

UCH-FC
MAG-B
V 161
C.1

PHOCIDAE FÓSILES DE LA FORMACIÓN BAHÍA INGLESA, REGIÓN DE ATACAMA, CHILE



**Tesis
Entregada A La
Universidad de Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

Magister en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias

Por

Ana Margarita Valenzuela Toro

Septiembre, 2014

Director de Tesis: Dr. Mauricio Canals L.

Co-Director de Tesis: Carolina S. Gutstein

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata.

Ana Margarita Valenzuela Toro

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 8 de Septiembre de 2014.

Director de Tesis:
Dr. Mauricio Canals L.

Co-Director de Tesis
Dra. Carolina S. Gutstein

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Patricio Moreno

Dr. Michel Sallaberry



The image shows handwritten signatures in blue ink over dotted lines. A circular stamp is located on the right side, containing the text: "FACULTAD DE CIENCIAS", "BIBLIOTECA CENTRAL", and "U. DE CHILE".

*Porque me enseñaron que con constancia
y dedicación todo se puede lograr ...*

A mis padres...



Ana Margarita Valenzuela Toro

Nací el 1 de enero de 1988 en Santiago de Chile. Desde muy pequeña me interesé en la lectura y en entender distintos fenómenos de la naturaleza, por lo que cursé la carrera de Licenciatura en Biología en la Universidad de Chile. Durante mi pregrado, conocí la paleontología, área a la que dedico mi investigación. Además de ser paleontóloga, soy una lectora entusiasta de novelas históricas y policiales, promotora del respeto hacia los animales y una convencida de que para ser feliz hay que seguir nuestros sueños.

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a Carolina S. Gutstein por introducirme en el mundo de la paleontología y de los mamíferos marinos, por su apoyo incondicional en todas las atapas de esta tesis y por sobre todo, brindarme su amistad. A mi tutor Mauricio Canals por su constante disposición a ayudarme durante este trabajo. A James Parham, Nicholas Pyenson, Jorge Velez Juarbe y Mario Cozzuol por su paciencia, entusiasmo y disposición para instruirme sobre paleontología (y ciencia en general), sin el cual este trabajo no habría sido posible.

A Constanza Figueroa por su amistad y sus sabias palabras que resultaron fundamentales para la culminación de esta etapa. A David Rubilar, Roberto Yury, Karina Buldrini, Sergio Soto, Rodrigo Otero, Mario Suárez y Alexander Vargas por las constructivas conversaciones sobre paleontología y evolución. A Camila Martínez y Juan Salazar por su apoyo incondicional a pesar de la distancia y el tiempo.

Agradecer muy especialmente a mi padre y a mi madre, que gracias a ellos descubrí el mundo de los libros y quienes son mis grandes inspiradores. También a Andrés Guzmán por entregarme su amor y ser mi soporte durante estos últimos años.

Muchas gracias a CONICYT por la beca de Magister, el Departamento de Posgrado y Postítulo de la Vicerrectoría de Asuntos Académicos de la Universidad de Chile, a Remington Kellog Fund de la Institución Smithsonian y al National Geographic Society.

Finalmente, quiero agradecer a mi comisión evaluadora constituida por el Dr. Michel Sallaberry y el Dr. Patricio Moreno por sus constructivas críticas y comentarios.

ÍNDICE DE MATERIAS

AGRADECIMIENTOS.....	iii
ÍNDICE DE MATERIAS.....	iv
ÍNDICE DE TABLAS.....	vii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	viii
ABREVIACIONES Y SIGLAS EN CASTELLANO.....	xi
RESUMEN.....	xiii
I. INTRODUCCIÓN.....	1
I.1. Pinnípedos.....	1
I.1.1. Origen y evolución de los pinnípedos.....	3
I.1.2. Registro fósil en Chile.....	13
I.2. Antecedentes geológicos: Formación Bahía Inglesa.....	14
I.3. Planteamiento de la problemática.....	20
I.4. Bibliografía.....	21
II. HIPÓTESIS DE TRABAJO.....	28
II.1. Hipótesis general.....	28
II.2. Hipótesis específicas.....	28
III. OBJETIVOS.....	29
III.1. Objetivo general.....	29

III.2. Objetivos específicos.....	29
IV. ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	30
V. CAPÍTULO 1: Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama Desert, Chile.....	32
V.1. ARTÍCULO: Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama Desert, Chile...33	
VI. CAPÍTULO 2: Caracterización morfológica de los Phocidae del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa revela mayor diversidad simétrica conocida para la familia.....	64
VI.1. Introducción.....	65
VI.2. Materiales y métodos.....	67
VI.2.1. Descripciones morfológicas.....	67
VI.2.2. Morfometría.....	67
VI.3. Resultados.....	71
VI.3.1. Caracterización morfológica de los Phocidae fósiles de la Formación Bahía Inglesa.....	71
VI.3.2. Caracterización morfométrica de los Phocidae de Formación Bahía Inglesa.....	109
VI.3.2.1. Análisis de componentes principales.....	109
VI.3.2.1.1. Datos sin estandarizar.....	109
VI.3.2.1.2. Datos estandarizados por el largo del dentario.....	113

VI.3.2.2. Análisis multivariado de la varianza (MANOVA) y Análisis de correlación canónica (CVA).....	117
VI.3.2.3. Análisis bivariado.....	125
VII.3.2.3.1. Confrontación de Distancia entre el cóndilo y el borde posterior del canino (medida 2) con altura del proceso coronoide (medida 8)....	125
VII.3.2.3.2. Confrontación de la Distancia entre el foramen mandibular y el ápice del dentario (medida 5) con la Altura del proceso coronoide (medida 8).....	128
VII.3.2.3.3. Confrontación de la Distancia entre el cóndilo y el borde posterior del cóndilo (medida 2) con la Altura la rama horizontal bajo el nivel del borde posterior de m ¹ (medida 9).....	130
VI.4. Discusión.....	132
VI. 5. Bibliografía.....	142
VII. CONCLUSIONES Y EVALUACIÓN DE CUMPLIMIENTO DE HIPÓTESIS.....	146
APÉNDICE.....	151

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Valores propios (<i>Eigenvalues</i>) del Análisis de componentes principales.....	109
Tabla 2. Valores propios (<i>Eigenvalues</i>) y porcentaje de la varianza que es explicado por cada uno de los componentes principales.....	113
Tabla 3. Análisis de comparación por pares.....	123

ÍNDICE DE FIGURAS

I. Introducción

Figura 1. Filogenia compuesta de pinnípedos actuales.....	2
Figura 2. Hipótesis alternativas para el origen y las relaciones entre los pinnípedos.....	5
Figura 3. Reconstrucción del esqueleto de <i>Enaliarctos mealsi</i>	6
Figura 4. Filogenia con la distribución geocronológica de los Odobénidos primitivos y <i>Odobenus rosmarus</i>	9
Figura 5. Filogenias alternativas para la familia Phocidae.....	11
Figura 6. Esquema resumen del registro fósil formalmente descrito y moderno de Phocidae proveniente de América del Sur.....	13
Figura 7. Ubicación de Formación Bahía Inglesa. Mapa que muestra la ubicación de las principales localidades de FBI.....	15
Figura 8. Curva de variación local del mar en la Cuenca de Caldera.....	16
Figura 9. Secciones estratigráficas y correlaciones entre Sitios de Formación Bahía Inglesa.....	19

V. Capítulo 1

Figure 1. Map showing fossiliferous outcrops of the Bahía Inglesa Formation in the Atacama Region.....	58
Figure 2. Phociid astragali from the Bahía Inglesa Formation.....	59
Figure 3. Postcranial remains of Otariidae.....	60
Figure 4. Mandibular remains of <i>Otaria flavescens</i>	61
Figure 5. Map showing the occurrences of fossil pinnipeds in South America..	62

VI. Capítulo 2

Figura 1. Esquema con las medidas realizadas para el análisis morfométrico.....	69
Figura 2. Vista lateral de SGO.PV.22110.....	73
Figura 3. Vista de SGO.PV.22109.....	76
Figura 4. Vista de SGO.PV.21107.	82
Figura 5. Vista de SGO.PV.22108.....	88
Figura 6. Monachinae indeterminado. SGO.PV.1019.....	90
Figura 7. Nueva Forma 1 (SGO.PV.1080c).....	94
Figura 8. Nueva Forma 2 (SGO.PV.1049).....	98
Figura 9. Nueva Forma 3 (SGO.PV.21602).....	101
Figura 10. Detalle de Nueva Forma 3 (SGO.PV.21602).....	102
Figura 11. Materiales asignados al Nuevo Morfotipo 4.....	104
Figura 12. Esquema comparativo de SGO.PV.21569.....	106
Figura 13. Esquema comparativo entre SGO.PV.22105 y SGO.PV.22106 y los astrágalos de <i>Acrophoca</i> y <i>Piscophoca</i>	107

Figura 14. Representación <i>biplot</i> de componentes principales con medidas sin estandarizar.....	112
Figura 15. Representación <i>biplot</i> de componentes principales con medidas estandarizadas.....	116
Figura 16. Representación gráfica del CVA.....	121
Figura 17. Gráfico del Largo total del dentario versus la altura del proceso coronoide.....	127
Figura 18. Gráfico de la medida 5 versus la medida 8.....	129
Figura 19. Gráfico de medida 1 versus la medida 9.....	131
Figura 20. Lista que muestra la diversidad de pinnípedos fósiles encontrada hasta el momento en Formación Bahía Inglesa.....	133

ABREVIACIONES

FBI: Formación Bahía Inglesa

Ma: Millones de años atrás

SIGLAS EN CASTELLANO

SGO.PV.: Colección de vertebrados fósiles del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (Chile).

USNM: Department of Paleobiology y Department Vertebrate Zoology (Division of Mammals), National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. (U.S.A.).

LACM: Natural History Museum of Los Angeles, California (U.S.A.).

MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France).

MUSM: Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima (Perú).

SDNHM: San Diego Natural History Museum, California (U.S.A.).

RESUMEN

Los pinnípedos (lobos marinos, focas y morsas) son un grupo de mamíferos marinos del Orden Carnívora que están presentes en todos los océanos excepto el Océano Índico. Actualmente, las comunidades de pinnípedos a lo largo de América del Sur están constituidas casi completamente por otáridos (lobos y leones marinos). En contraste, los fócidos (focas y elefantes marinos) se encuentran restringidos a la zona más austral del Hemisferio Sur (Antártica e Islas subantárticas), con la excepción de algunas colonias de *Mirounga leonina* (foca elefante del Sur) ubicadas en las costas de la Patagonia, Argentina. Este patrón biogeográfico contrasta con el registro paleontológico de América del Sur entre el Mioceno Medio y el Plioceno Temprano (10-3 Ma), el cual está íntegramente compuesto por fócidos, siendo estos reemplazados por otáridos en algún momento posterior al Plioceno Temprano. En este contexto, la colecta de nuevos materiales fósiles provenientes de dos localidades (Formación Bahía Inglesa y la unidad Estratos de Caldera) de la Cuenca de Caldera (Región de Atacama) refinan el tiempo de ocurrencia de este recambio faunístico entre el Plioceno Medio y el Pleistoceno Medio. En específico, reportamos el hallazgo de restos de fócidos indeterminados y de Otariidae de dos localidades del área de Caldera correspondiendo, respectivamente, al registro más reciente y más antiguo de dichas familias en la costa de Chile.

A partir de esta nueva evidencia fósil planteamos que la transición entre ambas familias estuvo influenciada por diversos cambios ambientales (ej. climáticos, tectónicos) asociados a la transición Plioceno-Pleistoceno. Además se propone dos posibles historias para la ocurrencia de este recambio faunístico y hacemos una breve referencia a la ocurrencia de este tipo de recambios de la fauna de pinnípedos como un evento más amplio ocurrido en el Hemisferio Sur.

En América del Sur se han descrito 5 especies de fócidos primitivos provenientes del Mioceno Medio de Argentina (*Kawas benegasorum* y *Properiptycus argentinus*), y del Mioceno Medio-Plioceno Temprano de Chile y Perú (*Acrophoca longirostris*, *Piscophoca pacifica* y *Hadrokirus martini*, este último solo reportado en Perú). En Chile, Formación Bahía Inglesa (FBI; Mioceno Medio-Plioceno Superior), una de las más importantes unidades marinas del Neógeno, ha registrado una significativa presencia de restos fósiles de pinnípedos los cuales permanecían mayormente sin ser estudiados. Un estudio morfológico de dichos restos resultó en la identificación de al menos 7 focas diferentes, entre las que se incluyen 5 nuevos morfotipos de focas no conocidos hasta ahora, siendo esta la comunidad de fócidos más diversa hasta ahora reportada, tanto en el registro fósil como en el actual.

Además, realizamos un análisis morfométrico de 80 restos dentarios incluidos en 9 diferentes taxa de Phocidae (fósiles y modernos) y dos

especímenes de FBI (identificados como nuevos morfotipos en el análisis morfológico cualitativo). El análisis de componentes principales (PCA por su sigla en inglés) mostró que las principales diferencias entre los principales grupos están asociadas al largo de la rama horizontal y la altura del dentario. El Análisis de varianza canónica corroboró los resultados del PCA, dando además nuevas luces sobre la variación intra e interespecífica en fócidos. Por otro lado, un análisis bivariado de las medidas obtenidas más importantes, demostró la correlación de éstas en los diferentes taxa.

A partir de estos resultados, identificamos las características significativas más importantes para la diferenciación de los diferentes grupos de fócidos, los cuales deberán ser considerados en la diagnosis de nuevas especies.

Abstract

Pinnipeds (fur seals, true seals and the walrus) are a group of marine mammals included in the Order Carnivora that are present in all oceans (except in the Indian Ocean). Currently, the pinniped communities along the coast of South America are constituted almost entirely by otariids (fur seals and sea lions). In contrast, phocids (true seals and elephant seals) are restricted to the southernmost part of the Hemisphere (Antarctic and Subantarctic islands), with the exception of some colonies of the Southern Elephant Seal (*Mirounga leonina*) located in Patagonia, Argentina.

However, this current biogeographic pattern contrast with the paleontological record of pinnipeds from the middle Miocene until the Pliocene (10-3 Ma.), which is composed by phocids, being replaced by otariids in some time after the early Pliocene. In this context, the collect of new fossil materials from two different localities in the Caldera Basin (Atacama Region), refine the timing of the occurrence of this faunal turnover. Specifically, we report the finding of fossil remains of some indeterminate phocids and of *cf. Otaria flavescens* from two localities of the Caldera Basin, being, the most recent and the older record of these families in Chile, respectively.

Thus, based in this new fossil evidence, we propose that the transition between the families were influenced for diverse environment changes (e.g. climatic, tectonic, etc), associated to the Plio-Pleistocene transition. Also, we propose two posibles mechanisms for the occurrence of this faunal turnover and

we do a brief reference to this regional event as a wider event occurred in the Southern Hemisphere.

In South America, it has been described only 5 species of primitive phocids from Argentina (*Kawas benegasorum* y *Properiptycus argentinus*), Chile and Peru (*Acrophoca longirostris*, *Piscophoca pacifica* y *Hadrokirus martini*, this later only reported in Peru).

In Chile, Bahía Inglesa Formation, is one of the most important Neogene marine Units and has shown an important occurrence of fossil remains of pinnipeds, which remained mostly undescribed. A morphological study of these material, resulted in the identified of, at least, 7 different seals, including 5 new morphotypes hitherto unknown, being the community of phocids most diverse ever described until now.

Were also performed, a morphometric analysis of 80 dentaries remains, included in 9 different taxa of phocids (modern and fossils) and two Bahía Inglesa Formation specimens (previously identified as new morphotypes in the qualitative morphological analysis). The Principal Componente Analysis (PCA) showed that the principal differences among the groups are associated to the length of the horizontal ramus of the dentary and the height of the coronoid process. The Canonical Variance Analysis corroborated the result of the PCA and gave new insights about the intra and interspecific variation.

Secondly, a bivariate analysis was performed considering the most important variables and demonstrated the correlation between that among the

taxa.

From these results, we identified the most significant characters for the differentiation of the different groups, which should be considered in the diagnosis of new taxa.

I. INTRODUCCIÓN

En los últimos años la paleontología de vertebrados en Chile ha estado en el centro de atención tanto científica como de la opinión pública. Así, recientes hallazgos, relativos tanto al área de vertebrados marinos como continentales, han alimentado el patrimonio cultural nacional e internacional y el imaginario colectivo de adultos y niños. En particular, la zona de la Cuenca de Caldera, ha estado en el centro de la atención mundial debido a espectaculares hallazgos de vertebrados marinos del periodo Neógeno (por ejemplo: cementerio de ballenas, registro del ave mas grande y completa, presencia de un delfín tipo morsa, perezosos acuáticos, entre otros). De esta forma, Formación Bahía Inglesa constituye una de las unidades geológicas neógenas más importantes del país y del mundo, debido a la excelente preservación, diversidad y abundancia de restos fósiles.

No obstante, el conocimiento de los pinnípedos fósiles, no solo de Formación Bahía Inglesa, sino que de Chile, ha sido históricamente restringido, estando referido a una única publicación científica de la década pasada, a pesar de constituir una parte importante del registro fósil proveniente de esta unidad.

El presente trabajo pretende remediar esta limitación presentando una revisión de los restos de pinnípedos fósiles de la Cuenca de Caldera, aportando al conocimiento sobre la fauna de pinnípedos existente en Chile durante el Neógeno.

I.1. Pinnípedos

Los pinnípedos son un grupo de mamíferos marinos del Orden Carnívora, cuyos representantes modernos son incluidos en tres familias: Phocidae (focas y elefantes marinos), Otariidae (lobos y leones marinos) y Odobenidae (morsas). Basado en evidencia molecular y morfológica, actualmente se reconocen 33 especies (18 fócidos, 14 otáridos y 1 odobénido; Berta y Churchill, 2011; ver Figura 1), las cuales se encuentran distribuidas a través de todos los océanos, excepto el Océano Índico (Shirihai y Jarret, 2009).

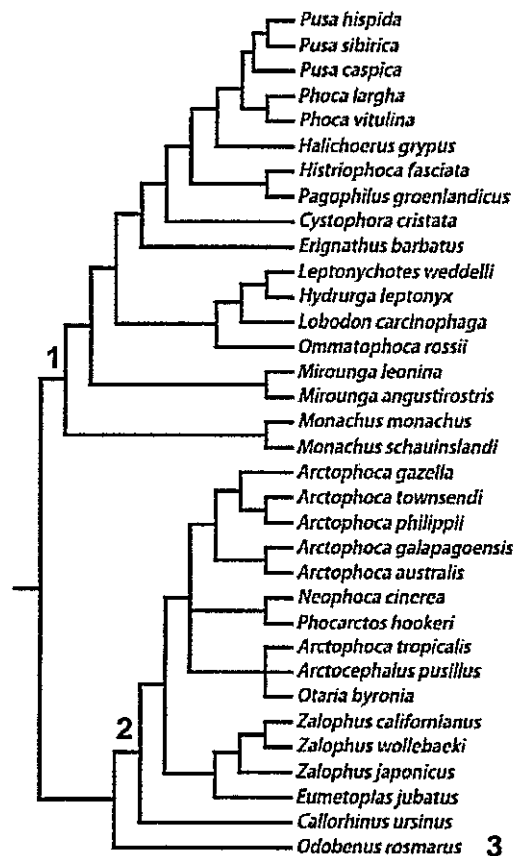


Figura 1. Filogenia compuesta de pinnípedos actuales utilizando evidencia

molecular. Tomado de Churchill y Berta (2012). Las familias están indicadas por números: 1=Phocidae; 2=Otariidae y 3=Odobenidae.

Externamente, los pinnípedos se caracterizan por tener un cuerpo alargado y fusiforme con extremidades anteriores y posteriores modificadas en aletas (Howell, 1930) y, en general, poseen una gruesa capa de grasa bajo la piel, la cual puede ser recubierta por una densa capa de pelo, que funcionan como aislante de las frías temperaturas externas. El rango de tamaño corporal de las diferentes especies de pinnípedos varía desde 1 m y ~45 kilos de *Phoca sibirica* hasta los 5 metros y ~3000 kilos de la foca elefante del sur (*Mirounga leonina*).

En cuanto a su identificación, los otáriidos, pueden ser reconocidos fácilmente por tener pequeñas orejas, así como por la capacidad de rotar sus extremidades posteriores hacia delante y por debajo de su cuerpo, lo cual facilita su desplazamiento en tierra. Al contrario, los fócidos no poseen oído externo (orejas) y sus extremidades posteriores permanecen extendidas hacia atrás. Finalmente, la morsa, al igual que las focas, no posee orejas, posee un gran tamaño (sólo superado por el elefante marino, *Mirounga*), y es fácilmente reconocible por sus caninos hipertrofiados y presencia de prominentes barbas.

Entre las sinapomorfías (caracteres derivados compartidos) de pinnipedomorfa (que integra al extinto *Enaliarctos* (ver más adelante) y al resto de los pinnípedos) se incluye la presencia de un foramen infraorbital agrandado;

forámenes palatinos anteriores ubicados anteriormente respecto de la sutura palatino-maxilar; húmero corto y robusto con un gran desarrollo del tubérculo mayor y menor así como de la cresta deltopectoral; dígito 1 de la extremidad anterior y el dígito 1 y 5 de la extremidad posterior elongados (ver Berta y Wyss, 1994; Berta, 2009).

1.1.1. Origen y evolución de los pinnípedos

Existen dos hipótesis sobre el origen de los pinnípedos. Una de ellas, apoyada por evidencia molecular y morfológica (Berta y Wyss, 1994; Lento et al., 1995; Flynn y Nedbal, 1998; Davis et al., 2004; Flynn et al., 2005; Arnason et al., 2006), propone un origen único los pinnípedos (hipótesis monofilética), a partir de un ancestro relacionado a los úrsidos (osos; ver figura 2). Mientras que otros autores basados en análisis cladísticos, sostienen que los pinnípedos tendrían origen a partir de dos grupos de carnívoros (hipótesis difilética; ver figura 2). De esta forma, otáridos y odobénidos se originarían a partir de un ancestro úrsido mientras que fócidos tendrían origen a partir de un ancestro relacionado a los mustélidos (Tedford, 1976; Repenning et al., 1979; Muizon, 1982; Koretsky y Barnes, 2006; Koretsky y Domning, 2014). Actualmente, existe consenso a favor de un origen monofilético, siendo esta la hipótesis aceptada en el presente trabajo.

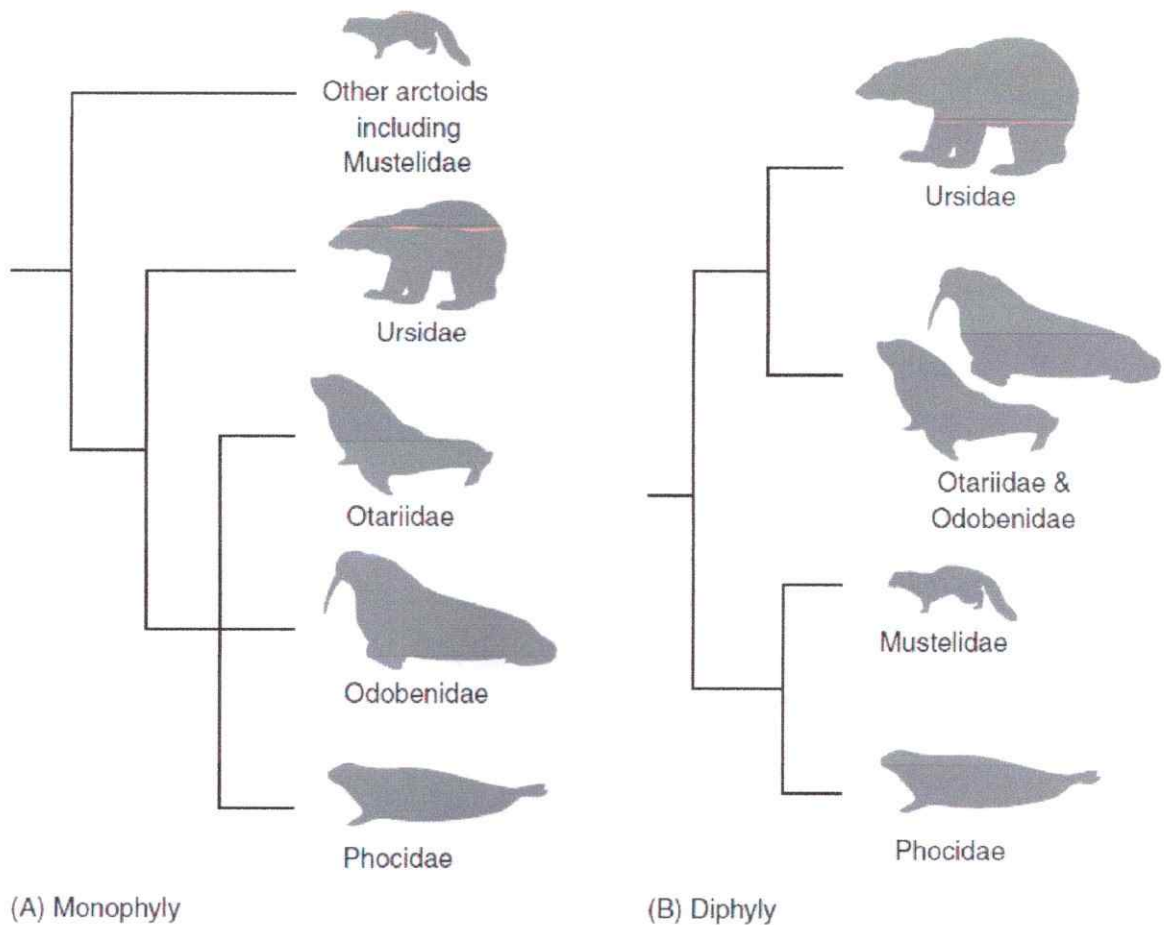


Figura 2. Hipótesis alternativas para el origen y las relaciones entre los pinnípedos. En la hipótesis monofilética, basado en evidencia molecular y morfológica, se sostiene que los úrsidos serían el grupo más cercanamente relacionado con los pinnípedos, mientras que en la hipótesis difilética, basada en evidencia morfológica, propone que mustélidos y fócidos estarían más cercanamente relacionados y que úrsidos, odobénidos y otáridos serían el grupo hermano. Tomado de Berta (2009).

Basado en evidencia paleontológica, se presume que el origen de los pinnípedomorfos ocurrió a finales del Oligoceno (25 Ma) en la costa Nor-Este del Océano Pacífico, con el hallazgo de *Enaliarctos* (Berta y Ray, 1990; 1991). El esqueleto de *Enaliarctos* (ver Figura 3) presenta una serie de caracteres derivados compartidos por el resto de los pinnípedomorfos lo que sugiere que

Enaliarctos constituiría un vínculo morfológico entre los pinnípedos y un ancestro terrestre.

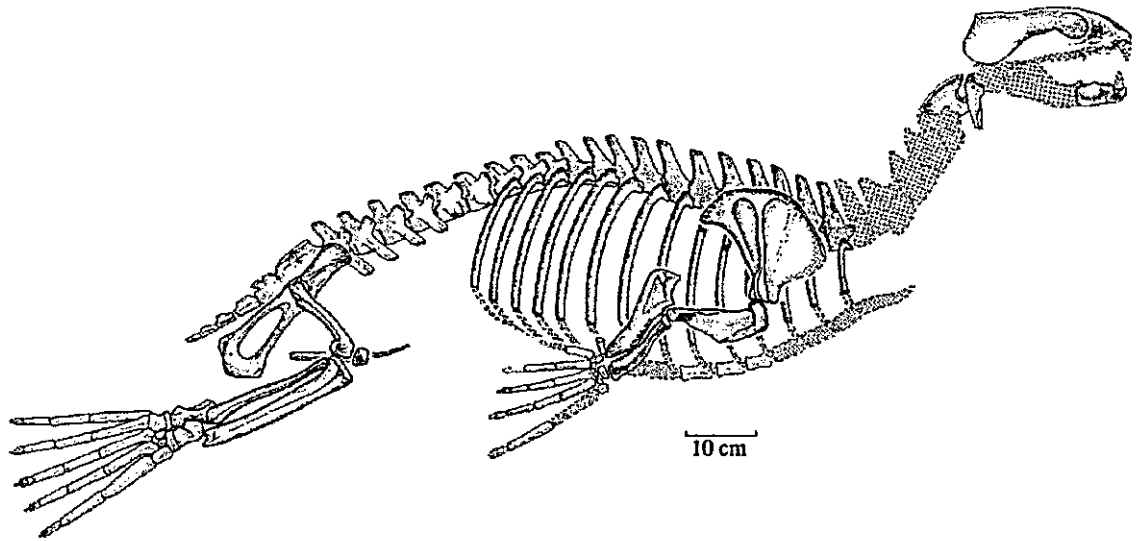


Figura 3. Reconstrucción del esqueleto de *Enaliarctos mealsi*. Tomado y modificado de Berta y Ray (1990).

Puijila darwini, un putativo pinnipedomorfo basal descubierto en sedimentos lacustres del Mioceno temprano de Canadá (Rybczynski et al., 2009), sugiere que el origen de los pinnípedos habría ocurrido primariamente en el Ártico. No obstante, por ahora no existe una descripción en detalle de la anatomía ósea de *Puijila*, por lo que cualquier conclusión sobre las implicancias filogenéticas y biogeográficas de este hallazgo relativo al origen de los pinnípedos es aún arriesgada.

El origen de los pinnipediformes (grupo que incluye a *Pteronarctos* y todos sus descendientes, vivientes y extintos) se sitúa en el Mioceno temprano-

Mioceno medio con el hallazgo de un esqueleto incompleto de *Pteronarctos* en la costa este del Océano Pacífico Norte (Berta, 1994).

El grupo coronal más antiguo de pinnipediformes corresponde a Otariidae y de acuerdo a evidencias paleontológica y molecular se propone un origen durante el Mioceno temprano (Berta, 2009). El registro fósil más antiguo de esta familia corresponde al extinto *Pithanotaria* proveniente del Mioceno tardío de California. *Thalassoleon*, otro taxón primitivo, ha sido descrito para el Mioceno tardío-Plioceno temprano de la costa Este y Oeste del Océano Pacífico Norte (Repenning y Tedford, 1977; Kohno, 1992; Deméré y Berta, 2005). El registro fósil de *Callorhinus*, género que incluye a los actuales lobos marinos del Hemisferio Norte (*C. ursinus*), es conocido desde el Plioceno tardío en costa Este y Oeste del Océano Pacífico Norte (Berta y Deméré, 1986; Kohno y Yanisawa, 1997; Boessenecker, 2011).

Hydrarctos lomasiensis, otro otárido primitivo, proveniente del Plioceno tardío-Pleistoceno temprano de Perú, es el registro más antiguo de esta familia en América del Sur (Muizon, 1978; Muizon y DeVries, 1985). Ya en el Pleistoceno, el registro fósil de otáridos es relativamente poco conocido y está fundamentalmente compuesto por géneros y especies modernas. Del Pleistoceno de Nueva Zelandia, restos craneales de *Neophoca palatina* han sido reportados (King, 1983). Adicionalmente, restos fragmentarios del león marino del Hemisferio Sur, *Otaria flavescens* (= *O. byronia* de Berta y Churchill, 2011), han sido descritos en el Pleistoceno tardío de Brasil y Chile (Drehmer y Ribeiro, 1998; Valenzuela-Toro et al., 2013; Capítulo 1). De la misma forma, en

el Pleistoceno tardío de Argentina dos géneros de otáridos han sido reportados: *Arctocephalus* y *Eumetopias*, estando pendiente una revisión exhaustiva del material (Cozzuol, 1996). Cozzuol (1996) menciona la existencia de un cráneo incompleto de un otárido posiblemente del género *Arctocephalus*, de la época Pleistocena de Coquimbo, sin embargo, el espécimen se encuentra perdido y no puede ser verificado. De forma similar, en la costa Este del Océano Pacífico Norte se han reportado restos craneales y postcraneales de diversas especies de otáridos, entre las que se incluye *Eumetopias* (león marino de Steller) y *Zalophus* (león marino de California) del Pleistoceno de California y México, respectivamente (Harrington et al., 2004; Chiasson, 1961).

El registro más antiguo de la familia Odobenidae corresponde a *Prototaria* y *Proneotherium* del Mioceno temprano de la costa oriental y occidental del Océano Pacífico Norte. Actualmente Odobenidae, está integrado por una única especie: *Odobenus rosmarus*. Sin embargo, el registro paleontológico muestra que en el pasado esta familia fue más diversa que en la actualidad (ver Figura 4). De hecho, al incluir el registro fósil, se han descrito 15 especies hasta el momento, incluidas en tres subfamilias: Imagotheriinae, Dusignathinae y Odobeninae (Takeyama y Ozawa, 1984; Barnes, 1988; Tomida, 1989; Miller, 1990; Horikawa, 1994; Kohno, 1994; Kohno et al., 1995; Deméré y Berta, 2001; Kohno, 2006; Boessenecker y Churchill, 2013, entre otros), siendo esta última la que incluye a la morsa actual. Notablemente, el registro fósil de Odobenidos está restringido al Hemisferio Norte, con excepción

de un único hallazgo realizado en el Plioceno tardío de Marruecos (Geraads, 1997).

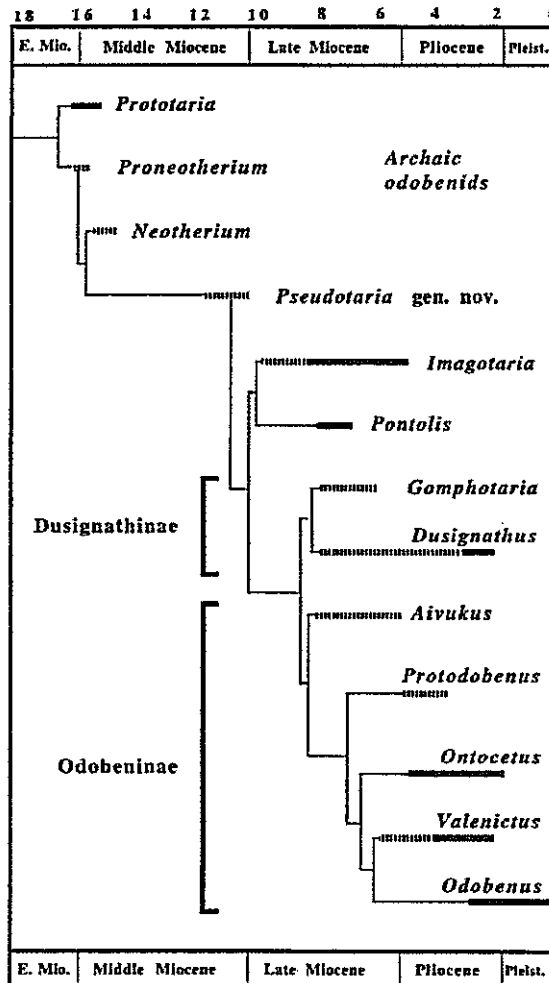


Figura 4. Filogenia con la distribución geocronológica de los Odobénidos primitivos y *Odobenus rosmarus*. Tomado de Kohno (2006).

Finalmente, Phocoidea es el grupo que incluye a la actual familia Phocidae y a la extinta Desmatophocidae. La familia Desmatophocidae incluye a los géneros *Desmatophoca* y *Allodesmus*, con dos y siete especies descritas, respectivamente, provenientes del Mioceno medio (Downs, 1953; Mitchell,

1966; Barnes, 1970; Barnes, 1972; Barnes, 1989; Barnes y Hirota, 1994) todas ellas del Mioceno medio-Mioceno tardío del Pacífico Norte. La relación de Desmatophocidae con las otras familias de pinnípedos ha sido objeto de controversia, siendo considerada más cercanamente relacionada a Otariidae por Mitchell (1966), Barnes (1970) y Barnes (1972) mientras que en una revisión más recientes la sitúan como el grupo hermano de Phocidae (Deméré y Berta, 2001; Furbish y Berta, 2014).

El registro actual de la familia Phocidae incluye a diecinueve especies (Berta y Churchill, 2011) las cuales se distribuyen en las regiones polar y subpolar de ambos hemisferios (Shirihai y Jarret, 2009), con la excepción de *Monachus tropicalis* (o *Neomonachus tropicalis* de acuerdo a Scheel y col., 2014) que habita en Hawaii. El registro más antiguo de la familia Phocidae corresponde a *Leptophoca* del Mioceno medio de la costa Este y Oeste del Océano Atlántico Norte (True, 1906; Koretsky y Ray, 2008; Koretsky y col., 2012).

Tradicionalmente, basado tanto en evidencia molecular y morfológica, Phocidae es subdividida en dos subfamilias: Phocinae (o focas del Hemisferio Norte) y Monachinae (o focas del Hemisferio Sur; Deméré y col., 2003; Higdón y col., 2003; ver Figura 5). El origen de la Monachinae es controversial, estando referido a *Monotherium* (Ray, 1976) del Mioceno medio de la costa Oeste del Océano Atlántico Norte, sin embargo, el material tipo de este grupo consta de restos aislados por lo que su identificación es dudosa.

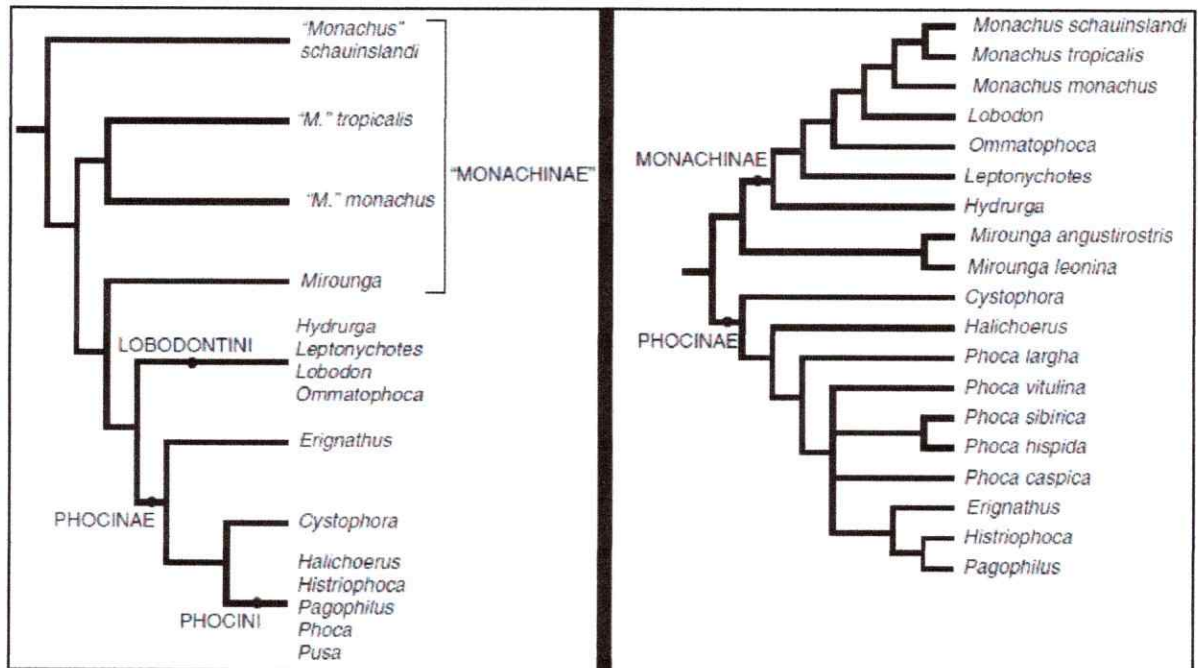


Figura 5. Filogenias alternativas para la familia Phocidae basado en evidencia morfológica (izquierda) y evidencia morfológica y molecular (derecha). Tomado de Berta (2006).

El registro fósil de Phocidae en el Hemisferio Norte es diverso, habiéndose descrito al menos 9 géneros en el Norte del Océano Pacífico y Atlántico (*Platyphoca*, *Phocanella*, *Phoca*, *Gryphoca*, *Paleophoca*, *Callophoca*, *Mesotaria*, *Homiphoca* y *Pliophoca*) en la costa Oeste de Europa (Koretsky, 2001; Koretsky y Ray, 2008). No obstante, muchos de los taxa arriba mencionados se basan apenas en restos postcraneales aislados (ver Koretsky y Ray, 2008), lo que dificulta la realización de un análisis filogenético con estos grupos.

En el Hemisferio Sur, el registro fósil de Phocidae es mayormente dominado por los ensamblajes Neógenos del continente americano. El registro

más antiguo de Phocidae en América del sur se remonta al Mioceno Medio de Formación Pisco (Fm. Pisco), Perú con el hallazgo de restos fósiles de un Monachinae indeterminado (Muizon y DeVries, 1985) y de un húmero completo con características primitivas (Varas-Malca y Valenzuela-Toro, 2011) y de Argentina (Cozzuol, 2001).

Ya en el Mioceno tardío de Fm. Pisco, se han descrito cinco taxa de fócidos, tres de las cuales aún no son formalmente descritas, siendo preliminarmente catalogadas como nuevo género y especies (Cozzuol, 1996) mientras que las dos restantes corresponden al género *Acrophoca* (Muizon y DeVries, 1985; Cozzuol, 1996).

Adicionalmente, en el Mioceno Tardío de Formación Paraná (Argentina), se descubrieron restos aislados de fócidos asignados a *Properiptychus argentinus* (Muizon y Bond, 1982) un fócido arcaico probablemente relacionado a Monachinae. También en sedimentos pliocenos de Fm. Pisco, se han reportados abundantes restos de pinnípedos fócidos, al menos cuatro especies han sido reportadas de las cuales apenas dos han sido descritas formalmente: *Acrophoca longirostris* y *Piscophoca pacifica*, ambas consideradas cercanamente emparentadas con Lobodontini (Subfamilia Monachinae; Muizon, 1981). Sin embargo, Cozzuol (1996) contradice esta hipótesis, sugiriendo una relación más cercana con Phocinae.

Adicionalmente, un nuevo género fósil, *Hadrokirus*, fue descrito en el Neógeno de Perú (Amson y Muizon, 2013), el cual estaría mas cercanamente relacionado con *Piscophoca* que con *Acrophoca*.

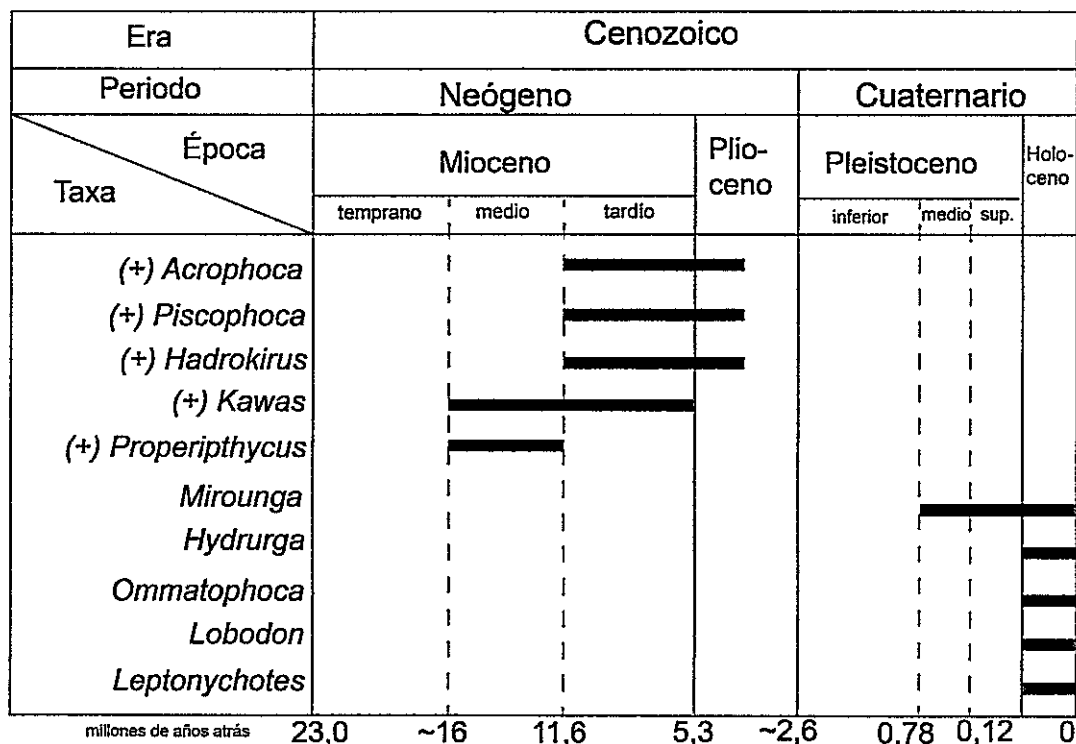


Figura 6. Esquema resumen del registro fósil formalmente descrito y moderno de Phocidae proveniente de América del Sur. Notar que este esquema considera el reciente hallazgo de restos fósiles de *Mirounga* del Pleistoceno medio-superior de Mejillones (Valenzuela-Toro y col., aceptado).

En Sudáfrica diversos restos de *Homiphoca capensis* han sido reportados en sedimentos marinos del Mioceno-Plioceno (Hendey y Muizon, 1980; Avery y Klein, 2011 y Govender y col., 2012), mientras que el registro fósil de Phocidae en Oceanía consta tan solo de algunos restos no identificados en Australia y Nueva Zelyia (Fitzgerald, 2005; Fitzgerald y col., 2013).

I.1.2. Registro fósil en Chile



Hasta el momento en Chile, en Formación Bahía Inglesa han sido reconocidos restos fósiles aislados de pinnípedos, los cuales han sido asignados a los géneros *Acrophoca* y *Piscophoca* (Walsh y Naish, 2002; Valenzuela y col., 2009; Pyenson y col., 2014).

Posteriormente, Valenzuela-Toro y col., (2010a) presentan una breve descripción de un nuevo morfotipo mandibular de un fócido fósil. Dicho material, una hemimandíbula izquierda completa, proviene del Mioceno tardío de Fm. Bahía Inglesa, constituyendo el primer indicio de una mayor diversidad de fócidos en la Cuenca de Caldera.

1.2. Antecedentes geológicos: Formación Bahía Inglesa

Formación Bahía Inglesa (FBI) fue descrita formalmente por Rojo (1985) quien designó su sección tipo en un área frente a la playa de Bahía Inglesa (Comuna de Caldera, Región de Atacama; Figura 7). El autor reconoce en su base conglomerados transgresivos de matriz quebrantada las cuales sobreyacen a un basamento de edad Paleozoica. Por otro lado, el techo corresponde a limolitas cineríticas de color gris amarillentas de ambiente límnico.

