

UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL NORTE  
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA MARINA



SISTEMÁTICA Y PALEOECOLOGÍA DE PECES ÓSEOS DE FORMACIÓN  
BAHÍA INGLESA (NEÓGENO), CHILE.

Pablo Andrés Oyanadel Urbina

Profesor Guía: Marcelo Rivadeneira

2015

SISTEMÁTICA Y PALEOECOLOGÍA DE PECES ÓSEOS DE FORMACIÓN  
BAHÍA INGLESA (NEÓGENO), CHILE.

**Pablo Andrés Oyanadel Urbina**

Departamento de Biología Marina

Fecha: Mayo 2015

Aprobado por la comisión de calificación.

---

Alfonso Silva Arancibia  
Decano Facultad Ciencias del Mar

---

Dr. Marcelo Rivadeneira  
Profesor Guía

---

Dr. Hector Flores  
Profesor Corrector

---

Dr. Sven Nielsen  
Profesor Corrector

Tesis entregada como un requisito para obtener el título de Biólogo Marino en la Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Católica del Norte. Sede Coquimbo.

2015

UNIVERSIDAD CATOLICA DEL NORTE  
FACULTAD CIENCIAS DEL MAR

Departamento de Biología Marina.

SISTEMÁTICA Y PALEOECOLOGÍA DE PECES ÓSEOS DE FORMACIÓN  
BAHÍA INGLESA (NEÓGENO TARDÍO), CHILE.

Actividad de Titulación presentada  
para optar al título de Biólogo Marino

Pablo Andrés Oyanadel Urbina

Coquimbo 2015

## Resumen.

La formación Bahía Inglesa, Neógeno de Chile, es reconocida por su diversa fauna fósil de vertebrados marinos. No obstante, a la fecha no existen estudios tendientes a inventariar su paleobiodiversidad de peces óseos. Este trabajo tiene como objetivo analizar la sistemática paleontológica de las familias de ictiofósiles óseos provenientes de Fm. Bahía Inglesa depositados en la colección del Museo Paleontológico de Caldera y examinar implicancias paleoecológicas de los hallazgos. Se identificaron ictiofósiles óseos de individuos pertenecientes a las familias: Clupeidae, Haemulidae, Istiophoridae, Merlucciidae, Labridae, Ophidiidae, Sciaenidae y Scombridae, cuatro de estas descritas por primera vez para la formación. Esta fauna presenta una similitud de un 100% a la actual, basado en el coeficiente de Similitud de Simpson. Su similitud es menor al compararla con otras faunas Neógenas, 22% con Formación Pisco, Perú, y 30% con Fm. Hórcon, Chile. Probablemente estos resultados se deban a diferencias geográficas y temporales. Se distinguieron tres grupos, uno con preferencia principalmente demersal, de alimentación preferente durófaga, asociados a la zona litoral, sublitoral, un segundo grupo de preferencia bentopelágica, piscívoros y oportunistas, asociados a la zona del talud continental, y un tercer grupo de preferencia pelágica, de modo de vida agregado, planctófago, pero compuesto principalmente voraces cazadores piscívoros oceanodromos. Los rangos de profundidades de los representantes actuales en Chile de las familias con hábitat asociado al fondo, nos entregan un ambiente deposicional de 50m en la plataforma continental y de 500m en el talud superior. Por último, se propone un paleoclima Tropical-Subtropical.

## **Abstract.**

The Bahía Inglesa formation, of Neogene age, is recognized for its diverse marine vertebrate fossil fauna. However, to date there are no studies to inventory the diversity of bony fish. This work is aimed at analyzing the systematic paleontology of families from bony fishes of Bahía Inglesa Fm., deposited in the collection of the Paleontological Museum of Caldera, analyzing the paleoecological implications of the findings. Fossil remains were assigned to the families: Clupeidae, Haemulidae, Istiophoridae, Merlucciidae, Labridae, Ophidiidae, Sciaenidae and Scombridae, four of them described for the first time for the formation. The described fauna exhibits a 100% similarity to the present-day faunas of the region, based on the Simpson's coefficient. This similarity is lower when compared to other Neogene faunas, i.e. 22% with Pisco Formation, Peru, and 30 % with Horcón Fm., Chile. These results are likely the results of geographical and temporal differences with these formations. Three groups of taxa are distinguished based on their ecological characteristics: a) demersal preference, durophagous, and associated with the coastal and sublittoral zones, b) benthopelagic preference, opportunistic, and mainly piscivorous, associated with continental slope area, and c) pelagic preference, gregarious, planktonic feeder, but also including oceanodromous fish-eating predators. The analysis of bathymetric ranges of present-day species belonging to studied families associated to the bottom in Chile suggests depositional depths between 50 m, on the upper shelf, and 500 m, in the upper slope. Finally, a Tropical-Subtropical paleoclimate is proposed.

## ÍNDICE GENERAL.

<b>1.</b>	Introducción.....	1
1.1	Formación Bahía Inglesa.....	2
1.2	Funcionalidad de las piezas óseas en taxonomía.....	5
<b>2.</b>	Hipótesis y Objetivos.....	7
2.1	Objetivo general.....	7
2.2	Objetivos específicos.....	7
<b>3.</b>	Materiales y métodos.....	8
3.1	Colecciones analizadas.....	8
3.2	Análisis de similitud de ictiofaunas óseas.....	11
3.3	Análisis paleoecológicos.....	12
<b>4.</b>	Resultados y Discusión.....	14
4.1	Sistemática paleontológica.....	14
4.2	Análisis de similitud con otras faunas fósiles y modernas.....	39
4.3	Reconstrucción paleoambiental.....	41
4.3.1	Condiciones paleoclimáticas.....	41
4.3.2	Batimetría de los ambientes deposicionales.....	42
4.3.3	Relaciones ecológicas.....	43
<b>5.</b>	Conclusiones.....	46
<b>6.</b>	Referencias.....	47
<b>7.</b>	Tablas.....	75
<b>8.</b>	Figuras.....	85

## LISTADO DE TABLAS.

<b>Tabla 1:</b> Divisiones cronoestratigráficas.....	75
<b>Tabla 2:</b> Registro de ictiofosiles óseos en Fm. Bahía inglesa. Fm. Horcón. Fm. Pisco; y de peces óseos para Chile actual.....	76
<b>Tabla 3:</b> Identificación de estructuras óseas y familia a que corresponden a cada fósil.....	78
<b>Tabla 4:</b> Listado de especies que se encuentran actualmente en las costas de Chile, pertenecientes a las familias de peces óseos de Formación Bahía Inglesa.....	79
<b>Tabla 5:</b> Similitud (índice de Simpson), en la composición faunística a nivel de familia de la ictiofauna ósea de Fm. Bahía Inglesa y otras localidades Neógenas del Pacífico temperado de Sudamérica.....	83
<b>Tabla 6:</b> Distribución batimétrica y latitudinal de los representantes actuales a nivel global de las familias encontradas en Formación Bahía Inglesa.....	84

## LISTADO DE FIGURAS.

<b>Figura 1:</b> Imagen satelital con las ubicaciones de Formacion Pisco, Formacion Bahía Inglesa, y Formacion Horcón. Extraído y editado de Google Maps .....	85
<b>Figura 2:</b> Imagen satelital de Formacion Bahía Inglesa. Mostrando el miembro Mina fosforita de donde se extrajo la mayoría de los fósiles analizados en este trabajo.....	86
<b>Figura 3:</b> Divisiones de un esqueleto de un pez.....	87
<b>Figura 4:</b> Dibujo Esquema mandíbulas faríngeas, <i>Semmicossyphus maculatus</i> .....	88
<b>Figura 5:</b> Dibujo esquema dentario izquierdo, <i>Semmicossyphus maculatus</i> .....	89
<b>Figura 6:</b> Diagrama generalizado de la vista lateral de un cráneo de pez con mandíbulas faríngea.....	90
<b>Figura 7:</b> Fósiles de peces óseos, depositados en la colección del Museo Paleontológico de Caldera extraídos de Formación Bahía Inglesa.....	92
<b>Figura 8:</b> Fósiles de peces óseos, depositados en la colección del Museo Paleontológico de Caldera extraídos de Formación Bahía Inglesa.....	94
<b>Figura 9:</b> Unidades Biogeográficas según Lavoué <i>et al</i> , (2013).....	96
<b>Figura 10:</b> Complejo caudal de 7 géneros de Scombridae.....	97
<b>Figura 11:</b> Esquema de estructura ósea de un rostrum de Istiophoridae.....	98



<b>Figura 12:</b> Esquema de rostrum de familia Xiphiidae e Istiophoridae.....	99
<b>Figura 13:</b> Complejo caudal de Xhiphiidae e Istiophoridae.....	100
<b>Figura 14:</b> Rangos de profundidades de las especies actuales de la costa de Chile.....	101

## 1. INTRODUCCIÓN

“[...] *Muy poco es lo que se sabe, respecto a los peces fósiles encontrados en las formaciones geológicas chilenas. Ciertamente que los hallazgos han sido escasos y poco variados y seguramente por ello han merecido muy poco interés[...], por su propia naturaleza estos vestigios de peces pasan casi desapercibidos a los ojos profanos, dada la poca atención que pueden despertar en la generalidad de las personas los odontolitos, ictiodurolitos, otolitos, vertebras y escamas [...]*”.

Este comentario es realizado por el profesor de Geología de la Universidad de Concepción y Director del Museo de Concepción Carlos Oliver Schneider, en el trabajo de 1936 “Comentarios sobre los peces fósiles de Chile”, publicado en la Revista Chilena de Historia Natural, demostrando un preocupado interés en las piezas que pasaran inadvertidas para la mayoría de las personas sin suscitar en ellas ninguna curiosidad, obviando su valor científico informativo exclusivo (Rubilar *et al.*, 2008; Rubilar y Palma *et al.*, 2010). De hecho, en contraste a las más de 732 especies y 180 familias de peces óseos modernos reportados para Chile (Bahamonde y Pequeño, 1975; Pequeño, 1989; Ojeda *et al.*, 2000; Siefeld *et al.*, 2010; Froese y Pauly, 2014), se han descrito alrededor de 24 especies incluyendo condriictios, de las cuales 18 son de hábitat marino, mientras que las restantes son de ambientes dulceacuícolas, registros pertenecientes principalmente a la zona norte de nuestro país (Rubilar, 1994; Arratia y Cione, 1996; Walsh, 2001; Canto y Frassinetti, 2008; Carrillo-Briceño, 2011), mas aún, buena parte de dichos registros corresponden a formas del Mesozoico (Arratia, 1985; Arratia, 1986; Arratia y Cione, 1996; Azpelicueta y Rubilar, 1998; Arratia y Shultze, 1999), dejando buena parte del registro Cenozoico, particularmente el Neógeno, poco estudiado.

El Neógeno (23.03-2.588 Ma, Tabla 1), es una época de grandes cambios climáticos y oceanográficos que tuvieron profundos efectos en la diversificación de la biosfera (Zachos *et al.*, 2001).

En el Pacífico sur-oriental se registraron tres episodios donde el clima fue cálido: el primero 15.5 Ma, principios del Mioceno medio o “Clima optimo del

Neógeno”; 11.5 Ma, 5.7 Ma, y un prolongado periodo de tiempo de bajas temperaturas reconocidos a ambos lados del océano Pacífico 15-12 Ma (Tsuchi, 2002). Otra disminución en la temperatura superficial del agua, fue descrita para el espacio temporal de 3.5- 3 Ma, fue provocada probablemente por la surgencia costera causada por el cierre del istmo de Panamá (Tsuchi, 1997), proceso de cierre asignado por Zachos (2001), al Plioceno alrededor de los 5,3 Ma. Estos procesos de enfriamiento concluyeron en los ciclos de edad de hielo en el Pleistoceno (2,58-0,0117 Ma), (Dekens *et al.*, 2007). En las costas de Chile durante el Mioceno Temprano-Mioceno Medio, las áreas costeras del norte se encontraban bajo la influencia de aguas calidas, específicamente en el Mioceno Medio, la costa de norte de Chile comenzó a estar bajo la influencia de una creciente surgencia costera (Ibaraki, 1997; Garreaud *et al.*, 2010). La activación de estas células de surgencia costera, a lo largo de la costa de Perú y Chile, provoca una disminución en la temperatura del mar, sumado al efecto de la emergente corriente de Humboldt, se potencia la aparición de la hiper-aridez del desierto de Atacama y el cambio en el clima Plioceno-Pleistoceno (Dekens *et al.*, 2007; Ibaraki, 1997; Tsuchi, 1997; 2002).

Estudios recientes dan cuenta de marcados cambios en la diversidad de especies de invertebrados y vertebrados marinos hacia finales del Neógeno (Rivadeneira y Marquet, 2007; Villafaña y Rivadeneira, 2014). En particular los vertebrados muestran elevadas tasas de extinción a niveles de género, particularmente los mamíferos marinos y aves. No obstante, peces cartilaginosos no exhiben tasas de extinción particularmente altas (Villafaña y Rivadeneira, 2014). Así el Neógeno aparece como una ventana de tiempo crucial para comprender el origen de la fauna actual de peces óseos de Chile.

### **1.1. Formación Bahía Inglesa**

La Formación Bahía Inglesa (27°06'S, 70° 50'W; 27°09'S, 70°52'W), (Fig. 1 y 2), posee una alta relevancia paleontológica para el Neógeno de Chile, es una de las formaciones geológicas con mayor diversidad y mejor calidad de preservación de

fauna marina fósil de Chile, particularmente en vertebrados (Walsh, 2001; Suarez *et al.*, 2004; Acosta y Canto, 2005; Chavez *et al.*, 2007; 2008).

La formación se encuentra dentro de la sección norte de la subducción plana de la dorsal de Juan Fernández bajo la placa sudamericana (26°-33°S), (Pardo *et al.*, 2002). Su ambiente deposicional se compone según la literatura de zona litoral, zona sublitoral y la zona batial superior, destacando además, depósitos correspondientes al relleno de un cañón submarino, dentro del cual se reconocen subambientes de depositación que mediante análisis de topografía, icnología y sedimentología sugieren que este habría sido somero, considerándose los rangos más superficiales de la plataforma continental externa de 140-200m, aunque los foraminíferos bentónicos indican, de preferencia, profundidades de hasta 150m de profundidad (Marchant *et al.*, 2000; Carreño, 2012), un talud continental superior, 200-500m de profundidad, como las máximas profundidades de depositación (Carreño, 2012; Achurra *et al.*, 2009). Otros estudios sugieren profundidades similares, pero apuntan a un talud continental más profundo cercano a los 800 m (Achurra, 2004; Achurra *et al.*, 2009).

Su registro fósil cuenta con piezas correspondientes a condrictios y aves, pertenecientes a afloramientos fosilíferos propios al Neógeno, y llegando a referirse en varios casos al Mioceno superior- Plioceno inferior (Rojo 1985; Long, 1993; Suárez & Marquardt, 2003; Suarez *et al.*, 2002; Suarez *et al.*, 2006; Chavez, 2008). El hallazgo de piezas fósiles del género *Makaira*, presenta la certeza de que parte de esta formación estuvo en algún momento vigente como paleoambiente en la época del Mioceno medio (Nakamura, 1983). El hallazgo de un diente de *Carcharodon megalodon*, Agassiz, 1843, indica un fechamiento Pliocénico, ya que esta es una especie común de la paleofaunas marinas en los yacimientos del Plioceno de todo el mundo (Long, 1993), llegando a habitar en aguas incluso del Pleistoceno (Cappetta, 1987; nota: la cronoestratigrafía utilizada en los comentarios de estos autores en referencia al Pleistoceno, corresponde a espacios de tiempo correspondientes actualmente al Plioceno tardío, ver Tabla 1). Cabe destacar también que es altamente probable que no se encuentren estratos mayores a 14 Ma, constante que se ha registrado en la mayoría de los yacimientos fosilíferos de Chile y Perú (Walsh, 2001).

De acuerdo con los datos micropaleontológicos, extraídos de la carta paleontológica de Caldera (Godoy *et al.*, 2003), los depósitos de esta formación representan ambientes litorales a neríticos. La microfauna indica un predominio de períodos con condiciones de aguas subantárticas, interrumpidos por dos eventos más cálidos en el Mioceno Medio y a los 6 M.a. (Marchant *et al.*, 2000). Por otra parte, la presencia de depósitos fosfáticos y diatomitas indican un ambiente de surgencia litoral de aguas profundas ricas en nutrientes (Garrison, 1992). Los depósitos de canales reconocidos en Mina Fosforita (Fig. 2), de Bahía Inglesa, se asocian a un ambiente mareal, las areniscas que se interdigitan con coquinas en la desembocadura del río Copiapó, son interpretadas como de delta proximal con influencia marina (Godoy *et al.*, 2003).

A pesar de la intensa explotación minera y por parte de comerciantes ilegales, en la Mina fosforita (Fig. 2), tiene lugar la mejor exposición de los niveles con dicho mineral, denominados en conjunto como ‘bonebed’ por la alta concentración de huesos de vertebrados (Parson y Brett, 1991; Walsh, 2001; Walsh y Suárez, 2005). Este lugar habría sido un ambiente somero y parcialmente protegido de hasta 200m de profundidad, con presencia de islas de basamento (Carreño, 2012).

Si bien los taxa reportados en zonas aledañas Formación Bahía Inglesa no han sido reportados específicamente para el área de interés, por estudios de línea base se ha determinado que posee un gran potencial fosilífero (Rivadeneira & Varas, 2012), y es probable que algunos de los fósiles de peces óseos analizados en este trabajo provengan de este lugar, pues en registro de mamíferos marinos se ubica un sitio de al menos una hectárea de afloramientos expuestos de vertebrados, que es conocido como “Estanques de la COPEC” (Canto *et al.*, 2008). Con respecto a los vertebrados fósiles de esta zona, conforman un conjunto rico y diverso de animales marinos que habitaron la costa de la Región de Atacama durante el Mioceno Medio-Plioceno Tardío (Achurra, 2004; Walsh, 2001; Chavez, 2008; Carreño, 2012). En conjunto se conoce como una de las zonas más ricas en diversidad biológica fósil, que incluye más de 60 especies de vertebrados (Gutstein *et al.*, 2008), entre los que se encuentran peces elasmobranquios y óseos, reptiles (Crocodyliformes), aves

(pingüinos, piqueros, palagornítidos, proceláridos, etc.), mamíferos marinos (ballenas, delfines y manatíes), y terrestres o semi-acuáticos (Capibaras y perezosos), (Rubilar-Rogers *et al.*, 2009). Suarez *et al.*, (2010), reporta la presencia de fósiles en las cercanías del Puerto de Caldera, sector denominado “Cerro Ballenas”, destacan el gran número de ejemplares de ballenas alcanzando para el año 2012, cuarenta y cuatro ejemplares (Suarez *et al.*, 2012). Sin embargo gran parte de la fauna proviene de los distintos niveles estratigráficos de los sitios ‘Las arenas’, ‘El morro’ y ‘Mina fosforita’ (Gutstein *et al.*, 2008; Walsh, 2001).

A la fecha, los ictiofósiles registrados incluyen los siguientes órdenes y familias: Peces (incluyendo condriictios): Hexanchidae, Squalidae, Pristophoridae, Squatinidae, Heterodontidae, Brachaeluridae, Odontaspidae, Megachasmidae, Otodontidae, Cetorhinidae, Lamnidae, Triakidae, Carcharinidae, Sphyrnidae, Rajidae, Dasyatidae, Myliobatidae, Mobulidae, Callorhynchidae, Cupleidae, Oplegnatidae, Serranidae, Labridae, Scombridae y Xiphiidae (Tabla 2), (Long, 1993; Walsh, 2001; Suárez *et al.*, 2002; Suárez & Marquardt, 2003). De todos estos aun existen representantes de las respectivas familias presentes en el norte de Chile, sugiriendo bajas tasas de extinción a este nivel taxonómico (Bahamonde y Pequeño, 1975; Pequeño, 1989; Ojeda *et al.*, 2000; Siefeld *et al.*, 2010; Froese y Pauly, 2014).

## **1.2 Funcionalidad de las piezas óseas en taxonomía.**

El estudio morfológico de los elementos óseos es una herramienta valiosa para la taxonomía, que ha permitido la definición de los grandes grupos de los vertebrados y la descripción e identificación de especies de peces y fundamenta la discusión de afinidades y diferencias entre los mismos (Greenwood *et al.*, 1966; Monod, 1968; Greenwood *et al.*, 1973; Nybelin, 1973, Rosen, 1973; Cervigón, 1980; Rojo, 1988; Falabella *et al.*, 1995; Watt *et al.*, 1997; Deli Antoni *et al.*, 2008). Así la osteología comparada aporta elementos diagnósticos utilizables en estudios de biodiversidad, ecología trófica, filogenia, y dinámica de la alimentación de organismos ictiófagos, suministrando a su vez, elementos de juicio útiles para establecer pautas tendientes a

preservar la biodiversidad, conociendo la interacción y composición del medio ambiente (Deli Antoni *et al.*, 2008).

