

ANÁLISIS COMPARATIVO DE LOS RESTOS DE AVES MARINAS FÓSILES DE LA FORMACIÓN PISCO (MIOCENO-PLIOCENO), PERÚ: UNA APROXIMACIÓN TAFONÓMICA

Comparative analysis of seabirds' fossil remains from Pisco Formation (Mio-Pliocene), Peru: a taphonomic approximation

MARCELO STUCCHI

Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad (AICB). Lima, Perú.

Correspondencia: aicb.peru@gmail.com

RESUMEN.- Cuantificamos el número de restos óseos desarticulados de tres familias de aves marinas, Spheniscidae (pingüinos), Sulidae (piqueros) y Phalacrocoracidae (cormoranes), preservados tanto en el registro fósil como en ambientes costeros actuales. Los fósiles provienen de todos los niveles y localidades de la Formación Pisco, una secuencia sedimentaria marina del Mioceno y Plioceno que aflora en la costa centro-sur de Perú. Estos fueron comparados con los fósiles de la Formación Bahía Inglesa (Chile). La información del material actual se basa en artículos publicados sobre restos del sur de Perú y Patagonia argentina. Encontramos que en las tres familias hay una relativa concordancia en la frecuencia con que se preservan determinadas piezas esqueléticas entre fósiles y actuales, siendo los porcentajes muy similares en el caso de Sulidae. En Spheniscidae, los huesos más representados son los de ambas extremidades, mientras que en Sulidae y Phalacrocoracidae son los de la extremidad anterior. En esta última familia existe una marcada diferencia entre los datos fósiles y actuales respecto a los porcentajes de la extremidad posterior y cinturas. Finalmente, discutimos las posibles causas de esto y describimos el proceso post-mortem de las aves en la costa peruana.

PALABRAS CLAVE.- aves marinas, fósil, Phalacrocoracidae, Spheniscidae, Sulidae, tafonomía.

ABSTRACT.- Bone remains of three seabird families were quantified: Spheniscidae (penguins), Sulidae (boobies and gannets) and Phalacrocoracidae (cormorants), including fossil and current material. Fossil specimens came from all levels and localities of the Pisco Formation, a marine sedimentary sequence of Miocene and Pliocene age, present in outcrops in the south-central coast of Peru. These were compared with the fossils of Bahía Inglesa Formation (Chile). The information regarding extant assemblages is based on published data from southern Peru and the Argentine Patagonia. In all three families, general similarities between fossil and current specimens on the frequency of different skeletal elements were found, being very similar in the case of Sulidae. For Spheniscidae, the best represented bones were those of both hind and fore limbs, whereas in Sulidae and Phalacrocoracidae, the forelimbs were the best represented. In the latter family, there was a notorious difference in the percentages of hind limb and girdle elements recovered between current and fossil specimens. Possible reasons for this are discussed, as well as the post-mortem process that affects seabirds on the Peruvian coast.

KEYWORDS.- fossil, Phalacrocoracidae, seabirds, Spheniscidae, Sulidae, Taphonomy.

Manuscrito recibido el 23 de marzo de 2017, aceptado el 06 de julio de 2017.

INTRODUCCIÓN

La Formación Pisco es una secuencia de sedimentos marinos del Mioceno y Plioceno (14–3 millones de años atrás), que afloran en la costa centro-sur de Perú. De esta formación se han exhumado restos de moluscos, peces,

reptiles, mamíferos y aves (DeMuizon & DeVries 1985, Marocco & DeMuizon 1988) (Fig. 1). Entre las aves se han identificado 34 especies, de las cuales 13, además de cinco géneros, son nuevos (Stucchi 2010, Stucchi *et al.* 2015, 2016). Los restos óseos de las aves se encuentran

