



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnyM.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# Los pingüinos [Aves, Sphenisciformes] fósiles de Patagonia : sistemática, biogeografía y evolución

**Acosta Hospitaleche, Carolina**

Doctor en Ciencias Naturales

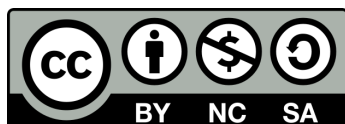
Dirección: Cione, Alberto Luis

Co-dirección: Tambussi, Claudia Patricia

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2004

Acceso en:

<http://naturalis.fcnyM.unlp.edu.ar/id/20120126000087>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP

Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes)  
fósiles de Patagonia. Sistemática,  
biogeografía y evolución

Carolina Acosta Hospitaleche



Director. Dr. Alberto Luis Cione

Codirector. Dra. Claudia Patricia Tambussi

Trabajo de tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles  
de Patagonia. Sistemática, biogeografía y  
evolución.

Carolina Acosta Hospitaleche

Director. Dr. Alberto Luis Cione

Codirector. Dra. Claudia Patricia Tambussi

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Universidad Nacional de La Plata

La Plata, 2004

## **Agradecimientos**

Quiero expresar mi agradecimiento a Alberto Cione y a Claudia Tambussi por haberme acompañado en esta etapa y haberme brindado su apoyo en todo momento, yendo más de los límites de esta tesis y convirtiéndose en más que directores. Sin su esfuerzo, no habría sido posible el trabajo que aquí se presenta.

A Ulises, deseo agradecerle los momentos cedidos y su inmensa comprensión. A Mirta y Alfredo, mis padres, por haberme acompañado y alentado en todo momento.

Deseo expresar mi gratitud también a Eduardo Tonni y a Marcelo Reguero por la incondicional ayuda que me han brindado, así como a Carlos Zavaro por haber colaborado con la confección de los mapas.

A Mariano Donato deseo agradecerle por su colaboración en los análisis filogenéticos, así como a Guillermo Soave y Diego Montalti por los datos aportados en relación a la distribución de las especies actuales.

También deseo agradecer a Eduardo Ruigómez por haberme permitido el acceso a los materiales depositados en el Museo Paleontológico Egidio Feruglio de Trelew y a Alejandro Kramarz por el acceso a los materiales del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" de Buenos Aires.

A Miguel Manceñido por los datos aportados en relación al análisis de las marcas de predación de los materiales y a todos aquellos compañeros del Departamento Científico de Paleontología de Vertebrados que me han brindado su apoyo durante esta tarea.

---

## Resumen

Los Spheniscidae constituyen un grupo de aves buceadoras y no voladoras que habitan los mares australes y cuya historia evolutiva estaría en estrecha relación con las corrientes de aguas frías. En el pasado, sin embargo, habrían habitado aguas más cálidas que en la actualidad, habiendo cambiado sus requerimientos ecológicos en estos últimos 55 Ma. Su origen, se remontaría al Cretácico, siendo la Antártida un sitio altamente probable como centro de origen, en tanto exhibe la mayor diversidad simpátrica y los registros más antiguos del grupo, correspondientes al Paleoceno tardío. Su historia estaría marcada por una especialización temprana, una proliferación de especies seguida por extinciones y finalmente un reemplazo por las 17 especies vivientes.

Los más antiguos registros argentinos corresponden a la Formación San Julián (Eoceno Tardío- Oligoceno Temprano) de Santa Cruz, aunque también se conocen restos procedentes de las Formaciones Chenque- Gaiman- Monte León (Mioceno Temprano) de las provincias de Santa Cruz y Chubut y de la Formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío) de Chubut. De estas últimas tres, se conocen tres esqueletos articulados que constituyen elementos esenciales en la sistemática del grupo y dos de los cuales fueron dados a conocer mediante esta tesis. Los depósitos más abundantes corresponden a la Formación Gaiman de la localidad homónima y se habrían desarrollado bajo condiciones de aguas someras de alta energía y con probables oscilaciones en el nivel del mar. No obstante, el hábito colonial, sumado al carácter no neumático de sus huesos y su densidad mineral ósea, habría favorecido la preservación de los restos, aunque siempre como elementos aislados y fragmentarios.

Los elementos del esqueleto apendicular son los más abundantes y constituyen cerca de un tercio de los elementos que normalmente se conservan, lo cual ha condicionado históricamente a la sistemática del grupo. De hecho, la clasificación de las subfamilias, propuesta por Simpson en 1946 que fue adoptada y modificada durante este estudio, se basaba exclusivamente en el húmero y en el

---

---

tarsometatarso. De esta manera, se han agrupado a todas las neoespecies en la subfamilia Spheniscinae, a los fósiles presentes en Nueva Zelanda, Antártida y Australia, en las subfamilias Palaeodyptinae y Anthropornithinae, mientras que los Paraptenodytinae, Palaeospheniscinae y una nueva subfamilia reconocida en este estudio, son exclusivos de América del Sur.

Se reconocen ocho especies fósiles de pingüinos en la Patagonia argentina, las cuales señalan tres momentos importantes: el primero de ellos marcado por la presencia de *Arthrodytes andrewsi* y *Paraptenodytes robustus*, paraptenodytinos del Eoceno tardío- Oligoceno temprano de Chubut; el segundo en el Mioceno temprano, donde aparecen los palaeospheniscinos *Eretiscus tonni*, *Palaeospheniscus bergi*, *P. patagonicus* y *P. biloculata* en Chubut y el último, en el Mioceno tardío, en la misma área, con la presencia del MEF-PV 100 *nov. gen. y sp.* y *Paraptenodytes antarctica*.

La diversidad específica simpátrica en cada uno de estos tres momentos, habría sido mayor a la actual para las mismas áreas de la Patagonia pero similar o apenas mayor a la exhibida actualmente en otros sectores como en las costas de las Islas al Sur de Nueva Zelanda y Península Antártica. Esto descartaría la posibilidad de una diversidad artificialmente elevada y permite pensar más cabalmente en una fragmentación de nichos muy marcada.

Todas estas especies han podido ser reconocidas a partir de los resultados obtenidos en los análisis de los componentes principales efectuados empleando especies actuales y fósiles conjuntamente con los análisis filogenéticos practicados. De aquí surge además, la adhesión a la propuesta de los Procellariiformes como grupo hermano y el reconocimiento a partir de caracteres osteológicos exclusivamente de los Spheniscidae como un grupo natural.

---

---

Este estudio constituye además, el primero en integrar a las especies fósiles y a las actuales en un mismo análisis, y del que se desprende claramente la utilidad de los caracteres esqueléticos en la sistemática del grupo. Se evidencia además, el patrón estructural exhibido en cada grupo, demostrando una similitud más estrecha entre las especies registradas en América del Sur y las actuales que con las de Antártida- Nueva Zelanda- Australia, que constituirían un grupo con una historia evolutiva diferente y más relacionada con los taxones ancestrales.

---

<b>Índice</b>	<b>Páginas</b>
<b>Capítulo 1. Introducción</b>	<b>1</b>
1. Generalidades sobre los Spheniscidae	2
2. Reseña histórica	5
3. Objetivos	6
4. Hipótesis de trabajo	7
5. Organización de la tesis	7
<b>Capítulo 2. Materiales y métodos</b>	<b>9</b>
1. Acrónimos	10
2. Materiales	10
3. Terminología osteológica	16
5. Métodos de reconstrucción osteológica	28
6. Métodos estadísticos	30
7. Métodos taxonómicos	32
8. Tafonomía	33
<b>Capítulo 3. Contexto estratigráfico</b>	<b>35</b>
1. Marco geológico	36
2. Formación San Julián	43
3. Formación Monte León	49
4. Formación Chenque	53
5. Formación Gaiman	57
7. Formación Puerto Madryn	62
<b>Capítulo 4. Spheniscidae actuales de la Argentina</b>	<b>67</b>
1. Diversidad y sistemática	68
2. Descripciones osteológicas comparadas	71
2.1. <i>Spheniscus magellanicus</i>	71
2.2. <i>Pygoscelis adeliae</i>	78
2.3. <i>Pygoscelis papua</i>	85
2.4. <i>Pygoscelis antarctica</i>	93
2.5. <i>Eudyptes chrisolophus</i>	101
2.6. <i>Aptenodytes forsteri</i>	108
3. Análisis morfométrico	110
3.1. Resultados de Análisis de los componentes principales	111
3.2. Resultados del Análisis de regresión	116
4. Conclusiones de los análisis	117
<b>Capítulo 5. Spheniscidae fósiles de Argentina</b>	<b>119</b>
1. El registro paleontológico argentino	121
2. Descripción de restos asociados o articulados	124
2.1. <i>Paraptenodytes antarctica</i> AMNH 3338	124
2.2. Nuevo género y especie MEF- PV 100	133
2.3. <i>Palaeospheniscus biloculata nov. comb.</i> MEF- PV 1729	144
3. Análisis morfométrico	148
4. Resultados de los Análisis de los Componentes Principales	150
5. Diagramas de diferencias logarítmicas	155
6. Conclusiones de los análisis	156
<b>Capítulo 6. Sistemática y relaciones de los Spheniscidae fósiles de Argentina</b>	<b>162</b>
1. Análisis filogenético	166
1.1. Monofilia de los Spheniscidae	166
1.2. Análisis cladístico	167
1.3. Caracteres analizados	168
2. Resultados	193
3. Discusión	194
4. Conclusiones del análisis	197



5. Nueva propuesta sistemática	198
<b>Capítulo 7. Consideraciones tafonómicas</b>	<b>218</b>
1. Comparación con formas actuales	219
2. Procesos destructivos	223
3. Transporte	225
4. Depredación	226
5. Discusión	229
6. Conclusiones	233
<b>Capítulo 8. Biogeografía y evolución</b>	<b>235</b>
1. Origen y evolución de los Spheniscidae	236
2. Sobre los ritmos evolutivos	237
3. Registros mundiales de Spheniscidae	238
4. Patrones de distribución	241
5. Los reemplazos de faunas de pingüinos	246
6. Relaciones biogeográficas	248
7. Conclusiones	250
<b>Capítulo 9. Consideraciones finales y perspectivas futuras</b>	<b>254</b>
1. Caracteres métricos	255
2. Sistemática	256
3. Consideraciones bioestratigráficas	259
4. Tafonomía	259
5. Biogeografía y evolución	260
5. Futuras líneas de investigación	262
<b>Bibliografía citada</b>	<b>264</b>
<b>Apéndices</b>	<b>285</b>
Apéndice 1: Análisis de los componentes principales, Spheniscidae actuales	286
Apéndice 2: Análisis de regresión, Spheniscidae actuales	307
Apéndice 3: Análisis de los componentes principales Spheniscidae fósiles	313
Apéndice 4: Diferencias logarítmicas	321

## Índice de figuras

## Páginas

1. Mapa de distribución de los Spheniscidae	3
2. Terminología osteológica: cráneo y mandíbula	16-17
3. Terminología osteológica: húmero	18-19
4. Terminología osteológica: fémur	20
5. Terminología osteológica: tibiatarso	21
6. Terminología osteológica: tarsometatarso	22
7. Medidas efectuadas en el cráneo y mandíbula	24
8. Medidas efectuadas en el humero	25
9. Medidas efectuadas en el fémur	26
10. Medidas efectuadas en la tibiatarso	27
11. Medidas efectuadas en el tarsometatarso	28
12. Transgresión marina del Eoceno Tardío- Oligoceno Temprano	39
13. Transgresión marina del Mioceno Temprano	40
14. Transgresión marina del Mioceno Tardío	41
15. Columna estratigráfica de la Formación San Julián	45
16. Mapa de ubicación de la Formación San Julián	47
17. Mapa de ubicación de la Formación Monte León	50
18. Columna estratigráfica de la Formación Monte León	51
19. Columna estratigráfica de la Formación Chenque	54
20. Columna estratigráfica de la Formación Gaiman	59
21. Mapa de ubicación de la Formación Gaiman	61
22. Columna estratigráfica de la Formación Puerto Madryn	63
23. Mapa de ubicación de la Formación Puerto Madryn	65
24. ACP cráneos de Spheniscidae actuales	112
25. ACP: húmero de Spheniscidae actuales	113
26. ACP: fémures de Spheniscidae actuales	114
27. ACP: tibiatarsos de Spheniscidae actuales	115
28. ACP: tarsometatarsos de Spheniscidae actuales	116
29. Esqueleto de <i>Paraptenodytes antarctica</i>	132
30. Esqueleto MEF-PV 100. Nuevo género y especie	143
31. Esqueleto MEF-PV 1729. <i>Palaeospheniscus biloculata</i>	147
32. ACP: cráneos de los Spheniscidae fósiles y actuales	150
33. ACP: húmeros de los Spheniscidae fósiles	152
34. ACP: fémures de los Spheniscidae fósiles	153
35. ACP: tibiatarsos de los Spheniscidae fósiles	154
36. ACP: tarsometatarsos de los Spheniscidae fósiles	155
37. Diagramas de diferencias logarítmicas	156
38. Húmeros de Palaeospheniscinae	158
39. Tarsometatarsos de Palaeospheniscinae	159
40. Húmeros de Paraptenodytinae	160
41. Matriz de datos obtenida	192
42. Relaciones filogenéticas propuestas para los Spheniscidae	196
43. Lámina <i>Eretiscus tonni</i> y <i>Palaeospheniscus bergi</i>	203
44. Lámina <i>P. patagonicus</i> y <i>P. biloculata</i>	206
45. Lámina <i>Paraptenodytes antarcticus</i> y <i>P. robustus</i>	211
46. Lámina <i>Arthrodytes andrewsi</i>	214
47. Cuadro resumen de medidas	217
48. Spheniscidae con procedencia cierta de Patagonia	220-222
49. Lámina esqueletos articulados	227
50. Lámina huesos desgastados y con marcas de predación	228
51. Corrientes frías que determinan distribuciones anómalas	242
52. Distribución especies actuales de Spheniscidae	245
53. Paleocostas y áreas de registros eocenos de pingüinos	246
54. Paleocostas y áreas de registros del Mioceno y Plioceno	248

**Capítulo 1. Introducción****1. Generalidades sobre los Spheniscidae**

Los Sphenisciformes constituyen el único orden de aves que incluye exclusivamente aves no voladoras y nadadoras buceadoras. Son migradoras, aunque se desplazan distancias relativamente cortas. Por otra parte, son y aparentemente han sido siempre marinas. Su sistema de propulsión durante la natación (debido exclusivamente a las alas) es considerado como el más altamente especializado dentro de las aves buceadoras (Feduccia, 1980). Atrapan sus presas mediante el buceo por persecución, durante el cual alcanzan grandes profundidades, hasta los 200-300 metros o por mecanismos de filtración (Martínez, 1992). Seguramente, los pingüinos deben haber sido eslabones importantes en las cadenas tróficas de los ecosistemas neríticos cenozoicos en el Hemisferio Sur.

Su anatomía y su fisiología responden al hábitat marino y a la rigurosidad del clima de los lugares donde viven. Su cuerpo es hidrodinámico, con el cuello corto y las alas largas y aplanadas. El tarsometatarso es corto y las patas están situadas hacia atrás del cuerpo, provocando la postura erecta del animal y un andar en tierra muy peculiar. El pico es largo y delgado en las especies que poseen una dieta piscívora y más robusto en las especies filtradoras (Zusi, 1975).

Su anatomía excepcionalmente derivada ha sido objeto de numerosos análisis por más de 150 años (Simpson, 1946; Verheyen, 1958; Stonehouse, 1967; Schreiweis, 1972; Zusi, 1975; Bannasch, 1986a, 1986b, 1987). La presencia de novedades evolutivas tales como la reducida musculatura alar, la modificación en el número y distribución de las plumas y la peculiar morfología del esqueleto apendicular sumados a otros caracteres anatómicos considerados primitivos, han resultado en numerosas controversias a la hora de establecer relaciones filogenéticas, en particular al incluir a las especies fósiles.

Los Spheniscidae se encuentran actualmente representados por 17 especies, cuya distribución es eminentemente austral. La única especie habitante de un área ecuatorial es *Spheniscus mendiculus*, endémica de las Islas Galápagos, cuya anómala distribución está relacionada con la importante corriente fría de Cromwell. Las otras dos especies que habitan áreas tropicales son *Spheniscus humboldti* en

Perú, que se relaciona con la corriente fría de Humboldt y *Spheniscus demersus* en Sudáfrica relacionada con la corriente fría de Benguela (Martínez, 1992). Las restantes especies actuales ocupan áreas en altas latitudes que abarcan Australia, Tasmania, Nueva Zelanda, América del Sur, Antártida y las islas Juan Fernández, Galápagos, Macquarie, Antipodes, Staten, Heard, Sandwich, Malvinas, Georgias, Bouvet, Auckland, Marion, Shetland, Orcadas del Sur, Prince Edward, Crozet, Kerguelen y Heard (Sibley y Monroe, 1990)(Figura 1).

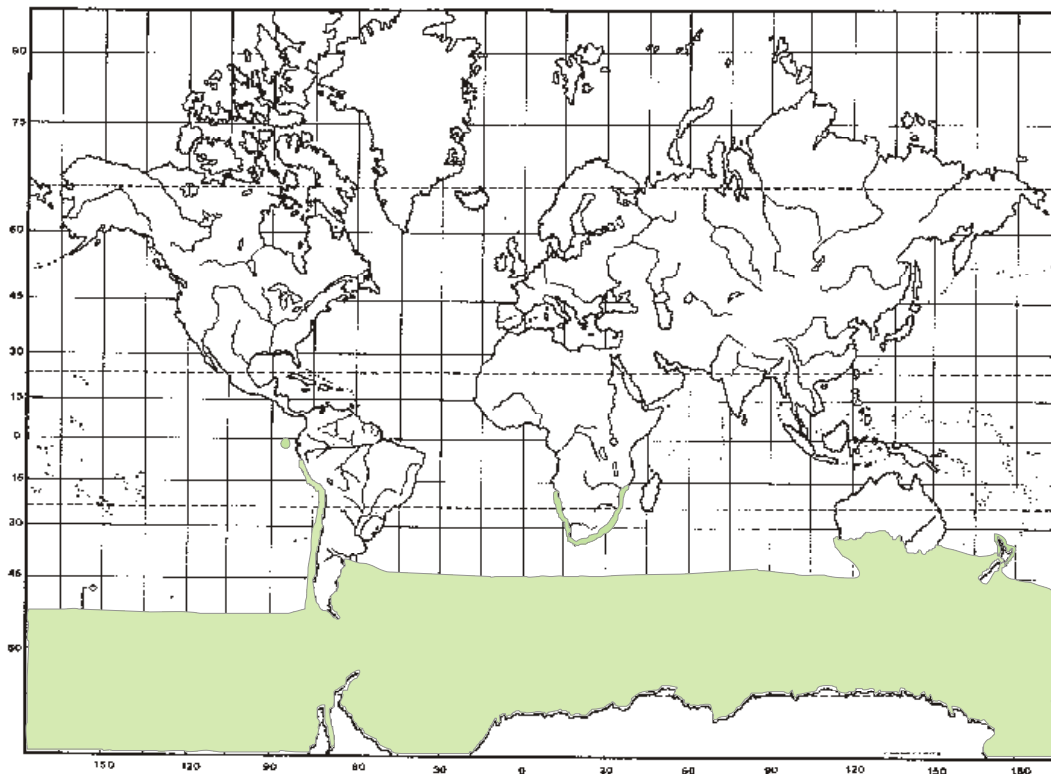


Figura 1. Mapa de distribución de los Spheniscidae (modificado de Martínez, 1992). En sombreado se indican las áreas de distribución actual de la familia.

Sobre la base de estudios de biología molecular, los Spheniscidae fueron incluidos dentro del Orden Ciconiiformes, Suborden Ciconii, Parvorden Ciconiida,

Superfamilia Procellaroidea, junto a los Gaviidae, un criterio muy poco consensuado (Sibley *et al.*, 1988). Para este estudio se sigue la clasificación clásica adoptada por la mayoría de los autores, la cual agrupa a los pingüinos actuales y fósiles en una única familia, Spheniscidae, incluida en el Orden Sphenisciformes. Diversos autores han propuesto como grupo hermano a diferentes grupos, a los Diomedidae (Mindell *et al.*, 1997), a los Fregatidae (Sibley y Ahlquist, 1990) y a los Gaviidae (Livezey y Zusi, 2001). Sin embargo, el esquema propuesto por Mindell (activo en 2004), se presenta no resuelto en cuanto a las relaciones filogenéticas de los Sphenisciformes respecto a los Gaviiformes, Procellariformes, Podicipediformes y Pelecaniformes.

A partir de los caracteres presentes en el tarsometatarso y en el húmero se han agrupado a todos los géneros actuales en la subfamilia Spheniscinae, con la distribución más amplia conocida. Siguiendo los mismos criterios, los géneros fósiles han sido distribuidos en cuatro subfamilias cuya distribución se encuentra más restringida: Palaeodyptinae (Nueva Zelanda, Antártida y Australia), Anthropornithinae (Antártida, Nueva Zelanda y América del Sur), Paraptenodytinae y Palaeospheniscinae, ambas exclusivas de América del Sur (Simpson, 1946; Fordyce y Jones, 1990; Julia Clarke, com. pers., 2004).

George G. Simpson (1946, 1975, 1976), el paleontólogo que más se dedicó al estudio de este grupo de aves, brindó argumentos muy convincentes respecto a que habrían evolucionado a partir de un ancestro volador, una visión en general aceptada.

En lo que respecta a su evolución, desde sus primeros registros se les reconoce el patrón estructural actual (Feduccia, 1980) y se ha señalado que cambios evolutivos muy pequeños habrían acontecido en una historia de más de 55 millones de años (Cooper y Penny, 1997; Tambussi *et al.*, 2002).

Los pingüinos tienen un registro fósil muy completo que se remonta al Paleoceno superior y que está muy bien documentado desde el Eoceno. Se conocen abundantes fósiles en Nueva Zelanda, Antártida y América del Sur, además de Sudáfrica y Australia. La robustez de sus huesos y sus hábitos coloniales, conllevan a que sean las aves mejor representadas en los sedimentos marinos cenozoicos del Hemisferio Sur, tanto en abundancia como en diversidad (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2001).

Las asociaciones faunísticas acompañantes, sugieren que habitaban aguas con temperaturas mayores a las que habitan actualmente en la Patagonia (Cione y Tonni, 1981; del Río, 1990) y en la Antártida (Cione, 1978).

El abundante registro paleontológico de los Spheniscidae patagónicos, el hallazgo de dos nuevos esqueletos parcialmente completos provenientes de las Formaciones Puerto Madryn y Gaiman y la ausencia de revisiones modernas de los materiales depositados en los museos argentinos han motivado la realización de este estudio. La importancia del estudio anatómico radica en la necesidad de clarificar la sistemática del grupo y sus relaciones filogenéticas para poder abordar luego estudios de otra índole como los paleobiogeográficos y paleobiológicos.

La sistemática del grupo no había sido resuelta mediante los métodos tradicionales de la paleontología descriptiva. En este estudio se propone una nueva metodología para contribuir a clarificar la taxonomía de los Spheniscidae.

## 2. Reseña histórica

Los primeros pingüinos fósiles que fueron dados a conocer provienen de Nueva Zelanda y fueron estudiados por Thomas Huxley en el año 1859. Desde ese momento y hasta el presente, se han colectado y descrito restos en distintas partes del Hemisferio Sur, aunque en lo que respecta a su sistemática, el conocimiento del grupo, se ha ido tornando muy confuso por el carácter fragmentario del registro. Esto se debe a que la mayoría de los restos corresponden a elementos aislados.

Los registros fósiles de pingüinos se limitan a áreas saltuarias pero muy productivas en cuanto a la frecuencia de hallazgos. Por otro lado, cabe destacar que la diversidad simpátrica detectada en el pasado es mayor a la actual, pero no tanto como se había creído hasta hoy. Aparentemente, la historia de los pingüinos estaría marcada por una especialización temprana, una proliferación de especies seguida por eventos de extinciones y finalmente un posterior reemplazo por las 17 especies vivientes (Myrcha *et al.*, 2002). A los paleontólogos Wiman (1905), Moreno y Mercerat (1891) y Ameghino (1891, 1895, 1898, 1901, 1905) se deben la mayoría de las especies patagónicas descritas, cuyos restos fueron exhumados de las Formaciones San Julián, Gaiman, Chenque, Monte León y Puerto Madryn (véase Capítulo 3) .

George Simpson (1946, 1970, 1972, 1981), realizó la última revisión taxonómica e histórica de los pingüinos fósiles de Patagonia. En sus trabajos considera sinónimos a muchos de los nombres propuestos hacia el final del siglo XIX. Tonni (1980) hace breves comentarios sobre los pingüinos de Patagonia como parte de una revisión de todas las aves cenozoicas registradas en el actual territorio de la República Argentina y más tarde Cione y Tonni (1981) se refieren a nuevos hallazgos. Posteriormente, en un catálogo comentado de los tipos de aves fósiles depositados en el Museo de La Plata, se hace referencia al estado actual en el que se encuentran los holotipos asignados a los Spheniscidae y se mencionan aquéllos que se consideran actualmente extraviados (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2001). Sin embargo, no se han realizado revisiones exhaustivas de la sistemática y paleobiología de los pingüinos de Patagonia recientemente, habiendo estado instaurada esta problemática por más de 150 años.

### 3. Objetivos

El objetivo general de este estudio es contribuir al conocimiento de la sistemática y paleobiología de los Spheniscidae fósiles de Patagonia.

Se plantean los siguientes objetivos particulares:

- Ampliar la información sobre la anatomía esquelética comparada de los pingüinos patagónicos.
- Realizar una revisión completa del estado actual de conocimiento del grupo, incluyendo la sistemática y la procedencia estratigráfica.
- Identificar patrones morfológicos a través del análisis morfométrico del esqueleto apendicular de los Spheniscidae, determinando las variaciones morfológicas y estableciendo su valor adaptativo.
- Comprobar la eficacia de los métodos de reconstrucción osteológica basado en el uso de parámetros métricos.
- Dar a conocer nuevos restos de Spheniscidae exhumados de sedimentos patagónicos.
- Realizar un análisis cladístico integrando las especies fósiles y las actuales.
- Determinar la significación bioestratigráfica de los Spheniscidae de Argentina.



- Correlacionar los eventos evolutivos locales con aquéllos de otras áreas de América del Sur.
- Brindar un análisis tafonómico de las asociaciones estudiadas.
- Determinar y analizar la evolución de la paleobiogeografía de los Spheniscidae.

#### 4. Hipótesis de trabajo

Para cumplir con estos objetivos, se han planteado las siguientes hipótesis:

- Los índices obtenidos a partir de las medidas de los diferentes huesos del esqueleto apendicular de los Spheniscidae son significativos desde el punto de vista sistemático.
- Las variaciones presentes en el tarsometatarso son sistemáticamente las más significativas.
- La diversidad específica previa al Mioceno Tardío fue mucho mayor a la actual.
- La variación morfológica observada en los yacimientos patagónicos se corresponde con la diversidad sistemática.

#### 5. Organización de la tesis

Durante el desarrollo de esta tesis se discutirán los puntos aquí planteados ordenados de la manera siguiente:

En el capítulo 2, se han desarrollado brevemente las técnicas y los criterios que han sido empleados para cada uno de los análisis practicados. Se listan además, los materiales que han sido examinados, detallando la colección a la cual pertenecen. Se han graficado los elementos del esqueleto que fueron estudiados, especificando la terminología empleada en adelante.

En el capítulo 3, se expone una síntesis del estado de conocimiento de las unidades estratigráficas de las cuales provienen los restos aquí estudiados junto con una breve mención a la fauna y flora asociada en cada una de ellas. Han sido indicadas además, las áreas de donde provienen los materiales estudiados.

En el capítulo 4, dedicado a las especies actuales de Spheniscidae, se desarrolla una detallada descripción de los restos que fueron usados como materiales de comparación y se explican los resultados obtenidos a partir del análisis de los mismos.

En el capítulo 5 se describen los únicos tres esqueletos parcialmente completos de especies fósiles que se han registrado en Argentina y se discute la validez de cada una de las especies patagónicas descritas formalmente en el

pasado. Se discuten además los resultados obtenidos a partir de los análisis practicados sobre estos materiales.

En el capítulo 6, se integra el conocimiento de las especies actuales y las fósiles a través de un análisis filogenético, empleando asimismo los resultados obtenidos a partir de los análisis multivariados practicados. Como resultado, se brinda una propuesta sistemática surgida a partir de los estudios filogenéticos y morfológicos para los Spheniscidae patagónicos en conjunto. Se discute además, en este capítulo el alcance de esta propuesta y los acuerdos y desacuerdos con aquéllas planteadas por otros investigadores.

En el capítulo 7, se realizan algunas consideraciones en relación con los estudios tafonómicos de los materiales estudiados. Se comparan las asociaciones en las que se incluyen los restos estudiados con las que actualmente se observan en las costas patagónicas. Se considera el grado en el que habrían intervenido cada uno de los procesos destructivos.

En el capítulo 8, se realizan algunos comentarios sobre la biogeografía y la evolución del grupo. Se comentan brevemente las teorías acerca del origen de los Spheniscidae y los registros conocidos del grupo para cada una de las regiones del mundo. Se plantean además las relaciones biogeográficas inferibles a partir de los estudios realizados.

Finalmente en el capítulo 9, se exponen las conclusiones generales de esta tesis, recapitulando los principales puntos a los que se arribara en cada unos de los capítulos y se discuten las nuevas líneas de investigación que surgen a partir de estos resultados.

**Capítulo 2. Materiales y métodos****1. Acrónimos**

Se brinda a continuación, un listado de las instituciones que fueron visitadas y aquéllas que facilitaron los materiales para este estudio: Colección de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata (MLP) incluyendo la Colección Osteológica de Aves Actuales (A), Centro de Estudios Patagónicos (CENPAT), Instituto Antártico Argentino (IAA), División Ornitología y Paleontología del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Paleontología Vertebrados (MEF-PV), Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (MNHN), American Museum of Natural History (AMNH) de Nueva York y British Museum (Natural History) de Londres (BM(NH)), actualmente denominado Natural History Museum.

En los gráficos y tablas del texto así como en los apéndices se empleó en cada caso una terminología diferente que se especifica en cada acápite. La siguiente terminología: a-a': distancia a-a'; a-b: distancia a-b; a-c: distancia a-c; ad: ancho distal; an: ancho; anp: ancho proximal; anm: ancho medio; ap: distancia anteroposterior; c-c': distancia c-c'; c-d: distancia c-d; c-e: distancia c-e; LS: longitud del *pars mandibularis symphisialis*; PP: *processo retroarticularis*; AR: *longitud fossa articularis quadratica*; LH: *longitud ramus mandibularis*; HJ: *altura del ramus mandibularis*; Cr: cráneo; e-e': distancia e-e'; F: fémur; f-f': distancia f-f'; g-g': distancia g-g'; H: húmero; h-h': distancia h-h'; j-j': distancia j-j'; Tbt: tibiatarso; Tmt: tarsometatarso corresponde a las tablas de medidas.

**2. Materiales**

**Especies actuales.** Para este estudio fueron empleadas algunas especies actuales como punto de partida para comenzar la búsqueda de caracteres aplicables en la determinación de especies fósiles. El criterio de selección de las especies se basó en la proximidad geográfica con el área de estudio y la disponibilidad de material

osteológico. Es por ello que se incluyeron en el análisis solamente las especies que habitan las costas sudamericanas, la Península Antártica, las Islas Malvinas e islas subantárticas o llegan incidentalmente durante sus movimientos migratorios:

*Aptenodytes patagonica*, *A. forsteri*, *Pygoscelis adeliae*, *P. papua*, *P. antarctica*, *Spheniscus magellanicus*, *Eudyptes chrysolophus* y *E. chrysocome*. De estas especies se brinda una pequeña caracterización (Capítulo 4. Spheniscidae actuales) con la excepción de *E. chrysolophus* y *Aptenodytes patagonica*, de las cuales no se dispone de material osteológico. De los géneros de Spheniscinae se incluyeron cuatro, en tanto que no han sido incluidos *Eudyptula* y *Megadyptes*, cuyas especies habitan las islas de Oceanía.

*Spheniscus magellanicus*: A2 (cráneo), A3 (cráneo), A31 (cráneo y tarsometatarso), A34 (cráneo, húmero y fémur); A35 (cráneo, húmero y tarsometatarso), A466 (húmero y fémur), IAA5 (cráneo), IAA6 (cráneo), IAA7 (cráneo), IAA23 (cráneo), MACN 52767 (húmero, tarsometatarso, tibiotarso y fémur) MACN 54681 (esqueleto completo), MACN 54682 (esqueleto completo), 54683 (cráneo), MACN 54685 (cráneo), MEF 0063 (esqueleto completo).

*Pygoscelis adeliae*: A36 (tibiotarso, fémur y húmero), A414 (tibiotarso, fémur, húmero y tarsometatarso), A415 (cráneo), A416 (cráneo), A417 (cráneo), A418 (cráneo), A419 (cráneo), A420 (cráneo), A421 (cráneo), A422 (cráneo), A423 (cráneo), A424 (cráneo), A425 (cráneo), A426 (cráneo), A427 (cráneo), A428 (cráneo), A429 (cráneo), A430 (cráneo), A431 (cráneo), A432 (cráneo), A433 (cráneo), A434 (cráneo), A464 (tibiotarso, fémur, húmero y tarsometatarso), A469 (tibiotarso, fémur, húmero y tarsometatarso), A471 (húmero), IAA18 (cráneo), IAA21 (cráneo), MACN 52363 (húmero, tarsometatarso, tibiotarso y fémur).

*Pygoscelis papua*: A38 (tibiotarso, fémur, húmero y tarsometatarso), A449 (cráneo), A450 (cráneo), A451 (cráneo), A452 (tibiotarso, fémur y tarsometatarso), A463 (esqueleto completo), A468 (tibiotarso, fémur, húmero y tarsometatarso), IAA13 (húmero), IAA14 (húmero), IAA15 (húmero), MACN 52364 (húmero, tarsometatarso, tibiotarso y fémur).

*Pygoscelis antarctica*: A37 (tibiatarso, fémur, tarsometatarso y húmero), A435 (cráneo), A436 (cráneo), A437 (cráneo), A438 (cráneo), A439 (cráneo), A440 (cráneo), 441 (cráneo), A442 (cráneo), A443 (cráneo), A444 (cráneo), A445 (cráneo), A446 (cráneo), A447 (cráneo), A448 (esqueleto completo), A465 (tibiatarso, fémur, húmero y tarsometatarso), A470 (tibiatarso, fémur y húmero), IAA8 (cráneo), IAA10 (fémur), IAA11 (fémur), IAA12 (húmero), IAA16 (tibiatarso), IAA17 (tibiatarso), IAA19 (cráneo), IAA20 (cráneo), IAA22 (cráneo).

*Eudyptes chrysocome*: A39 (esqueleto completo), IAA 1 (cráneo), IAA 2 (cráneo), IAA 3 (cráneo), IAA 4 (cráneo), MACN 53556 (cráneo).

*Aptenodytes patagonica*: IAA 9 (cráneo).

**Especies fósiles.** Se examinaron los materiales que a continuación se detallan, según su denominación específica original. Todos ellos fueron exhumados de diferentes localidades de la Patagonia. La descripción de los materiales según el nuevo esquema sistemático propuesto puede consultarse más adelante (Capítulo 6).

*Argyrodytes microtarsus*: MLP 20-605 (fémur), MACN A-11037 (dos tibiatarsos).

*Arthrodytes andrewsi*: MACN A-11031 (húmero).

*Arthrodytes grandis*: MACN A-11041 (fémur), MACN A-11041 (húmero).

*Chubutodyptes bilocolata*: MEF-PV- 1729 (esqueleto parcialmente completo).

*Delphinornis larseni*: MACN A-11042 (dos tibiatarsos).

*Isotremornis nordenskjoeldi*: MACN A-11032 (húmero), MACN A-11032 (tarsometatarso).

*Microdytes tonni*: MLP 81-VI-26-1 (tarsometatarso).

*Palaeopteroodytes ictus*: MACN A-11040 (húmero).

*Palaeospheniscus*: MACN 12910 (tres fémures), MACN A-11047 (dos húmeros), MACN A-12911 (tres húmeros), MACN 12910 (dos tibiatarso).

*Palaeospheniscus affinis*: MLP 20-565 (húmero), MACN 12926 (tarsometatarso).

*Palaeospheniscus antarctica*: MLP 20-2 (fémur), MLP 20-4 (tibiatarso), MLP 20-6 (tarsometatarso).

*Palaeospheniscus bergi*: MLP 20-538 (húmero).

*Palaeospheniscus concavus*: MACN A-11038 (tarsometatarso).

*Palaeospheniscus gracilis*: MLP 20-482 (húmero), MACN A-11036 (tarsometatarso).

*Palaeospheniscus menzbieri*: MLP 20-42 (húmero), MLP 20-43 (húmero), MLP 20-44 (húmero), MLP 20-50 (húmero), MLP 20-56 (tibiatarso), MLP 20-57 (tibiatarso), MLP 20-62 (tarsometatarso).

*Palaeospheniscus patagonica*: MLP 20-14 (húmero), MLP 20-15 (húmero), MLP 20-25 (fémur), MLP 20-28 (fémur), MLP 20-58 (tibiatarso), MLP 20-240 (tarsometatarso), MLP 20-347 (tibiatarso), MLP 20-433 (fémur), MLP 20-438 (fémur), MLP 20-477 (húmero), MLP 20-529 (húmero), MLP 20-530 (húmero).

*Paleospheniscus planus*: MACN 11206 (dos húmeros), MACN A-11206 (dos húmeros).

*Paleospheniscus robustus*: MLP 20-235 (tarsometatarso), MLP 20-237 (tarsometatarso).

*Paleospheniscus rothi*: MLP 20-234 (tarsometatarso).

*Paleospheniscus wimanni*: MLP 20-429 (fémur).

*Paraspheniscus bergi*: MLP 20-68 (húmero), MLP 20-69 (húmero), MLP 20-81 (tarsometatarso).

*Paraspheniscus nereius*: MLP 20-594 (húmero), MACN A-11035 (tarsometatarso).

*Paraptenodytes*: MLP 71-VII-14-1 (tibiatarso), ?MLP 89-XII-26-1 (fémur).

*Paraptenodytes antarcticus*: MLP 89-XII-25-1 (húmero), ?MACN A-11046 (húmero), calco del MEF del AMNH 3338 (esqueleto parcialmente completo).

*Perispheniscus wimanni*: MLP 20-236 (tarsometatarso), MACN A-11033 (húmero).

*Treleudytes crassa*: MLP 20-238 (tarsometatarso), MACN A-11034 (tarsometatarso).

Spheniscidae indet.: MLP 20-490 (húmero), MLP 20-491 (húmero), MLP 20-496 (húmero), MLP 20-328 (tibiatarso), MLP 20-334 (tibiatarso), MLP 71-VII-14-13 (húmero), MLP 00-VIII-10-1 (tibiatarso), MACN A-11048 (fémur), MACN 11206 (varios fragmentos de huesos), MACN A-10387 (dos húmeros), MACN A-11043, (húmero), MACN A-11045 (húmero), MACN A-11049 (dos húmeros), MACN 12599 (húmero), MACN A-11050 (tibiatarso), MACN A-11051 (tibiatarso), MACN A-11044 (tarsometatarso), MEF-PV 100 (esqueleto parcialmente completo), MEF-PV 1729

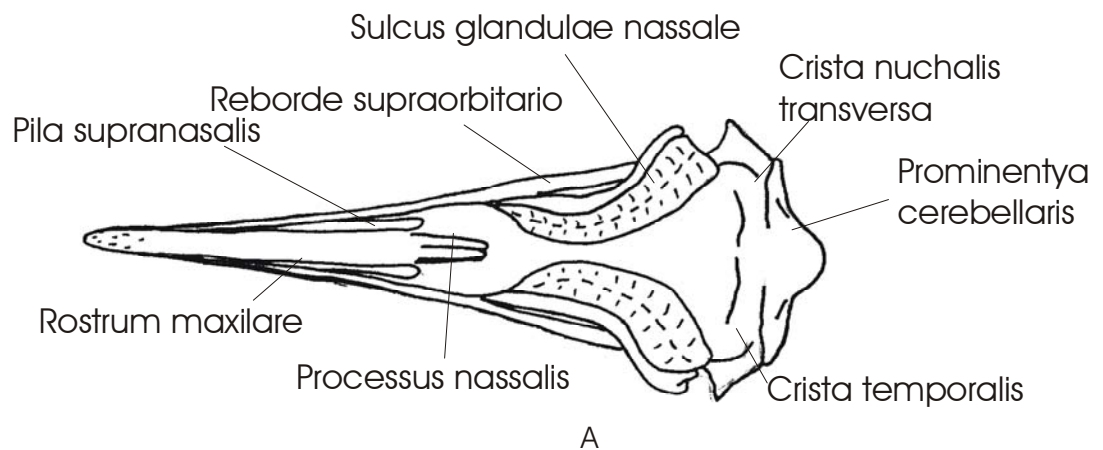


(esqueleto parcialmente completo), MLP 00-1-10-1 (húmero y fémur fragmentarios)  
MLP 71-VII-14-6 (fémur), MLP 69-III-29-1 (fémur), MLP 69-III-29-11 (fémur), MLP 69-III-29-14 (fémur), MLP 69-III-29-17 (fémur), MLP 69-III-29-18 (fémur), MLP 69-III-29-22 (fémur), MLP 69-III-29-27 (fémur), MLP 71-II-10-3 (fémur), MLP 75-II-4-1 (fémur), MLP 75-II-4-3 (fémur), MLP 20-434 (fémur), MLP 20-435 (fémur), MLP 20-432 (fémur), MLP 20-439 (fémur), MLP 20-436 (fémur), MLP 20-424 (fémur), MLP 20-425 (fémur), MLP 20-539 (húmero), MLP 20-440 (húmero), MLP 20-541 (húmero), MLP 20-542 (húmero), MLP 20-543 (húmero), MLP 20-544 (húmero), MLP 20-545 (húmero), MLP 20-549 (húmero), MLP 20-550 (húmero), MLP 20-529 (húmero), MLP 20-487 (húmero), MLP 20-505 (húmero), MLP 20-501 (húmero), MLP 20-531 (húmero), MLP 20-513 (húmero), MLP 20-514 (húmero), MLP 20-495 (húmero), MLP 20-492 (húmero), MLP 20-519 (húmero), MLP 20-528 (húmero), MLP 20-521 (húmero), MLP 20-508 (húmero), MLP 20-509 (húmero), MLP 20-476 (húmero), MLP 20-518 (húmero), MLP 20-500 (húmero), MLP 20-506 (húmero), MLP 20-515 (húmero), MLP 77-XII-22-2 (húmero), MLP 77-XII-22-9 (húmero), 71-II-10-1 (húmero), MLP 80-XII-22 (húmero), CNP.PV- 1-989 (húmero), MEF-PV 100 (esqueleto completo), MLP 20-539 (húmero), MLP 20-540 (húmero), MLP 20-541 (húmero), MLP 20-542 (húmero), MLP 20-543 (húmero), MLP 20-544 (húmero), MLP 20-545 (húmero), MLP 20-549 (húmero), MLP 20-550 (húmero), MLP 20-529 (húmero), MLP 20-487 (húmero), MLP 20-505 (húmero), MLP 20-501 (húmero), MLP 20-531 (húmero), MLP 20-513 (húmero), MLP 20-514 (húmero), MLP 20-495 (húmero), MLP 20-492 (húmero), MLP 20-519 (húmero), MLP 20-528 (húmero), MLP 20-521 (húmero), MLP 20-508 (húmero), MLP 20-509 (húmero), MLP 20-476 (húmero), MLP 20-518 (húmero), MLP 20-500 (húmero), MLP 20-506 (húmero), MLP 20-515 (húmero), MLP 77-XII-22-2 (húmero), MLP 77-XII-22-9 (húmero), MLP 71-II-10-1 (húmero), MLP 80-XII-22 ( dos húmeros), CNP.PV. 1989 (húmero), CNP.PV 1989-6 (fémur), MLP 69-III-29-1 (fémur), MLP 69-III-29-11 (fémur), MLP 69-III-29-14 (fémur), MLP 69-III-29-17 (fémur), MLP 69-III-29-18 (fémur), MLP 69-III-29-22 (fémur), MLP 69-III-29-27 (fémur), MLP 71-II-10-3 (fémur), MLP 75-II-4-1 (fémur), MLP 75-II-4-3 (fémur), MLP 20-434 (fémur), MLP 20-435 (fémur), MLP 20-432 (fémur), MLP 20-439 (fémur), MLP 20-436 (fémur), MLP 20-424 (fémur), MLP 20-425 (fémur), MLP 71-VII-14-2 (tibiatarso), MLP 20-321 (tibiatarso), MLP 71-VII-14-14

(tibiatarso), MLP 69-III-29-27 (tibiatarso), MLP 20-318 (tibiatarso), MLP 20-339 (tibiatarso), MLP 20-335 (tibiatarso), MLP 20-341 (tibiatarso), MLP 20-344 (tibiatarso), MLP 20-336 (tibiatarso), MLP 20-338 (tibiatarso), MLP 20-346 (tibiatarso), MLP 20-342 (tibiatarso), MLP 20-343 (tibiatarso), MLP 20-327 (tibiatarso), MLP 20-323 (tibiatarso), MLP 20-322 (tibiatarso), MLP 20-411 (tarsometatarso), MLP 20-412 (tarsometatarso), MLP 20-413 (tarsometatarso), MLP 20-414 (tarsometatarso), MLP 20-415 (tarsometatarso), MLP 71-VII-14-11 (tarsometatarso), MLP 80-XII-22-133 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-9 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-10 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-11 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-12 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-13 (tarsometatarso), CADIC P 21 (tibiatarso, fíbula, fémur y elementos pélvicos).

### 3. Terminología osteológica

La descripción osteológica de los materiales se realizó siguiendo la propuesta de Pycraft (1898), adoptando la terminología de Baumel y Witmer (1993). Cuando fue necesario, debido a la alta especialización del esqueleto de los Spheniscidae, se recurrió a la terminología propuesta por Simpson (1946), Howard (1929) y Kandefer (1994) Figuras 2, 3, 4, 5 y 6.



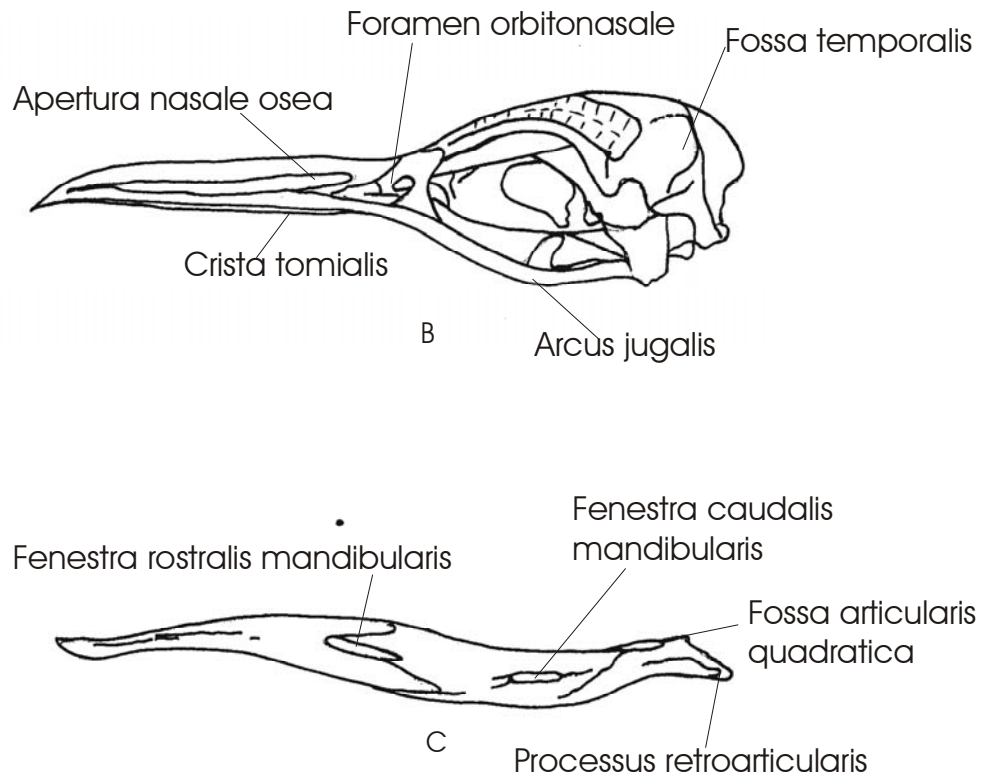
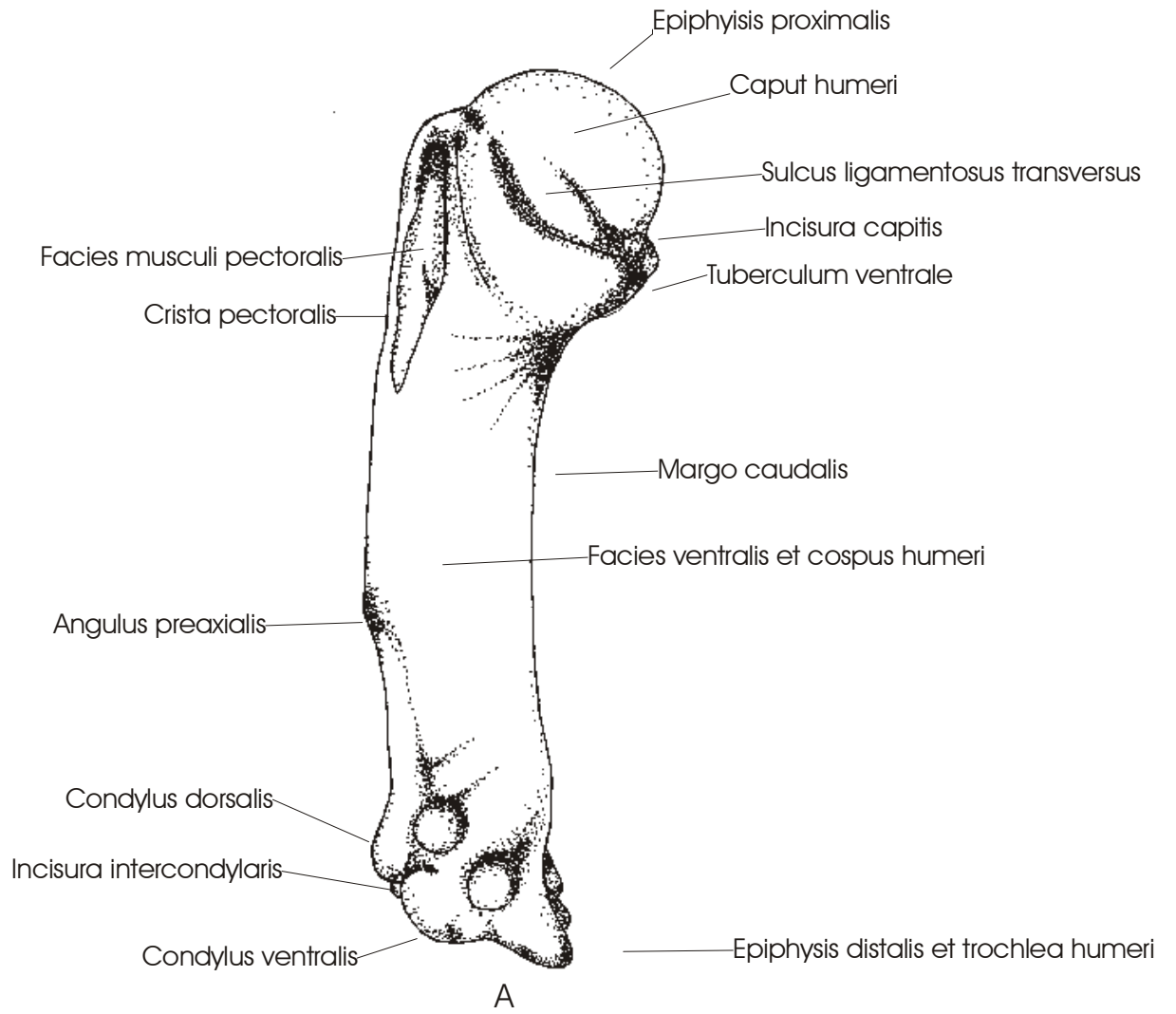


Figura 2. Terminología osteológica del cráneo: A, vista dorsal; B, vista lateral y de la mandíbula: C, vista lateral.



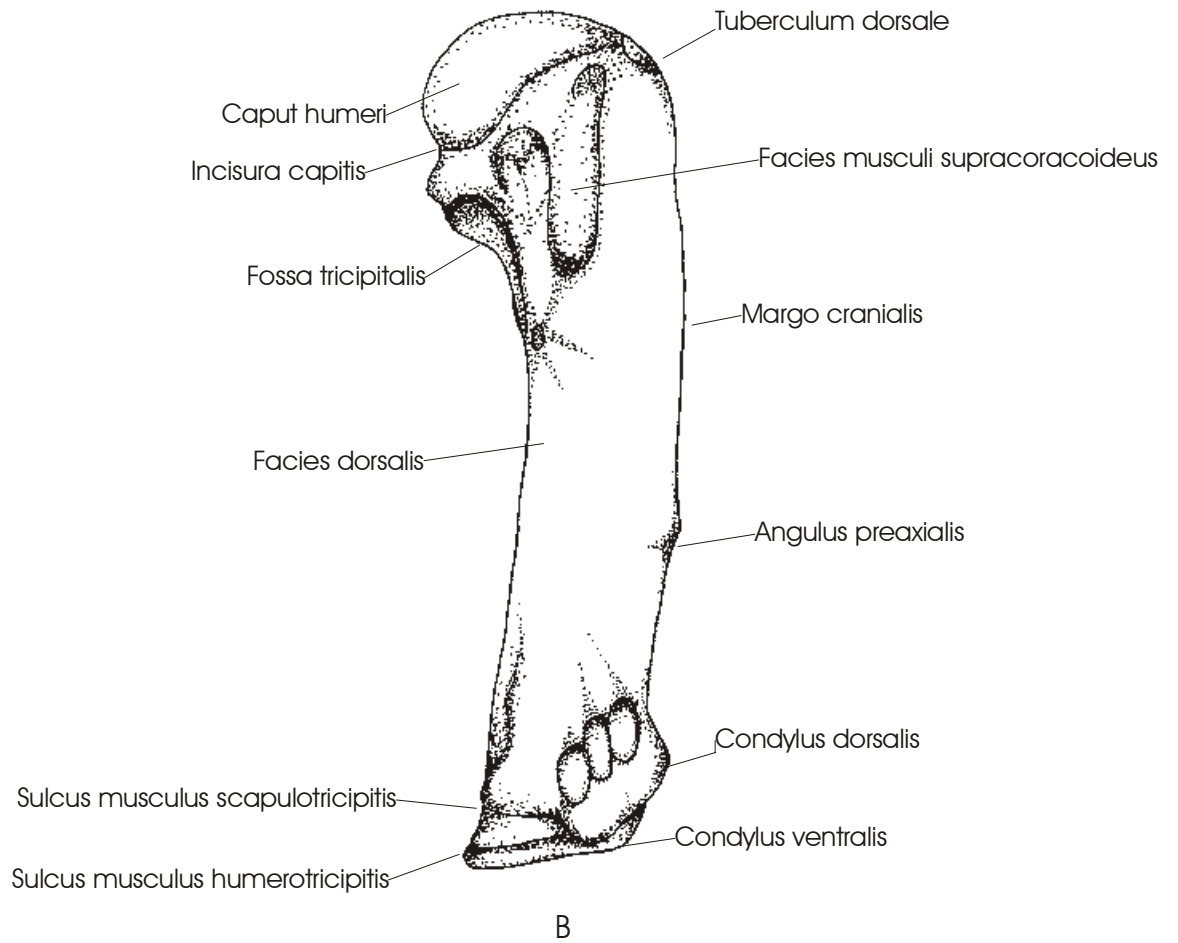


Figura 4. Terminología osteológica del húmero: A, vista craneal; B, vista caudal.

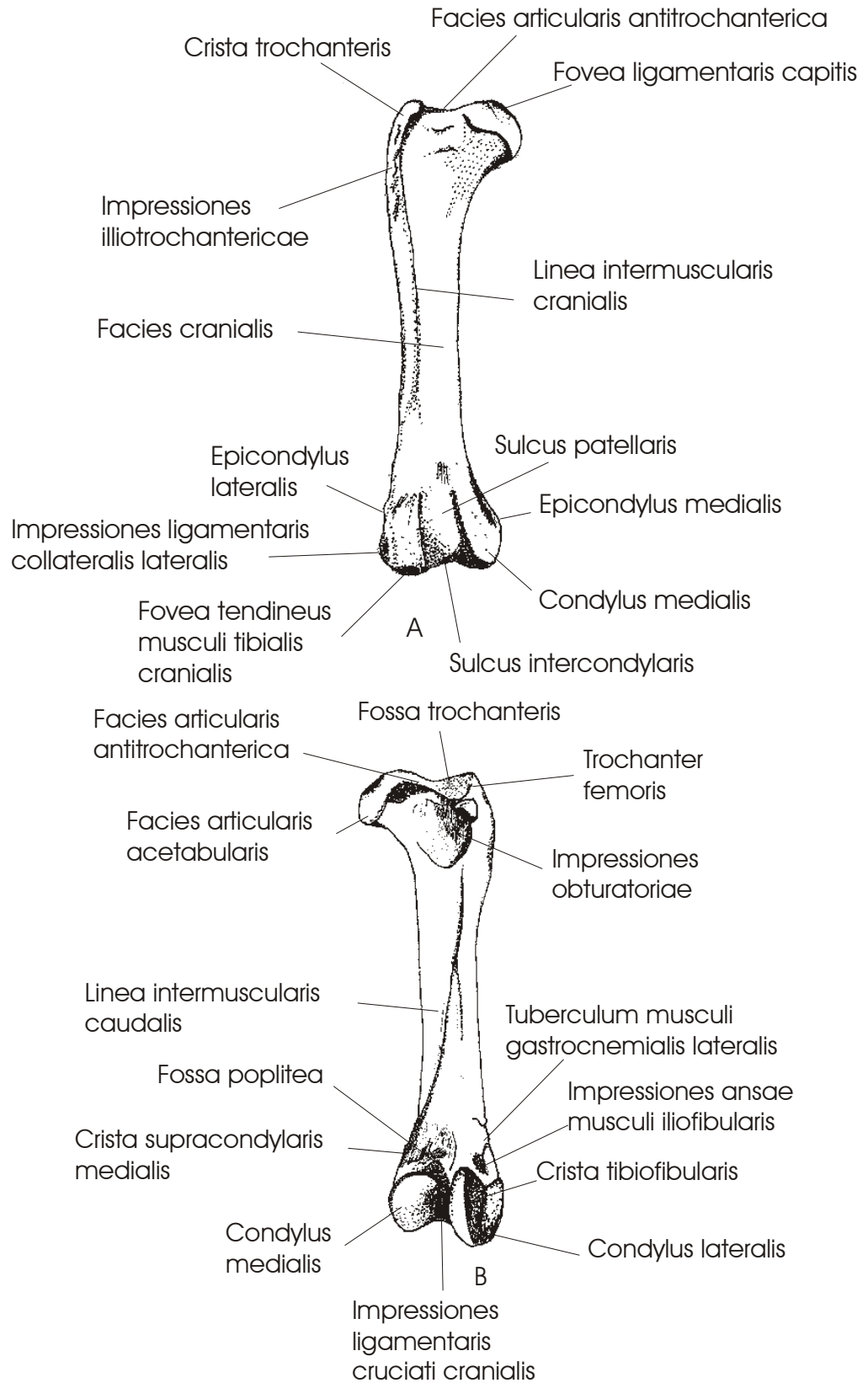


Figura 4. Terminología osteológica del fémur: A, vista craneal; B, vista caudal.

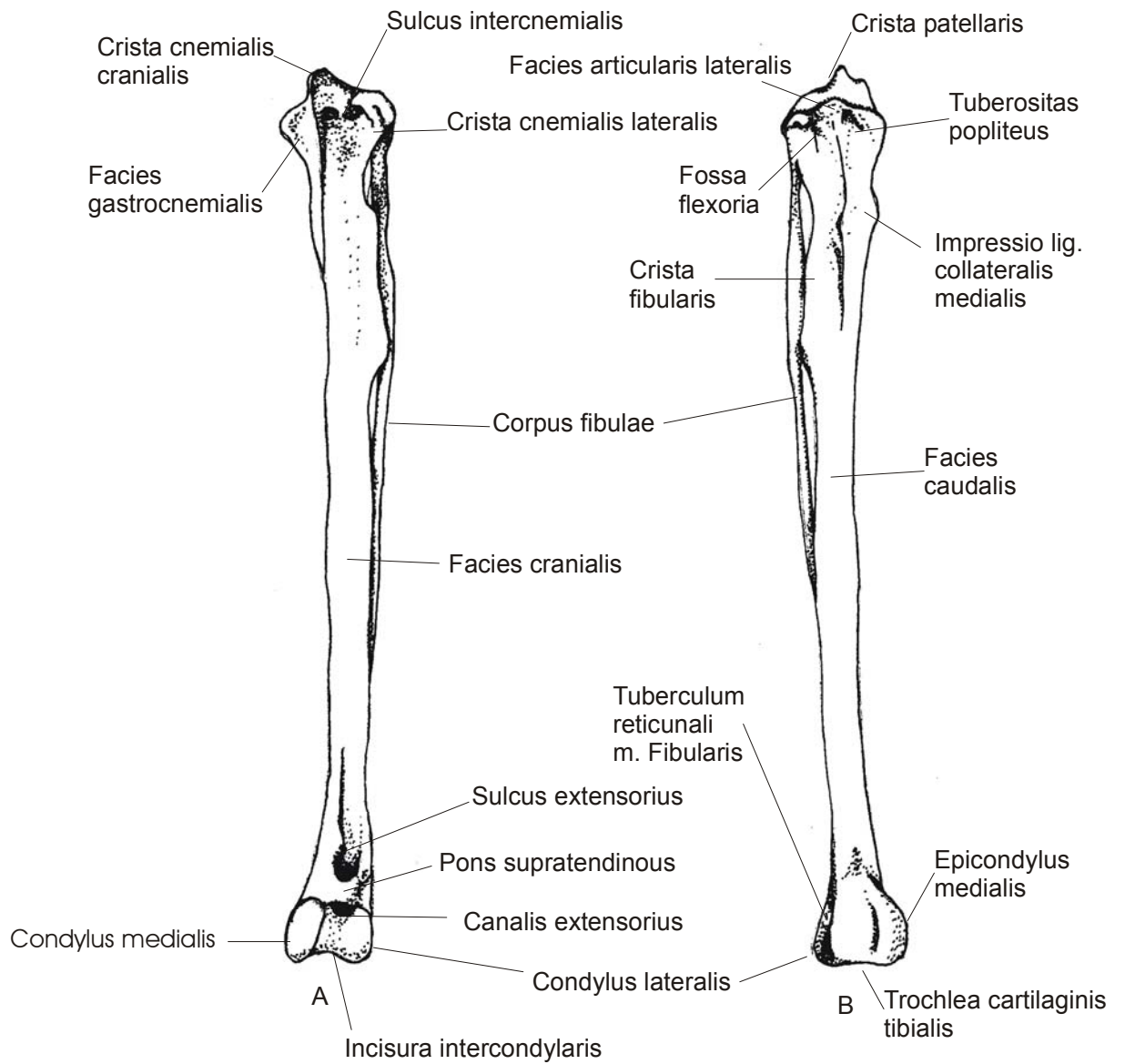


Figura 5. Terminología osteológica de la tibiatarso: A, vista craneal; B, vista caudal.

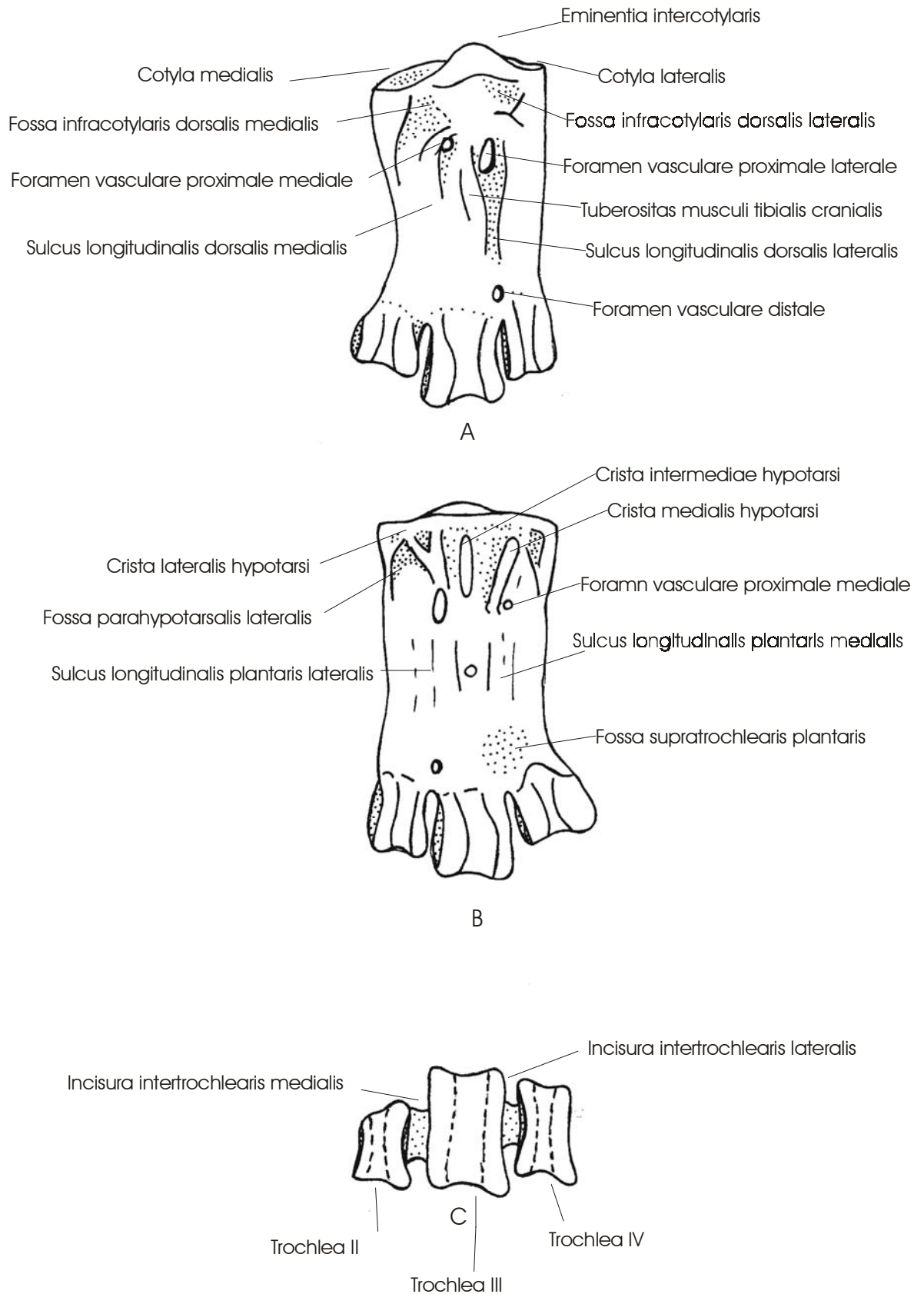


Figura 6. Terminología osteológica del tarsometatarso: A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista distal.



Las medidas efectuadas sobre el material fueron adoptadas de las propuestas de Zusi (1975) y Von den Driesch (1976) a las que se adicionaron otras nuevas (Figuras 7, 8, 9, 10 y 11). Se efectuaron mediciones con un calibre Vernier y los datos se han expresado en milímetros. A continuación, se explica cada una de las medidas relevadas en los materiales y se grafican las más importantes.

### **Cráneo** (Figura 7)

- Longitud total: longitud desde el extremo distal del pico hasta la región occipital.
- Longitud hasta el cóndilo: longitud entre el extremo distal del pico y el cóndilo occipital.
- Ancho postorbital: ancho medido a la altura de los *processus postorbitalis*.
- Ancho preorbitario: ancho medido por delante de las órbitas.
- Ancho interorbitario: distancia mínima entre las órbitas.
- Altura: distancia desde la *lamina parasphenoidalis* hasta el techo de la bóveda craneal, medido perpendicularmente a esta lámina.
- Longitud de la hemimandíbula: longitud del *ramus mandibulae*.
- Longitud de la sínfisis: longitud del *pars symphysealis mandibulae*.
- Ancho del surco nasal: ancho máximo de la *fossa glandulae nasale*.
- Ancho del pico: ancho máximo del pico medido en la base del mismo.
- Culmen total: longitud desde el extremo distal del pico hasta la articulación entre los procesos nasales y los nasales.
- Altura mandibular: altura máxima medida en el *ramus mandibulae* a la altura de la sutura entre el dentario y el esplenial.
- Longitud postarticular: longitud del *processo retroarticularis* medido en el mismo plano en el que se desarrolla la rama mandibular.
- Longitud articular: longitud de la *fossa articularis quadratica* medido sobre la línea contenida en el plano en el que se desarrolla la rama mandibular.

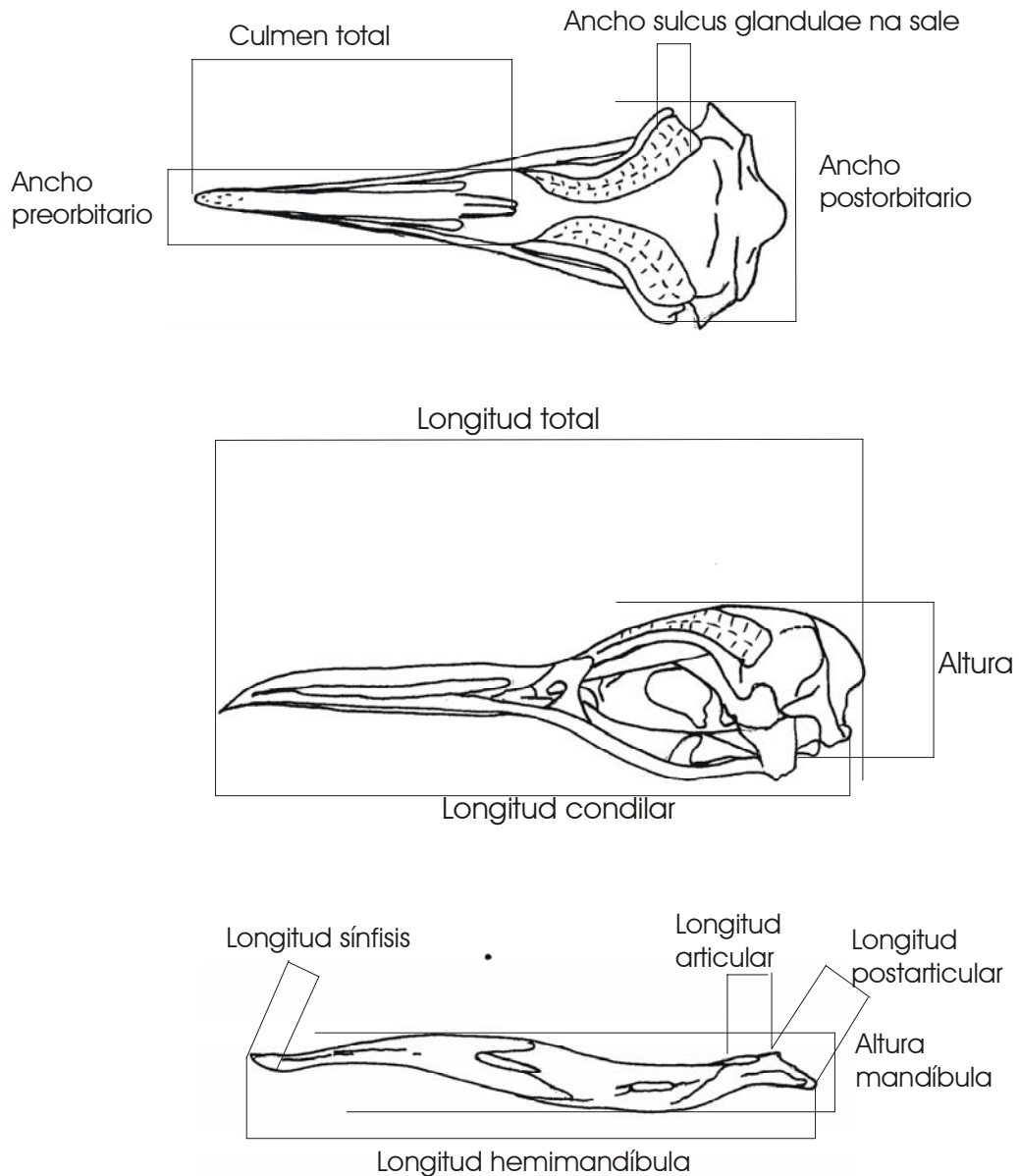


Figura 7. medidas efectuadas en los cráneos.

### Húmero (Figura 8)

- Longitud a-b. Máxima longitud medida entre las dos epífisis.
- Longitud c-d: longitud medida desde el *condylus dorsalis* hasta el punto d.
- Ancho d-d': ancho máximo medido a la altura de la epífisis proximal.
- Ancho e-e': medido por debajo de la *fossa tricipitalis*.
- Ancho f-f': ancho medido a la altura del *angulus preaxialis*.
- Ancho g-g': distancia medida proximalmente a los cóndilos.

- Distancia h-h': ancho anteroposterior medido en el punto central de la diáfisis.  
Los índices a-b/ d-d' y a-b/ f-f': fueron empleados en las reconstrucciones osteológicas (ver más adelante).

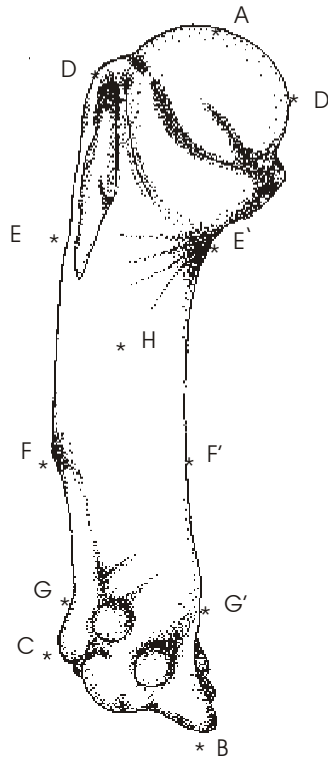


Figura 8. Medidas efectuadas en los húmeros.

### Fémur (Figura 9)

- Longitud a-b: longitud total medida entre las dos epífisis.
  - Ancho proximal: medido al nivel del *caput femori*.
  - Ancho medio: medido en la parte media de la diáfisis (distancia A- A')
  - Ancho distal: medido a la altura de los cóndilos.
  - Distancia anteroposterior: ancho anteroposterior medido al nivel A A'
- Los índices a-b/ ancho proximal y a-b/ancho medio fueron empleados para las reconstrucciones osteológicas.

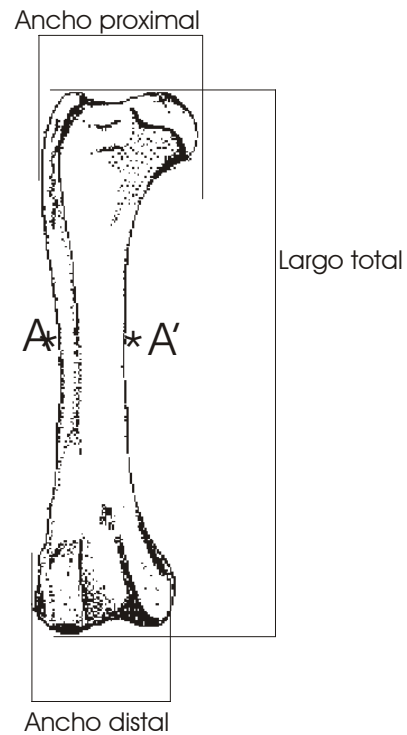


Figura 9. Medidas efectuadas en los fémures.

**Tibiotarso** (Figura 10)

- Longitud a-b: longitud máxima.
- Longitud b-c: distancia entre los puntos b y c.
- Ancho proximal: medido en el extremo proximal.
- Ancho distal: medido en el extremo distal.
- Distancia anteroposterior: ancho anteroposterior (al nivel A-A').

El índice a-b/ancho proximal fue empleado para reconstrucciones osteológicas.

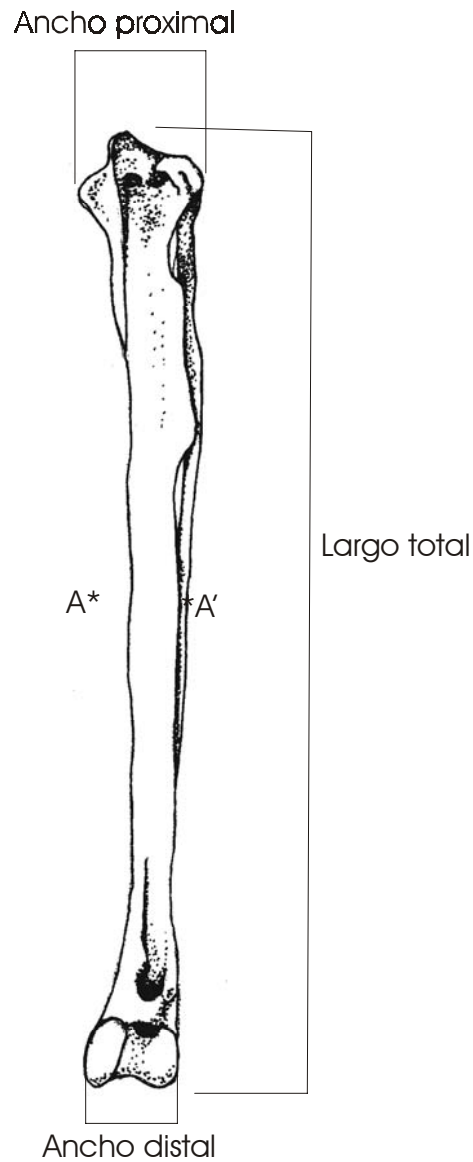


Figura 10. Medidas efectuadas en las tibiatarso.

### Tarsometatarso (Figura 11)

- Distancia a-a': Longitud desde la *eminentya intercotylaris* al extremo distal.
- Distancia a-b: longitud máxima desde la *eminentya intercotylaris* al reborde troclear de la tróclea III.
- Distancia c-d: longitud menor entre los puntos c y d.
- Distancia c-c': ancho medido en la cara craneal.
- Distancia c'-e: longitud menor entre los puntos c' y e.
- Distancia g-g': ancho medido en la porción media.

- Distancia f-f': ancho distal o troclear.
- Distancia h-h': ancho máximo de la tróclea III.
- Distancia j-j': ancho anteroposterior de la tróclea III.
- Distancia anteroposterior: ancho anteroposterior en la porción media.

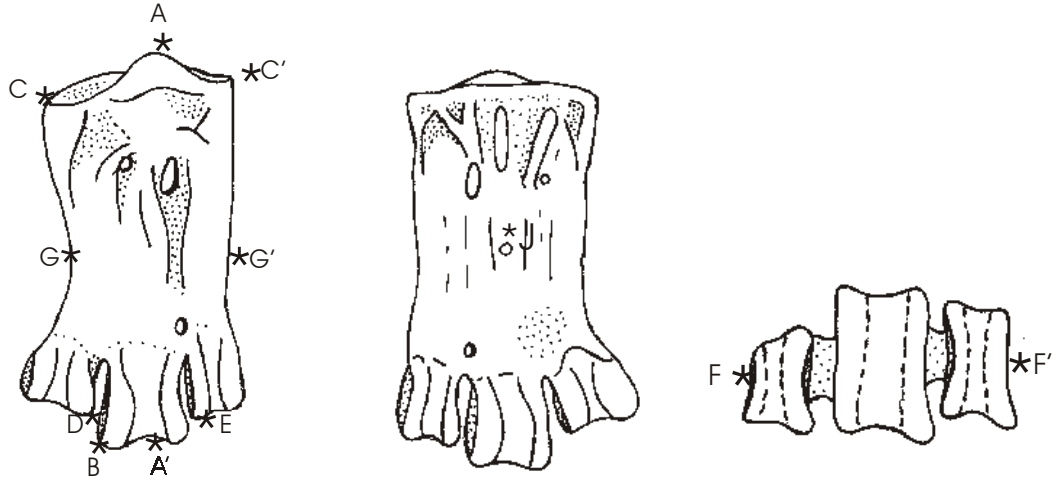


Figura 11. Medidas efectuadas en los tarsometatarsos.

