

LOS CORMORANES (AVES: PHALACROCORACIDAE) DEL MIO-PLIOCENO DE LA FORMACIÓN PISCO, PERÚ

Mario URBINA ¹ & Marcelo STUCCHI ^{2,3}

¹ Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Departamento de Paleontología de Vertebrados. Av. Arenales 1256, Lima 14, Perú. E-mail: mariourbina01@hotmail.com

² Asociación Ucumari. Jr. Los Agrólogos 220, Lima 12, Perú. E-mail: asociacion_ucumari@yahoo.com

³ Becario del Instituto Francés de Estudios Andinos IFEA (2005). Lima, Perú.

RESUMEN

Se describe el material fósil de Phalacrocoracidae proveniente de distintas localidades de la formación Pisco (Mioceno tardío - Plioceno temprano), de la costa sur del Perú. Para ello, se estudió la morfología ósea de las especies actuales de la familia, a fin de determinar sus variaciones intra e inter-específicas y tener parámetros para evaluar el material paleontológico. Se verificó que sucede lo mismo que en Spheniscidae y Sulidae, es decir, la comparación de elementos óseos aislados puede no ser concluyente, ya que en muchos casos la variación inter-específica es similar o menor a la intra-específica. Asimismo, se observó indistintamente en varias especies, la presencia de numerosos caracteres óseos considerados diagnósticos, lo cual los descarta como tales. Por ello, se recomienda el estudio de la mayor cantidad posible de esqueletos articulados, a fin de poder utilizar otros criterios, tales como la morfometría. El material fósil incluye dos especies del género *Phalacrocorax*. *Phalacrocorax* aff. *bougainvillii* es un cormorán grande, de forma y tamaño iguales a la especie conocida comúnmente como «guanay», que habita actualmente en las costas peruanas. Su existencia en el registro fósil amplía significativamente en el tiempo su presencia en estas costas. *Phalacrocorax* sp. es un cormorán de tamaño menor, presenta cerca del 75% de las dimensiones de la especie anterior. Finalmente, estos resultados muestran que los *Phalacrocoracidae* de la formación Pisco son comparables a los de «Bahía Inglesa» y «Cuenca del Tiburón» en Chile y formaciones contemporáneas de California y Florida (Estados Unidos).

PALABRAS CLAVES: PHALACROCORACIDAE, PHALACROCORAX, CORMORÁN, FORMACIÓN PISCO, MIO-PLIOCENO, PERÚ

ABSTRACT

The fossil material of Phalacrocoracidae from different localities of Pisco formation (late Miocene - early Pliocene) from the southern coast of Peru is described. The anatomy of the extant species of the family was studied first to determine the intra and inter specific variations and to establish parameters to classify the fossil material. It is verified that the same happens with Spheniscidae and Sulidae, meaning that the comparison of separate bones cannot be conclusive, because in many cases inter specific variation is alike or less than the intra specific. Likewise, it was observed indistinctly of various species, the presence of numerous osteological characters considered diagnostic, which discard them as so. For this, a study of large sample of articulated skeletons is recommended, to be able to use other criteria such as morphometrics. With these first results, two species of *Phalacrocorax* were recognized in the fossil material. *Phalacrocorax* aff. *bougainvillii* is a big cormorant, similar in size and shape to the species commonly known as «guanay», that live in the Peruvian coasts nowadays. Its existence in the fossil record broadens significantly in time its presence in the coasts. *Phalacrocorax* sp. is a cormorant smaller in size, around 75% of the former species. Finally, these results show that the *Phalacrocoracidae* remains of the Pisco formation are comparable to those of «Bahía Inglesa» and «Cuenca del Tiburón» in Chile and contemporary formations of California and Florida (United States).

KEY WORDS: PHALACROCORACIDAE, PHALACROCORAX, CORMORANT, PISCO FORMATION, MIO-PLIOCENE, PERU

¿De dónde vino esta asombrosa ave marina que se ha apropiado de la costa del Perú?. La historia evolutiva de los animales actuales, en la mayoría de los casos, es imposible de descifrar a menos de que se disponga de una clara documentación fósil ... La paleontología no ofrece tal guía para la primitiva residencia de los antepasados del guanay, pero felizmente podemos leer la historia de las especies en otras páginas de la Naturaleza...»

Robert C. Murphy, 1925: 75

INTRODUCCIÓN

La familia Phalacrocoracidae es la más diversa y adaptativa del orden Pelecaniformes. Cuenta con cerca de treinta especies de distribución casi mundial, tanto en ambientes marinos como fluviales, lacustres y terrestres (Johnsgard 1993). El registro más antiguo de la familia se remonta al Eoceno tardío de Francia, donde se colectaron restos de un género indeterminado de cormorán (Warheit 2002). En América del Norte esta familia ha sido reportada desde el Mioceno temprano de Estados Unidos (Oregon) con *Phalacrocorax marinavis*; mientras que en América del Sur procede del Mioceno tardío de la formación Pisco (Perú), reconocido como *Phalacrocorax* sp. (Cheneval 1993; Warheit 2002).