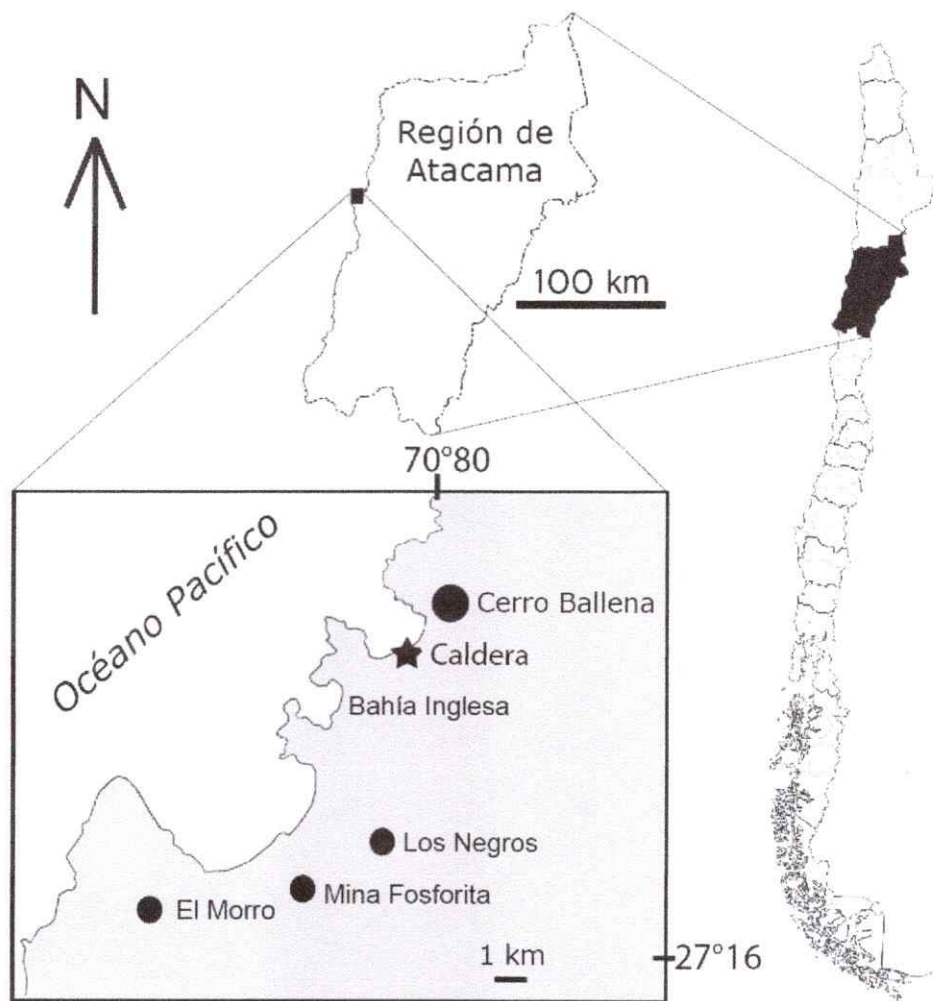


Figura 7. Ubicación de Formación Bahía Inglesa. Mapa que muestra la ubicación de las principales localidades de FBI que se mencionan en este trabajo. Modificado de Valenzuela-Toro y col. (2013).

Marquardt y col. (2000) redefine la formación como secuencias sedimentarias marinas transgresivas depositadas durante el Neógeno. En este sentido, Achurra (2004) propone tres secuencias depositacionales completas entre el Mioceno Medio al Plioceno Tardío (ver Figura 8) basado en el estudio de foraminíferos planctónicos.

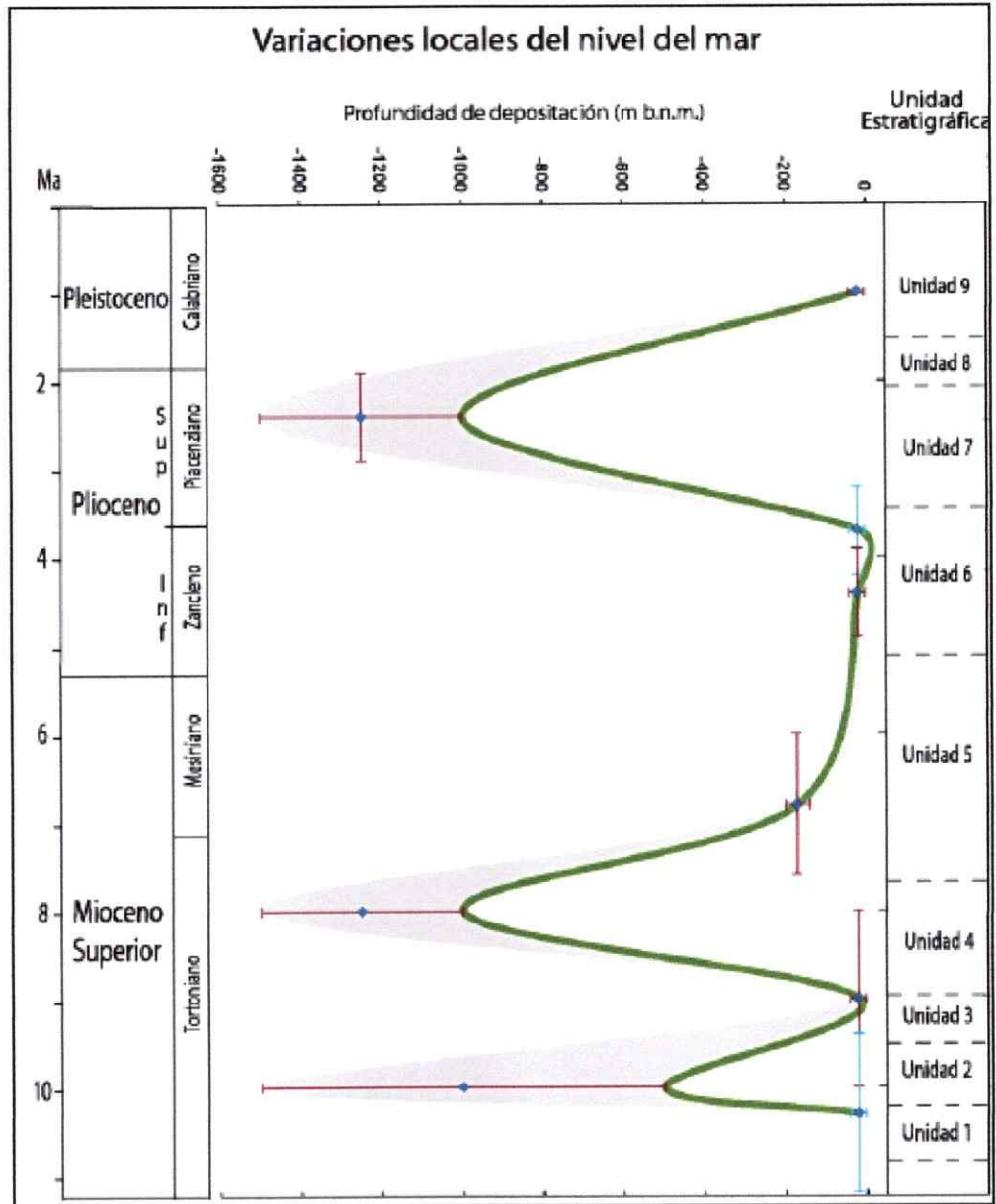


Figura 8. Curva de variación local del mar en la Cuenca de Caldera. Las profundidades fueron obtenidas a partir de evidencia de foraminíferos planctónicos. Las profundidades obtenidas del análisis de foraminíferos corresponden al valor mínimo. Las áreas grises representan el error asociado a la medición. En la columna del extremo derecho se muestran las unidades estratigráficas definidas por Achurra (2004).

A partir de correlaciones de unidades estratigráficas, Achurra (2004) propone nueve unidades litoestratigráficas para la zona de Bahía Inglesa, de las

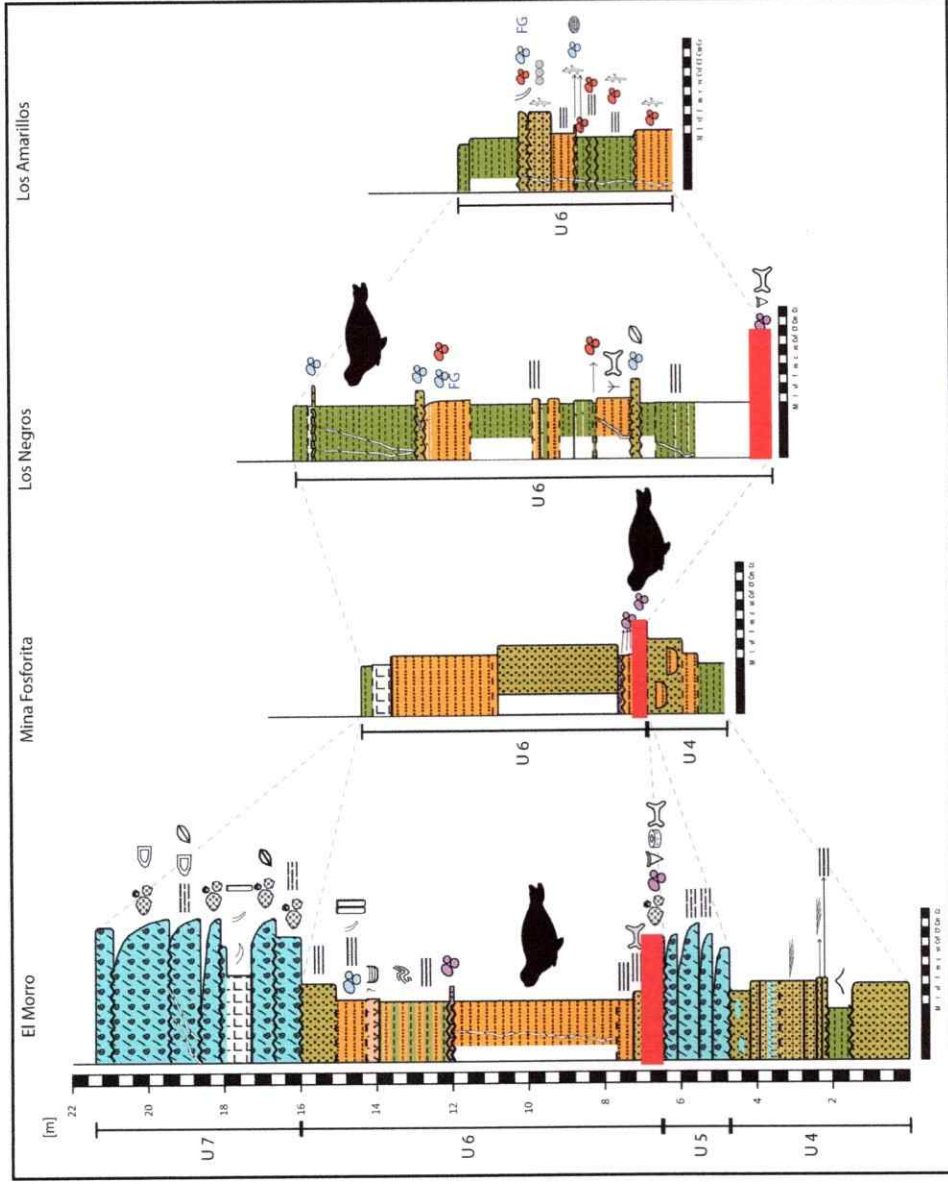
cuales de la 1-8 corresponden a las unidades Neógenas, mientras que la 9 corresponde a los Estratos de Caldera (Pleistoceno; Marquardt y col., 2004).

De esta manera, la litología de FBI se caracteriza por un dominio de litofacies de coquinas, areniscas, margas y fangolitas, entre las que se incluyen cenizas retrabajadas, diatomitas y fosforitas. También existe presencia de conglomerados y brechas (Carreño, 2012).

La edad de la formación ha sido propuesta a través de la utilización de diversos estimadores, incluyendo información paleontológica y micropaleontológica. Rojo (1985) le asigna una edad Mioceno sobre la base de fósiles cenozoicos (ejemplo dientes de seláqueos). Marquardt (1999) le asigna a esta formación una edad Miocena medio-pliocena temprano sobre la base de dataciones absolutas de K/Ar en una capa de ceniza y biozonas de foraminíferos. Similarmente, Godoy y col. (2003) propone una edad Mioceno Medio-Plioceno Temprano (16 a 4.8 Ma), sobre la base de estudios de paleomalacología, micropaleontología y relaciones morfoestratigráficas. Finalmente, Achurra (2004, 2009) establece una edad entre el Mioceno Medio y el Plioceno Tardío sobre la base de dataciones de estroncio en foraminíferos planctónicos.

Recientemente, Carreño (2012) realizó una revisión de la geología y estratigrafía de Formación Bahía Inglesa con énfasis en las localidades y niveles de importancia para la paleontología de vertebrados y reconoce 8 unidades litoestratigráficas diferentes, basado en aspectos litológicos, de estructura sedimentaria, contenido biológico y trazas fósiles (Figura 8). En particular, la Unidad 8 es reconocida únicamente en el Sitio Cerro Ballena

(localizada 5 Km al Norte de Caldera), en el cual se reconocieron decenas de esqueletos articulados de cetáceos mysticetos (Pyenson y col., 2014), pero que no se pudo correlacionar con los demás sitios. Adicionalmente, Carreño (2012) propone una correlación estratigráfica de los depósitos de algunas localidades de la formación (ver Figura 9), utilizando como nivel guía el “*hardground*” fosfático, el cual habría tenido una depositación sincrónica en toda la Cuenca de Caldera. En particular los Sitios Mina Fosforita, Los Negros y Los Amarillos muestran continuidad y una buena correlación con otras localidades.



1
 2 **Figura 9.** Secciones estratigráficas y correlaciones entre Sitios de Formación Bahía Inglesa. Se muestran las columnas
 3 estratigráficas obtenidas por Carreño (2012) en los sitios El Morro, Mina Fosforita, Los Negros y Los Amarillos. En rojo se
 4 muestra el nivel guía (nivel fosfático). Las siluetas negras representan los niveles de procedencia de los materiales reportados
 5 en este trabajo para cada una de las localidades. Modificado de Carreño (2012).

I.3. Planteamiento de la problemática

Los trabajos de Walsh y Naish (2002) y Valenzuela y col. (2009) ya mencionan la presencia de diferencias entre los materiales chilenos y los materiales tipo de los géneros *Acrophoca* y *Piscophoca*. Adicionalmente, la comunicación de Valenzuela-Toro y col. (2009) fortalece la idea de una mayor diversidad de pinnípedos fósiles en la Cuenca de Caldera.

En este sentido y a partir de los trabajos antes mencionados, surgen interrogantes tales como ¿Existió una mayor diversidad de focas, diferente de *Acrophoca* y *Piscophoca*, durante el Neógeno tardío de la Cuenca de Caldera?, ¿Cómo afectaron los cambios ambientales (clima, corrientes, etc.) de la transición Neógeno-Pleistoceno en la desaparición de los fósidos del área del Caldera?, entre otras.

Estas interrogantes serán abordadas por el presente estudio a través del uso de técnicas de morfología cualitativa y cuantitativa tanto en especímenes fósiles provenientes de Formación Bahía Inglesa como en especies actuales relacionadas las cuales proveerán una base en el estudio de la variación morfológica en la familia Phocidae.

1.4. Bibliografía

- Achurra, L.E. 2004. Cambios del nivel del mar y evolución tectónica de la cuenca neógena de Caldera, III Región. Tesis inédita, Universidad de Chile, Santiago, Chile, 138 pp.
- Amson, E., y C. de Muizon. 2013. A new durophagous phocid (Mammalia: Carnivora) from the late Neogene of Peru and considerations on monachine seals phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology*. <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2013.799610>.
- Arnason, U., Gullberg, A., Janke, A., Kullberg, M. Lehman, N., Petrov, E.A. y Väinölä, R. 2006. Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 345–354.
- Avery, G. y Klein, R.G. 2011. Review of fossil phocid and otariid seals from the southern and western coasts of South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 66: 14–24.
- Barnes, L.G. 1970. A reevaluation of mandibles of *Allodesmus* (Otariidae: Carnivora) from the round Mountain Silt, Kern County, California. *Contributions from the University of California Museum of Paleontology, Berkeley* 10, 24 pp.
- Barnes, L.G. 1972. Miocene Desmatophocinae (Mammalia: Carnivora) from California. *University of California Publications in Geological Sciences* 89: 1-68.
- Barnes, L.G. 1988. A new fossil pinniped (Mammalia: Otariidae) from the middle Miocene Sharktooth Hill Bonebed, California. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 396: 1–11.
- Barnes, L.G. 1989. A new enaliarctine pinniped from the Astoria Formation, Oregon, y a classification of the Otariidae (Mammalia: Carnivora). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 403: 1–26.
- Barnes, L.G. e Hirota, K. 1994. Miocene pinnipeds of the otariid subfamily *Allodesminae* in the North Pacific Ocean: Systematics y Relationships. *The Isly Arc* 3: 329–360.
- Berta, A. 1994. A new species of phocoid pinniped *Pinnarctidion* from the early Miocene of Oregon. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 405–413.
- Berta, A. 2009. Pinnipedia, Overview; pp. 878-885 in W. F. Perrin, B. Wursig, y J. G. M. Thewissen (eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*, Second edition, Academic Press, San Diego, California.
- Berta, A., y Deméré, T.A. 1986. *Callorhinus gilmorei* n. sp., (Carnivora: Otariidae) from the San Diego Formation (Blancan) y its implications for otariid phylogeny. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 21: 111–126.

- Berta, A., y Ray, C.E. 1990. Skeletal morphology and locomotor capabilities of the archaic pinniped *Enaliarctos mealsi*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 141–157.
- Berta, A., y Wyss, A.R. 1994. Pinniped phylogeny; pp. 33-56 in A. Berta and T. A. Deméré (eds.), *Contributions in marine mammal paleontology honoring Frank C. Whitmore Jr.*, San Diego, *Proceedings of San Diego Society of Natural History* 29.
- Berta, A., y Churchill, C. 2011. Pinniped taxonomy: review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Review* 15:1–19.
- Boessenecker, R.W. 2011. New records of the fur seal *Callorhinus* (Carnivora: Otariidae) from the Plio-Pleistocene Rio Dell Formation of Northern California and comments on otariid dental evolution. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:454–467.
- Boessenecker R.W. y Churchill, M. 2013. A Reevaluation of the Morphology, Paleocology, and Phylogenetic Relationships of the Enigmatic Walrus *Pelagiarteros*. *PLoS ONE* 8: e54311.
- Carreño, C. 2012. Ambiente deposicional de la Formación Bahía Inglesa (Neógeno) en la Cuenca de Caldera, III Región, Chile. Memoria de título. Universidad de Chile.
- Chiasson, R.B. 1961. A Pleistocene record of *Zalophus* from Mexico. *Journal of Mammalogy* 42: 547-549.
- Cozzuol, M.A. 1996. The record of the aquatic mammals in southern South America; pp 321-342 in G. Arratia (ed.), *Contributions from Southern South America to Vertebrate Paleontology*. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, reihe A*, 30. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 340 pp.
- Cozzuol, M. A. 2001. A 'northern' seal from the Miocene of Argentina: implications for phocid phylogeny y biogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 415–421.
- Davis, C.S., Delisle, I., Stirling, I., Siniff, D.B. y Strobeck, C. 2004. A phylogeny of the extant Phocidae inferred from complete mitochondrial DNA coding regions. *Molecular Phylogenetics y Evolution* 33: 363–377.
- Deméré, T.A. y Berta, A. 2005. New skeletal material of *Thalassoleon* (Otariidae:Pinnipedia) from the late Miocene-Early Pliocene (Hemphillian) of California. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45: 379–411.
- Deméré, T.A., Berta, A., y Adam, P.J.. 2003. Pinnipedimorph evolutionary biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 13:32–76.
- Deméré, T.A. y Berta, A. 2001. A reevaluation of *Proneotherium repenningi* from the Miocene Astoria Formation of Oregon y its position as a basal odobenid (Pinnipedia: Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 279–310.

- Drehmer, C.J., y Ribeiro, A.M. 1998. A temporal bone of an Otariidae (Mammalia, Pinnipedia) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências* 3: 39–44.
- Downs, T. 1953. A mandible of the seal *Allodesmus* from the Kern River Miocene of California. *Bulletin, So California Academy of Sciences* 52: 93-102.
- Fitzgerald, E.M.G. 2005. Pliocene marine mammals from the Whalers Bluff Formation of Portly, Victoria, Australia. *Memoirs of Museum Victoria* 62:67–89.
- Fitzgerald, E.M.G., Hastie, D., Buckeridge, J. y Scofield, P. 2013. Earliest seals from Australasia reveal colonization of the Southern Ocean by archaic Monachinae (Phocidae). *Journal of Vertebrate Paleontology, Program y Abstracts*: 127–128.
- Flynn, J.J. y Nedbal, M.A. 1998. Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): congruence vs incompatibility among multiple data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 414–426.
- Flynn, J.J., Finarelli, J.A., Zehr, S., Hsu, J. y Nedbal, M.A. 2005. Molecular Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the Impact of Increased Sampling on Resolving Enigmatic Relationships. *Systematics Biology* 54: 317-337.
- Furbish, R. y Berta, A. 2014. Written in bone: Combining morphological y molecular data to determine *Allodesmus* placement in pinniped phylogeny. *Secondary Adaptations of Tetrapods to Life in the Water*.
- Geraads, D. 1997. Carnivores du Pliocene terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). [Late Pliocene Carnivora from Ahl al Oughlam (Casablanca)]. *GEOBIOS*, 30, 1: 127-164.
- Godoy, E., Marquardt, C. y Blanco, N. 2003. Carta Caldera, Región de Atacama. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Serie Geología Básica No.76, 38 pp.
- Govender, R., Chinsamy, A. y Rogers Ackermann, R. 2012. Anatomical y lymark morphometric analysis of fossil phocid seal remains from Langebaanweg, West Coast of South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 67:135–149.
- Harington, C.R. 2008. The evolution of Anctic marine mammals. *Ecological applications* 18: S23-S40.
- Higdon, J.W., Bininda-Emonds, O., Beck, R. y Ferguson, S. 2007. Phylogeny and divergence of the pinnipeds (Carnivora: Mammalia) assessed using a multigene dataset. *BMC Evolutionary Biology* 7:216.
- Horikawa, H. 1994. A primitive odobenine walrus of Early Pliocene age from Japan. *The Island Arc* 3: 309-328.

Howell, A. B. 1930. Aquatic mammals. Their adaptations to life in the water. Charles C. Thomas Publisher, Springfield, Illinois, 338pp.

King, J. 1983. The Ohope skull—a new species of Pleistocene sea lion from New Zealand. *New Zealand Journal of Marine y Freshwater Research* 17: 105–120.

Kohno, N. 1992. An early Miocene enaliarctine pinniped from the western North Pacific. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 19: 273-292.

Kohno, N. 1994. A new Miocene pinniped in the genus *Prototaria* (Carnivora: Odobenidae) from the Moniwa Formation, Miyagi, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 414-426.

Kohno, N. 2006. A new Miocene odobenid (Mammalia: Carnivora) from Hokkaido, Japan, and its implications for odobenid phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 411–421.

Kohno, N., Barnes, L.G. y Hirota, K. 1995. Miocene fossil pinnipeds of the genera *Prototaria* y *Neotherium* (Carnivora; Otariidae; Im agotariinae) in the North Pacific Ocean: evolution, relationships, y distribution. *Island Arc* 3: 285-308.

Kohno, N., y Yanagisawa, Y. 1997. The first record of the Pliocene Gilmore fur seal in the western North Pacific Ocean. *Bulletin of the National Science Museum series C (Geology y Paleontology)*, 23: 119-130.

Koretsky, I. 2001. Morphology and Systematics of Miocene Phocinae (Mammalia:Carnivora) from Paratethys and the North Atlantic Region. *Geologica Hungarica, Series Paleontologica*, Budapest, Fasciculus 54:109 pages, 63 figures, 17 tables.

Koretsky, I.A. y Ray, C.E, 2008 - Phocidae of the Pliocene of Eastern North America - in: C.E. Ray, D. Bohaska and I.A. Koretsky eds. *Geology and Paleontology of the Lee Creek Mine, North Carolina, IV. Virginia Museum of Natural History Special Publication - Number 14: 81- 139*

Koretsky, I. A. y Domning, D. 2014. One of the Oldest Seals (Carnivora, Phocidae) from the Old World. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 224-229.

Koretsky, I.A., Ray, C.E. y Peters, A.M.M. 2012. A new species of *Leptophoca* (Carnivora, Phocidae, Phocinae) from both sides of the North Atlantic Ocean (Miocene seals of the Netherlys, part I) - *DEINSEA* 15: 1-12 [ISSN 0923-9308].

Koretsky, I.A., y L.G. Barnes. 2006. Pinniped evolutionary history and paleobiogeography; pp. 143-153 in Z. Csiki (ed.), *Mesozoic and Cenozoic Vertebrates and Paleoenvironments: Tributes to the Career of Professor Dan Grigorescu*. Ed. Ars Docendi, Bucharest.

Lento, G.M., Hickson, R.E., Chambers, G.K., Penny D. 1995. Use of spectral analysis to test hypotheses on the origin of pinnipeds. *Mol Biol Evol.*: 28-52.

Marquardt, C., Lavenu, A y Ortlieb, L. 2000. Neotectónica costera en el área de Caldera (27°-28°S), Norte de Chile. Actas IX Congreso Geológico Chileno y Simposio Internacional N°2 2: 588-592.

Marquardt, C., Lavenu, A., Ortlieb, L., Godoy, E. y Comte, D. 2004. Coastal neotectonics in Southern Central Yes: uplift y deformation of marine terraces in Northern Chile (27°S). Tectonophysics 394:193-219.

Miller, R.F. 1990. New records of postglacial walrus and a review of Quaternary marine mammals in New Brunswick. Atlantic Geology 26:97-107.

Mitchell, E.D. 1966. The Miocene pinniped *Allodesmus*. University of California Publications in Geological Sciences 61: 109pp.

Muizon, C. de. 1978. *Arctocephalus (Hydrarctos) lomasiensis*, subgen, nov. et nov. sp. un nouvel Otariidae du Mio-Pliocène de Sacaco (Pérou). Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines 7:169-188.

Muizon, C. de. 1981. Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Première partie: Deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène de Sud-Sacaco. Travaux de l'Institut Français d'Études Yines, 22:1-161.

Muizon, C. de. 1982. Phocid phylogeny y dispersal. Ann. S. Afr.Mus 89:175-213.

Muizon, C. de, y Bond, M. 1982. Le Phocidae (Mammalia) de la Formation Paraná (Entre Rios, Argentine). Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4ème SÉRIE, section C, 4:165-207.

Muizon, C. de, y DeVries, T. 1985. Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). Sonderdruck aus Geologische Rundschau 74:547-563.

Muizon, C de. y Hendeby, Q.B. 1980. Late Tertiary seals of the South Atlantic Ocean. Annals of the South African Museum 82:91-128.

Pyenson, N. D., C. S. Gutstein, J. F. Parham, J. P. Le Roux, C. C. Chavarría, H. Little, A. Metallo, V. Rossi, A. M. Valenzuela-Toro, J. Velez-Juarbe, C. M. Santelli, D. Rubilar Rogers, M. A. Cozzuol, y M. E. Suárez. 2014. Repeated mass stryings 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.

Ray, C.E. 1976. *Phoca wymani* and other Tertiary seals (Mammalia:Phocidae) described from the Eastern seabord of North America. Smithsonian Contribution in Paleobiology 28:1-36.

Repenning, C.A., Ray, C.E. y Grigorescu D. 1979. Pinniped biogeography. In Gray, J. and Boucot, A.J. (eds.), Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment, Oregon State University Press, p992, 93pp.

Repenning, C.A. y Tedford, R.H. 1977. Otarioid seals of the Neogene. Geological Survey Professional Paper 992: 1–87.

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

Rybczynski N, Dawson, M.R., Tedford, R.H. 2009. A semi-aquatic Arctic mammalian carnivore from Miocene epoch and origin of Pinnipedia. Nature 458: 1021–1024.

Scheel, D.M., Slater, G., Kolokotronis, S.O., Potter, C., Rotstein, D., Tsangaras, K., Greenwood, A., Helgen, K.M. 2014. Biogeography and taxonomy of extinct and endangered monk seals illuminated by ancient DNA y skull morphology. ZooKeys 409: 1-33. doi: 10.3897/zookeys.409.6244.

Shirihai, H., y Jarret, B. 2009. Whales, Dolphins and Seals. A Guide to the Marine Mammals of the World. A&C Black Publishers, London, 384 pp.

Takeyama, K. y Ozawa, T. 1984. A new Miocene Otarioid from Japan. Proc. Japan Acad., 60:36-39.

Tedford, R.H. 1976. Relationship of pinnipeds to other carnivores (Mammalia). Systematic Zoology 25: 363-374.

Tomida, Y. 1989. A new walrus (Carnivora:Odobenidae) from the middle Pleistocene of the Boso Peninsula, Japan, and its Implications on Odobenid paleobiogeography. Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, Ser. C, 15: 109-119.

True, W., 1906. Description of a new genus and species of fossil seal from the Miocene of Maryland. Proc. U. S. Natl. Mus. 30, 835–840.

Valenzuela, A, Gutstein, C.S., y Rubilar-Rogers, D. 2009. Nuevos materiales fósiles referidos a *Acrophoca* Muizon y *Piscophoca* Muizon (Pinnipedia: Phocidae) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa, Chile. Libro de Resúmenes XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, pp. 61–62

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: 216–223.

Valenzuela-Toro, A.M., Gutstein, C.S., Suárez, M.E., Otero, R. y Pyenson, N. (accepted) Elephant seal (*Mirounga sp.*) from the Pleistocene of the Antofagasta Region, northern Chile. Journal of Vertebrate Paleontology. JVP-2013-0178.R1.

Varas-Malca, R.M., y Valenzuela-Toro, A.M. 2011. A basal monachine seal from the Middle Miocene of the Pisco Formation, Peru. Libro de Resúmenes IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, pp 378.

Walsh, S.A. y Hume, J.P. 2001. A new Neogene marine avian assemblage from north-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 484–491.

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

II. Hipótesis de trabajo

II.1. Hipótesis general

Durante el Neógeno tardío de la Cuenca de Caldera (Achura, 2004) existió una gran diversidad de pinnípedos fósiles, diferentes de la fauna actual e histórica del Norte de Chile (Otariidae) y de la fauna fósil de Perú reconocida en Chile hasta el momento (*Acrophocay Piscophoca*), registrando una comunidad ecológica más compleja.

II.2. Hipótesis específicas

- Existió un recambio faunístico en las faunas de pinnípedos, siendo substituidas las colonias de Phocidae por Otariidae durante la transición Plio-Pleistoceno.
- Durante el Mioceno-Plioceno existió una mayor diversidad (morfológica) de Phocidae en las costas de la actual área de Caldera, con la presencia de nuevos morfotipos.

III. Objetivos

III.1. Objetivo general

Estudio de Phocidae fósiles de Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama.

III.2. Objetivos específicos

- Análisis de nuevos ejemplares y revisión de especímenes asignados a Phocidae (Pinnipedia) actualmente depositados en las colecciones institucionales del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (MNHN).
- Análisis morfométrico de la variación osteológica de Phocidae fósiles de Formación Bahía Inglesa y comparación con especies fósiles y actuales relacionadas.
- Clasificación taxonómica más exclusiva posible de los especímenes encontrados en colecciones, registrando la real diversidad de la familia en el Neógeno del Norte de Chile.

IV. Estructura de la tesis

Esta tesis está dividida en 2 capítulos.

1. El primer capítulo "Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the Plio-Pleistocene of Atacama Desert, northern Chile" da cuenta de nueva evidencia concerniente al recambio faunístico de pinnípedos en la costa Este del Pacífico Sur durante la transición Plio-Pleistoceno. Se proponen nuevas hipótesis que explican la ocurrencia de este recambio y se discute brevemente la ocurrencia de eventos de recambio en otros grupos de vertebrados marinos en el Hemisferio Sur.
2. El segundo capítulo "Caracterización morfológica de los Phocidae del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa revela la mayor diversidad simpátrica para la familia" analiza la morfología de restos dentarios y postcraneales de grupos de Phocidae (fósiles y modernos) en términos de descripciones anatómicas comparativas y análisis de morfometría (medidas). En este capítulo se discute sobre la diversidad morfológica de fócidos de la Formación Bahía Inglesa y se propone un nuevo set de caracteres dentarios diagnósticos.
3. En Capítulo 3 "Discusión: Los Phocidae fósiles de Formación Bahía Inglesa" se discuten los resultados obtenidos en el Capítulo 1 y 2. Se

analizan las hipótesis planteadas en esta tesis, así como las conclusiones generales.



Capítulo 1

**Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the Plio-
Pleistocene of the Atacama Desert, Chile**

ANA M. VALENZUELA-TORO

CAROLINA S. GUTSTEIN

RAFAEL M. VARAS-MALCA

MARIO E. SUAREZ

NICHOLAS D. PYENSON

Journal of Vertebrate Paleontology 33:216–223.

V. Capítulo 1.

Journal of Vertebrate Paleontology: Article

Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama Desert, Chile

ANA M. VALENZUELA-TORO,^{*,1} CAROLINA S. GUTSTEIN,^{1,2} RAFAEL M. VARAS-MALCA,³ MARIO E. SUAREZ,⁴ y NICHOLAS D. PYENSON^{2,5}

¹Laboratorio de Ecofisiología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile, avalenzuela.toro@gmail.com, sgcarolina@gmail.com;

²Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, P.O. Box 37012, Washington DC, 20013-7012, U.S.A. pyensonn@si.edu;

³Departamento de Paleontología de Vertebrados, Museo de Historia Natural - UNMSM, Av. Arenales 1256, Lima 14, Perú, palaeomind@gmail.com;

⁴Museo Paleontológico de Caldera, Av. Wheelright, 1, Caldera, Region de Atacama, Chile, museopaleontocaldera@gmail.com

⁵Department of Paleontology, Burke Museum of Natural History y Culture, Seattle, Washington, 98195, U.S.A

RH: VALENZUELA-TORO ET AL.—PLIO-PLEISTOCENE PINNIPED
TURNOVER

*Corresponding author

ABSTRACT—Modern pinnipeds distributed along the coasts of continental South America consist almost entirely of otariids (sea lions and fur seals). In contrast, phocids (true and elephant seals) are present only on the southernmost extreme of Chile. This recent biogeographic pattern is consistent with the zooarchaeological record (~8-2 Ka), but it is incompatible with the pinniped fossil record during the Neogene. From the middle Miocene to the Pliocene, true seals exclusively dominated pinniped assemblages, and they were only replaced by the fur seals and sea lions sometime after the early Pliocene. Here, we describe pinniped material collected from two new localities in the Atacama Desert, northern Chile, that clarify this marine mammal faunal turnover. Specifically, these finds provide records of the first occurrence of Otariidae (upper Pleistocene) and the last occurrence of Phocidae (lower Pliocene) in Chile, which in turn constrain the timing of this turnover to between the early Pliocene and late Pleistocene. The stratigraphic context of these findings provides new insights into hypotheses that explain this faunal turnover in South America, and we briefly discuss them in the context of turnover events involving other marine vertebrates throughout the Southern Hemisphere.

INTRODUCTION

Modern members of the carnivoran clade Pinnipedia are included in three families: Phocidae (true and elephant seals), Otariidae (fur seals and sea lions) and Odobenidae (walruses), which together constitute one of the most widely distributed groups of marine mammals (Deméré et al., 2003). Their global, historical biogeography and dispersal patterns have attracted considerable attention (e.g., Davies, 1958; Repenning et al., 1979; Arnason et al., 2006; Koretsky and Barnes, 2006), although few publications (e.g. Deméré et al., 2003; Fulton and Strobeck, 2010) have developed testable hypotheses for observed patterns, invoking changes in global ocean circulation as putative evolutionary drivers during the late Paleogene and Neogene. Equally interesting, though sometimes neglected, are the faunal turnovers or evolutionary changes within regional assemblages over geologic time. In this approach, the fossil record provides important data about the taxonomic composition of assemblages, which can be compared to extant distributions, evoking questions about the pace and degree of evolutionary change and extinction (Jernvall and Fortelius, 2004; Badgely et al., 2008; Raia et al., 2012). Previously, evidence for wholesale faunal turnovers in pinnipeds had been noted by Olson (1983) along South African coasts during the Neogene, where the once abundant monachine seals (*Homiphoca capensis*) have gone extinct and been completely replaced by the extant otariid *Arctocephalus pusillus*. In the same way, Boessenecker (2011) offered turnover hypotheses to explain the evolution of otariids in the eastern

North Pacific Ocean during the Neogene, where the basal otariid genus *Callorhinus* maintained its northern distribution after the extinction of stem walruses in the Pliocene, concomitant with the arrival of other otariid and phocid species in the area.

In South America, phocids were present from the middle Miocene until the early Pliocene in Peru and Argentina (Muizon and Hendeby, 1980; Muizon, 1981; Muizon and Bond, 1982; Cozzuol, 1996; Cozzuol, 2001; Varas-Malca and Valenzuela-Toro, 2011). In Chile, the published record of pinnipeds prior to the present study is restricted to late Miocene phocid records from upper units of the Bahía Inglesa Formation (Walsh and Naish, 2002; Valenzuela et al., 2009). On the other hand, the oldest fossil records of otariids in South America are from the late Pliocene-early Pleistocene of Peru (Muizon, 1978; Muizon and Domning, 1985), and the Pleistocene Chuí Formation of Brazil (Drehmer and Ribeiro, 1998). The relatively poor pinniped fossil record in South America during the late Neogene-Pleistocene has limited our understanding of faunal turnover in this part of the world.

New pinniped material from the coast of northern Chile, reported herein, includes phocid and otariid remains from a new Pliocene locality of the Bahía Inglesa Formation, and a new Pleistocene locality called Cerro Ballena, both in the Caldera Basin. These finds constitute the youngest and the oldest unequivocal records of Phocidae and Otariidae, respectively, in Chile, and provide new information regarding the timing of pinniped faunal turnover that occurred in the eastern South Pacific Ocean.

Geologic Context

The phocid specimens (SGO.PV 21172-21173) were the only phocid specimens recovered from locality PPC JFP 217, near Caldera, Atacama Region, Chile (Fig. 1). This locality is part of a broad exposure called Los Negros, within the Bahía Inglesa Formation (Rojo, 1985; middle Miocene-late Pliocene, based on the work of Achurra, 2004; Achurra et al., 2009). Phocids are from the same level that has produced a tarsometatarsus referred to the penguin *Pygoscelis grandis* (SGO.PV1104). This strata has been previously correlated with the Lechero Member of the Bahía Inglesa Formation (Walsh and Suarez, 2006). Microfossil biostratigraphy supports an age of 4.5-2.6 Ma for the Lechero Member (Tsuchi et al., 1988; Ibaraki, 1995). However, Marquardt et al. (2000) and Godoy et al. (2003) assigned a late Miocene age for the lower part of the Lechero Member based on an ash bed situated approximately 7 meters above the top of the Bonebed Member of the Bahía Inglesa Formation that yielded a K–Ar date of 7.6 ± 1.3 Ma. Although this ash could be reworked (Achurra, 2004), all of the known fauna from the Lechero Member are more in line with the marine vertebrate occurrences from Los Negros. The presence of the shark *Carcharodon carcharias* suggests a Pliocene age for this locality, as this taxon has for Neogene localities in Peru (Muizon and DeVries, 1985). Unfortunately, the oldest record of this species also occurs in the late Miocene of Chile (Suárez and Marquardt, 2003; Walsh and Martill, 2006), which means this taxon cannot be used to distinguish Miocene and Pliocene strata in Chile. A

Pliocene age for the Los Negros locality is supported by the occurrence of another shark, *Prionace glauca*, which Suárez and Marquardt (2003) recognized as a better Pliocene age marker than *Carcharodon* for Neogene, Chilean localities. In fact, the global fossil record of *P. glauca* indicates an age range no older than Zanclean (lower Pliocene) (see Landini, 1977; Cappetta, 1987; Suárez and Marquardt, 2003). The preponderance of available faunal evidence leads us to propose a Zanclean age for locality PPC JFP 217 and phocids SGO.PV 21172 and SGO.PV 21173.

The otariid specimens (MPC 15500-15503) were collected from locality PPC CSG 021011-1, approximately 5 km north of Caldera, along the Pan-American Highway (Fig. 1). MPC 15500-15503 were recovered from the basal part of a transgressive-regressive marine terrace sequence, corresponding to the Pleistocene marine deposit called Estratos de Caldera (Godoy et al., 2003). The Estratos de Caldera unconformably overlies the Bahía Inglesa Formation at the Cerro Ballena locality, and associated molluscan species with chronostratigraphic ranges known throughout the Pleistocene (*Concholepas concholepas*, *Fisurella crassa*, *Turritella cingulata*, *Chorus giganteus*, and *Protothaca thaca*; Guzmán et al., 2000) confirm this age assignment. More recent studies on the marine isotope stage (MIS) of the specific marine terrace where the otariid fossils were found indicate a geochronologic age of 105 ± 5 Ka (MIS 5 of Marquardt et al., 2004; Quezada et al., 2007), and thus assign this sequence a late Pleistocene age. We follow Gibbard et al. (2010) in recognizing the Gelasian as the base of the Pleistocene.

Institutional Abbreviations—SGO.PV, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile; MPC, Museo Paleontológico de Caldera, Caldera, Chile.

Anatomical Abbreviations—**a**, acromion; **anp**, angular process; **c**, lower canine; **cc**, coronoid crest of the scapula; **cp**, coronoid process of the scapula; **csr**, caudal scapular ridge; **ef**, ectal facet of the astragalus; **ff**, fibular facet of the astragalus; **if**, infraspinous fossa of the scapula; **m**, lower molar teeth; **maf**, masseteric fossa; **mc**, mandibular condyle; **mef**, mental foramina; **mf**, mandibular foramen; **mis**, medial interarticular sulcus; **nf**, navicular facet; **pc**, lower postcanine teeth, with number corresponding to alveolar position(s); **pec**, partially erupted canine; **rsp**, radial styloid process; **rt**, radial tuberosity; **sap**, secondary angular process; **sf**, sustentacular facet of the astragalus; **ss**, secondary spine of the scapula; **ssp**, scapular spine; **sup**, supraspinous fossa of the scapula; **tf**, tibial facet of the astragalus.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

PINNIPEDIA Illiger, 1811 (*sensu* Bryant, 1996)

PHOCIDAE Gray, 1821 (*sensu* Berta and Wyss, 1994)

Referred Specimens—SGO.PV.21172 and SGO.PV.21173, two mostly complete right astragali; (Fig. 2), collected from locality PPC JFP 217, Lechero Member of the Bahía Inglesa Formation.

Description

Astragali—The astragali have elongated sustentacular and ectal facets, broadly separated by a wide interarticular sulcus immediately anterior to the caudal process, which is considered diagnostic for Phocidae (Wyss, 1988). This condition differs from that of otariids, which are characterized by long sustentacular facets that span the entire length of the astragalar neck, allowing for sustentacular and ectal facets to almost meet in this region (Wyss, 1988). The shape of the hypertrophied calcaneal process (= caudal process of Walsh and Naish, 2002) is the hindlimb character that is used most often to differentiate among pinnipeds (Berta and Wyss, 1994; Wyss, 1988). The calcaneal process is very elongate in phocids, odobenids have a slight posterior extension of the calcaneal process, whereas in otariids, this process is absent (Wyss, 1988; Berta and Ray, 1990; Deméré, 1994). The calcaneal processes of the astragali reported here are mostly broken, although the incomplete base of the astragalus (which is better preserved in SGO.PV.21173, Fig. 2C-D) indicates the presence of this process. The navicular facet is preserved in both specimens and the proportions of the sustentacular facet, which is wider than the navicular facet, resembles the astragalar features of the phocid *Callophoca*. The overall rounded shape of the tibial and fibular facets, the extension of the plantar interarticular sulcus, and the shape of the sustentacular facet are similar to phocids such as *Piscophoca* (already described from other levels of the Bahía Inglesa Formation; Walsh and Naish, 2002). However, the incompleteness of

SGO.PV.21172 and SGO.PV.21173 prevents us from making a more precise taxonomic determination beyond Phocidae.

OTARIIDAE Gray, 1825 (*sensu* Berta and Wyss, 1994)

Referred Specimens—MPC15503, a left radius; MPC15502, a left scápula; (Fig. 3), collected from locality MPC CSG 021011-1.

Description

Radius—MPC15503 is a complete left radius with marked anteriorposteriorly flattening and an expanded distal half, which is characteristic of Pinnipedia (Berta and Wyss, 1994). The styloid process is reduced, which is different from odobenids in which it is elongated (Deméré and Berta, 2005). The general shape of MPC15503 is similar to extant otariid radii (i.e., the radius is narrow and rounded in cross section at the radial neck, as well as broad, flat and thin, dorsoventrally, at its distal end). In medial view, there is a prominent medial ridge (= bicipital tubercle in English, 1977; bicipital rugosity in Piérard, 1971) on the articular surface of the radius and the ventral limit of the articular circumference of the radius is raised, which according to Perez-Garcia (2003) is more prominent in *Otaria* than in *Arctocephalus*. However, because the radii of otariids lack additional diagnostic traits, it was not possible to give a more precise identification.

Scapula—MPC15502 is an almost complete left scapula of an adult. The scapular spine is strongly extended along the lateral surface of the scapula. MPC15502 has a robust secondary scapular spine (= scapular ridge of English,

1977) that extends along the entire length of the scapula, and subdivides the large supraspinous fossa. The secondary scapular spine is only found in Otariidae (Howell, 1930; Berta and Wyss, 1994). This structure has a small inflection in its most proximal half, which is *Otaria*-like in having a small curvature. This feature is different from *Arctocephalus*, which has a strong curvature (Perez-García, 2003) and similar to *Eumetopias* which has a small curvature. The caudal scapular ridge borders the infraspinous fossa and nearly reaches the vertebral border.

OTARIA Perón, 1816

cf. *OTARIA FLAVESCENS* Shaw, 1800

Referred Specimens—MPC15500, a left dentary; MPC15501, a right dentary; (Fig. 4), collected from locality MPC CSG 021011-1.