#### 4. Métodos de reconstrucción osteológica.

Dado que muchos de los materiales que fueron medidos para este análisis se encontraron fragmentados, resultó necesario realizar una reconstrucción de las partes faltantes. Los intentos de realizar estas reconstrucciones eran problemáticos debido a la confusa sistemática del grupo. Como estos restos carecen de una apropiada asignación específica, resultaba difícil la tarea de reconstruirlos comparándolos con huesos homólogos de otras especies conocidas. Este inconveniente debía solucionarse antes de los análisis morfométricos, para poder contar con la mayor cantidad posible de restos completos para los análisis estadísticos.

Se utilizó una herramienta matemática basada en la serie de Fibonacci, conocida como  $\phi$  que surge al dividir dos números consecutivos de la serie de Fibonacci y cuyo valor converge a 0,618 ó 1,618. (Siendo que  $1 / 0,618 = 1,618$ ;  $1 / 1,618 = 0,618$ ). A través de esta serie, pueden representarse varias relaciones naturales (Tahan, 1993).

Asumiendo que este valor se mantiene constante para algunas partes del cuerpo, fue usado para predecir los valores de algunas de las medidas faltantes de algunos restos. Se trabajó con medidas de los huesos del esqueleto apendicular y con el cráneo de los Spheniscidae. Se realizaron diferentes cálculos buscando una relación que reflejara esta proporción. Se asumió que las desviaciones mínimas al valor de  $\emptyset$  observadas, se debieron a errores de muestreo y medición. Se buscó el valor de esta proporción o bien el valor de su raíz cuadrada. Se crearon índices que fueron testeados en todas las especies aquí descritas para corroborar o no su constancia. Estos índices, se detallan a continuación, junto con los resultados obtenidos en cada caso:

**Longitud de tibiatarso / Ancho medio X 10** Se midieron 15 muestras, cuyos valores oscilaron alrededor del valor de  $\emptyset$ . La heterogeneidad fue mínima, mostrando una media de 1.62 cuyo intervalo de confianza se fijó entre 1.53 y 1.71, con un 95% de confiabilidad.

**Eje mayor hipotarso/ eje menor hipotarso** No se efectuaron estudios estadísticos de este índice a pesar de haber detectado una constancia en los resultados, por carecer de valor para las reconstrucciones osteológicas.

**Longitud del húmero / ancho de la epífisis proximal X 2.** Este valor no se mantuvo constante en todos los casos analizados. El valor promedio se fijó en 1.68 para los 17 materiales medidos, abarcando un intervalo de confianza de 1.64 a 1.73.

**(Longitud del fémur / longitud del tarsometatarso) / 2.** En este caso, a pesar de que el valor de la raíz cuadrada de  $\emptyset$  apareció en varias ocasiones, los valores fluctuaron hasta ubicarse la media en 1.3 con un intervalo de confianza de 1.2 a 1.39.

**Longitud C-D del tarsometatarso / ancho f-f de las trócleas.** Es posible precisar que para los trece casos evaluados, el valor promedio se fijó en 1.26, mientras que los intervalos de confianza se fijaron en 1.17 y 1.34 con un 95 % de confianza.

**Longitud del cráneo / ancho postorbital X 2.** Esta ecuación, efectuada en casi 60 cráneos, arrojó valores homogéneos con un valor medio de 1.21, fluctuando apenas alrededor del valor de la raíz cuadrada de  $\emptyset$ .

Las proporciones: Longitud de tibiatarso / Ancho medio X 10; Longitud del fémur/ longitud del tarsometatarso X 2; Longitud del cráneo / ancho postorbital X 2 y Longitud C-D del tarsometatarso / ancho f-f de las trócleas se mantuvieron más o menos constantes en todas las especies estudiadas y por ello resultaron ser herramientas útiles a estos propósitos.

## **5. Métodos estadísticos**

Se realizó un análisis de los componentes principales con los materiales de las especies actuales, de las cuales se conoce *a priori* su sistemática, con el fin de seleccionar cuáles eran las variables cuantitativas que permitían diferenciar los taxones y eliminar aquellas de carácter adaptativo o escasamente variables. El reconocimiento de los componentes principales se basó en el cálculo de la matriz de varianza-covarianza. El número de componentes principales a retener fue calculado empleando el método del bastón roto (brocken stick method), determinando así cuáles eran las variables significativas en cada caso.

Para cada elemento del esqueleto analizado se construyeron tablas de medidas. Los datos faltantes fueron tratados de diferente manera según el caso. Algunas variables fueron desechadas antes de someterlas a un análisis debido a la gran cantidad de datos faltantes, mientras que en otros casos los datos fueron reemplazados por los valores medios correspondientes a cada especie.

Los datos fueron procesados utilizando el software Ntsys (Ntsys-pc, 1993). Una vez obtenidos los resultados de este primer análisis quedaron delimitadas las variables a utilizar en un análisis de regresión.

Para hallar las relaciones de los huesos de las distintas partes del esqueleto de las especies actuales se realizaron regresiones lineales simples y múltiples con los datos originales y transformados empleando el software Statistica (Statistica, 1984-1996), que efectúa regresiones de acuerdo al modelo I.

La mayoría de los análisis efectuados en aves por otros investigadores han sido realizados empleando el modelo I, por lo cual suele continuarse con esta modalidad para posibilitar las comparaciones de los resultados entre diferentes trabajos. Los antecedentes en Spheniscidae no constituyen la excepción, siendo



Jadwiszczak (2001) quien discute este punto y emplea ambas técnicas para el cálculo de masas en su análisis del tarsometatarso. Sus resultados muestran estimaciones mayores de la talla corporal empleando el modelo I en comparación con el modelo II, pero los resultados obtenidos por ambas técnicas son compatibles, ya que las diferencias relativas en la talla de las especies analizadas se mantienen iguales (Jadwiszczak, 2001).

Los fines de este estudio no ameritan el empleo del modelo II, con el cual además, no sería posible realizar comparaciones con los resultados obtenidos por otros autores, por lo cual se ha empleado el modelo I.

Partiendo de los resultados obtenidos por Livezey (1989), que mostraban una fuerte relación entre los elementos del esqueleto apendicular, se construyó una tabla midiendo 11 ejemplares completos, entre los cuales se encontraban representadas las especies ya analizadas (Apéndice 2). El tarsometatarso fue considerada la variable dependiente, por ser el hueso más conocido entre los fósiles e históricamente utilizado como diagnóstico de las especies (Simpson, 1946). Las medidas tomadas en el húmero, tibiatarso y fémur fueron analizadas como variables independientes.

Los fundamentos de estas técnicas son bien conocidos y pueden consultarse en Sokal y Rohlf (1995) o en Crisci y López Armengol (1983).

Adicionalmente, empleando los fósiles que presentan elementos asociados, se realizó un diagrama de Simpson o diagrama de diferencias logarítmicas (Simpson, 1941), que muestra las similitudes y diferencias entre los distintos elementos esqueléticos de las especies analizadas, comparándolos gráficamente en términos de proporciones. Para ello, las medidas originales fueron convertidas a logaritmos decimales. La diferencia logarítmica entre la especie elegida como patrón de comparación se calcula como sigue:  $d = \log x - \log c = \log x/c$ ; donde  $d$  es el valor a graficar,  $x$  es el valor de la variable medida en la especie de comparación y  $c$  en la especie patrón.

**6. Métodos taxonómicos**

Se realizó un análisis cladístico en colaboración con los Drs. Claudia Tambussi, Mariano Donato y Mario Cozzuol para detectar las relaciones filogenéticas y plantear una nueva sistemática para los Spheniscidae, intentando esclarecer las relaciones entre las especies fósiles reconocidas en este estudio y las actuales. Partiendo de los trabajos de O'Hara (1989, 1991), se codificaron 16 variables referidas al esqueleto de los Spheniscidae, a las cuales se sumaron otras 24 más hasta completar una matriz de 40 caracteres. Como las afinidades de los Spheniscidae con otros grupos es motivo de frecuentes controversias, se adoptó el criterio de O'Hara (1989) para la elección del grupo externo. Este autor emplea las especies representativas de cuatro grupos diferentes de aves acuáticas: *Diomedea exulans*, *Fregata magnificiens*, *Gavia immer* y *Podilymbus podiceps*. Recientes investigaciones indicarían que los grupos con los que se encuentran más cercanamente emparentados los Spheniscidae son los Gaviiformes y los Procellariiformes, aunque no se han hallado aún restos fósiles que confirmen esta teoría. Por otra parte, los estudios moleculares sugieren una gran afinidad con los Fregatidae (Martínez, 1992). Por este motivo es que se han empleado como grupo externo en el presente análisis las especies representantes de los Procellariiformes (*Diomedea exulans*), Fregatidae (*Fregata magnificiens*) y Gaviiformes (*Gavia immer*). Se excluyó a *Podilymbus podiceps* (Podicipediformes) por no haberse hallado una relación cierta con los Spheniscidae en estudios recientes (ver discusión en Livezey y Zusi, 2001).

Se incluyeron 14 especies de Spheniscidae actuales: *Aptenodytes forsteri*, *A. patagonicus*, *Pygoscelis adeliae*, *P. papua*, *P. antarctica*, *Megadyptes antipodes*, *Eudyptula minor*, *Eudyptes chrysolophus*, *E. chrysocome*, *E. pachyrhynchus*, *Spheniscus demersus*, *S. magellanicus*, *S. humboldti* y *S. mendiculus*. Adicionalmente se relevaron los caracteres para tres especies fósiles representativas de tres subfamilias diferentes y que presentan esqueletos con restos articulados o asociados: AMNH 3338 (calco depositado en el MEF) *Paraptentodytes antarctica* (Paraptentodytinae), MEF-PV 100 nuevo género y especie, de la

Formación Puerto Madryn (Nueva Subfamilia) y *Palaeospheniscus biloculata* MPEF-PV 1729 de la Formación Gaiman (Palaeospheniscinae).

La matriz de datos obtenida, fue analizada con el programa NONA ver. 2.0 (Goloboff, 1993). Se realizó un análisis considerando a todos los caracteres como no aditivos.

Previo a la búsqueda de los árboles más parsimoniosos se aplicaron los comandos poly = para tratar a los árboles obtenidos como politómicos y ambiguous - para colapsar nodos no soportados.

La búsqueda de el/los árbol/es más corto/s se llevó a cabo con el algoritmo mult\* 10, el cual realiza una entrada aleatoria de los taxa para construir un árbol de Wagner y lo somete a permutación de ramas 10 veces y con el "\*" como argumento utiliza Tree bisection- reconnection, TBR. Dicha estrategia de búsqueda consiste en cortar subclados del cladograma de base y reenraizarlo antes de reubicar los subclados en todas las posiciones posibles de lo que resta del cladograma de base. La búsqueda se complementó con el comando duplicate \* que compara todos los árboles en cada una de las replicaciones aún cuando se halle un árbol más parsimonioso durante la permutación de ramas. El cálculo de los índices de consistencia y retención se realizó con el comando fit, que excluye del mismo a las autapomorfías, de modo que se evita una sobrestimación del índice de consistencia debido a la presencia de caracteres no informativos. Para examinar la distribución de los caracteres se utilizó el programa Winclada version 0.9.99m24 (Beta) (Nixon, 1999- 2000).

## **7. Tafonomía.**

Se realizaron algunas consideraciones respecto al estado de conservación de los restos, teniendo en cuenta el tamaño que habrían tenido en vida, siguiendo el criterio de Behrensmeyer (1991). Las proporciones de huesos preservados se compararon en cada una de las localidades con los estudios realizados en pingüíneras actuales de *Spheniscus magellanicus* por Cruz y Savanti (en prensa).

Para la interpretación de los procesos destructivos que habrían actuado, se utilizó el análisis de preservación de vertebrados marinos de Martill (1985), que considera la intensidad y la naturaleza de los mismos.

Se empleó además, la categorización de Voorhies (1969) para el transporte físico de los restos.

Por su parte, las marcas de predación fueron examinadas siguiendo a Brett (1992a, b) y a Behrensmeyer (1992) así como a Brett y Speyer (1992) para inferir las condiciones de sepultura.

Se analizaron también, las asociaciones fósiles presentes en cada una de las localidades estudiadas.

**Capítulo 3. Contexto estratigráfico**

En este capítulo se brinda información acerca de las localidades donde se obtuvieron Spheniscidae fósiles. Por otra parte, se describe la estratigrafía de las formaciones en las cuales fueron hallados los restos que se incluyen en este estudio. Estas unidades se emplazan en la Patagonia argentina, en cuyas costas marinas se desarrollan todavía en la actualidad extensas colonias de Spheniscidae.

Los materiales fueron exhumados de las Formaciones San Julián y Monte León de la Cuenca Austral y de las Formaciones Gaiman, Chenque y Puerto Madryn de las Cuencas del Golfo de San Jorge y del Colorado. Las cuatro primeras fueron incluidas tradicionalmente en el denominado “Patagoniano”, mientras que la última forma parte del “Enterriense”.

**1. Marco geológico**

La historia geológica de la Patagonia extraandina está marcada por una serie de transgresiones marinas atlánticas que se sucedieron desde el Cretácico terminal hasta el Cenozoico. Por ello, los depósitos marinos alternan con depósitos continentales. Extensos lapsos temporales podrían no estar representados estratigráficamente (Malumián, 1999).

El primer ciclo Cretácico tardío-Cenozoico, correspondiente al Maastrichtiano-Eoceno inferior se inicia con una transgresión que representa la mayor cobertura marina paleógena del cono sur. Durante este ciclo se desarrollan la Formaciones Jagüel y El Carrizo (Cuenca Neuquina), Formaciones Pedro Luro y Ombucta (Cuenca del Colorado), Formaciones Salamanca y Río Chico (Cuenca del Golfo San Jorge), Formaciones Cerro Dorotea, Candelaria, Río Claro, Punta Torcida y Río Bueno (Cuenca Austral) (Malumián, 1999).

Este ciclo es seguido por el correspondiente al Eoceno medio- superior que se desarrolla luego de un período erosivo y continental. Las formaciones producto de esta transgresión han sido asignadas a muy distintas edades: Formación Elvira (Cuenca del Colorado), Formación Arroyo Verde (Península Valdés), sedimentitas casamayorenses de la Formación Sarmiento (Cuenca del Golfo), Formaciones Man

Aike, Río Turbio, La Leticia, Cerro Colorado, Glauconítico B y Margosa media (Cuenca Austral).

El tercer ciclo corresponde al Eoceno tardío- Oligoceno temprano y refleja un período de continentalización seguido de una nueva transgresión. Se reconocen las Formaciones Elvira y Arroyo Pinturas (Cuenca del Colorado), Formación Vaca Mahuida, Formaciones Río Guillermo, Conglomerado Tchat Chii, las Formaciones Río Leona, **San Julián**, Lista, Sloggett y Cabo Peña (Cuenca Austral)(Figura 12) .

El cuarto ciclo, del Oligoceno cuspidal- Mioceno medio conforma dos etapas en la Patagonia, la etapa Patagoniana de aguas frías de carácter antártico, representado por las **Formaciones Chenque** y Barranca Final (Cuenca del Colorado), **Formaciones Monte León**, Centinela, Carmen Silva, Margosa Superior, Formación Pinturas (Cuenca Austral), Formación Chichinales (Cuenca Neuquina), Formación Collón Curá y **Formación Gaiman** (valle inferior del río Chubut y área de la Península Valdés)(Figura 13) y la etapa Entrerriense sincrónica con el óptimo climático del Neógeno, albergando elementos faunísticos antillanos, representada por la **Formación Puerto Madryn** (valle inferior del río Chubut y área de la Península Valdés), Formación Barranca Final (Cuenca del Colorado) y Formaciones Arenosa Superior y El Castillo (Cuenca Austral)(Figura 14).

El quinto y último ciclo, comprende los procesos que conllevan a la configuración actual de la faja andina; corresponde a la Formación La Ensenada (Cuenca Austral), Formación Río Negro (área de la Península Valdés y norte de Patagonia) y Formación Belén (Cuenca del Colorado)(Malumián, 1999).

Las formaciones que se escriben en negrita en los párrafos precedentes son las que incluyen restos de pingüinos.

Aunque existen incongruencias, la antigüedad de las sedimentitas involucradas ha sido fechada por varios medios: radiometría, magnetoestratigrafía, foraminíferos, moluscos, palinología, cetáceos y elasmobranquios (Malumián, 1999). Por otra parte, dado que estas unidades marinas engranan con sedimentitas continentales, fechados radiométricos en estas últimas y el registro de mamíferos permiten contrastar la evidencia marina con la terrestre.

Con respecto a las determinaciones de edad con foraminíferos, existen varias dificultades. En primer término, la escasez de foraminíferos planctónicos debido a

que el ambiente somero no era propicio para su establecimiento. En segundo lugar, la complicada sistemática de los foraminíferos de esta antigüedad y por último, la alta latitud relativa de la Patagonia respecto a las zonaciones subtropicales (Malumián y Náñez, 1998). Sin embargo, la aparición de *Transversigerina* en la sección basal de todas estas cuencas, permite inferir que la edad de la transgresión patagoniana sería no mayor que el Oligoceno cuspidal, coincidiendo con un ascenso eustático del nivel del mar iniciado en el Oligoceno tardío. El sincronismo de esta transgresión se ve confirmado por la amplia distribución de este género (Malumián y Náñez, 1998). A continuación se brinda una síntesis del estado actual de conocimiento de estas formaciones, discusiones extensas pueden hallarse en Feruglio (1949), Zinsmeister (1981), Camacho (1974), Cione (1988) y Legarreta *et al.* (1990), Cione y Cozzuol (en preparación).

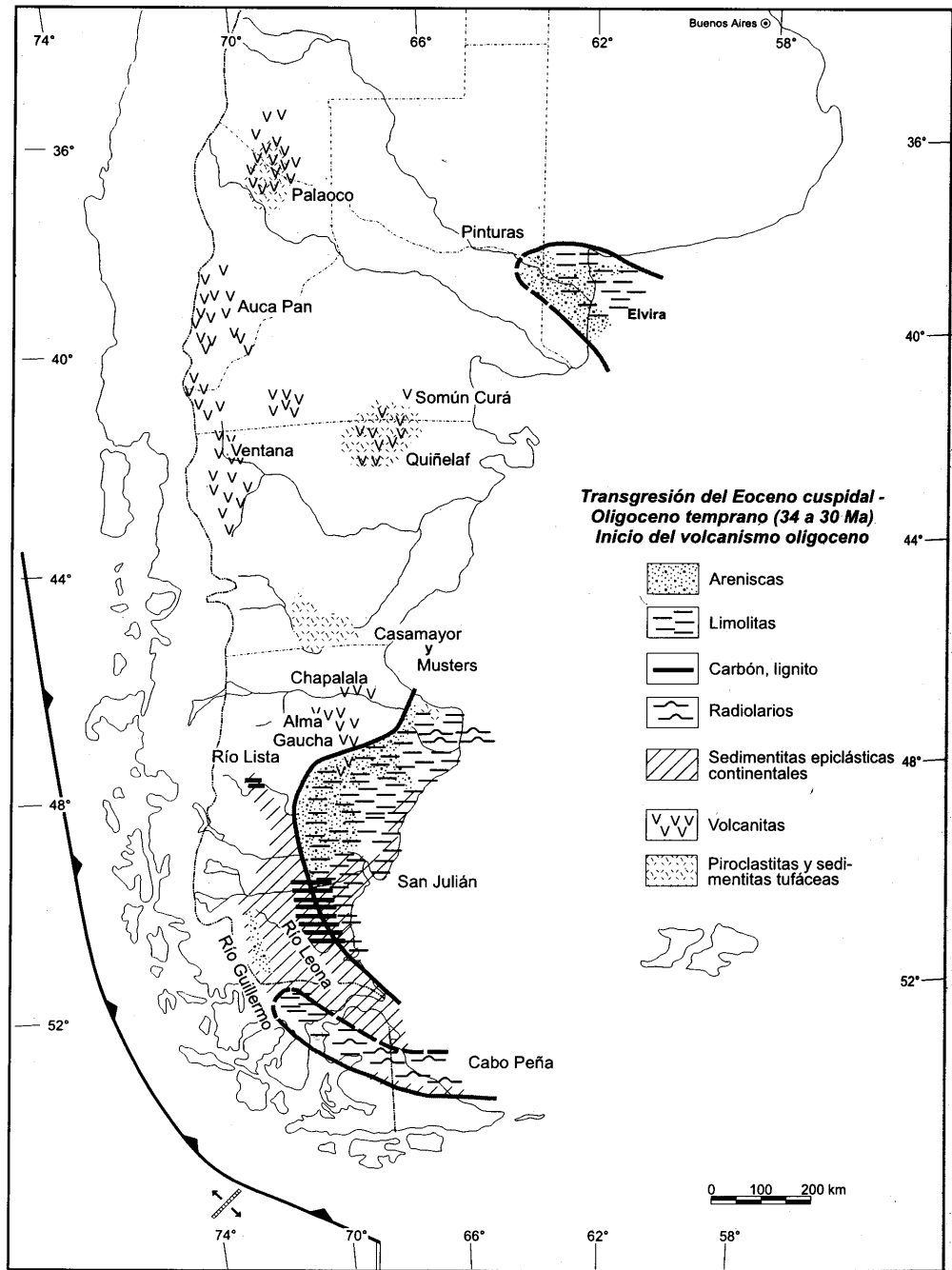


Figura 12. Transgresión marina del Eoceno Tardío- Oligoceno Temprano (tomado de Malumián, 1999).



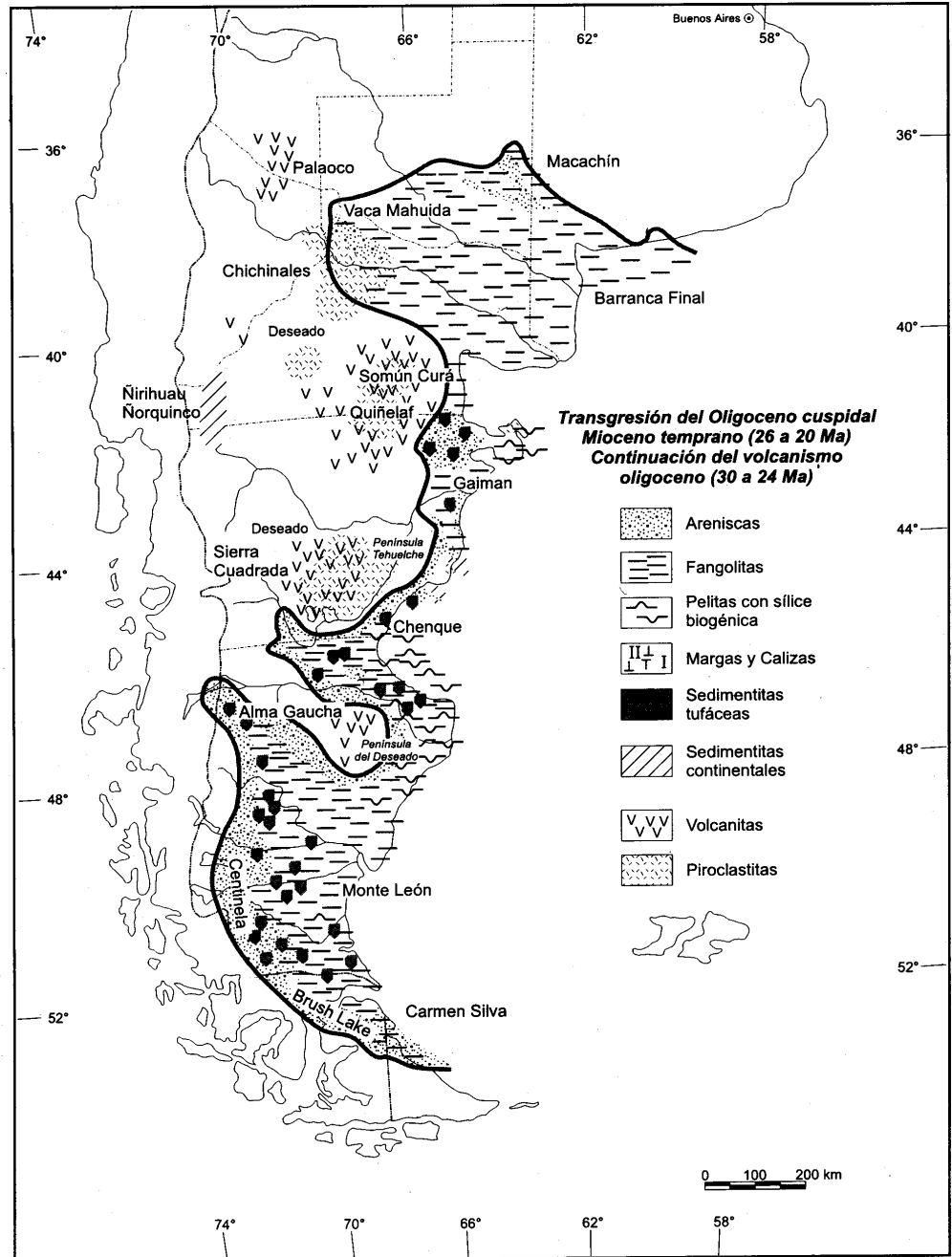


Figura 13. Transgresión marina del Mioceno Temprano (tomado de Malumián, 1999).

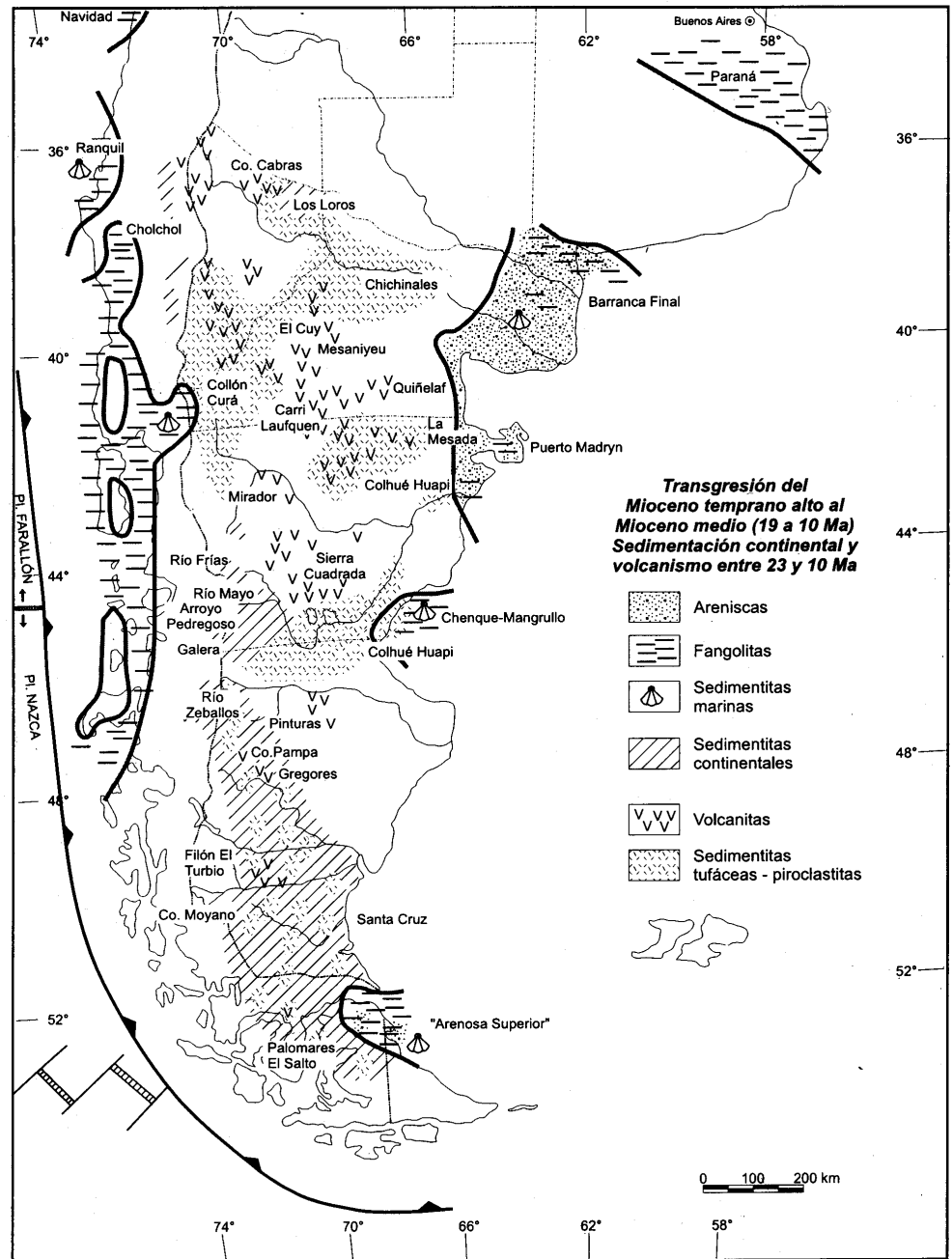


Figura 14. Transgresión marina del Mioceno Tardío (tomado de Malumián, 1999).

### El "Patagoniano"

Los sedimentos marinos terciarios de la Argentina fueron estudiados por D'Orbigny en 1842, quien reunió bajo la denominación de "Terrain tertiaire Patagonien" a las unidades que se extienden desde el Estrecho de Magallanes

hasta la provincia de Entre Ríos. Esta unidad se fundó sobre la errónea asignación específica de materiales del bivalvo *Ostrea*, considerando a todos los terrenos marinos de la costa atlántica de la Patagonia contemporáneos con los del Río Paraná (Feruglio, 1949).

Posteriormente a las denominaciones de “Systeme Patagonien” de Burmeister y “Piso Patagónico” (Horizonte de *Ostrea patagonica*) de Doering (1882), Darwin (1889), estudió estos afloramientos e incurrió nuevamente en un error de asignación sistemática que reafirmó la correlación de estos sedimentos, llamándolos “Patagonian Tertiary Formation”. Por su lado, Ameghino, en 1899, definió al Patagoniano como un conjunto de terrenos terciarios marinos, limitados a la formación terciaria marina más antigua de las que aparecían en las costas de Patagonia. Esta unidad se presentaba al descubierto formando barrancas a partir del Río Deseado hasta la boca del Río Santa Cruz, presentando su desarrollo máximo en los alrededores de San Julián, descansando por encima de las areniscas rojas “guaraníticas” alcanzando una potencia de cerca de los 300 metros. Al sur del Río Santa Cruz se reconocía debajo de la Formación Santacruceña, desde donde disminuía hacia el sur, mientras que aumentaba el espesor de la Formación Santacruceña. Hacia el norte se interrumpía por el Macizo del Deseado, para reaparecer extendiéndose por el Golfo San Jorge hasta Puerto Madryn, en la base de las barrancas.

En 1890, Carlos Ameghino diferenció bajo el Piso Santacruceño continental, un piso Subpatagónico marino que consideró de mayor antigüedad que el Patagónico. En 1892-93, al cabo de realizar un minucioso estudio de estos terrenos de Santa Cruz, Carlos Ameghino estableció una nueva relación entre el Patagónico y el Suprapatagónico. Reconoció entonces, que las capas de su sistema Patagónico, aparecían por debajo de aquéllas con mamíferos terrestres del “sistema santacruceño”. En tanto, Moreno y Mercerat en 1893, confirmaron esta observación. Entre 1894 y 1897, Florentino Ameghino, asignó una edad más reciente a los sedimentos que denominó “Formación Entrerriense” y que se extienden sobre la costa atlántica desde la boca del Río Negro hasta la boca del Río Chubut y a los sedimentos del Río Paraná. En 1894 separó el Piso Superpatagónico con su localidad tipo en Monte Observación, incluyéndola en la “Formación Santacruceña” y a la Formación Patagónica la dividió en el Piso Juliense (inferior) y

el Piso Leonense (superior), este último bien desarrollado en Monte León y Santa Cruz (Feruglio, 1949).

Actualmente, los sedimentos que incluyen pingüinos que fueron atribuidos al “Patagoniano” se refieren a las siguientes unidades litoestratigráficas: Formaciones San Julián, Monte León, Chenque y Gaiman, en tanto, el “Entrerriense” se corresponde con parte de la Formación Puerto Madryn (Malumián, 1999).

### 2. Formación San Julián

La denominación Formación San Julián fue propuesta en el año 1970 por Bertels, quien designó un área y un perfil tipo para esta unidad situado en el Gran Bajo de San Julián, Provincia de Santa Cruz. Esta región ocupa una depresión de hasta 40 metros por debajo del nivel del mar situada 40 km situada al sudoeste de la localidad de Puerto San Julián, lindando con la Ruta Nacional N° 3 que conduce desde este punto hasta Comandante Piedrabuena. Se reconocen dos miembros: Miembro Gran Bajo (inferior) y Miembro Meseta Chica (superior)(Bertels, 1977).

Esta formación es equivalente al Piso Juliense de Ameghino (1906) y Feruglio (1949), entre otros, el cual queda expuesto en la depresión del Gran Bajo de San Julián, a lo largo del margen costero. Por encima de esta formación, se encuentran capas de la Formación Monte León. El contacto entre ambas se produce cerca del nivel del mar y se encuentra expuesto solo en unas pocas localidades (Zinsmeister, 1981). Se extiende a lo largo de las costas del Deseado hasta Monte León, continuando aparentemente tierra adentro hacia la cordillera (Feruglio, 1949; Malumián, 1999).

La edad de estos depósitos ha sido calculada fundamentalmente a partir de la fauna registrada. La microfauna, se encuentra pobremente preservada y su edad se considera eocena media a tardía (Panza *et al.*, 1998). Por su parte, basado en el estudio de moluscos, Camacho asignó esta unidad al Eoceno temprano y medio, por debajo de los “Estratos con *Monophoraster* y *Venericor*” (Camacho, 1974). En cambio, Bertels (1979) mantiene que los foraminíferos planctónicos indican una edad Eoceno tardío- Oligoceno temprano, mientras que Malumián (1982) la restringe al Oligoceno. Los seláceos estudiados por Cione (1988) también la sitúan en el

Eoceno tardío, pero la asociación palinológica la ubica en el Oligoceno tardío (Barreda, 1997).

Aunque no existe un acuerdo generalizado respecto a esto, una extensa discusión sobre este tema puede consultarse en del Río (2002).

El Miembro Gran Bajo posee su perfil tipo a 500 metros al noreste del cerro mesetiforme conocido como Meseta Chica y a 2000 metros al nor-noreste de la Estancia Meseta Chica. Su espesor es de 23 metros, desarrollados en forma de una suave lomada, distinguiéndose por el color rojizo de sus sedimentos (Bertels, 1977). Su base está constituida por pelitas macizas de color amarillento verdoso con inclusiones de tobas. Le siguen pelitas grises laminadas y por encima psamitas en una sucesión grano creciente que pasa de color pardo a rojizo oscuro en los niveles más altos. Las areniscas portan bancos megafosilíferos en su sector medio y ostras en su parte más cuspidal (Bertels, 1977).

El Miembro Meseta Chica aflora a 1500 metros al norte de esta misma estancia y se apoya concordantemente sobre el Miembro Gran Bajo. Por encima se encuentra un techo piroclástico amarillento claro correspondiente a la Formación Monte León. Está conformado por bancos tabulares litificados que le brindan un aspecto mesetiforme. Alternan areniscas consolidadas de color amarillo verdoso, coquinas con fragmentos de fósiles y bancos de ostras de color gris amarillento (Figura 15). Los términos superiores pueden presentar estratificación diagonal (Bertels, 1977).

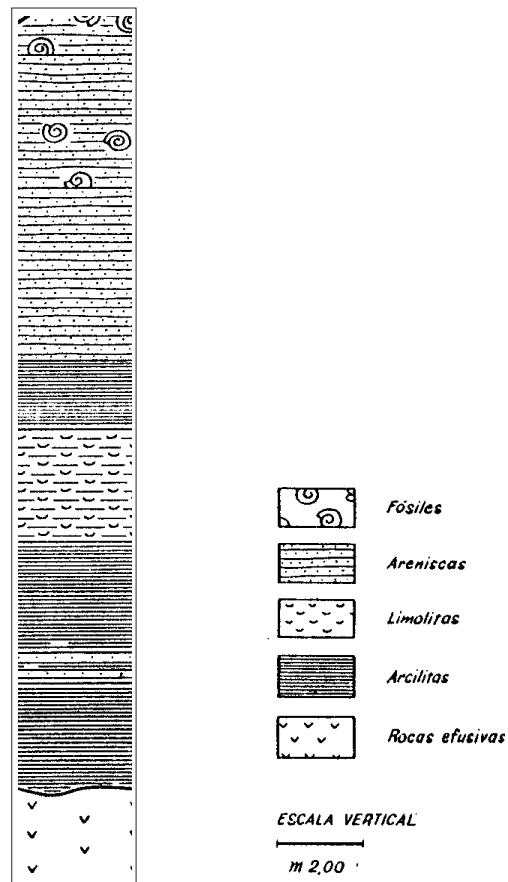


Figura 15. Columna estratigráfica de la Formación San Julián (modificado de Bertels, 1977)

Es posible también, realizar inferencias paleoambientales a partir de los datos reportados para esta unidad. La temperatura de las aguas habría sido mayor en el momento de la depositación de estos sedimentos que la actual para esa misma latitud, ya que la diversidad de especies así lo atestigua, sugiriendo aguas templado cálidas (Bertels, 1977), similares a las actuales para el área comprendida entre los 30° y los 40° S (Bertels, 1975a, b). Se han asignado condiciones climáticas paratropicales para estos sedimentos, las cuales condicen con los registros de *Altasterella* y *Boltovskoyella* (Panza *et al.*, 1998). La presencia conjunta de elementos florísticos tropicales y australes es característica de la flora terciaria argentina. Esto puede deberse a una amplitud mayor de los requerimientos ecológicos de estas familias en el pasado o a una estratificación vertical de la vegetación preservada en forma conjunta en el registro fósil (Barreda, 1997)

El buen desarrollo de palmeras del género *Cupania*, de helechos arborescentes afines a *Cyathea*, de proteáceas y de elementos relacionados con las

Rubiaceae y las Combretaceae también sugieren condiciones de clima cálido y húmedo. Asimismo las podocarpaceas, las fagáceas y las araucariáceas indican una elevada humedad aunque temperaturas templadas. Las condiciones de humedad pueden ser confirmadas por la elevada cantidad de esporas de hongos que se han registrado y por la presencia de *Dacrkydium franklinii* que actualmente forma bosques en regiones húmedas y pantanosas con elevadas precipitaciones. Aunque estas condiciones de humedad se contradicen con lo señalado por la escasez de *Phyllocladidites mawsonii* (Barreda, 1997).

Sobre la base de las asociaciones microfaunísticas se infiere que las profundidades de las aguas habrían sido menores a los 50 metros, correspondiendo a un ambiente de plataforma interna. Esto lo ratifica la proporción entre los foraminíferos planctónicos y bentónicos registrados (Bertels, 1977), sugiriendo valores de salinidad y pH normales, al menos en aquellas muestras que contienen microfósiles (Bertels, 1975b). Además, la presencia de *Elphidium*, en los sedimentos del Miembro Gran Bajo, confirma la asignación de este paleoambiente a uno marino litoral. En la sección media del Miembro Meseta Chica aparecen elementos de aguas profundas, como representantes de la especie *Quinqueloculina* y especies de uvigéridos, las cuales podrían señalar aguas más profundas que las litorales, ya que son pequeños y poco ornamentados como los característicos foraminíferos de aguas poco profundas. Es por esto que se infieren fluctuaciones en el nivel del mar, aunque éstas nunca llegaran a profundidades mayores que la plataforma interna, es decir por debajo de los 50 metros, como lo señala la ausencia de elementos típicos de aguas más profundas (Bertels, 1977).

Las sedimentitas de esta formación poseen una rica fauna compuesta por foraminíferos planctónicos y bentónicos, ostrácodos, diatomeas, briozoos y equinodermos (Bertels, 1977). Los foraminíferos se presentan con un buen estado de preservación, excepto aquéllos del Miembro Meseta Chica, cuya preservación es deficiente. De las 58 especies presentes, 8 son nuevas y tipifican esta formación (Bertels, 1977).

Han sido propuestas las zonas de *Globigerina eocaena* que corresponde a los niveles del miembro inferior Gran Bajo y los niveles inferiores del Miembro Meseta Chica; y la de *Globigerina officinalis*, para los términos superiores del Miembro Meseta Chica (Bertels, 1977). Aunque los foraminíferos presentes permiten

caracterizar los distintos niveles de esta formación, no es posible aún realizar zonaciones más precisas, ya que algunas especies aparecen con tan solo un representante, así como otras especies se repiten en más de un nivel (Bertels, 1977).

Los restos de Spheniscidae procedentes de esta unidad cuentan con un registro geográfico y estratigráfico poco preciso, siendo "Piso Juliense" del Gran Bajo de San Julián (Ameghino, 1905), los únicos datos disponibles en este sentido (Figura 16).

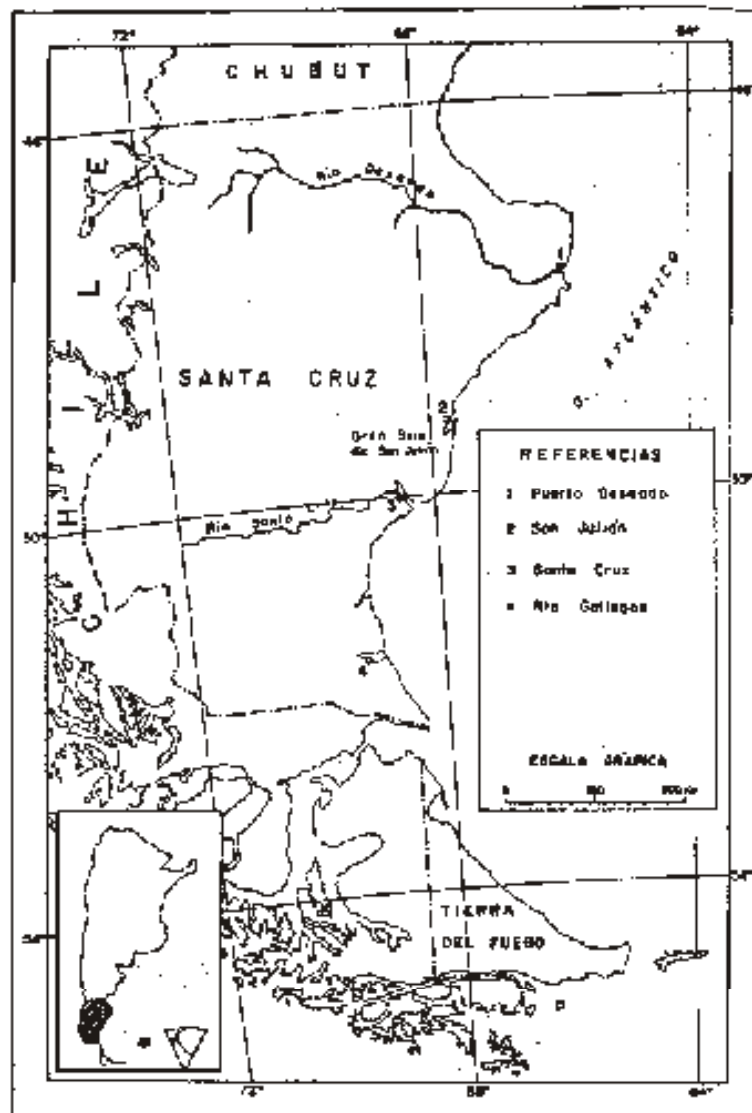


Figura 16. Mapa de ubicación de la Formación San Julián (modificado de Bertels, 1977).

Entre los vertebrados, se registran los tiburones *Striatolamia macrota* y una especie indeterminada de *Carcharocles* (Cione, 1987), los Spheniscidae



*Pseudospheniscus concavus* Ameghino, 1905; *Pseudospheniscus interplanus* Ameghino, 1905; *Metancylornis curtus* Ameghino, 1901; *Isotremornis nordenskjöldi* Ameghino, 1905; *Arthrodytes grandis* Ameghino, 1905 y probablemente *Arthrodytes andrewsi* Ameghino, 1901 (según la terminología original).

El equinodermo *Iheringiella patagoniensis*; *Struthiolarella ornata*, *Purpura chicoana*, *Austrosassia* aff. *A. matthewi* (Zinsmeister, 1981); los moluscos *Neinoceramus* y *Parynomya* (Camacho, 1980) y *Monophoraster*, que también se encuentra en la Formación Monte León y en el "Entrerriense" (Rossi et al., 1980).

La fauna de ostrácodos está representada por *Cytherelloidea*, *Mutilus*, *Urocythereis*, *Echinocythereis*, *Leguminocythereis*, *Trachyleberis*, *Hermanites*, *Brachycythere*, *Krithe*, *Cytherois*, *Xestoleberis*, *Henryhowella* (Bertels, 1975b).

Las muestras de polen provienen del sector basal de la secuencia, ya que el resto de la unidad es palinológicamente estéril. Se han determinado elementos continentales que dominan la asociación, tales como polen, esporas, cutículas y leños. En cambio, son escasos los restos de origen marino como los dinoflagelados y *Tasmanites* (Barreda, 1997). Se han identificado restos de polen y esporas de *Baculatisporites turbioensis* Archangelsky 1972, *Biretisporites crassilabratius* Archangelsky 1972, *Cingutriteles australis* (Cookson) Archangelsky 1972, *Cyathea paleospora* Martin 1973, *Cyatheadites annulatus* Cookson 1947, *Cyathidites*, *Deltoidospora*, *Faveasporis areapunctatis* Stuchlik 1981 (Barreda, 1997).

A partir de las asociaciones de foraminíferos bentónicos, se han tipificado los niveles de la Formación San Julián: para el Miembro Gran Bajo: asociación dominada por *Elphidium infrajuliense*, *Uvigerina juliana*, *Cribrorotalia lornensis*, *Cribrorotalia hornibrooki* forma *typica*, *Cribrorotalia? juliana*, *Cibicides infrajuliense*, *Astrononion* aff. *A. novo-zealandicum* y *Gyroidinoides zelandica* (Bertels, 1977). En los niveles inferiores del Miembro Meseta Chica se encuentran algunas de las especies mencionadas en la asociación anterior, y otras como *Uvigerina tenuistriata*, *Uvigerina suprajuliana*, *Notorotalia*, *Cibicides marlboroughensis* y *Cibicides pseudoungerianus* (Bertels, 1977). En los niveles medios del Miembro Meseta Chica: aparece una importante asociación que se encuentra dominada por *Quinqueloculina goodspeedi*, *Quinqueloculina badenensis*, *Miliolinella subrotunta*, *Angulogerina ocalana*, *Discorbinella bertheloti*, *Patellina* aff. *P. advena*, *Notorotalia mesetachiquense*, *Globocassidulina subglobosa* y varios polimorfínidos (Bertels,

1977). En los niveles superiores del Miembro Meseta Chica: aparecen especies que se encuentran presentes en los niveles anteriores, *Fissurina* aff. *F. crassicarinata*, *Cassidulinoides atlantisae* var. *dissonata*, *Nonionella liebusi* y *Nonionella* sp. (Bertels, 1977).

### 3. Formación Monte León

Los sedimentos que originalmente habían sido asignados al Piso Leonense (Ameghino, 1898) fueron incluidos en la Formación Monte León por Bertels (1970).

Esta Formación constituye una unidad estratigráfica expuesta mayormente a lo largo de la costa de la Provincia de Santa Cruz, entre San Julián y Puerto Coyle, aunque cubre parcialmente varias áreas de la Patagonia, donde recibe diferentes nombres según cada autor (Griffin *et al.*, 1998). Se halla restringida a la Provincia de Santa Cruz, donde aflora a lo largo de la costa, formando una faja relativamente angosta desde un poco al sur de la desembocadura del Río Coyle hasta Deseado y Puerto Mazarredo, en la parte sur del Golfo de San Jorge. Al norte de esta última región, existen sedimentitas correlacionables con éstas, que portan restos de pingüinos y seláceos (Camacho, 1974).

La sección tipo se encuentra en la costa atlántica, desde el Río Santa Cruz hasta la isla Monte León, con su perfil tipo aflorando sobre la margen derecha del Río Santa Cruz, a un kilómetro de su desembocadura (Figura 17)(Bertels, 1970). Litológicamente, el perfil está caracterizado por tobas y limolitas con contenido vitroclástico e intercalaciones de areniscas. La estratificación predominante es entrecruzada. Asimismo, son abundantes los restos de fósiles marinos que se agrupan formando lentes o se encuentran dispersos (Camacho, 1974). La unidad culmina con bancos fosilíferos que señalan una etapa regresiva marcada por cordones litorales (Figura 18).

La edad de esta formación fue establecida por diversos autores entre el Oligoceno temprano al Mioceno medio (Becker, 1964; Bertels, 1970, 1975, 1978; Náñez, 1989; Malumián y Náñez, 1988, 1991). A pesar de ello, el techo de esta formación fue datado por Ar/Ar, indicando una edad absoluta de  $19,33 \pm 0,18$  Ma, con lo cual puede ser asignado al Mioceno temprano (Feagle *et al.*, 1995). Esta antigüedad resulta coherente con la de la Formación Santa Cruz.

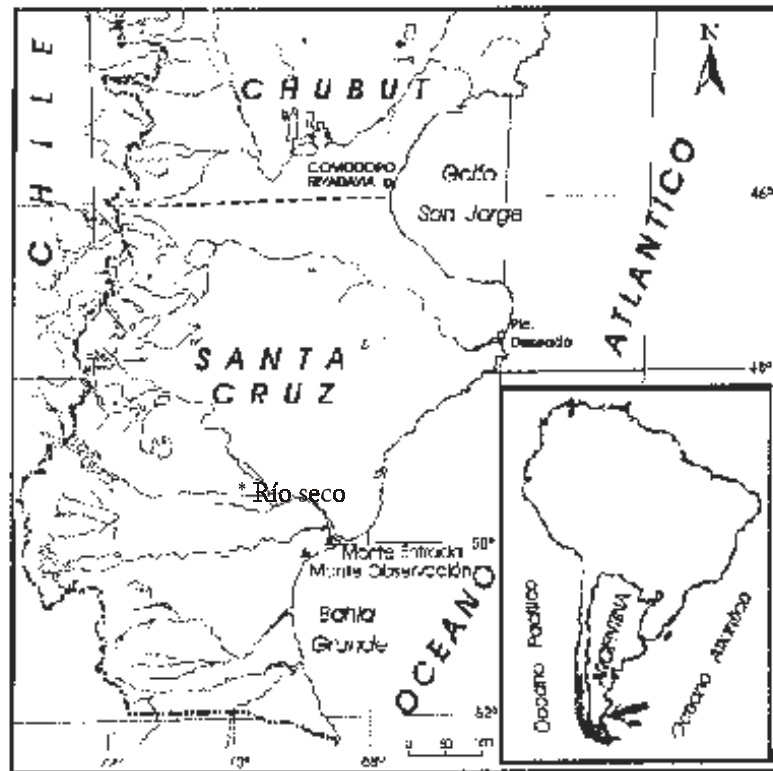


Figura 17. Mapa de ubicación de la Formación Monte León (tomado de Barreda y Palamarczuk, 2000a).

Por otra parte los sedimentos basales portadores de foraminíferos, han sido relacionados con la zona de *Globigerina ciperoensis* (Malumián y Náñez, 1998). De aquí se deduce que la antigüedad de esta formación, se ubicaría entre el Oligoceno cuspidal en su tramo más alto sin formas planctónicas (Bertels, 1980) y el Mioceno temprano (Barreda y Palamarczuk, 2000a). Esta asignación, se condice con las edades inferidas a partir de los registros de foraminíferos recuperados, que son asignados al Oligoceno tardío- Mioceno temprano (Náñez, 1988). La especie *Transversigerina transversa* fue registrada en los términos basales de esta unidad, la cual es un fósil guía indicador de una edad Oligocena cuspidal- Miocena temprana y está presente en todas las cuencas (Náñez, 1988; Malumián y Náñez 1998).

Esta unidad ha sido dividida formalmente en dos miembros: el Monte Entrada (Bertels, 1980) en la parte inferior de la secuencia y el Monte Observación por encima (Di Paola y Marchese, 1973).

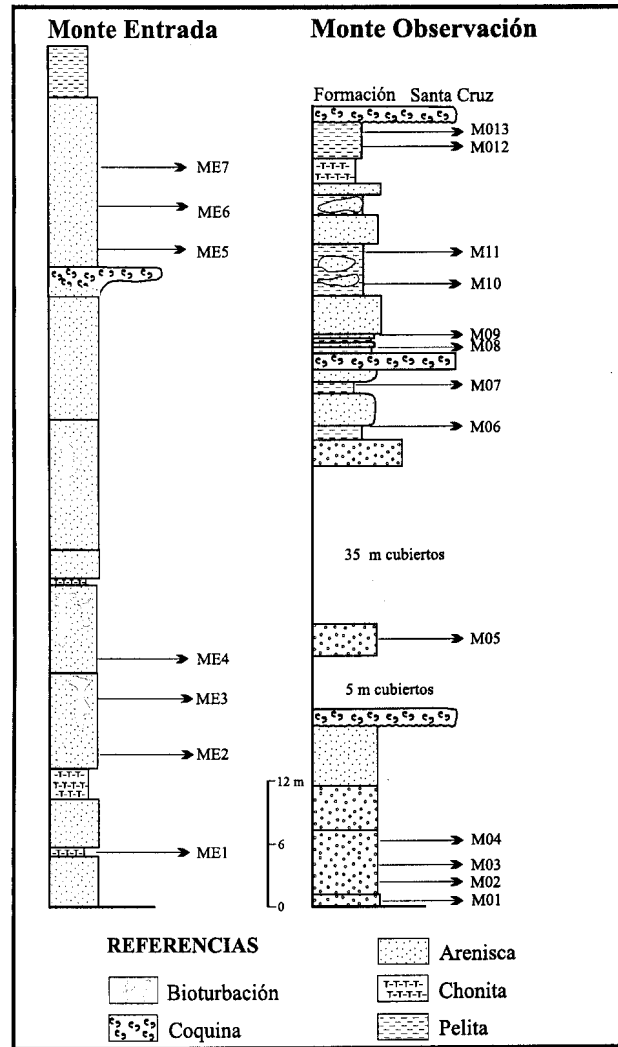


Figura 18. Columna estratigráfica de la Formación Monte León (tomado de Barreda y Palamarczuk, 2000a).

En el perfil de Monte Entrada, ha sido hallado polen referido a palmeras y en el Monte Observación, fundamentalmente esporas de helechos. Ambas secciones se habrían depositado en un ambiente marino. Para el perfil de Monte Entrada, las asociaciones palinológicas sugieren una mayor influencia marina, pudiendo ubicarse una posición más externa en relación a la línea de costa (Barreda y Palamarczuk, 2000b).

Los componentes del microplancton integran grupos que poseen una distribución relativamente amplia, citados para ambientes, latitudes y fajas climáticas diversas. Se trata de quistes autotróficos que abundan en ambiente de plataforma y en estuarios actuales (Barreda y Palamarczuk, 2000b). En cambio, no se

encuentran presentes formas oceánicas, tales como *Nematosphaeropsis* e *Impagidinium*, así como tampoco *Tuberculodinium*, que es un componente frecuente de asociaciones de similar edad y es considerada como indicadora de condiciones de aguas templado cálidas (Barreda y Palamarczuk, 2000a, b).

La abundancia de componentes arbóreos, en especial de coníferas, sugiere un ambiente lo suficientemente húmedo como para permitir el emplazamiento de bosques en la región. En los niveles medios, predominan los arbustos xerófilos y halófilos, lo cual podría referirse a un ambiente litoral o a una disminución de la humedad ambiental provocada por la calidad de los suelos o el tipo de drenaje (Barreda y Palamarczuk, 2000a, b).

La importancia de los invertebrados marinos radica en su gran riqueza biológica, registrándose: *Nucula semiornata*, *Chione antiqua* y *Calyptraea pileolus* que son especies vivientes, mientras que el resto está constituida por especies extintas. A partir del registro de foraminíferos planctónicos, fueron establecidas las siguientes biozonas: Zona de *Globigerina anguliofficialis*, Zona de *Globigerina ciperoensis*, Zona de *Globigerina angulisuturalis* (Bertels, 1975a). Se han reportado además, espículas de esponjas, diatomeas y silicoflagelados (Di Paola y Marchese, 1973). El género *Buccella* aparece con una especie distinta a la registrada en la Formación San Julián (Malumián, 1977). Entre los moluscos: *Saccula*, *Nuculanidae indet.*, *Yoldiella*, *Mysella*, *Devonia*, *Puyseguria*, *Maorimactra*, *Cosa*, *Phylobriidae indet.*, *Cyamiomactra*, *Serratina*, *Acar*, *Solariella*, *Xymenella*, *Xymene*, *Hima*, *Fusiguaraleus*, *Sprendillia*, *Parviturbo*, *Brookula*, *Cirsonella?*, *Eatoniella?*, *Marinula*, *Odostomia*, *Eulima*, *Terebra*, *Seila*, *Antizafra*, *Trichosirius*, *Calliostoma*, *Cidarina*, *Phorcus* y *Antistreptus* (Griffin et al., 1998). Los gastrópodos son importantes por su alto número, como *Volvulella*, *Bullinella*, *Lucapinella*, *Liottia*, *Leptothyra*, *Eulima*, *Odostomia*, *Tenagodus*, *Lotorium*, *Urosalpinx*, *Neoimbricaria*, *Admete*, *Cancellaria*, *Terebra*, *Drillia*, *Borsonia*, *Peratotoma* (Camacho, 1974).

Se han registrado además, ejemplares asignados a *Cucullaea marshalli* (Zinsmeister, 1981) y *Chlamys riggsi* (Zinsmeister, 1981). *Globigerina bulloides* se registra solo en el Miembro Monte Observación (Becker, 1964).

Entre los vertebrados, se registran las familias de cetáceos Physteridae, Eurhinodelphidae, Ziphiidae, Balaenidae y Squalodontidae (Caviglia, 1979), entre los peces se registran *Carcharoides totuserratus*, *Isurus hastalis*, *Isurus retroflexus*, *Hemipristis serra*, *Carcharocles productus*, *Galeocerdo aduncus* y *Hexanchus* cf. *griseus* (Cione, 1987) y entre los Spheniscidae se registra *Paraptenodytes antarcticus* Moreno y Mercerat, 1891 y *Argyrodyptes microtarsus* Ameghino, 1905 (según la terminología original).

#### 4. Formación Chenque

Se encuentra ampliamente representada en la Cuenca del Golfo San Jorge. Se deposita en paraconcordancia o en forma erosiva, sobre los sedimentos continentales de la Formación Sarmiento (Paredes, 2002) que es atribuida al Eoceno temprano (Marshall *et al.*, 1986). Por encima se desarrolla la Formación Santa Cruz, de edad Santacrucense (Feruglio, 1936).

Esta formación fue citada por otros autores como Formación San Julián, Formación Monte León y Estratos con *Monophoraster* y *Venericor* (Barreda, 1996).

Alcanza 500 metros de potencia en el centro de la cuenca, presentando cinco secuencias de carácter regresivo (Bellosi, 1990). En su base se encuentran areniscas bioclásticas y arcillitas de pocos metros de espesor, que constituyen el residuo de la transgresión inicial, reconocidas en todos los perfiles levantados y con representación en prácticamente toda esta cuenca. Por encima se encuentra un paquete pelítico de varias decenas de metros de espesor que transicionalmente se hace más arenoso, con moderada influencia mareal (Figura 19). Se encuentran además, depósitos correspondientes a un cortejo de nivel de mar alto (Paredes, 2002).

El cortejo transgresivo se presenta con areniscas medianas y bioclastos fracturados y por encima se deposita un conjunto progradacional de facies, con arcillitas en la base, areniscas pelíticas y finalmente areniscas finas a medianas



El estudio de los palinomorfos permitió a Barreda (1996) proponer cuatro palinozonas, aunque con límites poco precisos, caracterizadas por su composición taxonómica: palinozona inferior, palinozona media, palinozona superior y palinozona de transición (entre la inferior y la media). La palinozona inferior se define por la presencia de un conjunto de especies asociadas a *Tubuliflorites viteauensis* y por la carencia de taxones exclusivos de unidades más modernas. La palinozona de transición presenta elementos de las palinozonas inferior, media y superior. En la palinozona media se ausentan los elementos de la zona inferior y se desarrollan los de la zona de transición.

Finalmente, la palinozona superior se define por la aparición de *Tubuliflorites antipodica* y *Baumannipollis chubutensis*. Al mismo tiempo desaparecen los elementos de las zonas inferiores (Barreda, 1996).

Es en esta unidad, en la cual se han planteado las mayores discrepancias en cuanto a la asignación cronológica del "Patagoniano" (Camacho, 1974; Bertels y Ganduglia, 1977).

Aunque la edad de esta Formación ha sido asignada al Eoceno tardío por algunos autores (Ameghino, 1897, 1906; Camacho, 1974; Morra *et al.*, 1990) o al Oligoceno tardío- Mioceno temprano por otros (Náñez, 1988; Malumián y Náñez, 1991), la zonación en base a palinomorfos, permitió ajustar su edad con mayor precisión, asignando la totalidad de la secuencia al Mioceno (Palamarczuk y Barreda, 1998).

Concordantemente, con los análisis del contenido polínico, el estudio de los dinoflagelados, permitió asignar al menos la mayor parte de esta unidad al Mioceno inferior (Barreda, 1992). Esta antigüedad es confirmada por la presencia de *Transversigerina* que conforma la Asociación de *Spirosigmolinella-Martinottiella*.

La presencia de compuestas, sugiere también una antigüedad miocena, edad para la cual se registran mundialmente. Por su parte, el desarrollo de gramíneas y malváceas es coherente con una asignación temporal neógena (Barreda, 1996).

Los palinomorfos registrados indican una comunidad vegetal con una combinación de vegetación arbustiva y herbácea. Se señala también, el desarrollo de bosques con elevados requerimientos de humedad, por la presencia de *Nothofagus*, que crece en áreas con precipitaciones del orden de los 1500 a 1800



mm (Barreda, 1996), así como la presencia de podocarpáceas y araucariáceas en esa misma área (Barreda y Palamarczuk, 2000a,b).

El espectro esporopolínico sugiere condiciones climáticas de tipo templado-cálidas y húmedas por el desarrollo de palmeras, de Rubiaceae, de Sapindaceae y por la abundancia de helechos epífitos y terrestres (Barreda y Palamarczuk, 2000a, b).

El registro de *Phyllocladidites mawsonii* indica la formación de bosques en galería en los márgenes de los ríos y lagos (Barreda, 1996).

La abundancia de algunas formas marinas características de aguas templado cálidas como *Tuberculodinium vancampoae* y la presencia de *Tasmanites* sp. indican ambientes poco profundos y de temperaturas más elevadas que las actuales para esa misma área (Barreda y Palamarczuk, 2000a, b).

En base al análisis de la presencia y abundancia relativa de los palinomorfos continentales y marinos registrados, se postula el establecimiento de una transgresión marina que comenzaría en el entorno del Oligoceno tardío, con manifestaciones de distinta magnitud y que se intensificaría a partir del Mioceno temprano, con distintas expresiones ambientales, que comprenden depósitos costaneros, de plataforma interna, externa, hasta condiciones oceánicas. Luego de un periodo de retracción del nivel del mar, un nuevo pulso, probablemente en el Mioceno medio, se registra en algunas localidades (Barreda y Palamarczuk, 2000c).

Los restos de pingüinos provenientes de esta Formación se encuentran en estado altamente fragmentario y carecen de un buen registro geográfico. Únicamente se conoce su procedencia como Golfo San Jorge (Figura 17).

Las asociaciones palinológicas están compuestas exclusivamente por elementos continentales representados por esporas de pteridófitas y briófitas, polen de gimnospermas y angiospermas, algas dulceacuícolas, dinoflagelados y *Tasmanites* (Barreda, 1989).

Se registran además de los elementos de ambientes boscosos, algunas formas con elevados requerimientos de humedad (Barreda y Palamarczuk, 2000a, b). Los helechos de las familias Cyatheaceae y Lophosoriaceae probablemente habrían formado el sotobosque, desarrollándose sobre suelos húmedos, acompañados por especies de Pteridaceae, Polypodiaceae, Athyriaceae,

Azollaceae, Gleicheniaceae, Lycopodiaceae, Osmundaceae y Schyzaeaceae. El estrato arbustivo, representado por escasas proteáceas, mirtáceas y winteráceas se habría asociado con las nyssáceas y los escasos representantes de *Psilatricolporites operculatus* y *Cupanieidites reticularis* (Barreda, 1996).

Chenopodiaceae, Ephedraceae, Restoniaceae y Spargaciaceae son familias frecuentes que pueden haber vivido en ambientes costeros estuariales, sugeridos para los sedimentos cuspidales de la secuencia. Otras familias como las Malvaceae, Compositae, Gramineae, Polygonaceae, Goodeniaceae, Onagraceae, Anacardiaceae, Escalloniaceae y Gunneraceae se encuentran registradas en la parte basal, sugiriendo un clima húmedo con temperaturas cálidas (Barreda, 1996).

Entre las especies más frecuentes en estas capas, se hallaron ejemplares de *Turritella ambulacra*, *Struthiolarella deusestriata*, *Polynices secunda*, *Chione patagonica*, *Panopea* cf. *Nucleus*, *Chlamys geminotus*, *Ch. jorgensis*, *Ch.* cf. *Ch. centralis* y algunas vértebras de cetáceos. La secuencia remata en un banco compuesto exclusivamente por *Ostrea maxima* (Cione, 1978).

Entre las especies de condriactos reconocidas se encuentran *Carcharoides totuserratus*, *Isurus hastalis*, *Galeocerdo aduncus*, *Pristiophorus* sp. y *Myliobatis* sp. que habrían habitado aguas con temperaturas templadas a templado-cálidas (Cione, 1978).

Se han exhumado de estos sedimentos, restos de los Spheniscidae *Palaeospheniscus planus* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus intermedius* Ameghino, 1905; *Paraspheniscus nereius* Ameghino, 1901; *Apterodytes ictus* Ameghino, 1901, según su nominación original.

## **5. Formación Gaiman**

El perfil tipo de esta formación fue definido en el área denominada Bryn Gwyn (Loma Blanca en galés) en el valle del Río Chubut, frente a la localidad de Gaiman. Fue formalmente propuesta por Mendía y Bayarski (1981).

Aflora en el sector costero, desde Puerto Lobos hacia el Sur, determinando una franja de rumbo nornoreste, así como en el suroeste de la comarca (Mendía y Bayarsky, 1981).

En el valle inferior del río Chubut, la Formación Gaiman suprayace a niveles con fauna continental de edad Colhuehuapense de la Formación Sarmiento e infrayace discordantemente a la marina Formación Puerto Madryn (Simpson, 1935; Mendía y Bayarski, 1981; Cione, 1986)

El mar transgredió sobre un margen continental de relieve acentuado que restringió el avance de las aguas hacia el oeste en el área tipo, lo cual se evidencia por las notables variaciones de espesor en los cortos tramos de los depósitos de esta unidad; siendo así que se formaron amplios engolfamientos (Cortés, 1981).

Los sedimentos que componen esta unidad se habrían depositado en un ambiente marino litoral a sublitoral con aportes de elementos piroclásticos finos. Los materiales piroclásticos son los principales elementos de esta formación, los cuales provendrían de las erupciones volcánicas producidas en el centro del Macizo Norpatagónico (Ardolino, 1981). La litología predominante son tobas pelíticas y arenosas grises, blanco-amarillentas y amarillentas, areniscas tobáceas grises, y bancos de coquinas (Mendía y Bayarski, 1981; Scasso y Castro, 1999) que constituyen una secuencia granodecreciente (Scasso y Castro, 1999). La composición litológica no es homogénea en toda su extensión, pudiendo reconocerse una facies oriental y una occidental que muestran una alternancia de condiciones de depositación tranquila y de alta energía. El estrato basal de la Formación Gaiman consiste en un conglomerado o coquina fosfática transgresiva de 20 a 80 cm de espesor que gradualmente pasa a una toba con abundantes dientes de tiburones y rayas y huesos de vertebrados marinos (Cione, 1978, 1986, 1988; Cione y Pandolfi, 1984; Cione y Cozzuol, 1990; Arratia y Cione, 1996; Scasso y Castro 1999). La facies oriental se encuentra expuesta a lo largo de la ruta nacional N°3, a ambos lados a 13 Km al sur del Arroyo Verde. Presenta 12 metros de potencia y se compone de tufitas limo-arenosas, cineríticas, blanquecinas, fosilíferas con intercalaciones de moldes de pelecípodos. En el techo presenta un importante nivel fosilífero con ostras. En la facies occidental se reconoció una secuencia de 19 metros de potencia compuesta de tufitas blanquecinas y blanco grisáceas con material psamítico y pelítico (Figura 20) . Se encuentran laminadas y estratificadas con estratificación entrecruzada y bandeadas. Se intercalan bancos con calizas y arcilitas bien consolidadas. La secuencia culmina con areniscas cuarzosas gruesas a muy gruesas (Cortés, 1981).

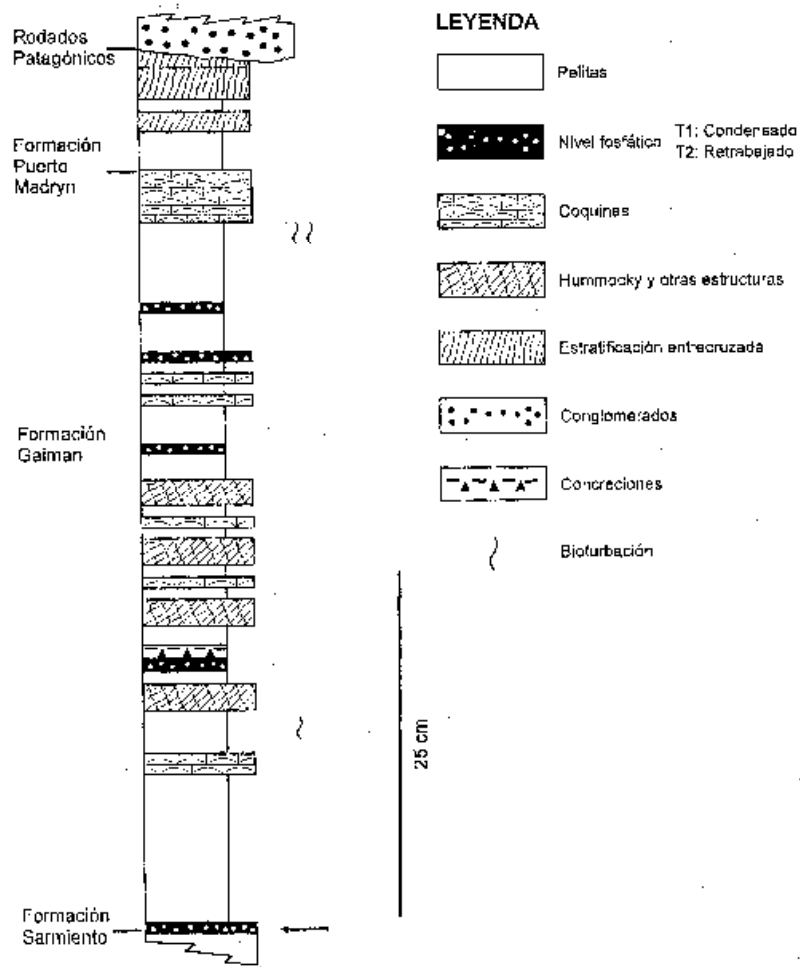


Figura 20. Columna estratigráfica de la Formación Gaiman. La flecha indica el nivel de mayor concentración de los registros (modificado de Scasso y Castro, 1999).

La Formación Gaiman se correlaciona al menos con parte de las Formaciones Monte León y Chenque. La correlación se basa en relaciones estratigráficas (Cione, 1988; Malumián, 1999), el importante contenido de ceniza volcánica y de sílice biogénica (Riggi, 1978) y en evidencia fósil (extensamente discutida en Cione y Cozzuol, en preparación). Seis especies de tiburones y tres especies de cetáceos han sido hallados tanto en la Formación Monte León como en la base de la Formación Gaiman (Cione, 1978, 1986, 1988; Cione y Expósito, 1980; Cione y Cozzuol, en preparación). La determinación de su antigüedad ha sido establecida a partir de las relaciones estratigráficas, en la correlación con curvas del nivel del mar y fundamentalmente, en fósiles. Previamente, había sido asignada (al menos en parte) al Eoceno (Ameghino, 1906, 1908; Camacho, 1974), al Oligoceno tardío-

Mioceno temprano (Cione, 1978; Haller *et al.*, 2000) y al Mioceno temprano (Malumián, 1999).

En su sector basal, esta formación tendría una antigüedad miocena temprana, probablemente aquitaniana. En este sector se registran restos de Dermochelyidae Fitzinger, 1843, una cryptodira fuertemente adaptada a la vida pelágica marina (de la Fuente y Vucetich, 1998) y niveles con finas capas de *Ostrea*. También se registran espículas de esponjas silíceas y diatomeas (Scasso y Castro, 1999).

La parte superior de la secuencia, se caracteriza por presentar bioturbaciones y moldes de bivalvos *in situ*. Se observan también, bioturbaciones asignadas a *Cruziana*, que indican un ambiente de poca profundidad. En el tipo de sedimentación, se evidencian eventos de alta energía alternando con depósitos de baja energía (Scasso y Castro, 1999).

Se conservan algunas trazas fósiles de organismos móviles bien preservadas, que han sido asignadas a *Ophiomorpha*, *Skolithos*, *Chondrites* y *Planolites*. Indican un ambiente de baja energía, que se habría visto afectado por tormentas ocasionales (Pemberton *et al.*, 1992).

Camacho reconoció una unidad denominada "Estratos con *Monophoraster* y *Venericor*" como distinta del Piso Leonense y la asignó al Eoceno, pero en el valle inferior del río Chubut, los denominados "Estratos con *Monophoraster* y *Venericor*" corresponden a los estratos inferiores de esta formación, que no serían eocenos así como tampoco serían oligocenos tardíos sus niveles más cuspidales (Cione, 1978; Scasso y Castro, 1999; Haller *et al.*, 2000).

Los restos de Spheniscidae procedentes de esta unidad corresponden a dos áreas de la provincia de Chubut. La primera de ellas es Loma Blanca (= Bryn Gwyn), en Trelew- Gaiman (Figura 21), en la cual se destacan la abundancia y diversidad de restos de pingüinos. De esta área provienen las más grandes colecciones del Museo de La Plata y del Museo Paleontológico "Egidio Feruglio" de Trelew. De la Formación Gaiman en Puerto Madryn (Figura 23) proviene un solo hallazgo que corresponde a un esqueleto parcialmente completo que será descrito en el capítulo cuatro.

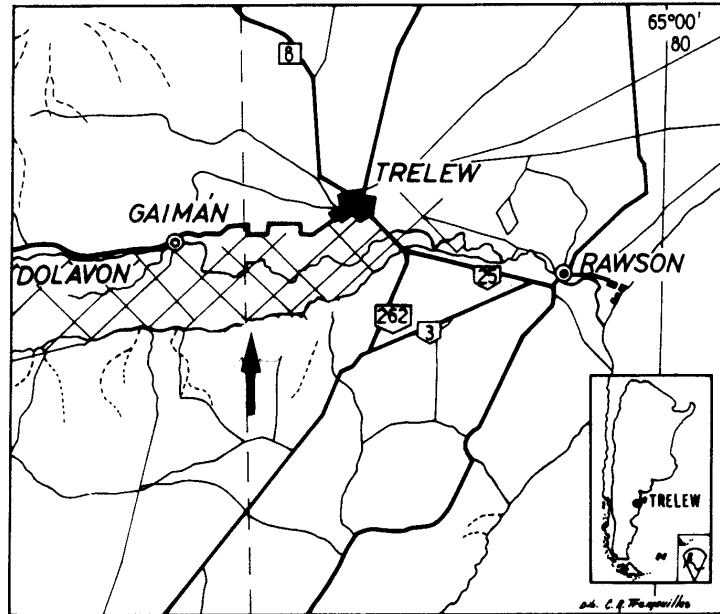


Figura 21. Mapa de ubicación de la Formación Gaiman en Gaimán. La flecha indica la localidad de Bryn Gwyn (tomado de Cione, 1986).

Se han registrado las siguientes especies de Spheniscidae: *Neculus rothi* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891; *Palaeospheniscus medianus* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus rothi* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus affinis* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus menzbieri* Moreno y Mercerat, 1891; *Palaeospheniscus interruptus* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus robustus* Ameghino, 1895; *Paraspheniscus bergi* Moreno y Mercerat, 1891 *Treleudytes crassus* Ameghino, 1905; *Eretiscus tonnii* Simpson, 1981 (según las asignaciones originales).

Entre los peces, se mencionan: *Hemipristis serra*, *Isurus retroflexus*, *Hexanchus griseus*, *Carcharocles productus*, *Ch. "chubutensis"*, *Carcharoides totuserratus*, *Galeocerdo aduncus* e *Isurus hastalis* para la base de la formación (Cione, 1978, 1986, 1988, 1989; Arratia y Cione, 1996). Han sido hallados también restos asignados a *Myliobatis sp.*, *Heterodontus sp* y *Cetorhinus sp.* (Caviglia, 1979).

Con respecto a la microfauna, la "Asociación de *Cribrotalia hornibrooki*" (Malumián, 1978; Malumián *et al.*, 1998), típica de las Formaciones San Julián y Monte León ha sido reconocida en niveles de la Formación Gaiman en el subsuelo de la Península Valdés (Masiuk *et al.*, 1976).

## **6. Formación Puerto Madryn**

Esta Formación fue propuesta bajo el nombre de Puerto Madryn por Haller (1979) quien incluye en la misma a los sedimentos asignados anteriormente al "Entrerriense" y "Rionegrense" por otros autores (eg. Feruglio, 1949). Los afloramientos de la Formación Puerto Madryn se distribuyen en la Patagonia septentrional, siendo las localidades fosilíferas más importantes la correspondientes al área de Península Valdés y los alrededores de Puerto Madryn (del Río, 1990). Los depósitos de esta formación no superan los 200 metros de espesor y se encuentran caracterizados por la abundancia y diversidad de moluscos que se restringen a las facies marinas (del Río, 2000).

La localidad tipo de la Formación Puerto Madryn se encuentra en los alrededores de la ciudad de Puerto Madryn, en la localidad de Barrancas Blancas. Su potencia alcanza allí los 150 metros, estando conformada por areniscas finas y pelitas de coloraciones grises y amarillentas con grandes espesores coquinoideos (Figura 22)(Haller y Mendía, 1980)

Las psamitas y pelitas de la Formación Puerto Madryn afloran en las Barrancas del Golfo Nuevo que rodean a la ciudad de Puerto Madryn, provincia de Chubut, Argentina, a modo de anfiteatro. Esta formación constituye una unidad estratigráfica única que presenta una transición facial hacia el techo. Se ha depositado con una secuencia que comienza con areniscas fosilíferas de color castaño amarillento con cemento calcáreo, continúa con areniscas grises estratificadas en forma diagonal y termina con arenas finas a muy finas color gris oliva apenas estratificadas con concreciones de yeso (Haller, 1979).

Esta secuencia está indicada por la recurrencia vertical de las asociaciones faunísticas (del Río *et al.*, 2001) y el ordenamiento en litofacies (Scasso y del Río, 1987). De esta forma es posible subdividir los 75 m fosilíferos inferiores de la Formación Puerto Madryn en tres fases. La Fase Transgresiva compuesta por capas fosilíferas, se habría depositado suprayaciendo a los sedimentos de la Formación Gaiman, la fase de Nivel Máximo, con bioturbaciones presentes sería referible a los sedimentos depositados cuando el mar alcanzó su máximo nivel y finalmente una Fase Regresiva que presentaría la mayor diversidad de asociaciones fósiles (del Río *et al.*, 2001).

Los depósitos que conforman la parte inferior de la secuencia, han sido considerados como el producto de la denominada “transgresión Entrerriense”, que cubrió gran parte del territorio argentino, principalmente el noroeste del país y el área costera del Norte de la Patagonia (del Río *et al.*, 2001).