En este caso, el conocimiento de las familias presentes en la Formación Bahía Inglesa, mediante la identificación de sus restos óseos, dará una idea de las condiciones ambientales que pudieron existir en la ventana temporal del Neógeno, del sector en cuestión. Basados en el principio de “Uniformismo”, fundado en la declaración de Lyell, padre de la paleontología: “*El presente es la clave del pasado*” (acuñada por Geike, 1897, en: García Cruz, 1998). Se fundamentó las explicaciones tomando como base que los requerimientos ambientales para miembros de una determinada familia existente, son los mismos (o están levemente modificados), que los requerimientos ambientales del pasado (García Cruz, 1998).

El objetivo central de este trabajo, es a partir del análisis de osteología comparada de las piezas fósiles de peces óseos no identificados y depositados en la colección paleontológica del Museo Paleontológico de Caldera que fue extraído de las facies de Formación Bahía Inglesa y alrededores, evaluar a nivel taxonómico de familia la diversidad y composición de la paleoictiofauna ósea, presente en Formación Bahía Inglesa, mediante esto, inferir el paleoambiente en el que habitaron, sustentándose en la base de que los requerimientos ambientales de las especies existentes de estas familias son los mismos o similares a la de los miembros de estas familias que se encontraron en el desaparecido ambiente marino que estuvo vigente en el Neógeno. Luego compararla con faunas del Neógeno de otros yacimientos, Formación Horcón y Formación Pisco, para saber si las condiciones del hábitat eran similares, y por último, contrastarla con la fauna actual de Chile para saber si estas son similares en la actualidad. Si bien los peces cartilagosos mostrarían bajas tasas de extinción a nivel de géneros (Villafaña, 2010), se desconoce si este patrón sería el mismo para peces óseos. Por ejemplo, Landini *et al.* (2002), muestran que más del 65% de los taxa (principalmente géneros), de peces óseos del Plioceno de Ecuador aún se encuentran en la actualidad en la región. Por otro lado, Carrillo-Briceño (2011), muestra que el 100% de los géneros de peces hallados en Formación Horcón aun existen en la actualidad.

## **2. HIPOTESIS Y OBJETIVOS.**

La composición de la ictiofauna ósea marina del Neógeno, de la Formación Bahía Inglesa, a nivel de familia, es similar con la ictiofauna ósea neógena de Formación Horcón, Formación Pisco, y la ictiofauna ósea marina actual de Chile.

### **2.1 Objetivo general.**

Identificar a nivel taxonómico de familia, los fósiles de peces óseos depositados en la colección del Museo Paleontológico de Caldera, extraídos de la Formación Bahía Inglesa y estratos de caldera, mediante osteología comparada de los caracteres diagnósticos que aún poseen en sus estructuras fosilizadas.

### **2.2 Objetivos específicos.**

Objetivo específico N° 1: Determinar la sistemática paleontológica de la ictiofauna ósea presente en el Neógeno en la Formación Bahía Inglesa a nivel de familia utilizando la colección de fósiles del Museo Paleontológico de Caldera.

Objetivo específico N°2: Establecer el grado de similitud entre la fauna ictiológica ósea del Neógeno de Formación Bahía Inglesa, con otras formaciones Neógenas de la costa Pacífica de Sudamérica, i.e. Formación Pisco, Formación Horcón, y con la ictiofauna actual de Chile.

Objetivo específico N°3: Generar una reconstrucción paleoambiental de la zona de estudio, basada en la composición de ictiofauna ósea de Formación Bahía Inglesa.



### 3. MATERIALES Y METODOS

#### 3.1 Colecciones analizadas.

Se revisaron piezas de fósiles de peces óseos depositados en la colección de fósiles del Museo Paleontológico de Caldera (MPC). El material con el que se contó consistió principalmente en vertebras, restos de neurocraneos, piezas del braquiocraneo y cráneo mandibular, muchas de ellas en su ficha técnica no contaban con datación, identificación, quien las hizo parte de la colección, y solo se sabe que corresponde a una pieza fósil de algún miembro del taxón *Ostiechthyes*, encontrado en Formación Bahía Inglesa.

Se observaron de forma gruesa 177 piezas que según el catálogo de la colección del MPC eran de peces óseos, de las cuales se fotografiaron 64 (fotografiando la mayor parte de sus vistas), estas se pasaron por observación fina, primero determinando a que hueso correspondían y luego analizadas bajo a claves taxonómicas. Cabe destacar que en muchos de los casos se cambio el nombre de la estructura a que el catalogo del MPC asignaba. De estos, se identificaron las familias a las que pertenecían 23 piezas fósiles, asignadas a 7 estructuras diferentes, pertenecientes a 8 familias de peces óseos distintas (Tabla 3).

Se utilizaron los caracteres diagnósticos y la nomenclatura de las estructuras óseas de peces determinadas por Taniguchi (1969, 1970), Cervigón (1980), Nakamura (1983), Rojo (1988), Jardim y Santos (1994), Falabella *et al.* (1995), Watt *et al.* (1997). Se compararon por imágenes con huesos de holotipos de peces óseos de la pagina del Museo de Historia Natural de Francia (Terrier *et al.*, 2014). Además se contrastan con trabajos osteológicos de las familias a los cuales se asignó cada pieza (e.g. Taniguchi, 1969, 1970; Collete, 1978; Nakamura, 1983, 1986; Sasaki, 1989; Sperber, 1989; Jardim y Santos, 1994; Butler y Shroeder, 1998).

Según estos autores el esqueleto de un pez se puede dividir con fines operativos en tres partes principales:

Cráneo (Fig. 3A):

a) Neurocraneo, da soporte y protección a las estructuras cerebrales y sensitivas, posee aproximadamente 8 huesos, de estos, cuatro son los que tienen un alto potencial taxonómico, corresponden a la cresta supraoccipital, vómer, basioccipital, y otolitos. Se compone por cuatro regiones, de anterior a posterior: Región etmoidal, (vómer, etmoides laterales y mediales), Región orbital (frontales, pterofenoides, barra del parasfenoides), Región ótica (esfenóticos, pteróticos, proóticos, epióticos, intercalares, parietales y exoccipitales; basisfenoides y supraoccipital), y región craneoespinal (basioccipital, y parasfenoides). En la mayoría de los casos es difícil identificar los huesos separados de un neurocraneo, sin embargo en conjunto y articulados, entregan información diagnóstica valiosa para la identificación del hueso y su respectivo taxón.

b) Braquiocraneo, o Huesos faciales, posee una serie de huesos independientes y cartílagos que varían en número según la especie, cumple la función de alimentación y captura de comida, es un conjunto de huesos masticatorios, el extremo anterior de las premaxilas, articula por la superficie interna, con las maxilas. La mandíbula inferior está compuesta por los dentarios, en la parte posterior se insertan mediante una escotadura en V (escotadura del dentario) los articulares, que forman la línea de mandíbula; detrás de estos se unen, en el punto que sirve de pivote del maxilar en el plano vertical, los cuadrados. Los palatinos van situados en el techo de la boca, casi paralelos a las premaxilas.

Los huesos anteriores de las mandíbulas, dentarios y premaxilares, son robustos y generalmente constituyen las piezas mejor conservadas. Algunas de estas piezas tienen características morfológicas específicas como la apófisis aboral superior (*processus ascendens*), en exceso alargada en el premaxilar de los Labridae o, también la apófisis posterior ensanchada y redondeada del premaxilar de los Sparidae (Béarez, 1997).

c) Huesos operculares, cuatro huesos que dan estabilidad a los órganos de respiración. El opérculo, es el hueso de mayor tamaño, el extremo antero-superior articula con el

hiomandibular y el borde anterior queda escondido detrás del borde posterior del preopérculo. El subopérculo es el menos distintivo. El urohial es el más diagnóstico, es un hueso individual y resistente que se une por la parte anterior a los hipohiales.

Columna vertebral (Fig. 3B):

Sirve de anclaje a la musculatura, protege la médula espinal, aorta dorsal y vena caudal. Se divide en dos regiones, precaudal y caudal. La sección precaudal posee dos tipos de vértebras, cervicales y torácicas, las primeras no poseen región torácica o sea, procesos ventrales con la zona de implantación de las costillas, conocida como paraóofisis, las torácicas en cambio sí lo poseen. Las vértebras caudales poseen arco hemal. Las vértebras están conformadas por: el centro vertebral en cuyo eje existe un pequeño canal por donde pasa la notocorda de una vértebra a otra, los arcos neurales con la espina neural adosados a la superficie dorsal, los arcos hemales con la espina hemal adosados a la superficie ventral. Las vértebras se articulan entre sí por pequeños procesos en la parte anterior, posterior, dorsal y ventral que se denominan prezigapófisis y postzigapófisis. Al final de la columna vertebral se encuentra un intrincado sistema de huesos que participan y dan soporte al impulso natatorio de la aleta caudal, llamado complejo uroróforo o complejo hipural, que en algunos grupos de peces se encuentra como una placa (placa hipural). Esta está compuesta generalmente por los siguientes huesos: espina neural de la última vértebra, 3 epurales, uroneural, 5-6 hipurales, en algunos casos parhipural, y espina hemal de la última vértebra.

La mayoría de las veces y en múltiples especies el reconocimiento de las vértebras obliga a un examen comparativo un poco más minucioso que solo observación fina del material de referencia, y en ocasiones, a una aproximación radiográfica adicional (Desse y Desse, 1983) o histológica (Meunier, 1984).

Esqueleto apendicular (Fig. 3C):

Su función es darle soporte a las aletas y comprende cintura escapular (sección aletas pectorales), cintura pelviana (sección aleta pélvica), además de radiales, pterigóforo, espinas y radios (sección de aletas dorsales y anal).

Hueso especial (Fig. 4):

En varias familias de hábitos alimenticios bentónicos durofagos (e.g. Cichlidae, Embiotocidae, Haemulidae, Labridae, Pomacentridae, Sciaenidae), se encuentra un par huesos pareados verticalmente en forma de “Y”, (Gomon, 1995), que en la literatura recibe variados nombres: Arcos branquiales dentados (Watt *et al.*, 1997), Huesos infrabranquiales (Falabella *et al.*, 1995), Mandíbulas faríngeas (Nelson, 2006, Wainwright *et al.*, 2012). Este hueso está formado por una modificación especial, fusión o sutura interna, del quinto par de ceratobranquiales, posee fuertes dientes moledores en la sección oclusiva, como placas dentarias en el paladar y unidad inferior de la faringe (Wainwright *et al.*, 2012). En este trabajo se utilizara la denominación utilizada por Nelson (2006) y Wainwright *et al.* (2012), debido a que determina de forma simple su función y posición.

Ciertos huesos de algunas familias de teleósteos vienen caracterizados por hinchazones peculiares (Meunier y Desse, 1986), “swollen bones” (Fierstine, 1968), cuya traducción literal es ‘huesos hinchados’, pero que se refiere colectivamente a huesos con una condición llamada hiperostosis (Béarez, 1997). Esta característica está sometida a procesos de desarrollo, manifestado principalmente en adultos, como respuesta a stress funcional de la estructura (e.g. alimentación durófaga). Esta característica favorece la preservación y fosilización de los huesos, además de conservar caracteres diagnósticos (Béarez, 1997).

### **3.2 Análisis de similitud de ictiofaunas óseas.**

Se comparo el grado de similitud en la composición de la ictiofauna ósea de Fm. Bahía Inglesa agregando a las familias descritas en este estudio las familias

contabilizadas por Chavez (2008), Oplegnatidae y Serranidae, con la ictiofauna ósea de Formación Horcón (Carrillo-Briceño, 2011), Formación Pisco (Walsh, 2001, Báez Gomez, 2006), y si ésta se encuentra en la actualidad, obtenida a partir del inventario de Ojeda *et al.*,(2000), ingresando una familia de características oceánicas no contabilizadas en el inventario pero si registradas en otras listas sistemáticas de peces, a saber Istiophoridae (Pequeño, 1989; Pequeño, 1997).

Para evaluar el grado de similitud se utilizó el coeficiente de similitud de Simpson (1943), basado en presencia/ausencia de cada familia (Koleff *et al.*, 2003; Hammer y Harper, 2006), este análisis fue realizado en el software PAST 3.05 (Hammer *et al.*, 2001). Este índice tiene la ventaja de no estar afectado por grandes diferencias en riqueza de especies (Koleff *et al.*, 2003).

### **3.3 Análisis paleoecológicos.**

Para la determinación de los hábitat de las familias se utilizó de forma modificada la nomenclatura de Holthus y Maragos, 1995, utilizada también por FishBase (Froese y Pauly, 2014).

Pelágico: que vive y se alimenta en la columna de agua entre 0 y 200 m, y no se alimenta de organismos bentónicos.

Demersal: que vive y se alimenta sobre o en la proximidad del fondo, entre 0 y 200 m.

Bentopelágico: que vive y/o se alimenta en la proximidad del fondo, aunque también en la columna de agua entre los 0 y 200 m.

De arrecife: que vive y se alimenta en los arrecifes coralinos o en la proximidad, entre 0 y 200 m.

Batipelágico: que vive y se alimenta en la columna de agua por debajo de los 200 m, y no se alimenta de organismos bentónicos.

Batidemersal: que vive y se alimenta sobre o en las proximidades del fondo debajo de los 200m.

Se reconstruyeron las principales características de los ambientes de depositación: plataforma continental y talud superior, en las características batimetría y hábitat, basados en las características ecológicas de especies de las familias en total reportadas para la Fm. Bahía Inglesa, presentes actualmente en las cotas de Chile (Tabla, 4), (Walsh, 2001; Staig, 2006; Carrillo-Briceño, 2011; Pimento *et al.*, 2013).

## 4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

### 4.1 Sistemática paleontológica.

Superclase: ACTINOPTERYGII Klein, 1885

Clase: ACTINOPTERI (Cope 1871)

Subclase: NEOPTERYGII (Regan 1923)

Infraclasse: TELOSTEI Müller, 1846

Orden: CLUPEIFORME Bleeker 1859

Suborden: CLUPEOIDEI Bleeker 1859

Familia: CLUPEIDAE Bleeker, 1859

Material.- Cinco piezas correspondientes respectivamente a: hueso opercular derecho: MPC-27 (Fig. 8O), neurocraneos incompletos: MPC-90 (Fig. 8E), MPC-91 (Fig. 8G y H), MPC-462 (Fig. 8I), MPC-748 (Fig. 8F). El material de comparación corresponde a opérculo izquierdo y neurocraneo de espécimen N° PB-5036, hembra de *Sardinops sagax* (Jenys, 1842).

Descripción.- Hueso opercular derecho fragmentado (MPC-27), medidas: 4x45x35 mm, sección posterior de neurocraneo (MPC-90) medidas: 55x3x15 mm; sección posterior y media incompleta de un neurocraneo (MPC-91), medidas: 69x3x15 mm; sección anterior neurocraneo (MPC-462), medidas: 37x28x14 mm; sección posterior de un neurocraneo (MPC-748), medidas: 32x22x13 mm. La procedencia de las primeras tres piezas es del miembro Mina Fosforita, la última pieza corresponde a Formación Bahía Inglesa, miembro indeterminado. Edad estimada para cuatro piezas, Neógeno.

MPC-27, corresponde a un opérculo derecho incompleto, posee cuerpo laminar, espina opercular notoria y con desarrollo por todo el cuerpo, base del opérculo con estrías de abanico. MPC-90 y MPC-462, corresponden a la sección anterior de neurocraneo donde se aprecian las bases de los huesos pteróticos, los huesos epióticos coinciden en posición, base y ángulo de proyección, los huesos

parietales con estrías diagonales, el hueso frontal con una sutura media (unión de los dos frontales), huesos esfenóticos se ubican en la región orbital zona distal del hueso frontal en el fósil. MPC-91 y MPC-748, coincide con la descripción anterior, pero además en la vista ventral se ven las bases de los huesos esfenóticos, las apófisis alares inmersas en la matriz rocosa en la zona media, barra y superficie posterior del parasenoide, y en la sección proximal el basioccipital. Coinciden los cuatro neurocraneos, con la pieza de comparación: huesos pteróticos, parietales, frontal, huesos esfenóticos. Sección anterior de parietales terminada en punta correspondiendo al comienzo de las estrías. Sin embargo, en los neurocraneos como en otras piezas no mencionadas en este trabajo, se notó la presencia de una protuberancia en la sección donde se fusiona el hueso parietal al nivel de los huesos esfenóticos, estructura no encontrada en la pieza de comparación.

Observaciones.- El registro fósil más antiguo para esta familia es para el periodo Cretácico, contando desde las ocurrencias más antiguas dentro de este periodo a: Aptiano y Albiano (125,0-100,5 Ma), Formación Cabo, Cretácico de Brasil (De Figueiredo, 2009; Da Silva Santos, 1990), Maastrichtiano (72,1-66,0 Ma), Formación Maharashtra y Formación Andhara Pradesh, Cretácico de India (Sahni *et al.*, 1984; Rana, 1990); Campaniano (83,5-72,01 Ma), Formación Coimbra, Cretácico de Portugal (Sauvage, 1898). En resumen, en un espacio temporal entre Aptiano-Maastrichtiano (125,0-66,0 Ma).

Los peces miembros de esta familia se distribuyen por todo el mundo, con especies marinas de agua dulce y eurihalinas que viven en ambientes tropicales o templados (Fig. 10), alcanzando su mayor diversidad en la región marina tropical Indo-Pacífico Occidental (IPO ó en su sigla en inglés IWP), (Lavoué *et al.*, 2013). Son principalmente pelágicas marinas, pero algunas toleran bajas salinidades y los representantes de las subfamilias Alosinae y Dorosomatinae, ascienden regularmente ríos para efectuar el desove o viven en aguas dulces (Whitehead y Rodríguez-Sánchez, 1995). Poseen una distribución geográfica limitada a doce regiones (Atlántico noreste, Atlántico este, Sudáfrica, Próximo-Caspiano, Indo-pacífico occidental, Sur de Australia, Nueva Zelanda, Pacífico norte, Pacífico este, Sur de



Sudamérica, Atlántico oeste y Atlántico Noroeste.), que describe el trabajo de Lavoué *et al.*, (2013), (Fig. 9), lo que sugiere, según este autor, que tienen una baja capacidad de dispersión donde el patrón de endemismo se acentúa en las regiones tropicales frente a las regiones templadas, observación basada en el hecho de que la más alta diversidad de especies se encuentran en la región tropical del IPW.

Las especies miembros de esta familia tienen una alta importancia en las pesquerías marinas como de aguas continentales, constituyen uno de los grupos de peces de mayor importancia en la pesca mundial y local, sin ir más lejos en las costas de Chile y Perú, han pasado a constituir registros históricos de captura (Simpson *et al.*, 1967, Whitehead, 1985; Yánes *et al.*, 1997), probablemente las de mayor magnitud en la historia, es por ello que su importancia a llevado a realizar múltiples estudios relacionados con su originación, especiación, y dispersión (Grande, 1985; Taverne, 1997; Taverne, 2004; Murray *et al.*, 2005; Taverne, 2007a; 2007b; 2011; De Figueiredo, 2009a; 2009b; Taverne, 2011).

Los miembros de esta familia son de las especies más abundantes en el Pacífico sudoriental, representando en conjunto a el Jurel (Carangidae), Anchoqueta (Engraulidae), más del 80% de las capturas actuales e históricas (Garibaldi *et al.*, 2012). Aunque se cree que pueden variar su posición en la columna de agua dependiendo de la estacionalidad y de sus procesos reproductivos, en zonas pertenecientes a la plataforma continental, alcanzan profundidades cercanas a los 60 m, y, según datos de pesquería y reproducción su hábitat común se encuentra entre los 12 y 36 m de profundidad (Fig. 10), (García-Abad *et al.*, 1999; Cifuentes *et al.*, 1997).

El tamaño de los Clupeidos oscila en un rango de 10 a 20 cm de longitud y las que sobrepasan este no superan los 25 cm (Nelson, 2006). Sin embargo existen especies con tallas que alcanzan los 75 cm (Froese y Pauly, 2014). Cuerpo casi siempre fusiforme, subcilíndrico, pero a veces altamente comprimido, con una mandíbula inferior corta pero alta o terminal (Nelson, 2006), la primera siendo característica que comparten en la mayoría de sus especies (Whitehead y Rodríguez-Sánchez, 1995). Dos largos postcleitros y dientes pequeños, en algunas especies

ausentes en la edad adulta característica de una alimentación planctófaga (Nelson, 2006; June y Carlson, 1971). La tendencia de hacia la reducción de los dientes en los clupeidos, asociada a una dieta micrófaga, va acompañada de un desarrollo de los órganos suprabranquiales que se asocian con los arcos branquiales cuarto y quinto (Greenwood *et al.*, 1966), que funcionan como un reservorio temporal para la acumulación y concentración de alimento (Cervigón, 1980). Son considerado como “peces forrajeros” (Kils, 1992), por el hecho de ser plánctivoros son un importantísimo eslabón dentro de las relaciones tróficas, que mediante sus grandes cardúmenes alimentan y traspasan la energía a predadores más grandes (Alder *et al.*, 2008).