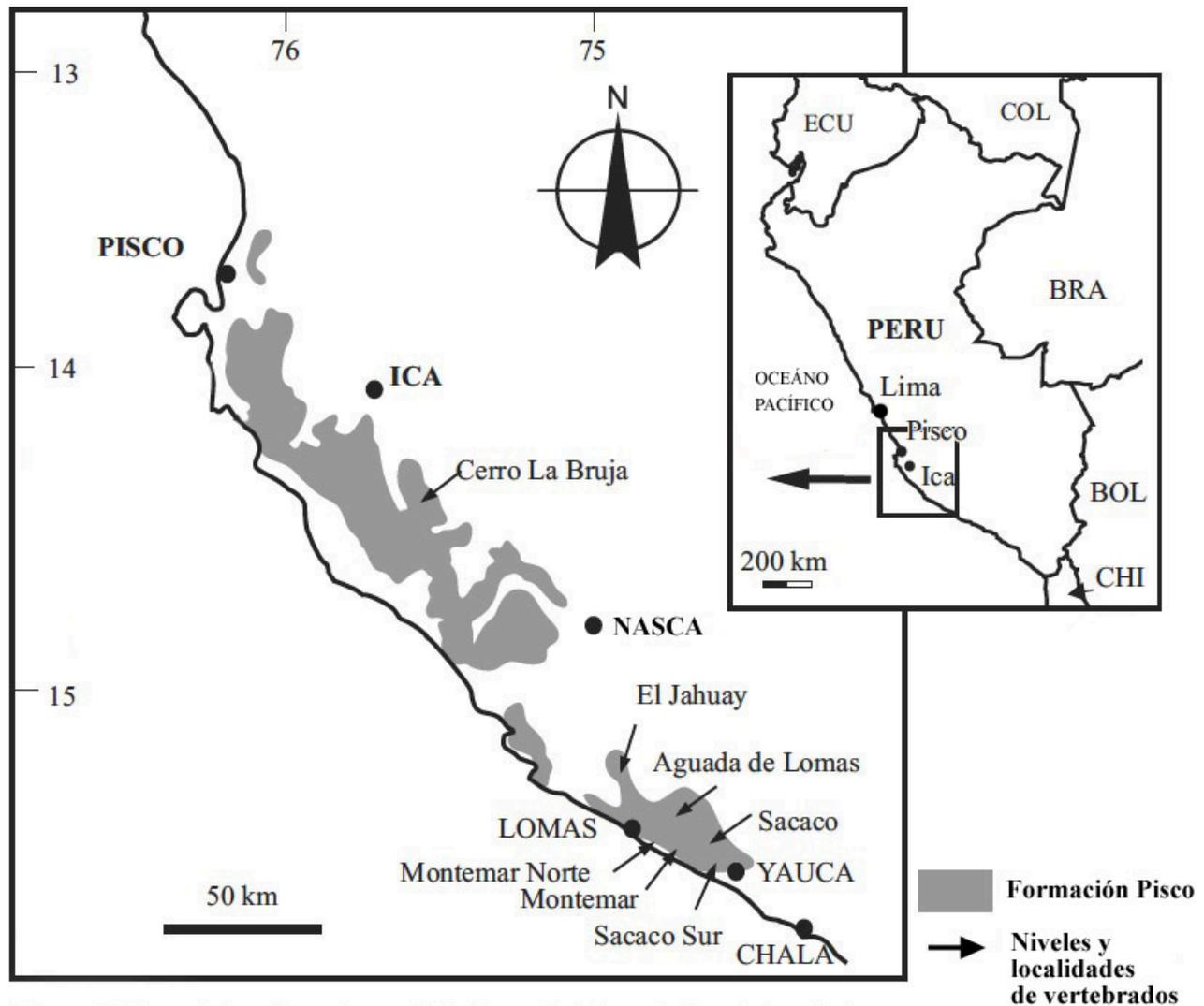


Figura 1. Afloramientos de la Formación Pisco, indicando los niveles y localidades de donde proceden los restos de aves.

en todos los niveles de vertebrados sugeridos por DeMuizon y DeVries (1985), y en localidades encontradas posteriormente (Stucchi 2007, 2010). Si bien Marocco y DeMuizon (1988) describen diferentes tipos de ambientes para los niveles originales, en este trabajo consideramos la Formación Pisco como un todo, debido a que se ha incluido estos niveles junto con las localidades descubiertas posteriormente, las cuales aún no cuentan con un análisis ambiental. La mayoría de estos restos consisten en huesos disgregados, con algunos pocos articulados y escasos esqueletos completos. En el conjunto total, las familias más representadas son Spheniscidae (pingüinos), Sulidae (piqueros) y Phalacrocoracidae (cormoranes).

