

**ORIGINAL ARTICLE / ARTÍCULO ORIGINAL****THE SKULL OF THE PERUVIAN BOOBY *SULA VARIEGATA* (AVES, SULIDAE)****EL CRÁNEO DEL PIQUERO PERUANO *SULA VARIEGATA* (AVES, SULIDAE)**

Marcelo Stucchi

Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad - AICB
aicb.peru@gmail.com

The Biologist (Lima), 2013, 11(1), jan-jun: 15-32.

ABSTRACT

This paper describes the morphology of the skull of the Peruvian booby *Sula variegata* (Tschudi, 1845), considering its ontogeny, and compared with other species of the family Sulidae and, similarly, with other families of the traditional order Pelecaniformes: Phalacrocoracidae, Anhingidae, Fregatidae, Phaethonidae and Pelecanidae. In the comparisons could be found characteristics which the Peruvian booby shares with other members of Sulidae, and others that, taken together, distinguish it from other species of the genus *Sula*. Among the former are: (1) during ontogenetic development, they change the proportions between the rostrum and the braincase, stretching the first and reducing the height of the second. (2) The skulls have a nasal opening in their early stages of development, which is completely closed with the growth of the bird. The respiratory function moves to a space that is below the pre-orbital fenestra and the jugal, which is protected by ranfoteca. (3) Adult individuals present a trabecular space in the inner part of the upper jaw and frontals that confers resistance to the skull. All these features allow the Sulidae to prevent the rupture or buckling of the skull under the force of the impact of the plunge. In the second case there are: (1) cranial roof slightly vaulted over the orbits; (2) Sagittal crest generally narrow, although wide in some individuals; (3) Short temporal region; (4) Straight proximal rostrum in front of the naso-frontal suture.

Keywords: morphometrics, osteology, Peru, Peruvian booby, skull.**RESUMEN**

El presente artículo describe la morfología del cráneo del piquero peruano *Sula variegata* (Tschudi, 1845), considerando su desarrollo ontogénico, y en comparación con otras especies de la familia Sulidae y, de forma complementaria, con otras familias del tradicional orden Pelecaniformes: Phalacrocoracidae, Anhingidae, Fregatidae, Phaethonidae y Pelecanidae. En las comparaciones realizadas se pudieron encontrar características que comparte el piquero peruano con los demás miembros de la familia Sulidae, y otras que, en su conjunto, lo diferencian de las demás especies del género *Sula*. Entre las primeras se tienen: (1) durante el desarrollo ontogénico cambian las proporciones entre el rostrum y la caja craneana, alargándose el primero y reduciéndose la altura del segundo con respecto a este. (2) Los cráneos presentan una abertura nasal en sus estadios iniciales de desarrollo, que se cierra completamente con el crecimiento del ave. La función respiratoria se desplaza hacia un espacio que se encuentra debajo de la fenestra

pre-orbitaria y el yugal, que es protegida por la ranfoteca. (3) Los individuos adultos presentan un espacio trabeculado en la parte interna de los frontales y la mandíbula superior, que le confiere resistencia al cráneo. Todas estas características les permiten a los Sulidae evitar la ruptura o pandeo del cráneo ante la fuerza del impacto de la zambullida. En el segundo caso se tienen: (1) techo craneano ligeramente abovedado sobre las órbitas. (2) Cresta sagital por lo general angosta, pero ancha en algunos individuos. (3) Región temporal corta. (4) Porción proximal del rostrum recta, delante de la sutura naso-frontal.

Palabras clave: cráneo, morfometría, osteología, Perú, piquero peruano.

INTRODUCCIÓN

Los piqueros (Aves, Sulidae) son una familia de aves que se caracterizan por su elaborada técnica de caza de peces (Fig. 1). En la actualidad, en el Perú anidan tres especies, el piquero peruano *Sula variegata* (Tschudi, 1845), el camanay *S. nebouxii* Milne-Edwards, 1882 y el piquero blanco o de Nazca *S. granti* Rothschild, 1902 (Figuroa 2004).

Adicionalmente, tres especies más han sido registradas como visitantes ocasionales: el piquero enmascarado *S. dactylatra* (Lesson, 1831), el piquero pardo *S. leucogaster* (Boddaert, 1783) y el piquero de patas rojas *S. sula* Linnaeus, 1766 (Schulenberg *et al.* 2010). Existen reportes de hibridización de dos de ellas, *S. variegata* x *S. nebouxii* (Ayala 2006, Figuroa & Stucchi 2008, Taylor *et al.* 2010). A nivel mundial, la familia se completa con tres especies del género *Morus*, *M. bassanus* (Linnaeus, 1758) del Atlántico norte, *M. capensis* Lichtenstein, 1823 de Sudáfrica y *M. serrator* Gray, 1843 de Oceanía, y el piquero de Abbott *Papasula abbotti* (Ridgway, 1893) del océano Índico (Nelson 1978, Friesen & Anderson 1997).

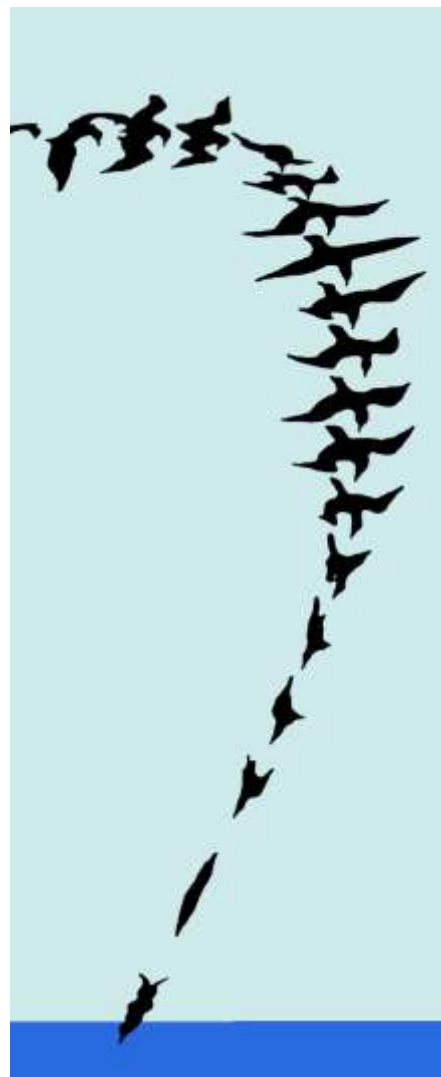


Figura 1. Lanzamiento en picada del piquero, según Tributsch (1982).

El piquero peruano (Fig. 2) es un ave endémica de la Corriente Peruana. Aunque puede formar colonias de cientos de miles de individuos en las pampas de las islas, también se le encuentra solitario o en grupos pequeños, en los acantilados, lo que al parecer, es su comportamiento original (Murphy 1954). Junto con el guanay *Phalacrocorax bougainvillii* (Lesson, 1837) y el pelícano peruano *Pelecanus thagus* Molina, 1782, forman el grupo de las denominadas "aves guaneras", debido a la gran cantidad de excremento (guano: abono para la agricultura) que producen. Históricamente, el piquero es considerado la segunda especie en importancia en cuanto a la producción de guano (Vogt 1942, Tovar & Cabrera 2005). Sin embargo, durante los eventos El Niño o cuando ocurrió la sobreexplotación pesquera en el Perú, en las décadas de 1960-70, ha sido considerada como la principal especie. Esto debido al mayor impacto de estos eventos en las poblaciones del guanay (Tovar *et al.* 1987).

Su área de reproducción incluye las islas y puntas del litoral peruano, desde los alrededores de Punta Pariñas (Piura) hasta Morro Sama (Tacna). Sus principales áreas reproductivas son las siguientes islas: Lobos de Tierra, Lobos de Afuera, Guañape, Mazorca, Chincha y Ballestas (Nelson 1978). También está presente en Chile, desde Arica hasta la isla de Chiloé. Y en los años en que se presenta un evento El Niño, se le puede ver hasta Aisén (46°S) (Martínez & González 2004). Por el norte, se ha registrado su presencia hasta Tumaco (Colombia) (01°48'N) y en Ecuador en el Golfo de Guayaquil, Punta Santa Elena y Manta (Jordán 1958). Sus recorridos pueden ser muy extensos, llegando a abarcar distancias de hasta 900 km al norte y 2000 km al sur de sus lugares de nacimiento, como lo muestran anillamientos hechos en 1939, 1940 y 1950 (Jordán 1958).