Estudios recientes revelan que cada uno de los linajes del orden Clupeiformes tiene su origen en el límite Cretácico/Paleógeno, marcada por la quinta y última extinción masiva (Lavoué *et al.*, 2013). El mismo autor, propone que la familia Clupeidae es parte de uno de los linajes del suborden Clupeoidei que se originaron en IWP (que formo parte de la región oriental del mar de Tetis, originado hace unos 250 Ma, Fig. 9), y que empieza su propagación hacia el Atlántico noroeste en el primer evento de dispersión al finales del Cretácico, evento asociado a transiciones de climas tropicales a templados del hábitat, seguido por un evento de diversificación entre la región IWP y la región recién colonizada. Cabe destacar que uno de estos eventos de diversificación, ocurrieron en el periodo Cretácico tardío o en el comienzo de la era Cenozoica, en un momento de significativo pero errático enfriamiento global (Lavoué *et al.*, 2013). También existe la posibilidad, de que esta región no haya sido la única fuente de originación y diversificación, encontrándose varios fósiles en diferentes regiones marinas tropicales, incluyendo emergentes regiones tropicales del Atlántico Oriental y Occidental, poco después de la separación de África y América del Sur (De Figueredo, 2009a ; De Figueredo, 2009b; Murray *et al.*, 2005).

Dentro de la familia, se contabilizan 6 subfamilias (Dussumieriinae, Sundasalanginae, Pellonulinae, Clupeinae, Alosinae, Dorosomatinae), 57 géneros, 188 especies (Nelson, 2006). Por otro lado, Fishbase muestra 54 géneros y 198 especies.

Se registra para las aguas de Chile y Perú, 10 especies de la familia, cuatro de ellas presentes en aguas de Chile (Tabla 4), (Froese y Pauly, 2014).

Orden: GADIFORMES Günther, 1818

Suborden: GADOIDEI (sensu, Endo, 2002)

Familia: MERLUCCIIDAE (GILL, 1884).

Material.- Un dentario incompleto: MPC-467 (Fig. 8J y K). El material de comparación corresponde a dentario izquierdo de espécimen N° PB-5124, hembra de la especie *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848).

Descripción.- Dentario incompleto, parte media; medidas: 55x9x13 mm, procedencia Formación Bahía Inglesa, miembro indeterminado; edad estimada, Neógeno.

La pieza forma una horquilla caniniforme con dos filas de dientes grandes y puntiagudos pareados horizontalmente inmersos en alveolos dentarios notorios, presencia del surco longitudinal en la sección inferior. Las dimensiones de los fósiles son significativamente más grandes que los tamaños observados para este hueso por Falabella *et al.* (1995), y la pieza de comparación. Los dentarios de esta familia son muy parecidos a los de la familia Ophidiidae (congrios), pero los últimos son mucho más robustos que las piezas que están en análisis; el fósil está algo fragmentado, ya que en general los dentarios de Merlucciidae son muy delicados y bajo procesos destructivos físico-químicos [procesos tafonómicos (Fernández-López, 2000)], poseen una baja capacidad de preservación (Carrillo-Briceño, com. Pers.).

El hueso de la mandíbula, en este caso el dentario, es el primer hueso del cráneo en osificarse (Sperberg, 1989), el cuál es parte de los huesos que participan en la captura de la presa (premaxilar, maxila, dentario, etc.), y al igual que las vertebras, presentan una gran mineralización (fosfato de calcio), (Delpiani, *et al.*, 2012), esto lo hace más resistente en comparación a otros huesos y son relativamente fáciles de identificar (Butler y Shroeder, 1998), antes de su fosilización, esto aumenta las probabilidades de encontrarlo como resto fósil.

Observaciones.- La referencia fósil más antigua data para esta familia edad Selandiano (61,6-59,2 Ma), Paleógeno de Dinamarca. (Schwarzshans, 2003).

Los miembros de la familia Merluccidae pertenecen a un grupo de íctios que poseen una cabeza grande y achatada, con una cresta en forma de “V” en el dorso, ojos y boca grande; complejo mandibular inferior, a cual pertenecen los dentarios, levemente sobresaliente; dientes mandibulares fuertes y puntiagudos, vómer también provisto de dientes (Inada, 1995). Individuos marinos, demersales y bentopelagicos (Nelson, 2006; Lloris y Matallanas, 2003; Froese y Pauly, 2014). La mayoría de los miembros de la familia pertenecen a especies neríticas propias de la plataforma y talud continental; poseen una migración vertical diaria, y migraciones de reproducción anual (Nakamura *et al.*, 1986; Cohen, *et al.*, 1990). Llegan a alcanzar los 1000 m de profundidad pero en general es encontrada entre los 50 y 500 m (Fig. 10), (Bianchi *et al.*, 1999). Sobrepasan muy rara vez los 100 cm., manteniéndose sobre los 50 y bajo los 100 cm.

La distribución geográfica de esta familia, es amplia con ciertas discontinuidades en latitudes ecuatoriales o en sus proximidades para la subfamilia Merluccinae, se encuentra tanto en el hemisferio norte como en el sur, en el Pacífico oriental americano desde las inmediaciones de la frontera de EE.UU. con Canadá, hasta Cabo de Hornos, Mar Mediterráneo, en el sur del Mar negro y un registro aislado en el Mar Rojo, en aguas de características subtropicales, templadas, y polares (Fig.10), (Nelson, 2006; Lloris y Matallanas, 2003; Froese y Pauly, 2014), destacando la distribución circunglobal en el hemisferio sur de la especie *Merluccius australis* (Huton, 1872), la cual posee dos poblaciones distintas; una población patagónica desde la Isla de Chiloé alrededor de la punta meridional de América del Sur, a la plataforma continental 59°S y la vertiente norte 38°S en el Atlántico (Cohen *et al.*, 1990). Por otro lado, el género *Macruronus*, representativo de la subfamilia Macruroninae, tiene una distribución más reducida y únicamente se encuentra en el hemisferio sur, a ambos lados del Atlántico, en mayor medida en las costas de Argentina, extremos sur de las costas Sudafricanas; en el Pacífico oriental, Chile, Nueva Zelandia y en el sur y oeste de Australia (Lloris y Matallanas, 2003). Las

especies *Merluccius gayi gayi* (Guichenot, 1848) y *Merluccius gayi peruanus* Ginsburg, 1954 se distribuyen ampliamente y pertenecen a las pesquerías de las costas de Chile y Perú (Csirke, 2005).

Su alimentación se basa generalmente en peces pequeños, eufásidos y anfípodos (Cohen *et al.*, 1990). Son importante alimento de especies de peces más grandes, por ejemplo, el género *Merluccius* constituye uno de los grupos de peces demersales mas intensamente capturados y al mismo tiempo consumidos por un gran número de especies piscívoras (Cousseau y Perrota, 2000; Gandini *et al.*, 1999; Bastida y Rodríguez, 2003), altamente explotada por las pesquerías de arrastre, redes de enmalles y palangres, es por eso que han sido objeto de estudio, por su importancia comercial (Lloris y Matallanas, 2003).

La familia Merlucciidae es considerada por Cohen *et al.* (1990), como “un conjunto muy problemático y en la actualidad no existe consenso ni sobre su amplitud ni sobre sus relaciones filogenéticas”, es por eso que cabe destacar que distintos autores difieren en el numero de subfamilias, géneros y especies perteneciente a esta familia (Nelson, 2006; Lloris y Matallanas, 2003), incluso algunos autores han llegado a incluir a los miembros de la familia Macrouridae (Gadiformes), dentro de Merlucciidae (Cohen, 1984; Okamura, 1989; Howes, 1991). Es por eso, que se ha realizado múltiples esfuerzos para destrabar esta cuestión realizando estudios minuciosos sobre las limitaciones que presentan las claves de identificación actuales. “Los caracteres merísticos no pueden ser tomados como índices de separación específica, si no de valor subespecifico”, escribe Angelescus *et al.* (1958), en su exhaustivo trabajo sobre la merluza argentina (*Merluccius hubbisi* Marini, 1933). Esto ha llevado a utilizar nuevos caracteres diagnósticos, amparados en características osteológicas, para valerse de una buena fuente de información para identificación y diferenciación. Lo concluido por Lloris y Matallanas (2003), donde se presenta una nueva especie de merluza, *Merluccius patagonicus*, es secundado por lo anterior, trabajo que diferencia taxonómicamente por estructuras óseas del neurocraneo y del cráneo mandibular a la especie nueva, de las especies presentes en

la misma región *Merluccius hubbsi* Marini, 1933 y *Merluccis australis* (Hutton, 1872).

Estudios en su filogenia han demostrado que a diferencia de las otras familias de los Gadiformes, los géneros de la familia Merlucciidae presentan relaciones complejas y poco claras, que presentan un mosaico de caracteres primitivos y derivados (Cohen, 1984; Inada, 1989). Para las especies de merluzas pertenecientes al cono sur de América, Galleguillos *et al.* (1999), concluyen mediante análisis genéticos de que estas se habrían originado de una población ancestral del noreste Atlántico que migró inicialmente hacia el Pacífico a través del Istmo de Panamá, el cual se cerró durante el Plioceno hace unos 3,5 Ma (Kennett, 1982).

La familia en cuestión, taxonómicamente se divide en dos subfamilias: Merlucciinae y Macrouroninae; cuenta con 4 géneros: Liconodes, Lyconus, Macruronus y, *Merluccius*, este último es el único género perteneciente a la subfamilia Merlucciinae. De estos se cuentan 18 especies, (Lloris y Matallanas, 2003), sin embargo para Fishbase se contabilizan 5 familias y 24 especies de estas dos subespecies: *M. gayi gayi* (Guichenot, 1848) y *M. gayi peruanus* Ginsburg, 1954 (Froese y Pauly, 2014).

Cuatro especies se registran actualmente para las aguas de Chile (Tabla 4), en Perú, se registra una sola, *Merluccius gayi peruanus* no presente en Chile (Froese y Pauly, 2014).

Orden: LABRIFORMES Bleeker, 1859

Suborden: LABROIDEI Cuvier, 1816

Familia: LABRIDAE Cuvier, 1816

Material.- Seis piezas correspondientes a: un dentario incompleto: MPC-461 (Fig.7K), 5 mandíbulas faríngeas inferiores de estructura fusionada: MPC-456, MPC-457, MPC-458, MPC-459, MPC-460 (Fig. 7A-E). El material de comparación corresponde para MPC-461: dibujo esquema dentario izquierdo (Fig. 5), de

*Semmicossyphus maculatus* (Perez, 1886), sexo desconocido, de Falabella *et al.* (1995), y dentario izquierdo, PB-6689, de *Bodianus diplotaenia* (Gill, 1862), determinado por Béarez, (1998); para las mandíbulas faríngeas: dibujo esquema de mandíbula faríngea de *S. maculatus*, sexo desconocido (Fig.4), (Falabella *et al.*, 1995).

Descripción.- Dentario izquierdo incompleto (MPC-461), medidas 28x24x7 mm; mandíbulas faríngeas corresponden a las piezas MPC-456 a MPC-460, poseen las medidas respectivas: 28x11x7mm; 22x12x5mm; 22x13x5mm; 25x11x6mm; 23x15x6mm. El lugar de hallazgo de las piezas es de Formación Bahía Inglesa, miembro indeterminado. La edad estimada para todas es Neógeno.

MPC-461, dentario, estructura maciza, armada con un par de fuertes dientes mandibulares muy separados, usualmente proyectados hacia afuera (Nelson, 2006), ubicados en la articulación de la región distal, sínfisis dentaria; sección proximal también dentada pero con dientes más pequeños; posee también dientecillos fusionados a la estructura ósea en la región articular distal, este hueso es muy parecido al dentario de Kiphosidae (Perciformes), (Falabella *et al.*, 1995).

Mandíbulas faríngeas (MF), estos armazones óseos corresponden al resultado de un grupo de modificaciones evolutivas, donde el quinto par de huesos ceratobranquiales (5°PC), se une mediante fusión o sutura interna, quedando configurado como una única estructura (Stiassny y Jensen, 1987), que posee un músculo que cumple la función de eslinga, o cabestrillo (como elástico de una honda), que se conecta en la parte inferior del neurocraneo con la mandíbula faríngea inferior, la superior está fijada por la inserción de la mandíbula faríngea superior (MFS) en la base del neurocraneo (Fig. 6); se articulan mediante una diartrosis en la superficie dorsal de los huesos de la MFS y una levanta protuberancia en la parte inferior del neurocraneo. (Wainwright *et al.*, 2012; Stiassny y Jensen, 1987; Nelson, 2006). La estructura de estas piezas responde a la descripción que realiza de la MF Gomon (1995), para Labridae: “huesos faríngeos en la base de los arcos branquiales de la garganta fusionados [no suturados], formando una única estructura en forma de Y, armada de fuertes dientes [en la región oclusiva]”. (Fig.4)

Observaciones.- El registro más antiguo para esta taxa es para el cretácico de Estados Unidos, periodo Campiano (83,6-72,1 Ma), Formación Black Creek, condado de Bladen, North Carolina (Wheeler, 1966).

Con respecto a las MF es importante destacar que la modificaciones evolutivas que se describen anteriormente, pertenece a Labroidei, suborden que contiene a las familias: Cichlidae, Embiotocidae, Labridae, Odacidae, Pomacentridae y Scaridae (Nelson, 2006).

Esta estructura ha causado mucha curiosidad por que además de encontrarse en Labroides (se hace referencia a Labroidei), también se encuentra en miembros de otras familias, incluso no tan cercanos filogenéticamente como Scianidae, Gerreidae, Leiognathidae, Anabantidae, Haemulidae (Stiassny y Jensen, 1987; Tavera, 2006). Estas MF difieren en las características morfológicas, especialmente la inferior (MFI), y posición de la musculatura que cumple la función motriz (Fig. 8), (Wainwright *et al.*, 2012).

En todos los labroides se encuentra unido el 5°PC, este es un estado que parece estar en estado ancestral en Cichlidae, Labridae, Pomacentridae y Embiotocidae, sin embargo en Labridae, Pomacentridae y Embiotocidae se encuentran fusionados y no hay evidencia de sutura en la ligazón del 5°PC, sutura que si es evidente en miembros de Cichlidae (Fig.6) (Wainwright *et al.*,2012).

Existió el nombramiento en conjunto a las especies que poseen esta innovación evolutiva como grupo, Pharyngognathi Müller's (1843), (Acanthoperygii), mas tarde desagregado de la sistemática (Regan, 1913) y actualmente solo hace referencia a la condición de tener MF (Husley, 2006; Wainwright *et al.*, 2012). Existen dos patrones biomecánicos distintivos de la MF, la extendida y generalizada condición en Percomorpha, de la cual es un buen ejemplo el género *Lepomis* (Centrarchidae), el cual se caracteriza por un mecanismo mordaz que involucra la depresión de la MF, por la rotación del cuarto par de epibranchiales, y el de los que perdieron este mecanismo reemplazándolo enteramente por la elevación de mandíbula faríngea inferior (MFI) con un fuerte cabestrillo muscular, lo que anteriormente mencionamos como "honda" (Fig. 6), (Wainwright *et al.*,2012).



Los miembros de esta familia poseen un alto éxito evolutivo y diversificación debido a la innovación que corresponde a la modificación del aparato faríngeo, el hecho de que posean esta novedad evolutiva ha también llevado a proponer hipotéticamente que: (i) al liberar a las mandíbulas de las funciones mecano-alimentarias por tener estas fuertes placas moledoras en la faringe (Liem, 1980), les genero la posibilidad de alimentarse de animales con duro exoesqueleto como gastrópodos, bivalvos, polyplacóforos, anfípodos, cirripedios entre otros (Fuentes, 1981; Day, 1999), con ello, (ii) aumentó la versatilidad y amplitud de su dieta, esto les habría originado la capacidad de conquistar nuevos nichos ecológicos con éxito, llevándolos a ocupar un papel fundamental en la ecología de los arrecifes, ya que ocupan los principales gremios alimentarios de estos hábitats (Randall, 1967; Westneat, 1994; Wainwright y Bellwood, 2002). Son durofagos (Randall, 1967; Summers, 2000, Wainwright y Bellwood, 2002; Grubich, 2003), considerados como voraces generalistas, por la amplitud en su dieta, y en el caso de *Semmicossyphus maculatus* (Pérez Canto, 1886), descrito como uno de los carnívoros más importantes de las comunidades sublitorales de las costas Chilenas (1-15m), (Paine y Palmer, 1978; Fuentes, 1981). Sin embargo, Wainwright (1991), propone que debido a la unión del quinto par de ceratobranquiales puede que haya provocado una disminución en el tamaño de apertura de la boca, provocando una disminución en el tamaño de la presa. Se puede agregar también de que cada modo de alimentación de los miembros de la familia tiene requisitos biomecánicos específicos, esto resulta en que para generar la fuerza necesaria para morder y la velocidad en los movimientos del aparato mandibular para la captura de las presas, se influya en la morfología y dinámica funcional del cráneo, causando diferencias extremas entre miembros muy cercanos del taxa (Westneat, 1995), que van desde mandíbulas robustas con grandes dientes a mandíbulas delgadas y largas especializadas para velocidad de protrusión de la boca, ya que en algunas especies la boca es protractil (Westneat *et al.*, 2005, Nelson, 2006). Esta adaptación puede haber surgido debido a la alta competencia por alimento en las zonas tropicales como arrecifes de coral, por presas mas grandes como peces y la repartición del recurso alimentario (Wainwright *et al.*,2012). Existe una alta

correlación entre la fuerza y tamaño de las mandíbulas faríngeas y el porcentaje de presas duras en la dieta (Wainwright, 1987; Wainwright, 1988).

En base a lo anterior y agregando que poseen un cambio fisiológico amplio y son muy adaptables a cambios ambientales durante el paso de larva a juvenil (Sponaugle y Cowen, 1997), evidenciado por el movimiento de muchas de sus larvas que se desplazan desde el Indo-pacífico que lograrán sobrepasar la gran barrera zoogeográfica de coral finalizando con éxito su desarrollo en aguas del Pacífico este (Miloslavich *et al.*, 2011). Esto los lleva a estar entre las familias más diversificadas, si hablamos en términos ecológicos y morfológicos, de peces de arrecifes de coral y costas rocosas. Poseen una amplia distribución en hábitats tropicales, subtropicales y templados (Bellwood y Wainwright, 2002), abarcando aguas del Atlántico, Índico y Pacífico, encontrándose mayormente en aguas Indo-pacíficas (Froese y Pauly, 2014; Worms, 2014).

Es la segunda familia más grande de peces marinos (Parenti y Randal, 2000), y tercera más grande de los Perciformes, encontrándose en hábitat marinos y raramente en salobres (Nelson, 2006). Son en su mayoría peces de tamaños pequeños no excediendo los 100 cm, pero que en casos como en el género *Coris* pueden llegar a alcanzar 230 cm (Froese y Pauly, 2014). Son proteogónicos, demersales alcanzando profundidades de 100 m de (Fig. 10), pero se encuentran mayormente en playas rocosas y arrecifes de coral, son muy territoriales, y se alimentan de día (Westneat, 2003). Aunque hay representantes en mayores profundidades en islas oceánicas habitando entre los 250-510 m, de profundidad (Froese y Pauly, 2014).

Según Westneat *et al.* (2005), Labridae cuenta con alrededor de 600 especies, cifra que en Nelson (2006) modifica a 68 géneros con 453 especies (Parenti y Randal, 2000; Westneat, 2003), y la base de datos FishBase ajusta a 5 géneros con 519 especies (Froese y Pauly, 2014).

Existen 7 representantes para las costas de Chile y Perú, de estos solo tres en Chile (Tabla 4), (Froese y Pauly, 2014).

Orden: OPHIDIIFORMES Berg 1937

Familia: OPHIDIIDAE Rafinesque 1810

Material.- Dos piezas correspondientes a sección media de un neurocraneo: región orbital, parte de la ótica, y basiocraneal determinada entre etmoides laterales y hueso supraoccipital: MPC-33 (Fig. 7I), MPC-208 (Fig. 7H). Pieza de comparación: neurocraneo espécimen N° PB-5232 de macho, de *Genypterus maculatus* (Heller y Snodgrass, 1903).

Descripción.- MPC-33, sección media y basiocraneal neurocraneo, medidas: 92x32x15 mm; y MPC-208 sección orbital, ótica y basiocraneal neurocraneo, medidas 117x40x28 mm. Edad estimada: Mioceno. Procedencia, miembro Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa.