Description

Dentary— MPC15500 is a left dentary that is larger and more robust than MPC15501. MPC15500 only preserves the lateral part of c1, which is partially covered by sediment. The pc1-m1 alveoli are also preserved. In dorsal view, the horizontal ramus is slightly bowed laterally at its anterior and posterior extremities. In lateral view, the mental foramina vary in size and are located below the pc1-pc3 alveoli. The coronoid crest extends anteroposteriorly and is more prominent posteriorly. The angular process (*sensu* Davis, 1964; = pterygoid process in Boessenecker, 2011) is dorsomedially directed. The

angular process is robust and located near the base of the ascending ramus, which is characteristic of otariids (Berta and Wyss, 1994). The marginal process (*sensu* Davis, 1964; = secondary angular process in Sanfelice and Ferigolo, 2008) is strongly projected dorsally, and its posterior border has a triangular shape. A well-developed marginal process is also present in Odobenidae (Deméré, 1994), nevertheless, it is useful to discriminate among otariids because in *Arctocephalus* it is barely patent whereas in *Otaria* it is well developed (Sanfelice and Ferigolo, 2008). Therefore, the presence of a well developed marginal process and the presence of a sinuous ventral margin of the horizontal ramus allows us to identify this specimen as *Otaria*. The condylar process is incomplete (i.e., the medial portion absent), but its lateral portion is large, thick, and maintains a predominantly horizontal orientation. The mandibular condyle is damaged and is located above the level of the alveoli. The coronoid process is high and robust, although in MPC 15500 the dorsal portion is missing. A deep masseteric fossa is located on the lateral surface of coronoid process. The ventral border of the mandibular symphysis reaches posteriorly to the level of the pc4 alveolus. The mandibular foramen is directed downward as in *Arctocephalus* and all sea lions (Berta and Deméré, 1986), and together with the angular process, both are elongated anteroposteriorly.

MPC15501 is a right dentary, with a gracile and straight aspect in lateral view. In addition, c1 is small and unerupted, which combined with the high bone porosity, suggests the specimen is from a juvenile. The symphysis area is partially broken. In general, the ventral border of the dentary is almost straight

and smooth. The angular process is oriented dorsal-posteriorly. The secondary angular process is small, unlike the angular process of MPC15500, which is directed posteriorly. The condylar process is small, with a horizontal surface that is slightly deviated laterally. The coronoid process is broken at its dorsal end, and it is not very prominent but bears a shallow masseteric fossa in lateral view. The horizontal ramus is laterally directed at its front end. At the anterior edge of the lateral surface, five mental foramina of various sizes are present. The mandibular foramen is anteroposteriorly elongated and is directed downward. Considering the great individual variation seen within extant species and the poor fossil record of South American fossil otariids, MPC15500 and MPC15501 are attributed to cf. *Otaria flavescens*.

DISCUSSION

Today, South American otariids (*Otaria* and *Arctocephalus* = *Arctophoca*, according to Berta and Churchill, 2011) are widely distributed along all South American coastlines: from Ecuador to Chile's Cape Horn in the Pacific Ocean, and from southern Brazil to southern Argentina in the Atlantic Ocean (Sepúlveda et al., 2011). In contrast, phocids in the Southern Hemisphere are currently limited to rookeries located on the Antarctic and Sub-Antarctic islands (Shirihai and Jarret, 2009), although they occasionally extend to the southernmost region of South America (see Jefferson et al., 1993). The occurrence data reported here, along with the known fossil record of pinnipeds in South America (Fig. 5),

shows a different configuration for otariid and phocid biogeographic distributions during the Neogene. The entire middle Miocene to early Pliocene pinniped record in the southeastern Pacific Ocean is represented by the phocids *Piscophoca* and *Acrophoca*, both from the late Miocene of the Bahía Inglesa Formation and the Pisco Formation in Peru (Muizon, 1981; Walsh and Naish, 2002; Valenzuela et al., 2009), along with other undescribed phocids from the latter unit (see Muizon and DeVries, 1985). In contrast to the North Pacific Basin, neither otariids nor odobenids have been reported from this interval in South America.

The oldest known record of otariids from South America is from the late Pliocene-early Pleistocene levels of the Pisco Formation of Peru, represented by *Hydrarctos lomasiensis* (Muizon, 1978), a primitive otariid (Berta and Deméré, 1986; Berta, 2009). On the Atlantic coast, there have been some reports of otariids from the Pleistocene of Argentina, but their taxonomic assignment is dubious (Cozzuol, 1996). In the upper Pleistocene marine rocks of Brazil, both *Arctocephalus* sp. (Oliveira and Drehmer, 1997) and *Otaria flavescens* (= *O. byronia*; Drehmer and Ribeiro, 1998; Rodrigues et al., 2004) have been reported, with the latter as the oldest unequivocal record of *Otaria* in South America. To date, the Chilean fossil record of Otariidae is fragmentary, sparse and the stratigraphic provenance could not be accurately established in most cases (Valenzuela-Toro et al., 2010b).

The new phocid material from the lower Pliocene Los Negros locality of the Bahía Inglesa Formation represents the Lower Stratigraphic Datum (LSD;

Walsh, 1998) of this family in the Caldera Basin. Additionally, the cranial and postcranial remains of indeterminate Otariidae and cf. *Otaria flavescens* from the late Pleistocene Estratos de Caldera are the oldest unequivocal records of this family in Chile. Together, these aggregate occurrences from Chile provide new stratigraphic data on the timing of pinniped faunal turnover in South America. Specifically, these data restrict the timing of the phocid to otariid transition to being between the late Pliocene to the middle Pleistocene.

The zooarchaeological record of South America, like that of North America (e.g., Rick and Erlandson, 2008), includes abundant otariid remains, which are associated with the northern-most Chilean, pre-Hispanic populations, dated ~8 ka before present (Ovalle, 2011). Standen et al. (2004) documented otariid use and consumption ~4.8 ka before present, and otariids were a strong component of the diet of the pre-Hispanic people of the south-central Chile (~36°S; Quiroz and Sánchez, 2004). Until now, no phocid remains have been found associated with the zooarchaeological record of Chile.

The fossil and zooarchaeological records of both pinniped clades in Chile presents two main (although not mutually exclusive) hypotheses to explain the phocid to otariid transition. In the first turnover hypothesis, early Pliocene phocids became regionally or globally extinct as a result of oceanographic changes or the elimination of their breeding habitat (see below). By the Pleistocene, the coasts were completely re-populated with otariids, which maintained a dominance of rocky shore habitats to the present day (Sielfeld, 1999). In the second turnover hypothesis, phocids and otariids co-occurred in

the late Neogene, with a total richness of species greater than that observed today, until changing environments or habitats led to the persistence of otariids and the extirpation of phocids. According to this hypothesis, the absence of otariids in Pliocene rocks and the absence of phocids in Pleistocene rocks could be attributed to a poor fossil record. However, at least four phocid taxa have collectively been identified from the Neogene of Chile and Peru: *Piscophoca*, *Acrophoca*, and two new morphotypes: one from the late Miocene of the Bahía Inglesa Formation (Valenzuela-Toro et al., 2010a) and the other from the middle Miocene of the Pisco Formation (Varas-Malca and Valenzuela-Toro, 2011). The regional pinniped replacement seen along Chilean coasts is part of a broader Plio-Pleistocene pattern among marine vertebrates in the Southern Hemisphere, with faunal turnovers also occurring in South Africa (Olson, 1983), and possibly in Australia and New Zealand as well, although the fossil record of pinnipeds for this interval from Oceania is almost entirely represented by Pleistocene occurrences of extant lineages (King, 1983). In South Africa, the abundantly represented early Pliocene *Homiphoca capensis* was replaced by extant *Arctocephalus pusillus*, which is the dominant pinniped, by abundance, on the coast today, although putative otariid material from Koeberg hints at the co-existence of phocids and otariids in the early Pliocene as well (Avery and Klein, 2011). Olson (1983) observed a similar faunal turnover in seabird communities off of South Africa, which he associated with an intensifying Pleistocene shift in the oceanic currents of the Benguela Current System to colder conditions. Along the western coast of South America, Cione et al. (2007) also invoked similar

mechanisms to explain the disjunct distribution of *Carcharias taurus*, whose regional extinction coincided with a reduction of shallow continental shelf environments during Plio-Pleistocene cooling.

We propose that the local extirpation of phocids in Chile was linked to large-scale marine transgressions that occurred during the late Pliocene. Marine transgressions would have decreased phocid haul-out and rookery habitats such as sandy beaches, and increased deeper coastal environments with rocky islands (formed by basement rock of Jurassic age; Marquardt et al., 2004). Such transgressions would have occurred during the increased tectonic subsidence along the Chilean coastline during the late Neogene, especially in the Caldera Basin (Achurra, 2004), and nearby in Coquimbo Bay (LeRoux et al., 2005). Alternatively, phocid haul-out habitats might have also been lost during Pleistocene glacial-interglacial eustatic sea-level changes, although the evolution of the Caldera Basin seems primarily driven by tectonic changes rather than sea-level alone (Leroux et al., 2005; Encinas et al., 2008). Understanding patterns of faunal turnover (Badgely and Gingerich, 1988) generally requires larger datasets than is typically available for fossil marine mammals, although Barnes (1977), Deméré (1994) and Deméré et al. (2003) have outlined possible approaches using composite regional assemblages from well-sampled sequences in the eastern North Pacific Ocean. For the strongly disjunct distribution patterns of pinnipeds in the Southern Hemisphere, it is clear that more collecting in productive, stratigraphically constrained sequences will yield better information to test the two hypotheses outlined above. Regardless, our

new data from the Atacama Desert of Chile constrain the faunal turnover there to the time interval between the late Pliocene to the middle Pleistocene.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank J. Velez-Juarbe, R. Salas-Gismondi, M. Stucchi, J. F. Parham, and D. Rubilar-Rogers for their comments and suggestions that improved the preliminary version of this manuscript. We appreciate the useful and detailed comments from the editor J. H. Geisler, as well as those from R.W. Boessenecker and an anonymous reviewer, who substantially improved this manuscript. We also thank S. Fuentes Tamblay and S. Soto Acuña for the preparation and photography, respectively, of the specimens reported here, and R. Yury-Yáñez for the assistance in the preparation of the Bahía Inglesa Formation map. For access to comparative material, we also thank D. J. Bohaska (Paleobiology), and C. W. Potter (Vertebrate Zoology) at the Smithsonian Institution's National Museum of Natural History (NMNH), in Washington, D.C. C.S.G. was funded by CONICYT, Becas Chile, Departamento de Postgrado y Postítulo of the Vicerrectoría de Asuntos Académicos of Universidad de Chile, and the Smithsonian Institution's Remington Kellogg Fund. This work was also funded by a NMNH Small Grant Award, discretionary funding from NMNH Office of the Director, the Smithsonian Institution's Remington Kellogg Fund, and two National Geographic Society Committee on

Research Exploration grants (8903-11, 9019-11) to N.D.P. This paper is Caldera Paleontology Project contribution No. 2.

LITERATURE CITED

- Achurra, L. E. 2004. Cambios del nivel del mar y evolución tectónica de la cuenca neógena de Caldera, III Región. Unpublished M.S. thesis, Universidad de Chile, Santiago, Chile, 138 pp.
- Achurra, L. E., J. P. Lacassie, J. P. Le Roux, C. Marquardt, M. Belmar, J. Ruizdel-Solar, and S. E. Ishman. 2009. Manganese nodules in the Miocene Bahía Inglesa Formation, north-central Chile: Petrography, geochemistry, genesis and palaeoceanographic significance. *Sedimentary Geology* 217:128–139.
- Avery, G., and R. G. Klein. 2011. Review of fossil phocid and otariid seals from the southern and western coasts of South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 66:14–24.
- Arnason, U., A. Gullberg, A. Janke, M. Kullberg, N. Lehman, E. A. Petrov, and R. Väinölä. 2006. Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41:345–354.
- Badgley, C. E., J. C. Barry, M. E. Morgan, S. V. Nelson, A. K. Behrensmeyer, T. E. Cerling, and D. Pilbeam. 2008. Ecological changes in Miocene mammalian record show impact of prolonged climatic forcing. *Proceedings of the National Academy of Science* 105: 12145–12149.
- Barnes, L. G. 1977. Outline of eastern North Pacific fossil cetacean assemblages. *Systematic Zoology* 25:321–343.
- Berta, A. 2009. Pinnipedia, Overview; pp. 878-885 in W. F. Perrin, B. Wursig, and J. G. M. Thewissen (eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*, Second edition, Academic Press, San Diego, California.
- Berta, A., and T. A. Deméré. 1986. *Callorhinus gilmorei* n. sp., (Carnivora: Otariidae) from the San Diego Formation (Blancan) and its implications for otariid phylogeny. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 21:111–126.
- Berta, A., and C. E. Ray. 1990. Skeletal morphology and locomotor capabilities of the archaic pinniped *Enaliarctos mealsi*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10:141–157.
- Berta, A., and A. R. Wyss. 1994. Pinniped phylogeny; pp. 33-56 in A. Berta and T. A. Deméré (eds.), *Contributions in marine mammal paleontology honoring Frank C. Whitmore Jr.*, San Diego, *Proceedings of San Diego Society of Natural History* 29.
- Berta, A., and M. Churchill. 2011. Pinniped taxonomy: review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Review* 15:1–19.

- Badgley, C., and P. D. Gingerich. 1988. Sampling and faunal turnover in early Eocene mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 63:141–157.
- Boessenecker, R. W. 2011. New records of the fur seal *Callorhinus* (Carnivora: Otariidae) from the Plio-Pleistocene Rio Dell Formation of Northern California and comments on otariid dental evolution. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:454–467.
- Bryant, H. 1996. Explicitness, stability, and universality in the phylogenetic definition and usage of taxon names: A case study of the phylogenetic taxonomy of the Carnivora (Mammalia). *Systematic Biology* 45:174–189.
- Cappetta, H. 1987. Chondrichthyes II, Mesozoic, and Cenozoic Elasmobranchii. In Schultze, H.-P. (eds.). *Handbook of Paleoichthyology, Volume 3B*, Gustav Fischer Verlag, 193 pp.
- Cione, A. L., J. A. Mennucci, F. Santalucita, and C. Acosta Hospitaleche. 2007. Local extinction of sharks of genus *Carcharias* Rafinesque, 1810 (Elasmobranchii, Odontaspidae) in the eastern Pacific Ocean. *Revista Geológica de Chile* 34:139–145.
- Cozzuol, M. A. 1996. The record of the aquatic mammals in southern South America; pp 321–342 in G. Arratia (ed.), *Contributions from Southern South America to Vertebrate Paleontology*. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, reihe A, 30*. Verlag Dr. Fiedrich Pfeil, Munich, 340 pp.
- Cozzuol, M. A. 2001. A 'northern' seal from the Miocene of Argentina: implications for phocid phylogeny and biogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:415–421.
- Davies, J. L. 1958. The Pinnipedia: an essay in zoogeography. *Geographical Reviews* 48:474–493.
- Davis 1964. The Giant Panda. A morphological study of evolutionary mechanism. *Fieldiana: Zoology Memoirs* 3:1–334.
- Deméré, T. A. and A. Berta. 2005. New skeletal material of *Thalassoleon* (Otariidae:Pinnipedia) from the late Miocene-Early Pliocene (Hemphillian) of California. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45:379–411.
- Deméré, T. A., A. Berta, and P. J. Adam. 2003. Pinnipedimorph evolutionary biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 13:32–76.
- Deméré, T. A. 1994. Phylogenetic systematics of the family Odobenidae (Mammalia: Carnivora), with descriptions of new species from the Pliocene of California and a review of marine mammalian paleofaunas of the world. Ph.D. dissertation. University of California, Los Angeles, California, 410 pp.
- Drehmer, C. J., and A. M. Ribeiro. 1998. A temporal bone of an Otariidae (Mammalia, Pinnipedia) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências* 3:39–44.
- Encinas, A., K. L. Finger, S. N. Nielsen, A. Lavenu, L. A. Buatois, D. E. Peterson, and J. P. Le Roux. 2008. Rapid and major coastal subsidence during the late Miocene in south-central Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 25:157–175.

- English, A. W. 1977. Structural correlates of forelimbs function in fur seals and sea lions. *Journal of Morphology* 151:325–352.
- Fulton, T. L., and C. Strobeck. 2010. Multiple fossil calibrations, nuclear loci and mitochondrial genomes provide new insight into biogeography and divergence timing for true seals (Phocidae, Pinnipedia). *Journal of Biogeography* 37:814–829.
- Gibbard, P. L., M. J. Head, and M. J. C. Walker. 2010. Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma. *Journal of Quaternary Science* 25:96–102.
- Godoy, E., C. Marquardt, and N. Blanco. 2003. Carta Caldera, Región de Atacama. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Serie Geología Básica No.76, 38 pp.
- Gray, J. E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository* 15:296–310.
- Gray, J. E. 1825. An outline of an attempt at the disposition of Mammalia into tribes and families with a list of genera apparently appertaining to each tribe. *Annals Philosophy* 10:337–344.
- Guzmán, N., C. Marquardt, L. Ortlieb, and D. Frassinetti. 2000. La malacofauna neógena y cuaternaria del área de Caldera (27°-28°S): especies y rangos bioestratigráficos. *Actas del IX Congreso Geológico Chileno* 1:476–481.
- Howell, A. B. 1930. Aquatic mammals. Their adaptations to life in the water. Charles C. Thomas Publisher, Springfield, Illinois, 338pp.
- Ibaraki, M. 1995. Neogene chronostratigraphy of biosiliceous sediments on the Pacific coast of South America based on planctonic foraminifera. *Reports of the Faculty of Science, Shizuoka University* 29:63–71.
- Illiger, J. K. W. 1811. *Prodromus Systematis Mammalium et Avium Additis Terminis Zoographicis Utriusque Classis, Eorumque Versione Germanica*. C. Salfeld, Berolini, Germany, xviii, 302 pp.
- Jefferson, T.A., S. Leatherwood, and M.A. Webber. 1993. *FAO Species Identification Guide. Marine Mammals of the World*; pp. 286–295.
- Jernvall, J., and M. Fortelius. 2004. Maintenance of trophic structure in fossil mammal communities: site occupancy and taxon resilience. *American Naturalist* 164:614–624.
- King, J. 1983. The Ohope skull—a new species of Pleistocene sea lion from New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 17:105–120.
- Koretsky, I. A., and L. G. Barnes. 2006. Pinniped evolutionary history and paleobiogeography; pp. 143–153 in Z. Csiki (ed.), *Mesozoic and Cenozoic Vertebrates and Paleoenvironments: Tributes to the Career of Professor Dan Grigorescu*. Ed. Ars Docendi, Bucharest.
- Landini, W. 1977. Revisione degli "Ittiodontoliti pliocenici" della collezione Lawley. *Palaeontologica Italica* 70:92–134.
- Le Roux, J., C. Gomez, C. Venegas, J. Fenner, H. Middleton, M. Marchant, B. Buchbinder, D. Frassinetti, C. Marquardt, and K. Gregorywodzicki. 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.
- Marquardt, C., A. Lavenu, L. Ortlieb, E. Godoy, and D. Comte. 2004. Coastal neotectonics in Southern Central Andes: uplift and deformation of marine terraces in Northern Chile (27°S). *Tectonophysics* 394:193–219.
- Marquardt, C., A. Lavenu, and L. Ortlieb. 2000. Neotectónica costera en el área de Caldera (27°-28°S), Norte de Chile. *Actas IX Congreso Geológico Chileno y Simposio Internacional N°2* 2:588–592.
- Muizon, C. de. 1978. *Arctocephalus (Hydrarctos) lomasiensis*, subgen, nov. et nov. sp. un nouvel Otariidae du Mio-Pliocène de Sacaco (Pérou). *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 7:169–188.
- Muizon, C. de. 1981. Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Première partie: Deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène de Sud-Sacaco. *Travaux de l'Institut Français d'Études Andines*, 22:1–161.
- Muizon, C. de, and M. Bond. 1982. Le Phocidae (Mammalia) de la Formation Paraná (Entre Ríos, Argentine). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4ème SÉRIE, section C*, 4:165–207.
- Muizon, C. de, and T. DeVries. 1985. Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau* 74:547–563.
- Muizon, C. de. and D. P. Domning. 1985. The first records of fossil sirenians in the southeastern Pacific Ocean. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4ème SÉRIE, section C*, 3:189–213.
- Muizon, C. de. and Q. B. Hendey. 1980. Late Tertiary seals of the South Atlantic Ocean. *Annals of the South African Museum* 82:91–128.
- Oliveira, E. V., and C. J. Drehmer. 1997. Sobre algunos restos de Pinnipedia-Otariidae (Mammalia, Carnivora) do Quaternário do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências* 2:19–22.
- Olson, S. L. 1983. Fossil seabirds and changing marine environments in the Late Tertiary of South Africa. *South African Journal of Science* 79:399–402.
- Ovalle, I. M. 2011. Persistencia de la tradición pescadora recolectora en la costa de Arica: Identificación de rasgos culturales y discusión sobre su alcance en el contexto de las poblaciones agrícolas tempranas. *Revista de Antropología Chilena* 43:469–485.
- Pérez García, M. I. 2003. Osteología comparada del esqueleto postcraneano de dos géneros de Otariidae del Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, Segunda Época*, 14:1–16.
- Perón, F. 1816. Histoire de l'éléphant marin, ou phoque a trompe [*Phoca proboscidae* N.]: pêches des Anglois aux Terres Australes; pp. 32–66 in *Voyage de découvertes aux Terres Australes, exécuté sur les Corvettes le Géographe, le Naturaliste, et la Goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804. vol. 2.*

- Piérard, J. 1971. Osteology and myology of the Weddell seal *Leptonychotes weddelli* (Lesson, 1826). Antarctic Pinnipedia. Antarctic Research Series 18:53-108.
- Quezada, I., G. González, T. Dunai, A. Jensen, and J. Juez. 2007. Alzamiento litoral Pleistoceno del norte de Chile: edades 21Ne de la terraza costera más alta del área de Caldera-Bahía Inglesa. Revista Geológica de Chile 34:8-96.
- Quiroz, D., and M. Sánchez. 2004. Poblamientos iniciales en la costa septentrional de la Araucanía (6500- 2000 a.p.). Chungará 36:289-302.
- Raia, P., F. Passaro, D. Fulgione, and F. Carotenuto. 2012. Habitat tracking, stasis and survival in Neogene large mammals. Biology Letters 8:64-66.
- Repenning, C. A., C. E. Ray, and D. Grigorescu. 1979. Pinniped biogeography; pp. 357-369 in J. Gray, and A. J. Boucot (eds.), Historical Biogeography, Plate Tectonics, and the Changing Environment. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon.
- Rick, T. C. and J. M. Erlandson (eds.). 2008. Human Impacts on Ancient Marine Ecosystems: A Global Perspective. University of California Press, Berkeley, 319 pp.
- Rodrigues, P., F. Prevosti, J. Ferigolo, and A. Ribeiro. 2004. Novos materiais de Carnívora para o Pleistoceno do estado do Rio Grande Do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia 7:77-86.
- Royo, M. A. 1985. Un aporte al conocimiento del Terciario marino: Formación Bahía Inglesa. Actas IV Congreso Geológico Chileno 1:514-533.
- Sanfelice, D., and J. Ferigolo. 2008. Estudio comparativo entre os sín-crânios de *Otaria byronia* and *Arctocephalus australis* (Pinnipedia, Otariidae). Série Zoologia, Iheringia 98:5-16.
- Sepúlveda, M., D. Oliva, A. Urrea, M. J. Pérez-Álvarez, R. Moraga, D. Schrader, P. Inostroza, A. Melo, and W. Sielfeld. 2011. Distribución y abundancia del lobo marino común *Otaria flavescens* (Carnívora: Otariidae) en la costa de Chile central. Revista Chilena de Historia Natural 84:97-106.
- Shaw, G. 1800. General Zoology or Systematic Natural History. G. Kearsley, London, 300pp.
- Shirihai, H., and B. Jarret. 2009. Whales, Dolphins and Seals. A Guide to the Marine Mammals of the World. A&C Black Publishers, London, 384 pp.
- Sielfeld, W. 1999. Estado del conocimiento sobre conservación y preservación de *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) y *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) en las costas de Chile. Estudios Oceanológicos 18:81-96.
- Suárez, M. E., and C. Marquardt. 2003. Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranquios del Mesozoico y Cenozoico de Chile y comentarios sobre su valor cronoestratigráfico. In Actas del 10º Congreso Geológico Chileno, Sesión temática 3, CD-ROM.
- Standen, V. G., C. M. Santoro, and B. Arriaza. 2004. Síntesis y propuestas para el Período Arcaico en la costa del extremo Norte de Chile. Chungará 36:201-212.

- Tsuchi, R., T. Shuto, T. Takayama, A. Fujiyoshi, I. Koizumi, M. Ibaraki, and P.R. Martinez. 1988. Fundamental data on Cenozoic biostratigraphy of Chile; pp. 71–95 in: R. Tsuchi (eds.). Reports of Andean Studies, Shizuoka University-Trans-Pacific Correlation of Cenozoic Geohistory 2. Shizuoka: Kofune Printing.
- Valenzuela, A., C. S. Gutstein, and D. Rubilar-Rogers. 2009. Nuevos materiales fósiles referidos a *Acrophoca* Muizon y *Piscophoca* Muizon (Pinnipedia: Phocidae) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa, Chile. Libro de Resúmenes XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, pp. 61–62
- Valenzuela-Toro, A., C. S. Gutstein, and M. A. Cozzuol. 2010a. A new true seal morphotype (Phocidae, Carnivora) from Bahía Inglesa Formation, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(3, Supplement):180A.
- Valenzuela-Toro, A., C. S. Gutstein, and M. Suárez. 2010b. Registro fósil de Pinnipedia en Chile. Libro de Resúmenes II Simposio de Paleontología en Chile: p. 64.
- Varas-Malca, R. M., and A. Valenzuela-Toro. 2011. A basal monachine seal from the Middle Miocene of the Pisco Formation, Peru. Libro de Resúmenes IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, pp 378.
- Walsh, S. 1998. Fossil datum terms, paleobiological event terms, paleostratigraphy, chronostratigraphy, and the definition of land-mammal "age" boundaries. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18:150-179.
- Walsh, S. A., and D. Naish. 2002. Fossil seals from Late Neogene deposits in South America: A new pinniped (Carnivora, Mammalia) assemblage from Chile. *Palaeontology* 45:821–842.
- Walsh, S. A. and D. M. Martill. 2006. A possible earthquake-triggered megaboulder slide in a Chilean Mio-Pliocene marine sequence: evidence for rapid uplift and bonebed genesis. *Journal of the Geological Society* 163:697–705.
- Walsh, S., and M. Suárez. 2006. New penguin remains from the Pliocene of northern Chile. *Historical Biology* 18:115–126.
- Wyss, A. R. 1988. On 'retrogression' in the evolution of the Phocinae and phylogenetic affinities of the monk seals. *American Museum Novitates* 2924:1–38.

FIGURE CAPTION

FIGURE 1. Map showing fossiliferous outcrops of the Bahía Inglesa Formation in the Atacama Region. The Estratos de Caldera overlies the Bahía Inglesa Formation at Cerro Ballena. [column width]

FIGURE 2. Phociid astragali from the Bahía Inglesa Formation. Both astragali are incomplete y missing the calcaneous process. **A-B**, incomplete right astragalus of Phocidae *indet.* (SGO.PV.21172) in dorsal (**A**), y plantar (**B**) view. **C-D**, incomplete right astragalus of Phocidae *indet.* (SGO.PV.21173) in dorsal (**C**), y plantar (**D**) views. Scale bar equals 1 cm. [2/3 of a whole page width]

FIGURE 3. Postcranial remains of Otariidae. **A-B**, left scapula of Otariidae *indet.* (MPC15502) in medial (**A**) y lateral (**B**) views. **C-D**, left radius of Otariidae *indet.* (MPC15503) in lateral (**C**) y medial (**D**) view. Scale bar equals 10 cm. [column width]

FIGURE 4. Mandibularremains of *Otaria flavescens*. **A-C**, left dentary of cf. *Otaria flavescens* (MPC15500) in lateral (**A**), medial (**B**) y dorsal (**C**) views. **D-E**, right dentary of cf. *Otaria flavescens* (MPC15501) in medial (**D**) y lateral (**E**) views. Scale bar equals 10 cm. [2/3 of a whole page width]

FIGURE 5. Map showing the occurrences of fossil pinnipeds in South America. [column width]

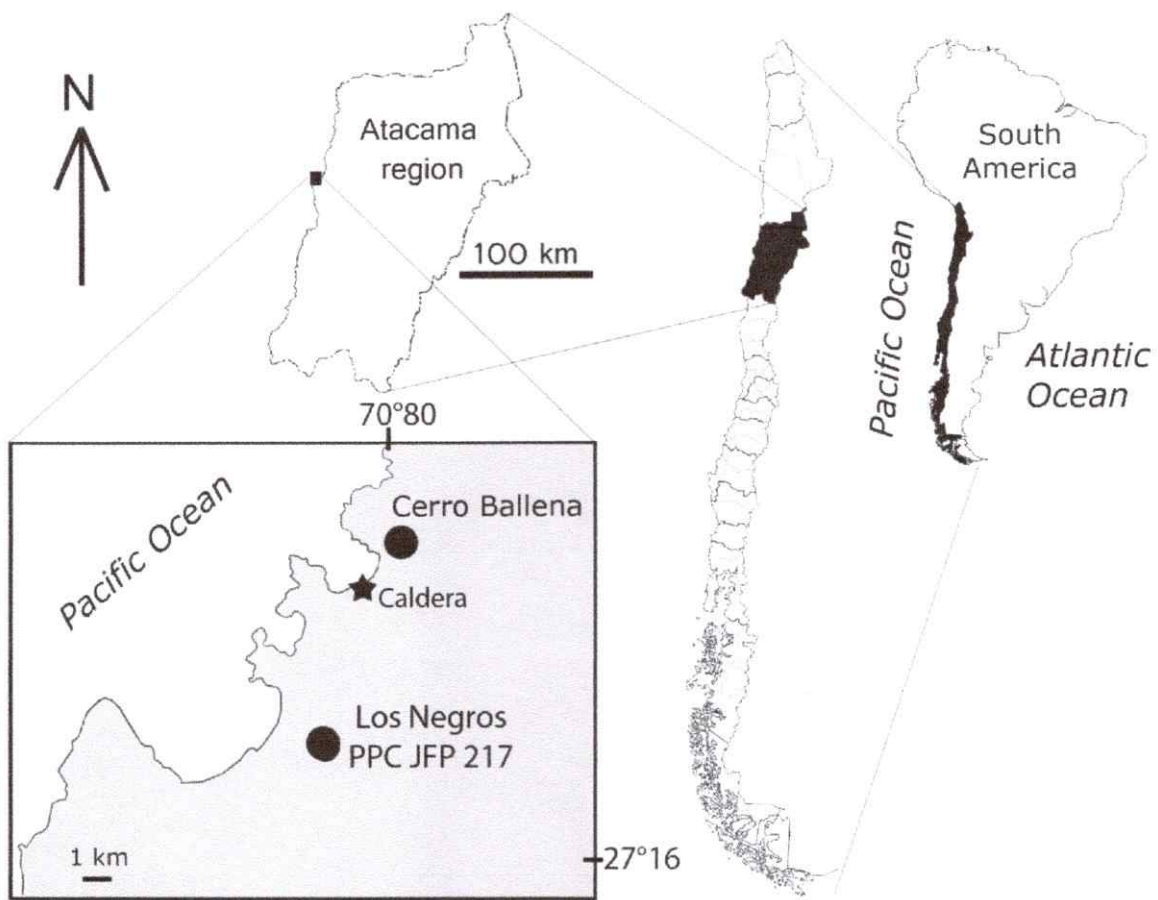


Figure 1.

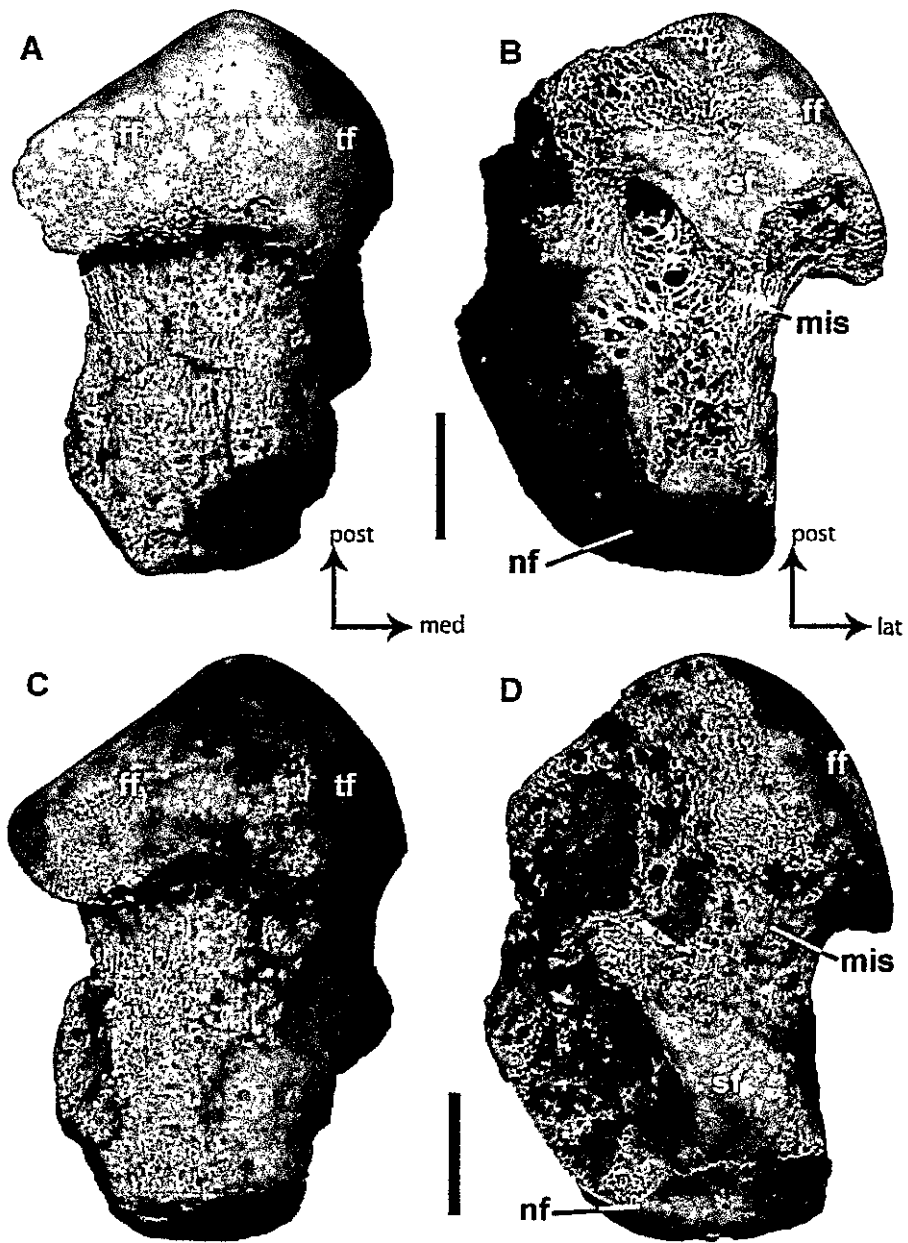


Figure 2.

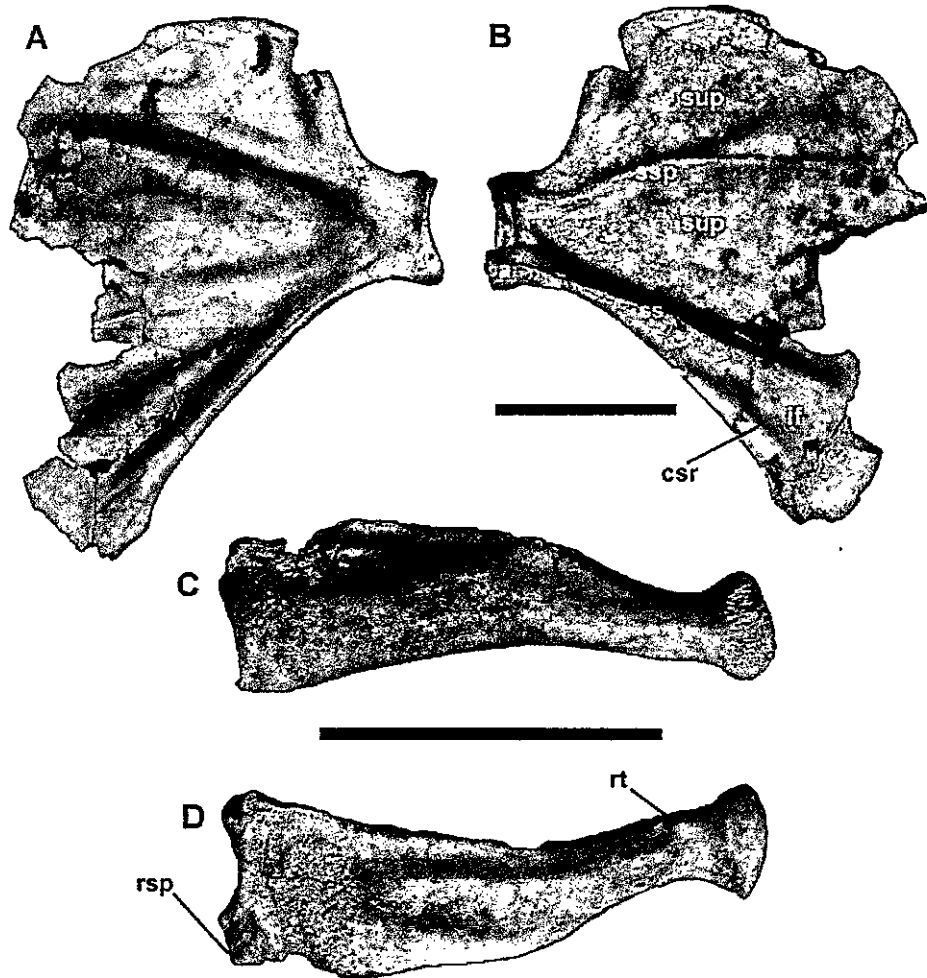


Figure 3.

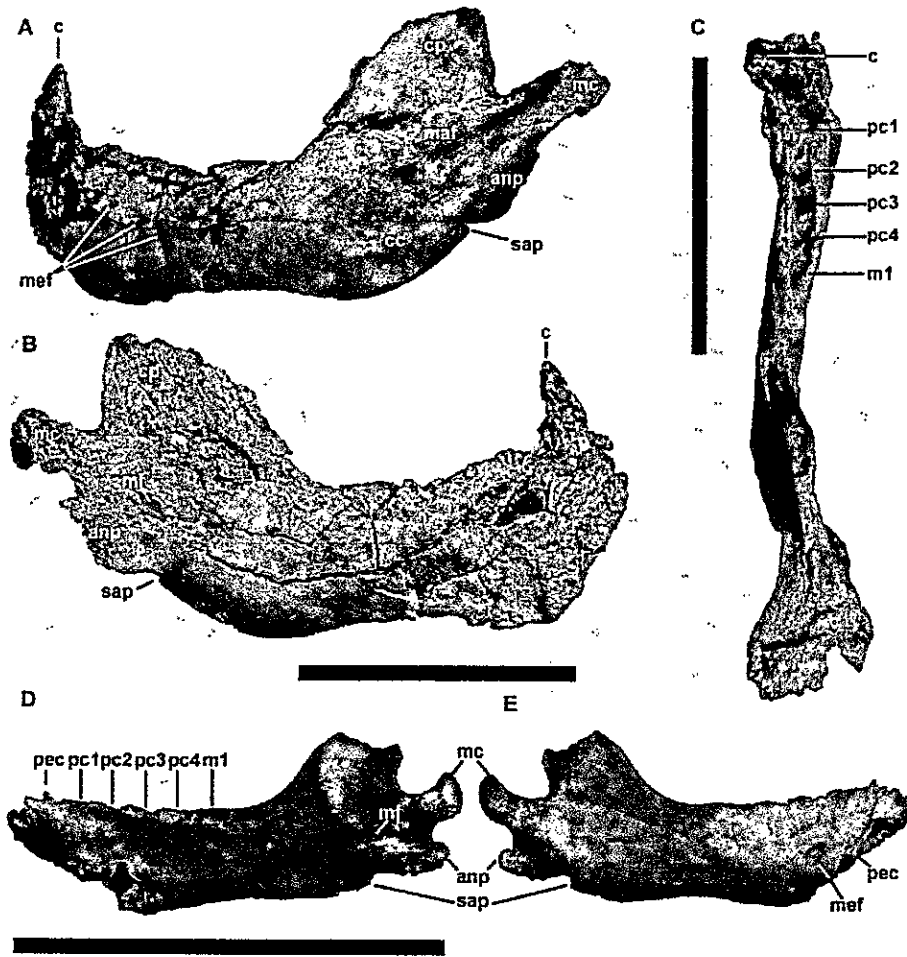


Figure 4.

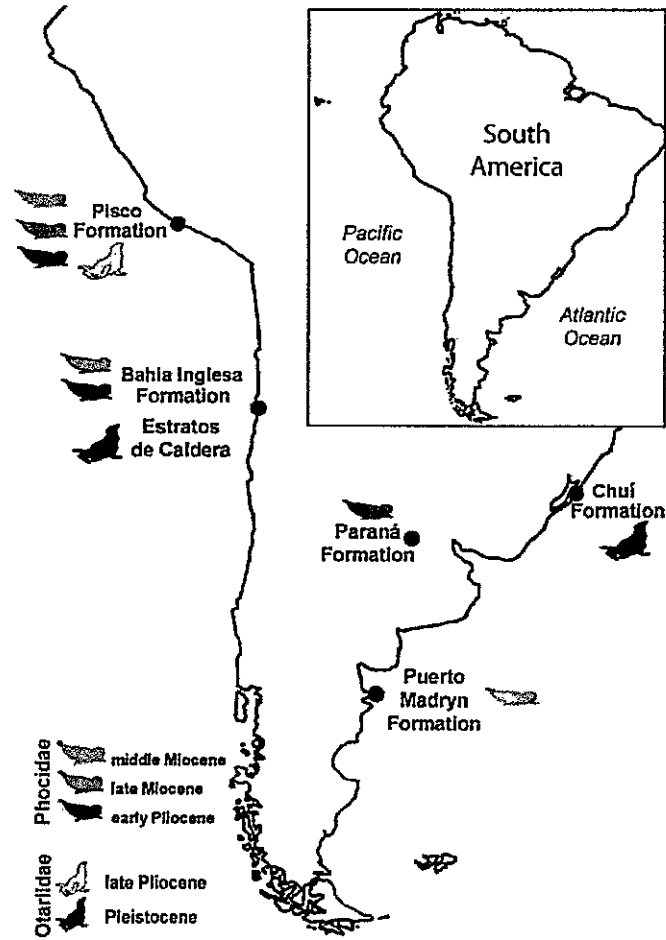


Figure 5.

VI. CAPÍTULO 2

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE LOS PHOCIDAE DEL NEÓGENO DE LA FORMACIÓN BAHÍA INGLESA REVELA MAYOR DIVERSIDAD SIMPÁTRICA CONOCIDA PARA LA FAMILIA

VI.1. Introducción

Dentro del impresionante registro de vertebrados de la Formación Bahía Inglesa (Walsh y Hume, 2001; Walsh y Naish, 2002; Suárez y col., 2004; Walsh y Suárez, 2005; Sallaberry y col., 2007; Walsh y Suárez, 2006; Gutstein y col., 2009; Valenzuela-Toro y col., 2013; Pyenson y col., 2014; Paulina y col., 2014), en las publicaciones científicas, el registro fósil de pinnípedos consiste apenas de unos pocos restos fragmentarios de la familia Phocidae. Walsh y Naish (2002), reportaron por primera vez la presencia de restos aislados pertenecientes a los géneros *Acrophoca* y *Piscophoca*. Dichos géneros fueron descritos por Muizon (1981), para la localidad Sud-Sacaco, en Formación Pisco, Perú. De esta forma, el reporte de Walsh y Naish constituye el primer registro de ambos grupos fuera de Perú, ampliando en más de 2000 kilómetros su rango de extensión geográfica hacia el sur.

Los materiales reportados por Walsh y Naish en 2002, corresponden esencialmente a restos craneales y postcraneales aislados provenientes de la capa basal del nivel fosfático. Y, a pesar de lo fragmentario del material, estos presentan (en palabras de los autores) "significativas diferencias" respecto de las dos especies descritas en Perú, por lo que "probablemente representan nuevas especies". Adicionalmente, los autores mencionan que los restos

postcraneales “son morfológicamente intermediarios entre los fócidos Phocini y Lobodontini¹”.

En 2009, Valenzuela y col. reportaron preliminarmente el hallazgo de nuevos restos de fócidos fósiles provenientes de Formación Bahía Inglesa, los cuales fueron referidos igualmente al género *Acrophoca* y *Piscophoca*, evidenciando igualmente la existencia de ciertas variaciones morfológicas entre los materiales reportados y los descritos originalmente en Perú (Valenzuela y col. 2009).

Posteriormente, Valenzuela-Toro y col. (2010) reportaron el descubrimiento de un dentario derecho con peculiares características que la hacen claramente distinguible de los géneros *Acrophoca* y *Piscophoca*, esto es, un proceso coronoide extremadamente elevado y amplio, fosa masetérica conspicua y profunda y vista dorsal sinuosa. Sin embargo, dada la naturaleza aislada y la ausencia de dentición, los autores la refieren como un nuevo morfotipo a la espera de nuevos hallazgos que pudiesen reafirmar su identidad taxonómica.

Considerando estos antecedentes, en el presente capítulo se caracterizan morfológicamente (descripción, comparación y morfometría) los materiales sincraneales (dentarios) y postcraneales de Phocidae depositados en la colección de vertebrados fósiles del Museo Nacional de Historia Natural

¹ Phocini se refiere a una tribu de fócidos del Hemisferio Norte. Lobodontini se refiere a una tribu de fócidos, consistente en cuatro especies incluidas en cuatro géneros: *Lobodon carinophagus* (foca cangrejera), *Hydrurga leptonyx* (foca leopardo), *Leptonychotes weddelli* (foca de weddell) y *Ommatophoca rossii* (foca de Ross).

de Santiago, siendo éste el primer trabajo exhaustivo de este tipo realizado para fósidos de la Formación Bahía Inglesa.

La elección de los materiales acá referidos, está basada en el valor diagnóstico de éstos. De esta forma, se privilegió la descripción de dentarios, en especial de aquellos con dentición.

VI.2. Materiales y métodos

VI.2.1. Descripciones morfológicas

En esta parte del estudio, se utilizó como base la colección de fósidos fósiles del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (MNHN; ver lista de materiales en Tabla 1 en Apéndice), provenientes de diferentes niveles de las localidades Mina Fosforita, El Morro, Los Negros, Cerro Ballena y Norte Bahía de Caldera de Formación Bahía Inglesa.

En las comparaciones anatómicas se utilizó material físico y fotográfico de diversas especies de fósidos fósiles y actuales, depositados en la colección de zoología del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Natural History Museum of Los Angeles (USA), San Diego Natural History Museum (USA), Smithsonian Institution (USA), Muséum National d'Histoire Naturelle (Francia) y Museo de Historia Natural "Javier Prado" de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Perú); ver Tabla 2 en Apéndice). La terminología de las descripciones anatómicas fueron basadas en Howell (1930), Muizon (1981), y Mead y Fordyce (2009).

