



LA HISTORIA EVOLUTIVA DE LAS AVES MARINAS DE AMÉRICA DEL SUR A TRAVÉS DEL REGISTRO FÓSIL

THE EVOLUTIONARY HISTORY OF SOUTH AMERICAN SEABIRDS THROUGH THE FOSSIL RECORD

Carolina Acosta Hospitaleche^{1,2*}, M. Alejandra Sosa^{1,3}, Alejandra Piro^{1,2} & Facundo Irazoqui^{1,2}

¹División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n (B1900FWA) La Plata, Buenos Aires, Argentina. <https://orcid.org/0000-0002-2614-1448>

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Godoy Cruz 2290, C1425FQB Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

³Universidad Nacional de La Plata, Avenida 7 N° 776, La Plata, Buenos Aires, Argentina

*acostacar@fcnym.unlp.edu.ar

RESUMEN: El registro fósil de pingüinos (Sphenisciformes), albatros y petreles (Procellariiformes), cormoranes y piqueros (Suliformes), patos buceadores (Anseriformes) y aves pseudo-dentadas (Pelagornithidae) es particularmente abundante en las costas atlántica y pacífica del extremo sur de América del Sur. A esto se suman otros taxones, que, aunque se encuentran menos representados, contribuyen a analizar la dinámica de las comunidades marinas y a reconstruir los ecosistemas del pasado. En este trabajo se brinda una puesta al día del registro fósil de cada uno de estos grupos de aves marinas, incluyendo formas principalmente cenozoicas, aunque también algunos registros cretácicos. De su análisis, en un contexto geotectónico regional diferente al actual, se desprenden una serie de hipótesis que explican los principales procesos de especiación, diversificación, colonización y extinción que cada uno de los grupos habría atravesado hasta alcanzar sus configuraciones actuales.

PALABRAS CLAVE: *Cenozoico, Cretácico, paleoambientes, paleontología de aves*

ABSTRACT: The fossil record of penguins (Sphenisciformes), albatrosses and petrels (Procellariiformes), cormorants and boobies (Suliformes), diving ducks (Anseriformes), and pseudo-toothed birds (Pelagornithidae) is particularly abundant on the Atlantic and Pacific coasts of South America. In addition to these are other taxa, which, although less represented, contribute to analyzing the dynamics of marine communities and reconstructing past ecosystems. This work provides an update of the fossil record of each of these groups of seabirds, including mainly Cenozoic forms but also some Cretaceous records. From this analysis, in a regional geotectonic context different from the current one, a series of hypotheses emerges that explains the main speciation and diversification processes, and the colonization and extinction events that each of these groups would have experienced before reaching their current configurations.

KEYWORDS: *avian paleontology, Cenozoic, Cretaceous, paleoenvironment*

El registro fósil nos brinda la posibilidad de acceder al pasado, aunque sea a través de pequeños recortes que en la mayoría de los casos se encuentran incompletos. Sin embargo, pese a los sesgos que impone este registro, la información que nos brinda es única e irremplazable (Warheit 2001). Los fósiles son

la única fuente disponible para recabar información de las especies que se encuentran totalmente extintas. Además, los estudios paleontológicos permiten acceder no solo a la información anatómica que puede observarse a primera vista, sino que también habilitan otros estudios paleobiológicos más detalla-

dos. Ejemplos de ello son los estudios paleoecológicos (Tanaka et al. 2020), paleohistológicos (Chinsamy et al. 1995) y paleoneurológicos (Acosta Hospitaleche et al. 2021), que han brindado novedosas fuentes de información y evidencia para los estudios paleoecológicos y sistemáticos. Estos datos resultan más que relevantes para las grandes filogenias (Bourdon 2005, Livezey & Zusi 2006, Ksepka et al. 2006, Smith 2010), brindando un contexto más amplio e integrador para analizar la evolución de cada uno de los linajes.

El registro fósil de las aves en general suele ser escaso y fragmentario si se compara con el de otros vertebrados (Livingston 1989, Mitchell 2015). Esto se debe a que la neumatización que presenta el esqueleto de la mayoría de las aves, genera una menor resistencia a los procesos destructivos por los que atraviesan durante su fosilización (Nicholson 1996).

Sin embargo, las aves buceadoras constituyen una excepción, en particular aquellas con adaptaciones esqueléticas para el buceo, dado que suman otro factor que les confiere una mayor resistencia a los procesos destructivos, que es la pérdida total o parcial de la neumaticidad ósea y el desarrollo de huesos paquios-tósicos (De Ricqlès & De Buffrènil 2001, Habib & Ruff 2008). La máxima expresión de estas condiciones se encuentra en los pingüinos, que poseen un esqueleto altamente modificado, lo cual sumado a sus hábitos coloniales, favorecen la preservación en cantidad y calidad de elementos (Emslie 1995).

Además, las aves con conductas gregarias, que nidifican año tras año en las mismas costas y otras áreas de depositación, a veces conformando roquerías, contribuyen a la formación de vastas acumulaciones óseas con un gran potencial fosilífero. Esto ha permitido contar con un registro fósil privilegiado para muchos grupos, como por ejemplo los pingüinos, para cuyos fósiles se cuenta con estudios sumamente detallados. A partir de los resultados obtenidos para este grupo, y aquellos provenientes de los estudios sedimentológicos y tectónicos, se han propuesto algunas hipótesis paleoecológicas y biogeográficas (Ksepka & Thomas 2012, Pelegrín & Acosta Hospitaleche 2022). Estas propuestas pueden tomarse como punto de partida para analizar el escenario en el cual habrían vivido los demás grupos mencionados anteriormente y presentes en las mismas asociaciones. Desafortunadamente, los demás grupos de aves marinas se encuentran en franca desventaja, y sus estudios sistemáticos, paleobiológicos y paleoecológicos son aún incipientes.

En esta contribución se han compilado y actuali-

zado sistemática y estratigráficamente los registros de aves marinas conocidos para América del Sur desde el Cretácico a la actualidad. Se comentan además algunos aspectos evolutivos y paleobiogeográficos derivados del estudio de estas asociaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Delimitación de los grupos de aves incluidos

La denominación de aves marinas (*seabirds* en inglés) constituye un concepto dinámico, ya que varía de acuerdo con los autores y a los contextos en que ha sido utilizado. Sin embargo, existe cierto consenso en considerar como aves marinas a aquellas especies que obtienen su alimento exclusivamente en los océanos, como por ejemplo los pingüinos, albatros y petreles, cuya comida proviene por completo del mar y poseen un estilo de vida totalmente adaptado a la dinámica de los ambientes marinos (Ainley 1980). Pueden reconocerse dos subcategorías de acuerdo con el ambiente donde pasan la mayor parte de su tiempo: marino-pelágico en el caso de las aves marinas oceánicas (Ainley 1980), o litoral con posibles incursiones en aguas continentales para el caso de las aves costeras (Schlatter & Simeone 1999).

Desde una perspectiva paleontológica resulta, en ocasiones, un poco más complicado determinar con exactitud el ambiente en el cual habrían vivido ciertos grupos, ya que no se cuenta con representantes actuales de referencia. Este sería el caso de los miembros del linaje Pelagornithidae, cuyas afinidades filogenéticas son aún inciertas, y todo lo que se conoce proviene de información obtenida a través de estudios anatómico-funcionales y del análisis de los ambientes de depositación.

Por tal motivo, se delimitará el registro fósil de las aves marinas a aquellas especies que viven asociadas a los océanos, pasan la mayor parte del tiempo en ambientes pelágicos o costeros y obtienen su alimento directamente del mar. Como consecuencia, sus plumas, heces, egagrópilas y finalmente sus cadáveres, son depositados y eventualmente preservados en unidades geológicas depositadas en contextos marinos o estuarinos. Asimismo, cabe aclarar que, en estos mismos niveles marinos, muchas veces también se preservan restos de aves continentales que han sido arrastrados por las corrientes y han quedado depositados en las cuencas marinas. Estos últimos, lógicamente, no serán incluidos como aves marinas.

Delimitación del área geográfica incluida

La presente revisión incluye los restos fósiles hallados en distintas unidades marinas de América del Sur (ver Contexto geológico de los hallazgos). El registro fósil del continente antártico no será incluido en la presente, pero una síntesis actualizada puede consultarse en Acosta Hospitaleche et al. (2019).

Abreviaturas institucionales

CADIC P, Centro Austral de Investigaciones Científicas, Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina; GPMK, Geologisch-Palaontologisches Institut und Museum, Kiel, Alemania; MLP-PV, Museo de La Plata, Ciudad de La Plata, Argentina; MPEF-PV, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina; MUSM Museo de la Universidad de San Marcos, Lima, Perú; SGO.PV, Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

CONTEXTO GEOLÓGICO DE HALLAZGOS FÓSILES

Las aves fósiles que serán mencionadas a continuación fueron colectadas en unidades litoestratigráficas de distintas antigüedades, depositadas en cuencas sedimentarias (Fig. 1) formadas en un contexto



Figura 1. Cuencas sedimentarias donde se depositaron las unidades litoestratigráficas más importantes para el registro fósil de las aves marinas de América del Sur. Abreviaturas: Ar Arauco, Au Austral, Ca Caldera, Pi Pisco, SJo San Jorge, Va Valdés; An Anseriformes, Ga Gaviiformes, Pe Pelagornithidae, Ph Phalacrocoracidae, Pr Procellariiformes, Sp Sphenisciformes, Su Sulidae.

geotectónico diferente al actual. La mayor parte de los yacimientos paleontológicos que serán mencionados corresponden a áreas cercanas a la costa, que en el pasado se encontraban cubiertos por el mar (Figs. 1-4, 6-7). A continuación, se brinda un breve resumen de cada una de estas cuencas y de las unidades litoestratigráficas allí depositadas. Con el objeto de brindar una mejor contextualización de estos registros, se detallan los paleoambientes de depositación de las unidades de interés a los fines de este trabajo.

Cuenca Arauco

Se desarrolla en el centro-sur de Chile (Fig. 1) con aproximadamente 8000 km² de extensión, y un relleno sedimentario muy potente, que alcanza los 200 metros bajo el nivel del mar en sus zonas más profundas. Los depósitos más antiguos corresponden a la Formación Quiriquina, por encima de la cual se deposita un gran número de unidades cuyas edades van del Paleoceno al Plioceno (Mordojovich 1981).

La *Formación Quiriquina* (Fig. 2b) comprende depósitos marinos depositados durante el Cretácico tardío (Biró-Bagoczky 1982, Stinnesbeck 1986, 1996, Salazar et al. 2010). El contenido faunístico (Otero et al. 2012) y florístico (Stinnesbeck 1986) de esta unidad sugiere que se trataría de un ambiente de aguas marinas poco profundas, lo cual explica la presencia de aves buceadoras como *Neogaeornis wetzeli* (Fig. 2d-e), que fue hallado en los acantilados ubicados al oeste de Bahía San Vicente, en Península Tumbes (Olson 1992).

Cuenca Pisco

Estos depósitos localizados en el Perú (Fig. 1) constituyen uno de los más importantes debido a su contenido fosilífero excepcionalmente preservado a lo largo de una secuencia estratigráfica casi ininterrumpida. Sucesivas transgresiones marinas (Fig. 3a) han generado un relleno sedimentario de más de 2 km de espesor conformado por las formaciones Caballas, Paracas, Otuma, Chilcatay y Pisco (Fig. 3b), mencionadas de mayor a menor antigüedad (Dunbar et al. 1990, DeVries 1998, DeVries et al. 2021, Malinverno et al. 2021).

La *Formación Paracas* comprende los sedimentos más antiguos depositados en esta área y es portadora de los primeros pingüinos que habrían arribado a América del Sur durante el Eoceno medio (Clarke et al. 2007). Por encima se encuentran los sedimentos del Eoceno tardío de la *Formación Otuma*, que se extiende hasta el Oligoceno temprano (Acosta Hospitaleche & Stucchi 2005, DeVries et al. 2006, 2017, 2021).

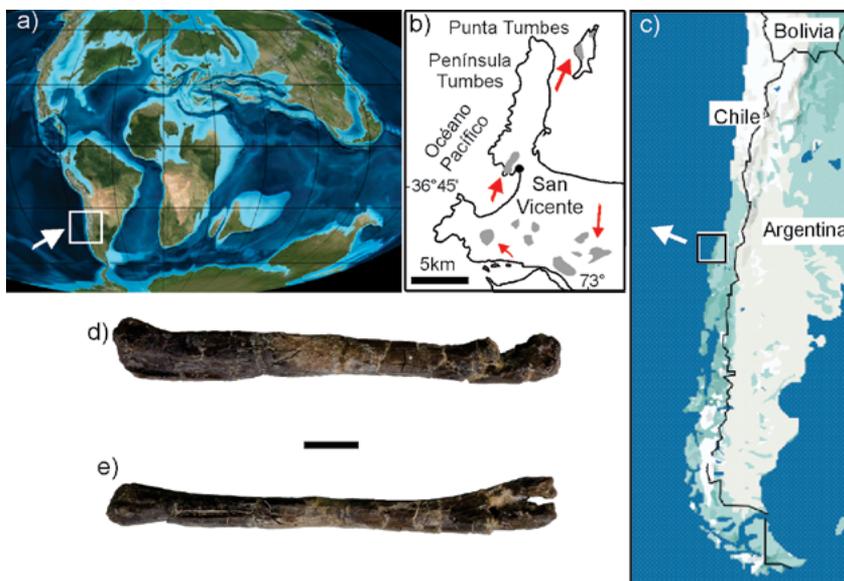


Figura 2. Las aves marinas más antiguas de América del Sur: a) Reconstrucción paleogeográfica del Cretácico tardío (modificado de Scotese, 2014), b) Formación Quiriquina y detalle de sus afloramientos en sombreado gris, c) Mapa regional indicando la ubicación de los hallazgos, d)-e) tarsometatarso de *Neogaornis wetzelli* (GPMK 123). El recuadro en a) y c) indica el área ampliada en b). Escala: 10 mm.