En las dos piezas hay coincidencia visual en tamaño y proporción en largo y ancho, posee líneas de relieve diagonales (estrías), que se cierran hacia posterior en el hueso frontal, la sección media del temporal posee una hendidura en forma de flecha que coincide con la pieza de comparación ; en la parte posterior (región ótica), se aprecia, aunque con sedimento, la base de las prolongaciones de los huesos epióticos y hueso supraoccipital a continuación de los huesos parietales, estos forman una “cruz” de un ángulo levemente menor a 90°.

Observaciones.- El registro más antiguo de esta familia se tiene para la edad Maastrichtiano (72,1-66,0 Ma.), periodo Cretácico de EE.UU, Formación Severn (Huddleston y Savoie, 1983). Carrillo-Briceño (2011), registra una vértebra del genero *Genypterus* para Formación Horcon.

Esta familia posee una distribución circumtropical y subtropical en los océanos Atlántico, Indico y Pacífico; mar Mediterráneo (Fig. 10), (Nelson, 2006, Froese y Pauly, 2014). Aunque existen registros para latitudes subpolares cercanas a los 56° sur en el Pacífico sudeste (Ojeda *et al.*, 2000).

Son generalmente peces de cuerpo alargado y comprimido (Medina *et al.*, 2004), sus preferencias batimétricas son de carácter demersal y batidemersal, fondos

rocosos, cercanos a profundidades de 200 m en la plataforma continental y 400 m en el talud superior (Nielsen *et al.*, 1999; Chong *et al.*, 2006; Froese y Pauly, 2014), aunque generalmente son capturados en fondos someros de 15 m (Torionese, 1975; Matallanas y Rivas, 1980; Froese y Pauly, 2014), sin embargo puede llegar a alcanzar profundidades cercanos a los 1000 m (Horn, 1993; Froese y Pauly, 2014). Se alimentan principalmente de crustáceos, pero también peces (Kaiola *et al.*, 1993).

Conocidos como congrios, poseen dimorfismo sexual, denotado por los machos poseer estructuras emisoras de sonido, sonido producido por la vejiga natatoria y amplificado por dos músculos adosados al hueso supraoccipital, que en los machos les da forma de joroba en la sección posterior del neurocraneo (Courtenay, 1971).

Dentro de la familia existen 4 subfamilias, 48 géneros, 222 especies (Nelson, 2006), sin embargo se contabilizan 50 géneros y 258 especies según la base de datos de peces mundial, Fishbase (Froese y Pauly, 2014).

Para las aguas de las costas de Chile y Perú se registran 19 especies del género, 3 de las cuales están en la costa de Chile (Tabla 4), (Ojeda *et al.*, 2000; Carrillo-Briceño, 2011; Froese y Pauly, 2014).

Orden: PERCIFORMES Bleeker, 1859

Suborden: PERCOIDEI Bleeker, 1859

Familia: HAEMULIDAE Richardson, 1949

Material.- Sección proximal de maxilar izquierdo, MPC-751 (Fig. 7J). Pieza de comparación: maxila izquierda, espécimen N° PB-8043 de hembra de *Pomadasy panamensis* (Steindachner, 1876).

Descripción.- Sección proximal de maxilar izquierdo. Medidas: 30x30x18 mm. Edad estimada: Neógeno. Procedencia: Formación Bahía Inglesa, Norte Bahía de Caldera, Sitio Estanques de COPEC (Fig. 2). Hay una alta coincidencia visual con los dos caracteres diagnósticos que se aprecian en la pieza a saber: protuberancia superior y

cabeza de la articulación. Hueso robusto, con protuberancia superior del cuerpo aparentemente más grande que la cabeza de la articulación, cabeza de la articulación alargada y procesos cortos; proceso exterior de la cabeza de la articulación de base cuadrangular. La presencia de una articulación fuerte es sinónimo de una dieta de presas duras, donde el estrés que sufre el músculo por el tamaño de la presa, provoca el crecimiento de sus células, esto hace que la estructura ósea tenga la necesidad de aumentar su tamaño, lo cual favorece la capacidad de soportar mayores cargas (Tavera, 2006). En miembros de esta familia se aprecia al igual que en la familia anteriormente mencionada la presencia de MF, lo que sugiere que parte de su alimentación este también basada en organismos de exoesqueletos duros.

Observaciones.- La referencia fósil más antigua para los miembros de esta familia corresponde a Eoceno de Estados Unidos, periodo Priaboniano (38,0 a 33,9 Ma), Miembro Tullos, Formación Yazoo, río Oachita, condado de Caldwell, Louisiana (Harlan, 1834; Nolf y Stringer, 2003). El registro fósil de esta familia es bastante común, sobre todo los otolitos, muy abundantes en las aguas tropicales y subtropicales someras del Paleoceno (66,0-56,0 Ma).

Los miembros de esta familia actualmente poseen una distribución geográfica amplia sometida a aguas costeras circumtropicales del Atlántico, Indico y Pacífico (Fig. 10), (Nelson, 2006; Tavera, 2006; Froese y Pauly, 2014). Están ampliamente distribuidos en casi todos los ambientes en las costas Pacífica y Atlántica del continente Americano (Tavera, 2006). Es uno de los grupos de peces más abundantes de la región Nororiental de Venezuela, Península de California, Islas del Caribe, Golfo de México y toda la zona Circundante al istmo de Panamá, Norte y centro de Brasil (Tavera, 2006; Ramírez-Villaroel, 1997; Gómez, 1987; Gómez *et al.*, 2002; Parra *et al.*, 2007).

Son peces principalmente marinos, algunos estuarinos y raramente presentes en agua dulce, lo que podría indicar una posible invasión secundaria (Nelson, 2006; Tavera, 2006; Froese y Pauly, 2014). Habita en aguas someras (Parra *et al.*, 2007) arrecifes de coral, donde se encuentran en cardúmenes de miles (Meyer *et al.*, 1983; Lindeman y Toxey, 2002; Ferreira *et al.*, 2004), playas arenosas y praderas (Ramírez-

Villaroel, 1997), fondos lodosos (Robertson y Allen, 2002) y playas rocosas (Tavera, 2006), alcanzando los 40 m de profundidad (Fig. 10), (Tavera, 2006), aunque existen registros de profundidades cercanas a los 200 m (Froese y Pauly, 2014). La talla máxima registrada es cercana a los 60 cm (Tavera, 2006). Poseen un cuerpo oblongo y moderadamente comprimido, cabeza de perfil más o menos convexo; boca de tamaño generalmente pequeño y moderado, maxilar oculto bajo el hueso suborbitario (lacrimal), (McKay y Shneider, 1995). Son miembros muy frecuentes de las pesquerías artesanales actuales e incluso precolombinas (Marcus *et al.*, 1999, Parra *et al.*, 1997).

La familia Haemulidae es un grupo basal del Suborden Perciidei, diverso en forma y número, que puede ser utilizado como modelo para explicar fenómenos de evolución y de biogeografía tanto histórica como actual (Tavera, 2006).

Se conoce que los representantes de esta familia poseen la característica de ser transísmicas, esto quiere decir que poblaciones de las mismas especies habitan tanto el lado Atlántico como el Pacífico desde el Istmo de Panamá, sugiriendo también que las especies que se adhieren a esta denominación poseen una mayor afinidad por aguas costeras y estuarios, esto debido a que fueron poblaciones que habitaron en aguas poco profundas que conectaban el Pacífico y el Caribe antes del cierre total del istmo de Panamá (3,5-3,0 Ma), aguas probablemente estuarinas (Coates y Obando, 1996; Rocha *et al.*, 2008). Especies como *Genyatremus luteus* (Günther, 1864), *Anisotremus pacifi* (Günther, 1864), *Anisotremus dovii* (Günther, 1864), pertenecen a este grupo, muy cercanamente emparentados, de los que actualmente se encuentran las dos últimas especies en aguas de la corriente de Humboldt, específicamente en Perú, especies que además poseen una marcada diferenciación en el quinto par de ceratobranquiales, el cual es mucho más robusto en este grupo, lo que sugiere a su vez un cambio en la dureza de las presas, o bien una mayor proporción en la cantidad de presas duras (Tavera, 2006). El mismo autor relaciona el surgimiento de este clado que nombra como basal en un complejo de relaciones filogenéticas *Anisotremus+Genyatremus*, a individuos que vivieron en hábitats ancestrales, cuyos mares epicontinentales y someros ricos en sedimentos y

fondos lodosos de origen terrígeno son parecidos a las condiciones en las que habitan las especies actualmente, estos mares se localizaban a lo largo de los márgenes de ambas costas en América, pudiendo ser que el ancestro de esta rama hubiese ocupado un ámbito de distribución muy amplio, incluso en ambas costas de América del Sur.

La especie *Haemulon steinchdachneri* (Jordan y Gilbert, 1882), perteneciente al grupo de especies transistmicas, encontrándose en el Pacífico hasta aguas de Perú, es otra de las especies basales (aun más que las anteriores) del estudio filogenético que realiza Tavera (2006), en donde encuentran que la procedencia y especiación de los miembros de esta familia está muy ligada a los procesos tectónicos que provocaron el cierre del istmo de Panamá provocando especiaciones por eventos vicariantes, cambios en la ecología del organismo, como la utilización diferencial de hábitat, y limitación en la dispersión (Bernardi *et. al.*, 2003). Nuevamente, al igual que en la familia anterior, se podría inferir que las adaptaciones alimentarias pudieron ser las causantes de la divergencia de este grupo, y que la zona de hiperosteosis generada por esta, es la región oromandibular . (región masticatoria, debajo de la región ótica del neurocraneo [Manchado-Allison y Fink, 1996]).

Johnson (1980), en su estudio sobre las relaciones de los lujtanidos y otras familias afines, reconoce a dos subfamilias dentro de Haemulidae: Plectorhynchinae restringida al IWP y al Atlántico Oriental, y Haemulinae, circunscrita a América. Nelson (2006) reconoce 17 géneros, con alrededor de 145 especies, número que Tavera (2006), cambia a 150, y Froese y Pauly (2014) ajustan a 19 géneros, 133 especies.

Para las aguas que corresponden a Chile y Perú se informan la presencia de 21 especies 3 de las cuales están en las dos regiones y todas las demás en la zona marina de Perú (Tabla 4), (Froese y Pauly, 2014).

Familia: SCIAENIDAE Cuvier, 1928

Material.- Sección media-anterior de un neurocraneo MPC-732 (Fig. 7F,G). Pieza de comparación: neurocraneo, espécimen N° PB-A-5 de *Argyrosomus regius* (Asso, 1801).

Descripción.- Sección anterior de un neurocraneo. Medidas: 120x85x70 mm. Procedencia: Formación Bahía Inglesa, Norte Bahía de Caldera, sitio Estanques de la COPEC. En la vista ventral, desde los huesos esfenóticos en la región orbital a la región basicraneal (craneoespinal) se aprecian: sección orbital fragmentada sin presencia de la barra ni las apófisis alares del parasfenoide, con dos cavidades en el comienzo de la capsula ótica (región ótica), estructura conformada por la fusión de los huesos proóticos, superficie posterior del parasfenoide, y basioocipital, esta última estructura contiene los cóndilos articulares que encajan la primera vertebra precaudal o atlas.

En vista dorsal se aprecian en región orbital, frontales fusionados con indicio de la cresta supraoccipital. La región basiocraneal está destruida y se aprecian dos grandes cavidades en la región ótica.

Observaciones.- El registro más antiguo de esta taxa data para el Cretácico de Italia, periodo Cenomaniano (100,5-93,5 Ma), Formación Scaglia Bianca. Este grupo taxonómico posee un amplio registro fósil para el Oligoceno-Neógeno, según la bibliografía, encontrándose en aguas epi-mesopelágicas desde el Mioceno al Pleistoceno (23,03-0,0117 Ma), (Kanakoff, 1956; Fitch, 1964, 1966, 1967, 1968, 1970; Fitch y Reimer, 1967). En el Mioceno temprano los Sciaenidos aparecen en la base epicontinental del este del Paratethys (Smirnov, 1936). El registro de Norteamérica sugiere fuertemente que América tropical fue probablemente el mayor centro de especiación de esta familia (Takeuchi y Huddlestone, 2006).

Actualmente están presentes en costas tropicales, subtropicales y en menor medida en zonas templadas al oeste y sur de África, desde la península de Yucatán a Argentina en el Atlántico oeste y costas europeas del mismo océano, costas de



Noruega y Suiza, IWP, ambas costas de Sudamérica, Mar Mediterráneo, Negro, Rojo (Fig.10), (Steinitz, 1967; Trewavas, 1977; Mohan, 1984; Isaac-Nahum, 1988; Sasaki, 1989; Griffiths y Heemstra, 1995; Grubich, 2005; Takeuchi y Huddleston, 2006). Al igual que en otras familias el área del IWP, esta región representa un importante centro de radiación y dispersión de este grupo (Schwarzshans, 1993), y sus poblaciones en las costas de América también sufren el efecto vicariante del cierre del istmo de Panamá (Coates *et al.*, 1992; Takeuchi y Huddleston, 2006).

Su hábitat, demersal, corresponde a aguas costeras y plataforma continental arrecifes de aguas someras y/o con presencia de ostras, especialmente bahías, canales estuarinos, embalses manglares, lagos, lagunas, pastos marino y desembocaduras de ríos, principalmente en fondos fangosos (Cisneros-Mata *et al.*, 1995; Chao, 1995; Griffiths y Heemstra, 1995; Mata *et al.*, 1995; Roman-Rodríguez y Hamman 1997; Lessa y Nobrega, 2000; Velludo *et al.*, 2005; Gonzales de Melo *et al.*, 2014), altamente asociados al bentos, generalmente en un rango de profundidad de 15-200 m de profundidad (Fig. 10), (Chao, 1986), aunque en existen registros del Pacífico oriental en profundidades de 100-600 m (Chao, 1995). Océanos abiertos y aguas con temperaturas extremadamente frías son importantes barreras de distribución para este grupo (Takeuchi y Huddleston, 2006).

Morfológicamente hablando, su largo total se encuentra en el rango de los 20 a 100 cm (Chao, 1995); poseen una cavidad auditiva en la sección ótica del neurocraneo, que contiene los otolitos, formada por puentes óseos que delimitan los orificios en la pared anterolateral de los proóticos (Jardim y Santos, 1994), cavidad que en el trabajo de Sasaki (1989), se les llama cavernas frontales, concordando con su función de resonadores o amplificadores de sonido. Estas cavidades sirvieron para discriminar la posibilidad de que el fósil MPC-732, pudiera haber correspondido a un miembro de Centropomidae. Su neurocraneo es altamente osificado y posee hiperostosis en cresta supraoccipital que en el caso de esta pieza no se encontró (Béarez, 1997; Taniguchi, 1960, 1970).

Son peces por lo general alargados y comprimidos dorso-ventralmente, cráneos con crestas óseas en el dorso muy cavernosas (Chao, 1995; Sasaki, 2001).

Sus tamaños varían según la especie, estando dentro del rango de 5 a 150 cm (Nelson, 2006). Son un importante recurso pesquero (Nelson, 2006).

Su alimentación se basa en pequeños invertebrados bentónicos como crustáceos, otracodos y en menor número peces (Cosseau y Perrotta, 2000; Bennemann *et al.*, 2006; Bozza y Hahn, 2010; Ferreira *et al.*, 2014). Al poseer mandíbulas faríngeas igual que los labridos, su rango alimentario es altamente variado y flexible (Grubrich, 2000; 2003). Estas particularidades en conjunto al oportunismo son características comunes entre peces tropicales, asegurando a los que las poseen sobrevivencia y dominancia en sus hábitats (Abelha *et al.*, 2001; Hahn y Fugi, 2007; Ferreira *et al.*, 2014).

Conocidos por el sonido producido por la vejiga natatoria, descrito como ruido de disturbio (Devincenti *et al.*, 2012), este sonido es amplificado en el neurocraneo por la cavidad auditiva, formada por los huesos que integran su parte ventral, proóticos, intercalar y basioccipital (Taniguchi, 1969).

Takeuchi y Huddleston (2006), lo catalogan como un fuerte grupo mundial altamente provincializado que contiene alrededor de 270 especies. Otros autores dividen a esta familia en 70 géneros, con 282 especies (Accioly y Molina, 2008; Froese y Pauly, 2014, Nelson, 2006).

Para las aguas costeras de Chile y Perú se registran 49 especies la mayoría en aguas del Perú, seis de las cuales se encuentran en las costas de nuestro país (Tabla 4), (Froese y Pauly, 2014).

#### Familia: SCOMBRIDAE Rafinesque 1815

Material.- Dos piezas identificadas como placa caudal (Collette, 1978), correspondientes a las piezas de museo MPC-196 (Fig. 8M), medidas: 23x32x8mm; MPC-465 (Fig. 8L), medidas: 28x45x11. Pieza de comparación: placa caudal de espécimen MNHN-ICOS-00491, *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788).

Descripción.- Dos placas caudales correspondientes a Scombridae. Las placas caudales de esta familia están formadas por la fusión de 5 huesos hipurales (Potthoff, 1975), conocidas también como el complejo hipural, complejo uroforo, urostilo (Collette, 1978; Falabella *et al.* 1995; Watt *et al.*, 1997). Se encuentran al final de la columna vertebral, en la zona caudal, y sostienen todos los radios de la aleta caudal (Collette, 1978). Procedencia: miembro Mina Fosforita, Formación Bahía Inglesa. Edad estimada para las dos: Neógeno.

La placa es el resultado de la fusión de los 5 huesos hipurales (Potthoff, 1975). Coinciden las estrías y forma de las placas, romboides, no se aprecia el corte o muesca hipural en región centro-distal de las placas caudales, lo que indica que es muy probable que el individuo pertenezca a una de las tribus Tunnini o Sardini (Collette, 1978), se observa también el cóndilo articular de el hueso parahipural en la región anterior de la placa (Fig. 10).

Observaciones.- El registro fósil más antiguo para esta taxa es según Clark (1895), para el Paleoceno de Estados Unidos, periodo Thaeniano (59,2-56,0 Ma), Formación Aquia, Condado de Charles, Maryland. Long (1993), reporta vertebras de esta familia para el sitio El Rincón (Mioceno, Chile; 30° 18'S: 71° 36'O); y Walsh (2001), reporta un dentario y vertebras, para Formación Bahía Inglesa. El dentario en particular posee una grande y fuerte dentición lo que sugiere que sus presas hayan sido de un gran tamaño (posiblemente otros scombridos).

Su distribución geográfica actual es cosmopolita (Tabla 6), principalmente en los océanos Atlántico, Indico, Pacífico, y Mar Mediterráneo, excepto en aguas boreales y australes, con temperaturas alrededor de los 20° (Collete y Nauen, 1983; Nelson, 2006; Consoli *et al.*, 2008; Froense y Pauly, 2014), conformando parte de la fauna epipelágica de estos lugares (Nelson, 2006). Se han encontrado en profundidades de 0 a alrededor de 500 m (Tabla 6), (Consoli *et al.*, 2008).

Esta cualidad de cosmopolitas es debido a su principal característica: son especializados nadadores continuos, con una forma de nado única, definida como tuniforme (Collette, 1978; Sepulveda *et al.* 2003; Nauen y Lauder, 2002). Esta novedad evolutiva está conformada por un sinnúmero de adaptaciones morfológicas y

fisiológicas (Collette *et al.*, 2001). Parte de estas adaptaciones es el hecho de que algunos de los miembros de esta familia posean un sistema cardiovascular y respiratorio diferente a otros peces, transporte de oxígeno independiente de la temperatura corporal, sistema de regulación de temperatura, endotermia (Nelson, 2006), que realiza una musculatura especializada denominada musculo rojo, mediante un mecanismo de intercambio de calor vascular que mantiene una temperatura corporal tisular (musculo, viseras y cerebro), mayor que el ambiente (Collete y Nauen, 1983; Graham y Dickson, 2001; Manchado *et al.* 2003). Esta adaptación les habría permitido invadir ambientes más fríos y generar cuerpos más grandes, y también a alcanzar altas velocidades de nado (75 Km/hr), (Collette, 1978; Johnson y Gill, 1998). Alcanzan longitudes de hasta los 420 cm, pero generalmente se encuentran en el rango 30-300 cm (Nelson, 2006).

Otra parte importante de esta adaptación es el avanzado sistema de transferencia de fuerza musculo-tendón que poseen en la zona posterior del cuerpo (Wesneat *et al.*, 1993; Nauen y Lauder, 2002; Pillai y Mallia, 2007), lo que los hace alcanzar grandes velocidades (registros de 110km/h), también pudiendo navegar largas distancias, en procesos de migraciones transoceánicas (Nauen y Lauder, 2002), incluso algunas especies son consideradas nómadas por vivir en constante migración (Collette, 1978; Pillai y Mallia, 2007). Al ser veloces son excelentes depredadores pelágicos (Magnuson y Heitz, 1971), cuya preferencia dietaría esta apuntada a peces miembros de Clupeoidei, Paralepididae, crustáceos y cefalópodos (Collete y Nauen, 1983), colocándolos dentro del grupo de peces que forman el vértice del esquema de productividad en el océano, reconocidos como predadores tope (Collete, 1978; Consoli *et al.*, 2008; Garcia y Posada, 2013). Es posible verlos junto a delfines alimentándose en el océano Pacífico (Pillai y Mallia, 2007).