A lo largo de su historia evolutiva, los piqueros han desarrollado un pico en forma cónica, una



Figura 2. Colonia de Piquero Peruano en la isla Lobos de Tierra (Piura/Lambayeque), Perú.

región frontal fuerte y fosas nasales secundarias, lo que les permite llevar a cabo de forma eficiente su técnica de caza. En ésta, los piqueros se precipitan al agua desde alturas cercanas a los 40 m (Vogt 1942) y pueden llegar a sumergirse a profundidades de hasta 8,81 m y tener hasta 68 inmersiones por viaje de alimentación (Zavalaga *et al.* 2010). Su dieta suele tener una marcada preferencia por los individuos grandes de anchoveta, cuya proporción respecto a otras especies de peces es mayor en los meses de verano, sin presentar una tendencia latitudinal (Jahncke & Goya 1997, 1998).

El presente artículo tiene por objeto describir la forma del cráneo del piquero peruano, comparándolo con otras especies de la familia Sulidae, destacando las características que diferencian a este grupo de aves, dada su peculiar forma de alimentación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Abreviaturas empleadas para la descripción

DPV-MUSM: Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural Javier Prado, de la Universidad de San Marcos, Lima, Perú. E: Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Quito, Ecuador. FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago, EE.UU. QCAZ: Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador. UF: University of Florida Museum, Florida, EE.UU. USNM: United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, EE.UU.

Material de descripción y comparación directa

Sulidae

Sula variegata: 30 especímenes, del DPV-MUSM (sin código). Procedentes de las islas Macabí, Guañape y Lobos de Tierra, y las

puntas San Juan de Marcona, Lomas y Coles, Perú.

Sula neboxii: 30 especímenes, del DPV-MUSM (sin código). Procedentes de las islas Lobos de Afuera y Lobos de Tierra, Perú.

Los especímenes: recién nacido, pichón, sub-adulto y algunos adultos de piquero peruano y algunos adultos de Camanay son de la colección particular del autor.

Sula dactylatra: 8 especímenes, QCAZ 1252, 1256, 1258, 1580, E80. FMNH 339371, 339369, 313977. Procedentes de islas Galápagos, Ecuador.

Sula sula: 2 especímenes, QCAZ 1570 y FMNH 313973. Procedentes de las islas Galápagos, Ecuador.

Sula leucogaster: 2 especímenes, del autor (sin código) y DPV-MUSM (sin código). Procedentes de las islas Los Roques, Venezuela.

Sula granti: 3 especímenes, del autor (sin código). Procedentes de isla Lobos de Afuera, Perú (2) e isla La Plata, Ecuador (1).

Papasula abbotti: 2 especímenes, USNM 560862, 560863. Procedentes de islas Christmas, océano Índico.

Morus bassanus: 1 espécimen, del autor (sin código). Procedente de Holanda.

Morus capensis: 2 especímenes, USNM 558368, 292388. Procedentes de Sudáfrica.

Morus serrator: 2 especímenes, USNM 620178, 612654. Procedentes de Australia.

Ramphastosula ramirezi Stucchi & Urbina, 2004, 1 espécimen del DPV-MUSM, MUSM 264.

Los individuos de piquero peruano se han clasificado de la siguiente forma: recién nacido (recién salido del huevo), pichón (cuando no tienen las epífisis de los huesos osificadas), sub-adulto (cuando tienen las epífisis de los huesos osificadas, pero los huesos del cráneo aun no fusionados) y adulto. No se pudo hacer una correlación más precisa con la edad.

Material de comparación complementario

Pelecanidae: *Pelecanus thagus*: 5 especímenes DPV-MUSM (sin código), 2 especímenes del autor (sin código).

Phalacrocoracidae: *Phalacrocorax bougainvillii*: 20 especímenes DPV-MUSM, sin código, 2 especímenes del autor (sin código). *P. gaimardi* (Lesson & Garnot, 1828): 2 especímenes DPV-MUSM, sin código, 1 espécimen del autor (sin código). *P. brasilianus* (Gmelin, 1789): 2 especímenes DPV-MUSM, sin código, 2 especímenes del autor (sin código). *P. magellanicus* Gmelin, 1789: 1 espécimen del autor (sin código). *P. pelagicus* Pallas, 1811 FMNH 339415. *P. carbo* (Linnaeus, 1758) FMNH 368739. *P. auritus* (Lesson, 1831) FMNH 340137. *P. penicillatus* (Brandt, 1837) FMNH 339410. *P. urile* Gmelin, 1789 FMNH 375470. *P. aristotelis* (Linnaeus, 1758) FMNH 348123. *P. punctatus* (Sparman, 1786) FMNH 339411. *P. africanus* Gmelin, 1789 FMNH 368746. *P. niger* Vieillot, 1817 UF 34444. *P. melanoleucos* Vieillot, 1817 UF 32342. *P. atriceps* (King, 1828) UF 39599. *P. coronatus* Wahlberg, 1855 USNM 558406. *P. pygmaeus* Pallas, 1773 USNM 431602. *P. harrisi* (Rothschild, 1898) USNM 318778. *P. nigrogularis* Ogilvie-Grant & Forbes, 1899 USNM 556953. *P. sulcirostris* (Brandt, 1837) USNM 620179. *P. capensis* Sparman, 1788 USNM 558375. *P. neglectus* (Wahlberg, 1855) USNM 558397. *P. verrucosus* (Cabanis, 1875) USNM 014493. *P. varius* Gmelin, 1789 USNM 612655. **Fregatidae:** *Fregata minor* (Gmelin, 1789) FMNH 339421. **Phaethonidae:** *Phaethon rubricauda* Daudin, 1802 FMNH 313963. **Anhingidae:** *Anhinga anhinga* (Linnaeus, 1766) FMNH 339387.

Procedimiento

Consistió en la observación directa de la morfología, toma de medidas y de fotos de cada elemento. Todas las medidas, expuestas en la tabla 1, están expresadas en mm. Estas se tomaron en concordancia con Stucchi (2003) y

se hicieron con un calibre con 0,02 mm de aproximación, redondeándose a décimas. Para la nomenclatura osteológica se siguió a Howard (1980), Livezey & Zusi (2006) y Stucchi (2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN**Diferencias inter-genéricas**

Stucchi (2003) recopiló las diferencias osteológicas de los tres géneros de Sulidae. Stucchi & Urbina (2004) complementaron dichas comparaciones al describir un nuevo género paleontológico: *Ramphastosula*. En base a estos estudios, en referencia al cráneo, se puede distinguir lo siguiente:

- (1) En *Sula*, *Papasula* y *Ramphastosula* la superficie del rostrum es áspera a todo lo largo de la misma. En *Morus* también es áspera excepto en el área directamente en frente de la sutura naso-frontal (Fig. 3).
- (2) En *Sula*, *Morus* y *Ramphastosula* se presentan los procesos post-orbitales reducidos y bifurcados. En *Papasula* son largos, puntiagudos y orientados ventralmente (Fig. 3).
- (3) La cresta sagital es ancha en *Papasula*. No así en *Morus*, *Sula* ni *Ramphastosula* (Fig. 3).
- (4) En vista dorsal, el supraoccipital se prolonga más allá de los procesos paraoccipitales en *Sula*, *Morus* (Fig. 3) y *Ramphastosula* (ver Fig. 2 de Stucchi & Urbina 2004). No así en *Papasula* (Fig. 3).
- (5) En vista lateral, el perfil dorsal del rostrum de *Sula* es generalmente recto y puede tener una ligera convexidad frente a la sutura naso-frontal (Fig. 4: *S. dactylatra* o *S. leucogaster*), mientras que *Morus* presenta una depresión fuerte delante de la sutura naso-frontal (Fig. 4: *Morus* spp.), donde la superficie es lisa. *Ramphastosula* tiene un rostrum marcadamente curvo dorsalmente y recto en su superficie ventral, curvándose solo en la tercera parte anterior y la punta (Fig. 5).
- (6) En *Papasula* los procesos paraoccipitales

son anchos y bilobados, con la marca del músculo rectus capitis muy espaciada, produciendo una lámina paraesfenoidal (basioccipital) de forma irregular, con una ubicación inusual de forámenes neumáticos,

comparado con la condición neumática de *Morus* y ocasional de *Sula* (Fig. 9-2 y 9-4). (7) *Papasula* presenta procesos laterales paraesfenoidales. No así *Sula* ni *Morus* (Fig. 9-2 y 9-4).