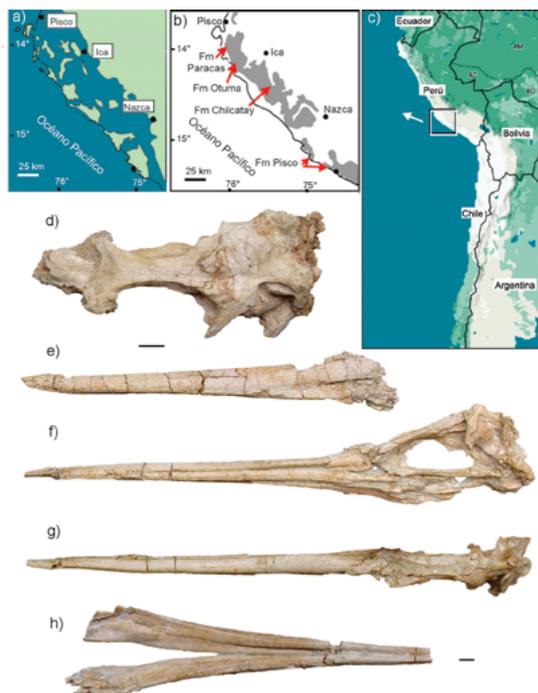


Figura 3. Pingüinos fósiles del Eoceno de Perú. a) región de Ica (Perú) que se encontraba cubierta por el océano entre el Eoceno y Plioceno, donde hoy se encuentran los afloramientos más importantes para el estudio de las aves marinas b)-c) Mapa regional indicando la ubicación de los afloramientos, d)-e) *Perudyptes devriesi* (MUSM 889) d) cráneo, e) pico, f)-h) *Perudyptes devriesi* (MUSM 897), f) cráneo en vista dorsal, g) cráneo en vista lateral, h) mandíbula. Escala: 10 mm.

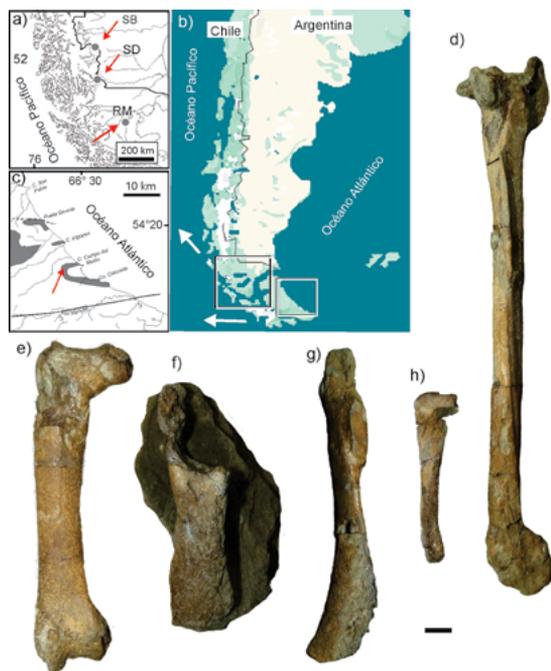


Figura 4. Yacimientos con registros Eocenos de la Cuenca Austral. a) Región de Magallanes en el sur de Chile, (SB Sierra Baguales, SD Sierra Dorotea, RM Río de las Minas) donde fueron colectados *Palaeudyptes* sp y otros restos de aves, b) Mapa regional indicando la ubicación de los yacimientos, c) Afloramientos de Formación Leticia en Tierra del Fuego. Los recuadros en b) indican las zonas ampliadas en a) y c). Esqueleto de *Palaeudyptes gunnari* (CADIP P 21): d) tibiotarso, e) fémur, f) pelvis, g) coracoides, h) fibula) procedente de la Formación Leticia. Escala: 10 mm.

Hacia el techo de la Cuenca se deposita la *Formación Chilcatay*, con niveles asignados al Oligoceno tardío y Mioceno temprano. En esta unidad es donde se registra *Palaeospheniscus*, un taxón ampliamente distribuido en la Patagonia Argentina durante el Mioceno temprano (Acosta Hospitaleche & Stucchi 2005).

Finalmente, la *Formación Pisco*, puede ser subdividida internamente en tres niveles que abarcan desde el Mioceno medio al Plioceno temprano, cada uno con una capa basal con nódulos fosfáticos, gran contenido de fósiles (Gariboldi et al. 2017, Solís Mundaca 2018, Bosio et al. 2019, 2020a, 2020b) y capas delgadas ricas en diatomeas, que representan ambientes de plataforma (Bosio et al. 2019). Se caracteriza por la presencia de vertebrados fósiles tales como tiburones, rayas, teleósteos, cocodrilos, quelonios, focas, delfines y ballenas (Ehret et al. 2012 y citas allí) y aves (Laridae, Scolopacidae, Vulturidae, Sulidae, Pelecanidae, Ciconiidae, Phalacrocoracidae, Pelagornithidae y Procellariiformes, Chávez-Hoffmeister et al. 2007 y citas allí).

Cuenca Austral/Magallanes

Se ubica en el extremo sur de América del Sur y la plataforma continental adyacente (Fig. 1). En Argentina adquiere la denominación de Cuenca Austral, pero en Chile se conoce como Cuenca de Magallanes. De acuerdo con la zona de estudio, la secuencia sedimentaria que la rellena está representada por distintas unidades.

En el sector costero de la Provincia de Santa Cruz (Fig. 4), la secuencia queda definida en orden estratigráfico ascendente, por las formaciones marinas San Julián y Monte León, y la Formación Santa Cruz, que fue depositada en un contexto continental. Ambas unidades fueron depositadas durante eventos transgresivos y portan una fauna mayoritariamente de invertebrados fósiles, con algunos restos de aves asignados a pingüinos (Parras et al. 2012).

La *Formación San Julián* fue depositada en un ambiente de aguas poco profundas y adquiere unos 80 m de potencia (Panza et al. 1995, Parras & Casadio 2005, 2006). Las dataciones isotópicas indican una edad asignada al Oligoceno tardío (Parras & Casadio 2002, Parras et al. 2012, Pérez et al. 2015).

La *Formación Monte León* consiste en unos 200 m de espesor con abundantes moluscos y algunos otros invertebrados (Pineda-Salgado et al. 2022 y referencias allí citadas) que fueron depositados en un ambiente que pasa transicionalmente de un estuario dominado por mareas, a un sistema fluvial con canales de baja energía en una llanura de inundación (Parras & Griffin

2009, Parras & Cuitiño 2018, Parras et al. 2020). Su edad se restringe al Mioceno temprano y se correlaciona con las formaciones Chenque (Cuenca San Jorge) y Gaiman (Cuenca Valdés).

En el sector más austral, una subdivisión de esta cuenca se rellena por las formaciones Punta Torcida, niveles aún innominados, Leticia y Cerro Colorado. La *Formación Leticia* (Fig. 4c) presenta niveles portadores de vertebrados fósiles, entre los que se encuentran pingüinos de estirpe antártica, que fueron identificados como depósitos marinos de aguas poco profundas (Torres Carbonell et al. 2009). De acuerdo con el contenido de microfósiles, la edad de esta unidad ha sido definida como Eoceno medio (Malumián & Olivero 2006).

El esquema estratigráfico no está completamente definido aún para el sur de Chile (Ghiglione et al. 2009, 2016, Cuitiño et al. 2019a, 2019b), pero en sus afloramientos de Magallanes se reconocen las formaciones Cerro Dorotea y Río Turbio (Fig. 4a).

La *Formación Río Turbio* representa un ambiente estuarino de aguas poco profundas que contiene abundantes fósiles asignados al Eoceno medio-superior (Griffin 1991, Malumián et al. 2000, Panti 2018), entre los que se encuentran algunos restos de aves (Sallaberry et al. 2010).

Cuenca Caldera

Está ubicada en el norte de Chile (Fig. 1) y se desarrolla a lo largo de 43 km de extensión. Se encuentra rellena por sedimentos de origen marino, que comprenden tres grandes unidades, las formaciones Angostura, Bahía Inglesa y Capas de Caldera (Le Roux et al. 2016).

La *Formación Bahía Inglesa* (Fig. 6b) comprende varios miembros depositados entre el Mioceno medio y el Plioceno (Guzmán et al. 2000, Marchant et al. 2000, Marquardt et al. 2000, Godoy et al. 2003, Achurra 2004, Le Roux et al. 2016). Los estudios micropaleontológicos (Achurra 2004, Henríquez 2006) y sedimentológicos (Marquardt 1999, Walsh & Hume 2001, Godoy et al. 2003, Achurra 2004, Henríquez 2006, Walsh & Suárez 2006, Achurra et al. 2009) sugieren un ambiente de deposición que abarcaría desde la zona litoral, pasando por una zona sublitoral hasta una zona batial superior (Fig. 6a). La edad de esta formación está asignada al Mioceno medio-Plioceno de acuerdo con el contenido paleomalacológico, micropaleontológico y las relaciones morfoestratigráficas (Le Roux et al. 2016). De esta formación provienen reportes de aves marinas, tales como pingüinos, cormoranes y petreles, asociadas a



Figura 5. Procellariiformes (a-e) y Sphenisciformes (f-j) de las Formaciones Pisco (a-e, g-h) y Chilcatay (f) de Perú (ver mapa de ubicación en figura 3): a) cráneo de un Puffinini (MUSM 352), b) carpometacarpo de un Procellariidae (MUSM 414), c) tarsometatarso de un Diomedidae (MUSM 207), d) tarsometatarso de un Procellariidae (MUSM 256), e) carpometacarpo de un Diomedidae (MUSM 258), f) *Palaeospheniscus* cf. *S. patagonicus* (MUSM 257), g) *Spheniscus* sp. (MUSM 868), h) *Spheniscus* cf. *S. muizoni* (MUSM 775), i) *S. urbinai* (MUSM 1777), j) *Spheniscus* sp. (MUSM 537) Escala: 10 mm.

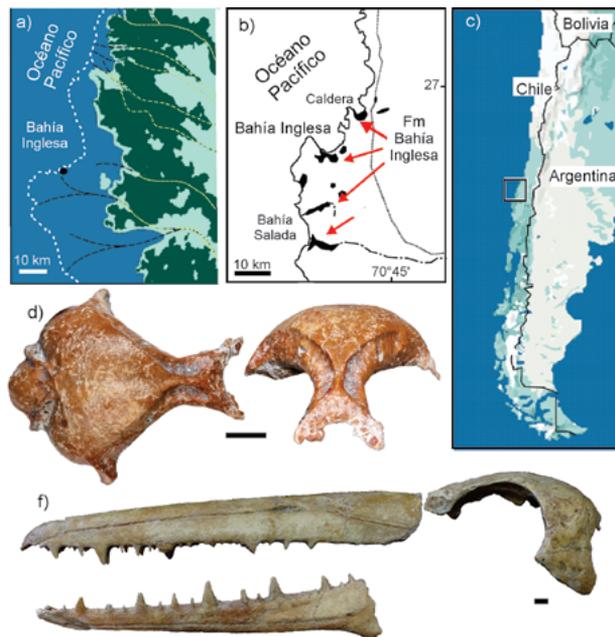


Figura 6. Área de Caldera, en Chile: a) transgresión marina miocena mostrando las zonas que estaban cubiertas por el mar, b) detalle de los afloramientos de la Formación Bahía Inglesa, c) mapa regional indicando la ubicación de los yacimientos, d-e) cráneo de Spheniscidae (SGO. PV.22245) indeterminado -d) dorsal, e) rostral-, f) cráneo de *Pelagornis chilensis* (Pelagornithidae SGO.PV 1061). El recuadro en c) indica las áreas ampliadas en a) y b). Escala: 10 mm.

una fauna diversa integrada por condriictios, cocodrilos, mamíferos marinos como ballenas, delfines, focas, perezosos marinos y dugongos e incluso organismos terrestres como los carpinchos (Suárez et al. 2004, Bianucci et al. 2006, Le Roux et al. 2016 y citas allí).

Cuenca Valdés

Se desarrolla mayormente mar adentro en el Océano Atlántico y solo en su extremo oeste alcanza el área de la Península Valdés (Fig. 1). Los rellenos neógenos se corresponden con dos ciclos transgresivos de sedimentación (Fig. 7a), durante los cuales se depositan las formaciones Gaiman y Puerto Madryn. Por encima, un nuevo ciclo, deposita niveles cuaternarios (Cuitiño et al. 2023).

La *Formación Gaiman* aflora (Fig. 7b) en el Valle inferior del río Chubut y a lo largo de la costa de la provincia del Chubut (Haller & Mendía 1980). Estos niveles, que se correlacionan con la Formación Chenque (Cuenca San Jorge) y la Formación Monte León (Cuenca Austral), se depositaron durante un evento transgresivo del Mioceno inferior y representan un ambiente de plataforma interna (Scasso & Castro 1999, Cuitiño et al. 2019a, 2019b).

La *Formación Puerto Madryn* (Fig. 7b) yace por encima y se expone en Península Valdés y el Valle del Río Chubut y se corresponde con un nuevo evento transgresivo (Cuitiño et al. 2017). De acuerdo con el contenido fosilífero y las dataciones disponibles, su edad fue asignada al Mioceno superior. Varios grupos de aves continentales y marinas provienen de distintos niveles de esta extensa secuencia, donde se ha reconocido un ambiente estuarino con aguas poco profundas (Cuitiño et al. 2017, 2023).

Cuenca San Jorge

Se encuentra ubicada en la Patagonia central (Fig. 1) y posee una extensión de aproximadamente 180.000 km². Se desarrolla cubriendo parte de las provincias de Chubut y Santa Cruz, Argentina, más una porción atlántica que es extracontinental (Sylwan 2001). Se origina a partir del Jurásico, por procesos extensionales relacionados con la fragmentación de Gondwana, generando un depocentro donde se habrían acumulado varias unidades geológicas, mayormente de carácter continental. Hacia la parte superior se depositan sedimentitas de las formaciones Salamanca, Peñas Coloradas/Las Violetas, Las Flores, Colhuel Kaike, Sarmiento y Chenque (Woodburne et al. 2014).