Poseen una alta importancia comercial, siendo base de importante de pesquerías comerciales y deportivas de aguas tropicales y templadas del mundo (Collete, 1978; Richards, 1989; Manchado *et al.*, 2003), con 4,3 M de toneladas extraídas en el año 2005 (Pillai y Mallia, 2007).

Scombridae comprende 2 subfamilias, Gasterochistratinae y Scombrinae 15 géneros con alrededor de 50 especies. La subfamilia Gasterochistratinae, posee un solo género (*Gasterochisma*), que es el más ancestral de la familia; por otro lado Scombrinae está dividido en cuatro tribus: Scombrini, Scomberomorini, Thunnini y Sardini (Collete, 1978; Collete, 2001; Nelson, 2006).

Para las aguas de Chile y Perú se informa la presencia de 12 especies de esta familia, de las cuales ocho se encuentran cercanas a las costas de Chile (Tabla 4), (Froese y Pauly, 2014).

Suborden: XIPHIOIDEI Swainson 1839

Familia: ISTIOPHORIDAE Rafinensque, 1810 (sensu Robins y de Silva 1960).

Material.- Una sección proximal incompleta del rostrum, que corresponden a las piezas MPC-31 (Fig. 8A), medidas: 268x59x32mm. Una placa caudal articulada a la última vertebra caudal, MPC-51(Fig. 8N), medidas: 181x137x64mm. Dos placas caudales, que corresponden a las piezas: MPC-193 (Fig. 8D), medidas: 91x119x75mm; MPC-194 (Fig. 8C), 105x133x53mm. Todas proceden de miembro Mina fosforita, Formación Bahía Inglesa. Edad estimada: Neógeno.

Descripción.- MPC-31, sección proximal del rostrum, estructura ovalada compuesta por secciones fragmentadas de los huesos prenasales en la sección proximal interior, dos premaxilas que forman el resto de la estructura; se aprecian dentículos en ventral, canales de nutrientes, y línea media de sutura. (Fig. 11 y 12).

En MPC-51, se observa la ultima vertebra caudal articulada mediante sus dos espinas, neural y hemal a la placa caudal; luego de la espina hemal se encuentran los huesos epurales y uroneurales libres de la fusión de los 5 hipurales, que forman mayormente la estructura. Se aprecia en el centro de la región proximal de la placa caudal, una estructura que sobresale llamada quilla (Nakamura, 1983), formada al parecer por el hueso parahipurapofisis del parahipurale fusionado, estructura presente en los dos laterales. Las estrías diagonales sobre la placa hipural indican el lugar de inserción de los rayos de la aleta caudal presentando un corte en la región media

distal. Toda la estructura está inmersa en una densa matriz rocosa indicando que este hueso presento una gran osificación durante el desarrollo del organismo que lo poseía. MPC-193, placa caudal presenta las mismas características diagnosticas de el fósil anterior, y se aprecia mejor las quillas. En MPC-194, se observan las líneas de inserción de los rayos de la aleta caudal, y la muesca de la unión de los hipurales.

Observaciones.- El primer registro fósil para esta familia es hecho por Barnes (1978), y corresponde a edad Serravalliano (13.8-11.6 Ma), Mioceno de Estados Unidos, Formación Monterrey, Condado de Orange, California. Walsh y Naich (2002), reporta un fósil correspondiente miembro Mina fosforita, Formación Bahía Inglesa, para el Mioceno de Chile. Son fieles representantes de la ictiofauna del Mioceno medio, especialmente por el alto número de hallazgos de especímenes asignados al género *Makaira* (Fierstine, 1978; Walsh, 2001, Walsh y Naich, 2002).

Istiophoridae es un grupo de íctios conocidos como agujas, marlines y peces vela. Son una familia de Perciformes que poseen los premaxilares alargados formando la característica espada o rostrum, que en esta familia posee pequeños dientes a modo de raspa en: el complejo mandibular inferior, premaxilas y vomer. En la sección proximal del rostrum, el primer cuarto, está compuesto principalmente por los huesos dermetmoide, vomer, frontales, maxilares, etmoides laterales; en la sección distal del rostrum compuesta principalmente por maxilares y nasales (Fig. 11 y 12). (Gregory y Conrad, 1937; Schultz, 1987; Nakamura, 1985, 1995; Fierstine, 1990; Fierstine y Voigt, 1996; Fierstine y Monsh, 2002; Nelson, 2006), cráneo altamente osificado. Poseen diferencias sustanciales tanto en la morfología de la placa hipural, que poseen al igual que Scombridae y Xiphiidae, como en el rostrum que comparten con Xiphiidae. En Istiophoridae, la placa hipural está compuesta por la fusión de los 5 huesos hipurales mas el hueso parahipural, y la presencia de una protuberancia en la sección proximal media llamada quilla formada por el parhipurapofisis. En Xiphiidae el parahipural está libre en la parte ventral de la placa y libre también se encuentra en 5° hueso hipural en la parte dorsal de la misma, no se aprecia protuberancia; en Scombridae la ultima vertebra caudal está reducida en su longitud (Fig. 13), (Collete, 1978; Fierstine 1978, 1990; Nakamura, 1983, 1985;

Fierstine y Voigt, 1996). Con respecto al rostrum, en Istiophoridae es de forma ovalada posee una línea media de sutura uniendo los maxilares con dos canales de nutrientes. En Xiphiidae el rostrum es ovalado pero dorso-ventralmente aplanado, no se encuentra esta línea de sutura y se aprecia una estructura central entre los canales de nutrientes llamados cámaras, en el centro de la estructura, intercalada de proximal a distal por una pared intercameral (Fig. 11), (Poplin et al, 1976; Nakamura, 1983; Fierstine y Voigt, 1996; Nelson, 2006; Nakamura, 1985; Walsh, 2001).

Son principalmente oceánicos, epi-mesopelagicos, habitando en aguas tropicales y templadas, ocasionalmente aguas frías, de todos los océanos y mares (Tabla 6), con una isoterma de 24° C promedio (Fierstine, 1978; Nakamura, 1985; Fierstine, 1990). Cabe destacar que los géneros de esta familia en conjunto se distribuyen globalmente, sin embargo a diferencia de la familia anterior Scombridae, sus géneros y especies por si solos poseen una distribución restringida a océanos y mares en particular. Son rápidos nadadores, y migradores oceánicos, migración que envuelve movimientos de aguas templadas a frías para alimentarse, regresando a aguas subtropicales y tropicales para apareamiento y desove (Nakamura, 1985; Hebrank *et al.*, 1990). Mediciones de su velocidad crucero oscilan entre 1-8 km/h (Yuen *et al.*, 1974).

Son activos y voraces depredadores, usan su larga espada para atacar y clavar a la presa, alimentándose principalmente de cefalopodos, sardinas y anchovetas (Clupeidae), atunes (Scombridae), y jureles (Carangidae), que se encuentran tanto en la zona batipelágica como meso-epipelágica (Nakamura, 1983; Nakamura, 1985), usualmente encontrados en el rango batimétrico de 0-200 m de profundidad (Tabla 6), alcanzando profundidades de 1.830 m (Froese y Pauly, 2014) Resultan también numerosos los ataques a ballenas, tiburones, otros Istiophoridae, incluso a botes (Fierstine, 1997; Fierstine *et al.*, 1997), aunque esos ataques no pueden referirse a acciones de predación (Fierstine, 1997). Pueden llegar a longitudes de 400 cm, llegando a alcanzar la tonelada de peso, aunque generalmente están sobre 150 cm y bajo los 300 cm (Nelson, 2006; Nakamura, 1983). De una alta importancia comercial y deportiva (Nakamura, 1983).

Nelson (2006), ubica esta familia en el suborden Scombroidei. Sin embargo muchos autores sitúan esta familia en el suborden Xiphoidei, junto con los peces espada similares que comprenden la familia hermana monotípica Xiphiidae (Nakamura, 1983, 1985; Finnerty y Block's, 1995; Fierstine y Voigt, 1996; Collette *et al.*, 2006; Fierstine, 2006; Nakamura, 1985).

Las clasificaciones tradicionales, tales como Nakamura (1983, 1985), Nelson (2006, 1994), Froese y Pauly (2014), reconoce tres géneros en Istiophoridae: *Istiophorus* (sailfishes), *Tetrapturus* (*Tetrapturus* spp), y *Makaira* (Marlines), con 14 especies (Nelson, 2006). Estas taxonomías también reconocen los marlines azules y negras para comprender el género *Makaira* y los marlines blancos y rayas como parte del género marlín de *Tetrapturus*. Sin embargo, Collette *et al.* (2006), mediante la utilización de los datos genéticos y morfológicos, recomienda que Istiophoridae debe dividirse en cinco géneros, y esta recomendación es seguida por Fishbase (Froese y Pauly, 2014), que reconoce los siguientes cinco géneros: *Istiompax* (marlin negro), *Istiophorus* (pez vela), *Kajikia* (marlines blanco y rayados), *Makaira* (marlin azul, marlin) y *Tetrapturus* (*Tetrapturus* spp).

Para aguas cercanas a las costas de Chile y Perú se registran 5 especies de la familia (Tabla 4), (Froese y Pauly, 2014).

#### **4.1 Análisis de similitud con otras faunas fósiles y modernas.**

El análisis de la composición de las familias de peces de Fm. Bahía Inglesa muestra similitudes y contrastes con otras faunas de peces fósiles y actuales de la región (Tabla 5).

Dos formaciones Neógenas, de Perú y Chile han sido comparadas: Formación Pisco y Formación Horcón. Por un lado Formación Pisco, Perú (13°42' S, 76°12' W; 15°42' S, 74°28' W; Fig. 1), se extiende sobre 325 Km, desde la ciudad de Pisco, al norte hasta el pueblo de Yauca, paralelo a la costa Pacífica. Los sedimentos de la formación penetran tierra adentro hasta un máximo de 50 Km, en la zona de Nazca o Ica (Adams, 1906, 1908). Su extensión stratigráfica abarca desde el Mioceno medio a



Plioceno superior (Marocco y Muizon, 1988). Esta formación fue un ambiente tidal que va desde la playa rocosa agitada a un medio litoral, relativamente profundo y poco agitado, de poco transporte y depositación fosilífera rápida (Marocco y Muizon, 1988; Báez, 2006). Consta de un registro fósil de vertebrados amplio (ballenas, focas, otarios, delfines, entre otras), (Muizon, 1978, 1988; Muizon y Dvries, 1985). Su registro para paleoictios óseos es extraído de Walsh (2001), y Báez (2006), se compone de las siguientes familias: Ariidae, Centropomidae, Clupeidae, Pomacentridae, Scombridae, Sphyraenidae, Triglidae y Xiphiidae. (Tabla 2)

Por otro lado, Formación Horcón ( $32^{\circ}40' S$ ,  $71^{\circ}26' W$ ;  $32^{\circ} 42' S$ ,  $71^{\circ} 21' W$ ; Fig. 1), se encuentra en la comuna de Puchuncaví, Región de Valparaíso, Chile Central. Está al oeste de la Cordillera de la Costa, a 51 Km al norte de Valparaíso, y a 7 Km al noroeste de Puchuncaví, en el borde costero, comprendido entre la caleta Horcón y Maitencillo (8 Km, aprox.), (Carrillo-Briceño, 2011). Su extensión estratigráfica corresponde al Plioceno, no mayor al Plioceno superior (Piaceniano), (Tavera, 1960; Araya *et al.*, 1978; Soto y López, 2009; Gutstein, 2009; Carrillo-Briceño, 2011). Posee un ambiente deposicional somero de profundidades que van de los 0-60m de profundidad (Carrillo-Briceño, 2011). Existe un registro de aproximadamente, sesenta taxones principalmente de invertebrados y vertebrados repartidos en seis phyla, doce clases, treinta y dos órdenes, cuarenta y ocho familias, y cuarenta y seis géneros.(Yury-Yañez *et al.*, 2010; Carrillo-Briceño, 2011). Su registro para paleoictios óseos consta de las familias: Aplodactylidae, Bovichthyidae, Cheilodactylidae, Eleginopsidae, Gobiesocidae, Kyphosidae, Merlucciidae, Ophidiidae, Paralichththyidae, Scianidae, Xiphiidae (Tabla 2), (Carrillo-Briceño, 2011).

La composición de las familias de Fm. Bahía Inglesa en general muestra baja similitud (Tabla 5), con las Faunas de Fm. Pisco (22%) y Fm. Horcón (30%). Fm. Bahía Inglesa solo comparte las familias Clupeidae y Scombridae con Fm. Pisco, y Merlucciidae, Ophidiidae, y Sciaenidae con Fm. Horcón. Esta baja similitud en la composición podría ser atribuida a las distancias geográficas entre localidades. La mayor similitud con Horcón podría atribuirse a la menor distancia (700 km), en

comparación a Pisco (2300 km). No obstante, no es posible descartar diferencias temporales, i.e. las formaciones presentan rasgos estratigráficos que se superponen solo parcialmente. Otro factor que puede haber influenciado los índices de similitud, es el hecho de que una pieza fósil de una determinada formación y sitio depende mucho de los procesos tafonómicos (Fernández-Lopez, 2000), donde intervienen mecanismos físico-químicos y biológicos de alteración. Estudios tafonómicos posteriores podrían dar luces acerca de su potencial efecto en la composición de los inventarios de la ictiofauna fósil en la costa Pacífica de Sudamérica.

A diferencia de lo observado con las faunas fósiles, la fauna de peces óseos de Fm. Bahía Inglesa resulta tener un 100% de similitud con su contraparte actual (Tabla 5). De igual forma, Carrillo-Briceño, (2011) mostro que la totalidad de las familias de peces asociadas a Fm. Horcón se encuentran habitando actualmente las costas del Chile actual. En su conjunto esta evidencia sugiere que los cambios climáticos y oceanográficos ocurridos durante el Neógeno (Zachos, 2001; Blisniuk *et al.*, 2005; Dekens *et al.*, 2007), no habrían tenido un impacto significativo a nivel de familia de peces óseos del norte y centro de Chile. De hecho, y en contraste con otros vertebrados marinos los condriictios muestran muy bajas tasas de extinción a nivel de género (Cione, 2007; Villafaña y Rivadeneira, 2014).

### **4.3 Reconstrucción paleoambiental.**

#### **4.3.1 Condiciones paleoclimáticas.**

La gran mayoría de las familias identificadas en este estudio, poseen una distribución definida como tropical y subtropical en la mayoría de los océanos y mares del planeta (Tabla 6), encontrando una alta representación de especies de las familias Clupeidae, Haemulidae, Labridae, en el IPW (Nelson, 2006; Garibaldi *et al.*, 2012; Lavoué *et al.*, 2012; Froese y Pauly, 2014; Worms, 2014). De estas distribuciones la más extremas fueron Merlucciidae, Ophidiidae y algunos géneros de Istiophoridae con representantes en zonas polares. Istiophoridae y Scombridae son cosmopolitas oceanodromos, sin embargo la posee una isoterma conocida de 24°C y

20°, sugiriendo que temperaturas alrededor de estas persistieron por lo menos en alguna parte del año en las paleocostas de Formación Bahía Inglesa (Fierstine, 1978, 1990, Nakamura, 1985). Es por eso que se propone un tipo de clima principalmente tropical, variando a templado en el Neógeno de Formación Bahía Inglesa, concordando con lo encontrado por Walsh (2001), donde se plantea un clima por lo menos temporalmente subtropical por la presencia de algunas especies de condriictios y peces óseos de la familia Labridae e Istiophoridae.

#### **4.3.2 Batimetría de los ambientes deposicionales.**

Con respecto a las familias encontradas se distinguieron tres grupos peces óseos si de preferencia de hábitat hablamos, demersales (incluidos los de arrecife), bentopelagicos (se incluye a batidemersal) y pelágicos. Los dos primeros presentan la característica de vivir y/o alimentarse en las proximidades del fondo (Holtus y Maragos, 1995; Froese y Pauly, 2014), lo que los hace útiles en la descripción batimétrica de los hábitat.

De las seis familias de hábitat demersal, Labridae, Haemulidae, Sciaenidae, Serranidae y Oplegnathidae, las dos últimas reportadas por Chavez (2008), se registran 16 especies, para la costa actual de Chile (Tabla, 4), de donde se extrae que la mediana de las profundidades mínimas del hábitat bentónico de sus representantes actuales al son de 4 m de profundidad, y la mediana de las profundidades máximas de su hábitat referidas al fondo son de 50 m (Fig. 14). Si se compara estos valores de profundidad con los de Carreño (2012), dista mucho de un ambiente deposicional de 140-200 m de profundidad en la plataforma continental, con una diferencia de alrededor de los sobre los 130 m. Sin embargo, no se propone en este trabajo reasignar las profundidades referidas a la plataforma por: primero, se necesitan datos más certeros de profundidad, identificando los fósiles a nivel de especie teniendo rangos de profundidades específicos eliminando la variación y datos fuera de rango en los análisis estadísticos (Calculo de la mediana), pertenecientes a los rangos de profundidades de las especies de la familias. Por otro lado, para una aproximación más rigurosa se requiere la utilización de datos de profundidad en conjunto con otras

especies asociadas al fondo como microfauna, moluscos y gastrópodos (Achurra, 2004), además de análisis geológicos de composición de diatomitas y fosforitas, que calibren las observaciones (Burnett *et al.*, 1980; Carreño, 2012).

Por otro lado, las familias de peces de hábitat Bentopelágico, Merlucciidae y Ophidiidae registran 7 especies en las aguas actuales de Chile (Tabla 4), típicas del talud continental (Bianchi *et al.*, 1999), se extrae que la mediana de las profundidades mínimas del hábitat de sus representantes actuales son de 40 m de profundidad, y la mediana de las profundidades máximas de su hábitat referidas al fondo son de 500 m (Fig. 14). Esto concuerda con los resultados obtenidos en el trabajo de Carreño (2012), donde se propone rangos de profundidad en el talud continental superior de 200-500m. Sin embargo nuevamente no se puede predecir con exactitud la profundidad de este ambiente deposicional, aunque este resultado parece ser una aproximación bastante precisa en relación a el estudio geológico que realiza el autor antes mencionado.

Por último, de las familias de hábitat pelágico, Clupeidae, Istiophoridae y Scombridae se puede decir que son familias que habitan en la zona epi-mesopelagica teniendo como profundidad mínima referencial la mediana de los representantes actuales en las costas de Chile de 0 m de profundidad, y como máximo de profundidad en su hábitat preferencial 200m (Fig. 15). Estas familias no están asociadas al fondo, y es posible inferir que la característica oceanodroma y capacidad de nado de las familias Istiophoridae y Scombridae, provoque que su movilidad de forma horizontal sea muy amplia, por lo tanto no podrían entregarnos datos que puedan utilizarse en la batimetría del ambiente deposicional de Fm. Bahía Inglesa.

#### **4.3.3 Relaciones tróficas.**

Como se menciona anteriormente un grupo de peces óseos corresponde a peces que habitan total o parcialmente en la columna de agua, de ellos se puede inferir, considerando solo los peces analizados en este estudio, que Clupeidae es una familia

basal en la cadena trófica de este paleoambiente (Alder *et al.*, 2008), miembros de la cual poseen una alimentación principalmente de tipo planctófaga (Cervigón, 1980), junto con Merlucciidae que a su vez se alimenta también de peces pequeños como los clupeidos (Cohen *et al.*, 1990), pero en conjunto forman parte del eslabón trófico de peces mas grandes (Cosseau y Perrota, 2000; Gadini *et al.*, 1999) voraces predadores piscívoros como Scombridae y Istiophoridae, que pertenecen a el conjunto de depredadores tope, aunque con ciertas distinciones, en donde los escombridos también incluyen en su dieta a crustáceos y cefalópodos, y, por otro lado, Istiophoridae depreda a miembros de Scombridae y es principalmente piscivoro (Nakamura, 1983; Collete, 1978; Consoli *et al.*, 2008). Cabe destacar que estos últimos comparten la característica de ser oceanodromos, debido a su adaptación a formas de nado continuas y endotermia (Collette y Nahuen, 1983; Nakamura, 1985; Hebrank *et al.*, 1990; Nahuen y Lauder, 2002), y se encuentran alimentándose junto a delfines y otros vertebrados de grandes cardúmenes de peces que en este trabajo asignaremos a miembros de las familias Clupeidae, Merlucciidae y Sphyaenidae (Collette y Nahuen, 1983; Pillai y Mallia, 2007). Aunque se pueden inferir relaciones de competencia, no se conoce cuál es el recurso limitante por lo tanto no se propondrá en este trabajo aunque ya se haya aventurado que Clupeidae forma parte de la base de la cadena trófica.

