of three prominent tendinal grooves on the lateral side of the distal radius. The central groove, for the extensor carpi radialis muscle, is wider and shallower in the younger species as well as more symmetrical anteroposteriorly. In the specimen of Lomas del Sauce, this groove is wide, shallow and anteroposteriorly symmetrical. Also on the posterior side of the distal epiphysis, the ulnar notch displays interspecific variations. This notch is almost absent in *T. natans* (no data for *T. antiquus*), shallow and well marked

in *T. littoralis*, and extended well proximally in *T. carolomartini* and *T. yaucensis*. The ulnar notch is well defined and extends proximally in the Lomas del Sauce specimen. Another diagnostic character is the sulcus that extends from the central groove for the extensor carpi radialis muscle to the articular facet with the carpus. Species older than *T. carolomartini* possess this sulcus, which is reduced in *T. carolomartini* and absent in *T. yaucensis*. In the Lomas del Sauce specimen, this sulcus is present.

The complete right scaphoid is preserved (Fig. 7). The scaphoid of *T. carolomartini* is mediolaterally wider when compared to older species and even wider in *T. yaucensis*. Measurements of ML width and PD length in the scaphoid of the Lomas del Sauce specimen yield a ML/PD ratio of 1.82, which is between the mean values for *T. carolomartini* (1.72) and *T. yaucensis* (1.88) (Amson *et al.*, 2015b). The articular surface for the trapezium-Mc I complex and lunar are preserved in the Lomas del Sauce specimen. The latter completely occupies the lateral side of the bone and is a flat surface, a trait characteristic of *T. carolomartini* and *T. yaucensis* (it is clearly convex in *T. antiquus* and *T. natans*, and slightly convex in *T. littoralis*) (Amson *et al.*, 2015b). The articulation surface for the trapezoid is oval in the Lomas del Sauce specimen, not triangular as previously described for all species (Amson *et al.*, 2015b). Its long axis is oriented dorso-palmarly and extends along the dorsal and distal parts of the bone. This surface presents a convexity but is divided

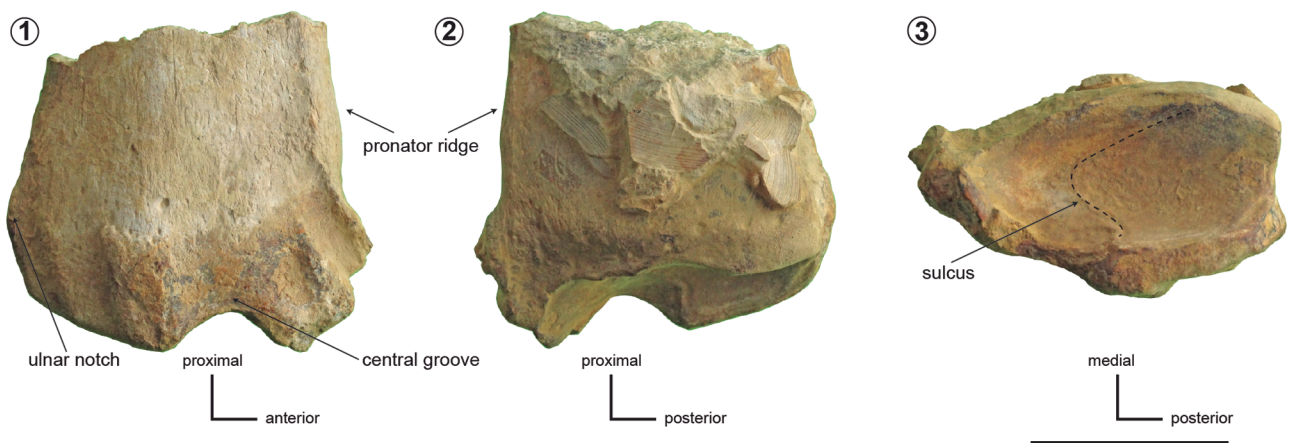


Figure 6. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Right radius distal end in: 1, lateral view; 2, medial view; 3, distal view. Note the sulcus on the articular surface for carpus in distal view. Scale bar= 5 cm.

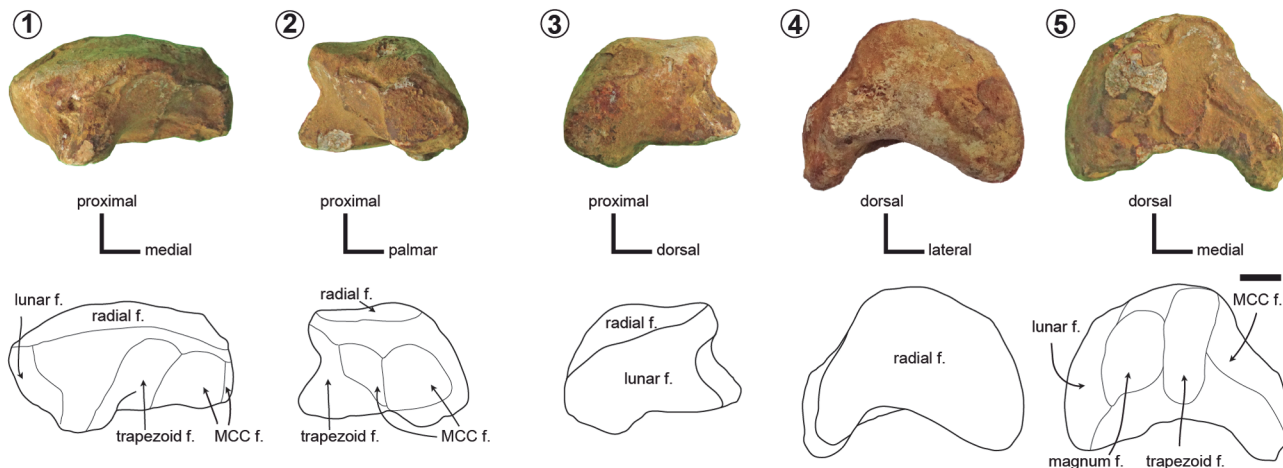


Figure 7. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Right scaphoid in: 1, dorsal view; 2, medial view; 3, lateral view; 4, proximal view; 5, distal view. Abbreviation: f, facet; MCC, trapezium-first metacarpal complex. Scale bar= 1 cm.

into two shallow concavities separated by a shallow elevation. This description is consistent with that given for *T. yaucensis* (Amson et al., 2015b). Another feature of the scaphoid of the Lomas del Sauce specimen shared with *T. carolomartini* and *T. yaucensis* is the absence of the distopalmar process. This process is well developed in *T. natans*, weaker in *T. littoralis*, and vestigial or absent in *T. carolomartini* and *T. yaucensis*.

The digital complex of the right manus is almost complete in the Lomas del Sauce specimen, lacking the third metacarpal, the unguual phalanx of digit four, and the phalanges of digit five (Fig. 8).

The first metacarpal in *Thalassocnus* is co-ossified with the trapezium forming the MCC complex, which is a short and stout bone (Amson et al., 2015b). The ratio between its PD length and DP depth is 2.10 in the Lomas del Sauce specimen (see table 1), which is similar to the values in *T. carolomartini* and *T. yaucensis* but also to some of the values for *T. littoralis* (Amson et al., 2015b). The articular surface for the second metacarpal in the Lomas del Sauce specimen extends along the lateral and palmar sides of the bone while the lateropalmar edge of the bone separates this surface into two almost flat facets. This description is consistent with that previously made for *T. antiquus* and *T. littoralis* (Amson et al., 2015b) because, in *T. carolomartini* (no data for *T. yaucensis*), both facets are slightly convex.

The proximal and unguual phalanges of digit one in *Thalas-*

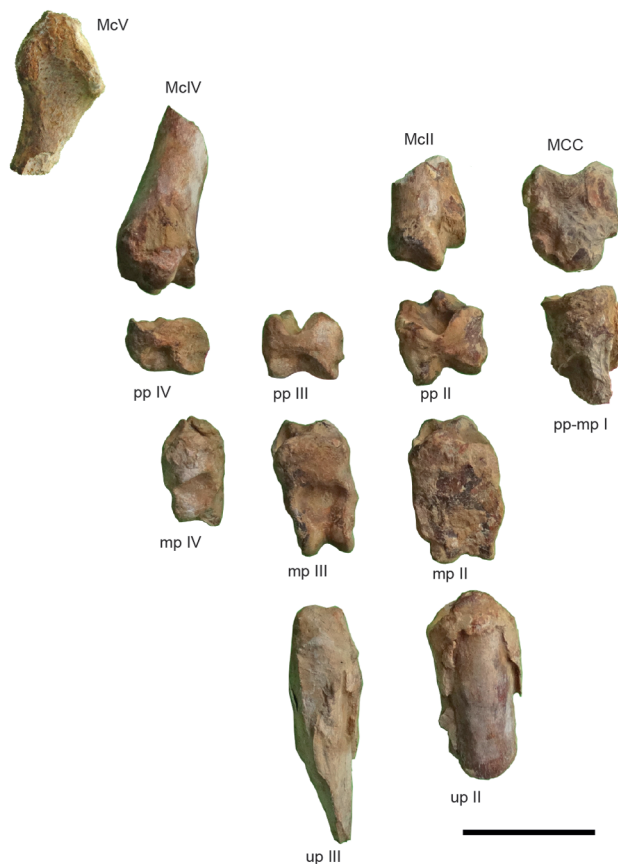


Figure 8. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Partial digit complex of the right manus in dorsal view. Abbreviations: m, middle phalanx; Mc, metacarpal; MCC, trapezium-first metacarpal complex; pp, proximal phalanx; up, unguual phalanx. Scale bar= 5 cm.

socnus are presumably fused (Amson *et al.*, 2015b). The fused phalanx in the Lomas del Sauce specimen is incomplete, lacking the distal end, so no observations related to the curvature of these bones could be made. The proximal articular facet in the Lomas del Sauce proximal phalanx is oval and concave, similar to that of *T. littoralis* and *T. carolomartini* (no data for *T. yaucensis*) but different in its dorsal extension (Amson *et al.*, 2015b). Whereas in *T. littoralis* and *T. carolomartini* this facet almost covers the entire proximal end of the bone, in the Lomas del Sauce digit, it does not reach the dorsal edge and occupies just three-quarters of the dorsopalmar depth of the bone.

The Lomas del Sauce specimen preserves only the distal end of the second metacarpal and, therefore, diagnostic measurements of PD length and DP depth in the midshaft could not be made. In *Thalassocnus*, the distal carina for the articulation with digit two is large and well developed. It is broadly curved dorsopalmarly and less so mediolaterally. The carina morphology indicates that digit two was rotated, with its morphologically palmar side facing medially. This torsion can be measured by determining the angle between the vertical plane and the distal carina. This angle is greater in the younger species. The Lomas del Sauce second metacarpal presents an angle of 36°, similar to that of *T. carolomartini* and *T. yaucensis* (Amson *et al.*, 2015b), whose values are between 35–40°.

Digit two is complete in the specimen from Lomas del Sauce. Some characters of the middle and ungual phalanges are diagnostic. In *Thalassocnus*, the distal articular surface of the middle phalanx (for the ungual phalanx) forms a trochlea with an almost circular shape in lateral and medial views (Amson *et al.*, 2015b). The lateral condyle is slightly larger than the medial one. In *T. antiquus* and *T. littoralis* (no data for *T. natans*), the lateral condyle only protrudes dorsally from the level of the dorsal edge of the medial condyle while in *T. carolomartini* and *T. yaucensis*, the lateral condyle protrudes dorsally and palmarly. The Lomas del Sauce specimen presents the characteristics of the two youngest species. Moreover, during maximum flexion, the angle formed by the long axes of middle and ungual phalanges reaches 61° in the Lomas del Sauce specimen and is similar to the values measured for *T. carolomartini* and *T. yaucensis* (Amson *et al.*, 2015b).

The complete digit three is preserved in the Lomas del

Sauce specimen, with free proximal and middle phalanges. In this feature, it resembles *T. carolomartini* or *T. yaucensis*, whereas in the older species these two phalanges are co-ossified.

The proximal and distal ends of the fourth metacarpal are preserved in the Lomas del Sauce specimen. *T. littoralis* and *T. carolomartini* possess a fossa at the junction of the facets for the unciform and the third metacarpal, which is smaller in the former species. *T. natans* and *T. yaucensis* lack this fossa. In the Lomas del Sauce specimen, this fossa is absent. The flat morphology of the articular surface for the fifth metacarpal fits with that described of *T. carolomartini* or *T. yaucensis*, departing from the concave surface found in the older species.

The pelvis is partially preserved, including a nearly complete right and partial left ilium as well as the anterior portion of the sacral vertebrae (Fig. 9). Furthermore, the anterior and lateral edges of the sacroischial foramen and the anterior part of the right acetabulum are preserved. The dorsal surface of the ilium presents a markedly raised edge from the level of the third sacral vertebra on its medial side to the midpoint of the anterior edge. The delimited area, lateral to this ridge, bears a shallow concavity. An iliopectineal eminence located just anterior to the acetabulum, on the lateral edge of the right ilium, is found in *T. antiquus*, *T. littoralis*, and *T. carolomartini* [no data for the other species; Amson *et al.* (2015c)] but not in the Lomas del Sauce specimen.

Partial left and right femora are preserved in the Lomas del Sauce specimen of *Thalassocnus* (Figs. 10–11). As described in Amson *et al.* (2015c), there is a sharp narrow crest extending proximally from each epicondyle on the edge of the diaphysis. In the posterior side of each crest, there is a fossa just proximal to each condyle. The medial crest forms a very fine lamina in *T. natans* and *T. littoralis* but is more robust in *T. carolomartini* (no data for *T. yaucensis*), as it is in the Lomas del Sauce specimen. Moreover, the patellar surface of the Lomas del Sauce specimen is symmetrical, with the lateral and medial trochlear ridges reaching almost the same anterior level in distal view (Fig. 10.4). This is one of the diagnostic characters of *T. carolomartini* and *T. yaucensis*. In order to compare this trait in the different species, the anteroposterior depth of the medial trochlear ridge, located anterior to the level of the lateral trochlear ridge (MTR), and the depth of the distal epiphysis at the level



Figure 9. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Pelvis in dorsal view. Fragments on the right side are parts of the iliac wing originally broken *in situ* just before or during burial. Scale bar = 5 cm.

of the lateral trochlear ridge (LTR) (Amson *et al.*, 2015c) were measured. A ratio between the two values was then calculated. *Thalassocnus* shows a progressive decrease in the values of this ratio from the oldest to the youngest species. Values obtained for the Lomas del Sauce specimen are even lower than those measured in *T. yaucensis* (Fig. 10). Another feature that the Lomas del Sauce specimen has in common with one of the youngest species is the similar distal extension reached by both condyles in anterior view (Fig. 10.2).

Both the left and the right patellae are preserved in the Lomas del Sauce specimen of *Thalassocnus* (Fig. 12). The patella has a teardrop shape in anterior and posterior view due to the progressive tapering of the apex distally. In the Lomas del Sauce specimen, the apex is not bent posteriorly as it is in all species of *Thalassocnus* except *T. antiquus*. In *Thalassocnus*, the articular surface for the femur is convex mediolaterally in correlation with the patellar surface of the femur. The surface on the patella is divided into two parts, one medial and one lateral, both of which present a shallow concavity proximodistally. In the Lomas del Sauce specimen, the lateral surface is wider mediolaterally and larger prox-

modistally than the medial one. This is consistent with the morphology present in the youngest species of *Thalassocnus* (no data for *T. carolomartini*). The older species feature a wider medial surface (Amson *et al.*, 2015c).

Both the right and the left proximal ends and the left distal end of the tibiae are preserved in the Lomas del Sauce specimen (Figs. 13–14). The medial condyle of the proximal epiphysis is oval, unlike that of *T. antiquus*, in which this facet is more circular (Amson *et al.*, 2015c). The articular surface for the astragalus is formed by two concavities separated by a median ridge along the entire anteroposterior depth of the distal surface. This is also the condition in all *Thalassocnus* species except *T. yaucensis*, in which the ridge does not reach the posterior side of the epiphysis. In the Lomas del Sauce specimen, the central ridge is continuous to the elevated posterior edge of the distal tibia.

The complete left fibula and the proximal end of the right one are preserved (Fig. 15) in the Lomas del Sauce specimen. The articular surface for the tibia is well preserved on the proximal end of the right fibula. As in *T. carolomartini* and *T. yaucensis*, this facet faces proximally and medially (Amson *et al.*, 2015c). Moreover, there is a shallow fossa

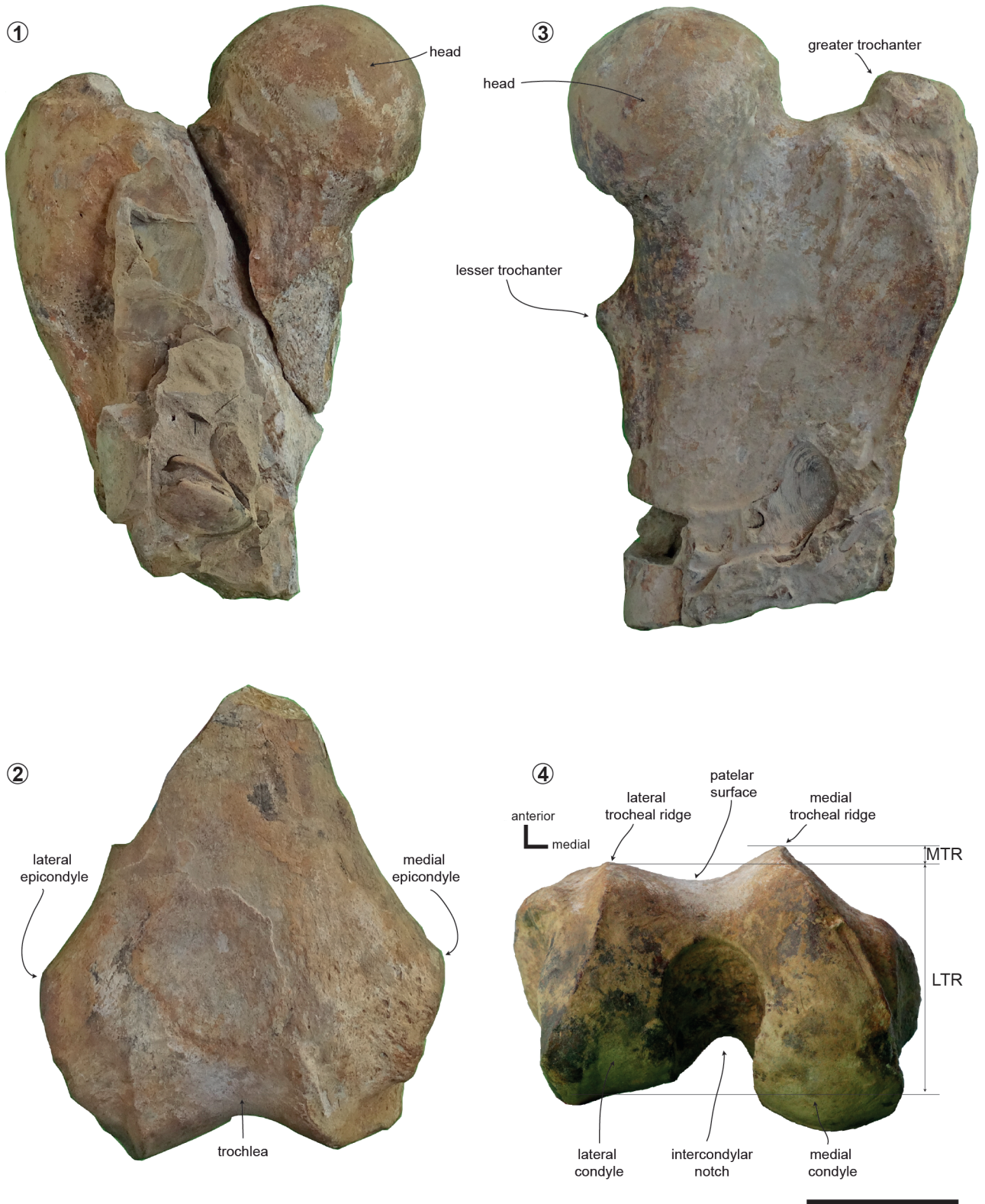


Figure 10. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. 1, right proximal femur in anterior view; 2, right distal femur in anterior view; 3, left proximal femur in anterior view; 4, right femur in distal view. Abbreviations: LTR, depth of the distal epiphysis at the level of the lateral trochlear ridge; MTR, anteroposterior depth of medial trochlear ridge measured from the level of the lateral trochlear ridge. Scale bar= 5 cm.