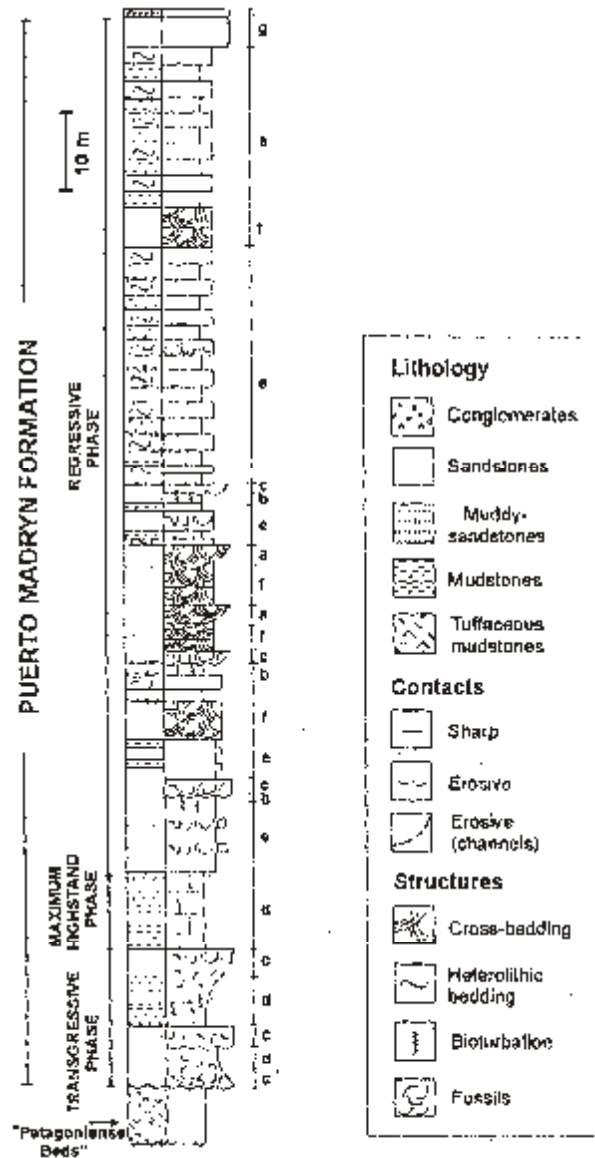


Figura 22. Columna estratigráfica de la Formación Puerto Madryn (tomado de del Río *et al.*, 2001).

La denominación informal de “Entrerriense”, utilizada como Piso Entrerriense por algunos autores, agrupa sedimentos que corresponden a varias unidades litoestratigráficas distintas. En la Patagonia se reconoce en Península Valdés y



Cuenca Austral: representado por la Formación Barranca Final en la cuenca del Colorado (Malumián *et al.*, 1998), los términos superiores de la Formación Río Negro, Punta Cracker con fechados isotópicos promedio de 9,41 millones de años que lo sitúan en el Mioceno superior, Formación Puerto Madryn en Chubut, Superpatagoniano o Entrerriano de la Cuenca del Golfo de San Jorge y subsuelo de Tierra del Fuego con la Serie Arenosa Superior y probablemente parte de la Formación Castillo (Malumián, 1999).

El mar entrerriense se habría extendido por el sur de la Argentina hasta el área de Puerto Madryn y Península Valdés, provincia de Chubut (Scasso y del Río, 1987), hacia el noreste habría llegado hasta la provincia de Entre Ríos, llegando hasta la costa sur de Brasil, abarcando las provincias de Buenos Aires y Río Negro (del Río, 1990).

La edad de los sedimentos del “Entrerriense” es motivo de discusión desde hace tiempo. El principal argumento utilizado por del Río (1988) para asignar esta unidad al Mioceno medio tardío radicaba en los picos de ascenso de las temperaturas registradas a escala mundial entre los 14 Ma y 13,6 Ma y entre los 12,5 Ma y 12,25 Ma. Pero estudios posteriores indicaron tres pulsos de ascensos de la temperatura en el Hemisferio Sur entre los 9,7 Ma y 8,8 Ma, entre los 7,8 Ma y 7,2 Ma y entre los 6,1 Ma y 6,5 Ma, por lo cual, la malacofauna de aguas cálidas de esta formación pudo haberse instalado en cualquiera de estos momentos (Martínez, 1994). Sin embargo, Scasso *et al.*, 1999, basados en fechados de  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ , han sugerido que los sedimentos deberían asignarse al Mioceno tardío temprano. Por lo tanto, las edades radiométricas calculadas al igual que la malacofauna mencionada, permitirían inferir que se trataría del primer pulso cálido del Tortoniano (del Río, 2000).

Las primeras inferencias paleoclimáticas para el “Entrerriense” fueron efectuadas por Ihering (1927), quien, a partir de datos aportados por la malacofauna, estimó valores entre los 18°C y los 22°C de temperatura. Consecuentemente, la fauna de vertebrados e invertebrados fósiles sugiere que la temperatura del agua habría sido más alta que la actual en la misma región (Cozzuol, 1993). Lo mismo ocurre con los peces registrados durante el “Entrerriense”, que indican aguas con temperaturas superiores a las que se verifican en la actualidad en esa latitud en el

Océano Atlántico (Cione, 1978), señalando aguas templado-cálidas (Cione y Tonni, 1981).

En adición a esto, sobre la base de estudios efectuados en foraminíferos y en moluscos, se calculó que estas aguas habrían sido someras con profundidades oscilantes entre la zona intertidal y la plataforma interna y media y con una salinidad normal (del Río *et al.*, 2001) a hiposalinas (Malumián, 1978). Asimismo se han registrado en la mitad de la secuencia, profundidades que van desde la línea situada detrás de la rompiente hasta ambientes de plataforma interna de baja energía (del Río *et al.*, 2001).

Los restos aquí estudiados fueron exhumados de diferentes puntos de la provincia de Chubut. El MEF-PV 100 proveniente de Playa Larralde, situada en el Golfo San José constituye un material en extraordinarias condiciones de preservación (ver descripción en Capítulo 5). Otros restos aislados provienen de Baliza Punta Flecha, El Doradillo y Cerro Avanzado (Figura 23).



Figura 23. Mapa de ubicación de la Formación Puerto Madryn.

La malacofauna registrada se destaca por su riqueza. Entre los bivalvos: *Amusium paris*, *Chlamys actinoides*, *Aequipecten paranensis*, *Chesapecten crassus*, *Crassostrea virginica*, *Ostrea patagonica*, *Ostrea alvarezii*, *Glycymerita magna*, *Retrotapes ninfasiensis*, los gastrópodos *Trophon geversianus*, *Epitonium borcherti*,

*Spirocolpus pyramidesia*, el cangrejo *Chaceon patagonica*, el braquiópodo *Pachymagas pyramidesia* y algunos briozoos (Scasso *et al.*, 2001).

Los vertebrados son mucho menos abundantes aunque están muy bien conservados, con muchos esqueletos articulados, registrándose: dientes de los neoseláceos *Isurus plicatilis*, *Myliobatis*, *Galeocerdo aduncus* (Cione, 1989), un pinnípedo (Cozzuol, 1991), un Spheniscidae *indet.* (Cozzuol *et al.*, 1993; Cione y Tonni, 1981) y *Parapterodytes antarcticus* Moreno y Mercerat, 1891 (Acosta Hospitaleche, 2001, 2003).

## Capítulo 4. Spheniscidae actuales de Argentina

### 1. Diversidad y sistemática

Como se ha comentado previamente, los Spheniscidae son aves no voladoras y adaptadas a un estilo de vida anfibio. Su fisiología y organización interna han permitido una adaptación a los hábitos buceadores y a las bajas temperaturas. El aspecto general externo de todas las especies es realmente similar y el mismo patrón estructural se ha conservado a través del tiempo.

Los ojos están adaptados tanto a la visión submarina como a la aérea y presentan además, glándulas supraorbitales que les permiten eliminar por las narinas el exceso de sal que ingieren en su dieta (Martínez, 1992).

El plumaje adulto es muy similar en todas las especies: dorsalmente son oscuros y claros en su parte ventral. Las diferentes especies se pueden distinguir por marcas en la cabeza y en el pecho. Tienen una cubierta uniforme de plumas tectrices modificadas, sin apterios y faltan las remeras. Las plumas se superponen unas con otras, facilitando el aislamiento y la impermeabilidad del cuerpo frente al agua, colaborando muy probablemente con esta función la secreción aceitosa de la glándula uropígea. Por otra parte, el plumaje es muy resistente al viento (Martínez, 1992).

Una de las características más notables es la capacidad de adaptarse a las temperaturas ambientales muy extremas en algunos casos. Entre las plumas y la importante capa de grasa subcutánea se halla un manto de aire caliente que también ayuda al aislamiento (Martínez, 1992).

Son aves gregarias y sociales. Pasan toda su vida en pareja y anidan en colonias que pueden contener hasta miles de individuos. Su conducta social juega un rol importante, sobre todo en aquellas colonias muy densas como las de *Eudyptes* y *Pygoscelis*. En términos generales, de la densidad de la colonia depende el grado de territorialidad, salvo en el caso del pingüino emperador que minimiza el gasto de energía para lograr sobrevivir a las temperaturas bajas extremas. La cooperación social para la captura de presas ha sido observada en *Spheniscus* (Martínez, 1992).

La diversidad actual se encuentra grandemente empobrecida respecto a la cantidad de especies fósiles que se conocen (véase Capítulo 5). Actualmente se reconocen 17 especies que se encuentran distribuídas en 6 géneros. Estas son:

- Aptenodytes patagonicus* Miller, 1778 (pingüino rey)
- A. forsteri* Gray, 1844 (pingüino emperador)
- Pygoscelis papua* Forster, 1781 (pingüino de pico rojo)
- P. adeliae* (Hombron and Jacquinot), 1841 (pingüino de adelia)
- P. antarctica* (Forster), 1781 (pingüino de barbijo)
- Eudyptes pachyrhynchus* Gray, 1845 (pingüino de Fiordland)
- E. robustus* Oliver, 1953 (pingüino de las Islas Snares)
- E. sclateri* Buller, 1888 (pingüino de cresta erecta)
- E. chrysocome* Forster, 1781 (pingüino de frente dorada)
- E. schlegeli* Finsch, 1876 (pingüino real)
- E. chrysolophus* Brandt, 1837 (pingüino de penacho amarillo)
- Megadyptes antipodes* Hombron y Jacquinot, 1841 (pingüino ojos amarillos)
- Eudyptula minor* Forster, 1781 (pingüinito azul)
- Spheniscus demersus* Linnaeus, 1758 (pingüino de patas negras)
- S. humboldti* Meyen, 1834 (pingüino peruano)
- S. magellanicus* (Forster), 1781 (pingüino de Magallanes)
- S. mendiculus* Sundevall, 1871 (pingüino de Galápagos)

En este estudio fueron analizadas las siguientes especies actuales:

*Aptenodytes forsteri*, *Pygoscelis adeliae*, *P. papua*, *P. antarctica*, *Spheniscus magellanicus* y *E. chrysocome*. Se brinda a continuación una somera caracterización de cada una de ellas. Los géneros *Eudyptula* y *Megadyptes*, cuyas especies habitan las islas de Oceanía, no han sido incluídos en este estudio.

***Spheniscus*** Brisson, 1760. Con sus cuatro especies, es el género de más amplia distribución de todos los pingüinos actuales.

***S. magellanicus*** (Forster, 1781). Es una especie monotípica que puede formar superespecies con *S. humboldti* y *S. demersus* (Martínez, 1992). El pingüino de Magallanes habita las costas sur de América del Sur desde el centro de Chile y Argentina hasta el Cabo de Hornos, incluyendo las Islas Malvinas. Su estatura es de

70-76 cm. Son activos buceadores y su dieta es piscívora. Durante sus movimientos migratorios llegan a Brasil, Australia, Nueva Zelanda y diversas islas del Atlántico Sur.

***Pygoscelis*** Wagler, 1832. Es un género de pingüinos polares y subpolares que conforman tres especies que habitan zonas antárticas en regiones sudamericanas. Las tres especies poseen rangos distintos de distribución en la Antártida, pero conviven en algunas áreas.

***P. adeliae*** (Hombron and Jacquinot, 1841). De hábitos fuertemente coloniales, el pingüino de Adelia es la especie mejor adaptada del género para resistir las temperaturas extremadamente frías (Stonehouse, 1975). Es una especie monotípica, restringida al Círculo Polar Antártico, pero puede formar superespecies con *P. antarctica*. Miden hasta 71 cm de altura. Accidentalmente pueden llegar durante sus movimientos migratorios al sur de América del Sur, Islas Malvinas, Australia, Nueva Zelanda, e islas del Océano Pacífico.

***P. papua*** Forster, 1781. Se han reconocido dos subespecies: *P. p. papua* Forster, 1781 que habita el área subantártica hasta los 60° S y *P. p. ellsworthi* Murphy, 1947, que habita la península antártica hasta las islas Sandwich del sur. Las poblaciones antárticas son migradoras, llegando a Argentina, Tasmania y Nueva Zelanda. Las poblaciones subantárticas, en cambio, tienden a ser sedentarias.

***P. antarctica*** (Forster, 1781). Es una especie monotípica que puede formar superespecies con *P. adeliae*. Su distribución es circumpolar, con una mayor cantidad de poblaciones en el Atlántico Sur. Miden entre 68-77 cm de estatura. Accidentalmente se han registrado en Australia e Islas Macquarie, Crozet y Gough (Martínez, 1992).

***Eudyptes*** Vieillot, 1816. Seis especies componen este género de pequeños pingüinos caracterizados por su penacho amarillo y crestas sobre la cabeza (Stonehouse, 1975). Todas ellas habitan islas subantárticas, incluida Tierra del Fuego.

***E. chrysocome*** (Forster, 1781). En ocasiones puede formar híbridos con *E. chrysolophus*. Se reconocen tres subespecies: *E. c. chrysocome* (Forster, 1781), del Cabo de Hornos e Islas Malvinas; *E. c. filholi* (Hutton, 1879), de los mares del sur

hasta las Islas Prince Edward y Antípodas y *E. c. moseleyi* Mathews y Iredale, 1921, del Atlántico sur, e Islas Tristán de Cunha y Gough, Amsterdam e Isla St. Paul. Miden entre 55 y 62 cm de altura y se caracterizan por presentar crestas coloreadas en la cabeza. La subespecie que habita las Islas Malvinas llega a las costas patagónicas durante sus movimientos migratorios.

***Aptenodytes*** Miller, 1778. Agrupa a los pingüinos actuales de mayor tamaño. ***A. forsteri*** Gray, 1844. Se encuentra en colonias restringidas al círculo polar antártico, entre los 66° y 78° S. Miden entre 112 y 115 cm de altura.

### 2. Descripciones osteológicas comparadas

Se brinda a continuación una detallada descripción de los elementos esqueléticos que fueron empleados en este estudio para cada una de las especies actuales consideradas, comenzando con el cráneo y siguiendo con el húmero, fémur, tibiatarso y tarsometatarso.

Resulta oportuno recordar que las especies actuales se encuentran reunidas en la Subfamilia Spheniscinae Simpson, 1946 y comparten los siguientes caracteres: el húmero es recto o apenas curvado, la *fossa tricipitalis* es relativamente grande y se encuentra dividida en dos porciones, el ángulo troclear es de intermedio a grande; el tarsometatarso es corto, los metatarsianos se encuentran débilmente fusionados y ambas *foramina vasculare proximale* adquieren gran desarrollo.

#### 2.1. *Spheniscus magellanicus*

**Cráneo:** *foramen magnum* de forma subcircular, más ancho hacia la base. Entre el plano de la placa basitemporal y el plano del *foramen magnum* se forma un ángulo de aproximadamente 70°. Las *cristae nuchalis temporales* convergen hacia la parte superior del cráneo. La *prominentia cerebellaris* es marcadamente convexa y cubre cerca de la mitad del perímetro del *foramen magnum*. En *S. magellanicus* es de forma subcircular, mientras que en otras especies se forma un óvalo con su eje mayor orientado de distinta forma (véase más adelante). La *crista nuchalis temporalis* forma un ángulo de aproximadamente 50° con la *crista nuchalis sagitalis*.

Ambas *crestae n. temporalis* convergen en la línea sagital a la altura de la *cresta nuchalis transversa*. La relación que guardan estas crestas entre sí es un carácter distintivo de *Spheniscus*. En las demás especies comparadas, la *cresta n. temporalis* nunca llega hasta la *cresta nuchalis sagitalis*, ya que convergen con la *cresta nuchalis transversa* o terminan en los laterales del cráneo. Entre la *c. n. temporalis*, la *c. n. transversa* y el *processus postorbitalis*, se ubica una profunda *fossa temporalis*, mucho más excavada que en *Pygoscelis* y en *Eudyptes*, cuya pared posterior se forma por expansiones transversales al eje sagital del cráneo de la *c. n. temporalis*. El piso de esta región temporal queda formado por una prolongación del escamoso, justo después de su articulación con el cuadrado. Queda así dividida la región occipital de la temporal.

Las *fossae temporalis* de ambos lados se reúnen en el plano sagital separadas solo por un punto formado por la intersección de la *c. n. temporalis* y la *c. n. transversa*, carácter que solo se observa en *Spheniscus*.

El *sulcus glandulae nasalis* no presenta reborde supraorbitario y se encuentra abierto lateralmente. Solo se forma una depresión a lo largo de los frontales, que se angosta en dirección al pico hasta desaparecer a la altura de los lagrimales, los cuales no son visibles en vista dorsal. En cambio, en *Eudyptes* y *P. antarctica* este surco es bien conspicuo, aunque no tanto como en *P. adeliae* donde este rasgo está muy acentuado.

El *rostrum* se angosta visiblemente a la altura de los *apertura nasale ossea*, encontrándose dorsalmente un ancho máximo en el punto en el cual articulan los *processus nasalis* de los premaxilares con los huesos nasales. La *apertura nasale ossea* se dispone sobre los laterales del pico por lo cual casi no se distinguen en vista dorsal. En *Pygoscelis* y en *Eudyptes*, estas aberturas se encuentran sobre un plano oblicuo, por lo que se distinguen tanto lateral como dorsalmente. Ambos *processus nasalis* se disponen en forma paralela uno al otro, sin dividirse, hasta su contacto con los nasales.

El *arcus jugalis* se presenta en *Spheniscus* muy suavemente curvado sin presentar ningún punto de inflexión. Tanto en *Eudyptes* como en *Pygoscelis* la curvatura es mucho más pronunciada y comienza anteriormente en el punto de contacto con el lagrimal.



El ángulo que forma el plano en el que se dispone la *lamina parasphenoidalis* y la *crista tomialis* varía de acuerdo a las especies. En *S. magellanicus*, se ubican de manera oblicua entre sí. El extremo libre del *rostrum* queda inclinado hacia arriba, formándose un ángulo agudo entre ambos. En *Pygoscelis* y en *Eudyptes* son subparalelos y la *crista tomialis* se sitúa por sobre la línea de la *lamina parasphenoidalis*.

En vista palatal, la *lamina parasphenoidalis* posee un par de “procesos mamilares” que se disponen cercanos al cóndilo occipital, mientras que en *Eudyptes* y en *P. papua* se sitúan más lateralmente.

**Mandíbula:** las ramas mandibulares se unen formando una pequeña sínfisis. En vista lateral externa, la sutura mandibular sobre el esplenial y dentario forma una línea diagonal que en *Pygoscelis* se ubica al nivel de máxima altura de la mandíbula. En *Eudyptes*, en cambio, esta línea posee un trazo subvertical. El *processus retroarticularis* es de tamaño relativamente mayor a la *fossa articularis quadratica*, mientras que en *Pygoscelis*, la longitud de ambos es similar. Ambas estructuras se encuentran divididas por una depresión bien marcada cuya presencia es variable según la especie.

**Húmero:** es menos robusto que el de *Pygoscelis* pero mayor que el de *Eudyptes*. La diáfisis es aplanada y apenas curvada. La epífisis proximal es globosa y proporcionalmente más ancha que en las demás especies comparadas. La epífisis distal es aplanada. El *caput humeri* posee una superficie redondeada, con un *sulcus ligamentaris transversus* profundo y dividido en dos porciones. La *facies bicipitalis* se extiende desde este surco hasta el *sulcus n. coracobrachialis*. Este último es ancho y está separado del *sulcus ligamentaris transversus* por una delgada pared. En *Spheniscus* la *facies musculi pectoralis* es más ancha que en *P. antarctica* y que en *Eudyptes*. Por debajo de él se desarrolla el *tuberculum ventrale*, donde aparece una pequeña depresión que en *Spheniscus* se ubica más cranealmente que en *P. papua* y *Eudyptes*. La *impressio coracobrachialis* es de forma alargada, con su porción proximal más profunda, disminuyendo gradualmente hacia la parte distal. Se extiende hasta el ángulo ocupado por el *tuberculum dorsale*, mucho más conspicuo que en *Eudyptes*, de similar desarrollo que en *Pygoscelis* y menos prominente que

en *P. papua*. Lateralmente este tubérculo se continúa por una *cresta deltopectoralis*. Siguiendo esta misma línea lateral se presenta el *angulus preaxialis*, donde el eje de la diáfisis se desvía 9° en *S. magellanicus*, mientras que en otras especies es mucho mayor, como por ejemplo en *P. papua*, donde el ángulo es de 22° y en *P. antarctica*, donde el ángulo es de 35°.

El *condylus dorsalis* se dispone más lateralmente que el *condylus ventralis* y es más redondeado, mientras que en *P. papua* es bien alargado. Proximalmente a éstos cóndilos se encuentra la *fossa m. brachialis*, que se comunica con la *incisura intercondylaris*.

Distalmente al *condylus ventralis* se ubica una fosa menos profunda que la *fossa m. brachialis* y que se encuentra separada de la misma por una protuberancia alargada más nítida en esta especie que en *Eudyptes*. El *epicondylus ventralis* es redondeado, a diferencia de las demás especies en las que es más triangular.

La *fossa tricipitalis* ocupa gran parte del área proximal y se encuentra dividida por el *crus dorsale*. Posee forma más redondeada que en *Pygoscelis* y su reborde se prolonga hacia la parte interna. Sobre la *facies musculi supracoracoideus* se encuentran dos impresiones musculares oblicuas al eje. La más profunda se dispone más internamente y mantiene una profundidad similar en toda su extensión. Esta impresión se encuentra menos marcada que en las demás especies comparadas. El reborde de la *fossa tricipitalis* está más expandido que en *Pygoscelis* y *Eudyptes*.

Las tres impresiones musculares que aparecen en el extremo distal son más profundas que en *P. papua* y que en *Eudyptes*. Por debajo, aparece el *condylus dorsalis* y solo se ve una parte del *condylus ventralis*, que queda tapado por parte de la *facies caudalis* que se expande distalmente.

Lateralmente, hacia el lado interno, se desarrollan las *extremitas distalis*, que constituyen tres prolongaciones solapadas entre sí y entre las cuales se sitúan el *sulcus musculus scapulothoracicus* (entre la intermedia y la caudal) y el *sulcus musculus humerotricipitis* (entre la intermedia y la cranial). La *extremita* caudal no sobrepasa el borde de la diáfisis. Distalmente se aprecia que la *extremita* intermedia se proyecta más distalmente que en *Pygoscelis* y *Eudyptes*.

El *tuberculum dorsale* es más alargado que el *tuberculum ventrale*. El *sulcus ligamentosus transversus* se interrumpe formando dos zonas excavadas separadas,

siendo más profunda la que se encuentra más cercana al *tuberculum ventrale*, como ocurre en las demás especies comparadas.

**Fémur:** el *caput femoris* se encuentra bien separada del cuerpo de la diáfisis, a diferencia de *P. papua*, donde la separación es relativamente menor. La *crista trochanteris* se dispone oblicuamente al eje de la diáfisis y se encuentra bien desarrollada, aunque no tanto como en *Eudyptes* y *Pygoscelis adeliae*. La *facies articularis antitrochanterica* se sitúa en una suave ondulación entre la *crista trochanteris* y el *caput femoris*.

A lo largo de la diáfisis, en el medio de la *facies cranialis* se desarrolla la *linea intermuscularis cranialis*, que constituye una prolongación de la *crista trochanteris* y se hace difusa hasta desaparecer antes de llegar al extremo distal. Esta línea está más desarrollada que en *P. papua* y *Eudyptes*, pero menos que en *P. adeliae*. El *condylus lateralis* se observa más expandido lateralmente que el *condylus medialis*. El *sulcus intercondylaris* se continúa proximalmente para formar el *sulcus patellaris*.

En vista caudal, el *trochanteris femoris* se ubica transversalmente respecto al eje de la diáfisis, a diferencia de *P. papua*, donde se sitúa en forma más oblicua. La *facies articularis antitrochanterica* se dispone uniendo al *trochanteris femoris* con la *facies articularis acetabularis*. Las impresiones *obturatoriae* son nítidas a pesar de ser ésta la especie en la que menos desarrolladas se encuentran. La *fossa trochanteris* al igual que en *P. adeliae* está menos excavada que en *P. antarctica* pero más que en *P. papua* y *Eudyptes*. La *linea intermuscularis caudalis* se desarrolla en la parte media de la diáfisis, se bifurca distalmente y una de sus ramas, la más externa, se torna débil hasta desaparecer. La otra, sobre el lado interno de esta facies, se fortalece constituyendo la *crista supracondylaris medialis* luego de una pequeña interrupción como en *P. adeliae*. Esta cresta diverge lateralmente sin contactar con el *condylus medialis*, a diferencia de lo que se observa en *P. papua*. El *condylus medialis* es más redondeado que el *condylus lateralis*. El *tuberculum gastrocnemialis lateralis* constituye una prominencia pequeña como en *P. antarctica*. La *crista tibiofibularis*, como en *P. adeliae* está poco redondeada. La *fossa poplitea* se encuentra circunscripta a un área redondeada, no muy bien delimitada. Las impresiones *ligamentarias cruciati cranialis* se sitúan sobre un área similar a la de

*Eudyptes*, excavada más profundamente que en *P. antarctica*, pero menos que en *P. papua* y *P. adeliae*.

En vista proximal, la *fovea ligamentaris capitis* es relativamente profunda, como en *Eudyptes* y *P. adeliae*. El *caput femoris* es redondeado y se encuentra separado de la *fossa trochanteris* que presenta forma triangular.

Distalmente, la impresión *ligamentaris collateralis lateralis* no se distingue en esta especie. Apenas se encuentra marcada por una irregularidad de la superficie del hueso, el área en la cual se ubicaría la *fovea tendineus tibialis cranealis*.

Lateral e internamente, la diáfisis es recta, y no-encorvada como en *P. antarctica*. El *condylus medialis* se desarrolla luego de una pequeña constricción y se prolonga en forma oval hacia la parte caudal. No se observa el *epicondylus medialis* y la cara lateral del cóndilo presenta una zona deprimida en gran parte de su superficie. Lateral y externamente, las tres impresiones *illiotrochantericae* se disponen en una línea vertical en el extremo proximal. La segunda es la más visible por estar más profundizada, pero a pesar de esta distinción, todas ellas se individualizan, lo cual no ocurre en *P. antarctica* y *P. papua*. En el área condilar, la *crista tibiofibularis* se prolonga caudal y distalmente en similares proporciones.

**Tibiatarso:** en vista craneal, el profundo *sulcus intercnemialis* se encuentra delimitado por la *crista cnemialis lateralis* y la *crista cnemialis cranialis* y se extiende hasta el extremo proximal disminuyendo gradualmente su profundidad. La *facies cranialis* es convexa, y en su extremo distal presenta un *sulcus extensorius* a continuación del *canalis extensorius*. El *pons supratendineus* se extiende cubriendo una porción pequeña de este canal y su superficie se ubica en forma oblicua respecto a la *facies cranialis* de la diáfisis. Ambos cóndilos contactan con el *pons supratendineus* sin prolongarse por encima de éste, a diferencia de lo observado en *Pygoscelis* y en *Eudyptes*, en los cuales el *condylus lateralis* se prolonga sobre el *pons supratendineus* hasta contactar con la diáfisis. El *condylus medialis* es más conspicuo que el *condylus lateralis* y se encuentra más diferenciado de la diáfisis.

En vista caudal, la *trochlea cartilaginis tibialis* se continúa con la *facies caudalis*. El *condylus medialis* es apenas divergente respecto de la diáfisis. El *tuberculum reticulati fibularis* es apenas notorio, a diferencia de lo observado en *Pygoscelis* en el cual es bastante conspicuo. La *crista* se extiende sobre la cuarta

parte (aproximadamente el 23 %) de la diáfisis. Las *tuberositas popliteus* son bien conspicuas y limitan con una *fossa flexoria*. La *facies caudalis* es suavemente convexa, mientras que en los demás géneros comparados esta convexidad se encuentra más acentuada.

Proximalmente, la *crista patellaris* se une a la *crista cnemialis cranialis* formando un arco, junto al *sulcus intercnemialis*. La *incisura tibialis* se encuentra excavada en forma de semicírculo. En el *area interarticularis* se observa una cresta más pequeña que en *Pygoscelis* y *Eudyptes*, suavemente redondeada y poco prominente y que no divide completamente las áreas articulares. La *fossa retropatellaris* se encuentra menos definida que la *facies articularis medialis*.

Distalmente, los cóndilos poseen diferente tamaño y mantienen una relación distinta respecto a la superficie de la *trochlea cartilaginis tibialis*. Esta última presenta su punto más excavado junto al *condylus medialis*.

En vista lateral externa, el *condylus lateralis* se proyecta hacia la parte anterior y posteriormente no sobrepasa el límite de la diáfisis. Posee un contorno redondeado y su reborde se hace más fuerte cranialmente. Una prominencia de la superficie lateral del cóndilo separa la depresión *epicondylaris lateralis* en una porción proximal de mayor extensión y una parte inferior de menor tamaño. En vista lateral interna, el *condylus medialis* posee un contorno oval que se proyecta casi en su totalidad hacia la parte anterior. Su reborde se mantiene constante en toda su extensión, haciéndose apenas un poco más débil en la región cranial. El *epicondylus medialis* se proyecta formando dos prominencias que se sitúan una al lado de la otra.

**Tarsometatarso:** es de tamaño intermedio respecto a las otras especies aquí descritas. Su aspecto general es rectangular. En vista craneal, la *eminentia intercotylaris*, es angosta y bien prominente. Distalmente a ella, la *facies cranialis* se encuentra deprimida formando la *fossa infracotylaris lateralis* y la *fossa infracotylaris medialis*. En otras especies estas dos fosas son diferenciables, pero en *S. magellanicus* se observa una única depresión común.

En la parte central, una única protuberancia forma las *tuberositas musculi tibialis cranialis*, que separa el *foramen vasculare proximale mediale* del *foramen vasculare proximale laterale*, este último de mayor extensión y más alargado. El

*foramen vasculare proximale medialis* y el *lateralis* traspasan el hueso y se abren cranealmente

El *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* es ancho y poco profundo, como en *Eudyptes* y el *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis* es más angosto pero bien profundo, mientras que en *P. papua*, es superficial y ancho.

La tróclea para el dígito II, diverge lateralmente con un ángulo similar al de *P. antarctica*. Esta divergencia es mayor en *P. papua* y en *P. adeliae*, pero menor en *Eudyptes*.

La tróclea para el dígito III, se sitúa en el eje medio del hueso. Presenta rebordes trocleares bien marcados y es más ancha en su extremo distal.

La tróclea para el dígito IV se dispone en la misma línea que el borde lateral externo del *corpus tarsometatarsus*. Las trócleas III y IV presentan rebordes trocleares y la tróclea IV presenta una extensión distal menor que las otras dos.

En el hipotarso, la *cristae intermediae hypotarsi* es bien prominente y redondeada. Un desarrollo similar adquiere la *cristae lateralis hypotarsi*, mientras que la *cristae medialis hypotarsi* es menos conspicua. No se observa la *fossa parahypotarsalis lateralis* junto a la *cristae lateralis hypotarsi*.

En vista proximal, la extensión distal entre las *cotyla medialis* y *lateralis* y la *eminentia intercotylaris* es más marcada que en otras especies. La *cotyla medialis* ocupa una superficie mayor que la *cotyla lateralis* a la vez que ésta se presenta más deprimida. Una pequeña depresión más profunda que en *Pygoscelis* y *Eudyptes*, se presenta en el área *intercotylaris*. La *crista medialis hypotarsi* posee el extremo romo y conspicuo, mientras que la *crista lateralis hypotarsi* es más pequeña que la anterior.

## 2.2. *Pygoscelis adeliae*

**Cráneo:** el *foramen magnum* es circular, con su abertura oval, mientras que en *Eudyptes* y *Spheniscus* es subredondeada. El plano del *foramen magnum* forma un ángulo de 55° con el plano de la placa basitemporal.

La *crista nuchalis temporalis* no produce expansiones aladas, como en *Spheniscus* y se ubica subverticalmente hasta unirse con la *crista nuchalis transversa*, que forma una suave curvatura convexa hacia la parte anterior del

cráneo. De esta forma, la región occipital adquiere una configuración cuadrangular, a diferencia de *S. magellanicus*, donde es triangular. La *fossa temporalis* está menos excavada que en los demás géneros comparados. En *P. adeliae*, es un poco más profunda que en *P. antarctica* y *P. papua*. Además, su límite dorsal es redondeado y no alcanza la línea sagital.

En vista dorsal, el *sulcus glandulae nasalis* se encuentra delimitado por rebordes supraorbitarios que son mucho más anchos que en cualquier otra especie. La distancia interorbitaria a la altura de los frontales entre los surcos derecho e izquierdo es mínima. Esta separación se reduce a una línea ósea que es apenas mayor en las demás especies del género y mayor aún en *Eudyptes* y *Spheniscus*. El reborde supraorbitario, cuya línea se continúa con el lagrimal es bien conspicuo, y se angosta levemente hacia la parte anterior, pudiendo verse el hueso lagrimal en vista dorsal. Los *processus nasalis* de los premaxilares se mantienen paralelos hasta su contacto con los nasales, donde este hueso penetra entre ellos dividiendo el derecho del izquierdo.

El plano que forma la *lamina parasphenoidalis* es subparalelo al pico, como en *Eudyptes*. El *rostrum* se sitúa por sobre la línea que contiene la *lamina parasphenoidalis*. El ángulo entre esta lámina y el *rostrum* es muy bajo. La disposición de la *apertura nasale osea* permite ver de un lado al otro. Esto lo diferencia de *Spheniscus* en el cual la *apertura nasale osea* se sitúa sobre la pared lateral del pico y no se distinguen en vista dorsal. El *arcus jugalis* presenta una fuerte curvatura, como en *Eudyptes*, mientras que en *Spheniscus* esta barra posee una curvatura mucho más suave.

En vista palatal, la *lamina parasphenoidalis* presenta un par de procesos más cercanos al área condilar que en *P. papua* y *Eudyptes*.

**Mandíbula:** el *pars symphysialis* está muy reducido. El *ramus mandibulae* es aplanado, flexible y notablemente curvado. Cada hemimandíbula se dispone de manera oblicua respecto al plano sagital, encontrándose en su parte más ventral más cerca de la línea media y en su parte más dorsal, inclinada hacia fuera. Este rasgo se encuentra más acentuado en *P. adeliae* que en las demás especies analizadas. Lateral y externamente, la sutura mandibular sobre el esplenial y dentario forma una línea diagonal que se dispone sobre la zona más alta de este

hueso, como en *Spheniscus*, mientras que es subvertical en *Eudyptes*. El *processus retroarticularis* es de tamaño similar a la *fossa articularis quadratica* en vista dorsal.

**Húmero:** el tamaño es de intermedio a grande, un poco menor al de *P. papua*. La diáfisis es aplanada y presenta un *angulus preaxialis* de casi 20°, similar al de *Eudyptes*. Este ángulo es intermedio en relación a las demás especies del género, que presenta un ángulo notablemente mayor y a *Spheniscus*, cuyo ángulo es apenas perceptible.

El *sulcus ligamentosus transversus* está representado por una fosa redondeada como en la mayoría de las especies, excepto *P. papua* en la cual es elíptica. Junto a esta fosa, aunque delimitada claramente, se presenta una depresión muy suave y expandida que limita con la *facies musculi pectoralis*. La *facies bicipitalis* se extiende desde este surco hasta el *sulcus n. coracobrachialis*. Esta incisura es ancha y está separada del *sulcus ligamentaris transversus* por una delgada pared. Limitando este *sulcus*, distal e internamente, se encuentra el *tuberculum ventrale* con una depresión subcircular orientada hacia esta cara. Sobre el lado opuesto, se desarrolla la *facies musculi pectoralis*, que es más ancha y más profunda en su extremo proximal mientras que en su extremo distal se hace cada vez más superficial hasta desaparecer en la *facies cranialis del corpus humeri*.

El *tuberculum dorsale* se sitúa en el ángulo proximal externo y contribuye a la formación del reborde lateral y proximal de la *facies musculi pectoralis*, que se extiende con un ancho variable formando la *cresta deltopectoralis*.

Distalmente se ubican el *condylus ventralis* y el *condylus dorsalis*, de desarrollo similar y subredondeados, que se disponen sobre una línea diagonal respecto a la diáfisis. La *fossa m. brachialis* se encuentra limitada distalmente por los cóndilos y proximalmente por una suave elevación de la *facies cranialis*. Esta fosa se abre distalmente entre los dos cóndilos formando la *incisura intercondylaris* que en *Pygoscelis*, es más ancha y más superficial que en *Eudyptes* y en *Spheniscus*.

En vista caudal, gran parte de la superficie proximal está ocupada por la *fossa tricipitalis* de forma subredondeada, que como en todos los Spheniscinae se encuentra dividida por el *crus dorsale*. Dos impresiones musculares aparecen sobre la *facies musculi supracoracoideus*. La mayor de ellas, es alargada, subparalela al eje de la diáfisis y aparece superficialmente, mientras que la otra constituye una fosa



redondeada que según las especies aparece más o menos excavada. En *P. adeliae* la profundidad es como aquella observada en *P. papua*, pero cubre un área mucho mayor. La *facies caudalis* se sitúa en el mismo plano que la epífisis proximal.

La *tuberorita distalis* caudal es más alargada que la intermedia y la caudal, mientras que esta última es notablemente más ancha.

La extensión lateral de las *tuberoritas distalis* intermedia y la caudal es similar en *P. antarctica*, *Spheniscus* y *Eudyptes*.

En vista proximal, la *epiphysis proximale* presenta una superficie convexa. En laterales opuestos aparecen los *tuberculum ventrale* redondeado y situado en un plano inferior y el *tuberculum dorsale* más elongado. El *sulcus ligamentosus transversus* se divide en dos partes, la ventral redondeada y profunda y la dorsal superficial.

**Fémur:** La diáfisis es recta. Cranealmente, la *crista trochanteris* es bien conspicua y se dispone de forma tal que se continúa a lo largo de la *facies cranialis* formando la *linea intermuscularis cranialis*. Esta línea es continua a lo largo de las tres cuartas partes proximales de la diáfisis, luego de lo cual se torna cada vez más débil hasta desaparecer justo antes de formarse el *sulcus patellaris*, el cual es similar en *Eudyptes*, mientras que es más profundo que en *Spheniscus*, pero menos que en *P. papua* y *P. antarctica*. Los rebordes condilares son fuertes y delimitan en la parte distal un *sulcus intercondylaris* profundo. Este surco posee una morfología semejante en *Eudyptes*, mientras que en las demás especies, los rebordes no son tan conspicuos. El *condylus lateralis* posee un desarrollo un poco más marcado y se dilata distalmente, similar a lo descrito para *S. magellanicus*.

En vista caudal, el *trochanteris femoris* forma lateralmente una prominencia más o menos transversal a la diáfisis, que solo se encuentra con este mismo desarrollo en *P. antarctica*, mientras que en las demás especies se encuentra mucho más atenuado. La *facies articularis antitrochanterica* aparece como una continuación de esta prominencia a partir de la cual una dilatación se proyecta generando un reborde sobre la *facies caudalis*. Este carácter es exclusivo de esta especie, y se continúa con la *facies articularis acetabularis*. La zona donde se sitúan las *impressiones obturatoriae* se encuentra deprimida, como en *Eudyptes*. Solo en *P. adeliae* esta región se encuentra delimitada por una débil pero bien definida cresta

en casi todo su contorno, inclusive en la parte más distal de la misma. Como en todas las especies, la *línea intermuscularis caudalis* que se encuentra medianamente desarrollada, se bifurca en su porción distal generando dos ramas divergentes. La rama que se dirige hacia la parte externa es casi imperceptible, mientras que la más interna, se continúa como una delgada *crista supracondylaris medialis* que se interrumpe antes de llegar al área condilar, carácter exclusivo de esta especie. Aunque no se observa el *tuberculum gastrocnemialis lateralis*, en esta área aparece una pequeña depresión delimitada externamente por un reborde agudo. Es similar a *Spheniscus* en la configuración de la *crista tibiofibularis*, ya que en ambos, los bordes son filosos, mientras que en las demás especies son más redondeados. La *fossa poplitea* se encuentra poco expandida, pero adquiere una profundidad similar a la de las demás especies comparadas, aunque en ésta, así como en *Eudyptes* y en *P. papua*, se encuentra delimitada claramente. Se puede diferenciar de las otras especies por la depresión que se desarrolla junto a esta fosa, en el área del *tuberculum gastrocnemialis lateralis*. Las impresiones *ligamentarias cruciati cranialis* se hallan sobre una superficie con una curvatura similar a la de *P. papua*.

Al igual que en *Eudyptes* y *Spheniscus*, la *fovea ligamentaris capitis* se encuentra al mismo nivel respecto al *caput femoris*. En otras especies, esta depresión es más amplia y más profunda, como en *P. papua* y *P. antarctica*. La *fossa trochanteris* ocupa un área triangular dispuesta junto a la cabeza del fémur luego de un pequeño estrechamiento.

En vista distal, la *fovea tendineus tibialis cranealis* está representada por una depresión apenas visible, similar a *Spheniscus* y de menor tamaño que en *Eudyptes* y otras especies del género *Pygoscelis*.

En vista lateral interna, la diáfisis se diferencia de *P. antarctica* por su menor curvatura. El *condylus medialis* es más redondeado que en *Spheniscus* y es más elongado que en *P. papua*, prolongándose hacia la región posterior. Una suave ondulación señala el área donde se ubicaría el *epicondylus medialis*. La superficie lateral del *condylus medialis* presenta un área deprimida y de textura más irregular que el resto del hueso, de mayor tamaño que la de *Spheniscus* y la de *Eudyptes*.

Lateral y externamente, esta es la especie en la cual las impresiones *illiotrochantericae* se distinguen más claramente. Esta área se encuentra

sobreelevada respecto a la superficie y suavemente delimitada por un escalón. En *P. adeliae* este desnivel es más conspicuo que en las demás especies comparadas, no pudiendo distinguirse en *Eudyptes* y *Spheniscus*, mientras que en las demás especies del género *Pygoscelis* es apenas notorio. Estas tres impresiones se disponen en forma vertical una por encima de la otra. La central está profundamente excavada y se diferencia de las demás especies en este carácter. En el área condilar, la *crista tibiofibularis*, al igual que en *P. papua*, se dilata distalmente perdiendo su contorno redondeado. En otros casos, esta cresta se observa en proporciones similares expandida caudal y distalmente.

**Tibiatarso:** Cranealmente, el *sulcus intercnemialis* conserva el mismo ancho en toda su extensión, al igual que en *Eudyptes*, aunque difiere de las demás especies comparadas ya que su profundidad se mantiene constante casi hasta el extremo proximal, cerca del cual disminuye rápidamente. La *crista cnemialis lateralis* y la *crista cnemialis cranealis* delimitan este surco. Sobre la *facie cranealis* se observa un surco apenas excavado que divide esta superficie de la *crista fibularis*. En su extremo distal presenta un *sulcus extensorius* a continuación del *canalis extensorius*. La cresta que forma la pared interna del *sulcus extensorius* forma una prominencia similar a la que se observa en *Pygoscelis papua*, aunque en *P. adeliae*, se sitúa más proximalmente que en la anterior. El *pons supratendineus* se extiende cubriendo una gran porción de este canal (mayor que en *Eudyptes*, *Spheniscus* y otras especies de *Pygoscelis*) y su superficie se ubica en forma subparalela respecto a la *facies cranealis* de la diáfisis. En esta vista, el *condylus lateralis* se extiende por sobre este puente hasta contactar con la diáfisis de manera similar que en *Eudyptes*. En cambio, en *S. magellanicus* ambos cóndilos contactan con el *pons supratendineus* sin prolongarse por encima de éste. Como en *Spheniscus* y *P. papua*, el *condylus medialis* es más ancho que el *condylus lateralis*, que coincide con el eje de la diáfisis, mientras que el primero diverge lateralmente.

En vista caudal, la separación entre la *trochlea cartilaginis tibialis* y la diáfisis se efectúa a través de un reborde del *condylus medialis* que forma una cresta oblicua al eje de la diáfisis. Junto a este reborde, se observa sobre la diáfisis una suave depresión. Estos rebordes son delgados y similares a los descritos para *Spheniscus* y *Eudyptes*, mientras que no se observa el *tuberculum reticulati fibularis*

como en *S. magellanicus* y *Eudyptes*. La *crista fibularis* se desarrolla en la región proximal y se extiende sobre la quinta parte (20%) del hueso, al igual que en *Eudyptes*. Un pequeño surco se observa en la parte más proximal de la *crista fibularis*, en la zona de contacto con la *facie caudalis*. Las *tuberositas popliteus* constituyen apenas una prominencia alargada y son muy similares en *P. antarctica*.

En vista proximal, la *crista patellaris* se une a la *crista cnemialis cranialis* formando una línea apenas arqueada que se extiende proximalmente, como en *P. antarctica*. La *incisura tibialis* se encuentra excavada formando un profundo semicírculo. En el *area interarticularis* se observa una prominencia de mayor tamaño que en otras especies, más elevada que en *P. papua* y suavemente redondeada como en *Spheniscus* que se ubica entre las áreas articulares. La *facies articularis medialis* es mucho más amplia que la *fossa retropatellaris*, como en *P. papua*.

En vista distal, entre los cóndilos se forma un surco de similar profundidad al de *P. antarctica*. La *trochlea cartilaginis tibialis* se ubica entre ambos cóndilos, los cuales se presentan asimétricos, difiriendo en este carácter de *Eudyptes* y *P. papua* y asemejándose a *P. antarctica*. El *condylus medialis* es más prominente que el *condylus lateralis*, cuyo reborde se observa más aguzado.

En vista lateral externa, el *condylus lateralis* tiene forma redondeada y su reborde se encuentra menos marcado distalmente. Este cóndilo se proyecta craneal y caudalmente casi sin desplazarse del eje de la diáfisis. Un estrechamiento de la diáfisis lo separa de la misma, como en *P. papua*. Lateral e internamente, el *condylus medialis* posee un contorno oval que se proyecta mayormente hacia la parte craneal y en menor proporción hacia la caudal. El reborde de este cóndilo mantiene un grosor similar en toda su extensión y la superficie es plana y sin interrupciones. La diáfisis sufre un estrechamiento que la divide del cóndilo, al igual que ocurre con el *c. medialis*.

**Tarsometatarso:** es de los de mayor talla, en comparación con las otras especies descritas y más alargado que *P. papua*. En todas las especies de *Pygoscelis*, la superficie craneal del tarsometatarso (extremo proximal) se encuentra suavemente deprimida, mientras que en otros géneros, esta depresión es mucho más marcada. Cranealmente, la *eminencia intercotylaris* ubicada en el extremo proximal, es apenas un poco más redondeada que en *Spheniscus*. Las dos fosas que se desarrollan en

la *facies cranialis* se encuentran separadas por una pequeña cresta ósea ubicada junto la *eminentia intercotylaris*. La *fossa infracotylaris dorsalis lateralis* posee menor extensión que la *fossa infracotylaris dorsalis medialis*. Las *tuberositas musculi tibialis cranialis*, dividen el *foramen vasculare proximale mediale* del *foramen vasculare proximale laterale*. El primero de ellos se sitúa sobre el *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* que se encuentra apenas marcado, mientras que el segundo, se ubica dentro del *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis* que se extiende distalmente. En otros casos como en *Eudyptes*, *P. antarctica* y *P. papua*, la configuración de ambos surcos es similar.

La divergencia lateral de la tróclea II es notablemente mayor que en otras especies. La tróclea para el dígito III, presenta un ancho distal mayor que el proximal. La tróclea IV se destaca por su poca elongación distal y no posee divergencia lateral. Los rebordes trocleares se encuentran bien marcados en las trócleas II y III, mientras que en la tróclea IV, son apenas visibles.

Las crestas y los valles del hipotarso son redondeados. La *cristae intermediae hypotarsi* no se diferencia de las *cristae lateralis hypotarsi* y la *cristae medialis hypotarsi*, sino que forman dos protuberancias redondeadas, distalmente a las cuales se encuentran los forámenes vasculares que se abren caudalmente. La *fossa parahypotarsalis lateralis* no puede diferenciarse. El *foramen vasculare proximale mediale* es apenas un poco más pequeño que el *foramen vasculare proximale distale*.

En vista proximal, la diferencia de nivel entre las *cotyla medialis* y *lateralis* y la *eminentia intercotylaris* es pequeña, similar a *Eudyptes*. La *cotyla medialis* se encuentra deprimida formando un área circular y ocupa una superficie mayor que la *cotyla lateralis*. Apenas visible y suavemente marcado aparece un foramen en el área *intercotylaris*, menos profundo que en *Spheniscus* y similar a *Eudyptes*. Ni la *crista medialis hypotarsi* ni la *crista lateralis hypotarsi* son conspicuas, sino que están representadas por domos suaves, mientras que en *Eudyptes* son más agudas.

### 2.3. *Pygoscelis papua*

**Cráneo:** La línea que forma la base del *foramen magnum* es recta, se curva lateralmente y en la parte más dorsal es elongada. Por encima, se sitúa la

*prominentia cerebellaris* que está expandida sobre un área mayor que en otras especies. El plano sobre el que se ubica el *foramen magnum* forma un ángulo de 65° con el plano de la *lamina parasphenoidalis*.

La *crista nuchalis temporalis* no produce expansiones aladas, como en *Spheniscus* y está menos desarrollada que en otras especies aquí comparadas. Se ubica subverticalmente y se hace menos nítida hacia la parte dorsal, hasta desaparecer cerca de la *crista nuchalis transversa*, que forma una suave curvatura convexa hacia la parte anterior del cráneo, como en *P. adeliae* y *P. antarctica*. La región occipital adquiere una configuración rectangular, a diferencia de *Spheniscus*, donde es triangular o de *Eudyptes* donde esta área es más cuadrangular. ■

La *fossa temporalis* es bien superficial, y no posee ninguna porción excavada. Se encuentra delimitada por el *processus postorbitalis* y la *crista nuchalis temporalis*, otorgándole al cráneo un aspecto más redondeado. El límite dorsal de la fosa temporal es triangular como en *Spheniscus*, mientras que en las demás especies del género *Pygoscelis* es más triangular. ■

El *sulcus nasale glandulae* presenta un reborde supraorbitario como en el caso de *Eudyptes*, *P. adeliae* y *P. antarctica*. La distancia en la línea media sagital entre los surcos derecho e izquierdo a la altura de los frontales es menor que en *Spheniscus* y *Eudyptes*. La varilla ósea que forma esta separación es de tamaño similar en *P. antarctica* y menor en *P. adeliae*. Cada surco, mantiene un ancho similar en toda su extensión.

Lateralmente, la *lamina parasphenoidalis* se sitúa sobre un plano superior y oblícuo respecto a la *crista tomialis*, con el extremo distal del *rostrum* dirigido hacia arriba. Ambos planos forman un ángulo muy pequeño entre sí. El pico es relativamente más alargado que en *P. antarctica* y *P. adeliae*. Las *aperturas nasalis* osea se desarrollan distalmente sobre el lateral del *rostrum* y proximalmente sobre la parte dorsal, mientras que en *Spheniscus* son siempre laterales.

La curvatura del *arcus jugalis* es similar a la de *Eudyptes* e intermedia entre *Spheniscus* que posee una curva suave, y las especies restantes, en las cuales esta curvatura se presenta bien marcada.

En vista palatal, la configuración de la *lamina parasphenoidalis* es similar a la de *Eudyptes*; donde los procesos laterales de esta lamina se sitúan bien laterales.

**Mandíbula:** el *pars symphysialis* es pequeño. El *ramus mandibulae* es aplanado y notablemente curvado. Además de presentar una inclinación dorsoventral, cada hemimandíbula se dispone oblicuamente respecto al plano sagital (la distancia ventral entre ambas es menor que la dorsal).-

La sutura mandibular sobre el esplenial y el dentario tiende a hacerse paralela a los bordes inferior y superior de la mandíbula. Esta sutura es más horizontal que en las demás especies, en las cuales puede formar un trazo diagonal como en *Spheniscus* y *P. adeliae* o subvertical como en *Eudyptes*. El *processus retroarticularis* es similar en tamaño a la *fossa articularis quadratica* como en todas las especies de este género.

**Húmero:** es la más robusta de todas las especies del género. La diáfisis es bien aplanada y presenta un *angulus preaxialis* grande. El ángulo *preaxialis* de 22°, es intermedio en comparación con *Spheniscus* y *Eudyptes* (hasta 9°) y con *P. antarctica* (hasta 35°).

La epífisis proximal es globosa y ancha en relación con el largo de la diáfisis. El *sulcus ligamentaris transversus* se encuentra dividido en dos porciones. La más cercana a la *fossa tricipitalis* es más profunda y alargada, mientras que la otra es más superficial y se encuentra abierta hacia la *facies cranialis*, como en *Spheniscus*, mientras que en *Eudyptes* ambos surcos están bien delimitados. En *P. adeliae* y en *P. papua*, la primera parte de este surco es más redondeada.

La *facies musculi pectoralis* es proporcionalmente más ancha que en otras especies. La pared que separa esta ancha incisura del *sulcus ligamentaris transversus* es continua en toda su extensión y delimita claramente cada uno de ellos, a diferencia de lo que se presenta en *Eudyptes*. Por debajo de este surco queda definido el *tuberculum ventrale*, con una pequeña fosa en su parte central, orientada lateralmente, como en *P. adeliae* y *Spheniscus*, mientras que en *P. antarctica* es más craneal y en *Eudyptes* es de posición intermedia. Sobre el lateral opuesto, sobre esta misma cara, se desarrolla la *impressio coracobrachialis* que al igual que en las demás especies consiste en una fosa alargada. El extremo distal de esta fosa es redondeado, así como el proximal, a diferencia de las otras especies comparadas, en las que claramente se observa el extremo distal más aguzado. Proximalmente, se desarrolla el *tuberculum dorsale*, que es bien prominente, robusto

y de forma redondeada. La *crista deltopectoralis* es delgada y mantiene el mismo ancho en toda su extensión.

La *fossa m. brachialis* se ubica en posición proximal y entre los cóndilos. Junto a la *fossa m. brachialis* se desarrolla otra fosa más pequeña y un poco menos profunda. Se ubica proximalmente respecto al *condylus ventralis* y separada de la *fossa m. brachialis* por una delgada excrescencia de la *facies cranialis*, que logra la separación completa de estas dos estructuras, no siendo así en el caso de *Eudyptes*, en el cual no se observa tan nítidamente esta excrescencia. A continuación de ésta última, se desarrolla una prolongación distal hacia la parte interna que constituye la *extremidad distalis* craneal. Como en la mayoría de las especies, a excepción de *Spheniscus*, los bordes de esta prolongación son no paralelos y determinan un área casi triangular.█

Caudalmente, la *fossa tricipitalis*, dividida en dos por la *crus dorsale*, ocupa gran parte de la epífisis proximal. La línea externa que bordea esta abertura dibuja un contorno irregular. El borde que constituye el perímetro de esta fosa, está poco ensanchado a la altura del *tuberculum ventrale*.

Sobre la *facies musculi supracoracoideus* se encuentra un par de impresiones musculares. La más proximal, constituye una fosa bastante más profunda que en cualquier otra especie. La que se encuentra distal a esta primer marca es alargada y se dispone oblicuamente respecto al eje de la diáfisis.

Las *extremidades distalis* osea se disponen solapadas entre sí. La de menor elongación y más ancha es la caudal, mientras que la craneal es la que presenta mayor extensión.

En vista proximal, la *epiphysis proximale* presenta una superficie convexa, bien expandida y dispuesta en otro plano distinto al de los tubérculos *ventrale* y *distale* que se ubican en laterales opuestos. El *sulcus ligamentosus transversus* se ve interrumpido formando dos depresiones separadas, que como en *S. magellanicus*, presentan diferente profundidad.

**Fémur:** su aspecto es más robusto que en otras especies. La diáfisis se encuentra curvada, con los extremos proximal y distal aproximados a la línea media sagital. La forma que presenta este hueso es claramente distintiva para esta especie. La *crista trochanteris* es bien conspicua, pero en comparación con otras especies, no está



proporcionalmente tan extendida proximalmente a partir de la *facies cranialis*. A diferencia de lo que ocurre en *P. adeliae*, esta cresta no posee continuidad con la *linea intermuscularis cranialis*, que se dispone formando un ángulo diferente respecto al eje de la diáfisis. La *linea intermuscularis cranialis* es continua hasta aproximadamente la mitad de la diáfisis, mientras que en *P. adeliae*, *Spheniscus* y *Eudyptes*, se prolonga hasta las tres cuartas partes, luego de lo cual se torna cada vez más débil hasta desaparecer mucho antes de formarse el *sulcus patellaris*. Este surco es relativamente más superficial que en *Eudyptes*, *Spheniscus* y otras especies del género *Pygoscelis*. A pesar de este carácter, el *sulcus intercondylaris* posee una profundidad similar a la observada en otros casos, inclusive mayor que en *P. antarctica*. Los cóndilos son robustos y redondeados. En esta vista, el *condylus lateralis* aparece un poco más desarrollado respecto al *condylus medialis*.

El *trochanteris femoris* se une a la *facies articularis antitrochanterica* formando un reborde continuo en el extremo proximal de la diáfisis que se dispone transversalmente respecto al eje del hueso. Este reborde forma una suave curvatura que alcanza el *caput femoris*. Las *impresiones obturatoriae* se disponen sobre un área deprimida, que en este caso se encuentra rodeada por una elevación lateral bien robusta. No existe ninguna cresta delimitando esta área como se observa en otras especies. Esta región de superficie irregular está más profundamente deprimida que en *Eudyptes* y *Spheniscus*. La *linea intermuscularis caudalis* es apenas visible en la parte proximal, mientras que en su parte distal se encuentra medianamente desarrollada. Presenta una bifurcación que genera dos ramas divergentes, la más interna se continúa débilmente hasta el área condilar, mientras que la otra no está casi desarrollada. Cerca del área condilar, la rama interna forma la *crista supracondylaris medialis* que diverge lateralmente y contacta con la cara externa del *condylus medialis*. El área correspondiente al *tuberculum gastrocnemialis lateralis*, que está aquí ausente, se presenta irregular, con una depresión pequeña con bordes redondeados. En *P. adeliae* y menos marcadamente en *Eudyptes*, esta depresión posee los bordes más agudos. La *crista tibiofibularis* es similar a la de *P. antarctica* y *Eudyptes*, con su borde redondeado y no filoso como en *Spheniscus* y *P. adeliae*. La *fossa poplitea* ocupa una amplia superficie, más o menos delimitada y con una superficie irregular y perforada. Las impresiones

*ligamentarias cruciati cranialis* se hallan sobre una superficie amplia, con una curvatura similar a la de *P. adeliae*.

Proximalmente, la *fovea ligamentaris capitis* constituye una amplia y profunda depresión, como en *P. antarctica*, mientras que en *P. adeliae*, *Eudyptes* y *Spheniscus* se encuentra menos desarrollada. Junto al *caput femuris* y luego de un pequeño estrechamiento se dispone la *fossa trochanteris* ocupando un área triangular.

Distalmente, al igual que en todas las especies aquí descritas, la impresión *ligamentaris collateralis lateralis* no se distingue. Sin embargo, la *fovea tendineus tibialis cranealis* está representada por una depresión que en este caso adquiere una configuración alargada y es bien conspicua por su tamaño. En otras especies, esta *fovea* puede ser redondeada como en *P. antarctica*, redondeada y pequeña como en *Spheniscus* o subredondeada pero pequeña como en *Eudyptes* y *P. adeliae*.

En vista lateral interna, la diáfisis es casi recta. El *condylus medialis* se prolonga en forma subredondeada hacia la parte caudal. El *epicondylus medialis* se presenta apenas visible sobre esta superficie. Por debajo del mismo, en la cara lateral del cóndilo se presenta un área con una pequeña depresión un poco más marcada que en *Eudyptes*.

En vista lateral externa, las impresiones *illiotrochantericae* se ven difusas e irregulares en su contorno en el extremo proximal, aunque toda el área sobre la cual se sitúan se encuentra un poco más elevada de la superficie lateral de la diáfisis. En el área condilar, la *crista tibiofibularis* se prolonga más caudal que distalmente, desarrollando una dilatación en su contorno que lo aleja de la forma circular, al igual que ocurre en *P. adeliae*, y como en éste, la cara lateral posee una depresión más profunda de la observada en *Spheniscus*.

**Tibiotarso:** en vista craneal, el *sulcus intercnemialis* es muy poco profundo en comparación con las demás especies comparadas; se encuentra delimitado por la *crista cnemialis lateralis* y la *crista cnemialis cranialis* y se extiende hasta el extremo proximal disminuyendo su profundidad gradualmente como en *Spheniscus* y en otras especies de *Pygoscelis*. En *P. papua*, la *crista cnemialis lateralis* está muy poco extendida sobre la diáfisis, por lo cual no se forma un surco profundo como en otras especies. La *facies cranialis* es convexa, excepto a la altura de la *crista fibularis*,

donde la superficie plana se extiende desde esta cresta hasta la *crista fibularis cranialis*. En su extremo distal presenta un *sulcus extensorius* a continuación del *canalis extensorius*. La cresta que forma la pared interna del *sulcus extensorius* forma una prominencia similar a la que se observa en *Pygoscelis adeliae*, aunque en *P. papua*, se sitúa más distalmente. El *pons supratendineus* se extiende cubriendo una porción de este canal y su superficie se ubica en forma oblicua respecto a la *facie cranialis* de la diáfisis, como en *S. magellanicus* y *E. chrysocome*. En esta vista, el *condylus lateralis* se extiende por encima de este puente hasta contactar con la diáfisis al igual que en las otras especies de *Pygoscelis*. Este carácter se encuentra menos acentuado en *Eudyptes*. En *Spheniscus* ambos cóndilos contactan con el *pons supratendineus* sin prolongarse por encima de éste. Como en *Spheniscus*, el *condylus medialis* es más ancho que el *condylus lateralis*. Este último se sitúa en el mismo eje de la diáfisis, mientras que el primero diverge lateralmente.

En vista caudal, la separación entre la *trochlea cartilaginis tibialis* y la diáfisis se encuentra bien acentuada. El reborde del *condylus medialis* forma una proyección transversal al eje de la diáfisis y a continuación de éste se forma una depresión que la separa aún más de la diáfisis. Estos rebordes se presentan más engrosados y redondeados que en *Eudyptes* y *Spheniscus*, otorgándole un aspecto aún más robusto que en otras especies del género *Pygoscelis*. El *tuberculum retinaculi musculi fibularis* es bien notorio, a diferencia de lo observado en *Spheniscus* y *Eudyptes*. La *crista fibularis* se extiende sobre algo más de la sexta parte (17 %) del hueso, siendo el género cuya menor proporción está ocupada por esta cresta. Las *tuberositas popliteus* unen las *facies articularis lateralis* con una cresta que corre paralela a la *crista fibularis* hasta desaparecer en la *facies caudalis*.

Proximalmente, la *crista patellaris* se une a la *crista cnemialis cranialis* formando una línea apenas arqueada que se extiende proximalmente, dejando un pequeño espacio menos marcado que en *Eudyptes* y *Spheniscus* para el *sulcus intercnemialis*, el cual en *P. papua* se encuentra muy poco profundizado. La *incisura tibialis* se encuentra excavada en forma de semicírculo, formando una curva amplia. En el *area interarticularis* se eleva una prominencia de mayor tamaño que en otras especies y suavemente redondeada como en *S. magellanicus* que se ubica entre las áreas articulares. Las *facies articularis medialis* es mucho más amplia que la *fossa retropatellaris*.

Distalmente, los cóndilos son robustos y entre ellos se genera un surco más profundo que en *Eudyptes* y más ancho que en otras especies. La *trochlea cartilaginis tibialis* se ubica entre ambos cóndilos, que en esta vista se observan asimétricos, difiriendo en este carácter de *Eudyptes* y asemejándose a *P. antarctica*. El *condylus medialis* es más prominente que el *condylus lateralis*, cuyo reborde se observa más aguzado.

En vista lateral externa, el *condylus lateralis* posee un contorno redondeado con un reborde que se torna más débil en la parte inferior. El cóndilo se proyecta casi exclusivamente hacia la parte craneal, sobrepasando apenas el límite caudal de la diáfisis. El *tuberculum reticulati fibularis* adquiere forma alargada, carácter único que lo distingue del resto. En vista lateral interna, el *condylus medialis* posee un contorno oval bien alargado que se proyecta hacia la región craneal en su mayor parte y en menor proporción hacia la caudal. El reborde de este cóndilo mantiene similar ancho en toda su extensión. Continuando con el eje de la diáfisis, se desarrolla el *epicondylus medialis* extendiéndose en forma alargada hacia la región craneal; esto lo diferencia de las demás especies, en las cuales esta proyección adquiere forma redondeada o se divide en dos porciones.

**Tarsometatarso:** Es más corto y de forma más cuadrangular, adquiriendo de esta forma un aspecto más robusto. La *eminencia intercotylaris* ubicada en el extremo proximal es redondeada y ancha, adoptando una forma similar a la de *Eudyptes* y *P. antarctica*. Distalmente a esta estructura se hallan dos fosas apenas diferenciables de la *facies cranialis*. Una cresta ósea poco marcada separa la *fossa infracotylaris dorsalis lateralis* de la *fossa infracotylaris dorsalis medialis*, de menor tamaño que la primera. Una protuberancia única en la región central de la *facies cranialis* forma las *tuberositas muscoli tibialis cranialis*, que divide el *foramen vasculare proximale mediale* del *foramen vasculare proximale laterale*. Ambos, presentan forma redondeada, pero el último es de menor tamaño. El primero de ellos se sitúa sobre el *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* que se encuentra apenas marcado, mientras que el segundo, se ubica dentro del *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis* que es más ancho y se extiende distalmente. Lo mismo puede observarse en *P. adeliae*. La divergencia lateral de la tróclea II forma un ángulo intermedio entre *P. adeliae* cuya divergencia está bastante marcada y las demás especies comparadas, cuya

divergencia es notablemente menor. Esta tróclea presenta rebordes apenas marcados, mientras que la tróclea para el dígito III, presenta fuertes rebordes trocleares y su ancho distal es mayor que el proximal. La tróclea IV se destaca por su poca elongación distal y no posee divergencia lateral.

La *cristae intermediae hypotarsi* no se diferencia de las *cristae lateralis hypotarsi* y la *cristae medialis hypotarsi*, sino que forman dos domos. Distalmente a éstos, se encuentran los forámenes vasculares que atraviesan el cuerpo del hueso y se abren en orificios alargados sobre la *facies caudalis*. El *foramen vasculare proximale mediale* es del mismo tamaño que el *foramen vasculare proximale distale*, mientras que son desiguales en *P. antarctica*. No se diferencia la *fossa parahypotarsalis lateralis*.

La diferencia de nivel entre las *cotyla medialis* y *lateralis* y la *eminentia intercondylaris* es muy pequeña, como en *Eudyptes* y en *P. adeliae*. La *cotyla medialis* se desarrolla en una superficie deprimida formando un área circular, un poco mayor que la *cotyla lateralis*. Una depresión poco profunda aparece en el área intercotylaris, ocupando en este caso una superficie más amplia que en *Spheniscus* y *Eudyptes*.

Ni la *crista medialis hypotarsi* ni la *crista lateralis hypotarsi* son conspicuas, siendo la especie que menor desarrollo del hipotarso presenta, en contraste con *Eudyptes*, donde estas crestas se forman más agudamente.

#### 2.4. *Pygoscelis antarctica*

**Cráneo:** la abertura del *foramen magnum* es circular como en *P. adeliae* y no subredondeada como en *S. magellanicus* y *Eudyptes* o con la base recta como en *P. papua*. El ángulo que forman entre sí los planos que incluyen al *foramen magnum* y la *lamina parasphenoidalis* es de 55°, como en *P. adelia*, mientras que es mayor en *P. papua* y *S. magellanicus*.

La *crista nuchalis temporalis* no forma expansiones a modo de alas como en *Eudyptes* y *Spheniscus*, aunque se encuentra apenas más desarrollada que en las otras especies de *Pygoscelis*. Como en las otras especies de este género, se ubican subverticalmente y se hacen menos nítidas hacia la parte dorsal, hasta desaparecer cerca de la *crista nuchalis sagitalis*, que forma una suave curvatura convexa hacia la

parte anterior del cráneo. Se disponen enmarcando un área cuadrangular, como en la mayoría de las especies, a excepción de *Spheniscus*, en la cual esta área es más o menos triangular. La *fossa temporalis* está poco desarrollada y su profundidad se torna mayor en la parte ventral. Por delante, está delimitada por el *processus postorbitalis* y caudalmente por la *crista nuchalis temporalis*. Como en las otras especies de *Pygoscelis*, dorsalmente es redondeada aunque no posee un límite claramente establecido.

El *sulcus nasale glandulae* adquiere una configuración similar a la de *P. adeliae*, extendiéndose desde el lagrimal a lo largo del borde supraorbitario hasta detrás de la órbita, ocupando parte del *processus postorbitalis*. Se diferencia de *Spheniscus* por la presencia de un reborde supraorbitario. En la línea sagital, a la altura de los frontales, estos surcos se encuentran separados por una delgada línea ósea, como en *P. papua*. En *P. adeliae* esta línea es más angosta, y en *Eudyptes* y *Spheniscus* la porción interorbitaria es notablemente mayor. Los *processus nasalis* de los premaxilares se mantienen paralelos hasta su contacto con los nasales como en *P. adeliae*, *Eudyptes* y *Aptenodytes forsteri*.

La *lamina parasphenoidalis* se sitúa sobre un plano subparalelo e inferior respecto al plano que forma la *crista tomialis*. El extremo distal del *rostrum* se encuentra inclinado ventralmente. El ángulo que forman estos dos planos es muy pequeño, igual que en *Eudyptes*. El pico es un poco más corto que en *P. papua*. Las *aperturas nasalis osea* se disponen de modo muy similar que en *P. papua*, abriéndose lateralmente en la parte más distal y dorsalmente en la porción más proximal, a diferencia de *Spheniscus*, en el cual son laterales.

*Pygoscelis antarctica* se encuentra entre las especies en las cuales la curvatura de la barra yugal está más marcada, indudablemente más que en *Spheniscus*.

En vista palatal, los procesos de la *lamina parasphenoidalis* se sitúan cercanos al área condilar, como en *P. adeliae* y *Spheniscus*.█

**Mandíbula:** Ambos *ramus mandibulae* se unen mediante un pequeño *pars symphysialis*. Cada hemimandíbula está inclinada hacia la línea media en su parte más ventral.

Externamente, sobre el esplenial y el dentario aparece una sutura curvada y oblicua respecto a la *crista tomialis*, similar a *Spheniscus* y a *P. adeliae*, mientras que en *P. antarctica* es subvertical como en *Eudyptes* y en *P. papua* es horizontal. Como en todas las especies del género *Pygoscelis*, el *processus retroarticularis* es similar en tamaño a la *fossa articularis quadratica*.

**Húmero:** su tamaño es de mediano a pequeño; constituyendo la especie más gracil del género *Pygoscelis*. La diáfisis aplanada presenta un *angulus preaxialis* muy conspicuo, que alcanza los 28°, igual que en *P. papua*. El *caput humeri* posee una superficie redondeada.

El *sulcus ligamentaris transversus* se compone por dos fosas: una redondeada del lado interno y una alargada del lado externo. Esto lo diferencia de *P. papua*, especie en la cual ambas fosas son ovaladas.

Desde este surco hasta el *sulcus n. coracobrachialis* se extiende la *facies bicipitalis*. Un puente óseo separa este surco del *sulcus ligamentaris transversus*.

El *tuberculum ventrale* limita este surco por su lado distal, presentando una depresión ovalada en su centro, la cual está orientada hacia la *facies cranialis*. A esta misma altura pero sobre el lateral externo se sitúa la *facies muscoli pectoralis* paralela al eje de la diáfisis. Su profundidad aumenta suavemente hacia el extremo proximal. En este ángulo se observa el *tuberculum dorsale*, contribuyendo a la formación de la *crista deltopectoralis*.

El *ángulo preaxialis* es de 28°, carácter distintivo para esta especie, ya que en otros casos este valor es notablemente menor.

Los *condylus ventralis* y *dorsalis*, se disponen sobre sendos planos oblicuos al eje de la diáfisis, exhibiendo un desarrollo similar y forma subredondeada. Proximalmente, entre los dos cóndilos, se sitúa la *fossa m. brachialis* limitada por una pequeña elevación por su lado proximal. La *incisura intercondylaris* comunica con esta fosa y se abre distalmente formando un surco que es relativamente más profundo que en las otras especies de *Pygoscelis* y similar a lo observado en *Eudyptes* y *Spheniscus*. Una pequeña protuberancia ósea separa esta fosa de una marca de menor profundidad situada proximalmente al *condylus ventralis*.

En vista caudal, la *facies caudalis* se sitúa en el mismo plano que la epífisis proximal. La *fossa tricipitalis* es doble y ocupa gran parte del área proximal, presentando una forma redondeada.

Dos impresiones musculares aparecen sobre la *facies musculi supracoracoideus*. La mayor es alargada y superficial y se dispone oblicua al eje de la diáfisis, mientras que la menor es subcircular y de profundidad moderada, a diferencia de lo observado en *P. papua* y *P. adeliae*, donde se encuentra mucho más excavada.

Las *extremitas distalis humeri* se disponen solapadas entre sí. La más craneal es la más ancha y menos elongada, mientras que las otras dos son subiguales en cuanto a su longitud, como en *P. antarctica*, *Spheniscus* y *Eudyptes*.

Sobre laterales opuestos se desarrollan un *tuberculum ventrale* redondeado y situado en un plano distal y un *tuberculum dorsale* más elongado. El *sulcus ligamentosus transversus* se divide en dos partes, la ventral redondeada y profunda y la dorsal apenas un poco menos superficial.

En vista distal, según la longitud relativa de las *extremitas distalis humeri* puede diferenciarse de *P. adeliae* y *P. papua* ya que en *P. antarctica* la *extremita* caudal se dispone en un plano inferior, mientras que la intermedia y la craneal se sitúan paralelas entre sí.

**Fémur:** la diáfisis es apenas curvada y el *caput femoris* es redondeado.

La *crista trochanteris* se dispone paralela a los bordes de la diáfisis y forma un reborde en forma de cresta que se insinúa menos hacia la parte distal y se continúa a lo largo de la *facies cranialis* formando la *línea intermuscularis cranialis*. Esta línea se presenta bien visible sobre la parte media de la *facies cranialis* y desaparece en la región distal sin contactar con el área condilar. En *Eudyptes* y *P. papua* se presenta aún más débil que en *Spheniscus*, *P. antarctica* y *P. adeliae*. Sobre la *facies cranialis* se forma el *sulcus patellaris* que divide los rebordes de los *condylus medialis* y *lateralis*. Ambos cóndilos adquieren un desarrollo diferencial, estando el *lateralis* más desarrollado que el *medialis*. El *sulcus patellaris* es similar al observado en *P. papua*, más excavado que en otras especies. Los rebordes de los cóndilos delimitan en la parte distal un *sulcus intercondylaris*, que es menos profundo aquí que en cualquiera de las especies comparadas.



En vista caudal, el *trochanteris femoris* alcanza un desarrollo solamente comparable al de *P. adeliae*, pero dispuesto oblicuamente. En las demás especies, este es un rasgo mucho menos acentuado. La *facies articularis antitrochanterica* aparece a continuación de esta prominencia. Sobre una zona algo deprimida se sitúan las *impresiones obturatoriae*. En algunas otras especies, esta región constituye una zona definida por una línea débil que delimita una zona oval, pero en este caso, está muy mal definida. La *línea intermuscularis caudalis* desarrolla una única línea que distalmente se continúa hacia la parte interna y contacta con la parte externa del *condylus medialis*. No se observa la bifurcación típica en dos ramas divergentes que se dirigen hacia la parte distal como ocurre en las otras especies, sino que en *P. antarctica* el equivalente a una de estas ramas continúa con el trayecto de la *línea intermuscularis caudalis*. La porción distal de esta línea se proyecta constituyendo la *crista supracondylaris medialis*, que se continúa ininterrumpidamente hasta el área condilar.

Aunque no se observa el *tuberculum gastrocnemialis lateralis*, en esta área aparece una pequeña tuberosidad. Como ha sido mencionado para la descripción de las otras especies, la *crista tibiofibularis* puede presentarse con dos aspectos diferentes: con sus bordes filosos como en el caso de *Spheniscus* y *P. adeliae* o con sus bordes redondeados como *Eudyptes*, *P. papua* y *P. antarctica*. La *fossa poplitea* posee una configuración semejante a la de *Eudyptes*, donde se puede delimitar claramente aunque su profundidad es bastante escasa. Las impresiones *ligamentarias cruciati cranialis* se sitúan sobre una superficie con poca curvatura en comparación con otras especies comparadas.

Al igual que en en *P. papua*, la *fovea ligamentaris capitis* se encuentra expandida y adquiere una profundidad considerable, mientras que en *P. adeliae*, *E. chrysocome* y *S. magellanicus* es más pequeña.

En vista distal, la *fovea tendineus tibialis cranialis* está representada por un foramen más o menos circular, mientras que en otras especies puede ser subredondeado u oval.

La diáfisis es recta en vista lateral interna, diferenciándose de *P. papua*. El *condylus medialis* se desarrolla luego de una pequeña constricción desarrollada a partir de la *facie cranialis* y se prolonga en forma más o menos redondeada hacia la

parte caudal. No se observa el *epicondylus medialis* y la cara lateral del cóndilo presenta un área deprimida bien definida, de forma circular.

En vista lateral externa, las impresiones *illiotrochantericae* se presentan como irregularidades en la textura de la superficie lateral de este hueso y no poseen un contorno definido. En el área condilar, la *crista tibiofibularis* se prolonga caudal y distalmente en similares proporciones, como ocurre también en *Spheniscus* y *Eudyptes*. En otras especies como en *P. adeliae* y *P. papua*, esta cresta se dilata caudalmente perdiendo su contorno redondeado. La cara lateral posee una depresión menos profunda que la observada en *S. magellanicus*.

**Tibiotarso:** en vista craneal, el *sulcus intercnemialis* es menos profundo que en *Spheniscus* pero más que en *Eudyptes* y al igual que en ambos, se encuentra delimitado por la *crista cnemialis lateralis* y la *crista cnemialis cranialis*. Este surco se extiende hasta el extremo proximal disminuyendo su profundidad gradualmente como ocurre en *Spheniscus*. La *facie cranialis* es convexa, excepto a la altura de la *crista fibularis*, donde la superficie plana se extiende desde esta cresta hasta la *crista fibularis cranialis*. En su extremo distal, el *sulcus extensorius* se continua con el *canalis extensorius*. El *pons supratendineus* se extiende cubriendo una porción de este canal y su superficie se ubica en forma oblicua respecto a la *facie cranialis* de la diáfisis. En esta vista el *condylus lateralis* se extiende por sobre este puente hasta contactar con la diáfisis. Algo similar pero menos acentuado ocurre en *Eudyptes*. En *Spheniscus* ambos cóndilos contactan con el *pons supratendineus* sin prolongarse por encima de éste. Como en *Spheniscus*, el *condylus medialis* es más ancho que el *condylus lateralis*. Este último se encuentra en el mismo eje de la diáfisis, mientras que el primero diverge lateralmente.

La *trochlea cartilaginis tibialis* se divide de la diáfisis por la proyección de los rebordes de los cóndilos, especialmente del reborde del *condylus medialis* que forma una cresta oblicua al eje de la diáfisis. Estos rebordes se presentan más engrosados y redondeados que en *Eudyptes* y *Spheniscus*, otorgándole a los cóndilos un aspecto más robusto. El *tuberculum reticulati muscoli fibularis* es más conspicuo que en los demás géneros aquí estudiados. La *crista fibularis* se desarrolla en la región proximal y abarca un poco más que la quinta parte del mismo (22 %), ocupando una parte mayor que en *Eudyptes* pero menor que en *Spheniscus*. A

diferencia de *Spheniscus* y *Eudyptes*, entre esta cresta y la *facies caudalis* se forma un surco. Las *tuberositas popliteus* se diferencian más claramente de las *facies articularis lateralis* y se encuentran apenas sobreelevadas respecto a la *facies caudalis*.

La *crista patellaris* se une a la *crista cnemialis cranialis* formando una línea menos arqueada que en *Eudyptes*, que se proyecta proximalmente alejándose del eje de la diáfisis, dejando un pequeño espacio menos marcado que en *Eudyptes* y *Spheniscus* para el *surco intercnemialis*. En el *area interarticularis* se eleva una prominencia suavemente redondeada como en *Spheniscus* que se ubica entre las áreas articulares. Las *facies articularis medialis* y la *fossa retropatellaris* adquieren un tamaño similar.