Otro es el escenario en el caso de los peces de hábitat bentónicos, cuatro fueron las familias pertenecientes a este grupo, a saber Labridae, Haemulidae, Ophidiidae y Scianidae. Estas familias se componen de peces de un comportamiento alimenticio preferentemente oportunista durófago (Kils, 1992), aunque también pueden ser herbívoros o piscívoros. Producto probablemente de sus hábitos alimenticios, el capturar presas de duro exoesqueleto, habría provocado un alto estrés funcional en la musculatura y por ende en los huesos que la sustentan, provocando una gran crecimiento y endurecimiento, un proceso probablemente conservador (Mook, 1977), lo que los ha hecho portadores de un especializado aparato masticatorio triturador ubicado en la zona de la faringe, asociado a un conjunto de huesos del neurocraneo y cráneo oromandibular fuertemente osificados, que dan soporte a una

musculatura capaz de producir fuerzas cercanas a los 8.800-12000 N/m<sup>2</sup> (Wainwright, 1988). Estas características que se presentan en las tres familias, aunque solo se identifico mandíbulas faríngeas de Labridae, forman parte del grupo de particularidades comunes en peces tropicales, asegurándole a los que los posean sobrevivencia y dominancia en sus hábitats (Abelha *et al.*, 2001; Hahn y Fuji, 2007; Alder *et al.*, 2008; Ferreira *et al.*, 2014). Existe la posibilidad de que posteriores análisis demuestren que las mandíbulas faríngeas correspondan a otras especies de otras familias, si se tuviera una forma de observar más adentro de la superficie del fósil utilizando rayos X para conocer el tipo de unión posee el quinto par de ceratobranquiales (Stiassny y Jensen, 1987; Bauluz *et al.*, 2013). La familia Ophidiidae y Haemulidae, poseen la capacidad de producir sonidos, probablemente corroborando la hipótesis de territorialidad, y una alta competencia por espacio.

Todo lo anterior sugeriría, aunque se desconoce su distribución horizontal, que las relaciones ecológicas entre estos peces serian de competencia, pues probablemente pertenecieron a un mismo gremio ecológico (Root, 1967), en el paleoambiente de Formación Bahía Inglesa, pues ya sabemos que la variable “ tipo de alimento” de su nicho, es compartida en algún grado, teniendo en cuenta que las especies pueden ser miembros de más de un gremio (Fuentes, 1981; Day, 1999; Tavera, 2006; Cosseau y Perrota, 2000; Krebs, 2009; Ferreira *et al.*, 2014). Como no se tienen datos que expliquen estas relaciones de competencia, ni se puede realizar un análisis estadístico, se sugiere posteriores estudios basados en la reconstrucción directa de la dieta mediante análisis de variación de isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}C$ ), y Nitrogeno ( $\delta^{15}N$ ), técnica utilizada en el carbono presente en el colágeno de restos óseos de humanos (Baskaran 2011; Salazar-García, 2012), aplicable también a fósiles de una mayor datación, utilizando el carbono de sus estructuras óseas fosilizadas (Colombi *et al.*, 2011). Por ejemplo la dentina de los dientes atrapa el carbono en forma de hidroxiapatita (Baskaran, 2011), dentina que se puede obtener de los dientes romos de las mandíbulas faríngeas de los labridos.

## 5. CONCLUSIONES

Los caracteres diagnósticos encontrados en las piezas fosiles de peces óseos permitieron añadir al registro 4 nuevas familias para esta formación paleontológica, a saber: Haemulidae, Sciaenidae, Merlucciidae y Ophidiidae, completando un inventario de 10 familias, sumando las primeras a Clupeidae, Istiophoridae, Labridae, Ophidiidae, Scombridae, y Serranidae.

La composición ictiofaunistica ósea de la Fm. Bahía Inglesa es en su totalidad similar a la actual en las costas de Chile, pero posee baja similitud con otras formaciones Neógenas del Pacifico temperado Fm. Horcón y Fm. Pisco.

Las aproximaciones paleoambientales entregadas por los datos de este trabajo, corroboran de forma imprecisa la batimetria de ambiente plataformal de Fm. Bahía Inglesa, con una diferencia con la literatura y trabajos que describen este ambiente en base a indicadores más precisos (foraminíferos bentónicos, métodos geológicos), de 130m aproximadamente. Pero, asigna un valor dentro del rango batimétrico propuesto de 200-500m en la literatura para el talud continental superior, de 500m. Por último, se concuerda con un paleoclima para Fm. Bahía Inglesa de Tropical-subtropical.

## 6. REFERENCIAS

Adams, G.I. (1906) Caudal, procedencia y distribución de aguas de los Dptos. de Lima e Ica, Bol. Cuerpo Ing. Minas, 5: 367-379.

Adams, G.I. 1908 "An outline review of the geology of Peru"; Smithsonian Institution, Ann. rep.: 385-429.

Araya, H., D., Burotto, V., Gutiérrez., G., Ladrón, y S., Lara (1978) La fauna fósil de Horcón. Seminario de Tesis (Inédito) para optar al título de Profesor de Estado en Biología y Ciencias. Universidad de Chile. 101p.

Abelha, M. C. F., Agostinho, A. A. y Goulart, E. (2001) Plasticidade trófica em peixes de água doce. Acta Scientiarum 23(2):425-434.

Accioly, I.V. y W.F., Molina (2008) Cytogenetic studies in Brazilian marine Sciaenidae and Sparidae fishes (Perciformes). Genet. Mol. Res. 7 (2): 358-370.

Achurra, L. E. (2004) Cambios del nivel del mar y evolución tectónica de la cuenca neógena de Caldera, III región. Tesis de magíster, Departamento de Geología, Universidad de Chile: 138 p.

Achurra, L.E., Lacassie, J.P., Le Roux, J.P., Marquardt, C., Belmar, M., Ruiz-del Solar, J., Ishman S.E. (2009). Manganese nodules in the Miocene Bahía Inglesa Formation, north-central Chile: Petrography, geochemistry, genesis and palaeoceanographic significance. Sedimentary Geology 217: 128–139.

Acosta, H. C. y J. Canto (2005) Primer registro de cráneos asignados a *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae) procedentes de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Tardío), Chile. Revista Chilena de Historia Natural 78: 489-495.

Alder, J., Campbell, B., Karpouzi, V., Kaschner, K., Pauly, D. (2008). "Peces de forraje: De Ecosistemas a los mercados". Revisión Anual de Medio Ambiente y Recursos 33: 153-166.

Arratia, G. (1981) *Varasichthys ariasi* n. gen. et sp. from the Upper Jurassic of Chile (Pisces, Teleostei, Varasichthyidae). Palaeontographica A 175: 107-139.

Arratia, G. (1982) *Chongichthys Dentatus*, new genus and species, from the late Jurassic of Chile (Pisces: Telostei: Chongichthyidae, new Family. Journal of Vertebrate Paleontology 2(2):133-149.



Arratia, G (1984) Some osteological features of *Varasichthys ariasi* Arratia (Pisces, Teleostei) from the Late Jurassic of Chile. *Palaontologische Zeitschrift*, 58(1-2): 145-159.

Arratia, G. (1986) New Jurassic fishes of Cordillera de Domeyko, northern Chile. *Palaeontographica A*, 192: 75-91.

Arratia, G. (1992) Development and variation of the suspensorium of primitive catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. *Bonner Zoologische Monographien* 32: 1-149.

Arratia, G (1994). Phylogenetic and paleogeographic relationship of the varasichthyid group (Teleostei) from the late Jurassic of Central and South America. *Revista Geológica de Chile*, Vol. 21, N°1, p.119-155.

Arratia, G. y H. P. Schultze (1999) Mesozoic fishes from Chile. In: Arratia, G. and Schultze, H.-P. (eds.) *Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 565-593, München.

Arratia, G. y Cione, A.L. (1996) The fish fossil record of southern South America. In *The vertebrate fossil record of southern South America* (Arratia, G.: editor). *Müchener Geowissenschaft Abhandlungen*, Vol. 30, Parte A, p. 9-72.

Azpelicueta, M. A. y A.. Rubilar (1998) A Miocene Nematogenys (Teleostei: Siluriformes: Nematogenyidae) from South-Central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*. Published by: The Society of Vertebrate Paleontology. Vol. 18, No. 3, pp. 475-483

Báez Gomez, D. A. (2006). Estudio paleoambiental de la formación Pisco: localidad Ocucaje. *Rev. Inst. Investig. Fac. Minas Metal Cienc. Geogr.* vol.9, no.18, p.64-69.

Bahamonde N. y G. Pequeño (1975). *Peces de Chile. Lista sistemática*. Museo Nacional de Historia Natural, Chile, *Publicación Ocasional*, 21: 3-20.

Baskaran, M. (2001) *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*. Ed. Springer. Wayne State University, Dept. Geology. Detroit Michigan, USA. 974p

Bastida, R., y D. Rodríguez (2003). *Mamíferos marinos de Patagonia y Antártida*, Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires. 208 p.

Bauluz, B., J. M., Gasca., M., Moreno-Azanza, J. I., Canudo (2013) Reemplazamiento de Apatito Biogénico por Minerales Fosfato-Sulfato Aluminicos y Yeso en dientes de dinosaurio. *Revista de la Sociedad Española de Mineralogía* 17: 21-22

Béarez, P. (1997) Las piezas esqueléticas diagnósticas en arqueoictiología del litoral ecuatoriano, *Bulletin de l'institut Franrcais d'Etudes Andines* 26 (1): 11-20.

Bellwood, D. R. & Wainwright, P. C. (2002) The history and biogeography of fishes on coral reefs. In *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem* (ed. P. F. Sale) 5–32.

Bennemann, S. T., Capra, L. G., Galves, W. y Shibatta, O. A. (2006) Dinâmica trófica de *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Sciaenidae) em trechos de influência da represa Capivara (rios Paranapanema e Tibagi). *Iheringia, Série Zoologia* 96(1):115-119.

Bernardi. G., L. Findley y A. Rocha-Lolivares. (2003). Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish population. *Evolution*. 57(7):1599-1609.

Betancur-R, R. E. Broughton, E. O. Wiley, K. Carpenter, J. A. López, C. Li, N. I. Holcroft, D. Arcila, M. Sanciangco, J. C. Cureton, F. Zhang, T. Buser, M. A. Campbell, J. A. Ballesteros, A. Roa-Varon, S. Willis, W. C. Borden, T. Rowley, P. C. Reneau, G. Lu, T. Grande, G. Arratia, and G. (2013). The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLOS Currents Tree of Life Currents Tree of Life*. 2013 Apr 18 [last modified: 2013 Apr 23]. Edition 1.

Bianchi, G., K.E. Carpenter, J.-P. Roux, F.J. Molloy, D. Boyer and H.J. Boyer (1999) *FAO species identification field guide for fishery purposes. The living marine resources of Namibia*. FAO, Rome. 250 p.

Blisniuk, P. M., L. A. Stern, C. P. Chamberlain, B. Idleman, y P. K. Zeitler (2005) Climatic and ecologic changes during Miocene surface uplift in the southern Patagonian Andes. *Earth and Planetary Science Letters* 230:125–142.

Bozza, A. N., y Hahn, N. S. (2010) Uso de recursos alimentares por peixes imaturos e adultos de espécies piscívoras em uma planície de inundação neotropical. *Biota Neotropica* 10:217-226.

Butler, V. y R. Schroeder (1998) Do digestive processes leave diagnostic traces on fish bones? *Journal of Archaeological Science* 25(10): 957-971.

Canto, J. H. y D. Frassinetti (2008) Capítulo II: Nuestra Diversidad Biológica. Historia De La Biota Chilena La Biodiversidad Extinta De Chile. En: Saball, P, Arroyo, M.K., Castilla, J.C., Estades, C, Ladrón De Guevara, J.M., Larraín, S, Moreno, C, Rivas, F, Rovira, J, Sánchez, A, Sierralta, Chile, pp.68-75

Canto, J. H., Salas-Gismondi, R., Cozzuol, M., Yáñez J. (2008) The Aquatic Sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the Late Miocene of North-Central Chile: Biogeographic and Ecological Implications *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (3): 918-922

Cappetta, H. (1987) Handbook of paleo ichthyology: Chondrichthyes II. Springer Verlag, Stuttgart. En: Schultze, H.P. (ed.). Handbook of Paleoichthyology, Volume 3B, Gustav Fischer Verlag, 193 p.

Carreño, C. (2012). Ambiente deposicional de la formación bahía inglesa (Neógeno) en la cuenca de caldera, III región. Memoria para optar al título de geóloga Santiago de Chile. Universidad de Chile facultad de ciencias físicas y matemáticas departamento de geología 109p

Carrillo-Briceño, J. (2011) Significado paleoambiental y paleoecológico de la fauna marina del Plioceno de la Formación Horcón, Región de Valparaíso, Chile central. Tesis Magister en Oceanografía. Pontificia Universidad Católica de Valparaiso 443 p.

Cervigón, F. (1980) Ictiología marina. Editorial Arte, Caracas, Venezuela. 1: 1-358.

Chao, L.N. (1986) A synopsis on zoogeography of the Sciaenidae. En: T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi and K. Matsuura, eds. Indo-Pacific fish biology: Proc. Second Int'l Conf. Indo-Pacific Fishes. Ichthyological Society of Japan, Tokyo. 570-589.

Chao N.L. (1995) Sciaenidae, En: W. Fisher, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter, V.H. Niem (Eds.), Guía FAO para la identificación para los fines de la pesca, 2, Pacífico centro-oriental. 1427–1518.

Chávez, M. (2008) La Ornitofauna de la Formación Bahía Inglesa, Caldera Chile. Tesis de Grado presentada como parte de los requisitos para optar al Grado de Licenciado en Ciencias Biológicas. Escuela de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. 165p.

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

Chong, J., Sepúlveda K., y Ibáñez, C. M. (2006) Variación temporal en la dieta del congrio colorado, *Genypterus chilensis* (Guichenot, 1881) frente al litoral de Talcahuano, Chile (36°32'S - 36°45'S) Revista de Biología Marina y Oceanografía 41(2): 195 – 202.

Cifuentes, L. J. L., Torres-García P., Frías M. M. (1997) Pesquería de Sardinias y Anchoas. En: La Ciencia para Todos. Proyecto y propiedad del Fondo de Cultura Económica. Segunda edición, documento electrónico:

[http://bibliotecadigital.ilce.edu.mx/sites/ciencia/volumen2/ciencia3/087/htm/sec\\_21.htm](http://bibliotecadigital.ilce.edu.mx/sites/ciencia/volumen2/ciencia3/087/htm/sec_21.htm)

Cisneros-Mata, M. A., G. Montemayor-Lopez, y M. J. Roman-Rodriguez (1995). Life history and conservation of *Totoaba macdonaldi*. Conserv. Biol. 9(4):806–814.

Clark, W. B. (1895). Contributions to the Eocene fauna of the Middle Atlantic slope. Johns Hopkins University Circulars 15(121):3-6

Coates, A. G., J. B. C., Jackson, L. S., Collins, T. M., Cronin, H. J., Dowsett, L. M., Bybell, P., Jung, y J. A., Obando (1992). Closure of the Isthmus of Panama: the near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. Geol. Soc. of Amer. Bull., 104:814–828.

Coates, A.G., Obando, J.A. (1996). The geological evolution of the Central American Isthmus. In: Jackson, J.B.C., Budd, A.F., Coates, A.G. (Eds.), Evolution

and Environment in Tropical America. University of Chicago Press, Chicago, pp. 21–56.

Cohen, D.M. (1984) Gadiformes: Overview. En: Moser HG et al. (eds) Ontogeny and systematics of fishes. ASIH Special Publications 1: 259-265.

Cohen, D.M., T. Inada, T. Iwamoto y N. Scialabba (1990). FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO Fish. Synop. 125(10). Rome: FAO. 442 p.

Collette, B. B. (1978) Adaptation and systematic of the Mackreles and Tunas.p: 7-40. In: Sharp D., y A. E. Dizon. 1978. The Physiological Ecology of Tunas. United Kingdom Edition. Academic Press. Inc. London. England. 479 p.

Collette, B.B. y C.E., Nauen (1983) Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos, and related species known to date. FAO Fish. Synop., 125(2): 1-137.

Collette, B. B., J. R., McDowell y J. E. Graves (2006) Phylogeny of recent billfishes (xiphoidei). Bulletin of marine science, 79(3): 455–468.

Collette, B. B., C. Reeb, y B. A. Block (2001) Systematics of the tunas and mackerels (Scombridae), pp 1–33. In B. A. Block and E. D. Stevens (Eds.), Tuna: physiology, ecology, and evolution. Fish Physiology. 19. Academic Press, San Diego.

Colombi, C.E., Montañez I.P, Parrish, J. T. (2011) Registro De La Relación Isotópica De Carbono En La Paleoflora De La Formación Ischigualasto (Triásico Superior), Noroeste Argentino: Implicaciones Paleoatmosféricas. Rev. Bras. Paleontol. 14(1):1-12.

Consoli, P., Romeo, T., Battaglia, P., Catriota, I., Esposito, V., Andaloro, F. (2008) Feeding habits of the albacore tuna *Thunnus alunga* (Perciformes, Scombridae) from central Mediterranean Sea. Mar. Biol. p 155: 113-120.

Courtenay, W. R., JR. (1971) Sexual dimorphism of the sound producing mechanism of the striped cusk-eel, *Rissola marginata* (Pisces: Ophidiidae). Ibid. 1971:259-268.

Cousseau, M.B y B. Perrotta, R. G. (2000). Peces marinos de Argentina: Biología, distribución, pesca. INIDEP, Mar del Plata, 105p.

Cousseau, M.B. y R.G. Perrotta (2004). Peces marinos de Argentina. Biología, distribución, pesca, Publicaciones Especiales INIDEP, Mar del Plata.167 p.

Csirke, J. (2005). Pacífico Sudoriental, Area estadística 87 de la FAO. p. 145-158. En J. Csirke, J.-J. Maguire M. Lamboeuf, R. Coppola, F. Carocci, M. Spinelli, R. Sola, E. D'Antoni, A. Aguilar Ibarra, D.L. Alverson, P. Arenas Fuentes, D. Arosemena, G. Bianchi, D.S. Butterworth, A. Cockcroft, J. Coetzee, G. D'Almeida, V. de Barros Neto, M.E. de Leon Gonzales, K. Dunlop, L. Fereira, M. Griffiths, R. Guevara, S. Holloway, T. Iilende, P. McConney, R. Leslie, P. Nichols, H. Nion, E. Plaganyi, R.A. Rademeyer, L. Reynal, Saccardo, J.C. Seijo, Mérida, L. Spadafora, S. Sugiyama, L. Villegas, C. Waluda , J. Xavier, 2005. Examen de la situacion de los recursos pesqueros marinos. FAO Documento Técnico de Pesca. No. 457. Roma, Italia. 260 p.

da Silva Santos, R. (1990). Clupeiformes e Gonorhynchiformes do Cretaceo Inferior (Aptiano) da Formacao Cabo, nordeste do Brasil. Lower Cretaceous (Aptian) Clupeiformes and Gonorhynchiformes from Cabo Formation, northeastern Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciencias 62(3):261-268.

Day, J. J. (1999) A new species of labrid fish (Teleostei, Percoidei) from the early Miocene of Northern Cape Province, South Africa. Tertiary Research, 19: 85-89.

De Figueiredo, F.J. (2009a) A New Clupeiform Fish from the Lower Cretaceous (Barremian) of Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. J Vert Paleontol 29:993–1005.

De Figueiredo, F.J. (2009b) A new marine clupeoid fish from the Lower Cretaceous of the Sergipe-Alagoas Basin, northeastern Brazil. Zootaxa: 21–32.

Dekens, P. S., A. C. Ravelo, y M. D. McCarthy (2007) Warm upwelling regions in the Pliocene warm period. Paleoceanography, 2(3): 3211.

Deli Antoni, M. Y., González, C. M., y Díaz de Astarloa, J. M. (2008) Análisis de la morfología ósea de peces de la laguna costera Mar Chiquita, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43(2): 355-380.

Delpiani, M., Gonzales-Castro, M., Díaz de Astarloa, J.M., (2012) El uso de otolitos y huesos de la cabeza para la identificación de dos especies del género *Merluccius*, en estudios de predador-presa. *Revista de Biología Marina y Oceanografía. Nota Científica* 47(2): 351-357.

Desse, G. y Desse, J. (1983) L' identification des pièces rachidiennes des Téléostéens et des Chondrichthyens. II: Chondrichthyens. 79p.

Devincenti, C. V., Dêaz, A. O., Longo, M. V., Garcêa, A. M., Ê Figueroa, D. y Goldemberg A. L. (2012) Preliminary study of the sonic muscle of *Micropogonias furnieri* (Actinopterygii, Sciaenidae): morphology and histochimistry. *Int. J. Morphol.*, 30(4):1442-1448.

Eschmeyer, W.N., E.S., Herald y H., Hammann (1983) A field guide to Pacific coast fishes of North America. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 336 p.