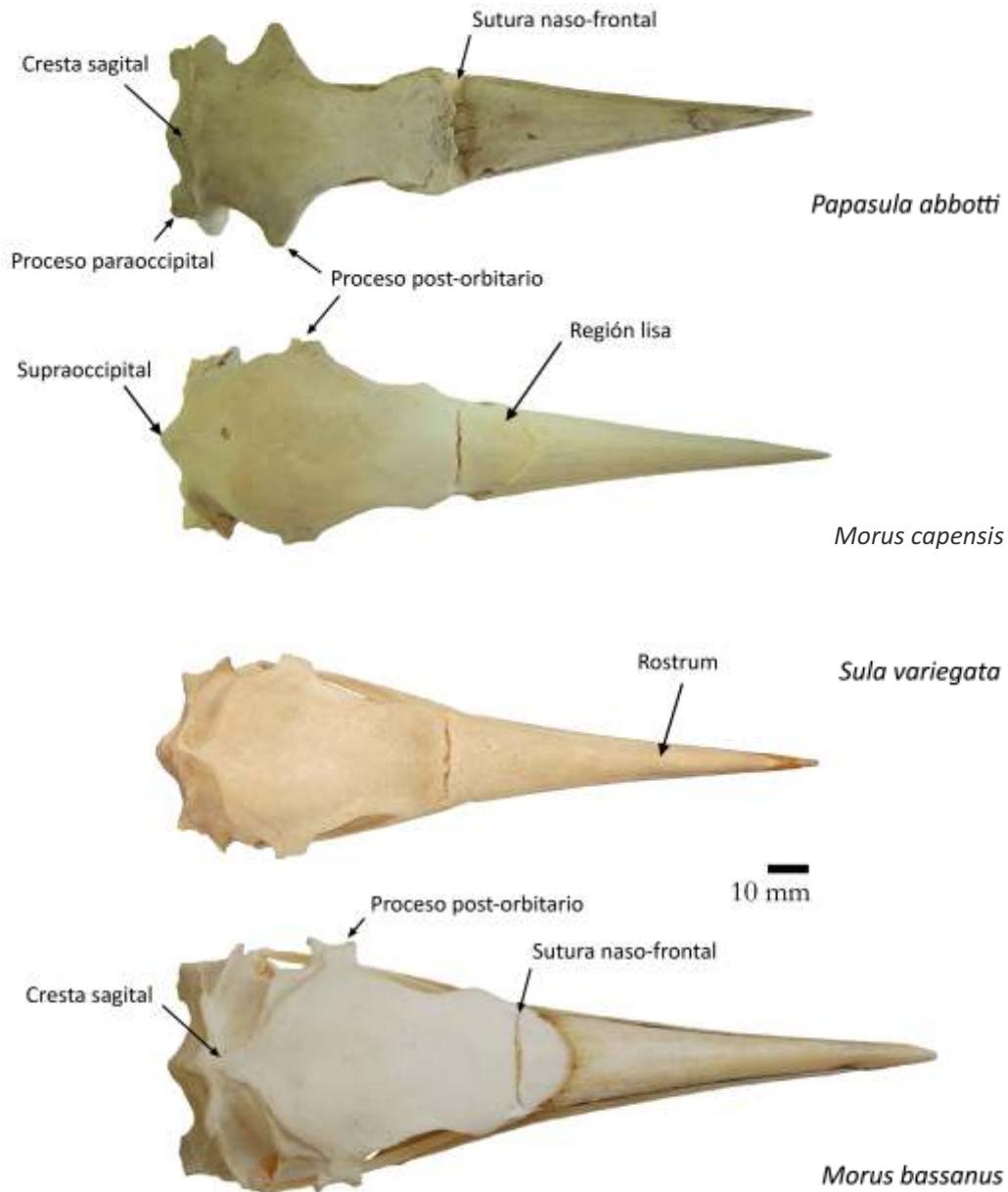


Figura 3. Diferencias morfológicas saltantes del cráneo de los tres géneros actuales de Sulidae. El rostrum de *M. bassanus* mantiene la ranfoteca (nótese que esta no tapa la región lisa delante de la sutura naso-frontal). *P. abbotti* USNM 560682, *M. capensis* USNM 292388, *S. variegata* y *M. bassanus*, del autor.

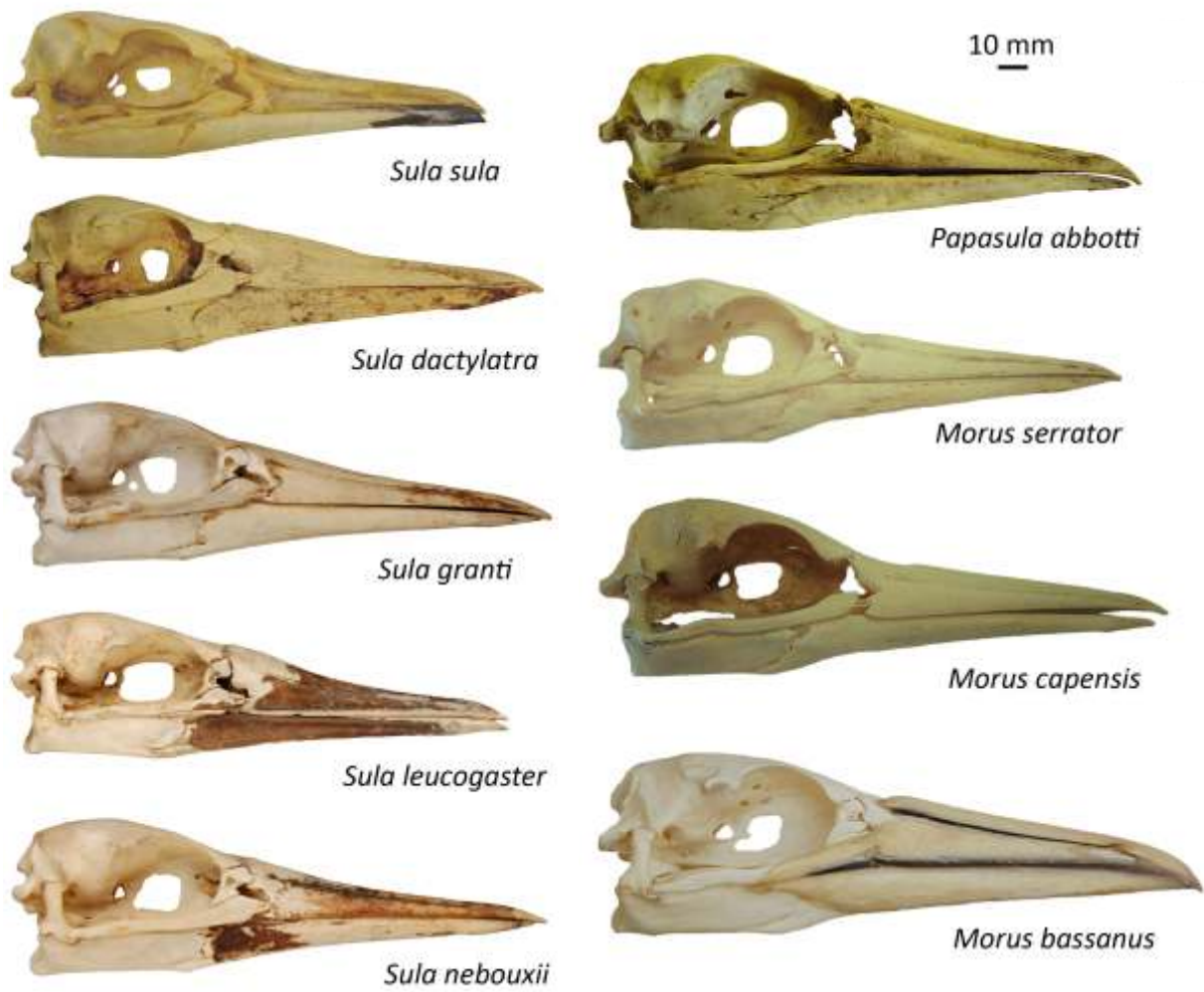


Figura 4. Vista lateral de los cráneos de Sulidae. *S. sula* FMNH 313973, *S. dactylatra* UF 22741, *S. granti*, *S. leucogaster*, *S. neboxii* y *M. bassanus*, del autor. *P. abbotii* USNM 560682, *M. serrator* USNM 612654, *M. capensis* USNM 292388.

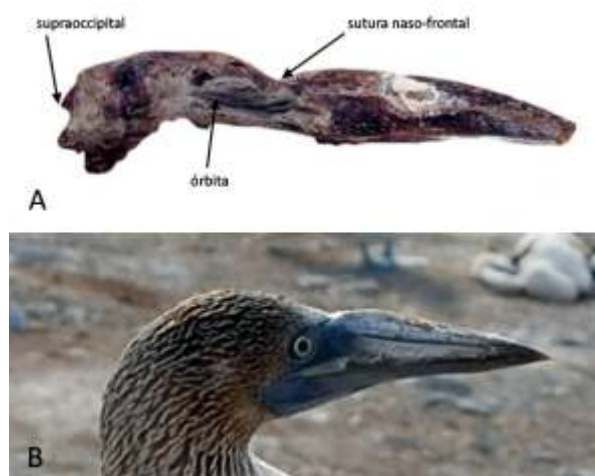


Figura 5. A: Cráneo de *Ramphastosula ramirezi* MUSM 264, del Plioceno temprano de la formación Pisco, Perú. Caso extremo de la morfología del cráneo de un Sulidae. B: individuo de camanay de características aparentemente similares al género fósil, de las islas Lobos de Afuera, Lambayeque, Perú (Stucchi *et al.* 2011).