En vista distal, los cóndilos son robustos y entre ellos se genera un surco intertrochlearis más estrecho que en *S. magellanicus* y en *E. chrysocome*. La *trochlea cartilaginis tibialis* se ubica entre ambos cóndilos, que a diferencia de *Eudyptes* son asimétricos. El *condylus medialis* es más prominente que el *condylus lateralis*.

En vista lateral externa, el *condylus lateralis* posee un contorno redondeado con un reborde que se hace más marcado en la región craneal. Se proyecta hacia la parte anterior y posteriormente sobrepasa levemente el límite externo de la diáfisis. La superficie lateral del cóndilo se desarrolla uniformemente. La depresión *epicondylaris lateralis* se extiende en forma homogénea, a diferencia de lo descrito para *Spheniscus* y *Eudyptes*.

En vista lateral interna, el *condylus medialis* posee un contorno oval que se proyecta casi en su totalidad hacia la región craneal y cuyo eje mayor se dispone formando un ángulo obtuso con el eje de la diáfisis. Este cóndilo es más redondeado que en las demás especies comparadas. Como en *P. papua*, el reborde de este cóndilo se hace más fuerte en la parte más anterior. El *epicondylus medialis* se desarrolla sobre un área circular en la parte anterior del cóndilo, en la zona de unión con la diáfisis formando una única prominencia redondeada, (a diferencia de *S. magellanicus* que presentaba dos prominencias).

**Tarsometatarso:** Posee un tamaño pequeño, bastante aproximado al de *E. chrysocome* y menor al de *Pygoscelis* y *S. magellanicus*. Su aspecto general es

grácil y rectangular. En su cara craneal, la *eminentia intercotylaris* ubicada en el extremo proximal, es poco prominente, como en *P. papua*. En otras especies, en cambio, esta prominencia es más aguda.

Las fosas de la *facies cranialis* son apenas distinguibles entre sí. Entre ellas se interpone una delgada cresta ósea. La *fossa infracotylaris lateralis* es un poco mayor que la *fossa infracotylaris medialis*. Por otro lado, en *Eudyptes*, esta cresta no aparece y las fosas se observan como una única depresión. En la parte central, una protuberancia única forma las *tuberositas muscui tibialis cranialis*, que divide el *foramen vasculare proximale mediale* situado sobre el *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* del *foramen vasculare proximale laterale*, a partir del cual se forma el *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis*, que es el más ancho y profundo de ambos, mientras que en *P. papua* ambos surcos son muy similares.

La tróclea para el dígito II posee una divergencia lateral, que comparada con las demás especies de *Pygoscelis*, es suave, aunque forma una angulación mayor que en *Eudyptes* y similar a la de *Spheniscus*. La tróclea para el dígito III, se sitúa en el eje medio del hueso, enmarcada por unos rebordes trocleares fuertes. Es más prominente que las trócleas II y IV y más ancha en su extremo distal que en el proximal. La tróclea para el dígito IV no posee divergencia lateral y se destaca por su poca elongación distal.

El hipotarso es similar en *P. papua*, ya que las crestas, que se encuentran poco diferenciadas, son redondeadas y suaves. Se desarrollan únicamente la *cristae lateralis hypotarsi* y la *cristae medialis hypotarsi*. Los *foramina vasculare proximale mediale* y *laterale* se abren caudalmente en pequeñas aberturas. Las trócleas III y IV presentan fuertes rebordes trocleares, mientras que los de la tróclea II se encuentran mucho menos marcados.

La diferencia de nivel entre las *cotyla medialis* y *lateralis* y la *eminentia intercotylaris* es más pequeña que en *Spheniscus*. La *cotyla medialis* se desarrolla sobre una depresión circular y ocupa una superficie mayor que la *cotyla lateralis*. En el *area intercotylaris* no se observa la pequeña depresión que suele aparecer en otras especies.

## 2.5. *Eudyptes chrysocome*

**Cráneo:** el *foramen magnum* posee un contorno variable aunque en general es subcircular, con la porción dorsal más ancha que la ventral, inversamente a lo que sucede en *S. magellanicus*, por el contrario, en *Pygoscelis* es circular en la base y más aguzado dorsalmente. El plano que contiene al *foramen magnum* forma un ángulo de 65° con el plano de la placa basitemporal, como en *P. papua*.

La *crista nuchalis temporalis* no produce expansiones aladas, y se ubica subverticalmente hasta unirse con la *crista nuchalis transversa*, que se dispone transversalmente a la línea sagital. El diseño cuadrangular de esta región lo aproxima más a *Pygoscelis* que a *Spheniscus*.

La *fossa temporalis* se encuentra delimitada por el *processus postorbitalis* y la *crista nuchalis temporalis*, estando menos excavada en *Eudyptes* que en *Spheniscus*, pero más que en *Pygoscelis*. La mayor profundidad aparece cercana al piso de la fosa, y prácticamente no posee un límite bien definido en la porción más dorsal.

Presenta un ancho *sulcus glandulae nasale* sobre los frontales, delimitado por rebordes laterales y una pared posterior formada por este mismo hueso. Este surco se encuentra menos desarrollado que en *Pygoscelis*, pero mucho más que en *Spheniscus*. La distancia en la línea media sagital entre los surcos derecho e izquierdo es menor que en *Spheniscus* pero no tan pequeña como en *Pygoscelis*. Estos surcos se angostan en la parte más anterior, interrumpiéndose antes de llegar al lagrimal. El reborde supraorbitario, cuya línea se continúa con el lagrimal, es bien conspicuo y su ancho disminuye levemente hacia la parte posterior. En *Pygoscelis*, este reborde posee un ancho muy similar en toda su extensión, relativamente mayor en la parte media.

En vista dorsal, los nasales tapan a los lagrimales y no se interponen entre los procesos nasales de los premaxilares que se mantienen paralelos.

La base del *rostrum* no se ensancha en la forma característica descrita para otros pingüinos como *Pygoscelis* y *Spheniscus*, sino que mantiene una extensión transversal semejante.

El *arcus jugalis* se encuentra fuertemente curvado, como en *Pygoscelis*, ubicándose su punto de inflexión en la zona donde el yugal articula con el lagrimal. En cambio, en *Spheniscus*, esta barra es más gracil y su curvatura es más suave.

La *lamina parasphenoidalis* al igual que en *Pygoscelis*, se dispone en un plano subparalelo al de la *crista tomialis*, formando un ángulo apenas menor que en *Spheniscus*. El pico se sitúa por encima de la *lamina parasphenoidalis* y con el extremo distal inclinado ventralmente.

En vista palatal, se asemeja a *P. papua* en la configuración de la *lamina parasphenoidalis* y sus procesos, que se disponen lateralmente. En todas las demás especies, estos procesos están más cerca del cóndilo occipital.

**Mandíbula:** El pequeño *pars symphysial* une los *ramus mandibulae* que se disponen inclinados con la parte ventral más cercana al plano sagital. En vista lateral externa, la sutura mandibular sobre el esplenial y el dentario forma una línea subvertical justo en la zona en la que la rama mandibular posee su máxima altura. Por el contrario, es diagonal en *S. magellanicus* y *Pygoscelis*. El *processus retroarticularis* es de tamaño menor al de la superficie articular en vista dorsal, y se encuentra unido al *processus mandibulae medialis* formando una medialuna con la concavidad hacia la parte posterior. La *fossa articularis quadratica* y el *processus retroarticularis* presentan diferente extensión, mientras que son iguales en *Pygoscelis*.

**Húmero:** posee un aspecto grácil en comparación con las otras especies de pingüinos descritas. La diáfisis es aplanada y un poco más curvada que en *Spheniscus*. con la epífisis proximal globosa y más o menos ancha en relación con el tamaño del hueso.

El *caput humeri* posee una superficie redondeada, aunque menos ancha que en *Spheniscus*. En vista craneal, el *sulcus ligamentaris transversus* se encuentra dividido en dos porciones. Ambas son profundas, a diferencia de lo que fue descrito para *S. magellanicus*. En *P. papua* y *Spheniscus*, la porción más alejada de la *fossa tricipitalis* está abierta del lado de la diáfisis.

La *facies bicipitalis* se extiende desde este surco hasta el *sulcus n. coracobrachialis*. La pared que separa esta ancha incisura del *sulcus ligamentaris transversus* es discontinua y no es tan nítida como en otras especies. Cabe destacar

que la *facies musculi pectoralis* es más angosta en *E. chrysocome* que en *Spheniscus*. El *tuberculum ventrale* es más redondeado en *Eudyptes* que en *Spheniscus* y posee una pequeña fosa con una ubicación intermedia entre la cara lateral y la craneal. La *impression coracobrachialis* posee una forma alargada. El extremo distal de este surco es aguzado mientras que el proximal es redondeado y más profundo, haciéndose más superficial en su extremo distal. El *tuberculum dorsale* es pequeño y muy poco conspicuo, similar en apariencia a *P. antarctica*. Lateralmente este tubérculo se continúa por una *cresta deltopectoralis* delgada y de ancho constante.

Siguiendo esta misma línea lateral se presenta el *angulus preaxialis*. El eje de la diáfisis se desvía  $9^\circ$ , ángulo que en otras especies es mucho mayor, como en *P. papua*, donde es de  $22^\circ$  y en *P. antarctica*, donde es de  $35^\circ$ .

La *incisura intercondylaris* está comunicada con la *fossa m. brachialis*, desarrollada entre ambos cóndilos. El *condylus dorsalis* es redondeado y se encuentra en el ángulo distal externo del hueso. El *condylus ventralis* es más alargado que el anterior y en este caso es más prominente.

Junto al *condylus ventralis* se desarrolla una fosa menos profunda que la *fossa m. brachialis* y apenas separada de ésta. En *Pygoscelis* y en *Spheniscus* ambas fosas se encuentran más separadas. Distalmente, una prolongación hacia la parte más interna forma el *epicondylus ventralis*. Los bordes de esta prolongación no son paralelos como en *Spheniscus* y dibujan una zona más o menos triangular.

En vista caudal, la *epiphysis proximalis* posee gran parte de su volumen ocupado por la *fossa tricipitalis* que adquiere un contorno subredondeado.

Sobre la *facies musculi supracoracoideus* se encuentran dos impresiones musculares oblicuas al eje de la diáfisis, que adquieren un desarrollo similar en *P. antarctica*, mientras que se encuentran más profundamente marcadas en *P. papua* y menos en *Spheniscus*. La más interna de ellas es más ancha y está más deprimida que la segunda, la cual es alargada y se dispone sobre un área un poco elevada del resto de la *facies*.

Las *extremitas distalis humeri* se desarrollan lateral e internamente en forma imbricada. La caudal es la más ancha y de menor extensión, mientras que la intermedia y la craneal poseen una extensión similar, a diferencia de *S. magellanicus*, donde la elongación es diferente en ambas extremidades. En vista

proximal, el *sulcus ligamentosus transversus* se ve interrumpido formando dos zonas excavadas separadas, que a diferencia de *Spheniscus*, presentan ambas similar profundidad.

**Fémur:** el *caput femoris* es redondeado y se encuentra bien separada del cuerpo del hueso, como ocurre en las demás especies a excepción de *P. papua*, donde la separación es un tanto menor.

En vista craneal, la *crista trochanteris* se dispone oblicuamente al eje de la diáfisis y al igual que en *P. adeliae* se encuentra bien desarrollada, más aún que en *Spheniscus*. A lo largo de la diáfisis, en la parte más externa de la *facies cranialis* se desarrolla una *línea intermuscularis cranialis*, que constituye una prolongación de la *crista trochanteris* y se hace difusa hasta desaparecer antes de llegar al extremo distal. Esta línea llega a la parte media de la diáfisis en su porción más distal. Posee un desarrollo similar al de *P. papua*, encontrándose más marcada en otras especies.

En el extremo distal ensanchado se encuentran los cóndilos, y entre ellos se ubica el *sulcus intercondylaris*. Proximalmente, se continúa este canal, formando el *sulcus patellaris*, que en esta especie está bien desarrollado. Ambos cóndilos en esta vista aparentan tener un desarrollo similar, a diferencia de lo descrito para *Spheniscus*, en el cual, el *condylus lateralis* es más expandido lateralmente que el *condylus medialis*. ■

En vista caudal, el *trochanteris femoris* se ubica más o menos transversalmente respecto al eje de la diáfisis, como en *Spheniscus*, mientras que en *P. papua* se sitúa en forma más oblicua. La *facies articularis antitrochanterica* se dispone uniendo al *trochanteris femoris* con la *facies articularis acetabularis*, desarrollándose una superficie plana, que se proyecta en esta vista como una línea transversal al eje de la diáfisis. Las *impressiones obturatoriae* se encuentran sobre un área deprimida, viéndose similares a las que aparecen en *P. adeliae* y más nítidas que las de *P. antarctica* y *P. papua*. La *fossa trochanteris* aparece más superficialmente que en cualquier otra especie.

Solo se hace visible la *línea intermuscularis caudalis* en su porción distal, luego de que se bifurca generando dos ramas divergentes. La rama más interna, que es la más conspicua de las dos, está apenas marcada formando una delgada *crista supracondylaris medialis*. Esta cresta no se interrumpe en toda su trayectoria,



lo que sí ocurre en *P. adeliae*. El *tuberculum gastrocnemialis lateralis* no se individualiza claramente.

En *E. chrysocome*, la *crista tibiofibularis* es diferente a *P. adeliae* y *Spheniscus* ya que sus bordes se encuentran más redondeados, al igual que en *P. papua* y en *P. antarctica*. La *fossa poplitea* no posee sus bordes bien delimitados ya que los accidentes que la rodean no son bien conspicuos como en *P. papua* y *P. adeliae*. Las *impresiones ligamentarias cruciati cranialis* son similares en *Spheniscus*, ubicándose sobre una superficie más deprimida que en *P. antarctica* y menos que en *P. papua* y *P. adeliae*.<sup>1</sup>

La *fovea ligamentaris capitis* es superficial, como en *Spheniscus* y *P. adeliae*. En *P. papua* y *P. antarctica*, esta depresión se hace mucho más profunda y ocupa un área mucho mayor.

Las *impresiones ligamentaris collateralis lateralis* no se distinguen. La *fovea tendineus tibialis cranealis* está representada por un foramen poco profundo pero expandido, de mayor tamaño que en *Spheniscus* pero de menor profundidad que en *P. papua*.

En vista lateral interna, la diáfisis es recta como en la mayoría de las especies comparadas y no curvada como en *P. antarctica*. El *condylus medialis* se prolonga en forma suboval hacia la parte caudal. No se observa el *epicondylus medialis* y la cara lateral del cóndilo presenta un área deprimida de menor tamaño que la de *Spheniscus*.

En vista lateral externa, en el extremo proximal, las *impresiones illiotrochantericae* se ven difusas e irregulares en su contorno. En el área condilar, la *crista tibiofibularis* se prolonga caudal y distalmente en similares proporciones. En las especies *P. adeliae* y *P. papua*, esta cresta se dilata distalmente perdiendo su contorno redondeado. La cara lateral posee una depresión más profunda que la observada en *Spheniscus*.

**Tibiatarso:** En vista craneal, el *sulcus intercnemialis* es menos profundo que en *Spheniscus* y al igual que en éste, se encuentra delimitado por la *crista cnemialis lateralis* y la *crista cnemialis cranialis*. Este surco se extiende hasta el extremo proximal disminuyendo su profundidad formando dos escalones sucesivos. La *facies cranialis* es convexa, excepto a la altura de la *crista fibularis*, donde la superficie es

plana. En su extremo distal presenta un *sulcus extensorius* a continuación del *canalis extensorius*. El *pons supratendineus* se extiende cubriendo una porción mayor de este canal que en *Spheniscus* y su superficie se ubica en forma oblicua respecto a la *facies cranialis* de la diáfisis. En esta vista el *condylus medialis* es menos conspicuo que el *condylus lateralis*. Este último se encuentra en el mismo eje de la diáfisis, mientras que el primero diverge lateralmente.

En vista caudal, la *trochlea cartilaginis tibialis* se divide de la diáfisis por la proyección de los rebordes de los cóndilos, especialmente del reborde del *condylus medialis* que forma una delgada proyección en forma de cresta transversa al eje de la diáfisis. El *tuberculum reticulari muscoli fibularis* es menos conspicuo que en *Pygoscelis*. La *crista fibularis* se desarrolla en la región proximal y se extiende sobre una quinta parte del mismo (20 %), ocupando proporcionalmente un área mayor que en *Spheniscus*. Las *tuberositas popliteus* adquieren un relieve más suave que en *Spheniscus* y *P. adeliae*, pero más prominente que en *P. antarctica*, limitando con una *fossa flexoria* apenas marcada.

La *crista patellaris* se une a la *crista cnemialis cranialis* formando una línea apenas arqueada que se proyecta proximalmente dejando un pequeño espacio para el *surco intercnemialis*. La *incisura tibialis* se encuentra excavada en forma de semicírculo, formando una curva más cerrada que en *Pygoscelis*. En el *area interarticularis* se eleva una cresta de forma irregular y no suavemente redondeada como en *Spheniscus* que se ubica entre las áreas articulares. Las *facies articularis medialis* se desarrollan sobre un área más redondeada que la *fossa retropatellaris* que se sitúa más cercana a la *crista cnemialis cranialis*.

En vista distal, el espacio entre los dos cóndilos es amplio y asimétrico, formando un surco ancho y poco profundo. La *trochlea cartilaginis tibialis* se ubica entre ambos cóndilos, que en esta vista poseen tamaños similares, difiriendo en este carácter de *Spheniscus* y *Pygoscelis*. El *condylus medialis* posee un reborde más aguzado que el *condylus lateralis* solo en su porción más caudal.

En vista lateral externa, el *condylus lateralis* posee un contorno subredondeado con el eje mayor perpendicular al eje de la diáfisis. El reborde del cóndilo se torna más débil en su parte media al igual que en *Pygoscelis*, mientras que en *Spheniscus*, su desarrollo es constante. El cóndilo se proyecta hacia la parte anterior y posteriormente casi no sobrepasa el límite de la diáfisis. Una prominencia

de la superficie lateral del cóndilo separa la depresión *epicondylaris lateralis* en una pequeña porción craneal de una depresión de mayor tamaño que se desarrolla más caudalmente.

En vista lateral interna, el *condylus medialis* posee un contorno oval que se proyecta casi en su totalidad hacia la parte anterior y cuyo eje mayor se dispone formando un ángulo obtuso con el eje de la diáfisis. El reborde de este cóndilo mantiene un grosor similar en toda su extensión, haciéndose apenas un poco más débil en la región posterior, donde se une el cóndilo a la diáfisis al igual que lo que se observa en los demás géneros descritos. El *epicondylus medialis* se proyecta formando una única prominencia redondeada (a diferencia de *Spheniscus* que presenta dos prominencias) que se sitúa en la región más anterior del cóndilo.

**Tarsometatarso:** es de tamaño más pequeño que el resto de las especies observadas. Su aspecto general es más grácil y rectangular. En la *facies cranialis*, la *eminencia intercotylaris*, ubicada en el extremo proximal, forma una protuberancia más redondeada que en *Spheniscus* pero menos que en *P. antarctica* y *P. papua*. Las fosas de la *facies cranialis* no pueden ser individualizadas claramente y una única área deprimida constiyuye la *fossa infracotylaris lateralis* y la *fossa infracotylaris medialis*. En cambio, en *P. adeliae* y en *P. papua* se diferencian dos depresiones distintas. En la parte central, una protuberancia forma las *tuberositas musculi tibialis cranialis*, que divide el *foramen vasculare proximale mediale* y el *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* del *foramen vasculare proximale laterale* del *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis*. Cada uno de estos surcos nace en el foramen respectivo y se extiende hacia el extremo distal. Cada uno de ellos es angosto y más profundo que en *Pygoscelis*. A diferencia de lo que puede observarse en *Spheniscus*, ambos surcos son similares en cuanto a su configuración.

La tróclea para el dígito II posee una divergencia lateral muy suave y considerablemente menor que en *Pygoscelis* y *Spheniscus*. La tróclea para el dígito III, situada en el eje central del hueso, está enmarcada por rebordes trocleares fuertes y es más ancha distalmente. La tróclea para el dígito IV no posee divergencia lateral.

La *cristae intermediae hypotarsi* es redondeada, mientras que la *cristae lateralis hypotarsi* es un poco más conspicua. Solo en esta especie la *cristae*

*medialis hypotarsi* es tan aguda y prominente. Por esta razón, el *foramen vasculare proximale* mediale situado en la base de esta cresta, se encuentra oculto en vista caudal. En *Pygoscelis* y *Spheniscus*, este foramen se sitúa distalmente a la cresta. Se encuentra presente también, la *fossa parahypotarsalis lateralis* junto a la *cristae lateralis hypotarsi*. El *foramen vasculare proximale lateralis* se abre caudalmente en posición distal al hipotarso. Las trócleas para los dígitos III y IV presentan rebordes trocleares mucho más fuertes que los de la tróclea para el dígito II.

En el *area intercotylaris* aparece una pequeña depresión similar a la de *Pygoscelis*, pero un tanto menos profunda que en *Spheniscus*. La *crista medialis hypotarsi* se proyecta considerablemente a partir de la *facies caudalis*. Ni en *Spheniscus* ni en *Pygoscelis* este rasgo se encuentra tan acentuado. La *crista lateralis hypotarsi* es menos prominente que la *crista medialis hypotarsi*.

## 2.6. *Aptenodytes forsteri*

**Cráneo:** es de tamaño considerablemente mayor que el de las restantes especies descritas. Consecuentemente, resulta fácilmente identificable. Lamentablemente, sólo se cuenta con un único espécimen perteneciente a un individuo juvenil. Sin embargo, este ejemplar presenta los rasgos necesarios como para establecer los caracteres craneales diagnósticos de la especie.

En vista occipital, el *foramen magnum* posee un contorno subcircular con el área ventral recta. Dorsalmente, se sitúa la *prominentia cerebellaris*, proporcionalmente pequeña en relación a otras especies. El plano del *foramen magnum* forma un ángulo de 70° con el plano de la placa basitemporal, como en *Spheniscus*.

Se encuentra apenas desarrollada la *crista nuchalis temporalis*, que se presenta bajo la forma de una suave ondulación oblícua al plano sagital, sin generar crestas aladas como en de *Spheniscus* y *Eudyptes*. La *crista nuchalis transversa* presenta una suave curvatura convexa hacia la parte anterior del cráneo recordando lo que sucede en *Eudyptes* y *P. adeliae*. Así, la región occipital constituye un área trapezoidal, pudiéndose diferenciar por su forma de *Pygoscelis* y *Eudyptes* que presentan un área cuadrangular y de *Spheniscus*, cuya región es triangular.

Los *processus postorbitalis* se encuentran expandidos lateralmente y no dirigidos hacia abajo como en las demás especies. Las *fossas temporalis* de ambos lados no llegan a unirse mesialmente como ocurre en *Spheniscus*, pero al igual que en este último, adquieren una forma triangular con uno de sus vértices dirigido hacia la parte dorsal.

En vista dorsal, la *fossa glandulae nasale* es similar a *Spheniscus*, ya que no presenta un reborde supraorbitario. Este surco es más ancho en su extremo posterior y disminuye hasta desaparecer antes del contacto con los lagrimales.

Sendas *fossae glandulae nasalis* se encuentran separadas por una distancia relativa mucho mayor que en otras especies y comparable a la de *Spheniscus*. El espacio interorbitario mantiene un ancho constante y bordes paralelos en toda su extensión.

Los *processus nasalis* de los premaxilares se mantienen paralelos hasta su contacto con los nasales, donde se tornan más aguzados.

En vista lateral, la *lamina parasphenoidalis* se sitúa sobre un plano inferior y subparalelo a la *crista tomialis*. El rostrum se dispone inclinado ventralmente en su extremo distal, sobrepasando en esta dirección la *lamina parasphenoidalis*. Las *aperturas nasalis osea* son alargadas, dispuestas dorsalmente en la base del pico y lateralmente en su extremo distal, mientras que en *Spheniscus*, se sitúan lateralmente en todo su trayecto.

El arcus jugalis presenta una suave curvatura, como en *Spheniscus*, aunque mucho menor que en *Eudyptes* y en *Pygoscelis*.

Como en *Eudyptes*, los procesos de la *lamina parasphenoidalis*, se disponen más lateralmente que en *Pygoscelis* y en *Spheniscus*.

**Mandíbula:** el *pars symphysial* es pequeño y une los *ramus mandibulae*. La inclinación dorsoventral de las ramas mandibulares es muy pequeña y el extremo distal se encuentra recurvado.

La sutura mandibular externa en vista lateral forma una línea paralela a los bordes dorsal y ventral de la mandíbula, mientras que en otras especies puede formar un trazo diagonal como en *Spheniscus* y *P. adeliae* o subvertical como en *Eudyptes*. El *processus retroarticularis* es de tamaño similar a la *fossa articularis*

*quadratica*, como en *Pygoscelis*. El *processus mandibulae medialis* se encuentra bien desarrollado.

### 3. Análisis morfométrico

La mayor parte de los estudios morfométricos efectuados por otros investigadores en los Sphenisciformes se refieren a la estimación del tamaño corporal. En raras ocasiones se han estimado otros parámetros a partir de variables métricas. La talla corporal ha sido calculada a partir de las longitudes del tarsometatarso, fémur y húmero (Simpson 1946, 1971a, 1975, 1976) y más recientemente, se han efectuado regresiones empleando las longitudes de los huesos del esqueleto apendicular y la talla corporal de las especies actuales (Livezey, 1989). La circunferencia de los huesos largos fue otra variable propuesta para efectuar estimaciones del tamaño corporal en aves (Anderson *et al.*, 1985). Por otra parte, la longitud de la tibiatarso (Rising y Somers, 1989) y las longitudes del tarsometatarso y del fémur (Kirkwood *et al.*, 1989; Rising y Somers, 1989; Senar y Pascual, 1997) fueron también propuestas en varias oportunidades para estimar masas corporales. Asimismo, se han realizado estudios que relacionan la masa corporal con las dimensiones de los elementos apendiculares (Campbell y Marcus, 1988). Según estos estudios, el promedio de los tamaños corporales sería mayor en las especies fósiles que en las actuales (Jadwiszczak, 2001). Consecuentemente, la mayoría de las especies fósiles (como por ejemplo las especies antárticas), habrían sido más grandes que *Aptenodytes forsteri*, el pingüino de mayor tamaño que habita actualmente la Antártida (Livezey, 1989).

A partir del estudio de los caracteres esqueléticos, Livezey efectuó un minucioso análisis de correlación de 43 variables, determinando los coeficientes de correlación para cada caso (Livezey, 1989). De su análisis se desprende que de los elementos del esqueleto apendicular, los índices de correlación más elevados corresponden a las longitudes de la ulna y el radio ( $r= 0.95$ ), del húmero y el radio o ulna ( $r= 0.85$ ) y del fémur y tibiatarso ( $r= 0.82$ ), entre otros (Livezey, 1989).

A pesar de ello, nunca antes se han efectuado análisis de esta índole con fines sistemáticos. Más aún, resulta novedosa la aplicación de estas técnicas a esqueletos actuales y fósiles de manera integrada.

### 3.1. Resultados del análisis de los componentes principales.

#### Cráneo

Al comenzar con el análisis del cráneo, fueron observados una gran cantidad de datos faltantes para las variables LS, PP y AR, por lo cual fueron removidas de la tabla de datos. En cambio, en el caso de LH y HJ, los faltantes para los materiales MLP A-2, MLP A-31 y IAA 5, fueron reemplazados por los valores medios de cada especie.

Se retuvo sólo el componente número 1, que reúne más del 86% de la variación explicada, y refleja las variables que indican la talla del cráneo como la longitud y la altura, mientras que el ancho del cráneo no incide significativamente. La mayor parte de la varianza del primer componente está explicada por las variables 1 y 2 que corresponden al largo total y al largo hasta el nivel condilar y por la variable 7 que representa la longitud de la hemimandíbula (Apéndice 1).

Este componente refleja la variación de tamaño y permite individualizar por un lado a *Eudyptes* que presenta valores pequeños, y por otra parte a *Aptenodytes* presentando valores mucho mayores (Figura 24).

Considerando el segundo componente, se diferencian dos agrupamientos: *Spheniscus* junto con *Aptenodytes*, con valores bajos y *Eudyptes* junto con *Pygoscelis* para los valores mayores. Las tres especies del género *Pygoscelis* se distribuyen en una sola nube, dentro de la cual es posible diferenciar a *P. adeliae*, que presenta los valores más bajos en el primer componente y los mayores en el segundo. *P. papua* se presenta con los menores valores para el género en el segundo componente, pero con los más altos del primero. En una situación intermedia a estas dos especies, se encuentra *P. antarctica*.

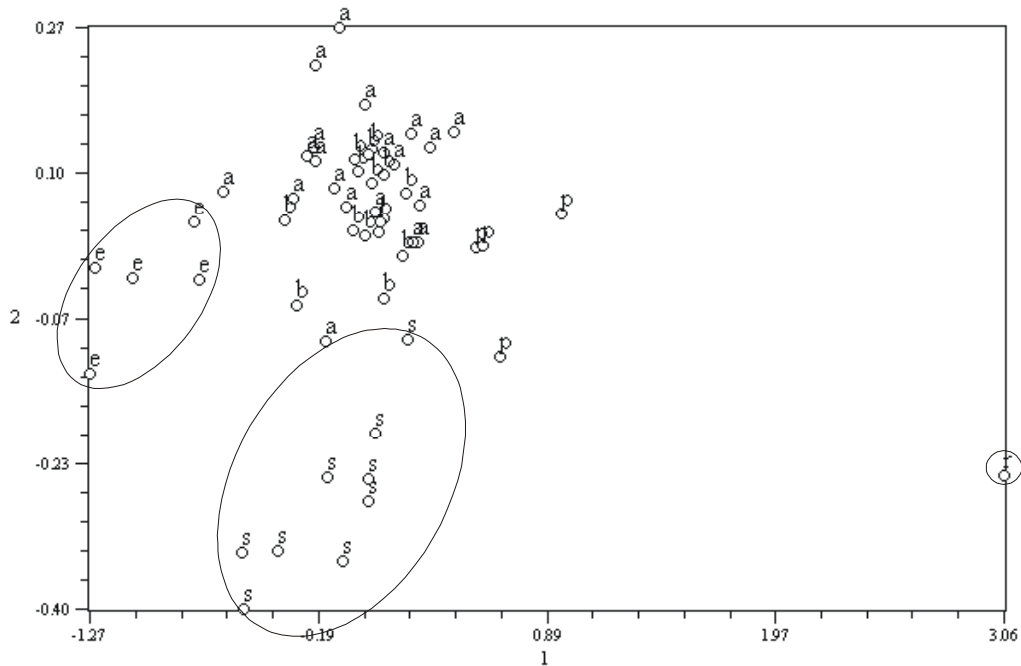


Figura 24. Análisis de los componentes principales: cráneo de Spheniscidae actuales. Abreviaturas: a, *Pygoscelis adeliae*; b, *P. antarctica*; e, *Eudyptes chrysocome*; p, *P. papua*; r, *Aptenodytes forsteri*; s, *Spheniscus magellanicus*.

### Húmero

En este análisis se incluyeron todas las variables y los casos originales. Se retuvieron los componentes 1 y 2, que reúnen el 97,47 % de la variación explicada a través de las variables ancho máximo y longitud dorsal. En el primer componente las variables de mayor peso fueron la 1 y la 2, al igual que en el segundo, que está mayormente señalando a las mismas variables, ancho máximo y longitud dorsal respectivamente (Apéndice 1).

Aunque con puntos un tanto dispersos, *P. papua* posee valores más altos para estas dos variables, lo que permite discriminarlo del resto de las especies. Por otro lado, *Eudyptes* se ubica en el otro extremo del primer componente, mientras que *Spheniscus*, *P. adelia* y *P. antarctica* son indiferenciables a partir de estas variables. Al analizar el segundo componente, no se forman grupos específicos (Figura 25).



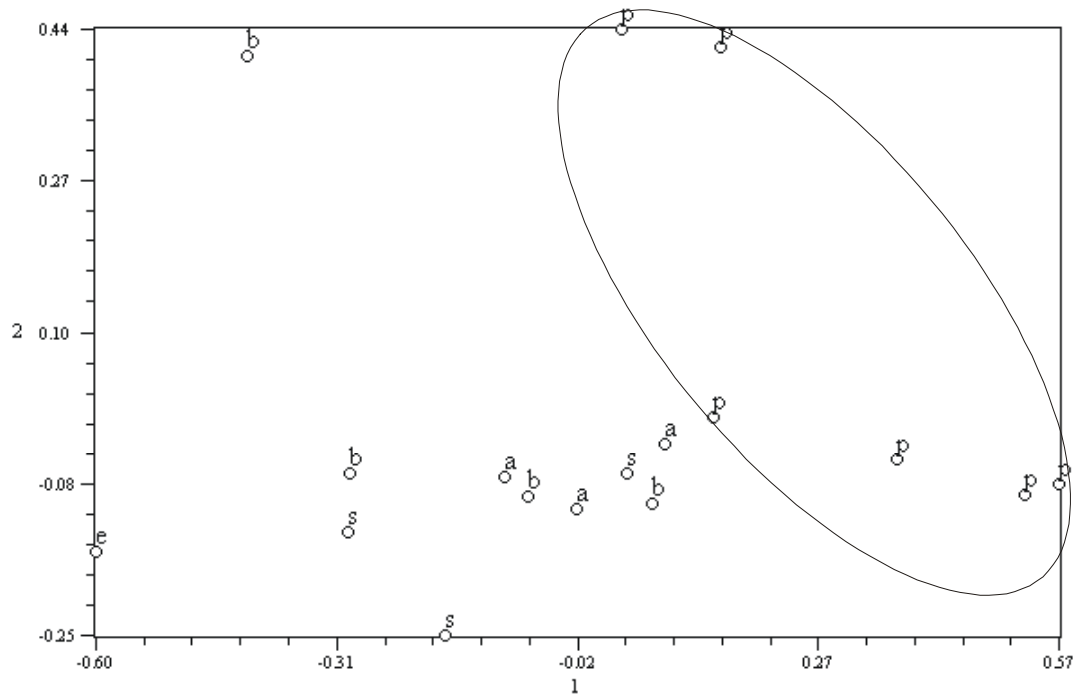


Figura 25. Análisis de los componentes principales: número de los Spheniscidae actuales. Abreviaturas: a, *Pygoscelis adeliae*; b, *P. antarctica*; e, *Eudyptes chrysocome*; p, *P. papua*; s, *Spheniscus magellanicus*.

### Fémur

En el análisis de los datos fueron incluidas todas las variables medidas originalmente, ya que no se cuentan datos faltantes para ningún caso.

Se retuvo el primer componente, que explica más del 98 % de la variabilidad de los datos. Las variables que aportan la mayor proporción de variabilidad en este componente son la 1 y 2, que corresponden a la longitud del fémur. En el segundo componente, como en el primero, se vio también reflejado el tamaño.

Aunque al observar la gráfica para los componentes 1, 2 e inclusive 3, no es posible individualizar claramente las especies a partir de estas variables, es factible afirmar que *Eudyptes* se discrimina del resto al presentar valores pequeños en el primer componente. Los restos asignados a *Pygoscelis adelia* tienden a ubicarse en el centro de la gráfica, mientras que los restos de *P. papua* ocupan los valores inferiores del segundo componente y se distribuyen abarcando un rango considerable del segundo componente (Figura 26).

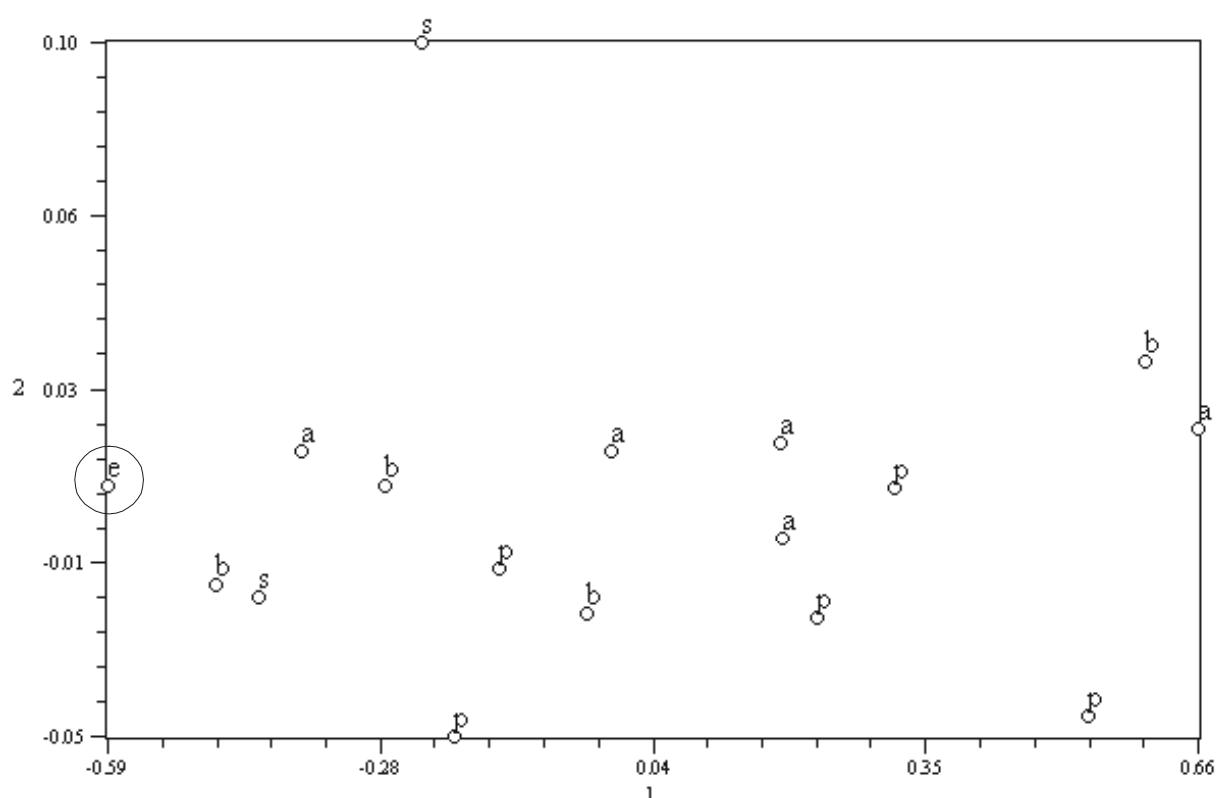


Figura 26. Análisis de los componentes principales: fémures de los Spheniscidae actuales. Abreviaturas: a, *Pygoscelis adeliae*; b, *P. antarctica*; e, *Eudyptes chrysocome*; p, *P. papua*; s, *Spheniscus magellanicus*.

### Tibiotarso

No se hallaron datos faltantes al comenzar el análisis, por lo cual no se efectuaron modificaciones en la matriz original.

Solamente se retuvo el primer componente, el cual recoge más del 98% de la variabilidad total. El primer componente refleja mayoritariamente las variables 1 y 2 (largo), mientras que el segundo componente refleja la variable 5 (ancho distal)(Apéndice 1).

Graficando estos dos componentes (Figura 27) *P. antarctica* y *Eudyptes* muestran valores negativos para el primero, mientras que los valores positivos agrupan a las otras dos especies de *Pygoscelis*. Al analizar el segundo componente es posible diferenciar a *P. papua*, que presenta los valores mayores en este eje, de *P. adeliae*, que presenta valores negativos. El comportamiento de *Eudyptes* es similar a lo observado en otros análisis, ya que se sitúa manteniendo valores bajos en ambos ejes.

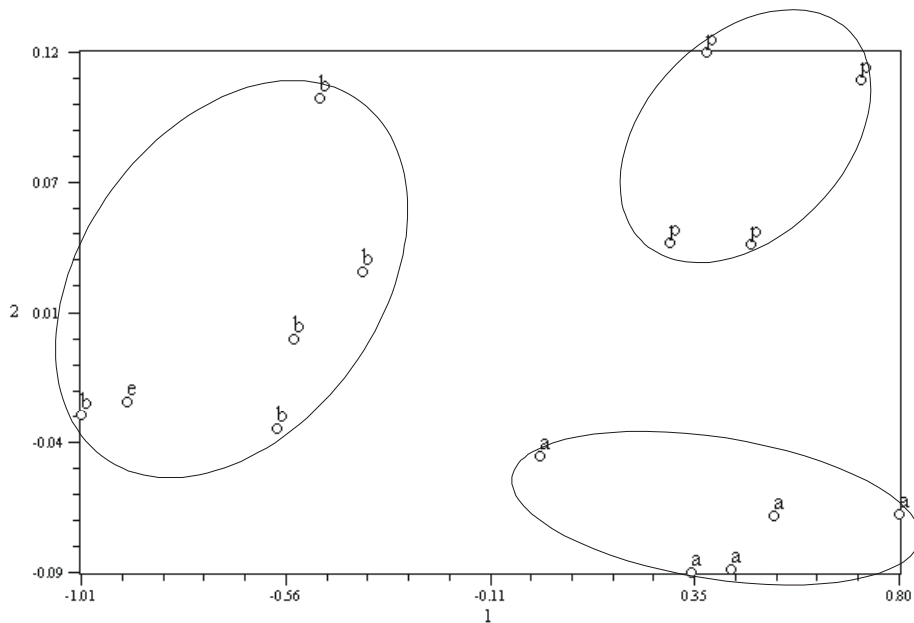


Figura 27. Análisis de los componentes principales: tibiotarsos de los Spheniscidae actuales. Abreviaturas: a, *Pygoscelis adeliae*; b, *P. antarctica*; e, *Eudyptes chrysocome*; p, *P. papua*.

### Tarsometatarso

En el análisis de los datos fueron incluídas todas las variables medidas originalmente, ya que no se cuentan datos faltantes para ningún caso. Fueron retenidos los dos primeros componentes. El primero refleja en su mayor parte a las variables 4 (distancia c'-e), 1 (distancia a-a') y 2 (distancia a-b) y en menor grado a las variables 7 (distancia f-f') y 3 (distancia c-d), mencionadas en orden de importancia. En cambio el segundo componente está indicando las variables 7, 3 y 6 (distancia g-g') en orden de importancia. Estos componentes en conjunto, reúnen más del 95% de la variación explicada (Apéndice 1).

Presentando los valores más altos en el primer componente se ubica *P. papua*. Entretanto, *P. antarctica*, *Spheniscus* y *Eudyptes* forman un grupo difuso con valores más pequeños para este eje. El segundo componente, por si mismo, no permite diferenciar las especies analizadas. *Eudyptes* se ubica en el vértice superior izquierdo, opuesto a *P. papua* que se sitúa en el extremo derecho inferior. En la parte central, se distribuyen sin diferenciarse entre sí, *Spheniscus magellanicus* y *P. antarctica* (Figura 28).

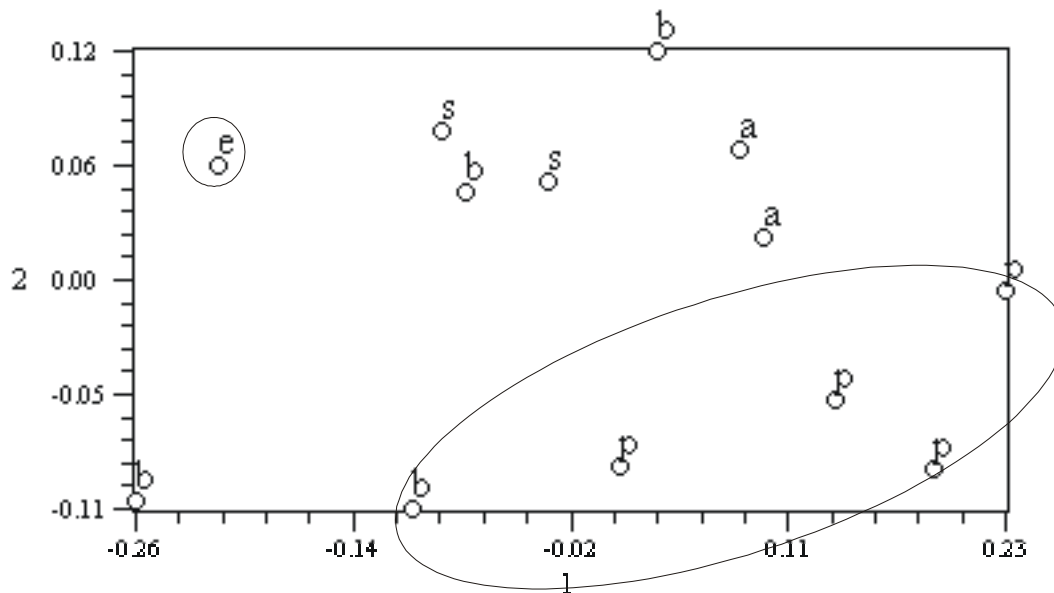


Figura 28. Análisis de los componentes principales: tarsometatarso de los Spheniscidae actuales. Abreviaturas: a, *Pygoscelis adeliae*; b, *P. antarctica*; e, *Eudyptes chrysocome*; p, *P. papua*; s, *Spheniscus magellanicus*.

### 3.2. Resultados del Análisis de regresión

A pesar de haber obtenido un valor de 0.8086 para el  $R^2$  y de  $R^2$  ajustado de 0.7266, en un análisis de regresión múltiple, las variables no se comportaron según lo esperado. Solo la variable TBT resultó ser significativa según sus valores de T y por tanto, no serán extensamente discutidas. Mayor información en cuanto a los resultados arrojados por este análisis se encuentra en el Apéndice 2.

Estos valores ratifican que la variable de mayor correlación con la variable dependiente es la tibiatarso. Es interesante, al observar la tabla de correlaciones parciales (Apéndice 2), que entre el húmero y el fémur aparece un valor elevado, siendo ambos huesos, elementos de distintas extremidades.

Posteriormente a la interpretación de los resultados, se generaron nuevas variables. La primer modificación de los datos consistió en el cálculo de los logaritmos de base 10 para cada uno de los mismos (Apéndice 2). Al realizar un análisis de regresión múltiple se obtuvo un valor de  $R^2$  de 0.8112 y un  $R^2$  ajustado de 0.7303 significativos a un valor de p de 0.0062. Sin embargo, el comportamiento de las variables no fue el esperado, ya que sus valores de p son demasiado altos. Por este motivo, estas variables fueron descartadas.

La siguiente modificación consistió en la creación de una nueva variable (Apéndice 2) correspondiente a la variable interacción surgida por la multiplicación de las variables originales F y TBT. Se eligieron estas dos variables ya que muestran una alta correlación entre ambas lo cual podría estar generando información redundante en el análisis. Esta variable se comportó satisfactoriamente en un análisis de correlación lineal simple. En este caso, el  $R^2$  obtenido muestra un valor significativo de 0,767 y un valor de 0,740 para el  $R^2$  ajustado. El valor de probabilidad es bajo, de 0,0040 por lo cual puede asumirse que la variable es confiable. Al incluir esta nueva variable en la matriz de datos originales, fue suprimida la variable de menor correlación con la variable dependiente. Con estos nuevos datos se realizó un análisis de regresión múltiple. En este caso, lamentablemente, los datos no resultaron útiles a los fines de este análisis (Apéndice 2) ya que aunque el valor de  $R^2$  se incrementó, llegando a 0,809, el valor de  $R^2$  ajustado se mantuvo por debajo del valor obtenido anteriormente. Pero a pesar de tratarse de un valor alto, ninguna de las variables resultó significativa.

Un nuevo análisis fue efectuado utilizando índices surgidos a partir de las medidas originales, empleando aquéllas que habían sido seleccionadas mediante el análisis de los componentes principales.

Se generaron entonces las siguientes variables: para el tarsometatarso:  $a-a'/c-c'$ ,  $c-d/f-f'$  y  $g-g'/ap$ ; para el tibiotarso:  $a-b/anch$ ; para el fémur:  $a-b/prox$  y  $a-b/med$  y para el húmero:  $a-b/d-d'$  y  $a-b/f-f'$ . Los resultados no fueron satisfactorios a los fines de este estudio ya que no mostraron una correlación significativa entre los distintos elementos del esqueleto apendicular, por lo cual fueron descartados. Con esta misma matriz se realizaron regresiones lineales simples para cada una de las variables, obteniendo en todos los casos, resultados similares.

#### 4. Conclusiones de los análisis

Los análisis efectuados en los materiales de las especies actuales permiten afirmar que las variables métricas que determinan la forma y el tamaño resultan de utilidad en la asignación sistemática de las especies actuales.

Los materiales del género *Pygoscelis* pueden diferenciarse del resto a partir de las dimensiones de su cráneo, que también posibilita una parcial diferenciación específica. Por otro lado, *Pygoscelis papua* se diferencia de las otras dos especies de este género a través de la tibiotarso y el tarsometatarso. *Pygoscelis adeliae*, por su parte, se discrimina fácilmente a partir de la tibiotarso.

*Spheniscus magellanicus* se segrega al analizar el cráneo, pero se mezcla con los restos de otras especies en los análisis de los elementos postcraneos.

*Eudyptes chrysocome*, se diferencia sobre la base del cráneo, húmero y fémur.

La separación de *Aptenodytes forsteri* se verifica debido a su gran diferencia de tamaño, lo cual lo segrega fácilmente del resto de los taxa.

Una importante observación que responde a los planteos efectuados por O'Hara (1989) acerca de la utilidad sistemática del tarsometatarso se desprende del análisis de los componentes principales, ya que la variabilidad observada no parece responder completamente a criterios taxonómicos. Lo mismo ocurre en el caso de los fémures.

Por otra parte, los análisis de regresión, no resultaron según lo esperado y no podrán ser empleados en el reconocimiento de los grupos fósiles. Los resultados mostraron una alta variación entre los datos, lo cual indicaría que cada uno de los géneros posee un patrón morfométrico diferente. Concordantemente, los índices empleados, algunos de los cuales habían sido propuestos por otros autores en varias oportunidades, no revelan en este análisis ningún significado taxonómico.

Las variables que mostraron ser significativas a fines sistemáticos, serán empleadas en los análisis estadísticos de los taxa fósiles que se desarrolla en el siguiente capítulo. Sin embargo, no serán practicados análisis de regresión ya que no se obtuvieron de ellos resultados significativamente útiles a estos fines. En su lugar se emplearán diagramas de Simpson para representar gráficamente los diferentes patrones métricos exhibidos en los distintos grupos presentes en el registro.

## Capítulo 5. Spheniscidae fósiles de Argentina

Los primeros fósiles de América del Sur asignados a Spheniscidae sirvieron de base para el reconocimiento de las nuevas especies *Cruschedula revola* y *Cladornis pachypus* (Ameghino, 1899). Estas aves fueron consideradas como probables habitantes de aguas dulces ya que fueron exhumados de sedimentos continentales (Ameghino, 1905) actualmente asignados a la Formación Sarmiento (Spalletti y Mazzoni, 1979). Estos sedimentos corresponden a la moderna Edad Deseadense, unidad geocronológica sudamericana definida en función del registro bioestratigráfico de mamíferos (Cione y Tonni, 1995; Flynn y Swisher, 1995).

Aunque en principio se creyó que se trataba de aves cercanamente emparentadas con los pingüinos patagónicos, revisiones posteriores y reinterpretaciones de los materiales determinaron concluyentemente que estos restos fueran reasignados a otros grupos de aves (Brodkorb, 1964; Wetmore, 1960; Simpson, 1972), criterio que se sigue en este estudio.

A pesar de ello, la diversidad que presentan los Spheniscidae fósiles patagónicos sigue siendo elevada, con 35 especies nominadas (Ameghino, 1891, 1894, 1895, 1898, 1905; Moreno y Mercerat, 1891; Simpson, 1970, 1972, 1981). Cada una de ellas fue fundada a partir de materiales que provienen de las Formaciones San Julián, Chenque, Gaiman y Monte León. Estas unidades abarcan probablemente desde el Eoceno tardío al Mioceno temprano (Ver Capítulo 3).

Más recientemente, algunos restos aislados y un esqueleto completo (el cual es descrito en este capítulo) se han exhumado de una unidad más moderna asignada, al menos en parte, al Mioceno Tardío temprano, la Formación Puerto Madryn, de Chubut nororiental (Cione y Tonni, 1981; Cozzuol *et al.* 1993; Acosta Hospitaleche, 2001; 2003).

El carácter fragmentario del registro paleontológico ha provocado que la mayoría de las especies fueran diagnosticadas a partir de elementos aislados del esqueleto apendicular. Únicamente se conocen tres cráneos, aunque ninguno completo. El primero de ellos, el de *Paraptenodytes antarctica* (AMNH 3338) carece de la parte rostral (Simpson, 1946) y aunque es posible hallar menciones acerca de una mandíbula que fuera asignada a esta misma especie (Ameghino, 1905), la determinación de este material fue efectuada tomando en cuenta únicamente que *P.*



*antarctica* era el único fósil de tamaño similar conocido en aquel momento, por lo cual no resulta actualmente confiable. El segundo material craneal es un cuadrado de una especie incierta (AMNH 3377), que basándose en su tamaño, había sido asignado a *Palaeospheniscus robustus* por Simpson (1946). El tercero, corresponde al nuevo esqueleto articulado y en excelente estado de preservación (MEF-PV 100) proveniente de la Formación Puerto Madryn, mencionado previamente.

Las últimas revisiones sistemáticas del grupo, fueron efectuadas por Simpson (1946, 1970, 1972), quien creó largas listas sinonímicas para cada una de las especies. El único ejemplar fósil casi completo que conoció Simpson para sus comparaciones fue el esqueleto de *Parapterodytes antarctica*. Una nueva descripción de este material se brinda en este capítulo, ya que los datos aportados por Simpson (1946) durante su revisión sistemática, resultan insuficientes a los fines de este estudio. Se describen también en este capítulo, dos nuevos esqueletos patagónicos articulados, uno de ellos, el material MEF-PV 1729, proveniente de la Formación Gaiman y el otro, el material MEF-PV 100, de la Formación Puerto Madryn.

### 1. El registro paleontológico argentino

El registro paleontológico de los Spheniscidae patagónicos consta de los taxones que se detallan a continuación, según su nominación original. Dado que la mayor parte de las especies patagónicas fueron fundadas sobre restos aislados, en ocasiones fragmentarios, la validez de estas especies resulta dudosa y será discutida en el capítulo siguiente.

Uno de los primeros géneros descritos fue ***Palaeospheniscus*** Moreno y Mercerat, 1891, que incluye a las siguientes especies: *P. antarctica* Moreno y Mercerat, 1891; *P. patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891; *P. menzbieri* Moreno y Mercerat, 1891; *P. bergi* Moreno y Mercerat, 1891; *P. interruptus* Ameghino, 1905; *P. robustus* Ameghino, 1894; *P. medianus* Ameghino, 1905; *P. planus* Ameghino, 1905; *P. rothi* Ameghino, 1905; *P. gracilis* Ameghino, 1898; *P. intermedius* Ameghino, 1905; *P. wimani* (Ameghino, 1905) y *P. affinis* Ameghino, 1905.

En 1891 se fundó el género *Apterodytes* Ameghino, 1891 y posteriormente se designó como especie tipo del mismo a *Apterodytes ictus* Ameghino, 1901. Este

mismo autor, años más tarde, cambió el nombre del género por el de ***Palaeoapterodytes***, debido a la existencia del género *Apterodyta* Sop, 1786, nominada con anterioridad (Ameghino, 1905). En 1946, Simpson, lo cita como *Apterodytes* Ameghino, 1891, considerando que *A. ictus* Ameghino, 1901 constituye un *nomen vanum*. Pero posteriormente, Simpson (1972), lo menciona como un Spheniscidae de dudosa afinidad, citándolo como *Palaeoapterodytes ictus* (Ameghino, 1891).

También en 1905, Ameghino remueve las especies *P. nereius* Ameghino, 1901 y *P. bergi* Moreno y Mercerat, 1891 del género *Palaeospheniscus* y funda con los mismos materiales el nuevo género ***Paraspheniscus*** Ameghino, 1905.

Por otra parte, el género ***Perispheniscus*** Ameghino, 1905, con su única especie *P. wimani* Ameghino, 1905, fue diagnosticado a partir de las supuestas diferencias con *Paraspheniscus* y *Palaeospheniscus*, pero posteriormente fue considerado como sinónimo de *Palaeospheniscus* (Simpson, 1972).

*Pseudospheniscus interplanus* Ameghino, 1905, constituye la especie tipo del género ***Pseudospheniscus*** Ameghino, 1905 e incluye además a *P. concavus* Ameghino, 1905 y *P. convexus* Ameghino, 1905. Las especies asignadas a este género fueron incluidas posteriormente por Simpson (1972) en las listas sinonímicas de las especies del género *Palaeospheniscus*.

Por su parte, ***Argyrodyptes microtarsus*** Ameghino, 1905, fue descrito a partir del hallazgo de un tibiatarso y un fémur incompletos.

La especie y el género ***Neculus rothi*** Ameghino, 1905 fueron descritos a partir de un tarsometatarso fragmentario proveniente de la localidad de Trelew pero posteriormente esta especie fue removida de los Spheniscidae considerándose un taxon de afinidades dudosas (Simpson, 1972).

La única especie descrita para el género ***Isotremornis*** Ameghino, 1905 fue *I. nordenskjöldi* Ameghino, 1905, aunque posteriores revisiones han invalidado este taxon (Simpson, 1972).

El género ***Parapterodytes*** Ameghino, 1891 consta de las siguientes especies: *P. antarctica* (Moreno y Mercerat, 1891), fundada a partir de los materiales que anteriormente habían sido referidos a *Palaeospheniscus antarctica* Moreno y Mercerat, 1891 y que Ameghino cambia de género (Ameghino, 1905);

*Paraptenodytes curtus* Ameghino 1901, descrito basándose en un tarsometatarso que años más tarde fue considerado por el mismo autor que lo fundó como perteneciente al nuevo género ***Metancylornis*** Ameghino, 1905; *Paraptenodytes grandis* Ameghino, 1901, que años más tarde fue removido al nuevo género *Arthrodytes* Ameghino, 1905; *Paraptenodytes andrewsi* Ameghino, 1901 cuya asignación preliminar fue modificada para ser incluida en el género *Arthrodytes* Ameghino, 1905 (Ameghino, 1905); *Paraptenodytes robustus* (Ameghino, 1895), que fue enmendada por Simpson (1972), ya que había sido nominada originalmente como *Palaeospheniscus robustus* Ameghino, 1895; y *Paraptenodytes brodkorbi* Simpson, 1972, que fue descrita sobre la base de los mismos materiales que constituyen el tipo de *Isotremornis nordenskjöldi* Ameghino, 1905. Sin embargo, esta última reasignación es un tanto confusa ya que, en el mismo trabajo publicado por Simpson (1972), también se incluye a esta especie como sinónimo de *Paraptenodytes antarctica* (Moreno y Mercerat, 1891).

*Treleudytes crassa* Ameghino, 1905 nominada como especie tipo de ***Treleudytes*** Ameghino, 1905 fue posteriormente enmendada por Simpson (1946) como *T. crassus* Ameghino 1905.

***Arthrodytes*** Ameghino, 1905, fue nominado a partir de materiales asignados al género *Paraptenodytes*, incluyendo las especies *A. grandis* Ameghino, 1905 y *A. andrewsi* Ameghino, 1905.

Uno de los restos que habían sido considerados como ejemplares indeterminados del género *Palaeospheniscus* (Simpson, 1946), fue utilizado posteriormente como material tipo de *Chubutodyptes biloculata* Simpson, 1970. Este resto constituye la única mención al género ***Chubutodyptes*** Simpson, 1970.

Más recientemente, un nuevo material posibilitó la fundación de la especie *Mycrodytes tonni* Simpson, 1981, que también sufrió modificaciones en su nominación. La especie fue enmendada como ***Eretiscus tonni*** (Simpson, 1981), ya que el nombre *Mycrodyta* pertenecía a un género de artrópodos Olson (1986).

## 2. Descripción de restos asociados o articulados

Debido a la escasez de restos articulados o asociados, resulta indispensable para realizar una revisión sistemática del grupo, una descripción comparada de los esqueletos parcialmente completos que se conocen hasta el momento. El primero de ellos, el de *Paraptenodytes antarctica* (AMNH 3338, calco depositado en el MEF) procedente de la Formación Gaiman (Mioceno temprano), ha sido estudiado previamente por Ameghino (1895) y por Simpson (1946), pero los caracteres descritos por estos autores resultan insuficientes a los fines de este análisis. Los otros dos materiales corresponden al MEF- PV 100, ejemplar hallado recientemente en la Formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío temprano) y a *Palaeospheniscus bilocolata* nov. comb. MEF- PV 1729, exhumado de la Formación Gaiman (Mioceno Temprano).

### 2.1. *Paraptenodytes antarctica* AMNH 3338 (calco MEF)(Figura 29)

El material fue asignado a *Paraptenodytes antarctica* (Moreno y Mercerat, 1891) y procede de la Formación Gaiman aflorante en Bryn Gwyn, provincia de Chubut. Calcos de este ejemplar se encuentran depositados en el MEF y fueron descritos en este estudio.

**Materiales conservados.** Cráneo carente de la región rostral, 6 vértebras cervicales y 3 dorsales, fragmento de esternón, fragmentos proximales de escápulas derecha e izquierda, coracoides derecho e izquierdo fragmentarios, húmeros derecho e izquierdo, fragmento proximal de fémur derecho y distal del izquierdo, tibiataresos derecha e izquierda fragmentadas, tarsometatarsos derecho e izquierdo.

**Cráneo.** El *foramen magnum* es más profundo que ancho y presenta una tendencia a dividirse en una parte superior y una parte inferior por proyecciones en la parte lateral interna de la abertura, como en *Aptenodytes*. La *prominentia cerebellaris* se encuentra menos desarrollada que en las formas actuales descritas y ocupa una pequeña parte del occipucio, como en *Spheniscus demersus*, aunque en

esta última especie es más aguzado. Los bordes lateral e inferior del *foramen magnum* están formados por la *crista nuchalis temporalis*. El *processus paroccipitalis* es único entre los fósiles y constituye un carácter decisivo en la diferenciación con los Spheniscinae, ya que no solo se dirigen ventrolateralmente como en las formas vivientes, sino también cranealmente. Cada uno de ellos es bífido, con una porción ventral y otra dorsolateral. El cóndilo es precedido por una *fossa precondilaris*. El área occipital es similar a la de *Pygoscelis papua* en su configuración.

La *fossa temporalis* es profunda. Las *cristae nuchalis temporalis* se dirigen en forma oblicua hasta la línea sagital del cráneo sin tomar contacto con la *crista nuchalis transversa*, sino que contactan con una fuerte *crista nuchalis sagitalis*, como en *Spheniscus*.

Los *processus postorbitalis* son delgados, similares a *Spheniscus*. El *sulcus glandulae nasale* no se encuentra delimitado por un reborde supraorbitario, mientras que fuertes rebordes se desarrollan en *Pygoscelis*.

En vista palatal, el pterigoides se diferencia del de todos los demás Spheniscidae conocidos y es similar al de los Procellariiformes. Posee forma sigmoidea, con su borde externo convexo y el interno cóncavo, no es aplanado ni se encuentra expandido a modo de una delgada placa horizontal como en las formas vivientes.

**Vértebras.** El atlas presenta una costilla ventral longitudinal y una pequeña *hypapophysis*. El arco neural es pequeño y conforma una emarginación posterior entre las *zygapophysis*. El axis está incompleto y consta apenas de un fragmento del centro vertebral.

En las cuatro vértebras cervicales conservadas se observa una espina neural apenas desarrollada pero más conspicua que en las especies actuales, en las cuales puede faltar por completo o desarrollarse en una forma completamente diferente. Ventralmente se proyecta una comprimida *hypapophysis*. Las *pleurapophysis* no conservan las suturas, delimitando un foramen vertebroarterial redondeado y relativamente pequeño. Las *zygapophysis* forman amplias carillas de articulación, similares a las de *Aptenodytes*. La última vértebra cervical, presenta una espina neural bien desarrollada igual a la de las vértebras dorsales. El extremo

distal de la apófisis transversa se encuentra dividido en dos porciones prácticamente iguales. La inferior alcanza un desarrollo mayor que en las especies actuales.

En las tres vértebras dorsales, el *centrum*, de tipo opistocélico es considerablemente mayor que en las vértebras cervicales, pero más corto. Contrariamente, en *Aptenodytes forsteri*, cuya talla es similar, los centros de las vértebras dorsales son más largos que los de las cervicales. La concavidad del centro vertebral es mayor en la segunda dorsal que en la primera. Adquiere también mayor desarrollo la espina neural, que se proyecta dorsalmente a lo largo de toda la vértebra.

**Esternón.** Solo se ha preservado una pequeña parte del extremo derecho anterior, junto con tres costillas esternales y parte de la cuarta. El espaciado entre las mismas es mayor al que puede observarse en las especies actuales.

Lamentablemente, este fragmento no permite realizar otro tipo de comparaciones.

**Escápula.** La porción proximal posee un desarrollo similar al de *Pygoscelis*, con el acromion formando una proyección similar a la de *Aptenodytes patagonica* pero menor que en cualquier otra especie actual.

**Coracoides.** En su aspecto general, este material es similar al de *Spheniscus*, aunque apenas un poco mayor. La porción procoracidea es alargada y distalmente, la zona donde se desarrollaría la *incisura supracoracoidei* de forma oval se encuentra fragmentada. El proceso *sterno-coracoideo* constituye una fuerte prominencia redondeada. Junto a éste, la impresión *sterno-coracoidea* ocupa la porción distal, hasta la *faceta esternal* que se encuentra poco expandida.

**Húmero.** Es relativamente más largo y recto que en las especies actuales comparadas. La porción proximal al *angulus preaxialis* es más angosta que la distal.

La *fossa tricipitalis* es proporcionalmente más pequeña que en las especies actuales y del mismo tamaño que la de *Pygoscelis papua*, cuyo húmero es mucho más pequeño. Internamente esta fosa no se encuentra bipartida, a diferencia de lo observado en *Palaeospheniscus*, donde el *crus dorsale* divide la fosa en dos

porciones subiguales. La epífisis proximal es globosa y ancha en relación con el largo de la diáfisis.

El *sulcus ligamentaris transversus* no está completamente dividido en dos partes, la protuberancia que separa estas dos porciones es más pequeña que en *Pygoscelis* y más delgada que en *Spheniscus*, similar al MEF-PV 100 (véase más adelante). La porción del *sulcus ligamentaris transversus* más cercana a la *fossa tricipitalis* es apenas mayor que en las especies actuales, mientras que la otra es mucho más redondeada, mal delimitada y de mayor tamaño que en el MEF-PV 100 y en *Palaeospheniscus biloculata* (MEF-PV 1729). Se diferencia claramente de *Eudyptes*, en el cual ambos surcos están bien delimitados.

El *tuberculum ventrale* es ancho y presenta en su centro una fosa amplia orientada hacia la cara lateral, como en *P. adeliae* y *Spheniscus*, mientras que en *P. antarctica* es más craneal y en *Eudyptes* su posición es intermedia.

La *impression coracobrachialis* se desarrolla como una fosa alargada, con límites redondeados como en la mayoría de las especies actuales, mientras que en *P. biloculata* los bordes son elípticos.

Proximalmente, se desarrolla el *tuberculum dorsale*, que es poco prominente y no se diferencia del reborde de esta fosa, al igual que en el MEF-PV 100. La *crista deltopectoralis* es más delgada distalmente, mientras que en *Spheniscus* se mantiene constante en toda su extensión.

El *condylus ventralis* es más prominente que el *condylus dorsalis* que es alargado y se proyecta proximalmente. Estos dos cóndilos se disponen sobre un plano que forma con el eje de la diáfisis, el ángulo troclear (o shaft-throclear en el sentido de Simpson, 1946). Este ángulo es un poco mayor que el del MEF-PV 100 y mucho mayor que el de *P. biloculata*.

El *epicondylus ventralis* presenta sus bordes paralelos y el extremo es redondeado, mientras que en *P. biloculata* es bien aguzado.

Sobre la *facies musculi supracoracoideus* se encuentran dos impresiones. Una de ellas, la más proximal, forma una depresión más profunda que en otras especies y que disminuye su profundidad hacia la *fossa tricipitalis*. La otra impresión, dispuesta distalmente a la primera, es menos alargada que en los demás ejemplares fósiles comparados.

El *condylus dorsalis* se encuentra más desarrollado que en *Pygoscelis* y *Eudyptes*. Las *extremitas distalis humeri* se disponen solapadas entre sí. La caudal es la menos extendida, sobrepasando apenas el borde de la diáfisis, condición más acentuada aún en el MEF-PV 100, mientras que en *P. biloculata* no se extiende más allá del borde de la diáfisis. Esta condición ha sido llamada *extremitas distalis* de “tipo *Spheniscus*” y de “tipo no-*Spheniscus*” respectivamente (O’Hara, 1989). Es notablemente diferente a las neoespecies en la poca extensión de la *extremita* craneal.

El *sulcus ligamentaris transversus* se subdivide en dos depresiones de diferente profundidad, como en *Spheniscus*, siendo la más cercana al *tuberculum ventrale* mucho más profunda que la otra.

**Fémur.** Su tamaño es intermedio entre las dos especies de *Aptenodytes*, pero difiere en varios aspectos de su morfología general. El *caput femuris* es subredondeado y la incisura que la separa del *trochanteris femoris* es muy pequeña.

La *crista trochanteris* se encuentra subdesarrollada y las *impresiones iliotrochantericae* apenas constituyen una suave elevación. La *linea intermuscularis cranialis* es débil y desaparece aproximadamente hacia la mitad de la diáfisis, sin alcanzar el *sulcus patellaris*. Este surco es más profundo que en las neoespecies descritas, aunque no tanto como en el MEF-PV 100.

Los rebordes condilares son fuertes y delimitan un *sulcus intercondylaris* medianamente profundo. El *condylus lateralis* posee mayor desarrollo que el *condylus medialis*.

El *trochanteris femoris* forma lateralmente una prominencia más o menos transversal a la diáfisis, como en *Pygoscelis*, a partir del cual, un reborde continuo hacia la *facies caudalis* forma la *facies articularis antitrochanterica*. Este carácter solo se observa en *Pygoscelis adeliae*.

Las *impresiones obturatoriae* se sitúan en una zona apenas deprimida, mientras que en las especies actuales se forma una fosa con límites más o menos definidos. La *linea intermuscularis caudalis* se encuentra medianamente desarrollada, y en su porción distal se bifurca generando dos ramas divergentes, aunque la externa es menos evidente. La rama más interna forma una delgada *crista*



*supracondylaris medialis*, que al igual que en *Spheniscus* y en *Eudyptes*, se interrumpe antes de llegar al área condilar.

El *condylus medialis* es más redondeado que el *condylus lateralis*. La *crista tibiofibularis* posee bordes filosos como en *S. magellanicus* y *P. adeliae*. La *fossa poplitea* ocupa una superficie expandida sin límites definidos. Las *impresiones ligamentarias cruciati cranialis* se hallan sobre una superficie con una curvatura menor a la de *P. papua*.

Al igual que en *Eudyptes* y en *Spheniscus*, la *fovea ligamentaris capitis* es bien superficial, mientras que en *P. papua* y *P. antarctica* adquiere mayor desarrollo. En vista distal, la *impression ligamentaris collateralis lateralis* no se distingue. La *fovea tendineus tibialis cranealis* está representada por una pequeña fosa redondeada como en *Spheniscus*.

En vista lateral interna, la diáfisis es recta y su ancho disminuye hacia el extremo distal. Sobre la cara lateral del *condylus medialis*, se desarrolla una fosa redondeada, más profunda que en las especies actuales comparadas. En vista lateral externa, las impresiones *illiotrochantericae* se desarrollan sobre una superficie irregular, con desniveles poco marcados, muy diferente a lo que se presenta en *Spheniscus*. El *trochanteris* se extiende más proximalmente que el *caput femoris* como en el MEF-PV 100.

**Tibiotarso.** Similar en tamaño a *P. papua*. En vista craneal, el *sulcus intercnemialis* es similar a *Spheniscus* en cuanto a su profundidad y en que se encuentra delimitado por la *crista cnemialis lateralis* y la *crista cnemialis cranialis*, extendiéndose hasta el extremo proximal conservando la misma profundidad sin delimitar escalones durante su recorrido. La mayor parte de la *facies cranialis* es convexa, excepto a la altura de la *crista fibularis*, donde la superficie es plana.

El *sulcus extensorius* se encuentra cubierto por el *pons supratendineus* que se dispone en forma oblicua y es más ancho que en *Spheniscus* y en *Pygoscelis*, pero menos que en el MEF-PV 100 y *Palaeospheniscus*.

El *condylus medialis* se proyecta lateralmente, mientras que el *condylus lateralis* se dispone en la misma línea que el eje de la diáfisis. El reborde del *condylus medialis* forma una cresta transversa al eje de la diáfisis, poco marcada como en *Spheniscus*. El *tuberculum reticulali fibularis* es más conspicuo que en las

especies actuales. Proximalmente, sobre este mismo lateral, se desarrolla la *crista fibularis* sobre un poco más que la quinta parte del mismo (21 %), ocupando proporcionalmente un área mayor que en *S. magellanicus* y *E. chrysocome*. En la región donde se desarrollan las *tuberositas popliteus* se forma una depresión más marcada que en la mayoría de las especies vivientes y limitan con una *fossa flexoria* apenas visible.

En vista proximal, la *crista patellaris* se une a la *crista cnemialis cranialis* formando una línea apenas arqueada que se extiende proximalmente, dejando un pequeño espacio para el *surco intercnemialis*. En el *area interarticularis* se eleva una cresta roma, suavemente redondeada como en *Spheniscus*, que se ubica entre las superficies articulares. La *facies articularis medialis* desarrolla una superficie apenas deprimida. La *fossa retropatellaris* forma un área aún más excavada, cercana a la *crista cnemialis cranialis*.

En vista distal, la superficie es asimétrica. El espacio entre los dos cóndilos es amplio, los cuales se encuentran dispuestos formando un surco más ancho que profundo, como en *Eudyptes*. La *trochlea cartilaginis tibialis* se ubica entre ambos cóndilos.

El *condylus medialis* posee un contorno oval y presenta un reborde prominente, como en *Pygoscelis* y *Spheniscus*. Mantiene similar ancho en toda su extensión, haciéndose apenas un poco más débil hacia la región craneal. El *condylus lateralis* posee un contorno redondeado con el eje mayor perpendicular al eje de la diáfisis y su reborde se hace más fuerte en su parte anterior. Al igual que en *Spheniscus*, el cóndilo se proyecta hacia la parte anterior y posteriormente casi no sobrepasa el límite de la diáfisis.

La depresión *epicondylaris lateralis* aparece sobre la superficie lateral del cóndilo. El *epicondylus medialis* se proyecta formando una única prominencia redondeada que se sitúa en la región más anterior del cóndilo, mientras que en *Spheniscus* es doble y en *Pygoscelis* es alargada.

**Tarsometatarso.** Su tamaño es un poco mayor que el de *P. papua* y es además más corto y ancho respecto a *P. antarctica*. La *eminencia intercotylaris* es más achatada y roma que en *Spheniscus*. La *fossa infracotylaris medialis* se encuentra menos desarrollada que en el MEF-PV 100 y se halla delimitada por una

proyección de la *facies cranialis* que se encuentra por encima del *foramen vasculare mediale*. La *fossa infracotylaris lateralis* no presenta límites precisos. En la parte central, un área sobreelevada forma las *tuberositas musculi tibialis cranialis*, prominencia alargada que divide el *foramen vasculare proximale mediale* y el *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* del *foramen vasculare proximale laterale* y el *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis*. La *tuberositas musculi tibialis cranialis* es de posición central, mientras que en el MEF-PV 100 es lateral. Cada uno de estos surcos, que se encuentran menos desarrollados que en *Palaeospheniscus*, nace en el foramen respectivo y se extiende hacia el extremo distal, adquiriendo una extensión y profundidad diferente, mientras que en *Spheniscus* son muy similares entre sí. El *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* adquiere un desarrollo menor y el *foramen vasculare proximale mediale*, es muy pequeño comparado con el *foramen vasculare proximale laterale*.

Distalmente, la tróclea II posee una divergencia lateral más pronunciada que en *Pygoscelis*, *Eudyptes* y *Spheniscus*. La tróclea para el dígito III presenta rebordes trocleares fuertes y es más ancha distalmente. La tróclea para el dígito IV no posee divergencia lateral y se extiende hasta aproximadamente la mitad de la tróclea III. Entre las trócleas III y IV se interpone la *incisura intertrochlearis lateralis*, que, como en *Spheniscus*, nace más proximalmente que la *incisura intertrochlearis medialis*.

En vista caudal, el hipotarso adquiere un desarrollo intermedio entre *Spheniscus* y *Pygoscelis*. La *cristae intermediae hypotarsi* es redondeada y se confunde con la *cristae lateralis hypotarsi* aunque esta última es más prominente. Junto a esta última se desarrolla la *fossa parahypotarsalis lateralis*. La superficie de la *cristae medialis hypotarsi* es también redondeada y alargada, bien diferente a lo observado en las especies actuales, condicionando la posición del *foramen vasculare proximale mediale*, que se encuentra oculto desde esta vista, al igual que en *Eudyptes*, mientras que en *Pygoscelis* se sitúa distalmente a la cresta. Caudalmente se abren ambas foramina vascularia, en posición distal al hipotarso, mientras que en el MEF-PV 100 y en *Palaeospheniscus* solamente se abre el *foramen vasculare proximale laterale*.

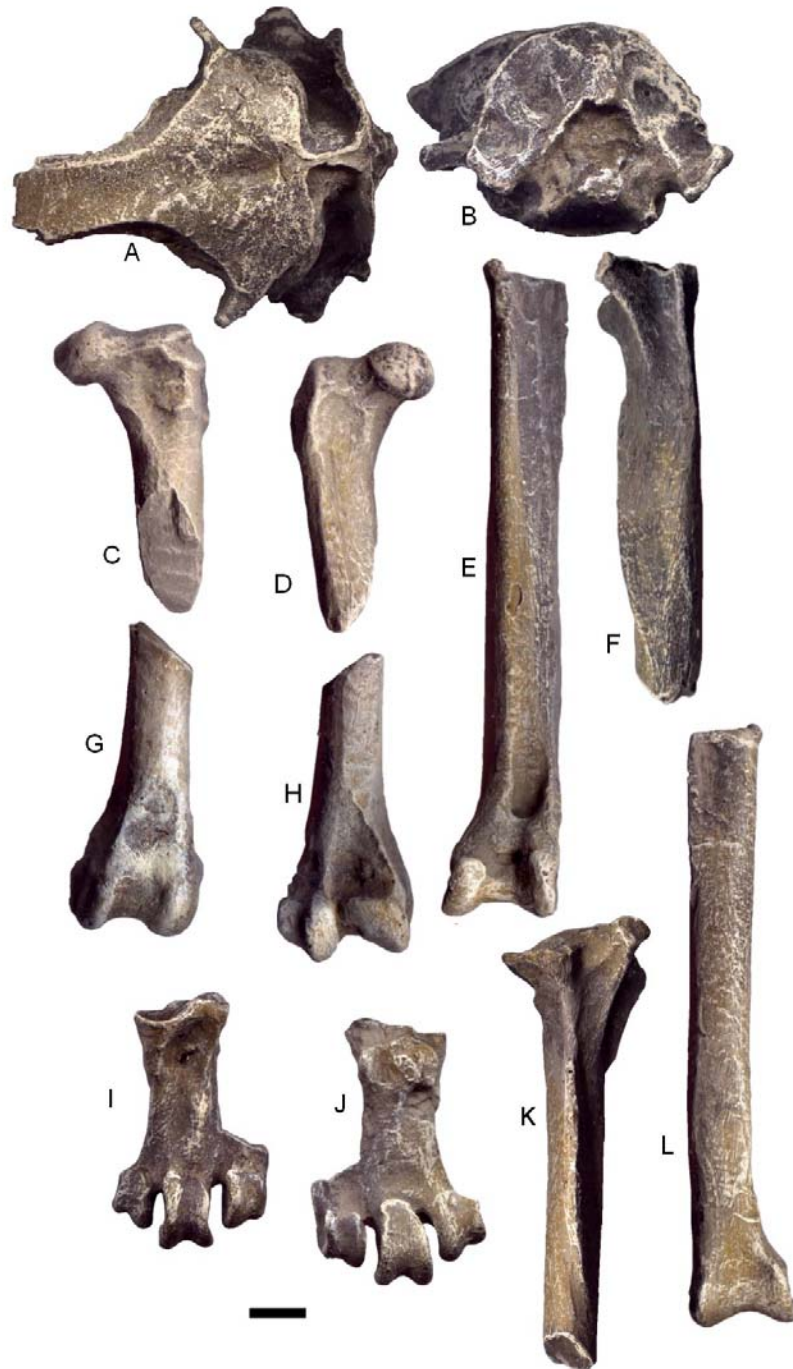


Figura 29. *Paraptenodytes antarctica*, AMNH 3338 (calco MEF). Escala: 1 cm  
A- Cráneo, vista dorsal, B- Cráneo, vista occipital, C- Fragmento proximal fémur, vista caudal, D- Fragmento proximal fémur, vista craneal, E- Fragmento proximal tibiotarso, vista craneal, F- Fragmento proximal, vista caudal, G- Fragmento distal fémur, vista craneal, H- Fragmento distal fémur, vista caudal, I-Tarsometatarso, vista craneal, J-Tarsometatarso, vista caudal, K-L -Tibiotarso, vista caudal.