El objetivo de este estudio es cuantificar los restos óseos disponibles (diferentes partes esqueléticas) de estas tres familias en la Formación Pisco, calcular su com-

posición sobre el total, y comparar los resultados con datos de estas mismas familias en las otras localidades fosilíferas y actuales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los fósiles estudiados fueron colectados de la Formación Pisco y están depositados en el Museo de Historia Natural “Javier Prado”, Departamento de Paleontología de Vertebrados (MUSM), Lima, Perú, y consisten en: Spheniscidae (*Spheniscus urbinai*, *S. megaramphus*, *S. muizoni* y tres especies no descritas del mismo género, ver detalles en Stucchi 2007, Acosta-Hospitaleche *et al.* 2011): MUSM 170, 175, 224, 362–365, 401–405, 514–539, 663, 713–769, 771–803, 805–881, 1047–1257, 1593–1595, 1828–1830, 2083, 2084, 2087 y 2424. Suli-

dae (*Sula magna*, *S. sulita*, *S. aff. variegata*, *S. figueroae*, *S. brandi*, *Ramphastosula ramirezi*, *R. aguirrei*, *Morus peruvianus* y al menos una especie innominada del género *Sula*): MUSM 176–203, 208, 211, 212, 214–222, 229–254, 259, 264, 266–268, 270–344, 361, 366–400, 406, 410, 411, 418–422, 425, 426, 665, 1029, 1420, 1422, 1485, 1626–1630, 1633–1636, 1643, 1648, 2041–2043, 2086, 2497, 2501 y 2502. Phalacrocoracidae (*Phalacrocorax aff. bougainvillii* y una especie innominada del mismo género): MUSM 547–562, 581, 582, 584, 585, 1028, 1421, 1459–1463, 1632 y 2009. Este material corresponde a toda la Formación Pisco. Sólo consideramos huesos disgregados; en ningún caso esqueletos completos, pues el interés del trabajo se centra en determinar qué elementos óseos son los que subsisten en el tiempo como elementos desarticulados. Para la discusión, los resultados encontrados en la Formación Pisco comparamos con los obtenidos en otros yacimientos fósiles y actuales. Información de los fósiles de la Formación Bahía Inglesa (Chile) (de edad equivalente a Pisco) proviene de Chávez–Hoffmeister (2010). La información actual de Spheniscidae (*Spheniscus* sp. y *Aptenodytes* sp.) proviene de la Patagonia argentina (Cruz 2006) y de Sulidae (piquero común o peruano *Sula variegata*) y Phalacrocoracidae (guanay *Phalacrocorax bougainvillii*) provienen del sur de Perú (Stucchi & Figueroa 2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Spheniscidae

Los pingüinos constituyen la familia de aves con mayor representación en la Formación Pisco (62% del

total de los huesos exhumados). Esto también ocurre en la Formación Bahía Inglesa, donde representan más del 85% (Chávez–Hoffmeister 2010). Encontramos que la proporción de las partes esqueléticas fósiles de Spheniscidae de la Formación Pisco guardan similitud con la encontrada por Chávez–Hoffmeister (2010) en la Formación Bahía Inglesa (*S. urbinai*, *S. megaramphus* y *Spheniscus* sp.), y Cruz (2006) (*Spheniscus* sp. y *Aptenodytes* sp.) en Patagonia, donde las extremidades, tanto anteriores como posteriores, son los elementos más representados (Tabla 1). La diferencia más destacada entre estos casos es la mayor presencia de elementos de cintura escapular en los actuales y escasa presencia de cinturas pélvicas en la Formación Bahía Inglesa. Los demás valores son similares. Resultados comparables encontró Emslie (1995a) en colonias abandonadas de pingüinos del género *Pygoscelis* en la Antártida, donde predominan las extremidades y cintura escapular. En la Formación Pisco casi todo el material óseo referido en este estudio pertenece a *S. urbinai*. *S. megaramphus* presentó siete cráneos, y el resto de las especies sólo tuvo un elemento óseo, el tarsometatarso.

Sulidae

En esta familia se aprecia una marcada similitud entre los porcentajes de las partes esqueléticas actuales (sólo de piquero común o peruano) y fósiles (ocho especies descritas y una innominada) (Tabla 1). En la Formación Pisco encontramos las siguientes especies: *Sula aff. variegata*, representado por nueve elementos óseos: un cráneo, extremidades anteriores y cintura escapular; *Sula sulita*, representada por cinco elementos óseos, todos pertenecientes a la extremidad anterior y cintura escapular; *S. magna*, rep-

Tabla 1. Porcentaje (y número muestral) de elementos óseos aislados encontrados en tres familias de aves en la Formación Pisco y en la actualidad. ¹Cruz (2006). ²Este trabajo. ³Chávez–Hoffmeister (2010). ⁴Stucchi & Figueroa (2011). Esqueleto axial incluye: cráneo, mandíbula, vértebras, costillas y esternón; cintura escapular: escápula, coracoides y fúrcula; extremidad anterior: húmero, radio, ulna, carpometacarpo y falanges; cintura pélvica: pelvis y sinsacro; extremidad posterior: fémur, tibiotarso, fíbula, rótula, tarsometatarso y falanges (Cruz 2006).