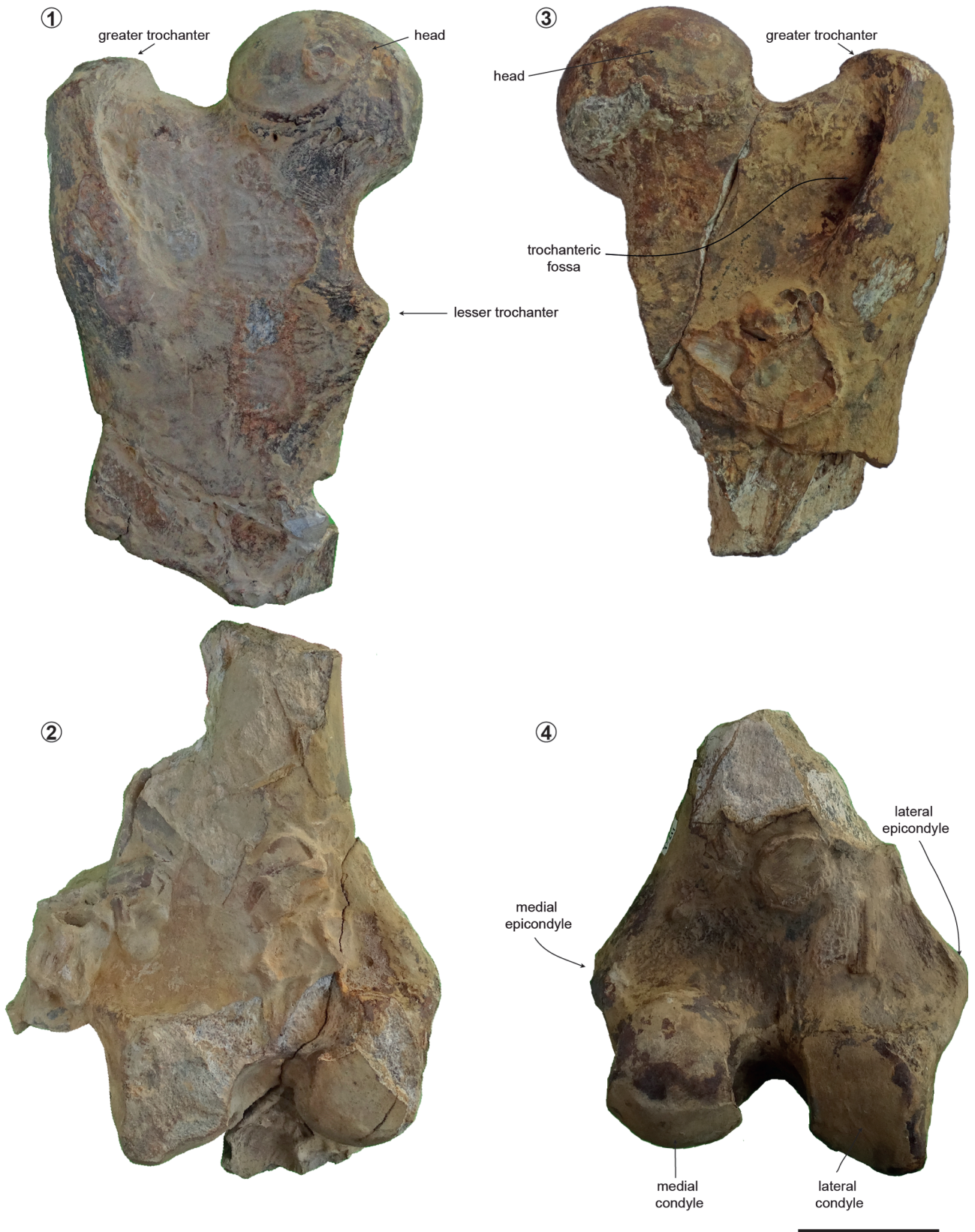


Figure 11. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. 1, left proximal and 2, left distal femur in posterior view; 3, right proximal and 4, right distal femur in posterior view. Scale bar= 5 cm.

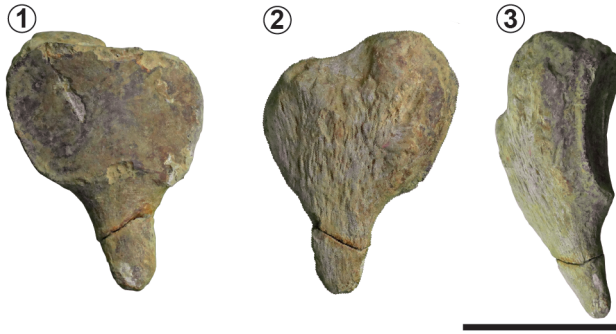


Figure 12. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Left patella in: 1, posterior view; 2, anterior view; 3, lateral view. Scale bar= 5 cm.

distal to this facet in the Lomas del Sauce specimen, similar to that described for the youngest species of *Thalassocnus*. The shaft of the left fibula presents some features that differ from the general description of the genus given by Amson *et al.* (2015c). The Lomas del Sauce specimen has a straight shaft elliptic in cross-section at the midshaft and distal end but teardrop-shaped at the proximal end. The shaft does not have the anterior ridge previously described by Amson *et al.* (2015c). The medial orientation of the tibial articular surface at the distal end of the fibula resembles that of *T. carolomartini* and *T. yaucensis* (Amson *et al.*, 2015c). The complete right astragalus is preserved (Fig. 16). The

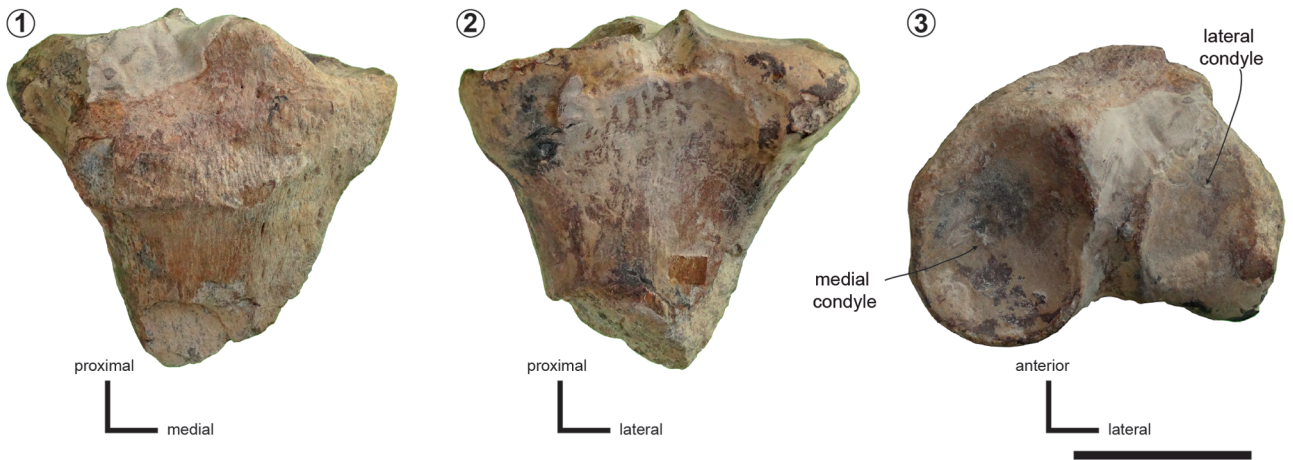


Figure 13. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Proximal end of the right tibia in: 1, anterior view; 2, posterior view; 3, proximal view. Scale bar= 5 cm.

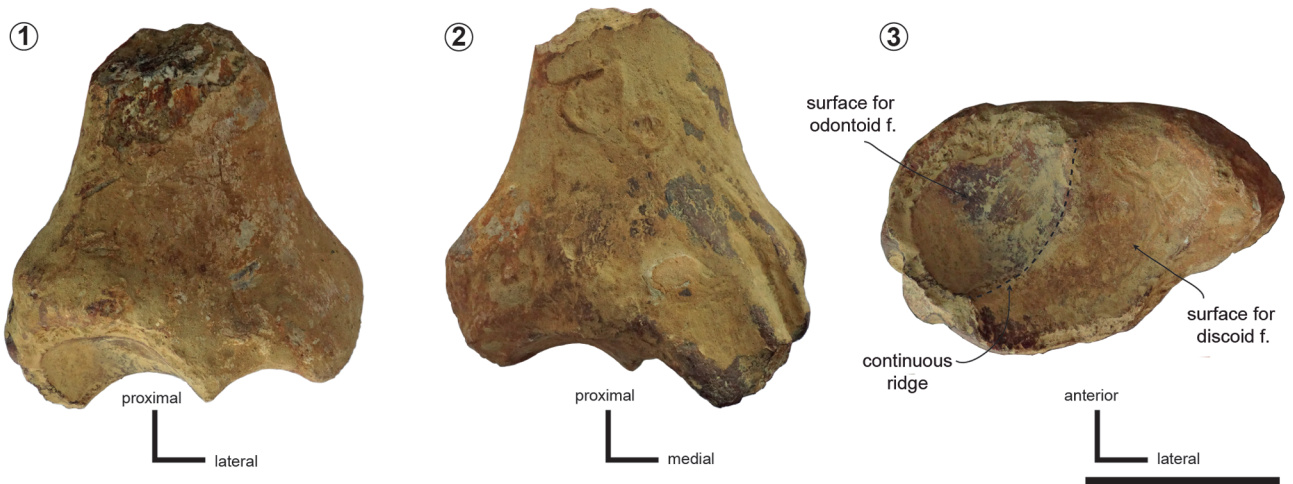


Figure 14. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Distal end of the left tibia in: 1, anterior view; 2, posterior view; 3, distal view. Abbreviation: f, facet. Scale bar= 5 cm.

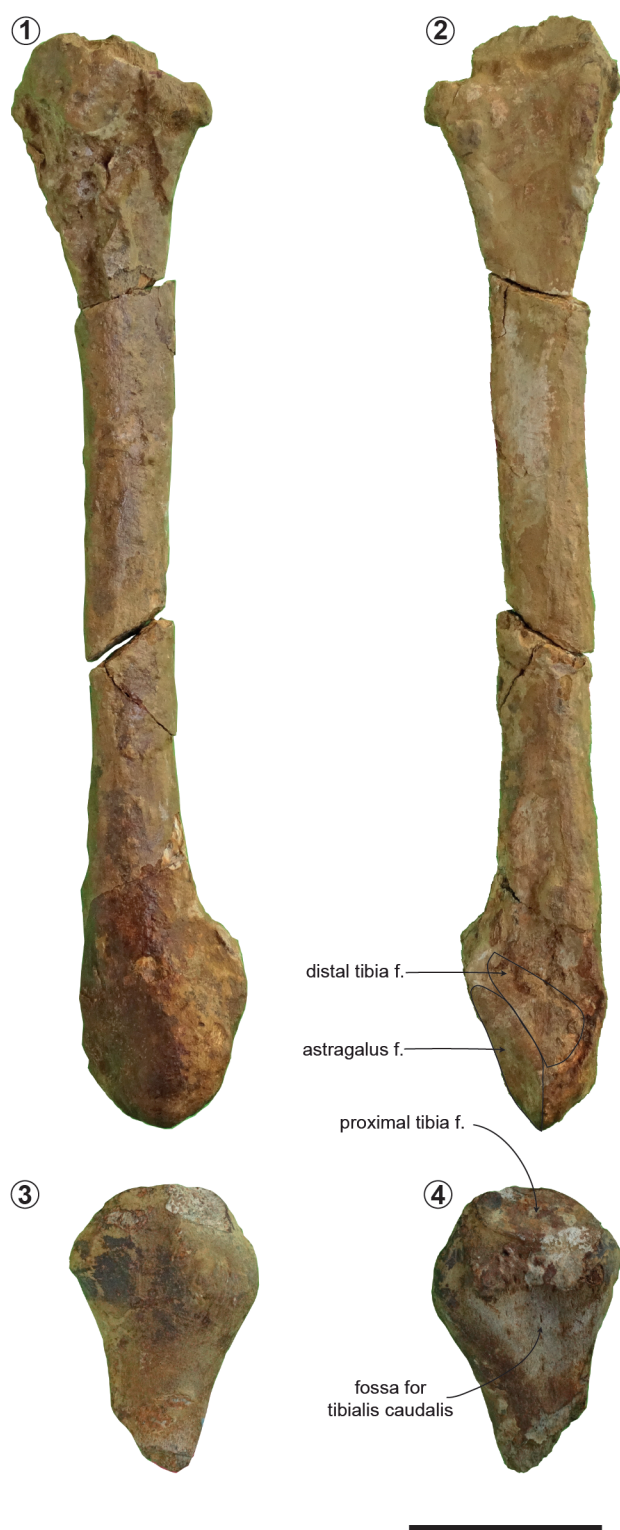


Figure 15. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Complete left fibula in: 1, lateral view; 2, medial view; Proximal end of right fibula in: 3, lateral view; 4, medial view. Abbreviation: f, facet. Scale bar = 5 cm.

distal navicular facet is concave, as in all pilosans, although this concavity is not too marked, a characteristic of the youngest species of *Thalassocnus*. In distal view, the angle between the medial and the lateral trochleae is 109° . This value approaches that of *T. carolomartini*. In the older species, this angle is smaller and, in *T. yaucensis*, it reaches 135° (Amson *et al.*, 2015c). In the Lomas del Sauce specimen, as in all species of *Thalassocnus* except *T. yaucensis*, the angle between the odontoid and the discoid facets is well defined along the whole proximodistal length of the astragalus.

The left cuboid is preserved in the Lomas del Sauce specimen (Fig. 17). In *T. natans* and *T. antiquus*, the distal edge of the articular surface with the fourth metatarsal is marked by a median notch that is reduced or almost absent in the younger species. In the Lomas del Sauce specimen, this notch is absent.

The complete and articulated cervical (atlas, axis and third to seventh cervical vertebrae) and some thoracic vertebrae (first to ninth thoracic vertebrae) as well as fragmentary disarticulated thoracolumbar vertebrae are preserved in the Lomas del Sauce specimen. Five isolated caudal vertebrae were also recovered. In *Thalassocnus*, a progressive acquisition of cranioventral inclination of the cranial articular facets of the atlas is found. This inclination increases from the older to the younger species (Amson *et al.*, 2015d). The angle formed by the cranial facets and the horizontal axis reaches 20° in *T. yaucensis*, making the cranial facets visible in ventral view (no data for *T. carolomartini*). A similar morphology is observed in the Lomas del Sauce specimen. The caudal inclination of the thoracic spinous processes also distinguishes the different species of *Thalassocnus*, as it increases from the older to the younger species. The angle between the cranial edge of the spinous process and the dorsoventral axis on the T2 vertebra is of 30° in *T. antiquus* and *T. natans*, and around 40° for the younger species. This angle increases caudally up to T9 (Amson *et al.*, 2015d). In the Lomas del Sauce specimen, the spinous process angle was of 45° at the T3 vertebra.

The ribs preserved in the Lomas del Sauce specimen are fragmentary. Although histomorphometric measurements were not performed, broken surfaces revealed a very compact inner structure reminiscent of the youngest species of *Thalassocnus* (Amson *et al.*, 2015a, d).

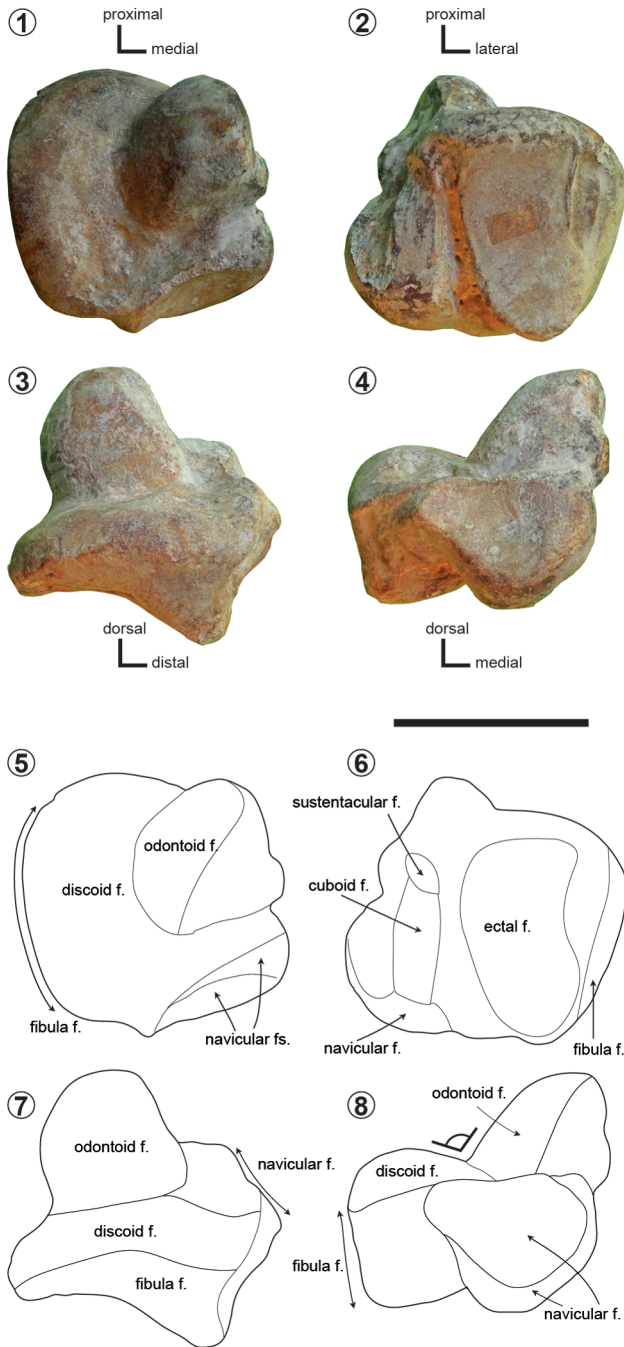


Figure 16. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Right astragalus in: 1, 5, dorsal view; 2, 6, plantar view; 3, 7, lateral view; 4, 8, distal view. Abbreviation: f, facet. Scale bar = 5 cm.