VI.2.2. Morfometría.

En el estudio morfométrico se utilizó ramas dentarias de 9 taxa de fósidos (fósiles y modernos; ver tabla 1 de Apéndice, incluyendo dos especímenes de Formación Bahía Inglesa: SGO.PV.1080c y SGO.PV.1049, ambos provenientes del nivel fosfático de la localidad de Mina Fosforita) completando un total de 79 especímenes. Solo se seleccionaron especímenes adultos y subadultos, lo cual fue discriminado a partir de la baja porosidad del hueso, tamaño relativo del dentario y del desgaste dental (si es que estaba disponible).

En cada uno de los dentarios se realizó una serie de 11 medidas, mediante la utilización de un calíper analógico marca Mitutoyo de 300 mm. Las medidas realizadas están basadas en Ericson y col. (1999), y se detallan a continuación (ver Fig. 1):

1. Longitud total del dentario, desde el punto medio del cóndilo el ápice del dentario.
2. Largo entre el punto medio del cóndilo articular y el borde posterior del canino.
3. Largo entre el proceso articular y el ápice del dentario.
4. Largo entre el proceso articular y el borde posterior del canino.

5. Distancia entre el foramen mandibular y el ápice del dentario.
6. Distancia entre el borde posterior del canino y el borde posterior del molar 1.
7. Distancia entre el borde anterior del premolar 1 y el borde posterior del molar 1.
8. Altura del proceso coronoide.
9. Ancho de la rama horizontal bajo el nivel del borde posterior del molar 1.
10. Ancho de la rama horizontal bajo el nivel del borde posterior del premolar 2.
11. Ancho del proceso condilar del dentario.

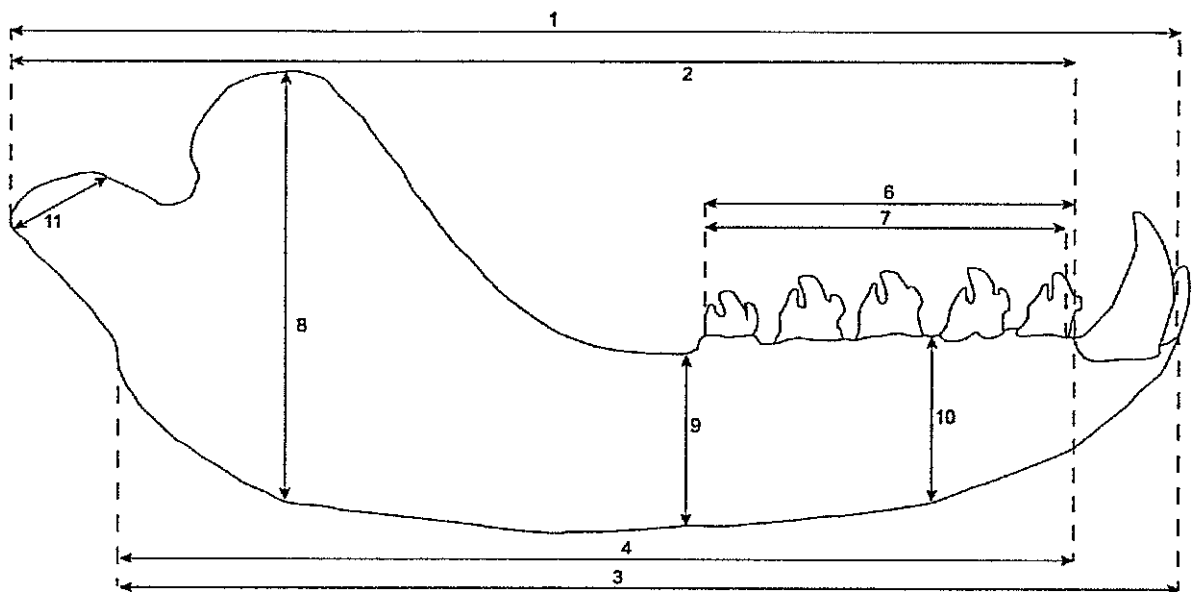


Figura 1. Esquema con las medidas realizadas para el análisis morfométrico, utilizando un dentario derecho de *Hydrurga leptonyx* como modelo. La medida 5 (distancia entre el foramen mandibular y el ápice del dentario) no se muestra ya que este se localiza en vista medial.

Con el propósito de eliminar el efecto del tamaño en las ramas dentarias estudiadas, se estandarizó cada una de las medidas resultantes dividiéndola por el valor de la medida 1 (Longitud total del dentario).

Las medidas resultantes fueron sometidas a un análisis de componentes principales, a partir del cual se obtuvo un nuevo conjunto de variables que son una combinación lineal de las variables originales, no correlacionadas entre sí. El análisis de componentes principales (PCA) y de MANOVA/CVA fue realizado en el software gratuito PAST version 2.17c (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>; Hammer y col. 2001).

Sobre los dos primeros componentes principales se realizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA por su sigla en inglés). Se consideró una hipótesis nula (H_0)= No existen diferencias significativas en la forma del dentario entre los diferentes grupos y una hipótesis alternativa (H_1)= Existen diferencias significativas entre los grupos.

El análisis de varianza canónica (CVA) produce un gráfico de dispersión (*biplot*) de los diferentes especímenes a lo largo de los dos primeros ejes canónicos, produciendo la separación máxima y la segunda separación máxima entre todos los grupos (Hammer y col. 2001).

La determinación de la variación dentro de los grupos se realizó por medio de un análisis de clasificación, incluyendo un análisis de Jackknife, con el propósito de comprobar la solidez de las clasificaciones y asignaciones.

Finalmente, y a partir de las medidas que ejercieron un mayor efecto sobre la diferenciación de los grupos, se realizó un análisis bivariado de dichas medidas estandarizadas por el largo del dentario (medida 2), con el propósito de visualizar el tipo de relación que se genera entre ellas en los diferentes taxa.

VI.3. Resultados

VI.3.1. Caracterización morfológica de los Phocidae fósiles de la Formación Bahía Inglesa.

ACROPHOCA MUIZON, 1981

Diagnosis enmendada—*Acrophoca* difiere de otros fócidos en presencia de un rostro elongado; rama dentaria recta en vista dorsal, con el margen ventral plano; nasales largos y finos; labio del mastoide desarrollado recubriendo el borde posterior de la bula timpánica; vértebras cervicales largas; húmero con proceso epicondilar poco desarrollado y sin foramen entepicondilar; tibia y fibula fusionadas en el extremo proximal; metapodios mas cortos que los de *Piscophoca* y semejantes a los de *Homiphoca*.

ACROPHOCA LONGIROSTRIS MUIZON, 1981

(Figura 2)

Diagnosis enmendada—*Acrophoca longirostris* difiere de otras formas de *Acrophoca* por la presencia de un hocico extremadamente elongado; amplios diastemas entre los dientes; rama dentaria elongada con una distancia larga entre el extremo posterior de m1 y el inicio del proceso coronoide (equivalente a la longitud comprendida entre p4 y m1), ángulo del proceso coronoide igual o mayor a 150°; m1 y p4 con protocónido alto, triangular con un ápice aguzado y posteriormente orientado, paracónido pequeño, metacónido transversalmente elongado con borde distal con pequeñas crestas, cingúlido² poco desarrollado o ausente.

Material referido—SGO.PV.22110, rama dentaria derecha incompleta.

Procedencia—Nivel fosfático de la localidad de Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa.

Descripción y comparación—SGO.PV.22110 tiene un perfil alargado y recto en su margen ventral. La porción posterior, incluyendo el proceso coronoide, el proceso articular y el cóndilo mandibular no se encuentran preservados. La base del proceso coronoide es amplia y su margen anterior intercepta con la rama horizontal formando un ángulo de 150°. La superficie lateral del dentario se encuentra recubierta de sedimento. El molar 1 es anteroposteriormente amplio y presenta un protocónido (=cúspide principal) alto y triangular, con su ápice dirigido posteriormente. El paracónido (=cúspide

² Nomenclatura de acuerdo a Duque-Osorio y col. 2009. Tradicionalmente, también se utiliza el término *cingulum*.

accesoria anterior) de m1 es poco desarrollado y se localiza a media altura respecto del ápice del protocónido. El metacónido (=cúspide accesoria posterior) es desarrollado y está localizado medialmente del protocónido. Adicionalmente, un pequeño hipocónido está ubicado en la base del metacónido. El cingúlido es apenas distinguible. El protocónido de p4 está dañado, por lo que no se puede precisar su altura y la dirección de su ápice. No obstante se distingue la presencia de un paracónido y un paraconúlido desarrollados. Se reconoce un pequeño metacónido y un hipocónido. Al igual que en m1 el cingúlido es apenas distinguible. Se distingue un diastema de ~5 mm entre p4 y m1. La distancia entre el molar 1 y el punto de inicio del proceso coronoide es muy largo (~3 cm aproximadamente).

A pesar de lo incompleto del espécimen se distingue con claridad que SGO.PV.22110 tiene un aspecto extremadamente elongado y recto lo que junto a la presencia de un amplio alveolo entre p4 y m1 son características diagnósticas de *Acrophoca*. Adicionalmente, la presencia de un protocónido alto, triangular y puntiagudo en m1 es semejante a lo encontrado en el holotipo de *Acrophoca*. Por otro lado, SGO.PV.22110 exhibe un metacónido desarrollado, lo que difiere en cierta medida de dicho genero, sin embargo, esta diferencia pudiese ser atribuida a diversos factores, incluyendo dieta, ontogenia o variación intraespecífica. Adicionalmente el desarrollo apenas perceptible del cingúlido es otra característica diagnóstica de *Acrophoca*.

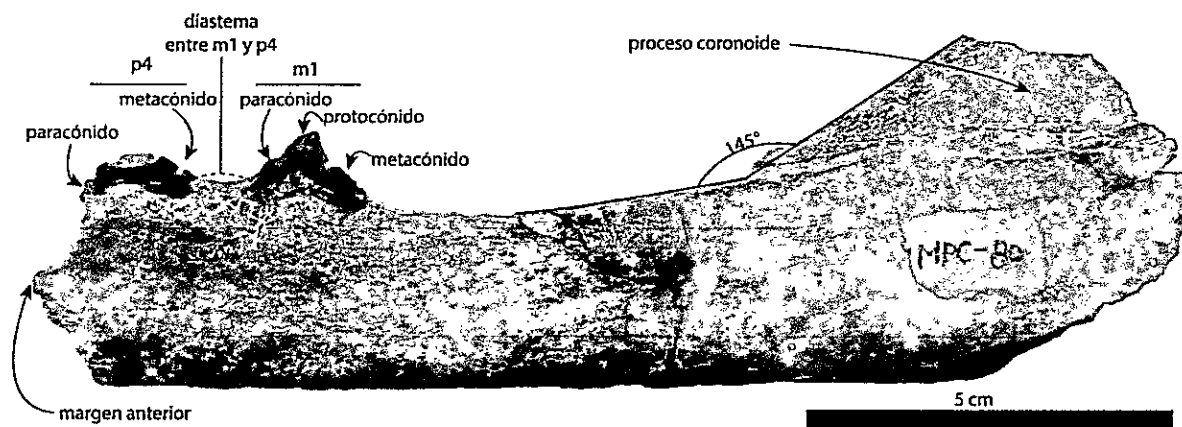


Figura 2. Vista lateral del dentario asignado a *Acrophoca longirostris* (SGO.PV.22110). Se observa la presencia de un amplio diastema entre p4 y m1, así como de la larga distancia entre la rama horizontal y el inicio del proceso coronoide.

ACROPHOCA Nueva Forma

(Figura 3)

Diagnosis—Forma de *Acrophoca* que difiere de *A. longirostris* en que el dentario posee una distancia entre m1 y la base del proceso coronoide corta, ángulo entre la rama horizontal y la rama vertical de 140°, presencia de diminutos espacios entre los dientes, los cuales son notoriamente menores a los de *A. longirostris*.

Material referido—SGO.PV.22109, rama dentaria izquierda incompleta.

Procedencia—Nivel fosfático de la localidad de Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa.

Descripción y comparación—SGO.PV.22109 es un dentario izquierdo incompleto. Tiene un aspecto general grácil y recto en vista dorsal. El proceso

coronoide no se encuentra preservado, sin embargo, su base sugiere que éste era relativamente bajo y posteriormente extendido. El margen anterior del proceso coronoide intercepta la rama horizontal formando un ángulo de 140°. El proceso articular está posteriormente dirigido y no forma ningún tipo de plataforma en la superficie medial ni lateral. El cóndilo mandibular se encuentra por encima del nivel de la rama horizontal y está lateralizado. La zona de la fosa de inserción de los músculos masetéricos está parcialmente recubierta de sedimento pero se logra apreciar que es amplia y profunda en la porción anterodorsal. Por otro lado, el extremo posteroventral del dentario es extendido otorgándole una forma cuadrada a esta zona. La porción anterior de la rama dentaria no se ha preservado. Dos premolares están preservados (p3 y p4), así como el alveolo de m1 (todos con raíz doble). El premolar 3 presenta un protocónido (=cúspide principal) con forma triangular, alto con un ápice afilado y levemente extendido anteroposteriormente. El paracónido (=cúspide accesoria anterior) se encuentra dañado. Adicionalmente, p3 posee un metacónido (=cúspide accesoria posterior) altamente desarrollado, ubicado a una altura media respecto del ápice del protocónido. No hay cingúlido en la superficie labial, pero existe uno pequeño en la superficie lingual. La superficie tanto labial como lingual del diente es lisa. El premolar 4 (p4) es ligeramente más amplio anteroposteriormente que p3, el protocónido está dañado pero se proyecta que este es amplio, con forma triangular. El paracónido es bastante desarrollado y se observa un pequeño paraconúlido. El metacónido se encuentra incompleto pero es más amplio que lo observado en p3 y se distingue un pequeño

hipocónido situado en el extremo posterior por encima del cingúlido. Al igual que en p3, el cingúlido es poco desarrollado en la superficie lingual y ausente en la superficie labial. El alveolo de m1 es amplio, similar al de p4. Existen pequeños espacios (~2 mm) entre p3 y p4 y entre p4 y m1. El foramen mandibular está localizado ligeramente por sobre el nivel del proceso articular y está parcialmente recubierto de sedimento.

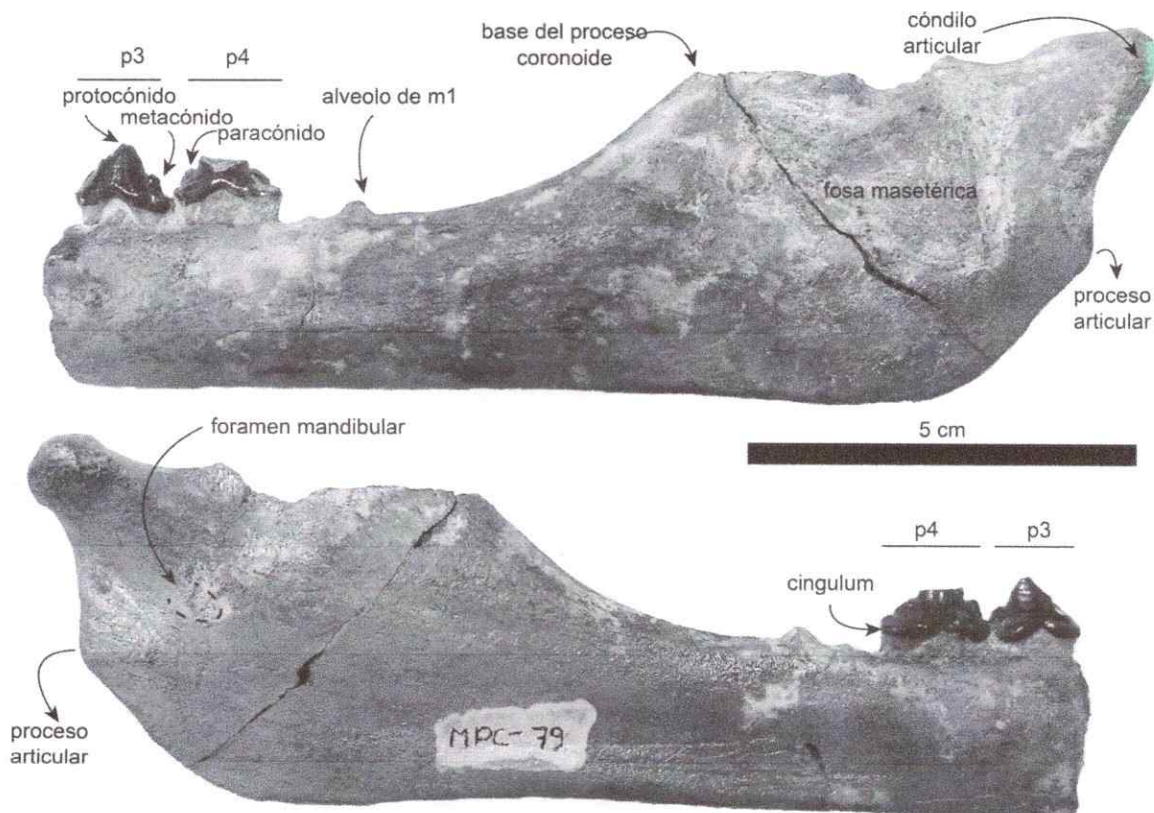


Figura 3. Vista lateral y medial (arriba y abajo, respectivamente) de SGO.PV.22109. Se observa la ausencia de amplios diastemas entre los dientes, menor distancia entre el alveolo de m1 y la base del proceso coronoide que lo exhibido por *A. longirostris*.

Así, SGO.PV.22109 presenta una forma general recta y alargada lo cual lo hace semejante a *Acrophoca longirostris* y diferente de los demás fócidos, incluyendo *Hydrurga*, *Ommatophoca*, *Mirounga*, *Leptonychotes* y *Lobodon*, que si bien exhiben un dentario relativamente elongado, la relativa robustez de estas especies difiere de SGO.PV.22109 y el material tipo de *Acrophoca*. Sin embargo, difiere de *A. longirostris* en la ausencia de amplios diastemas entre los dientes (ver Muizon, 1981) así como el ángulo entre el margen anterior del proceso coronoide y la rama horizontal del dentario (140° versus 150° en *A. longirostris*). Por otro lado, la distancia entre el borde posterior de m1 y el punto de inicio del proceso coronoide es notoriamente menor que la de *A. longirostris*. Si bien, los dientes se encuentran ligeramente espaciados entre sí, no se comparan con lo visto en *A. longirostris*. La anatomía dental es semejante a lo visto en *A. longirostris*, es decir, presencia de un protocónido amplio con forma triangular y un ápice alto y afilado, un paracónido ligeramente desarrollado y la presencia de un metacónido amplio.

Debido a la gran variación morfológica asociada a dimorfismo sexual exhibida en los pinnípedos, se observó la variación en dentarios en machos y hembras en un conjunto de especímenes de *Phoca vitulina* y *Mirounga angustirostris*, especies con bajo y alto dimorfismo sexual, respectivamente. En ambas especies se observó que la elongación de los diastemas no varía drásticamente en función asociado al sexo. Adicionalmente, se verificó que la morfología dentaria de los pinnípedos presenta variaciones importantes a través de la ontogenia (obs. pers.). Así, estadios tempranos de la ontogenia los

dentarios están asociados a una alta porosidad del proceso alveolar de la rama horizontal y de la epífisis del proceso condilar, el cual, en estadios muy tempranos puede estar ausente (obs. per.). Adicionalmente, las variaciones en la anatomía dental a lo largo de la ontogenia son bastante pronunciados, pasando de un estadios temprano caracterizado por dientes parcialmente emergidos del alveolo, a un estadio adulto caracterizado por desgaste de la corona de las cúspides, debido a los diversas fuentes de alimentación (ejemplo: conchas) o al desgaste debido a la fricción con la dentición superior. En este sentido, SGO.PV.22109 presenta baja porosidad alrededor de la rama horizontal, cúspides completamente emergidas y mínimo desgaste dental, lo cual es indicativo de un estadio subadulto-adulto temprano. De esta forma, consideramos que SGO.PV.22109 corresponde a una nueva forma incluida en el género *Acrophoca* y no corresponde a variación debido al sexo o a la edad del individuo.

HADROKIRUS AMSON Y MUIZON, 2013

Diagnosis— Cráneo elongado (pero menos que *Acrophoca longirostris*); dentición robusta; proceso alveolar de la maxila anteroventralmente orientado en la parte posterior de P1, formando un ángulo conspicuo en el nivel de P1; nasales fuertemente inclinados anteroventralmente; bulla timpánica extendida posteriormente pero no cubriendo totalmente el petroso; incipiente labio del mastoide aplanado contra la pared posterior de la bulla; foramen coclear

externo ausente; mandíbula robusta; atlas con una profunda fosa para el *m. rectus capitis dorsalis* y un ala oblicua con plano dorsal enfrentado dorsocaudalmente.

HADROKIRUS MARTINI AMSON Y MUIZON, 2013

(Figura 4)

Diagnosis enmendada—Fócido con dentario robusto con un proceso coronoide alto y amplio, fosa masetérica amplia y profunda, pero menor a *Piscophoca pacifica*, proceso articular prominente con el margen posterior posteroventralmente dirigido, con la superficie medial rugosa y anterodorsalmente dirigido, foramen mandibular dorsalmente dirigido, ausencia de diastemas entre los dientes, sínfisis corta alcanzando el nivel del alveolo de p2.

Material referido—SGO.PV.21107, rama dentaria izquierda casi completa.

Procedencia—Nivel sobreyacente a nivel fosfático de la localidad de El Morro, Formación Bahía Inglesa.

Descripción y comparación—SGO.PV.21107 está completamente preservado, con excepción de la porción medial del cóndilo y el extremo dorsal del proceso coronoide. La forma general de la rama dentaria es robusta y en vista dorsal tiene un aspecto sinuoso, con el extremo distal medialmente dirigido. La sínfisis es transversalmente ovalada, alcanzando en su extremo

posteroventral el nivel del alveolo de p2. La superficie articular de la sínfisis es rugosa. La tuberosidad genial es parcialmente desarrollada, localizándose en el extremo inmediatamente posterior del extremo posterior de la superficie de la sínfisis. En vista lateral, bajo el nivel de p1-p4 se observan 4 forámenes mentonianos de variado tamaño. La rama horizontal tiene un borde ventral recto. La rama vertical es alta y amplia (representando casi la mitad del largo total del dentario). El proceso coronoide es grande, anteroposteriormente amplio y delgado lateromedialmente. El margen anterior de la base del proceso coronoide forma un ángulo de 145° con la rama horizontal. La fosa masetérica es profunda y alargada anteroposteriormente y se encuentra inmediatamente bajo la fosa de inserción del temporalis la cual también es profunda. La superficie medial del proceso coronoide muestra una fosa ovalada que está ventralmente limitada por el foramen mandibular. El ápice del proceso coronoide está quebrado, pero se percibe que es redondeado. El borde posterior del proceso coronoide está posterodorsalmente dirigido formando una muesca mandibular en forma de "u". El cóndilo articular no preserva parte de su porción medial, y está lateralmente dirigido. El margen posterior del proceso articular está posteroventralmente dirigido, mientras que su superficie medial forma una una superficie rugosa anteriormente dirigida, localizada inmediatamente por debajo del foramen mandibular. El foramen mandibular está dorsalmente dirigido y se encuentra aproximadamente a un tercio de la altura máxima del proceso coronoide. SGO.PV.21107 preserva en perfecto estado los alveolos de c1, p1-p4 y m1. No se preservan los alveolos de los

incisivos. El alveolo de c1 es ligeramente ovalado y se ubica lateralmente respecto de la rama horizontal. El alveolo de p1 es simple y está suavemente posteriormente diagonalizado. Existe un espacio de aproximadamente 2 mm entre c1 y p1. El alveolo de p2 es doble, con el alveolo de la raíz posterior levemente lateralizado. El alveolo de p3, p4 y m1 tienen un tamaño similar y se encuentran horizontalmente alineados con la rama myibular. No existen diastemas entre los alveolos, con excepción de un espacio de ~2 mm entre p2 y p3. El espacio entre el borde posterior de m1 y el inicio del proceso coronoide es corto.

Considerando lo anterior, SGO.PV.21107 es un dentario relativamente grande con una morfología general robusta y sinuosa en vista dorsal, lo cual difiere de un perfil recto y angosto del dentario de *Acrophoca* y en cierta medida de *Hydrurga*. La forma y profundidad de la fosa masetérica (parcialmente preservada) del material chileno, difiere del dentario de *Piscophoca*, la cual es extremadamente profunda dividida en dos. A su vez, el tamaño y forma del proceso coronoide (e.g. alto, robusto, con un ápice redondeado), así como la lateralización del cóndilo articular, y la forma y dirección del proceso articular son claramente referibles al género *Hadrokirus*, siendo diferentes de *Acrophoca*. Basado en todo lo anterior, SGO.PV.21107 es indistinguible del material tipo de *Hadrokirus martini*.

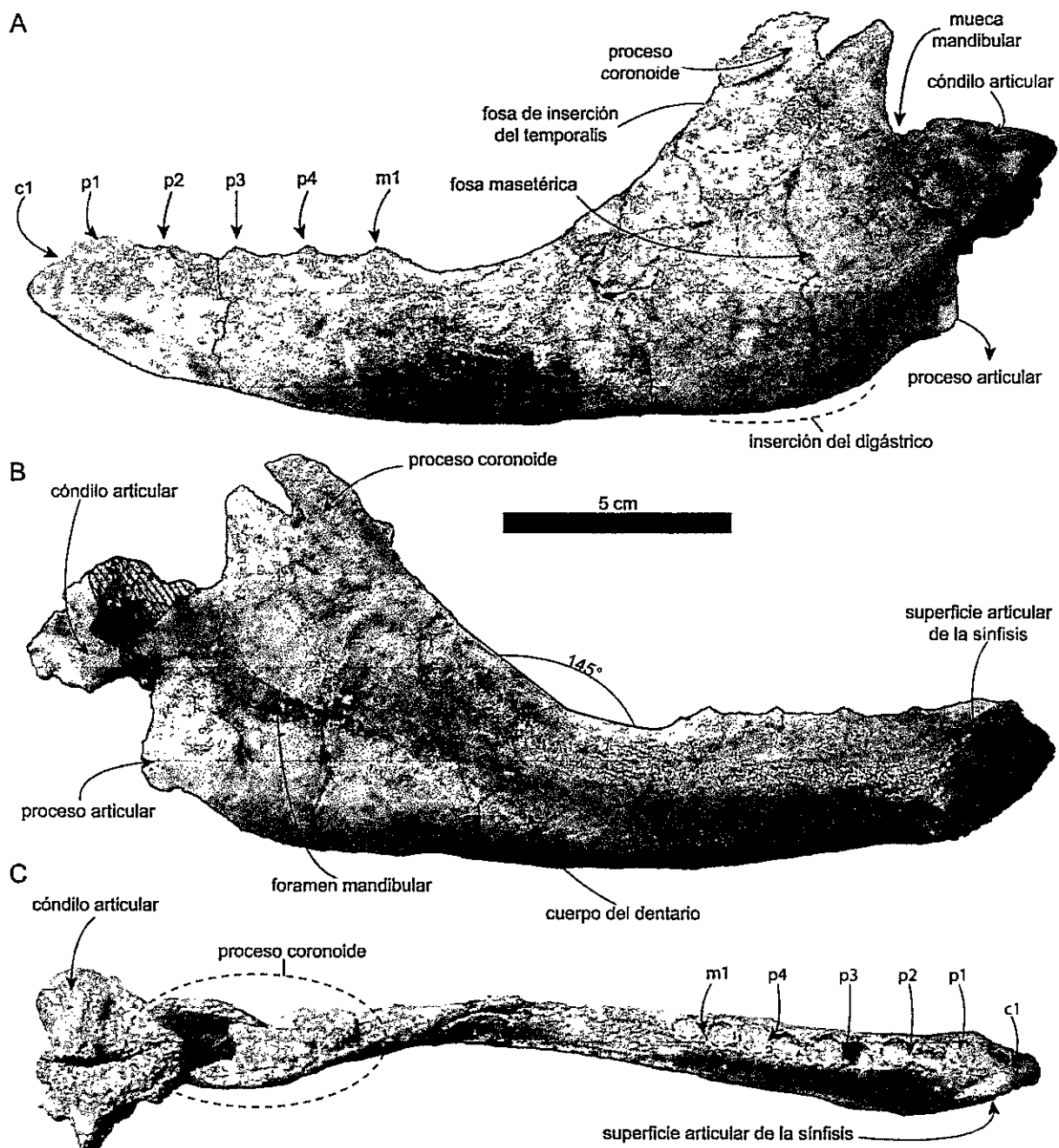


Figura 4. Vista de SGO.PV.21107 en Vista lateral (A), medial (B) y dorsal (C).

cf. *HADROKIRUS* sp.

Material referido—SGO.PV.22111, rama dentaria derecha parcialmente completa, cubierta de sedimento en su superficie medial; SGO.PV.22109, rama dentaria derecha parcialmente completa.

Procedencia—Nivel fosfático de la localidad de Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa.

Descripción y comparación—SGO.PV.22111 tiene un proceso coronoide alto y amplio, el cual representa casi la mitad de la longitud total del dentario, con parte de su superficie lateral cubierta de sedimento, sin embargo, el extremo posteroventral expuesto sugiere que la fosa masetérica es amplia y relativamente profunda. El cóndilo articular no se preserva. El proceso articular está incompleto pero su margen posterior está dorsoventralmente dirigido. El margen posteroventral del dentario es amplio otorgándole un aspecto más cuadrado al borde posterior del dentario. En vista dorsal, se aprecia una leve desviación lateral de la porción anterior. La dentición no se preserva con la excepción de parte de la porción ventral de la corona de m1. El alveolo de c1 es circular y está lateralmente dirigido. El alveolo de p1 es simple y circular. Los alveolos de p2 a p4 son dobles y no se aprecian diastemas. El margen ventral de la porción anterior está parcialmente cubierto de sedimento. Al menos cuatro forámenes mentonianos se localizan bajo el nivel de p1 y p2. El espacio entre el borde posterior y el inicio de la elevación del proceso coronoide es corto.

SGO.PV.22109 es un dentario derecho que no preserva el margen posterior del proceso coronoide, la zona de inserción masetérica, el cóndilo

articular y el proceso articular. El dentario se encuentra incluido en una matriz de conglomerado que impide la visualización de la superficie medial del espécimen. El proceso coronoide es alto y amplio, cuyo ápice es redondeado, con el margen posterior posterodorsalmente dirigida, que genera una muesca mandibular amplia con forma de "u". A pesar, de que la estructura del hueso no se ha preservado propiamente tal, se observa una impresión de la zona del cóndilo articular en la matriz fosfática. En ella, se observa que el cóndilo articular se eleva muy por encima de la rama horizontal, a un tercio del nivel del ápice del proceso coronoide. El proceso articular no se preserva completamente pero se infiere que su margen posterior es ligeramente dorsalizado. La zona del maseter, es amplia y relativamente profunda. El margen posteroventral del dentario no se preserva. El borde ventral de la rama horizontal es parcialmente recto, con excepción de la porción anterior, en la que se dorsaliza. Cuatro forámenes mentonianos se ubican bajo el nivel de c1 al p4. El alveolo de c1 es redondeado y lateralmente dirigido, mientras que el alveolo de p1 es pequeño y de raíz simple. Preserva la dentición de p2, p3 y m1, los cuales tienen raíz doble (incluyendo el alveolo de p4). La corona de p2 y p3 tiene un protocónido con su ápice redondeado, un paracónido y un metacónido desarrollado. m1 mantiene una estructura similar con un protocónido amplio y alto, con un ápice redondeado, sin embargo, el paracónido y un metacónido están menormente desarrollados. Adicionalmente, todos los dientes presentan una superficie labial y lingual con un aspecto rugoso. Un cingúlido es evidente tanto en la superficie labial y lingual. Adicionalmente se observa que una cresta que une el cingúlido

con el ápice del protocónido. No se observan alveolos entre los dientes. El espacio entre el borde posterior de m1 y el inicio del proceso coronoide es corto.

La forma general del SGO.PV.22111, así como la amplitud del proceso coronoide, ausencia de alveolos entre los dientes y la direccionalidad del proceso articular son indistinguibles de la anatomía dentaria de *Hadrokirus* y diferentes tanto de *Acrophoca* y *Piscophoca*. Sin embargo, el estado de preservación del material, que carece del proceso articular, cóndilo mandibular mantiene la superficie medial cubierta de sedimento, impide realizar una asignación más específica. Por otro lado, SGO.PV.21109 comparte con *Hadrokirus martini* un perfil robusto, con una rama vertical alta y amplia y un aspecto dorsal sinuoso, sin embargo, difiere del material tipo de *Hadrokirus* en la forma del ápice del proceso coronoide así como en la morfología de la dentición. En este sentido, *Hadrokirus* posee una dentición conservada entre los premolares consistente en un protocónido amplio y redondeado, un paracónido poco desarrollado y situado aproximadamente un tercio por debajo de la cúspide del protocónido y un metacónido también redondeado, localizado por debajo del nivel del paracónido, otorgándole al diente una apariencia diagonal, lo cual difiere de la dentición exhibida por SGO.PV.21109.

PHOCIDAE INDETERMINADO
GENERO Y ESPECIE INDETERMINADO

(Figura 5)



Material referido—SGO.PV.22108, dentario derecho incompleto.

Procedencia—Nivel fosfático de la localidad de Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa.

Descripción y comparación—SGO.PV.22108 consiste en la rama horizontal de un dentario derecho sin preservación de la dentición. Tanto la sección anterior como posterior no están preservados. El cuerpo del dentario tiene un borde ventral recto y corto. La superficie lateral exhibe 4 forámenes mentonianos dispersos bajo el nivel de p2 a p4. No existen diastemas entre los dientes. El alveolo de m1 es doble, anteroposteriormente alargado y tiene una orientación paralela a la rama horizontal. SGO.PV.22108 preserva p2, p3 y p4, los cuales son ligeramente convexos y rugosos tanto en vista lingual y labial. El protocono (=cúspide principal) de p2 es amplia, extendida anteroposteriormente y su ápice está posteriormente proyectado. Presenta un notorio paracónido (=cúspide accesoria anterior), así como un metacónido menos desarrollado, ubicados a la mitad y un tercio de la altura de la cúspide principal, respectivamente. Tanto en vista lingual y labial, existe un prominente cingulido el cual está arqueado dorsalmente en su parte media. El premolar 3 (p3) es semejante a p2, con la diferencia de que es más amplio y el metacónido está más desarrollado. p4 tiene un protocono más desarrollado, con una extensión en su superficie mesial, dándole un aspecto rectangular. El paracónido es semejante al visto en p3 con la diferencia de que tiene un incipiente paraconúlido.

De esta forma SGO.PV.22108 tiene un borde ventral recto, similar a *Acrophoca* y *Hadrokirus*. La superficie rugosa de p2, p3 y p4 es similar a los dientes de *Hadrokirus* y *Monachus* y en menor medida a lo encontrado en *Piscophoca* y diferente de *Acrophoca*, especie que presenta coronas completamente lisas. Asimismo, la presencia de un cingúlido desarrollado tanto en la superficie labial como lingual, es considerada como un rasgo característico de *Hadrokirus*, ya que si bien *Piscophoca* presenta un cingúlido en su superficie lingual, carece de él en su superficie labial. No obstante, la ausencia de una cúspide accesoria en la sección posterior del cingúlido, diferencia el espécimen chileno del holotipo de *H. martini*.

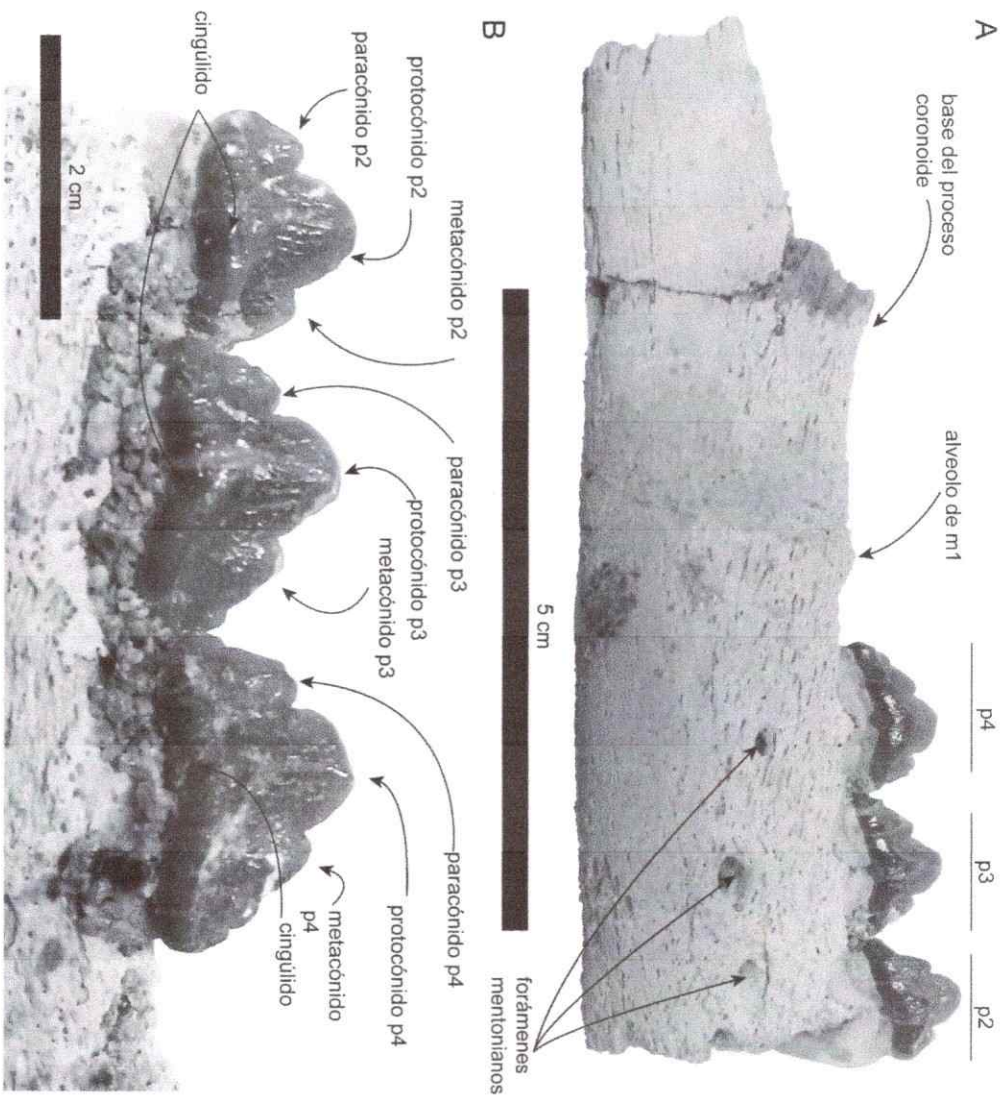


Figura 5. SGO.PV.22108 en Vista lateral (A) y Vista en detalle de la dentición (B).

MONACHINAE INDETERMINADO
GENERO Y ESPECIE INDETERMINADO

(Figura 6)

Material referido—SGO.PV.1019, dentario derecho incompleto.

Procedencia—Nivel fosfático de la localidad de Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa.

Descripción y comparación—SGO.PV.1019 es una rama dentaria derecha incompleta que carece de la rama vertical, preservando únicamente la base del proceso coronoide. La distancia entre el extremo posterior de m1 y el inicio de la elevación del proceso coronoide es corto. En vista dorsal, el material exhibe un perfil recto, lateralizado en el extremo anterior. No preserva dentición. No se observan diastemas entre los alveolos, con excepción de un pequeño espacio entre p3 y p4 (~2 mm) y uno mayor entre p4 y m1 (~4 mm). El alveolo del canino es redondeado y se encuentra lateralmente orientado. El alveolo de p1 es simple, lateralmente orientado y tiene forma ovalada. Los alveolos de p2 a m1 son dobles y están horizontalmente dirigidos. La superficie articular de la sínfisis alcanza el nivel de p2, tiene un aspecto rugoso y da origen, en su región medial, a una cresta que se extiende posteriormente por aproximadamente 1,5 cm. El margen ventral de la superficie articular de la sínfisis da origen a la tuberosidad genial.

SGO.PV.1019 difiere de *Acrophoca* en su aspecto ligeramente robusto y corto, lo cual es similar al dentario de *Hadrokirus* y *Piscophoca*. Debido a la

presencia de una sínfisis corta y en función de lo fragmentario del material lo identificamos como Monachinae indeterminado.

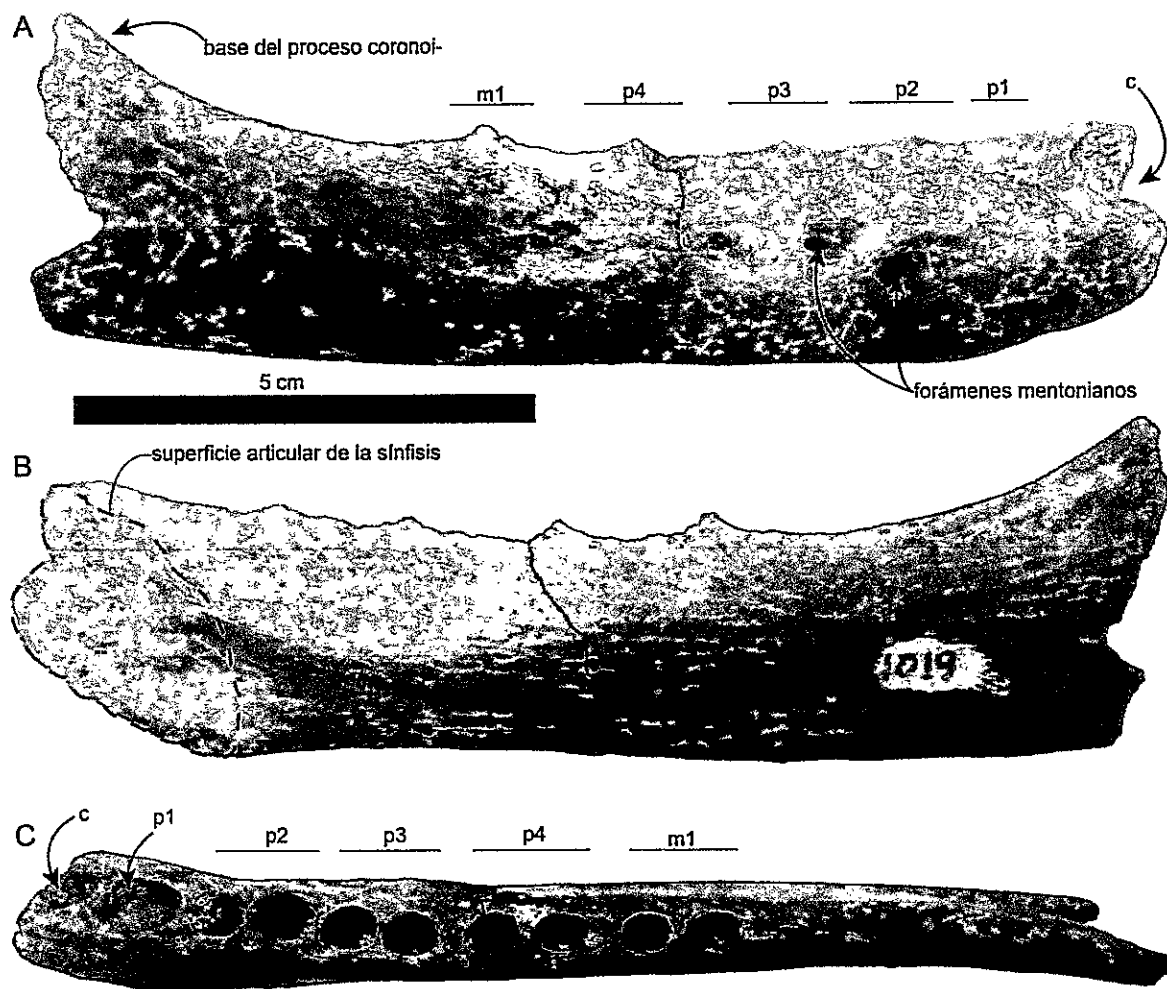


Figura 6. Monachinae indeterminado. SGO.PV.1019 en vista lateral (A),
medial (B) y dorsal (C).

MONACHINAE NUEVA FORMA 1

(Figura 7)

Material referido—SGO.PV.1080c, dentario derecho completo, proveniente de la Formación Bahía Inglesa.

Procedencia—Nivel fosfático de la localidad de Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa.

Descripción y comparación—SGO.PV.1080c es un dentario derecho con un aspecto general robusto lo que sugiere que corresponde a un macho. La faceta articular de la sínfisis mandibulares rugosa, con forma ovalada dorsoventralmente dirigida. La superficie medial del dentario está parcialmente recubierta de matriz en su extremo más proximal (proceso articular, proceso coronoide), sin embargo, se observa que en su extremo anterior, la superficie medial es suave. Un conjunto de 15 forámenes mentonianos se agrupan en la superficie lateral bajo el nivel c y p4. La tuberosidad genial es prominente y se encuentra por debajo del nivel del alveolo de p2. La base del proceso coronoide es amplia, midiendo aproximadamente un tercio de la longitud total de la rama mandibular. En el extremo anterior, el proceso coronoide presenta un ángulo de 135° en relación a la rama horizontal. El ápice del proceso coronoide es triangular. El borde posterior del proceso coronoide es curvado, exhibiendo una leve forma de “S” dándole a la muesca mandibular (*mandibular notch* en Mead y Fordyce, 2009) una forma de “u” amplia y dorsalmente dirigida. La fosa masetérica es amplia y poco profunda, abarcando gran parte del proceso coronoide. En la fosa masetérica hay una profunda concavidad con forma de “V” la cual puede ser explicada como una patología. La prominencia digástrica

es poco desarrollada, estando referida a una cresta en el extremo ventral, bajo el nivel del proceso coronoide. El proceso pterygoide (=proceso articular) se localiza por debajo del proceso articular del dentario, está incompleto, sin embargo, se aprecia que es amplio y medialmente dirigido, sin formar una plataforma. Debido a que la superficie medial del extremo posterior del dentario está cubierto de matriz, no se observa el foramen mandibular. El cóndilo mandibulares amplio y robusto y se encuentra por sobre el nivel de la rama horizontal. El dentario no preserva la dentición, a excepción de una porción de la raíz y de la corona del canino. Éste es ovalado y se encuentra anteriormente dirigido. Medial al canino se encuentra el alveolo de dos incisivos de menor tamaño. El alveolo de p1 es simple y está anteriormente dirigido. Los alveolos de p2-p4 son dobles y amplios. Mientras que el alveolo de m1 está ausente, sin embargo, en su lugar se aprecia una leve concavidad en lo que se sería su raíz anterior. No se observan diastemas entre los dientes, estando todos muy cercanamente posicionados.