La *Formación Chenque*, de carácter marino, consiste en una secuencia de aproximadamente 500 m de potencia depositados en una plataforma marina somera durante el Mioceno temprano. Se correlaciona parcialmente con las formaciones Gaiman (Cuenca Valdés) y Monte León (Cuenca Austral) y presenta algunos restos de pingüinos, además de abundantes invertebrados y trazas fósiles (Paredes & Colombo Piñol 2001, Buatois et al. 2003)

REGISTRO FÓSIL DE AVES MARINAS DE AMÉRICA DEL SUR

Sphenisciformes

Los pingüinos son un grupo de aves muy peculiar que se distribuyen casi exclusivamente en el hemisferio sur en la actualidad, áreas a las que también se habrían restringido en el pasado (Winkler et al. 2020a, Pelegrín & Acosta Hospitaleche 2022 y referencias allí citadas). Desde sus primeros registros se los reconoce como un grupo eficazmente adaptado al buceo en aguas frías, y a desplazarse largas distancias a través de los océanos, lo cual les habría permitido la colonización de nuevas áreas a lo largo de su historia evolutiva (Pelegrín & Acosta Hospitaleche 2022).

Los pingüinos constituyen un grupo con un registro fósil muy numeroso si lo comparamos con el de otras aves, lo cual será discutido más adelante. Los registros más antiguos corresponden al Paleoceno de Nueva Zelanda (e.g., Slack et al. 2006, Mayr et al. 2020) y Antártida (Tambussi et al. 2005), y más tardíamente, hacia el Eoceno, se registran en América del Sur. Son precisamente las especies antárticas aquellas que aparecen en el Eoceno medio de Argentina (Acosta Hospitaleche & Olivero 2016) y Chile (Sallaberry et al. 2010), mientras que en Perú se han reportado géneros y especies exclusivas de esas áreas (Clarke et al. 2007, 2010).

Un esqueleto parcial asignado a *Palaeedyptes gunnari* (Fig. 4d-h) y un coracoides aislado son los únicos restos que se conocen para el Eoceno medio de la Formación Leticia (Fig. 4c), en la provincia de Tierra del Fuego, Argentina (Acosta Hospitaleche & Olivero 2016). *Palaeedyptes* era uno de los denominados pingüinos gigantes muy frecuentes en el Eoceno de Antártida (Acosta Hospitaleche 2014), que habría alcanzado una talla mayor a cualquiera de las especies actuales. Un húmero aislado, procedente del Eoceno medio de la Formación Río Turbio, Magallanes (Fig. 4b), en Chile, ha sido también asignado al género *Palaeedyptes* (Yury-Yáñez et al. 2009, Sallaberry et

al. 2010), y aunque estos materiales, juntamente con otros restos de pingüinos provenientes de las formaciones Man Aike y Loreto (Sallaberry et al. 2010) se encuentran aún bajo revisión, resultan evidentes las afinidades con la fauna de pingüinos del Eoceno de Antártida y del sur de Argentina.

También hay un abundante registro de pingüinos fósiles en el Eoceno del Departamento de Ica, en Perú (Fig. 3b), donde los yacimientos pueden ser calificados de excepcionales por la calidad en la preservación de sus fósiles (Collareta et al. 2021). Entre ellos se encuentran esqueletos articulados, inclusive con sus cráneos casi completos, condición no usual entre las aves fósiles de otros sitios y que ha permitido la no-

minación de tres taxones nuevos, considerados, por el momento, endémicos de Perú.

Perudyptes devriesi (Fig. 3d-e) del Eoceno medio de la Formación Paracas en el Departamento de Ica, *Idadyptes salasi* (Fig. 3f-h) del Eoceno medio-tardío de la Formación Otuma en el Departamento de Ica, e *Inkayaku paracasensis* del Eoceno superior de la localidad de Yumaque, Reserva de Paracas, constituyen pingüinos de gran porte, que al igual que los demás taxones del Eoceno, tendrían un patrón anatómico consistente en grandes estaturas, con alas, cuellos y picos proporcionalmente más alargados que en las especies vivientes (Clarke et al. 2007, Ksepka et al. 2008, Clarke et al. 2010). De hecho, las comparacio-

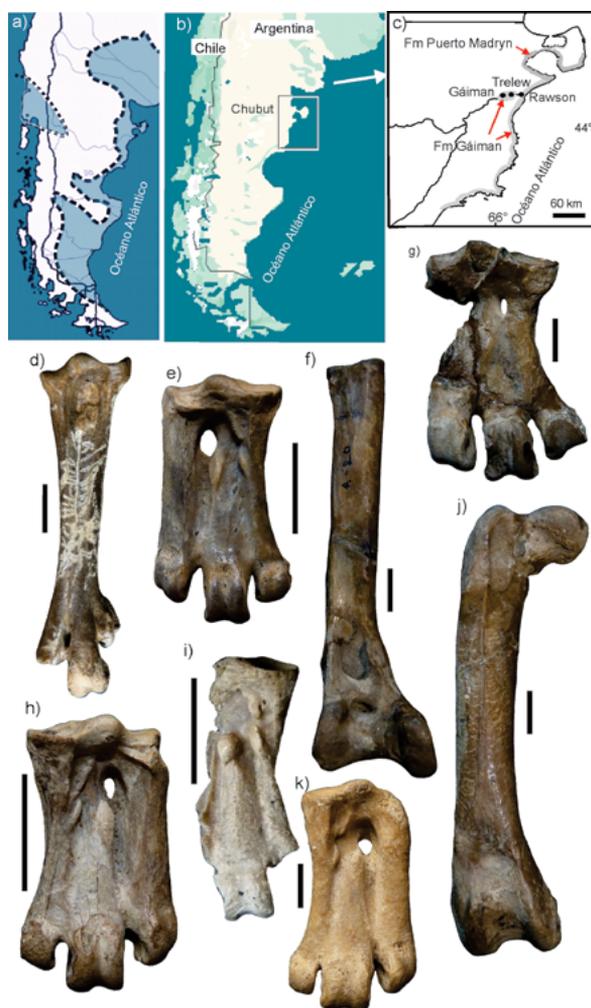


Figura 7. Mapa y registro fósil de la Formación Gáiman: a) transgresión marina mostrando las zonas ocupadas por el mar durante el Mioceno inferior, b) mapa regional indicando la ubicación de los yacimientos, c) detalle de los afloramientos miocenos Formaciones Gaiman-Puerto Madryn, d) tarsometatarso de *Cayoia brunetti* (MLP 77-XII-22-1), e) tarsometatarso *Palaeospheniscus patagonicus* (MLP-PV 20-240), f)-g), j) tibiotarso (MLP-PV 20-4), tarsometatarso (MLP-PV 20-6), y fémur (MLP-PV 20-2), de *Paraptenodytes antarcticus*, h) *Palaeospheniscus patagonicus* (MLP-PV 20-238 descrito originalmente como *Treleudytes crassa*), i) *Eretiscus tonni* (MLP-PV 81-VI-26-1), k) *Palaeospheniscus bergi* (descrito como *P. rothi* MLP-PV 20-234). Escala: 10 mm.

nes anatómicas y los análisis filogenéticos realizados sugieren que estos taxones estarían estrechamente relacionados con el género *Palaeudyptes* (Jadwiszczak 2009, Acosta Hospitaleche et al. 2013, 2019).

El registro fósil del Oligoceno se encuentra restringido a los pocos restos conocidos para la Formación San Julián, expuesta en la Patagonia Argentina y de donde provienen las especies *Parapterodytes robustus* y *Arthrodytes andrewsi* (Acosta Hospitaleche 2005). Los registros no son muy abundantes, pero permiten reconstruir formas medianas a grandes, con una morfología esquelética más afín a la de las especies actuales que a la de los taxones del Eoceno.

Una nueva radiación y diversificación de formas se produce durante el Mioceno (e.g., Jadwiszczak 2009, Pelegrin & Acosta Hospitaleche 2022). En estas asociaciones conviven formas atribuibles a géneros completamente extintos, con especies más modernas y perteneciente a géneros actuales. La Formación Gai-

man del Mioceno inferior (Fig. 7c) de la provincia del Chubut es la que contiene la mayor parte de los restos de pingüinos (Fig. 7e-k) conocidos para la Argentina. La especie *Eretiscus tonnii* representa el pingüino de menor talla de toda América del Sur (Acosta Hospitaleche et al. 2004), y habría convivido con tres especies de *Palaeospheniscus* (*P. bergi*, *P. patagonicus* y *P. biloculata*), diferenciables principalmente por su tamaño (Acosta Hospitaleche 2007, Acosta Hospitaleche et al. 2008). Otras unidades geológicas coetáneas y correlacionables con la Formación Gaiman son las formaciones Chenque y Monte León, ambas expuestas en la Patagonia Argentina, en las cuales también se han registrado restos de pingüinos, aunque en una menor proporción. Aquí aparecen *Parapterodytes antarcticus* y *Spheniscus urbinai* (Acosta Hospitaleche 2005, 2011). Esta última es la única especie representada en Argentina que pertenece a un género con representación actual. Este registro resulta importante dado que vincula las asociaciones miocenas de Argentina con las de la costa pacífica de Chile y Perú (Figs. 3 y 5), donde *S. urbinai* es relativamente abundante (Acosta Hospitaleche et al. 2021). Su holotipo, que comprende un esqueleto parcial (Stucchi 2003), proviene del Mioceno de la Formación Pisco en la costa de Ica (Perú).

Spheniscus urbinai se encuentra también registrada en el Mioceno medio de la Formación Bahía Inglesa, en Chile, donde también parece haber sido un taxón muy abundante (Yury-Yáñez et al. 2009, Chávez-Hoffmeister et al. 2014). La gran disponibilidad de elementos, particularmente craneales (Fig. 6d-e), ha permitido realizar extensas comparaciones, integrando información paleoneurológica, de los órganos de los sentidos y de su neumaticidad (Acosta Hospitaleche et al. 2021).

Otras dos especies del género *Spheniscus* muy frecuentes en las costas de Chile y Perú durante el Mioceno y principios del Plioceno (Fig. g-j) son *S. megaramphus* y *S. muizoni*. La primera, habría sido la especie más robusta del género, con un pico llamativamente poderoso y similar al de *S. urbinai*, muy distinto al de las especies actuales del género y llamativamente similar al de los albatros (Stucchi 2002, 2003). En el otro extremo se encuentra *S. muizoni*, la especie más pequeña del género, que fue registrada entre el Mioceno medio y tardío de la Formación Pisco (Göhlich 2007). Una última especie para este género, *S. chilensis*, conocida a partir de restos del Plioceno de Chile, representa los restos más modernos asignables a una especie fósil de *Spheniscus* (Emslie & Guerra Correa 2003).

Sobre las costas pacíficas también se registran otras tres especies pertenecientes a géneros con re-



Figura 8. *Madrynormis mirandus* (MPEF-PV 100) del Mioceno tardío de la Formación Puerto Madryn: a) cráneo en vista lateral, b) cráneo en vista dorsal, c) cráneo en vista palatal, d) fragmento de mandíbula, e) cuadrado, f) húmero, g) ulna, h) carpometacarpo, i) esternón, j) coracoides, k) escápula, l) radio, m) tibiotarso, n) cintura pélvica, o) fémur, p) tarsometatarso izquierdo en vista craneal, q) tarsometatarso izquierdo en vista caudal, r) atlas en vista craneal, s) vértebra cervical en vista caudal, t) vértebra caudal, u) pigostilo en vista lateral. Escala: 10 mm.

presentantes actuales. *Pygoscelis calderensis* del Mioceno y *P. grandis* del Plioceno, fueron colectados en localidades chilenas geográficamente cercanas, donde afloran distintos niveles de la Formación Bahía Inglesa (Acosta Hospitaleche et al. 2005, Walsh & Suárez 2006). Finalmente, *Eudyptula calauina* del Plioceno de la Formación Horcón en Chile, constituye una especie de pequeño tamaño y con fuertes vínculos con los pingüinos del mismo género que actualmente habitan las costas de Nueva Zelanda (ver Chávez-Hoffmeister et al. 2014).

Volviendo a las costas Atlánticas, se encuentra el registro de *Madrynornis mirandus* (Fig. 8), procedente del Mioceno tardío de la Formación Puerto Madryn (Argentina), esta especie constituye un taxón clave por varias razones (Acosta Hospitaleche et al. 2007). Es el registro más moderno, para América del Sur, de un género totalmente extinto; filogenéticamente, *Madrynornis* ha sido propuesto como un taxón basal a las especies actuales (Chávez-Hoffmeister et al. 2014), mientras que, en otras propuestas, forma parte del grupo corona (*crown group* en inglés) de los Sphenisciformes (Degrange et al. 2018).

De niveles más modernos solo se conoce un único registro procedente de Uruguay, que corresponde a un húmero asignado a *Spheniscus* cf. *S. magellanicus*, procedente de niveles portadores de fauna pleistocena (Acosta Hospitaleche et al. 2019). A esto se le suman los registros arqueológicos del Pingüino Patagónico (*S. magellanicus*) que han sido reportados para el Holoceno de Argentina (Cruz 2001, Gómez Otero 2006, Moreno 2008, Belardi et al. 2011, entre otros), Chile (Legoupil et al. 2011), Uruguay (Moreno 2005) y Brasil (Kneip et al. 1994, Cardoso et al. 2014, Pavei et al. 2015, Cardoso 2018).

Procellariiformes

Los albatros y petreles son aves pelágicas que se alimentan en aguas oceánicas abiertas y se distribuyen por todo el mundo (Provencher et al. 2019). Poseen un vasto registro fósil, compuesto por algunos taxones basales del Eoceno (Acosta Hospitaleche & Gelfo 2017), numerosas especies han sido incluidas en las familias Procellariidae y Diomedidae, mientras que unas pocas han sido asignadas a Hydrobatidae y Oceanitidae (Carboneras 1992). Asimismo, el orden Procellariiformes presenta una familia completamente extinta llamada Diomedidae, que no posee registros en América del Sur (Mayr et al. 2021).

Los restos sudamericanos más antiguos corres-

ponden a *Argyrodyptes microtarsus*, representado por un tibiotarso y un fémur articulados que provienen del Oligoceno tardío de la Formación San Julián en Argentina. Se trata de un espécimen de pequeño tamaño, originalmente descrito como perteneciente a los Sphenisciformes (Ameghino 1905), pero luego revisado y asignado a la familia Procellariidae (Simpson 1946, Brodkorb 1963, Tonni 1980).