Diferencias intra-genéricas

Sobre la base de Stucchi (2003), se plantean las siguientes características distintivas entre los cráneos de las especies del género *Sula*: (1) Techo craneano: ligeramente abovedado sobre la órbitas en *S. variegata*, plano en las otras especies. (2) Cresta sagital por lo general angosta, pero ancha en algunos individuos de *S. variegata*. (3) Región temporal corta en *S. variegata* y *S. sula*, larga en las otras especies. (4) Porción proximal del rostrum, delante de la sutura naso-frontal: ligeramente abultada (inflada) en *S. leucogaster* y *S. dactylatra*, recta en las otras especies.

El rostrum del piquero peruano

El rostrum o pico está formado por la mandíbula superior y la parte anterior de la mandíbula inferior. En el momento de abrir la boca, el ave mueve ambas mandíbulas: la superior articula en la sutura naso-frontal en su parte dorsal y la unión ligulada en su parte ventral (Fig. 7B y 7D) (MacDonald 1960); la inferior, con el cuadrado y de cierta forma con el ligamento post-orbital (Zusi 1967). En el

individuo adulto, el rostrum presenta una superficie rugosa formada por diminutos orificios en donde se adhiere la ranfoteca. En los pichones y sub-adultos es más bien de la misma textura que el resto del cráneo.

El recién nacido (Fig. 6A) presenta el pico corto, aproximadamente el 40% del largo total del cráneo, proporción que se invierte cuando llega a ser adulto, donde el mismo representa cerca del 60% del largo (Fig. 6D). Asimismo, la altura que representa la base del pico (sutura naso-frontal) en el recién nacido es 2,4 veces menor que la altura máxima de la caja craneana. En el adulto, esta proporción se reduce a 1,5 veces (Fig. 6, Tabla 1).

Cuando el piquero nace, su rostrum presenta tres aberturas grandes. En vista lateral (Fig. 6) se pueden observar dos de ellas, (1) la fenestra pre-orbitaria (fenestra anteorbitalis), en la base del rostrum, y (2) la abertura nasal (apertura nasi ossea), a lo largo del mismo. Con el desarrollo del ave, la segunda de estas fosas se cierra al unirse los procesos maxilares y premaxilares del nasal. En vista dorsal (Fig. 8) se puede apreciar la tercera abertura, formada en el espacio entre los procesos frontales del premaxilar. Esta última abertura se puede observar hasta en individuos sub-adultos, siendo la zona de la sutura naso-frontal la última región en fusionarse cuando se llega a la adultez (ver sutura naso-frontal en *P. abbotti*, Fig. 3). La obliteración de estas dos últimas aberturas en la etapa adulta es algo que comparten otros miembros del tradicional orden Pelecaniformes: Sulidae, Phalacrocoracidae y Anhingidae, no así Phaethontidae y Pelecanidae, que mantienen una abertura grande y una muy pequeña en la base del rostrum, respectivamente, hasta el estadio adulto (Fig. 11).

La abertura nasal se cierra completamente con el crecimiento del piquero, lo que aporta en la extrema especialización de su método de caza, desplazando la función respiratoria hacia un

Tabla 1. Medidas craneales de las 10 especies de Sulidae.

Medidas	<i>Sula variegata</i>	<i>Sula neboxii</i>	<i>Sula dactylatra</i>	<i>Sula sula</i>	<i>Sula leucogaster</i>	<i>Sula granti</i>	<i>Papasula abboti</i>	<i>Morus bassanus</i>	<i>Morus capensis</i>	<i>Morus serrator</i>
Longitud del rostrum	84,3 ± 3,32 (91,4-76,5)	93,6 ± 3,81 (100,1-84,5)	93,2 ± 2,6 (97-90)	71,8	88,5 (88,9-88,1)	94,7 ± 2 (97-93,3)	94,5 (96,3-92,6)	111,3	96,5 (98,1-94,8)	91,3 (94,3-88,3)
Longitud del cráneo	58,7 ± 1,87 (63,3-56,1)	62,3 ± 2,2 (65,7-57,6)	66,6 ± 1,7 (69,1-64,7)	54,3	59,3 (59,7-58,9)	65,5 ± 3,3 (68,9-62,3)	67,6 (68,5-66,7)	77,1	70,8 (71,6-70)	67,7 (68,7-66,6)
Altura del cráneo	26,9 ± 0,71 (29,2-25,7)	27,5 ± 0,84 (29,8-26,4)	28,7 ± 0,7 (29,2-27,6)	26,8	26,1 (26,9-25,4)	28,4 ± 0,7 (29,2-27,8)	32,8 (32,2-32,4)	34,5	34,4 (34,5-34,3)	31,9 (31,9-31,9)
Ancho al nivel de los procesos paraoorbitales	35,2 ± 1,17 (37,8-33,3)	38,3 ± 1,16 (40,1-34,8)	38,7 ± 1,2 (40,4-37,5)	31,2	33,4	38,6 ± 1,9 (40,7-37,3)	40,4 (41,1-39,6)	49,1	42,9 (43-42,8)	44,6 (45,3-43,8)
Ancho al nivel de los procesos preorbitales	25,7 ± 0,97 (27,6-23,8)	27,3 ± 0,92 (29,4-25,6)	30,8 ± 1,1 (32,7-29,7)	26,2	27,5 (27,8-27,1)	29,5 ± 3,7 (33,1-25,7)	29,1	33,5	29,7 (30,3-29,1)	28,8 (29,6-28)
Ancho de la sutura naso-frontal	19,8 ± 0,69 (21,2-18,4)	20,7 ± 0,76 (21,7-19)	23,4 ± 0,7 (24-22,2)	20,2	21,4 (21,9-20,9)	23,1 ± 2 (25,1-21,2)	27,2	25,9	22,6 (23,1-2)	22,5 (22,7-22,3)
Ancho a nivel de los procesos mediales parafenoidales	15 ± 0,68 (16,8-14,2)	15,8 ± 0,76 (17,1-14,2)	17 ± 0,7 (18,2-16,5)	14,1	14,4 (14,5-14,2)	16,8 ± 0,7 (17,4-16)	19,2 (19,4-18,9)	21,8	17,3 (17,4-17,2)	18,7 (19,3-18,1)
Ancho del cóndilo occipital	4,4 ± 0,24 (4,9-4)	4,8 ± 0,39 (5,5-4)	5 ± 0,9 (6,6-4,4)	3,7	4,4 (4,6-4,2)	4,7 ± 0,1 (4,8-4,6)	5 (5-5)	6,7	5,1 (5,1-5)	5,6 (5,7-5,5)
Alto del cóndilo occipital	3,4 ± 0,13 (3,7-3,2)	3,6 ± 0,27 (4,2-3)	3,9 ± 0,3 (4,4-3,8)	2,9	3,3 (3,4-3,1)	3,9 ± 0,2 (4,1-3,8)	4 (4-3,9)	5,1	4,5 (4,9-4,1)	4 (4-4)
Ancho del forámen magnum	9 ± 0,36 (9,8-8,4)	9 ± 0,29 (9,6-8,4)	9,6 ± 0,3 (10-9,3)	8,2	8 (8,2-7,7)	9,4 ± 0,3 (9,7-9,2)	9,4 (9,4-9,3)	10,2	9,9 (10-9,8)	9,5 (9,6-9,3)
Alto del forámen magnum	8,1 ± 0,41 (8,9-7,1)	8,4 ± 0,31 (9,2-7,7)	8,4 ± 0,1 (8,6-8,2)	6,8	8,2 (8,4-7,9)	9 ± 0,5 (9,5-8,7)	9,3 (9,3-9,2)	11,7	9,5 (9,5-9,4)	10,4 (10,6-10,2)
Ancho del cuadrado	13,3 ± 0,59 (14,9-12,5)	14 ± 0,6 (15-12,6)	15,5 ± 1,1 (16,8-14,3)	14	14,5 (14,9-14,1)	15,9 ± 1,4 (17,4-14,6)	16 (16,3-15,6)	19,2	14,1 (16,1-12,1)	14 (16,3-11,7)
Alto del cuadrado	17,1 ± 0,59 (18,7-15,9)	18,3 ± 0,83 (19,4-16,4)	20 ± 1,2 (21,1-18,5)	15,9	17,8 (18-17,5)	19,5 ± 1 (20,7-18,8)	21,5 (21,6-21,3)	24	20,7 (20,9-20,4)	21,1 (21,5-20,6)
Tamaño de la fosa orbitaria	21,6 ± 0,75 (23,1-20,2)	21,3 ± 0,98 (23,4-19,4)	22,2 ± 0,9 (23,4-21,1)	18,3	21 (22,2-21,9)	22,2 ± 0,4 (22,6-21,9)	25	28,2	27,5 (27,9-27,1)	25,9 (26,4-25,4)
Tamaño de la fosa temporalis	11 ± 0,9 (12,5-9)	13 ± 0,77 (14,6-11,6)	12,1 ± 0,6 (12,6-11,2)	11	11,7 (12,7-10,7)	12,8 ± 0,9 (13,9-12,1)	13,6 (15-12,2)	15,8	15,2 (16,2-14,1)	14,1 (14,9-13,2)
Alto de la mandíbula al nivel del proceso coronoides	12,9 ± 0,72 (14,4-11,2)	13,9 ± 0,55 (14,9-12,8)	15,8 ± 0,9 (17,1-14,8)	12,1	13,4 (13,5-13,3)	16,1 ± 1,3 (17,4-14,8)	18,4 (18,6-18,1)	18,1	16,1 (16,3-15,9)	15,4 (15,7-15)
Distancia entre el proceso coronoides y el mandibular medial	30 ± 1,89 (33,6-26,9)	33,5 ± 1,66 (35,5-29)	34,4 ± 1,6 (36,8-33,2)	25,9	30,5 (30,8-30,2)	34,4 ± 1,5 (36,2-33,5)	33,5 (34-32,9)	41,4	34,9 (35,6-34,2)	35,3 (36-34,5)