En la actualidad, en el Perú viven tres especies: *P. bougainvillii*, el «guanay», principal ave guanera del país, que vive en grupos muy grandes de hasta millones de individuos; *P. gaimardi*, conocido comúnmente como «chuita», quien anida en acantilados costeros en grupos pequeños; y *P. brasilianus*, conocido como «cuervo de mar», quien anida también en grupos pequeños, pero de hábitos mayormente continentales, distribuyéndose desde el mar y la costa hasta la Amazonia, y ocasionalmente en la puna (Parker *et al.* 1982; Johnsgard 1993).

La taxonomía de Phalacrocoracidae ha sido bien estudiada y discutida, debido a su gran diversidad en el registro actual y fósil. En 1976 van Tets, sobre la base de caracteres morfológicos y zoogeográficos, propuso la existencia de dos géneros *Phalacrocorax* y *Leucocarbo*, para separar los cormoranes propiamente dichos de los «shags». Más adelante, Siegel-Causey (1988), en base a los grupos propuestos por van Tets y utilizando únicamente caracteres anatómicos, propuso incluir ocho géneros en la familia: *Phalacrocorax*, *Hypoleucus*, *Microcarbo*, *Leucocarbo*, *Nesocarbo*, *Euleucocarbo*, *Compsahalius* y *Stictocarbo*. Sin embargo, su detallado estudio ha sido poco aceptado (S. Olson *com. pers.* 2000). Finalmente, Kennedy *et al.* (2000), sobre la base de un estudio molecular, demostraron que los géneros descritos por van Tets (1976) y Siegel-Causey (1988) no son monofiléticos, por lo que propusieron volver a la clasificación original, que propone incluir todas las especies en el género *Phalacrocorax*.

Geología

La formación Pisco (Figura 1) es una unidad geológica constituida de sedimentos marino-costeros, que se extiende desde el Mioceno medio hasta el Plioceno tardío. Estos yacimientos afloran en la costa centro-sur del Perú desde la ciudad de Pisco (Ica) hasta el pueblo de Yauca (Arequipa), a lo largo de unos 350 km. Para esta formación y en base a sus antigüedades, se han establecido 6 niveles de vertebrados: Cerro La Bruja (CLB): 14–12 Ma; El Jahuay (ELJ): 9.5–9 Ma; Aguada de Lomas (AGL): 8.8–7 Ma; Montemar (MTM): 6–4.5 Ma; Sacaco Sur (SAS): 5 Ma y Sacaco (SAO): 3.9–3 Ma (Muizon y DeVries 1985; Marocco y Muizon 1988; DeVries, *com. pers.* 2002). En el presente trabajo, estos niveles son considerados como localidades debido a que no han sido caracterizados formalmente (DeVries *com. pers.* 2004).

Recientemente se ha descubierto la localidad de Yauca (Stucchi 2003, Muizon *et al.* 2004) ubicada unos 3 Km. al nor-oeste del pueblo de Yauca y 30 Km. al sur de la zona de Sacaco. Muizon *et al.* (2004) consideran que esta localidad pertenecería al Plioceno tardío (Uquiense temprano, 3 - 1.5 Ma), probablemente algo menor que Sacaco.

Paleoambiente

Según Marocco y Muizon (1988), el paleoambiente de esta formación corresponde a zonas litorales semi-protegidas y muy cercanas a la costa, pudiendo dividirse en tres áreas: a) playa poco agitada, que habría sido una



Fig. 1: Mapa de la formación Pisco (Muizon y DeVries 1985)

zona aislada del mar abierto (SAO, SAS, MTM y CLB); b) arrecifes, que habría estado expuesta a la corriente marina, pero donde la agitación del agua decrecía rápidamente conforme se alejaba de la orilla (SAS y MTM); y c) playa agitada, directamente expuesta a la corriente marina (AGL y ELJ). En algunas zonas de MTM también se encuentran islotes, roqueríos y lagunas entre las rocas y la orilla (DeVries *com pers.* 2003).

Fauna

Hasta el momento ha sido descrita una gran diversidad de fauna marina, compuesta de invertebrados, tales como moluscos, crustáceos y braquiópodos (i.e. Muizon y DeVries 1985). Entre los vertebrados, se conocen osteichtios, condriictios, cetáceos, pinípedos, perezosos, cocodrilos, tortugas y aves (i.e. Muizon y DeVries 1985, Marocco y Muizon 1988).