Hacia el Neógeno se registra una gran diversificación y los restos son particularmente abundantes en el Mioceno-Plioceno de Chile y Perú. Esto podría obedecer a dos motivos: a una radiación de especies para el grupo, o simplemente a un sesgo tafonómico, ya que los niveles marinos depositados durante este periodo son mucho más abundantes que los del Oligoceno. Por consiguiente, las posibilidades de hallar fósiles marinos miocenos son mucho mayores que para el Oligoceno. Como resultado, se cuenta con varias especies nuevas, algunas de ellas probablemente asignables a géneros actuales, pero otras correspondientes a géneros completamente extintos.

Varios restos procedentes de la Formación Bahía Inglesa, en Chile, aún se encuentran bajo estudio (Chávez-Hoffmeister 2008), pero han sido preliminarmente asignados a familias y géneros actuales. Entre los Diomedidae, han sido mencionados un cráneo parcial y otros elementos postcraneales que fueron asignados a *Diomedea* sp. (Walsh & Hume 2001, Chávez-Hoffmeister 2007), otros dos cráneos morfológicamente afines a *Thalassarche* (Chávez-Hoffmeister 2007), y elementos varios de Diomedidae cf. *Phoebetria* (Chávez-Hoffmeister et al. 2014). Restos adicionales de Diomedidae provienen del Mioceno tardío de la Formación Coquimbo en Chañaral de Aceituna (Chávez-Hoffmeister 2007). La mayoría de los Procellariidae fueron colectados en el Mioceno tardío de la Formación Bahía Inglesa. Entre ellos, un cráneo asignado a *Pachyptila* (Sallaberry et al. 2007) y dos húmeros parciales que pertenecerían a representantes de la tribu Puffinini (*sensu* Penhallurick & Wink 2004) comparables a *Puffinus* y *Ardenna* (Chávez-Hoffmeister 2007). Un poco más modernos son los restos colectados en el Plioceno de la Formación Horcón en la Región de Valparaíso que fueron asignados a *Ardenna* cf. *A. grisea* (Chávez-Hoffmeister et al. 2014).

La avifauna del Mioceno tardío de la Formación Pisco de Perú es similar en cuanto a su composición (Fig. 5a-e). De allí se reportan Procellariidae indeterminados (de Muizon & DeVries 1985) y más recientemente, restos asociados a la tribu Puffinini y a Diomedidae indeterminados (Stucchi & Urbina 2005).

Del Mioceno temprano de la Formación Gaiman, en la Provincia del Chubut, Argentina, provienen tres restos aislados. Una falange pedal que fue asignada a un Diomedidae indeterminado (Olson 1984), y dos restos de Bryn Gwyn que corresponderían a un Procellariidae: un carpometacarpo similar al Petrel Damero *Daption capense* (Piro & Acosta Hospitaleche 2022) y un tarsometatarso afín a *Puffinus*. Estudios aún en curso podrían, sin embargo, sugerir que se tratarían de restos pertenecientes a un mismo taxón fósil (Acosta Hospitaleche & Piro en prensa).

Registros más modernos han sido reportados para el Cuaternario de Brasil, en los sitios Beirada I, II, III y IV, Moa II y Saquarema, donde afloran niveles con distintas antigüedades. Para el Pleistoceno solo se han mencionado restos asignados a *Thalassarche* cf. *T. melanophris* (Kneip et al. 1994, Lopes et al. 2006a, 2006b). Para el Holoceno, en cambio, se han reportado registros que incluyen a *Thalassarche* cf. *T. chlororhynchos*, *T.* cf. *T. melanophris*, Petrel Barba Blanca (*Procellaria aequinoctialis*), Pardela Cabeza Negra (*Ardenna gravis*) y Pardela Boreal (*Puffinus puffinus*) (Kneip et al. 1994). Finalmente, para el Cuaternario de las Islas Galápagos en Ecuador se mencionan también algunos restos de Procellariidae. Un fémur fragmentario que posiblemente corresponda a la Pardela de Audubon (*Puffinus lherminieri*) proviene de la Isla Sombrero Chino (Johnson et al. 2010), mientras que restos hallados en cuevas de Isla Floreana han sido asignados a la Pardela de Audubon, al Petrel de Galápagos (*Pterodroma phaeopygia*) y al Paño de Madeira (*Hydrobates castro*) (Steadman 1986).

Suliformes

Los Suliformes son un grupo de aves que se alimentan de peces, calamares, crustáceos y otros invertebrados. Algunas especies son excelentes buceadoras mientras que otras son buenas voladoras. Su distribución es cosmopolita y habitan tanto ambientes marinos como de agua dulce (Jelicich et al. 2022). Incluye cuatro familias (Anhingidae, Sulidae, Phalacrocoracidae y Fregatidae) (Chesser et al. 2010), de las cuales Sulidae, Phalacrocoracidae y Fregatidae habitan ambientes marinos y poseen representantes fósiles en América del Sur.

Los Sulidae son particularmente abundantes en el Mioceno de Perú, donde se han descrito numerosas especies fósiles para el Mioceno tardío y Plioceno temprano de la Formación Pisco. *Sula brandi* es un Sulidae de tamaño mediano del Mioceno tardío que está representado por un cráneo que ha conservado parte

del pico. *Sula figueroae*, de la misma antigüedad, está basado en un esqueleto parcial que incluye el cráneo y otros restos postcraneales asociados. Finalmente, *Ramphastosula aguirrei* y *R. ramirezi* fueron descritos a partir de cráneos casi completos que provienen del Mioceno tardío-Plioceno temprano de la Formación Pisco (Stucchi & Urbina 2004, Stucchi et al. 2015).

De los mismos niveles provienen materiales asignados a *Sula* aff. *variegata* (Stucchi 2003), *S. magna*, que representa la especie de mayor tamaño del género, *S. sulita* que se encuentra en el otro extremo del espectro de tamaños y fue nominado a partir de un coracoides muy pequeño, y *Morus peruvianus*, representada por un ala parcial de mediana talla y proporciones únicas entre las demás especies del género (Stucchi 2003). En la Formación Bahía Inglesa los registros son un poco más escasos, y los restos estudiados hasta el momento han sido asignados al género *Sula* (Walsh & Hume 2001). Asimismo, otros Sulidae se han reportado para dos sitios con niveles del Holoceno en Brasil. Los restos de Pernambuco pertenecerían a *Sula* (Olson 1981), mientras que los de Río de Janeiro, corresponderían al Piquero Pardo (*Sula leucogaster*) y *Sula* sp. (Kneip et al. 1975).

Los Phalacrocoracidae más antiguos corresponden a restos indeterminados que provienen del Oligoceno tardío y Mioceno temprano de la Cuenca Taubaté, en San Pablo, Brasil (Alvarenga 1993). Se debe considerar, sin embargo, que los sedimentos que rellenan esta cuenca son exclusivamente continentales, como probablemente lo han sido las aves que allí se registran (Vidal et al. 2004). Un poco más modernos son los restos, también asignados a nivel familiar, de la Formación Pisco de Perú (Urbina & Stuchi 2005). Para el Mioceno tardío de la Formación Bahía Inglesa y en el Plioceno de la Formación Horcón, en Chile, se han reportado restos asignados al género *Nannopterum* (Walsh & Hume 2001, Chávez-Hoffmeister et al. 2014).

Los registros más modernos de cormoranes corresponden a registros cuaternarios. Un Biguá (*Nannopterum brasilianum*) y un Guanay (*Leucocarbo bougainvillii*) fueron colectados en una serie de depósitos fosilíferos de asfalto del Pleistoceno tardío denominados “Talara Tar Seeps” que afloran en el noroeste del Perú (Campbell 1979). Restos asignados a *Nannopterum* sp. (Paulo 2009) y a un Biguá provienen del Cuaternario de Brasil (Winge 1887, Kneip et al. 1994) y del Holoceno de Tierra del Fuego (Causey & Lefèvre 2007). En los niveles cuaternarios de Última Esperanza, un sistema de cuevas conocido como Cuevas de Milodón en el sur de Chile, también fue hallado un

Biguá (Acosta Hospitaleche et al. 2020). El Guanay es también conocido para el Pleistoceno tardío de Huaca Prieta en Perú (Dillehay et al. 2012). Finalmente, la representación fósil del linaje Fregatidae presenta un registro más restringido. Restos de un ejemplar indeterminado, similar al Rabihorcado Chico (*Fregata ariel*), fueron descriptos para el Holoceno de Pernambuco, en Brasil (Olson 1975, Orta et al. 2016).

Pelecaniformes

Los Pelecaniformes son un grupo de aves marinas de mediano porte que se alimentan de peces e invertebrados que capturan en los mares. Poseen una distribución cosmopolita en la actualidad y se encuentran representados en América del Sur desde el Mioceno (Altamirano-Sierra 2013).

Del Mioceno tardío de la Formación Pisco (Perú), provienen restos que, por sus similitudes morfológicas con los representantes actuales, fueron asignados a un Pelicano representante del género *Pelecanus* (Altamirano-Sierra 2013). De niveles coetáneos de la Formación Paraná, en el noreste de Argentina, proviene una pelvis casi completa también asignada a *Pelecanus* sp. (Noriega et al. 2022). Finalmente, el Pelicano Pardo (*Pelecanus thagus*), constituye el único registro conocido para depósitos del Pleistoceno tardío-Holoceno de Chile y Perú (Dillehay et al. 2012).

Pelagornithidae

Los Pelagornithidae o aves pseudo-dentadas, constituyen un grupo de aves completamente extinto que vivió en todo el mundo durante la mayor parte del Cenozoico (Bourdon 2005, Bourdon et al. 2010, Mayr et al. 2021). Las relaciones filogenéticas de este linaje con los demás grupos de aves no están claras, y en el pasado se los ha vinculado con los Anseriformes y con los Procellariiformes, aunque actualmente se los considera como un grupo *incertae sedis* dentro de las Neornithes (Wetmore 1928, Howard 1957, 1978, Brodkorb 1962, Harrison & Walker 1976, Olson 1985, Goedert 1989, Bourdon 2005, Bourdon et al. 2010, Mayr 2011).

Anatómicamente, se caracterizan por prolongaciones óseas ubicadas a lo largo del pico que constituyen denticulos o pseudo-dientes. Presentaban las mayores envergaduras alares de todas las aves, con alas angostas y altamente especializadas para vuelos planeados prolongados (Ksepka 2014). Eran predominantemente aves de hábitos marino-costeros, y probablemente se alimentaban de crustáceos, moluscos y pequeños peces que capturaban en los océanos (Lou-

chart et al. 2013, Piro & Acosta Hospitaleche 2023).

Uno de los registros más importantes para América del Sur es el de *Pelagornis chilensis* (Fig. 6f), cuyo esqueleto completo fue hallado en niveles del Mioceno medio-Plioceno temprano de la Formación Bahía Inglesa, en la localidad El Morro de Chile (Mayr & Rubilar-Rogers 2010). A esto se suman otros restos fragmentarios que provienen de la misma unidad (Walsh & Hume 2001, Chávez-Hoffmeister et al. 2007) y del Mioceno tardío-Plioceno de la Formación Pisco, Perú (Cheneval 1993, Chávez-Hoffmeister et al. 2007). Finalmente, también se conocen restos para Venezuela. Un fragmento mandibular proviene de la Formación Castillo (Mioceno temprano) el sitio Cerro La Cruz en el estado Lara (Solórzano & Rincón 2015) y un fragmento rostral con denticulos proviene de la Formación Capadare (Mioceno medio) de Cueva del Zumbador, en la localidad de Cerro Misión del estado de Falcón (Rincón & Stucchi 2003, Horovitz & Sánchez Villagra 2012).

También debe ser mencionado un cráneo que habría sido colectado en Brasil y transportado a Alemania, donde desafortunadamente fue destruido durante la Segunda Guerra Mundial que, de acuerdo a las imágenes publicadas, sin dudas correspondería a un Pelagornithidae (Spulski 1910). El material fue asignado a la nueva especie *Pseudodontornis longirostris*, género hoy sinonimizado con *Pelagornis*, y revisado luego por Lambrecht (1930). Sin embargo, su procedencia geográfica y estratigráfica permanecen inciertas (Olson 1985, Mayr & Rubilar-Rogers 2010).

Gaviiformes

El registro más antiguo de un ave marina para América del Sur corresponde a un tarsometatarso procedente de Formación Quiriquina del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Chile, denominado *Neogaeornis wetzeli*. El fósil (Fig. 2 d-e) presenta características anatómicas propias de una Neornithes buceadora; así lo sugieren los tarsometatarsos completamente fusionados en toda su extensión y la diáfisis comprimida mediolateralmente, como en los actuales Gaviiformes y Podicipediformes.

El escaso material conocido hasta el momento ha hecho difícil su clasificación. Martin & Tate (1976) argumentan que sería afín a los Hesperornithiformes al considerar que carece de hipotarso y forámenes proximales, y porque la tróclea IV se extiende ligeramente más distalmente que la tróclea III, mientras que el tamaño similar de estas trócleas los induce a

pensar que sería más cercana a *Baptornithidae* que a *Hesperornithidae* (Cracraft 1982).

Sin embargo, cuando Olson (1992) re-evalúa el material, nota que el hipotarso habría estado presente y se habría erosionado, que efectivamente presenta forámenes vasculares proximales y que el tarsometatarso es proporcionalmente más elongado que en los *Hesperornithiformes* conocidos. *Neogaeornis* es entonces asignado a Gaviiformes, por su diáfisis más comprimida lateralmente, la presencia de una cresta lateral en el extremo próximo anterior, sus trócleas metatarsales angostas, y el foramen distal y base de la tróclea medial ubicadas más proximales. Estos caracteres resultan relevantes, dado que la discusión acerca de su asignación sistemática no ha concluido en la comunidad paleontológica. Los Gaviiformes son un grupo con una distribución eminentemente septentrional, tanto en el pasado como en la actualidad, aunque *Neogaeornis* podría constituir una excepción, e inclusive ser sinónimo de *Polarornis gregorii*, un ave buceadora descrita para la Formación López de Bertodano, del Maastrichtiano de Isla Marambio (Seymour), también considerado como perteneciente a los Gaviiformes por algunos autores (Olson 1992, Chatterjee 2000, Acosta Hospitaleche & Gelfo 2015). Asimismo, también se ha establecido como un taxón más afín a *Vegavis iaai*, un Anseriformes del Maastrichtiano de Antártida en otras propuestas filogenéticas (Agnolín et al. 2017). Si bien Schneider (1940) menciona un segundo tarsometatarso para la especie, procedente de un área conocida como Vegas de Hualpén (Gualpén en Schneider 1940) en la Bahía San Vicente, que probablemente corresponde a la Formación Quiriquina, éste se encuentra perdido y no ha sido dibujado, fotografiado ni descrito formalmente (Olson 1992).