La elevación del proceso coronoide es similar a la de *Ommatophoca rossi*, *Monachus* y *Hadrokirus martini*, sin embargo, difiere de este último en función de la forma del ápice, que en SGO.PV.1080c es triangular, mientras que en *Hadrokirus*, es más amplio, dando un aspecto cuadrado. La forma de la muesca mandibular de SGO.PV.1080c tiene forma de "u" y está dorsalmete dirigida, lo cual es diferente de la de *Leptonychotes* y *Piscophoca*, cuyas muescas mandibulares están posterodorsalmente dirigidas; siendo similar a la encontrada en *Monachus*, *Acrophoca*, *Hadrokirus* y *Lobodon*. La altura del

proceso coronoide en relación al proceso condilar es elevado, similar a lo observado en *Acrophoca*, *Leptonychotes*, y en menor grado en *Hydrurga*, pero diferente de la de *Lobodon*, donde el vértice del proceso coronoide está a la misma altura del cóndilo mandibular. La ausencia de diastemas entre los alveolos de los dientes difiere de *Acrophoca*, especie caracterizada por la presencia de amplios diastemas y *Piscophoca*, cuyo dentario presenta un evidente diastema entre c y p1 y entre p4 y m1. La dentición es considerada uno de los rasgos diagnósticos más importantes dentro de los mamíferos, por lo que su no preservación en SGO.PV.1080c nos impide hacer una identificación mas precisa del material, siendo este considerado en el presente trabajo como un nuevo morfotipo mandibular.

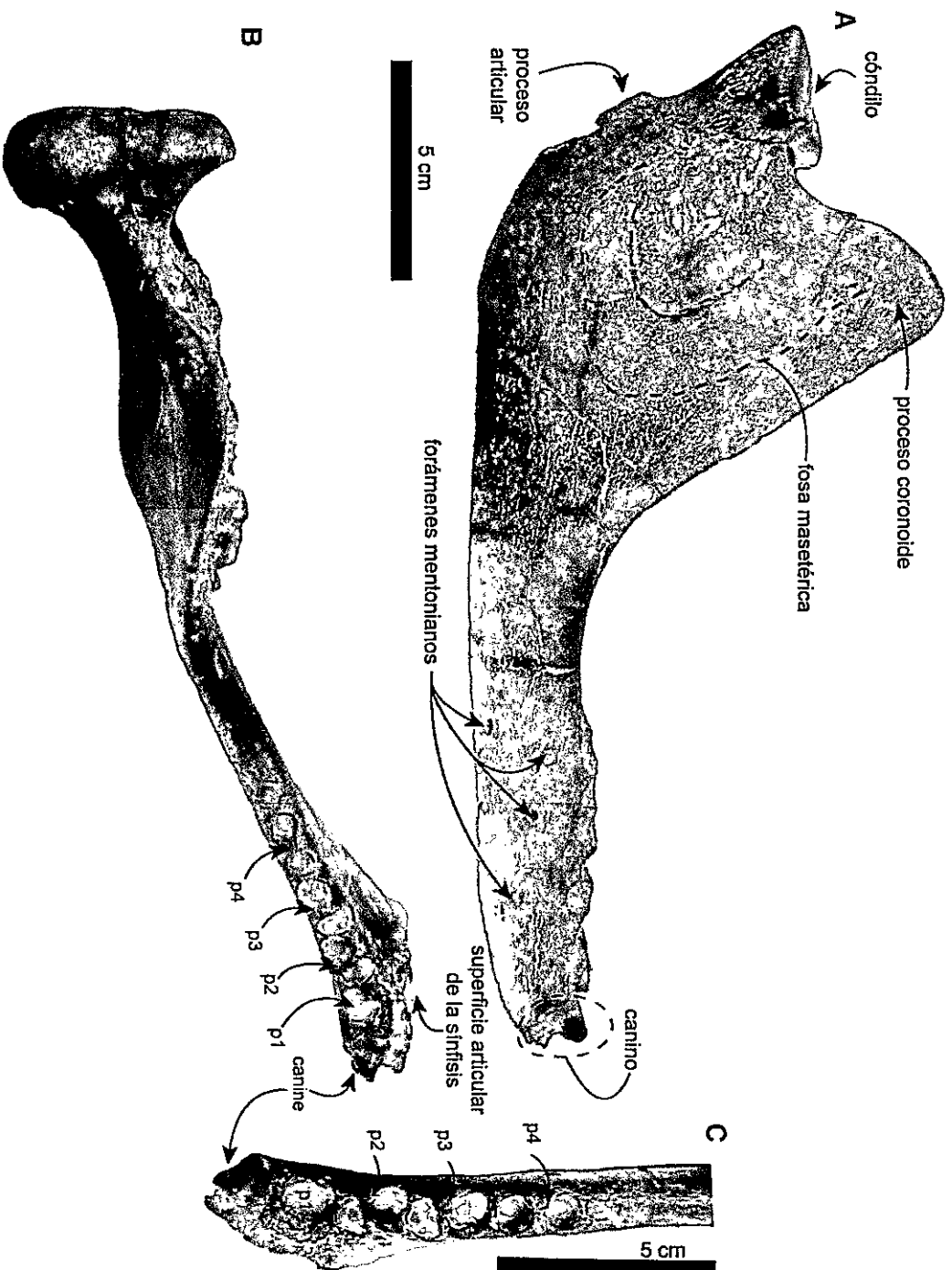


Figura 7. Nueva Forma 1 (SGO.PV.1080c). Vista lateral (A), dorsal (B) y detalle de la porción alveolar de la rama horizontal de SGO.PV.1080c.

MONACHINAE Nueva Forma 2

(Figura 8)

Material referido—SGO.PV.1049a y b, ramas dentarias derecha e izquierdas parcialmente completas.

Procedencia—Nivel fosfático de la localidad de Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa.

Descripción y comparación— Los materiales consisten en dos ramas dentarias parcialmente completas pertenecientes a un mismo individuo. La descripción anatómica estada basada en el dentario derecho, salvo que se señale lo contrario. Ambas ramas dentarias tienen un aspecto general similar al de *Monachus*, *Hadrokirus* e *Hydrurga*, incluyendo una sínfisis transversalmente corta, alcanzando el borde anterior de p2. Sin embargo, difieren de dichas especies por tener un menor tamaño.

Los incisivos no se han preservado, sin embargo, sus alveolos indican que ambos se localizan medial al canino y en contacto directo con éste. El canino del dentario derecho se encuentra incompleto, faltando la sección de la corona, mientras que el canino de la rama izquierda, a pesar de estar incompleto, preserva una sección mayor. El canino está lateralmente dirigido. El premolar 1 no esta preservado en la rama derecha, mientras que en la izquierda conserva una pequeña sección (~1 mm) de la corona, ambos tienen raíz simple, tal como ocurre en el resto de los pinnípedos.

Los premolares p2-p4 y el molar m1, se encuentran preservados en el dentario derecho, mientras que en la izquierda sólo se preserva p3. En general, los premolares y el molar 1 presentan una cúspide principal (=protocónido) ligeramente triangular y anteriormente extendido. Todos presentan una cúspide accesoria anterior (=protocónido) bien definida, especialmente visible en p3 y p4, la cual se localiza a media altura de la cúspide principal. Adicionalmente, todos presentan una cúspide accesoria posterior desarrollada, ubicada ligeramente por debajo del nivel de la cúspide accesoria anterior.

El *cingulum* (=cingúlido) es desarrollado y tiene forma de una amplia e invertida "v". En vista lingual, el cingulum, es ligeramente más pequeño. En m1, el cingúlido presenta una pequeña expansión en su base, generando una pequeña cúspide accesoria (=hipoconúlido). La superficie de la corona los premolares y del molar esta ligeramente estriada.

En general, los dientes se encuentran muy cercanos entre sí, existiendo separaciones mínimas (~1 mm), lo cual difiere de *Acrophoca longirostris* y *Piscophoca pacifica*, especie que a pesar de no tener los característicos diastemas de *Acrophoca*, presenta un diastema entre c y p1 y entre p4 y m1. Por otro lado, la dentición está dispuesta de forma lineal en la rama horizontal, con excepción de p2, el cual se encuentra ligeramente lateralizado. La distancia entre el borde posterior de m1 y la base del proceso coronoide es pequeño y no forma ningún tipo de concavidad, que ocurre en especies fósiles como *Hadrokirus*. El proceso coronoide se encuentra incompleto en ambos especímenes, sin embargo, éste es amplio y más alto que el cóndilo articular, el

cual se ubica por sobre el nivel de la rama horizontal. La fosa de inserción del maseter es amplia pero relativamente poco profunda, lo cual difiere de la profunda fosa masetérica de *Piscophoca*. El proceso articular está ligeramente dañado en su extremo medial y forma una protuberancia redondeada y lateralmente dirigida. El foramen mandibular se localiza por debajo del nivel del cóndilo y está dorsalmente dirigido. En vista dorsal los dentarios tienen una forma sinuosa con la porción posterior medialmente dirigida, otorgándole un aspecto amplio.

A pesar de su tamaño relativamente pequeño, ambos dentarios presentan indicadores de madurez física tales como presencia de una dentición definitiva, tabiques interalveolares desarrollados, baja porosidad en la zona próxima de la zona alveolar y presencia de epífisis en el proceso condilar.

Considerando lo anterior, SGO.PV.1049 es considerado una nueva forma de *Monachinae*.

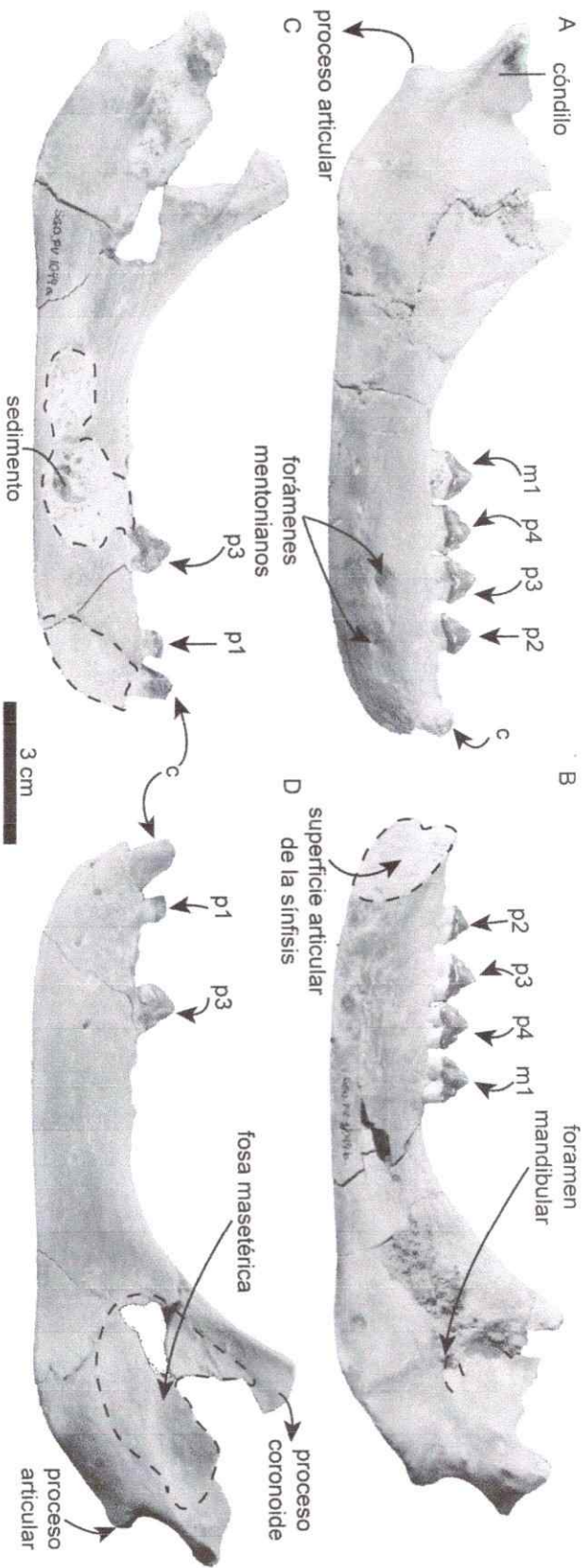


Figura 8. Nueva Forma 2 (SGO.PV.1049). Dentario derecho (SGO.PV.1049a) en vista lateral (A) y medial (B) e izquierdo (SGO.PV.1049b) en vista medial (C) y lateral (D).

MONACHINAE Nueva Forma 3

(Figura 9-10)

Material referido—SGO.PV.21602, dentario derecho incompleto, proveniente de la Formación Bahía Inglesa.

Procedencia—Nivel fosfático de la localidad de Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa.

Descripción—SGO.PV.21602 preserva la dentición de c1 y de p1-m1. Todos los premolares, con excepción de p1, tienen raíz doble. La superficie articular de la sínfisis es ligeramente rugosa, diagonalmente ovalada, alcanzando en su extremo posterior el nivel de p1. Cinco forámenes mentonianos, de diverso tamaño, se ubican bajo el nivel de c1 y p4. El canino está dorsalmente dirigido y presenta restos de desgaste en el extremo posterior de su corona. Todos los dientes presentan desgaste en su extremo anterior y posterior. P2 presenta una cúspide principal así como una pequeña cúspide accesoria anterior. También presenta una cúspide accesoria posterior más grande.

P3 mantiene vestigio de una cúspide accesoria anterior, sin embargo, su extremo posterior se encuentra desgastado, por lo que es imposible determinar la presencia de una cúspide posterior accesoria, similar a lo encontrado en p2. p3 tiene su extremo anterior desgastado, sin embargo, su extremo posterior se encuentra en buen estado, visualizándose la presencia de una cúspide accesoria posterior. m1 presenta una cúspide principal ligeramente más grande

que los otros dientes. Al igual que p4, su extremo anterior está desgastado y no presenta cúspides accesorias posteriores. En vista lingual, el cingulum es desarrollado en todos los dientes, con excepción de m1, en el cual es difícilmente reconocible. En los demás dientes, el cingulum es horizontalmente sinuoso, adquiriendo una forma de onda. El alveolo de p1 es posteroventralmente dirigido y es similar en tamaño a p2.

El proceso angular es desarrollado, medialmente dirigido, no forma una plataforma y se encuentra inmediatamente por debajo del cóndilo articular. El cóndilo articular sólo preserva su mitad lateral, siendo éste en general angosto. A pesar de que la región del cóndilo articular se encuentra quebrada, podemos estimar que éste se eleva por encima del nivel de la rama horizontal.

La tuberosidad genial está desarrollada apenas como una pequeña cresta en el borde posteroventral de la superficie sinfisial.

Dado que el aspecto general del dentario es grácil y el canino es relativamente pequeño en relación al tamaño del dentario, SGO.PV.21602 podría ser una hembra.

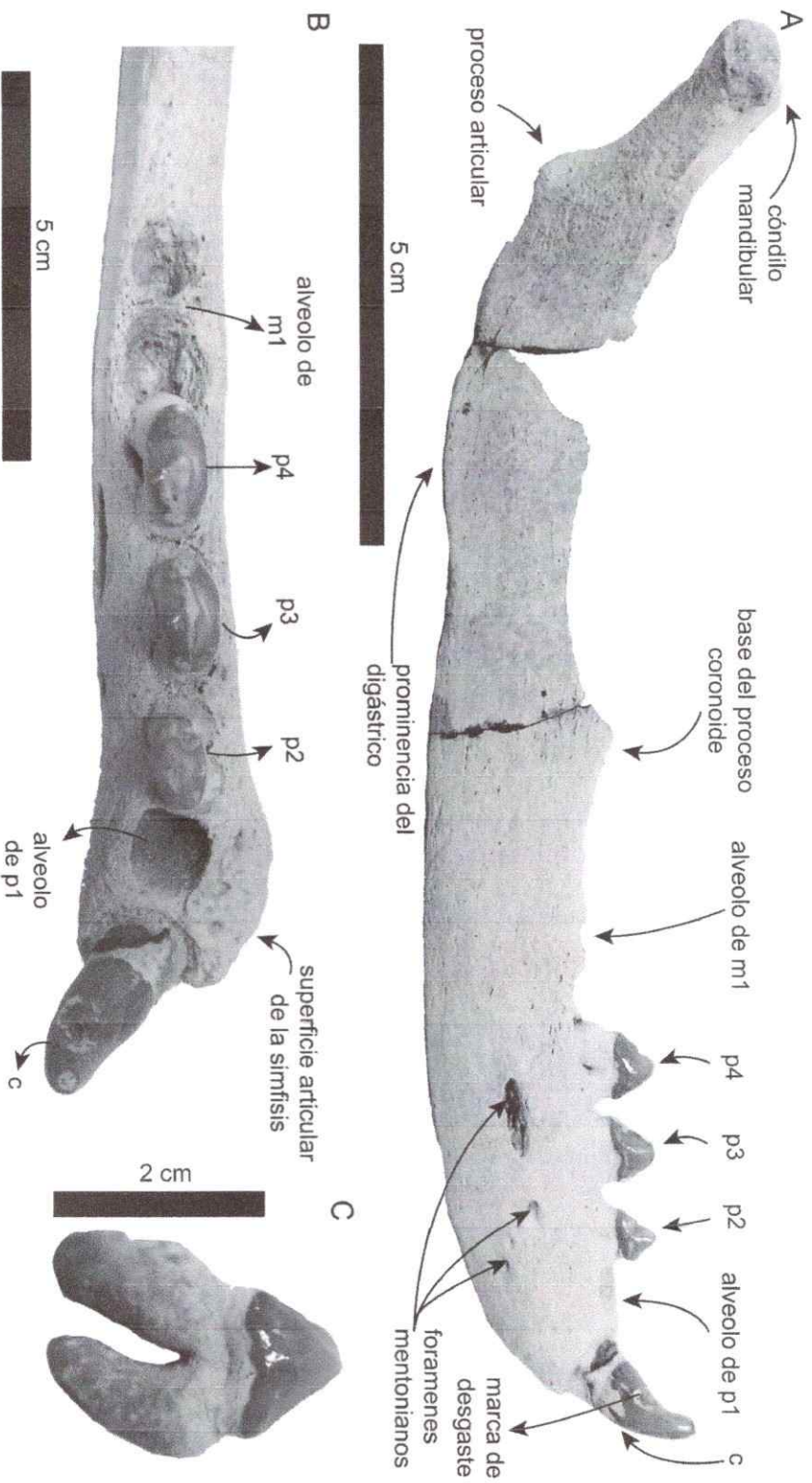


Figura 9. Nueva Forma 3 (SGO.PV.21602). Vista lateral (A), dorsal de la sección alveolar de la rama horizontal (B) y vista labial de m1 (C).

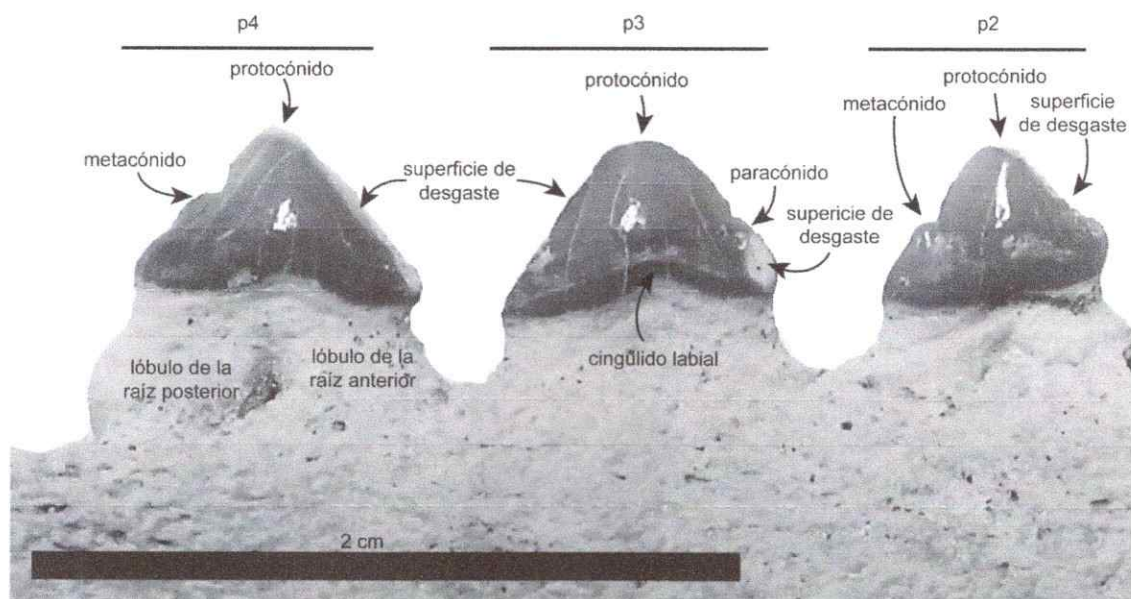


Figura 10. Detalle de Nueva Forma 3 (SGO.PV.21602). Vista lateral en detalle de la dentición preservada por SGO.PV.21602. Notar el diferente nivel de desgaste de los dientes en su porción posterior.

MONACHINAE Nueva Forma 4
NUEVO GÉNERO Y NUEVA ESPECIE

(Figura 11-13)

Material referido—SGO.PV.21569 húmero izquierdo; SGO.PV.22105, astrágalo derecho y SGO.PV.22106, astrágalo, calcáneo y cuboide derechos.

Localidad—Materiales provenientes de la localidad Cerro Ballena (SGO.PV.21569), del nivel fosfático de Mina Fosforita (SGO.PV.22101 y SGO.PV.22100) y de la localidad Norte Bahía de Caldera (SGO.PV.22105 y SGO.PV.22106) de la Formación Bahía Inglesa.

Diagnosis— Fócido que se diferencia de otros fócidos fósiles como *Acrophoca longirostris*, *Piscophoca pacifica*, *Hadrokirus martini*, *Homiphoca capensis* y *Kawas benegasorum* por tener un tamaño reducido, a pesar de tener indicativos de madurez física. El húmero carece de foramen entepicondilar, la cresta supinadora es poco desarrollada, la cresta deltopectoral es elongada distalmente, alcanzando casi dos tercios del largo total del húmero, el tubérculo mayor es ligeramente más alto que la cabeza del húmero; el astrágalo posee una faceta sustentacular y ectal elongada, esta última con forma de 8.

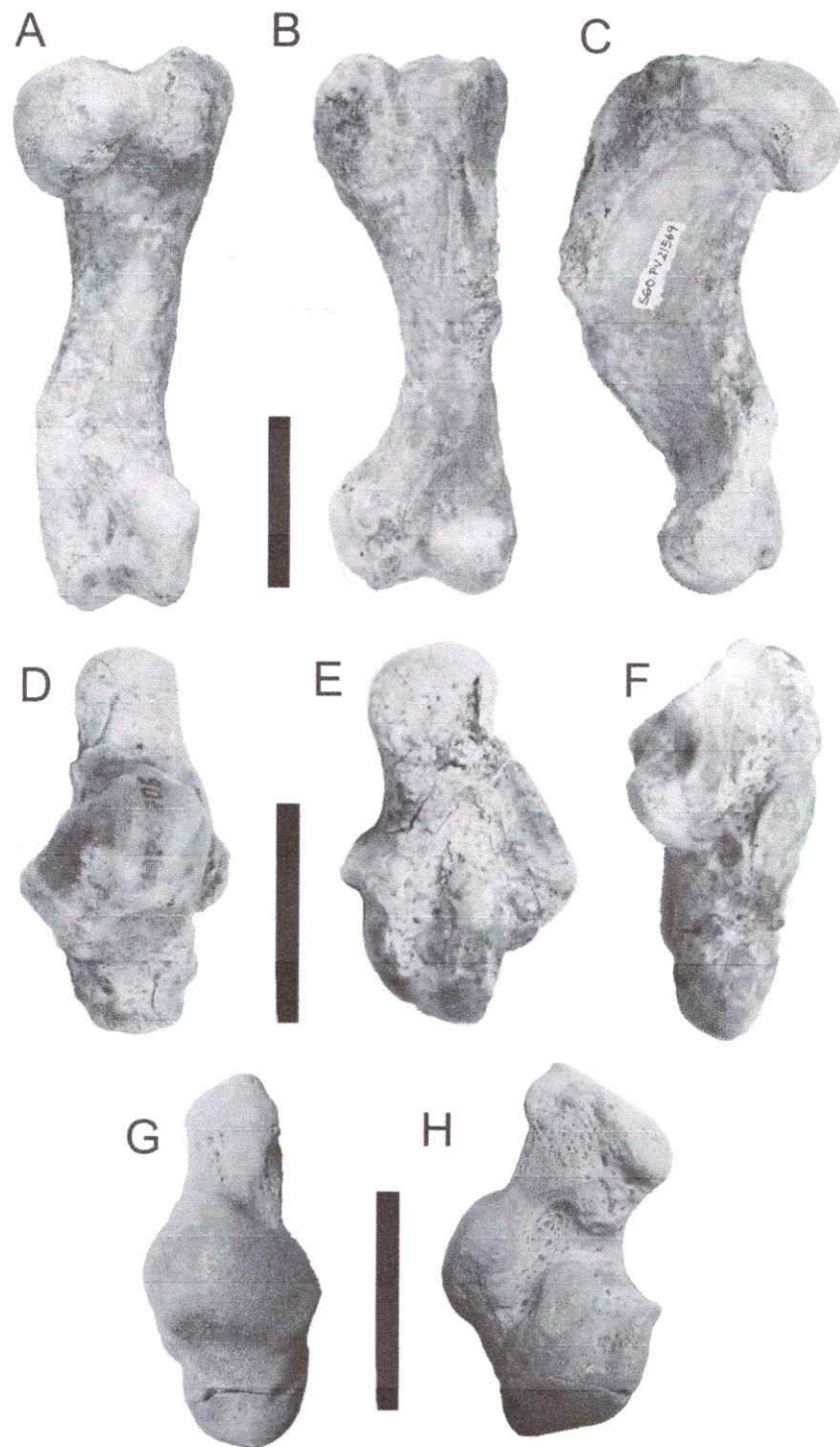


Figura 11. Materiales asignados al Nuevo Morfotipo 4. Vista anterior (A), posterior (B) y lateral (C) del húmero SGO.PV.21569. Vista dorsal (D) y medial (E) del astrágalo de SGO.PV.22106, F, vista medial del calcáneo de

SGO.PV.22106. G y H, vista dorsal y medial del astrágalo SGO.PV.22105.
Barra mide 3 cm.

Descripción

Húmero—SGO.PV.21569 es un húmero izquierdo completo, pequeño en tamaño, proximodistalmente corto y robusto. La cresta deltopectoral es fuertemente desarrollada, extendiéndose por dos tercios de la longitud total del húmero. Carece de foramen entepicondilar. La tuberosidad medial (=tubérculo mayor) es ligeramente más alta que la cabeza del húmero. En vista proximal, el surco intertubercular es estrecho y tiene forma de "u". En vista anterior, el cuerpo del húmero (= diáfisis) es estrecho y transversalmente ovalado, alcanzando su menor diámetro en su sección media. En la porción distal, la tróclea es apenas casi indistinguible. La cresta supinadora es poco desarrollada.

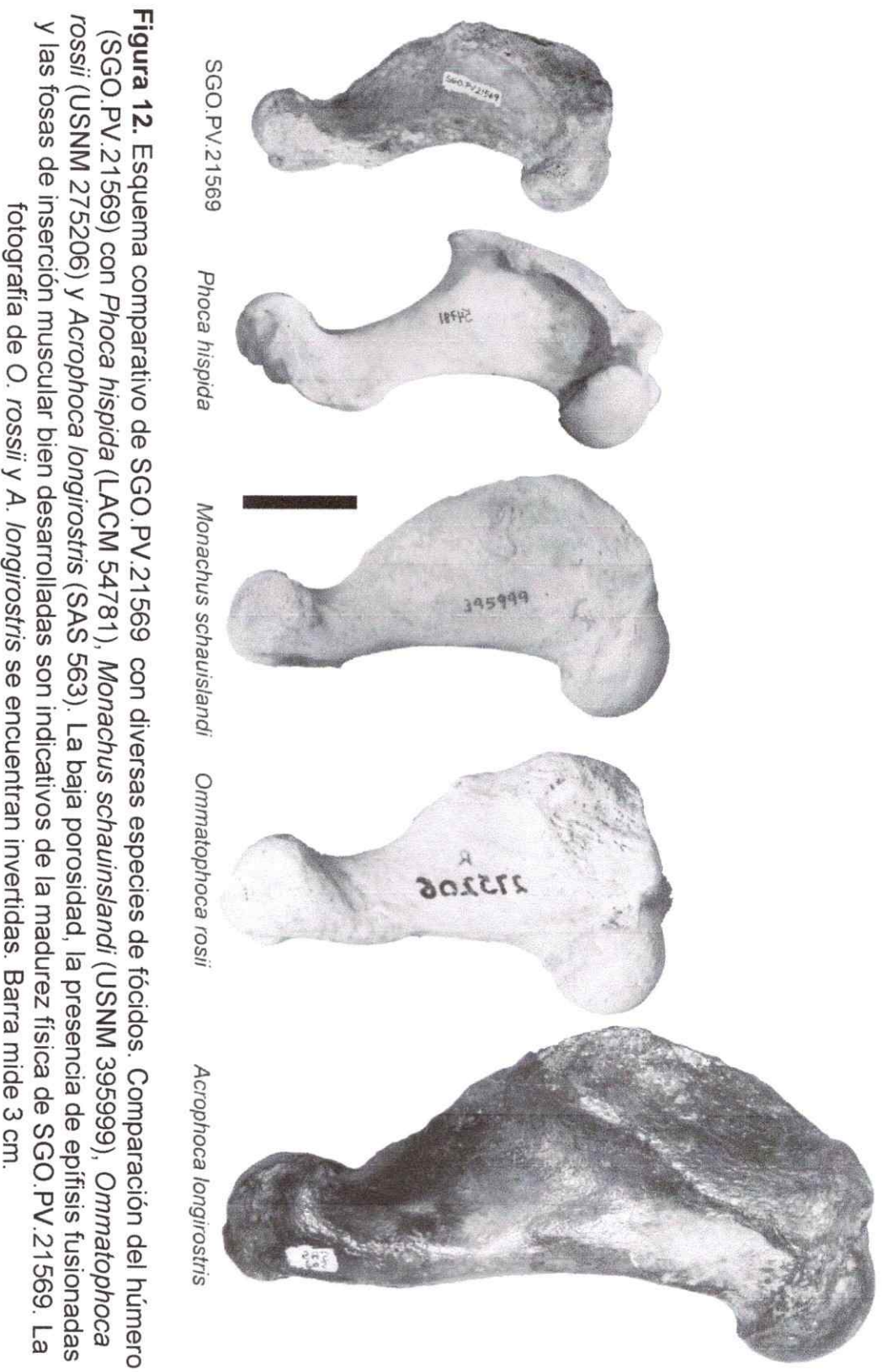


Figura 12. Esquema comparativo de SGO.PV.21569 con diversas especies de fócidos. Comparación del húmero (SGO.PV.21569) con *Phoca hispida* (LACM 54781), *Monachus schauinslandi* (USNM 395999), *Ommatophoca rossii* (USNM 275206) y *Acrophoca longirostris* (SAS 563). La baja porosidad, la presencia de epífisis fusionadas y las fosas de inserción muscular bien desarrolladas son indicativos de la madurez física de SGO.PV.21569. La fotografía de *O. rossii* y *A. longirostris* se encuentran invertidas. Barra mide 3 cm.

Huesos del pie—SGO.PV.22105 y el astrágalo de SGO.PV.22106 tienen una faceta sustentacular relativamente elongada que alcanza el nivel medio de la longitud total del astrágalo. La faceta ectal es amplia y tiene una constricción en su sección medial, dándole una forma de "8". Ambas facetas se encuentran separadas por un amplio surco transversalmente dirigido, inmediatamente anterior al proceso calcáneo. El proceso calcáneo (=proceso caudal) es hipertrofiado, extendiéndose posteriormente. La faceta navicular es preservada en ambos especímenes, siendo amplia y bien preservada.

La superficie medial del calcáneo de SGO.PV.22106 exhibe una faceta sustentacular y ectal elongada. La faceta de articulación con el cuboide es profunda y diagonalmente orientada. El proceso caudal es elongado.

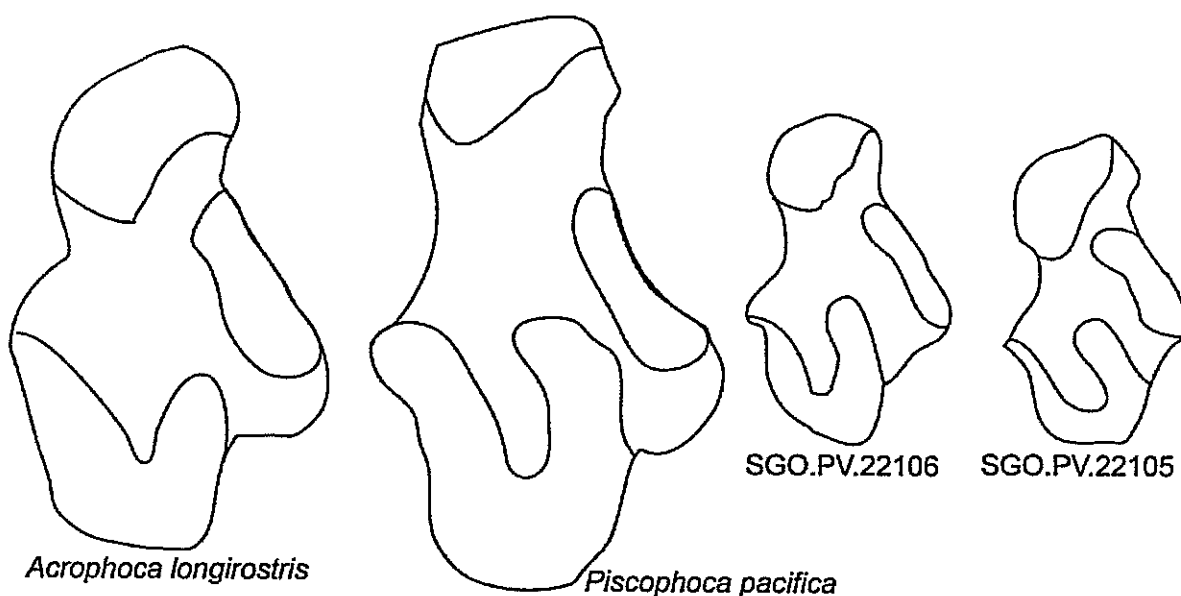


Figura 13. Esquema comparativo entre SGO.PV.22105 y SGO.PV.22106 y los astrágalos de *Acrophoca* y *Piscophoca*. Todos los especímenes están a la misma escala.

Comparaciones

La forma de la cresta deltopectoral es anteroposteriormente elongada terminando suavemente en su extremo distal, lo cual es diagnóstico de Monachinae (Berta y Wyss, 1994), siendo semejante a *Acrophoca*, *Piscophoca*, *Homiphoca* y *Kawas*. La ausencia del foramen entepicondilar se ha propuesto como una característica propia de fócidos monachinos actuales y de *Acrophoca*, *Piscophoca* y *Homiphoca*, estando presente en *Kawas* y phocinos actuales. La forma general del cuerpo del astrágalo es ancha, semejante a lo observado en *Acrophoca* y diferente de *Piscophoca* y *Hadrokirus*. Sin embargo, el tamaño relativo de los especímenes aquí reportados difiere de todos los fócidos previamente reportados en Formación Bahía Inglesa, así como otros reportados en el Hemisferio Sur (ver Muizon y Bond (1982), Muizon (1981), Cozzuol (2001), Walsh y Naish (2002), Amson y Muizon (2013)). Adicionalmente, basado en las características del húmero se concluye que también difiere de miembros de la subfamilia Phocinae. De esta forma, estos nuevos materiales constituyen una nueva forma de fócido diferente de todos los fócidos conocidos.

VI.3.2. Caracterización morfométrica de los Phocidae de Formación Bahía Inglesa.

VI.3.2.1. Análisis de componentes principales

VI.3.2.1.1. Datos sin estandarizar

El análisis de componentes principales de los datos morfométricos muestra que el componente 1 y 2 explican el ~99% de la varianza de los datos. En particular, el componente 1 es responsable de un 94,61% de la varianza, mientras que el componente 2, explica el 4,33% (ver Tabla 1), por lo que los resultados del análisis del PCA se realizará en función de dichos componentes.

Tabla 1. Valores propios (*Eigenvalues*) y porcentaje de la varianza que es explicado por cada uno de los componentes principales. Notar que los componentes (o factores) 1 y 2 explican el 98,99% de la varianza de los datos (ver Apéndice).

Componente principal	Valor propio	% Varianza	% Varianza acumulado
1	3372,85	94,61	94,61
2	154,45	4,3324	98,94
3	11,9492	0,33518	99,28
4	7,83662	0,21982	99,50
5	5,3429	0,14987	99,65
6	3,36454	0,094377	99,74
7	3,25493	0,091302	99,83
8	2,67157	0,074939	99,91

9	1,71008	0,047969	99,96
10	1,16414	0,032655	99,99
11	0,404922	0,011358	100

Los resultados del análisis de componentes principales muestran que el componente 1 está mayormente influido por las medidas asociadas al largo del dentario: 1, 2, 3 y 5. Por otro lado el componente 2 está influido por las medidas 6, 7, 8, 9 y 10. Considerando lo anterior, se aprecia que el componente 1 está mayormente relacionado con el largo de la rama horizontal mientras que el componente 2 está más relacionado con la altura del dentario.

La representación *biplot* muestra que las diferencias entre los grupos de fócidos estudiados (excepto por *Mirounga angustirostris*) están dadas por efecto del componente principal 1.

Las especies *Phoca vitulina*, *Erignathus barbatus*, *Monachus schauinslandi* y los especímenes fósiles de Formación Bahía Inglesa, SGO.PV.21602 y SGO.PV.1049b, se distribuyen en valores negativos de este componente (principalmente en el tercer cuadrante), mientras que *Piscophoca pacifica*, *Hadrokirus martini*, *Acrophoca*, *Hydrurga leptonyx*, SGO.PV.1019 y SGO.PV.1080c se localizan en valores positivos (principalmente en el cuadrante 4). Por otro lado, los dos especímenes de *Halichoerus grypus* estudiados muestran una distribución intermedia, ubicándose en valores positivos y negativos del componente 1.

Las diferencias entre *Acrophoca* y *Piscophoca* con respecto a los demás grupos están dadas por el efecto de las medidas 4, 5, 6 y 7. El género *Hadrokirus* se localiza próximo a estos dos grupos, siendo influida predominantemente por las medidas 2, 3 y 5. *Hydrurga leptonyx* se diferencia de los demás grupos principalmente en función de las medidas 2 y 3.

La medida 2 fue la que más contribuyó en la diferenciación de *Phoca vitulina* y *Erignathus barbatus* del resto de los grupos. De la misma manera *Monachus schauinslandi* muestra una distribución intermedia siendo mayormente afectada por la medida 2.

M. angustirostris se diferencia de los demás grupos en función del componente principal 2, siendo especialmente influida por la medida 8, 9, 10 y 11 las más influyentes para la separación de *Mirounga* respecto de los demás grupos.

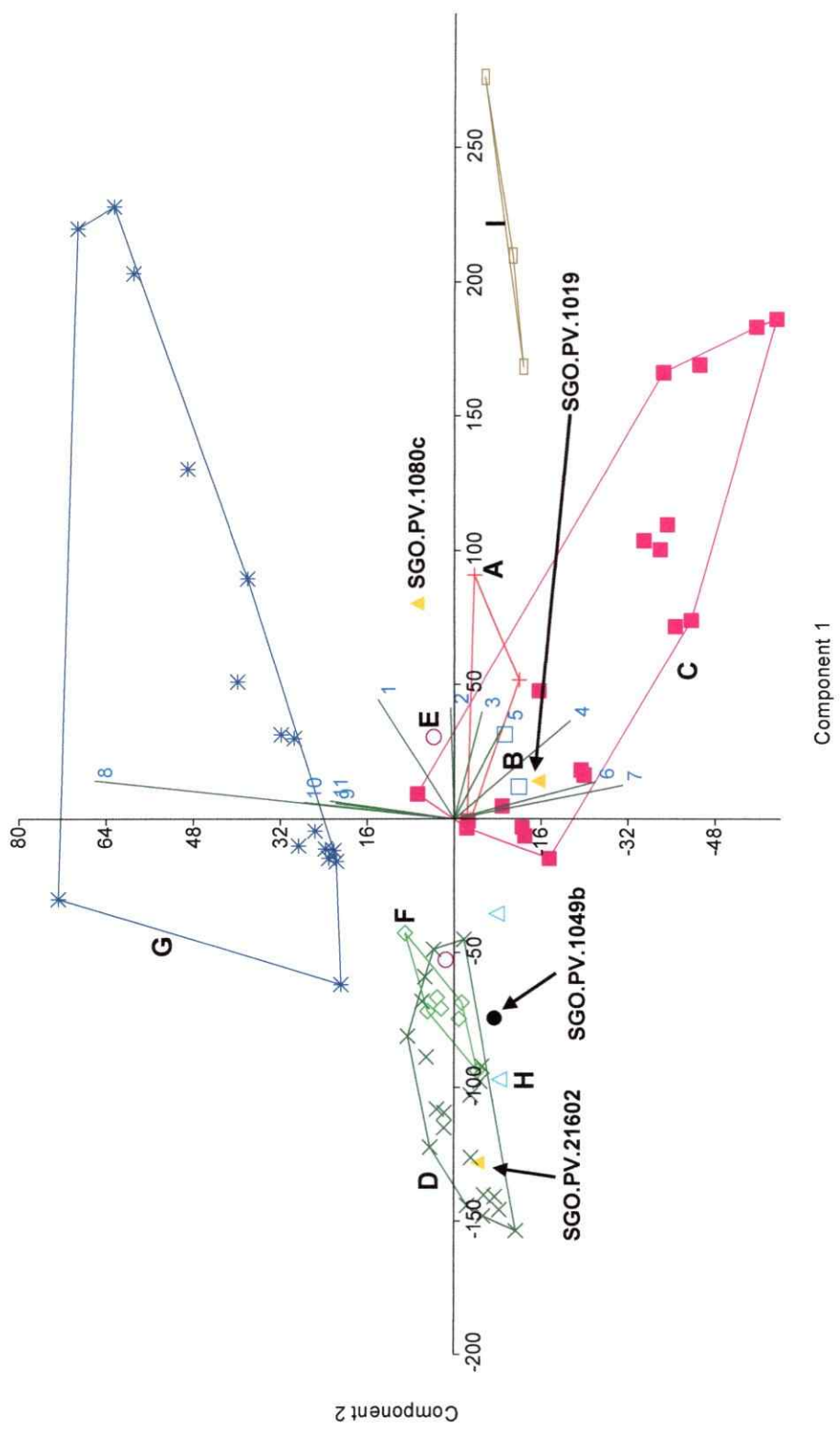


Figura 14. Representación *biplot* de componentes principales con medidas sin estandarizar. Abreviaciones: A, *Hadrokirus*; B, *Piscophoca*; C, *Acrophoca*; D, *Phoca vitulina*; E, *Halichoerus grypus*; F, *Erignathus barbatus*; G, *Mirounga angustirostris*; H, *Monachus schauinslyi*; I, *Hydrurga leptonyx*.

VI.3.2.1.2. Datos estandarizados por el largo del dentario.

La descripción de los resultados del análisis de componentes principales de los datos morfométricos se hará en función de los dos primeros componentes que explican el ~86% de la varianza (Tabla 1).

En el componente principal 1, las medidas que más contribuyeron fueron la 8, 10 y la 11. El segundo componente puede ser explicado por un efecto de las medidas 3, 4, 7 y 8 fueron las que más contribuyeron al componente. Adicionalmente, las medidas 5 y 6 y contribuyeron en menor magnitud a ambos componentes. De esta forma, los resultados del PCA revelan que el componente 1 está asociado principalmente a las características relativas a la altura y robustez del dentario, mientras que el componente 2 estaría mayormente relacionado a la forma elongada o acortada del dentario, dadas por las medidas de distancias anteroposteriores.

Tabla 2. Valores propios (*Eigenvalues*) y porcentaje de la varianza que es explicado por cada uno de los componentes principales. Notar que los componentes (o factores) 1 y 2 explican en conjunto el 83,6% de la varianza total de los datos (ver Apéndice).

Componente principal	Valor propio	% varianza	% Varianza acumulada
1	0,00415983	69,986	69,99
2	0,00093262	15,691	85,68
3	0,00026588	4,4732	90,15
4	0,00020802	3,4998	93,65
5	0,00013082	2,201	95,85
6	9,22E-05	1,5516	97,40

7	6,21E-05	1,0446	98,45
8	4,62E-05	0,77656	99,22
9	3,31E-05	0,55687	99,78
10	1,31E-05	0,22017	100
11	0	0	100

La representación *biplot* muestra que las diferencias entre los taxa están en función del componente 1 (es decir, en función de la robustez del dentario), con la excepción de *Mirounga angustirostris*, que se diferencia también en función del componente 2 (relacionado a la longitud del dentario).

Los resultados por grupos son los siguientes:

- *Acrophoca* se diferencia de los demás grupos fundamentalmente en función de la medida 11 y en menor medida por las medidas 2, 9 y 10.
- *Hadrokirus* se ve predominantemente afectado por la medida 11.
- *Phoca vitulina* presenta una distribución intermedia (en el punto de origen), por lo que no se puede definir con precisión el efecto específico de las medidas sobre este grupo.
- Si bien, *Erignathus barbatus* se localiza próximo a *P. vitulina*, se aprecia que las medidas 3, 4 y 8 explican la variación respecto de los demás grupos.
- *Monachus schauinslandie* *Hydrurga leptonyx* se distribuyen en el cuadrante 3 y son afectadas principalmente (y en distinta magnitud) por la medida 8.

- En particular, los especímenes chilenos (identificados como nuevos morfotipos en el análisis morfológico cualitativo) SGO.PV.1049b y SGO.PV.1080c se localizan en el segundo cuadrante, diferenciándose principalmente de los demás grupos en función de las medidas 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9 y 10. En este sentido, SGO.PV.1080c se localiza a un valor más alto de dicho componente, estando más fuertemente afectada por la medida 3 y 4, mientras que SGO.PV.1049b está más influenciada por la medida 9 y 10.
- *Piscophoca* se localiza en un valor intermedio (entre los especímenes fósiles chilenos), estando más influenciada por las medidas 5 y 7.
- *Mirounga angustirostris* se diferencia de los otros taxa en función de las medidas 3, 4, 5, 6 y 7.