Las aves fueron reportadas de manera preliminar en varias oportunidades, por Hoffstetter (1970), Muizon (1981), Muizon y DeVries (1985), Marocco y Muizon (1988). En 1993, Cheneval hace el primer estudio sobre las mismas, reportando las familias: Spheniscidae, Procellariidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Pelagornithidae y Scolopacidae. Recién en los últimos años, se inicia un estudio sistemático detallado de la avifauna de esta formación. Así, se reportan hasta el momento los siguientes grupos: Spheniscidae (*Spheniscus urbinai* y *S. megaramphus*); Procellariidae (*Fulmarus* sp.); Diomedidae indet.; Sulidae (*Sula magna*, *S. sulita*, *S. aff. variegata*, *Morus peruvianus* y *Ramphastosula ramirezi*); Phalacrocoracidae (*Phalacrocorax* sp.); Pelagornithidae (*Pelagornis* cf. *miocaenus*); Scolopacidae (Tringinae indet.); Laridae (*Larus* sp.) y Vulturidae (*Perugyps diazi*) (Muizon 1981; Cheneval 1993; Chávez y Stucchi 2002; Stucchi 2002, 2003; Stucchi *et al.* 2003; Stucchi y Urbina 2004; Stucchi y Emslie 2005). Recientemente uno de los autores ha encontrado restos de Ciconiidae indet. (M. Urbina, *obs. pers.*).

El propósito de este trabajo es describir el material inédito de la familia Phalacrocoracidae, depositado en el Departamento de Paleontología de Vertebrados del MUSM. Asimismo, discutir brevemente sobre la semejanza de las avifaunas de esta formación, los sitios paleontológicos ubicados en otras partes del mundo y la osteología de los Phalacrocoracidae.

Abreviaturas Institucionales

MUSM, Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos (Lima, Perú);

UF, Natural History Museum of University of Florida (Gainesville, Estados Unidos);

FMNH, Field Museum of Natural History (Chicago, Estados Unidos),

USNM, Smithsonian Institution (Washington, Estados Unidos).

Metodología

Con el objeto de encontrar los caracteres óseos diagnósticos, se estudió 23 especies de la familia Phalacrocoracidae, tanto en su morfología como su morfometría integrando los trabajos de Ono (1980) y Siegel-Causey (1988).

Material de comparación

Como material de comparación se revisó: *Phalacrocorax africanus* (FMNH 93452, 368740, 368741, 368742, 368746), *P. albiventris* (FMNH 348121, 348122), *P. aristotelis* (FMNH 348123), *P. atriceps* (UF 39599), *P. auritus* (FMNH 348137, 348372, 348373, 348374, 348375), *P. bougainvillii* (MUSM Pb 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, FMNH 375468, 375469, 339417, 339416, 335467), *P. brasilianus* (FMNH 375472, 339407, 378692), *P. capensis* (USNM 558375), *P. carbo* (FMNH 339390, 368736, 368737, 368738, 368739), *P. coronatus* (USNM 558406), *P. gaimardi* (MUSM Pg 1), *P. harrisi* (USNM 318778, FMNH 73862, 339391), *P. magellanicus* (UF 38067), *P. melanoleucus* (UF 34438), *P. neglectus* (USNM 558397), *P. niger* (UF 34444), *P. pelagicus* (FMNH 339412, 339413, 339414, 339415), *P. penicillatus* (FMNH 339408, 339409, 339410), *P. punctatus* (FMNH 339411), *P. pygmaeus* (USNM 431602), *P. sulcirostris* (USNM 620179), *P. urile* (FMNH 375470), *P. varius* (USNM 612655).

En base a las medidas planteadas por Ono (1980), se tomaron las dimensiones de todo el material estudiado con un calibre vernier de 0.1 mm. de aproximación (ver Tabla 1).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Familia Phalacrocoracidae Bonaparte 1854

Género *Phalacrocorax* Brisson 1760

Ono (1980) realiza una descripción detallada del esqueleto de *P. filamentosus*. Debido a las grandes similitudes presentes en los Phalacrocoracidae, esta descripción es aplicable a todas las especies de la familia, bastando señalar, las diferencias particulares de la especie en estudio.

Phalacrocorax aff. *bougainvillii* (Lesson 1837)

MUSM 545: esqueleto incompleto. Cráneo presente sólo por la región frontal, temporal, cuadrado y articular izquierdos, y región anterior de mandíbula. Procedencia: Sacaco Sur (5 Ma).

MUSM 584: tibiotarso derecho, carpometacarpo derecho, fragmentos de tarsometatarso, vértebras, ulna y mandíbula. Procedencia: Yauca (3 - 1.5 Ma).

Ambos colectados por M. Urbina, 1998.

Descripción

Phalacrocorax aff. *bougainvillii* es un cormorán

grande, de tamaño y morfología iguales a la especie actual *P. bougainvillii* de la cual no se puede diferenciar (Figura 2). Como se puede apreciar en la Tabla 1, ambas mantienen las mismas medidas y proporciones.