Thalassocnus littoralis?, *carolomartini?*, *yaucensis?*

Figure 18

Referred specimen. SGO.PV 21545, isolated right coossified proximal and middle phalanges of the third digit of the pes.

Locality and age. Playa la Luna locality, Chile; Horcón Formation, Pliocene.

Description. Just proximal to the condyles, the plantar fossa is deep, as in *T. littoralis*, *T. carolomartini* and *T. yaucensis* (Amson *et al.*, 2015c). Its proximodistal length (at mid width; ca. 31 mm) falls within the range of those species as well.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The morphological features described for the Lomas del Sauce specimen and related to diagnostic features in the forelimb, the hind limb, and the axial postcranium enable us to safely attribute this specimen to either *T. carolomartini* or *T. yaucensis*. However, discriminating between the two species is somewhat difficult because they share many morphological features postcranially and are distinguished primarily based on the cranium (Amson *et al.*, 2015a–d).

Regarding the forelimb, the symmetry of the distal end of the humerus and the morphology of the proximal end of the ulna suggest an attribution to *T. carolomartini*. However, the morphology of the trapezoid articular surface on the scaphoid of the Lomas del Sauce specimen fits with that of *T. yaucensis*. The relative width of the scaphoid, which increases from the oldest to the youngest *Thalassocnus* species, is intermediate between the values previously reported for *T. carolomartini* and *T. yaucensis* (Amson *et al.*, 2015b).

With respect to the hind limb, the most important features distinguishing *T. carolomartini* from *T. yaucensis* relate to the distal end of the femur, the astragalus and the corresponding articular surface in the distal end of the tibia (Amson *et al.*, 2015c). The distal end of the femur in distal view is increasingly symmetrical from the oldest to the youngest species of *Thalassocnus* due to the reduction of the medial trochlear ridge. In the Lomas del Sauce specimen, the development of this ridge is most reminiscent to that of *T. yaucensis* (Amson *et al.*, 2015c). In the astragalus of the Lomas del Sauce specimen, the morphology of the odontoid and the discoid trochleae, including the angle formed by these two facets, is consistent with an attribution to *T. carolomartini*. No diagnostic features enabling the discrimination between *T. carolomartini* and *T. yaucensis* were found in the cervical and thoracic vertebrae of the Lomas del Sauce specimen.

Most diagnostic features suggest an attribution of the

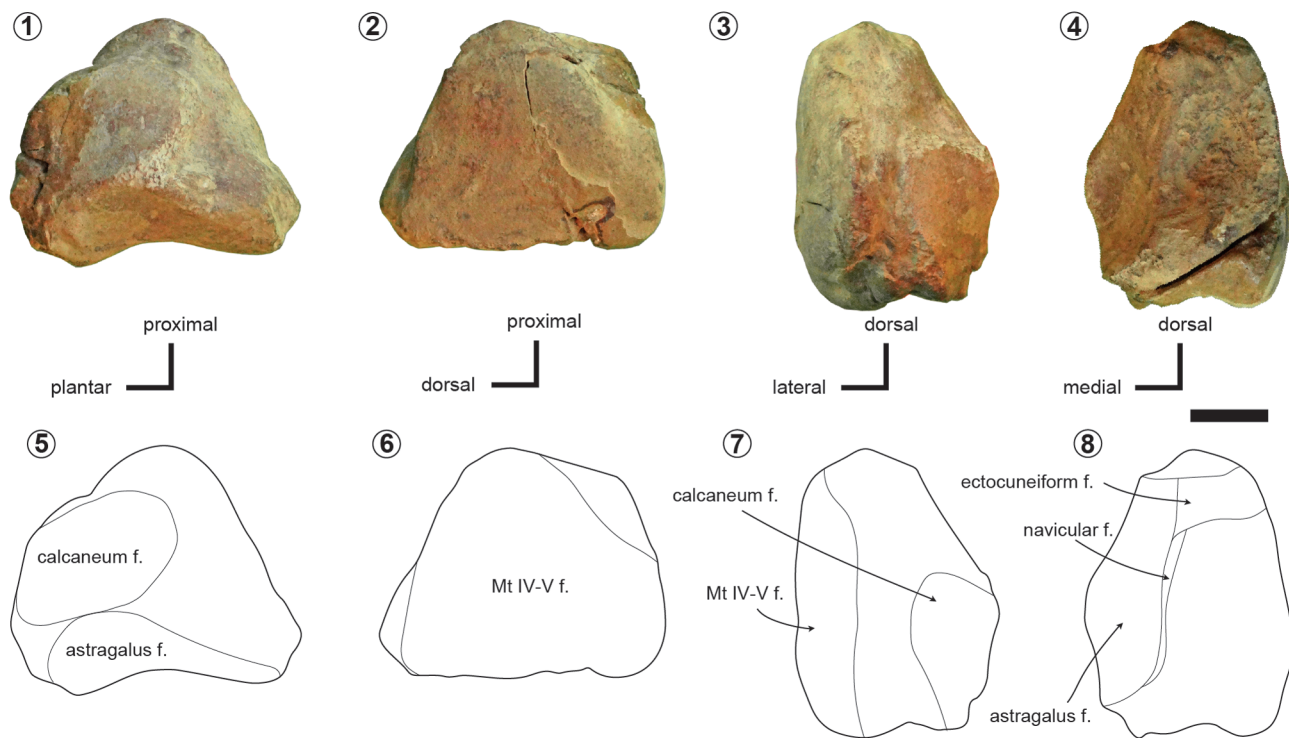


Figure 17. *Thalassocnus carolomartini* (SGO.PV 15500) from the Lomas del Sauce locality. Left cuboid in: 1, 5, medial view; 2, 6, lateral view; 3, 7, proximal view; 4, 8, distal view. Abbreviation: f, facet; Mt, metatarsal. Scale bar= 1 cm.

Lomas del Sauce specimen to *T. carolomartini*. The finding of a few features that are more reminiscent of *T. yaucensis* (e.g., the shape of the facet for the trapezoid on scaphoid, the width of the scaphoid and the shape of the femoral trochlea) might suggest that these features are in fact also characteristic of *T. carolomartini*. In other words, an amendment of the description of the younger species may be required. It might also be that the Lomas del Sauce specimen presents an overall morphotype that is an intermediate between those previously described for *T. carolomartini* and *T. yaucensis*. For the sake of simplicity, we prefer to ascribe the Lomas del Sauce specimen to *T. carolomartini*.

In light of the morphology of the plantar fossa and of the overall length of the specimen, the isolated phalanx of *Thalassocnus*, found in the Horcón Formation, may be attributed to one of the species of *Thalassocnus* younger than *T. natans*.

As only *T. antiquus* or *T. natans* were previously reported in Chile (Canto et al., 2008; Pyenson et al., 2014), the Lomas del Sauce specimen represents the first occurrence of the younger species *T. carolomartini* outside the Peruvian Pisco

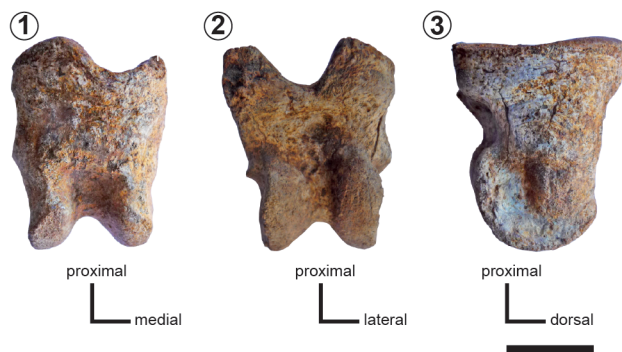


Figure 18. *Thalassocnus littoralis?*, *carolomartini?*, *yaucensis?* (SGO.PV 21545) from the Playa la Luna locality. Coossified proximal and middle phalanges of the digit three of the right pes in: 1, dorsal view; 2, palmar view; 3, lateral view. Scale bar= 2 cm.

Formation. Furthermore, the Lomas del Sauce (Coquimbo Formation) and Playa la Luna (Horcón Formation) localities are situated at higher latitudes than those of all the previously reported occurrences of *Thalassocnus*, therefore extending the geographic range of the genus by more than 5° of latitude.

Such extension of the geographic range for *Thalassocnus* raises the question of the coastal paleoenvironment of the Pacific coast of central Chile during the Pliocene. It was hypothesized that the younger species of *Thalassocnus* grazed on marine vegetation, most likely seagrasses (Muizon *et al.*, 2004b; Amson *et al.*, 2015d). Currently, seagrasses are largely restricted to tropical and subtropical areas, so it is important to note that today they are only known along the modern Pacific coast of South America by a small meadow in the Coquimbo district (Kuo, 2005) of coastal Chile, a patch most likely insufficient to sustain a population of large marine grazers. It has been hypothesized that this meadow is a relict population and that seagrasses were formerly more widespread in Chile (Phillips *et al.*, 1983). Like sirenians (Vélez-Juarbe, 2014), the fossil record of *Thalassocnus* could be a proxy for seagrass paleodistribution. Thanks to the specimens from the Coquimbo and Horcón formations reported here, it can be concluded that *Thalassocnus* was found ranging from at least ca. 14°S to 32°4'S. This corroborates the hypothesis of Phillips *et al.* (1983), which can even be extended, because populations of seagrasses developed enough to sustain large marine grazers were most likely present at least during the Pliocene in the whole central region of the Pacific coast of South America.

ACKNOWLEDGMENTS

SDA and DP were supported by Terra Ignota; DP was also supported by CONICYT (CONICYT-PCHA/Doctorado Nacional/2015-21151267). EA was supported by a Swiss National Fund award, SNF 31003A_149605, to M. R. Sánchez-Villagra and, subsequently, by the Alexander von Humboldt Foundation. Funds for fieldwork in Coquimbo were provided by Terra Ignota and Prodelca. Warmest thanks are due to A. Mourgues and K. Contreras for their scientific and personal assistance, and to the whole team of Terra Ignota workers, who made the excavation and preparation of the Lomas del Sauce specimen possible: S. Severino, Pililo, P. Azúa and, A. Ancherlagues. Thanks are also given to the Consejo de Monumentos Nacionales de Chile for facilitating permissions to collect and to M. V. Andrade (Museo de Historia Natural de Puchuncaví, Chile), M. Landaeta (Universidad de Valparaíso) and S. Nielsen (Universidad Austral de Chile) for their collaboration and support during fieldwork in Horcón. We want to thank H. G. McDonald and T. Gaudin for their meticulous revision of the paper.

REFERENCES

- Amson, E., Muizon, C. de, Laurin, M., Argot, C., and Buffrénil, V. de. 2015a. Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20140192.
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H.G., and Muizon, C. de. 2015b. Osteology and functional morphology of the forelimb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution* 22: 169–242.
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H.G., and Muizon, C. de. 2015c. Osteology and functional morphology of the hind limb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution* 22: 355–419.
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H.G., and Muizon, C. de. 2015d. Osteology and functional morphology of the axial postcranium of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) with paleobiological implications. *Journal of Mammalian Evolution* 22: 473–518.
- Amson, E., Muizon, C. de, and Gaudin, T.J. 2016. A reappraisal of the phylogeny of the Megatheria (Mammalia: Tardigrada), with an emphasis on the relationships of the Thalassocninae, the marine sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 10.1111/zoj.12450.
- Bianucci, G., Di Celma, C., Landini, W., Post, K., Tinelli, C., Muizon, C. de, Gariboldi, K., Malinverno, E., Cantalamessa, G., Gioncada, A., Collareta, A., Salas-Gismondi, R.M., Varas-Malca, R., Urbina, M., and Lambert, O. 2016. Distribution of fossil marine vertebrates in Cerro Colorado, the type locality of the giant raptorial sperm whale *Livyatan melvillei* (Miocene, Pisco Formation, Peru). *Journal of Maps* 13: 543–557.
- Canto, J., Yáñez, J., and Cozzuol, M.A. 2002. Mamíferos marinos neógenos de la Formación Bahía Inglesa, Caldera, III Región, Chile. *1^{er} Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (Santiago, Chile), *Actas*: 22.
- Canto, J., Salas-Gismondi, R., Cozzuol, M., and Yáñez, J. 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.
- Carrillo-Briceño, J.D., González-Barba, G., Landaeta, M.F., and Nielsen, S. 2013. Condrictios fósiles del Plioceno Superior de la Formación Horcón, Región de Valparaíso, Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 191–206.
- Chávez-Hoffmeister, M., Carrillo-Briceño, J., and Nielsen, S. 2014. The evolution of seabirds in the Humboldt Current: New clues from the Pliocene of central Chile. *PLoS ONE* 9: e90043.
- Cope, E.D. 1889. The Edentata of North America. *The American Naturalist* 23: 657–664.
- Darwin, C.R. 1846. *Geological observations on South America, being the third part of the geology of the voyage of the Beagle*. Smith, Elder & Co., London, 617 p.
- Delsuc, F., Catzeflis, F.M., Stanhope, M.J., and Douzery, E.J. 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 the Royal Society B* 268: 1605–1615.
- DeVries, T. 1997. A review of the genus *Chorus* Gray, 1857 (Gastropoda, Muricidae) from Western South America. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 30: 125–145.
- Ehret, D.J., MacFadden, B.J., Jones, D.S., DeVries, T.J., Foster, D.A., and Salas-Gismondi, R. 2012. Origin of the white shark *Carcharodon* (Laminiformes, Lamnidae) based on calibration of the upper Neogene Pisco Formation of Peru. *Paleontology* 55: 1139–1153.
- Emparan, C., and Pineda, G. 2000. Área La Serena - La Higuera, región de Coquimbo. *Servicio Nacional de Geología y Minería (Chile), Mapas Geológicos* 18: 1 map esc. 1:100.000.
- Guzmán, N., Marquardt, C., Ortielb, L., and Frassinetti, D. 2000. La malacofauna neógena y cuaternaria del área de Caldera (27°–28°S): especies y rangos bioestratigráficos. *9^o Congreso Geológico Chileno* (Puerto Varas, Chile), *Actas* 1: 476–481.

- Herm, D. 1969. Marines Pliozän und Pleistozän in Nord- und Mittel-Chile unter besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der Mollusken-Faunen. *Zitteliana* 2: 1–159.
- Kuo, J. 2005. A revision of the genus *Heterozostera* (Zosteraceae). *Aquatic Botany* 81: 97–140.
- Latham, J., and Davies, H. 1795. Faunula indica, id est Catalogus Animalium Indiae orientalis. In: J.R. Forster (Ed.), *Faunula indica. Secundis curis editus, correctus et auctus a Joanne Reinholdo*, Gebauer, Halle, p. 1–38.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturæ per Regna Tria Naturæ, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. 10th Edn.*, Laurentii Salvii (Salvius publ.), Stockholm, 823 p.
- Martínez-Pardo, R. 1979. Hallazgo de foraminíferos miocénicos cerca de Puerto Aldea, bahía de Tongoy, provincia de Coquimbo, Chile. *Revista Geológica de Chile* 8: 65–78.
- Martínez-Pardo, R. 1990. Major Neogene events of the South-eastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77: 263–278.
- McDonald, H.G., and Muizon, C. de. 2002. The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 349–365.
- Moscoso, R., Nasi, C., and Salinas, P. 1982. Hoja Vallenar y parte norte de La Serena, regiones de Atacama y Coquimbo. *Servicio Nacional de Geología y Minería (Chile), Carta Geológica de Chile* 55: 1–100.
- Muizon, C. de, and DeVries, T.J. 1985. Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco Area (Peru). *Geologische Rundschau* 74: 547–563.
- Muizon, C. de, and McDonald, H.G. 1995. An aquatic sloth from the Pliocene of Perú. *Nature* 375: 224–227.
- Muizon, C. de, McDonald, H.G., Salas, R., and Urbina, M. 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, McDonald, H.G., Salas, R., and Urbina, M. 2004a. The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and a re-assessment of the relationships of the nothrothere sloths (Mammalia: Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 387–397.
- Muizon, C. de, McDonald, H.G., Salas, R., and Urbina, M. 2004b. The evolution of feeding adaptations of the aquatic sloth *Thalassocnus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 398–410.
- Owen, R. 1842. *Description of the Skeleton of an Extinct Gigantic Sloth, Mylodon robustus, Owen, with Observations on the Osteology, Natural Affinities, and Probable Habits of the Megatherioid Quadrupeds in General.* R. and J. E. Taylor, London, 176 p.
- Paskoff, R. 1970. *Recherches Géomorphologiques dans le Chili semi-aride.* Biscaye Frères, Bordeaux, 385 p.
- Paskoff, R., Leonard, E.M., Novoa, J., Ortlieb, L., Radke, U., and Wehmiller, J.F. 1995. Field meeting in the La Serena-Coquimbo Bay area (Chile). *1995 Annual meeting of the International Geological Correlation Program (IGCP), Project 367 (Antofagasta, Chile), Guidebook for a Field Trip*: p. 1–69.
- Phillips, R.C., Santelices, B., Bravo, R., and McRoy, C.P. 1983. *Heterozostera tasmanica* (Martens ex aschers.) den Hartog in Chile. *Aquatic Botany* 15: 195–200.
- Pyenson, N., Gutstein, C.S., Parham, J.F., Le Roux, J.P., Carreño-Chavarría, C., Little, H., Metallo, A., Rossi, V., Valenzuela-Toro, A.M., Vélez-Juarbe, J., Santelli, C.M., Rubilar-Rogers, D., Cozzuol, M., and Suárez, M. 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* 281: 20133316.
- Suárez, M., Valenzuela-Toro, A., Gutstein, C.S., Cozzuol, M., and Pyenson, N. 2011. Nuevos restos de *Thalassocnus* (Nothrotheriidae, Thalassocninae) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama, Norte de Chile. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 48: 212R.
- Steinmann, G. 1895. Das Auftreten und Alter der Quiriquina-Schichten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilage* 10: 64–94.
- Thomas, H. 1958. Geología de la Cordillera de la costa entre el Valle de La Ligua y la cuesta de Barriga. *Instituto de Investigaciones Geológicas, Boletín* 2: 1–86.
- Vélez-Juarbe, J. 2014. Ghost of seagrasses past: Using sirenians as a proxy for historical distribution of seagrasses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 400: 41–49.
- Walsh, S.A., and Suárez, M. 2005. Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranchios del Mesozoico y Cenozoico de Chile y comentario sobre su valor cronoestratigráfico. *Congreso Geológico Chileno* (Concepción) 10. *Sección temática* 3, CD-rom.

doi: 10.5710/AMGH.29.12.2016.3004

Submitted: March 3rd, 2016Accepted: December 29th, 2016

Capítulo 7: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La presente tesis doctoral tuvo por objetivo analizar la evolución estratigráfica de los sedimentos fosilíferos marinos del Neógeno y Cuaternario en Coquimbo, en el contexto de las variaciones oceanográficas y tectónicas que ocurrieron en la región durante esos periodos.