Falabella, F. G., Melendez, R. C., Vargas, L. V. (1995) Claves osteológicas para peces de Chile central, un enfoque arqueológico. Departamento de antropología Facultad de Ciencia Sociales, Universidad de Chile y Museo Nacional de Historia Natural. Artegrama limitada. Santiago, Chile.

Fernández-López, S. 1997. Ammonites, clinos tafonómicos y ambientes sedimentarios. *Revista Española de Paleontología*, 12:102-128.

Fernández-López, S. 2000. Temas de Tafonomía. Depto. Paleontología. Universidad Complutense de Madrid. 167 p.

Fernández-López, S. 2001. Tafonomía, fosilización y yacimientos de fósiles: modelos alternativos. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra* 9(2): 116-120.

Ferreira, C.E.L., Floeter, S.R., Gasparini, J.L., Joyeux, J.C., Ferreira, B.P. (2004) Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *J. Biogeogr.* 31, 1093–1106.

Ferreira, F. V. P., Guerra, T. P., Lima, M. C. S., Teixeira, D. F. F., Costa R. R., Araújo, I. M. S., El-Deir A. C. A. y de Moura G. J. B. (2014). Padrões ecomorfológicos associados à dieta de *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Scianidae) em reservatório permanente, no Nordeste do Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, Porto Alegre, 104(2):134-142.

Fiedler, P.C., Lavin, M.F., 2006. Introduction: a review of eastern tropical Pacific oceanography. *Progress in Oceanography* 69, 94–100.

Fierstine, H. L. (1968). Swollen dorsal fin elements in living and fossil *Caranx* (Teleostei: Carangidae). *Contribution in science of the Los Angeles County Museum of Natural History*. 137: 1-10.

Fierstine H. L. (1978) A New Marlin, *Makaira panamensis*, from the Late Miocene of Panama. *Copeia*, Vol. No. 1 , pp. 1-11

Fierstine, H. L. (1990) A paleontological review of three billfish families (Istiophoridae, Xiphiidae, and Xiphiorhynchidae). *International Billfish symposium, Hawaii*. 11-19.

Fierstine, H. L. (1997) An Atlantic Blue Marlin, *Makaira nigrans*, impaled by two species of Billfishes (Teleostei: Istiophoridae). *Bulletin of Marine Science*, 61, 495-499.

Fierstine, H. L. (2006) Fossil history of billfishes (Xiphioidei). *Bull. Mar. Sci.*, 79(3): 433–453.

Fierstine, H. L. y N., Voigt (1996) Use of rostral characters for identifying adult billfishes (Teleostei: Perciformes: Istiophoridae and Xiphiidae). *Copeia*, 1996(1): 148–161.

Fierstine, H. L. y K. A., Monsch (2002). Redescription and phylogenetic relationships of the Family Blochiidae (Perciformes: scombroidei), middle Eocene, monte Bolca, Italy. *Miscellanea Paleontologica, studi e Recherche sui giacimenti terziari di Bolca, mus. civico storia nat. Verona* 9: 121–163.

Fierstine, H. L., Cailliet, G. M., y Nebr, J. A. (1997). Shortfin Mako, *Isurus oxyrinchus*, impaled by Blue Marlin, *Makaira nigrans* (Teleostei: Istiophoridae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 96, 117-121.



Finnerty, J. R. y B. A. Block (1995) Evolution of cytochrome b in the Scombroidei (Teleostei): molecular insights into billfish (Istiophoridae and Xiphiidae) relationships. Fish. Bull. 93: 78–96.

Fitch, J. E. (1964). The fish fauna of the Playa Del Rey locality, a southern California marine Pleistocene deposit. Los Angeles County Mus. Contrib. Sci., 82:1–35.

Fitch, J. E. (1966) Additional fish remains, mostly otoliths, from a Pleistocene deposit at Playa del Rey, California. Los Angeles County Mus. Contrib. Sci., 119:1–16.

Fitch, J. E. (1968) Otoliths and other fish remains from the Timms Point Silt (early Pleistocene) at San Pedro, California. Los Angeles County Mus. Contrib. Sci., 146:1–25.

Fitch, J. E. (1969). Fossil lanternfish otoliths of California, with notes on fossil Myctophidae of North America. Los Angeles County Mus. Contrib. Sci., 173:1–20.

Fitch, J. E. (1970). Fish remains, mostly otoliths and teeth, from the Palos Verdes Sand (Late Pleistocene) of California. Los Angeles County Mus. Contrib. Sci., 199:1–41.

Fitch, J. E., and R. Reimer. (1967) Otoliths and other fish remains from a Long Beach, California, Pliocene deposit. Bull. Southern California Acad. Sci., 66:77–91.

Froese, R. y Pauly, D. (eds) (2014) FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (11/2014).

Fuentes, H. R. (1981) Feeding habit of *Semmicossyphus maculatus* (Labridae) in coastañ waters of Iquique in northern Chile. Japanese Journal Ichthyology 17(4): 309-315.

Gandini, P.A., J.P. Seco Pon y E. Frere (2008). Composición de la dieta de la gaviota austral (*Larus scoresbii*) en patagonia, Argentina. Ornitologia Neotropical 19: 109-116.

Garcia, C. y Posada, C. (2013) Diet and feeding ecology of the little tunny , *Euthynnus alletteratus* (Pisces : Scombridae ) in the central Colombian Caribbean :

changes in 18 years Dieta y ecología trófica del bonito , *Euthynnus alletteratus* ( Pisces : Scombridae ), en el Caribe colom. Lat. Am. J. Aquat. Res. 41(3): 588-594.

García Cruz, C. M. (1998) The principle of uniformity I. - Origins. Enseñanza de las Ciencias de la Tierra. (6.3) 234-238

García-Abad, M. C., M. Tapia-García, A. Yanez-Arancibia y P. Sánchez-Gil. 1999. Distribución, Abundancia y Reproducción de *Harengula jaguana* Goode y Bean, 1879, en la Plataforma Continental del Sur del Golfo de México (Pisces: Clupeidae). *Biotropica*, Vol. 31, No. 3, pp. 494-501.

Garibaldi, L., X. Zhou, S. Vannuccini, I. Karunasagar, G. Laurenti, F. Jara, G. Bianchi, Y. Ye, D. Bartley, J. Jorgensen, A. Lem, R. Willmann, C. Fuentesvilla, R. Willmann, L. Westlund, G. Lugten, D. Doullman, L. Antonini y N. Hishamunda (2012). Parte 1: Examen Mundial de la pesca y acuicultura. En: El estado mundial de la pesca y la acuicultura, 2012. Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO. Roma.p: 3-110.

Garreaud , R. D., A. Molina, and M. Farias. 2010. Andean uplift, ocean cooling and Atacama hyperaridity: a climate modeling perspective. *Earth and Planetary Science Letters* 292:39–50.

Garrison, R. E. 1992. Neogene phosphogenesis along the eastern margin of the Pacific Ocean. *Revista Geológica de Chile* 19(1): 91-111.

Geikie, A. (1897). *The founders of geology*. Dover, Nueva York (ed. 1962).

Godoy, E., Marquardt, C., y Blanco, N. (2003) Geología de la carta Caldera, región de Atacama. Servicio Nacional de Geología y Minería. Carta Geológica de Chile. Serie Geología Básica.

Gómez, A. (1987a). Estructura de la comunidad de peces en playas arenosas de la Bahía de Charagato, isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Ocean.*, 26(1 y 2): 53-66.

Gómez, A. (1987b) Estructura de la taxocenosis de peces en praderas de *Thalassia testudinum* de la bahía de Charagato, isla de Cubagua, Venezuela. *Bol. Inst. Ocean.*, 26 (1 y 2): 125-146.

Gómez, G., R., Guzmán, y R., Chacón (2002). Algunos aspectos de la biología reproductiva y poblacional del torroto, *Genyatremus luteus*, (Bloch, 1797) (Pisces: Haemulidae) en el golfo de Paria, Venezuela. *Zootecnia Tropical*, Vol. 20, No. 2, pp. 223-234.

Gomon, M. F. (1995) Labridae. En: Fisher, F., W. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter, V.H. Niem (Eds.), *Guia FAO para la identificación para los fines de la pesca, Pacifico centro-oriental* (2):1201–1207.

Gomon, M. F. (1997) Relationships of fishes of the labrid tribe Hypsigenyini. *Bull. Mar. Sci.* 60, 789–871.

Gonzales de Melo, F. A., do Nascimento Melo, R., y Borges de Resende, L. (2014) Ichthyofauna of coastal lakes and the Igarazu River in ilha Grande, delta do Parnaíba, Parnaíba, Piauí state, northeastern Brazil. *Check list* 10(6):1270-1276.

Graham, J. B. y Dickson, K. A. (2001). Anatomical and physiological specializations for endothermy. In *Fish Physiology*, vol. 19 (ed. B. A. Block and E. D. Stevens), pp. 121-160.

Grande, L. (1985) Recent and Fossil Clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of Clupeoids. *Bull Am Mus Nat Hist* 181: 231–372.

Greenwood, P. H., D. E., Rosen, S. H. Weitzman, y G. S. Myers. (1966) Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 131: 339-456.

Greenwood, P. H., R. S. Miles y C. Patterson (1973). Interrelationships of Fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 53: 536.

Gregory, W.K. y G.M., Conrad, (1937) The comparative osteology of the swordfish (*Xiphias*) and the sailfish (*Istiophorus*). *Am. Mus. Nov.* (952):1-25.

Griffiths, M. H. y P. C. Heemstra (1995) A Contribution To The Taxonomy Of The Marine Fish Genus *Argyrosomus* (Perciformes: Sciaenidae), With Descriptions Of Two New Species From Southern Africa. *Ichthyological Bulletin* No. 65. J.L.B. Institute of Ichthyology. 146p

Grubich, J.R. (2000) Crushing motor patterns in drum (Sciaenidae: Teleostei): functional novelties associated with molluscivory. *J. Exp. Biol.* 203: 3161–3176.

Grubich, J.R. (2003) Morphological convergence of pharyngeal jaw structure in durophagous perciform fish. *Biol. J. Linn. Soc.* 80: 147–165.

Gutstein, C. S. (2009) Informe de Excavación Paleontológica de Restos de un Cetáceo en la Central Termoeléctrica Quintero, Quintero, región de Valparaíso (Inédito). Presentado al Consejo de Monumentos Nacionales el 5 de marzo de 2009.

Gutstein, C. S., Roberto, E., Yury-Yañez, S., Soto-Acuña., Suárez, M. E., Rubilar-Rogers, D. (2008) Fauna de vertebrados y aspectos tafonómicos del ‘bonebed’ (Mioceno Tardío) de la Formación Bahía Inglesa. Primer Simposio Paleontología en Chile. Libro de actas p. 102-108.

Hahn, N. S. y Fugi, R. (2007) Alimentação de peixes em reservatórios brasileiros: alterações e consequências nos estágios iniciais do represamento. *Oecologia Brasiliensis* 11:469-480.

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

Hammer, Ø., y Harper, D. A. T. (2006). *Paleontological data analysis* Blackwell Oxford. Editorial Blackwell Publishing Ltd. 212-215.

Harlan, R. (1834) Aviso de huesos fósiles encontrados en la formación terciaria del Estado de Louisiana. *Transacciones de la Sociedad Filosófica Americana* 4: 397-403.

Hebrank H. J., M. R., Hebrank, J. H., Long Jr, B. A., Block y S. A., Wainwright (1990) Backbone Mechanics Of The Blue Marlin *Makaira nigricans* (PISCES, ISTIOPHORIDAE). *I. exp. Biol.* 148, 449-45.

Holthus, P.F. y J.E., Maragos, (1995). Marine ecosystem classification for the tropical island Pacific, p. 239-278. En: Maragos, J.E. M.N.A., Peterson, L.G. Eldredge, J.E. Bardach and H.F. Takeuchi (eds.) *Marine and coastal biodiversity in the tropical island Pacific region. Vol. 1. Species Management and Information Management Priorities.* East-West Center, Honolulu, Hawaii. 424 p.

Horn, P. L. (1993) Growth, age structure, and productivity of ling, *Genypterus blacodes* (Ophidiidae), in New Zealand waters, New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 27(4), 385-397.

Howes, G.J. (1991) Anatomy, phylogeny and taxonomy of the gadoid fish genus *Macruronus* Gunther, 1873, with a revised hypothesis of gadoid phylogeny. Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology) 51:77-110.

Huddleston, R. W. y K. M., Savoie (1983) Teleostean otoliths from the Late Cretaceous (Maestrichtian age) Severn Formation of Maryland. Proceedings of the Biological Society of Washington 96(4):658-663

Huddleston, R. W., y G. T. Takeuchi (2006) A new late Miocene species of sciaenid fish, based primarily on an in situ otolith from California. Bull. Southern California Acad. Sci., 105(1): 30-42.

Ibaraki, M. (1997). Closing of the central American seaway and Neogene Coastal upwelling along the Pacific coast of America. Tectonophysics, 281, 99-104.

Inada T., (1995) Merlucciidae. p. 1618-1621. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter and V. Niem (eds.) Guia FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.

Isaac-Nahum, V. J. (1988). Synopsis of biological data on the white-mouth croaker, *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823). FAO Fish. Synop. 150p.

Jardim, L. F. A. y F. K. Santos (1994) Development of the Neurocranium in *Micropogonias furnieri* (Perciformes: Sciaenidae). Japan. J. Ichthyol. 41 (2): 131-139.

Johnson, G.D. (1980). The limits and relationships of the Lujtanidae and associated families. Bulletin of the Scripps Institution Of Oceanography. 24: 1-114.

Johnson, G.D., y Gill, A.C. (1998). Paxton, JR y Eschmeyer, WN, ed. Enciclopedia de los Peces. San Diego: Academic Press. p. 190. ISBN 0-12-547665-5

June, F. y F., Carlson (1971). Food of young Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* in relation to metamorphosis. Fishery Bulletin 68: 493-512.

kailola, P.J., M.J. Williams, P.C. Stewart, R.E. Reichelt, A. McNee y C. Grieve, (1993) Australian fisheries resources. Bureau of Resource Sciences, Canberra, Australia. 422 p.

Kanakoff, G. P. (1956) Fish records from the Pleistocene of southern California in the collection of the Los Angeles County Museum. Bull. Southern California Acad. Sci., 55:47–49.

Kennett, P., F. Barker (1990). Proc. Ocean Drill. Program Sci. Results 113, 937.

Kils, T (1992) El Ecoscope y dynIMAGE: herramientas microescala para estudios in situ de las interacciones depredador-presa. Arco Hydrobiol Beih 36: 83-96.

Koleff, P., Gaston, K. J., & Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367-382.

Krebs, C.J. (1985) *Ecología: Estudio de la distribución y abundancia*. Segunda edición, Instituto ecológico de recursos animales Universidad de Columbia británica. Ed. Harla. Mexico. 743p.

Landini, W., G., Carnevale, y C., Sorbini (2002) Biogeographical significance of northern extraprovincial fishes in the Pliocene of Ecuador *Geobios* 35(24): 120–129.

Lavoué, S., Miya, M., Musikasinthorn, P., Chen, W-J., y Nishida, M. (2013) Mitogenomic Evidence for an Indo-West Pacific Origin of the Clupeoidei (Teleostei: Clupeiformes). *PLoS ONE* 8(2): e56485.

Lessa, R. y M.F. Nóbrega (2000) *Guia de Identificação de Peixes Marinhos da Região Nordeste*. Programa REVIZEE/SCORE—NE. Recife: Laboratório de Dinâmica de Populações Marinhas, Departamento de Pesca, UFPE. 128 p.

Liem, K. F. y L., Sanderson (1986) The pharyngeal jaw apparatus of labrid fishes: A functional Morphological perspective. *Journal of Morphology*. 187: 143-158.

Lindeman, K.C., Toxey, C., 2002. Haemulidae. In: Carpenter, K.E. (Ed.), *FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes. The Living Marine*

Resources of the Western Central Atlantic. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, pp. 1522–1550.

Lloris, D. y J., Matallanas (2003) Description of a new species of hake: *Merluccius patagonicus* sp. nov. (Gadiformes: Merlucciidae) from the waters of Argentina. *Scientia Marina* 67: 323-326.

Lloris, D., J. Matallanas y P. Oliver, (2005). Merluzas del mundo (Familia Merlucciidae). Catálogo comentado e ilustrado de las merluzas conocidas hasta la fecha. *Spec FAO. Gato. Fish. Purp.* 2: 57p.

Long, J. D. (1993) Late Miocene and early Pliocene Fish assemblages from the north central coast of Chile. *Tertiary Research*. 14(3): 117-126.

Magnuson, J.J. y J.G. Heitz (1971) Gill raker apparatus and food selectivity among mackerels, tunas, and dolphins. *Fish. Bull.* 69(2):361-70.

Manchado M., Catanese G., Infante C. (2003) Estudio comparativo del ADN mitocondrial en miembros de la familia Scombridae. IX Congreso Nacional de Acuicultura (Cádiz). P149-153.

Manchado-Allison, A. y Fink, W. (1996). Los peces Caribes de Venezuela: Diagnósis, Claves y aspectos ecológicos y evolución. Colección monografías, Universidad Central de Venezuela. Lito color: 52: 1-12. Mapa escala 1:100.000, Santiago.

Marchant, M., Marquardt, C. Blanco, N. Godoy, E. (2000). Foraminíferos del área de Caldera (26° 45´-28°s) y su utilización como indicadores cronoestratigráficos del Neógeno In Congreso Geológico Chileno, No. 9, Actas 2: 499-503. Puerto Varas.

Marcus, J., J. D., Sommer, y Glew, C. P. (1999). Fish and mammals in the economy of ancient Peruvian Kingdom. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96:6564-6570.

Marocco, R. & C. Muizon (1988) Los Vertebrados del neógeno de la costa Sur de Perú, ambiente sedimentario y condiciones de fosilización. *Boletín del IFEA* 17 (2):105-117.

Matallanas, J. y Riba, G. (1980) Aspectos biológicos de *Ophidion barbatum* Linnaeus, 1758 y *O. roclzei* Muller, 1845 (Pisces, Ophidiidae) de la costa cateiana. *Rev. Investigación Pesquera* 44(3): 399-406

McKay, R. J., y Schneider, M. (1995). Haemulidae. Burros, corocoros, chulas, gallinazos, roncós. In: Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K.E., Niem, V. (Eds.), Guía FAO para Identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, pp. 1136–1173.

Medina, M., M., Araya y C., Vega (2004) Alimentación y relaciones tróficas de peces costeros de la zona norte de Chile. *Invest. Mar.* 32(1):33-47.

Meunier, F. J. (1984) Sur la détermination histologique des vertébrés de poissons trouvés dans les sites archéologiques. En: 2<sup>ème</sup> rencontres d'Archéo-Ichthyologie (N. Desse-Berset, ed); CNRS, Paris 15-23.

Meunier, F. J. y Desse G. 1986. Les hyperostoses chez Téléostéens: descriptio, histologie et problème étiologiques. *Ictyophysiological Acta.* 10: 130-141.

Meyer, J.L., Schultz, E.T., y Helfman, G.S. (1983) Fish schools: an asset to corals. *Science* 220, 1047–1049.

Miloslavich, P., Klein, E., Díaz, J.M., Hernández, C.E., Bigatti, G. (2011) Marine Biodiversity in the Atlantic and Pacific Coasts of South America: Knowledge and Gaps. *PLoS ONE* 6(1): e14631.

Mohan, R.S. (1984) Sciaenidae. En: W. Fischer & G. Bianchi (eds). FAO species identification sheets for fishery purposes, Western Indian Ocean (Fishing Area 51). vol. 4: Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 34 pp.

Mook, D. (1977) Larval and osteological development of the sheeps-head, *Archosargits probalocephalus* {Pisces: Sparidae}. *Copeia* 1977: 126-133.

Muizon, C. de y T. DeVries (1985) Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau*, 74, 3: 547-563.

Murray, A.M., Simons, L., Attia, Y.S. (2005) A new clupeid fish (*Clupeomorpha*) from the oligocene of Fayum, Egypt, with notes on some other fossil clupeomorphs. *J Vert Paleontol* 25: 300–308.



Nakamura I. (1983) Systematics of the billfishes (Xiphiidae and Istiophoridae). Publ. Seto mar. biol. Lab. 28: 255-396.

Nakamura, I. (1995). Istiophoridae, agujas, marlines, peces velas. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter and V. Niem (eds.) Guia FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome. 1186-1188.

Nakamura, I. (1985) An annotated and illustrated catalogue of marlins, sailfishes, spearfishes, and swordfishes known to date. Food and Agriculture Organization of the United Nations Fisheries Synopsis no. 125 5:1-65.

Nakamura, I., T. Inada, M. Takeda and H. Hatanaka, (1986) Important fishes trawled off Patagonia. Japan Marine Fishery Resource Research Center, Tokyo. 369 p.