Phalacrocorax sp.

MUSM 561: Tarsometatarso derecho. Procedencia: El Jahuay (9.9 - 9 Ma).

MUSM 547: húmero derecho sin porción proximal; **MUSM 548:** Porción proximal de húmero izquierdo; **MUSM 549:** tibiotarso izquierdo; **MUSM 550:** coracoides izquierdo; **MUSM 551:** tarsometatarso izquierdo; **MUSM 552:** Porción proximal de fémur izquierdo; **MUSM 553:** Porción proximal de carpometacarpo izquierdo; **MUSM 554:** Porción proximal de ulna derecha. Procedencia: Aguada de Lomas (8.8 - 7 Ma).

MUSM 546: esqueleto completo. Cráneo presente sólo por la región temporal derecha y la región anterior del rostrum; **MUSM 581:** húmero derecho; **MUSM 582:** húmero izquierdo; **MUSM 585:** húmero izquierdo. Procedencia: Montemar (6 - 4.5 Ma).

MUSM 555: tarsometatarso izquierdo; **MUSM 556:** tarsometatarso derecho (juvenil); **MUSM 557:** Porción distal de tibiotarso izquierdo; **MUSM 558:** húmero derecho; **MUSM 559:** Porción proximal de húmero

derecho; **MUSM 560:** Porción proximal de carpometacarpo izquierdo. Procedencia: Sacaco Sur (5 Ma).

MUSM 562: Porción proximal de coracoides. Procedencia: Yauca (3 - 1.5 Ma).

Material colectado por M. Urbina entre 1998 y 2002.

Descripción

Phalacrocorax sp. es un cormorán de tamaño pequeño que mantiene, en líneas generales, las proporciones de la mayoría de especies actuales. Se diferencia de *P. aff. bougainvillii* por ser bastante menor, siguiendo los rangos dimensionales presentes en la especie actual (Tabla 1). Es probable que se trate de la misma especie que reporta Cheneval (1993) para los niveles El Jahuay, Aguada de Lomas, Sacaco Sur y Sacaco. Pero, a diferencia de lo que expresa este autor, *Phalacrocorax* sp. es menor que *P. brasilianus* y presenta proporciones diferentes con esta especie.

DISCUSIÓN

La morfología ósea es muy similar en las especies actuales y fósiles de Phalacrocoracidae, lo que no permite una diferenciación certera entre ellas. Asimismo, tampoco se puede utilizar las dimensiones como criterio para asignar

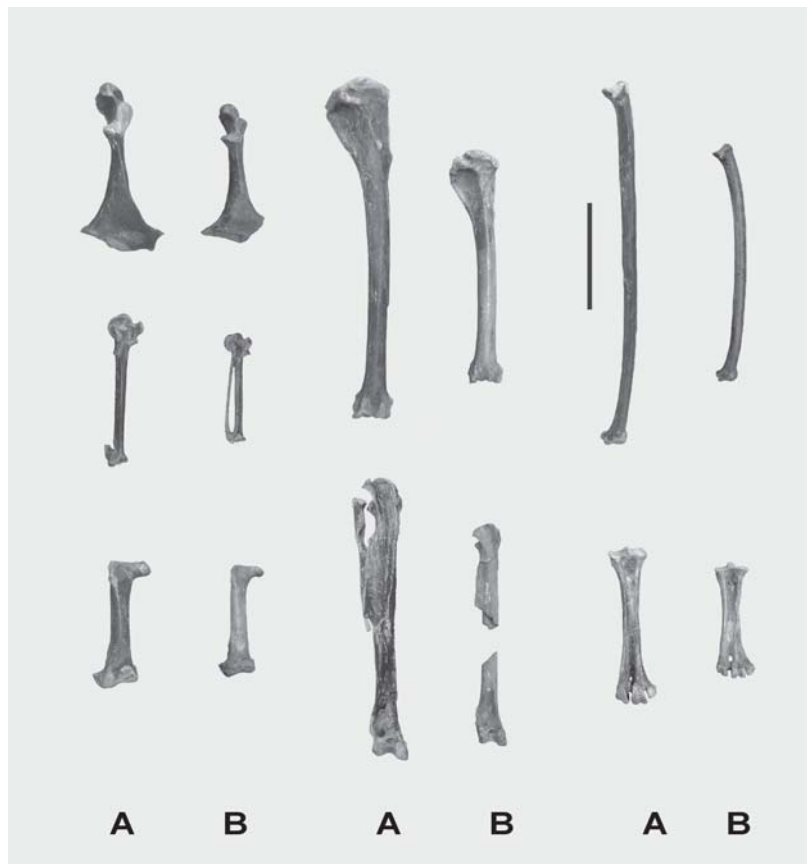


Fig. 2: A: *Phalacrocorax aff. bougainvillii*, MUSM 545 y B: *Phalacrocorax* sp., MUSM 546. Empezando de arriba: 1° Columna: coracoides, carpometacarpo, fémur. 2° Columna: húmero, tibiotarso. 3° Columna: ulna, tarsometatarso. La escala indica 5 cm