Para esto, se construyó en primer lugar un esquema estratigráfico para las sucesiones sedimentarias marinas que se exponen frente a la bahía La Herradura. El modelo estratigráfico generado se apoyó en la definición y caracterización de litofacies y en la integración de 22 edades numéricas obtenidas a través de dataciones $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ de conchas de moluscos fósiles. Con base en este marco estratigráfico, y apoyándose en el análisis de facies sedimentarias, se precisó la dinámica deposicional de las sucesiones y se evaluaron los cambios relativos del nivel del mar y la historia tectónica del basamento local durante los últimos 6 Ma. Las principales conclusiones de estos análisis se sintetizan en la sección 7.1.

La evolución de las condiciones paleoceanográficas en la región fueron evaluadas a partir del estudio de los ensambles fósiles recuperados desde dos nuevos sitios paleontológicos en Coquimbo: Lomas del Sauce (LDS) y Los Clarines (LCIV), donde se realizaron excavaciones sistemáticas y un completo muestreo de sedimento y fósiles. La determinación taxonómica de los fósiles recuperados, junto al análisis estadístico de las preferencias ambientales de los taxa identificados, permitió ensayar una reconstrucción cuantitativa de las condiciones de salinidad y temperatura que habrían predominado en la superficie del mar durante el Plioceno y el Pleistoceno en Coquimbo. Las principales conclusiones de estos análisis se sintetizan en la sección 7.2.

Los estudios realizados permitieron testear hipótesis y abordar las principales preguntas de investigación. Una síntesis de las conclusiones relativas a estas suposiciones e interrogantes se presenta en la sección 7.3.

7.1. HISTORIA TECTÓNICA DEL BASAMENTO Y EVOLUCIÓN DE LA DINÁMICA DEPOSICIONAL EN COQUIMBO

Los resultados de los análisis realizados muestran que, aunque el glacio-eustatismo ejerció un control sobre la sedimentación neógena y el posterior desarrollo de las terrazas marinas en Coquimbo, la tectónica también pudo haber cumplido un rol, al inducir cambios relativos del nivel del mar que afectaron la dinámica deposicional y la geomorfología local.

En términos generales, el basamento local mostró una suave tendencia a la subsidencia tectónica durante el Neógeno tardío, seguida de un rápido levantamiento a partir del Pleistoceno medio. La subsidencia habría comenzado a finales del Mioceno como resultado de la migración hacia el sur del JFR, desencadenando el inicio de la sedimentación en la plataforma continental durante el

Messiniano. Esta tendencia general a la subsidencia se habría mantenido al menos hasta el Piacenziano. Finalmente, un rápido y prominente levantamiento del basamento en el Cuaternario, sumado a un progresivo descenso del nivel eustático del mar debido al crecimiento de la capa de hielo antártica, condujo a la emergencia de la plataforma y al desarrollo de las características terrazas de abrasión marina que se observan en el área de estudio. Este importante levantamiento tectónico tendría un alcance regional.

Con relación a la dinámica deposicional, las sucesiones marinas en Coquimbo se acumularon en cuatro episodios de sedimentación: los dos primeros ocurridos en el frente de playa durante el Messiniano-Zancleano y el Zancleano-Piacenziano, respectivamente; y los dos últimos, principalmente en la zona intermareal durante el Calabriano y el Chibaniano.

Primer episodio de sedimentación (Messiniano-Zancleano, ~6 a 5,1 Ma). Las sucesiones sedimentarias acumuladas durante esta etapa son las que mayor desarrollo alcanzan en el área de estudio. Se caracterizan por una alternancia de arenas, limos y coquinas acumuladas en el frente de playa. El inicio de la depositación durante el Messiniano estuvo controlado por un episodio transgresivo, reflejado en una marcada retrogradación de facies, desde ambientes de frente de playa superior a inferior (asociaciones de facies FA-I a FA-III). Hacia fines del Messiniano esta tendencia se habría revertido, quedando reflejado en un regreso a la sedimentación en el frente de playa medio a superior (FA-II).

La tasa de sedimentación durante el Messiniano no habría sido constante: los sucesivos ciclos de arena y coquina que caracterizan a este piso se interpretan como el resultado de un patrón variable de sedimentación, posiblemente controlado por variaciones de segundo orden en el nivel del mar, que se habrían superpuesto a la tendencia transgresiva-regresiva de primer orden. Esto habría favorecido la ocurrencia periódica de pequeños hiatos (o periodos de baja sedimentación), durante los cuales se desarrollaron superficies de condensación representadas en las capas de coquina *FbmS*; que alternaron con periodos de alta sedimentación, durante los cuales se depositaron las gruesas capas de arena y limo que se observan entre las coquinas.

Segundo episodio de sedimentación (Zancleano-Piacenziano, ~4,23 a 3 Ma). La dinámica deposicional iniciada en el Messiniano se interrumpió en algún momento del Zancleano (probablemente entre los 5,1 y los 4,23 Ma AP), con el desarrollo de una superficie de discontinuidad y la posterior depositación de una sucesión de *shoreface* progradacional. Una progresiva somerización del ambiente sedimentario llevó a la depositación de arenas y bioclastos fragmentados en condiciones de mayor energía hidráulica (FA-IV).

La regresión que controló la dinámica deposicional durante esta etapa, eventualmente terminó por provocar el desarrollo de una disconformidad erosiva hacia el techo de la sucesión. Sobre ésta, se depositaron posteriormente los sedimentos de la asociación de facies FA-V.

Tercer episodio de sedimentación (Calabriano medio, ~1,15 Ma). La sucesión sedimentaria del Zancleano-Piacenziano se encuentra truncada en su parte superior por una disconformidad, que se habría formado en algún momento entre el Piacenziano tardío y el Calabriano (probablemente entre 3 y 1,15 Ma AP). En el Calabriano medio (~1,15 Ma), una nueva inmersión de la plataforma favoreció la depositación de una sucesión regresiva de sedimentos en un ambiente deltaico, que cubre la terraza en su porción más costera.

Cuarto episodio de sedimentación (Chibaniano, ~0,83-0,25 Ma). La cobertura en las partes más altas e interiores del área de estudio se desarrolló durante el Chibaniano (~0,83-0,25 Ma). Esta sucesión se habría acumulado en respuesta a una última fase de ocupación de la terraza estudiada. Los sedimentos corresponden principalmente a facies depositadas en la zona intermareal, con presencia subordinada de sedimentos acumulados en el frente de playa superior. La sucesión representada en estos sedimentos constituye la última etapa de sedimentación costera antes de la emergencia definitiva de la plataforma.

7.2. SIGNIFICADO PALEOAMBIENTAL DEL RECAMBIO FAUNÍSTICO OBSERVADO EN EL PLIO-PLEISTOCENO DE COQUIMBO

En las concentraciones fosilíferas estudiadas en Coquimbo se observan cambios taxonómicos significativos. Uno de ellos se observa en el Plioceno, entre las concentraciones fosilíferas del primer y el segundo episodio de sedimentación, y se caracteriza por una importante disminución en la diversidad de los ensambles (cf. *FbmS* y *RbmS/RbpS* en las Tablas 3.1 y 3.3). Este cambio posee dos atributos destacables: por un lado, no se observa la aparición de nuevas taxa; y por otro lado, la pérdida de biodiversidad está íntimamente ligada a la desaparición de organismos con determinados modos de vida, permaneciendo en los ensambles únicamente aquellos organismos sésiles asociados a ambientes rocosos. Por estas razones, los cambios taxonómicos observados en esta serie no se consideran necesariamente el resultado de un recambio faunístico en la región, sino más bien un reflejo del cambio producido en las asociaciones de facies representadas en la sección estratigráfica; desde un frente de playa con aporte de material proveniente desde ambientes costeros de substratos mixtos (rocosos y arenosos), a un frente de playa cercano a una costa principalmente rocosa -tal vez expuesta o de alta energía- que constituía la fuente principal de bioclastos.

El recambio faunístico más importante observado en Coquimbo ocurre, más bien, entre el segundo y el tercer episodio de sedimentación, y está marcado por una superficie erosiva formada en algún momento del Pleistoceno temprano (probablemente entre los 3 Ma y los 1,15 Ma). Aquí se observa la desaparición de la mayor parte de los taxa característicos de las series anteriores, y la aparición de nuevas especies y géneros. Los conjuntos del Pleistoceno se encuentran dominados por faunas modernas que habitan actualmente en la región, mientras que en los conjuntos del Plioceno destaca la presencia de diversas especies extintas, o de formas que aún existen en latitudes intertropicales del Océano Pacífico oriental pero que fueron extirpadas de las zonas subtropicales. Un ejemplo lo constituye el tiburón cornudo *Heterodontus*, que habitó en la

región durante el Neógeno pero que habría sido progresivamente extirpado del Océano Pacífico suroriental, quedando confinado a las latitudes al norte de los 10°S (Partarrieu *et al.*, 2018). Otro caso interesante de mencionar corresponde al del perezoso acuático *Thalassocnus*, también estudiado en el marco de la presente investigación. *Thalassocnus* es un género extinto de notrotéridos que se descubrió por primera vez en Perú durante la década de 1990 (Muizon y McDonald, 1995), y que se piensa habría habitado en la costa Pacífico sudamericana durante gran parte del Neógeno, adaptándose gradualmente a los ambientes marinos (Muizon *et al.*, 2004; Canto *et al.*, 2008; Pyenson *et al.*, 2014; Amson *et al.*, 2014, 2015). Sin embargo, dicha evolución se vio truncada, desapareciendo abruptamente del registro fósil luego de su última aparición en el Plioceno superior de Horcón (De los Arcos *et al.*, 2017). Se piensa que *Thalassocnus* no habría sobrevivido a la transición climática del Plioceno-Pleistoceno, debido a su incapacidad para adaptarse al enfriamiento de las aguas y/o a la desaparición de praderas marinas que constituían la fuente de su alimentación (Amson *et al.*, 2015; De los Arcos *et al.*, 2017).

Las notables diferencias taxonómicas reconocidas entre los ensambles del Plioceno y del Pleistoceno en Coquimbo se enmarca en el contexto de un recambio faunístico generalizado que habría tenido lugar durante esas épocas en el Océano Pacífico suroriental (e.g., Herm, 1969; Rivadeneira y Marquet, 2007; Kiel y Nielsen, 2010; Valenzuela-Toro *et al.*, 2013; Villafaña y Rivadeneira, 2014; Rivadeneira y Nielsen, 2017). Esta renovación general de la fauna fue probablemente controlada por una interacción entre condicionantes oceanográficas y tectono-eustáticas.

Los controles oceanográficos se habrían establecido durante la transición climática que ha experimentado el planeta en los últimos 4 Ma, desde las condiciones cálidas del Plioceno hasta las condiciones frías que observamos en la actualidad (e.g., Zachos *et al.*, 2001; Ravelo *et al.*, 2004; Wara *et al.*, 2005; Lawrence *et al.*, 2006). En particular, el cambio faunístico observado en Coquimbo encuentra correlación con dos pulsos de transición climática: el primero de ellos (Piacenziano-Gelasiano, 3.0-2.4 Ma) ligado a una disminución en la temperatura de las aguas profundas en las latitudes altas; y el segundo (Gelasiano-Calabriano, 2.0-1.5 Ma) relacionado con una intensificación de la circulación de Walker en el Océano Pacífico (Ravelo *et al.*, 2004; Wara *et al.*, 2005). Ambos eventos podrían haber ejercido una marcada influencia en las condiciones oceanográficas de las zonas de surgencia en el Sistema de Humboldt, afectando a los ecosistemas costeros de la región.

Entre los factores mencionados, la disminución de la temperatura superficial del mar parece haber tenido especial relevancia, o así al menos lo sugieren las reconstrucciones paleoambientales realizadas en la presente investigación a partir del estudio de los ensambles fósiles de Coquimbo. El análisis de los requerimientos ambientales de los taxa sugieren una disminución las SST en la región entre el Piacenziano (~3.35 Ma) y el Chibaniano (~0,83-0,33 Ma), en magnitudes que rondarían los 2,6°C (según el método de intersección de rangos de tolerancia) a 4,9°C (según sugiere el método de la función de transferencia).

Entre los controles tectónicos, uno de los más relevantes sería la rápida elevación del basamento en la zona costera a partir del Pleistoceno en el centro-norte de Chile (e.g., [Le Roux et al., 2005, 2006, 2016](#)), evento que se ve reflejado en la reconstrucción de la historia tectónica del basamento local realizada en la presente investigación (sección 3.5.4; sección 7.1). Esta elevación de carácter regional coincidiría con una importante actividad tectónica que habrían experimentado distintas regiones de los Andes centrales desde el Plioceno tardío (e.g., [González et al., 2003](#); [Clift y Hartley, 2007](#)). La disminución del nivel de base generada por este alzamiento, probablemente intensificada por el simultáneo descenso del nivel eustático debido al crecimiento de los casquetes polares ([Dowsett y Cronin, 1990](#); [De Boer et al., 2010](#)), habría llevado a la emergencia de la plataforma durante el Pleistoceno, reduciendo el espacio vital en zonas críticas y generando condiciones de stress en los ecosistemas marinos. El levantamiento de la costa también habría impuesto una uniformidad fisiográfica (líneas de costa rectas, bahías pequeñas), capaz de afectar a las comunidades marinas al destruir los entornos protegidos por el oleaje y reducir la diversidad de hábitats ([DeVries, 2001](#); [Villafaña y Rivadeneira, 2014](#)).

7.3. SÍNTESIS DE LAS PRINCIPALES CONCLUSIONES RELATIVAS A LAS HIPÓTESIS Y PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

En síntesis, con relación a las hipótesis y preguntas de investigación formuladas en el marco del presente estudio, los análisis realizados permiten afirmar que:

- En el registro estratigráfico del Neógeno y Cuaternario en Coquimbo, se observan cambios sedimentológicos y faunísticos significativos, los que se reflejan en variaciones de facies sedimentarias y en la composición taxonómica de las asociaciones fosilíferas.
- Los principales cambios sedimentológicos ocurren en el Zancleano (~5,10 - 4,23 Ma) y en el Piacenziano superior - Calabriano (~3-1,15 Ma), observándose superficies de discontinuidad estratigráfica y la aparición de nuevas asociaciones de facies.
- Una disconformidad que separa al Piacenziano superior (~3 Ma) del Calabriano (~1,15 Ma) marca, además, los cambios faunísticos más significativos, separando sucesiones con notables diferencias taxonómicas tanto a nivel de especies como de géneros.
- Los cambios sedimentológicos de primer orden muestran variaciones en los ambientes de depositación, representados en las asociaciones de facies. A lo largo del Messiniano-Piacenziano (~6-3,35 Ma), la sedimentación se habría desarrollado en todo el frente de playa, mientras que hacia el Piacenziano tardío (~3 Ma) se observa un dominio de las asociaciones de frente de playa medio a superior. En el Calabriano (~1,15 Ma) y Chibaniano (~0,83-0,25 Ma), la mayor parte de la sedimentación habría ocurrido en la zona intermareal.
- La dinámica deposicional de las sucesiones guardaría relación con la evolución climática global y la tectónica regional. Las variaciones del nivel eustático habrían ejercido un

control tanto para dar inicio a los episodios de sedimentación como para interrumpirlos. En particular, el inicio de la depositación en Coquimbo habría sido gatillado por un marcado aumento del nivel eustático a partir del Messiniano (~6,1 Ma); mientras que la ocurrencia de un marcado hiato estratigráfico que separa a las series del Plioceno y el Pleistoceno se habría visto favorecida por el descenso del nivel eustático desde el Piacenziano tardío (~3,1 Ma), debido al progresivo crecimiento de los casquetes polares. En cuanto a los controles tectónicos, una suave subsidencia tectónica durante el Plioceno habría contribuido a la generación de espacio disponible para la sedimentación; mientras que un rápido alzamiento en el Cuaternario habría producido la emergencia definitiva de la plataforma, precipitando el fin de la sedimentación marina en el Pleistoceno de Coquimbo.

- En cuanto a los cambios taxonómicos observados en los sedimentos marinos fosilíferos de Coquimbo, éstos representarían una disminución significativa en la SST (estimada en ~2,6°C y ~4,9°C por los distintos métodos) entre el Piacenziano (~3,35 Ma) y el Chibaniano (~0,83-0,33 Ma). En términos de salinidad superficial, los análisis realizados sobre los ensambles fósiles no permiten dilucidar diferencias significativas.
- Estas diferencias taxonómicas serían el reflejo de un recambio faunístico general que habrían experimentado los ecosistemas costeros en el Océano Pacífico suroriental durante el Plioceno-Pleistoceno, en el contexto de una progresiva transición climática que habría experimentado el planeta, desde condiciones cálidas en el Plioceno hacia un clima más frío en el Cuaternario. En particular, el cambio faunístico observado en Coquimbo encuentra correlación con dos pulsos de transición climática que podrían haber afectado a los ecosistemas costeros de la región: uno en el Piacenziano-Gelasiano (~3-2,4 Ma), ligado a una disminución en la temperatura de las aguas profundas en las latitudes altas; y otro en el Gelasiano-Calabriano (~2-1,5 Ma), relacionado con una intensificación de la circulación de Walker en el Océano Pacífico.