Elemento óseo	Spheniscidae actual ¹	Spheniscidae Fm. Pisco ²	Spheniscidae Fm. Bahía Inglesa ³	Sulidae actual ⁴	Sulidae Fm. Pisco ²	Phalacrocoracidae actual ⁴	Phalacrocoracidae Fm. Pisco ²
Esqueleto axial	9,3	10,3	13,0	19,4	16,5	5,1	6,3
Cintura escapular	17,0	6,6	10,4	19,4	22,3	23,1	9,4
Extremidad anterior	32,2	31,4	33,0	48,4	48,7	48,7	50,0
Cintura pélvica	6,5	8,8	2,6	3,2	3,1	10,3	0
Extremidad posterior	35,0	42,9	41,0	9,7	9,4	12,8	34,3
Total	100	100 (487)	100 (194)	100 (62)	100 (224)	100 (39)	100 (32)

resentada por 26 elementos óseos, todos pertenecientes a la extremidad anterior y cintura escapular (Stucchi 2003); *S. figueroae*, son dos especímenes que cuentan, uno con cráneo, carpometacarpo y cintura pélvica, y el otro con elementos de la extremidad anterior, posterior, esqueleto axial y cintura escapular; *S. brandi*, es un espécimen con cráneo parcial; *Morus peruvianus*, representado por un único elemento óseo, un ala; *Ramphastosula*, tanto *R. ramirezi* como *R. aguirrei* sólo cuentan con cráneos (Stucchi *et al.* 2016).

Phalacrocoracidae

Esta familia es la que menor relación muestra entre los restos actuales (solo de guanay) y fósiles (dos especies) (Tabla 1). Sin embargo, el alto porcentaje de la extremidad posterior es comparable con lo encontrado por Cruz (2009) en una colonia de cormoranes imperiales (*Phalacrocorax atriceps*) en Isla Deseada (Argentina). Emslie (1995b) encontró en un yacimiento pliocénico de Florida (EE.UU.) una gran acumulación de restos del cormorán extinto *P. flyawi*, en donde el 70,8% de estos correspondieron a extremidades anteriores y cintura escapular. En la Formación Pisco se conocen dos especies de cormoranes: *P. aff. bougainvillii*, presente sólo por un espécimen, que incluye extremidades y esqueleto axial, y *P. sp.* que incluyen a los demás especímenes de la muestra, cuyos restos constan de huesos de la extremidad anterior, posterior y cintura escapular (ver detalles en Urbina & Stucchi 2005a).

Factores que determinan la composición porcentual de la muestra

En relación a las coincidentes proporciones sobre el total de los huesos encontrados, existen varias razones para explicar dicha composición. Higgins (1999) sugirió que la tafonomía de los restos de aves depende de varios factores, tales como la presencia de médula, que afecta la densidad del hueso, y por ende su potencial de preservación, el espesor de la pared del hueso y el grado de pneumaticidad (densidad del hueso). Sin embargo, Bovy (2002) revisó cada una de las hipótesis planteadas anteriormente por investigadores del tema (*i.e.*, culturales, comportamiento de las aves, carroña, sesgo analítico y densidad de los huesos) y determinó que, en las localidades arqueológicas estudiadas, la densidad ósea no es la razón más probable que explique este patrón, por lo que la intervención antrópica no puede ser descartada como una causa. Por su parte, Cruz (2007, 2009) sostuvo que debido a que los pingüinos y los cormoranes poseen huesos gruesos y casi sin pneumaticidad en sus patas, estos suelen ser muy resistentes a los procesos erosivos del viento y el agua, y al choque con otros elementos duros, como piedras, conchas u otros huesos. Esto permite que sean más abundantes que los de otras

aves. Asimismo, sugirió que en el caso de los cormoranes, la falta de depredadores (quienes por lo general prefieren el esqueleto axial y las extremidades posteriores, dejando intactas las alas) podrían ser una causal (Cruz 2009); sería esperable que este factor también afecte a los piqueros.

Adicionalmente, Stucchi y Figueroa (2011) plantearon que la mayor permanencia de los huesos del ala y cintura escapular se debe a una acción mecánica: huesos más largos y grandes tienen más opciones de mantenerse en el tiempo. Es decir, dado que los huesos son más grandes, es más probable que puedan mantenerse completos o al menos las partes más grandes de los mismos, y no sean totalmente destruidos antes de su enterramiento. Por ejemplo, en el caso del pelícano común o peruano *Pelecanus thagus* que, en comparación con las demás especies de aves marinas, presenta huesos bastante más grandes, se puede encontrar una mayor cantidad de huesos pequeños, como vértebras o falanges, que en las otras especies (ver Tabla 3 de Stucchi & Figueroa 2011).