Medidas craneales de las 10 especies de Sulidae

Sula variegata: 30 especímenes, del DPV-MUSM (sin código). *Sula neboxii*: 30 especímenes, del DPV-MUSM (sin código), *Sula dactylatra*: 8 especímenes, QCAZ 1252, 1256, 1258, 1580, E80 (para 15 medidas), FMNH 339371, 339369, 313977 (solo para las dos medidas del cuadrado), *Sula sula*: 1 espécimen, QCAZ 1570, *Sula leucogaster*: 2 especímenes, del autor (sin código) (1), del DPV-MUSM (sin código), *Sula granti*: 3 especímenes, del autor (sin código), *Papasula abboti*: 2 especímenes, USNM 560862, 560863, *Morus bassanus*: 1 espécimen, del autor (sin código), *Morus capensis*: 2 especímenes, USNM 558368, 292388, *Morus serrator*: 2 especímenes, USNM 620178, 612654. Las medidas se tomaron como se grafica en Stucchi (2003, figura 11).

espacio que se encuentra debajo de la fenestra pre-orbitaria y el yugal, que es protegida por la ranfoteca (MacDonald 1960) (Fig. 6D). Este autor, sin embargo, manifiesta que la oclusión nasal se presenta en todos los estados del desarrollo de los súlidos, desde el nacimiento, lo que difiere de lo observado en el piquero peruano, salvo que en este último, dicha oclusión se manifiesta en el pichón a nivel epitelial y no óseo. Lo mismo se observó en pichones de *P. bougainvillii* y *P. thagus* (para este último ver Fig. 11F) (obs. pers.).

El interior del rostrum pasa de ser hueco en los recién nacidos y pichones a llenarse de un material óseo trabeculado, similar a una esponja (Fig. 7C y 7D), lo que le da resistencia ante el impacto de la zambullida, evitando el pandeo (Arcila-Arango & Cardona-Nieto 2010).

La caja craneana

En vista lateral (Fig. 6) se aprecia la separación de los huesos supraoccipital, escamoso, parietal, lateroesfenoides y frontal del pichón. Estos dos últimos forman el proceso post-orbitario, al fusionarse en el adulto. El mesetmoides y el ectemoides también son claramente apreciables en el pichón, y luego se fusionan para formar el septo interorbitario. En la vista lateral del endocráneo, se puede ver cómo la región frontal del adulto tiene un pronunciado espesor y su interior está formado por trabéculas, que, al igual que en el rostrum superior, le dan resistencia para el impacto de la zambullida (Fig. 7C y 7D). En la Fig. 10-1 se puede ver cómo el pterigoides del pichón posee una prolongación ósea que se superpone al palatino. Al parecer, esta termina fusionándose a este último hueso en la etapa adulta.

En vista dorsal (Fig. 8) se ve que la región

anterior de la caja craneana del pichón está formada por los frontales y los procesos frontales de los nasales. En el adulto, estos cuatro huesos se fusionan. Asimismo, en la región media de la caja craneana del recién nacido y el pichón se puede apreciar una abertura, similar a la fontanela anterior de los mamíferos, limitada por los frontales y parietales, que se cierra conforme se desarrolla el ave.

En vista caudal (occipital) (Fig. 9-1 y 9-2), se ve que la región occipital del pichón está formada básicamente por cuatro huesos: el supraoccipital, los exoccipitales (dos, uno a cada lado del forámen magnum) y el basioccipital. El cóndilo occipital, debajo del forámen magnum, se forma de la fusión de los extremos internos de los exoccipitales. En *Morus* y *Papasula*, entre los procesos mediales paraesfenoidales y los procesos paraoccipitales se forman osificaciones trabeculadas, que no es común observar en *Sula*. Adicionalmente, *Papasula* desarrolla procesos mediales paraesfenoidales.

En vista ventral (Fig. 9-3), se aprecia como se forman las estructuras del basicráneo, por la fusión y desarrollo del basioccipital y los exoccipitales. Los procesos mediales parasfenoidales se forman de la unión de las prolongaciones ventrales de los exoccipitales y el basioccipital. En los individuos adultos, *Morus* y *Papasula* presentan forámenes pneumáticos en el basioccipital, no así *Sula*, según lo observado (Fig. 9-4).

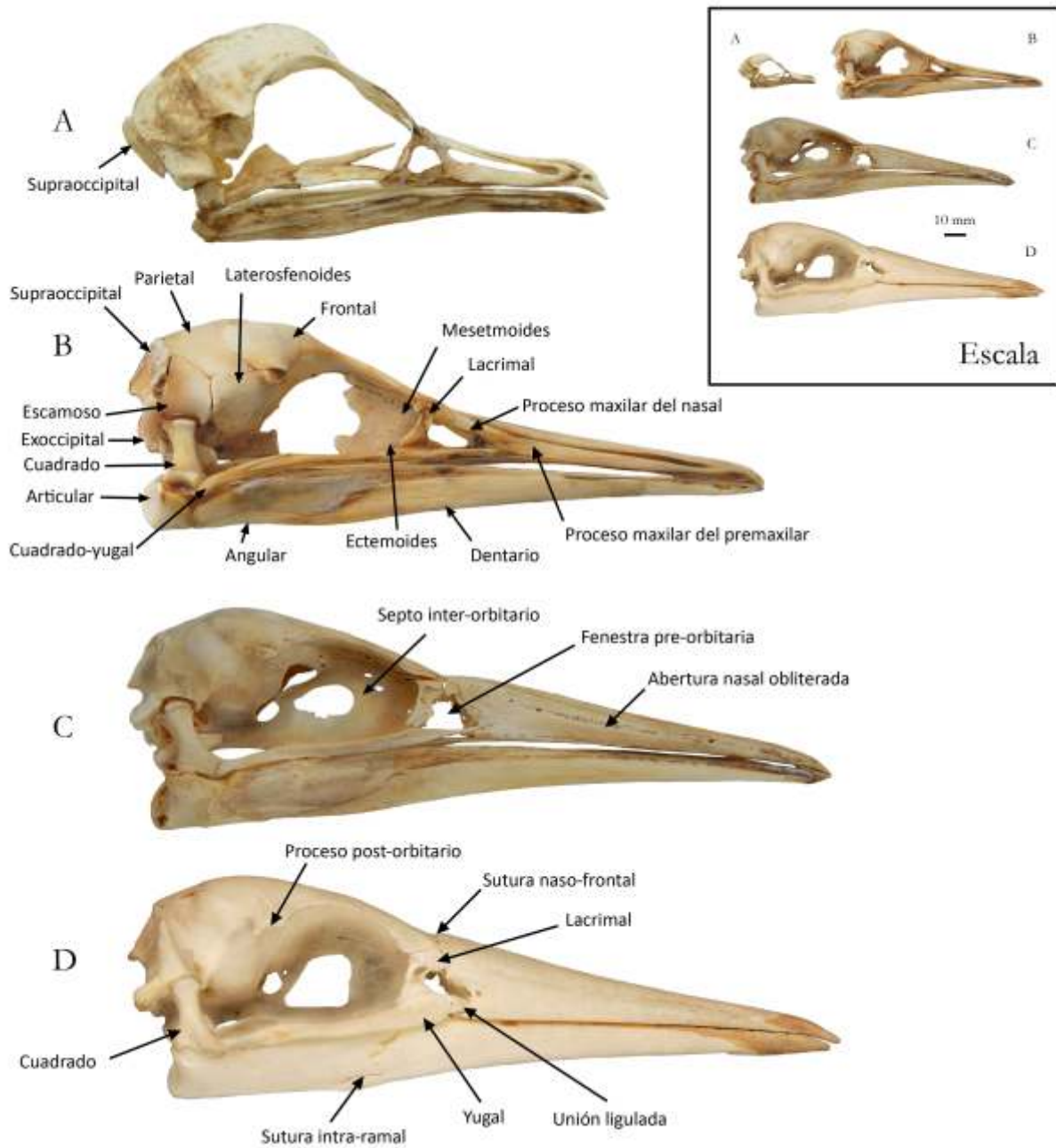


Figura 6. Vista lateral de los cráneos del piquero peruano. Las imágenes se han colocado igualando el tamaño de la caja craneana, para su mejor comparación. En el recuadro del extremo superior derecho de la lámina se encuentra la escala. A: recién nacido. B: pichón. C: sub-adulto. D: adulto. Nótese cómo cambia la forma del cráneo desde el nacimiento hasta el adulto. La forma de este último está especializada para su alimentación en picada.