La *cotyla medialis* ocupa una superficie mayor que la *cotyla lateralis* a la vez que se presenta deprimida y formando un área subcircular. En el área *intercotylaris* aparece una pequeña depresión. La *crista medialis hypotarsi* se proyecta considerablemente a partir de la facies caudalis. Por otro lado la *crista lateralis hypotarsi* es menos prominente que la anterior.

### 2.2. Nuevo género y especie MEF-PV 100 (Figura 30)

Este material, procedente de sedimentos de la Formación Puerto Madryn de Playa Larralde en Península Valdés, provincia de Chubut (Golfo Nuevo), fue estudiado en colaboración con los doctores Claudia Tambussi, Mariano Donato y Mario Cozzuol, con quienes se realizó un análisis filogenético. Como resultado de dicho estudio fue asignado a un nuevo género y Subfamilia de Spheniscidae (Ver Capítulo 6).

**Materiales conservados.** Cráneo, mandíbula, 13 vértebras cervicales (incluyendo el atlas), 7 dorsales y 7 caudales, pigostilo, pelvis, fémures derecho e izquierdo, tibiatarso y fíbula derecha e izquierda, tarsometatarsos derecho e izquierdo, 15 falanges pedales (1° y 2° falanges del dígito II, 1°, 2° y 3° falanges del dígito III y 1°, 2°, 3°, 4° y ungueal del dígito IV del lado izquierdo; 2° falange del dígito II, 1°, 2° y ungueal del dígito III y 2° y 3° falanges del dígito IV del lado derecho), esternón, coracoides derecho e izquierdo, fúrcula, húmero derecho e izquierdo, ulna derecha, radio derecho, carpometacarpo derecho.

**Cráneo.** Su tamaño es mediano, en el rango de *Pygoscelis* y de igual tamaño que *P. adeliae*. En la región occipital, la *prominentia cerebellaris* se proyecta más posteriormente que los *processus paroccipitalis*, que se dirigen ventralmente y son simples, mientras que en *Paraptenodytes* estos procesos son bífidos y se proyectan caudalmente. El *foramen magnum* es de posición posteroventral y se encuentra dividido en una mitad superior y una inferior de menor tamaño. El cóndilo está precedido por una *fossa precondilaris*.

La *crista nuchalis temporalis* produce expansiones aladas, que se dirigen posterolateralmente, como en *Spheniscus*, pero se unen dorsalmente con las *crista*

*nuchalis transversa*, que forma dos convexidades hacia la bóveda craneal. De esta forma, la región occipital adquiere forma trapezoidal, mientras que es subcircular en *Parapterodytes*, triangular en *Spheniscus* y cuadrangular en *Pygoscelis* y *Eudyptes*.

La *fossa temporalis* es más profunda y ancha que en *Parapterodytes* y forma una depresión triangular, cuyo vértice dorsal no alcanza la *crista nuchalis sagitalis*.

Los *processus postorbitalis* son delgados y largos y se proyectan directamente hacia la región ventral del cráneo, mientras que en *Parapterodytes* se encuentran dirigidos posteriormente.

El *sulcus glandulae nasale* se angosta anteriormente hasta contactar con el lagrimal. No presenta reborde supraorbitario como en *Pygoscelis*. La distancia en la línea media sagital entre los surcos derecho e izquierdo es mínima, formando una cresta frontal delgada, que no se desarrolla en *Parapterodytes*. La órbita presenta una gran abertura lateral.

Lamentablemente, el *rostrum* se encuentra representado solamente por unos fragmentos de los premaxilares que incluyen una porción de los procesos nasales, que poseen sección triangular con uno de sus vértices dirigido dorsalmente.

El *arcus jugalis* presenta una suave curvatura, como en *Spheniscus*, aunque mucho menor que en *Eudyptes* y en *Pygoscelis*.

La *lamina parasphenoidalis* posee una depresión central y está limitada en su región anterior por un delgado reborde. Es proporcionalmente más ancha que en las especies actuales y sus procesos se sitúan cercanos al área condilar, como en *P. adeliae* y *Spheniscus*.

Tanto el cuadrado como el pterigoides, son huesos robustos en relación con los otros elementos craneales. El pterigoides es del tipo de los actuales, ya que se encuentra expandido formando una delgada placa horizontal, mientras que en *P. antarctica* es delgado y elongado.

**Mandíbula.** Los *ramus mandibulae*, son rectos, se encuentran desarticulados y con sus extremos algo fragmentados, no conservando el *pars symphyseal*.

La *fossa articularis quadratica* presenta una longitud menor y una profundidad mayor al del *processus retroarticularis*.

El *proceso mandibulae medialis*, mayor que en *Parapterodytes*, desarrolla una proyección en forma de gancho hacia el lado interno de la mandíbula y junto con

el *proceso retroarticular* delimitan un surco en forma de medialuna. Una elevada *crista intercotylaris* separa la carilla articular de estos procesos.

La *fenestra mandibularis caudalis* es ovalada, mientras que la *fenestra mandibularis rostralis* se encuentra ausente. El *proceso coronoideus* forma una prominencia más aguda y más baja que el *angulus mandibulae*. Vista desde su cara interna, la *fossa aditus canalis mandibulae* es angosta y se desarrolla rostralmente al *tuberculum pseudotemporale* y por encima del *os prearticulare*. Un surco paralelo a los bordes superior e inferior de la rama mandibular se desarrolla desde la *fossa aditus canalis mandibulae* hasta el extremo posterior.

La superficie interna no se encuentra excavada longitudinalmente sobre su línea media. En vista lateral externa, la sutura mandibular sobre el esplenial y dentario forma una línea diagonal a la altura del *angulus mandibulae*.

**Vértebras.** El atlas presenta un arco neural con dos pequeñas prominencias laterales, que encierra el canal neural y el *centrum* a partir del cual se proyecta la *hypapophysis*. En las restantes cervicales, el *centrum* es marcadamente heterocélico y proyecta ventralmente una comprimida *hypapophysis* que en las últimas cervicales se expande anteroposteriormente más que en las primeras. La espina neural está pobremente desarrollada, como en *Paraptenodytes antarctica*. Las *zygapophysis* forman amplias carillas de articulación.

Cada vértebra dorsal posee un *centrum* de tipo opistocélico mayor al de las cervicales. La *hypapophysis* adquiere un menor desarrollo, a diferencia de la espina neural, que se proyecta dorsalmente a lo largo de toda la vértebra. Las *zygapophysis* se desarrollan formando áreas de articulación relativamente pequeñas. La *diapophysis* se expande lateralmente, mientras que la *parapophysis* se retrae y forma la *foseta parapophysiaria*.

Las vértebras caudales son pequeñas y el *centrum* presenta las caras planas con una tendencia a la formación de vértebras del tipo opistocélico. Los procesos transversos son cortos y se dirigen hacia abajo. La espina neural no se encuentra comprimida y porta las *zygapophysis* pobremente desarrolladas. Ventralmente, la *haemapophysis* forma un par de pequeñas proyecciones.

**Pigostilo.** Es de sección triangular y considerablemente más alargado que en las especies actuales de igual tamaño.

**Cintura pélvica.** Los huesos son delgados y la cintura es liviana. El *foramen acetabuli* es redondeado y de tamaño mucho mayor que el *foramen ilioischadicum*, el cual posee contorno oval. Entre ellos, el *antitrochanter* forma una proyección ósea importante hacia el lado dorsal. Se conserva la *crista dorsolateralis ilii*, pero no la *crista iliaca dorsalis*.

Como es de esperar, el isquion, íleon y pubis se encuentran totalmente fusionados. La *lamina infracristalis ilii* y el *ala ischii* forman una lámina continua en la cual no se observan suturas y que termina en el *proceso terminalis ischii*. El material se encuentra fragmentado a la altura del *foramen obturatum* y no es posible verificar si se encuentra separado de la *fenestra ischiopubica*.

**Fémur.** La diáfisis es recta, como en *Spheniscus*. La *fovea ligamentaris caput* es moderadamente profunda, como en *Eudyptes* y *Spheniscus*, pero mucho más profunda que en *Parapterodytes*. El *trochanter femoris* es más alto que el *caput femoris*, como en las especies actuales comparadas y en *Parapterodytes antarctica*. En vista craneal, la *crista trochanteris* es ancha pero poco prominente, formando un reborde continuo con las *impresiones iliotrochantericas* que prosiguen a lo largo de la *facies cranialis* formando la *línea intermuscularis cranialis*. Esta línea recorre toda la diáfisis, tornándose cada vez más débil, para desaparecer justo antes de formarse el *sulcus patellaris*. Este surco es más profundo en este material que en las neoespecies comparadas. La profundidad de este canal se relaciona directamente con la configuración de los cóndilos. Por lo tanto, los rebordes condilares en este caso son fuertes y delimitan en la parte distal un *sulcus intercondylaris* profundo y más ancho que en *Parapterodytes*. El *condylus lateralis* posee un mayor desarrollo que el *condylus medialis*.

En vista caudal, el *trochanteris femoris* forma lateralmente una prominencia más o menos transversal a la diáfisis como en *Pygoscelis*, a partir del cual se desarrolla un reborde continuo hacia la *facies caudalis*, formando la *facies articularis antitrochanterica*, carácter que solo se observa en *Pygoscelis adeliae*.



Las *impressiones obturatoriae* se sitúan en una zona apenas deprimida, no como en las especies actuales, en las que se forma una fosa con límites más o menos definidos. La *línea intermuscularis caudalis* se encuentra medianamente desarrollada, en menor grado que *Parapterodytes* y en su porción distal se bifurca generando dos ramas divergentes. La rama externa está más débilmente desarrollada, mientras que la más interna forma una delgada *cresta supracondylaris medialis*. Como en *Spheniscus* y *Eudyptes*, esta cresta se interrumpe antes de llegar al área condilar.

El *condylus medialis* es más redondeado que el *condylus lateralis*. La *cresta tibiofibularis* posee bordes filosos como en *Spheniscus* y *Pygoscelis adeliae*, mientras que en *Palaeospheniscus* y *Parapterodytes* estos bordes son más redondeados.

La *fossa poplitea* ocupa una superficie amplia sin límites definidos, un poco menos expandida que aquélla de *Parapterodytes antarctica*. Las impresiones *ligamentarias cruciati cranialis* se hallan sobre una superficie con una curvatura menor a la de *P. papua*.

Al igual que en *Eudyptes* y en *Spheniscus*, la *fovea ligamentaris capitis* es poco profunda, pero amplia, como en *P. papua* y *P. antarctica*. En vista distal, la *impresión ligamentaris collateralis lateralis* no se distingue. La *fovea tendineus tibialis cranealis* está representada por una pequeña fosa redondeada como en *Spheniscus*.

En vista lateral interna, la diáfisis es recta y su ancho disminuye hacia el extremo distal. Sobre la cara lateral del *condylus medialis*, se desarrolla una fosa redondeada, más profunda que en las especies actuales descritas. A diferencia de *Spheniscus*, el área sobre la cual se desarrollan las *impressiones illiotrochantericae* presenta una superficie irregular, con desniveles poco marcados.

**Tibiotarso.** El tamaño es similar al de *P. papua*. En vista craneal, el *sulcus intercnemialis* es tan profundo como en *Spheniscus* y se encuentra delimitado por la *cresta cnemialis cranialis* y la *cresta cnemialis lateralis*. Esta última se encuentra más desarrollada que en *Parapterodytes*. Se extiende hasta el extremo proximal conservando la misma profundidad sin delimitar desniveles durante su recorrido. La mayor parte de la *facies cranialis* es convexa, excepto a la altura de la *cresta*

*fibularis*, donde la superficie es plana y en su extremo distal, donde se desarrolla el *sulcus extensorius*. El *canalis extensorius* se encuentra cubierto por el *pons supratendineus* de proporciones similares al de *Palaeospheniscus* y mayor que en las demás especies comparadas.

El *condylus medialis* se proyecta lateralmente, a diferencia del *condylus lateralis* que no presenta divergencia lateral. La *trochlea cartilaginis tibialis* se continúa con la *facies caudalis*, ya que los rebordes de los cóndilos no son tan prominentes. El reborde del *condylus medialis* forma una cresta transversa al eje de la diáfisis, poco marcada como en *Spheniscus*.

El *tuberculum reticulati fibularis* es más conspicuo que en las especies actuales. La *crista fibularis* se desarrolla sobre un poco más de la quinta parte de la diáfisis (21 %), ocupando proporcionalmente un área mayor que en *Spheniscus* y en *Eudyptes*.

En la región donde se desarrollan las *tuberositas popliteus*, que limitan con una *fossa flexoria* apenas desarrollada, se forma una depresión más marcada que en la mayoría de las especies vivientes.

En vista proximal, la *crista patellaris* se une a la *crista cnemialis cranialis* formando una línea apenas arqueada que se proyecta proximalmente. La *incisura tibialis* se encuentra excavada en forma de semicírculo. En el *area interarticularis* se eleva una cresta roma, suavemente redondeada como en *Spheniscus* que se ubica entre las superficies articulares. La *facies articularis medialis* desarrolla una superficie apenas deprimida. La *fossa retropatellaris* forma un área aún más excavada, cercana a la *crista cnemialis cranialis*.

Es asimétrica en vista distal. El espacio entre los dos cóndilos es amplio, como en *Eudyptes*. El *condylus lateralis* posee un débil contorno redondeado con el eje mayor perpendicular al eje de la diáfisis, como en *Pygoscelis* y *Spheniscus*. El reborde del cóndilo se torna más fuerte en su parte anterior. Al igual que en *Spheniscus*, el cóndilo se proyecta hacia la parte anterior y posteriormente apenas sobrepasando el límite de la diáfisis. La depresión *epicondylaris laterallis* se desarrolla sobre la superficie lateral del cóndilo y como en *Paraptenodytes*, está débilmente marcada.

El *condylus medialis* posee un contorno limitado por un fuerte reborde cuyo ancho es constante en toda su extensión, tornándose apenas más fuerte en la

región posterior. El *epicondylus medialis* se proyecta formando una única prominencia redondeada, mientras que es doble en *Spheniscus* y alargada en *Pygoscelis*. Como en *Spheniscus*, ambos condylus presentan similar extensión distal, mientras que el *condylus medialis* presenta una mayor extensión relativa en *Paraptenodytes* y las restantes especies actuales comparadas.

**Tarsometatarso.** Su tamaño es un poco mayor que el de *P. papua*, un poco más elongado y más angosto.

La *eminencia intercotylaris* es más achatada y roma que en *Spheniscus*. También es posible diferenciar las fosas de la *facies cranialis*. La *fossa infracotylaris medialis* se halla delimitada por una proyección de la *facies cranialis* que se encuentra por encima del *foramen vasculare mediale*. La *fossa infracotylaris lateralis*, no presenta límites precisos.

Las *tuberositas musculi tibialis cranialis* dividen el *foramen vasculare proximale mediale* y el *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* del *foramen vasculare proximale laterale* y el *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis*. El *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* adquiere un desarrollo menor que el *lateralis*, mientras que son subiguales en *Spheniscus*. Por otra parte, el *foramen vasculare proximale mediale*, es muy pequeño comparado con el *foramen vasculare proximale laterale*. Esta misma configuración se observa en *Paraptenodytes antarctica*.

La tróclea para el dígito II posee una divergencia lateral más pronunciada que en *Pygoscelis*, *Eudyptes* y *Spheniscus*, mientras que la tróclea para el dígito IV no posee divergencia lateral y su elongación distal es mínima. La tróclea para el dígito III presenta fuertes rebordes trocleares y es más ancha en su extremo distal que en el proximal. La *incisura intertrochlearis lateralis* alcanza un nivel más proximal que la *incisura intertrochlearis medialis*, como en *Spheniscus*.

El desarrollo del hipotarso es intermedio entre *S. magellanicus* y *Pygoscelis*. La *cristae intermediae hypotarsi* es redondeada y se fusiona en parte con la *cristae lateralis hypotarsi*, la cual es más prominente y junto a la cual se aloja la *fossa parahypotarsalis lateralis*. A diferencia de las especies actuales comparadas, la superficie de la *cristae medialis hypotarsi* es también redondeada y alargada.

El *foramen vasculare proximale mediale* se encuentra tapado por la *crisetae medialis hypotarsi* en vista caudal, como en *Eudyptes*, mientras que en *Pygoscelis*, se sitúa distalmente a la misma.

También se abre caudalmente el *foramen vasculare proximale lateralis*, que se sitúa lateralmente a las crestas del hipotarso.

En vista proximal aparece una pequeña depresión en el área *intercotylaris*. La *crisetae medialis hypotarsi* se proyecta considerablemente a partir de la facies caudalis. Por otro lado, la *crisetae lateralis hypotarsi* es menos prominente que la anterior.

**Falanges.** Dígito II izquierdo. La cara troclear de la 1° falange es de sección triangular, formando una superficie cóncava. La 2° falange posee una superficie articular dividida en dos concavidades por una cresta sagital. La parte más dorsal, se inclina hacia el dígito III.

Dígito III izquierdo. La superficie troclear de la 1° falange es subredondeada y se encuentra dividida en dos porciones por una débil cresta sagital. La parte más dorsal de cada una de estas falanges presenta una pequeña inclinación hacia el dígito IV. La 2° falange es de menor tamaño y se encuentra más deprimida. Al igual que la anterior, una débil cresta divide la superficie de articulación en dos partes. La 3° falange posee su cara posterior con una concavidad más pronunciada que en las demás falanges.

Dígito IV izquierdo: la 1° falange es robusta y posee una superficie troclear subredondeada y cóncava con el borde posterior recto. El extremo distal es asimétrico, con su cara interna más robusta. De la 2° a la 4° falange se observa una morfología similar, con la superficie de articulación proximal cóncava dividida en dos porciones por una cresta sagital. La 2° falange es más corta pero más alta. Su superficie proximal de articulación posee una concavidad en sentido anteroposterior. La 3° falange es más pequeña que la anterior, pero la concavidad de su superficie posterior es mayor. La 4° falange es angosta y sus cóndilos de articulación son pequeños. La 5° falange es la ungueal, el surco que recorre su lateral externo es mucho más profundo que el del lateral interno. Ambos se unen en el extremo distal, sobre la superficie anterior. La superficie de articulación se encuentra dividida en dos

porciones por una cresta, presentando la mitad interna una extensión posterior menor que la externa.

Lado derecho. El único elemento que no ha sido descrito para el lado izquierdo es la falange ungueal del dígito III. Posee los mismos caracteres que las falanges ungueales de los demás dígitos aunque su tamaño es mayor.

**Escápula.** A diferencia de las especies vivientes, la lámina no es achatada, sino que posee el borde dorsal curvado externamente, delimitando una zona deprimida a lo largo de este borde. Proporcionalmente, el *corpus scapulae* es pequeño y la parte proximal donde se sitúan las *facies articulares* es bastante robusta. La *facies articularis humeralis* es más o menos redondeada, el *tuberculum coracoideum* es ancho y romo. La *facies articularis clavicularis* es prominente y se extiende hacia la parte dorsal.

**Coracoides.** Es más pequeño que el de *Pygoscelis*. En su extremo proximal presenta una porción *procoracoidea* prominente y distalmente, una *incisura n. supracoracoidei*, totalmente cerrada y de forma ovalada. La *impressio ligamentaris acrocoracoideum* es amplia y termina en una cabeza angosta con una zona adelgazada a modo de “cuello”. La *cotyla scapularis* se sitúa proximalmente a la porción procoracoidea. El *proceso lateralis* constituye una fuerte prominencia redondeada, junto al cual se desarrolla la *facies articularis sternalis*.

**Clavícula.** El *scapus clavicularae* no es aplanado como en *Spheniscus*, posee una depresión que corre cerca del borde dorsal, más profundo aún que el observado en *Pygoscelis*. El *proceso acromialis* es largo y la *facies articularis acrocoracoidea* se desarrolla sobre una prominencia.

**Esternón.** La *carina sterni* presenta una *crista lateralis carinae* recta, delimitado por una *apex carinae* y una *spina externa* redondeada. Los *sulcus articularis coracoideus* se encuentran divididos entre sí por una cresta redondeada.

El *tuberculum labri* es alargado y a continuación se desarrollan seis *incisuras intercostalis* que disminuyen su profundidad hacia la región caudal, separadas por

procesos costales. La *trabecula lateralis* alcanza la misma extensión que la *trabecula mediana*, de la cual se separa por medio de una *fenestra lateralis*.

**Húmero.** Su tamaño es intermedio entre *Spheniscus* y *Pygoscelis*, aunque más grácil que este último.

La diáfisis es recta y no presenta *angulus preaxialis*, como *Paraptenodytes antarctica*. El *sulcus ligamentaris transversus* se encuentra dividido en dos porciones por una protuberancia, que es más pequeña que en *Pygoscelis* y más delgada que en *Spheniscus*. La más cercana a la *fossa tricipitalis* es apenas más profunda y ancha que en las especies actuales. La otra, es mucho más redondeada y se encuentra abierta hacia la *facies cranialis*, como en *Spheniscus*, mientras que en *Eudyptes*, en donde ambos surcos están bien delimitados. Entre este surco y el *sulcus n. coracobrachialis* se extiende la *facies bicipitalis*.

El *tuberculum ventrale* es bien prominente, similar a *Palaeospheniscus* y no tan expandido como en las especies actuales, presentando una pequeña fosa orientada lateralmente, como en *P. adeliae* y *S. magellanicus*, mientras que en *P. antarctica* se orienta más cranealmente y en *Eudyptes* su posición es intermedia.

La *impressio coracobrachialis* es alargada, con ambos extremos de forma elíptica, a diferencia de la mayoría de las especies actuales en las que el extremo proximal es más redondeado. Proximalmente, se desarrolla el *tuberculum dorsale*, que es poco prominente y no se diferencia del reborde de esta fosa. Formando el reborde lateral de la *impressio coracobrachialis*, se presenta la *cresta deltopectoralis* que es más delgada distalmente, mientras que en *Spheniscus* mantiene un ancho constante en toda su extensión.

El *condylus ventralis* presenta mayor desarrollo que el *condylus dorsalis*, que es más redondeado. Ambos, se disponen sobre un plano que forma un ángulo con el eje de la diáfisis, constituyendo un ángulo troclear mayor que el de *Pygoscelis*. Ambos cóndilos están separados por una *incisura intercondylaris* bien diferenciada que está comunicada con la *fossa m. brachialis*, que es redondeada.

El *epicondylus ventralis* es bien aguzado y sus bordes son divergentes entre sí, más aún que en *Pygoscelis* y *Eudyptes*.

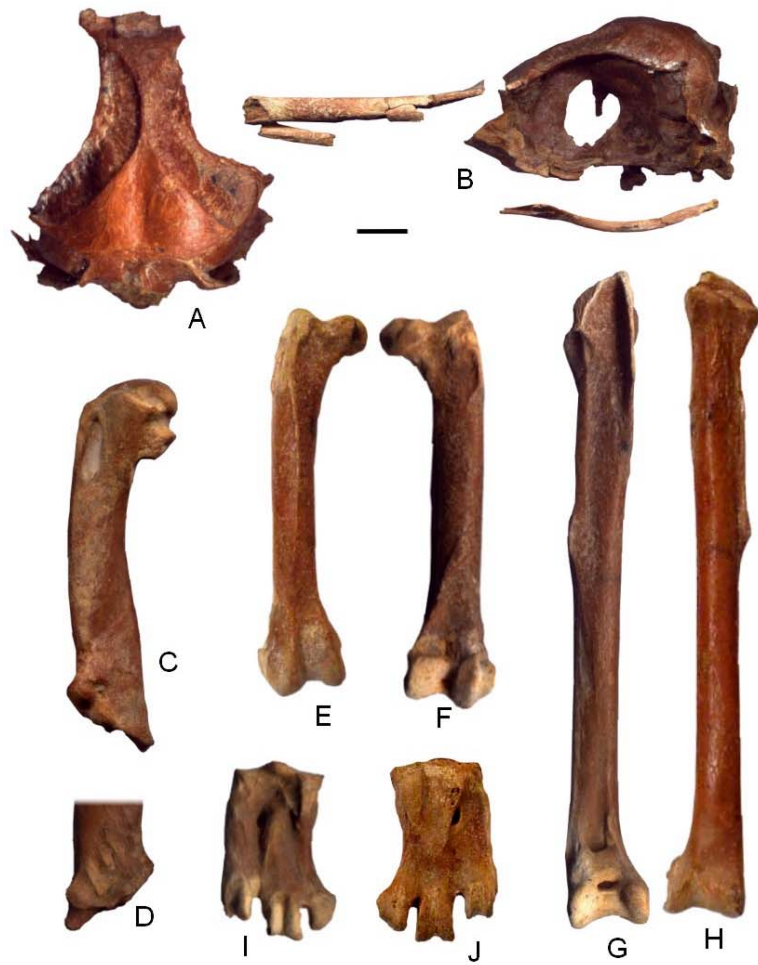


Figura 30. Nuevo género y especie, MEF PV- 100. Escala: 1 cm. A-cráneo, vista dorsal, B-cráneo, vista lateral, C-húmero, vista craneal, D-detalle del húmero, vista caudal, E-fémur, vista craneal, F-fémur, vista caudal, G- tibiotarso, vista craneal, H-tibiotarso, vista caudal- I-tarsometatarso, vista craneal, J-tarsometatarso, vista caudal.

Las *extremitas distalis humeri* se disponen solapadas unas con otras. La caudal es la menos extendida, sobrepasando apenas el borde de la diáfisis, como en *Parapterodytes antarctica*, mientras que en *Palaeospheniscus* y en el MEF-PV 1729 no se extiende más allá de este borde, condiciones de tipo "Spheniscus" y "no-Spheniscus", respectivamente.

La *fossa tricipitalis*, como en *Palaeospheniscus*, está dividida por el *crus dorsale* y ocupa gran parte de la epífisis proximal. En *Parapterodytes*, esta fosa es única. Sobre la *facies musculi supracoracoideus* se encuentran dos impresiones musculares, de las cuales la más proximal disminuye su profundidad hacia la *fossa tricipitalis* y la otra, que es más alargada, se encuentra en relieve y dispuesta en forma oblicua respecto al eje de la diáfisis; como en *Spheniscus*.

La diáfisis es apenas más ancha distalmente, como en *Spheniscus* y en menor proporción que en otras especies actuales comparadas.

El *condylus dorsalis* se encuentra más desarrollado que en *Pygoscelis* y *Eudyptes*, mientras que el *condylus ventralis* está más reducido.

El *sulcus ligamentosus transversus* se ve interrumpido formando dos depresiones separadas, que como en *Spheniscus*, la más cercana al *tuberculum ventrale* es mucho más profunda que la otra.

**Ulna y radio.** Se conservan solamente los elementos del lado derecho, que presentan forma y proporciones similares a todos los Spheniscidae.

### 2.3. *Palaeospheniscus bilocolata* nov. comb. MEF-PV 1729 (Figura 31)

El material fue asignado a *Palaeospheniscus bilocolata* (Simpson, 1970) nov. comb. (Ver Capítulo 6) y proviene de la Formación Gaiman (El Indio, Puerto Madryn) provincia de Chubut.

**Materiales conservados.** Húmero derecho, escápula derecha, coracoides derecho y porción distal del izquierdo, esternón, costillas, cinco vértebras torácicas, sinsacro, pigostilo, cintura pélvica, carpometacarpo derecho.

**Húmero.** Su tamaño es un poco mayor al de *P. patagonicus*. La diáfisis se encuentra suavemente curvada y es más ancha distalmente que en la porción



proximal. El ángulo troclear es intermedio, de alrededor de 60°, mayor que en las especies fósiles conocidas y en las actuales comparadas.

La *fossa tricipitalis* ocupa gran parte de la epífisis proximal y es subredondeada. Se encuentra bipartida, pero el *crus dorsale* que divide las dos cavidades es un poco menor que en *Palaeospheniscus patagonicus*. El grado de torsión del eje del *caput humeris* es similar en todas las especies de *Palaeospheniscus*.

El *angulus preaxialis* es pequeño. El *sulcus ligamentaris transversus* es monofurcado, mientras que en las demás especies comparadas, este surco se encuentra dividido en dos sectores por medio de una protuberancia. La porción más próxima a la *fossa tricipitalis*, que suele ser la más profunda en otras especies, es la única que se desarrolla en *P. bilocolata*.

El *tuberculum ventrale* es conspicuo y fuerte y presenta una fosa orientada hacia la *facies caudalis* como en *P. antarctica*, mientras que esta fosa es más craneal en *P. adeliae* y *Spheniscus* y de posición intermedia en *Eudyptes*.

La *impressio coracobrachialis* forma una fosa alargada con ambos extremos redondeados, a diferencia del MEF- PV 100, que posee extremos elípticos. Proximalmente se desarrolla un robusto *tuberculum dorsale* que delimita un ángulo recto y constituye parte del límite de este surco. Formando el reborde lateral de la *impressio coracobrachialis*, se observa la *crista deltopectoralis*, más delgada distalmente que en *Spheniscus*.

La *facies musculi supracoracoideus* se expresa mediante dos depresiones. Ambas se sitúan a una distancia similar del extremo proximal. La más alargada es paralela al eje de la diáfisis, mientras que la otra, es redondeada, más profunda y se ubica sobre la epífisis proximal.

El *condylus dorsalis* se sitúa en el ángulo distal externo y sobresale de los límites que alcanza la diáfisis desarrollándose más fuertemente que en *Pygoscelis* y *Eudyptes*.

Las *extremitas distalis humeri* se disponen solapadas una con otra, aunque su extensión es diferente en cada una y las tres son visibles en vistas craneal y caudal. La relación entre estas extremidades es de tipo “no *Spheniscus*” ya que la caudal no se extiende más allá del borde de la diáfisis. En el MEF PV-100 en cambio, la *extremidad distalis humeri* caudal se proyecta sobrepasando el borde de la

diáfisis y la *extremity distalis humeri* craneal queda tapada parcialmente por la central.

**Vértebras.** Vértebra dorsal: el *centrum* es de tipo opistocélico. La *hypapophysis* es menor respecto a la espina neural, que se proyecta dorsalmente a lo largo de toda la vértebra. Las *zygapophysis* forman áreas de articulación relativamente pequeñas. La *diapophysis* se expande lateralmente, mientras que la *parapophysis* forma una *foseta parapophysiaria* de forma bien circular.

**Sinsacro.** Involucra varias vértebras, la primera de ellas posee el cuerpo vertebral convexo hacia la parte craneal y la última es cóncava hacia la región caudal.

**Cintura pélvica.** Los elementos que la constituyen son delgados. El *foramen acetabuli* es redondeado y de tamaño menor que el *foramen ilioischadicum*, el cual posee contorno oval. Entre ellos se sitúa el *antitrochanter*.

La *lamina infracristalis illii* y el *ala ischii* forman una lámina continua, que no presenta suturas y termina en el *proceso terminalis ischii*.

**Escápula.** Está formada por una lámina delgada y presenta un borde dorsal curvado externamente, como en el MEF PV- 100, carácter no presente en las especies actuales comparadas.

Las *facies articulares* alcanzan un gran desarrollo. La *facies articularis humeralis* es más o menos redondeada, el *tuberculum coracoideum* es ancho y romo, como en el MEF PV- 100. La *facies articularis clavicularis* es delgada y se extiende hacia la parte dorsal.

**Coracoides.** Es apenas mayor al MEF- PV 100. La porción *procoracoidea* es prominente. La *incisura n. supracoracoidei* de forma ovalada, se encuentra totalmente cerrada.



Figura 31 *Palaeospheniscus biloculata*, MEF PV- 1729. Escala: 1 cm. A- Húmero, vista craneal; B- Húmero, vista caudal; C-Carpometacarpo, vista craneal; D- Carpometacarpo, vista caudal.

La *impressio ligamentaria acrocoracoideum* se encuentra ampliamente expandida. La *cotyla scapularis* es bien redondeada. El proceso *lateralis* constituye una fuerte prominencia redondeada. La *impressio m. sternocoracoidei* ocupa la porción distal hasta la *facies articularis esternalis* que se encuentra poco expandida, al igual que en el MEF PV- 100.

**Esternón.** Lamentablemente, debido a su mal estado de preservación, no resulta conveniente la remoción total del sedimento que lo contiene y en consecuencia, no es posible realizar una descripción detallada del mismo.

**Carpometacarpo.** Es de mayor tamaño que *Spheniscus* y es aplanado dorsoventralmente como en todos los Spheniscidae.

Los metacarpales I y II se encuentran fusionados, relegándose el primero de ellos a un elemento delgado y vestigial. Estos dos elementos se observan, en vista interna, separados por el *tendinal groove*. Los metacarpales II y III no se han fusionado totalmente y se encuentran separados por un surco que recorre la *symphysis metacarpalis*. Proximalmente, la *fossa ligamentaris mediale*, forma una depresión subredondeada.

### 3. Análisis morfométrico

Clásicamente, las variables métricas han sido mayormente empleadas para la estimación del tamaño corporal. Éste es un parámetro importante ya que permite realizar estudios de las interacciones de los organismos con el ambiente (Jadwiszczak, 2001).

En algunos casos, las estimaciones de masa se han basado en ecuaciones que emplean la circunferencia de los huesos largos (Anderson *et al.*, 1985), como es el caso del análisis aplicado para la determinación del tipo locomotor en *Argentavis magnificens* (Campbell y Tonni, 1980) y *Macranhinga paranensis* (Noriega, 2001).

Específicamente para los Spheniscidae, se han realizado estimaciones de la masa corporal basadas en las longitudes del tarsometatarso, fémur y húmero (Simpson, 1946, 1971, 1975, 1976; Jadwiszczak, 2001), así como también a partir

de regresiones de las tallas corporales de las especies actuales partiendo de los valores métricos de elementos esqueléticos (Livezey, 1989).

Otro análisis efectuado ha consistido en comparar los diferentes patrones osteológicos en los Spheniscidae como por ejemplo el realizado por Livezey (1989), quien efectúa un análisis de regresión lineal simple empleando los elementos del esqueleto apendicular de las especies actuales.

Específicamente para el presente análisis fueron seleccionadas aquellas variables que revelaron una alta variabilidad en relación con la diferenciación de las especies, aunque condicionadas por la disponibilidad de material. Dicho de otra manera, aquéllas que permitieron la discriminación de grupos equivalentes a los taxones actuales reconocidos. Como ha sido ya mencionado, no se han aplicado en estos casos los índices originalmente propuestos, ya que no han revelado resultados útiles a estos fines.

Se midieron la longitud total y el ancho en diferentes puntos de los tarsometatarsos, tibiatarso, fémures y húmeros en cada uno de los materiales disponibles asignados a las especies fósiles patagónicas. A pesar de la gran cantidad de materiales que fueron examinados, de alrededor de 300, al seleccionarse básicamente los restos enteros o apenas fragmentados, el número de materiales aptos para ser analizados estadísticamente descendió a 54. Sin embargo, algunos restos fragmentarios fueron reconstruidos a partir de la aplicación en el esqueleto apendicular de algunos índices métricos que fueron explicitados en el Capítulo 2.

El análisis de los cráneos solo fue posible efectuarlo para los dos únicos restos conocidos: el de *Parapterodytes antarcticus* AMNH 3338 y el del MEF PV-100. Por este motivo y únicamente en este caso, el análisis de los componentes principales basado en estos restos se efectuó conjuntamente con los cráneos de las especies actuales. Al analizar los elementos del esqueleto apendicular no fue necesario incluir los materiales actuales, que si bien permiten realizar comparaciones de otra índole, impiden el detallado análisis entre las especies fósiles.

4. Resultados de los análisis de los componentes principales.

**Cráneo.** Los ejemplares AMNH 3338 y MPEF- PV 100 fueron incluidos en la matriz de especies actuales, reuniendo un total de 69 casos. Debido al estado fragmentario de los restos, solo pudieron analizarse cuatro de las variables métricas originalmente propuestas: ancho postorbital, ancho interorbitario, altura del cráneo y ancho del *sulcus glandulae nasale*.

Fueron retenidos los componentes 1 y 2. En ambos, la variable que más importancia cobró fue la segunda, que corresponde al ancho interorbitario, aunque también se observan valores altos de participación de la primera, correspondiente al ancho postorbital (Apéndice 3). El primer componente reúne más del 65 % de la variación explicada y separa las especies actuales de la siguiente forma (Figura 32): *Eudyptes* en un pequeño grupo, *Spheniscus* en otro y las tres especies de *Pygoscelis* junto con los cráneos fósiles en un tercer grupo. Bien alejado de estos puntos, se encuentra *Aptenodytes forsteri*. Incluyendo al segundo componente se explica cerca del 92 % de la variación. A través de este eje se logra separar nuevamente a *A. forsteri* por un lado, a los fósiles por otro y a las restantes especies se las incluye en una única nube.

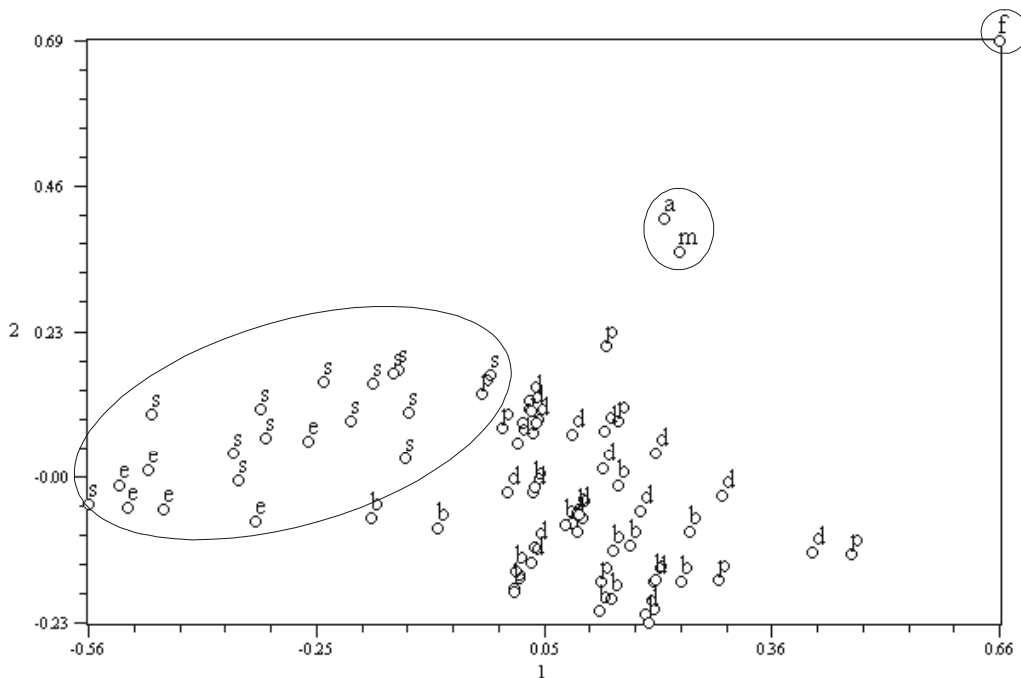


Figura 32. Análisis de los componentes principales: cráneos de los Spheniscidae fósiles y actuales. Abreviaturas: a, *Paraptenodytes antarctica*; b, *Pygoscelis*

*antarctica*; d, *P. adeliae*; e, *Eudyptes chrysocome*; f, *Aptenodytes forsteri*; p, *P. papua*; s, *Spheniscus magellanicus*.

**Húmero.** Se incluyeron las variables que habían resultado valiosas en el ordenamiento sistemático de las especies actuales y que además resultan fácilmente medibles: largo total, ancho del extremo proximal y ancho del extremo distal.

La mayoría de los restos se encuentran fragmentados y solo una pequeña parte de ellos pudieron ser reconstruidos. De la totalidad de materiales asignados a húmeros de Spheniscidae, algunos restos se descartaron *a priori*, se midieron 138 piezas, de las cuales se reconstruyeron 2, se descartaron 111 y finalmente se emplearon 27 en el análisis.

El único componente que se retuvo fue el primero, que reúne apenas un poco más del 87 % de la variación explicada a través de la variable ancho proximal; aunque incorporando al análisis el segundo componente, obtenemos una variación explicada mayor, del 99 % (Apéndice 3).

Según el primer componente (Figura 33) se diferencian dos grupos bien definidos, representados por los valores extremos, de los cuales el primero incluye al MEF PV -100, *Palaeospheniscus patagonicus*, *P. menzbieri*, *Palaeospheniscus bergi*, MEF PV- 1729 (*P. biloculata*) y restos indeterminados. En el extremo opuesto del componente se ubica *Arthrodytes andrewsi*.

Los restantes materiales se distribuyen desordenadamente ocupando los valores medios, representados por: *Palaeospheniscus medianus*, *Palaeospheniscus affinis*, *Palaeospheniscus patagonicus*, *Isotremornis nordenskjöldi*, *Perispheniscus wimanni* y algunos restos de Spheniscidae indeterminados.

A partir del segundo componente pueden agruparse los restos de la siguiente forma: *Perispheniscus wimanni* representado los mayores valores, restos indeterminados con valores un poco más pequeños, luego, *Isotremornis nordenskjöldi*, en la parte central del gráfico se forma un grupo integrado por *P. medianus*, *P. patagonicus*, *P. affinis* y restos a determinar, y en la parte inferior del mismo, un grupo formado por *P. patagonicus*, *P. menzbieri*, *P. bergi*, *P. nereius*, *P. robustus*, *A. andrewsi*, *Palaeospheniscus sp*, *P. antarctica*, *P. biloculata* y MEF PV-100 .

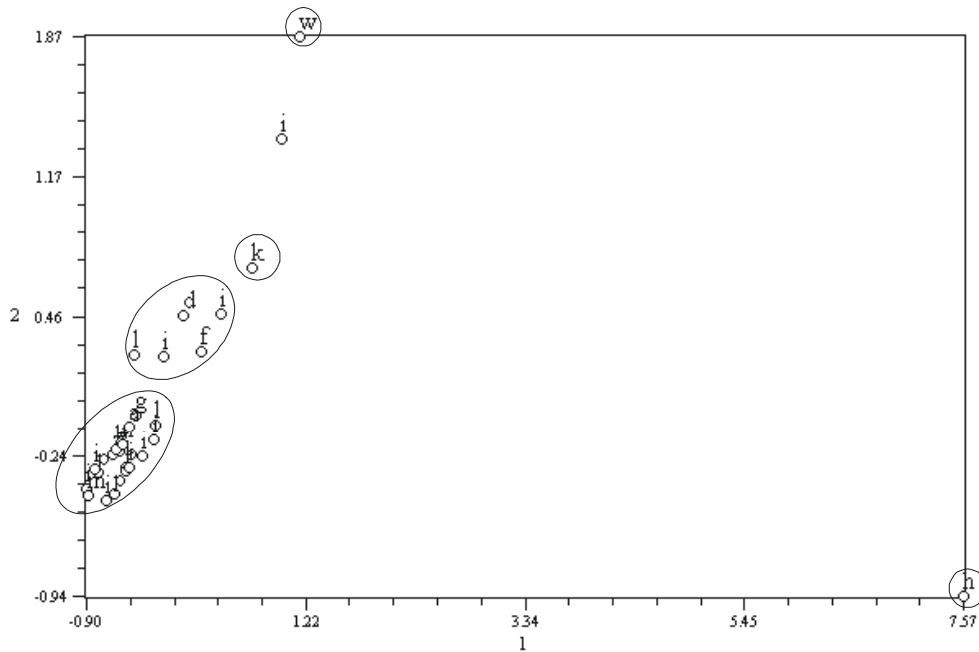


Figura 33. Análisis de los componentes principales: número de los Spheniscidae fósiles. Abreviaturas: a, *Paraptenodytes antarctica*; b, *P. bergi*; d, *P. medianus*; f, *P. affinis*; g, *P. biloculata*; h, *A. andrewsi*; i, Spheniscidae *indet.*; k, *Isotremornis nordenskjoldi*; l, *Palaeospheniscus patagonicus*; m, MEF-PV 100; n, *P. nereius*; p, *Palaeospheniscus sp*; r, *P. robustus*; w, *Perispheniscus wimanni*; z, *P. menzbieri*.

**Fémur.** Empleando el mismo criterio que para el caso de los húmeros, en cada uno de los restos se midió la longitud total, el ancho al nivel del *caput femoris* y el ancho al nivel distal. De los materiales disponibles, se midieron 57 especímenes, ya que el resto de los materiales correspondían a pequeños fragmentos.

Luego de obtenidas las medidas, se eliminaron 47 casos por presentar aún datos faltantes. La matriz obtenida para el análisis fue de tan solo 10 ejemplares.

Se retuvo el primer componente, que explica más del 97 % de la variabilidad de los datos, para el cual la mayor variabilidad fue aportada por la primer variable (Apéndice 3), que corresponde a la longitud total. Gráficamente (Figura 34), puede observarse que este componente ordena los materiales en grupos dispersos, de los cuales los dos extremos están conformados por especies indeterminadas, mientras que los valores centrales están ocupados por *Palaeospheniscus wimani* y con valores un tanto mayores se encuentra el MEF-PV 100. Lamentablemente, la carencia de fémures completos impide obtener información más precisa.



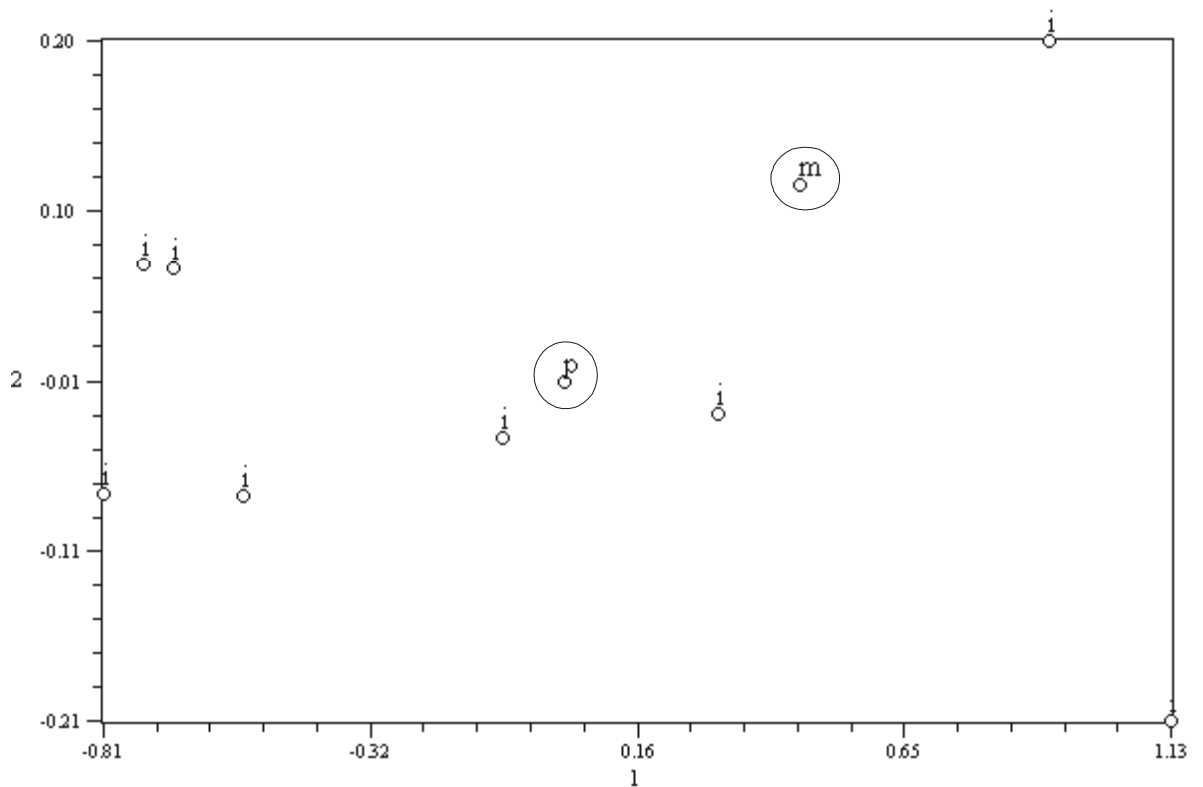


Figura 34. Análisis de los componentes principales: fémures de los Spheniscidae fósiles. Abreviaturas: i, Spheniscidae *indet.*; m, MEF- PV 100; p, *Palaeospheniscus wimani*.

**Tibiatarso.** Sobre 61 piezas se midieron el largo total, el ancho al nivel proximal y el ancho al nivel distal, empleando el mismo criterio en la selección de las variables que en los casos anteriores (Apéndice 3). Al eliminar los casos con datos faltantes, solamente quedaron tres ejemplares: el MEF PV-100 y dos restos indeterminados. Gráficamente se puede observar que los materiales se dispersan sin formar ningún tipo de agrupamiento (Figura 35). Lamentablemente, aunque la tibiatarso demostró ser útil en la sistemática de las especies actuales, la escasez de restos fósiles completos impide realizar un análisis más detallado.

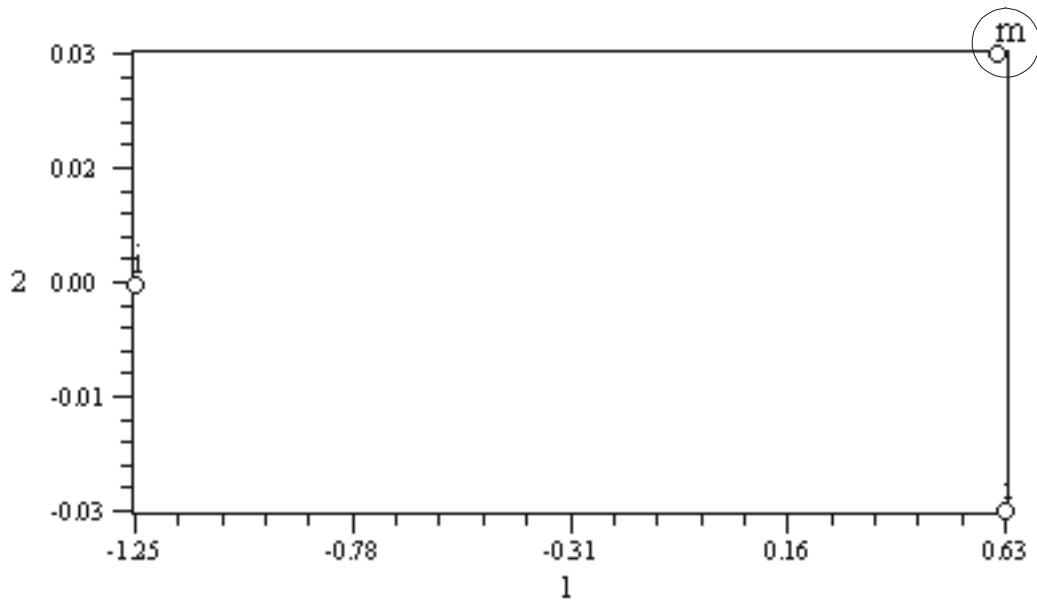


Figura 35. Análisis de los componentes principales: tibiotarsos de los Spheniscidae fósiles. Abreviaturas: i, Spheniscidae *indet.*; m, MEF-PV 100.

**Tarsometatarso.** Sobre 40 restos, se midieron cuatro variables: longitud máxima, ancho proximal, ancho distal o troclear y ancho medio. Al comenzar el análisis de los datos, se eliminaron de la matriz 26 casos por presentar datos faltantes. Finalmente, se analizaron los 14 tarsometatarsos completos.

Fue retenido solo el primer componente, que explica un 94% de la variabilidad a través de la longitud máxima (variable 1). Al incorporar el segundo componente se logra explicar un 98% de la variabilidad, siendo el ancho proximal la variable de mayor importancia (Apéndice 3).

Los ejemplares analizados se ordenaron de la siguiente forma (Figura 36). El primer componente mostró valores bajos para un primer ejemplar de *Paraspheniscus nereius*. A continuación se agruparon los materiales asignados a *Palaeospheniscus rothi*, *Palaeospheniscus bergi*, *Palaeospheniscus patagonicus*, el MEF PV- 100, *Treleudytes crassus* y *Palaeospheniscus wimani*. Con los valores más altos de este eje se ubicaron *Palaeospheniscus antarctica* y un material indeterminado.

*P. nereius* presentó los más altos valores en el segundo componente, el cual permitió diferenciar además, un pequeño agrupamiento formado por el MEF PV- 100 y *Palaeospheniscus patagonicus* en la parte inferior de la gráfica, mientras que los

restantes materiales se ubicaron en una nube difusa con los valores medios de este componente.

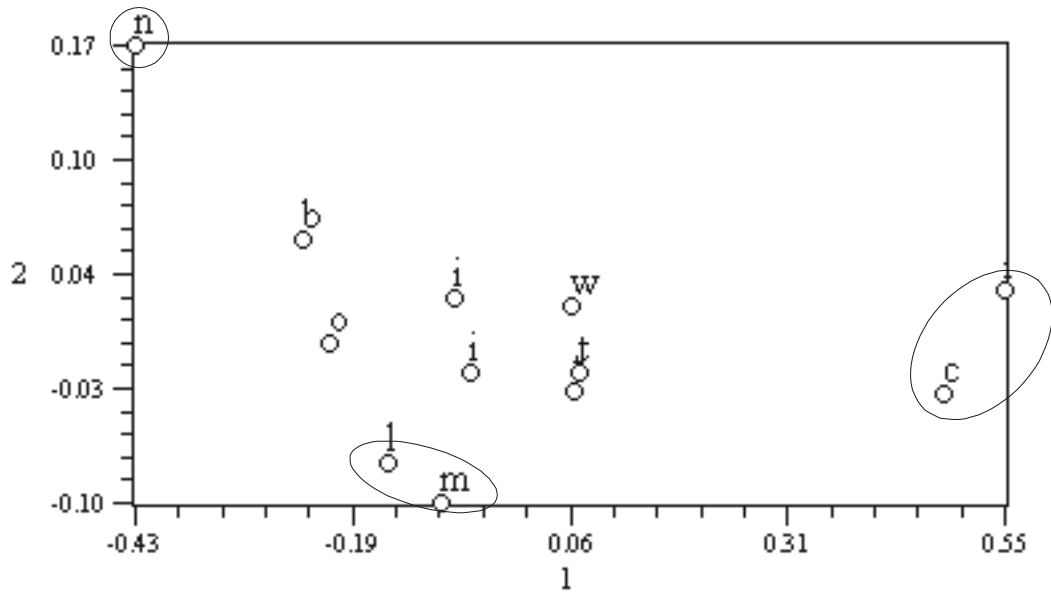


Figura 36. Análisis de los componentes principales: tarsometatarsos de los Spheniscidae fósiles. Abreviaturas: b, *Palaeospheniscus bergi*; c, *Parapterodytes antarctica*; i, Spheniscidae *indet.*; l, *Palaeospheniscus patagonicus*; m, MEF- PV 100; n, *P. nereius*; o, *P. rothi*; t, *Treleudytes*; w, *P. wimani*.

## 5. Diagramas de diferencias logarítmicas

Las diferencias en los patrones métricos exhibidas en cada uno de los géneros actuales, impidió el empleo de técnicas de regresión en esta etapa del análisis. Asumiendo que esto mismo ocurriría con los taxones fósiles, se eligió un método gráfico para representar estas diferencias.

Se realizó un diagrama de diferencias logarítmicas eligiendo como especie patrón a *Spheniscus magellanicus* y comparándola con los dos únicos esqueletos completos que presentan cráneo y elementos apendiculares articulados. La elección de la especie patrón se basó en que es la única especie que habita actualmente el mismo territorio que los fósiles incluidos en este análisis. Se incluyeron, por lo tanto, a *Parapterodytes antarctica* y al MEF-PV- 100 (Apéndice 4). Fueron relevadas las variables que resultaron significativamente útiles en los anteriores análisis.

El diagrama obtenido (Figura 37), muestra diferencias significativas entre la especie actual (*Spheniscus magellanicus*) y los dos ejemplares fósiles analizados,

representantes de dos diferentes subfamilias. Puede observarse que los fósiles son comparativamente de mayor tamaño y que poseen un patrón morfométrico diferente al de la especie actual.

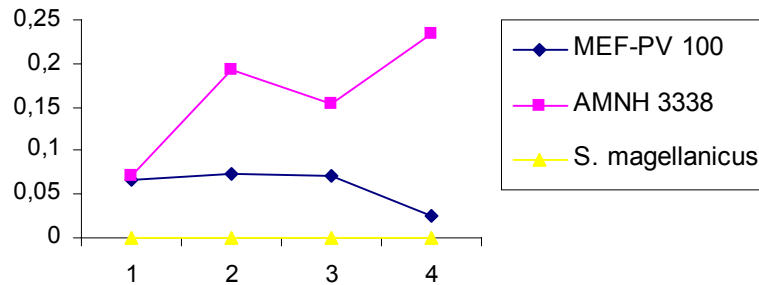


Figura 37. Diagrama de diferencias logarítmicas: 1. ancho del cráneo a nivel postorbitario; 2. longitud del húmero; 3. ancho de la epífisis proximal del húmero; 4. Longitud del tarsometatarso. El MEF-PV, corresponde a un nuevo género y especie y el AMNH 3338 a *P. antarctica*.

Las variables seleccionadas muestran las diferencias alométricas que surgen al analizar conjuntamente el cráneo y los miembros anterior y posterior. En particular, el húmero de *Paraptenodytes* es mucho mayor que el de las otras especies comparadas. Lo mismo se verifica respecto a la longitud del tarsometatarso, que es proporcionalmente más grande en relación a las demás especies comparadas. Sin embargo, estas diferencias no son tan notorias en las restantes variables.

EL MEF-PV 100, presenta un patrón más similar a *Spheniscus* que a *Paraptenodytes*, tanto en su tamaño como en sus proporciones, aunque su tarsometatarso es comparativamente más corto.

## 6. Conclusiones de los análisis

A pesar de haber contado con un gran número de restos disponibles, los análisis de los componentes principales practicados en los fósiles se encontraron limitados por la dificultad de relevar variables métricas en ejemplares fragmentados y deteriorados. Por este motivo y a pesar de haber podido reconstruirse algunos

restos fragmentados, los análisis estadísticos fueron practicados con un número menor de materiales. Sin embargo, los resultados obtenidos permiten realizar algunas afirmaciones importantes.

*Paraptenodytes antarctica* es confirmada como una especie válida. Los caracteres ancho postorbitario y ancho interorbitario permiten diferenciar claramente este cráneo del resto de los materiales analizados.

Los materiales asignados originalmente a *Palaeospheniscus nereius* pueden diferenciarse a partir de los caracteres longitud máxima y ancho proximal del tarsometatarso.

Además, *Arthrodytes andrewsi* puede ser fácilmente discriminado a partir de los caracteres del húmero tales como longitud total y anchos a nivel distal y proximal.

En cuanto al MEF PV-100, del cual se obtuvieron medidas para todos los huesos analizados, se mantuvo en el análisis del cráneo apartado de las especies actuales y próximo al único taxon fósil *Paraptenodytes antarctica*. En tanto, al analizar el húmero, se situó junto a *Palaeospheniscus biloculata* y otros restos de *Palaeospheniscus* y en el análisis del tarsometatarso volvió a agruparse junto a un resto de *Palaeospheniscus patagonicus*.

Los restos estudiados pueden ser divididos en grupos morfológicos que coinciden en parte con los que Simpson (1946) denominara Subfamilias *Palaeospheniscinae* y *Paraptenodytinae*, que serán revalidadas en este estudio luego de una nueva diagnosis de cada una de sus especies. El MEF- PV 100, puede ser también reconocido como una especie válida, presentando un mosaico de caracteres compartido con *Paraptenodytes* y *Palaeospheniscus* (Ver Capítulo 6).

Lamentablemente, las descripciones de los materiales asignados a los dos primeros grupos, pertenecientes a los géneros *Palaeospheniscus* y *Paraptenodytes*, no siempre reflejan apropiadamente lo que puede observarse en el material de referencia. Esta situación, sumado a los resultados obtenidos en los análisis estadísticos, obliga a analizar los materiales de ambos géneros con nuevas estrategias y a rediagnosticar las especies reconocidas para cada género.

Adicionalmente, muchos de los ejemplares depositados en las colecciones revisadas para este análisis debieron ser reasignados considerando estos nuevos parámetros (Ver Capítulo 6).

Las tibiatarso, que han mostrado ser de utilidad para discriminar las especies actuales, lamentablemente no han podido ser adecuadamente analizados en los fósiles por disponer de escasos ejemplares completos.

Los tarsometatarsos fueron considerados históricamente como los elementos del esqueleto con mayor cantidad de caracteres diagnósticos y son los más empleados para cualquier tipo de estudio osteológico o taxonómico en este grupo e incluso en cualquier grupo de aves. Contrariamente a lo señalado por O'Hara (1989), quien cuestiona su valor como herramienta sistemática, el tarsometatarso resultó útil a estos fines.

Considerando el número de los taxones asignados a Palaeospheniscinae en el sentido de Simpson (1946), puede observarse que existe una gradación en las dimensiones de las distintas especies (Figura 38). Concordantemente con lo señalado en los análisis multivariados practicados, la siguiente gráfica sugiere una cantidad menor de especies que las originalmente descritas (Ameghino, 1905 cita 10 especies, al igual que Simpson en 1946, aunque posteriormente en 1972 menciona solo 5).

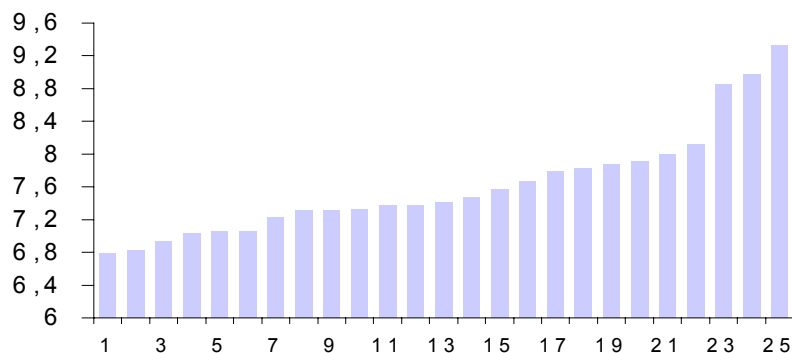


Figura 38. Húmeros de Palaeospheniscinae: Cada barra corresponde a un húmero, según su asignación original: *Palaeospheniscus* sp., 2. *Palaeospheniscus* sp., 3. *Palaeospheniscus* sp., 4. *Palaeospheniscus* sp., 5. *Palaeospheniscus* sp., 6. *Palaeospheniscus* sp., 7. *Palaeospheniscus* sp., 8. *P. menzbieri*, 9. *P. robustus*, 10. *P. bergi*, 11. *P. bergi*, 12. *Palaeospheniscus* sp., 13. *P. menzbieri*, 14. *P. nereius*, 15. *Palaeospheniscus* sp., 16. *Palaeospheniscus* sp., 17. *Palaeospheniscus* sp., 18. *Palaeospheniscus* sp., 19. *Palaeospheniscus* sp., 20. *P. patagonicus*, 21. *Palaeospheniscus* sp., 22. *P. patagonicus*, 23. *P. affinis*, 24. *P. medianus*, 25. *Chubutodyptes biloculata*.

En base a los estudios realizados en los restos actuales y la variabilidad intraespecífica observada, puede concluirse que no existe razón para creer que en esta subfamilia haya más de tres especies.

Por otro lado, analizando los tarsometatarsos (Figura 39), se ha encontrado la siguiente distribución de longitudes:

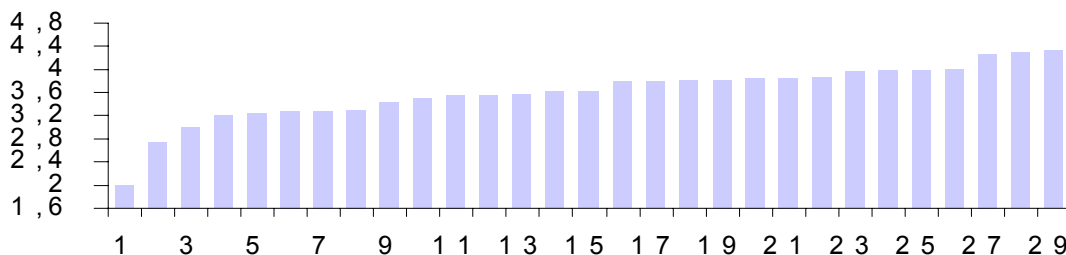


Figura 39. Tarsometatarsos de Palaeospheniscinae: cada barra corresponde a un tarsometatarso, según su asignación original: 1. *Eretiscus tonni*, 2. *Palaeospheniscinae.*, 3. *Palaeospheniscus*, 4. *Palaeospheniscus indet.* 5. *Palaeospheniscus nereius*, 6. *Palaeospheniscus medianus*, 7. *Palaeospheniscus indet.*, 8. *Palaeospheniscus gracilis*, 9. *Palaeospheniscinae*, 10. *Palaeospheniscus rothi*, 11. *Palaeospheniscus affinis*, 12. *Palaeospheniscus bergi*, 13. *Palaeospheniscus planus*, 14. *Palaeospheniscus indet.*, 15. *Palaeospheniscus indet.*, 16. *Palaeospheniscus patagonicus*, 17. *Palaeospheniscus indet.* , 18. *Palaeospheniscus patagonicus*, 19. *Palaeospheniscus robustus*, 20. *Palaeospheniscus indet.*, 21. *Palaeospheniscus indet.* 22. *Palaeospheniscus indet.*, 23. *Palaeospheniscus robustus*, 24. *Palaeospheniscus intermedius*, 25. *Palaeospheniscus menzbieri*, 26. *Palaeospheniscus robustus*, 27. *Palaeospheniscus indet.* 28. *Palaeospheniscus wimani*, 29. *Palaeospheniscinae.*

Se diferencian de acuerdo a la talla cuatro grupos equivalentes a especies diferentes. Tres de ellos se corresponden con lo esperable en base a la relación observada entre el miembro anterior y posterior de los ejemplares actuales y fósiles analizados. El cuarto grupo correspondería a un pingüino de tamaño considerablemente menor, cuyo húmero no está representado en las muestras analizadas.

Palaeospheniscinae	Longitud húmero	Longitud tarsometatarso
Sp 1	-	Aprox. 20 mm
Sp 2	68-70.5 mm	28-36 mm
Sp 3	72-82 mm	38-40 mm
Sp 4	88-94 mm	Mayor a 43 mm

Empleando los mismos criterios, pueden analizarse los taxones asignados a la subfamilia Paraptenodytinae, con la salvedad de que solamente pueden examinarse los húmeros (Figura 40), ya que en este caso, no se cuenta con suficientes tarsometatarsos.

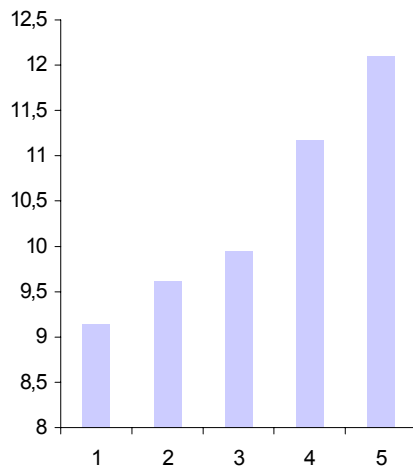


Figura 40. Húmero Paraptenodytinae: Las barras corresponden a las asignaciones específicas originales: 1. *Paraptenodytes robustus*, 2. *Paraptenodytes antarctica*, 3. *Paraptenodytes antarctica*, 4. *Paraptenodytes antarctica*, 5. *Paraptenodytes antarctica*.

Los materiales pueden discriminarse en dos grupos que corresponderían a dos especies. Este criterio se contrapone al de Ameghino (1905) y Simpson (1946), quienes reconocen solo una especie y al de Simpson (1972), quien menciona tres.



Paraptenodytinae	Longitud del húmero	Longitud del tarsometatarso
Sp 1	91-100 mm	Aprox. 42 mm
Sp 2	100-115 mm	Aprox. 53 mm

---

Las observaciones detalladas y las comparaciones de los tres esqueletos descritos, sumado a los resultados de los análisis practicados tanto en las especies actuales (Capítulo 4) como en las fósiles, permiten encarar un análisis sistemático integrador, que se desarrolla *in extenso* en el capítulo siguiente.

## Capítulo 6. Sistemática y relaciones de los Spheniscidae de Argentina

Se ha considerado fundamental para el desarrollo de esta tesis revisar la sistemática de los pingüinos fósiles sudamericanos, ya que este punto ha sido motivo de controversias desde hace un largo tiempo. De esta forma, podrán abordarse posteriormente otros aspectos del estudio de estas aves.

Varios autores han considerado diferentes esquemas sinonímicos y han propuesto distintas combinaciones específicas. Por mencionar algunos, puede citarse a Simpson (1946, 1970, 1972, 1976, 1981), que fue el paleontólogo que más se dedicó al estudio de estas aves y cuyo esquema sistemático se encuentra aún vigente. En una extensa revisión, clasificó las especies en cinco subfamilias: Palaeospheniscinae, Paraptenodytinae, Palaeudyptinae, Anthropornithinae y Spheniscinae (Simpson, 1946) y en su última revisión, (Simpson, 1972) reconoció para la Patagonia Argentina solo nueve especies distribuidas en cuatro géneros: *Palaeospheniscus gracilis* Ameghino, 1899; *Palaeospheniscus bergi* Moreno y Mercerat, 1891; *Palaeospheniscus patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891; *Palaeospheniscus wimani* Ameghino, 1905 y *Chubutodyptes bilocolata* Simpson, 1970 (incluidas en la Subfamilia Paleospheniscinae Simpson, 1946); *Paraptenodytes antarctica* Moreno y Mercerat, 1891; *Paraptenodytes robustus* (Ameghino, 1895) y *Paraptenodytes brodkorbi* Simpson, 1972 (incluidas en los Paraptenodytinae Simpson, 1946); y *Arthrodytes grandis* Ameghino, 1901 (representante de los Anthropornithinae Simpson, 1946)(Simpson, 1972). Posteriormente, adiciona la nueva especie *Eretiscus tonni* (Simpson, 1981), que hasta el momento no había sido asignada a ninguna de estas subfamilias.

El esquema sistemático de Simpson (1972) contempla la siguientes sinonimias: *Palaeospheniscus gracilis* Ameghino, 1899 (= *Palaeospheniscus medianus* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus nereius* Moreno y Mercerat, 1891 y *Paraspheniscus nereius* -Moreno y Mercerat, 1891-); *Palaeospheniscus bergi* Moreno y Mercerat, 1891 (= *Paraspheniscus bergi* Moreno y Mercerat, 1891; *Palaeospheniscus planus* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus rothi* Ameghino, 1905; *Pseudospheniscus interplanus* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus concavus* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus convexus* Ameghino, 1905), *Palaeospheniscus*

*patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891 (= *Palaeospheniscus menzbieri* Moreno y Mercerat, 1891; *Palaeospheniscus interruptus* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus intermedius* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus affinis* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus wimani* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus robustus* Ameghino, 1895; *Perispheniscus wimani* Ameghino, 1905), *Parapterodytes antarctica* Moreno y Mercerat, 1891 (= *Isotremornis nordenskjöldi* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus antarctica* Moreno y Mercerat, 1891; *Parapterodytes robustus* (Ameghino, 1895); *Palaeospheniscus robustus* Ameghino, 1895; *Perispheniscus robustus* Ameghino, 1895; *Parapterodytes curtus* Ameghino, 1901; *Metancylornis curtus* Ameghino, 1905; *Treleudytes crassa* Ameghino, 1905), *Parapterodytes brodkorbi* Simpson, 1972; *Arthrodytes grandis* Ameghino, 1901 (= *Arthrodytes andrewsi* Ameghino, 1905; *Parapterodytes andrewsi* Ameghino, 1901; *Parapterodytes grandis* Ameghino, 1901), *Eretiscus tonni* (Simpson, 1981) y *Chubutodyptes biloculata* Simpson, 1970.

Por su parte, Brodkorb (1963), lista quince especies y reconoce en parte, las subfamilias propuestas por Simpson (1946), incluyendo en los Palaeodyptinae Simpson, 1946 a *Arthrodytes* Ameghino, 1905 con su única especie *Arthrodytes grandis* (Ameghino, 1905) (= *Parapterodytes grandis* Ameghino, 1901). En la subfamilia Palaeospheniscinae Simpson, 1946 incluye a *Palaeospheniscus gracilis* Ameghino, 1899 (= *P. medianus* Ameghino, 1905 y *Apterodytes ictus* Ameghino, 1901); *P. patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891; *P. menzbieri* Moreno y Mercerat, 1891 (= *P. interruptus* Ameghino, 1905 y *P. planus* Ameghino, 1905); *P. rothi* Ameghino, 1905 (= *P. intermedius* Ameghino 1905 y *P. affinis* Ameghino, 1905); *Perispheniscus robustus* (Ameghino, 1895) (= *Palaeospheniscus robustus* Ameghino, 1895 y *Treleudytes crassa* Ameghino, 1905); *Paraspheniscus bergi* (Moreno y Mercerat, 1891) y *P. nereius* (Ameghino, 1901). En la subfamilia Parapterodytinae incluye a *Parapterodytes antarcticus* (Moreno y Mercerat, 1891); *P. andrewsi* Ameghino, 1901 (= *Arthrodytes andrewsi* Ameghino, 1905); *P. curtus* Ameghino, 1901 (= *Metancylornis curtus* Ameghino, 1905); *Isotremornis nordenskjöldi* Ameghino, 1905; *Pseudospheniscus interplanus* Ameghino, 1905 (= *P. planus* Ameghino, 1905); *Pseudospheniscus concavus* Ameghino, 1905 (= *P. convexus* Ameghino, 1905) y *Neculus rothi* Ameghino, 1905.

Por otra parte, un intento de realizar una clasificación sistemática a partir de caracteres osteológicos fue efectuada por Zusi (1975). Este autor, no realiza ningún análisis morfométrico, pero fundamenta diferentes "líneas filéticas" sobre la base de caracteres craneales. Divide a los Spheniscidae actuales en dos líneas: en la primera de ellas incluye a *Pygoscelis- Aptenodytes*, caracterizados por poseer el *proceso retroarticularis* de tamaño similar a la *fossa articularis quadratica* en vista dorsal, el *rostrum* por sobre la línea de la *lamina parasphenoidalis* y a la vez, el plano que contiene esta lámina, subparalelo a la *crista tomialis*. Incluye además algunos caracteres postcraneales como la presencia de coracoides sin fenestra y *foramen vasculare proximale mediale* del tarsometatarso abierto proximalmente respecto a las crestas del hipotarso. La segunda de estas "líneas" la constituyen *Spheniscus- Eudyptula- Eudyptes- Megadyptes* que comparten los siguientes caracteres: *proceso retroarticularis* de tamaño menor a la superficie articular en vista dorsal, *rostrum* al mismo nivel que la línea trazada en la *lamina parasphenoidalis* y a la vez, esta última dispuesta en un plano oblicuo respecto a la *crista tomialis*, coracoides con fenestra, tarsometatarso con *foramen vasculare proximale mediale* abierto internamente respecto a las crestas del hipotarso. De manera menos fundamentada separa este último grupo en dos, quedando constituido cada subgrupo por: *Eudyptes- Megadyptes*, quienes poseen un *arcus jugalis* fuertemente curvado, no presentan rebordes tomiales verticales y el *foramen acetabularis* es mayor que el *ilioischiadicum* por un lado y *Spheniscus- Eudyptula* por el otro, con un *arcus jugalis* suavemente curvado, con bordes tomiales verticales y el *foramen acetabularis* menor que el *ilioischiadicum* (Zusi, 1975).

Poco después, Livezey (1989) realizó un análisis estadístico en el cual se incluyeron representantes de géneros fósiles y actuales (Livezey, 1989). Sin embargo, los resultados obtenidos en estos análisis no fueron empleados con fines sistemáticos. En este mismo año, O'Hara (1989, 1991), realizó el primer estudio filogenético de los Spheniscidae, aunque incluyendo solamente a las especies actuales del orden.

Sibley y colaboradores han sugerido, a partir de sus estudios biológico moleculares, que los Spheniscidae son un grupo monofilético comprendido en el Orden Ciconiiformes (Suborden Ciconii, Parvorder Ciconiida, Superfamilia

Procellarioidea) y reconocen 17 especies (Sibley *et al.*, 1988; Sibley y Monroe, 1990). Más recientemente, un análisis molecular del género *Spheniscus* confirma la monofilia de este género y clarifica algunas de sus relaciones filogenéticas intraespecíficas (Grant *et al.*, 1994).

Recientes estudios introducen el término Pansphenisciformes al referirse a los Sphenisciformes conjuntamente con otros grupos de aves que presentan relaciones más estrechas con los pingüinos que con cualquier otro grupo (Clarke *et al.*, 2003).

Para la elaboración del nuevo arreglo sistemático aquí propuesto, se emplearon diferentes criterios en forma complementaria. Se consideraron por un lado, los resultados obtenidos a partir de los análisis de los componentes principales y por el otro, aquellos obtenidos a partir de los estudios filogenéticos practicados, teniendo en cuenta además, las observaciones morfológicas detalladas en el capítulo anterior.

## **1. Análisis filogenético**

Las observaciones detalladas y las comparaciones efectuadas en los tres esqueletos descritos en el capítulo anterior, sumado a los resultados de los análisis morfométricos practicados, permiten encarar un análisis unificador, integrando las observaciones efectuadas en las especies fósiles y en las actuales.

Los resultados de este análisis filogenético han demostrado ser útiles para: 1- Ubicar algunos de los grupos fósiles estudiados en un esquema sistemático integrado con las neoespecies. 2- Comparar el esquema sistemático propuesto con aquéllos efectuados por otros investigadores. 3- Evaluar los resultados obtenidos exclusivamente a partir de datos osteológicos.

### **1.1. Monofilia de los Spheniscidae**

Los Spheniscidae conforman un grupo monofilético altamente corroborado, fundado en numerosos caracteres únicos (Sibley *et al.*, 1988; O' Hara, 1991; Martínez, 1992).

En primer lugar, presentan un plumaje reducido e indiferenciado, ya que sus plumas no pueden clasificarse por su posición en el cuerpo y su tráquea se encuentra dividida por un septo que delimita dos conductos internos (Martínez, 1992).

Por otra parte, presentan un patrón osteológico muy particular ya que sus adaptaciones al hábito buceador han provocado profundas modificaciones. Las escápulas, que en todas las aves está representadas por delgadas varillas óseas redondeadas en sección transversal, son aplanadas y anchas así como también los huesos de las alas, que se presentan fuertemente aplanados en sentido dorsoventral. Esto ha sido observado en otros grupos, en los cuales habría surgido independientemente. En la unión entre el húmero y la ulna aparece en las aves un hueso sesamoideo conocido con el nombre de *os sesamoideum m. scapulotricipitalis* en tanto que en los Spheniscidae hay dos. A diferencia de los demás grupos de aves, la falange del álula no se encuentra libre en los pingüinos, sino que está completamente fusionada a la falange proximal del dígito mayor. La sutura ilio-sinsacral no se fusiona en ningún momento de su vida, sino que a diferencia de otras aves, permanece siempre visible (Simpson, 1975).

El tarsometatarso, uno de los huesos más característico de todo el esqueleto, presenta los metatarsales II, III y IV separados por surcos que presentan un foramen en su extremo proximal (O'Hara, 1989; 1991).

## 1.2. Análisis cladístico

Se realizó un análisis cladístico incluyendo las especies actuales y tres ejemplares fósiles. Partiendo de los trabajos de O'Hara (1989), se codificaron 16 variables referidas al esqueleto de los Spheniscidae, a las cuales se sumaron otras 24 más hasta completar una matriz de 40 caracteres. Como las afinidades de los Spheniscidae con otros grupos es motivo de frecuentes controversias, se adoptó el criterio de O'Hara (1989) para la elección del grupo externo. Este autor emplea las especies representativas de cuatro grupos diferentes de aves acuáticas: *Diomedea exulans* (Procellariiformes), *Fregata magnificens* (Procellariiformes), *Gavia immer* (Gaviiformes) y *Podilymbus podiceps* (Podicipediformes). Recientes investigaciones

indicarían que los grupos con los que se encuentran más cercanamente emparentados los Spheniscidae son los Gaviiformes y los Procellariiformes (Livezey y Zusi, 2001), aunque no se han hallado aún restos fósiles que confirmen esta teoría. Por otra parte, los estudios moleculares sugieren una gran afinidad con los Fregatidae (Martínez, 1992). Por este motivo es que se han empleado como grupo externo en el presente análisis, especies representantes de los Procellariiformes (*Diomedea exulans*), Fregatidae (*Fregata magnificens*) y Gaviiformes (*Gavia immer*). Se excluyó a *Podilymbus podiceps* (Podicipediformes) por no haberse hallado una relación cierta con los Spheniscidae (Sibley y Monroe, 1990; Van Tuinen *et al.*, 2001).