El proceso *post-mortem* en las playas de Perú

Los restos más comúnmente encontrados en las playas desérticas del litoral peruano en la actualidad, excluyendo los lugares de anidación, pertenecen a las llamadas “aves guaneras”: guanay, piquero común o peruano y pelícano común o peruano, además de la fardela o pardela gris (*Ardenna grisea*). Estos pueden derivar tanto de sus muertes naturales, como de eventos de mortandad súbita de gran parte de sus poblaciones (*i.e.*, El Niño, marea roja, etc.), en cuyo caso se encuentran grandes acumulaciones de alguna de estas especies (Koepcke & Koepcke 1952, Jordán 1964, Tovar & Cabrera 1985, Fuentes & Antonietti 1989, Stucchi & Figueroa 2011). Este tipo de eventos catastróficos también ha sido observado a nivel paleontológico (Emslie 1995a) y arqueológico (deFrance 2005).

El cadáver de un ave puede llegar a una playa al morir directamente sobre esta o ser arrastrado por el oleaje al morir en el mar. Si la playa es de arena, los cadáveres se pueden hundir rápidamente por acción de las olas, el viento o de los cangrejos (como el carretero *Ocypode gaudichaudii*) al alimentarse de los mismos (Koepcke & Koepcke 1952). Por el contrario, si el cadáver llega a una playa de cantos rodados o roca madre, el accionar de las olas termina por desmembrarlo y disgregar sus partes. Sin embargo, antes de que lo expuesto suceda, pueden intervenir grandes carroñeros, desarticulando el cadáver sobre todo separando el área pectoral, alas y cabeza de la cintura pélvica y patas, al romper la columna. En Perú participan de este proceso la gaviota dominicana (*Larus dominicanus*), gaviota peruana (*L. belcheri*), jote o gallinazo de cabeza colorada (*Cathartes aura*) y anteriormente se observaba al cóndor (*Vultur gryphus*) y al carancho común o caracara (*Caracara cheriway*) (Koepcke & Koepcke 1952), actual-

mente muy raros. Estas aves prefieren el consumo de las “partes blandas” (órganos internos) a la musculatura.

Una razón de muerte directa de las aves marinas son los depredadores aéreos, como los halcones peregrinos (*Falco peregrinus*), aguiluchos comunes (*Geranoetus polyosoma*) y águilas (*G. melanoleucus*), los cuales son relativamente comunes en la costa peruana (Vogt 1942, Stucchi & Figueroa 2010, Solís & Valqui 2014). Además, se ha observado el ataque del pequén o lechuza (*Athene cunicularia*) sobre una población del gaviotín real (*Thalasseus maximus*) y gaviotín chico o peruano (*Sternula lorata*), en los alrededores de Punta Salinas, cerca de Huacho (Perú) (Stucchi, observación personal febrero 2017). Al depredar, estas aves pueden dejar los cadáveres disgregados. En todos estos casos, el atacante consume primero los músculos pectorales, de la cintura escapular y de los húmeros, encontrándose por ello, si el ave es grande, el cadáver casi completo con el pecho abierto. Si es mediana, se encuentran las alas unidas entre sí con la cintura escapular, pero separadas del resto del cuerpo, y con las plumas secundarias y primarias *in situ*. En el caso de presas pequeñas puede destrozarlas por completo (ver figuras en Stucchi & Figueroa 2010, Kholil 2014, Solís & Valqui 2014).

Depredadores acuáticos, como lobos marinos (*Arctocephalus pusillus*, *Otaria byronia*), orcas (*Orcinus orca*), tiburones (*Carcharodon carcharias*, *Galeocerdo cuvier*) y peces óseos (*Seriola lalandi*, *Polyprion oxygeneios*, *Pragus auratus*, *Gadus macrocephalus*), son conocidos en otras partes del mundo por cazar pingüinos (*S. demersus*), albatroses (*Phoebastria nigripes*), pardelas (*Puffinus assimilis kermadecensis*), petreles (*Pterodroma neglecta*), yuncos subantárticos (*Pelecyanoides urinatrix*), cormoranes (*Phalacrocorax* spp.), piqueros (*Morus capensis*), gaviotas (*Larus dominicanus*) y otras aves marinas (Vaz Ferreira 1979, Johnson *et al.* 2006, Duffy & Taylor 2015, Ulman *et al.* 2015). En Perú, Coker (1907) describió el ataque de un lobo marino (presumiblemente *O. byronia*) a un pelicano, mostrando una foto de los restos de este último. J. Figueroa (comunicación personal 2017) observó un lobo marino macho adulto, de esta misma especie, atacar a un pelicano en Ilo, Moquegua (Perú) y M. Roca (comunicación personal 2017) observó machos sub-adultos de estos lobos, atacar a pingüinos y pelicanos en Punta San Juan, Ica (Perú). De estos últimos, se alimentaron de sus músculos pectorales.