BIBLIOGRAFÍA

- Alegret, L. (2004). Paleoecología y reconstrucción paleoambiental con microfósiles. En E. Molina (Ed.), *Micropaleontología* (pp. 523-552). Prensas Universitarias de Zaragoza.
- Allen, P.A., y Allen, J.R. (2005). *Basin analysis: principles and applications* (2nd edition). Blackwell Publishing.
- Allmendinger, R.W., González, G., Yu, J., Hoke, G., y Isacks, B. (2005). Trench-parallel shortening in the Northern Chilean Forearc: Tectonic and climatic implications. *Geological Society of America Bulletin*, 117(1-2), 89-104.
- Alpers, C.N., y Brimhall, G.H. (1988). Middle Miocene climatic change in the Atacama Desert, northern Chile: Evidence from supergene mineralization at La Escondida. *Geological Society of America Bulletin*, 100(10): 1640-1656.
- Amson, E., Muizon, C., Laurin, M., Argot, C., y Buffrénil V. (2014). Gradual adaptation of bone structure to aquatic lifestyle in extinct sloths from Peru. *Proceedings of the Royal Society B.*, 281, 20140192.
- Amson, E., Argot, C., McDonald, H.G., y Muizon, C.D. 2015. Osteology and functional morphology of the forelimb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution*, 22 (2), 169–242.
- Amundson, R., Dietrich, W., Bellugi, D., Ewing, S., Nishiizumi, K., Chong, G., Owen, J., Finkel, R., Heimsath, A., Stewart, B., y Caffee, M. (2012). Geomorphologic evidence for the late Pliocene onset of hyperaridity in the Atacama Desert. *Geological Society of America Bulletin*, 124(7-8), 1048-1070.
- Arancibia, G., Matthews, S.J., y De Arce, C.P. (2006). K-Ar and Ar-40/Ar-39 geochronology of supergene processes in the Atacama Desert, Northern Chile: tectonic and climatic relations. *J Geol Soc London*, 163, 107–118.
- Arche, A. (1992). Análisis de facies y de cuencas sedimentarias. En A. Arche (Ed.), *Sedimentología* (Vol. I, pp. 13-49). Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC, Madrid).
- Arntz, W. E., Gallardo, V.A., Gutiérrez, D., Isla, E., Levin, L.A., Mendo, J., Neira, C., Rowe, G.T., Tarazona, J., y Wolff, M. (2006). El Niño and similar perturbation effects on the benthos of the Humboldt, California, and Benguela Current upwelling ecosystems. *Advances in geosciences*, 6, 243-265.

- Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrão, E.A., y De Clerck, O. (2018). Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3), 277-284.
- Beerling, D.J., y Royer, D.L. (2011). Convergent cenozoic CO₂ history. *Nature Geoscience*, 4(7), 418-420.
- Benedetto, J.L. (2012). *El continente de Gondwana a través del tiempo. Una Introducción a la Geología Histórica*. Academia Nacional de Ciencias (Argentina).
- Berger, W.H. (1969). Ecologic patterns of living planktonic foraminifera. *Deep-Sea Res*, 16, 1-24.
- Billups, K., Ravelo, A.C., y Zachos, J.C. (1998). Early Pliocene climate: A perspective from the western equatorial Atlantic warm pool. *Paleoceanography*, 13(5), 459-470.
- Billups, K., Ravelo, A.C., Zachos, J.C., y Norris, R.D. (1999). Link between oceanic heat transport, thermohaline circulation, and the Intertropical Convergence Zone in the early Pliocene Atlantic. *Geology*, 27(4), 319-322.
- Boggs, S. (2006). *Principles of sedimentology and stratigraphy* (fourth edition). Pearson Prentice Hall.
- Boltovskoy, E., Guisani, G., Watanabe, S., y Wright, R. (1980). *Atlas of benthic shelf Foraminifera of the South West Atlantic*. Dr. W. Junk Publishers.
- Buatois, L.A., Mangano, M.G. (2011). *Ichnology: organism-substrate interactions in space and time*. Cambridge University Press.
- Burke, K.D., Williams, J.W., Chandler, M.A., Haywood, A.M., Lunt, D.J., y Otto-Bliesner, B.L., (2018). Pliocene and Eocene provide best analogs for near-future climates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(52), 13288-13293.
- Burnett, W.C. (1977). Geochemistry and origin of phosphorite deposits from off Peru and Chile. *Geological Society of America Bulletin*, 88(6), 813-823.
- Camacho, H. (2007). *Los Invertebrados fósiles*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Cannariato, K.G., y Ravelo, A.C. (1997). Pliocene-Pleistocene evolution of eastern tropical Pacific surface water circulation and thermocline depth. *Paleoceanography*, 12(6), 805-820.

- Canto, J., Salas-Gismondi, R., Cozzuol, M., y Yáñez, J. (2008). The aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late Miocene of north-central Chile: biogeographic and ecological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3), 918-922.
- Cappetta, H. (2012). Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth. En H.P. Schultze (Ed.), *Handbook of Palaeoichthyology* (vol. 3E, pp. 1-193). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Carrillo-Briceño, J.D., González-Barba, G., Landaeta, M.F., y Nielsen, S.N. (2013). Condrictios fósiles del Plioceno superior de la Formación Horcón, Región de Valparaíso, Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86: 191–206.
- Chaisson, W.P., y Ravelo, A.C. (2000). Pliocene development of the east-west hydrographic gradient in the equatorial Pacific. *Paleoceanography*, 15(5), 497-505.
- Charrier, R., Pinto, L., y Rodríguez, M.P. (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.
- Chávez, M., Stucchi, M., y Urbina, M. (2007). El registro de Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) y la avifauna neógena del Pacífico sudeste. *Bulletin de l'Institut français d'études andines*, 36(2), 175-197.
- Chong, G. (1988). The Cenozoic saline deposits of the Chilean Andes between 18° and 27°S. En H. Bahlburg, C. Breitkreuz, y P. Giese (Eds.), *The southern Central Andes: contribution to structure and evolution of an active continental margin* (pp. 137-151). Springer-Verlag.
- Cione, A.L., Mennucci, J.A., Santalucita, F., y Acosta Hospitaleche, C. (2007). Local extinction of sharks of genus *Carcharias* Rafinesque, 1810 (Elasmobranchii, Odontaspidae) in the eastern Pacific Ocean. *Andean Geology*, 34(1), 139-146.
- Clark, A.H., Cooke, R.U., Mortimer, C., y Sillitoe, R.H. (1967). Relationships between supergene mineral alteration and geomorphology, southern Atacama Desert, Chile—an interim report. *Trans Instn Min Metall B*, 76: 89-96.
- Clark, N. (2014). *A molluscan record of Late Cenozoic climate and palaeoseasonality from Antarctica and South America*. [Tesis doctoral inédita]. University of Leicester.
- Clarke, J.D. (2006). Antiquity of aridity in the Chilean Atacama Desert. *Geomorphology*, 73(1), 101-114.

- Clemens, S.C., Murray, D.W., y Prell, W.L. (1996). Nonstationary phase of the Plio-Pleistocene Asian monsoon. *Science*, 274(5289), 943.
- Clift, P.D., y Hartley, A.J. (2007). Slow rates of subduction erosion and coastal underplating along the Andean margin of Chile and Peru. *Geology*, 35, 503–506.
- Clifton, H.E. (2005). Coastal sedimentary facies. En M.L. Schwartz (Ed.), *Encyclopedia of Coastal Science* (pp. 270–278). Springer.
- Collins, L.S., Coates, A.G., Berggren, W.A., Aubry, M.P., y Zhang, J. (1996). The late Miocene Panama isthmian strait. *Geology*, 24, 687–690.
- Compagno, L.J.V., Dando, M., y Fowler, S. (2005). *Sharks of the world*. Princeton University Press.
- Covacevich, V., y Frassinetti, D. (1980). El género *Ficus* en el Mioceno de Chile Central con descripción de *F. gayana* sp. nov. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 37, 281-294.
- Covacevich, V., y Frassinetti, D. (1983). *Diconoficus*, nuevo subgénero de *Ficus* (Mollusca: Gastropoda) en la Formación Navidad, Mioceno, Chile Central. *Andean Geology*, 19-20: 105-110.
- Covacevich, V., y Frassinetti, D. (1986). El género *Cancellaria* en el Mioceno de Chile, con descripción de cuatro especies nuevas (Gastropoda: Cancellariidae). *Andean Geology*, 28-29, 33-67.
- Covacevich, V., y Frassinetti, D. (1990). La fauna de Lo Abarca: hito biocronostratigráfico y paleoclimático en el Terciario Superior marino de Chile Central. En *II Simposio sobre el Terciario de Chile* (pp. 51-71). Concepción.
- Darwin, C.R. (1846). *Geological observations on South America, being the third part of the geology of the voyage of the Beagle*. Smith, Elder & Co.
- De Boer, B., Van de Wal, R.S.W., Bintanja, R., Lourens, L.J., y Tuenter, E. (2010). Cenozoic global ice-volume and temperature simulations with 1-D ice-sheet models forced by benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Annals of Glaciology*, 51(55), 23-33.
- De los Arcos, S., Partarrieu, D., Carrillo-Briceño, J.D., y Amson, E. (2017). The southernmost occurrence of the aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) from two new Pliocene localities in Chile. *Ameghiniana*, 54, 351–369.

- DeConto, R.M., y Pollard, D. (2003). Rapid Cenozoic glaciation of Antarctica induced by declining atmospheric CO₂. *Nature*, 421(6920), 245-249.
- Dekens, P.S., Ravelo, A.C., y McCarthy, M.D. (2007). Warm upwelling regions in the Pliocene warm period. *Paleoceanography*, 22(3), PA3211.
- DeMenocal, P.B. (1995). Plio-Pleistocene African climate. *Science*, 270(5233): 53-59.
- DeVries, T.J. (1995). *Concholepas* Lamarck, 1801 (Neogastropoda: Muricoidea): a Neogene genus native to South America. *The Veliger*, 38, 284–297.
- DeVries, T.J. (1997). A review of the genus *Chorus* Gray, 1847 (Gastropoda: Muricidae) from western South America. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, 30, 125–145.
- DeVries, T.J. (2001). Contrasting patterns of Pliocene and Pleistocene extinctions of marine mollusks in Western North and South America. *97th Annual meeting of the Geological Society of America, Abstracts with Programs*, 33(3), 35.
- DeVries, T.J., y Frassinetti, D. (2003). Range extensions and biogeographic implications of Chilean Neogene mollusks found in Peru. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 52: 119-135.
- DeVries, T.J., y Vermeij, G.J. (1997). *Herminespina*: new genus of Neogene muricid gastropod from Peru and Chile. *Journal of Paleontology*, 71, 610–615.
- Diester-Haass, L. (1978). Sediments as indicators of upwelling. En R. Boje y M. Tomczak (Eds.), *Upwelling ecosystems* (pp. 261-281). Springer-Verlag.
- Dowsett, H.J., y Cronin, T.M. (1990). High eustatic sea level during the middle Pliocene: Evidence from the southeastern US Atlantic Coastal Plain. *Geology*, 18(5), 435-438.
- Dowsett, H.J., y Robinson, M.M. (2009). Mid-Pliocene equatorial Pacific sea surface temperature reconstruction: a multi-proxy perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 367(1886), 109-125.
- Duque-Caro, H. (1990). Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of the Panama Seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 77(3), 203-234.

- Dumas, S., y Arnott, R.W.C. (2006). Origin of hummocky and swaley cross-stratification. The controlling influence of unidirectional current strength and aggradation rate. *Geology*, 34(12), 1073–1076.
- Dunai, T.J., López, G.A.G., y Juez-Larré, J. (2005). Oligocene–Miocene age of aridity in the Atacama Desert revealed by exposure dating of erosion-sensitive landforms. *Geology*, 33(4), 321-324.
- Dunham, R.J. (1962). Classification of carbonate rocks according to depositional textures. En W.E. Ham (Ed.), *Classification of carbonate rocks* (pp. 108–121). Am. Assoc. Petroleum Geologists.
- Emparan, C., y Pineda, G. (2000). Área La Serena - La Higuera. Región de Coquimbo. *Servicio Nacional de Geología y Minería (Chile), Mapas Geológicos, 18*, 1 mapa escala 1:100.000.
- Etourneau, J., Martinez, P., Blanz, T., y Schneider, R. (2009). Pliocene–Pleistocene variability of upwelling activity, productivity, and nutrient cycling in the Benguela region. *Geology*, 37(10), 871-874.
- Evenstar, L.A., Hartley, A.J., Stuart, F.M., Mather, A.E., Rice, C.M., Chong, G. (2009). Multiphase development of the Atacama Planation Surface recorded by cosmogenic ³He exposure ages: Implications for uplift and Cenozoic climate change in western South America. *Geology*, 37(1), 27-30.
- Farías, M., Charrier, R., Comte, D., Martinod, J., y Hérail, G. (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*, 24, TC4001.
- Figueroa, S., Marchant, M., Giglio, S., y Ramírez, M. (2005). Foraminíferos bentónicos rotalínidos del centro sur de Chile (36 S-44 S). *Gayana (Concepción)*, 69(2), 329-363.
- Flower, B.P., y Kennett, J.P. (1994). The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 108(3-4), 537-555.
- Folk, R.L. (1962). Spectral subdivision of limestone types. En W.E. Ham (Ed.), *Classification of carbonate rocks* (pp. 62–84). Am. Assoc. Petroleum Geologists.
- Folk, R.L., y Ward, W.C. (1957). Brazos River bar, a study in the significance of grain-size parameters. *J. Sediment. Petrol.*, 27, 3–27.

- Fonseca, F. (2018). *Paleoecología de foraminíferos bentónicos holocenos de la Bahía de Guanaqueros, Región de Coquimbo, Chile* [Tesis de pregrado, Universidad de Chile]. Repositorio Académico de la Universidad de Chile. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/168361>.
- Furundarena, J. (2005). Reconstrucción paleoambiental del Magdalenense Inferior en la región francocantábrica. *Munibe Antropologia-Arkeologia*, 57, 289-295.
- Galli-Olivier, C. (1967). Pediplain in northern Chile and the Andean uplift. *Science*, 158(3801), 653-655.
- Garcés, A. (2018). *Significado paleoambiental de las concreciones presentes en formaciones marinas costeras de Chile Central (30 - 34° S)* [Tesis de pregrado, Universidad de Chile]. Repositorio Académico de la Universidad de Chile. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/170043>.
- García, C. (2019). *Análisis de facies de sedimentos neógenos marinos en Coquimbo (30°S), Chile: Significado paleoambiental e implicancias tectónicas* [Tesis de pregrado, Universidad de Chile]. Repositorio Académico de la Universidad de Chile. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/170934>.
- García, M., y Hérail, G. (2005). Fault-related folding, drainage network evolution and valley incision during the Neogene in the Andean Precordillera of Northern Chile. *Geomorphology*, 65, 279–300.
- Garreaud, R.D., Molina, A., y Farias, M. (2010). Andean uplift, ocean cooling and Atacama hyperaridity: A climate modeling perspective. *Earth and Planetary Science Letters*, 292(1-2), 39-50.
- Garzzone, C.N., Hoke, G.D., Libarkin, J.C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Prosenjit, G., y Mulch, A. (2008). Rise of the Andes. *Science*, 320, 1304–1307.
- Gaupp, R., Kött, A., y Wörner, G. (1999). Palaeoclimatic implications of Mio–Pliocene sedimentation in the high-altitude intra-arc Lauca Basin of northern Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 151(1), 79-100.
- Godoy, E., Marquardt, C., y Blanco, N. (2003). Carta Caldera, Región de Atacama. *Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile*, 76, 1-38.

- González, G., Cembrano, J., Carrizo, D., Macci, A., y Schneider, H. (2003). The link between forearc tectonics and Pliocene–Quaternary deformation of the Coastal Cordillera, northern Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, 16, 321–342.
- Griffin, M., y Nielsen, S.N. (2008). A revision of the type specimens of Tertiary molluscs from Chile and Argentina described by d'Orbigny (1842), Sowerby (1846) and Hupé (1854). *Journal of Systematic Palaeontology*, 6(3), 251-316.
- Groves, L.T., y Nielsen, S.N. (2003). A new Late Miocene *Zonaria* (Gastropoda: Cypraeidae) from central Chile. *The Veliger*, 46(4), 351-354.
- Guzmán, N., Saá, S., y Ortlieb, L. (1998). Catálogo descriptivo de los moluscos litorales (Gastropoda y Pelecypoda) de la zona de Antofagasta, 23° S (Chile). *Estudios Oceanológicos*, 17, 17–86.
- Guzmán, N., Marquardt, C., Ortlieb, L., y Frassinetti, D. (2000). La malacofauna neógena y cuaternaria del área de Caldera (27°–28°S): especies y rangos bioestratigráficos. En 9° Congreso Geológico Chileno (pp. 476–481). Puerto Varas.
- Haq, B.U., Hardenbol, J.A.N., y Vail, P.R. (1987). Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235(4793), 1156-1167.
- Hardenbol, J., Thierry, J., Farley, M.B., Jacquin, T., De Graciansky, P.C., y Vail, P.R. (1998). Mesozoic and Cenozoic sequence chronostratigraphic framework of European Basins. En P.C. Graciansky, J. Hardenbol, T. Jacquin, y P.R. Vail (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins* (SEPM Special Publication 60, Chart 1). SEPM Society for Sedimentary Geology.
- Hartley, A.J., y Chong, G. (2002). Late Pliocene age for the Atacama Desert: Implications for the desertification of western South America. *Geology*, 30(1), 43-46.
- Haug, G.H., y Tiedemann, R. (1998). Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature*, 393(6686), 673-676.
- Haug, G.H., Sigman, D.M., Tiedemann, R., Pedersen, T.F., y Sarnthein, M. (1999). Onset of permanent stratification in the subarctic Pacific Ocean. *Nature*, 401(6755), 779-782.
- Haug, G.H., Tiedemann, R., Zahn, R., y Ravelo, A.C. (2001). Role of Panama uplift on oceanic freshwater balance. *Geology*, 29(3), 207-210.
- Haywood, A.M., y Valdes, P.J. (2004). Modelling Pliocene warmth: contribution of atmosphere, oceans and cryosphere. *Earth and Planetary Science Letters*, 218(3), 363-377.