especies entre el material fósil en estudio, ya que el tamaño de estos elementos fósiles es similar al de las especies conocidas (Stucchi 2003). Sin embargo, este criterio es de utilidad si se quiere distinguir el número mínimo de especies dentro del material en estudio. Así, se puede señalar que en la formación Pisco existieron al menos dos especies de cormoranes: una grande, afín por su tamaño y forma al «guanay» actual y presente en Sacaco Sur (Plioceno temprano) y Yauca (Plioceno tardío); y la otra pequeña, sólo ligeramente mayor a los «microcormoranes» (van Tets 1976), presente en casi todas las localidades fosilíferas. Cabe resaltar que hasta la fecha no se ha realizado prospección alguna en la localidad de Sacaco, lo que podría explicar la ausencia de material de dicha zona.

Phalacrocorax aff. *bougainvillii* de la formación Pisco presenta dimensiones y morfología similares con el espécimen reportado por Walsh y Hume (2001) para la misma época de la formación Bahía Inglesa (Chile). Si bien no se puede proponer que ambos casos sean coespecíficos, se puede plantear que la especie «grande» ya existió en las costas peruanas y chilenas desde el Plioceno temprano, como sucede en la actualidad con el «guanay» *P. bougainvillii*.

Lo mismo ocurre con la especie «pequeña» *Phalacrocorax* sp., ya que es similar al de *Phalacrocorax* sp. reportado por Emslie y Guerra (2003) para el Plioceno de Chile, lo que también extendería significativamente su distribución geográfica. Sin embargo, la especie «pequeña» no está presente en la actualidad, ya que los otros dos cormoranes que habitan en la costa peruana y chilena, la «chuita» (*P. gaimardi*) y el «cuervo de mar» (*P. brasilianus*), poseen distintas proporciones en sus elementos óseos; y el cormorán magallánico (*P. magellanicus*) del sur chileno, es de mayor tamaño (Tabla 1).

En el Hemisferio norte, en el Plioceno tardío de San Diego (Estados Unidos), se encuentran al menos cuatro especies de cormoranes: *Phalacrocorax kennelli*, «*Stictocarbo*» *kumeyaay*, *P. idahensis* y *P. macer* (Chandler 1990). *S. kumeyaay* mantiene las dimensiones y proporciones de *P. gaimardi*, mientras que *P. kennelli* y *P. idahensis* son más cercanos en dimensiones a *Phalacrocorax bougainvillii* y *P. aff. bougainvillii* de la formación Pisco, pero con los carpometacarpos y tarsometatarsos relativamente mayores (Chandler 1990; Emslie 1998). Emslie (1995) describe otra especie de cormorán para el Plioceno de Florida (Estados Unidos): *P. filyawi*, es un cormorán grande, ligeramente mayor a *Phalacrocorax bougainvillii* y *P. aff. bougainvillii* de la formación Pisco.

Otras dos especies del Plioceno de América del Norte son *Phalacrocorax goletensis*, procedente de México y *P. rogersi*, de California, Estados Unidos (Howard 1932; Howard 1965). *P. goletensis* es de dimensiones muy pequeñas, como las especies actuales más reducidas. *P. rogersi* es grande, mayor que las especies actuales. Finalmente está *Phalacrocorax femoralis* del Mioceno

de California, de dimensiones intermedias entre *Phalacrocorax* aff. *bougainvillii* y *P. sp.* de la formación Pisco, pero con distintas proporciones (Miller 1929).

La avifauna descrita hasta el momento en la formación Pisco presenta una marcada semejanza con la reportada en las localidades chilenas, formación Bahía Inglesa y «Cuenca del Tiburón». Estas zonas comparten las siguientes familias: Spheniscidae, Diomedidae, Sulidae, Phalacrocoracidae y Pelagornithidae (Walsh y Hume 2001; Emslie y Guerra 2003). Esta evidencia permite plantear una continuidad temporal en las avifaunas del Pacífico sur desde el presente hasta, al menos, el Plioceno. Asimismo, en el Pacífico norte se presentan todas las familias descritas en el sur, faltando sólo el reporte de Spheniscidae, que es reemplazada por Plotopteridae y Alcidae como sus equivalentes ecológicos (Figura 2 de Warheit 1992), lo que sugiere una continuidad mayor.