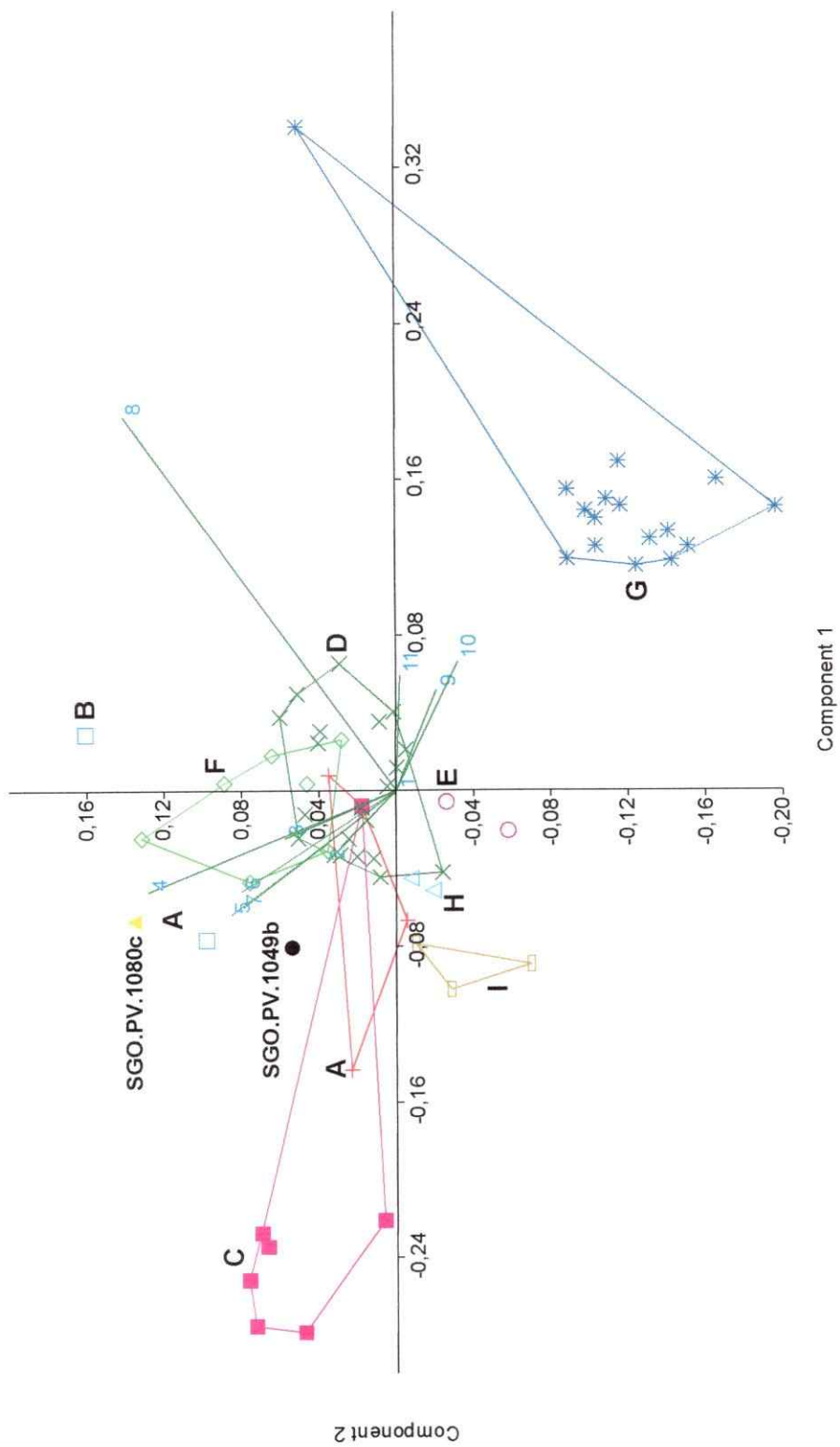


Figura 15. Representación biplot de componentes principales con medidas estandarizadas. Abreviaciones: A, *Hadrokirus*; B, *Piscophoca*; C, *Acrophoca*; D, *Phoca vitulina*; E, *Halichoerus grypus*; F, *Erignathus barbatus*; G, *Mirounga angustirostris*; H, *Monachus schauinslandi*; I, *Hydrurga leptonyx*.

VI.3.2.2. Análisis multivariado de la varianza (MANOVA) y Análisis de correlación canónica (CVA)

El análisis de Wilk's lambda da como resultado $p=2,47e^{-43}$, mientras que el análisis de Traza de Pillai (*Pillai trace*) da como resultado $p=2,055e^{-34}$, es decir, en ambos casos $p<0,05$, por lo que en ambos casos se rechaza la hipótesis nula H_0 =igualdad de promedios de los grupos.

El Análisis de correlación canónica (CVA) muestra que el eje 1 (Axis 1) explica 59,9% de la varianza mientras que el eje 2 (Axis 2) explica 22,92%, de esta forma entre ambos ejes se explica el 82,82% de la varianza de los datos, por lo que los resultados del CVA serán explicados a partir de dichos ejes.

La representación *biplot* obtenido muestra que las diferencias entre los diferentes taxa es explicada principalmente por efecto del eje 2 (Axis 2; con excepción de *Mirounga angustirostris* que se diferencia por el efecto del eje 1, ver mas adelante). De esta forma, las principales medidas que dan cuenta de la variación entre los grupos son la 5 y la 8 y en menor proporción la 3, 4, 9 y 10.

A continuación se describen los principales resultados del *biplot* del CVA:

- *Acrophoca* se diferencia de los demás grupos en función del efecto positivo de las medidas 3, 4, 5, 6 y 7, y del efecto negativo de las

medidas 8, 9, 10 y 11. De esta forma, *Acrophoca* se diferencia del resto de los taxa por un efecto positivo del largo de la rama horizontal y un efecto negativo de características asociadas a la altura y robustez del dentario.

- Los materiales de Formación Bahía Inglesa, SGO.PV.1080c y SGO.PV.1049b, ambos asignados como nuevos morfotipos en el análisis morfológico cualitativo previo, se localizan dentro del primer cuadrante, incluidas dentro del rango de variación de *Acrophoca*. Ambos materiales se diferencian entre sí fundamentalmente por el efecto del eje 1 (asociado a la robustez del dentario) y se ven influidos esencialmente por las mismas medidas (y en el mismo sentido) que diferencian a *Acrophoca* de los demás grupos (3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 y 11).
- Igualmente, *Monachus schauinslandi* se localiza dentro del rango de variación de *Acrophoca*, siendo mayormente afectadas positivamente por las medidas 4 y 5, y afectadas negativamente principalmente por las medidas 8, 9 y 10.
- *Erignathus barbatus* se distribuyó en el límite entre el primer y segundo cuadrante, y se diferencia del resto de los grupos por un efecto positivo de la medida 5 y en menor proporción por la medida 2 y 4, siendo afectada negativamente por las medidas 8, 9 y 10.

- Uno de los especímenes asignados a *Piscophoca* (MUSM 1660) se ubica efectivamente dentro del rango de variación de *Acrophoca*, mientras que el otro espécimen (MUSM 1664) se localiza dentro del rango de variación de *Erignathus barbatus*, siendo ambos afectados positivamente principalmente por las medidas 2, 3, 4 y 5; y es afectado negativamente por las medidas 8, 9 y 10.
- Dos de los especímenes (MUSM 1662 y SGO.PV.21107) asignados a *Hadrokirus*, se ubican próximos al rango de variación de *Erignathus barbatus*, mientras que el otro espécimen asignado a este género (SGO.PV.22109), está más próximo al grupo de *Acrophoca*. De esta forma las diferencias entre *Hadrokirus* y los otros taxa están determinadas por el efecto positivo de las medidas 2, 4, 5 y 11; y son afectadas negativamente por las medidas 8, 9 y 10.
- *Hydrurga leptonyx* se diferencia del resto de los grupos por una combinación positiva entre las medidas 2, 5, 8, 9, 10 y 11, y por el efecto negativo de la medida 3.
- *Phoca vitulina* se distribuye principalmente en el cuarto cuadrante y se diferencia del resto de los taxa por el efecto positivo de las medidas 3, 8, 9 y 10; y el efecto negativo de la medida 2, 5 y 11.

- Al igual que *Piscophoca*, los dos especímenes de *Halichoerus grypus* presentan una distribución media, siendo uno de los especímenes incluido en el rango de variación de *Monachus*, mientras que el segundo espécimen fue incluido dentro de *Phoca*, diferenciándose de los demás taxa por efecto de la medida 8, 9, 10 y 11.
- Finalmente, *Mirounga angustirostris* se diferencia de los demás grupos por efecto del componente 1. Las medidas que afectan positivamente a esta especie y la diferencian de los demás grupos son la 8, 9 y 10, mientras que las medidas con un efecto negativo son la 3 y la 5.

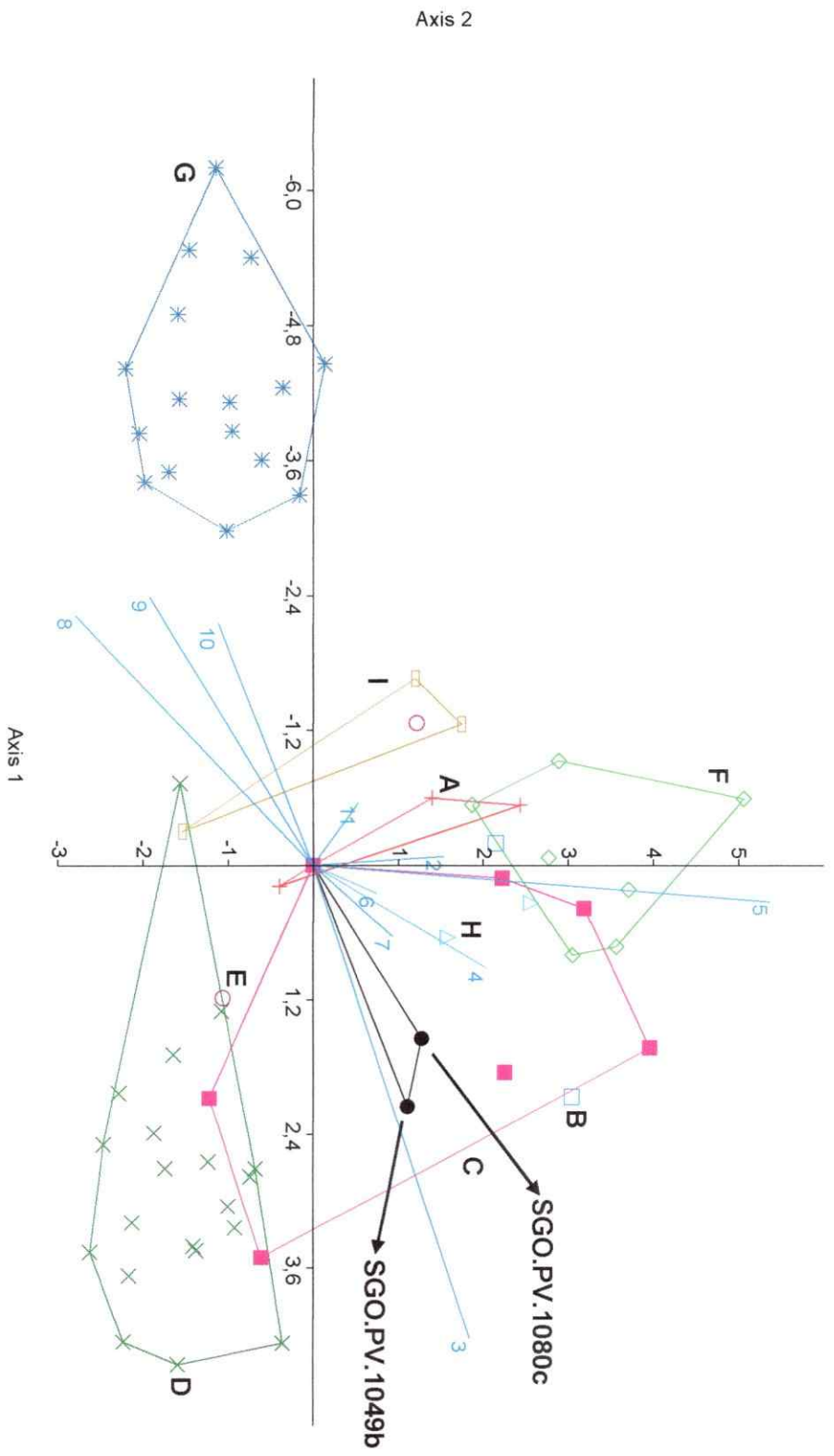


Figura 16. Representación gráfica del CVA. Abreviaciones: A, *Hadrokirus*; B, *Piscophoca*; C, *Acrophoca*; D, *Phoca vitulina*; E, *Halichoerus grypus*; F, *Erignathus barbatus*; G, *Mirounga angustirostris*; H, *Monachus schauinslandi*; I, *Hydrurga leptonyx*.

La comparación por pares (Análisis Post-hoc con corrección de Bonferroni) resulta en la identificación de cuatro grupos (*Acrophoca*, *Phoca vitulina*, *Mirounga angustirostris* y *Erignathus barbatus*), los cuales muestran diferencias significativas entre sí ($p < 0,05$; ver Tabla 7). En particular *Acrophoca* presenta diferencias significativas con *Phoca vitulina* y *Mirounga angustirostris*; mientras que *Phoca vitulina* tiene diferencias significativas con *Erignathus barbatus* y *Mirounga angustirostris*.

En el análisis, SGO.PV.1080c y SGO.PV.1049b no muestran diferencias significativas con *Acrophoca*, *Phoca vitulina* y *Erignathus barbatus* (en dichos casos se obtiene un $p=1$). De esta forma, estos resultados son consistentes con los obtenidos en el CVA, en el cual ambos especímenes fósiles se localizan dentro del rango de variación de *Acrophoca*. Las otras especies fósiles estudiadas (*Hadrokirus* y *Piscophoca*) muestran resultados similares en cuanto no se obtuvo diferencias significativas entre éstos y *Acrophoca*, *P. vitulina* y excepcionalmente con *Mirounga angustirostris*.

Los resultados muestran además que existió una alta proporción de fracasos (*fail* en la Tabla 7) en las comparaciones por pares, lo cual consideramos es una consecuencia del bajo tamaño muestral de algunos grupos (especialmente los grupos fósiles).

Tabla 3. Análisis de comparación por pares. Los rectángulos destacan las comparaciones entre grupos que mostraron diferencias significativas. $p < 0,05$.

0	Nuevas formas	Hadrokir us martini	Piscophoc a pacifica	Acroph oca	P. vitulina	H. grypus	E. barbatus	M. angustirostris	M. schauinsly i	H. leptonyx
Nuevas formas	0	Fail	Fail	1	1	Fail	1	0,259199	Fail	Fail
<i>H. martini</i>	Fail	0	Fail	1	0,970723	Fail	Fail	1	Fail	Fail
<i>P. pacifica</i>	Fail	Fail	0	1	1	Fail	Fail	1	Fail	Fail
<i>Acrophoca</i>	1	1	1	0	1,60E-04	1	0,348636	6,69E-07	1	1
<i>P. vitulina</i>	1	0,970723	1	1,60E-04	0	1	1,05E-03	3,06E-10	1	0,302736
<i>H. grypus</i>	Fail	Fail	Fail	1	1	0	Fail	1	Fail	Fail
<i>E. barbatus</i>	1	Fail	Fail	0,348636	1,05E-03	Fail	0	0,00692132	Fail	Fail
<i>M. angustirostris</i>	0,259199	1	1	6,69E-07	3,06E-10	1	0,006921	0	1	1
<i>M. schauinslyi</i>	Fail	Fail	Fail	1	1	Fail	Fail	1	0	Fail
<i>H. leptonyx</i>	Fail	Fail	Fail	1	0,302736	Fail	Fail	1	Fail	0

Los resultados del análisis de clasificación (Tabla 11 en Apéndice) muestran que los especímenes pertenecientes a *P. vitulina*, *E. barbatus*, *M. angustirostris*, *M. schauinslandie* e *H. leptonyx* fueron bien clasificados. Contrariamente, los resultados muestran que los especímenes asignados a los géneros fósiles *Piscophoca* y *Hadrokirus* fueron mal clasificados. Por otro lado, los especímenes chilenos (SGO.PV.1080c, SGO.PV.1049b, SGO.PV.21602, SGO.PV.22108, SGO.PV.1019) fueron todos clasificados como pertenecientes a *Acrophoca*. Finalmente, los resultados muestran una mala clasificación de los especímenes asignados como *Acrophoca*, siendo mayoritariamente clasificados como pertenecientes al grupo 1 (monachinos indeterminados), los cuales, tal como se menciona más arriba, fueron asignados al grupo 4 (*Acrophoca*).

VI.3.2.3. Análisis bivariado

Los resultados del análisis de componentes principales muestra que las medidas 5 (distancia entre el foramen mandibular y el ápice del dentario) y 8 (altura del proceso coronoide) fueron las más preponderantes en la explicación de la varianza entre los grupos, mientras que en el CVA las medidas 4 (distancia entre el proceso articular y el borde posterior del canino), 5 (distancia entre el foramen mandibular y el ápice del dentario), 8 (altura del proceso coronoide) y 9 (altura de la rama horizontal bajo el nivel del borde posterior de m1) son las más importantes para la diferenciación entre los grupos. En consideración a estos resultados, se realizó un análisis bivariado para visualizar la relación de dichas variables en los diferentes grupos.

VII.3.2.3.1. Confrontación de Distancia entre el cóndilo y el borde posterior del canino (medida 2) con altura del proceso coronoide (medida 8)

El gráfico de dispersión muestra que existe una relación negativa entre el largo del dentario y la altura de éste.

M. angustirostris y *P. vitulina* tienen los valores relativos más bajos de la longitud de dentario, sin embargo, presentan los valores relativos más altos de la altura del proceso coronoide. De esta forma, dichas especies tienen los dentarios proporcionalmente más robustos de la muestra.

E. barbatus, *H. grypus*, *Piscophoca* y SGO.PV.1080c tienen valores medios representando dentarios proporcionalmente más largos y bajos que *P. vitulina* y *M. angustirostris*. Por otro lado, *H. leptonyx*, tiene un largo relativo del dentario semejante a *P. vitulina*, pero presenta una menor altura relativa del proceso coronoide, así esta especie tiene un dentario proporcionalmente largo y bajo. *Acrophoca*, tiene los valores relativos más altos de la longitud del dentario, sin embargo, presenta los valores relativos mas bajos de la altura del proceso coronoide de toda la muestra. De esta forma, el dentario de *Acrophoca* es proporcionalmente muy elongado y muy bajo, aún cuyo se estandariza por el largo del dentario.

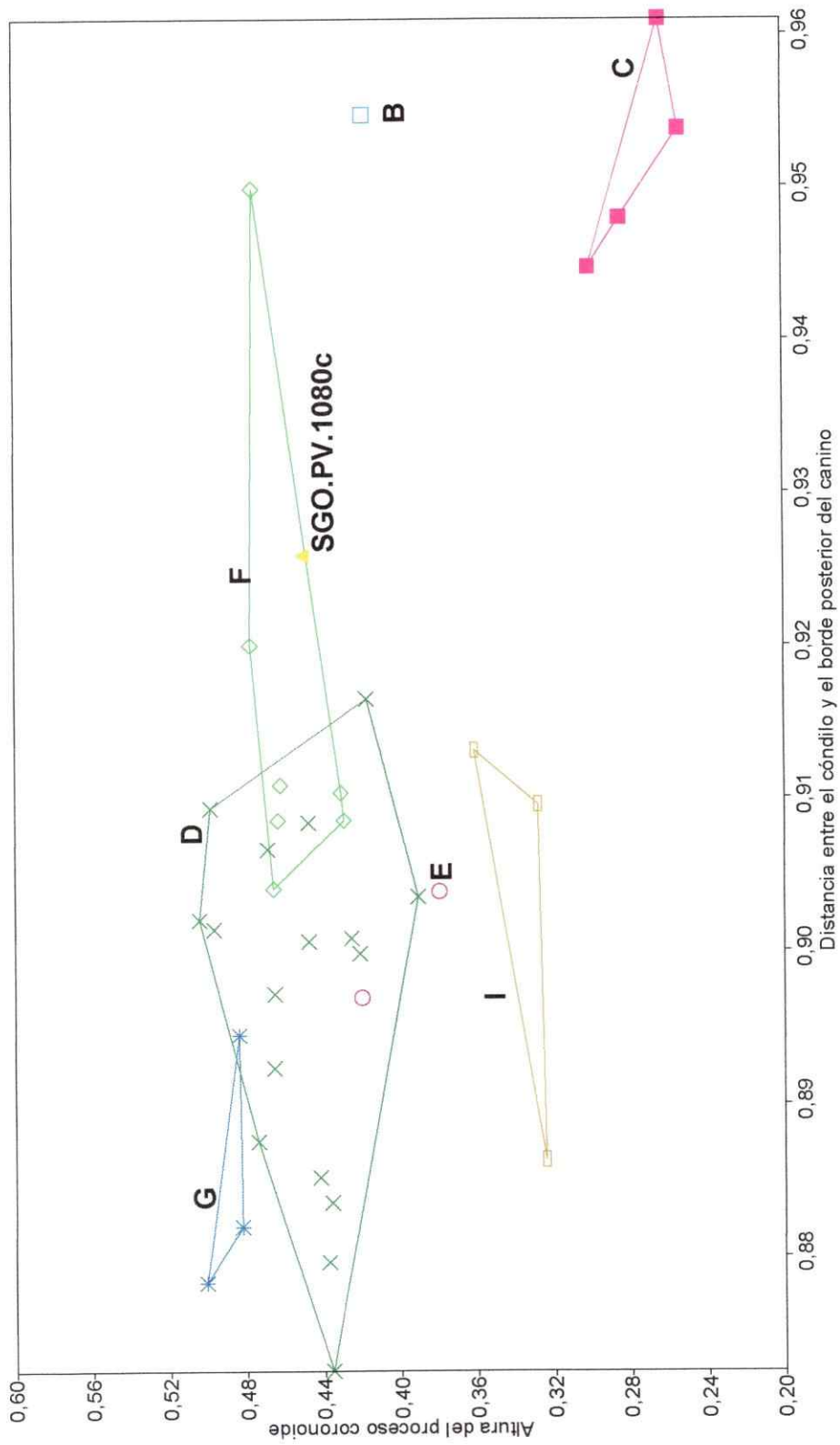


Figura 17. Gráfico del largo total del dentario versus la altura del proceso coronóide. Abreviaciones: B, *Piscophoca*; C, *Acrophoca*; D, *Phoca vitulina*; E, *Halichoerus grypus*; F, *Erignathus barbatus*; G, *Mirounga angustirostris*; I, *Hydrurga leptonyx*.

VII.3.2.3.2. Confrontación de la distancia entre el foramen mandibular y el ápice del dentario (medida 5) con la altura del proceso coronoide (medida 8)

El gráfico de dispersión muestra una relación negativa entre la medida 5 y la medida 8. Se observa que *Phoca vitulina* y *Mirounga angustirostris* tienen los menores valores relativos de la longitud de la rama horizontal por lo que dichas especies tienen los dentarios proporcionalmente más robustos de los grupos considerados, a pesar de sus diferencias de tamaños. Los demás grupos tienen valores medios. *Acrophoca* tiene los valores relativos más altos de la longitud del dentario y a su vez presenta los menores valores relativos de la altura del dentario. Así, *Acrophoca* presenta el dentario proporcionalmente más largo y bajo de los fócidos estudiados.

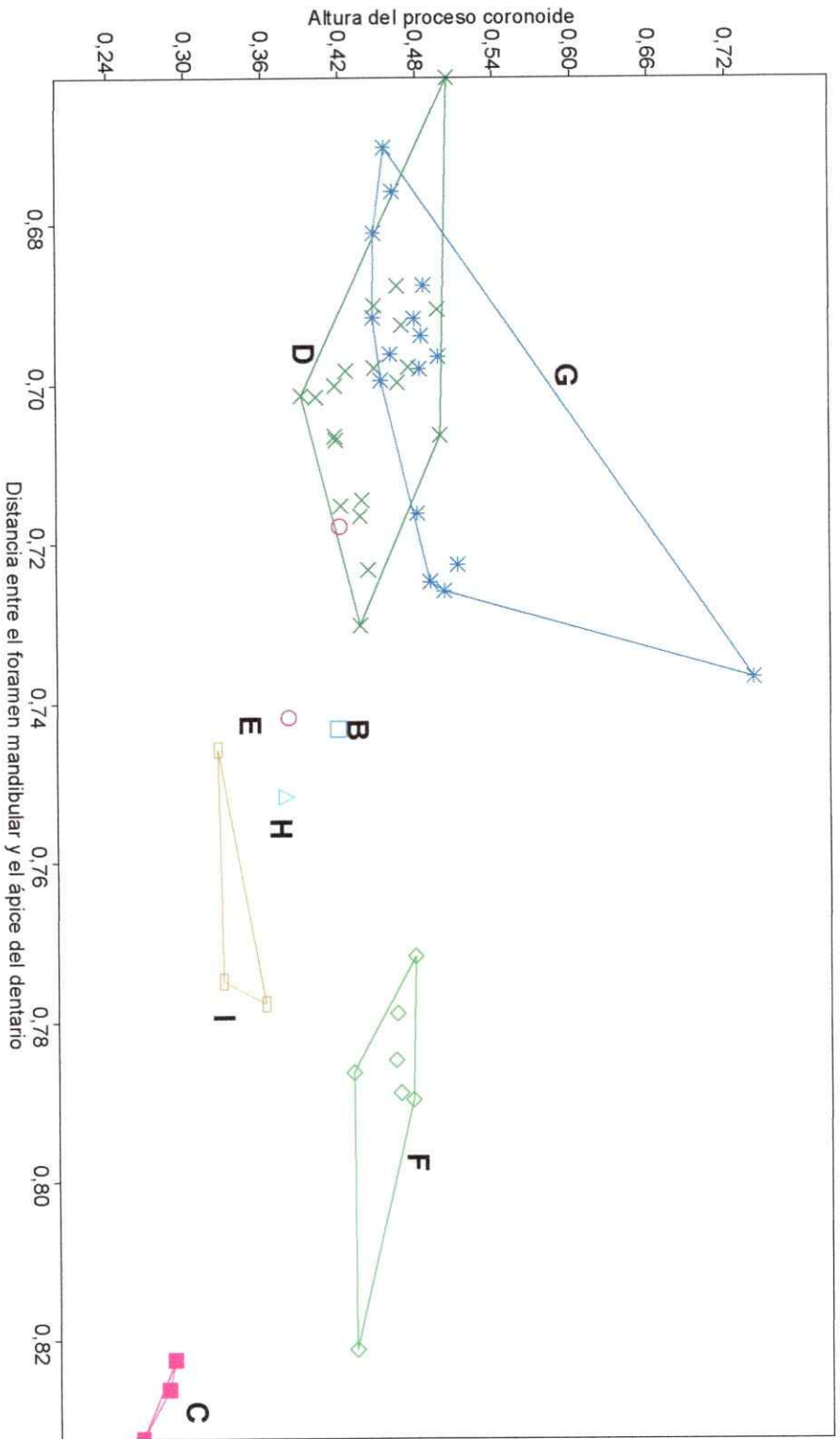


Figura 18. Gráfico de la distancia entre el foramen mandibular y el ápice del dentario (medida 5) versus la altura del proceso coronoide (medida 8). Abreviaciones: B, *Piscophoca*; C, *Acrophoca*; D, *Phoca vitulina*; E, *Halichoerus grypus*; F, *Erignathus barbatus*; G, *Mirounga angustirostris*; H, *Monachus schauinslandi*; I, *Hydrurga leptonyx*.

VII.3.2.3.3. Contronación de la distancia entre el cóndilo y el borde posterior del cóndilo (medida 2) con la altura la rama horizontal bajo el nivel del borde posterior de m1 (medida 9)

El gráfico de dispersión muestra que en general, en los grupos estudiados tienen una relación negativa entre los valores relativos del largo del dentario (medida 2) y la altura de la rama horizontal (medida 9).

Phoca vitulina, Mirounga angustirostris, Hydrurga leptonyx y Halichoerus grypus tienen los valores relativos de la longitud del dentario más bajos de toda la muestra. Sin embargo, *M. angustirostris* presenta los valores relativos más altos de la altura de la rama horizontal, por otro lado, *P. vitulina, H. leptonyx* y *H. grypus* tienen valores relativos similares de la medida 9. Así *M. angustirostris* presenta el dentario proporcionalmente más robusto de la muestra, seguido de *Phoca vitulina, Hydrurga leptonyx* y *H. grypus*.

Erignathus barbatus, Hadrokirus y *Piscophoca* tienen valores intermedios presentando dentarios proporcionalmente más gráciles. *Acrophoca* tiene los valores relativos más altos de la longitud del dentario, sin embargo, presenta los valores relativos más bajos de la altura de la rama horizontal, de esta forma, este género presenta los dentarios proporcionalmente más alargados y delicados de toda la muestra. Finalmente, SGO.PV.1080c, presenta un valor relativo del largo del dentario alto (pero menor a *Acrophoca*), con un bajo valor de la altura relativa de la rama horizontal, así este espécimen es proporcionalmente más robusto que *Acrophoca* pero menos que *Phoca vitulina*.

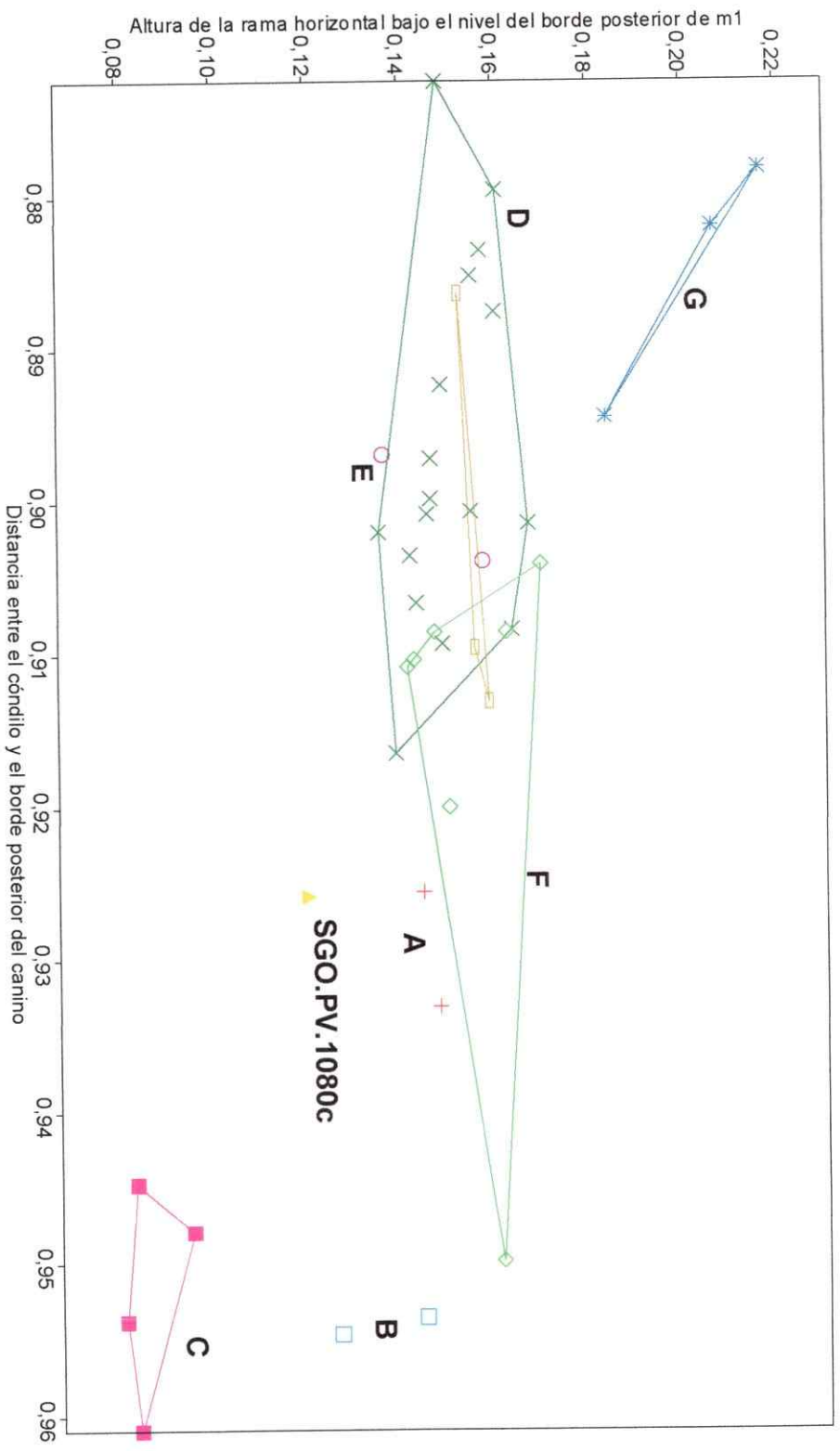


Figura 19. Gráfico de la longitud total del dentario (medida 1) versus altura de la rama horizontal bajo el nivel del borde posterior de m1 (medida 9). Abreviaciones: A, *Hadrokirus*; B, *Piscophoca*; C, *Acrophoca*; D, *Phoca vitulina*; E, *Halichoerus grypus*; F, *Erignathus barbatus*; G, *Mirounga angustirostris*; I, *Hydrurga leptonyx*.

VI.4. Discusión

A partir del análisis morfológico cualitativo se identificó la presencia de *Acrophoca longirostris* (SGO.PV.22110), *Hadrokirus martini* (SGO.PV.22106) (siendo éste el primer registro en Chile y el primero fuera de Perú), así como una nueva forma de *Acrophoca* (SGO.PV.22109) y cuatro nuevos morfotipos que no pueden ser asignados a ninguno de los géneros hasta ahora conocidos. Entre los que se incluye un nuevo fócido de tamaño pequeño (comparable en tamaño con miembros del género *Phoca*), el cual presenta suficientes especímenes y características diagnósticas para constituir un nuevo género y especie. De esta forma, basado en el análisis morfológico cualitativo, se detecta una mayor diversidad, al menos morfológica, de Phocidae fósiles en la Formación Bahía Ingleza comparado con el registro actual (ver Figura 20) comprobándose la hipótesis general de este trabajo.

No se registró la presencia de restos asignables a *Piscophoca*. Este género fue descrito por primera vez a partir de restos craneales y postcraneales encontrados en la localidad de Sacaco Sur, Formación Pisco, Perú (Muzon, 1981). Sin embargo, y a pesar de provenir de la misma localidad donde fue encontrado el material tipo de *Acrophoca*, pocos ejemplares han sido referidos a este género, situación similar a lo que ocurre en Chile. En este sentido Walsh y Naish (2002) refieren restos craneales y postcraneales aislados a *Piscophoca aff. pacifica*. Sin embargo, en el mismo trabajo mencionan que el material presenta diferencias anatómicas con el material tipo de *Piscophoca* por lo que podría pertenecer a una nueva especie. De esta manera no se puede descartar que estas

Figura 20. Listado de pinnípedos fósiles encontrados en Formación Bahía Inglesa.

Mencionado por:	Edad	Taxa	
		<i>Piscophoca</i> sp.	Mioceno tardío
		<i>Acrophoca</i> sp.	Mioceno tardío
		<i>Acrophoca</i> Nueva Forma	Mioceno tardío
		<i>Hadrokirus</i> <i>martini</i>	Mioceno tardío
		<i>cf. Hadrokirus</i> sp.	Mioceno tardío
		<i>Monachinae</i> Nueva Forma 1	Mioceno tardío
		<i>Monachinae</i> Nueva Forma 2	Mioceno tardío
		<i>Monachinae</i> Nueva Forma 3	Mioceno tardío
		<i>Monachinae</i> Nueva Forma 4	Mioceno tardío-Plioceno temprano
	Walsh y Naish (2002)		
	Este trabajo		

diferencias puedan ser atribuidas a dimorfismo sexual o a variación ontogénica. En este sentido, la ausencia de material asociado ha dificultado la identificación de nuevos y más completos materiales a este género. En cuanto a la colección de pinnípedos fósiles de Chile, es importante tener en cuenta de que esta fundamentalmente compuesta por restos craneales y postcraneales aislados, lo que está relacionado principalmente a la falta de campañas sistemáticas para colecta. Así la naturaleza esencialmente aislada y fragmentaria de las colecciones de pinnípedos fósiles de Chile podría afectar la identificación, por ejemplo de *Piscophoca* en el Neógeno de Chile.

En cuanto a los restos dentarios, las principales características que permitieron su asignación fueron la anatomía dental, forma del proceso coronode, disposición de los alveolos y presencia de diastemas, espacio entre el borde posterior de m1 y el inicio del proceso coronode, forma y dirección del proceso articular y la forma y profundidad de la fosa masetérica. La selección de dichos caracteres (todos asociados a diversos aspectos de la alimentación) fue basada en observaciones previas de la variación mandibular en especies modernas. Así, los caracteres elegidos, si bien no necesariamente constituyen caracteres con valor filogenético (caracteres derivados compartidos o sinapomorfias), presentan estados conservados en los diferentes grupos de focas y no estarían sujetos a variación sexual ni ontogénica.

Estos nuevos hallazgos sugieren que durante el Neógeno tardío la comunidad de Phocidae fósiles en la costa Este del Pacífico Sur fue más compleja que la que se suponía hasta el momento (sólo integrada por *Acrophoca* y *Piscophoca aff. pacifica*; Walsh y Naish, 2002; Valenzuela y col. 2009). A partir de estos resultados se propone que al menos ocho diferentes morfotipos (*Acrophoca longirostris*, *Piscophoca pacifica*, *Hadrokirus martinii*, *Acrophoca* Nueva Forma, 3 nuevos morfotipos dentarios y nuevo morfotipo de pequeño tamaño) podrían haber coexistido durante este periodo, constituyendo un importante caso de simpatria dentro de los pinnípedos, comparable en cierta medida, con las focas modernas de Antártica (5 especies) y algunos pinnípedos primitivos (incluyendo 5 especies incluidas en "Enarctiidae", Desmatophocidae y Odobenidae) del Mioceno Temprano-Medio en la costa Este del Pacífico Norte (Deméré y col., 2003; Shrihai y Jarret, 2009). En este sentido, la evidencia fósil de Chile proporciona un ejemplo de una de las mayores diversidades de focas en simpatria conocida, si se consideran todos los morfotipos como potenciales especies. De manera conservadora, aunque todos los morfotipos no se convirtieran en taxa válidos, al menos 5 especies estarían presentes. Esto es sin duda una valiosa evidencia concerniente a la presencia de patrones de especiación rápida y de origen y evolución en los grupos de fósidos (y de los pinnípedos en general), área poco explorada hasta el momento.

En esta misma línea, otros recientes descubrimientos realizados en diferentes puntos del Hemisferio Sur apoyan la idea de que el Hemisferio Sur fue escenario de una importante diversificación de Phocidae durante el Neógeno tardío. Varas-Maica y Valenzuela-Toro (2011) reportaron el hallazgo de un putativo *Monachinae* basal desde el Mioceno Medio de Formación Pisco, Perú. También proveniente de Formación Pisco, *Hadrokirus martini* fue recientemente descrito desde sedimentos del Mioceno Tardío-Plioceno (Amson y Muizon, 2013), adicionándose a los registros de *Acrophoca* y *Piscophoca* previamente reportados en dicha formación. En el Plioceno de Australia se descubrieron restos de un fócido indeterminado (Fitzgerald, 2005) y dos nuevos especímenes de Phocidae indeterminado fueron reportados del Mioceno Medio-Plioceno Temprano de Australia y Nueva Zelanda (Fitzgerald y col. 2013). Adicionalmente, abundantes restos del extinto *Homiphoca capensis* han sido reportados en Sudáfrica (Muizon y Hendey, 1980; Avery y Klein, 2011; Gouvier y col. 2012). Adicionalmente, Valenzuela-Toro y col. (aceptado) reportan la primera ocurrencia fósil de *Mirounga* en América del Sur, desde el Pleistoceno de Mejillones, Región de Antofagasta. Así todos estos descubrimientos dan cuenta de la compleja evolución de las faunas de pinnípedos en el Hemisferio Sur, que la que hasta el momento no ha sido considerada por por las principales hipótesis biogeográficas (Deméré y col. 2003; Fyler y col. 2005).

En los últimos años el uso de técnicas morfométricas para el estudio de la

variación de la anatomía craneal en pinnípedos modernos se ha incrementado

sustancialmente (Mo y col., 2009; Jones y Goswami, 2010a,b). Sin embargo, la

aplicación de estas técnicas al estudio de los pinnípedos fósiles es aún incipiente.

Por lo que las asignaciones y establecimiento de caracteres diagnósticos se han

realizado, en su mayoría, sin considerar la variación intraespecífica (debido al

sexo, ontogenia, etc.) de dichos caracteres dentro de los mismos grupos

(constituyendo una visión clásica tipológica de la paleontología), siendo esto

relevante en consideración de que una importante proporción de materiales tipos

de especies fósiles están constituidos por elementos craneales y postcraneales

aislados (ejemplo: True, 1906; Ray, 1976; Koretsky y Ray, 1994; Koretsky, 2003;

Koretsky y col., 2012; Koretsky y Doming, 2014). De esta forma, este trabajo es

un avance significativo a favor de considerar una visión más biológica de la

paleontología, integrando el estudio de la variación morfológica intra e

interespecífica de pinnípedos fósil y modernos a través de la utilización de

técnicas morfométricas.

Los resultados del PCA de los datos estandarizados mostró que las

principales diferencias entre los grupos (excepto por *Mirounga*) están asociadas al

efecto del largo de la rama horizontal (en especial por el efecto de la medida 5) y

la altura del proceso coronóide (medida 8; ver Figura 15). En particular, la

variación de *Mirounga* respecto de los demás grupos está asociada al efecto

negativo de la longitud de la rama horizontal y un efecto positivo de la altura del

Tal como se menciona mas arriba, el género fósil *Acrophoca* se diferencia del resto de los grupos de focas estudiadas por el largo de la rama dentaria y por un proceso coronode extremadamente bajo (ver Figura 1 en Apéndice, gráficos bivariados: efecto positivo del largo del dentario y un efecto negativo de la altura del proceso coronode). Sin embargo, dichas medidas no entregan información respecto a la causa de la amplia variación intraespecífica observada en la representación biplot del CVA, la que podría atribuirse, entre otros factores, al efecto del dimorfismo sexual o a la presencia de una mayor diversidad sistemática dentro de este género fósil. En este sentido, en el análisis morfológico cualitativo se demostró la presencia de al menos una nueva forma de *Acrophoca*, diferente

medidas asociadas a la altura y robustez del dentario.

angustirostris se vieron preponderantemente influidas positivamente por las especies *Hydrurga leptonyx*, *Phoca vitulina*, *Halichoerus grypus* y *Mirounga* positivamente por medidas asociadas al largo del dentario, mientras que las *Piscophoca*, *Hadrokirus*, SGO.PV.1049b y SGO.PV.1080c se vieron afectados visualizar que los taxa *Acrophoca*, *Monachus schauinslandi*, *Erigonathus barbatus*, maximización de las diferencias entre los grupos entregada por el CVA permite robustez (alto del proceso coronode, altura de la rama horizontal). La longitud del dentario y un efecto negativo de las medidas asociadas a su (también exceptuando a *Mirounga*) está dado principalmente por efecto positivo de proceso coronode. El CVA mostró que la variación entre los grupos estudiados



A pesar de esto, nuestros resultados muestran que la diversidad intraespecífica de *Acrophoca* está dada por el efecto del largo de la rama horizontal (en particular por las medidas 3, distancia entre el proceso articular y el ápice del dentario y 5, distancia entre el foramen mandibular y el ápice del dentario), por lo que estudios futuros concernientes a la variación intraespecífica de este grupo debiese incluir dichas características.

En cuanto al dimorfismo sexual, y a diferencia de los demás pinnípedos, los fósidos modernos exhiben un menor grado de dimorfismo, con la excepción de *Halichoerus grypus*, *Cystophora cristata* y el género *Mirounga* (Cullen y col. 2014). En cuanto a este último género, se ha establecido que los machos presentan la porción anterior del dentario proporcionalmente mas amplia y un largo total del dentario mayor que las hembras (Briggs, 1975). Cullen y col. (2014) demuestran que ya el Pinnípedomorfo basal *Enaliarctos* (Oligoceno Tardío) presentaba dimorfismo. Sin embargo, existen escasas referencias sobre la ocurrencia de dimorfismo sexual en Phocidae (Desmatophocidae + Phocidae). En este sentido, Deméré y Berta (2002) demostraron la existencia de dimorfismo sexual en miembros de la extinta y primitiva familia Desmatophocidae. No obstante, la evolución del dimorfismo sexual dentro de Phocidae incluyendo especies fósiles (como *Acrophoca*) no ha sido abordada.

Adicionalmente, los resultados muestran que los especímenes fósiles provenientes de Formación Bahía Inglesa (SGO.PV.1080c y SGO.PV.1049b) están incluidos dentro del rango de variación de *Acrophoca* (sucede lo mismo con *Monachus schauinslandi* y *Piscophoca pacifica*). De esta forma, al menos en términos morfométricos, las mándibulas de los nuevos morfotipos chilenos no presentan diferencias respecto de *Acrophoca*. No obstante, y tal como se describe en la sección de análisis morfológico cualitativo, ambos especímenes (SGO.PV.1049b y SGO.PV.1080c) presentan diferencias respecto de *Acrophoca* entre las que se incluyen diferencias que no son consideradas por el análisis morfométrico, tales como la sinuosidad, en vista dorsal, de la rama horizontal; profundidad de las inserciones musculares del *masseter* y largo y forma de la superficie sinfisial del dentario. En este caso, los resultados de nuestro análisis morfométrico no fueron concluyentes por lo que medidas que den cuenta de esta diferente morfología debiesen ser incluidas en análisis futuros.

De forma general, los resultados de los análisis morfométricos muestran que las medidas 4 (distancia entre el proceso articular y el borde posterior del canino), 5 (distancia entre el foramen mandibular y el ápice del dentario), 8 (altura del proceso coronoide) y 9 (altura de la rama horizontal bajo el nivel del borde posterior de m1) fueron las más importantes para diferenciar a los taxa de fósidos. Consecuentemente, dichos caracteres deberían ser considerados diagnósticos en futuras descripciones de nuevas especies de Phocidae fósiles.