- Haywood, A.M., Dowsett, H.J., Valdes, P.J., Lunt, D.J., Francis, J.E., y Sellwood, B.W. (2009). Introduction. Pliocene climate, processes and problems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 367(1886), 3-17.
- Henríquez, A. (2006). Variaciones locales del nivel del mar en las cuencas neógenas de Caldera, III Región y Arauco, VIII Región: Deducción de tasas de alzamiento y subsidencia tectónica [Tesis de magíster, Universidad de Chile]. Repositorio Académico de la Universidad de Chile. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/102843>.
- Herm, D. (1969). Marines Pliozän und Pleistozän Nord- und Mittel- Chile unter besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der Mollusken-Faunen. *Zitteliana*, 2, 1-159.
- Herman, J., Hovestadt-Euler, M., y Hovestadt, D.C. (1993). Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living superaspecific taxa of chondrichthyan fishes. Part A: Selachii. No. 1b: Hexanchiformes - Family: Chlamidoselachidae; No. 5: Order: Heterodontiformes - Family: Heterodontidae; No. 6: Order: Lamniformes - Families: Cetorhinidae, Megachasmidae; Addendum 1 to No. 3: Order: Squaliformes; Addendum 1 to No. 4: Order Orectolobiformes; General Glossary; Summary Part A. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, 63: 185–256.
- Hupé, H. (1854). Malacología y conchiliología. En C. Gay (Ed.), *Historia física y política de Chile* (Zoología, 8, pp. 1–499). Maulde et Renou.
- Ibaraki, M. (1990). Planktonic foraminiferal biostratigraphy of the Neogene of Caleta Herradura de Mejillones, northern Chile. En R. Tsuchi (Ed.), *Report of Andean studies* (Special volume 3, pp. 9-16). Shizuoka University.
- Ibaraki, M. (1997). Closing of the Central American Seaway and Neogene coastal upwelling along the Pacific coast of South America. *Tectonophysics*, 281(1), 99-104.
- Jonkers, H.A. (2003). Late Cenozoic-Recent Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) of the Southern Ocean and neighbouring regions. *Monographs of Marine Mollusca*, 5, 1-125.
- Kazakov, A.V. (1937). The phosphorite facies and the genesis of phosphorites. *Trans. Sci. Fertil. Insecto-fungicides*, 142, 95-113.
- Kennett, J.P. (1980). Paleooceanographic and biogeographic evolution of the Southern Ocean during the Cenozoic, and Cenozoic microfossil datums. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 31, 123-152.

- Kidwell, S.M. (1991). The stratigraphy in shell concentrations. En P. Allison y D. Briggs (Eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record* (Vol. 9 of Topics in Geobiology, pp. 211-290). Plenum Press.
- Kidwell, S.M. (1998). Time-averaging in the marine fossil record: overview of strategies and uncertainties. *Geobios*, 30(7), 977-995.
- Kidwell, S.M., y Bosence, D.W. (1991). Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. En P. Allison y D. Briggs (Eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record* (Vol. 9 of Topics in Geobiology, pp. 115-209). Plenum Press.
- Kidwell, S.M., y Holland, S.M. (1991). Field description of coarse bioclastic fabrics. *Palaios*, 6, 426-434.
- Kidwell, S.M., Fuersich, F.T., y Aigner, T. (1986). Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1, 228-238.
- Kiel, S., y Nielsen, S.N. (2010). Quaternary origin of the inverse latitudinal diversity gradient among southern Chilean mollusks. *Geology*, 38(10), 955-958.
- Koizumi, I. (1990). Miocene to Pliocene marine diatoms from Caleta Herradura de Mejillones section, Chile. En R. Tsuchi (Ed.), *Report of Andean studies* (Special volume 3, pp. 17-22). Shizuoka University.
- Krebs, W.N., Aleman, A.M., Padilla, H., Rosenfeld, J.H., y Niemeyer, H. (1992). Age and paleoceanographic significance of the Caleta Herradura diatomite, Península de Mejillones, Antofagasta, Chile. *Andean Geology*, 19(1), 75-81.
- Kwiek, P.B., y Ravelo, A.C. (1999). Pacific Ocean intermediate and deep water circulation during the Pliocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 154(3), 191-217.
- Lamy, F., Rühlemann, C., Hebbeln, D., y Wefer, G. (2002). High-and low-latitude climate control on the position of the southern Peru-Chile Current during the Holocene. *Paleoceanography*, 17(2), PA727.
- Latorre, C., Moreno, P.I., Vargas, G., Maldonado, A., Villa-Martínez, R., Armesto, J.J., Villagrán, C., Pino, M., Núñez, L., y Grosjean, M. (2007). Late Quaternary environments and palaeoclimate. En T. Moreno y W. Gibbons (Eds.), *The Geology of Chile* (pp. 309-328). The Geological Society of London.

- Lawrence, K.T., Liu, Z., y Herbert, T.D. (2006). Evolution of the eastern tropical Pacific through Plio-Pleistocene glaciation. *Science*, 312(5770), 79-83.
- Le Roux, J.P. (2012). A review of Tertiary climate changes in southern South America and the Antarctic Peninsula. Part 1: Oceanic conditions. *Sedimentary Geology*, 247, 1-20.
- Le Roux, J.P., Gómez, C., Venegas, C., Fenner, J., Middleton, H., Marchant, M., Buchbinder, B., Frassinetti, D., Marquardt, C., Gregory-Wodzicki, K.M., y Lavenue, A. (2005). Neogene-Quaternary coastal and offshore sedimentation in north central Chile: Record of sea-level changes and implications for Andean tectonism. *Journal of South American Earth Sciences*, 19(1), 83–98.
- Le Roux, J.P., Olivares, D.M., Nielsen, S.N., Smith, N.D., Middleton, H., Fenner, J., y Ishman, S.E. (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(1), 133–153.
- Le Roux, J.P., Achurra, L., Henríquez, Á., Carreño, C., Rivera, H., Suárez, M.E., Ishman, S.E., Pyenson, N.D., y Gutstein, C.S. (2016). Oroclinal bending of the Juan Fernández Ridge suggested by geohistory analysis of the Bahía Inglesa Formation, north-central Chile. *Sedimentary Geology*, 333, 32-49.
- Lisiecki, L.E., y Raymo, M.E. (2005). A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, 20(1), PA1003.
- Loeblich, A.R., y Tappan, H. (1988). *Foraminiferal genera and their classification*. Van Nostrand Reinhold Co.
- López, R.B. (1963). Problemas sobre la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Hidrobiología*, 1(3), 111-135.
- López, M.C. (1965). *Estudio de los depósitos marinos de la Bahía de Tongoy*. [Tesis de pregrado inédita]. Universidad de Chile.
- Lunt, D.J., Valdes, P.J., Haywood, A., y Rutt, I.C. (2008). Closure of the Panama Seaway during the Pliocene: implications for climate and Northern Hemisphere glaciation. *Climate Dynamics*, 30(1), 1-18.
- Luongo, S.M., y Lowe, C.G. (2018). Seasonally acclimated metabolic Q_{10} of the California horn shark, *Heterodontus francisci*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 503, 129–135.

- Maier-Reimer, E., Mikolajewicz, U., y Crowley, T. (1990). Ocean general circulation model sensitivity experiment with an open Central American Isthmus. *Paleoceanography*, 5(3), 349-366.
- Marchant, M., Marquardt, C., Blanco, N., y Godoy, E. (2000). Foraminíferos del área de Caldera (26° 45'-28° S) y su utilización como indicadores cronoestratigráficos del Neógeno. En 9° Congreso Geológico Chileno (pp. 499-503). Puerto Varas.
- Marchant, M., Cecioni, A., Figueroa, S., González, H., Giglio, S., Hebbeln, D., Kaiser, J., Lamy, F., Mohtadi, M., Pineda, V., y Romero, O. (2007). Marine geology, oceanography and climate. En T. Moreno y W. Gibbons (Eds.), *The Geology of Chile* (pp. 291-310). The Geological Society of London.
- Marincovich, L. (1973). Intertidal mollusks of Iquique, Chile. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin*, 16, 1-49.
- Marlow, J.R., Lange, C.B., Wefer, G., y Rosell-Melé, A. (2000). Upwelling intensification as part of the Pliocene-Pleistocene climate transition. *Science*, 290(5500), 2288-2291.
- Marquardt, C., Lavenu, A., Ortlieb, L., Godoy, E., y Comte, D. (2004). Coastal neotectonics in Southern Central Andes: uplift and deformation of marine terraces in Northern Chile (27°S). *Tectonophysics*, 394(3), 193-219.
- Martínez-Pardo, R. (1979). Hallazgo de foraminíferos miocénicos cerca de Puerto Aldea, Bahía de Tongoy, Provincia de Coquimbo, Chile. *Andean Geology*, 8, 65-78.
- Martínez-Pardo, R. (1990). Major Neogene events of the Southeastern Pacific: the Chilean and Peruvian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 77(3), 263-278.
- Martínez-Pardo, R., y Caro, R. (1980). Microfósiles silíceos de las diatomitas de Tongoy, Provincia de Coquimbo, Chile: su significado biocronoestratigráfico, biocronogeológico, paleoecológico y paleogeográfico. *Andean Geology*, 10, 33-53.
- Maslin, M.A., Li, X.S., Loutre, M.F., y Berger, A. (1998). The contribution of orbital forcing to the progressive intensification of Northern Hemisphere glaciation. *Quaternary Science Reviews*, 17(4), 411-426.
- McArthur, J.M., Howarth, R.J., y Shields, G.A. (2012). Strontium Isotope Stratigraphy. En F.M. Gradstein, J.G. Ogg, M.D. Schmitz, y J.M. Ogg (Eds.), *The Geologic Time Scale* (pp. 127-144), Elsevier.

- Méndez, M.A. (2019). Evaluación neotectónica de potenciales fallas activas en La Serena-Coquimbo (~29° 50'S) [Tesis de pregrado, Universidad de Chile]. Repositorio Académico de la Universidad de Chile. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/173986>.
- Miall, A.D. (2010). *The geology of stratigraphic sequences* (2nd edition). Springer-Verlag.
- Miller, K.G. (2009). Sea level change, last 250 million years. En V. Gornitz (Ed.), *Encyclopedia of paleoclimatology and ancient environments* (pp. 879–887). Springer.
- Montecino, V., y Lange, C.B. (2009). The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. *Progress in Oceanography*, 83(1-4), 65-79.
- Mortimer, C. (1973). The Cenozoic history of the southern Atacama desert, Chile. *Journal of the Geological Society*, 129(5), 505-526.
- Moscoso, R., Nasi, C., y Salinas, P. (1982). Hoja Vallenar y parte norte de La Serena, regiones de Atacama y Coquimbo. *Servicio Nacional de Geología y Minería (Chile), Carta Geológica de Chile*, 55, 1-100.
- Muizon, C.D., y McDonald, H.G. (1995). An aquatic sloth from the Pliocene of Peru. *Nature*, 375(6528), 224-227.
- Muizon, C.D., McDonald, H.G., Salas, R., y Urbina, M. (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(2), 387–397.
- Murray, J.W. (1991). *Ecology and Palaeoecology of Benthic Foraminifera*. Logman Scientific & Technical.
- Murray, J.W. (2006). *Ecology and applications of benthic foraminifera*. Cambridge University Press.
- Naranjo, J.A., y Paskoff, R. (1980). Evolución geomorfológica del Desierto de Atacama entre los 26 y 33 latitud sur: Revision cronológica. *Andean Geology*, 10, 85-89.
- Nichols, G. (2009). *Sedimentology and stratigraphy* (2nd edition). John Wiley & Sons.
- Nielsen, S.N., y Glodny, J. (2009). Early Miocene subtropical water temperatures in the southeast Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280(3-4), 480-488.
- Nielsen, S.N. (2013). A new Pliocene mollusk fauna from Mejillones, northern Chile. *Paläontologische Zeitschrift*, 87, 33–66.

- Nielsen, S.N., Frassinetti, D., y Bandel, K. (2004). Miocene Vetigastropoda and Neritimorpha (Mollusca, Gastropoda) of central Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, 17(1), 73-88.
- Osorio, C., Atria, J., y Mann, S. (1979). Moluscos marinos de importancia económica en Chile. *Biología Pesquera (Chile)*, 11, 3-47.
- Padilla, H.; Elgueta, S. (1992). Neogene marine deposits of Caleta Patillos, Northern Chile: their relationship with neogene sediments of the peninsula de Mejillones. *Andean Geology*, 19(1), 83-89.
- Partarrieu, D., Villafaña, J.A., Pinto, L., Mourgues, F.A., Oyanadel-Urbina, P.A., Rivadeneira, M.M., y Carrillo-Briceño, J.D. (2018). Neogene ‘horn sharks’ *Heterodontus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Southeastern Pacific and their paleoenvironmental significance. *Ameghiniana*, 55(6), 651-667.
- Paskoff, R. (1970). *Recherches geomorphologiques dans le Chili semi-aride*. Biscaye Freres.
- Paskoff, R., Leonard, E.M., Novoa, J., Ortlieb, L., Radke, U., y Wehmiller, J.F. (1995). Field meeting in the La Serena-Coquimbo Bay area (Chile). En *Annual meeting of the International Geological Correlation Program (IGCP) Project 367* (Guidebook for a field trip, pp. 1–69). Antofagasta.
- Philippi, R.A. (1887). *Los fósiles terciarios i cuartarios de Chile*. Gobierno de Chile.
- Prothero, D.R. (1990). *Interpreting the stratigraphic record*. W.H. Freeman.
- Pyenson, N.D., Gutstein, C.S., Parham, J.F., Le Roux, J.P., Chavarría, C.C., Little, H., Metallo, A., Rossi, V., Valenzuela-Toro, A.M., Velez-Juarbe, J., Santelli, C.M., Rubilar Rogers, D., Cozzuol, M.A., y Suárez, M.E. (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.
- Ragaini, L., Di Celma, C., y Cantalamessa, G. (2008). Warm-water mollusc assemblages from northern Chile (Mejillones Peninsula): new evidence for permanent El Niño-like conditions during Pliocene warmth?. *Journal of the Geological Society*, 165(6), 1075-1084.
- Ravelo, A.C., Andreasen, D.H., Lyle, M., Lyle, A.O., y Wara, M.W. (2004). Regional climate shifts caused by gradual global cooling in the Pliocene epoch. *Nature*, 429(6989), 263-267.

- Ravelo, A.C., Dekens, P.S., y McCarthy, M. (2006). Evidence for El Niño-like conditions during the Pliocene. *GSA today*, 16(3), 4-11.
- Raymo, M.E., Hodell, D., y Jansen, E. (1992). Response of deep ocean circulation to initiation of Northern Hemisphere glaciation (3–2 Ma). *Paleoceanography*, 7(5), 645-672.
- Raymo, M.E., Grant, B., Horowitz, M., y Rau, G.H. (1996). Mid-Pliocene warmth: stronger greenhouse and stronger conveyor. *Marine Micropaleontology*, 27(1), 313-326.
- Rech, J.A., Currie, B.S., Michalski, G., y Cowan, A.M. (2006). Neogene climate change and uplift in the Atacama Desert, Chile. *Geology*, 34(9), 761-764.
- Regard, V., Saillard, M., Martinod, J., Audin, L., Carretier, S., Pedoja, K., Riquelme, R., Paredes, P., y Hérail, G. (2010). Renewed uplift of the Central Andes Forearc revealed by coastal evolution during the Quaternary. *Earth and Planetary Science Letters*, 297(1-2), 199-210.
- Reich, M., Palacios, C., Vargas, G., Luo, S., Cameron, E.M., Leybourne, M.I., Parada, M.A., Zúñiga, A., y You, C.F. (2009). Supergene enrichment of copper deposits since the onset of modern hyperaridity in the Atacama Desert, Chile. *Mineralium Deposita*, 44(5), 497-504.
- Reid, D., y Osorio, C. (2000). The shallow-water marine mollusca of the Estero Elefantes and Laguna San Rafael, Southern Chile. *Bulletin-Natural History Museum Zoology Series*, 66(2), 109–146.
- Reif, W.E. (1976). Morphogenesis, pattern formation and function of the dentition of *Heterodontus* (Selachii). *Zoomorphologie*, 83, 1–47.
- Riquelme, R., Hérail, G., Martinod, J., Charrier, R., y Darrozes, J. (2007). Late Cenozoic geomorphologic signal of Andean forearc deformation and tilting associated with the uplift and climate changes of the Southern Atacama Desert (26°S–28°S). *Geomorphology*, 86 (3–4), 283–306.
- Rivadeneira, M.M., y Marquet, P.A. (2007). Selective extinction of late Neogene bivalves on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology*, 33(3), 455-468.
- Rivadeneira, M.M., y Nielsen, S.N. (2017). Diversification dynamics, species sorting, and changes in the functional diversity of marine benthic gastropods during the Pliocene-Quaternary at temperate western South America. *PLoS One*, 12(10), e0187140.

- Ruddiman, W.F., y Raymo, M.E. (1988). Northern hemisphere climate regimes during the past 3 Ma: possible tectonic connections. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, 318(1191), 411-430.
- Sáez, A., Cabrera, L., Jensen, A., y Chong, G. (1999). Late Neogene lacustrine record and palaeogeography in the Quillagua–Llamara basin, Central Andean fore-arc (northern Chile). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 151(1), 5-37.
- Saillard, M., Hall, S.R., Audin, L., Farber, D.L., Hérail, G., Martinod, J., Regard, V., Finkel, R.C., y Bondoux, F. (2009). Non-steady long-term uplift rates and Pleistocene marine terrace development along the Andean margin of Chile (31°S) inferred from ¹⁰Be dating. *Earth and Planetary Science Letters*, 277(1-2), 50-63.
- Saraswati, P.K., y Srinivasan, M.S. (2015). *Micropaleontology: Principles and Applications*. Springer.
- Savrda, C.E., y Uddin, A. (2005). Large *Macaronichnus* and their behavioural implications (Cretaceous Eutaw Formation, Alabama, USA). *Ichnos*, 12, 1–9.
- Siddall, M., Chappell, J., y Potter, E.K. (2007). Eustatic sea level during past interglacials. En F. Sirocko, M. Claussen, M.F. Sánchez Goñi y T. Litt (Eds.), *Developments in Quaternary Sciences* (Vol. 7, pp. 75-92). Elsevier.
- Sinclair, B.J., Marshall, K.E., Sewell, M.A., Levesque, D.L., Willett, C.S., Slotsbo, S., Dong, Y., Harley, C.D., Marshall, D.J., y Helmuth, B.S. (2016). Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecol. Lett.*, 19, 1372–1385.
- Stow, D.A.V. (2005). *Sedimentary rocks in the field: a color guide*. CRC Press.
- Sillitoe, R.H., y McKee, E.H. (1996). Age of supergene oxidation and enrichment in the Chilean porphyry copper province. *Economic Geology*, 91(1), 164-179.
- Silva, N., Rojas, N., y Fedele, A. (2009). Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16), 1004-1020.
- Staig, F., Hernandez, S., Lopez, P., Villafaña, J.A., Varas, C., Soto, L.P., y Carrillo Briceño, J.D. (2015). Late Neogene elasmobranch fauna from the Coquimbo Formation, Chile. *Rev. Bras. Paleontol.*, 18(2), 261-272.