CONCLUSIONES

El estudio osteológico de las especies de Phalacrocoracidae demostró que existe una gran semejanza entre ellas; siendo en algunos casos la variación intra-específica mayor que la inter-específica, tal como sucede en Spheniscidae y Sulidae (Stucchi 2002, 2003). Asimismo, se analizó cada carácter morfológico planteado por Siegel-Causey (1988), verificándose que en la mayoría de los casos, los caracteres diagnósticos que este autor señala, no son tales, ya que se presentan en especímenes de especies distintas (Tabla 2). Esto es una seria limitante cuando se quiere identificar elementos óseos aislados, puesto que la falta de caracteres confiables para definir una especie, hace que todos se vean muy similares. Sin embargo, esto no necesariamente sucede si se cuenta con esqueletos articulados, puesto que las medidas y proporciones de miembros anteriores y posteriores pueden ayudar en la definición.

Las diferencias morfológicas encontradas en Phalacrocoracidae están mayormente en el cráneo, siendo la forma de la caja craneana y la longitud del rostrum las características más relevantes. En algunos casos, los elementos post-craneales también son claramente distinguibles, como sucede con *P. harrisi* de Galápagos (ver Índices, en Tabla 1). Esta apreciación es corroborada por Ono (1980), quien no encontró diferencias osteológicas significativas entre *P. filamentosus*, *P. pelagicus* y *P. carbo*. Su descripción de *P. filamentosus* se puede utilizar prácticamente para cualquier especie del género, incluyendo aquellas de la formación Pisco, pero exceptuando a *P. harrisi*.

Sin embargo, cabe señalar que las diferencias que se encuentran entre algunas especies, en las dimensiones y proporciones de los huesos, principalmente entre elementos del ala y pata, no necesariamente están en función a un posible parentesco, sino más bien se deben a la adaptación del ave al medio. Según el comportamiento y el hábitat que presentan, se pueden encontrar cormoranes muy semejantes, no necesariamente cercanos

TABLA 2

Análisis de los caracteres diagnósticos por especies de Siegel-Causey (1988). Los caracteres 33, 44, 62, 81, 87, 88, 104, 117, 119, 122, 127, 128, 131 y 133 no pudieron encontrarse con certeza, por lo que se prefirió no considerarlos. En los caracteres 22, 23, 42, 47, 48, 114 y 115, se siguió Owre (1967) para identificar el origen o inserción del músculo.

| Carácter según Siegel-Causey (1988) | Diagnóstico para | Comentario |
|---|--------------------------|---|
| 18 (1): Cráneo: Proceso prefrontal (lacrimal) del mesoítmoides: conectado superiormente a la superficie interna de la órbita. | <i>P. sulcirostris</i> | Presente también en <i>P. africanus</i> y <i>P. brasiliannus</i> . |
| 22 (1): Cráneo: Lugar de origen del M. protractus pterygoideus: fosa con una fuerte cresta anterior. | <i>P. aristotelis</i> | Se encontró presente también en <i>P. urile</i> y <i>P. bougainvillii</i> . |
| 23 (1): Cráneo: Lugar de inserción del M. rectus capitus anterior al foramen del vago. | <i>P. gaimardi</i> | Según Owre (1967: 116-119), este músculo tiene 3 ramas. Siegel-Causey no especifica. |
| 29 (1): Cráneo: Abertura timpánica superior: con un puntal accesorio transversal. | <i>P. brasiliannus</i> | Similar en <i>P. penicillatus</i> , <i>P. urile</i> y <i>P. carbo</i> presentan un estado intermedio. |
| 42 (1): Mandíbula: Lugar de inserción para el M. adductus mandibulae externus superficialis: expresado como una marcada cresta transversal. | <i>P. pelagicus</i> | Es difícil distinguir, ya que se ve muy variable. Similar en <i>P. punctatus</i> y <i>P. brasiliannus</i> . |
| 47 (1): Mandíbula: Lugar de inserción interno del M. adductus mandibulae pseudotemporalis en fosa aditus: presente como una línea distinta. | <i>P. penicillatus</i> | Similar en <i>P. bougainvillii</i> y <i>P. carbo</i> . |
| 48 (1): Mandíbula: Lugar de inserción del M. adductus mandibulae internus pseudotemporalis: fuertemente marcado. | <i>P. gaimardi</i> | Carácter muy variable. Presente en <i>P. pelagicus</i> y <i>P. brasiliannus</i> . |
| 61 (1): Coracoides: Tuberosidad braquial: con una marca muy profunda entre éste y la faceta glenoidea. | <i>P. perspicillatus</i> | Similar en <i>P. pelagicus</i> y <i>P. urile</i> . |
| 65 (1): Húmero: Surco ligamental: parte más lateral excavada en un foso. | <i>P. chaconotus</i> | Se observó mucha variabilidad en la profundidad del surco ligamental. |
| 66 (1): Húmero: Surco ligamental: margen mesial marcado por una cresta fuertemente producida. | <i>P. africanus</i> | Presente también en <i>P. bougainvillii</i> . |
| 69 (1): Húmero: Eje deltoide: con superficie latero distal fuertemente convexa. | <i>P. urile</i> | Se encontró similar al resto de especies. |
| 73 (1): Húmero: Surco bicipital: extremadamente reducido. | <i>P. fuscescens</i> | Se observó mucha variabilidad en la profundidad del surco bicipital. |
| 74 (1): Húmero: Surco capital: la cresta transversal forma una fosa profunda más proximal a la cabeza. | <i>P. melanoleucus</i> | Similar en <i>P. auritus</i> y <i>P. bougainvillii</i> . |
| 75 (1): Húmero: Surco capital: excavado, cerrado por las crestas distal y proximal. | <i>P. auritus</i> | Similar en <i>P. brasiliannus</i> . |
| 76 (1): Húmero: Fosa pneumática: claramente pneumática. | <i>P. campbelli</i> | Carácter muy variable. Se vio pneumática también en <i>P. brasiliannus</i> y <i>P. auritus</i> . |
| 84 (1): Ulna: Cóndilo externo: con una marcada cresta proximal. | <i>P. neglectus</i> | Presente también en <i>P. pelagicus</i> y <i>P. bougainvillii</i> , pero en este último más superficial. |
| 114 (1): Fémur: Lugar de origen o inserción del M. iliotrochanter: la impresión es muy angosta. | <i>P. gaimardi</i> | Siempre es ancha, pero por lo general indistinguible de la impresión para el M. iliacus (Owre 1967:95). |
| 115 (1): Fémur: Lugar de origen e inserción del M. iliotrochanter: la impresión corre en el sentido superior - inferior. | <i>P. capensis</i> | La impresión varía mucho, en algunos casos no se puede diferenciar de la del M. iliacus. En otras no se aprecia. |
| 120 (1): Fémur: Línea intramuscular entre M. flexis perforatus digitalis III y IV: producida en una cresta rugosa. | <i>P. urile</i> | Presente también en <i>P. pelagicus</i> , <i>P. bougainvillii</i> , <i>P. africanus</i> y <i>P. penicillatus</i> . |
| 123 (1): Fémur: Cóndilo externo: prominencia medial en forma de hoja delgada. | <i>P. verrucosus</i> | Se vio en casi todas las especies revisadas. |
| 126 (1): Fémur: Cóndilo externo: superficie externa claramente estrecha. | <i>P. capillatus</i> | Se vio en casi todas las especies revisadas. |
| 132 (1): Tibiotarso: Fuente supratendinal: márgenes mediales reducidos en forma de "reloj de arena". | <i>P. bougainvillii</i> | Similar en <i>P. urile</i> . |