Se incluyeron 14 especies de Spheniscidae actuales: *Aptenodytes forsteri*, *A. patagonicus*, *Pygoscelis adeliae*, *P. papua*, *P. antarctica*, *Megadyptes antipodes*, *Eudyptula minor*, *Eudyptes chrysolophus*, *E. chrysocome*, *E. pachyrhynchus*, *Spheniscus demersus*, *S. magellanicus*, *S. humboldti* y *S. mendiculus*. Adicionalmente se relevaron los caracteres para tres especies fósiles representativas de tres subfamilias diferentes: *Paraptenodytes antarctica* AMNH 3338 (Paraptenodytinae), MEF-PV 100 nuevo género y especie (Nueva Subfamilia) y *Palaeospheniscus biloculata* MEF-PV 1729 (Palaeospheniscinae). La razón por la cual fueron seleccionadas estos tres ejemplares, es que son los únicos Spheniscidae patagónicos fósiles que presentan elementos articulados o asociados.

### 1.3. Caracteres analizados

#### **Carácter 0. Forma de las ramas mandibulares.**

El extremo distal de los *ramus mandibulae* puede presentar dos formas básicas en cuanto a su configuración. Pueden ser curvadas hacia la parte dorsal (decurvada) o hacia la parte ventral (recurvada). En las dos especies del género *Aptenodytes*, éstas son decurvadas, al igual que en *Diomedea*. Este carácter no pudo ser observado en dos de los ejemplares fósiles: *P. biloculata* y *Paraptenodytes*, ya que no se conocen sus mandíbulas. En el resto de las Spheniscidae, las ramas mandibulares son recurvadas. Por otra parte, en *Gavia* y en *Fregata*, este carácter

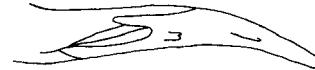
no es comparable, ya que la conformación de la mandíbula es completamente diferente. Por lo tanto, se observaron los siguientes estados:

0: decurvada

1: recurvada



decurvada



recurvada

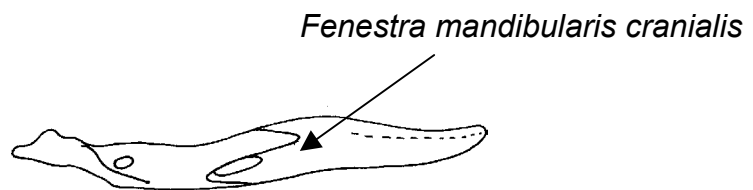
**Carácter 1: *Fenestra mandibularis rostralis* perforada o imperforada.**

La mandíbula, presenta en algunas especies, un foramen que la atraviesa de lado a lado y puede observarse desde la parte externa. Este estado se denomina perforado y se encuentra en *E. pachyrrhynchus*, *P. papua*, *A. patagonicus*, *Diomedea* y *Gavia*. Cuando esta fenestra no pasa de lado a lado, se la llama imperforada, como en *M. antipodes*, *S. demersus*, el MEF-PV 100, *S. mendiculus* y *Fregata*. Lamentablemente no es posible observar este carácter en *Paraptenodytes* y *P. biloculata*, ya que no se conocen sus mandíbulas. Las demás especies analizadas presentan un estado variable, pudiendo presentar esta fenestra perforada o imperforada. Este carácter fue codificado como:

0: imperforada

1: polimórfico

2: perforada



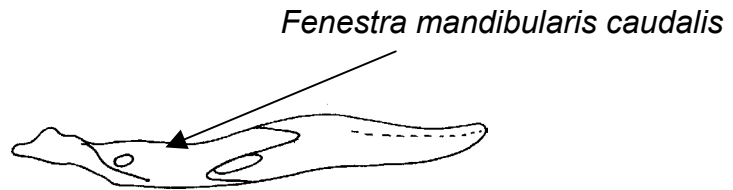
**Carácter 2: posición de la *fenestra mandibularis caudalis* respecto al hueso esplenial.**

La segunda fenestra que se presenta en la mandíbula es la *fenestra mandibularis caudalis*, que puede estar obturada por el esplenial o puede atravesar la mandíbula de lado a lado. El primer caso se registra en *M. antipodes* y en *Fregata*. La fenestra se mantiene siempre abierta en *E. chrysolophus*, *E. pachyrrhynchus*, *E. minor* y *P. papua*. Al igual que lo que ocurre con los dos caracteres anteriores, no es



posible observar la condición de *Paraptenodytes* y *P. biloculata*, ya que no se conocen sus mandíbulas. En las restantes especies este carácter es variable y fue codificado en ellas como polimórfico. Este carácter fue codificado como:

- 0: bloqueada
- 1: polimórfico
- 2: abierta



**Carácter 3. Proceso retroarticularis en relación con la fossa articularis quadratica.**

Este carácter se refiere a la relación de tamaño existente entre el *proceso retroarticularis* y la *fossa articularis quadratica* de la mandíbula, medidos linealmente considerando su eje mayor. En todas las especies de *Pygoscelis* y de *Aptenodytes*, al igual que en el MEF- PV 100 y en los grupos externos *Diomedea* y *Gavia*, ambas superficies son de tamaño muy similar. En cambio, en las especies de *Spheniscus*, *Eudyptes*, *Eudyptula* y *Megadyptes*, el proceso retroarticular es menor. Este carácter no pudo ser observado en las especies fósiles para las que se desconoce su mandíbula (*Paraptenodytes* y *P. biloculata*), mientras que no resulta comparable en *Fregata* debido a la particular configuración de su mandíbula. Este carácter fue codificado como:

- 0: subigual
- 1: menor a la superficie articular



subigual



menor a la superficie articular

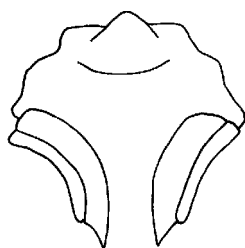
**Carácter 4. Borde supraorbitario del *sulcus glandulae nasale*.**

Una de las características de las aves marinas es la presencia de la glándula nasal o de la sal. Esta glándula se ubica en un *sulcus glandulae nasale* por encima de las órbitas. En algunas especies, este surco está delimitado lateralmente por un reborde, como en *Pygoscelis*, *M. antipodes*, *E. chrysolophus*, *E. pachyrrhynchus*, *Diomedea* y *Gavia*. En cambio, en las especies de los géneros *Spheniscus*, *Aptenodytes*, en el MEF- PV 100 y en *Paraptenodytes*, este surco se encuentra abierto hacia el lado de la órbita. Solo en *E. chrysocome*, este carácter es variable, mientras que no resulta comparable en *P. biloculata* ni pudo ser revisado en *Fregata*. Se ha codificado este carácter de la forma que sigue:

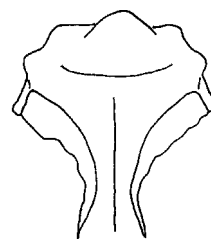
0: presente

1: polimórfico

2: ausente



reborde presente



ausente

**Carácter 5: Hueso lagrimal (= prefrontal) perforado o imperforado.**

El lagrimal, también llamado prefrontal, puede estar perforado o no. Este es precisamente el motivo por el cual se lo ha llamado de estas dos maneras.

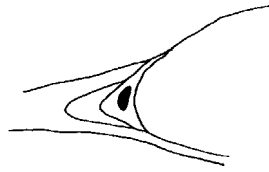
*Eudyptes*, el MEF- PV 100, *M. antipodes*, *E. minor* y *Diomedea* presentan el primer caso, mientras que este hueso no está perforado en *Fregata*, *Gavia* y *Pygoscelis antarctica*. En el caso de *P. biloculata*, resulta no comparable por no conocerse aún su cráneo, mientras que en *Paraptenodytes* no fue posible observarlo, debido a las condiciones de preservación del material. En las demás especies este carácter es variable.

Este carácter fue codificado como:

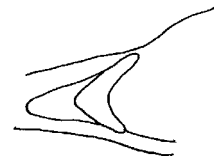
0: perforado

1: polimórfico

2: imperforado



perforado



imperforado

**Carácter 6: tamaño de la *pila supranasalis*.**

Han podido observarse dos conformaciones de la *pila supranasalis*. Puede ser ancha en los casos en los que tapa los *ramus mandibulae* en vista dorsal, o angosta, cuando permite verlos. Es ancha en las especies de *Spheniscus*, el MEF-PV 100, *E. pachyrhynchus*, *Diomedea* y *Fregata*, mientras que es angosta en todas las especies de *Pygoscelis* y *Aptenodytes*. En *P. biloculata* y en *Paraptenodytes* no es comparable, mientras que pueden presentarse ambos estados en las restantes especies. Se ha codificado de la siguiente manera:

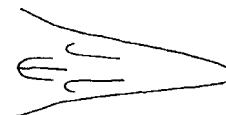
0: angosta

1: polimórfico

2: ancha



angosta



ancha

**Carácter 7: margen caudal de la *apertura nasalis ossea* respecto al *hiatus orbitonasalis*.**

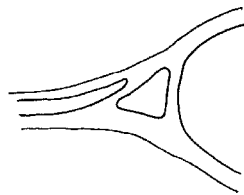
La configuración de la *apertura nasalis ossea* se presenta de dos maneras diferentes dependiendo de su extensión relativa hacia el extremo caudal. En una de las formas alcanza el nivel distal del *hiatus orbitonasalis* y se extiende dorsalmente al mismo, como en los géneros *Pygoscelis*, *Eudyptes*, *Aptenodytes*, *Eudyptula*, *Megadyptes* y *Gavia*. De otra forma, cuando no alcanza este nivel, su margen caudal

se cierra rostral al *hiatus orbitonasalis*, como en *Spheniscus*, *Diomedea* y *Fregata*. No pudo observarse este carácter en *Paraptenodytes* y en *P. biloculata*. Este carácter fue codificado como:

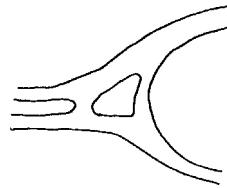
0: Sobre el *hiatus orbitonasalis*

1: polimórfico

2: rostral al *hiatus orbitonasalis*



sobre el *hiatus*



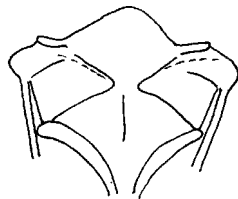
rostral al *hiatus*

**Carácter 8. Configuración de la *fossa temporalis*.**

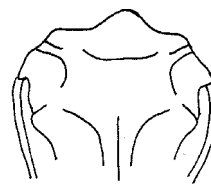
La *fossa temporalis* adquiere diferente configuración en cada especie, pero puede dividirse a las especies estudiadas en dos grandes grupos, dependiendo de la extensión de la fosa. En algunos casos la fosa presenta una mayor profundidad en su parte caudal y se une a la opuesta por un reborde sagital delgado. Esta condición se observa en todas las especies del género *Spheniscus*, en *Paraptenodytes*, en *Gavia*, *Diomedea* y *Fregata*. Contrariamente, en todos los demás ejemplares observados, la *fossa temporalis* no alcanza la línea sagital. Lamentablemente, no pudo observarse en *P. biloculata*, por carecer de cráneo. Se ha codificado de la siguiente manera:

0: más profundas posteriormente, unidas a las opuestas por un reborde sagital

1: no alcanzan la línea sagital



unidas por un reborde sagital



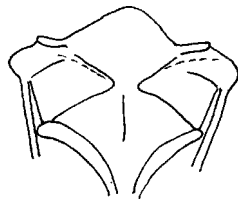
no alcanzan la línea sagital

**Carácter 9. Sutura coronal**

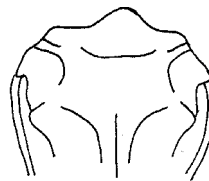
Las suturas de la bóveda craneal presentan dos configuraciones distintivas. En uno de los arreglos, se encuentra presente la denominada sutura coronal, formada en parte por la *crista nuchalis temporalis*, que se extiende de un lateral al otro como en *Spheniscus* y en el MEF- PV 100. En el otro tipo se observa una *crista nuchalis transversa* en lugar de la sutura coronal. Esta configuración está presente en *Aptenodytes*, *Pygoscelis*, *Eudyptes*, *Eudyptula* y *Megadyptes*. Se ha codificado este carácter de la manera siguiente:

0: presente

1: ausente



presente



ausente

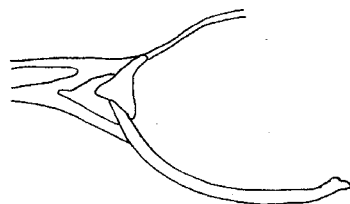
**Carácter 10. Arcus jugalis**

En vista lateral, el cráneo de las aves presenta una barra formada por los huesos yugal y cuadradoyugal. Este *arcus jugalis* puede ser fuertemente curvado como en *Aptenodytes*, *Pygoscelis*, *Megadyptes* y *Eudyptes* o ser recto o ligeramente curvado como en *Spheniscus*; *Eudyptula*, MEF- PV 100, *Gavia*, *Fregata*, *Diomedea*. Resulta desconocido el estado de este carácter en *Paraptenodytes* y en *P.*

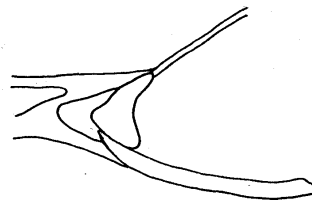
*bilocolata*. Fue codificado como:

0: fuertemente curvada

1: ligeramente o nada curvada



fuertemente curvado



ligeramente o nada curvado

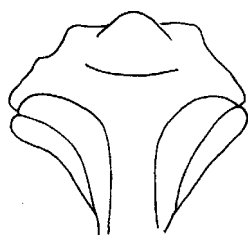
**Carácter 11. Reborde supraorbitario**

El reborde del surco supraorbitario, en los casos en los que se encuentra presente, puede desarrollarse de dos formas diferentes. En *Pygoscelis*, *Eudyptes*, *Megadyptes*, *Diomedea*, el ancho de este reborde permanece constante durante toda su extensión, mientras que se angosta hasta alcanzar los huesos nasales en *Aptenodytes* y *Gavia*. En *P. biloculata* este carácter no pudo observarse debido a que aún no se conoce su cráneo. En las restantes especies, por la configuración que adquiere el surco para la glándula nasal, este reborde se encuentra ausente. Ha sido codificado como:

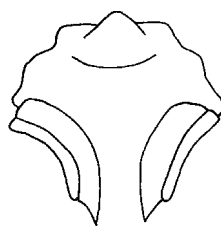
0: más angosto más cercano a los nasales

1: de igual ancho en toda su extensión

2: ausente



más angosto



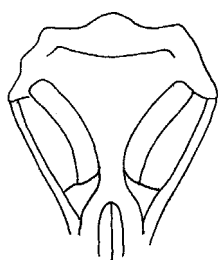
de igual ancho

**Carácter 12. Relación entre la *crista nuchalis transversa* y el ancho de los nasales.**

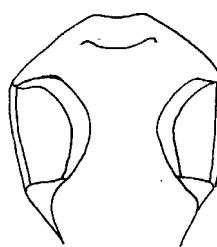
La *crista nuchalis transversa* posee un ancho variable en cada una de las especies. Fundamentalmente, en relación con el ancho de los huesos nasales (medido a la altura de los lagrimales), pueden reconocerse dos tipos: que el ancho sea similar en ambos casos o que esta cresta sea más ancha que los huesos nasales. En *Pygoscelis*, *Eudyptes*, *Spheniscus*, *Aptenoddytes*, MEF- PV 100 y *Gavia*, se observa el primer caso, mientras que en *Megadyptes* y *Eudyptula* se presenta la segunda situación. En *Diomedea* y en *Fregata* no pudo relevarse este carácter. Este carácter fue codificado de la siguiente manera:

0: mayor al ancho de los nasales a la altura de los lagrimales

1: no mayor



mayor al ancho de los nasales



no mayor

**Carácter 13. Alas de las *cristae nuchalis temporalis*.**

La región temporal del cráneo presenta dos configuraciones básicas. Pueden presentar alas a partir de las *cristae nuchalis temporalis* bien desarrolladas y prolongadas laterocaudalmente, como en *Spheniscus*, *Megadyptes*, *Eudyptula*, MEF- PV 100, *Paraptenodytes* y *Gavia* o bien, pueden presentar alas poco desarrolladas (o carecer por completo de ellas), como en *Pygoscelis*, *Aptenodytes*, *Eudyptes*. Se ha codificado este carácter de la forma que sigue:

0: bien desarrolladas

1: poco desarrolladas



bien desarrolladas



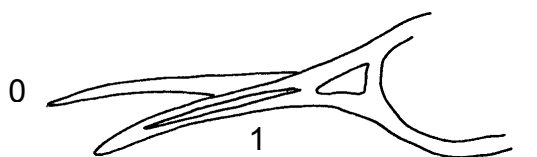
poco desarrolladas

**Carácter 14. Plano de la *lamina parasphenoidalis* respecto a la *crista tomialis*.**

El plano que contiene la *lamina parasphenoidalis* forma un ángulo variable con la *crista tomialis* o llega a ser paralelo a la misma. En *Aptenodytes patagonica*, *Eudyptes* y *Eudyptula*, se forma un ángulo entre estos dos planos, mientras que en *Aptenodytes forsteri*, *Pygoscelis*, *Megadyptes* y *Spheniscus* son paralelos. En los ejemplares fósiles este carácter no es comparable, ya que no se conoce la región rostral de ninguna de ellas. Se ha codificado como sigue:

0: paralelo:

1: no paralelo:



0: paralelo

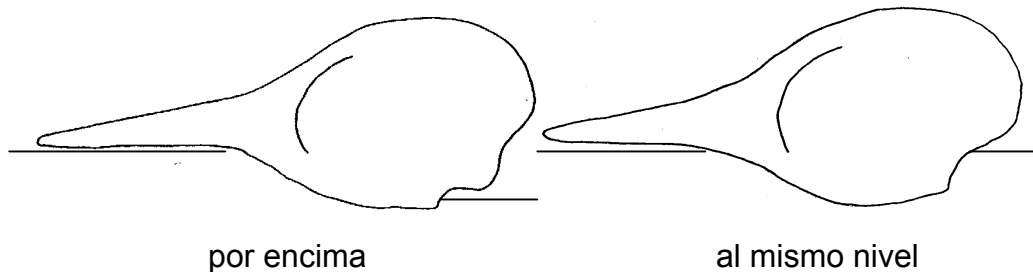
1: no paralelo

**Carácter 15. Relación espacial entre el rostrum y la lamina parasphenoidalis.**

Independientemente de la relación angular entre los planos que contienen la lamina parasphenoidalis y la crista tomialis, la disposición espacial de estos dos elementos es variable. En *Aptenodytes* y *Pygoscelis* el rostrum se dispone dorsalmente a la lamina parasphenoidalis. En *Spheniscus*, *Eudyptes*, *Eudyptula* y *Megadyptes* los dos elementos se encuentran aproximadamente al mismo nivel. Este carácter no es comparable en el MEF- PV 100, en *Paraptenodytes* ni en *P. biloculata* ya que se desconocen estos elementos. Este carácter fue codificado como:

0: por encima de la lamina parasphenoidalis

1: aproximadamente al mismo nivel



por encima

al mismo nivel

**Carácter 16: presencia o ausencia de rostrum sterni.**

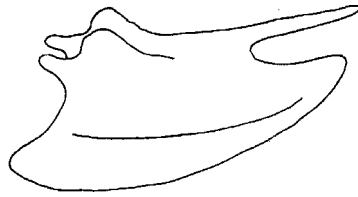
El esternón de las aves puede presentar en algunas oportunidades un rostrum sterni, como en la mayoría de las especies analizadas, mientras que en *Fregata*, esta espina nunca se encuentra presente. En *Aptenodytes*, sin embargo, este carácter es variable y puede presentarse o no en los distintos individuos. Los materiales de *P. biloculata* y *Paraptenodytes* no resultan comparables por no conocerse aún estos elementos esqueléticos. Este carácter fue codificado como:

0: presente

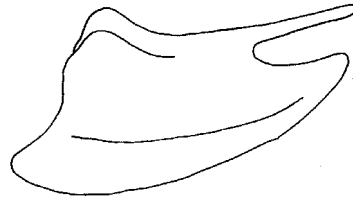


1: polimórfico

2: ausente



presente



ausente

**Carácter 17: Coracoides con o sin *incisura n. supracoracoideum*.**

El coracoides puede presentar un foramen en el *margo medialis coracoideum* llamado *incisura n. supracoracoideum* o bien puede presentarse sin fenestrar, como en *Fregata*. Entre los fósiles, solo fue posible observarlo en el MEF-PV 100, ya que el coracoides de *Parapterodytes* se encuentra altamente fragmentado en esta región y no se conoce el hueso coracoideo del esqueleto de *P. biloculata*. En *Pygoscelis*, *Aptenodytes*, *Spheniscus mendiculus* y *Eudyptula minor* esta fenestra solo se presenta en algunos individuos, mientras que es constante su presencia en el resto de las especies. Se ha codificado este carácter del siguiente modo:

0: fenestrado

1: polimórfico

2: no fenestrado



fenestrado



no fenestrado

**Carácter 18: Disposición de las *extremitas distalis humeri*.**

La epífisis distal del húmero de los Spheniscidae adquiere una configuración particular bien diferente a la de otras aves. Las *extremitas distalis humeri* se disponen de dos modos básicos, dependiendo de las relaciones que guardan entre sí y con la diáfisis. En el “tipo *Spheniscus*”, presente en *S. humboldti*, *S. magellanicus*, *P. papua* y *P. biloculata*, las *extremitas distalis humeri* se disponen en forma escalonada y la más caudal no sobrepasa el borde de la diáfisis, mientras que en el “tipo no- *Spheniscus*”, observado en *P. adelia*, *P. antarctica*, *Eudyptes* y *Aptenodytes*, la *extremita* más caudal cubre parcialmente a la *extremita* más craneal ya que es más elongada y se extiende más allá del borde de la diáfisis. En las demás especies de Spheniscidae es variable intraespecíficamente. Por lo tanto, se ha codificado en tres estados:

0: tipo no- *Spheniscus*

1: polimórfico

2: tipo *Spheniscus*



tipo no-*Spheniscus*



tipo *Spheniscus*

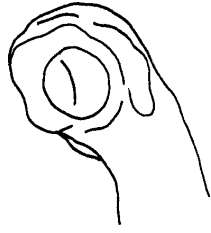
**Carácter 19. *Fossa tricipitalis humeri*.**

La configuración del interior de la *fossa tricipitalis* constituye un carácter diagnóstico en la determinación de las subfamilias de Spheniscidae. En todos los representantes actuales, esta fosa se encuentra dividida por un *crus dorsale* que delimita dos porciones subiguales. Un *crus dorsale* más pequeño se observa en *P. biloculata* y en el MEF-PV 100, mientras que *Paraptenodytes* carece por completo de él y la fosa es única. Los materiales seleccionados como grupo externo tampoco presentan subdivisiones de esta fosa. La codificación de este carácter se efectuó de la siguiente manera:

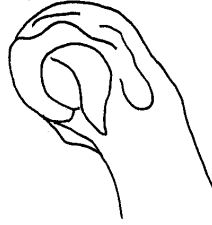
0: Dividida en dos por un *crus dorsale* pequeño

1: Dividida en dos por un *crus dorsale* grande

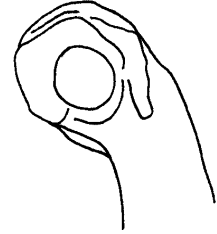
2: sin dividir



con *crus dorsale* pequeño



con *crus dorsale* grande



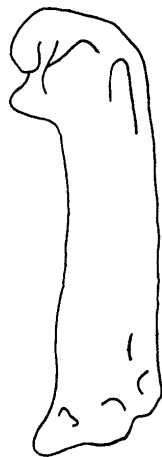
sin dividir

**Carácter 20. *Angulus preaxialis* del húmero.**

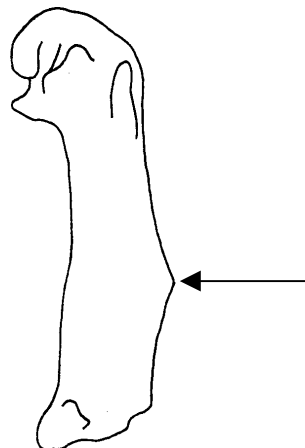
En vista cranial, el húmero de los Spheniscidae presenta un punto en el cual el borde lateral externo de la diáfisis cambia de dirección formando un ángulo variable, conocido como *angulus preaxialis*. Este ángulo es diferente en cada especie, pero básicamente se reconocen dos tipos. Hay especies en las que este ángulo es bien conspicuo y otras en las que adquiere de escaso a nulo desarrollo, dando como resultado una diáfisis recta. Es menor a 20° en *E. chrysocome*, *S. magellanicus*, *Paraptenodytes* y en el MEF- PV 100; mientras que es mayor o igual a este valor en *Pygoscelis* y en *P. biloculata*. En *Diomedea*, *Fregata* y *Gavia* este carácter no es comparable. Se ha codificado como sigue:

0: menor a 20°

1: mayor o igual a 20°



menor a 20°



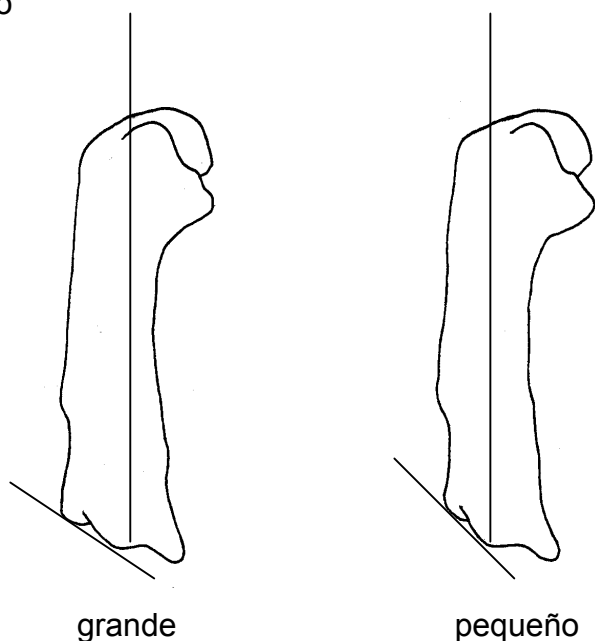
mayor a 20°

**Carácter 21. Desarrollo del ángulo troclear del húmero**

Es el ángulo que queda delimitado entre el plano que contiene a los *condylus dorsalis* y *ventralis* del húmero y el eje medio de la diáfisis (shaft-trochlear angle en el sentido de Simpson, 1946). Dependiendo de la disposición relativa de las trócleas, este ángulo puede variar en las distintas especies, pudiendo ser relativamente grande en *Aptenodytes* y en *P. biloculata*, en comparación con *Pygoscelis*, *S. magellanicus*, *S. humboldti*, *S. mendiculus*, *E. chrysocome* y el MEF- PV 100, en los cuales es mucho menor. Este carácter no es comparable en *Diomedea*, *Gavia* y *Fregata* ya que la constitución del húmero es notablemente diferente. Este carácter fue codificado como:

0: grande

1: pequeño



**Carácter 22: extremo proximal del fémur correspondiente al *capitis femoris* o al *trochanter femoris*.**

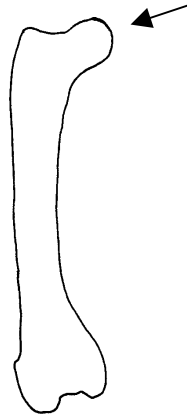
La disposición relativa del *capitis* y del *trochanter femoris* es variable en cada especie. En algunas de ellas, la porción más proximal del hueso está conformada por el *capitis*, mientras que en otras, se encuentra formada por el *trochanter*. La primer situación se encuentra en *S. demerus*, *S. mendiculus*, *Megadyptes*, *Eudyptula* y *Diomedea*. El resto de las especies presentan el segundo caso, con la excepción de *S. humboldti* y *S. magellanicus* en las que resulta variable. Por otra parte, en *P.*

*bilocolata*, no fue posible relevar este carácter ya que no se conoce su fémur. Se ha codificado este carácter con tres estados:

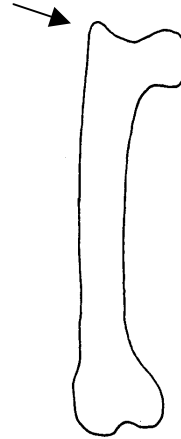
0: *capitis femoris* de posición más proximal

1: polimórfico

2: *trochanter femoris* de posición más proximal



*capitis* más proximal



*trochanter* más proximal

**Carácter 23. *Tuberositas popliteus* presente o ausente.**

En vista caudal, la tibiatarso puede presentar unas protuberancias llamadas *tuberositas popliteus*, que se disponen cerca del extremo proximal. Solo en *Fregata*, *Gavia*, *Aptenodytes* y *E. minor* se observa presente este rasgo. En *P. adeliae*, *P. antarctica*, en el MEF- PV 100, *Paraptenodytes* y *Diomedea* se encuentra ausente y se desconoce en *P. bilocolata*. Este carácter fue codificado como:

0: presente

1: ausente



presente



ausente

**Carácter 24. Fossa flexoria de la tibiatarso presente o ausente.**

La *fossa flexoria* adquiere diferente grado de desarrollo en cada una de las especies, pero en algunos casos se encuentra totalmente ausente. En *P. adeliae*, *M. antipodes*, *E. chrysocome*, *A. patagonica*, *S. magellanicus* y *E. minor* se encuentra siempre presente, mientras que en los grupos externos, *P. antarctica*, *A. forsteri*, *P. papua* y MEF- PV 100 no se desarrolla. Se desconoce este carácter en *P. biloculata*.

Fue codificado como:

0: presente

1: ausente



presente



ausente

**Carácter 25. Crista fibularis del tibiatarso presente o ausente.**

La *crista fibularis* constituye una expansión del tibiatarso, que se une a la fibula. En vista craneal, este elemento puede adquirir un contorno curvo, como en *Fregata*, *Gavia*, *A. forsteri*, *E. minor* y el MEF- PV 100, o cuadrangular, como en las demás especies examinadas. Se ha codificado de la siguiente forma:

0: redondeada

1: cuadrangular



redondeada



cuadrangular

**Carácter 26. Grado de desarrollo del *pons supratendinosus*.**

El *pons supratendinosus* se desarrolla en todos los Spheniscidae sobre el *sulcus extensorius* de la *facies cranialis* de la tibiatarso. Este elemento adquiere un grado de desarrollo diferente según la especie. Comparativamente, entre los diferentes taxones, se observan especies con puentes angostos como *P. antarctica*, *P. papua*, *Aptenodytes*, *Paraptenodytes* y *Gavia* y otras con puentes más anchos como *P. adeliae*, *E. chrysocome*, *E. minor*, *Diomedea* y el MEF- PV 100. En *P. biloculata* no fue posible relevar este carácter por desconocerse su tibiatarso. Este carácter fue codificado como:

0: angosto

1: ancho



angosto



ancho

**Carácter 27. Presencia o ausencia del *tuberculum retinaculi musculi fibularis*.**

El *tuberculum retinaculi musculi fibularis*, desarrollado en la cara externa de la tibiatarso solo se encuentra presente en las especies de los géneros *Pygoscelis*, *Aptenodytes* y *Gavia*. En las demás especies examinadas, con la excepción de *P.*

*biloculata*, en el que se desconoce aún este carácter, no se desarrolla este tubérculo. Se ha codificado como sigue:

0: presente

1: ausente



presente



ausente

**Carácter 28. Forma del reborde del *condylus lateralis* de la tibiatarso.**

El reborde del *condylus lateralis* de la tibiatarso presenta en vista lateral externa un contorno más o menos redondeado. En algunas especies, este reborde es circular, como en las especies empleadas como grupo externo, mientras que en todos los Spheniscidae, se observa más elongado craneocaudalmente. Se codificó según sus dos estados como:

0: circular

1: elongado



circular



elongado

**Carácter 29. Muesca del reborde del *condylus medialis* de la tibiatarso.**

El reborde del *condylus medialis* de la tibiatarso presenta también en vista lateral externa un contorno más o menos redondeado. Al igual que en el reborde del *condylus lateralis*, puede presentarse una interrupción a modo de muesca como en *Gavia*, *Diomedea* y *Fregata*, aunque en todos los Spheniscidae, este reborde es continuo. Se acuerdo a sus estados, se codificó de la siguiente forma:

0: presente

1: ausente





presente



ausente

**Carácter 30. Muesca del reborde del *condylus lateralis* de la tibiatarso.**

El reborde del *condylus lateralis* de la tibiatarso presenta en vista lateral externa un contorno más o menos redondeado. Aunque en la mayoría de las especies este reborde es continuo, en *Gavia* se encuentra interrumpido por una muesca tal como se observaba en el *condylus medialis*. Este carácter fue codificado como:

0: presente

1: ausente



presente



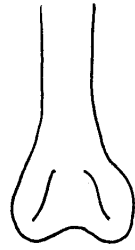
ausente

**Carácter 31. Posición del *condylus lateralis* respecto a la diáfisis de la tibiatarso.**

El *condylus lateralis* es divergente en *Fregata*, en el cual se presenta desplazado del eje de la diáfisis. En el resto de los materiales examinados, se considera no divergente ya que el *condylus lateralis* se encuentra alineado con el eje de la diáfisis. Se ha codificado de la siguiente forma:

0: divergente

1: no divergente



divergente



no divergente

**Carácter 32. Extensión distal relativa de los condylus de la tibiatarso.**

En vista caudal, se evidencia la extensión distal relativa de ambos cóndilos. Esta relación es variable en las distintas especies. En *Diomedea*, el *condylus lateralis* está más expandido, contrariamente a lo observado en *Pygoscelis*, *Aptenodytes*, *Paraptenodytes*, *E. chrysocome* y *Gavia*, donde el cóndilo con mayor extensión distal es el *medialis*. En el MEF- PV 100, *S. magellanicus*, *E. minor* y *Fregata*, ambos cóndilos se extienden de modo similar. La tibiatarso de *P. biloculata* es desconocida aún. Este carácter fue codificado como:

0: *condylus lateralis* más expandido que el *medialis*

1: *condylus medialis* más expandido que el *lateralis*

2: ambos cóndilos con similar extensión



*lateralis* más extendido



*medialis*



similar extensión

**Carácter 33: Foramen vasculare proximale mediale.**

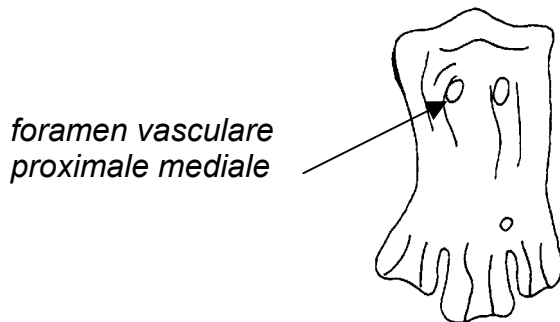
El tarsometatarso presenta un par de forámenes vasculares que adquieren un desarrollo variable y pueden abrirse sobre ambas facies o reducirse hasta desaparecer. En *Spheniscus*, *Eudyptes*, *Eudyptula minor*, *Megadyptes antipodes* y el MEF- PV 100, el *foramen vasculare proximale mediale* se encuentra presente,

mientras que en *Pygoscelis* y en *P. biloculata* se encuentra ausente. En *Aptenodytes*, este carácter es polimórfico. Fue codificado como:

0: presente

1: polimórfico

2: ausente



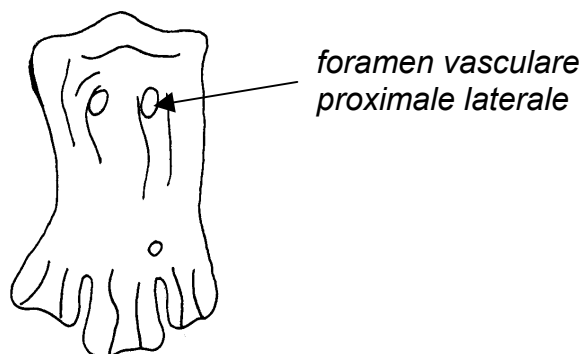
**Carácter 34: Foramen vasculare proximale laterale.**

El otro foramen que se abre en la parte proximal de tarsometatarso es el *foramen vasculare proximale laterale* que puede estar presente o no sobre la *facies caudalis*. Ha sido observado en *P. biloculata*, *Aptenodytes* y *Pygoscelis*, mientras que en *Spheniscus*, MEF- PV 100, *Paraptenodytes*, *Diomedea* y *Fregata* no se encuentra presente. Este carácter es polimórfico para *E. minor*, *M. antipodes* y *Eudyptes*. Según sus estados, se ha codificado como:

0: presente

1: polimórfico

2: ausente



**Carácter 35. Tuberositas musculi tibialis cranialis.**

Las *tuberositas musculi tibialis cranialis* se desarrollan en la *facies cranialis* del tarsometatarso de la mayoría de las especies. Su posición y forma son variables.

Se encuentran en la parte central en *E. chrysocome*, *P. antarctica*, *P. adeliae*, *E. minor*, *Paraptenodytes*, *Diomedea* y *Gavia* e inclinado hacia uno de los laterales en *P. adeliae*, *S. magellanicus*, *P. biloculata* y en el MEF-PV 100. Se encuentra ausente en *Aptenodytes* y *Fregata*. Este carácter fue codificado como:

0: ausente

1: presente y central

2: presente y lateral



ausente



presente y central



presente y lateral

**Carácter 36. Número de *cristae hypotarsi*.**

El hipotarso adquiere un desarrollo variable en todas las especies, desarrollándose dos, tres o cuatro crestas según los casos. Se han observado dos crestas en *Paraptenodytes*, *Diomedea* y *Gavia*; tres en *E. chrysocome*, *P. biloculata* y el MEF- PV 100 y cuatro en *Pygoscelis*, *Fregata* y *S. magellanicus*. De acuerdo a esto, se ha codificado este carácter de la siguiente forma:

0: dos

1: tres

2: cuatro



dos



tres



cuatro

**Carácter 37. Presencia o ausencia del canal hipotarsal.**

En relación con el número y grado de desarrollo de las crestas del hipotarso, puede formarse un canal hipotarsal, como ocurre en todas las especies que conforman el grupo externo. Contrariamente, este canal no aparece en ninguna especie de Spheniscidae. De acuerdo a esto, se ha codificado como:

0: presente

1: ausente



presente



ausente

**Carácter 38: Foramen ilioischadicum de tamaño mayor o menor que el foramen acetabularis.**

La relación de tamaño entre el *foramen acetabularis* y el *ilioischadicum* define dos tipos fundamentales. En el primero, el *foramen ilioischadicum* es de menor tamaño que el *acetabularis*, como en *Aptenodytes*, *P. antarctica*, *P. papua*, *E. chrysocome*, *E. pachyrrhynchus*, *S. demersus*, *Paraptenodytes*, y el MEF- PV 100. En el segundo, la relación de tamaño es inversa, como en *E. minor*, *E. chrysolophus*, *S. humboldti*, *S. mendiculus*, *P. biloculata* y los grupos externos. En las demás especies estudiadas, este carácter es polimórfico. Este carácter fue codificado como:

0: menor

1: polimórfico

2: mayor



menor



mayor

**Carácter 39: *Patella* perforada o surcada.**

La patela puede presentar en su parte media una perforación o un surco. En *Pygoscelis*, este carácter es polimórfico, mientras que en *M. antipodes*, *Eudyptes*, *Spheniscus*, *Aptenodytes* y los grupos externos, se presenta siempre un surco. Se ha codificado este carácter de la siguiente forma:

0: perforada

1: polimórfico

2: surcada



perforada



surcada

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Diomedea exulans</i>	0	2	2	0	0	0	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	2
<i>Fregata magnificens</i>	?	0	0	?	?	2	2	2	0	?	1	2	?	1	?	?	0	2	?	2
<i>Gavia immer</i>	?	2	2	0	0	2	1	0	0	?	1	0	?	?	?	?	0	0	?	2
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	0	2	2	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1
<i>Aptenodytes forsteri</i>	0	1	2	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1
<i>Palaeospheniscus biloculata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Eudyptes chrysocome</i>	2	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	2	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	2	2	1	1	0	0	2	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Eudyptula minor</i>	2	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1	1	1
MEF-PV 100	2	0	2	0	2	0	2	0	1	1	1	2	0	0	?	?	0	0	1	0
<i>Megadyptes antipodes</i>	2	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Paraptenodyptes antarctica</i>	?	?	?	?	2	?	?	?	0	1	?	2	0	0	?	?	?	?	2	2
<i>Pygoscelis adelia</i>	2	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Pygoscelis antartica</i>	2	1	2	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Pygoscelis papua</i>	2	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Spheniscus demersus</i>	2	0	2	1	2	0	2	2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Spheniscus humboldti</i>	2	1	2	1	2	1	2	2	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	2	1
<i>Spheniscus magellanicus</i>	2	1	2	1	2	1	2	2	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Spheniscus mendiculus</i>	2	0	2	1	2	1	2	2	0	0	1	2	0	0	0	1	0	1	2	1

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
<i>Diomedea exulans</i>	?	?	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	2	2
<i>Fregata magnificens</i>	?	?	2	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	0	2	0	2	0	2	2
<i>Gavia immer</i>	?	?	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	?	?	1	0	0	2	2
<i>Aptenodytes forsteri</i>	?	0	2	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	?	1	0	2
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	?	0	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	?	1	0	2
<i>Palaeospheniscus biloculata</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	?	2	0	2	1	1	2	?
<i>Eudyptes chrysocome</i>	0	1	2	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	?	?	2	?	?	?	?	?	1	1	1	1	?	0	1	?	?	1	2	2
<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	?	?	2	0	?	?	?	?	1	1	1	1	?	0	2	?	?	1	0	2
<i>Eudyptula minor</i>	?	?	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	?	1	2	1
MEF-PV 100	0	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	2	2	1	1	0	2
<i>Megadyptes antipodes</i>	?	?	0	?	0	?	?	?	1	1	1	1	?	0	1	?	?	1	1	2
<i>Paraptenodyptes antarctica</i>	0	1	2	1	?	1	0	0	1	1	1	1	1	0	2	1	0	1	?	?
<i>Pygoscelis adelia</i>	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	0	2	2	1	1	1
<i>Pygoscelis antartica</i>	1	1	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	2	1	0	1
<i>Pygoscelis papua</i>	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	2	1	0	1
<i>Spheniscus demersus</i>	?	?	0	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	?	0	2	?	?	1	2
<i>Spheniscus humboldti</i>	?	1	1	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	?	0	2	?	?	1	2
<i>Spheniscus magellanicus</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	2	0	2	2	2	1	1	2
<i>Spheniscus mendiculus</i>	?	1	0	?	?	?	?	?	1	1	1	1	?	0	2	?	?	1	1	2

Figura 41. Matriz de datos.

## 2. Resultados

A través de este análisis fueron obtenidos dos árboles igualmente parsimoniosos, con la misma topología general. La extensión de cada uno de ellos fue de 121 pasos, con un índice de consistencia de 45 y un índice de retención de 64. La única diferencia entre ambos radica en la disposición de las especies de *Pygoscelis*, que de cualquier manera siguen conformando un grupo natural (Figura 42).

La monofilia de los Spheniscidae (nodo 1) es confirmada, considerando a *Diomedea* el grupo hermano de esta familia. Los caracteres que soportan este nodo son “ausencia de reborde supraorbitario de la *fossa glandulae nassalis* (carácter 4 [2]”, “buen desarrollo de la *crista nuchalis transversa* (carácter 13[0])”, “forma elongada del *condylus lateralis* de la tibiatarso (carácter 28 [1])”, “ausencia de muesca en el reborde del *condylus medialis* de la tibiatarso (carácter 29 [1])” y “ausencia de canal hipotarsal (carácter 37 [1])”.

De acuerdo con este análisis, el taxón basal sería *Paraptenodytes*, soportado por la homoplasia (nodo 1) del carácter “presencia de *tuberculum retinaculi musculi fibularis* (carácter 27 [0])” compartido con *Gavia* y los clados de *Pygoscelis* y *Aptenodytes*.

El MEF- PV 100, es soportado por la combinación de tres homoplasias: “*fossa tricripitalis* del húmero bipartida (carácter 19 [0])”, “*crista fibularis* de la tibiatarso redondeada (carácter 25[0])”, y “*foramen ilioischadicum* más pequeño que el *foramen acetabularis* (carácter 38 [0])”.

Las especies actuales más *P. biloculata* (nodo 3) comparten dos sinapomorfías: “*processus retroarticularis* más pequeño que la *fossa articularis quadratica* (carácter 3 [1])” y “presencia de *fossa flexoria* en la tibiatarso (carácter 24 [0])”, y dos homoplasias: “extremo proximal del fémur correspondiente al *caput femoris* (carácter 22 [0])” y “presencia de *tuberositas popliteus* (carácter 23 [0])”.

La monofilia de los géneros *Spheniscus* (nodo 4), *Eudyptula* (representado por una de las ramas del nodo 5), *Megadyptes* (representado por una de las ramas del nodo 6), *Aptenodytes* (nodo 12) y *Pygoscelis* (nodo 13) es presentada como



resultado de este análisis. En cambio, *Eudyptes* aparece como un género parafilético.

*P. biloculata* aparece como el taxon hermano de *Aptenodytes* (node 11) soportado por una única sinapomorfía: “gran desarrollo del ángulo trochlear del húmero (carácter 21 [0])”. *P. biloculata* es diagnosticada por los siguientes caracteres: “*fossa tricipitalis* del húmero dividida por un septo pequeño (carácter 19 [0])”, “*tuberositas musculi tibialis cranialis* de posición central (carácter 35[2])” y “*foramen ilioischadicum* variable en relación al tamaño del *foramen acetabularis*” (carácter 38 [2])”.

### 3. Discusión

La familia Spheniscidae queda consolidada como un grupo natural, cuyo grupo hermano lo constituye *Diomedea*. Esto concuerda con los resultados obtenidos por O’Hara (1989, 1990) y Giannini y Bertelli (ms) basado en la morfología de las especies vivientes, y los de Sibley *et al.*, (1988) a partir de técnicas de hibridación de ADN.

En posición basal se diferencia en primera instancia la Subfamilia Paraptenodytinae de todas las restantes especies y luego la nueva Subfamilia representada por el MEF- PV 100. Incluida en la Subfamilia Spheniscinae se encuentra *P. biloculata* (= *Chubutodyptes biloculata*), aunque esta inclusión se encuentra pobremente soportada, puesto que presenta datos no comparables en la mayoría de los caracteres. Por otra parte, cabe señalar que *P. biloculata*, como representante de los Palaeospheniscinae, refleja indudablemente el patrón morfológico esquelético más similar a los Spheniscinae entre las especies fósiles consideradas.

En forma concordante con los resultados obtenidos a partir de los estudios moleculares (Grant *et al.*, 1994), puede afirmarse que el género *Spheniscus* constituye un grupo monofilético. Coincidentemente con los resultados obtenidos anteriormente por Livezey (1989) a partir de caracteres esqueléticos, *S. humboldti* se presenta como la especie más cercana a *S. magellanicus*. Este resultado se contradice con los estudios moleculares (Grant *et al.*, 1994) efectuados en el género

*Spheniscus*, en los cuales se encuentra una relación filogenética más cercana entre *S. demersus* y *S. magellanicus*. Estas diferencias podrían deberse a las convergencias que se reflejan en los caracteres osteológicos o a que la especiación en este género es aún muy reciente (Grant *et al.*, 1994).

El género que presenta mayores complicaciones en términos sistemáticos es *Eudyptes*. Así, *E. sclateri* y *E. robustus* han sido considerados en ciertas ocasiones como razas de *E. pachyrrhynchus*, mientras que otros autores los consideran como superespecies; aunque el criterio más aceptado actualmente es que se trata de tres especies válidas (Martínez, 1992). Por otra parte, *E. chrysocome moseleyi*, es algunas veces considerada como una especie diferente. Otra discusión gira en torno a *E. chrysolophus* y *E. schlegeli*, que presentan individuos en sus colonias con caracteres combinados de ambas especies, dificultando su asignación sistemática. Debido a las diferencias que presentan con las demás especies del género *Eudyptes*, algunos autores han preferido incluir a estas dos especies en un nuevo género nominado como *Catadyptes* (Martínez, 1992). Aunque en análisis recientes efectuados por Giannini y Bertelli (ms) se ha reconocido a *Eudyptes* como un género monofilético conformado por siete especies, las relaciones intraespecíficas de este taxón no pueden aún ser totalmente resueltas.

*Pygoscelis* y *Aptenodytes* son ambos reconocidos como grupos naturales cercanamente emparentados entre sí, como reconociera Zusi (1975) en su análisis morfológico. En tanto, *Megadyptes* y *Eudyptula*, también se diferencian como géneros válidos.

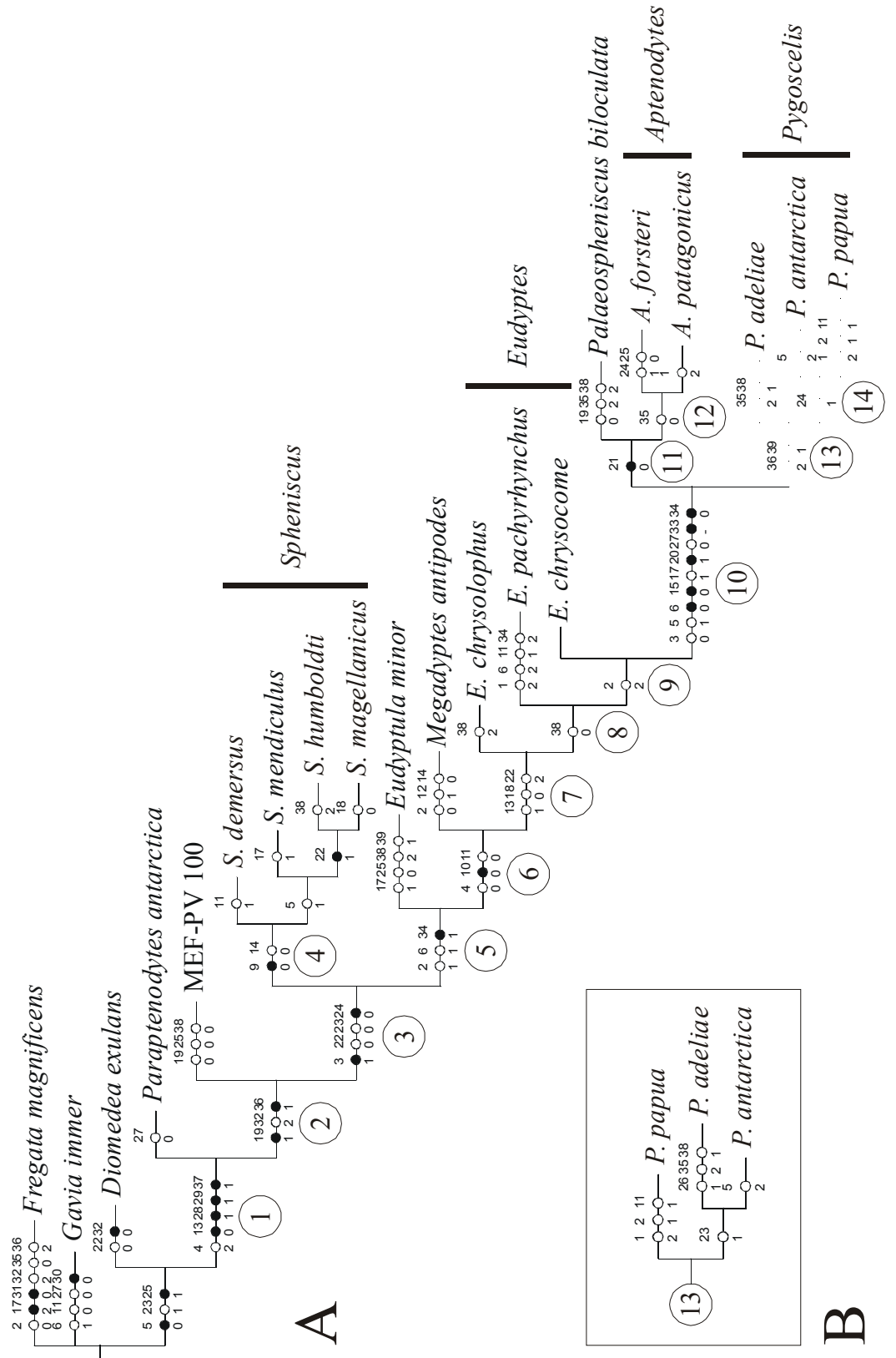


Figura 42. Relaciones filogenéticas propuestas para los Spheniscidae.

#### 4. Conclusiones del análisis

Los Spheniscidae conforman un grupo monofilético, reconocible por sus caracteres osteológicos.

Los caracteres esqueléticos son aplicables en la sistemática de los Spheniscidae actuales, ya que permiten diferenciar los distintos taxa a nivel específico y genérico.

A partir de los resultados obtenidos en este estudio es posible aplicar los mismos criterios taxonómicos en fósiles y actuales, pudiendo integrar todas las especies a un mismo esquema sistemático.

No existe aún acuerdo en el número de especies actuales ni siquiera en el número de géneros (Ver discusión anterior respecto a *Eudyptes*).

Las diferencias en los patrones estructurales entre los individuos de las distintas unidades geológicas y las especies actuales se ven reflejadas en el esquema sistemático aquí propuesto, constituyéndose varias subfamilias (ver más adelante).

Razonablemente, la subfamilia Paraptenodytinae (*Paraptenodytes*) así como la nueva, representada por el MEF- PV 100, se ubican en la base de los Spheniscidae. La relación de la Subfamilia Palaeospheniscinae (*P. biloculata*) con los demás géneros no puede ser explicada y seguramente se deba al carácter fragmentario de los materiales y a la presencia de varios caracteres no comparables en la matriz de datos.

*Eudyptes* se presenta como un grupo de especies de afinidades dudosas, cuyas relaciones sistemáticas no pueden ser resueltas por estos métodos y que inclusive se encuentra bajo discusión por parte de investigadores de otras ramas de la biología.

Los géneros *Spheniscus*, *Pygoscelis*, *Aptenodytes*, *Megadyptes* y *Eudyptula* concuerdan con los esquemas clasificatorios modernos y no presentan problemas de índole sistemático.

## 5. Nueva propuesta sistemática

Los estudios realizados en los Spheniscidae permiten afirmar que la diversidad de especies en el pasado habría sido sobreestimada, ya que se habrían nominado numerosos taxones sin una adecuada diagnosis de los materiales.

Los análisis efectuados en esta tesis han permitido evaluar fehacientemente el panorama sistemático de los pingüinos fósiles de Patagonia. De un total de 35 especies alguna vez nominadas, el número se limita ahora a nueve. De esta manera, la biodiversidad se ha reducido en un altísimo porcentaje y las listas sinonímicas se han hecho aún más extensas. La diversidad evaluada es aún menor a la propuesta por Simpson (1972, 1981), quien había reconocido un total de diez especies.

Según el análisis efectuado conjuntamente con los doctores Claudia Tambussi, Mariano Donato y Mario Cozzuol (Acosta Hospitaleche *et al.*, ms), se reconocen tres subfamilias presentes en el cenozoico marino de Patagonia, dos de las cuales (Palaeospheniscinae y Paraptenodytinae) ya habían sido previamente reconocidas por Simpson (1946, 1972).

Se propone el siguiente arreglo sistemático para los Spheniscidae fósiles de Patagonia:

**Subfamilia Palaeospheniscinae Simpson, 1946**, Mioceno Temprano

*Eretiscus tonni* (Simpson, 1981), Mioceno Temprano

*Palaeospheniscus bergi* Moreno y Mercerat, 1891, Mioceno Temprano

*P. patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891, Mioceno Temprano

*P. biloculata* nov. comb., Mioceno temprano

**Subfamilia Paraptenodytinae Simpson, 1946**, Eoceno Tardío- Mioceno Tardío

*Paraptenodytes robustus* (Ameghino, 1895), Eoceno Tardío- Oligoceno Temprano

*Paraptenodytes antarcticus* (Moreno y Mercerat, 1981), Mioceno Temprano- Tardío

*Arthrodytes andrewsi* (Ameghino, 1901), Eoceno Tardío- Oligoceno Temprano

**Subfamilia Nueva, Mioceno Tardío temprano**

**MEF- PV 100, nuevo género y especie, Mioceno Tardío temprano**

A continuación se brindan las diagnosis enmendadas y ampliadas de cada uno de los taxa reconocidos.

**Familia Palaeospheniscinae Simpson, 1946**

**Diagnosis.**

Tarsometatarso. Índice de elongación mayor a 2, mientras que en Paraptenodytinae y la Nueva Subfamilia es menor o igual a 2. *Sulcus longitudinalis dorsalis lateralis* y *medialis* poco profundos, especialmente el *medialis*, que ocupa menos de la mitad de la *facies cranialis*. Metatarsal II más deprimido craneocaudalmente respecto a los Paraptenodytinae y la Nueva Subfamilia. La *incisura intertrochlearis lateralis* alcanza un nivel más proximal que la *medialis*.

*Foramen vasculare proximale laterale* siempre presente y a diferencia de lo observado en la Nueva Subfamilia y los Paraptenodytinae el *foramen vasculare proximale mediale* está muy reducido y nunca abierto sobre la *facies caudalis*. *Fossa infracotylaris dorsalis medialis* triangular y limitada por fuertes carenas, mientras que en los Paraptenodytinae y en la Nueva Subfamilia es única. *Crista lateralis hypotarsi* menos desarrollada que la *crista medialis hypotarsi* y dividida en dos por un pequeño surco longitudinal. *Crista intermediae hypotarsi* débil.

Húmero. *Fossa tricipitalis* dividida en dos cavidades desiguales por un *crus dorsale* más desarrollado que en la Nueva Subfamilia, a diferencia de los Paraptenodytinae donde la fosa es única. La fosa sobre el *tuberculum ventrale* se orienta laterocranealmente, diferente a lo observado en Paraptenodytinae, donde es lateral como en la Nueva Subfamilia. *Sulcus ligamentosus transversus* separado en dos partes como en la Nueva Subfamilia, la más interna más profunda y dividida de la *incisura capitis* por un tabique.

Incluye dos géneros: *Eretiscus* y *Palaeospheniscus*.

***Eretiscus* Olson, 1986**

**Especie tipo** *Microdytes tonni* Simpson, 1981.

*Microdytes* Simpson, 1981

*Eretiscus* Olson, 1986

**Diagnosis.** La diagnosis original basada en el tarsometatarso (Simpson, 1981) fue ampliada y se han adicionado algunos caracteres del húmero.

Tarsometatarso. La *tuberositas musculi tibialis cranialis* es redondeada y prominente, mayor que en otras especies de esta subfamilia. Índice de elongación de 2.66, mayor al de *Palaeospheniscus*. Hipotarso con dos crestas bien desarrolladas. *Foramen vasculare proximale mediale* ausente, mientras que se desarrolla en la facies caudalis de *Palaeospheniscus*. *Foramen vasculare proximale laterale* apenas desarrollado, lateral a la *crista lateralis hypotarsi*.

Húmero. Grácil y pequeño en tamaño. Diáfisis suavemente curvada (caracteres señalados por Simpson (1981)).

***Eretiscus tonni* (Simpson, 1981)**

Figura 43

*Microdytes tonni* Simpson, 1981

*Eretiscus tonni* Olson, 1986

**Holotipo.** MLP 81-VI-26-1, tarsometatarso

**Material asignado.** Únicamente el holotipo .

**Procedencia.** Bryn Gwyn, Gaiman. Provincia de Chubut (Figura 21). Formación Gaiman. Mioceno Temprano.

**Diagnosis.** Como la del género por monotipia.

***Palaeospheniscus* Moreno y Mercerat, 1891**

**Especie tipo** *Palaeospheniscus patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891

*Paraspheniscus* Ameghino, 1905

*Perispheniscus* Ameghino, 1905 (solamente el tarsometatarso que constituye el tipo del género, no el húmero mencionado por Ameghino, 1905)

*Treleudytes* Ameghino, 1905

*Chubutodyptes* Simpson, 1970

**Diagnosis.** De tamaño mayor que *Eretiscus*.

Tarsometatarso. *Fossa supratrochlearis plantaris* considerablemente expandida. *Foramen vasculare proximale mediale* presente solo en la *facies caudalis*, a diferencia de *Eretiscus*, donde está ausente en ambas facies y *foramen vasculare proximale laterale* abierto lateralmente a las fuertes crestas del hipotarso. Lateral externo formado por una lámina ósea que proyecta un filoso reborde, ausente en *Eretiscus*, dirigido hacia la *facie caudalis*. Longitud total variable entre los 28 y 40 mm. Índice de elongación entre 2.03 y 2.35, con un promedio de 2.19, menor al de *Eretiscus*.

Húmero. *Angulus preaxialis* conspicuo, con el ancho de la diáfisis apenas mayor distalmente a éste. La fosa sobre el *tuberculum ventrale* se orienta laterocranealmente. *Sulcus ligamentosus transversus* separado en dos partes, de las cuales, la más profunda y más interna, está dividida de la *incisura capitis* por un tabique. *Facies musculi pectoralis* relativamente pequeña. *Facies musculi supracoracoideus* profunda y oblicua.

Fémur. *Crista tibiofibularis* redondeada. *Fossa poplitea* profunda. Fosa proximal al *sulcus patellaris* ausente.

Tibiotarso. *Pons supratendineus* ancho y oblicuo, con un tubérculo bien desarrollado. *Canalis extensorius* de sección oval. No se presentan tubérculos sobre el reborde interno del *sulcus extensorius*. *Epicondylus medialis* doble.



***Palaeospheniscus bergi* Moreno y Mercerat, 1891**

Figura 43

*P. medianus* Ameghino, 1905

*P. affinis* Ameghino, 1905

*P. rothi* Ameghino, 1905

*P. bergi* Moreno y Mercerat, 1891

*P. gracilis* Ameghino, 1898

*P. interruptus* Ameghino, 1905

*P. nereius* Ameghino, 1901

*P. planus* Ameghino, 1905

*Paraspheniscus bergi* (Moreno y Mercerat, 1891)

*P. nereius* (Ameghino, 1901)

**Holotipo.** MLP 20-81 (tarsometatarso)

**Material asignado.** MLP 20-234 (tarsometatarso), MLP 240 (tarsometatarso), MLP 241 (tarsometatarso), MLP 414 (tarsometatarso), MLP 20-491 (húmero), MLP 20-519 (húmero), MLP 97-VI-1-11 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-12 (tarsometatarso), MLP 97-VI-1-13 (tarsometatarso), MACN A-11035 (tarsometatarso), MACN A-11036 (tarsometatarso), MACN 11047 (dos húmeros), MACN 11206 (tarsometatarso), MACN 12926 (tarsometatarso), MEF- PV 1366 (húmero), MEF- PV 1369 (tres tarsometatarsos).

**Procedencia.** Bryn Gwyn, Gaiman, provincia de Chubut (Figura 21). Formación Gaiman. Mioceno Temprano.

**Diagnosis.**

Tarsometatarso. Grácil, con una longitud total menor al de las otras especies del género, entre los 28 y 36 mm. Índice de elongación entre 2.06 y 2.16, con un promedio de 2.12.

Húmero. Longitud total entre 68 y 70 mm, menor a la de *P. patagonicus* y *P. bilocolata*.

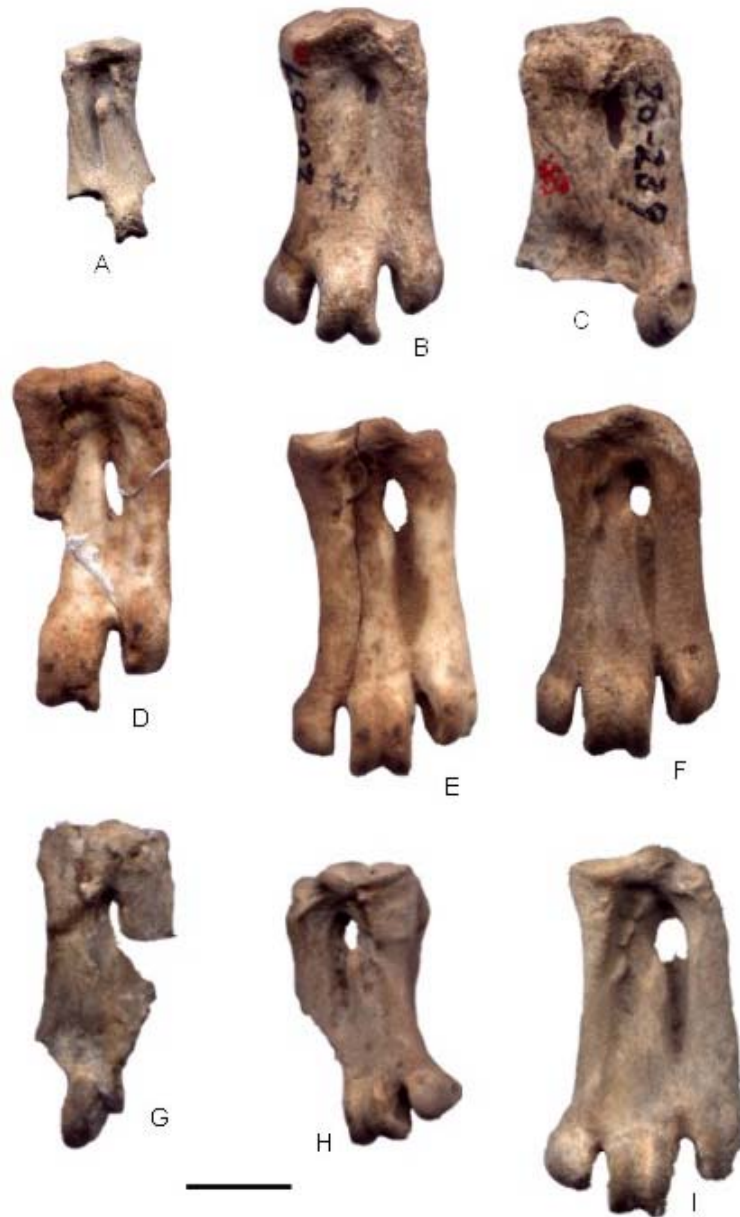


Figura 43. Escala: 1 cm. A- *Eretiscus tonni*, MLP 81-VI-26-1 (tarsometatarso); B- *Palaeospheniscus bergi*, MLP 20-81 (tarsometatarso); C- *Palaeospheniscus bergi*, MLP 20-239 (tarsometatarso); D- *Palaeospheniscus bergi*, MLP M-612 (tarsometatarso); E- *Palaeospheniscus bergi*, MLP M-613 (tarsometatarso); G- *Palaeospheniscus bergi*, MLP 20-234 (tarsometatarso); H- *Palaeospheniscus bergi*, MLP M-611 (tarsometatarso); I- *Palaeospheniscus bergi*, MLP 20-241 (tarsometatarso); J- *Palaeospheniscus bergi*, MLP 20-235 (tarsometatarso)

***Palaeospheniscus patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891**

Figura 44

*P. menzbieri* Moreno y Mercerat, 1891

*P. patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891

*P. robustus* Ameghino, 1894

*P. intermedius* Ameghino, 1905

*Treleudytes crassa* Ameghino, 1905 (solo el tarsometatarso que constituye el tipo de la especie, no el húmero mencionado por Ameghino, 1905).

**Holotipo.** MLP 20-34 (tarsometatarso)

**Material asignado.** MLP 20-14 (húmero), MLP 20-44 (húmero), MLP 20-50 (húmero), MLP 20-62 (tarsometatarso), MLP 20-68 (húmero), MLP 20-69 (húmero), MLP 20-235 (tarsometatarso), MLP 20-237 (tarsometatarso), MLP 20-528 (húmero), MLP 20-530 (húmero), MLP 20-541 (húmero), MLP 20-549 (húmero), MLP 20-550 (húmero), MLP 20-560 (húmero), MLP 71-II-10-1 (húmero), MLP 97-VI-I-9 (tarsometatarso), MACN 11044 (tarsometatarso), MEF-PV 1366 (dos húmeros), MEF-PV 1369 (dos tarsometatarsos).

**Procedencia.** Bryn Gwyn, Gaiman, provincia de Chubut (Figura 21). Formación Gaiman. Mioceno Temprano.

**Diagnosis.** Esta especie es de tamaño y robustez mayores que *P. bergi*, pero menor que *P. biloculata*.

Tarsometatarso. Intermedio en robustez entre *P. bergi* y *P. biloculata*, con una longitud total entre los 38 y 40 mm. Hipotarso y fosas apenas más desarrolladas que en *P. bergi*.

Húmero. Longitud total entre 72 y 82 mm.

***Palaeospheniscus biloculata* nov. comb.**

Figura 44

*Chubutodyptes biloculata* Simpson, 1970

*Perispheniscus wimani* Ameghino, 1905 (solamente el tarsometatarso que constituye el tipo del género, no el húmero mencionado por Ameghino, 1905)

**Holotipo.** AMNH 3346 (porción proximal y media de húmero derecho)

**Material asignado.** MLP 20-236 (tarsometatarso), MLP 20-565 (húmero), MLP 77-XII-22-1 (húmero), MLP 97-VI-1-10 (tarsometatarso), MACN 11206 (tarsometatarso), MEF-PV 1729 (húmero derecho, escápula derecha, coracoides derecho y porción distal del izquierdo, esternón, costillas, cinco vértebras torácicas, sinsacro, pigostilo, cintura pélvica y carpometacarpo derecho), AMNH 3341 (húmero).

**Procedencia.** Bryn Gwyn, Gaiman, provincia de Chubut (Figura 21). Formación Gaiman. Mioceno Temprano. El MEF-PV 1729 proviene de la misma formación en la localidad de El Indio, Puerto Madryn, provincia de Chubut (Figura 23).

**Diagnosis.** Esta especie es de tamaño mayor que *P. patagonicus*.

Tarsometatarso. Longitud total mayor a 43 mm, mayor a las demás especies del género. Divergencia lateral de la tróclea para el dígito II mayor que en *P. bergi* y *P. biloculata*. *Crista lateralis hypotarsi* más desarrollada que en las demás especies del género, alcanzando la *fossa supratrochlearis plantaris*. *Crista intermedia hypotarsi* ausente.

Húmero. Longitud total entre 88 y 94 mm., mayor a *Eretiscus*, *P. bergi* y *P. patagonicus*

**Comentarios.** Simpson (1970) nombra el nuevo género *Chubutodyptes*, a partir de un húmero fragmentario que había sido considerado previamente como un probable *Palaeospheniscus* de una especie incierta (Simpson, 1946) a partir de material procedente de la Formación Gaiman. Afortunadamente se tuvo la posibilidad de estudiar un esqueleto casi completo (MEF-PV 1729), que permitió reconocer que *Chubutodyptes* es en realidad un sinónimo junior de *Palaeospheniscus*, rediagnosticar la especie *Palaeospheniscus biloculata* y asignar de manera certera otros elementos distintos del húmero.



Figura 44. Escala: 1 cm. A- *Palaeospheniscus patagonicus*, MLP 20-15 (húmero); B- *Palaeospheniscus patagonicus*, MLP 20-42 (húmero); C- *Palaeospheniscus patagonicus*, MLP 20-43 (húmero); D- *Palaeospheniscus patagonicus*, MLP 20-34 (tarsometatarso); E- *Palaeospheniscus patagonicus*, MLP 20-240 (tarsometatarso); F- *Palaeospheniscus patagonicus*, MLP 20-238 (tarsometatarso); G- *Palaeospheniscus patagonicus*, MLP M-618 (tarsometatarso); H- *Palaeospheniscus patagonicus*, MLP 20-62 (tarsometatarso); I- *Palaeospheniscus patagonicus*, MLP 20-237 (tarsometatarso); J- *Palaeospheniscus biloculata* MLP 20-236 (tarsometatarso).

### Familia Paraptenodytinae Simpson, 1946

#### Diagnosis.

Tarsometatarso. Relativamente corto, con un índice de elongación menor a 2 como en la Nueva Subfamilia, mientras que en los Palaeospheniscinae es siempre mayor a 2. Tróclea para el dígito II fuertemente divergente en comparación con los Palaeospheniscinae y la Nueva Subfamilia y metatarsal para el dígito II deprimido. *Foramen vasculare proximale laterale* siempre presente abierto sobre la *facies caudalis*. *Foramen vasculare proximale mediale* menor o igual en tamaño y a diferencia de los Palaeospheniscinae, alcanzando ambas facies.

Húmero. *Fossa tricipitalis* sin divisiones internas, sin *crus dorsale*, que es pequeño en la Nueva Subfamilia y mayor en los Palaeospheniscinae. Diáfisis recta y *angulus preaxialis* variable. La fosa situada sobre el *tuberculum ventrale* está orientada lateralmente como en la Nueva Subfamilia, mientras que es laterocraneal en los Palaeospheniscinae. *Sulcus ligamentosus transversus* único y unido a la *incisura capitis*, a diferencia de la Nueva Subfamilia y los Palaeospheniscinae donde se separa en dos partes. Proximalmente a la *incisura intercondylaris* se presenta una prominencia de forma oval. *Facies musculi pectoralis* relativamente grande y alargada.

Se han reconocido tres especies incluídas en dos géneros (*Paraptenodytes robustus*, *P. antarctica* y *Arthrodytes andrewsi*).

#### ***Paraptenodytes* Ameghino, 1891**

**Especie tipo.** *Palaeospheniscus patagonicus* Ameghino, 1891

*Metancylornis* Ameghino, 1905

*Isotremornis* Ameghino, 1905

#### Diagnosis.

Tarsometatarso. Metatarsales inclinados distalmente hacia la parte medial. *Foramina vascularia proximalia* abierta al mismo nivel. *Tuberositas musculi tibialis cranialis*

alargada y redondeada. *Sulcus longitudinalis dorsalis* poco profundos y subiguales. *Fossae infracotylaris dorsalis medialis y lateralis* ausentes. Superficie lateral con un reborde poco marcado hacia la *facies caudalis*. Trócleas fuertes y robustas, con una fuerte divergencia troclear. La extensión cranial de la tróclea para el dígito IV es mayor a la de los dígitos II y III. Tróclea para el dígito III triangular, con rebordes fuertes y divergentes. Hipotarso con dos *cristae intermediae hypotarsi* paralelas entre sí, una *cristae medialis hypotarsi* proximal al *foramen vasculare proximale mediale* y oblicua a las anteriores y una *cristae lateralis hypotarsi* poco desarrollada, proximal y lateral al *foramen vasculare proximale laterale*.

Húmero. Diáfisis recta, con un *angulus preaxialis* muy pequeño o ausente, mientras que es muy grande en *Arthrodytes*. *Condylus ventralis y dorsalis* redondeados, a diferencia de los de *Arthrodytes* que son alargados. Longitud total entre 90 y 150 mm.

Incluye dos especies: *P. antarctica* y *P. robustus*.

### ***Paraptenodytes antarcticus* (Moreno y Mercerat, 1891)**

Figura 45

*Palaeospheniscus antarcticus* Moreno y Mercerat, 1891.

**Holotipo.** MLP 20-2, fémur derecho completo; MLP 20-4, tibiatarso derecha incompleta; MLP 20-6, tarsometatarso derecho incompleto.

**Material asignado.** AMNH 3338 (esqueleto parcialmente completo incluyendo cráneo, escápula, coracoides, húmero, fémur, tibiatarso, tarsometatarso, vértebras cervicales y dorsales, fragmentos de esternón, de escápulas y de coracoides), MEF-PV 1369 (tarsometatarso).

**Procedencia.** Formación Monte León, Leonense. Mioceno temprano

### **Diagnosis.**

Cráneo. *Prominentia cerebellaris* poco desarrollada y menor que en la Nueva Subfamilia. *Processus paroccipitales*, dirigidos ventrocranealmente, mientras que en la Nueva Subfamilia se proyectan ventralmente. *Crista nuchalis temporalis* dirigidas

en forma oblicua hacia la fuerte *crista nuchalis sagitalis*, y *crista nuchalis transversa* recta, mientras que en la Nueva Subfamilia es convexa. *Fossa temporalis* profunda, como en la Nueva Subfamilia. *Proceso postorbitalis* delgados. *Fossa glandulae nasale* sin reborde supraorbitario. Pterigoides sigmoideos y no aplanados como en otros Spheniscidae.

Tarsometatarso. Mide aproximadamente 42 mm. Hipotarso bien desarrollado. Ambas *cristae intermediae hypotarsi* extendidas internamente a las *foramina vascularia proximalia*. *Crista medialis hypotarsi* proximal y externa al *foramen vasculare proximale mediale* y *crista lateralis hypotarsi* apenas diferenciada proximalmente. Húmero. Grácil, pero de gran tamaño, mientras que el de *P. robustus* es robusto y pequeño. Diáfisis más angosta distalmente. Epífisis proximal menos robusta que en *P. robustus*. *Fossa tricipitalis* apenas menor que la de *P. robustus*.

Tibiatarso. *Pons supratendineus* angosto y oblicuo, sin tubérculos. *Canalis extensorius* de sección subredondeada. Sobre el reborde interno del *sulcus extensorius* se presenta un tubérculo que alcanza gran desarrollo. *Epicondylus medialis* único y redondeado.

Fémur. *Impressiones iliotrochantericas* delimitando una fosa sobre la *facies cranialis*. *Crista tibiofibularis* redondeada. *Fossa poplitea* ancha y poco profunda, dividida por una pequeña cresta longitudinal. Proximalmente al *sulcus patellaris* se desarrolla una fosa bastante profunda. *Capitis* y *trochanter femoris* situados al mismo nivel.

**Comentarios.** Según Moreno y Mercerat (1891), los especímenes MLP 20-2, MLP 20-4 y MLP 20-6 pertenecen a un mismo individuo. Además, el material AMNH 3338 ha permitido ampliar la diagnosis y descripción de esta especie.

### ***Paraptenodytes robustus* (Ameghino, 1895)**

Figura 45

*Arthrodytes grandis* Ameghino, 1905

*Isotremornis nordenskjöldi* Ameghino, 1905

*Paraptenodytes grandis* Ameghino, 1901

*P. robustus* (Ameghino, 1895)

*P. brodkorbi* Simpson, 1972

*Paraptenodytes curtus* Ameghino 1901



*Metancylornis curtus* Ameghino 1905

**Holotipo.** BM(NH) A/591 (húmero).

**Material asignado.** MLP 89-XII-25-1, húmero, MACN 11041, fragmento distal de fémur izquierdo y extremo proximal de húmero derecho (= MLP M-609 y MLP M-610 respectivamente), MACN 11032 (MLP M-600), tarsometatarso izquierdo incompleto; MACN 11032 (MLP M-601), fragmento distal de fémur izquierdo; MACN 11032 (MLP M-602), húmero derecho casi completo; MACN 11032 (MLP M-603), mitad distal de húmero izquierdo, MLP M-615, tarsometatarso derecho; MLP M-616, fragmento proximal de húmero derecho.

**Procedencia.** San Julián, provincia de Santa Cruz, Formación San Julián, Juliense. Eoceno tardío-Oligoceno temprano.

**Diagnosis.** El estado de conservación de los materiales no permite realizar una diagnosis a partir de su tarsometatarso. Sin embargo, el tamaño de su húmero permite diferenciarlo de *P. antarctica*.

Húmero. Es robusto pero pequeño, mientras que es grácil y más elongado en *P. antarctica*. La diáfisis es ancha en sentido lateral y la epífisis proximal es proporcionalmente grande que en *P. antarctica*. La *fossa tricipitalis* es apenas mayor que en *P. antarctica*.

**Comentarios.** Simpson (1972) considera que *Isotremornis nordenskjöldi* constituye un sinónimo de *Parapternodytes antarctica* (Simpson, 1972: p. 19), pero en el mismo trabajo funda la especie *Parapternodytes brodkorbi* basado en este mismo material (Simpson, 1972: pp. 24-25). A través del presente estudio se ha concluido que existen elementos que soporten tales afirmaciones, y se han asignado estos restos a *P. robustus*.



Figura 45. Escala: 1 cm. A- *Paraptenodytes robustus*, MLP M-602 (húmero)  
 A-*Paraptenodytes robustus*, MLP M-610 (húmero); B- *Paraptenodytes robustus*, MLP M-616  
 (húmero); C-*Paraptenodytes robustus*, MLP M-603 (húmero); D-*Paraptenodytes robustus*, MLP M-  
 601 (fémur) ; E-*Paraptenodytes robustus*, MLP M-609 (fémur) ; F-*Paraptenodytes robustus*, MLP M-  
 600 (tarsometatarso); G-*Paraptenodytes robustus*, MLP M-615 (tarsometatarso); H-*Paraptenodytes*  
*antarctica*, MLP 20-6 (tarsometatarso); I-*Paraptenodytes antarctica* MLP 20-2 (fémur); J-  
*Paraptenodytes antarctica* MLP 20-4 (tibiatarso).