Finalmente, depredadores terrestres, como zorros (*Lycalopex griseus* o *L. sechurae*) (Koepcke & Koepcke 1952) son muy raros en la actualidad, en cambio, los perros (*Canis familiaris*) son cada vez más abundantes (Figueroa & Stucchi 2016). Además, los gatos (*Felis catus*) y las ratas (*Rattus* sp.) también atacan a las aves (Vogt 1942, Koep-

cke & Koepcke 1952, Stucchi & Figueroa 2006, Figueroa 2013). En ningún caso hay una descripción de los restos de las aves que dejan los mamíferos depredadores.

Las partes desmembradas de los cadáveres también pueden ser disgregadas por otras razones, como por la gaviota dominicana, que utiliza huesos como material para confeccionar sus nidos. Esto lo observamos en Punta Coles, sur de Perú (Stucchi & Figueroa 2011), las islas Lobos de Afuera, norte de Perú (Figueroa 2010) y en isla Deseada, Patagonia argentina (Cruz 2009). Asimismo, hemos observado que los jotes o gallinazos de cabeza colorada llevan restos a zonas alejadas de la orilla para comerlos. Hemos visto huesos sueltos de varias especies de ave (sobre todo de guanay, pingüino de Humboldt y piquero común o peruano) concentrados cerca de sus lugares de anidación, en los alrededores de Punta Lomas, Arequipa, Perú (Stucchi, observación personal marzo 2016).

Consideraciones paleontológicas

En la Formación Pisco los únicos carroñeros encontrados han sido los cóndores (*Perugyps diazi*) y (*Kuntur cardenasi*) (Stucchi *et al.* 2015); además de una cigüeña, que también podría desempeñarse como carroñera (Urbina & Stucchi 2005b). Hasta el momento no se conocen restos de gaviotas, jotes o gallinazos ni otras especies que cumplieran con esta función, ni de depredadores. Sin embargo, existe un resto de un tiuque o caracara (*Milvago* sp.) procedente de la Cuenca del Tiburón, un yacimiento marino pliocénico de la costa norte de Chile (Emslie & Guerra Correa 2003). Dada las similitudes entre la fauna marina fósil del norte de Chile y el sur de Perú (Chávez-Hoffmeister *et al.* 2014), es posible que esta especie también se encontrara en esta última región, al menos desde el Plioceno. Depredadores ocasionales de aves también pudieron ser los lobos marinos, de los cuales se ha descrito una especie, *Hydrarctos lomasiensis*, proveniente del Plioceno de la Formación Pisco (DeMuizon 1978, Berta & Deméré 1986); así como tiburones y algunos cetáceos grandes, muy abundantes en ambas formaciones geológicas. Sin embargo, hasta el momento, no hay ninguna evidencia paleontológica de depredación de aves por parte de estos grupos.

AGRADECIMIENTOS.- Agradezco a mis padres Ana María Portocarrero y Santiago Stucchi, por su apoyo brindado en estos años de trabajo paleontológico. A Mario Urbina y Rodolfo Salas por el trabajo de campo conjunto y su permiso para estudiar los fósiles de la Formación Pisco, depositados en el MUSM. A Judith Figueroa por el trabajo en campo conjunto y la revisión del texto y sus comentarios. A Luciano Stucchi por su interés en el

artículo y apoyo para su publicación. A Milena Roca por compartir sus observaciones. A Daniel González-Acuña, Martín Chávez, Jaime Jiménez y los dos revisores anónimos, por sus acertados comentarios y sugerencias. Deseo dedicar este trabajo a la memoria de Edward Soldaat, quien en su momento me ayudó en la identificación de especies, discutimos varias ideas y me obsequió material de comparación. Gracias Edward por tu apoyo y el conocimiento compartido (www.shearwater.nl).