filogenéticamente. Un claro ejemplo, es la gran similitud entre el «guanay» *P. bougainvillii* y el «cormorán de El Cabo» *P. capensis*. Esta semejanza es sólo una convergencia adaptativa y no implica relación filogenética cercana, como manifiesta Siegel-Causey (1988:889). Esto ha sido reconocido tempranamente por Murphy (1936:901) y confirmado en la actualidad con estudios moleculares (Kennedy *et al.* 2000:353).

En conclusión, el análisis realizado en el presente trabajo confirma la importancia que tiene estudiar las variaciones morfológicas dentro de una especie y entre especies de una familia, como ya lo explicara Stucchi (2002, 2003). Asimismo, plantea la necesidad de revisar el mayor número posible de especímenes completos, por cada especie actual, con el fin de obtener patrones de comparación confiables, que sirvan para la identificación de los restos fósiles.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento a los Srs. Rodolfo Salas (Museo de Historia Natural de San Marcos); Bruce MacFadden, Richard Hulbert y David Steadman (Universidad de Florida); Helen James y Storrs Olson (Smithsonian Institution); John Bates, Paul Velazco, José Tello y David Willard (Field Museum of Natural History) y François Pujos (Instituto Francés de Estudios Andinos). A todos ellos, por su importante ayuda en la realización del presente trabajo.

Este trabajo está dedicado a la memoria de nuestro amigo Gregorio Ramírez, en agradecimiento a su gran aporte a la Paleontología de Vertebrados del Perú.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CHANDLER R. M. (1990).- Fossil Birds of the San Diego Formation, Late Pliocene, Blencoe, San Diego County, California. Part II. *En: Recent Advances in the study of Neogene Fossil Birds. Ornithological Monographs* N° 44: 75-161.

CHÁVEZ M. & M. STUCCHI. (2002).- El registro de Pelagornithidae del Pacífico sudeste. *I Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*: 28-29. Santiago de Chile.

CHENEVAL J. (1993).- L'avifaune Mio-Pliocène de la Formation Pisco (Pérou). Etude préliminaire. *Doc. Lab. Géol. Lyon* (125): 85-95.

EMSLIE S. (1995).- A catastrophic death assemblage of a new species of cormorant and other seabirds from the Late Pliocene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(2): 313-330.