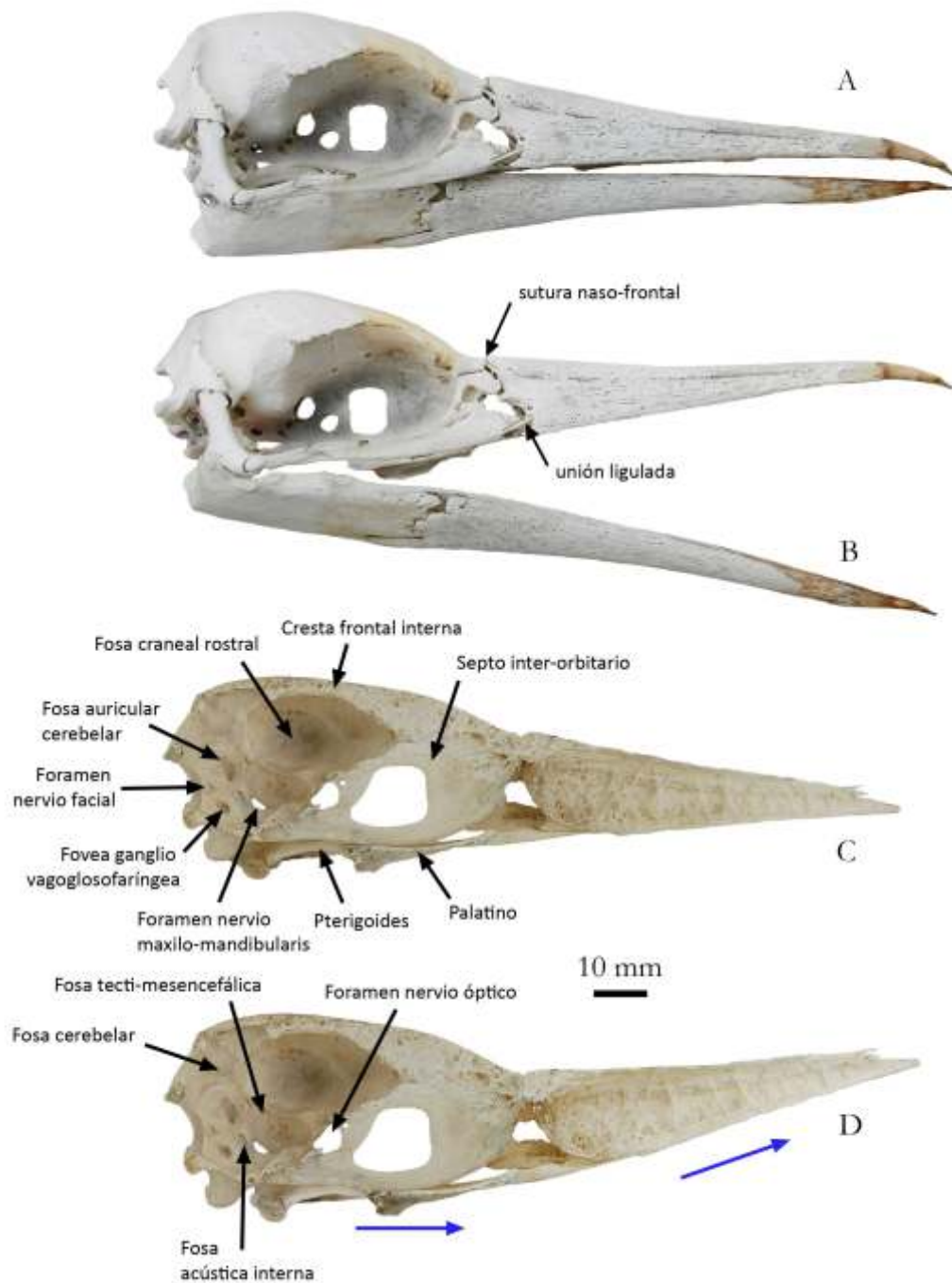


Figura 7. A y B: Vista lateral de los cráneos del piquero peruano. C y D vista parasagital. Nótese el desplazamiento del pterigoides y el palatino, sobre el septo interorbitario, cuando se levanta la mandíbula superior (flechas azules). Además, en C y D se aprecia la conformación interna trabeculada del pico y la región frontal, que le permite resistir el impacto de la zambullida.