Anseriformes

Se ha sugerido que *Neogaeornis wetzelli* sería sinónimo junior de *Polarornis gregorii* del Cretácico de Antártida (Olson 1992) y que ambos podrían ser asignados a un clado de Anseriformes basales (Agnolín et al. 2017). No obstante, ante la falta de consenso en este sentido, en esta revisión se ha optado por mencionar a *Neogaeornis* como perteneciente a las aves Gaviiformes, siguiendo la asignación original al momento de su descripción. Por tanto, dentro de los Anseriformes, solo se realiza el reporte de *Cayaoa brunetti* (Tonni 1979, Noriega et al. 2008).

Cayaoa (Fig. 7d) habría sido un género de patos buceadores, muy abundante y exclusivamente registrado en las costas del Mioceno temprano de Bryn Gwyn, en

Argentina (De Mendoza 2019). Las especializaciones anatómicas observadas en los elementos de las patas como la compactación del fémur, también observada en los *Spheniscidae*, *Polarornis* y *Hesperornis*, el fémur curvado, que también se desarrolló en *Podiceps* por ejemplo, son rasgos que de forma convergente, permiten inferir que *Cayaoa* se encontraba altamente adaptado al buceo. Por otro lado, la reducción de los elementos del ala y el cálculo de la carga alar sugieren que este linaje habría perdido la capacidad de volar (De Mendoza 2019).

Charadriiformes

Este grupo de aves está compuesto por diversas familias que ocupan una amplia variedad de hábitats y se distribuyen en todo el mundo. Varias de ellas están relacionadas con los ambientes acuáticos, y algunas especies como las incluidas en las familias Laridae y Rynchopidae, se encuentran más vinculadas al mar (Winkler et al. 2020b). El registro fósil de estos grupos no se remonta muy atrás en el tiempo y se trata en todos los casos de restos asignados a especies vivientes.

Para el Pleistoceno tardío de La Carolina en la Península Santa, en el sudoeste de Ecuador, fueron citados dos Laridae, la Gaviota Chica (*Leucophaeus pipixcan*) y el Gaviotín Inca (*Larosterna inca*) (Campbell 1976). Para el Pleistoceno tardío del “Talara Tar Seeps” de Perú, que posee una avifauna similar a la de La Carolina, se han atribuido fósiles a la Gaviota Chica, a la Gaviota Reidora (*Leucophaeus atricilla*) (Campbell 1979) y restos indeterminados atribuidos al género *Larus* (Dillehay et al. 2012). Para el Holoceno de Río de Janeiro en Brasil, fueron citados dos Laridae, el Gaviotín Pico Amarillo (*Thalasseus sandvicensis eurygnathus*) y un *Thalasseus* sp. (Kneip et al. 1975, 1994). Finalmente, para el Cuaternario de Brasil, en Minas Gerais, se ha reportado un carpometacarpo similar al Rayador (*Rynchops niger*), un Rynchopidae, pero más pequeño (Winge 1887).

Otros registros sujetos a verificación

Un fragmento de tarsometatarso procedente del Cretácico superior de la Formación Chorrillo en cercanías a la ciudad del Calafate (Provincia de Santa Cruz, Argentina), ha sido recientemente referido a un *Hesperornithiformes* (Álvarez-Herrera et al. 2023). Los *Hesperornithiformes* fueron un grupo de aves marinas buceadoras, cuyos restos sólo se han hallado hasta el momento en localidades del Cretácico para el hemisferio norte (Mayr 2016).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Luego de haber repasado los registros de aves marinas de América del Sur, resulta evidente que las interpretaciones basadas en el registro fósil deben ser tomadas con cautela, ya que solo se dispone de una muestra parcial del ecosistema original. No obstante, este registro constituye una herramienta insustituible para analizar la historia evolutiva y los principales patrones biogeográficos de cada linaje. La historia evolutiva de las aves marinas se encuentra ligada a los cambios de temperatura que han experimentado las aguas de los océanos, ya sea por los cambios de temperaturas globales, como por el establecimiento de corrientes locales.

Luego del óptimo climático del Paleoceno y Eoceno temprano, las aguas habrían experimentado un enfriamiento hacia el Eoceno medio (Hollis et al. 2009, Tierney et al. 2017). Eventos de dispersión de fauna como el que habría resultado en la llegada de los primeros pingüinos a Sudamérica durante el Eoceno medio, son explicados por estos cambios regionales (Pelegrín & Acosta-Hospitaleche 2022). Estas hipótesis son soportadas por los hallazgos de *Palaeudyptes gunnari* en Tierra del Fuego (Argentina) y *Palaeudyptes* sp. en la región de Magallanes (Chile). *P. gunnari*, junto con *P. klekowskii*, son los taxones más frecuentemente hallados en el Eoceno de la Antártida. A partir de este mismo stock de especies ancestrales, habrían surgido *Perudyptes devriesi*, *Icadyptes salasi* e *Inkayaku paracasensis*, géneros de pingüinos filogenéticamente vinculados a *Palaeudyptes*, que se registran en el Eoceno de Perú. La presencia de estos taxones habría sido el resultado de dos dispersiones consecutivas bajo condiciones templadas que quedaron evidenciadas en las formaciones Otuma y Paracas (Clarke et al. 2007). Asimismo, se conoce que la fauna de invertebrados asociada indica condiciones costeras cercanas para las áreas de los hallazgos (DeVries et al. 2017).

Hacia el Oligoceno, juntamente con la radiación de mamíferos odontocetos, la diversidad de aves pelágicas habría decaído. Las formas de gran porte, como los pingüinos gigantes, se habrían extinguido debido a la presión competitiva impuesta por estos grandes depredadores de los océanos (Fordyce & Jones 1990).

No obstante, en el Mioceno se observa un cambio importante a nivel de las asociaciones marinas. El establecimiento de las corrientes frías de Humboldt y Malvinas habría generado un hábitat propicio para las faunas vinculadas a aguas frías. América del Sur se consolida como uno de los refugios, donde los pingüinos experi-

mentan una gran radiación de especies y muchas de las adaptaciones de sus ancestros se establecen como exaptaciones para enfrentar condiciones ambientales cada vez más frías. Mientras que la presencia de pingüinos se vio favorecida por el establecimiento de corrientes oceánicas frías, condiciones más benignas en ambientes más cercanos a la costa, o aun en tierra firme, permitieron el establecimiento de otros grupos.

Las primeras asociaciones neógenas se encuentran en el Mioceno temprano de la Provincia de Chubut, donde *Eretiscus tonni*, *Palaeospheniscus bergi*, *P. patagonicus*, *P. biloculata* y *Paraptenodytes antarcticus* formaban extensas colonias. Probablemente, una fuerte partición de nichos habría permitido la coexistencia en simpatria de todas estas especies. La mayor diversidad de aves marinas se concentra, sin embargo, en las formaciones Bahía Inglesa y Pisco. Óptimas condiciones climáticas confluyeron con una excelente preservación del registro fósil, brindando una amplia asociación de piqueros (*Sula brandi*, *S. figueroae*, *S. aff. variegata*, *S. magna*, *S. sulita*, *Rhamphastosula aguirrei*, *R. ramirezi*, *Morus peruvianus*), albatros, petreles, priones y pardelas (*Procellariidae* y *Diomedidae* indeterminados y *Pachyptila* sp.), aves pseudo-dentadas (*Pelagornis chilensis*), cormoranes (*Phalacrocoracidae* indeterminados) y pelicanos (*Pelecanus* sp.). Cuatro especies fósiles de *Spheniscus* (*S. megaramphus*, *S. urbinai*, *S. muizoni* y *S. chilensis*) y dos de *Pygoscelis* (*P. grandis* y *P. calderensis*) conformaban la fauna de pingüinos de estas unidades.

Es oportuno destacar que, entre todos estos registros, solo dos taxones son compartidos entre las asociaciones pacíficas (formaciones Pisco y Bahía Inglesa) y las atlánticas (formaciones Gaiman, Chenque, Monte León y Puerto Madryn), lo cual sugiere una afinidad menor entre ambas regiones. Un único representante de *Palaeospheniscus* (dominante en la Formación Gaiman) fue descrito para el Mioceno tardío de la Formación Chilcatay, en Perú (Acosta Hospitaleche & Stucchi 2005). Un espécimen de *Spheniscus urbinai* (ampliamente registrado en las formaciones Pisco y Bahía Inglesa), fue hallado en la Formación Chenque, en Argentina (Acosta Hospitaleche 2011, Acosta Hospitaleche et al. 2021).

Los niveles del Mioceno medio de la Formación Pisco (Perú) atestiguan un paleoambiente cálido, semicerrado y cercano a la costa. Sin embargo, hacia el Mioceno tardío, se habrían desarrollado condiciones de aguas más abiertas, con especies que resultaron precursoras de las faunas modernas. Las intrincadas redes tróficas habrían estado basadas principalmente en la disponibilidad y riqueza de peces pequeños y

medianos, que sirvieron de alimento no solo a las aves marinas, sino también a otros vertebrados de gran porte como los tiburones y cetáceos (Collareta et al. 2021).

Tras experimentar grandes eventos de especiación, *Spheniscus* se expandió hacia latitudes templadas o subtropicales, mientras que linajes como *Pygoscelis* y *Aptenodytes* desarrollaron la capacidad de colonizar los ambientes climáticos más duros. Esta nueva etapa, donde persisten taxones hoy extintos conjuntamente con especies más modernas, se encuentra reflejada en las faunas de los niveles más altos de las formaciones Bahía Inglesa y Pisco. No se cuenta, sin embargo, con asociaciones coetáneas que permitan analizar estos fenómenos en más altas latitudes.

Es recién en los niveles Pliocenos, donde la configuración avifaunística se asemeja a los ensamblajes actuales. La Formación Horcón, en Chile, es la más importante de toda América del Sur para esta antigüedad, ya que presenta una gran cantidad y abundancia de especies, que corresponden en su totalidad a familias modernas que constituyen un ensamble mixto. A futuro se espera que los constantes descubrimientos brinden nuevos datos para analizar con mayor profundidad la historia evolutiva de las aves marinas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los curadores Marcelo Reguero, Martín de los Reyes, Yolanda Davies, María Encarnación Pérez, Eduardo Ruigómez, Rodolfo Salas-Gismondi y David Rubilar por el acceso a los materiales. A Matthias Alberti por las imágenes. A los dos revisores anónimos por sus sugerencias y a los editores de El Hornero y del presente Volumen Especial por su importante labor y dedicación. A la UNLP (PID N955) y al CONICET (PIP0096) por su constante soporte.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Achurra LE (2004) *Cambios del nivel del mar y evolución tectónica de la cuenca neógena de Caldera, III Región*. Tesis de magisterio (inédita), Universidad de Chile, Santiago
- Achurra LE, Lacassie JP, Le Roux JP, Marquardt C, Belmar M, Ruiz-del-Solar J, Ishman SE (2009) Manganese Nodules in the Miocene Bahía Inglesa Formation, North-Central Chile: Petrography, Geochemistry, Genesis and Palaeoceanographic Significance. *Sedimentary Geology* 217 (1–4):128–139. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2009.03.016>
- Acosta Hospitaleche C (2005) Systematic revision of *Archodytes* Ameghino, 1905 (Aves, Spheniscidae) and its assignment to the Paraptenodytinae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 7:404–414. <https://doi.org/10.1127/njgpm/2005/2005/404>
- Acosta Hospitaleche C (2007) Revisión sistemática de *Palaeospheniscus biloculata* (Simpson) nov. comb. (Aves, Spheniscidae) de la Formación Gaiman (Mioceno Temprano), Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 44 (2):417–426
- Acosta Hospitaleche C (2011) A new early Miocene penguin skull from Patagonia: taxonomic and paleobiological value. *Ameghiniana* 48 (4):642–647. [https://doi.org/10.5710/AMGH.v48i4\(371\)](https://doi.org/10.5710/AMGH.v48i4(371))
- Acosta Hospitaleche C (2014) New penguin giant bones from Antarctica: systematic and paleobiological significance. *Comptes Rendus Palevol* 13:555–560. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2014.03.008>
- Acosta Hospitaleche C, Carabajal AP, Yury-Yáñez R (2021) The skull of the Miocene *Spheniscus urbinai* (Aves, Sphenisciformes): Osteology, brain morphology, and the cranial pneumatic systems. *Journal of Anatomy* 239 (1):151–166. <https://doi.org/10.1111/joa.13403>
- Acosta Hospitaleche C, Castro L, Tambussi C, Scasso RA (2008) *Palaeospheniscus patagonicus* (Aves, Sphenisciformes): new discoveries from the early Miocene of Argentina. *Journal of Paleontology* 82 (3):565–575. <https://doi.org/10.1666/07-014.1>
- Acosta Hospitaleche C, Gelfo JN (2015) New Antarctic findings of Upper Cretaceous and lower Eocene loons (Aves: Gaviiformes). *Annales de Paléontologie* 101(4):315–324. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2015.10.002>
- Acosta Hospitaleche C, Gelfo JN (2017) Procellariiform remains and a new species from the latest Eocene of Antarctica. *Historical Biology* 29 (6):755–769. <https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1238470>
- Acosta Hospitaleche C, Griffin M, Asensio M, Cione AL, Tambussi C (2013) Middle Cenozoic penguin remains from the Patagonian Cordillera. *Andean Geology* 40 (3):490–503. <https://doi.org/10.5027/andgeo40n3-a05>
- Acosta Hospitaleche C, Jones WW, Montenegro FH, Rinderknecht A, Chappore D (2019) First penguin fossil (Aves, Spheniscidae) from Uruguay. *Journal of South American Earth Sciences* 96. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102332>
- Acosta Hospitaleche C, Olivero E (2016) Re-evaluation of the fossil penguin *Palaeodyptes gunnari* from the Eocene Leticia Formation, Argentina: additional material, systematics and palaeobiology. Alcheringa: *An Australasian Journal of Palaeontology* 40 (3):373–382. <https://doi.org/10.1080/03115518.2016.1144994>
- Acosta Hospitaleche C, Picasso MB, Pérez LM (2020) Integrative analysis of the quaternary avian remains from Última Esperanza, Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 102: 102673. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102673>
- Acosta Hospitaleche C, Piro A (en prensa) A review of marine birds from the Miocene Bryn Gwyn locality.