EMSLIE S. (1998).- Avian community, climate and sea-level changes in the Plio-Pleistocene of the Florida Peninsula. *Ornithological Monographs* (50): 1-113.

EMSLIE S. & C. GUERRA. (2003).- A new species of penguin (Spheniscidae: *Spheniscus*) and other birds from the late Pliocene of Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 116(2): 308-316.

HOFFSTETTER R. (1970).- Vertebrados Cenozoicos y mamíferos cretácicos del Perú. *Actas del IV Congreso Latinoamericano de Zoología* (2): 971-983.

HOWARD H. (1932).- A new species of cormorant from the Pliocene deposits near Santa Bárbara, California. *The Condor* 34: 118-120.

HOWARD H. (1965).- A new species of cormorant from the Pliocene of Mexico. *Bulletin Society California Academy of Sciences* 64(1): 50-55.

JOHNSGARD P. (1993).- *Cormorants, Darters and Pelicans of the World*. Smithsonian Institution Press. Washington & London. 445 pp.

KENNEDY M., R. D. GRAY & H. G. SPENCER (2000).- The phylogenetic relationships of the shags and cormorants: can sequence data resolve a disagreement between behavior and morphology? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17(3): 345-359.

MAROCCO R. & C. de MUIZON (1988).- Los vertebrados del Neógeno de la costa sur del Perú: Ambiente sedimentario y condiciones de fosilización. *Boletín del Instituto Francés de Estudios Andinos* 17(2): 105-117.

MILLER L. (1929).- A new cormorant from the Miocene of California. *The Condor* 31: 167-172.

MUIZON C. de (1981).- Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Perou). Première partie: deux nouveaux Monachinae (Phocidae: Mammalia) du Pliocène inférieur de Sacaco-Sud. *Editions Recherches sur les Grandes Civilisations. Mémoire* 6, ADPF. Ed., Paris. 160 pp.

MUIZON C. de & T. J. DEVRIES (1985).- Geology and paleontology of the late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau* 74(3): 547-563.

MUIZON C. de, G. MacDONALD R. SALAS & M. URBINA. (2004).- The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and a reassessment of the relationships of the Nothrothere sloths (Mammalia: Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(2): 387-397.

MURPHY R. C. (1925).- *Bird Islands of Perú*. G. P. Putnam's Sons. New York & London. 362 pp.

MURPHY R. C. (1936).- *Oceanic Birds of South America*. The MacMillan Company. The American Museum of Natural History. New York. 2 Vols. 1245 pp.

- ONO K.** (1980).- Comparative osteology of the three species of Japanese cormorants of the genus *Phalacrocorax* (Aves, Pelecaniformes). *Bulletin of the National Science Museum. Series C (Geology)*, 6(4): 129-151.
- OWRE. O.** (1967).- Adaptations for locomotion and feeding in the Anhinga and the double-crested Cormorant. *Ornithological Monographs* (6): 1-138.
- PARKER T.A., S.A. PARKER & M.A. PLENGE** (1982).- *An annotated checklist of Peruvian Birds*. Buteo Books. Vermillion, South Dakota. 195 pp.
- SIEGEL-CAUSEY D.** (1988).- Phylogeny of the Phalacrocoracidae. *Condor* 90(4): 885-905.
- STUCCHI M.** (2002).- Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves: Spheniscidae) de la Formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 94: 19-26.
- STUCCHI M.** (2003).- Los piqueros (Aves: Sulidae) de la Formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 95: 75-91.
- STUCCHI M., M. URBINA & A. GIRALDO** (2003).- Una nueva especie de Spheniscidae del Mioceno tardío de la Formación Pisco. *Boletín del Instituto Francés de Estudios Andinos* 32(2): 361-375.
- STUCCHI M. & M. URBINA** (2004).- *Ramphastosula* (Aves: Sulidae): A new avian genus from the early Pliocene of the Pisco Formation, Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(4): 974-978.
- STUCCHI M. & S. EMSLIE** (2005).- A new Condor (Ciconiiformes, Vulturidae) from the late Miocene / early Pliocene Pisco Formation, Peru. *The Condor* 107(1):107-113.
- TETS G. F. van** (1976).- Australasia and the origin of the shags and cormorants, Phalacrocoracidae. *Proceedings of the International Ornithological Congress* :121-124.
- WALSH S. & J. HUME** (2001).- A new neogene marine avian assemblage from north-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(3): 484-491
- WARHEIT K.** (1992).- A review of the fossil seabirds from the Tertiary of the North Pacific: plate tectonics, paleoenography and faunal change. *Paleobiology* 18(4): 401-424.
- WARHEIT K.** (2002).- The seabird fossil record and the role of paleontology in understanding seabird community structure. *En: Biology of Marine Birds*. E.A. Schreiber & J. Burger Eds. CRC Marine Biology Series. CRC Press LLC. Pp 17-56