***Arthrodytes*** Ameghino, 1905

**Especie tipo.** *Paraptenodytes grandis* Ameghino, 1901

**Diagnosis.** Su tamaño es considerablemente mayor al de las demás especies patagónicas.

Húmero. La diáfisis es recta y el *angulus preaxialis* es grande, mucho mayor al de *Paraptenodytes*. Los *condylus ventralis* y *dorsalis* son alargados, mientras que son redondeados en *Paraptenodytes*. Longitud total de 142 mm.

Fémur. Tamaño grande. Diáfisis de sección cilíndrica, deprimida distalmente. *Fossa poplitea* profunda y limitada lateralmente por dos aristas óseas. No presenta *línea intermuscularis*.

**Comentarios.** Este género fue creado por Ameghino (1905) para incluir dos de los materiales que él mismo había descrito en el año 1901: *Paraptenodytes grandis* y *Paraptenodytes andrewsi*. Sus principales motivos para este cambio se fundamentaron exclusivamente en el tamaño significativamente mayor de los restos. Simpson (1946) considera que este género es válido y reconoce dos especies de afinidades inciertas, *A. grandis* y *A. andrewsi*. Sin embargo, este mismo autor, discute la posible asignación de *A. grandis* a *Anthropornis* (Subfamilia Anthropornithinae en el sentido de Simpson, 1946), mientras que considera que *A. andrewsi* estaría más próximo a *Paraptenodytes* o podría aún constituir un nuevo género (Simpson, 1946).

Sin embargo, de acuerdo a la diagnosis de la subfamilia Anthropornithinae (Simpson, 1946) solo podrían incluirse en ella los materiales procedentes de Antártida y Australia, ya que *Arthrodytes* no presenta los principales rasgos de esta subfamilia. Evaluaciones realizadas en los húmeros de los Spheniscidae del Eoceno de Antártida así lo certifican (Tambussi *et al.*, ms.b). De esta manera, en el presente estudio, basado en la morfología del húmero, se considera que los materiales referidos a ambas especies de *Arthrodytes* pertenecen a la Subfamilia Paraptenodytinae. Su tarsometatarso es desconocido aún.

En esta nueva propuesta solo se considera válida una de estas especies, *A. andrewsi*, mientras que *A. grandis* es considerado sinónimo de *P. robustus*.

***Arthrodytes andrewsi* (Ameghino, 1901)**

Figura 46

*Paraptenodytes andrewsi* Ameghino, 1901, p.81.

**Holotipo.** MLP M-606, húmero derecho completo; MLP M-607, coracoides incompleto; MLP M-608, extremo proximal de escápula derecha.

**Material asignado.** El holotipo solamente.

**Procedencia.** Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz. Juliense. Eoceno Tardío-Oligoceno Temprano.

**Diagnosis.** Como la del género por monotipia.



Figura 46 *Arthrodytes andrewsi*. Escala: 1 cm. A- MLP M-608 (fragmento distal de escápula); B- MLP M-607 (coracoides); C-MLP M-606 (húmero)

### Nueva Subfamilia

Ver Figura 30

**Diagnosis.** Basada en los materiales MEF- PV 100.

Cráneo. *Prominentia cerebellaris* proyectada más cranealmente que los *processus paroccipitales*, que se dirigen ventralmente, mientras que se proyectan más cranealmente en *P. antarctica*. *Crista nuchalis temporalis* con expansiones aladas unidas a la *crista nuchalis transversa*, que forma dos convexidades hacia la bóveda craneal, mientras que en *P. antarctica* es recta. *Fossa temporalis* profunda, como en *P. antarctica* y triangular, cuyo vértice dorsal no alcanza la *crista nuchalis sagitalis*. *Proceso postorbitalis* delgado y proyectado ventralmente. *Fossa glandulae nasale* sin reborde supraorbitario, como *P. antarctica* y más angosto cranealmente. Frontales formando una delgada línea ósea. *Arcus jugalis* suavemente curvado. *Lamina parasphenoidalis* centralmente deprimida y con sus procesos cercanos al área condilar.

*Ramus mandibulae* rectos. *Fossa articularis quadratica* menor al *proceso retroarticularis*. *Proceso mandibulae medialis* en forma de gancho separado del *proceso retroarticularis* por una elevada *crista intercotylaris* y formando con éste, un surco en forma de medialuna. *Fenestra mandibularis caudalis* ovalada y sin *fenestra mandibularis rostralis*.

Húmero. Diáfisis recta como en los Paraptenodytinae y apenas más ancha distalmente. Sin *angulus preaxialis*, el cual es variable en otras subfamilias. *Sulcus ligamentaris transversus* dividido en dos porciones como en los Palaeospheniscinae, mientras que es único en los Paraptenodytinae. *Fossa tricipitalis* grande y redondeada, dividida en dos fosas de diferente talla por un pequeño tabique de menor tamaño que en los Palaeospheniscinae. Fossa del *tuberculum ventrale* orientada lateralmente como en los Paraptenodytinae, mientras que en los Palaeospheniscinae es laterocraneal. *Tuberculum dorsale* no diferenciado del reborde de la *fossa tricipitalis*. *Fossa m. brachialis* redondeada. Angulo troclear pequeño, de alrededor de 38°.

Fémur. Ancho de la diáfisis menor distalmente. *Trochanter femoris* más proximal que el *capitis femoris*. *Crista trochanteris* ancha y poco prominente, continua con las *impressiones iliotrochantericas*. *Linea intermuscularis cranialis* presente. *Sulcus intercondylaris* profundo. *Crista tibiofibularis* con bordes filosos. Amplia *fossa poplitea*.

Tibiatarso. *Sulcus intercnemialis* manteniendo la misma profundidad sin delimitar escalones durante su recorrido. *Pons supratendineus* ancho y oblicuo con un tubérculo poco marcado hacia su lado externo. *Canalis extensorius* de sección oval. *Sulcus extensorius* con un tubérculo poco marcado sobre su reborde interno. *Fossa flexoria* poco conspicua. *Epicondylus medialis* único y redondeado.

Tarsometatarso. Longitud total de 34 mm e índice de elongación de 1.79, similar al de los Paraptenodytinae, mientras que en los Palaeospheniscinae es mayor a 2. Sin reborde en el lateral interno, como en los Paraptenodytinae. *Sulcus longitudinalis dorsalis medialis* menos desarrollado que el *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis*, como en los Palaeospheniscinae. *Foramen vasculare proximale mediale* muy pequeño en comparación con el *foramen vasculare proximale laterale*, ambos abiertos en la *facies caudalis*, mientras que en los Palaeospheniscinae el primero nunca se abre sobre la *facies caudalis* y es similar en los Paraptenodytinae.

*Tuberositas musculi tibialis cranialis* alargada y central. Rebordes trocleares fuertes, como en los Paraptenodytinae. Tróclea para el dígito II fuertemente divergente. *Cristae intermediae hypotarsi* redondeada, más desarrollada que en los Palaeospheniscinae, *cristae lateralis hypotarsi* más prominente que en estos últimos, junto a la *fossa parahypotarsalis lateralis*. *Cristae medialis hypotarsi* redondeada, cubriendo parcialmente al *foramen vasculare proximale mediale*.

MEF- PV 100 nuevo género

Diagnosis. Como la de la subfamilia por monotipia.

MEF- PV 100 nueva especie

**Holotipo.** MEF- PV 100 (esqueleto completo)

**Material asignado.** únicamente el holotipo.

**Procedencia.** Playa Larralde, Península Valdés, provincia de Chubut (Figura 23).  
Formación Puerto Madryn. Mioceno Tardío temprano .

**Diagnosis.** Como la de la subfamilia y género por monotipia.

A continuación se resume en forma de cuadro las medidas a emplearse en la identificación de las especies fósiles reconocidas.

Figura 47. Cuadro resumen de medidas (expresadas en milímetros)

Especies de Palaeospheniscinae	Longitud húmero	Longitud tarsometatarso
<i>Eretiscus tonni</i>	¿?	ca. 20
<i>Palaeospheniscus bergi</i>	68-70,5	28-36
<i>Palaeospheniscus patagonicus</i>	72-82	38-41
<i>Palaeospheniscus biloculata</i>	88-94	ca. 43

Especies de Paraptenodytinae	Longitud húmero	Longitud tarsometatarso
<i>Paraptenodytes robustus</i>	91-100	ca. 42
<i>Paraptenodytes antarctica</i>	100-115	ca. 53
<i>Arthrodytes andrewsi</i>	ca. 142	¿?

Nueva Subfamilia	Longitud húmero	Longitud tarsometatarso
MEF- PV 100	85	34



**Capítulo 7. Consideraciones tafonómicas**

La tafonomía aborda el estudio de los procesos que llevan a la preservación de los fósiles y de cómo ellos afectan la información contenida en el registro paleontológico (Allison, 1992). La preservación de un organismo luego de su muerte se ve afectada por sus características anatómicas, el contexto ambiental, el factor temporal y los procesos físicos y biológicos que sobre él actúan (Behrensmeyer y Kidwell, 1985). Estos procesos son los que determinan si el material se conserva y por ende se fosiliza o si por el contrario, es destruido. A partir del estudio de los restos fósiles, resulta posible extraer información acerca de los procesos que acontecieron durante la incorporación de estos materiales al sedimento.

No es casual que las aves se encuentren pobremente representadas en el registro fósil. Esto obedece a un conjunto de características intrínsecas de los integrantes del grupo. En primer lugar, puede mencionarse que en gran parte de los casos son consideradas como microvertebrados, ya que la mayoría pesa menos de 5 kg (Behrensmeyer, 1991) aunque esto no signifique que las aves sean microfósiles, ya que éstos sólo pueden ser observados con la ayuda de un microscopio (Benton y Harper, 1997). Además, los huesos de las aves son mucho más frágiles que los de otros vertebrados por su pneumatización. Consecuentemente, los huesos de las aves son menos resistentes a los procesos destructivos que los de mamíferos de tamaño equivalente (Nicholson, 1996). Sin embargo, en el caso de los pingüinos, la pneumatización es mínima, lo cual determina que puedan preservarse tan bien como los de los mamíferos. Más aún, son los restos de aves más comunes en el registro fósil de Argentina (Tonni, 1980), lo cual además, puede deberse en parte a sus hábitos gregarios ya que forman densas colonias.

**1. Comparación con formas actuales**

Para comprender la forma en que actuaron los procesos tafonómicos en la conformación de conjuntos fósiles, resultan útiles los estudios actualísticos: analizar las variables que actúan en la constitución de los conjuntos naturales en el presente. Por mencionarse algunos de estos estudios en aves actuales, puede citarse a

Muñoz y Savanti (1998), quienes establecen el predominio de las extremidades anteriores en conjuntos óseos de Tierra del Fuego, mientras que Belardi (1999), efectuando sus observaciones en restos de *Pterocnemia pennata* en el Sur de Patagonia ha observado un claro predominio de elementos de las extremidades posteriores. Además, estudios en cormoranes revelan el modo en el que se conservan los elementos apendiculares conjuntamente con las vértebras y costillas (Moreno y Martinelli, 1999). Contrariamente, Serjeatson *et al.* (1993) basados en el estudio de comunidades de *Puffinus puffinus*, un ave vinculada a ambientes marinos costeros concluyen que en ausencia de mamíferos predadores o carroñeros predominan los huesos de la extremidades anteriores, fenómeno similar al observado en aves rapaces (Bochenski *et al.*, 1999).

Los estudios hasta ahora mencionados permiten realizar algunas generalizaciones: en los conjuntos formados por aves no voladoras con huesos neumáticos predominan los elementos de las extremidades anteriores. En el caso especial de los pingüinos, Emslie (1995) establece a partir de sus estudio en roquerías de *P. adeliae* de Antártida, que los huesos de ambas extremidades son los más representativos tanto en depósitos obtenidos en excavaciones como en los de superficie. Similares resultados fueron obtenidos en el sur de Patagonia, donde se ha observado en las concentraciones óseas de las colonias de *Spheniscus magellanicus* una clara dominancia de elementos de la cintura escapular y las extremidades anteriores y posteriores sobre los demás elementos del esqueleto (Cruz y Savanti, en prensa; Cruz, 2003).

Estos resultados fueron comparados con lo observado en los yacimientos paleontológicos de Patagonia. Se detallan a continuación los materiales para los cuales se conoce su procedencia y que se encuentran depositados en el MEF, el MLP y el MACN (Figura 48).

Materiales fósiles	Fm Gaiman (Gaiman)	Fm Gaiman (Pto. Madryn)	Fm San Julián (Sta. Cruz)	Fm Monte León	Fm Chenque (G. S.Jorge)
Húmeros	156	1	6	0	1
Coracoides	78	2	2	0	0
Cúbitos	30	0	0	0	0
Tibiatarsos	59	0	0	1	0

## Capítulo 7. Consideraciones tafonomicas

Fémures	40	0	2	1	0
Carpomet.	23	1	0	0	0
Vértebras	55	5	0	0	0
Tarsomet.	33	0	2	1	3
Radios	48	0	0	0	0
Esternón	7	1	0	0	0
Sinsacro	14	1	0	0	0
Escápula	3	1	1	0	0
Falanges	26	0	0	0	0
Picos	5	0	0	0	0
Cráneos	1	0	0	0	0
Costillas	0	5	0	0	0
Pigostilos	0	1	0	0	0
Cint. pélvica	0	1	0	0	0
Fíbula	0	0	0	0	0
Fúrcula	0	0	0	0	0
Total	578	19	13	3	4

Materiales fósiles	Fm Pto. Madryn (Playa Larralde)	Fm Pto. Madryn (El Doradillo)	Fm Pto. Madryn (Co. Avanzado)	Fm P. Madryn (B. P. Flecha)
Húmeros	2	0	1	0
Coracoides	2	0	0	0
Cúbitos	1	0	0	0
Tibiatarsos	2	1	0	0
Fémures	2	0	0	1
Carpomet.	1	0	0	0
Vértebras	27	0	0	0
Tarsomet.	2	0	0	0
Radios	1	0	0	0
Esternón	1	0	0	0
Sinsacro	0	0	0	0
Escápula	1	0	0	0
Falanges	15	0	0	0

Picos	1	0	0	0
Cráneos	1	0	0	0
Costillas	13	0	0	0
Pigostilos	1	0	0	0
Cint. pélvica	1	0	0	0
Fíbula	1	0	0	0
Fúrcula	1	0	0	0
Total	76	1	1	1

Figura 48. Spheniscidae con procedencia cierta de Patagonia, discriminados por elemento y por localidad.

La colecciones estudiadas permitieron examinar un total de 696 restos de Spheniscidae con procedencia relativamente precisa. Cabe destacar que la mayoría de ellos se encuentran altamente fragmentados y solo algunos pudieron ser asignados sistemáticamente.

La Formación Gaiman aflorante en Gaiman constituye la localidad fosilífera que contiene la mayor asociación de restos de Spheniscidae. De los 578 restos examinados para esa área, un 73% corresponde a los huesos del esqueleto apendicular y un 14% a los de la cintura escapular. Los húmeros son los que presentan una abundancia relativa mayor, constituyendo el 27% del total.

Por otra parte, de la Formación Monte León provienen solamente tres restos que corresponden al miembro inferior de un mismo individuo.

De la Formación San Julián se conocen 13 restos, cuyo 77% corresponde a elementos del esqueleto apendicular y un 23% a la cintura escapular. Del total, un 46% corresponde a los húmeros.

De la Formación Chenque provienen cuatro restos, todos ellos pertenecientes a las extremidades.

Finalmente, en la Formación Puerto Madryn se registra un solo resto en cada una de las siguientes localidades: El Doradillo, Cerro Avanzado y Baliza Punta Flecha (los tres corresponden al esqueleto apendicular). En tanto, de la localidad Playa Larralde proviene un solo ejemplar representado por un esqueleto completo.

Aunque el registro fósil concuerda con los resultados de los análisis efectuados en pingüineras modernas, no se conoce la proporción de los huesos depositados en el fondo del mar. Seguramente la constitución, tanto de los conjuntos faunísticos fósiles como actuales, depende entre otras variables, de la resistencia diferencial a la destrucción mecánica que presentan los distintos elementos del esqueleto, tal como Cruz (2003), así lo señala. En suma, la representación esqueletaria es función de un número elevado de variables, entre las cuales las características del taxón son preponderantes. En el caso de los Spheniscidae, el carácter fuerte y no neumáticos le otorga una resistencia mucho mayor a aquélla vista en otras aves. Puede notarse que los elementos de mayor tamaño y solidez como los húmeros y los coracoides son aquéllos que más fácilmente se preservan, constituyendo el 24% y el 12% del total respectivamente.

### 2. Procesos destructivos

Las partes duras de los organismos pueden ser destruidas por acción biológica, mecánica y química. Los resultados varían de acuerdo a la resistencia relativa de cada esqueleto. Es por ello que el grado de destrucción física puede sugerir qué procesos mecánicos particulares actuaron sobre los fósiles. Por cierto, no sólo es necesario determinar el tipo de proceso destructivo que ha acontecido, sino también formarse una idea aproximada de la velocidad a la cual operó (Seilacher, 1973).

Existe una variable que aún no ha sido mencionada y que tiene una relación directa con la resistencia a la destrucción, conocido como densidad mineral ósea y definido como la cantidad de contenido mineral de un hueso, o porción de él, por unidad de volumen (Cruz y Elkin, 2003). Pero lamentablemente no se han realizado aún estudios de este tipo en huesos de pingüinos, ya que sus resultados serían de directa aplicación y muy útiles en la comprensión de los procesos tafonómicos.

De acuerdo al grado de desagregación y dispersión de los elementos esqueletarios, se ha propuesto una clasificación para los vertebrados marinos, según la intensidad y el tipo de proceso destructivo que haya actuado (Martill, 1985). Se reconocen cinco estilos preservacionales: esqueletos articulados, esqueletos desarticulados, huesos y dientes aislados, huesos y dientes erosionados

desgastados; y acumulación de coprolitos. Aunque este esquema fue desarrollado para la Oxford Clay del Jurásico de Gran Bretaña (Martill, 1985) puede hacerse extensivo a otros restos .

**a. Esqueletos articulados.** Los elementos mantienen el contacto original entre sí. El plan corporal y las condiciones ambientales determinan diferentes resultados. El MEF-PV 100 (Figura 49 A ) de la Formación Puerto Madryn se encontró totalmente articulado, ya que todos sus elementos fueron hallados en contacto entre sí, no permitiendo dudar que pertenecen al mismo individuo. El otro esqueleto, parcialmente completo, que ha sido hallado conservando gran parte de sus elementos es el MEF-PV 1729 (Figura 49 B) de la Formación Gaiman, cuyos restos fueron hallados asociados y algunos de ellos, articulados entre sí. El ejemplar parcialmente completo de *P. antarcticus* AMNH 3338 que fue descrito por Simpson (1946) fue también hallado con sus elementos articulados.

**b. Esqueletos desarticulados.** Los huesos son hallados desagregados, pero en número elevado. Esto sugiere la acción de depredadores, de disturbios ocasionados por tormentas u otros factores. La presencia de la mayor parte de los elementos esqueléticos situados muy próximamente entre sí permite asignarlos a un mismo esqueleto. El húmero MLP M- 606, el coracoides MLP M-607 y la escápula MLP M-608 que constituyen el tipo de *Arthrodytes andrewsi* fueron hallados desarticulados pero se los ha asignado a un mismo ejemplar. De modo similar, el fémur MLP 20- 2, el tibiotarso MLP 20- 4 y el tarsometatarso MLP 20- 6 fueron asignados a *Paraptenodytes antarcticus*.

**c. Huesos aislados.** Son el producto de la descomposición de los organismos en la columna de agua o la acción de agentes de dispersión. Casi todos los restos de pingüinos de Patagonia se encuentran desarticulados, consecuentemente, la mayor parte de los géneros y especies fueron fundados en restos desarticulados. Casi la totalidad de los restos estudiados corresponden a este estilo preservacional, entre los que pueden mencionarse a los de la colección completa de la Formación Gaiman de la localidad de Gaiman.

**d. Huesos desgastados.** Se refiere tanto a la erosión como a la degradación biológica. Son el resultado de largas historias tafonómicas y por lo general se encuentran asociados con superficies de omisión. El resultado es el redondeamiento y pulido de los materiales con la consecuente pérdida de detalles, (Figura 50: A- MLP 20- 477). Por otro lado puede reconocerse la interacción con otros organismos, lo cual normalmente se asocia a trazas fósiles reconocibles, como las producidas por algas y esponjas. Son características las marcas estrelladas producidas por la linterna de Aristóteles de los equinodermos, las cuales han sido identificadas sobre la superficie de algunos huesos de pingüinos provenientes de la Formación Gaiman, Trelew (MLP 20-486, MLP 20-295). Preliminarmente, estas marcas han sido asignadas a *Gnaticnus pentax* (Figura 50: B- MLP 20-295; E- MLP 20- 486).

**e. Acumulaciones de coprolitos.** Pueden dar indicios del organismo predador, aunque no siempre se encuentran asociados directamente con uno en particular. Generalmente incluyen pequeños huesos en estado fragmentario. Los restos estudiados no corresponden a este estilo en ninguna de las localidades fosilíferas.

### 3. Transporte

Como ha sido mencionado, los pingüinos son aves de hábitos coloniales, que utilizan año tras año los mismos territorios para anidar y alimentarse. Esto provoca que las acumulaciones óseas sean pisoteadas por los demás individuos, provocando la fractura, transporte y enterramiento selectivo de los materiales. Esto se verifica en las colonias que actualmente habitan las costas patagónicas (Cruz, 2003). Este factor podría haber sido una variable importante en la conformación del registro fósil, aunque es muy probable que los materiales procedentes de la Formación Gaiman de Loma Blanca (la localidad más importante en términos de abundancia) se hayan depositado en el fondo del mar.

Un importante agente de transporte biológico lo constituyen los depredadores (Berhensmeyer, 1992). En los restos recuperados en la Formación Gaiman pueden observarse marcas de predación provocadas por pequeños peces ( Figura 50: C- MLP 20-391, D- MLP 20- 491, F- MLP 20- 382). Sin embargo, no se han observado evidencias de interacción biológica en los restos pertenecientes a las demás

unidades de Patagonia, por lo cual estaríamos frente a diferentes condiciones de sepultamiento y preservación.

Por otra parte, las corrientes marinas habrían provocado un determinado grado de transporte físico. La mayoría de los restos analizados corresponden a huesos de las extremidades y por lo tanto, se encuentran en el grupo II de transporte selectivo que sería llevado a cabo por una corriente moderada (Voorhies, 1969).

#### 4. Depredación

La acción de la depredación, involucra diferentes fases, que comienzan con la búsqueda, la captura, introducción, ingestión, digestión y culmina con la defecación (Brett, 1992b). Si el depredador es un invertebrado, los elementos que provocan las marcas pueden ser dentículos o quelíceros, entre otros. En el caso de los vertebrados, se limitan a los dientes (Brett, 1992b).

En el Paleoceno tardío y el Eoceno, se cuenta con algunos registros de cetáceos primitivos muy grandes y tiburones que podrían haber convivido con los pingüinos y haber actuado como posibles predadores. Durante el Mioceno, son frecuentes los dientes de tiburones y restos de cetáceos (del Río *et al.*, 2001).

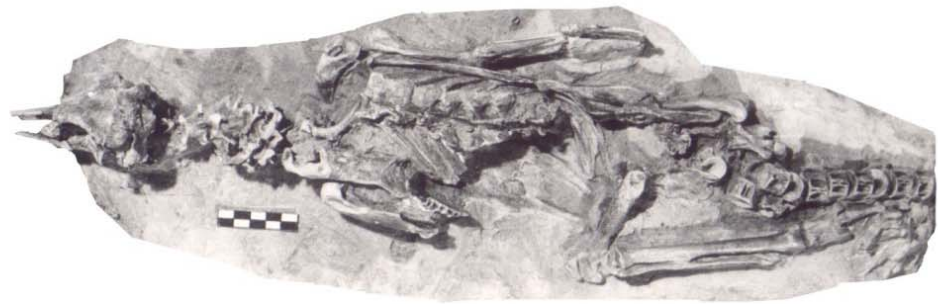
Hay abundantes marcas de predación en el material de la base de la Formación Gaiman. En cambio, no se han observado en aquellos materiales de la Formación San Julián, de la parte cuspidal de la Formación Gaiman en Puerto Madryn y de la Formación Puerto Madryn.

Las marcas más comúnmente observadas en los materiales bajo estudio, corresponderían al ataque de peces de pequeño tamaño (Figura 50: C- MLP 20-391, D- MLP 20- 491, F- MLP 20- 382), lo que evidencia además, una permanencia prolongada en la columna de agua.

Por otra parte, es posible reconocer marcas de equinoideos sobre la superficie de algunos huesos (Figura 50: B- MLP 20-295; E- MLP 20- 486). Estas marcas permiten inferir que los materiales habrían permanecido expuestos, bajo aguas tranquilas, a merced del ataque de organismos forrajeros.







A



B

Figura 49. Esqueletos articulados. Escala: 5 cm. A- MEF-PV 100; B-MEF-PV 1729.



Figura 50. Escala: 1 cm

(las figuras se presentan cada una en su propia escala a los fines de mostrar los detalles particulares de cada imagen). A- Redondeamiento y pulimiento, MLP 20-477; B- Marcas de *Gnaticnus pentax*, MLP 20-295; C- Marcas de peces, MLP 20-391; D- Marcas de peces, MLP 20-491; E- Marcas de peces y de *Gnaticnus pentax*, MLP 20-486; F- Marcas de peces, MLP 20-382.

## **5. Discusión**

A partir de la información contenida en los restos, conjuntamente con los datos aportados por los estudios geológicos y micropaleontológicos es posible afirmar que todos los huesos con procedencia conocida han sido hallados en unidades depositadas en ambientes de plataforma interna.

Sin embargo, no se descarta que algunos huesos de la base de la Formación Gaiman en Gaiman puedan corresponder a pingüinos muertos en pingüineras, pero la mayoría deben haberse depositado bajo el agua (ver más adelante).

Aunque los restos aquí estudiados se encuentran asociados con tiburones de aguas templado cálidas, es probable que éstos no hayan convivido con los pingüinos y que habitaran las aguas en distintos momentos del año.

### **a) Formación San Julián.**

Los restos provenientes de esta formación son escasos. Los únicos ejemplares que se conocen están desarticulados y no presentan marcas de predación. Inclusive, es muy escasa la información geográfica que acompaña a estos restos, por lo cual, el análisis de los mismos se ve empobrecido. No existen evidencias que sugieran que correspondan a pingüineras, aunque no se cuenta con herramientas que posibiliten un análisis tafonómico más acabado.

La fauna asociada sugiere que estos sedimentos se habrían depositado en un ambiente litoral con profundidades fluctuantes alrededor de los 50 metros, por debajo de los valores referibles a una plataforma interna. Las aguas habrían sido templado cálidas, con una temperatura superior a la registrada actualmente para esa misma latitud (Bertels, 1977).

### **b) Base de la Formación Gaiman en Trelew-Gaiman.**

Los restos de pingüinos son muy abundantes, están todos desarticulados y presentan frecuentes marcas de depredación, representando una tanatocenosis.

Los depósitos corresponden a un mar que progradó sobre los sedimentos continentales de la edad colhuehuapense. Esta formación debe sus caracteres litológicos a que su composición representa la remoción y reciclaje de la Formación Sarmiento. La gran abundancia de los restos y la circunstancia de que los huesos se

hallan en la base de la unidad depositada en un mar progradante unido a la presencia de huesos de mamíferos continentales permiten no descartar la presencia de una pingüinera en el área. Sin embargo, es posible que la mayoría de los huesos correspondan a cadáveres de pingüinos que se depositaron en el fondo marino. Esto se funda en la asociación con abundantes elasmobranquios, teleósteos y cetáceos marinos, a las marcas de depredación y a la ausencia de evidencias de exposición subaérea de los huesos. La desarticulación de todos los restos y las condiciones muy someras de la base de la unidad, indican que existía cierta energía en el agua. De hecho, los restos se habrían depositado en un ambiente marino poco profundo con probables oscilaciones en el nivel del mar (Mendía y Bayarsky, 1981)

Esta formación se inicia con un frente de playa y aguas poco profundas, con abundantes niveles de tempestitas, culminando en niveles estuariales (Scasso y Castro, 1999).

Los restos no están muy erosionados a pesar de que habrían estado expuestos bajo el agua durante un tiempo prolongado, tal como lo indica la presencia de ciertas marcas de predación. En consecuencia, muchos de ellos no se habrían depositado en un ambiente intertidal sino en la plataforma interna por debajo de la línea de olas. Seguramente, correspondería a un ambiente litoral a sublitoral, donde el mar transgredió sobre un margen continental con acentuado relieve y fuerte pendiente (Cortés, 1981).

Las marcas que se encuentran en los huesos indicarían que los depredadores habrían sido peces relativamente pequeños que podrían haber sido responsables de parte de la desarticulación. Además, se han identificado marcas provocadas por equinodermos, que preliminarmente han sido asignadas a *Gnaticnus pentax*.

Desafortunadamente, por efecto de disolución, no hay casi restos de invertebrados en la unidad, a excepción de los restos silíceos como espículas de esponjas y diatomeas más los restos fosfáticos como dientes y huesos de vertebrados y algunos artrópodos. Solo algunas grandes ostras (restos carbonáticos), se hallan presentes en esta unidad, aunque bastante degradadas. También se han observado algunos signos de actividad.

La continuidad de *Ophiomorpha* en esta formación, indica que el mar habría estado sometido a pequeñas variaciones de nivel sin haberse retirado. Los niveles de *Ostrea* en el techo sugieren la instalación de un refluo marino, como una albúfera

salobre, siempre en el ámbito litoral. La icnocenosis es típica de la zona intermareal y submareal, mientras que la corta continuidad lateral indica que la zona habría sido de litoral marino, sujeta a la dinámica costera de profundización y somerización (Lech *et al.*, 2000).

Los dientes y huesos mezclados con conchillas fragmentadas y erodadas que componen la unidad sugieren retrabajamiento y concentración de partículas. El tipo de depósito fosfático se encuentra presente en la base y en la parte media de la sección (Scasso y Castro, 1999).

Probablemente, los restos se encuentren promediados temporalmente (time-averaged), correspondiendo a tiempos algo diferentes. Sin embargo, la mezcla temporal podría no haber sido muy grande.

Adicionalmente, se han reunido organismos que posiblemente habitaban el área en distintas épocas del año, no conviviendo necesariamente.

### **c) Formación Gaiman en Puerto Madryn**

El MEF-PV 1729 de la Formación Gaiman, fue hallado con sus elementos asociados, pudiéndose observar el contacto entre sus elementos, no pudiendo dudar que pertenecen al mismo individuo, ya que algunos de ellos inclusive fueron hallados articulados. Este esqueleto constituye el único material de la Formación Gaiman que proviene de esta localidad.

La unidad portadora, correspondería a la parte superior de la Formación Gaiman, tal como fue definida por Scasso y Castro (1999). En cuanto al ambiente de depositación, no hay evidencias de que el material se haya depositado en un ambiente subaéreo como el de una pingüinera. Muy por el contrario, el ambiente de sedimentación habría estado seguramente más alejado de la costa, debajo de la línea de olas. La línea de costa posiblemente se encontraba a aproximadamente 40 Km al oeste de donde se encuentra actualmente (Cortés, 1981). Consecuentemente, el ambiente debió haber sido somero pero de aguas relativamente tranquilas. Esto habría posibilitado su muy buena preservación como únicamente ocurre en oportunidades excepcionales.

No hay indicios de que haya sido atacado por depredadores puesto que no presenta marcas de ataques de ninguna índole. No se observan marcas provocadas por dientes de peces, así como tampoco las características marcas dejados por la

linterna de Aristóteles de los erizos de mar. Este factor habría colaborado para que los distintos elementos del esqueleto permanecieran asociados.

Por otra parte, la ausencia de marcas apoya la idea de que habría sido sepultado rápidamente y no habría quedado expuesto a la acción de agentes biológicos ni mecánicos.

#### **d) Formación Puerto Madryn en Playa Larralde**

De esta localidad proviene el esqueleto MEF PV- 100 que fue hallado articulado y conserva la totalidad de sus elementos. La preservación de este material es realmente excepcional, constituyendo el primer esqueleto de Spheniscidae fósil para el cual se conocen todos sus elementos.

Aparentemente, el ambiente de sedimentación fue relativamente alejado de la costa, ya que la línea de costa debió haber estado situada aproximadamente a 75 Km al oeste de donde se encuentra actualmente (Scasso y del Río 1987). El ambiente debió haber sido somero pero de aguas relativamente tranquilas, probablemente debajo de la línea de olas. Esta formación posee caracteres marinos acentuados en comparación con la subyacente Formación Gaiman.

No hay indicios de que el esqueleto haya sido atacado por depredadores puesto que no tienen marcas de ningún tipo, lo cual, por otra parte, habría colaborado para que los huesos permanecieran asociados. La ausencia de marcas y desarticulación también implicaría que ha sido sepultado rápidamente, como lo sugiere su extraordinario estado de preservación. Se descarta además la idea de que el material se haya depositado en un ambiente subaéreo de una pingüinera. Muy por el contrario, se ha interpretado que los sedimentos corresponden a una tempestita (Scasso y del Río, 1987).

La fauna asociada indica condiciones marinas normales; no hay evidencias de que las aguas hayan sido hipersalinas, lo cual podría haber favorecido la preservación de este esqueleto.

La evidencia tafonómica sugiere que el enterramiento respondería a un fenómeno relacionado con tormentas.

**e) Otras localidades con restos aislados de pingüinos**

Los restos son escasos, consisten en algunos huesos desarticulados y fragmentados que no presentan marcas de depredación.

La malacofauna asociada muestra una dominancia de los materiales excepcionalmente preservados y una promediación temporal de materiales indígenas (del Río *et al.*, 2001).

El MLP 89- XII- 26-1 proviene de Cerro Avanzado. Corresponde a la facie 1 en el sentido de Scasso y del Río (1987), que representa una tanatocenosis con gran mezcla de individuos. Las sedimentitas indican una depositación en un medio de alta fluidez y gran energía, sometido a corrientes intensas con una dirección predominante (Scasso y del Río, 1987). Resulta posible afirmar que el medio era de alta energía debido a los movimientos de agua de un régimen de mareas con grandes fluctuaciones entre baja y pleamar o a tormentas que provocaban un ascenso momentáneo del nivel local del mar.

El MLP 00-VIII-10-1 proviene de El Doradillo y el MLP 89- XII- 25-1 de Baliza Punta Flecha. En ambas localidades, que se encuentran próximas entre sí, el mar habría sido somero y con aguas más cálidas que las actuales para esa misma latitud. Se han hallado abundantes moluscos enteros y desarticulados, presentando una buena preservación (Scasso *et al.*, 2001). Seguramente se trataba de un ambiente de alta energía, con un régimen de mareas que provocaba grandes fluctuaciones entre la baja y pleamar o con tormentas presentes.

La ausencia de trazas fósiles permite relacionar estos depósitos con bancos retrabajados por corrientes tidales. El ambiente estaría situado por debajo del tren de olas (Scasso y del Río, 1987).

**6. Conclusiones**

Los Spheniscidae son los fósiles de aves más abundantes en Argentina. Seguramente, esto se deba a la alta resistencia de los huesos relacionada con la ausencia de pneumaticidad y su densidad mineral ósea, sumado a sus hábitos coloniales.



El registro paleontológico de los Spheniscidae en Argentina se encuentra representado por densas acumulaciones óseas que aparecen en áreas saltuarias, especialmente en el área de Gaiman.

Sólo dos esqueletos se han encontrado articulados: uno en la Formación Gaiman en Puerto Madryn y otro en la Formación Puerto Madryn en Playa Larralde (Golfo San José), que se suman al esqueleto de *Paraptenodytes antarcticus* AMNH 3338 descrito años atrás por Simpson (1946). Todos los demás restos se encuentran desarticulados y la mayoría de ellos fragmentados, debido a las características deposicionales.

Los elementos del esqueleto apendicular son los huesos que más frecuentemente se conservan. Esto ha condicionado históricamente a que la sistemática del grupo haya estado basada en estos elementos. De hecho, la clasificación de las subfamilias, propuesta por Simpson en 1946 que fue adoptada y modificada durante este estudio, se basaba exclusivamente en el húmero y en el tarsometatarso. Estos elementos son fácilmente conservados en el registro paleontológico y constituyen un 30% del total de los restos recuperados en Patagonia.

Como ocurre con *Chlamys*, que conforma la fauna de moluscos acompañante en la Formación Puerto Madryn y se asocia a géneros subtropicales a tropicales durante el Mioceno, pero desde el Plioceno hasta la actualidad solo se distribuye en aguas circumpolares (del Río, 1990), es muy probable que los Spheniscidae hayan experimentado un cambio en sus requerimientos ecológicos.

## Capítulo 8. Biogeografía y evolución

### 1. Origen y evolución de los Spheniscidae

Para comprender la historia evolutiva del grupo, así como las relaciones presentes entre los conjuntos faunísticos de pingüinos de las diferentes regiones, es conveniente repasar brevemente el estado de conocimiento actual.

Se han postulado varias teorías acerca del origen de los pingüinos. La primera de ellas, la más antigua, consideraba que los Spheniscidae habían evolucionado a partir de un ancestro no volador (Lowe, 1933), aunque esta idea fue fácilmente desestimada en cuanto está basada en caracteres pedomórficos (Marples, 1962). La segunda postula que los Spheniscidae descenderían de aves que perdieron secundariamente la facultad de volar y posteriormente ingresaron al agua (Murphy, 1936). Este proceso implicaría la reducción de las alas, el desarrollo progresivo de las patas y su utilización durante el buceo, tal como ocurre en las demás aves buceadoras. Sin embargo, y como ya ha sido mencionado, los pingüinos se propulsan en el agua mediante las alas (Marples, 1962). La tercera y actualmente más aceptada, es la que señala que los ancestros de los pingüinos serían aves marinas que habrían tenido la capacidad de moverse tanto en el agua como en el aire y que posteriormente habrían perdido la facultad de volar (Simpson, 1946, 1975). En adición a esta teoría, Storer (1960) ha señalado que los petreles (Procellariidae), representarían el primer estadio de esta transición hacia la constitución del tipo pingüino.

Más aún, se ha descrito un presumible “protopingüino”, conocido también como “the Waipara bird”, procedente del Paleoceno Superior- Eoceno Inferior de Nueva Zelanda, cuyas características serían intermedias entre las de un Procellariiformes y un pingüino. Sin embargo y aun aceptando una antigüedad paleocena, resulta un material relativamente moderno como para constituir un ancestro de los pingüinos. Efectivamente, los Spheniscidae se conocen en el registro paleontológico desde el Paleoceno Superior, a través de un único resto en el cual ya se reconoce el patrón estructural actual (Tambussi *et al.*, 2002; Tambussi *et al.*, Ms.a). Esto indicaría que la evolución temprana de los pingüinos habría sido presumiblemente muy rápida en tanto que habría evolucionado posteriormente a

través de cambios muy pequeños (Feduccia, 1980) durante los 55 millones de años de su historia evolutiva.

Aunque Simpson (1976) sostenía que el origen de este grupo habría sido cretácico y habría estado seguido por una radiación de especies en el Paleoceno, Fordyce y Jones (1990), creen muy poco probable encontrar evidencias que retrotraigan el origen de los pingüinos más allá del Paleoceno. Por otra parte, estos mismos autores, sostienen que sería muy factible que durante el Cretácico, cuando los reptiles marinos se extinguieron, hayan dejado libres las oportunidades de radiación de otros vertebrados, entre los que seguramente se incluían los pingüinos. Aunque considerando comparativamente las tallas máximas que habrían alcanzado los pingüinos, resulta dudoso que hubieran competido con los reptiles marinos de ese momento.

La gran diversidad y cantidad de registros reportados para el Eoceno, pertenecientes en su mayoría a formas de gran talla, apoyan la hipótesis de que el grupo se habría originado durante el Cretácico (Jadwiszczak, 2003). Pero muy especialmente, el más antiguo ejemplar conocido en todo el mundo (MLP 00-I-10-1), recientemente hallado en la Formación Cross Valley de la Antártida, el más antiguo ejemplar conocido en todo el mundo, presenta caracteres que permiten su indudable asignación a un Spheniscidae (Tambussi *et al.*, Ms.a) sumando evidencias a favor de esta idea.

Los pingüinos estudiados en esta tesis integran conjuntos faunísticos más modernos, en su mayoría miocenos y no se encuentran relacionados con el origen de los Spheniscidae.

### 2. Sobre los ritmos evolutivos

En relación con el hábito morfológicamente conservador que exhiben los Spheniscidae desde sus primeros registros, es posible afirmar que algunas de las especies fósiles estudiadas presentan una longevidad taxonómica mayor a la de otras aves (véase Tambussi *et al.*, 1993). La presencia de una misma especie ha sido mencionada en más de una localidad de diferente antigüedad, como es el caso de *Paraptenodytes antarctica*, que es conocida para el Mioceno Inferior y el Mioceno Superior basal de la provincia de Chubut, abarcando su biocrón un periodo de

alrededor de 12 Ma. Además, *Anthropornis nordensjkoeldi* es conocido para el Eoceno Superior de Antártida y el Oligoceno de Australia, mientras que se conocen restos asignados a *Palaeudyptes antarcticus* y a *Archaeospheniscus lopdelli* procedentes del Eoceno Superior de Antártida y del Oligoceno de Nueva Zelanda, periodos que cubren para estas últimas tres especies un lapso de aproximadamente 9 Ma.

Estos datos se contraponen con los registros de aves continentales. De estos estudios surge que los géneros actuales de aves no marinas se habrían originado en el Pleistoceno tardío (hace alrededor de 125.000 años), mientras que las familias actuales de aves no Passeriformes habrían aparecido a fines del Mioceno, aproximadamente 7 Ma atrás (Tambussi *et al.* 1993). Comparando estos resultados con las observaciones aquí efectuadas en los taxones fósiles de pingüinos, puede plantearse que los ritmos evolutivos de las aves marinas serían mucho más lentos que aquéllos de las aves continentales.

### 3. Registros mundiales de Spheniscidae

Con la finalidad de reconstruir la historia biogeográfica de los Spheniscidae, se han compilado los registros fósiles de las diferentes localidades del planeta. En algunos casos se tuvo acceso a los materiales y pudieron revisarse las asignaciones sistemáticas mientras que en otros, se consultó con los investigadores que actualmente se encuentran dedicados a estos estudios.

Las localidades en las cuales se registran pingüinos corresponden en su mayoría a afloramientos marinos costeros, siendo poco lo que se sabe acerca de su paleodistribución en los océanos. Esta situación se debe seguramente, por un lado, a las características del registro y por el otro, a la evolución particular del grupo, siendo cierto además, que es muy poco lo que se sabe de la evolución de los metazoos en el Reino Pelágico en general.

La totalidad de estos afloramientos se limitan al Hemisferio Sur, conociéndose restos de pingüinos procedente de Australia, Nueva Zelanda, Australia, América del Sur, Sudáfrica y Antártida, coincidiendo geográficamente en la mayoría de los casos con las áreas donde actualmente viven extensas colonias.

A continuación, se enumeran las especies fósiles de pingüinos que hasta el momento se han dado a conocer. Los materiales correspondientes a Argentina y Chile fueron revisados personalmente durante el desarrollo de esta tesis, mientras que los de Isla Seymour, fueron estudiados en el marco de un trabajo realizado en colaboración con los Drs. Claudia Tambussi, Marcelo Reguero y Sergio Marensi (Tambussi *et al.*, Ms. b). A través de material fotográfico facilitado por otros investigadores se tuvo acceso también, a parte de las colecciones procedentes de Nueva Zelanda y Perú. Se señalan en negrita las especies que se encuentran en más de una localidad y que serán motivo de atención en el presente capítulo, pues nos indican algún tipo de relación biogeográfica.

**Australia.** Han sido citadas *Pseudaptenydytes macraei* Simpson, 1970 del Mioceno superior- Plioceno inferior?, *Pseudaptenydytes minor* Simpson, 1970 del Mioceno superior- Plioceno inferior? (Simpson, 1970), ***Anthropornis nordenskjoeldi*** Wiman, 1905 del Oligoceno, ***Pachydyptes ponderosus*** Oliver, 1930, ***Palaeedyptes antarctica*** Huxley, 1859, y *Tasydytes hunteri* Van Tets y O'Connor (1983) del Holoceno (Fordyce y Jones, 1990).

**Nueva Zelanda.** Se ha verificado una elevada diversidad específica, habiéndose citado: el “protopingüino de Waipara” del ?Paleoceno Superior- Eoceno Inferior, el “pingüino de Motutara”, el “pingüino de Glen Murray”, el “pingüino de Te Kauri”, el “pingüino de Waihao” del Oligoceno Superior, el “ave de Hakataramea” (mencionado como ***Eretiscus tonni*** en Cozzuol *et al.*, 1991)(Fordyce y Jones, 1990; Ando, 2003), ***Palaeedyptes antarcticus*** Huxley, 1859; *Palaeedyptes marplei* Marples, 1954, *Archaeospheniscus lowei* Marples, 1952, ***Archaeospheniscus lopedelli*** Marples, 1952 del Oligoceno, *Dunthroornis parvus* Marples, 1952 y *Platydyptes novaezelandiae* Oliver, 1930 del Oligoceno (Simpson, 1973), *Marplesornis novaezelandiae* (Marples, 1960), *Platydyptes* nov. sp. del Oligoceno Superior - Mioceno Inferior (Fordyce y Jones, 1990), ***Pachydyptes ponderosus*** Oliver, 1930 del Eoceno Superior, *Platydyptes amiesi* Marples, 1952 del Oligoceno (Marples, 1952), *Korora oliveri* Marples, 1952 del Oligoceno (Marples, 1952), *Tereingaiornis moisleyi* Scarlett, 1983 del Plioceno, *Aptenydytes ridgei* Simpson, 1975 y *Pygoscelis tryeii* Simpson, 1975 del Plioceno Superior (Simpson, 1975).

**América del Sur.** Los restos proceden de tres áreas diferentes: de la costa chilena, de la costa central peruana y de la Patagonia argentina. Se registran en Chile, restos de Spheniscidae cf. *Spheniscus* sp (Walsh y Hume, 2001), *Pygoscelis* sp, *Palaeosphenicus* sp, *Paraptenodytes robustus* y *P. antarctica* (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002) del Mioceno Superior - Plioceno Inferior. En Perú, tan solo han sido mencionados algunos restos como Spheniscidae indet, (de Muizón y de Vries, 1985), *Palaeospheniscus patagonicus* (Acosta Hospitaleche y Stucchi, ms.), además de *Spheniscus urbinai* Stucchi, 2002 (Stucchi, 2002) y *S. megaramphus* Stucchi, Urbina y Giraldo, 2003 (Stucchi *et al.*, 2003). En Argentina, se han hallado los restos aquí estudiados que fueron asignados a *Paraptenodytes robustus* y *Arthrodytes andrewsi* del Eoceno Superior - Oligoceno Inferior, *Paraptenodytes antarctica* del Oligoceno Superior - Mioceno Inferior y Superior, ***Eretiscus tonni***, *Palaeospheniscus bergi*, *Palaeospheniscus patagonicus*, *Palaeospheniscus biloculata* del Mioceno Inferior y el MPEF-PV 100 del Mioceno Superior basal. Un nuevo ejemplar, CADIC P 21 del Eoceno Medio- Superior, se ha dado a conocer recientemente y ha sido asignado a un Pansphenisciformes (Clarke *et al.*, 2003).

**Antártida.** En Isla Seymour se han registrado las siguientes especies: un material asignado a un nuevo género y especie del Paleoceno Superior (Tambussi *et al.*, 2002; Tambussi *et al.*, Ms.a); ***Anthropornis nordenskjoeldi*** Wiman, 1905; *Anthropornis grandis* (Wiman, 1905); *Palaeodyptes gunnari* (Wiman, 1905); ***P. antarctica*** Huxley, 1859; *P. klekowski* Myrcha, Tatur y del Valle, 1990; *Delphinornis larsenii* Wiman, 1905; *D. gracilis* Myrcha, Jadwiszczak, Tambussi, Noriega, Gazdzicki, Tatur y Del Valle, 2002; *D. arctowski* Myrcha, Jadwiszczak, Tambussi, Noriega, Gazdzicki, Tatur y Del Valle, 2002 ; *Mesetaornis polaris* Myrcha, Jadwiszczak, Tambussi, Noriega, Gazdzicki, Tatur y Del Valle, 2002; *Marambiornis exilis* Myrcha, Jadwiszczak, Tambussi, Noriega, Gazdzicki, Tatur y Del Valle, 2002 (Myrcha *et al.*, 2002); *Archaeospheniscus wimani* Marples, 1953; ***A. lopdelli*** Marples, 1952 (Marensi *et al.*, 1998; Tambussi *et al.*, Ms. b). Como ha sido mencionado, fuera del marco de esta tesis se ha realizado un estudio con más de 200 restos de húmeros de pingüinos del Eoceno de Antártida. Como resultado del mismo se han reconocido además, dos nuevos taxones que incrementan la

diversidad de los Spheniscidae que habrían vivido simpátricamente en Isla Seymour (Tambussi *et al.*, Ms. b).

**Africa.** Se ha reportado un único ejemplar del Plioceno Superior, material tipo de la especie *Inguza predemersus* Simpson, 1971.

#### 4. Patrones de distribución

Todos los integrantes del orden son aves marinas que se encuentran actualmente en el Hemisferio Sur y solo una especie, el pingüino de las Islas Galápagos (*Spheniscus mendiculus* Sundevall, 1871), habita el área ecuatorial porque su distribución se ve influenciada por la corriente fría de Cromwell. Por otro lado, las corrientes de Humboldt en América del Sur occidental y la de Benguela en Sudáfrica occidental (Figura 51) determinan la distribución en áreas tropicales de las especies *Spheniscus humboldti* y *Spheniscus demersus* respectivamente (Martínez, 1992). Densas colonias se emplazan en la actualidad sobre las costas marinas de América del Sur, Sudáfrica, Nueva Zelanda, Australia, Antártida e Islas del Atlántico Sur (ver Figura 1).

Aunque los movimientos migratorios de muchas especies son aún desconocidos, pueden señalarse algunos otros aspectos. Las poblaciones que habitan áreas cálidas como los trópicos, son básicamente sedentarias, mientras que las especies que viven en altas latitudes son migratorias, a pesar de que no todas ellas utilizan las mismas estrategias (Stonehouse, 1969, 1975).

La historia evolutiva de los Spheniscidae, así como la de otros grandes tetrápodos marinos tales como los cetáceos (Fordyce, 1989), parece estar en directa relación con las corrientes marinas. Aparentemente, podría estar vinculada al comienzo del desarrollo de los patrones modernos de circulación oceánica en los mares del sur entre Antártida y los otros continentes del Hemisferio Sur (Fordyce y Jones, 1990).

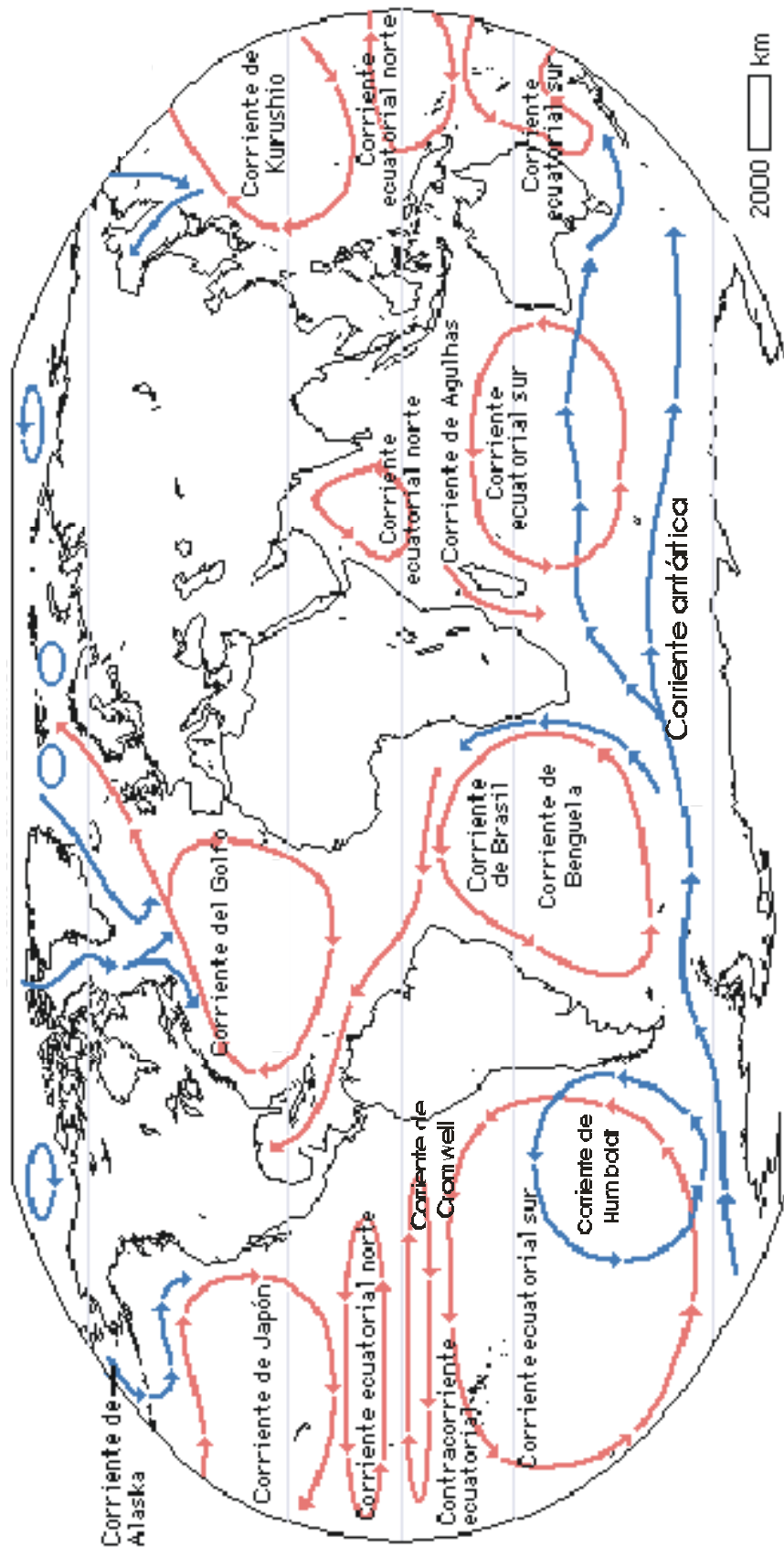


Figura 51. Corrientes frías que determinan las distribuciones anómalas de los Spheniscidae.



Siendo así, los pingüinos se habrían originado y posteriormente diversificado cuando las condiciones ambientales permitieron la viabilidad del tipo “esfenisciforme”. De hecho, en el momento en el cual se registran los primeros pingüinos, no existían aguas con temperaturas tan bajas como las polares actuales (Cione y Tonni, 1981). Por lo tanto, la adaptación a aguas antárticas sería relativamente reciente lo que se condice además con la baja diversidad específica de altas latitudes.

Como contrapartida, la mayor diversidad actual corresponde a zonas con aguas templado frías, lo cual podría indicar condiciones similares a las que regían en el momento en que se originó el grupo (Cione y Tonni, 1981).

En el sur de América del Sur, se encuentran colonias conformadas exclusivamente por *Spheniscus magellanicus*, tanto sobre las costas pacíficas como sobre las atlánticas. Curiosamente, las demás especies del género, también forman colonias únicamente con individuos de la misma especie. *S. demersus* habita las costas de Sudáfrica, *S. humboldti* las costas peruanas y *S. mendiculus* el archipiélago de las Galápagos. En cambio, en Islas Malvinas y Georgias del Sur, las colonias incluyen hasta cinco especies simpátricas: *Aptenodytes patagonicus*, *Pygoscelis papua*, *P. antarctica*, *Eudyptes chrysocome* y *E. chrysolophus*.

La única especie que habita la Antártida en toda su extensión es *A. forsteri*, estando solo en algunas islas antárticas acompañada de *P. adeliae* y *P. antarctica*. Sobre las costas de la Península Antártica, en cambio, se encuentran hasta cinco especies: *A. forsteri*, *Pygoscelis papua*, *P. antarctica*, *P. adeliae* y *E. chrysolophus*.

Por otra parte, *Eudyptula minor* se encuentra exclusivamente en Tasmania y en Australia.

Las islas situadas al Sur de Sudáfrica se encuentran habitadas por *A. patagonica*, *P. papua* y *E. chrysocome*, mientras que aquéllas localizadas al sur de Nueva Zelanda presentan las más diversas colonias, constituidas por *A. patagonica*, *P. papua*, *E. robustus*, *E. sclateri*, *E. chrysocome*, *E. schlegeli*, *Eudyptula minor* y *Megadyptes antipodes*. No obstante, las ocho especies que habitan estas islas nunca se encuentran todas juntas conformando una misma colonia, sino que forman grupos variables de tres o cuatro especies en cada uno de los sectores costeros de estas islas (Williams, 1995).

En suma, los datos con que se cuenta hasta el momento, indican una diversidad específica simpátrica en nivel colonial no mayor a cuatro (Williams, 1995; Woehler, 1993). Esto es importante para poder evaluar las conformaciones de las colonias durante el Cenozoico.

Para el Eoceno Tardío de Isla Seymour se ha estimado que 13 especies habrían vivido simpátricamente (Myrcha *et al.*, 2002; Tambussi *et al.*, Ms.b), mientras que 15 especies se conocen para el Eoceno Tardío- Oligoceno de Nueva Zelanda (Ando, com. pers.). Por otra parte, durante el Mioceno Temprano- Superior de América del Sur habrían vivido nueve especies diferentes.

Considerando entonces la constitución específica actual observada en cada colonia (figura 52), y la diversidad estimada para las faunas de Spheniscidae del Eoceno y del Mioceno -la mayor diversidad simpátrica en toda la historia del grupo-, puede afirmarse que la cantidad de especies reconocidas en el Cenozoico de Patagonia no se encontraría sobredimensionada como se había supuesto previamente.





### 5. Los reemplazos de faunas de pingüinos

Los registros más abundantes de pingüinos del Eoceno (Figura 53) provienen de la Isla Seymour (Antártida) y de Nueva Zelanda. Esto sugiere que, además de haber ocupado nichos diferentes, no habría habido competencia posible con los cetáceos, ya que estos últimos habrían ocupando los mares australes durante el Eoceno, alcanzando los 45° (Nueva Zelanda) hace unos 37 Ma y los 60° (Isla Seymour, Antártida) hace unos 34 Ma (Fordyce, 2003).

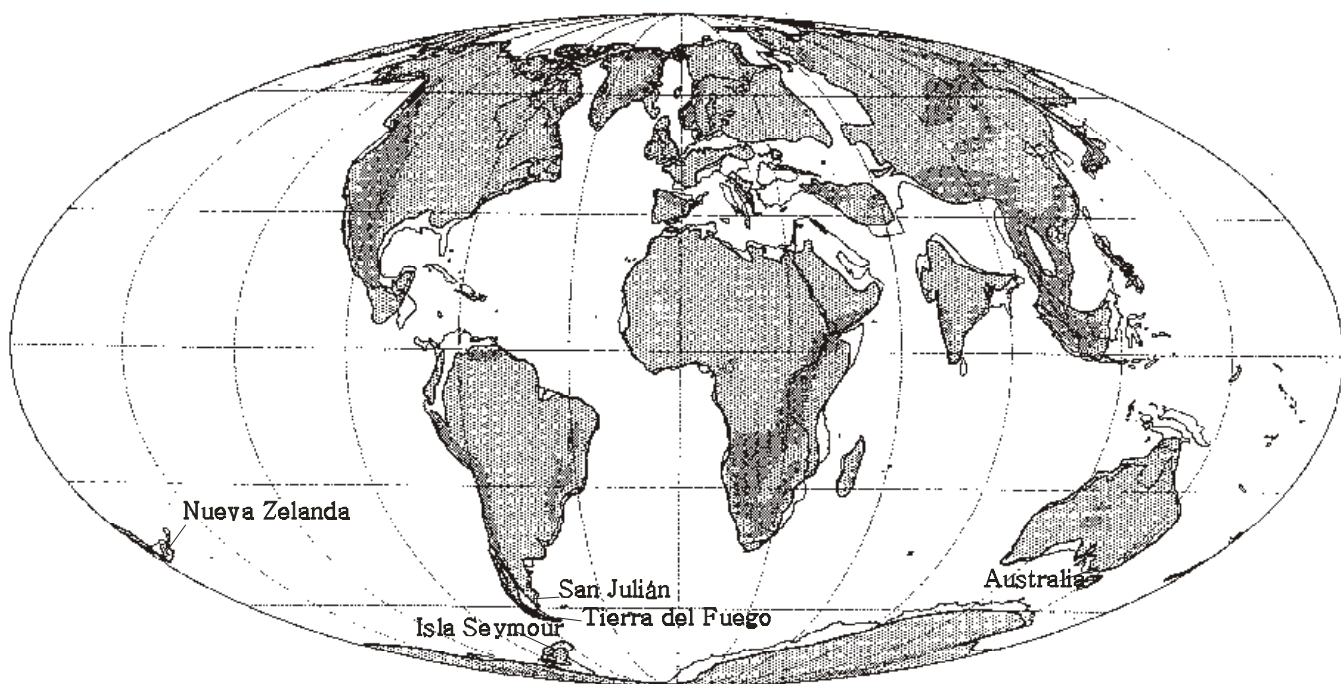


Figura 53. Paleocostas y áreas de registros eocenos de pingüinos.

Estudios basados en la fauna asociada a los pingüinos, sugieren que las aguas de los mares eocenos habrían sido más cálidas que las actuales para esas mismas latitudes (Cione, 1978).

Como respuesta a los cambios en las condiciones ambientales del Eoceno Tardío- Oligoceno Temprano, la dinámica ecológica de los mares habría sufrido ciertas modificaciones (Salamy y Zachos, 1999). Algunas formas se habrían extinguido, mientras que otras, como los pingüinos, se habrían diversificado y convertido en grupos muy abundantes (Jadwiszczak, 2003). En estos momentos de

separación de Australia y Antártida, decrece la temperatura de las aguas, tendencia que se mantiene hasta el Oligoceno tardío (Fordyce y Jones, 1990).

El comienzo de la apertura del Pasaje del Drake hace unos 36-37 Ma, en el Eoceno Tardío, seguida por el desarrollo de una corriente circumpolar alrededor de los 33.5 Ma alrededor del límite Eoceno- Oligoceno, habría provocado un significativo enfriamiento de las aguas (Zachos *et al.*, 2001) que continúa hasta el Oligoceno Tardío (Fordyce y Jones, 1990). Cerca del límite Eoceno- Oligoceno habría aumentado el gradiente térmico latitudinal en los océanos y la glaciación en el oeste de Antártida habría provocado una importante caída del nivel del mar que habría afectado las costas marinas. Bajo estas circunstancias comienza a registrarse una marcada divergencia de pingüinos en las distintas localidades (Fordyce y Jones, 1990). En particular, las especies presentes en el Eoceno Superior –Oligoceno Inferior de Patagonia, corresponden a formas de gran talla, muy diferentes a aquéllas que se registran en el Mioceno de Argentina, así como en los sedimentos costeros de Chile y Perú.

Durante el Mioceno Temprano, la fauna patagónica de estas aves se vuelve más diversa y abundante, registrándose varias especies coetáneas en tres formaciones diferentes: en la Formación Gaiman del noreste de la provincia de Chubut, la Formación Chenque del Golfo San Jorge y la Formación Monte León de la provincia de Santa Cruz (ver Figuras 16, 17 y 21). Sin embargo, las formas de gran talla características del Eoceno no vuelven a registrarse.

En el Mioceno Superior comienzan a registrarse pingüinos y mamíferos de aspecto moderno en diferentes localidades de América del Sur y Nueva Zelanda (Figura 54). Justamente, desde el punto de vista estructural, los pingüinos miocenos (en su mayoría asignables a las subfamilias *Palaeospheniscinae* y *Paraptenodytinae*), comparten grandes similitudes morfológicas con las especies actuales. Esto estaría reflejando una relación más estrecha entre las faunas de pingüinos de América del Sur con las especies actuales que con aquéllas registradas en otras regiones.

Los géneros actuales de pingüinos (Fordyce y Jones, 1990; Walsh y Hume, 2001; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002; Stucchi, 2002, 2003) se registran por primera vez hacia fines del Mioceno y principios del Plioceno.

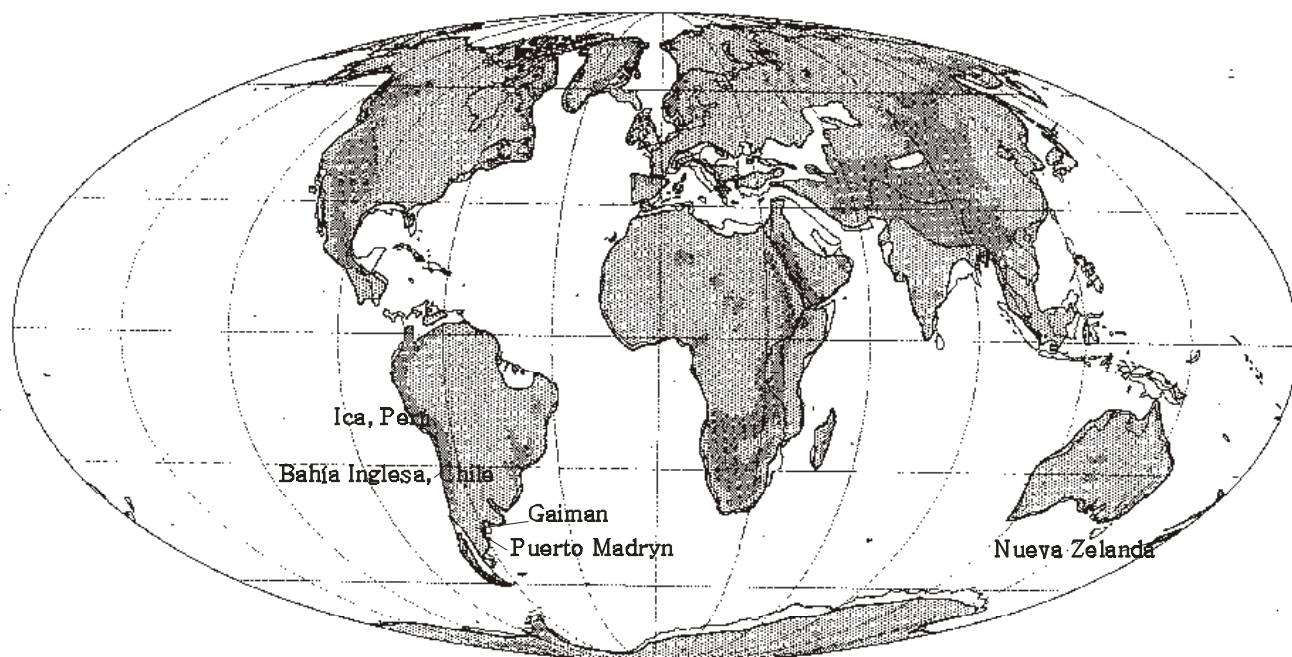


Figura 54. Paleocostas y áreas de registros de pingüinos del Mioceno-Plioceno

## 6. Relaciones biogeográficas

Como ya ha sido mencionado anteriormente, las faunas de pingüinos de América del Sur y Antártida han sido reestudiadas recientemente, tanto en el marco de esta tesis como en otros trabajos realizados. Por otra parte, los materiales procedentes de Nueva Zelanda se encuentran aún en proceso de revisión por investigadores neozelandeses quienes igualmente brindaron información inédita acerca de los mismos (Tatsuro Ando, com. pers). Aunque no se dispone de contribuciones modernas referentes a los pingüinos de África y Australia, la procedencia estratigráfica de los mismos ha sido ajustada a los esquemas modernos gracias a la colaboración de otros especialistas.

Como puede notarse (Acápite 3), algunos géneros e inclusive algunas especies fósiles son compartidos entre diferentes áreas. Sobre la base de estos datos observacionales, han sido planteadas semejanzas, por un lado, entre las faunas eocenas de Antártida y de Nueva Zelanda y Australia y por el otro, entre las miocenas de América del Sur y Nueva Zelanda. Dichas semejanzas pueden estar obedeciendo a dos circunstancias diferentes: a procesos de convergencia o a la existencia de un ancestro cercano común. Ciertamente, que la completa apertura del

pasaje de Drake durante el Oligoceno, hace unos 30 Ma (*Beu et al.*, 1997, *Zachos et al.*, 2001) y la consecuente instauración de la corriente circumpolar antártica habrían cumplido un rol sumamente importante en la biogeografía marina del Hemisferio Sur, tanto como un mecanismo de aislamiento térmico para la Antártida, como de dispersión de la biota en los océanos australes, comunicando las faunas sudamericanas y neozelandesas. Varios ejemplos de géneros y especies de moluscos soportan esta teoría (*Beu et al.*, 1997).

Cabe señalar que los taxones registrados en la Patagonia Argentina habrían tenido una amplia distribución, abarcando las costas atlántica y pacífica de América del Sur durante el Mioceno (*Acosta Hospitaleche et al.*, 2002; *Acosta Hospitaleche y Stucchi*, ms).

De la totalidad de especies de pingüinos registradas en Antártida, únicamente tres se encuentran también en otras áreas: *A. nordenskjoeldi* en el Eoceno Superior de Australia (*Jenkins*, 1974; *Fordyce y Jones*, 1990), *Palaeudyptes antarcticus* en el Oligoceno Inferior de Nueva Zelanda y Australia (*Simpson*, 1970; *Tambussi et al.*, Ms.b) y *Archaeospheniscus lopdelli* en el Oligoceno Superior basal de Nueva Zelanda (*Marples*, 1952; *Tambussi et al.*, Ms.b).

Es interesante mencionar un trabajo muy reciente que incluye la descripción de un esqueleto parcialmente completo de un Pansphenisciformes (*Clarke et al.*, 2003) supuestamente Anthorpornithinae (*Julia Clarke*, com. pers.). De ser así, podrían plantearse interesantes cuestiones biogeográficas en tanto que el material procede de la Formación La Leticia (Tierra del Fuego), una unidad equivalente a la parte superior de la Formación La Meseta (*Olivero y Malumián*, 1999) de donde provienen casi todos los materiales de la Isla Seymour. Sin embargo, en el marco de esta tesis se tuvo acceso a los materiales originales y de acuerdo a las diagnósis aquí presentadas, no se puede confirmar su asignación subfamiliar.

Estas formaciones, Formación La Meseta y La Leticia, son probablemente en parte coetáneas, con la Formación San Julián (Eoceno tardío- Oligoceno temprano) aflorante en Patagonia. De esta última unidad, provienen los restos asignados a *Paraptenodytes robustus* y *Arthrodytes andrewsi*, ambos exclusivos de esta área.

En el Mioceno Inferior se registra en la Formación Gaiman de Patagonia una alta diversidad de Spheniscidae, incluyendo a *Eretiscus tonni*, la especie de menor tamaño presente en estos sedimentos. Esta especie había sido reportada también



para el Waitakiano Nueva Zelanda (Cozzuol *et al.*, 1991) y sobre la base de la misma se habían supuesto relaciones entre ambas regiones. Sin embargo, el análisis de nuevas fotografías obtenidas de los materiales sumado a información actualizada (Ando, 2003) suministrada por otros investigadores que tuvieron acceso al material (Tatsuro Ando, com., pers.), permiten desestimar su asignación a la especie patagónica *Eretiscus tonni* con la cual compartiría solamente el tamaño pequeño. Así, puede afirmarse que Nueva Zelanda y Patagonia, a pesar de conocerse extensas colecciones procedentes de ambas regiones, no habrían tenido ningún taxon en común, ni siquiera de nivel subfamiliar.

La relación entre Nueva Zelanda y Patagonia había sido planteada además para el Mioceno tardío basándose en la presencia de moluscos constituyentes de la fauna “entrerriense” de la Formación Puerto Madryn, en la que se distinguen cinco grupos de moluscos de distinto abolengo (Del Río, 1990): elementos endémicos, cosmopolitas, caribeños, paleoaustrales y neoastrales. Justamente, a partir de la ruta migratoria inferida para uno de ellos, se habrían hipotetizado conexiones entre ambas macroregiones (Beu *et al.*, 1997). La fauna Entrerriense constituye la más reciente asociación fósil con restos de pingüinos conocida en Patagonia.

Puede asumirse entonces, que las especies registradas en los sedimentos cenozoicos de Argentina, Chile y Perú, conformarían un conjunto faunístico diferente a aquél de Antártida y Nueva Zelanda- Australia. Más específicamente, los Palaeospheniscinae y Paraptenodytinae, exclusivos de América del Sur, son morfológicamente más similares a las especies actuales, mientras que los Anthropornithinae y Palaeedyptinae, registrados en Australia, Nueva Zelanda y Antártida, presentan un patrón estructural muy diferente al observado en los restos patagónicos y presumiblemente más cercano al tipo ancestral de los pingüinos.

### 7. Conclusiones

El análisis de los registros de los pingüinos de Patagonia y de Australia, Nueva Zelanda, Africa y Antártida permitió realizar una interpretación más holística acerca del origen, evolución y biogeografía del grupo.

Desde los primeros estudios efectuados por Simpson, se ha aceptado que los Spheniscidae son aves con caracteres derivados, que se habrían originado a partir

de los Procellariiformes o que habrían compartido con ellos, un ancestro común. De esta forma, los caracteres plesiomórficos que exhiben serían remanentes de sus antepasados voladores. Concordantemente, a través de los análisis practicados en este estudio, es posible afirmar que los Procellariiformes constituyen el grupo hermano de los Spheniscidae.

Los primeros registros del orden son coincidentes con momentos de declinación de las temperaturas oceánicas (Cione y Tonni, 1981; Tambussi *et al.*, Ms.a). Sin embargo y hasta donde fue posible recabar información, en ningún caso las temperaturas de las aguas serían tan frías como aquellas que en la actualidad habitan los Spheniscidae. Esto daría indicios de un origen bajo condiciones distintas a las que en la actualidad habitan (Cione y Tonni, 1981). Asimismo, cabe destacar que todos los registros actuales y fósiles de pingüinos están restringidos al Hemisferio Sur, hecho que parece indicar un origen en este hemisferio y en altas latitudes. Más específicamente, la Antártida es un área altamente probable como centro de origen de los Spheniscidae; en ella se emplazan los registros más antiguos del grupo y se identifica la mayor diversidad simpátrica de todos los tiempos detectada hasta el momento. Su aparición estaría relacionada, según Fordyce y Jones (1990) con la extinción a fines del Cretácico de los reptiles marinos y según Jadwiszczak (2003), con la presencia de grandes áreas marinas altamente productivas.

El Eoceno habría sido un momento de diversificación de las faunas, seguido de una extinción de especies que incluiría básicamente a las formas gigantes que no se registran en sedimentos más modernos que oligocenos. Estas especies (en su mayor parte asignables a los Anthropornithinae y Palaeodyptinae) habrían sido abundantes en Nueva Zelanda y Antártida, mientras que en América del Sur, los escasos restos de esta antigüedad pertenecerían a grupos diferentes, aquí asignados a los Paraptenodytinae. Por otro lado, las especies que habrían formado numerosas colonias en la Patagonia argentina, así como en las costas de Chile y Perú formarían parte de un grupo de pingüinos asignables a dos diferentes subfamilias: los Palaeospheniscinae y Paraptenodytinae, morfológicamente más cercanas a los Spheniscinae actuales.

Los Anthropornithinae no presentan registros en América del Sur, ya que se descarta la asignación del CADIC P21 (procedente de Tierra del Fuego) a esta

subfamilia y también la de *Arthrodytes* que se asigna a los Paraptenodytinae. Por lo tanto, los Anthropornithinae solamente se registran en Antártida, Nueva Zelanda y Australia.

Se amplían las áreas de distribución conocidas previamente a este trabajo, de los miembros de las subfamilias Paraptenodytinae y Palaeospheniscinae que abarcarían las costas pacífica y atlántica de América del Sur. Justamente, el género *Palaeospheniscus* no solo se encontraba presente en el Mioceno Inferior de Argentina, sino también en el Mioceno Superior de Chile (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002) y Perú (Acosta Hospitaleche y Stucchi, ms).

No existe ningún taxón que relacione las formas de pingüinos de Patagonia y Nueva Zelanda. El reconocimiento de la especie *Eretiscus tonni*, un Palaeospheniscinae de muy pequeño tamaño en el Mioceno de Nueva Zelanda debe ser deshechado.

No se han registrado taxones de Spheniscidae en común entre América del Sur y Antártida. Más aún, los pingüinos fósiles de la Patagonia argentina, especialmente los miocenos, guardan relaciones morfológicas más estrechas con los Spheniscinae (pingüinos actuales), que con cualquier otro grupo. Esto sustentaría fuertemente la idea de que la historia evolutiva y biogeográfica de los pingüinos patagónicos del Mioceno siguió otras vías, distintas a aquéllas del Eoceno de Antártida. En adición a esto, la fauna fósil de pingüinos de Antártida guarda similitudes más marcadas con aquélla de Nueva Zelanda. De hecho se comparten entre ambas áreas dos taxones de nivel subfamiliar, tres de nivel genérico y tres de nivel específico.

El registro patagónico muestra al menos tres momentos diferentes de la historia de los Spheniscidae, los cuales han quedado separados por hiatos en el registro paleontológico. El grupo hace su aparición en los sedimentos de la Argentina en el Eoceno Superior- Oligoceno Inferior, representado en la Formación San Julián por ejemplares de gran tamaño asignados a *Paraptenodytes robustus* y *Arthrodytes andrewsi*, siendo éstos, las únicas especies conocidas para este momento. Las colonias más cercanas y de similar antigüedad de las que se tiene conocimiento, se habrían situado en Isla Seymour, Antártida, donde se registra una fauna muy diversificada que incluía formas pequeñas a muy grandes y presumiblemente en Tierra del Fuego, donde fue hallado el CADIC P 21.

El segundo momento que se refleja en el registro, corresponde al Mioceno temprano, para el que se conocen tres unidades diferentes portadoras de restos de Spheniscidae. La primera, la más rica en términos fosilíferos, corresponde a la Formación Gaiman, en la localidad de Gaiman, donde se registran cuatro especies: *Eretiscus tonni*, *Palaeospheniscus bergi*, *P. patagonicus* y *P. biloculata*. La segunda colonia habría estado emplazada al norte del Golfo San Jorge, a aproximadamente unos 360 km de la primera y sus restos habrían quedado registrados en los sedimentos de la Formación Chenque. Por último, en Santa Cruz, a unos 400 km de la anterior, afloran los sedimentos de la Formación Monte León, para la cual se han dado a conocer restos de *Paraptenodytes antarcticus*. Estas tres unidades registran momentos de la fauna miocena que habrían sido coetáneas y probablemente habrían vivido simpátricamente en las costas de Argentina.

Por otra parte, para el Mioceno Tardío, se han reconocido restos de *Paraptenodytes antarctica* y un esqueleto asignado a una nueva especie procedentes de Puerto Madryn y alrededores, los cuales presumiblemente habrían sido parte del mismo conjunto faunístico presente en el Mioceno Temprano.

La diversidad específica simpátrica en cada uno de estos tres momentos, habría sido mayor a la actual para las mismas áreas de la Patagonia pero similar o apenas mayor a la exhibida actualmente en otros sectores como en las costas de las islas al Sur de Nueva Zelanda y Península Antártica.

Los géneros actuales aparecen en el registro paleontológico a partir del Mioceno Superior. *Pygoscelis* es conocido para el Mioceno Superior- Plioceno Inferior de Chile y el Plioceno Superior de Nueva Zelanda. Actualmente, habita las costas de la Antártida e islas del Sur. *Aptenodytes*, por su parte, se conoce para el Plioceno Superior de Nueva Zelanda, mientras que en la actualidad habita la Antártida e Islas del Atlántico Sur. *Spheniscus*, el género de más amplia distribución en la actualidad, también habría estado ampliamente distribuido en el pasado, conociéndose a través de restos fósiles para el Mioceno Superior de Perú y el Mioceno Superior- Plioceno Inferior de Chile.

### Capítulo 9. Consideraciones finales y perspectivas futuras

A lo largo de la historia de la paleontología se ha planteado la necesidad de generar instrumentos interpretativos que permitan abordar el estudio del pasado reduciendo los niveles inferenciales. En ocasiones se aplica un criterio actualístico aceptando sus limitaciones y restricciones.