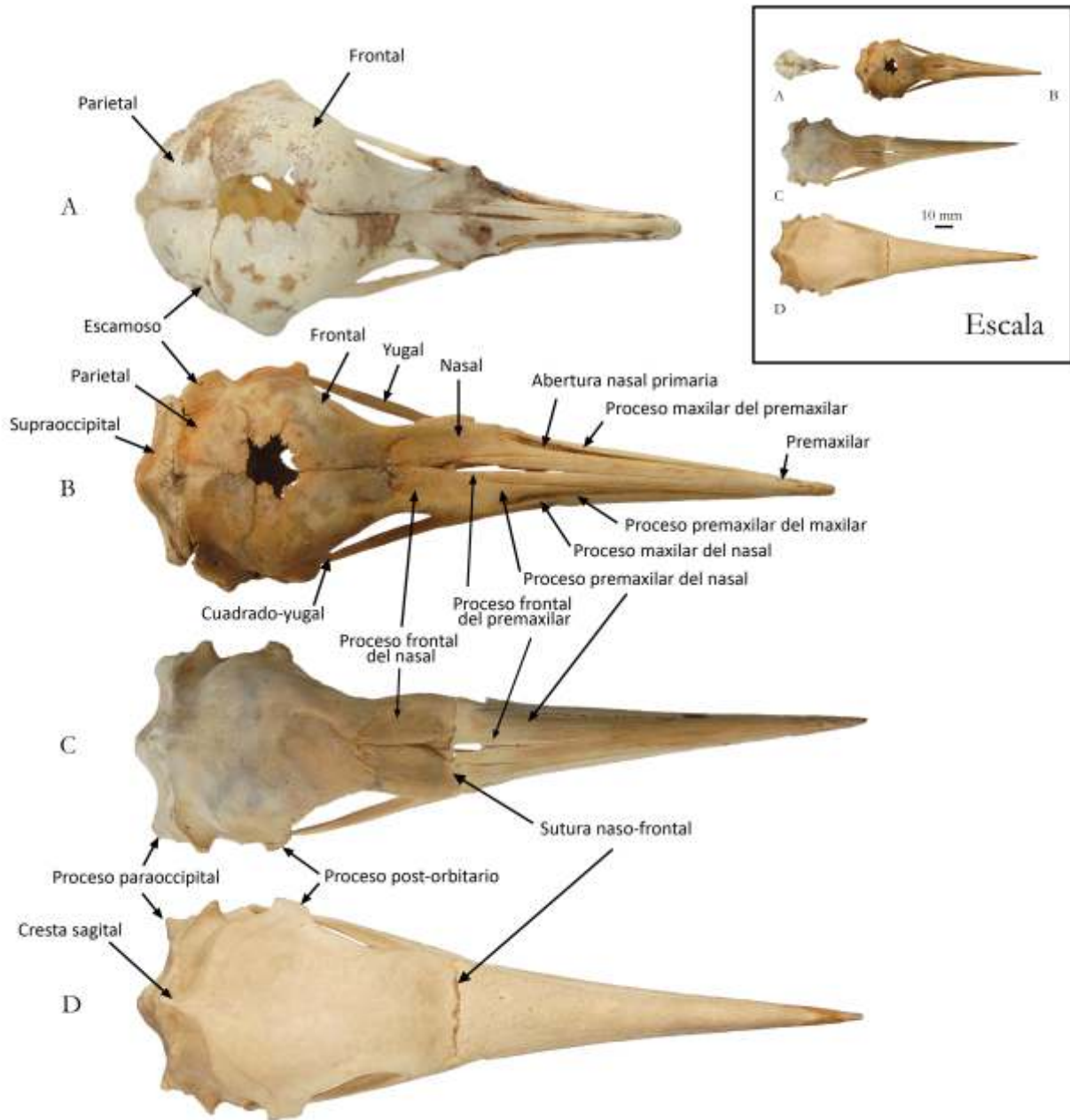


Figura 8. Vista dorsal de los cráneos del piquero peruano. Las imágenes se han colocado igualando el tamaño de la caja craneana, para su mejor comparación. En el recuadro del extremo superior derecho de la lámina se encuentra la escala. A: recién nacido. B: pichón. C: sub-adulto. D: adulto. Nótese cómo cambia la forma del cráneo, en función a la proporción de tamaño entre la caja craneana y el pico. La caja craneana se forma de la fusión de varios huesos, entre estos los supraoccipitales, parietales, frontales y parte de los nasales. En esta fusión, la región frontal se refuerza con la superposición de los nasales sobre los frontales, lo que le ofrece la resistencia necesaria al cráneo para el impacto de la zambullida en picada, típica de su forma de alimentación. El rostrum se forma de la fusión de los maxilares, premaxilares y parte de los nasales. En el adulto, además, se forma la sutura naso-frontal, que permite la apertura de la mandíbula superior (como se muestra en la Fig. 7).

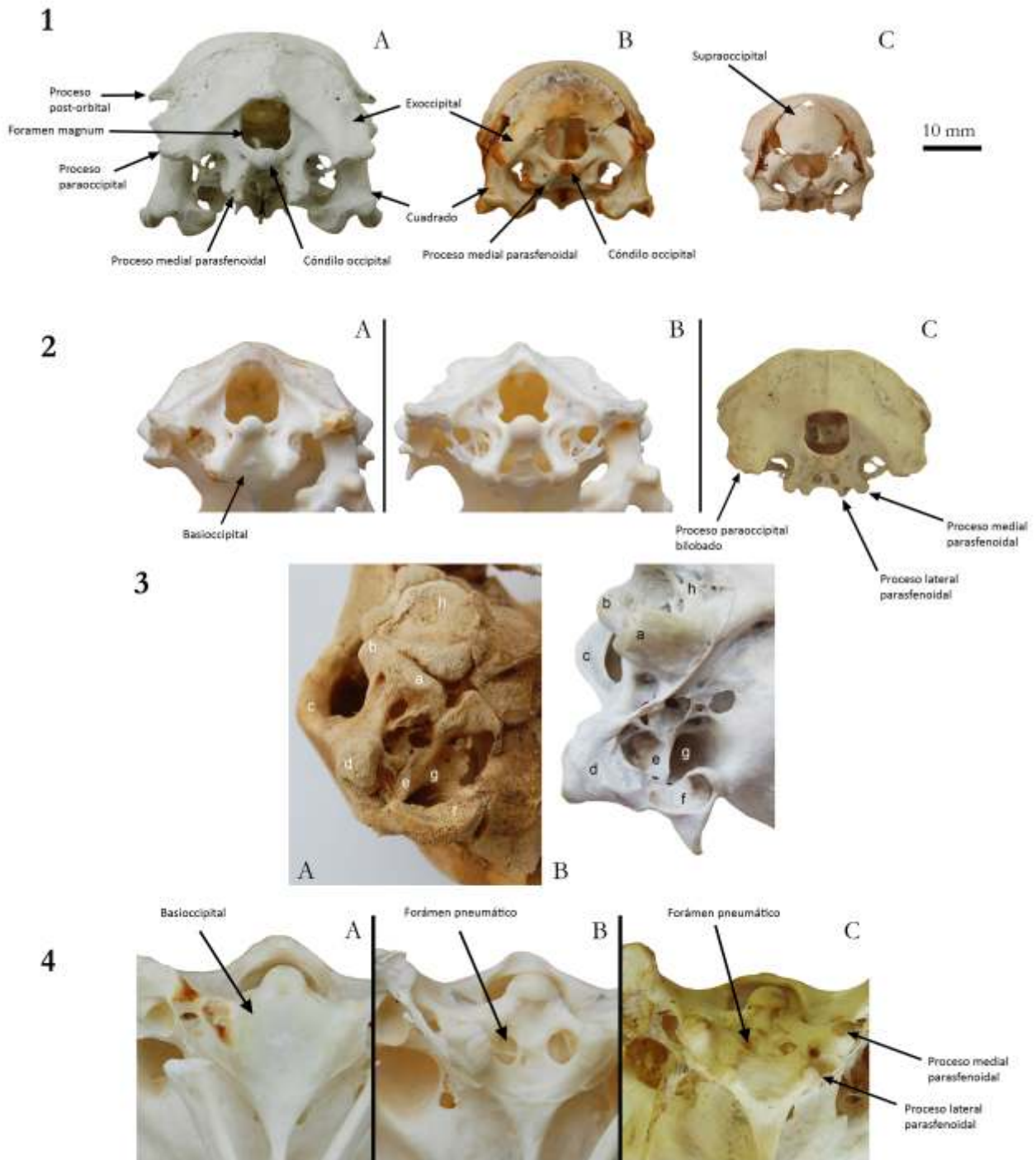


Figura 9. 1. Piquero peruano: vista caudal del cráneo. A: adulto. B: pichón. C: pichón. Nótese como los exoccipitales se juntan y forman el cóndilo occipital, y se juntan con el basioccipital y forman los procesos mediales parasfenoidales. 2. Vista caudal del cráneo. A: piquero peruano. B: *Morus bassanus*. C: *Papisula abbotti*. 3. Piquero peruano: vista ventrolateral de la caja craneana. A: pichón. B: adulto. a: proceso medial parasfenoidal. b: cóndilo occipital (en el pichón está dividido). c: supraoccipital. d: proceso paraoccipital. e-f: articulación del cuadrado. g: foramen timpánico. h: basioccipital. 4. Vista ventral de la caja craneana. A: piquero peruano. B: *Morus bassanus* (basioccipital fenestrado). C: *Papisula abbotti* (basioccipital fenestrado y presencia de procesos laterales parasfenoidales).

La mandíbula

Evolutivamente, las mandíbulas se forman de los arcos branquiales, y debido a que la inferior no se fusiona con el cráneo, algunos autores afirman que no forma parte de este (Romer & Parsons 1981). En este trabajo se le considera como parte del mismo, ya que, con este, forman una unidad funcional. En la mandíbula

inferior del pichón se distinguen varios huesos: esplenial, dentario, prearticular (Fig. 10-2) y angular (Fig. 6B), que se van a fusionar en el individuo adulto. Este, además, posee una sínfisis que está reforzada con una espina que tiene dirección opuesta a la punta, lo que le ofrece resistencia para el impacto de la zambullida (Fig. 10-2C).

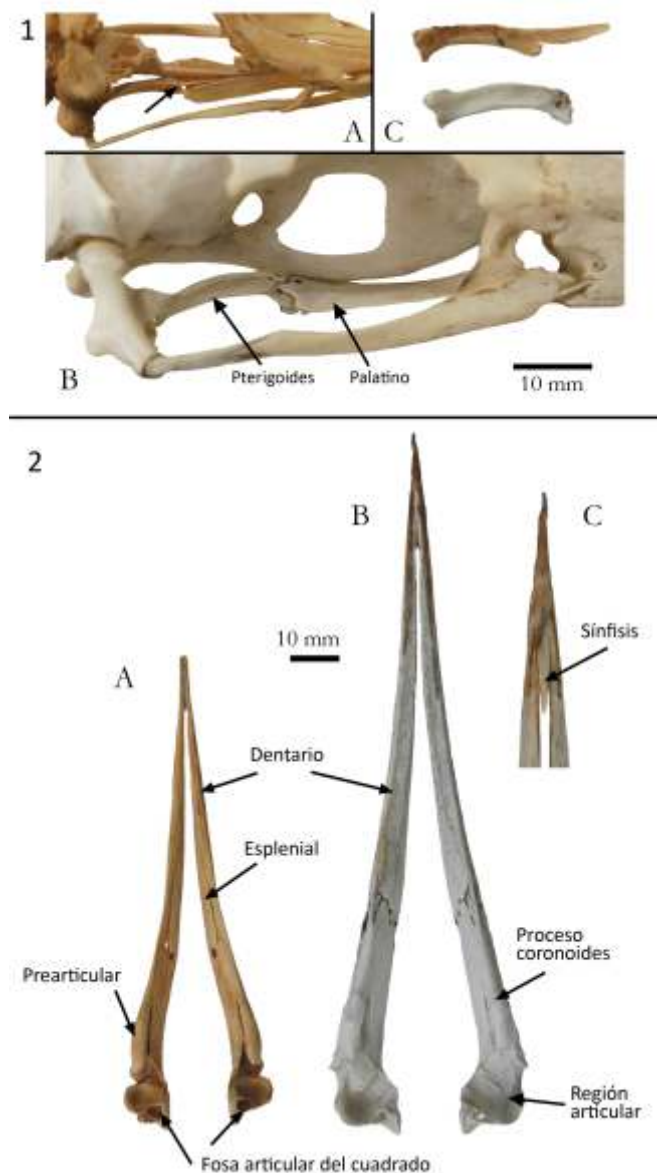


Figura 10. 1. Vista lateral de la caja craneana del piquero peruano. A: pichón (con el techo craneano removido). B: adulto. C: pterigoides del pichón (arriba) y de adulto (abajo). Nótese que el pichón posee un ala en la región que articula con el palatino, que, al parecer, en el adulto se fusiona con este (flecha en A). 2. Vista dorsal de las Mandíbulas del piquero peruano. A: pichón. B: adulto. C: detalle de la sínfisis en vista ventral (adulto).