LITERATURA CITADA

- ACOSTA-HOSPITALECHE, C., A. ALTAMIRANO-SIERRA & M. STUCCHI. 2011. Variaciones morfológicas de los tarsometatarsos de pingüinos (Aves, Sphenisciformes) en la secuencia estratigráfica de la formación Pisco (Mio-Plioceno marino del Perú). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 28: 290–300.
- BERTA, A. & T.A. DEMÉRÉ. 1986. *Callorhinus gilmorei* n. sp., (Carnivora: Otariidae) from the San Diego Formation (Blancan) and its implications for otariid phylogeny. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 21: 111–126.
- BOVY, K. 2002. Differential avian skeletal part distribution: explaining the abundance of wings. *Journal of Archaeological Sciences* 29: 965–978.
- CHÁVEZ-HOFFMEISTER, M. 2010. Propiedades tafonómicas de la ornitofauna del Miembro Bonebed de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Superior), Atacama, Chile. Pp. 79–88, in Calvo, J., J. Porfiri, B. González Riga & D. Dos Santos (eds.). *Paleontología y dinosaurios de América Latina*. Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo. Argentina.
- CHÁVEZ-HOFFMEISTER, M., J.D. CARRILLO BRICEÑO & S. NIELSEN. 2014. The evolution of seabirds in the Humboldt Current: new clues from the Pliocene of central Chile. *Plos One* 9: e90043.
- COKER, R. 1907. La caza de lobos y pesca de ballenas y bufeos en el Perú. *Boletín del Ministerio de Fomento* 5: 64–95.
- CRUZ, I. 2005. La representación de partes esqueléticas de aves. Patrones naturales e interpretación arqueológica. *Archaeofauna* 14: 69–81.
- CRUZ, I. 2006. Los restos de pingüinos (Spheniscidae) de los sitios de Cabo Blanco (Santa Cruz, Patagonia Argentina). Análisis tafonómico y perspectivas arqueológicas. *Intersecciones en Antropología* 7: 15–26.
- CRUZ, I. 2007. Avian taphonomy: observations at two Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) breeding colonies and their implications for the fossil record. *Journal of Archaeological Sciences* 34: 1252–1261.
- CRUZ, I. 2009. Tafonomía de huesos de cormoranes en la costa Patagónica. Primeros resultados. Pp. 729–741, in Salemme M.C., F. Santiago, M. Álvarez, E. Piana, M. Vázquez & M. E. Mansur (eds.). *Arqueología de la Patagonia: una mirada desde el último confin*. Ushuaia, Argentina.
- DeFRANCE, S.D. 2005. Late Pleistocene marine birds from southern Peru: distinguishing human capture from El Niño-induced windfall. *Journal of Archaeological Sciences* 32: 1131–1146.
- DeMUIZON, C. 1978. *Arctocephalus (Hydrarctos) lomasiensis*, subgen. nov. et nov. sp. un nouvel Otariidae du Mio-Pliocene de Sacaco (Perou). *Boletín del Instituto Francés de Estudios Andinos* 7: 169–189.
- DeMUIZON, C. & T.J. DeVRIES 1985. Geology and paleontology of the late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau* 74: 547–563.
- DUFFY, C.A.J. & G.A. TAYLOR. 2015. Predation on seabirds by large teleost fishes in northern New Zealand. *Bulletin of the Auckland Museum* 20: 497–500.
- EMSLIE, S.D. 1995a. Age and taphonomy of abandoned penguin rookeries in the Antarctic Peninsula region. *Polar Research* 31: 409–418.
- EMSLIE, S.D. 1995b. A catastrophic dead assemblage of new species of cormorant and other seabirds from the late Pliocene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 313–330.
- EMSLIE, S.D. & C. GUERRA CORREA. 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: 308–316.
- ERICSON, P.G.P. 1987. Interpretations of archaeological birds remains: a taphonomic approach. *Journal of Archaeological Sciences* 14: 65–75.
- FIGUEROA, J. 2010. Aspectos de la biología reproductiva de la gaviota dominicana *Larus dominicanus* (Charadriiformes, Laridae) en tres islas del norte del Perú. *The Biologist* 8: 189–211.
- FIGUEROA, J. 2013. Las aves de la isla Lobos de Tierra, Perú: revisión bibliográfica y nuevos registros (1684–2011). *Revista Brasileira de Ornitología* 21: 58–74.
- FIGUEROA, J. & M. STUCCHI. 2016. Biología reproductiva del ostrero americano (*Haematopus palliatus pitanay*) en el Perú. *Revista Chilena de Ornitología* 22: 171–183.
- FUENTES, H. & E. ANTONIETTI. 1989. Efectos del Fenómeno El Niño en las aves marinas del litoral peruano. *Boletín ERFEN (Perú)* 29: 19–26.
- HIGGINS, J. 1999. Túnel: A case study of avian zooarchaeology and taphonomy. *Journal of Archaeological Sciences* 26: 1449–1457.
- JOHNSON, R.L., A. VENTER, M.N. BESTER & W.H. OOSTHUIZEN. 2006. Seabird predation by white shark, *Carcharodon carcharias*, and Cape fur seal, *Arctocephalus pusillus pusillus*, at Dyer Island. *South African Journal of Wildlife Research* 36: 23–32.
- JORDÁN, R. 1964. Las emigraciones y mortandad de las aves en el invierno y otoño de 1963. *Informe del Instituto de Investi-*