Por otro lado, los resultados del análisis bivariado muestran que *Phoca vitulina* y *Mirounga angustirostris* tienen dentarios proporcionalmente semejantes, a pesar de las evidentes diferencias de tamaño (ver Figura 1 en Apéndice). Ambas especies resultaron tener los dentarios proporcionalmente mas cortos y robustos de la muestra analizada (dentarios con bajos valores relativos de la longitud del dentario y altos valores de la altura del proceso coronoide). Por otro lado, especies con dentarios alargados (como *Hydrurga* y *Acrophoca*) resultaron ser proporcionalmente diferentes ya que *Hydrurga* tiene un dentario de longitud relativa media y una altura relativa del proceso coronoide bajo, *Acrophoca* tiene una longitud relativa del dentario extrema presentando además un valor relativo de la altura del dentario muy bajo. De esta forma, *Acrophoca* resulta ser el grupo con el dentario proporcionalmente mas delicado (elongado y bajo) en relación a todas las demás focas estudiadas.

VI. 5. Bibliografía

Amano, M., Y. Koyama, E. A. Petrov, A. Hayano y N. Miyazaki. 2000. Morphometric comparison of skulls of seals subgenus *Pusa*. Pp. 315-323. In K. Minoura (ed.) Lake Bikal. Elsevier Sciences, Amsterdam.

Amson, E., y C. de Muizon. 2013. A new durophagous phocid (Mammalia: Carnivora) from the late Neogene of Peru and considerations on monachine seals phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology*. <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2013.799610>.

Avery, G., y R. G. Klein. 2011. Review of fossil phocid and otariid seals from the southern y western coasts of South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 66:14–24.

Barnes, L. G. 1985. Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the porpoises (Phocoenidae, Mammalia). *Marine Mammal Science* 1: 149–165.

Berta, A., y A. R. Wyss. 1994. Pinniped phylogeny; pp. 33-56 In A. Berta and T. A. Deméré (eds.), *Contributions in marine mammal paleontology honoring Frank C. Whitmore Jr.*, San Diego, Proceedings of San Diego Society of Natural History 29.

Briggs, K. y Morejohn, G. 1975. Sexual Dimorphism in the Mandibles and Canine Teeth of the Northern Elephant Seal. *Journal of Mammalogy* 56: 224-231.

Cullen, T. M., D. Fraser, N. Rybczynski, y C. Schröder-Adams. 2014. Early evolution of sexual dimorphism and polygyny in Pinnipedia. *Evolution*. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/evo.12360/abstract>.

Deméré, T.A., y A. Berta. 2002. The Miocene pinniped *Desmatophoca oregonensis* Condon, 1906 (Mammalia: Carnivora) from the Astoria Formation, Oregon. In R.J. Emry (editor), *Later Cenozoic mammals of land and sea: tributes to the career of Clayton E. Ray*. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 93: 113–147.

Deméré, T.A., A. Berta, y P. J. Adam. 2003. Pinnipedimorph evolutionary biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 13:32–76.

Duque-Osorio, J.F., Ortíz-Salazar, M.A., Salazar-Monsalve, L. y Mejía-Pavony, C. 2009. Mamíferos: Evolución y Nomenclatura Dental. *Revista Estomatología* 17:30-44.

Ericson, Per G.P. y Storå, Jan. 1999. A manual to the skeletal measurements of the seal genera *Halichoerus* and *Phoca* (Mammalia: Pinnipedia). Department of Vertebrate Zoology, Swedish Museum of Natural History. Stockholm. Stencil.

Fitzgerald, E. M. G. 2005. Pliocene marine mammals from the Whalers Bluff Formation of Portly, Victoria, Australia. *Memoirs of Museum Victoria* 62:67–89.

Fitzgerald, E. M. G., D. Hastie, J. Buckeridge, y P. Scofield. 2013. Earliest seals from Australasia reveal colonization of the Southern Ocean by archaic Monachinae (Phocidae). *Journal of Vertebrate Paleontology, Program y Abstracts*: 127–128.

Fyler, C.A., Reeder, T.W., Berta, A., Antonelis, G., Aguilar, A. y Yroukaki, E., 2005. Historical biogeography y phylogeny of monachine seals (Pinnipedia: Phocidae) based on mitochondrial and nuclear DNA data. *J. Biogeogr.* 32, 1267–1279.

Govender, R., A. Chinsamy, y R. Rogers Ackermann. 2012. Anatomical and landmark morphometric analysis of fossil phocid seal remains from Langebaanweg, West Coast of South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 67:135–149.

Gutstein CS, Cozzuol MA, Vargas AO, Suárez ME, Schultz CL y Rubilar-Rogers D. 2009. Patterns of skull variation of *Brachydelphis* (Cetacea, Odontoceti) from the Neogene of the Southeastern Pacific. *Journal of Mammalogy* 90:504–519.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

Howell, A. B. 1930. Aquatic mammals. Their adaptations to life in the water. Charles C. Thomas Publisher, Springfield, Illinois, 338pp.

Jones KE, Goswami A. 2010a. Morphometric analysis of cranial shape in pinnipeds (Mammalia, Carnivora): convergence, ecology, ontogeny, and dimorphism. In: Goswami A, Friscia A, editors. *Carnivoran evolution: new views on phylogeny, form, and function*. Cambridge: Cambridge University Press. p 342–373.

Jones KE, Goswami A. 2010b. Quantitative analysis of the influences of phylogeny and ecology on phocid and otariid pinniped (Mammalia; Carnivora) cranial morphology. *Journal of Zoology* 280: 297–308.

Jones, K., C. B. Ruff, y A. Goswami. 2013. Morphology and biomechanics of the pinniped jaw: mandibular evolution without mastication. *Anatomical Records* 296:1049–63.

Koretsky, I. 2001. Morphology and Systematics of Miocene Phocinae (Mammalia:Carnivora) from Paratethys and the North Atlantic Region. *Geologica Hungarica, Series Paleontologica, Budapest, Fasciculus* 54:109 pages, 63 figures, 17 tables.

Koretsky, I.A. y Syers, A., 2002 - Paleontology of the Late Oligocene Ashley and Chyler Bridge Formations of South Carolina, 1: Paleogene Pinniped Remains; The Oldest Known Seal (Carnivora: Phocidae) - *Smithsonian Contribution to Paleobiology* 93: 179-184.

Koretsky, I.A. y Grigorescu, D., 2002 - The Fossil Monk Seal *Pontophoca sarmatica* (Alekseev) (Mammalia: Phocidae: Monachinae) from the Miocene of Eastern Europe - *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 93: 149-162.

Koretsky, I.A. y Ray, C.E. 2008. Phocidae of the Pliocene of Eastern North America - pp. 81-140, in: Ray, C.E., Bohaska, D.J., Koretsky, I.A., Ward, L.W. & Barnes, L.G. (eds.) - *Geology and Paleontology of the Lee Creek Mine, North Carolina, IV - Virginia Museum of Natural History, Special Publication* 14: ii-x, 518 pp.

Koretsky, I.A., Ray, C.E. y Peters, A.M.M. 2012. A new species of *Leptophoca* (Carnivora, Phocidae, Phocinae) from both sides of the North Atlantic Ocean (Miocene seals of the Netherlands, part I) - *DEINSEA* 15: 1-12 [ISSN 0923-9308].

Koretsky, I. y Domning, D. 2014. One of the Oldest Seals (Carnivora, Phocidae) from the Old World. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 224-229.

Mead, J. G., y R. E. Fordyce. 2009. The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian Contributions to Zoology* 627:1-248.

Mo, G., Zotti, A., Agnesi, S., Finola, M. G., Bernardini, D., Cozzi, B. (2009). Age classes and sex differences in the skull of the Mediterranean monk seal, *Monachus monachus* (Hermann, 1779). A study based on bone shape y density. *Anatomical Record-Advances in Integrative Anatomy y Evolutionary Biology* 292: 544-556.

Muizon, C. de. 1981. Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Première partie: Deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène de Sud-Sacaco. *Travaux de l'Institut Français d'Études Andines* 22:1-161.

Muizon, C de. y Q. B. Hendey. 1980. Late Tertiary seals of the South Atlantic Ocean. *Annals of the South African Museum* 82:91-128.

Paulina-Carabaja, A.I, Acosta-Hospitaleche, C. y Yury-Yáñez, R. 2014. Endocranial morphology of *Pygoscelis calderensis* (Aves, Spheniscidae) from the Neogene of Chile and remarks on brain morphology in modern *Pygoscelis*. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, DOI: 10.1080/08912963.2014.898067.

Pyenson, N. D., C. S. Gutstein, J. F. Parham, J. P. Le Roux, C. C. Chavarría, H. Little, A. Metallo, V. Rossi, A. M. Valenzuela-Toro, J. Velez-Juarbe, C. M. Santelli, D. Rubilar Rogers, M. A. Cozzuol, y M. E. Suárez. 2014. Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281 1781 20133316.

Sallaberry, M., Rubilar-Rogers, D., Suárez, M. y Gutstein, C.S. 2007. The skull of a Procellariiformes from the Neogene (Late Miocene) of northern Chile. *Revista Geológica de Chile* 34: 147-154.

Shirihai, H., y B. Jarret. 2009. Whales, Dolphins y Seals. A Guide to the Marine Mammals of the World. A&C Black Publishers, London, 384 pp.

True, W., 1906. Description of a new genus and species of fossil seal from the Miocene of Maryland. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 30, 835-840.

Valenzuela, A, C. S. Gutstein, y D. Rubilar-Rogers. 2009. Nuevos materiales fósiles referidos a *Acrophoca* Muizon y *Piscophoca* Muizon (Pinnipedia: Phocidae) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa, Chile. Libro de Resúmenes XXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, pp. 61-62.

Valenzuela-Toro, A., C. S. Gutstein, y M. A. Cozzuol. 2010. A new true seal morphotype (Phocidae, Carnivora) from Bahía Inglesa Formation, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (3, Supplement): 180A. 70nd Annual meeting of Society of Vertebrate Paleontology, Pittsburgh, USA.

Valenzuela-Toro, A. M., C. S. Gutstein, R. M. Varas-Malca, M. E. Suárez, y N. D. Pyenson. 2013. Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the

Plio-Pleistocene of the Atacama desert, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33:216–223.

Valenzuela-Toro, A. M., C. S. Gutstein, M. E. Suárez, R. Otero y N. Pyenson. (accepted) Elephant seal (*Mirounga sp.*) from the Pleistocene of the Antofagasta Region, northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*. JVP-2013-0178.R1.

Varas-Malca, R. M., y A. Valenzuela-Toro. 2011. A basal monachine seal from the Middle Miocene of the Pisco Formation, Peru. *Libro de Resúmenes IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, pp 378.

Walsh SA y Hume JP. 2001. A new Neogene marine avian assemblage from north-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:484–491.

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

Walsh, S.A., y M. Suárez. 2005. First post-Mesozoic record of Crocodyliformes from Chile. *Acta Palaeontologica Polonica* 50:595–600.

Walsh S.A, Suárez ME. 2006 New penguin remains from the Pliocene of northern Chile. *Hist. Biol.* 18, 115–126.

VII. CAPÍTULO 3

CONCLUSIONES Y EVALUACIÓN DE CUMPLIMIENTO DE HIPÓTESIS

En este capítulo se presenta una revisión de los resultados obtenidos en los capítulos precedentes de esta tesis y se analiza el cumplimiento de las hipótesis propuestas.

En el capítulo 1 se da cuenta del hallazgo de nuevos materiales fósiles provenientes de la Cuenca de Caldera. El primero de ellos corresponde al registro más reciente de Phocidae en Chile, proveniente del Plioceno Temprano de Formación Bahía Inglesa. El segundo registro corresponde al registro más antiguo de *cf. Otaria flavescens* proveniente de niveles del Pleistoceno Tardío los cuales sobreyacen a Formación Bahía Inglesa. A partir de este registro se concluye que el recambio faunístico de pinnípedos ocurrió entre el Plioceno Tardío y Pleistoceno Temprano. De esta forma, a partir de esta nueva evidencia se da por verificada la primera de las hipótesis específicas planteadas, concerniente a la ocurrencia de un recambio faunístico de pinnípedos asociado a la transición del Plio-Pleistoceno.

Adicionalmente, a partir de este registro se propone en el Capítulo 1, dos hipótesis de mecanismos posibles para explicar este recambio. La primera hipótesis propone que durante el Plioceno Temprano, los fócidos desaparecieron (ya sea local o globalmente) como resultado de una disminución de su hábitat. Ya en el Pleistoceno la costa fue repoblada por miembros de la familia Otariidae. La segunda hipótesis propone que durante la transición Plio-Pleistoceno existió una co-existencia de fócidos y otáridos, hasta que la ocurrencia de cambios ambientales determinó la desaparición de los fócidos y la permanencia de los

otáridos. En esta segunda hipótesis se asume que la ausencia de evidencia fósil de otáridos en rocas anteriores al Pleistoceno se debe al pobre registro fósil.

En el capítulo 2 se demostró la existencia de al menos 7 diferentes tipos de focas, entre las que se incluyen 5 nuevos morfotipos de focas no conocidos hasta ahora, cumpliéndose la Hipótesis Específica 2. De esta forma, la comunidad de pinnípedos de Formación Bahía Inglesa se transforma en la más diversa que se conoce (8 tipos de focas, incluyendo las reportadas en este trabajo y el registro previo a este trabajo de *Piscophoca*). En este sentido, es necesario mencionar que hasta el momento, se han realizado escasos estudios sistemáticos de la fauna de pinnípedos fósiles, por lo que no se descarta la existencia de comunidades similares en otras localidades tanto del Hemisferio Norte y Sur. No obstante, se da por comprobada la Hipótesis General de este trabajo, la que propone la existencia de una mayor diversidad de pinnípedos fósiles diferentes a los taxa anteriormente reportados (*Acrophoca* y *Piscophoca*). En este sentido, esta mayor diversidad demuestra que durante el Neógeno tardío (10-3 Ma), el Hemisferio Sur fue escenario de un evento (o varios) evento de diversificación de fócidos, dando indicios de patrones de especiación rápida, área poco explorada hasta el momento.

Dentro de la nueva diversidad de fócidos descubierta en este trabajo se incluye una nueva forma del género *Acrophoca*, el primer registro en Chile de

Hadrokirus martini, tres nuevos morfotipos dentarios, así como la presencia de una foca de tamaño pequeño (a pesar de presentar indicadores de madurez física) comparable con miembros del género *Phoca* (las focas más pequeñas que se conocen hoy en día). Así, este nuevo morfotipo difiere significativamente de las modernas focas antárticas y las focas fósiles previamente descritas en la costa Este del Océano Pacífico Sur, las cuales se caracterizan por ser de tamaño mediano a grande, dando indicios de una diversidad de tamaños pocas veces vista.

Los resultados del análisis morfométrico dio luces sobre la variación intra e interespecífica en diferentes taxa de Phocidae, lo que permitirá descartar estas variables durante la descripción e identificación de especímenes fósiles. Accesoriamente, los resultados de esta sección permitieron la identificación de nuevos caracteres con valor diagnóstico que deberán ser considerados en futuros trabajos de descripción de nuevas especies de pinnípedos.

En términos de hipótesis, los resultados obtenidos en el capítulo 2 estarían en concordancia con la segunda hipótesis de mecanismo para la ocurrencia del recambio faunístico de pinnípedos (planteada en el Capítulo 1), demostrándose que al menos, existió una mayor diversidad de fócidos durante el Neógeno tardío.

Apéndice

Análisis morfológico

Tabla 1. Materiales fósidos fósiles de la Colección de Vertebrados fósiles del MNHN estudiados en el Capítulo 2.

# Colección	Material	Identificación	Publicación	Localidad	Edad
SGO.PV.21569	Húmero izquierdo	Nuevo morfotipo 4	Pyenson et al., 2014	Cerro Ballena	Mioceno Tardío
SGO.PV.21602	Rama mandibular derecha incompleta	Nuevo morfotipo 3	Este trabajo	Mina Fosforita	Mioceno Tardío
SGO.PV.1080c	Rama mandibular derecha	Nuevo morfotipo 1	Este trabajo	Mina Fosforita	Mioceno Tardío
SGO.PV.1049a	Rama mandibular izquierda	Nuevo morfotipo 2	Este trabajo	Mina Fosforita	Mioceno Tardío
SGO.PV.1049b	Rama mandibular derecha	Nuevo morfotipo 2	Este trabajo	Mina Fosforita	Mioceno Tardío
SGO.PV.22110	Rama mandibular derecha incompleta	<i>Acrophoca longirostris</i>	Este trabajo	Mina Fosforita	Mioceno Tardío
SGO.PV.22111	Rama mandibular derecha incompleta	<i>cf. Hadrokirus martini</i>	Este trabajo	Mina Fosforita	Mioceno Tardío
SGO.PV.22109	Rama mandibular derecha incompleta	<i>cf. Hadrokirus martini</i>	Este trabajo	Mina Fosforita	Mioceno Tardío
SGO.PV.22108	Rama mandibular derecha incompleta	<i>Phocidae indet.</i>	Este trabajo	Mina Fosforita	Mioceno Tardío

# colección	Subfamilia	Especie	Tipo de especímen	Localidad/Nivel	Formación	Edad geológica, época, estado	Edad cronológica	Sexo
SGO.PV.1019		Rama mandibular derecha incompleta		<i>Monachinae</i> <i>indet.</i>	Este trabajo	Mina Fosforita		Mioceno Tardío
SGO.PV.22109		Rama mandibular izquierda incompleta		<i>Acrophoca</i> Nueva Forma	Este trabajo	Mina Fosforita		Mioceno Tardío
SGO.PV.21107		Rama mandibular izquierda		<i>Hadrokirus martini</i>	Este trabajo	El Morro		Mioceno Tardío
SGO.PV.22105		Astrágalo derecho		Nuevo morfotipo 4	Este trabajo	Norte Bahía Caldera		Mioceno Tardío
SGO.PV.22106		Astrágalo, calcáneo, cuboide		Nuevo morfotipo 4	Este trabajo	Norte Bahía Caldera		Mioceno Tardío
SGO.PV 1080c	Monachinae	<i>Monachinae</i> Nueva Forma 1	Asignado en este trabajo	La Fosforita	Bahía Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?
SGO.PV 1049b	Monachinae	<i>Monachinae</i> Nueva Forma 2	Asignado en este trabajo	La Fosforita	Bahía Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?
SGO.PV.2 1602	Monachinae	<i>Monachinae</i> Nueva Forma 3	Asignado en este trabajo	La Fosforita	Bahía Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?
SGO.PV.2 2108	Monachinae	<i>Phocidae</i> <i>indet.</i>	Asignado en este trabajo	La Fosforita	Bahía Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?
SGO.PV.1 019	Monachinae	<i>Monachinae</i> <i>indet.</i>	Asignado en este trabajo	La Fosforita	Bahía Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?
SGO.PV	Monachinae	<i>Hadrokirus martini</i>	Asignado en este trabajo	El Morro	Bahía Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?

Tabla 2. Lista con detalle de los especímenes fósiles y modernos considerados en el capítulo 2.

21107				trabajo									
SGO.PV.2	Monachinae	<i>cf. Hadrokirus</i>	Asignado en este trabajo	La Fosfortia	Bahia Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?					
2111													
SGO.PV.2	Monachinae	<i>cf. Hadrokirus</i>	Asignado en este trabajo	La Fosfortia	Bahia Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?					
2109													
MUSM	Monachinae	<i>Hadrokirus</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1662													
MUSM	Monachinae	<i>Piscophoca pacifica</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1664													
MUSM	Monachinae	<i>Piscophoca pacifica</i> (réplica holotipo)	Holotipo	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1660													
MUSM	Monachinae	<i>cf. Acrophoca</i>	Asignado en colección	Montemar	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1791													
MUSM	Monachinae	<i>cf. Acrophoca</i>	Asignado en colección	Montemar	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
2247													
MUSM	Monachinae	<i>Acrophoca sp.</i>	Asignado en colección	Montemar	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1860													
MUSM	Monachinae	<i>Acrophoca sp.</i>	Asignado en colección	Aguada de Lomas	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1809													
MUSM	Monachinae	<i>Acrophoca sp.</i>	Asignado en colección	Aguada de Lomas	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1825													
MUSM	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Aguada de Lomas	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1824													
MUSM	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Montemar	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1817													
MUSM	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1665													
MUSM	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1667													
MUSM	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					
1824													
MUSM	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i> (copia holotipo)	Holotipo	Aguada de Lomas	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?					

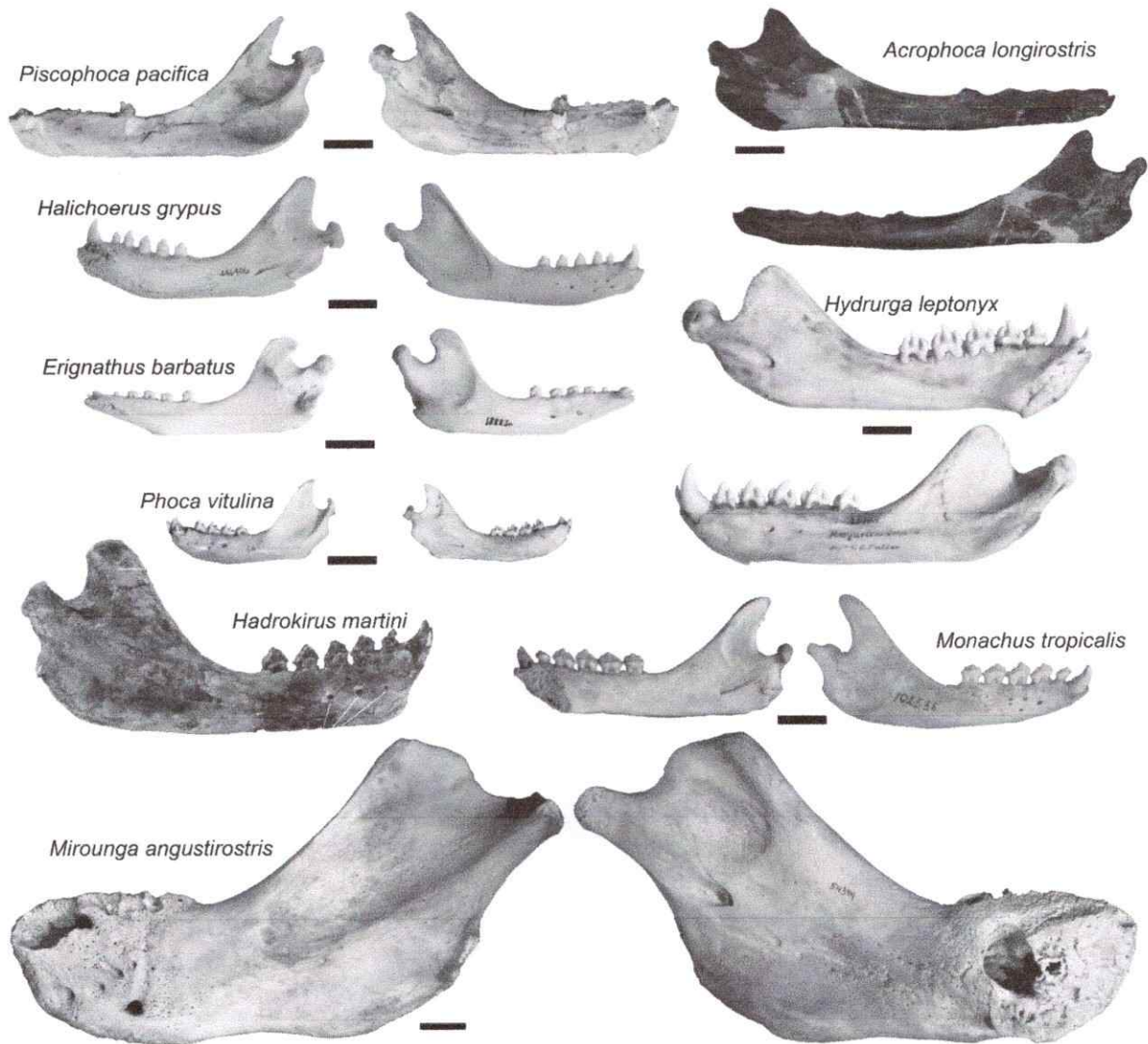
MUSM	1661	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?
MUSM	1668	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?
MUSM	1669	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?
MUSM	1667	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?
MUSM	1666	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?
MUSM	1665	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en colección	Sud Sacaco	Pisco	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Adulto	?
SGO.PV.2	2110	Monachinae	<i>Acrophoca longirostris</i>	Asignado en este trabajo	La Foforita	Bahía Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?
SGO.PV.2	2109	Monachinae	<i>Acrophoca Nueva Forma</i>	Asignado en este trabajo	La Foforita	Bahía Inglesa	Mioceno tardío	Adulto	?
SDNHM	23612	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Adulto	Macho
SDNHM	12516	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Juvenil	Macho
SDNHM	23606	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Adulto	Macho
SDNHM	12212	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Adulto	Macho
SDNHM	7966	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Adulto	Hembra
SDNHM	12211	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Adulto	Hembra
LACM	52386	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Subadulto	?
LACM		Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Subadulto	?

72529			coleccion							
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Hembra	
31462										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Adulto	Macho	
30329										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Adulto	?	
30318										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Adulto	Macho	
30327										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Subadulto	?	
30293										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Subadulto	?	
13062										
LACM 139	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Juvenil	?	
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Hembra	
9338										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Hembra	
43476										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Juvenil	Macho	
51355										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Hembra	
85993										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Juvenil	Macho	
85976										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Juvenil	?	
85977										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Macho	
85951										
LACM	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en coleccion	Pacifico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Macho	
85968										

LACM 86088	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Subadulto	Macho
LACM 86089	Phocinae	<i>Phoca vitulina</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Subadulto	Hembra
LACM 84079	Phocinae	<i>Halichoerus grypus</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Adulto	Macho
LACM 86025	Phocinae	<i>Halichoerus grypus</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Juvenil	Hembra
LACM 86045	Phocinae	<i>Halichoerus grypus</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Adulto	Macho
LACM 72576	Phocinae	<i>Erignathus barbatus</i>	Asignado en colección	Océano Ártico	-	Holoceno	Adulto	Hembra
LACM 72574	Phocinae	<i>Erignathus barbatus</i>	Asignado en colección	Océano Ártico	-	Holoceno	Adulto	Hembra
LACM 72575	Phocinae	<i>Erignathus barbatus</i>	Asignado en colección	Océano Ártico	-	Holoceno	Adulto	Macho
LACM 52353	Phocinae	<i>Erignathus barbatus</i>	Asignado en colección	Océano Ártico	-	Holoceno	Adulto	?
LACM 22828	Phocinae	<i>Erignathus barbatus</i>	Asignado en colección	Océano Ártico	-	Holoceno	Adulto	?
LACM 22829	Phocinae	<i>Erignathus barbatus</i>	Asignado en colección	Océano Ártico	-	Holoceno	Adulto	?
LACM 52322	Phocinae	<i>Erignathus barbatus</i>	Asignado en colección	Océano Ártico	-	Holoceno	Adulto	?
LACM 52373	Monachinae	<i>Mirounga angustirostris</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Adulto	Macho
LACM 52427	Monachinae	<i>Mirounga angustirostris</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Subadulto	?
LACM 54764	Monachinae	<i>Mirounga angustirostris</i>	Asignado en colección	Pacífico Norte	-	Holoceno	Subadulto	Hembra
LACM	Monachinae	<i>Mirounga</i>	Asignado en	Pacífico Norte	-	Holoceno	Subadulto	Macho

91324			<i>angustirostris</i>	colección															
LACM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Juvenil	Macho									
91356			<i>angustirostris</i>	colección															
LACM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Hembra									
91357			<i>angustirostris</i>	colección															
LACM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Subadulto	?									
91358			<i>angustirostris</i>	colección															
LACM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Hembra									
91359			<i>angustirostris</i>	colección															
LACM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Subadulto	?									
91360			<i>angustirostris</i>	colección															
LACM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Adulto	Hembra									
91362			<i>angustirostris</i>	colección															
LACM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Macho									
91365			<i>angustirostris</i>	colección															
SDNHM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Macho									
21257			<i>angustirostris</i>	colección															
SDNHM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Macho									
21254			<i>angustirostris</i>	colección															
SDNHM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Subadulto	Hembra									
4661			<i>angustirostris</i>	colección															
SDNHM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Adulto	Macho									
22982			<i>angustirostris</i>	colección															
SDNHM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Adulto	Hembra									
6582			<i>angustirostris</i>	colección															
SDNHM	Monachinae	<i>Mirounga</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Adulto	Macho									
23133			<i>angustirostris</i>	colección															
SDNHM	Monachinae	<i>Monachus schauinslyi</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Juvenil	Macho									
21252				colección															
SDNHM	Monachinae	<i>Monachus schauinslyi</i>		Asignado en colección	Pacífico Norte	-		Holoceno	Adulto	?									
18711				colección															

LACM	Monachinae	<i>Monachus schauinslyi</i>	Asignado en colección	schauinslyi	-	Holoceno	Adulto	Hembra
52365								
LACM	Monachinae	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Asignado en colección	Pacífico Sur	-	Holoceno	Adulto	Macho
30462								
MNHN	Monachinae	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Asignado en colección	Pacífico Sur	-	Holoceno	Adulto	?
1586								
MNHN	Monachinae	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Asignado en colección	Pacífico Sur	-	Holoceno	Adulto	?
1587								



1
2
3
4
5
6
7
8
9

Figura 1. Vista de dentarios de las especies de fócidos considerados en el presente estudio. Vista lateral y medial de *Piscophoca pacifica* (Holotipo, SAS 564), *Halichoerus grypus* (USNM 446406), *Erignathus barbatus* (USNM 18883), *Phoca vitulina* (USNM 6486), *Hadrokirus martini* (Holotipo, MNHN.F.SAS 1627), *Mirounga angustirostris* (LACM 54394), *Acrophoca longirostris* (Holotipo, SAS 563), *Hydrurga leptonyx* (USNM 15758), *Monachus tropicalis* (USNM 102536). Se utilizó una fotografía en *M. tropicalis* en lugar de *M. schauinslandi* debido a la ausencia de registro fotográfico de esta última especie. Barra igual a 3 cm.

1
2 **Análisis morfométrico**

3
4

Tabla 3. Lista con los resultados de las medidas realizadas y utilizadas en el presente estudio.

# colección	Identificación	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
SGO.PV.1080c	<i>Monachinae Nueva Forma 1</i>	217,78	201,64	?	?	?	?	?	98,06	26,14	27,42	41,92
SGO.PV.1049b	<i>Monachinae Nueva Forma 2</i>	140,92	?	136,22	?	109,14	49,96	49,96	?	19,42	20,32	25,78
SGO.PV.21602	<i>Monachinae Nueva Forma 3</i>	?	?	?	?	?	42,26	40,84	?	16,18	16,54	?
SGO.PV.22108	<i>Phocidae indet.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
SGO.PV.1019	<i>Monachinae indet.</i>	?	?	?	?	?	66,60	65,68	?	23,52	23,26	?
SGO.PV.21107	<i>Hadrokirus martini</i>	221,76	206,92	205,38	190,48	?	71,56	69,52	?	32,76	30,72	?
SGO.PV.22111	<i>cf. Hadrokirus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
SGO.PV.22109	<i>cf. Hadrokirus</i>	180,52	162,72	?	?	?	61,72	?	?	?	?	?
MUSM.1662	<i>Hadrokirus</i>	199,18	184,36	190,74	175,90	162,62	68,65	68,43	?	28,78	27,97	33,18
MUSM.1664	<i>Piscophoca pacifica</i>	179,62	171,28	?	?	?	67,84	64,64	?	25,94	28,23	?
MUSM.1660	<i>Piscophoca pacifica (réplica holotipo)</i>	187,58	179,08	182,82	176,26	139,42	68,62	66,72	78,40	23,68	27,50	?
MUSM.1791	<i>cf. Acrophoca</i>	?	?	?	?	?	70,56	?	?	21,02	20,93	?
MUSM.2247	<i>cf. Acrophoca</i>	182,40	?	174,90	?	146,10	?	?	?	21,80	20,24	?
MUSM.1860	<i>Acrophoca sp.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	25,25	?	33,09
MUSM.1809	<i>Acrophoca sp.</i>	?	?	211,70	?	182,40	86,42	?	?	25,10	21,64	?
MUSM.1825	<i>Acrophoca sp.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	26,82	20,38	?
MUSM.1824	<i>Acrophoca longirostris</i>	260,64	248,60	249,32	237,00	?	105,88	103,48	66,10	21,00	18,28	26,10
MUSM.1817	<i>Acrophoca longirostris</i>	?	?	?	?	?	?	?	73,29	21,97	17,82	32,48
MUSM.1665	<i>Acrophoca longirostris</i>	207,48	196,68	198,90	186,54	171,42	87,09	85,51	59,00	19,71	18,69	25,88
MUSM.1667	<i>Acrophoca longirostris</i>	?	?	?	?	?	88,31	84,41	?	22,45	21,76	?
MUSM.1824	<i>Acrophoca longirostris (copia holotipo)</i>	?	?	?	?	?	?	?	68,92	20,30	19,00	29,42
MUSM.1661	<i>Acrophoca longirostris</i>	250,68	236,82	245,22	233,80	?	96,50	93,70	75,42	20,80	19,50	30,68

LACM 72576	<i>Erigonathus barbatus</i>	146.94	133.84	135.38	123.24	115.32	50.60	47.58	67.88	20.76	24.00	30.10
LACM 72574	<i>Erigonathus barbatus</i>	142.62	128.94	135.32	122.48	112.52	50.32	47.62	66.42	24.22	28.28	33.74
LACM 72575	<i>Erigonathus barbatus</i>	131.40	119.62	126.34	114.44	107.92	46.72	45.22	56.58	18.74	22.62	25.96
LACM 52353	<i>Erigonathus barbatus</i>	158.32	143.84	147.70	133.82	123.32	49.58	46.24	73.34	25.72	?	34.42
LACM 22828	<i>Erigonathus barbatus</i>	142.52	131.12	135.44	126.32	110.00	50.30	47.50	68.04	21.38	22.22	31.24
LACM 22829	<i>Erigonathus barbatus</i>	145.88	132.54	136.48	125.12	114.72	48.28	45.74	62.58	21.46	21.14	?
LACM 52322	<i>Erigonathus barbatus</i>	138.04	131.12	132.00	126.32	109.02	53.20	48.52	65.62	22.22	?	31.48
LACM 52373	<i>Mirounga angustirostris</i>	255.42	?	219.28	?	177.92	?	?	126.94	51.82	53.94	47.52
LACM 52427	<i>Mirounga angustirostris</i>	184.22	?	155.96	?	123.50	?	?	83.94	33.88	37.22	35.02
LACM 54764	<i>Mirounga angustirostris</i>	213.26	?	182.22	?	154.12	?	?	109.08	45.38	43.88	41.38
LACM 91324	<i>Mirounga angustirostris</i>	298.38	?	242.72	?	206.44	?	?	142.82	59.00	60.82	57.88
LACM 91357	<i>Mirounga angustirostris</i>	204.80	?	178.48	?	138.42	?	?	94.58	41.52	?	41.22
LACM 91358	<i>Mirounga angustirostris</i>	171.70	?	146.82	?	126.52	?	?	127.22	36.52	?	37.02
LACM 91359	<i>Mirounga angustirostris</i>	181.02	?	156.02	?	125.22	?	?	80.82	34.16	40.52	37.12
LACM 91360	<i>Mirounga angustirostris</i>	183.36	?	157.32	?	127.68	?	?	84.32	38.68	?	37.22
LACM 91362	<i>Mirounga angustirostris</i>	185.72	?	158.60	?	133.02	?	?	89.22	35.34	38.24	35.88
LACM 91365	<i>Mirounga angustirostris</i>	157.52	?	136.84	?	108.32	?	?	76.52	32.94	?	30.72
SDNHM 21257	<i>Mirounga angustirostris</i>	181.14	?	157.78	?	131.30	?	?	88.80	38.32	41.82	36.68
SDNHM 21254	<i>Mirounga angustirostris</i>	181.52	?	159.18	?	126.98	?	?	82.16	37.02	40.48	36.08
SDNHM 4661	<i>Mirounga angustirostris</i>	203.92	182.40	177.00	156.68	141.52	49.82	49.12	98.66	37.48	39.02	38.84
SDNHM 22982	<i>Mirounga angustirostris</i>	299.84	263.32	254.32	218.90	217.68	?	60.52	150.20	64.98	69.42	64.42
SDNHM 6582	<i>Mirounga angustirostris</i>	239.04	?	198.06	?	162.82	?	?	106.90	46.00	57.08	42.32
SDNHM 23133	<i>Mirounga angustirostris</i>	303.36	267.56	260.56	227.18	211.78	?	?	146.32	62.70	?	68.32
SDNHM 18711	<i>Monachus schauinslyi</i>	133.32	?	124.66	?	?	?	?	51.34	19.82	?	28.60
LACM 52355	<i>Monachus schauinslyi</i>	163.32	?	149.92	?	122.78	?	?	61.70	21.24	?	34.52
LACM 30462	<i>Hydrurga leptox</i>	310.68	283.68	288.92	260.42	241.62	107.62	102.12	112.22	49.32	51.30	53.30
MNHN 1566	<i>Hydrurga leptox</i>	260.30	236.76	242.58	215.23	201.70	91.84	90.18	85.42	40.51	44.42	48.23
MNHN 1567	<i>Hydrurga leptox</i>	266.10	253.59	264.27	228.05	213.37	98.27	92.80	92.79	43.62	46.83	45.09

1
2

Tabla 4. Lista de medidas obtenidas estandarizadas por el largo total de la myíbulu.

# colección	Identificación	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
SGO.PV.1080c	<i>Monachinae Nueva</i>	1	0,92588	?	?	?	?	?	0,45027	0,12002	0,12590	0,19248
	Forma 1	851							092	939	688	783
SGO.PV.1049b	<i>Monachinae Nueva</i>	1	?	0,96664	?	0,77448	0,35452	0,35452	?	0,13780	0,14419	0,18294
	Forma 2	?	774		198	739	739		?	869	529	068
SGO.PV.21602	<i>Monachinae Nueva</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	Forma 3	?										
SGO.PV.22108	<i>Phocidae Indet.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
SGO.PV.1019	<i>Monachinae Indet.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
SGO.PV.21107	<i>Hadrokirus martini</i>	1	0,93308	0,92613	0,85894	?	0,32269	0,31349	?	0,14772	0,13852	?
		081		636	661	12	206		?	727	814	
MPC.3043A	<i>cf. Hadrokirus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
		?	0,90139		?	?	0,34190		?	?	?	?
SGO.PV.22109	<i>cf. Hadrokirus</i>	1	597	?	?	?	117	?	?	?	?	?
		1	0,92559	0,95762	0,88312	0,81644	0,34466	0,34355	?	0,14449	0,14042	0,16658
MUSM.1662	<i>Hadrokirus</i>	1	494	627	08	743	312	859	?	242	575	299
		1	0,95356	?	?	?	0,37768	0,35987	?	0,14441	0,15716	?
MUSM.1664	<i>Piscophoca pacifica</i>	1	864				623	084	?	599	513	?
MUSM.1660	<i>Piscophoca pacifica</i>	1	0,95468	0,97462	0,93965	0,74325	0,36581	0,35568	0,41795	0,12823	0,14660	?
	(<i>réplica holotipo</i>)	6		416	241	621	725	824	501	947	412	
MUSM.1791	<i>cf. Acrophoca</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MUSM.2247	<i>cf. Acrophoca</i>	1	?	0,95888	?	0,80098	?	?	?	0,11951	0,11096	?
		1		158		684				754	491	
MUSM.1860	<i>Acrophoca sp.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MUSM.1809	<i>Acrophoca sp.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MUSM.1825	<i>Acrophoca sp.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MUSM.1824	<i>Acrophoca longirostris</i>	1	0,95380	0,95656	0,90930	?	0,40623	0,39702	0,25360	0,08057	0,07013	0,10013
		1	602	845	018	?	082	271	651	09	505	812

LACM 31462	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,90082	0,95307	0,85070	0,69635	0,35070	0,33683	0,42535	0,14564	?	0,19485
			267	739	079	466	079	729	04	29		07
LACM 30329	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,87957	0,95491	0,83727	0,71457	0,32531	0,31227	0,43738	0,16069	?	0,19133
			452	959	998	516	341	048	128	393		848
LACM 30318	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,90203	0,94393	0,84288	0,66166	0,32880	0,31618	0,50441	0,13538	0,14548	0,20658
			224	833	718	783	168	781	486	893	003	725
LACM 30327	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,89717	0,95687	0,84525	0,68777	0,31352	0,30206	0,46524	0,14652	0,15200	0,19555
			335	915	526	041	755	23	373	437	461	812
LACM 30293	<i>Phoca vitulina</i>	1	?	0,96317	?	0,70166	?	?	0,40200	0,14746	?	0,16446
				976		163			151	979		375
LACM 13062	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,90062	0,96626	?	0,69800	0,36928	?	0,44745	0,15505	?	0,17127
			684	106		885	466		575	162		581
LACM 9338	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,90932	0,94927	0,85437	0,70643	0,34292	0,33801	0,49850	0,14875	0,14548	0,19743
			642	734	687	578	337	473	014	92	677	66
LACM 43476	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,90142	0,96791	0,86007	0,69070	0,34502	?	0,49669	0,16721	?	0,19087
			243	267	278	46	15		203	8		
LACM 85993	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,90664	0,87067	0,86179	0,69268	?	?	0,46877	0,14325	?	0,17783
			218	646	982	442			87	069		9
LACM 85951	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,88355	0,95166	0,83654	0,71661	0,35066	0,34285	0,43588	0,15730	?	0,17724
			482	113	485	13	445	714	04	897		252
LACM 85968	<i>Phoca vitulina</i>	1	0,87245	0,97752	0,87013	0,73028	0,36996	?	0,43560	0,14823	0,15001	0,18836
			808	408	914	898	076		471	403	784	96
LACM 86088	<i>Phoca vitulina</i>	1	?	0,97565	?	0,70021	?	?	0,41654	0,15355	?	0,18795
				886		962			466	051		754
LACM 86089	<i>Phoca vitulina</i>	1	?	0,96004	?	0,70656	?	?	0,41633	0,14484	0,14609	0,17588
				281		44			964	481	347	298
LACM 84079	<i>Halichoerus grypus</i>	1	0,90387	0,90781	0,80735	0,74182	0,32178	0,28564	0,37954	0,15751	0,17972	0,19648
			722	502	057	149	918	216	362	212	536	627
LACM 86045	<i>Halichoerus grypus</i>	1	0,89691	0,91720	0,81919	0,71789	0,31963	0,30569	0,41980	0,13630	0,16001	0,17129
			898	553	615	02	991	291	474	024	014	454
LACM 72576	<i>Erignathus barbatus</i>	1	0,91084	0,92132	0,83870	0,78481	0,34435	0,32380	0,46195	0,14128	0,16333	0,20484

LACM 72574	<i>Erigonathus barbatus</i>	1	0,90408	0,94881	0,85878	0,78894	0,35282	0,33389	0,46571	0,16982	0,19828	0,23657
			077	503	558	966	569	426	308	19	916	271
LACM 72575	<i>Erigonathus barbatus</i>	1	0,91035	0,96149	0,87092	0,82130	0,35555	0,34414	0,43059	0,14261	0,17214	0,19756
			008	163	846	898	556	003	361	796	612	469
LACM 52353	<i>Erigonathus barbatus</i>	1	0,90853	0,93292	0,84525	0,77892	0,31316	0,29206	0,46323	0,16245	?	0,21740
			967	067	013	875	321	67	901	579	778	778
LACM 22828	<i>Erigonathus barbatus</i>	1	0,92001	0,95032	0,88633	0,77182	0,35293	0,33328	0,47740	0,15001	0,15590	0,21919
			123	276	174	15	292	656	668	403	794	731
LACM 22829	<i>Erigonathus barbatus</i>	1	0,90855	0,93556	0,85769	0,78639	0,33095	0,31354	0,42898	0,14710	0,14491	?
			498	348	125	978	695	538	273	721	363	?
LACM 52322	<i>Erigonathus barbatus</i>	1	0,94986	0,95624	0,91509	0,78977	0,38539	0,35149	0,47536	0,16096	?	0,22804
			96	457	707	108	554	232	946	784	?	984
LACM 52373	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,85850	?	0,69657	?	?	0,49698	0,20288	0,21118	0,18604
			756	756	818	818	?	?	536	153	158	651
LACM 52427	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,84659	?	0,67039	?	?	0,45565	0,18391	0,20204	0,19009
			646	646	409	409	?	?	085	054	104	879
LACM 54764	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,85444	?	0,72268	?	?	0,51148	0,21279	0,20575	0,19403
			997	997	592	592	?	?	832	19	823	545
LACM 91324	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,81345	?	0,69186	?	?	0,47865	0,19773	0,20383	0,19398
			935	935	943	943	?	?	138	443	404	083
LACM 91357	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,87148	?	0,67587	?	?	0,46181	0,20273	?	0,20126
			438	438	891	891	?	?	641	438	?	953
LACM 91358	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,85509	?	0,73686	?	?	0,74094	0,21269	?	0,21560
			61	61	663	663	?	?	351	656	?	862
LACM 91359	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,86189	?	0,69174	?	?	0,44647	0,18870	0,22384	0,20506
			371	371	677	677	?	?	843	267	?	021
LACM 91360	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,85798	?	0,69633	?	?	0,45986	0,21095	?	0,20298
			429	429	508	508	?	?	038	113	?	866
LACM 91362	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,85397	?	0,71623	?	?	0,48040	0,19028	0,20590	0,19319
			372	372	95	95	?	?	06	645	136	406

LACM 91365	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,86871	?	0,68765	?	?	0,48577	0,20911	?	0,19502
				508	871			958	63			285
SDNHM 21257	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,87103	?	0,72485	?	?	0,49022	0,21154	0,23087	0,20249
				898	37			855	908	115		531
SDNHM 21254	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,87692	?	0,69953	?	?	0,45262	0,20394	0,22300	0,19876
				816	724			23	447	573		598
SDNHM 4661	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,89446	0,76834	0,69399	0,24431	0,24087	0,48381	0,18379	0,19134	0,19046
				842	745	063	765	149	878	718	757	955
SDNHM 22982	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,87820	0,84818	0,73005	0,72598	?	0,20184	0,50093	0,21671	0,23152
				171	57	603	719	098	383	558	348	792
SDNHM 6582	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,82856	?	0,68114	?	?	0,44720	0,19243	0,23878	0,17704
				426	123			549	641	849		15
SDNHM 23133	<i>Mirounga angustirostris</i>	1	?	0,88198	0,85891	0,74887	0,69811	?	0,48233	0,20668	?	0,22521
				84	35	922	445	122	513		?	097
SDNHM 18711	<i>Monachus schauinslyi</i>	1	?	0,93504	?	?	?	?	0,38508	0,14866	?	0,21452
				35				851	487			145
LACM 52355	<i>Monachus schauinslyi</i>	1	?	0,91795	?	0,75177	?	?	0,37778	0,13005	?	0,21136
				249	566			594	143			419
LACM 30462	<i>Hydrurga leptox</i>	1	?	0,91309	0,92996	0,83822	0,77771	0,34640	0,32869	0,36120	0,15874	0,16512
				386	009	583	34	144	834	767	855	167
MNHN 1566	<i>Hydrurga leptox</i>	1	?	0,90956	0,93192	0,82685	0,77487	0,35282	0,34644	0,32815	0,15562	0,17064
				589	47	363	514	367	641	982	812	925
MNHN 1567	<i>Hydrurga leptox</i>	1	?	0,88636	0,92369	0,79709	0,74578	0,34348	0,32436	0,32432	0,15246	0,16368
				84	801	892	819	13	211	716	417	403
												224

1

2

1 **Resultados de Análisis de componentes principales**

2 **Datos sin estandarizar**

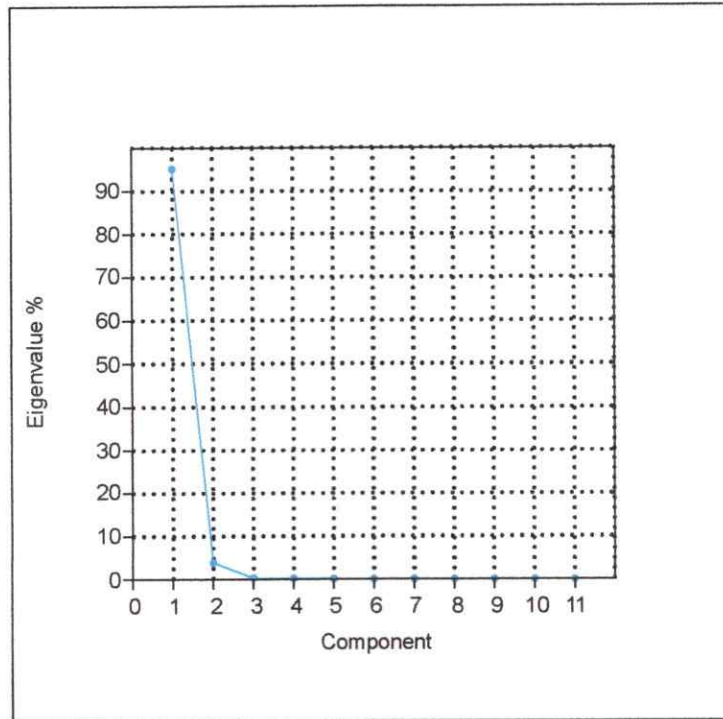


Figura 2. Gráfico de la varianza explicada por cada uno de los componentes principales (PCA *scree plot*). Notar que más del 95% de la varianza total de los datos es explicada por el componente 1.