- En: Vertebrate Paleontology of Bryn Gwyn (Gaiman). Springer (Earth System Sciences)
- Acosta Hospitaleche C, Stucchi M (2005) Nuevos restos terciarios de Spheniscidae (Aves, Sphenisciformes) procedentes de la costa del Perú. *Journal of Palaeontology* 20 (1):1-5. <https://doi.org/10.7203/sjp.20.1.20542>
- Acosta Hospitaleche C, Tambussi C, Cozzuol M (2004) *Eretiscus tonnii* (Simpson) (Aves, Sphenisciformes): materiales adicionales, status taxonómico y distribución geográfica. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6 (2):233–237
- Acosta Hospitaleche C, Tambussi C, Donato M, Cozzuol M, Manabe M, Tsuihiji T, Novas F (2007) A new Miocene penguin from Patagonia and its phylogenetic relationships. *Acta Palaeontologica Polonica* 52 (2):299–314
- Agnolín FL, Egli FB, Chatterjee S, Marsà JA, Novas FE (2017) Vegaviidae, a new clade of southern diving birds that survived the K/T boundary. *The Science of Nature* 104:1-9
- Ainley DG (1980) Birds as marine organisms: a review. *CalCOFI Rep* 21:48-53
- Altamirano-Sierra AJ (2013) Primer registro de pelicano (Aves: Pelecanidae) para el Mioceno tardío de la formación Pisco, Perú. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines* 42:1-12. <https://doi.org/10.4000/bifea.700>
- Alvarenga HMF (1993) A origem das aves e seus fósseis. En: Andrade MAA (eds) A vida das Aves: Introdução à Biologia e Conservação. *Littera Maciel, Belo Horizonte*, pp 16-26
- Álvarez-Herrera GP, Rozadilla S, Agnolín F, Motta MJ, Manabe M, Tsuihiji T, Novas F (2023) Primer Registro De Hesperornithiformes Para El Cretácico (Maastrichtiano; Formación Chorrillo) De América De Sur. Libro de Resúmenes: p.12. General Roca
- Ameghino F (1905) Enumeración de los impennes fósiles de Patagonia y la isla Seymour. *An. Mus. Nac. Bs. As.* 3:97-167
- Belardi JB, Carballo Marina F, L'heureux GL (2011) Nuevos resultados arqueológicos en Cabo Vírgenes (Santa Cruz, Argentina): el sitio Cabo Vírgenes 20. *Magallania (Punta Arenas)* 39 (2):279-292
- Bianucci G, Sorbi S, Suárez ME, Landini W (2006) The southernmost sirenian record in the eastern Pacific Ocean, from the Late Miocene of Chile. *Comptes Rendus Palevol* 5 (8):945-952. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2006.06.001>
- Biró-Bagoczky L (1982) Revisión y redefinición de los 'Estratos de Quiriquina', Campaniano-Maastrichtiano, en su localidad tipo, en la Isla Quiriquina, 36°37' Lat. Sur, Chile, Sudamérica, con un perfil complementario en Cocholgue. *Congreso Geológico Chileno*, No. 3, Actas 1:29-64. Concepción
- Bosio G, Gioncada A, Malinverno E, Di Celma C, Villa IM, Cataldi G, Gariboldi K, Collareta A, Urbina M, Bianucci G (2019) Chemical and petrographic fingerprinting of volcanic ashes as a tool for high-resolution stratigraphy of the upper Miocene Pisco Formation (Peru). *Journal of the Geological Society* 176 (1):13-28. <https://doi.org/10.1144/jgs2018-071>
- Bosio G, Malinverno E, Collareta A, Di Celma C, Gioncada A, Parente M, Berra F, Marx FG, Vertino A, Urbina M, Bianucci G (2020a) Strontium Isotope Stratigraphy and the thermophilic fossil fauna from the middle Miocene of the East Pisco Basin (Peru). *Journal of South American Earth Sciences* 97:102399. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102399>
- Bosio G, Malinverno E, Villa I, Di Celma C, Gariboldi K, Gioncada A, Barverini V, Urbina M, Bianucci G (2020b) Tephrochronology and chronostratigraphy of the Miocene Chilcatay and Pisco formations (East Pisco basin, Peru). *Newsletters on Stratigraphy* 53 (2):213-247. <https://doi.org/10.1127/nos/2019/0525>
- Bourdon E (2005) Osteological evidence for sister group relationship between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes). *Naturwissenschaften* 92:586–591. <https://doi.org/10.1007/s00114-005-0047-0>
- Bourdon E, Amaghaz M, Bouya B (2010) Pseudotoothed birds (Aves, Odontopterygiformes) from the early Tertiary of Morocco. *American Museum Novitates*: 1–71. <https://doi.org/10.1206/3704.2>
- Brodkorb P (1962) The systematic position of two Oligocene birds from Belgium. *Auk* 79:706–707. <https://doi.org/10.2307/4082652>
- Brodkorb P (1963) Catalogue of fossil birds. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 7:179-293. <https://doi.org/10.58782/flmnh.wy564>
- Buatois LA, Bromley RG, Mangano MG, Bellosi E, Carmo NB (2003) Ichthyology of Shallow Marine Deposits in the Miocene Chenque Formation of Patagonia: complex Ecologic Structure and Niche Partitioning in Neogene Ecosystems. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 9:85–95
- Campbell KE (1976) The late Pleistocene avifauna of La Carolina, southwestern Ecuador. *Collected papers in avian paleontology honoring the 90th birthday of Alexander Wetmore*, 155–168. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.27.155>
- Campbell KE (1979) The Non Passerine Pleistocene Avifauna Of The Talara Tar Seeps Northwestern Peru. *Royal Ontario Museum, Toronto* <https://doi.org/10.5962/bhl.title.52133>
- Carboneras C (1992) Handbook of the Birds of the World. Lynx, Barcelona
- Cardoso JM (2018) *O sítio costeiro Galheta IV: uma perspectiva zoológica*. Disertación doctoral, Universidade de São Paulo <https://doi.org/10.11606/d.71.2019.tde-27112018-142710>
- Cardoso JM, May-Junior JA, Farias DSED, Blasis PADD (2014) Zoológica do sítio Galheta IV: um enfoque nos vestígios do pinguim-de-magalhães (*Spheniscus magellanicus*, Spheniscidae). *Arqueofauna e Paisagem*, Habilis Press, Brasil

- Causey D, Lefèvre C (2007) Diagnostic osteology and analysis of the Mid-to Late Holocene dynamics of shags and cormorants in Tierra del Fuego. *International Journal of Osteoarchaeology* 17 (2):119-137. <https://doi.org/10.1002/oa.865>
- Chatterjee S (2000) The morphology and systematics of *Polarornis*, a Cretaceous loon (Aves: Gaviidae) from Antarctica. Pp.125-155 en: Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing
- Chávez-Hoffmeister M (2007) Fossil birds of Chile and Antarctic Peninsula. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 65(4): 551-572
- Chávez-Hoffmeister M (2008) *La Ornitofauna de la Formación Bahía Inglesa, Caldera, Chile*. Memoria de Título (Inédito), Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias
- Chávez-Hoffmeister M, Briceño JDC, Nielsen SN (2014) The evolution of seabirds in the Humboldt Current: New clues from the Pliocene of central Chile. *PLoS One* 9:e90043. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090043>
- Chávez-Hoffmeister M, Stucchi M, Urbina M (2007) El registro de Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) y la avifauna neógena del Pacífico sudeste. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines* 36:175-197. <https://doi.org/10.4000/bifea.3780>
- Cheneval J (1993) L'avifaune Mio-Pliocene de la Formation Pisco (Pérou). Etude préliminaire. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 125:85-95
- Chesser RT, Banks RC, Barker FK, Cicero C, Dunn JL, Kratter AW, Lovette JI, Rasmussen PC, Remsen Jr JV, Rising JD, Stotz JDF, Winker K (2010) Fifty-first supplement to the American Ornithologists' Union check-list of North American birds. *The Auk* 127 (3):726-744
- Chinsamy A, Chiappe LM, Dodson P (1995) Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. *Paleobiology* 21:561-574. <https://doi.org/10.1017/s0094837300013543>
- Clarke JA, Ksepka DT, Salas-Gismondi R, Altamirano AJ, Shawkey MD, D'Alba L, Vinther J, DeVries TJ, Baby P (2010) Fossil Evidence for Evolution of the Shape and Color of Penguin Feathers. *Science* 330 (6006):954-957. <https://doi.org/10.1126/science.1193604>
- Clarke JA, Ksepka DT, Stucchi M, Urbina M, Giannini N, Bertelli S, Narváez Y, Boyd CA (2007) Paleogene equatorial penguins challenge the proposed relationship between biogeography, diversity, and Cenozoic climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (28):11545-11550. <https://doi.org/10.1073/pnas.0611099104>
- Collareta A, Lambert O, Marx FG, de Muizon C, Varas-Malca R, Landini W, Bosio G, Malinverno E, Gariboldi K, Gioncada A, Urbina M, Bianucci G (2021) Vertebrate palaeoecology of the Pisco Formation (Miocene, Peru): glimpses into the ancient Humboldt Current ecosystem. *Journal of Marine Science and Engineering* 9 (11):1188. <https://doi.org/10.3390/jmse9111188>
- Cracraft J (1982) Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes, and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds. *Systematic Zoology* 31 (1):35-56. <https://doi.org/10.2307/2413412>
- Cruz I (2001) Los pingüinos como presas durante el Holoceno. Información biológica, fósil y arqueológica para discutir su disponibilidad en el sur de Patagonia. *Archaeofauna* 10:99-112.
- Cuitiño JI, Bilmes A, Buono MR, Bordese S, Herazo L, Scasso RA (2023) Stratigraphy, provenance, and timing of neogene sedimentation in the western valdés basin, Patagonia. Accurate paleogeographic reconstructions as a key piece for andean-passive margin integration. *Journal of South American Earth Sciences* 124:104278. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104278>
- Cuitiño JI, Buono MR, Viglino M, Farroni ND, Bessone S (2019a) Factors affecting the preservation and distribution of cetaceans in the lower Miocene Gaiman Formation of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 526:110-125. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.03.013>
- Cuitiño JI, Dozo MT, Claudia J, Buono MR, Palazzesi L, Fuentes S, Scasso RA (2017) Miocene marine transgressions: paleoenvironments and paleobiodiversity. Pp. 47-84 en: Bouza P, Bilmes A (eds) Late Cenozoic of Península Valdés, Patagonia, Argentina: an interdisciplinary approach. Cham: Springer
- Cuitiño JI, Varela AN, Ghiglione M, Richiano SM, Poire DG (2019b) The Austral-Magallanes Basin (southern Patagonia): a synthesis of its stratigraphy and evolution. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 26 (2):155-166
- De Mendoza RS (2019) Phylogenetic relationships of the Early Miocene diving and flightless duck *Cayaoa bruneti* (Aves, Anatidae) from Patagonia: homology or convergence? *Papers in Palaeontology* 5 (4):743-751. <https://doi.org/10.1002/spp2.1268>
- De Muizon C, DeVries TJ (1985) Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau* 74 (3):547-563. <https://doi.org/10.1007/bf01821211>
- De Ricqlès A, de Buffrènil V (2001) Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: were are we? Pp. 289-310 en: Mazim JM, de Buffrènil V (eds) Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich
- Degrange FJ, Ksepka DT, Tambussi CP (2018) Redescription of the oldest crown clade penguin: cranial osteology, jaw myology, neuroanatomy, and phylogenetic affinities of *Madrynornis mirandus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38 (2):e1445636. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1445636>
- DeVries TJ (1998) Oligocene deposition and Cenozoic sequence boundaries in the Pisco Basin (Peru). *Journal of South American Earth Sciences* 11 (3): 217-231. [https://doi.org/10.1016/s0895-9811\(98\)00014-5](https://doi.org/10.1016/s0895-9811(98)00014-5)
- DeVries TJ, Barron JA, Urbina M, Ochoa D, Esperante R, Snee LW (2021) The Miocene stratigraphy of the Labe-