- gación de Recursos Marinos (Perú) 27: 1–44.
- KHOLIL, I. 2014. Predation of Java plover *Charadrius javanicus* by peregrine falcon *Falco peregrinus* in Pantain Trisik, Yogyakarta, Java, Indonesia. *Stilt* 64: 36–37.
- KOEPCKE, H.W. & M. KOEPCKE. 1952. Sobre el proceso de transformación de la materia orgánica en las playas arenosas marinas del Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural Javier Prado* (Perú) 8: 1–25.
- MAROCO, 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: 105–117.
- SOLÍS, J. & J. VALQUI. 2014. Registro de un aguilucho de pecho negro (*Geranoaetus melanoleucus*) alimentándose de un zarcillo (*Larosterna inca*) en la costa central del Perú. *Boletín de la Unión de Ornitólogos del Perú* 9: 45–48.
- STUCCHI, M. 2003. Los piqueros (Aves: Sulidae) de la formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 95: 75–91.
- STUCCHI, M. 2007. Los pingüinos fósiles de la formación Pisco (Neógeno), Perú. Pp. 367–373, in DÍAZ-MARTÍNEZ, E. & I. RÁBANO (eds.), *4^o European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America*. Cuadernos del Museo Geominero 8. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- STUCCHI, M. 2010. Alcances sobre la metodología de estudio en paleontología de vertebrados. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 104: 33–40.
- STUCCHI, M., S.D. EMSLIE, R. VARAS-MALCA & M. URBINA-SCHMITT. 2015. A new late Miocene condor (Aves, Cathartidae) from Peru and the origin of South American condors. *Journal of Vertebrate Paleontology* DOI: 10.1080/02724634.2015.972507.
- STUCCHI, M. & J. FIGUEROA. 2006. La avifauna de las islas Lobos de Afuera y algunos alcances sobre su biodiversidad. *Asociación Ucumari. Reporte de Investigación (Perú) N°2*: 1–88.
- STUCCHI, M. & J. FIGUEROA. 2010. Ataque del halcón peregrino (*Falco peregrinus*) a gaviotas *Leucophaeus modestus*, *Larus belcheri* y *L. dominicanus*. *Boletín de la Unión de Ornitólogos del Perú* 5: 12–13.
- STUCCHI, M. & J. FIGUEROA. 2011. Restos de aves en 3 ambientes de orilla marina del sur del Perú. *Boletín de la Unión de Ornitólogos del Perú* 6: 28–37.
- STUCCHI, M., R. VARAS-MALCA & M. URBINA-SCHMITT. 2016. New Miocene sulids (Aves: Sulidae) from Peru and considerations on their Neogene fossil record in the eastern Pacific Ocean. *Acta Paleontologica Polonica* 61: 417–427.
- TOVAR, H. & D. CABRERA. 1985. Las aves guaneras y el fenómeno “El Niño”. Pp. 181–186, in ARNTZ, W., A. LANDA & J. TARAZONA (eds). “*El Niño*” *Su Impacto en la Fauna Marina*. Boletín del Instituto del Mar del Perú – Volumen Extraordinario.
- ULMAN, S.E.G., T. HOLLMEN, R. BREWER & A.H. BEAUDREAU. 2015. Predation on seabirds by pacific cod *Gadus macrocephalus* near the Aleutian Islands, Alaska. *Marine Ornithology* 43: 231–233.
- URBINA, M. & M. STUCCHI. 2005a. Los cormoranes (Aves: Phalacrocoracidae) de la Formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 99: 41–49.
- URBINA, M. & M. STUCCHI. 2005b. Evidence of a fossil stork (Ciconiidae) from the late Miocene of the Pisco Formation, Peru. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 100: 63–66.
- VAZ FERRIERA, R. 1979. South American sea lion. Pp. 9–12, in *Mammals in the seas. Vol. II, Pinniped species summaries and report on sirenians*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.
- VOGT, W. 1942. Aves Guaneras. *Boletín de la Compañía Administradora del Guano* (Perú) 18: 1–132.