3
4
5
6
7

1
2
3
4
5
6

Tabla 5. PCA loadings para datos sin estandarizar. Los rectángulos indican los valores más altos del componente 1 y 2, mientras que los asteriscos indican el valor del valor absoluto más alto de cada uno de dichos componentes.

Componente	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5	Axis 6	Axis 7	Axis 8	Axis 9	Axis 10	Axis 11
1	0,4823*	0,1521	0,3935	-0,0975	-0,5625	0,1974	-0,06959	0,09678	0,1042	-0,4463	-0,01729
2	0,4477	0,007409	-0,01591	-0,03095	-0,2579	0,05372	0,1378	-0,1115	-0,5072	0,6627	0,03213
3	0,4312	-0,05509	0,03865	-0,1924	0,3499	-0,3955	-0,6591	0,2299	0,02728	0,06765	-0,03299
4	0,3957	-0,2312	-0,2109	-0,3689	0,2595	0,1915	0,2008	-0,5821	0,347	-0,07495	-0,01483
5	0,3819	-0,09944	-0,2641	0,7842	0,03959	-0,2694	0,1376	-0,09814	-0,005191	-0,2383	-0,002133
6	0,1492	-0,2813	0,03182	0,01863	0,1744	0,2431	0,2924	0,5188	0,1107	0,09523	-0,657
7	0,1356	-0,3362	-0,03023	-0,05436	0,1669	0,209	0,2084	0,4571	-0,03272	-0,07009	0,7313
8	0,1543	0,7153*	-0,5798	-0,1367	0,05326	0,1087	0,1049	0,2719	0,09368	-0,02624	0,02466
9	0,06437	0,2362	0,3943	0,08251	0,01626	-0,3592	0,3236	0,05783	0,5995	0,3964	0,1545
10	0,06778	0,2996	0,3443	0,3678	0,4381	0,6061	-0,2375	-0,1367	-0,003202	0,1188	0,05782
11	0,0734	0,2473	0,3421	-0,1931	0,4152	-0,2855	0,426	-0,05326	-0,4788	-0,3298	-0,05443

Fuente: Este trabajo

Tabla 6. PCA Scores para datos sin estandarizar.

0	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5	Axis 6	Axis 7	Axis 8	Axis 9	Axis 10	Axis 11
SGO.PV_1080c	80,146	6,8183	-10,041	-3,9359	-1,5298	-1,9468	2,2571	2,5697	-6,2268	-2,616	-1,1873
SGO.PV_1049b	-74,286	-7,3656	-2,6007	0,89332	1,9624	-1,5192	-0,23305	-1,1174	-1,1227	-0,12915	0,81252
SGO.PV_21602	-128,16	-4,3531	-1,6466	-2,0901	0,40652	-0,59803	-0,49578	-0,47742	-0,93911	-0,3418	-0,70975
SGO.PV_22108	-3,3363	-2,3308	-0,31469	-0,17315	0,13259	-0,11188	0,0059014	0,098004	-0,1199	-0,067711	-0,049678
SGO.PV_1019	14,065	-15,433	-1,7437	-0,64363	0,85854	-0,65043	0,18002	0,83591	-0,59735	-0,43667	0,79408
SGO.PV_21107	90,766	-3,6926	-2,0253	-0,56755	-1,2465	-2,4113	1,0067	-4,0689	-0,63685	2,0944	1,265
MPC_3043A	-3,3363	-2,3308	-0,31469	-0,17315	0,13259	-0,11188	0,0059014	0,098004	-0,1199	-0,067711	-0,049678
SGO.PV_22109	-0,10424	-3,0205	-0,073295	-0,19149	0,088122	0,071489	-0,025513	0,53853	0,43688	-0,9436	-0,37795
MUSM_1662	51,593	-11,97	-3,7405	5,3997	3,5477	-3,9723	0,21814	-2,4521	1,5979	-1,0477	1,9724

MUSM_1664	11,935	-11,895	-1,0297	1,3732	4,5755	1,336	1,2377	1,1707	-0,98181	4,368	0,089112
MUSM_1660	31,441	-9,3142	-7,1344	-10,976	7,1132	4,7508	0,55999	-2,6689	0,86179	3,8134	0,40431
MUSM_1791	18,171	-23,335	-2,6633	-0,85774	1,463	-0,5725	0,16964	1,3141	-1,0208	-0,61205	-0,50299
MUSM_2247	16,311	-23,892	-3,4526	1,2761	1,3218	-1,4993	1,8577	0,63903	-0,57942	-0,55968	-0,1201
MUSM_1860	-0,70239	-2,534	-0,24483	-0,48533	0,68512	-0,15709	0,27981	-0,00039567	-1,3205	-0,8833	-0,26162
MUSM_1809	103,79	-34,921	-4,4128	2,5837	0,28384	-2,0625	3,6059	1,1878	-0,45807	-1,5452	0,29241
MUSM_1825	9,3165	6,7607	-8,0054	-4,5482	-4,4265	-4,2476	2,3748	3,0201	-0,50527	-2,2407	-0,67854
MUSM_1824	186,26	-59,346	-8,5045	0,75279	-4,6346	0,79076	-0,44443	3,5208	-1,106	0,71953	-0,38735
MUSM_1817	4,8127	-8,8372	-6,3927	-4,1189	-1,4235	-3,6998	2,2046	2,4095	-2,3011	-2,7463	-0,88639
MUSM_1665	73,915	-43,624	-5,5417	3,6632	0,18123	1,2333	3,1911	4,9173	-1,1079	-0,40448	0,20103
MUSM_1667	100,42	-37,907	-3,7642	-0,38625	2,1755	-0,80803	0,60236	2,493	-1,1942	-0,80707	-1,4799
MUSM_1824	-3,0914	-12,512	-5,8272	-2,8021	-0,72007	-1,6138	0,5693	1,9084	-1,7841	-1,8938	-0,73655
MUSM_1661	169,18	-45,134	-13,08	-3,6621	1,0815	-2,4254	-2,6354	-1,64	0,48887	-2,647	-1,3629
MUSM_1668	-3,3363	-2,3308	-0,31469	-0,17315	0,13259	-0,11188	0,0059014	0,098004	-0,1199	-0,067711	-0,049678
MUSM_1669	166,3	-38,481	-5,9756	-0,056073	2,1808	0,78884	-0,070508	3,8879	-3,0647	-2,5205	0,78828
MUSM_1667	109,65	-39,22	-3,9231	-0,13339	2,5288	-0,12319	0,24303	2,4883	-1,6697	-1,0511	-1,6324
MUSM_1666	183,31	-55,627	-9,1834	-0,15129	0,079956	-2,4459	-0,50746	-0,38217	-1,9835	-0,13926	-0,92254
MUSM_1665	71,656	-40,677	-5,5796	1,8174	1,2323	-0,14337	2,354	1,2351	-2,2901	-2,5315	-0,44131
MPC_80	-6,3448	-12,993	-1,6559	-0,7834	0,72692	-0,56629	0,065008	0,6003	-0,61662	-0,36644	-0,23193
MPC_79	-14,816	-17,494	-2,5255	-0,21753	-0,011681	-0,078935	-0,89752	0,93464	1,4619	1,1432	0,087441
SDNHM_23612	-58,83	5,3825	-1,055	-7,1818	4,5704	0,42706	-2,9021	3,1973	2,5577	0,05532	0,30989
SDNHM_23606	-44,998	-1,788	0,43585	-6,1552	3,2726	-0,49502	-2,967	-0,88388	1,0173	-0,17806	-0,37978
SDNHM_12212	-92,163	-5,1649	2,4527	-3,6538	-4,2391	-3,1631	-3,7934	-1,8708	-1,6812	0,96909	-0,61805
SDNHM_7966	-109,5	1,8236	3,5506	-2,1527	-0,76182	-2,3434	-3,8436	6,2916	-2,8793	3,0128	0,020884
SDNHM_12211	-97,755	-4,808	0,13564	-2,9786	-3,3523	0,51737	-0,047711	0,5539	-1,7214	1,8696	-2,0663
LACM_52386	-115,16	1,8338	0,34909	-5,2947	2,9065	-1,8834	-1,9107	-0,46925	-1,2692	-1,269	-0,44949
LACM_72529	-144,21	-2,3767	0,44573	1,3426	-2,9873	-2,6316	-2,0627	1,2279	-0,46483	-0,33541	0,22469
LACM_31462	-102,88	-3,0282	1,6447	-4,474	0,078497	-0,62402	-1,3945	0,81661	-1,2399	0,35978	-0,6242
LACM_30329	-48,745	3,7731	1,5476	-3,561	2,3421	-1,9336	-3,8574	0,86504	1,9588	-1,1529	0,026554

LACM_30318	-80,941	8,5698	-3,4904	-11,06	0,26149	1,4275	-1,5411	2,4857	-2,2977	0,16033	-0,52933
LACM_30327	-88,701	5,1145	-0,67835	-6,4814	-0,18371	-1,4648	-4,2379	-1,3466	-0,90251	0,27726	-0,47311
LACM_30293	-153,7	-11,375	0,43657	-3,4367	-1,7583	-0,69448	-0,41501	-0,16609	1,5815	0,69036	-0,2664
LACM_13062	-148,15	-5,3321	-0,6973	-3,4291	-0,99272	-0,27184	-1,1574	0,39203	1,5115	1,4746	-0,65432
LACM_9338	-68,023	5,8808	-4,9965	-6,926	1,555	0,63463	0,59678	3,7536	-0,34083	0,42003	0,82461
LACM_43476	-122,44	4,4125	-1,2759	-4,5621	1,1788	0,017676	-2,2274	0,70458	1,4837	2,0759	-1,0397
LACM_85993	-108,17	3,1704	-2,3475	-2,9743	-4,3207	5,4078	3,5611	-4,1074	-0,25167	0,8451	-0,22661
LACM_85951	-126,32	-3,0761	0,67478	-0,50026	-1,349	-1,5794	-1,8032	1,79	0,87593	-0,21296	0,082752
LACM_85968	-140,31	-5,4847	0,23209	-0,44037	1,9166	-1,3356	-2,0827	0,85214	1,4925	-1,9832	-1,0159
LACM_86088	-145,77	-8,3509	1,1929	-4,2158	0,021255	-1,6669	-0,66024	-0,08885	0,56388	0,75093	-0,37061
LACM_86089	-140,91	-7,5285	1,0273	-2,3044	-0,21479	0,57693	-1,3752	-0,72197	0,53763	0,61243	-0,3123
LACM_84079	30,516	3,7879	8,3688	3,7319	-0,084351	-0,47582	-1,0277	-2,6293	-2,9955	0,43246	-2,4703
LACM_86045	-52,629	1,5668	0,67223	-0,39425	-3,1346	1,2838	-3,3639	-0,92638	-1,7092	-0,10052	-0,32617
LACM_72576	-66,55	3,1223	-3,7056	5,2217	0,92377	-0,55996	3,01	0,23391	-3,0167	-2,4585	-0,8929
LACM_72574	-71,705	4,9068	0,48955	5,2394	7,6113	-0,95002	3,5643	-0,037444	-1,0836	-2,3689	-0,19522
LACM_72575	-93,788	-4,1913	-2,321	8,0859	3,5645	-2,1019	0,40275	-1,7866	-1,3205	-2,6425	-0,25835
LACM_52353	-42,623	9,0525	-1,6437	4,1115	2,7793	-3,3764	1,2212	-4,0216	-1,6023	-1,92	-0,76842
LACM_22828	-70,715	2,3642	-4,7223	-0,42997	4,3677	-1,2787	3,8113	-1,078	-1,1839	-1,6163	-0,8668
LACM_22829	-68,423	-1,3892	-2,9112	4,3185	-0,69597	-3,4614	0,5672	-3,4114	-0,70365	-1,8606	-0,83574
LACM_52322	-74,511	-0,87012	-4,7202	-0,002516	6,0016	-0,67415	7,601	-0,76271	-1,2876	0,82337	-1,8163
LACM_52373	130,35	49,07	4,5135	1,8768	-5,4589	2,6745	-2,4071	0,12937	5,3977	3,0706	1,4163
LACM_52427	-14,726	23,115	7,7844	-0,078665	-5,4916	4,4789	-0,58222	-1,951	2,179	-0,3202	0,46331
LACM_54764	50,946	39,834	1,5721	5,7588	-4,8392	0,16452	2,4993	-1,4479	4,9116	2,031	1,3353
LACM_91324	203,07	59,053	8,434	3,7837	-11,308	4,5135	3,1708	-1,4534	4,1928	-1,4673	1,4257
LACM_91357	30,095	29,447	9,6208	-1,7786	-2,9264	1,0867	-1,3205	-0,88358	3,2035	1,9902	0,86597
LACM_91358	-30,01	72,78	-12,818	11,852	-0,83841	5,394	-3,5227	-2,2039	1,0502	2,058	0,37608
LACM_91359	-15,904	21,684	9,8857	2,8896	-1,2717	4,3656	-0,28016	-3,4436	0,92583	0,25536	0,61028
LACM_91360	-11,186	23,697	8,2257	2,0932	-3,7751	0,26558	2,5383	-2,3248	3,6176	1,2028	1,0124
LACM_91362	-4,501	25,61	3,3199	4,8873	-3,9249	2,8854	1,7968	-2,5285	2,2652	0,033445	0,70236

LACM_91365	-61,657	20,852	4,973	1,2103	-3,7935	0,76379	0,81794	-1,7733	3,7866	1,6584	0,74732
SDNHM_21257	-10,068	28,636	5,5241	6,839	-0,56599	2,0489	0,96627	-3,328	3,1848	2,3769	1,1757
SDNHM_21254	-11,76	22,163	9,3776	3,2267	-0,64286	2,7263	-0,73376	-2,8845	3,0117	2,4002	1,0453
SDNHM_4661	31,435	31,85	2,4138	-0,72663	-7,1335	0,26172	-2,4849	-5,0163	-0,56942	2,9001	3,1311
SDNHM_22982	219,57	69,39	9,1759	10,578	-2,7438	-0,87899	1,0163	-3,5726	2,8003	2,2297	-0,28541
SDNHM_6582	89,424	38,017	12,999	5,807	-6,0318	10,245	-3,1011	-3,7247	4,5871	1,5503	1,5435
SDNHM_23133	227,78	62,667	12,983	0,34994	1,1315	1,9374	1,0524	-3,1293	0,64603	2,3904	1,4083
SDNHM_18711	-97,101	-8,3615	3,319	-1,9261	0,7502	-2,2389	3,1932	-1,3756	-1,9211	-1,7772	-0,47103
LACM_52355	-35,413	-7,8308	2,311	-0,73489	1,0289	-1,0506	3,909	-1,4316	-4,1781	-3,7666	-0,73867
LACM_30462	276,37	-5,5826	5,0356	3,4652	7,9617	1,0779	1,3295	5,6798	3,7842	1,1332	1,9651
MNHN_1566	168,44	-12,739	12,063	5,8527	7,4457	0,23667	1,0522	5,3734	-1,1029	-0,31254	3,1049
MNHN_1567	209,88	-10,745	13,834	3,7838	1,7246	1,1181	-6,2431	8,9279	2,7052	-0,1577	0,93279

Datos estandarizados por el largo de la mandíbula

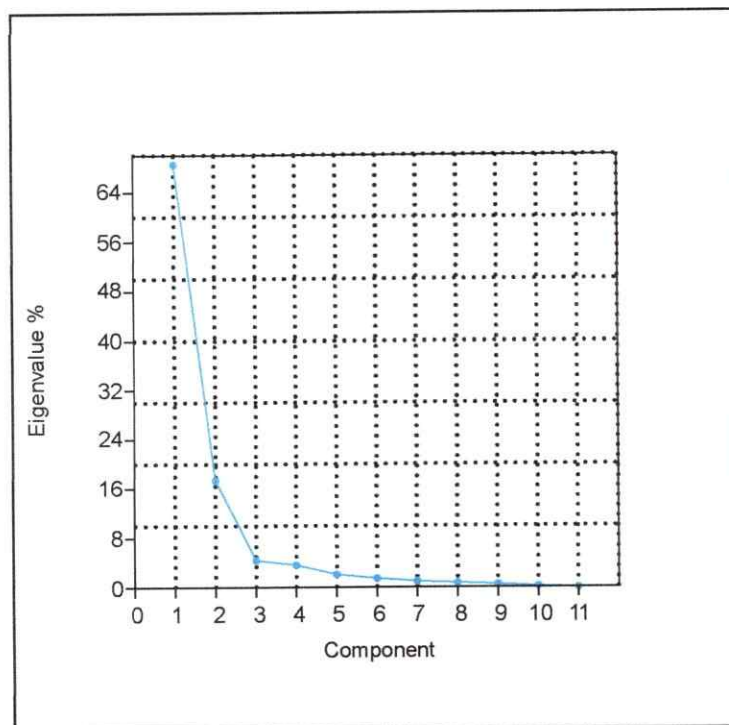


Figura 3. Representación gráfica de % de Valor propio (*Eigenvalue*) sedimentación versus los componentes. Notar la estabilización de la curva a partir del componente 3.

1 **Tabla 7.** Combinación lineal (*loadings*) de las variables originales estandarizadas del análisis de componentes principales. Los
 2 rectángulos indican los valores más altos del componente 1 y 2, mientras que los asteriscos indican el valor del valor absoluto más alto
 3 de cada uno de dichos componentes.

	0	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5	Axis 6	Axis 7	Axis 8	Axis 9	Axis 10	Axis 11
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2	-0,1471	0,1447	-0,1543	-0,2361	0,248	0,3648	0,4556	0,4837	0,4788	-0,1116	0	0
3	-0,09845	0,2311	0,6448	-0,2409	-0,1394	-0,583	0,1673	0,09767	0,2142	-0,1426	0	0
4	-0,2075	0,5143*	-0,1081	-0,2385	0,6311	-0,1342	-0,4147	-0,009479	-0,1773	0,06321	0	0
5	-0,2549	0,3424	0,03033	0,8414	0,137	-0,08043	0,275	-0,0754	0,04206	-0,02452	0	0
6	-0,2068	0,3213	0,189	-0,03504	-0,3604	0,4554	-0,1699	0,08329	-0,3341	-0,5765	0	0
7	-0,2392	0,3164	0,1759	-0,0822	-0,3602	0,3253	-0,1148	-0,1391	0,1998	0,7049	0	0
8	0,7693*	0,5631*	-0,2101	0,01308	-0,1878	-0,05688	0,07404	0,03165	0,04283	-0,001371	0	0
9	0,2069	-0,08349	0,3788	0,1242	0,1659	0,1145	0,09806	0,5972	-0,5183	0,3403	0	0
10	0,2645	-0,1281	0,3488	0,2837	0,1777	0,2052	-0,5831	0,1344	0,514	-0,1247	0	0
11	0,2369	-0,007902	0,4145	-0,1316	0,3846	0,3618	0,3459	-0,5905	-0,07398	-0,04454	0	0

Fuente: Este trabajo

4
5
6
7

Tabla 8. Scores del análisis de componentes principales con medidas estandarizadas.

	0	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5	Axis 6	Axis 7	Axis 8	Axis 9	Axis 10	Axis 11
SGO_PV_1080c	-0,066822	0,13574	0,027357	-0,051331	-0,0022153	-0,0053092	-0,010374	-0,017305	0,00178	-0,0037514	0	0
SGO_PV_1049b	-0,080479	0,054099	0,022949	-0,002168	0,0078975	-0,00035057	0,0013133	-0,0067034	0,0087308	0,0068051	0	0
SGO_PV_21602	-0,0078057	0,017705	0,00036689	-0,0067829	1,84E-05	-0,00035636	-0,0009233	-0,0014336	0,00021722	-0,00032836	0	0
SGO_PV_22108	-0,0078057	0,017705	0,00036689	-0,0067829	1,84E-05	-0,00035636	-0,0009233	-0,0014336	0,00021722	-0,00032836	0	0
SGO_PV_1019	-0,0078057	0,017705	0,00036689	-0,0067829	1,84E-05	-0,00035636	-0,0009233	-0,0014336	0,00021722	-0,00032836	0	0
SGO_PV_21107	-0,066563	-0,00055035	-0,015556	-0,0049884	0,026106	-0,0012981	0,011909	0,010934	0,00030356	0,0044582	0	0
MPC_3043A	-0,0078057	0,017705	0,00036689	-0,0067829	1,84E-05	-0,00035636	-0,0009233	-0,0014336	0,00021722	-0,00032836	0	0
SGO_PV_22109	0,0079188	0,035017	0,0077937	-0,012206	-0,0021512	-0,001885	-0,0046619	-0,0048283	-0,0031466	-0,001512	0	0

MUSM_1662	-0.1433	0.023285	0.022447	0.035769	0.032497	-0.010394	0.0072827	0.0031549	0.0042417	0.0082515	0
MUSM_1664	0.029117	0.16048	0.028294	-0.064788	0.012891	0.00695	0.0010192	0.007146	0.021554	-0.0080397	0
MUSM_1660	-0.076559	0.09838	0.010576	-0.053825	0.039158	0.0030533	-0.017166	0.0055057	0.019223	-0.0036549	0
MUSM_1791	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_2247	-0.22077	0.0064127	0.016018	0.009258	0.0021218	0.0021595	0.00065788	0.0011555	-0.0014372	0.0020047	0
MUSM_1860	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_1809	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_1825	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_1824	-0.27885	0.047616	-0.025751	-0.012642	-0.021814	0.0016496	-0.0041139	0.0042816	0.0013483	-0.00056274	0
MUSM_1817	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_1665	-0.25199	0.076492	-0.0014481	0.0086137	-0.021797	0.020691	-0.003989	-0.0031305	0.00073358	0.0033959	0
MUSM_1667	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_1824	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_1661	-0.22716	0.070046	-0.018531	-0.029128	0.0034042	-0.026449	-0.004587	-0.0049878	0.002488	-0.0061544	0
MUSM_1668	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_1669	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_1667	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MUSM_1666	-0.27564	0.072945	-0.0098247	-0.00099878	0.0049935	-0.0091936	0.008298	-0.00069364	0.0069926	-0.0054118	0
MUSM_1665	-0.23422	0.066901	-0.001475	0.0045602	0.00034609	0.0075981	0.0033464	-0.019901	0.001784	-0.0022779	0
MPC_80	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
MPC_79	-0.0078057	0.017705	0.0036689	-0.0067829	1.84E-05	-0.00035636	-0.0009233	-0.0014336	0.00021722	-0.00032836	0
SDNHM_23612	0.030507	0.039283	0.02596	-0.043651	-0.015894	-0.015736	-0.017756	-0.0028694	-0.0063141	0.0053076	0
SDNHM_23606	-0.024644	0.024704	0.019135	-0.038297	0.0060888	-0.016317	-0.016064	-0.0063931	-0.0029268	0.00040988	0
SDNHM_12212	-0.042002	-0.023832	-0.006852	-0.043244	-0.011664	-0.018146	0.0064428	-0.0033628	-0.0097955	0.0037587	0
SDNHM_7966	0.02117	-0.0050464	0.041588	-0.039423	-0.053278	0.0092714	0.012227	0.0094125	0.012952	-0.00021102	0
SDNHM_12211	-0.034864	0.011818	-0.014202	-0.040643	-0.021461	0.014104	-0.003454	0.0016505	-0.0099858	-0.0066132	0
LACM_52386	0.024375	0.040271	0.031731	-0.052552	0.00090587	-0.013022	-0.0053061	-0.024122	-0.0030048	0.0018043	0
LACM_72529	0.0020425	0.0046406	0.0036619	-0.012265	-0.032109	-0.016619	0.0067211	-0.0028793	-0.017407	-0.0032199	0
LACM_31462	-0.015222	0.015226	0.019152	-0.047092	-0.014629	0.0050679	-0.014547	-0.0097044	-0.0027897	0.0016337	0

LACM_30329	0.011666	-0.00042984	0.02163	-0.017451	-0.007748	-0.021007	-0.011408	-0.0068142	-0.0078464	0.0038368	0
LACM_30318	0.065247	0.029478	-0.013462	-0.075831	-0.021179	-0.004966	-0.0025823	-0.017779	0.0024741	-0.0018194	0
LACM_30327	0.035364	0.0088076	0.00094761	-0.050535	-0.0024013	-0.0274	-0.0016468	-0.0073622	0.0025997	-0.0012433	0
LACM_30293	-0.044276	0.0083949	0.012472	-0.048178	-0.013069	-0.012117	-0.016804	0.014513	0.0012552	0.00015056	0
LACM_13062	-0.012061	0.047333	0.016776	-0.052626	-0.021483	-0.006687	-0.028421	0.012772	-0.014063	-0.0054175	0
LACM_9338	0.037763	0.060072	-0.0020032	-0.043412	-0.019869	0.0015302	0.0019791	-0.0058719	9.70E-05	0.0084434	0
LACM_43476	0.049583	0.05117	0.019254	-0.05055	-0.013379	-0.012185	-0.015899	0.013254	-0.0042541	-0.0013308	0
LACM_85993	0.040416	0.0013599	-0.059135	-0.023998	0.017437	0.022854	-0.036252	0.00041467	-0.0025129	0.0033963	0
LACM_85951	-0.0086525	0.018021	0.019866	-0.019781	-0.033649	-0.0031284	-0.018144	-0.0022262	-0.0098103	0.011097	0
LACM_85968	-0.024248	0.050704	0.037066	-0.02465	-0.020841	-0.018571	-0.025283	-0.017141	-0.021525	-0.0061005	0
LACM_86088	-0.032969	0.028966	0.029814	-0.058911	-0.0041001	-0.0070905	-0.010763	0.0064859	-0.002894	0.00076842	0
LACM_86089	-0.033676	0.020276	0.010697	-0.046402	-0.009442	-0.0077189	-0.012019	0.005676	0.00016425	-0.00054394	0
LACM_84079	-0.020585	-0.05783	0.0049025	0.023267	0.015723	0.014965	0.0031535	-0.002629	0.0030657	-0.014695	0
LACM_86045	-0.005795	-0.025945	-0.020664	-0.0062711	-0.013838	-0.005047	-0.0081929	-0.0055199	0.0078112	-0.0022426	0
LACM_72576	0.0034845	0.046274	-0.0042793	0.036441	0.0015009	0.017774	0.016153	-0.019129	0.0085278	-0.0065458	0
LACM_72574	0.017945	0.064306	0.051185	0.03832	0.02499	0.025099	0.0015514	-0.017795	0.0079672	-0.0023775	0
LACM_72575	-0.046808	0.07574	0.032165	0.05106	0.014633	-0.00025329	0.0052335	-0.015112	0.016072	-0.0034749	0
LACM_52353	0.026128	0.028314	0.0053573	0.033366	0.034033	-0.0071542	0.026144	-0.01118	0.0025186	-0.0055609	0
LACM_22828	0.0037965	0.088911	0.01417	0.0012187	0.024251	0.0096483	0.010604	-0.015711	0.00042522	-0.0033976	0
LACM_22829	-0.030732	0.035459	-0.0071265	0.029522	0.015441	-0.01235	0.015078	-0.0064134	-0.0027281	-0.0014012	0
LACM_52322	-0.024354	0.13171	0.022651	-0.0061553	0.035863	0.033684	0.024194	-0.0031108	-0.010452	-0.0066864	0
LACM_52373	0.14964	-0.10901	-0.038218	0.047853	-0.0069786	-0.0049296	0.0047103	0.0217	-0.0045033	0.0047046	0
LACM_52427	0.12534	-0.15122	-0.046991	0.026541	-0.0091053	0.0013034	0.0036367	0.0061036	-0.0024705	0.0006315	0
LACM_54764	0.15479	-0.088746	-0.037674	0.067953	-0.00021543	-0.0010299	0.016733	0.020463	-0.013048	0.0088134	0
LACM_91324	0.15999	-0.16602	-0.067979	0.064826	-0.0057221	0.0062169	0.01884	0.0053345	-0.011978	0.0051384	0
LACM_91357	0.12928	-0.13169	-0.015867	0.024552	-0.00041454	-0.00073859	0.0035253	0.015123	-0.0038077	0.0030432	0
LACM_91358	0.34085	0.050912	-0.064998	0.087402	-0.0070426	-0.0093943	0.0062707	0.015626	0.0066964	0.0007267	0
LACM_91359	0.11817	-0.14281	-0.018251	0.043141	0.0047549	0.0050489	0.0016572	0.0033181	0.0084074	-0.0028911	0
LACM_91360	0.13301	-0.14102	-0.019484	0.051071	0.0046731	0.002558	0.011507	0.015636	-0.0070577	0.0052395	0

LACM_91362	0,12547	-0,10349	-0,039562	0,058314	-0,00089201	0,0025216	0,009862	0,0079707	-0,0020503	0,0022931	0
LACM_91365	0,14644	-0,11648	-0,021789	0,038318	-0,0023815	-0,004042	0,0041122	0,022176	-0,0047206	0,0047985	0
SDNHM_21257	0,14382	-0,09822	-0,010299	0,070918	0,0085445	-0,00012869	0,006738	0,019264	0,0030078	0,0028107	0
SDNHM_21254	0,11543	-0,12449	-0,0058726	0,044787	0,0049304	-0,00068433	0,0017003	0,01791	0,0030213	0,0016829	0
SDNHM_4661	0,11903	-0,088808	-0,049465	0,019259	0,016343	-0,0087324	0,014973	0,016795	0,009138	0,011476	0
SDNHM_22982	0,16898	-0,11543	-0,028579	0,079641	0,028289	0,0063851	0,022988	0,021536	0,00011634	-0,0092509	0
SDNHM_6582	0,14575	-0,19659	-0,049196	0,066659	-0,0081846	-0,0023277	-0,0054499	0,01786	0,013421	-0,0030736	0
SDNHM_23133	0,13989	-0,10338	-0,018368	0,03645	0,019889	0,019488	0,01688	0,0075518	-0,0050836	0,0043814	0
SDNHM_18711	-0,045097	-0,0075289	0,020444	-0,0043856	0,016171	0,01431	0,012232	-0,021535	-0,0040808	-0,00098055	0
LACM_52355	-0,051312	-0,018897	0,002584	0,0055434	0,014215	0,018448	0,010909	-0,033406	0,0037175	-0,0057777	0
LACM_30462	-0,078682	-0,010038	0,016631	0,033242	0,0064119	0,012773	-0,0023449	0,0099688	0,00155	0,0017288	0
MNHM_1566	-0,1022	-0,028402	0,037292	0,031186	0,00093252	0,02841	-0,0040501	-0,0034202	0,0056077	0,0076847	0
MNHM_1567	-0,089178	-0,069694	0,017962	0,024632	-0,0268	0,0080525	-0,013635	0,002716	-0,0045587	0,0011268	0

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

1 MANOVA/CVA

2
3 Tabla 9. Combinación lineal (loadings) de las variables estandarizadas del Análisis de Varianza Canónica (CVA)

0	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5	Axis 6	Axis 7	Axis 8	Axis 9
2	-28,851	52,015	-38,278	60,655	5,9069	-62,945	-14,244	-8,2996	8,3989
3	49,891	-2,4208	-5,6298	-2,9737	20,632	-30,978	11,594	-5,9675	-5,6498
4	-6,6632	1,2157	-12,927	-16,73	7,4435	32,055	1,1103	-35,478	-16,025
5	-22,447	30,88	17,029	-11,443	19,122	4,2277	-0,91736	8,1383	-0,21027
6	10,879	-10,053	-19,332	9,0233	-16,466	22,577	26,896	27,906	-54,291
7	0,60592	-1,3658	16,671	0,40432	-5,5249	-19,554	21,493	21,689	58,876
8	9,6582	-4,615	-13,359	2,3408	13,131	2,3347	-9,2811	18,402	1,4411
9	-59,543	-20,871	12,952	-7,4883	46,824	-13,467	43,014	-47,793	4,9996
10	10,484	12,876	-3,7858	-4,1134	-8,2503	-37,61	-9,4088	21,217	-18,814
11	4,509	46,321	-25,834	-22,162	-56,247	10,968	16,993	-10,937	17,954

4
5
6

Tabla 10. Resultados (scores) del Análisis de Varianza canónica (CVA).

0	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5	Axis 6	Axis 7	Axis 8	Axis 9
SGO.PV_1080c	1,5452	1,2756	-1,255	1,3139	-1,3857	0,83906	-1,5601	1,1453	0,67132
SGO.PV_1049b	2,1487	1,1073	0,75603	-0,23483	1,0149	-0,69513	0,39308	1,4775	0,95309
SGO.PV.21602	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
SGO.PV.22108	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
SGO.PV.1019	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
SGO.PV_21107	-0,59759	1,3977	-0,81876	1,1619	0,48702	-0,57154	-1,5182	-1,5695	0,81332
MPC_3043A	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
SGO.PV.22109	0,18601	-0,39327	0,45131	-0,58426	0,048156	0,41284	-0,038532	-0,096558	0,2555

MUSM_1662	-0,53343	2,4379	1,0367	-0,064175	3,4539	-0,29635	-0,38999	-0,15287	0,29992
MUSM_1664	-0,19712	2,1499	-1,8854	3,0171	-0,96184	-2,4065	0,31885	1,6709	0,51092
MUSM_1660	2,0601	3,0434	-2,9471	1,323	0,21677	-0,69856	0,043167	-1,8017	-0,71684
MUSM_1791	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_2247	1,8452	2,2536	0,70949	-0,43276	0,71519	1,5527	-0,81385	1,1249	0,51417
MUSM_1860	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_1809	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_1825	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_1824	2,0737	-1,2209	1,4433	4,5893	-0,22615	1,1314	0,57973	-0,189	-0,50552
MUSM_1817	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_1665	0,11275	2,2255	2,3515	2,6055	0,83606	1,2293	1,8525	1,384	-0,23866
MUSM_1667	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_1824	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_1661	3,5089	-0,61148	0,18755	2,949	0,23794	1,7903	-0,11468	-1,4956	-0,95612
MUSM_1668	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_1669	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_1667	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MUSM_1666	0,3829	3,1879	1,9365	2,9701	1,6097	1,1774	0,62054	-0,62376	-0,69349
MUSM_1665	1,6296	3,9589	2,7048	-0,71862	-1,999	2,4065	-0,56142	-0,38878	0,51633
MPC_80	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
MPC_79	-1,74E-14	3,45E-15	5,09E-15	1,37E-15	-5,96E-15	1,08E-14	-1,50E-14	-6,83E-15	4,29E-15
SDNHM_23612	3,6722	-2,1664	-0,51996	-1,3651	0,63132	0,05939	0,59324	-0,27027	0,010088
SDNHM_23606	2,7758	-0,73972	-0,19728	-0,95814	0,12038	0,28442	0,09195	-1,2725	-0,36143
SDNHM_12212	1,6886	-1,6449	0,93351	0,36932	-0,017062	0,24813	-0,74102	-1,4643	0,67423
SDNHM_7966	3,4067	-1,4093	-0,25349	1,0744	-0,25857	-3,5278	1,0103	1,5839	1,2171

SDNHM_12211	1,3007	-1,074	-0,36047	1,3422	-0,5992	0,53823	-0,29218	0,3274	-0,42143
LACM_52386	4,2691	-0,3597	-1,4343	-1,7829	-1,1728	0,39341	0,47314	-0,74277	0,52739
LACM_72529	2,029	-2,2822	1,4751	-0,72021	0,86332	0,41959	0,29351	0,73181	0,75451
LACM_31462	3,0422	-1,0018	-0,46189	-0,34435	-1,1731	-0,30714	0,44631	0,14239	0,081361
LACM_30329	2,3856	-1,8704	0,997	-1,8454	0,56369	0,3057	0,005775	-0,78492	0,065577
LACM_30318	4,458	-1,5964	-2,3412	0,15949	-1,6273	0,37606	-1,5298	0,62927	0,78328
LACM_30327	3,4447	-1,3772	-0,82659	-0,61303	0,030847	-0,20912	-1,4526	-1,0058	0,30195
LACM_30293	2,7006	-1,7411	0,23957	0,73592	0,72387	-1,5371	-0,022539	-0,37251	-0,73836
LACM_13062	3,4607	-2,6224	-0,57363	0,28339	0,87903	-0,48977	0,74547	0,65295	-1,7669
LACM_9338	2,7049	-0,6808	-1,4572	0,10662	0,17739	-0,093333	-0,27673	0,71343	1,0332
LACM_43476	3,1946	-2,1283	-1,4011	-0,38185	1,3643	-0,6911	0,51754	-0,33569	-0,12344
LACM_85993	-0,73246	-1,5623	-0,69977	0,6018	-1,3645	2,2373	-1,5983	1,0124	-0,11176
LACM_85951	2,4852	-2,4655	1,2673	-1,03	0,58167	0,0028912	0,87667	0,90331	0,28111
LACM_85968	4,2569	-2,2319	0,38535	-2,4707	0,33919	2,3234	1,4827	0,12118	-1,9972
LACM_86088	3,2399	-0,9216	-0,5777	0,18314	0,108	-1,72	0,64926	-0,73866	-0,33539
LACM_86089	2,6415	-1,235	-0,1297	0,54375	0,2852	-0,72716	0,0092281	-0,33039	-0,26
LACM_84079	-1,2645	1,2188	1,3283	-0,39444	-1,1275	-0,97054	-1,3163	-0,63375	-0,75721
LACM_86045	1,1834	-1,0601	1,2698	0,11245	-0,30463	-0,14068	-2,2287	0,73974	0,11431
LACM_72576	-0,068509	2,7698	0,04691	-0,61264	-0,34726	0,24155	-1,003	1,7756	0,23118
LACM_72574	0,21609	3,7114	-0,66584	-2,4595	-0,47398	-0,87134	1,2781	0,54406	-0,10923
LACM_72575	0,72692	3,5657	0,75845	-1,568	1,107	-0,43158	0,35214	1,0732	-0,26968
LACM_52353	-0,92738	2,8876	-0,093018	-1,5411	0,83818	0,13486	-1,1943	-1,3238	0,27612
LACM_22828	0,80313	3,0496	-1,7476	-1,0267	0,08336	0,60152	0,24775	-0,27131	-0,060153
LACM_22829	-0,53869	1,8709	0,93356	-0,93651	1,296	0,81558	-0,91539	-0,64395	-0,015817
LACM_52322	-0,58931	5,0613	-3,3866	0,08336	0,26411	-0,27047	1,7792	-0,7133	-0,8518

LACM_52373	-4,1486	-1,5722	-0,56276	0,22115	0,66717	-0,55372	0,14941	0,17433	-0,31997
LACM_52427	-3,5023	-1,6952	-0,70521	0,54929	-1,6628	0,25176	-0,24218	-0,059888	-0,15686
LACM_54764	-5,408	-0,72969	-0,34656	-0,26053	1,3325	-0,12565	0,55688	0,0018183	0,013384
LACM_91324	-6,2023	-1,1436	-0,38823	0,259	-1,2197	1,2118	-0,21582	0,070785	0,16407
LACM_91357	-3,8424	-2,0399	-0,71738	0,21409	-0,35808	0,99359	1,3854	-1,9782	0,80844
LACM_91358	-3,8617	-0,94875	-3,5568	-0,17405	3,7951	2,4339	-0,77895	3,1194	1,5977
LACM_91359	-3,2968	-0,15689	-0,71196	-0,21921	-1,8562	-0,87375	0,25627	-0,076729	-0,37858
LACM_91360	-5,4755	-1,4583	-0,20487	-0,084043	0,016911	1,4019	1,6109	-2,1787	0,94954
LACM_91362	-4,2495	-0,35156	-0,30865	-0,071535	-0,21641	0,077731	-0,13789	0,46796	-0,15769
LACM_91365	-4,4217	-2,2025	-0,57727	0,23428	0,77488	1,0307	1,2885	-1,6616	0,7759
SDNHM_21257	-4,4589	0,13637	-0,44874	-0,66592	0,69588	-1,515	0,79855	0,028926	-0,43824
SDNHM_21254	-3,6065	-0,60142	-0,38301	-0,30982	-0,24193	-1,5349	0,92261	-0,66692	-0,47738
SDNHM_4661	-2,98	-1,0174	1,4131	-0,2312	1,1561	-2,0848	-4,7382	-1,4811	1,5497
SDNHM_22982	-4,1212	-0,98225	-0,051886	-0,87712	-0,44946	-0,08299	-1,566	1,7638	-5,9225
SDNHM_6582	-4,906	-1,5903	0,00078339	0,53454	-1,1098	-0,804	-0,58361	0,49476	-0,95259
SDNHM_23133	-3,4101	-1,9779	1,2791	-0,5248	-2,0058	0,25369	1,8938	2,0371	2,7433
SDNHM_18711	0,64437	1,5843	-0,16549	-0,66645	-2,2901	-0,050801	0,68394	-0,88708	0,29492
LACM_52355	0,33394	2,5637	0,23387	-0,6687	-3,0226	0,76828	-0,32039	0,17914	0,2267
LACM_30462	-1,6593	1,2004	2,2651	-0,028656	0,99654	-1,1651	0,33507	-0,45875	-0,3015
MNHN_1566	-1,253	1,7456	2,6855	-0,34116	-0,72318	-1,6751	1,3057	0,011668	0,61577
MNHN_1567	-0,30445	-1,5388	4,0728	-0,32987	-0,11672	-0,82382	0,30339	0,568	-0,22966

Análisis de clasificación

Tabla 11. Clasificación de los especímenes analizados. Abreviaciones: 1, Monachinae Nuevas Formas; 2, *Hadrokirus*; 3, *Piscophoca*; 4, *Acrophoca*; 5, *Phoca vitulina*; 6, *Halichoerus grypus*; 7, *Erignathus barbatus*; 8, *Mirounga annngustirostris*; 9, *Monachus schauinslandi*; 10, *Hydrurga leptonyx*.

Point	Grupo asignado	Clasificación	Jackknifed
SGO.PV.1080c	1	1	4
SGO.PV.1049b	1	1	4
SGO.PV.21602	1	1	4
SGO.PV.22108	1	1	4
SGO.PV.1019	1	1	4
SGO.PV.21107	2	2	2
SGO.PV.22111	2	1	1
SGO.PV.22109	2	4	1
MUSM_1662	2	2	7
MUSM_1664	3	3	1
MUSM_1660	3	3	7
MUSM_1791	4	1	1
MUSM_2247	4	1	1
MUSM_1860	4	1	1
MUSM_1809	4	1	1
MUSM_1825	4	1	1
MUSM_1824	4	4	4
MUSM_1817	4	1	1
MUSM_1665	4	4	4
MUSM_1667	4	1	1
MUSM_1824	4	1	1
MUSM_1661	4	5	5
MUSM_1668	4	1	1
MUSM_1669	4	1	1
MUSM_1667	4	1	1
MUSM_1666	4	4	4
MUSM_1665	4	9	9
SGO.PV.22110	4	1	1
SGO.PV.22109	4	1	1
SDNHM_23612	5	5	5
SDNHM_23606	5	5	5
SDNHM_12212	5	5	5
SDNHM_7966	5	5	5
SDNHM_12211	5	1	4

LACM_52386	5	5	5
LACM_72529	5	5	5
LACM_31462	5	5	5
LACM_30329	5	5	5
LACM_30318	5	5	5
LACM_30327	5	5	5
LACM_30293	5	5	5
LACM_13062	5	5	5
LACM_9338	5	5	5
LACM_43476	5	5	5
LACM_85993	5	1	1
LACM_85951	5	5	5
LACM_85968	5	5	5
LACM_86088	5	5	5
LACM_86089	5	5	5
LACM_84079	6	6	9
LACM_86045	6	6	1
LACM_72576	7	7	1
LACM_72574	7	7	7
LACM_72575	7	7	7
LACM_52353	7	7	7
LACM_22828	7	7	7
LACM_22829	7	2	2
LACM_52322	7	7	3
LACM_52373	8	8	8
LACM_52427	8	8	8
LACM_54764	8	8	8
LACM_91324	8	8	8
LACM_91357	8	8	8
LACM_91358	8	8	7
LACM_91359	8	8	8
LACM_91360	8	8	8
LACM_91362	8	8	8
LACM_91365	8	8	8
SDNHM_21257	8	8	8
SDNHM_21254	8	8	8
SDNHM_4661	8	6	6
SDNHM_22982	8	8	6
SDNHM_6582	8	8	8
SDNHM_23133	8	8	10
SDNHM_18711	9	9	9

LACM_52355	9	9	9
LACM_30462	10	10	10
MNHN_1566	10	10	10
MNHN_1567	10	10	6