Nauen, J. C., y Lauder, G. V. (2002) Hydrodynamic of caudal locomotion by chub mackrel, *Scomber japonicus* (Scombridae). The Journal of Experimental Biology. P 205: 1709-1724.

Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world. John Wiley y Sons, Inc. New York. 4th edition. 601 p.

Nielsen, J.G., D.M. Cohen, D.F. Markle and C.R. Robins, 1999. Ophidiiform fishes of the world (Order Ophidiiformes). An annotated and illustrated catalogue of pearlfishes, cusk-eels, brotulas and other ophidiiform fishes known to date. FAO Fish. Synop. 125(18):178p. Rome: FAO

Nolf, D. y G., Stringer, (2003) Late Eocene (priobonian) fish otoliths from the Yazoo Clay At Copenhagen, Louisiana. Louisiana Geological Survey Geological Pamphlet, 13:1-23.

Nybelin, O. (1973) Comments on the caudal skeleton of Actinopterygians, En: Greenwood PH, RS Miles & C Patterson (eds). Interrelationships of fishes. Zoological Journal of the Linnean Society 53: 369-372.

Ojeda, P., Labra, F., Muñoz, A. (2000). Patrones biogeográficos de los peces de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 73:625-641.

Okamura, O. (1989). Relationships of the suborder Macruroidei and related groups with comments on Merlucciidae and Steindachneria. En: Cohen DM (ed) Papers on the systematic of Gadiform fishes. Natural History Museum Los Angeles County, Science Series 32: 129-140.

Oliver C. 1936. Comentarios sobre los peces fósiles de Chile. Revista de Historia Natural. 306-326.

Paine, R.T. y A.R., Palmer (1978) *Sicyases sanguineus*: a unique trophic generalist from the Chilean intertidal zone. Copeia, 1978(1):75-81.

Parenti, P. y Randall, J. E. (2000) An annotated checklist of the species of the labroid fish families Labridae and Scaridae. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. 68, 1–97.

Parra, B., L. J., Ruiz, y A., Prieto (2007) Ecological indexes and biometric parameters of Haemulidae (Pisces: Perciformes) in the coastal zone in the Cubagua island, Venezuela. Zootecnia Tropical, 25 (1). 51-61.

Parsons, K. M. y Brett, C. E. (1991) Taphonomic biases in modern marine environments: an actualistic perspective on fossil assemblage preservation. En: DONOVAN, S. K. (ed.), The process of fossilization, Belhaven Press. 22-65.

Pequeño, G. R. (1989) Peces de Chile, Lista sistemática revisada y comentada. Rev. Biol. Mar. 24(2): 1-132.

Pequeño, G. R. (1997) Fishes of Chile. Reviewed and annotated checklist: Addendum. Revista de Biología Marina y Oceanografía 32:77-94

Pillai, N.G.K., y J. V., Mallia (2007) Bibliography on Tunas, CMFRI Spl. Publ. No., 92: 325p.

Poplin, C., F., Poplin, y A., Rieques (1976) Quelques particularités anatomiques et histologiques du rostre de "Espadon (*Xiphias gladius* L.). C. R. Seances Acad. Sci. Ser. D. 282:1105-1108.

Potthoff, T. (1975) Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterygiophores in the blackfin tuna (*Tunnus atlanticus*, Pisces Scombridae). Bull. Mar. Sci. 25:205-231.

Ramírez-Villaroel, P. (1997) Estructura de la comunidad de peces en una playa arenosa con parches de *Thalassia testudinum* del Islote Caribe, Venezuela. En Ramírez-Villarroel P. (Ed). Islotes Caribe y Los Lobos. Gobernación del estado Nueva Esparta, Venezuela. pp. 45-79.

Rana, R. S. (1990). Palaeontology and palaeoecology of the Intertrappean (Cretaceous-Tertiary transition) beds of the peninsular India. *Journal of the Palaeontological Society of India* 35:105-120.

Randall, J.E. (1967) Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr.* 5:655–847.

Regan, C.T. (1913) The classification of the percoid fishes. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 12(8):111–145.

Chandler, R. y Timmerman, J. (2011) Neogene and Quaternary Fossils of North Carolina - A Field Guide. The north carolina fossil club. Primera edicion, p 1-58.

Richards, W.J. (1989). Preliminary guide to the identification of the early life history stages of scombroid fishes of the western general Atlantic. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFC-240. Dept. of Commerce, Miami, Florida, 100 p.

Rivadeneira, M. M. y C. Varas (2012) Línea base sector paleontológico del Área Marina y Costera Protegida de Múltiples Usos Isla Grande de Atacama. Proyecto ‘Centro de Investigación y Conservación del Patrimonio paleontológico del AMCP-MUIsla Grande de Atacama’. 33 pp.

Rivadeneira, M. M. y P. A Marquet (2007) Selective extinction of late Neogene bivalves on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology* 33: 455-468.

Robertson, D. R. y G. R., Allen (2002). Peces costeros del Pacifico Oriental tropical un sistema de informacion. Instituto Smithsonian de investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá. CD.

Rocha, L.A., K. C., Lindeman, C. R., Rocha, H.A., Lessios, (2008) Historical biogeography and speciation in the reef fish genus *Haemulon* (Teleostei: Haemulidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 48: 918–928.

Rojo, M. A. (1985). Un aporte al conocimiento del Terciario marino: Formación Bahía Inglesa. In: Actas Congreso Geológico Chileno, 4, 1.514–1.533.

Rojo, A. L. (1988). Diccionario enciclopédico de anatomía de peces. Monografías del Instituto Español de Oceanografía N° 3: 1- 566.

Roman-Rodriguez, M. J., y M. G. Hammann (1997) Age and growth of totoaba, *Totoaba macdonaldi* (Sciaenidae), in the upper Gulf of California. *Fish. Bull.*, 95(3):620–628.

Rosen, D. E. (1973) Interrelationships of the higher euteleostean Fishes. En: Greenwood, P. H., R. S., Miles y C. Patterson (eds). *Interrelationships of fishes*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 53: 397-513.

Rubilar, R. A. 1994. Diversidad ictiológica en depósitos continentales miocenos de la Formación Cura-Mallín, Chile (37-390 S): implicancias paleogeográficas. *Revista Geológica de Chile*, 21 (1): 3-29.

Rubilar, R. A., Rubilar, R. D., y Gutstein, C. S. 2008. I Simposio Paleontología en Chile - Libro de Actas. P 193.

Rubilar, R. A., Palma, S. 2010. II Simposio Paleontología en Chile. Libro de resúmenes. P. 80.

Rubilar-Rogers, D., Gutstein, C., Mourgues, F., (2009). Nuevo yacimiento con vertebrados fósiles de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno-Plioceno), del Norte de Chile. Fondo de apoyo a la Investigación patrimonial 2009, Informes: 7-23.

Sahni, A, R. S., Rana y G. V. R., Prasad (1984) SEM studies of thin egg shell fragments from the intertrappeans (Cretaceous-Tertiary transition) of Nagpur and Asifabad, Peninsular India. *Journal of the Palaeontological Society of India* 29:26-33.

Salazar-García, D.C. (2012). Reconstrucción directa de la dieta mediante análisis de isótopos estables del carbono y del nitrógeno en individuos del Paleolítico Medio y Superior Europeo. En: Turbón D., Fañanás L., Rissech C., Rosa A. (Eds.) *Biodiversidad humana y evolución*. Barcelona, Universidad de Barcelona 270-276.

Sasaki, K. (1989) Phylogeny of the family Sciaenidae, with notes on its zoogeography (Teleostei, Perciformes). Mem. Faculty of Fisheries Hokkaido Univ. 36 (1/2):1–137.

Sasaki, K. (2001) Family Sciaenidae, croakers, drums, meagres, weakfishes in: K.E. Carpenter, V. Niem (Eds.), FAO species identification for fishery purpose. The living marine resources of the western Central Pacific. 5: 3117–3174.

Sauvage, H.-E. (1898). Les Reptiles et les Poissons des terrains Mésozoïques du Portugal [The reptiles and fishes from the Mesozoic terrains of Portugal]. Bulletin de la Société Géologique de France, 3e série 26:442-446.

Schultz, O. (1987) Taxonomische Neugruppierung der Urtierfamilie Xiphoidea (Pisces, Osteichthyes). Annalen Naturhistorisches Museum Wien, Serie A, für Mineralogie und Petrographie, Geologie und Paläontologie, Anthropologie, und Prähistorie, 89:95–202.

Schwarzhan, W. (1993) A comparative morphological treatise of recent and fossil otoliths of the family Sciaenidae (Perciformes), Piscium Catalogus: Part Otolithi piscium. 1: 1–245.

Schwarzhan, W. (2003) Fish otoliths from the Paleocene of Denmark. Geological Survey of Denmark and Greenland Bulletin 2:1-94

Secord J. 1997. "Introduction" to Charles Lyell's Principles of Geology. Londres: Penguin.

Segura, V. y J. M. Díaz de Astarloa. (2004). Análisis osteológico de la sardina *Brevoortia aurea* (Spix) (Actinopterygii: Clupeidae) en el Atlántico suroccidental. Revista de Biología Marina y Oceanografía 39(2): 37 – 52.

Sepulveda, C.A., Dickson, K.A., y Graham, J.B. (2003) Swimming performance studies on the eastern Pacific bonito *Sarda chilensis*, a close relative of the tunas (family Scombridae). The Journal of Experimental Biology. 206: 2739-2748.

Siefeld, W., Laudien J., Vargas M., y Villegas M. (2010) El Niño induced changes of the coastal fish fauna off northern Chile and implications for ichthyogeography. Rev. Biol. Mar. Ocean. 45(1): 705-722.

Simpson, J.G., M. Carreño, H.S. Schlotfeldt y E. Gil (1967) Distribución geográfica mensual y trimestral y composición de las frecuencias de longitudes por mes de las capturas de anchoveta por zona desembarcada en Arica, de Agosto 1963 a Diciembre 1965. Publicación Instituto de Fomento Pesquero 25: 1-91.

Smirnov, V.P. (1936). Fishes of the North Caucasian Oligocene (Chernaya Rechka District), Trudy Uzb. State Univ. 1: 1–92.

Sperber, G.H. (1989). Craniofacial Embriology. Dental Handbook. 4th Edition. Butterworth Heinemann Publishing. Wright. London, Great Britain. 1989:19.

Stiassny, M.L.J. (1987) Cichlid familial intrarelationships and the placement of the neotropical genus *Cichla* (Perciformes, Labroidae). J. Nat. Hist. 21:1311–1331.

Stiassny M.L.J., y Jensen J. (1987). Labroid interrelationships revisited: morphological complexity, key innovations, and the study of comparative diversity. Bull. Mus. Comp. Zool. 151:269-319.

Soto, C., y P., López (2009) Presencia del tiburón blanco *Carcharodon carcharias* en las costas de Chile Central durante el neógeno tardío (7 a 2 millones de años). Libro de Actas 6 Congreso Científico Escolar Explora. Región de Valparaíso, Octubre 2009.

Sponaugle, S. y R. K., Cowen (1997) Early Life History Traits And Recruitment Patterns Of Caribbean Wrasses (Labridae). Ecological Monographs 67:177–202.

Suárez, M.E., Chávez, M., Marquardt, C. (2002). Nuevos hallazgos de vertebrados marinos de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno-Plioceno) Caldera, norte de Chile. In Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, No. 1, Actas, p. 50-51.

Suárez, M.E. y C. Marquardt (2003). Revisión preliminar de las faunas de peces elasmobranquios del Mesozoico y Cenozoico de Chile y comentarios sobre su valor cronoestratigráfico. Actas X Congreso Geológico Chileno, Concepción.

Suárez, M.E., A. Encinas y D., Ward (2006) An Early Miocene elasmobranch fauna from the Navidad Formation, Central Chile, South America. Cenozoic Research (1-2): 3-18.

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

Suárez, M., Gutstein, C., y Pyenson, N. (2010). Un nuevo yacimiento con ballenas fósiles de la Formación Bahía Inglesa, Región de Atacama. II Simposio de Paleontología en Chile, Concepción, Libro de Resúmenes: p. 63.

Summers, A.P. (2000) Stiffening the stingray skeleton-an investigation of durophagy in Myliobatid stingrays (Chondrichthyes, Batoidea, Myliobatidae). *J. Morphol.* 243: 113–126.

Takeuchi, G.T. y R.W. Huddleston (2006) A new late Miocene species of Sciaenid fish, based primarily on an in situ otolith from California. *Bull. Southern California Acad. Sci.*, 105(1):30–42.

Taniguchi, N. (1969). Comparative osteology of the Sciaenid fishes from Japan and its adjacent waters-III. Neurocranium. *Japanese Journal of Ichthyology.* 16(2): 55-67.

Taniguchi, N. (1970) Comparative osteology of the Sciaenid fishes from Japan and its adjacent waters-III. Premaxillary and Dentary. *Japanese Journal of Ichthyology.* 17(4): 135-140.

Tavera, J. L. (2006). Analisis Filogenético y biogeográfico del genero *Anisotremus* Gill, 1861 (PERCIFORMES: HAEMULIDAE). Tesis para obtener el grado de Magister en Ciencias. Instituto Politecnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, Mexico. P. 103.

Taverne, L. (1997) Les Clupeómorpes (Pisces, Teleostei) du cénomien (Cré'tace') de Kipala (Kwango, Zai're): oste'ologie et phyloge'nie. *Belg J Zool* 127: 75–97.

Taverne, L. (2004) Les poissons cre'tace's de Nardo`. 18u. *Pugliaclupea nolardi* gen. et sp. nov. (Teleostei, Clupeiformes, Clupeidae). *Boll Mus Civ St Nat Verona, sezdi Geologia, Paleontologia e Preistoria* 28: 17–28.

Taverne, L. (2007a) Les poissons cre'tace's de Nardo`. 25u. *Italoclupea nolfi* gen. et sp. nov. (Teleostei, Clupeiformes, Clupeidae). *Boll Mus Civ St Nat Verona, sez di Geologia, Paleontologia e Preistoria* 31: 21–35.

Taverne, L. (2007b) Les poissons cre'tace's de Nardo`. 26u. Un second *Dussumieriinae*: *Portoselvaggioclupea whiteheadi* gen. et sp. nov. et comple'ment a` l'e'tude de *Pugliaclupea nolardi* Teleostei, Verona, sez di Geologia, Paleontologia e Preistoria, *Boll Mus Civ St Nat* 31: 37–42. Clupeidae.

Taverne, L. (2011) Les poissons cre'tace's de Nardo`. 33u. *Lecceclupea ehiravaensis* gen. et sp. nov. (Teleostei, Clupeidae). *Boll Mus Civ St Nat Verona, sez di Geologia, Paleontologia e Preistoria* 35: 3–17.

Terzerie, S., Béarez, P., Vignes-Lebbe, R., Pruvost, P., Bled, L., Jacquez, K., Grosjean, S. y Bailly, N. (2014) Osteobase. World Wide Web electronic publication. [osteobase.mnhn.fr](http://osteobase.mnhn.fr), version august 2014.

Thiede, T. O. Vorren. 1994 *Mar. Geol.* 119, 179.

Trewavas, E. 1977. The sciaenid fishes (croakers or drums) of the IndoWest-Pacific. *Trans. Zool. Soc. Lond.* 33(4): 253-541.

Tortonese, E. (1975) Osteichthyes (Peci Ossei), Parte seconda, *Fauna nat* 11 Calderini. Bologna, 636p.

Tsuchi, R. (1997) Marine Climatic responses to Neogene tectonics of the Pacific Ocean seaways: *Tectonophysics*, 281, 113-124.

Tsuchi, R. (2002) Neogene evolution of surface marine climatic in Pacific and notes on related events. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas.* 19, 260-270.

Velludo, M. R., Fenerich-Verani, N., Moretto, E. M., Rocha, O. (2005) Análisis preliminar sobre alimentación de la corvina *Plagioscion squamosissimu* (Heckel, 1840)(Perciformes: Sciaenidae) en dos represas del río Tiete, SP. XIX encuentro Brasileño de ictiología. Manaus, 30 de janeiro a 04 de fevereiro de 2011.

2p



Villafaña, J (2010). Extinción selectiva de vertebrados marinos del Neogeno en el Pacifico de Sudamerica. Tesis para obtener el titulo de Biologo Marino. Universidad Catolica del Norte. 46 p.

Villafaña, J. y M. M. Rivadeneira (2014). The rise and fall of the diversity of marine vertebrates during the Neogene on the Pacific coast of South America. *Paleobiology* 40 (4), 659-674

Wheeler, W. H. (1966) A mosasaur mandible from the Black Creek Formation, Cretaceous, of North Carolina. *The Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 82(2):92-93.

Wainwright, P.C. (1987) Biomechanical limits to ecological performance: Mollusc-crushing by the Caribbean hogfish, *Lachnolaimus maximus* (Labridae). *J. Zool. Lond.* 213:283–297.

Wainwright, P.C. (1988). Morphology and ecology: the functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology* 69:635–645.

Wainwright, P.C. (1991) Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *Amer. Zool.* 31:680–693.

Wainwright, P. C. y Bellwood, D. R. (2002) Ecomorphology of feeding in coral reef fishes. In *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem* (ed. P. F. Sale), pp. 33–55.

Wainwright, P.C., Smith, W.L., Price, S.A., Tang, K.L., Sparks, J.S., Ferry., L.A., Kuhn, K.L., Eytan, R.I., Near, T.J. (2012). The evolution of pharyngognath: a phylogenetic and functional appraisal of the pharyngeal jaw key innovation in labroid fishes and beyond. *Systematic Biology* 61(6): 1001-1027.

Walsh, A. A. (2001) The Bahía Inglesa Formation Bonebed: Genesis and palaeontology of a Neogene konzentrat lagerstätte. A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. School of Earth and Environmental Sciences, University of Portsmouth, United Kingdom. 441p.

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

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

Walsh, S.A. y Suárez, M. E. (2005) First post-mesozoic record of crocodyliformes from Chile. *Acta Palaeontológica Polonica* 50 (3): 595–600.

Watt, G., Pierce, J., Boyle, R. (1997) Guide to the identification of north sea fish using premaxillae and vertebrae. *Rapport des Recherches collectives. Ices Cooperative Research Report Departament of Zoology, University of Aberden, Scotland, United Kingdom.* 231p.

Westneat, M.W., Hoese, W., Pell, Ch. A., Wainwright, A. S (1993) The horizontal septum: Mechanisms of force transfer in locomotion of Scombrids fishes (Scombridae, Perciformes). *Journal of Morphology.* 217: 1836-204.

Westneat, M. W. 1994 Transmission of force and velocity in the feeding mechanisms of labrid fishes. *Zoomorphology* 114, 103–118.

Westneat, M. W. (1995) Feeding, function, and phylogeny: analysis of historical biomechanics in labrid fishes using comparative methods. *Syst. Biol.* 44, 361–383.

Westneat, M. W. (2003) Labridae (1701–1722) and Scaridae (1723–1739). En: K. E. Carpenter (Ed.), *The living marine resources of the western central Atlantic, FAO species identification guide for fishery purposes. Vol. 3, part 2.* FAO, Rome.

Westneat, M.W., Alfaro, M.E., Peter, C., Wainwright, David, R., Bellwood, Justin, R., Grubinch, Jennifer, L., Fessler, Kendall, D., Clements, Lydia, L., Smith (2005). Local phylogenetic divergence and globalevolutionary convergence of skull function in reef fishes of the family Labridae. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 272(1567): 993–1000.

Whitehead, P.J.P. (1985). *FAO Species Catalogue. Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings.* FAO Fish. Synop. 125(7/1):1-303. Rome: FAO.

Whitehead, P.J.P., y Rodríguez-Sánchez, R., 1995. Clupeidae. Sardinias, sardinetas, machuelos, sábalos, piquitingas. p. 1015-1025. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter and V. Niem (eds.) Guía FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.

Worms (2014). Labridae. En: Froese, R. y D. Pauly. Editores. (2014) FishBase. Acceder a través de: Registro Mundial de Especies Marinas. En: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=125541> en 28/01/2015

Yañez, E., M., García, y M. Barbieri (1997). Fluctuaciones de pesquerías pelágicas y del medioambiente en el Pacífico suroriental. En: Tarifeño E (ed). Gestión de sistemas oceanográficos del Pacífico oriental, pp. 223-236. Comisión Oceanográfica Intergubernamental (IOC) y Universidad de Concepción, Concepción.

Yuen, H. S. H., Dizon, A. E. y Ucimyama, J. H. (1974). Notes on the tracking of the Pacific blue marlin, *Makaira nigricans*. In Proceedings of the International Billfish Symposium (ed. R. Shomura and F. Williams), pp. 265-268. Kailua-Kona, Hawaii: Part 2, NOAA Tech. Rep. NMFS-SSRF675.

Zachos, J., M. Pagani., L. Sloan., E. Thomas y K. Billups. 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 292 (5517): 686–693.