- Stanley, S.M. (1989). *Earth and life through time*. W.H. Freeman and Company.
- Steph, S., Tiedemann, R., Prange, M., Groeneveld, J., Schulz, M., Timmermann, A., Nürnberg, D., Rühlemann, C., Saukel, C., y Haug, G.H. (2010). Early Pliocene increase in thermohaline overturning: a precondition for the development of the modern equatorial Pacific cold tongue. *Paleoceanography*, 25(2), PA2202.
- Talley, L.D. (2002). Salinity patterns in the ocean. En M.C. MacCracken, J.S. Perry y T. Munn (Eds.), *Encyclopedia of Global Environmental Change, Volume 1 - The Earth System: Physical and Chemical Dimensions of Global Environmental Change* (pp. 629-640). Wiley.
- Thiel, M., Macaya, E.C., Acuña, E., Arntz, W.E., Bastias, H., Brokordt, K., Camus, P.A., Castilla, J.C., Castro, L.R., Cortés, M., Dumont, C.P., Escribano, R., Fernández, M., Gajardo, J.A., Gaymer, C.F., Gómez, I., González, A.E., González, H.E., Haye, P.A., ... Vega, J.M.A. (2007). The Humboldt Current System of northern and central Chile: Oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 45, 195-344.
- Tiedemann, R., Sarnthein, M., y Shackleton, N.J. (1994). Astronomic timescale for the Pliocene Atlantic $\delta^{18}\text{O}$ and dust flux records of Ocean Drilling Program Site 659. *Paleoceanography*, 9(4), 619-638.
- Tosdal, R.M., Clark, A.H., y Farrar, E. (1984). Cenozoic polyphase landscape and tectonic evolution of the Cordillera Occidental, southern Peru. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 95, 1318-1332.
- Tsuchi, R. (2002). Neogene evolution of surface marine climate in the Pacific and notes on related events. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 19(3), 260-270.
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., y De Clerck, O. (2012). Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global ecology and biogeography*, 21(2), 272-281.
- Valenzuela-Toro, A.M., Gutstein, C.S., Varas-Malca, R.M., Suárez, M.E., y Pyenson, N.D. (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.
- Van Zinderen Bakker, E.M., y Mercer, J.H. (1986). Major late Cainozoic climatic events and palaeoenvironmental changes in Africa viewed in a world wide context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 56(3), 217-235.

- Villafañá, J.A., y Rivadeneira, M.M. (2014). Rise and fall in diversity of Neogene marine vertebrates on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology*, 40(4), 659-674.
- Villafañá, J. A., y Rivadeneira, M.M. (2018). The modulating role of traits on the biogeographic dynamics of chondrichthyans from the Neogene to the present. *Paleobiology*, 44(2), 251-262.
- Wallace, J.M., y Hobbs, P.V. (2006). *Atmospheric science: an introductory survey*. Academic press.
- Walsh, A.A. (2001). *The Bahía Inglesa formation bonebed: genesis and palaeontology of a neogene konzentrat lagerstätte from north-central Chile* [Tesis doctoral inédita]. University of Portsmouth.
- Walsh, S.A., y Hume, J.P. (2001). A new Neogene marine avian assemblage from north-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(3), 484-491.
- Wara, M.W., Ravelo, A.C., y Delaney, M.L. (2005). Permanent El Niño-like conditions during the Pliocene warm period. *Science*, 309(5735), 758-761.
- Wiens, J.J., y Graham, C.H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 36, 519-539.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., y Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292(5517), 686-693.

ANEXO

RECOLECCIÓN Y GESTIÓN DE DATOS PARA EL ANÁLISIS DE PREFERENCIAS AMBIENTALES Y LA RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL

En la sección 4.2 se mencionó que la distribución actual de géneros y especies se estudió a partir de los registros reportados en la base de datos *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF). En la Tabla A.1 del presente anexo se citan los dataset descargados desde GBIF y utilizados en el análisis.

Los registros georreferenciados fueron sistematizados en especies y géneros, y gestionados con el software R para su vinculación con capas de datos oceanográficos y la obtención de parámetros estadísticos asociados a distintas variables ambientales. En la Tabla A.2 se presenta el código utilizado para la modelación, y en las Tablas A.3-A.6 se presenta un resumen de los parámetros estadísticos obtenidos para cada taxón, en términos de temperatura/salinidad media superficial.

Los datos obtenidos fueron utilizados junto con las abundancias relativas de los taxa para la reconstrucción paleoambiental mediante función de transferencia. En las Tablas A.7 y A.8 se presentan los resultados de este análisis para peces condriictios y foraminíferos.

TABLA A.1. Datasets descargados desde GBIF para el análisis de preferencias ambientales.

Dataset	Referencia
Acanthina	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.6rd15l
Anadara	GBIF.org (18 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.shlsij
Anomia	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.egtig3
Argopecten	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.m1djqv
Brachidontes	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.09tgoI
Buccella	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.jrrizi
Buliminella	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.xj8del
Carcharodon	GBIF.org (26 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ttic9q
Chlorostoma	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.yv6wco
Choromytilus	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.j6udhp
Chorus	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.8jh5zf
Cibicides	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.gkweos
Concholepas	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ro5i8t
Crassilabrum	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.tp6f0z
Crassostrea	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ok5bvz
Crepipatella	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.vqI825
Cyclocardia	GBIF.org (18 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.yre2kg

Dasyatis	GBIF.org (26 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.56tc2z
Ensis	GBIF.org (18 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.trxtsb
Eurhomalea	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.1bq8oo
Felicioliva	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.wbf6gr
Fissurella	GBIF.org (21 January 2022) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.v37p4a
Galeorhinus	GBIF.org (26 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.f09tgg
Heterodontus	GBIF.org (26 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.8525yf
Hexanchus	GBIF.org (26 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.pic6hz
Incatella	GBIF.org (18 January 2022) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.efepah
Isurus	GBIF.org (26 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.th5nei
Leukoma	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.gv5255
Mesodesma	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.khfrsn
Monia	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.mnipvp
Mulinia	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.wva8xo
Myliobatis	GBIF.org (26 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.sp5bo6
Nassarius	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.31omtb
Nonionella	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.znjm2b
Panopea	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.bzv4ei
Perumytilus	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.04793u
Petricola	GBIF.org (02 March 2022) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.v5msh9
Prisogaster	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ptfhih
Pristiophorus	GBIF.org (26 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.4w0oym
Rissoina	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.5hfybm
Semele	GBIF.org (18 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.dpkbig
Squatina	GBIF.org (26 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.b4u1ow
Tagelus	GBIF.org (18 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.91bhfu
Tegula	GBIF.org (25 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ure2hl
Tellina	GBIF.org (19 January 2022) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.zpbzhy
Trachycardium	GBIF.org (18 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.nulebx
Trochita	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.mszfzm
Zygochlamys	GBIF.org (24 July 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.lyb1no

TABLA A.2. Código R utilizado para la modelación de las preferencias ambientales de los taxones.

Código R

```
rm(list = ls())
setwd("~/Dropbox/Proyectos/Current Projects/Advisor/Diego Partarrieu")
library(biogen)
library(sdmpredictors)
library(moments)
library(raster)

### Species occurrences
# getting the data
diego.spp=read.csv("ESPECIES.csv",T,sep=";")

especies=data.frame(ID=1:nrow(diego.spp),Species=diego.spp$species,Country=NA,x=diego.spp$decimalLongitude,y=diego.spp
$decimalLatitude,

x_original=diego.spp$decimalLongitude,y_original=diego.spp$decimalLatitude,Correction=rep(".....",nrow(diego.spp)),
      Modified=rep(NA,nrow(diego.spp)),Exclude=rep(0,nrow(diego.spp)),
      Reason=rep(".....",nrow(diego.spp)),depth=diego.spp$depth)

especies.thinned=duplicatesexclude(especies,res=5) ## res similar to BioOracle
especies.cleaned=droplevels(subset(especies.thinned,especies.thinned$Exclude==0))

especies.target=data.frame(lon=especies.cleaned$x,lat=especies.cleaned$y,Species=especies.cleaned$Species,depth=especies.clea
ned$depth)
coord.target=data.frame(lon=especies.cleaned$x,lat=especies.cleaned$y)
coordinates(coord.target)=~lon+lat
especies.target.orig=especies.target

### Genus occurrences
# getting the data
diego.gen=read.csv("GENEROS.csv",T,sep=";")

generos=data.frame(ID=1:nrow(diego.gen),Species=diego.gen$genus,Country=NA,x=diego.gen$decimalLongitude,y=diego.gen$
decimalLatitude,

x_original=diego.gen$decimalLongitude,y_original=diego.gen$decimalLatitude,Correction=rep(".....",nrow(diego.gen)),
      Modified=rep(NA,nrow(diego.gen)),Exclude=rep(0,nrow(diego.gen)),
      Reason=rep(".....",nrow(diego.gen)),depth=diego.gen$depth)

generos.thinned=duplicatesexclude(generos,res=5) ## res similar to BioOracle
generos.cleaned=droplevels(subset(generos.thinned,generos.thinned$Exclude==0))

generos.target=data.frame(lon=generos.cleaned$x,lat=generos.cleaned$y,Genera=generos.cleaned$Species,depth=generos.cleane
d$depth)
gen.coord.target=data.frame(lon=generos.cleaned$x,lat=generos.cleaned$y)
coordinates(gen.coord.target)=~lon+lat
genera.target.orig=generos.target

### Environmental data
# Explore datasets in the package
list_datasets()
```

```

# Explore layers in a dataset
names(list_layers(datasets="Bio-ORACLE"))
biosets=data.frame(var=list_layers(datasets="Bio-ORACLE")$name,code=list_layers(datasets="Bio-ORACLE")$layer_code)

target.vars=c("BO22_chlomean_ss","BO22_curvelmean_ss","BO22_dissoxmean_ss",
              "BO22_ironmean_ss", "BO22_phosphatemean_ss","BO22_nitratemean_ss",
              "BO22_tempmean_ss","BO22_carbonphytomean_ss","BO22_ppmean_ss","BO22_salinitymean_ss",

"BO22_silicatemean_ss","BO_bathymmin","BO_bathymax","BO22_chlomean_ss","BO22_curvelmean_ss","BO22_dissoxmean_ss",
",
              "BO22_ironmean_ss", "BO22_phosphatemean_ss","BO22_nitratemean_ss",
              "BO22_tempmean_ss","BO22_carbonphytomean_ss","BO22_ppmean_ss","BO22_salinitymean_ss",
              "BO22_silicatemean_ss")

####
setwd("~/Dropbox/Proyectos/Current Projects/Advisor/Diego Partarrieu/Output Table Feb2022")

#####
## For genera
#####
options(timeout = 240)
for(k in 1:length(target.vars))
{
  print(k)
  oracle.var=load_layers(target.vars[k], datadir = tempdir(),rasterstack = F)
  obs.values=extract(oracle.var[[1]],gen.coord.target)
  genera.target=cbind(genera.target.orig,obs.values)
  a1=tapply(genera.target[,5],genera.target$Genera,quantile,prob=c(0,0.025,0.05,0.1,0.25,0.5,0.75,0.9,0.95,0.975,1),na.rm=T)
  tabla.var=data.frame(matrix(unlist(a1), nrow=length(a1), byrow=T),stringsAsFactors=FALSE)
  tabla.var$mean=tapply(genera.target[,5],genera.target$Genera,mean,na.rm=T)
  tabla.var$sd=tapply(genera.target[,5],genera.target$Genera,sd,na.rm=T)
  tabla.var$skew=tapply(genera.target[,5],genera.target$Genera,skewness,na.rm=T)
  tabla.var$kurt=tapply(genera.target[,5],genera.target$Genera,kurtosis,na.rm=T)
  tabla.var$obs=tapply(genera.target[,5],genera.target$Genera,length)

names(tabla.var)=paste(target.vars[k],c(0,0.025,0.05,0.1,0.25,0.5,0.75,0.9,0.95,0.975,1,"mean","sd","skew","kurt","obs"),sep=".")
rownames(tabla.var)=names(a1)
full.name=paste("GENERA.table.summary.",target.vars[k],".csv",sep="")
write.csv(tabla.var,full.name)
genera.target=NULL
}

#####
## For species
#####
for(i in 1:length(target.vars))
{
  print(i)
  oracle.var=load_layers(target.vars[i], datadir = tempdir())
  obs.values=extract(oracle.var,coord.target)
  especies.target=cbind(especies.target.orig,obs.values)
  a1=tapply(especies.target[,5],especies.target$Species,quantile,prob=c(0,0.025,0.05,0.1,0.25,0.5,0.75,0.9,0.95,0.975,1),na.rm=T)
  tabla.var=data.frame(matrix(unlist(a1), nrow=length(a1), byrow=T),stringsAsFactors=FALSE)
  tabla.var$mean=tapply(especies.target[,5],especies.target$Species,mean,na.rm=T)
  tabla.var$sd=tapply(especies.target[,5],especies.target$Species,sd,na.rm=T)

```

```

tabla.var$skew=apply(especies.target[,5],especies.target$Species,skewness,na.rm=T)
tabla.var$kurt=apply(especies.target[,5],especies.target$Species,kurtosis,na.rm=T)
tabla.var$obs=apply(especies.target[,5],especies.target$Species,length)

names(tabla.var)=paste(target.vars[i],c(0,0.025,0.05,0.1,0.25,0.5,0.75,0.9,0.95,0.975,1,"mean","sd","skew","kurt","obs"),sep=".")
rownames(tabla.var)=names(a1)
full.name=paste("SPECIES.table.summary.",target.vars[i],".csv",sep="")
write.csv(tabla.var,full.name)
especies.target=NULL
}

##
# get bathymetry for each observation
##
oracle.zmin=load_layers("BO_bathymmin", datadir = tempdir())
oracle.zmax=load_layers("BO_bathymax", datadir = tempdir())

gen.obs.values.zmin=extract(oracle.zmin,gen.coord.target)
gen.obs.values.zmax=extract(oracle.zmax,gen.coord.target)
spp.obs.values.zmin=extract(oracle.zmin,coord.target)
spp.obs.values.zmax=extract(oracle.zmax,coord.target)

ssp.z=cbind(especies.target.orig,spp.obs.values.zmin,spp.obs.values.zmax)
gen.z=cbind(genera.target.orig,gen.obs.values.zmin,gen.obs.values.zmax)

write.csv(ssp.z,"SPECIES_bathymetry_detail.csv")
write.csv(gen.z,"GENERA_bathymetry_detail.csv")

```

TABLA A.3. Parámetros estadísticos relativos a la temperatura media superficial (SST, expresada en grados Celsius [°C]), para especies identificadas en los ensambles. Se indican valores mínimo y máximo, percentiles, media, desviación estándar y tamaño muestral.

Espece	Min	p5	p10	p90	p95	Max	Media	Desviación estándar	Tamaño muestral
<i>Acanthina unicornis</i>	10,7	10,7	10,7	12,8	12,8	12,8	11,7	1,2	5
<i>Argopecten purpuratus</i>	7,1	13,5	14,6	19,9	23,9	25,1	17,7	3,3	63
<i>Brachidontes granulatus</i>	13,8	13,8	13,9	18,1	18,7	19,2	15,3	2,1	12
<i>Buccella peruviana</i>	7,3	8,2	9,2	19,1	19,3	19,5	15,5	5,0	6
<i>Buliminella elegantissima</i>	-1,8	-1,7	-1,6	18,2	19,2	28,9	8,6	7,8	161
<i>Carcharodon carcharias</i>	5,1	11,6	12,2	25,2	25,8	28,8	17,8	5,3	1764
<i>Choromytilus chorus</i>	6,8	8,3	9,8	15,4	16,2	17,0	12,6	3,0	12
<i>Chorus giganteus</i>	11,4	11,5	11,6	12,6	12,7	12,8	12,1	0,6	7
<i>Concholepas concholepas</i>	6,8	10,4	11,3	18,4	19,0	26,2	14,4	3,4	69
<i>Crassilabrum crassilabrum</i>	7,2	10,7	12,4	19,0	21,6	27,1	15,9	4,6	24
<i>Crepidatella dilatata</i>	6,8	6,8	6,9	15,1	17,0	18,7	10,9	3,2	59
<i>Ensis macha</i>	6,8	6,8	7,0	13,9	14,3	14,5	10,3	2,8	27
<i>Felicioliva peruviana</i>	14,5	14,5	14,6	18,2	18,7	19,1	16,4	1,8	26
<i>Galeorhinus galeus</i>	7,9	11,0	11,3	18,0	18,6	28,1	14,7	3,0	4734
<i>Heterodontus ex gr. francisci</i> (<i>H. francisci, mexicanus, quoyi</i>)	12,3	15,5	16,8	24,7	25,1	27,3	20,6	3,3	226
<i>Hexanchus griseus</i>	8,9	11,3	11,5	27,1	27,7	29,4	16,4	5,5	495
<i>Incatella cingulata</i>	11,6	12,7	12,7	18,5	18,7	20,7	15,4	2,3	34
<i>Isurus oxyrinchus</i>	0,9	15,4	16,5	28,3	28,7	29,8	22,0	4,8	2247
<i>Leukoma antiqua</i>	6,8	7,0	8,7	15,1	15,3	15,4	12,2	2,4	53
<i>Leukoma thaca</i>	8,5	12,2	12,7	18,6	18,8	19,0	15,6	2,6	32
<i>Mesodesma donacium</i>	7,0	8,4	9,8	17,4	18,2	19,0	13,9	3,8	11
<i>Mulinia edulis</i>	6,8	6,8	6,8	13,3	14,6	14,6	9,1	2,8	22
<i>Nonionella auris</i>	5,8	7,7	8,4	18,4	18,9	21,3	13,5	3,8	127
<i>Perumytilus purpuratus</i>	6,5	6,8	6,9	18,1	18,7	27,0	12,2	4,1	109
<i>Prisogaster niger</i>	7,0	11,7	11,8	18,2	18,6	18,7	14,8	3,1	35
<i>Rissoina inca</i>	15,2	15,7	16,2	24,3	24,4	24,4	20,6	4,5	7
<i>Semele solida</i>	11,7	11,7	11,8	18,0	18,1	18,2	13,7	2,9	11
<i>Tagelus dombeii</i>	10,8	11,1	11,1	26,5	26,6	27,6	15,1	5,5	25
<i>Chlorostoma atra</i>	7,0	10,2	10,3	18,3	18,9	19,2	13,3	3,2	69
<i>Trachycardium procerum</i>	11,4	20,3	22,6	28,6	28,8	29,0	25,0	3,0	85
<i>Trochita trochiformis</i>	5,7	6,6	7,1	27,4	28,1	29,1	16,3	8,6	31

TABLA A.4. Parámetros estadísticos relativos a la temperatura media superficial (SST, expresada en grados Celsius [°C]), para géneros identificados en los ensambles. Se indican valores mínimo y máximo, percentiles, media, desviación estándar y tamaño muestral.