- rinto area (Río Ica Valley) and its bearing on the geological history of the East Pisco Basin (south-central Peru). *Journal of South American Earth Sciences* 111:103458. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103458>
- DeVries TJ, Narváez Y, Sanfilippo A, Malumian N, Tapia P (2006) New microfossil evidence for a late Eocene age of the Otuma Formation (Southern Peru). XIII Congreso Peruano de Geología, Lima, Perú, pp 615-618
- DeVries TJ, Urbina M, Jud NA (2017) The Eocene-Oligocene Otuma depositional sequence (East Pisco Basin, Peru): paleogeographic and paleoceanographic implications of new data. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 112:14-38
- Dillehay TD, Bonavia D, Goodbred SL, Pino M, Vásquez V, Tham TR (2012) A late Pleistocene human presence at Huaca Prieta, Peru, and early Pacific Coastal adaptations. *Quaternary Research* 77 (3):418-423. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2012.02.003>
- Dunbar RB, Marty RC, Baker PA (1990) Cenozoic marine sedimentation in the Sechura and Pisco basins, Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77 (3-4):235-261. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(90\)90179-b](https://doi.org/10.1016/0031-0182(90)90179-b)
- Ehret DJ, Macfadden BJ, Jones DS, DeVries TJ, Foster DA, Salas-Gismondi R (2012) Origin of the white shark *Carcharodon* (Lamniformes: Lamnidae) based on recalibration of the Upper Neogene Pisco Formation of Peru. *Palaeontology* 55 (6):1139-1153. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01201.x>
- Emslie SD (1995) Age and taphonomy of abandoned penguin rookeries in the Antarctic Peninsula region. *Polar Record* 31 (179):409-418. <https://doi.org/10.1017/s0032247400027388>
- Emslie SD, Guerra Correa C (2003) A new species of penguin (Spheniscidae: *Spheniscus*). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 116 (2):308-316
- Fordyce RE, Jones CM (1990) Penguin history and new fossil material from New Zealand. En: Davis LS, Darby JT (eds) Penguin biology. Academic Press, California, pp 419-446
- Gariboldi K, Giulia B, Elisa M, Gioncada A, Di Celma C, Igor MV, Bianucci G (2017) Biostratigraphy, geochronology and sedimentation rates of the upper Miocene Pisco Formation at two important marine vertebrate fossil-bearing sites of southern Peru. *Newsletters on Stratigraphy* 50 (4):a417-444. <https://doi.org/10.1127/nos/2017/0345>
- Ghiglione MC, Suarez F, Ambrosio A, Da Poian G, Cristallini EO, Pizzio MF, Reinoso RM (2009) Structure and evolution of the Austral Basin fold-thrust belt, southern Patagonian Andes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 65:215-226
- Ghiglione MC, Sue C, Ramos ME, Tobal JE, Gallardo RE (2016) The relation between Neogene denudation of the Southernmost Andes and sedimentation in the offshore Argentine and Malvinas Basins during the opening of the Drake Passage. Geodynamic Evolution of the Southernmost Andes: Connections with the Scotia Arc, 109-135
- Godoy E, Marquardt C, Blanco N (2003) Geología de la Carta Caldera. Región de Atacama. Carta Geológica de Chile, Serie Geología Básica escala 1:100.000. Servicio Nacional de Geología y Minería Chile
- Goedert JL (1989) Giant late Eocene marine birds (Pelecaniformes: Pelagornithidae) from northwestern Oregon. *Journal of Paleontology* 63 (6):939-944. <https://doi.org/10.1017/s0022336000036647>
- Göhlich UB (2007) The oldest fossil record of the extant penguin genus *Spheniscus*—a new species from the Miocene of Peru. *Acta Palaeontologica Polonica* 52 (2):285-298
- Gómez Otero J (2006) *Dieta, uso del espacio y evolución en poblaciones cazadoras-recolectoras de la costa centro-septentrional de Patagonia durante el Holoceno medio y tardío*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Autónoma de Buenos Aires
- Griffin M (1991) Eocene Bivalves from the Río Turbio Formation, southwestern Patagonia (Argentina). *Journal of Paleontology* 65:119-146. <https://doi.org/10.1017/S0022336000020254>
- Guzmán N, Marquardt C, Ortlieb L, Frassinetti D (2000) La malacofauna neógena y cuaternaria del área de Caldera (27°–28° S) especies y rangos bioestratigráficos. Actas IX Congreso Geológico Chileno 1:476–481
- Habib MB, Ruff CB (2008) The effects of locomotion on the structural characteristics of avian limb bones. *Zoological Journal of the Linnean Society* 153 (3):601-624. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00402.x>
- Haller MJ, Mendía JE (1980) Las sedimentitas del ciclo Patagoniano en el litoral atlántico norpatagónico. Coloquio “R. Wichmann”. Asociación Geológica Argentina. Pp. 593-606 en: Mendía JR, Bayarsky A (eds) Estratigrafía del Terciario en el valle inferior del río Chubut. VIII Congreso Geológico Argentino, Actas
- Harrison CJO, Walker CA (1976) Birds of the British upper Eocene. *Zoological Journal of the Linnean Society* 59 (4):323-351. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1976.tb01017.x>
- Henríquez A (2006) *Variaciones locales del nivel del mar en las cuencas neógenas de Caldera, III Región y Arauco, VIII Región: deducción de tasas de alzamiento y subsidencia tectónica*. (No publicada). Tesis de Maestría, Universidad de Chile, Santiago
- Hollis CJ, Handley L, Crouch EM, Morgans HE, Baker JA, Creech J, Collins KS, Gibbs SJ, Huber M, Schouten S, Zachos JC (2009) Tropical sea temperatures in the high-latitude South Pacific during the Eocene. *Geology* 37 (2):99-102. <https://doi.org/10.1130/G25200A.1>
- Horovitz I, Sánchez-Villagra MR (2012) El Registro Fósil del Cenozoico. Pp. 133-156 en: Sánchez-Villagra MR. (ed.) Venezuela paleontología : evolucion de la biodiversidad en el pasado geológico. Zürich
- Howard H (1957) A gigantic ‘toothed’ marine bird from the Miocene of California. *Santa Barbara Museum of Natural History Department of Geology Bulletin* 1:1–23
- Howard H (1978) Late Miocene marine birds from Orange County, California. *Contributions in Science* 290:1–25. <https://doi.org/10.5962/p.241065>

- Jadwiszczak P (2009) Penguin past: The current state of knowledge. *Polish polar research* 30 (1):3-28
- Jelicich RM, Berón P, Copello S, Dellabianca NA, García G, Labrada-Martagón V, Paso Viola MN, Paz JA, Riccialdelli L, San Martín A, Seco Pon JP, Torres MA, Favero, M. (2022) Marine megafauna Sea turtles, seabirds and marine mammals. Pp. 297-324 en: Pan J, Pratolongo P (eds) *Marine biology; A Functional Approach to the Oceans and their Organisms*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780429399244>
- Johnson ME, Karabinos PM, Mendia V (2010) Quaternary intertidal deposits intercalated with volcanic rocks on Isla Sombbrero Chino in the Galápagos Islands (Ecuador). *Journal of Coastal Research* 26 (4):762-768. <https://doi.org/10.2112/jcoastres-d-10-00010.1>
- Kneip LM, Coelho ACS, Souza Cunha FL, Mello EMB (1975) Informações preliminares sobre a arqueologia e a fauna do Sambaqui do Forte, Cabo Frio, RJ. *Revista do Museu Paulista, Nova Série* 22:89-108
- Kneip LM, Crancio F, Pallestrini L, Mello EMB, Corrêa MMG, Magalhães RMM, Vogel MAC, Campinha CM, Moraes Junior DF, Verissimo SG, Barros FN (1994) Cultura material e subsistência das populações pré-históricas de Saquarema, RJ. *Documento de trabalho* 2:1-120
- Ksepka DT (2014) Flight performance of the largest volant bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 111 (29):10624-10629. <https://doi.org/10.1073/pnas.1320297111>
- Ksepka DT, Bertelli S, Giannini NP (2006) The phylogeny of the living and fossil Sphenisciformes (penguins). *Cladistics* 22 (5):412-441. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00116.x>
- Ksepka DT, Clarke JA, DeVries TJ, Urbina M (2008) Osteology of *Icadyptes salasi*, a giant penguin from the Eocene of Peru. *Journal of Anatomy* 213 (2):131-147. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00927.x>
- Ksepka DT, Thomas DB (2012) Multiple cenozoic invasions of Africa by penguins (Aves, Sphenisciformes). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1730):1027-1032. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1592>
- Lambrech K (1930) Studien über fossile Riesenvögel. *Geol Hung Ser Palaeontol* 7:1-37
- Le Roux JP, Achurra L, Henríquez Á, Carreño C, Rivera H, Suárez ME, Ishman SE, Pyenson ND, Gutstein CS (2016) Oroclinal bending of the Juan Fernández Ridge suggested by geohistory analysis of the Bahía Inglesa Formation, north-central Chile. *Sedimentary Geology* 333:32-49. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2015.12.003>
- Legoupil D, Béarez P, Lefèvre C, San Román M, Torres J (2011) Estrategias de subsistencia de cazadores recolectores de Isla Dawson (Estrecho de Magallanes) durante la segunda mitad del Holoceno: primeras aproximaciones. *Magallania (Punta Arenas)* 39 (2):153-164. <https://doi.org/10.4067/s0718-22442011000200011>
- Livezey BC, Zusi RL (2006) Phylogeny of neornithes. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 37:1-544. [https://doi.org/10.2992/0145-9058\(2006\)37\[1:pon\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2992/0145-9058(2006)37[1:pon]2.0.co;2)
- Livingston SD (1989) The taphonomic interpretation of avian skeletal part frequencies. *Journal of Archaeological Sciences* 16 (5):537-547. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(89\)90072-1](https://doi.org/10.1016/0305-4403(89)90072-1)
- Lopes RP, Brião C, Buchmann FSC (2006a) Primeiro registro de fósseis plesitocénicos de aves marinhas na planície costeira do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Paleontologia* 53:45
- Lopes RP, Buchmann FSC y Caron F (2006b) Primeiro registro de fósseis de aves marinhas na planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Geociência* 36 (4):648-650. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.2006364648650>
- Louchart A, Sire JY, Mourer-Chauviré C, Geraads D, Viriot L, De Buffrénil V (2013) Structure and growth pattern of pseudoteeth in *Pelagornis mauretanicus* (Aves, Odontopterygiformes, Pelagornithidae). 8 (011):e80372. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080372>
- Malinverno E, Bosio G, Di Celma C, Gariboldi K, Gioncada A, Pierantoni PP, Collareta A, Mollí G, Bagnoli G, Sarti G, Urbina M, Bianucci G (2021) (Bio)stratigraphic overview and paleoclimatic-paleoceanographic implications of the middle-upper Eocene deposits from the Ica River Valley (East Pisco Basin, Peru). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 578:110567. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110567>
- Malumíán N, Olivero EO (2006) El Grupo Cabo Domingo, Tierra del Fuego: Bioestratigrafía, paleoambientes y acontecimientos del Eoceno-Mioceno marino. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 61:139-160
- Malumíán N, Panza JL, Parisi C, Nañez C, Caramés A, Torre E (2000) Hoja Geológica 5172-III-Yacimiento Río Turbio, provincia Santa Cruz, 1:250.000. *Boletín del Servicio Geológico Minero Argentino* 247, Buenos Aires
- Marchant M, Marquardt C, Blanco N, Godoy E (2000) Foraminíferos del área de Caldera (26 45'-28 S) y su utilización como indicadores cronoestratigráficos del Neógeno. *Congreso Geológico Chileno* 9:499-503
- Marquardt C (1999) *Neotectónica de la franja costera y aportes a la geología regional entre Caldera y Caleta Pajonal (27-27 45)', III Región de Atacama* (Doctoral dissertation, Masters thesis (unpubl.), Universidad de Chile, Santiago)
- Marquardt C, Blanco N, Godoy E, Lavenu A, Ortlieb L, Marchant M, Guzmán N (2000) Estratigrafía del Cenozoico superior en el área de Caldera (26 45'-28 S). *Congreso Geológico Chileno* 1 (9):504-508
- Martin LD, Tate J (1976) The skeleton of *Baptornis advenus* (Aves: Hesperornithiformes). *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 27 (1):35-66. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.27.35>
- Mayr G (2011) Cenozoic mystery birds—on the phylogenetic affinities of bony-toothed birds (Pelagorni-