Finalmente, con la intención de mostrar las diferencias entre Sulidae y otras familias del tradicional orden Pelecaniformes, en la Fig. 11, se pueden apreciar imágenes en vista lateral

de los cráneos de Sulidae, Phalacrocoracidae, Anhingidae, Fregatidae, Phaethontidae y Pelecanidae.



Figura 11. Cráneos en vista lateral de las familias del tradicional orden Pelecaniformes. A: *Sula granti* (del autor). B: *Phaethon rubricauda* FMNH 313963. C: *Fregata minor* FMNH 339421. D: *Phalacrocorax bougainvillii* (del autor). E: *Anhinga anhinga* FMNH 339387. F: *Pelecanus thagus* pichón (del autor). G: *Pelecanus thagus* adulto (del autor).

A manera de conclusión, se proponen los siguientes postulados:

Como todas las aves, el piquero peruano presenta los huesos del cráneo separados en sus estadios iniciales de desarrollo. Con el crecimiento, estos se van fusionando hasta su total obliteración.

Durante su desarrollo ontogénico, el piquero peruano, y los Sulidae en general, cambian las proporciones entre el rostrum y la caja craneana, alargándose el primero y reduciéndose la altura del segundo con respecto a este. Estos cambios le confieren una morfología cónica al cráneo.

El piquero peruano, y los Sulidae en general, presentan una abertura nasal en sus estadios

iniciales de desarrollo, que se cierra completamente con el crecimiento del ave. La función respiratoria se desplaza hacia un espacio que se encuentra debajo de la fenestra pre-orbitaria y el yugal, que es protegida por la ranfoteca.

En los individuos adultos del piquero peruano, y Sulidae en general, la parte interna de los frontales y mandíbula superior presenta un espacio trabeculado, que le confiere resistencia a los mismos.

Todas estas características evitan la ruptura o pandeo del cráneo ante la fuerza del impacto de la zambullida.

AGRADECIMIENTOS

A Judith Figueroa, por su apoyo en la colecta del material óseo y sus comentarios al manuscrito. A Edward Soldaat (Shearwater.nl) y Miguel Lentino (Colección Ornitológica Phelps, Caracas) por el material de *Morus bassanus* y *Sula leucogaster*, respectivamente. A Rodolfo Salas (Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural Javier Prado), Luis Coloma (Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador), Mauricio Vargas (Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales), 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), por su apoyo para la revisión de material de sus respectivas instituciones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arcila-Arango, J.C. & Cardona-Nieto, D. 2010. Biomecánica de la adaptación. Revista Digital - Buenos Aires - Año 15 - N° 144 - Mayo. Leído en: http://www.efdeportes.com/efd144/bio_mecanica-de-la-adaptacion.htm el 6 de diciembre del 2012.
- Ayala, L. 2006. Apparent hybridization between Blue-footed *Sula nebouxii* and Peruvian *S. variegata* boobies on Lobos de Tierra island, Peru. *Marine Ornithology*, 34: 81-82.
- Figueroa, J. 2004. First record of breeding by the Nazca booby *Sula granti* on Lobos de Afuera islands, Peru. *Marine Ornithology*, 30: 117-119.
- Figueroa, J. & Stucchi, M. 2008. Possible hybridization between the Peruvian booby *Sula variegata* and the Blue-footed booby *S. nebouxii* in Lobos de Afuera Islands, Peru. *Marine Ornithology*, 36:75-76.
- Friesen, V.L. & Anderson, D.L. 1997. Phylogeny and evolution of the Sulidae (Aves: Pelecaniformes): a test of alternative modes of speciation. *Molecular Phylogeny and Evolution*, 7: 252-260.
- Howard, H. 1980. Illustrations of avian osteology taken from "The avifauna of Emerville Shellmound". *Contributions in Science. Natural Museum of Los Angeles County*, 330: 27-37.
- Jahncke, J. & Goya, E. 1997. Variación latitudinal y estacional en la dieta del guanay (*Leucocarbo bougainvillii*) y el piquero peruano (*Sula variegata*) en la costa peruana. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, 16:23-41.
- Jahncke, J. & Goya, E. 1998. Las dietas del guanay y el piquero peruano como indicadores de la abundancia y distribución de anchoveta. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, 17:15-33.
- Jordán, R. 1958. Breve nota sobre la anillación de Piqueros. *Boletín de la Compañía Administradora del Guano*, 34: 7-14.
- Livezey, B. & Zusi, R. L. 2006. Phylogeny of Neornithes. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 37: 1-544.
- MacDonald, J. D. 1960. Secondary external nares of the gannet. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 135: 357-363.
- Martínez, D. & González, G. 2004. *Las Aves de Chile. Nueva Guía de Campo*. Ediciones del Naturalista. 620 p.
- Murphy, R.C. 1954. Informe sobre el viaje de estudios realizado por el Dr. R. Cushman Murphy en el año 1920. *Boletín de la Compañía Administradora del Guano*, 30: 16-20.
- Nelson, J.B. 1978. *The Sulidae: Gannets and boobies*. Oxford: Oxford University Press.
- Romer, A.S. & Parsons, T.S. 1981. *Anatomía Comparada*. Nueva Editorial

- Interamericana. México. 428 p.
- Schulenberg, T.S.; Stotz, D.F.; Lane, J.P.; O'Neill, T. & Parker, III, T.A. 2010. *Aves del Perú*. Serie Biodiversidad Corbidi 01. Lima, Perú. 660 p.
- Stucchi, M. 2003. Los Piqueros (Aves: Sulidae) de la formación Pisco, Perú. Boletín de la Sociedad Geológica del Perú, 95: 75-91.
- Stucchi, M. 2011. *Atlas osteológico del Piquero Peruano Sula variegata*. Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad. Lima, Perú. 20 p.
- Stucchi, M. & Urbina, M. 2004. *Ramphastosula* (Aves, Sulidae): a new genus from the early Pliocene of the Pisco Formation, Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 974-978.
- Stucchi, M.; Figueroa, J.; Mori, G. & Flores, F. 2011. Revisión y actualización de la avifauna de las islas Lobos de Afuera (Perú). Boletín Informativo de la Unión de Ornitólogos del Perú, 6:14-27.
- Taylor, S.; Zavalaga, C.B. & Friesen, V.L. 2010. Hybridization Between Blue-footed (*Sula nebouxii*) and Peruvian (*Sula variegata*) Boobies in Northern Peru. *Waterbirds*, 33: 251-257.
- Tovar, H. & Cabrera, D. 2005. *Conservación y manejo de Aves Guaneras*. Asamblea Nacional de Rectores - Universidad Nacional Agraria La Molina. 166 p.
- Tovar, H.; Guillén, V. & Nakama, M. 1987. Monthly population size of three guano bird species off Peru, 1953 to 1982. In: *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystems: three decades of change*. D. Pauly & Tsukayama, I. (Eds). Imarpe - GTZ, GmbH - ICLARM. pp: 208-218.
- Tributsch, H. 1982. *How life learned to live. Adaptation in Nature*. The MIT Press.
- Vogt, W. 1942. Informe sobre las aves guaneras por el Ornitólogo americano Señor William Vogt. Boletín de la Compañía Administradora del Guano, 18: 3-132.
- Zavalaga, C.; Halls, J.; Mori, G.; Taylor, S. & Dell'Omo, G. 2010. At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series*, 404: 259-274.
- Zusi, R.L. 1967. The role of the depressor mandibulae muscle in kinesis of the avian skull. *Proceedings of the United States National Museum*. Smithsonian Institution, 123 (3607): 1-28.

Received February 25, 2013.

Accepted April 13, 2013.