Género	Min	p5	p10	p90	p95	Max	Media	Desviación estándar	Tamaño muestral
<i>Acanthina</i>	6,5	6,8	6,9	27,6	27,6	28,9	15,4	7,4	134
<i>Anadara</i>	7,1	15,5	18,0	28,6	28,9	30,2	24,4	4,2	1938
<i>Anomia</i>	6,2	9,7	10,1	25,8	26,8	29,7	15,8	5,8	1712
<i>Argopecten</i>	7,1	12,6	14,4	28,0	28,2	29,5	23,6	4,8	1475
<i>Brachidontes</i>	6,7	14,2	14,8	28,2	28,7	29,8	22,3	5,4	1215
<i>Buccella</i>	-1,8	-1,7	-1,6	17,2	22,2	29,3	6,4	8,0	247
<i>Buliminella</i>	-1,8	-1,6	-1,4	27,2	28,7	29,5	13,4	9,9	276
<i>Carcharodon</i>	5,1	11,6	12,2	25,2	25,8	28,9	17,8	5,3	1769
<i>Chlorostoma</i>	6,8	11,4	13,2	27,8	28,2	28,7	20,5	5,3	142
<i>Choromytilus</i>	6,8	12,1	12,9	27,6	28,5	28,9	18,9	5,5	64
<i>Chorus</i>	11,4	11,6	11,8	17,6	17,6	17,7	13,8	2,7	10
<i>Cibicides</i>	-1,8	-1,6	-1,2	28,1	28,8	29,7	13,4	9,7	697
<i>Concholepas</i>	6,8	10,5	11,4	18,7	19,2	28,5	14,7	3,9	71
<i>Crassilabrum</i>	7,2	10,7	12,4	19,0	21,6	27,1	15,9	4,6	24
<i>Crassostrea</i>	-1,8	8,4	10,0	27,6	28,3	30,1	19,8	6,9	763
<i>Crepidatella</i>	3,2	6,8	7,0	22,5	26,6	28,7	13,3	5,8	218
<i>Cyclocardia</i>	-1,8	-1,7	-1,7	16,7	20,4	29,4	7,2	7,5	999
<i>Dasyatis</i>	8,1	13,0	16,5	28,0	28,4	29,4	21,2	4,9	1100
<i>Ensis</i>	5,3	8,8	9,9	16,5	19,7	28,7	12,2	3,2	2469
<i>Eurhomalea</i>	5,6	6,5	6,8	15,3	17,5	18,8	9,9	4,0	87
<i>Felicioliva</i>	14,5	14,6	14,6	27,8	27,9	28,2	21,4	5,6	38
<i>Fissurella</i>	-1,5	7,2	13,2	28,0	28,3	29,7	22,3	6,3	1630
<i>Galeorhinus</i>	7,9	11,0	11,3	18,0	18,7	28,1	14,7	3,0	4738
<i>Heterodontus</i>	10,3	15,1	15,3	23,3	24,6	29,0	18,9	3,1	1172
<i>Hexanchus</i>	8,9	11,3	11,5	27,2	27,7	29,4	17,2	5,9	547
<i>Incatella</i>	11,6	12,7	12,7	18,5	18,7	20,7	15,4	2,3	34
<i>Isurus</i>	0,9	15,5	16,5	28,5	28,9	29,8	22,4	4,9	2410
<i>Leukoma</i>	0,2	7,3	8,4	27,6	28,2	28,8	16,3	7,0	645
<i>Mesodesma</i>	5,1	5,8	7,1	20,6	27,7	29,7	12,6	6,2	69
<i>Monia</i>	7,8	10,6	13,8	26,3	27,9	29,3	20,3	5,1	183
<i>Mulinia</i>	6,8	8,3	12,4	27,1	27,6	28,9	20,1	5,8	410
<i>Myliobatis</i>	9,7	13,2	14,7	24,2	27,6	29,9	18,4	3,8	2029
<i>Nassarius</i>	-1,6	12,5	14,6	28,7	29,2	30,2	23,5	5,5	5237
<i>Nonionella</i>	-1,8	-1,5	-0,8	27,2	28,0	29,5	12,8	9,9	713
<i>Panopea</i>	3,5	9,2	9,9	20,7	23,5	26,5	15,3	4,2	190
<i>Perumytilus</i>	6,5	6,8	6,9	18,1	18,7	27,0	12,2	4,1	109
<i>Petricola</i>	7,1	11,8	12,7	28,3	28,6	29,4	21,4	5,6	617
<i>Prisogaster</i>	7,0	11,7	11,8	18,6	18,7	19,1	15,0	3,2	38
<i>Pristiophorus</i>	7,9	14,1	14,8	21,0	22,4	28,4	17,8	2,7	1158
<i>Rissoina</i>	12,7	14,8	15,2	28,5	28,8	30,1	22,7	4,9	1437
<i>Semele</i>	6,8	10,4	15,9	28,5	28,7	30,1	24,4	5,1	1218
<i>Squatina</i>	9,3	11,5	13,2	26,2	27,3	29,0	19,4	4,4	1596
<i>Tagelus</i>	-0,7	12,6	14,5	27,9	28,6	29,9	22,5	5,2	551
<i>Tellina</i>	-0,5	9,7	11,2	28,3	28,7	29,8	22,7	6,6	1890
<i>Trachycardium</i>	11,4	23,1	23,5	28,6	28,8	30,0	26,3	2,3	441
<i>Trochita</i>	-1,7	1,7	1,8	14,8	18,8	29,1	8,5	5,6	194
<i>Zygochlamys</i>	-1,1	6,6	6,8	16,3	17,2	25,0	10,8	3,6	308

TABLA A.5. Parámetros estadísticos relativos a la salinidad media superficial (expresada en partes por mil, ‰), para especies identificadas en los ensambles. Se indican valores mínimo y máximo, percentiles, media, desviación estándar y tamaño muestral.

Espece	Min	p5	p10	p90	p95	Max	Media	Desviación estándar	Tamaño muestral
<i>Acanthina unicornis</i>	31,6	31,6	31,7	32,9	32,9	32,9	32,3	0,6	5
<i>Argopecten purpuratus</i>	32,8	32,9	33,7	35,0	35,0	35,0	34,5	0,6	63
<i>Brachidontes granulatus</i>	34,1	34,1	34,1	35,2	35,4	35,6	34,6	0,6	12
<i>Buccella peruviana</i>	33,7	33,8	33,9	35,0	35,0	35,0	34,6	0,6	6
<i>Buliminella elegantissima</i>	14,0	28,1	29,3	35,0	35,5	37,6	32,4	2,7	161
<i>Carcharodon carcharias</i>	27,7	33,5	34,4	35,7	35,7	38,4	35,0	0,8	1764
<i>Choromytilus chorus</i>	31,4	32,0	32,5	35,1	35,3	35,4	33,8	1,3	12
<i>Chorus giganteus</i>	26,9	27,4	27,8	33,4	33,5	33,5	30,9	3,1	7
<i>Concholepas concholepas</i>	26,8	32,6	32,9	34,9	35,0	35,7	33,9	1,3	69
<i>Crassilabrum crassilabrum</i>	30,6	32,2	33,0	34,9	35,0	35,0	33,9	1,2	24
<i>Crepipatella dilatata</i>	26,5	27,1	30,5	34,7	35,0	35,7	33,0	2,2	59
<i>Ensis macha</i>	26,5	26,5	29,5	35,5	35,6	35,7	33,3	2,6	27
<i>Felicioliva peruviana</i>	34,4	34,4	34,5	35,0	35,0	35,0	34,7	0,3	26
<i>Galeorhinus galeus</i>	16,3	34,2	34,4	35,6	35,7	39,5	34,9	0,9	4734
<i>Heterodontus ex gr francisci (H. francisci, mexicanus, quoyi)</i>	30,1	33,2	33,4	35,3	35,5	35,7	34,0	0,8	226
<i>Hexanchus griseus</i>	16,3	25,8	30,1	36,5	37,2	38,6	33,3	3,0	495
<i>Incatella cingulata</i>	33,0	33,0	33,1	34,8	34,8	35,2	34,2	0,6	34
<i>Isurus oxyrinchus</i>	30,4	34,1	34,6	35,7	36,1	39,1	35,3	0,7	2247
<i>Leukoma antiqua</i>	26,1	26,5	26,6	35,2	35,5	35,6	32,4	3,3	53
<i>Leukoma thaca</i>	32,9	32,9	33,1	34,8	34,8	35,0	34,3	0,6	32
<i>Mesodesma donacium</i>	33,0	33,3	33,6	34,6	34,7	34,8	34,1	0,6	11
<i>Mulinia edulis</i>	26,5	30,7	32,2	34,1	34,5	34,5	33,2	1,8	22
<i>Nonionella auris</i>	33,7	34,1	34,2	35,6	35,6	35,7	34,8	0,5	127
<i>Perumytilus purpuratus</i>	25,8	27,1	32,6	35,0	35,4	36,3	33,6	2,1	109
<i>Prisogaster niger</i>	32,9	33,1	33,3	35,0	35,0	35,0	34,1	0,7	35
<i>Rissoina inca</i>	33,1	33,1	33,1	34,7	34,7	34,8	33,9	0,9	7
<i>Semele solida</i>	26,5	26,6	26,7	35,0	35,0	35,0	30,3	3,9	11
<i>Tagelus dombeii</i>	26,1	26,5	26,5	35,2	37,7	38,7	31,5	3,9	25
<i>Chlorostoma atra</i>	26,9	31,6	32,4	34,8	34,9	35,6	33,5	1,4	69
<i>Trachycardium procerum</i>	28,9	30,1	31,0	35,5	35,6	35,6	33,5	1,8	85
<i>Trochita trochiformis</i>	33,2	33,2	33,3	34,7	35,2	36,4	34,0	0,8	31

TABLA A.6. Parámetros estadísticos relativos a la salinidad media superficial (expresada en partes por mil, ‰), para géneros identificados en los ensambles. Se indican valores mínimo y máximo, percentiles, media, desviación estándar y tamaño muestral.

Género	Min	p5	p10	p90	p95	Max	Media	Desviación estándar	Tamaño muestral
<i>Acanthina</i>	25,3	31,0	31,1	34,2	34,7	36,1	33,1	1,4	134
<i>Anadara</i>	12,4	30,0	31,3	36,2	36,6	39,9	34,3	2,4	1938
<i>Anomia</i>	11,7	30,8	31,5	36,2	36,7	39,2	34,1	2,1	1712
<i>Argopecten</i>	21,4	30,8	31,4	36,2	36,2	37,2	34,3	2,2	1475
<i>Brachidontes</i>	14,5	31,7	33,3	36,3	36,5	40,6	35,0	2,2	1215
<i>Buccella</i>	15,6	26,7	28,1	35,1	35,3	37,9	32,2	3,3	247
<i>Buliminella</i>	14,0	29,2	30,3	35,9	36,4	37,9	33,4	2,5	276
<i>Carcharodon</i>	27,7	33,5	34,4	35,7	35,7	38,4	35,0	0,8	1769
<i>Chlorostoma</i>	25,3	30,9	32,9	35,7	36,1	36,5	33,6	1,8	142
<i>Choromytilus</i>	31,4	33,0	33,1	35,4	35,5	35,5	34,5	1,0	64
<i>Chorus</i>	26,9	27,8	28,7	33,4	33,4	33,5	31,8	2,5	10
<i>Cibicides</i>	10,5	32,0	33,3	36,2	36,6	38,7	34,5	1,6	697
<i>Concholepas</i>	26,8	32,3	32,8	34,9	35,0	35,7	33,8	1,3	71
<i>Crassilabrum</i>	30,6	32,2	33,0	34,9	35,0	35,0	33,9	1,2	24
<i>Crassostrea</i>	14,7	24,3	26,9	36,1	36,2	38,7	32,4	3,9	763
<i>Crepipatella</i>	24,1	25,5	27,2	34,7	35,0	36,2	31,9	2,7	218
<i>Cyclocardia</i>	12,4	28,7	30,3	34,5	35,6	36,7	32,7	2,2	999
<i>Dasyatis</i>	16,2	31,0	33,5	36,7	37,9	39,7	35,0	2,2	1100
<i>Ensis</i>	12,0	28,3	30,8	35,1	35,8	39,2	33,3	2,5	2469
<i>Eurhomalea</i>	26,5	33,3	33,7	35,0	35,6	35,7	34,0	1,2	87
<i>Felicioliva</i>	31,0	31,0	31,0	35,0	35,0	35,0	33,3	1,6	38
<i>Fissurella</i>	16,2	31,2	32,9	36,5	37,5	39,7	34,7	1,9	1630
<i>Galeorhinus</i>	16,3	34,2	34,4	35,6	35,7	39,5	34,9	0,9	4738
<i>Heterodontus</i>	25,1	33,4	33,7	35,9	36,0	40,1	35,3	1,0	1172
<i>Hexanchus</i>	16,3	25,8	30,4	36,4	37,2	38,6	33,5	3,0	547
<i>Incatella</i>	33,0	33,0	33,1	34,8	34,8	35,2	34,2	0,6	34
<i>Isurus</i>	24,5	34,1	34,6	35,7	36,2	39,1	35,3	0,7	2410
<i>Leukoma</i>	24,1	25,4	25,8	35,3	36,0	37,1	32,0	3,1	645
<i>Mesodesma</i>	19,8	21,5	26,8	35,1	35,5	36,0	31,0	3,9	69
<i>Monia</i>	33,7	34,3	34,4	35,7	36,0	37,9	35,3	0,6	183
<i>Mulinia</i>	18,0	22,2	26,1	36,1	36,2	36,9	32,5	4,2	410
<i>Myliobatis</i>	16,3	31,1	32,7	36,1	36,8	40,0	34,8	2,2	2029
<i>Nassarius</i>	11,5	31,1	32,3	35,7	36,2	39,9	34,4	2,0	5237
<i>Nonionella</i>	6,5	31,8	32,5	38,2	38,8	38,9	34,6	2,4	713
<i>Panopea</i>	11,5	24,2	27,0	35,7	36,1	37,9	33,6	4,0	190
<i>Perumytilus</i>	25,8	27,1	32,6	35,0	35,4	36,3	33,6	2,1	109
<i>Petricola</i>	0,1	31,0	31,8	36,6	37,7	39,7	34,3	2,8	617
<i>Prisogaster</i>	32,9	33,1	33,3	35,0	35,0	35,0	34,2	0,7	38
<i>Pristiophorus</i>	31,8	35,2	35,3	35,8	35,9	39,5	35,6	0,4	1158
<i>Rissoina</i>	28,0	32,4	33,4	36,3	37,1	39,2	35,2	1,3	1437
<i>Semele</i>	21,5	25,5	31,0	36,2	36,3	37,1	34,1	2,9	1218
<i>Squatina</i>	16,3	31,4	33,0	35,9	36,6	40,1	34,8	1,9	1596
<i>Tagelus</i>	15,0	26,5	30,9	36,2	36,3	38,7	33,6	3,5	551
<i>Tellina</i>	15,4	27,8	31,0	36,2	36,5	40,5	34,2	2,9	1890
<i>Trachycardium</i>	22,8	31,0	31,2	36,2	36,4	36,7	34,4	2,1	441
<i>Trochita</i>	30,5	33,2	33,7	34,5	35,0	36,4	33,9	0,7	194
<i>Zygochlamys</i>	13,8	26,7	30,7	34,7	35,3	36,1	33,4	3,0	308

TABLA A.7. Parámetros utilizados para la reconstrucción paleoambiental mediante función de transferencia aplicada a peces condriktios.

Taxa	Nº piezas dentales (Qi)	Abundancia relativa (pi)	Tamaño muestral (ni)	SST media [°C]	±	Desviación estándar de la muestra (sn)	Desviación estándar de la muestra corregida (s)	Error estándar de la media (SEM)	ε (I.C. 95%)	Salinidad media [‰]	±	Desviación estándar de la muestra (sn)	Desviación estándar de la muestra corregida (s)	Error estándar de la media (SEM)	ε (I.C. 95%)
<i>Heterodontus ex gr. francisci</i>	149	50,0%	226	20,60	±	3,30	3,31	0,22	0,44	34,00	±	0,80	0,80	0,05	0,10
<i>Carcharodon carcharias</i>	41	13,8%	1764	17,80	±	5,30	5,30	0,13	0,25	35,00	±	0,80	0,80	0,02	0,04
<i>Pristiophorus</i> sp.	34	11,4%	1158	17,80	±	2,70	2,70	0,08	0,16	35,60	±	0,40	0,40	0,01	0,02
<i>Myliobatis</i> sp.	33	11,1%	2029	18,40	±	3,80	3,80	0,08	0,17	34,80	±	2,20	2,20	0,05	0,10
<i>Galeorhinus galeus</i>	20	6,7%	4734	14,70	±	3,00	3,00	0,04	0,09	34,90	±	0,90	0,90	0,01	0,03
<i>Dasyatis</i> sp.	10	3,4%	1100	21,20	±	4,90	4,90	0,15	0,29	35,00	±	2,20	2,20	0,07	0,13
<i>Squatina</i> sp.	6	2,0%	1596	19,40	±	4,40	4,40	0,11	0,22	34,80	±	1,90	1,90	0,05	0,09
<i>Hexanchus griseus</i>	4	1,3%	495	16,40	±	5,50	5,51	0,25	0,49	33,30	±	3,00	3,00	0,13	0,26
<i>Isurus oxyrinchus</i>	1	0,3%	2410	22,00	±	4,80	4,80	0,10	0,19	35,30	±	0,70	0,70	0,01	0,03
	298	100%	15512	19,20	±	1,90	1,90	0,11	0,22	34,51	±	0,50	0,50	0,03	0,05
	TOTAL		N	Media ponderada SST					Media ponderada Salinidad						

TABLA A.8. Parámetros utilizados para la reconstrucción paleoambiental mediante función de transferencia aplicada a foraminíferos.

Taxa	Nº piezas dentales (Qi)	Abundancia relativa (pi)	Tamaño muestral (ni)	SST media [°C]	±	Desviación estándar de la muestra (sn)	Desviación estándar de la muestra corregida (s)	Error estándar de la media (SEM)	ε (I.C. 95%)	Salinidad media [‰]	±	Desviación estándar de la muestra (sn)	Desviación estándar de la muestra corregida (s)	Error estándar de la media (SEM)	ε (I.C. 95%)
<i>Buccella peruviana</i>	309	74,5%	6	15,50	±	5,00	5,48	2,24	4,47	34,60	±	0,60	0,66	0,27	0,54
<i>Nonionella</i> sp.	45	10,8%	713	12,80	±	9,90	9,91	0,37	0,74	34,60	±	2,40	2,40	0,09	0,18
<i>Buliminella elegantissima</i>	43	10,4%	161	8,60	±	7,80	7,82	0,62	1,23	32,40	±	2,70	2,71	0,21	0,43
<i>Buccella</i> sp.	8	1,9%	247	6,40	±	8,00	8,02	0,51	1,02	32,20	±	3,30	3,31	0,21	0,42
<i>Nonionella auris</i>	7	1,7%	127	13,50	±	3,80	3,82	0,34	0,68	34,80	±	0,50	0,50	0,04	0,09
<i>Cibicides</i> sp.	3	0,7%	697	13,40	±	9,70	9,71	0,37	0,74	34,50	±	1,60	1,60	0,06	0,12
	415	100%	1951	14,27	±	3,96	4,30	1,67	3,33	34,33	±	0,59	0,62	0,20	0,40
	TOTAL		N	Media ponderada SST					Media ponderada Salinidad						