- thidae). *Zoologica Scripta* 40 (5):448-467. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2011.00484.x>
- Mayr G (2016) *Avian evolution: the fossil record of birds and its paleobiological significance*. John Wiley & Sons
- Mayr G, De Pietri VL, Love L, Mannering A, Scofield RP (2020) Leg bones of a new penguin species from the Waipara Greensand add to the diversity of very large-sized Sphenisciformes in the Paleocene of New Zealand. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*; 44 (1):194-201. <https://doi.org/10.1080/003115518.2019.1641619>
- Mayr G, De Pietri VL, Love L, Mannering A, Scofield RP (2021) Oldest, smallest and phylogenetically most basal pelagornithid, from the early Paleocene of New Zealand, sheds light on the evolutionary history of the largest flying birds. *Papers in Palaeontology* 7 (1):217-233. <https://doi.org/10.1002/spp2.1284>
- Mayr G, Rubilar-Rogers D (2010) Osteology of a new giant bony-toothed bird from the Miocene of Chile, with a revision of the taxonomy of Neogene Pelagornithidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (5):1313-1330. <https://doi.org/10.1080/02724634.2010.501465>
- Mitchell JS (2015) Preservation is predictable: quantifying the effect of taphonomic biases on ecological disparity in birds. *Paleobiology* 41 (2):353-367
- Mordojevich C (1981) Sedimentary Basins of Chilean Pacific Offshore. Pp. 732-749 en: Halbouty MC (ed) Energy Resources of the Pacific Region. American Association of Petroleum Geologists Studies in Geology, Tulsa, Oklahoma. <https://doi.org/10.1306/st12420c7>
- Moreno F (2005) *Estudio arqueofaunístico (vertebrados) del sitio arqueológico La Esmeralda (litoral Atlántico uruguayo)*. Trabajo de Investigación de Doctorado. Departamento de Prehistoria. Universidad Autónoma de Barcelona
- Moreno JE (2008) *Arqueología y etnohistoria de la Costa Patagónica Central en el Holoceno Tardío*. Fondo editorial provincial, Secretaría de Cultura del Chubut
- Nicholson RA (1996) Bone degradation, burial medium and species representation: debunking the myths, an experiment-based approach. *Journal of Archaeological Science* 23:513-533. <https://doi.org/10.1006/jasc.1996.0049>
- Noriega JI, Cenizo M, Brandoni D, Pérez LM, Tineo DE, Diederle JM, Bona P (2022) A new pelican (Aves: Pelecanidae) from the Upper Miocene of Argentina: new clues about the origin of the New World lineages. *Journal of Vertebrate Paleontology* 42 (5):e2202702. <https://doi.org/10.1080/02724634.2023.2202702>
- Noriega JI, Tambussi CP, Cozzuol MA (2008) New material of *Cayoa bruneti* Tonni, an Early Miocene anseriform (Aves) from Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 249 (3):271-280. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2008/0249-0271>
- Olson SL (1975) Paleornithology of St. Helena Island, South Atlantic Ocean. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 23:1-49. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.23.1>
- Olson SL (1981) Natural History of Vertebrates on the Brazilian Islands of the Mid South Atlantic. *National Geographic Society Research Reports* 13:481-492
- Olson SL (1984) Evidence of a large albatross in the Miocene of Argentina (Aves: Diomedidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 97 (4):741-743
- Olson SL (1985) The fossil record of birds. Pp. 79-256 en: Farmer DS, King JR, Parkes KC (eds) *Journal of Avian Biology*
- Olson SL (1992) *Neogaornis wetzeli* Lambrecht, a cretaceous loon from Chile (Aves: Gaviidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (1):122-124. <https://doi.org/10.1080/02724634.1992.10011438>
- Orta J, García EFJ, Kirwan GM y Boesman P (2016) Lesser Frigatebird (*Fregata ariel*). En: del Hoyo J, Elliot A, Sargatal J, Christie DA, de Juana E (eds). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona
- Otero RA, Torres T, Le Roux JP, Hervé F, Fanning CM, Yury-Yáñez RE, Rubilar-Rogers D (2012) A Late Eocene age proposal for the Loreto Formation (Brunswick Peninsula, southernmost Chile), based on fossil cartilaginous fishes, paleobotany and radiometric evidence. *Andean Geology* 39 (1):180-200. <https://doi.org/10.5027/andgeov39n1-a09>
- Panti C (2018) Fossil leaves of subtropical lineages in the Eocene-? Oligocene of southern Patagonia. *Historical Biology* 32 (3):291-306. <https://doi.org/10.1080/008912963.2018.1488934>
- Panza J, Irigoyen M, Genini A (1995) Hoja Geológica 4969-IV Puerto San Julián. Secretaría de Minería, Dirección Nacional del Servicio Geológico, Boletín 211 (nueva serie)
- Paredes J, Colombo Piñol F (2001) Sedimentología de la Formación Chenque (Oligoceno-Mioceno) en Comodoro Rivadavia. Argentina. *Geogaceta* 30:103-106
- Parras A, Casadío S (2002) Oyster concentrations from the San Julián Formation, Paleogene of Patagonia, Argentina: Taphonomic analysis and paleoenvironmental implications. *Current Topics on Taphonomy and Fossilization* 3:207-213
- Parras A, Casadío S (2005) Taphonomy and sequence stratigraphic significance of oyster-dominated concentrations from the San Julián Formation, Oligocene of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217 (1-2):47-66. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.11.015>
- Parras A, Casadío S (2006) The oyster *Crassostrea? hatcheri*, a physical ecosystem engineer from the Upper Oligocene–Lower Miocene of Patagonia, Southern Argentina. *Palaios* 21 (2):168-186. <https://doi.org/10.2110/palo.2005.p05-48>
- Parras A, Cuitiño JI (2018) The stratigraphic and paleoenvironmental significance of the regressive Monte Observación Member, Early Miocene of the Austral Basin, Patagonia. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 25 (2):93-115
- Parras A, Dix GR, Griffin M (2012) Sr-isotope chronostratigraphy of Paleogene–Neogene marine deposits: Austral Basin, southern Patagonia (Argentina).

- Journal of South American Earth Sciences* 37:122-135. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2012.02.007>
- Parras A, Griffin M (2009) Darwins great Patagonian Tertiary Formation at the Mouth of the Río Santa Cruz: a reappraisal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64 (1):70-82
- Parras A, Guerstein GR, Pérez Panera JP, Griffin M, Nández C, Cusminsky G, Quiroga A (2020) Integrated stratigraphy and paleontology of the lower Miocene Monte León Formation, southeastern Patagonia, Argentina: Unraveling paleoenvironmental changes and factors controlling sedimentation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 556:109701. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109701>
- Paulo PO (2009) *Vertebrados fósiles do estado de Goiás, com ênfase em sua fauna de amniotas, compreendida entre o período permiano e a época pleistoceno*. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro
- Pavei DD, Campos JB, Zocche JJ, Santos MCP (2015) Zooarqueología de vertebrados do sambaqui do Papagaio, Bombinhas, Santa Catarina. *Tecnologia e Ambiente* 21
- Pelegrín JS, Acosta Hospitaleche C (2022) Evolutionary and biogeographical history of penguins (Sphenisciformes): Review of the dispersal patterns and adaptations in a geologic and paleoecological context. *Diversity* 14 (4):255. <https://doi.org/10.3390/d14040255>
- Penhallurick J, Wink M (2004) Analysis of the taxonomy and nomenclature of the Procellariiformes based on complete nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Emu* 104:125-147. <https://doi.org/10.1071/mu01060>
- Pérez LM, Griffin M, Pastorino G, López-Gappa J, Manceñido MO (2015) Redescription and palaeoecological significance of the bryozoan *Hippoporidra patagonica* (Pallaroni, 1920) in the San Julián Formation (late Oligocene) of Santa Cruz province, Argentina. *Alcheringa. An Australasian Journal of Palaeontology*. 39 (1):1-7. <https://doi.org/10.1080/03115518.2014.951914>
- Pineda-Salgado G, Parras A, Griffin M (2022) Taphonomic analysis of fossil concentrations from the Monte León Formation (lower Miocene), Santa Cruz Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. 114:103671. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103671>
- Piro A, Acosta Hospitaleche C (2022) A new petrel (Aves: Procellariidae) from the early Miocene of Patagonia (Argentina). *Historical Biology* 34:141-151. <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1903891>
- Piro A, Acosta Hospitaleche C (2023) The rhamphotheca of the Eocene pseudo-toothed birds from Antarctica. *Historical Biology* 1-9. <https://doi.org/10.1080/08912963.2023.2230584>
- Provencher JF, Borrelle S, Sherley RB, Avery-Gomm S, Hodum P, Bond A, Major HL, McCoy KD, Crawford R, Merkel F, Votier S, Reynolds M, Hatfield J, Spatz D, Mallory, M (2019) Seabirds. Pp. 133-1625 en: *World Seas: An Environmental Evaluation Volume III*: Ecological Issues and Environmental Impacts. Academic Press, London
- Rincón RAD, Stucchi M (2003) Primer registro de la familia Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) para Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 37:27-30
- Salazar C, Stinnesbeck W, Quinzio-Sinn LA (2010) Ammonites from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) Quiriquina Formation in central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*. 257 (2):181-236. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0072>
- Sallaberry M, Rubilar-Rogers D, Suárez ME, Gutstein CS (2007) The skull of a fossil Prion (Aves: Procellariiformes) from the Neogene (Late Miocene) of Northern Chile. *Andean Geology* 34:147-154. <https://doi.org/10.4067/s0716-02082007000100008>
- Sallaberry MA, Yury-Yáñez RE, Otero RA, Soto-Acuña S, Torres TG (2010) Eocene birds from the western margin of southernmost South America. *Journal of Paleontology* 84 (6):1061-1070. <https://doi.org/10.1666/09-157.1>
- Scasso RA, Castro LN (1999) Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: Phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. *Journal of South American Earth Sciences* 12 (5):471-487. [https://doi.org/10.1016/s0895-9811\(99\)00035-8](https://doi.org/10.1016/s0895-9811(99)00035-8)
- Schlatter RP, Simeone A (1999) Estado del conocimiento y conservación de las aves en mares chilenos. *Estudios Oceanológicos (Chile)* 18:25-33
- Schneider CO (1940) La fauna fósil de Gualpén. *Revista Chilena de Historia Natural Pura y Aplicada* 44:49-54
- Scotese CR (2014) *Late Cretaceous Atlas of Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, volume 2, The Cretaceous, Maps 16-22*, Mollweide project, PALEOMAP Project, Evanston, IL
- Simpson GG (1946) Fossil penguins. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 87:1-100
- Slack KE, Jones CM, Ando T, Harrison GL, Fordyce RE, Arnason U, Penny D (2006) Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Molecular biology and evolution*. 23 (6):1144-1155. <https://doi.org/10.1093/molbev/msj124>
- Smith ND (2010) Phylogenetic analysis of Pelecaniformes (Aves) based on osteological data: implications for waterbird phylogeny and fossil calibration studies. *Plos one* 5 (10):e13354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013354>
- Solís Mundaca AF (2018) *Bioestratigrafía e implicancias paleoceanográficas de las diatomeas de la sección Cerro Caucato, Formación Pisco, Ica, Perú*. Master Thesis, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima, Perú
- Solórzano A, Rincón AD (2015) The earliest record (early Miocene) of a bony-toothed bird from South America and a reexamination of Venezuelan pelagornithids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35 (6):e995188. <https://doi.org/10.1080/02724634.2014.995188>

- Spulski B (1910) *Odontopteryx longirostris*, n. sp. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 62:507-521
- Steadman DW (1986) Holocene vertebrate fossils from Isla Floreana, Galápagos. *Smithsonian Contributions to Zoology* 413:1-103. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.413>
- Stinnesbeck W (1986) Faunistic and paleocological conditions of the Quiriquina Formation (Maastrichtian) of central Chile. *Palaeontographica* 194:99-237
- Stinnesbeck W (1996) Ammonite extinctions and environmental changes across the Cretaceous-Tertiary boundary in Central Chile. Pp. 289-302 en: MacLeod N, Keller G (eds) *The Cretaceous-Tertiary boundary mass extinction: Biotic and environmental events*. Norton Press, New York
- Stucchi M (2002) Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves: Spheniscidae) de la formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 94:17-24
- Stucchi M (2003) Los piqueros (Aves: Sulidae) de la formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 95:75-91
- Stucchi M, Urbina M (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. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2004\)024\[0974:rasang\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2004)024[0974:rasang]2.0.co;2)
- Stucchi M, Urbina M (2005) Nuevos restos de Procellariiformes (Aves) de la Formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 100:67-77
- Stucchi M, Varas-Malca RM y Urbina-Schmitt M (2015) New Miocene sulid birds from Peru and considerations on their Neogene fossil record in the Eastern Pacific Ocean. *Acta Palaeontologica Polonica* 61:417-427. <https://doi.org/10.4202/app.00170.2015>
- Suárez ME, Lamilla J, Marquardt C (2004) Peces Chimaeriformes (Chondrichthyes, Holocephali) del Neógeno de la Formación Bahía Inglesa (Región de Atacama, Chile). *Revista geológica de Chile* 31(1) 105-117. <https://doi.org/10.4067/s0716-02082004000100006>
- Sylwan SA (2001) Geology of the Golfo San Jorge Basin, Argentina. *Journal of Iberian Geology* 27:123-157
- Tambussi CP, Reguero MA, Marenssi SA, Santillana SN (2005) *Crossvallia unienwillia*, a new Spheniscidae (Sphenisciformes, Aves) from the late Paleocene of Antarctica. *Geobios* 38 (5):667-675. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2004.02.003>
- Tanaka T, Kobayashi Y, Ikuno K, Ikeda T, Saegusa H (2020) A marine hesperornithiform (Avialae: Ornithuromorpha) from the Maastrichtian of Japan: Implications for the paleoecological diversity of the earliest diving birds in the end of the Cretaceous. *Cretaceous Research* 113:104492. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104492>
- Tierney JE, Sinninghe Damsté JS, Pancost RD, Sluijs A, Zachos JC (2017) Eocene temperature gradients. *Nature Geoscience* 10 (8):538-539
- Tonni EP (1979) Un nuevo anseriforme de sedimentos marinos terciarios de Chubut, Argentina. *El Hornero* 12 (01):011-015. <https://doi.org/10.56178/eh.v12i1.1212>
- Tonni EP (1980) The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. Pp. 105-114 en: Campbell KE (ed) *Papers in avian paleontology honoring Hildegard Howard*. Los Angeles: Natural History Museum of Los Angeles County
- Torres Carbonell PJ, Malumián N, Olivero EB (2009) El Paleoceno-Mioceno de Península Mitre: antefosa y depocentro de techo de cuña de la Cuenca Austral, Tierra del Fuego, Argentina. *Andean Geology* 36 (2):197-235. <https://doi.org/10.4067/s0718-71062009000200003>
- Urbina M, Stucchi M (2005) Los cormoranes (Aves: Phalacrocoracidae) del Mio-Plioceno de la formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, 99:41-49
- Vidal AC, Fernandes FL, Kiang CH (2004) Distribuição dos arenitos na Bacia De Taubaté -SP. *Geosciences = Geociências* 23:55-66
- Walsh SA, Hume JP (2001) A new Neogene marine avian assemblage from north-central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:484-491. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2001\)021\[0484:annmaa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2001)021[0484:annmaa]2.0.co;2)
- Walsh SA, Suárez ME (2006) New penguin remains from the Pliocene of Northern Chile. *Historical Biology* 18 (2):119-130. <https://doi.org/10.1080/08912960600640796>
- Warheit KI (2001) The Seabird Fossil Record and the Role of Paleontology in Understanding Seabird Community Structure. En: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of marine birds*. CRC press
- Wetmore A (1928) The systematic position of the fossil bird *Cyphornis magnus*. *Canada Department of Mines Geological Survey Bulletin* 49:1-4
- Winge O (1887) Fugle fra Knoglehuler i. E Museo Lundii 1:1-54
- Winkler DW, Billerman SM, Lovette IJ (2020a). Penguins (Spheniscidae), version 1.0. En: Billerman SM, Keeney BK, Rodewald PG, Schulenberg TS (eds) *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.spheni1.01>
- Winkler DW, Billerman SM, Lovette IJ (2020b) Gulls, Terns, and Skimmers (Laridae), version 1.0. En: Billerman SM, Keeney BK, Rodewald PG, Schulenberg TS (eds) *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.larida1.01>
- Woodburne MO, Goin FJ, Raigemborn MS, Heizler M, Gelfo JN, Oliveira EV (2014) Revised timing of the South American early Paleogene land mammal ages. *Journal of South American Earth Sciences*. 54:109-119. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.05.003>
- Yury-Yáñez RE, Otero RA, Sallaberry M (2009) Primer registro de *Palaeudyptes* Huxley (Sphenisciformes: Spheniscidae) en el Eoceno de Sudamérica. XXIV JAPV mayo 2009. Resúmenes p 64