Al abordar el estudio de las faunas de pingüinos fósiles de Patagonia, se eligió como estrategia al análisis morfométrico, asumiendo que era necesario en primera instancia, conocer la diversidad morfológica de los pingüinos actuales. Esto, a su vez, permitiría identificar patrones morfológicos que pudieran ser útiles en la interpretación de los roles de los pingüinos en los ecosistemas marinos cenozoicos y en la reconstrucción de los contextos en los que se produjeron los depósitos que contienen pingüinos.

La morfometría ha permitido analizar de modo crítico y contrastar las hipótesis previas que han surgido a lo largo de años de estudios a través de la morfología descriptiva clásica. Lamentablemente, debido a las limitaciones metodológicas, estos análisis no pueden ser aplicados en cualquier contexto.

Analizar la forma por la que se produjeron los depósitos fosilíferos, permitió además, ajustar los alcances de las interpretaciones ambientales y evaluar las herramientas con las que se realizaron las reconstrucciones paleoambientales.

Dada la escasez de información édita sobre la anatomía esquelética, se hizo énfasis además, en las descripciones comparadas de los materiales.

#### 1. Caracteres métricos

Las variables métricas constituyeron una herramienta útil para el ordenamiento y discriminación de algunas especies. A pesar de ello, para el empleo de estas técnicas nos enfrentamos ante el problema de la fragmentación de los materiales, que imposibilita muchas veces la medición de las variables que reflejan el tamaño y la forma y que suelen presentar gran incidencia en este tipo de análisis.

La mayoría de los índices empleados, algunos de los cuales habían sido adoptados de los propuestos por otros autores, no revelan ningún significado

taxonómico, exceptuando el índice de elongación del tarsometatarso que ha resultado diagnóstico a nivel subfamiliar.

Es posible afirmar que las variaciones presentes en el tarsometatarso y en los fémures no siempre pueden ser empleadas con criterios sistemáticos y que gran parte de ellas es atribuida a diferencias intraespecíficas. A pesar de ello, el tarsometatarso, resulta ser un elemento diagnóstico a nivel específico.

No se conocen aún todos los elementos del esqueleto de las especies fósiles y por este motivo las diagnósis de los materiales se han efectuado sobre los elementos más frecuentes en el registro paleontológico. Las variables osteológicas cualitativas presentes en el húmero y en el tarsometatarso permitieron diagnosticar las diferentes subfamilias que fueron reconocidas para las localidades patagónicas, mientras que las variables métricas fueron empleadas para el reconocimiento de las especies.

Lamentablemente, los resultados obtenidos a partir de los análisis de regresión, no pudieron ser empleados con fines sistemáticos.

### 2. Sistemática

Los caracteres osteológicos son aplicables en la sistemática de los Spheniscidae, pudiendo emplearse en la formulación de un esquema clasificatorio abarcativo para todas las especies.

En primera instancia, este tipo de caracteres permite definir a los Spheniscidae como un grupo monofilético, cuyo grupo hermano sería el de los Procellariiformes.

Se discriminan claramente los géneros actuales: *Spheniscus*, *Pygoscelis*, *Aptenodytes*, *Megadyptes* y *Eudyptula*. En cambio, el género *Eudyptes* se presenta como un taxón parafilético. Estos resultados no son sorprendentes, ya que estudios recientes de otras ramas de la biología, tampoco han podido llegar a un acuerdo acerca del status sistemático de este último taxón.

Se reconoce en el registro paleontológico de Argentina la presencia de tres subfamilias: Paraptenodytinae, Palaeospheniscinae y una Nueva Subfamilia representada por el espécimen MEF-PV 100.

Los Spheniscidae fósiles de Patagonia, más específicamente los Palaeospheniscinae y la nueva Subfamilia propuesta a partir del material MEF- PV 100, son morfológicamente más similares a las especies actuales que a aquéllas formas de Antártida.

El género *Eretiscus*, con su única especie *E. tonni*, fue asignado a la Subfamilia Palaeospheniscinae. Anteriormente no se lo había incluido en ninguna de ellas.

Se ampliaron las diagnósicas de cada uno de los taxa registrados. En el caso de los géneros *Palaeospheniscus* y *Parapterodytes*, sus diagnósicas fueron enmendadas y las especies incluídas en cada uno de estos géneros fueron reformuladas.

Los géneros *Paraspheniscus* Ameghino, 1905; *Chubutodyptes* Simpson, 1970; *Perispheniscus* Ameghino, 1905 y *Treleudytes* Ameghino, 1905; se consideran sinónimos junior de *Palaeospheniscus*.

Se han considerado sinónimos junior de *Palaeospheniscus bergi* a las siguientes especies: *Palaeospheniscus medianus* Ameghino 1905; *P. affinis* Ameghino, 1905; *P. rothi* Ameghino, 1905; *P. gracilis* Ameghino, 1898; *P. interruptus* Ameghino, 1905; *P. nereius* Ameghino, 1905; *P. planus* Ameghino, 1905; *Paraspheniscus bergi* (Moreno y Mercerat, 1891) y *P. nereius* (Ameghino, 1901).

La especie *Palaeospheniscus patagonicus*, se considera como sinónimo senior de *Palaeospheniscus menzbieri* Moreno y Mercerat, 1891; *P. robustus* Ameghino, 1894; *P. intermedius* Ameghino, 1905 y *Treleudytes crassa* Ameghino, 1905. Esta última, además, constituye el *nomen correctum* respecto a *Treleudytes crassus*.

Se consideran sinónimos junior de la especie *Palaeospheniscus bilocolata* nov. comb. a *Chubutodyptes bilocolata* Simpson, 1970 y a *Perispheniscus wimani* Ameghino, 1905.

Por su parte, se consideran sinónimos junior de *Parapterodytes* a los géneros *Isotremornis* Ameghino, 1905 y *Metancylornis* Ameghino, 1905.

La especie *Parapterodytes antarctica* constituye un sinónimo senior de *Palaeospheniscus antarcticus* Moreno y Mercerat, 1891; mientras que las especies *Arthrodytes grandis* Ameghino, 1905; *Isotremornis nordensjkoeldi* Ameghino, 1905; *Parapterodytes brodkorbi* Simpson, 1972; *P. curtus* Ameghino, 1901; *P. grandis*

Ameghino, 1901 y *Metancylornis curtus* Ameghino, 1905 se consideran sinónimos junior de *Parapterodytes robustus*.

El género *Arthrodytes*, presente en forma exclusiva en la Formación San Julián, fue removido de la Subfamilia Anthropornithinae y asignado a un Parapterodytinae. De acuerdo a este nuevo arreglo sistemático, la Subfamilia Anthropornithinae no presenta registros en la Patagonia y el género *Anthropornis* se restringe a Antártida y Australia.

*Arthrodytes* constituye un género monotípico y su única especie *Arthrodytes andrewsi* es considerada sinónimo senior de *Parapterodytes andrewsi* Ameghino, 1901.

Se consideran además, *nomen nullum* a los siguientes taxones: *Apterodytes ictus* Ameghino (1905), *Neculus rothi* Ameghino, 1905; *Pseudospheniscus interplanus* Ameghino, 1905 y *Palaeospheniscus wimani* Ameghino, 1905.

Se consideran también, *nomen nudum* a las siguientes especies *Palaeospheniscus concavus* Ameghino, 1905; *Palaeospheniscus convexus* Ameghino, 1905; *Pseudospheniscus concavus* Ameghino, 1905 y *Pseudospheniscus convexus* Ameghino, 1905.

Por consiguiente, los únicos taxones que constituyen *nomen inviolatum* son *Palaeospheniscus bergi* Moreno y Mercerat, 1891 y *Palaeospheniscus patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891.

Consecuentemente, se propone la siguiente sistemática para los Spheniscidae fósiles de Argentina:



Subfamilia Palaeospheniscinae Simpson, 1946

*Eretiscus tonni* (Simpson, 1981)

*Palaeospheniscus bergi* Moreno y Mercerat, 1891

*P. patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891

*P. biloculata* nov. comb.

Subfamilia Paraptenodytinae Simpson, 1946

*Paraptenodytes robustus* (Ameghino, 1895)

*P. antarcticus* (Moreno y Mercerat, 1981)

*Arthrodytes andrewsi* (Ameghino, 1901)

Subfamilia nueva

MEF- PV 100, nuevo género y especie

### 3. Consideraciones bioestratigráficas

No se han observado especies en común entre las Formaciones San Julián y Gaiman/Monte León/Chenque. Este hecho podría deberse a la diferencia de antigüedad entre estas unidades o a aspectos biogeográficos regionales. De la misma manera, la Formación San Julián tampoco comparte ninguna taxa con la Formación La Meseta, ni registra tampoco ningún género antártico, sugiriendo diacronismo entre estos depósitos o fenómenos biogeográficos de mayor escala.

Las especies registradas en la Formación San Julián se habrían extinguido antes del Mioceno, momento en el que la fauna de pingüinos de Patagonia habría estado dominada por formas de mediano porte.

### 4. Tafonomía

El registro paleontológico argentino de los Spheniscidae se encuentra representado por densas acumulaciones óseas que aparecen en áreas saltuarias, especialmente en el área de Gaiman, constituyendo las aves fósiles más abundantes de Argentina.

Los elementos del esqueleto apendicular son los restos que más frecuentemente se conservan. Esto ha condicionado históricamente a que la sistemática del grupo haya estado basada en estos elementos. De hecho, la

clasificación de las Subfamilias, propuesta por Simpson en 1946 que fue adoptada y modificada durante este estudio, se basaba exclusivamente en el húmero y en el tarsometatarso. Estos elementos son fácilmente conservados en el registro paleontológico y constituyen un 30% del total de los restos.

Solo se han recuperado tres esqueletos parcialmente completos y cuyo estudio ha sido fundamental en el avance de la sistemática del grupo. Todos los demás restos fósiles se han hallado desarticulados y la mayoría de ellos fragmentados, debido a las características deposicionales.

El esqueleto MEF PV- 100, procedente de la Formación Puerto Madryn, se habría depositado rápidamente en un ambiente de baja energía que habría permitido su excepcional preservación.

Por otra parte, para la Formación Gaiman, se infieren condiciones de exposición de los materiales en ambientes subácueos, relativamente prolongados, ya que la mayor parte de los restos, presentan signos de interacción biológica. Se han observado, signos de depredación identificados como marcas provocadas por dientes de peces pequeños, así como también, marcas de equinodermos y posibles quelíceros.

#### 4. Biogeografía y evolución

Los Spheniscidae se habrían originado en el Hemisferio Sur, constituyendo la Antártida un probable centro de origen. Su historia evolutiva habría estado condicionada por las variaciones en las temperaturas de las aguas, que actualmente afectan su distribución.

Un importante acontecimiento en la historia del grupo, lo constituye la apertura del Pasaje del Drake entre América del Sur y Antártida conjuntamente con la instalación de la corriente circumpolar. En este momento se registra una marcada divergencia en la fauna de pingüinos de estas dos regiones y desaparecen las especies de gran talla que se registraban hasta el Oligoceno. En el Mioceno tardío aparecen en el registro paleontológico los pingüinos de aspecto moderno.

A fines del Mioceno y principios del Plioceno, cuando se acentúa el enfriamiento de las aguas y se produce una consecuente caída del nivel del mar, se

registran en Nueva Zelanda y Chile, especies asignadas a géneros actuales, aunque para la Argentina no se conocen aún restos fósiles de Spheniscinae.

Removido el género *Arthrodytes* de la subfamilia Anthropornithinae y descartada la asignación del CADIC P21 (procedente de Tierra del Fuego) a esta subfamilia, se restringe la distribución de la misma a Antártida, Nueva Zelanda y Australia.

Las subfamilias Paraptenodytinae y Palaeospheniscinae, ampliamente registradas en Argentina, habrían tenido un área de distribución que abarcaba las costas pacífica y atlántica de América del Sur. Sin embargo, esta área no habría abarcado las costas de Nueva Zelanda, ya que *Eretiscus tonni*, solo estaría presente en Argentina.

No se comparten taxones ni siquiera de nivel subfamiliar entre América del Sur y Antártida. Por otro lado, las especies fósiles de la Patagonia argentina, especialmente las miocenas, guardan relaciones morfológicas más estrechas con los Spheniscinae (pingüinos actuales), que con cualquier otro grupo. Esto sustentaría fuertemente la idea de que la historia evolutiva y biogeográfica de los pingüinos patagónicos del Mioceno siguió otras vías distintas a aquéllas del Eoceno de Antártida.

Mas aún, la fauna fósil de pingüinos de Antártida guarda similitudes más marcadas con aquélla de Nueva Zelanda. De hecho se comparten entre ambas áreas dos taxones de nivel subfamiliar, tres de nivel genérico y tres de nivel específico.

Tres momentos diferentes que caracterizan los conjuntos faunísticos de la Patagonia, han quedado reflejados en los sedimentos, separados por hiatos en el registro paleontológico. El primero de ellos, durante el Eoceno Tardío- Oligoceno Temprano, registra especies de gran talla en la Formación San Julián. Las colonias más cercanas corresponderían por un lado a Antártida, las cuales incluían formas muy diversificadas y por el otro a Tierra del Fuego, donde fue hallado el CADIC P 21 asignado a un Pansphenisciformes.

El segundo momento, corresponde al Mioceno Temprano, registrándose restos de Spheniscidae en tres unidades diferentes: Formación Gaiman con cuatro especies de Palaeospheniscinae, Formación Chenque, situada en el Golfo San Jorge y más hacia el sur, Formación Monte León, para la cual se han dado a

conocer únicamente restos de *Paraptenodytes antarcticus*. Estas tres unidades registran elementos de la fauna miocena que habrían sido coetáneas y probablemente habrían vivido simpátricamente en las costas de Argentina.

El tercer momento reflejado en los sedimentos de la Patagonia, corresponde al Mioceno Tardío, donde se registran nuevamente *Paraptenodytes antarctica* y un esqueleto asignado a una nueva especie procedente de Puerto Madryn y alrededores, los cuales podrían haber sido parte del mismo conjunto faunístico presente en el Mioceno Temprano.

Los datos acerca de la distribución de las especies actuales indican una diversidad específica simpátrica en nivel colonial no mayor a cuatro (Williams, 1995; Woehler, 1993). Esto es importante para poder evaluar las conformaciones de las colonias durante el Cenozoico. Así, es posible afirmar que la diversidad específica en cada uno de estos momentos habría sido mayor a la actual para las mismas áreas de la Patagonia, pero seguramente el número de especies que habrían vivido simpátricamente en estas costas habría sido menor o igual al exhibido actualmente en las Islas al Sur de Nueva Zelanda y Península Antártica.

### 5. Futuras líneas de investigación

A partir de estos análisis es posible encarar varias líneas de investigación. Muchos aspectos mencionados en este trabajo deberán ser profundizados para reducir al mínimo los niveles inferenciales. En el futuro, se podría entonces enfatizar los siguientes aspectos.

Profundizar los estudios paleobiológicos (cálculo de masa, biomecánica, etc.) e interpretar los patrones alométricos exhibidos en las diferentes subfamilias para aplicarlos en la evaluación de parámetros ambientales y paleobiológicos.

Ampliar las comparaciones osteológicas a pingüinos de otras áreas (Nueva Zelanda, Antártida).

Comparar las asociaciones marinas neógenas portadoras de Spheniscidae de América del Sur (Chile- Perú- Argentina) con aquéllas de otras latitudes y antigüedades (Nueva Zelanda- Australia- Antártida).

Profundizar las investigaciones acerca de la relación entre la morfología esquelética y la resistencia a los procesos tafonómicos incluyendo un análisis de densidad mineral ósea, además de trabajos *in situ*.

Confrontar la alta diversidad en el registro de cada una de las áreas en las que se han registrado pingüinos con la actual, a fines de generar modelos que den cuenta del rol de estas aves en los ecosistemas marinos del pasado.

Integrar los resultados obtenidos del análisis de los Spheniscidae con aquellos de otras fuentes a fin de enunciar hipótesis biogeográficas y evolutivas más abarcativas, de carácter macro-regional.

## Bibliografía citada

- Acosta Hospitaleche, C. 2001. Paraptenodytinos (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Puerto Madryn. Comunicaciones Anuales de la Asociación Paleontológica Argentina 2001. Ameghiniana 38 (4): 28R.
- Acosta Hospitaleche, C. 2003. *Paraptenodytes antarcticus* (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío temprano), provincia de Chubut, Argentina. Revista Española de Paleontología, 18 (2): 179-183.
- Acosta Hospitaleche, C., C. Tambussi y M. Reguero. 2001. Catálogo de tipos de Aves fósiles del Museo de La Plata. Revista del Museo, Serie Técnica y Didáctica N° 41: 1-28.
- Acosta Hospitaleche, C., C. Tambussi, M. Donato y M. Cozzuol (ms. enviado). *Madrynornis mirandus*, a new early Late Miocene penguin (Aves, Spheniscidae) from Patagonia. Journal of Vertebrate Paleontology.
- Acosta Hospitaleche, C., Fritis, O., Tambussi, C. y Quinzio, A. 2002. Nuevos restos de pingüinos (Aves: Spheniscidae) en la Formación Bahía Inglesa (Mioceno superior - Plioceno inferior) de Chile. Actas 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Santiago de Chile.
- Acosta Hospitaleche, C. y M. Stucchi (ms. enviado). Primer registro de *Palaeospheniscus patagonicus* (Aves, Spheniscidae) en el Mioceno Medio temprano de la costa de Perú. Revista de la Sociedad Española de Paleontología.
- Allison, P. A. 1992. Transport- Hydrodynamics. Bones. En: Briggs, D. y Crowther (eds.) Paleobiology, a synthesis: 213-216. Blackwell Scientific Publications. London.
- Ameghino, F. 1891. Enumeración de las aves fósiles de la República Argentina. Revista Argentina de Historia Natural, 1(6): 441-453. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1894. Enumération synoptique des espèces de mamíferes fossiles des formations éocènes de Patagonie. Boletín de la Academia Natural de Ciencias de Córdoba, 1: 259-452.
- Ameghino, F. 1895. Sur les oiseaux fossiles de Patagonie. Boletín del Instituto Geográfico de Argentina, 15: 501-602.

- Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés d'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. Boletín del Instituto Geográfico de Argentina: 406-517. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica, in Segundo Censo de la República Argentina, Cap.1. Territorio, Tercera Parte, 1: 111-255, figs. 1-104. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento (adiciones y correcciones). La Plata, pp. 1-3.
- Ameghino, F. 1901. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. Anales de la Sociedad Científica Argentina 51: 20-39, 65-91.
- Ameghino, F. 1905. Enumeración de los impennes fósiles de Patagonia y de la isla Seymour. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, (3) 6: 97-167, láms. 1-8, figs. 1-4.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, 15 (3): 1-568. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1908. Notes sur les poissons du Patagonien. Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires XVI (3ª serie): 477-497.
- Anderson, J. F., A. Hall-Martin y D. A. Russell. 1985. Long-bones circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. Journal of Zoology (London), 207: 53-61.
- Ando, T. 2003. New Zealand fossil penguins: diversity in the latest Oligocene/earliest Miocene. Association of Australasian Palaeontologists. December 2003. Dunedin.
- Ardolino, A. A. 1981. El vulcanismo cenozoico del borde suroriental de la meseta de Somun Curá, provincia del Chubut. VIII Congreso Geológico Argentino. San Luis. Actas III: 7-23.
- Arratia, G. y A. L. Cione. 1996. The fossil fish record of Southern South America. In: G. Arratia (ed.). Contributions of Southern South America in Vertebrate Paleontology. Münchner Geowissenschaft Abhandlungen 30: 9-72.
- Bannasch, R. 1986a. Morphologisch-funktionelle Untersuchung am Lokomotionsapparat der Pinguine als Grundlage für ein allgemeines

- Bewegungsmodell des "Unterwasserfluges". Teil I. Gegenbaurs Morphologie Jahrbuch, 132: 645-679.
- Bannasch, R. 1986b. Morphologisch-funktionelle Untersuchung am Lokomotionsapparat der Pinguine als Grundlage für ein allgemeines Bewegungsmodell des "Unterwasserfluges". Teil II. Gegenbaurs Morphologie Jahrbuch, 132: 757-817
- Bannasch, R. 1987. Morphologisch-funktionelle Untersuchung am Lokomotionsapparat der Pinguine als Grundlage für ein allgemeines Bewegungsmodell des "Unterwasserfluges". Teil III. Gegenbaurs Morphologie Jahrbuch, 133: 39-59.
- Barreda, V. D. 1989. Palinología estratigráfica de las sedimentitas terciarias del "Patagoniano" en los alrededores de la ciudad de Comodoro Rivadavia. Provincias de Chubut y Santa Cruz. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, Tesis Doctoral Inédita, 362 pp. Buenos Aires.
- Barreda, V. D. 1992. 1992. *Muricingulisporis chenquensis*, una nueva especie de espora de Pteridophyta del Terciario de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 29 (4): 347-352.
- Barreda, V. D. 1996. Bioestratigrafía de polen y esporas de la Formación Chenque, Oligoceno tardío?- Mioceno de las provincias de Chubut y Santa Cruz, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 33: 35-56.
- Barreda, V. D. 1997. Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de Playa La Mina (provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la Cuenca Austral. *Ameghiniana*, 34:288-294
- Barreda, V. D. y S. Palamarczuk, 2000a. Palinomorfos continentales y marinos de la Formación Monte León en su área tipo, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 37 (1): 3-12.
- Barreda, V. D. y S. Palamarczuk, 2000b. Palinoestratigrafía del Oligoceno tardío-Mioceno, en el área sur del Golfo San Jorge, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 37: 103-117



- Barreda, V. D. y S. Palamarczuk. 2000c. Estudio palinoestratigráfico del Oligoceno tardío- Medio en secciones de la costa patagónica y plataforma continental argentina. En: Aceñolaza, F. G. y Herbst, R. (eds.). El Neógeno de Argentina. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 14: 103-138. Tucumán.
- Baumel, J. y Witmer, L.M. 1993. Osteología. En: J. J. Baumel, A. S. King, A. M. Lucas, J. E. Breazile y H. E. Evans (eds), Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium: 45-132. Nuthall Ornithological Club. Cambridge, Massachusetts.
- Becker, D. 1964. Micropaleontología del Superpatagoniense de las localidades Las Cuevas y Monte Entrance (provincia de Santa Cruz). Ameghiniana 3: 319-351.
- Behrensmeyer, A. K. 1991. Terrestrial vertebrate accumulations. En: Allison, P. A. y D. E. Briggs (eds.). Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record: 291-335. Plenum Press, New York.
- Behrensmeyer, A. K. 1992. Transport- Hydrodynamics bones. En: Briggs, D. y Crowther (eds.) Paleobiology, a synthesis: 232-235. Blackwell Scientific Publications. London.
- Behrensmeyer, A. K. y Kidwell, S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. Paleobiology, 11: 105-119.
- Belardi, J. B. 1999. Hay choiques en la terraza. Información tafonómica y primeras implicaciones arqueofaunísticas para Patagonia. Arqueología. Revista de la Sección Prehistórica, Instituto de Ciencias Antropológicas, F.F. y L./ U.B.A., 9: 163-185.
- Bellosi, E. S. 1990. Formación Chenque: registro de la transgresión patagoniana en la cuenca San Jorge. Actas del XI Congreso Geológico Argentino, Actas 2: 57-60. San Juan.
- Benton, M. J. y D. A. T. Harper. 1997. Basic palaeontology. Addison-Wesley, London, 325 pp.
- Bertels, A. 1970. Sobre el "Piso Patagoniano" y la representación de la época del Oligoceno en Patagonia Austral. República Argentina. Revista de la Asociación Geológica Argentina 25: 495-501.
- Bertels, A. 1975a. Bioestratigrafía del Paleógeno en la República Argentina. Revista Española de Micropaleontología 7: 426-450.

- Bertels, A. 1975b. Ostracode ecology during the Upper Cretaceous and Cenozoic in Argentina. En: F. M. Swain (ed.). *Biology and Paleontology of Ostracoda*. Bulletin American Paleontology, 65 (282): 317-351.
- Bertels, A. 1977. Estratigrafía y micropaleontología de la Formación San Julián en su área tipo, provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana*, 15 (1-4): 233-260
- Bertels, A. 1978. Estratigrafía y foraminíferos (Protozoa) bentónicos de la Formación Monte León (Oligoceno) en su área tipo, provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Actas del 2° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Buenos Aires, 1978)*, Actas 2: 213-273.
- Bertels, A. 1979. Bioestratigrafía del Paleógeno en la República Argentina. *Revista Española de Micropaleontología*, 7 (3): 429-450.
- Bertels, A. 1980. Estratigrafía y foraminíferos (Protozoa) bentónicos de la Formación Monte León (Oligoceno) en su área tipo, provincia de Santa Cruz, Argentina, p.213-273. In *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología 2*, Buenos Aires.
- Bertels, A. y P. Ganduglia. 1977. Sobre la presencia de foraminíferos del Piso Leoniano en Astra (provincia de Chubut). *Ameghiniana*, 14 (1-4): 308. Buenos Aires.
- Beu, A.G., M. Griffin y P. A. Maxwell. 1997. Opening of Drake passage gateway and late Miocene to Pleistocene cooling reflected in Southern Ocean Molluscan to dispersal; evidence from New Zealand and Argentina: *Tectonophysics*, 281, 83- 98.
- Bochenski, Z. M., K. Huhtala, S. Sulcava y R. Tornberg. 1999. Fragmentation and preservation of bird bones in food remains of the golden eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna*, 8: 31-39.
- Brett, C. E. 1992a. Destructive taphonomic processes and skeletal durability. En: Briggs, D. y Crowther (eds.) *Paleobiology, a synthesis*: 223-226. Blackwell Scientific Publications. London.
- Brett, C. E. 1992b. Predation. Marine. En: Briggs, D. y Crowther (eds.) *Paleobiology, a synthesis*: 368-372. Blackwell Scientific Publications. London.

- Brett, C. E. y S. E. Speyer. 1992. Taphofacies. En: Briggs, D. y Crowther (eds.) *Paleobiology, a synthesis*: 258-262. Blackwell Scientific Publications. London.
- Brodkorb, P. 1963. Catalogue of fossil birds. 1 (Archaeopterygiformes through Ardeiformes). *Bulletin of the Florida State Museum, (Biological Sciences)* 7 (4): 177-293. Gainesville.
- Brodkorb, P. 1964. Catalogue of fossil birds. 2 (Anseriformes through Galliformes). *Bulletin of the Florida State Museum (Biological Sciences)*, 8 (3): 195-335. Gainesville.
- Burmeister, G. 1876. *Description physique de la République Argentine*, 2 vols. Buenos Aires, 556pp.
- Camacho, H. H. 1974. Bioestratigrafía de las Formaciones marinas del Eoceno y Oligoceno de la Patagonia. *Anales de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires*, 26: 39-57.
- Camacho, H. H. 1980. La Formación Patagonia, su nuevo esquema estratigráfico y otros temas polémicos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 35 (2): 276-281.
- Campbell, E. Jr. y Marcus, L. 1988. The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in Birds. En: *Papers in Avian Paleontology. Honoring Pierce Brodkorb* (Campbell, K. Jr. ed.). Incorporating the Proceedings of the II International Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution Held at the Natural History Museum of Los Angeles County, 28-30 september 1988: 395-412.
- Campbell, E. Jr. y E. P. Tonni. 1980. A new genus of teratorn from the Huayquerian of Argentina (Aves: Teratornithidae). *Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County*, 330: 59-68.
- Caviglia, S. 1979. Discusión de la edad del denominado "Piso Patagoniano" sobre la base de la presencia de Cetáceos. *Actas del VII Congreso Geológico Argentino II*: 385-392.
- Cione, A. L. 1978. Aportes paleoictiológicos al conocimiento de la evolución de las paleotemperaturas en el área austral de América del Sur durante el Cenozoico. Aspectos zoogeográficos y ecológicos conexos. *Ameghiniana*, 15 (1-2): 253-280.

- Cione, A. L. 1986. A new *Megacylliorhinus* (Chondrichthyes, Galeomorphi) from the Middle Tertiary of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6 (2):105-112. Washington.
- Cione, A. L. 1988. Los peces de las Formaciones marinas del Cenozoico de Patagonia. Tesis doctoral N° 501 (inédita). Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 536 pp.
- Cione, A. L. 1989. Southern South American Cenozoic fishes. Abstracts of the 1989 Meeting of American Society of Ichthyologists and Herpetologists. EEUU.
- Cione, A. L. y M. Cozzuol. 1990. Reidentification of *Portheus patagonicus* Ameghino, 1901, a supposed fish from the Middle Tertiary of Patagonia as a delphinoid cetacean. *Journal of Paleontology*. 64: 451-453. EEUU.
- Cione, A. L. y M. Cozzuol (en preparación). Correlation of the Leonian marine stage with continental units.
- Cione, A.L. y E. Expósito. 1980. Chondrichthyes del "Patagoniano" s.l. de Astra, Golfo de San Jorge, provincia de Chubut, Argentina. Su significado paleoclimático y paleobiogeográfico. Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología 2: 275-290. Argentina.
- Cione, A. L. y A. Pandolfi. 1984. A finispine of *Heterodontus* from the "Patagoniano" of Trelew, Chubut, Argentina. *Tertiary Research* 6: 59-63. Holanda.
- Cione, A. L. y E. P. Tonni. 1981. Un pingüino de la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío) de Chubut, Argentina. Comentarios acerca del origen, la paleoecología y zoogeografía de los Spheniscidae. Anales Congreso Latinoamericano de Paleontología., 2nd (conference held April 1981 at Porto Alegre, Brazil) 2, 591-604.
- Cione, A. y E. Tonni. 1995. Chronostratigraphy and "Land mammals-ages": The Uquian problem. *Journal of Paleontology*, 69: 135-159. Lawrence.
- Clarke, J., E. Olivero y P. Puerta. 2003. Description of the Earliest Fossil Penguin from South America and first Paleogene Vertebrate Locality of Tierra del Fuego, Argentina. *American Museum Novitates*, 3423: 1-18.
- Cooper, A. y D. Penny. 1997. Mass survival of birds across the Cretaceous- Tertiary boundary: molecular evidence. *Science*, 275: 1109- 1113.

- Cortés, J. M. 1981. Estratigrafía cenozoica y estructura al oeste de la Península de Valdés, Chubut. Consideraciones tectónicas y paleogeográficas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 36 (4): 424-445.
- Cozzuol, M. A. 1991. Primer registro de un Pinnipedo terciario en Patagonia. VIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 28(3-4): 406.
- Cozzuol, M. A. 1993. Mamíferos acuáticos del Mioceno Medio y Tardío de Argentina. Sistemática, Evolución y Biogeografía. Tesis Doctoral N° 606. Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- Cozzuol, M. A., R. E. Fordyce y C. M. Jones. 1991. La presencia de *Eretiscus tonni* (Aves, Spheniscidae) en el Mioceno temprano de Nueva Zelandia y Patagonia. VIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* 28(3-4): 406.
- Cozzuol, M. A., C. Tambussi y J. Noriega. 1993. Un pingüino (Aves: Spheniscidae) de la Formación Puerto Madryn (Mioceno Medio) en Península Valdés, Chubut, Argentina, con importantes implicancias filogenéticas. X Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Plata. *Ameghiniana*, 30:327-328.
- Crisci, J. V. y M. F. López Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de Organización de los Estados Americanos . Programa Regional de desarrollo científico y tecnológico. Serie Biología. Monografía N° 26. Buenos Aires.
- Cruz, I. 2000. Líneas tafonómicas y ecológicas para evaluar la explotación prehistórica de aves acuáticas en la zona cordillerana (Prov. de Santa Cruz). Desde el país de los gigantes. *Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo I: 202-217.
- Cruz, I. 2003. Paisajes tafonómicos de restos de Aves en el Sur de Patagonia continental. Aportes para la interpretación de conjuntos avifaunísticos en registros arqueológicos del Holoceno. Tesis Doctoral. Facultad de Filosofía y letras, Universidad de Buenos Aires, 448 pp.

- Cruz, I. y D. Elkin. 2003. Structural bone density of the lesser Rhea (*Pterocnemia pennata*)(Aves: Rheidae). Taphonomic and archaeological implications. *Journal of Archaeological Sciences*, 30: 33-47.
- Cruz, I. y F. Savanti (en prensa). Tafonomía de restos óseos de aves en el sur de Patagonia. *Actas del XII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba.
- Darwin, C. (1889). *A Naturalist's Voyage: Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage of H.M.S. Beagle Round the World, under the Command of Capt. FitzRoy, R.N.* London, John Murray.
- De la Fuente, M. S. y Vucetich, M. G. 1998. Nuevos materiales de tortugas cryptodiras miocenas del valle del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 35 (2): 211-216.
- Del Río, C. J. 1988. Bioestratigrafía y Cronoestratigrafía de la Formación Puerto Madryn (Mioceno Medio), provincia del Chubut, Argentina. *Anales de la Academia Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Buenos Aires, 40: 231-254.
- Del Río, C. J. 1990. Composición, origen y significado paleoclimático de la malacofauna "entrerriense"(Mioceno Medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Buenos Aires, 42: 205-224.
- Del Río, C. J. 2000. Malacofauna de las Formaciones Paraná y Puerto Madryn (Mioceno marino, Argentina): su origen, composición y significado bioestratigráfico. En: Aceñolaza, F. G. y Herbst, R. (eds.). *El Neógeno de Argentina*. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 14: 77-101. Tucumán.
- Del Río, C. J. 2002. Moluscos del Terciario marino. In: M. J. Haller (ed.) *Geología y recursos naturales de Santa Cruz*. Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino. El Calafate, II-9: 495- 517.
- Del Río, C. J., S. A. Martinez y R. A. Scasso. 2001. Nature and Origin of Spectacular Marine Miocene Shell Beds of Northeastern Patagonia (Argentina): Paleocological and Bathymetric Significance. *Palaios*, 16: 3-25.
- De Muizon, C. y T. de Vries. 1985. Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Perú). *Geologische Rundschau*, 74 (3): 547-563.

- Di Paola, E. y H. Marchese. 1973. Litoestratigrafía de la Formación Patagonia en el área tipo (Bajo de San Julián- Desembocadura del Río Santa Cruz), Provincia de Santa Cruz, República Argentina. Actas V Congreso Geológico Argentino III: 207-222.
- Doering. 1882. Informe oficial de la Comisión Científica agregada al Estado Mayor General de la Expedición al Río Negro. Geología. Buenos Aires: 299- 530.
- D´Orbigny, A. 1842. Voyage dans l’Amerique meridionale. P. Bertrand, París, 188 pp.
- Emslie, S. D. 1995. Age and taphonomy od abandoned penguin rookeries in the Antarctic Peninsula Region. Polar Record, 31: 409-418.
- Feduccia. A. 1980. The age of birds. Cambridge. Massachussets: Harvard University Press.
- Feruglio, E. 1936. Sobre la presencia de Santacruciano en la Pampa del Castillo. Boletín de Informaciones Petroleras 140: 57-59. Buenos Aires.
- Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. Tomo II. Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales: 545 pp. Buenos Aires.
- Feagle, J. G., Bown, T. M., Swisher, C. y Buckley, G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formation. 6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew, 1994), Actas: 129-135.
- Fordyce, R. E. 1989. Origins and Evolution of Antarctic Marine Mammals. Geological Society Special Publication 47, 269-281.
- Fordyce, R. E. y Jones, C. M. 1990. Penguin History and New Fossil Material from New Zealand. En: L. S. Davis y J. T. Darby (eds.). Penguin Biology: 419-446. Academic Press, San Diego.
- Fordyce, R. E. 2003. Early crown- group Cetacea in the Southern Ocean: the toothed archaic Mysticete *Llanocetus*. Journal of Vertebrates, Abstracts of Papers Sixty- Third Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology Science Museum of Minnesota St. Paul, Minnesota, October 15- 18, 2003: 50

- Flynn, J. J. y C. C. Swisher III. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: Correlation to Global Geochronologies. *Geochronology Time Scales and Global Stratigraphic Correlation*, SEPM Special Publication No.54. (Society of Sedimentary Geology): 317-333.
- Giannini, N. P. y S. Bertelli (ms. enviado). Phylogeny of extant penguins based on integumentary and breedings characters. *The Auk*.
- Goloboff, P. A. 1993. NONA reference manual. Version 2. 0. Available from the author.
- Grant, W. S., D. C. Duffy y R. W. Leslie. 1994. Allozyme Phylogeny of *Spheniscus* Penguins. *The Auk*, 111: 716- 720.
- Griffin, M., A. G. Beu, P. A. Maxwell. 1998. Micromolluscs from the Monte León Formation. VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Bahía Blanca). Resúmenes: 44.
- Haller, M. J. 1979. Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn, provincia del Chubut, República Argentina. VII Congreso Geológico Argentino, Neuquén (9-15 abril de 1978). Actas, I: 285-297.
- Haller, M. J. y J. Mendía. 1980. Las sedimentitas del ciclo Patagoniano en el litoral atlántico norpatagónico. Coloquio "Ricardo Wichmann". Asociación Geológica Argentina (Buenos Aires, 1980).
- Haller, M. J., A. J. Monti y C. M. Meister. 2000. Hoja Geológica 4363-I Península Valdés, Provincia del Chubut. Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina, 1:250.000. Boletín N° 266, pp. 1-34; 1 mapa. Servicio Geológico Minero Argentino. Buenos Aires.
- Howard, H. 1929. The avifauna of Emeryville Shel mound. University California Publication Zoological 32(2):301-394.
- Huxley, T. H. 1859. On a fossil bird and a fossil cetacean from New Zealand. *Quarterly journal of the Geological Society of Lonton*, 15: 670-677.
- Ihering, H. 1927. *Gaschiechte des Atlantische Ozeans*, 237pp.
- Jadwiszczak, P. 2001. Body size of Eocene Antarctic penguins. *Polish Polar Research*, 22 (2): 147-158.



- Jadwiszczak, P. 2003. Eocene penguins of Seymour Island: systematics, evolution and paleoecology. *Terra Nostra* 2003/4: 9<sup>th</sup> International Symposium on Antarctic Earth Sciences (ISAES IX), September 8-12, 2003, Potsdam, Germany, 169.
- Jenkins, R. 1974. A new giant penguin from the Eocene of Australia. *Palaeontology*, Oxford, 17, 291-310.
- Kandefer, K. M. 1994. Różnorodność fauny pingwinów kopalnych antarktycznej Wyspy Seymour w oparciu o analizę humeri z kolekcji Instytutu Biologii Filii Uniwersytetu Warszawskiego w Białymstoku. Uniwersytet Warszawski Filia w Białymstoku Instytut Biologii: 72 pp, 36 plates.
- Kirkwood, J. K., P. J. Duignan, N. F. Kember, M. P. Bennett y D. J. Price. 1989. The growth rate of the tarsometatarsus bone in birds. *Journal of Zoology (London)*, 217: 403-416.
- Lech, R., F. G. Aceñolaza y M. Griznick. 2001. Icnofacies *Skolithos* - *Ophiomorpha* en el Neógeno del valle inferior del río Chubut, provincia del Chubut, Argentina. En: Aceñolaza, F. G. y Herbst, R. (eds.). *El Neógeno de Argentina*. INSUGEO, Serie Correlación Geológica, 14: 147-162. Tucumán.
- Legarreta, L., M. A. Uliana y M. Torres. 1990. Secuencias deposicionales cenozoicas de Patagonia central: sus relaciones con las asociaciones de mamíferos terrestres y episodios marinos epicontinentales. 2° Simposio del Terciario de Chile, Actas: 135-176.
- Livezey, B. C. (1989). Morphometric patterns in Recent and fossil penguins (Aves, Sphenisciformes). *Journal of the Linnean Society, London*, 219: 269-307.
- Livezey, B. C. y R. Zusi. 2001. Higher orders phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. *Netherlands Journal of Zoology*, 51 (2): 179- 205.
- Lowe, P. R. 1933. On the primitive characters of penguins and their bearing on the phylogeny of birds. *Proceeding of Zoological Society of London*, 2: 483-538.
- Malumián, N. 1977. Estudio micropaleontológico de la Hoja 44h, Rawson. Servicio Geológico Nacional. Informe inédito.
- Malumián, N. 1978. Esbozo paleoecológico de las asociaciones foraminiferológicas terciarias de la Argentina. *Ameghiniana* XV (1-2):161-172.

- Malumián, N. 1982. Características bioestratigráficas de las asociaciones foraminíferológicas de la Argentina. V Congreso Argentino Latinoamericano de Geología (Buenos Aires), Actas 1: 779-790.
- Malumián, N. 1999. La sedimentación y el volcanismo terciarios en la patagonia extraandina. En: R. Caminos (ed.) Geología Argentina. SEGEMAR. Buenos Aires: 557-578.
- Malumián, N. y Náñez, C. 1988. Asociaciones de foraminíferos del Terciario medio de la cuenca Austral: sus relaciones con eventos eustáticos globales. Revista de la Asociación Geológica Argentina 43: 257-264.
- Malumián, N. y Náñez, C. 1991. Paleogeografía del Terciario medio del cono sur: avance de aguas antárticas. 6° Congreso Geológico Chileno (Santiago, 1991), Resúmenes expandidos: 847-851.
- Malumián, N. y Náñez, C. 1998. El género *Transversigerina* y la edad de la transgresión Patagoniana. 10° Congreso Latinoamericano de Geología y 6° Congreso Nacional de Geología Económica (Buenos Aires, 1998), Actas 1: 285-290.
- Malumián, N., Suriano, J. M. y Cobos, J. C. 1998. La Formación Barranca Final en su localidad tipo, Mioceno, cuenca del Colorado. 10° Congreso Latinoamericano de Geología y 6° Congreso Nacional de Geología Económica (Buenos Aires), Actas 1: 125- 130.
- Marensi, S. A., S. N. Santillana y C. A. Rinaldi. 1998. Stratigraphy of the Meseta Formation (Eocene), Marambio (Seymour) Island, Antarctica. Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica. Publicación Especial, 5: 137-146. Asociación Paleontológica Argentina.
- Marples, B. J. 1952. Early Tertiary penguins of New Zeland. Geological Survey Paleontological Bulletin, 20: 1-66.
- Marples, B. J. 1962. Observations on the history of penguins. In: G. W. Leeper (ed.). The evolution of living organisms. Melbourne University Press: 408-416
- Marshall, L. G., R. L. Cifelli, R. E. Drake y G. H. Curtis. 1986. Vertebrate paleontology, geology and geochronology of Tapera de López and Scarrit Pocket, Chubut province, Argentina. Journal of Paleontology, 60: 920-951. Lawrence.

- Martill, D. M. 1985. The preservation of marine vertebrates in the Lower Oxford Clay (Jurassic) of central England In: Whittington, H.B. y S. Conway Morris (eds.). Extraordinary fossil biotas; their ecological and evolutionary significance. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B311:155-165.
- Martínez, I. 1992. Order Sphenisciformes. En: del Hoyo, J., A. Elliott y J. Sargatal (eds.) Handbook of the birds of the world, Vol 1 Ostrich to Ducks: 140-160. Links edicions, Barcelona.
- Martínez, S. 1994. Bioestratigrafía (Invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). Tesis doctoral inédita en Ciencias Geológicas. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad de Buenos Aires. Argentina, 346 pp.
- Masiuk, V., D. Becker y A. García Espiase. 1976. Micropaleontología y sedimentología del pozo YPF Ch. P. V. Es-1 (P. Valdés), República Argentina: importancia y correlaciones. ARPEL XXIV Reunión a Nivel de expertos, Buenos Aires, Argentina, 20 pp.
- Mendía, J. E. y A. Bayarsky, 1981. Estratigrafía del Terciario en el Valle inferior del Río Chubut. VIII Congreso Geológico Argentino. San Luis. Actas III: 593-606.
- Mindell, D. P. Activo en 2004. Neornithes. En: Tree of life web project. Maddison, D.R., W.P. Maddison, K.-S. Schulz, T. Wheeler y J. Frumkin. 2001. <http://tolweb.org/tree?group=Neornithes&contgroup=Aves>
- Mindell, D. P., M. D. Sorenson, C. J. Huddleston, H. C: Miranda Jr, A. Knight, S. J. Swachuk y T. Yuri. 1997. Phylogenetic relationships among and within select avian orders based on mitochondrial DNA. In: D. P. Mindell (ed.) Avian Molecular Evolution and Systematics: 213-247. Academic Press. San Diego, California.
- Myrcha, A., A. Tatur y R. del Valle. 1990. A new species of fossil penguins from Seymour Island, West Antarctica. Alcheringa, 14: 195-205.
- Myrcha, A. Jadwiszczak, P., Tambussi, C., Noriega, J., Gazdzicki, A., Tatur, A. y Del Valle, R. 2002. Taxonomic revision of Eocene Antarctic penguins based on tarsometatarsal morphology. Polish Polar Research, 23, Warszawa, 5-46.
- Moreno, J. E. y K. Martinelli. 1999. Tafonomía de aves y el material faunístico del Sitio Cabo Blanco I. Trabajo presentado en el XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina, Córdoba 4-8 de octubre.

- Moreno, F.P. y A. Mercerat. 1891. Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina conservados en el Museo de La Plata. Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina, 1): 7-71, láms. 1-21. Texto español francés.
- Morra, G., S. G. Parma y H. H. Camacho. 1990. Systematic position and age of the genus *Neoinoceramus* Ihering 1902 (Bivalvia: Limidae). Journal of Paleontology 64: 111- 115. Lawrence.
- Muñoz, A. S. y S. F. Savanti. 1998. Observaciones tafonómicas sobre restos avifaunísticos de la costa noreste de Tierra del Fuego. Actas y Memorias del XI Congreso Nacional de Arqueología Argentina (8° parte), Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael, Tomo XX, 1/2: 107-121.
- Murphy, R. C. 1936. Oceanic birds of South America. New York, the American Museum of Natural History, vol. 1 xxii + 640 pp., vol. 2, pp. 641-1245.
- Myrcha, A, P. Jadwyszczak, C. Tambussi, J. Noriega, A. Tatur, A. Gazdzicki y R. A. Del Valle. 2002. Taxonomic revision of Antarctic Eocene penguins based on the tarsometatarsus morphology. Palaeontologia Polonica, 59.
- Náñez, C. 1988. Foraminíferos y bioestratografía del Terciario medio de Santa Cruz oriental. Revista de la Asociación Geológica Argentina 43: 493-517.
- Náñez, C. 1989. Paleoecología de los foraminíferos del Terciario medio de la región oriental de la provincia de Santa Cruz. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, 159 p. Inédita.
- Nicholson, R. A. 1996. Bone degradation, burial medium and species representation: Debunking the Myths, an Experiment-based Approach. Journal of Archaeological Science, 23: 513-533.
- Nixon, K. C. 1999- 2000. Winclada version 0.9.99m24 (Beta). Published by the author.
- Noriega, J. I. 2001. Body mass estimation and locomotion of the Miocene pelecyaniform bird *Macranhinga*. Acta Paleontológica Polónica 46 (2): 115-128.
- Ntsys- pc. 1993. Version 1.80 S/N. 1993. Applied Biostatistics.

- O' Hara R. 1989. Systematics and the study of Natural History, with an estimate of the phylogeny of the living penguins (Aves: Spheniscidae). Tesis doctoral. Harvard University, Cambridge.
- O' Hara, R. 1991. An estimate of the phylogeny of the living penguins (Aves: Spheniscidae). *American Zoology*, 29:11A
- Olson, S.L. 1986. A replacement name for the fossil penguin *Microdytes* Simpson (Aves: Spheniscidae). *Journal of Paleontology*, 60 (3): 785.
- Palamarczuk, S. y Barreda, V. 1998. Bioestratigrafía en base a quistes de dinoflagelados de la Formación Chenque (Mioceno), provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 35: 415-426.
- Panza, J. L., Náñez, C. y Malumián, N. 1998. Afloramientos y foraminíferos eocenos en el macizo del Deseado, provincia de Santa Cruz. Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica. Asociación paleontológica Argentina Publicación Especial 5: 95-108.
- Paredes, J. M. 2002. Asociaciones de facies y correlación de las sedimentitas de la Formación Chenque (Oligoceno- Mioceno) de los alrededores de Comodoro Rivadavia, Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 9 (1): 53-64.
- Pemberton, S. G., J. A. Maceachern y R. W. Frey. 1992. Traces fossil facies models: environmental and allostratigraphic significance. In: Walker, R. G. y N. P. James (eds.). *Facies models: response to the sea level changes*: 47-72.
- Pycraft, W. P. 1898. Contributions to the osteology of birds, part. II. Impennes. *Proceeding Zoological Society of London*: 958-989.
- Riggi, J. C. 1978. La importancia de los sedimentos piroclásticos y de la sílice biogénica en la estratigrafía de la Formación Patagonia. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 3 (4): 279- 291.
- Rising, J. D. y K. M. Somers. (1989). The measurement of overall body size in birds. *The Auk*, 106: 666-674.
- Rossi, E., R. Levi y M. Franchi . 1980. *Neovenericor* n. Gen. (Bivalvia) su presencia en el Miembro Monte León (Formación Patagonia). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 35 (1): 59-71.

- Salamy, K. A. y J. C. Zachos. 1999. Latest Eocene- Early Oligocene climate change and Southern Ocean fertility: inferences from sediment accumulations and stable isotope data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 145: 61-77.
- Scasso, R. y L. N. Castro. 1999. Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. *Journal of South American Earth Sciences*, 12: 471-487.
- Scasso, R. y C. J. Del Río. 1987. Ambientes de sedimentación y proveniencia de la secuencia marina del Terciario Superior de la región de Península Valdés. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 42 (3-4):291-321.
- Scasso, R. C., C. J. Del Río, J. M. MacArthur y S. Martínez. 1999. Edades  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  para el "entrerriense" (Mioceno) de Península Valdés, provincia del Chubut, Argentina. 14° Congreso Geológico Argentino, Resúmenes, p.73.
- R.A. Scasso, J.M. McArthur, C.J. del Río, S. Martínez and M.F. Thirlwall (2001).  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$  Late Miocene age on fossil molluscs of the "Entrerriense" at Valdés Peninsula, Chubut, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 14, 319-329.
- Schreiweis. D. O. 1972. A comparative study of the appendicular musculature of the Order Sphenisciformes. PhD thesis. Washington State Univ. Pullman.
- Seilacher, A. 1973. Biostratinomy: the sedimentology of biologically standardized particles. En: R. Ginsburg (ed.). *Evolving concepts in sedimentology*: 159-177. Johns Hopkins University Studies in Geology, 21.
- Senar, J. C. y J. Pascual. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea*, 85: 269-274.
- Serjeatson, D., B. Irving y S. Hamilton- Dyer. 1993. Bird bones taphonomy from the inside out: the evidence of Gull predation and the Manx Shearwater *Puffinus puffinus*. *Archaeofauna*, 2: 191- 204.
- Sibley, C. G., J. E. Ahlquist y B. L. Monroe. 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA- DNA hybridization studies. *Auk*, 105: 409-423.
- Sibley, C. G. y J. E. Ahlquist. 1990. *Phylogeny and Classifications of Birds: a Study in Molecular Evolution*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.

- Sibley, C.G. y B. Monroe. 1990. *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press. New Haven & London. Págs.1-1111.
- Simpson, G.G. 1935. Early and Middle Tertiary geology of the Gaiman region, Chubut, Argentina. *American Museum Novitates*, 775: 1-29.
- Simpson, G.G. 1941. Large Pleistocene felines of North America. *American Museum Novitates*, 1136: 1-28.
- Simpson, G.G. 1946. Fossil penguins. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 87 (1): 1-100, figs. 1-33. New York.
- Simpson, G.G. 1970. Miocene penguin from Victoria, Australia, and Chubut, Argentina. *Memoirs of the Natural History Museum. Victoria*, 31: 17-24.
- Simpson, G. G. 1971a. A review of the pre-Pleistocene penguins of New Zealand. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 144: 319-378.
- Simpson, G.G. 1972. *Conspectus of Patagonian Fossil Penguins*. *American Museum Novitates*, 2488: 1-37.
- Simpson, G. G. 1973. Tertiary penguins from the North Island of New Zeland. *Journal of the Royal Society of New Zeland*, 3 (3): 441-452, 5 figs.
- Simpson, G. G. 1975. Notes on variation in penguins and on fossil penguins from the Pliocene of Langebaanweg, Cape Province. South Africa. *Annals of the South African Museum*, 69: 59-72.
- Simpson, G. G. 1976. *Penguins. Past and present, here and there*. Yale University press New Haven. London.
- Simpson, G.G. 1981. Notes on some fossil penguins, including a new genus from Patagonia. *Ameghiniana*, 18 (3-4): 266- 272, lám 1. Buenos Aires.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company, New York, 1-87.
- Spalletti, L. y M. Mazzoni. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la Barranca Sur del Lago Colhué huapí, provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 34 (4): 271- 281.
- Statistica for Windows. 1984-1996. StatSoft Release 5.1 B.
- Stonehouse. B. 1967. The general biology and thermal balances of penguins. *Adv. Ecol. Res.*4: 131-196.
- Stonehouse. B. 1969. Environmental Temperatures of Tertiary penguins. *Science*, 163: 673-675.

- Stonehouse, B. 1975. Introduction: The Spheniscidae. In: Stonehouse, B. (Ed.). The biology of penguins: 1-15. London & Basingstoke: Macmillan Press.
- Storer, R. 1960. Evolution in the diving birds. Proceeding of the International Ornithology Congress, 12: 694-707.
- Stucchi, M. 2002. Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves: Spheniscidae) de la Formación Pisco, Perú. Boletín de la Sociedad Geológica del Perú, 94: 19-26
- Stucchi, M.; Urbina, M. y Giraldo, A. 2003. Una nueva especie de Spheniscidae del Mioceno tardío de la Formación Pisco, Perú. Bulletin Institut Français d'Etudes Andines, 32 (2): 361-375
- Tahan, M. 1993. The man who counted. Norton Editions, 244pp.
- Tambussi, C. P., J. I. Noriega y E. P. Tonni. 1993. Late Cenozoic birds of Buenos Aires Province (Argentina): an attempt to document quantitative faunal changes. Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology, 101: 117-129.
- Tambussi, C. P., M. A. Reguero, S. Marensi y S. Santillana. 2002. The earliest known penguin and the evolution of spheniscid size. Actas del I Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados: 53. Santiago de Chile.
- Tambussi, C., M. Reguero, S. Marensi y S. Santillana (Ms.a, enviado). *Crossvallia unienwillia*, a new Spheniscidae (Sphenisciformes, Aves) from the Late Paleocene of Antarctica. Geobios.
- Tambussi, C., C. Acosta Hospitaleche, M. Reguero y S. Marensi. (Ms.b, enviado). Late Eocene penguins from West Antarctica: systematic and biostratigraphy. Cretaceous Tertiary High- latitude palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica.
- Tonni, E.P. 1980. The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. Contributions in Science, 330: 105-114, fig.1. Natural History Museum, Los Angeles.
- Van Tuinen, M., D. B. Butvill, J. A. Kirsh y S. B. Hedges. 2001. Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds. Proceeding Royal Society of London. B 268: 1345-1350.
- Verheyen. R. 1958. Convergence ou paramorphogenèse. Systematique et phylogénie des manchots (Sphenisciformes). Gerfaut 48: 43-69.



- Voorhies, M. R. 1969. Taphonomy and populations dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox Country, Nebraska. University of Wyoming. Contributions to Geology, 1:1-69.
- Von den Driesch, A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Peabody Museum Bulletin 1, Harvard, IX: 137 pp.
- Walsh, S. A. y J. P. Hume. 2001. A new Neogene marine avian assemblage from North-Central Chile. Journal of Vertebrate Paleontology, 21 (3): 484-491.
- Wetmore, 1960. A classification for the birds of the world. Smithsonian Misc. Coll., 139 (11): 1-37.
- Williams, T. D. 1995. The penguins. Spheniscidae. Birds families of the world. Oxford University Press: 295pp.
- Wiman, C. 1905. Die alttertiären Vertebraten der Seymour-Insel. In: Nordenskjöld, Nils Otto, (ed.), Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903, Stockholm, P. A. Norstedt & Söner, 3, art.1: 1-37, 8 tables.
- Woehler, E. J. 1993. The distribution and abundance of Antarctic and subantarctic penguins. Scientific Committee on Antarctic Research. University of Cambridge: 76 pp.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas y K. Billups. 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 Ma to Present. Science, 292 (5517): 686-693.
- Zinsmeister, W. J. 1981. Middle to Late Eocene invertebrate fauna from the San Julián Formation at Punta Casamayor, Santa Cruz Province, Southern Argentina. Journal of Paleontology, 55 (5): 1083-1102.
- Zusi. R. L. 1975. An interpretation of skull structure in penguins. In: Stonehouse. B. (ed.). The biology of penguins: 59-84. London & Basingstoke: Macmillan Press.

## Apéndice 1: Análisis de Componentes Principales

### Tabla de datos originales de Cráneo.

Abreviaturas. L: longitud total; LC: longitud desde el extremo del pico hasta los cóndilos; WO: ancho medido a la altura de los procesos postorbitales; WE: ancho preorbitario; WM: distancia interorbitaria; H: altura desde la placa basitemporal hasta el techo craneano; LH: longitud de la hemimandíbula; LS: longitud de la sínfisis mandibular; CU: cólmen total; SU: surco supraorbitario; HJ: altura máxima que alcanza la rama mandibular; WB: ancho máximo del pico; PP: longitud del proceso postorbitario de la mandíbula; AR: longitud del eje mayor de la superficie articular de la mandíbula; Ec: *Eudyptes chrisocome*; Sm: *Spheniscus magellanicus*; Pa: *Pygoscelis adeliae*; Pan: *Pygoscelis antarctica*; Pp: *Pygoscelis papua*; Af: *Aptenodytes forsteri*.

Material	Taxa	L	LC	WO	WE	WM	H	LH	LS	CU	SU	
A39	MLP	Ec	10,58	9,80	4,51	1,93	0,99	3,07	9,64	0,66	5,47	1,03
1	IAA	Ec	10,99	10,22	4,56	2,18	1,39	3,16	10,12	0,89	6,06	0,75
2	IAA	Ec	10,22	9,55	4,39	1,68	1,06	3,04	9,12	0,46	5,52	0,93
3	IAA	Ec	11,17	10,20	4,86	1,67	1,27	3,21	10,12	0,79	5,99	0,88
4	IAA	Ec	9,99	9,30	4,48	1,37	1,14	3,01	?	?	5,21	0,89
A35	MLP	Sm	11,65	11,05	4,57	1,50	0,94	3,24	11,28	0,76	6,01	0,77
A31	MLP	Sm	11,39	10,21	4,26	1,70	0,99	3,12	?	?	5,54	0,92
A2	MLP	Sm	12,54	12,04	5,00	1,58	1,40	3,46	?	?	6,00	0,96
A3	MLP	Sm	10,49	11,09	4,72	1,79	1,14	3,12	11,34	0,92	5,76	0,92
A34	MLP	Sm	11,65	11,95	4,68	1,78	1,22	3,09	11,46	1,20	6,42	0,89
	MLP	Sm	12,04	11,45	5,15	1,59	1,28	3,38	11,97	0,96	6,11	0,91
5	IAA	Sm	12,93	12,41	5,16	2,35	1,43	3,01	?	?	6,45	1,06
6	IAA	Sm	12,34	11,81	5,17	2,22	1,29	3,31	12,32	1,22	5,49	0,83
7	IAA	Sm	12,56	12,05	5,01	2,08	1,17	3,28	11,74	0,94	6,29	0,86
A449	MLP	Pp	14,04	13,32	5,46	2,61	2,59	3,68	13,29	1,41	7,42	0,99
A450	MLP	Pp	13,27	12,68	5,24	2,39	2,35	3,45	12,64	1,51	6,95	1,10
A451	MLP	Pp	13,57	12,80	5,04	2,26	2,12	3,35	12,36	1,87	7,29	1,12
A463	MLP	Pp	13,62	12,89	5,25	2,39	1,46	3,40	12,71	0,90	7,36	1,07
A415	MLP	Pa	12,98	12,25	5,42	2,53	2,17	3,54	11,91	1,04	7,03	1,08
A416	MLP	Pa	13,06	12,45	5,46	2,58	2,39	3,54	12,44	1,27	6,79	1,43
A417	MLP	Pa	12,09	11,33	5,11	2,40	1,97	3,39	10,96	0,68	6,09	0,94
A418	MLP	Pa	12,03	11,39	4,99	2,33	1,89	3,34	10,89	1,09	6,02	1,19
A419	MLP	Pa	11,92	11,06	5,29	2,43	1,54	3,47	11,96	1,24	5,78	1,22
A420	MLP	Pa	11,89	11,21	5,17	2,44	1,79	3,29	10,95	0,70	5,69	1,04
A421	MLP	Pa	12,52	11,81	5,36	2,44	1,99	3,28	10,46	1,18	6,55	1,23
A422	MLP	Pa	12,54	11,62	4,96	2,33	1,92	3,31	11,25	1,00	6,01	1,20
A423	MLP	Pa	12,18	11,28	5,02	2,47	2,25	3,39	10,85	1,21	6,25	1,26

A424	MLP	Pa	12,41	11,29	5,26	2,59	1,61	3,41	11,24	0,79	6,18	1,05
A425	MLP	Pa	12,07	11,32	5,22	2,74	1,63	3,51	10,92	0,73	6,09	1,12
A426	MLP	Pa	12,90	12,35	5,23	2,61	1,60	3,34	11,93	0,70	6,54	1,23
A427	MLP	Pa	12,97	12,21	5,23	2,45	1,70	3,56	11,89	?	6,87	1,26
A428	MLP	Pa	12,57	11,85	5,30	3,00	1,74	3,58	11,71	1,17	6,32	1,32
A429	MLP	Pa	12,75	12,02	5,08	2,68	1,85	3,48	11,68	1,10	6,53	1,42
A430	MLP	Pa	12,57	11,79	5,29	2,76	1,55	3,43	11,68	0,78	6,24	1,27
A431	MLP	Pa	12,96	12,24	5,26	2,64	1,81	3,48	11,63	0,95	6,70	1,34
A432	MLP	Pa	12,54	11,92	5,44	2,87	1,86	3,45	12,57	0,78	6,36	1,38
A433	MLP	Pa	12,51	11,72	5,13	2,50	2,19	3,39	11,36	0,98	6,56	1,26
A434	MLP	Pa	11,21	10,54	5,08	2,33	1,71	3,34	10,35	0,53	5,52	1,19
A435	MLP	Pan	12,45	11,96	5,10	2,44	1,97	3,38	11,71	0,88	6,40	0,90
A436	MLP	Pan	12,28	11,72	5,18	2,45	2,23	3,33	11,40	0,90	6,32	1,06
A437	MLP	Pan	12,31	11,68	5,35	2,40	2,18	3,39	11,50	0,77	6,25	1,07
A438	MLP	Pan	12,44	11,82	4,94	2,55	1,96	3,18	11,65	0,87	6,13	1,09
A439	MLP	Pan	12,47	11,90	5,25	2,54	2,07	3,20	11,67	0,86	6,53	1,03
A440	MLP	Pan	12,59	12,13	5,39	2,32	1,93	3,27	11,97	0,97	6,58	1,05
A441	MLP	Pan	12,76	12,10	5,02	2,35	2,13	3,34	11,87	0,75	6,82	1,32
A442	MLP	Pan	12,59	11,89	5,05	2,36	2,17	3,21	11,34	0,87	6,68	1,11
A443	MLP	Pan	12,54	11,89	5,24	2,36	2,29	3,32	11,71	1,37	6,51	1,02
A444	MLP	Pan	12,35	11,73	4,98	2,32	1,94	3,20	11,46	1,21	6,28	1,02
A445	MLP	Pan	12,25	11,79	5,24	2,63	2,07	3,29	11,84	1,00	6,42	1,16
A446	MLP	Pan	12,38	11,84	5,10	2,62	2,28	3,25	11,64	0,86	6,20	1,18
A447	MLP	Pan	11,83	11,32	4,83	2,01	1,53	3,15	11,05	0,62	6,14	1,04
A448	MLP	Pan	12,34	11,78	5,16	2,40	1,69	3,32	12,14	0,84	6,60	1,43
8	IAA	Pan	11,62	11,11	4,95	2,41	1,67	3,15	10,89	1,15	6,26	1,07
9	IAA	Af	17,92	17,30	6,68	3,33	1,70	4,45	16,83	2,04	9,20	1,06

Material	HJ	WB	PP	AR
A39	MLP	1,79	1,71	? ?
1	IAA	1,91	2,14	0,93 0,81
2	IAA	1,76	2,08	0,91 0,88
3	IAA	1,93	2,43	0,99 0,78
4	IAA	?	1,86	? ?
A35	MLP	1,21	2,22	? ?
A31	MLP	?	2,38	?
A2	MLP	?	2,89	?
A3	MLP	1,17	2,52	1,25 0,92
A34	MLP	1,17	2,11	1,14 0,95
	MLP	0,94	2,75	0,84 0,68

5	IAA	?	2,60	?	?
6	IAA	1,41	2,57	1,16	1,06
7	IAA	1,32	2,42	0,83	1,00
A449	MLP	0,50	2,57	0,90	0,93
A450	MLP	1,39	2,46	0,93	0,85
A451	MLP	1,32	2,22	0,96	?
A463	MLP	1,49	2,54	1,01	0,79
A415	MLP	1,60	2,35	1,06	0,83
A416	MLP	1,90	2,26	1,11	0,89
A417	MLP	1,88	2,50	1,01	0,83
A418	MLP	1,77	2,10	0,92	0,78
A419	MLP	1,75	2,56	0,89	0,82
A420	MLP	1,68	2,31	0,96	0,80
A421	MLP	1,75	2,36	0,89	0,74
A422	MLP	1,56	2,49	0,86	0,72
A423	MLP	1,74	2,20	0,95	0,68
A424	MLP	1,75	2,22	1,01	0,81
A425	MLP	1,72	2,69	0,96	0,76
A426	MLP	1,69	2,28	1,02	0,79
A427	MLP	1,91	2,42	1,01	0,86
A428	MLP	1,86	2,52	1,02	0,81
A429	MLP	1,75	2,33	1,04	0,81
A430	MLP	1,83	2,44	1,08	0,79
A431	MLP	1,91	2,27	0,97	0,78
A432	MLP	1,85	2,37	0,96	0,86
A433	MLP	1,78	2,31	0,91	0,78
A434	MLP	1,52	2,28	0,87	0,81
A435	MLP	1,61	2,33	1,03	0,82
A436	MLP	1,58	2,48	0,95	0,81
A437	MLP	1,66	2,53	0,95	0,88
A438	MLP	1,47	2,29	0,94	0,76
A439	MLP	1,16	2,27	1,04	0,81
A440	MLP	1,58	2,38	0,91	0,77
A441	MLP	1,55	2,21	1,03	0,66
A442	MLP	1,51	2,25	0,79	0,78
A443	MLP	1,63	2,46	1,07	0,86
A444	MLP	1,59	2,33	1,01	0,77
A445	MLP	1,83	2,41	1,08	0,81
A446	MLP	1,59	2,28	0,97	0,79
A447	MLP	1,54	2,08	0,94	0,77

---

A448	MLP	1,58	2,20	0,95	0,84
8	IAA	1,52	2,14	0,96	0,72
9	IAA	0,97	3,10	1,46	1,20

Los datos fueron analizados y se generó la siguiente matriz de datos:

**Matriz de cráneo analizada**

===== OUTPUT ===== 10/24/101 12:40 =====

Input matrix: CRANEOS.PRN

type=1, size=54 by 11, nc=none

	1	2	3	4	5	6	7	8
e	10.580	9.800	4.510	1.930	0.990	3.070	9.640	5.470
e	10.990	10.220	4.560	2.180	1.390	3.160	10.120	6.060
e	10.220	9.550	4.390	1.680	1.060	3.040	9.120	5.520
e	11.170	10.200	4.860	1.670	1.270	3.210	10.120	5.990
e	9.990	9.300	4.480	1.370	1.140	3.010	9.750	5.210
s	11.650	11.050	4.570	1.500	0.940	3.240	11.280	6.010
s	11.390	10.210	4.260	1.700	0.990	3.120	11.680	5.540
s	12.540	12.040	5.000	1.580	1.400	3.460	11.680	6.000
s	10.490	11.090	4.720	1.790	1.140	3.120	11.340	5.760
s	11.650	11.950	4.680	1.780	1.220	3.090	11.460	6.420
s	12.040	11.450	5.150	1.590	1.280	3.380	11.970	6.110
s	12.930	12.410	5.160	2.350	1.430	3.010	11.680	6.450
s	12.340	11.810	5.170	2.220	1.290	3.310	12.320	5.490
s	12.560	12.050	5.010	2.080	1.170	3.280	11.740	6.290
p	14.040	13.320	5.460	2.610	2.590	3.680	13.290	7.420
p	13.270	12.680	5.240	2.390	2.350	3.450	12.640	6.950
p	13.570	12.800	5.040	2.260	2.120	3.350	12.360	7.290
p	13.620	12.890	5.250	2.390	1.460	3.400	12.710	7.360
a	12.980	12.250	5.420	2.530	2.170	3.540	11.910	7.030
a	13.060	12.450	5.460	2.580	2.390	3.540	12.440	6.790
a	12.090	11.330	5.110	2.400	1.970	3.390	10.960	6.090
a	12.030	11.390	4.990	2.330	1.890	3.340	10.890	6.020
a	11.920	11.060	5.290	2.430	1.540	3.470	11.960	5.780
a	11.890	11.210	5.170	2.440	1.790	3.290	10.950	5.690
a	12.520	11.810	5.360	2.440	1.990	3.280	10.460	6.550
a	12.540	11.620	4.960	2.330	1.920	3.310	11.250	6.010
a	12.180	11.280	5.020	2.470	2.250	3.390	10.850	6.250
a	12.410	11.290	5.260	2.590	1.610	3.410	11.240	6.180
a	12.070	11.320	5.220	2.740	1.630	3.510	10.920	6.090

a	12.900	12.350	5.230	2.610	1.600	3.340	11.930	6.540
a	12.970	12.210	5.230	2.450	1.700	3.560	11.890	6.870
a	12.570	11.850	5.300	3.000	1.740	3.580	11.710	6.320
a	12.750	12.020	5.080	2.680	1.850	3.480	11.680	6.530
a	12.570	11.790	5.290	2.760	1.550	3.430	11.680	6.240
a	12.960	12.240	5.260	2.640	1.810	3.480	11.630	6.700
a	12.540	11.920	5.440	2.870	1.860	3.450	12.570	6.360
a	12.510	11.720	5.130	2.500	2.190	3.390	11.360	6.560
a	11.210	10.540	5.080	2.330	1.710	3.340	10.350	5.520
b	12.450	11.960	5.100	2.440	1.970	3.380	11.710	6.400
b	12.280	11.720	5.180	2.450	2.230	3.330	11.400	6.320
b	12.310	11.680	5.350	2.400	2.180	3.390	11.500	6.250
b	12.440	11.820	4.940	2.550	1.960	3.180	11.650	6.130
b	12.470	11.900	5.250	2.540	2.070	3.200	11.670	6.530
b	12.590	12.130	5.390	2.320	1.930	3.270	11.970	6.580
b	12.760	12.100	5.020	2.350	2.130	3.340	11.870	6.820
b	12.590	11.890	5.050	2.360	2.170	3.210	11.340	6.680
b	12.540	11.890	5.240	2.360	2.290	3.320	11.710	6.510
b	12.350	11.730	4.980	2.320	1.940	3.200	11.460	6.280
b	12.250	11.790	5.240	2.630	2.070	3.290	11.840	6.420
b	12.380	11.840	5.100	2.620	2.280	3.250	11.640	6.200
b	11.830	11.320	4.830	2.010	1.530	3.150	11.050	6.140
b	12.340	11.780	5.160	2.400	1.690	3.320	12.140	6.600
b	11.620	11.110	4.950	2.410	1.670	3.150	10.890	6.260
r	17.920	17.300	6.680	3.330	1.700	4.450	16.830	9.200

9 10 11

-----

e	1.030	1.790	1.710
e	0.750	1.910	2.140
e	0.930	1.760	2.080
e	0.880	1.930	2.430
e	0.890	1.840	1.860
s	0.770	1.210	2.220
s	0.920	1.200	2.380
s	0.960	1.200	2.890
s	0.920	1.170	2.520
s	0.890	1.170	2.110
s	0.910	0.940	2.750
s	1.060	1.200	2.600

s	0.830	1.410	2.570
s	0.860	1.320	2.420
p	0.990	1.400	2.570
p	1.100	1.390	2.460
p	1.120	1.320	2.220
p	1.070	1.490	2.540
a	1.080	1.600	2.350
a	1.430	1.900	2.260
a	0.940	1.880	2.500
a	1.190	1.770	2.100
a	1.220	1.750	2.560
a	1.040	1.680	2.310
a	1.230	1.750	2.360
a	1.200	1.560	2.490
a	1.260	1.740	2.200
a	1.050	1.750	2.220
a	1.120	1.720	2.690
a	1.230	1.690	2.280
a	1.260	1.910	2.420
a	1.320	1.860	2.520
a	1.420	1.750	2.330
a	1.270	1.830	2.440
a	1.340	1.910	2.270
a	1.380	1.850	2.370
a	1.260	1.780	2.310
a	1.190	1.520	2.280
b	0.900	1.610	2.330
b	1.060	1.580	2.480
b	1.070	1.660	2.530
b	1.090	1.470	2.290
b	1.030	1.160	2.270
b	1.050	1.580	2.380
b	1.320	1.550	2.210
b	1.110	1.510	2.250
b	1.020	1.630	2.460
b	1.020	1.590	2.330
b	1.160	1.830	2.410
b	1.180	1.590	2.280
b	1.040	1.540	2.080
b	1.430	1.580	2.200

b | 1.070 1.520 2.140  
 r | 1.060 0.970 3.100

**Resultados del análisis de cráneo**

Al someter la matriz a un análisis de componentes principales se obtuvieron los resultados que a continuación se detallan.

===== EIGEN ===== 10/23/101 12:20 =====

Input matrix:C:\NT\CRANEOS.VAR

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\CRANEOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

type=3, size=11 by 11, nc=none

Input matrix stored in RAM memory.

Matrix stored in RAM memory.

i	Eigenvalue	Percent	Cumulative
1	4.033112	86.7643	86.7643
2	0.267377	5.7521	92.5164
3	0.111797	2.4051	94.9215
4	0.075310	1.6202	96.5417
5	0.052449	1.1283	97.6700
6	0.033928	0.7299	98.3999
7	0.028021	0.6028	99.0027
8	0.016012	0.3445	99.3472
9	0.012469	0.2682	99.6154
10	0.011211	0.2412	99.8566
11	0.006667	0.1434	100.0000

Sum of eigenvalues = 4.648353

Eigenvalues stored in file: CRANEOS.VAL

Eigenvectors stored in file: CRANEOS.VEC

Average root: 0.4226

Proportions of variance expected using broken-stick model

Eigenvalue	Expected
1	27.4534
2	18.3625
3	13.8171
4	10.7868
5	8.5140
6	6.6959
7	5.1807



8	3.8820
9	2.7456
10	1.7355
11	0.8264

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 54

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

Eigenvalue	Estimate	SE
1	4.02126	0.77613
2	0.26377	0.05053
3	0.10882	0.01955
4	0.07674	0.01170
5	0.05564	0.00777
6	0.03473	0.00336
7	0.03312	0.00192
8	0.01708	0.00185
9	0.01328	0.00000
10	0.01548	0.00000
11	0.00842	0.00098

Variance-covariance matrix based upon 53 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	1227.120	65	0.0000
2+	325.404	54	0.0000
3+	181.543	44	0.0000
4+	123.391	35	0.0000
5+	80.042	27	0.0000
6+	47.249	20	0.0005
7+	29.423	14	0.0092
8+	10.063	9	0.3454
9+	5.563	5	0.3511
10+	3.540	2	0.1703

===== OUTPUT ===== 10/24/101 9:51 =====

Input matrix: C:\NT\CRANEOS.VEC

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\CRANEOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=C:\NT\CRANEOS.VAR, k=6 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

type=1, size=11 by 6, nc=none

1	2	3	4	5	6
---	---	---	---	---	---

-----

1		1.097	0.082	0.068	0.082	0.037	0.084
2		1.102	-0.009	0.087	-0.002	0.064	-0.105
3		0.306	0.087	-0.072	0.062	0.043	0.003
4		0.252	0.226	-0.128	0.083	-0.027	-0.082
5		0.181	0.301	-0.059	-0.199	0.055	0.032
6		0.179	0.020	-0.036	0.055	-0.006	0.054
7		1.021	-0.243	-0.189	-0.074	-0.077	0.015
8		0.568	0.080	0.173	-0.043	-0.121	0.018
9		0.047	0.098	-0.050	0.014	-0.042	-0.023
10		-0.088	0.179	-0.051	0.079	-0.084	0.040
11		0.140	-0.059	-0.051	0.037	0.109	0.051

**Tarsometatarso: matriz original de datos.**

a-a', a-b, c'-e, c-c', g-g', f-f', h-h', j-j' son distancias medidas entre dos puntos, que pueden consultarse en la figura XX.

**Matriz analizada de tarsometatarso**

La matriz fue analizada por el NTSYS, generando la matriz siguiente

=====  
===== MXPLOT ===== 10/24/101 13:44 =====

Input matrix:TBT.CEN

Comments:

" STAND: input=C:\NT\TBT.PRN, divide=, subts=YBAR, direction=Col

type=1, size=15 by 5, nc=none

Number of points to plot: 15

Input matrix stored in RAM memory.

Secondary input matrix:TBT.VEC

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\TBT.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=TBT.VAR, k=5 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

type=1, size=5 by 5, nc=none

Number of points in secondary matrix = 5

Secondary matrix stored in RAM memory.

=====  
===== OUTPUT ===== 10/26/101 12:09 =====

Input matrix: TMT.PRN

type=1, size=13 by 10, nc=none

	1	2	3	4	5	6	7	8
p	2.950	3.050	2.580	2.720	1.690	1.730	2.330	0.720

e	2.790	2.890	2.550	2.430	1.410	1.370	1.710	0.640
a	3.170	3.250	2.910	2.840	1.580	1.490	2.190	0.730
s	3.040	3.110	2.710	2.730	1.530	1.460	2.040	0.680
b	2.590	2.700	2.190	2.360	1.470	1.480	2.010	0.650
p	3.180	3.240	2.720	2.890	1.750	1.800	2.380	0.790
b	3.190	3.280	2.870	2.780	1.580	1.420	1.960	0.710
b	3.010	3.060	2.660	2.590	1.530	1.470	1.940	0.640
s	3.040	3.080	2.620	2.650	1.480	1.460	1.850	0.560
b	2.860	2.920	2.400	2.410	1.760	1.610	2.140	0.740
p	3.200	3.290	2.780	2.910	1.910	1.890	2.490	0.760
p	3.340	3.430	2.880	3.060	1.880	1.710	2.420	0.750
a	3.200	3.290	2.790	2.820	1.630	1.650	2.190	0.750

9 10

-----

p	0.760	0.520
e	0.700	0.430
a	0.840	0.550
s	0.730	0.470
b	0.750	0.440
p	0.860	0.580
b	0.790	0.470
b	0.780	0.500
s	0.650	0.520
b	0.830	0.520
p	0.910	0.620
p	0.890	0.560
a	0.850	0.630

**Resultados del análisis de tarsometarso**

Se realizó un análisis de los componentes principales, obteniéndose los siguientes resultados:

===== EIGEN ===== 10/23/101 13:41 =====

Input matrix:TMT.VAR

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\TMT.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

type=3, size=10 by 10, nc=none

Input matrix stored in RAM memory.

Matrix stored in RAM memory.

i Eigenvalue Percent Cumulative

1	0.215347	74.1625	74.1625
2	0.061489	21.1761	95.3387
3	0.004931	1.6983	97.0370
4	0.003700	1.2741	98.3111
5	0.002292	0.7893	99.1004
6	0.001231	0.4238	99.5242
7	0.000741	0.2551	99.7793
8	0.000448	0.1543	99.9336
9	0.000137	0.0473	99.9810
10	0.000055	0.0190	100.0000

Sum of eigenvalues = 0.290372

Eigenvalues stored in file: TMT.VAL

Eigenvectors stored in file: TMT.VEC

Average root: 0.0290

Siguiendo el criterio del promedio de raíces, debería retener el primer y segundo componente, los cuales me están representando el 95,3 % de la varianza.

Proportions of variance expected using broken-stick model

Eigenvalue Expected

1	29.2897
2	19.2897
3	14.2897
4	10.9563
5	8.4563
6	6.4563
7	4.7897
8	3.3611
9	2.1111
10	1.0000

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 13

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

Eigenvalue Estimate SE

1	0.20767	0.08394
2	0.06701	0.02221
3	0.00402	0.00049
4	0.00470	0.00000
5	0.00310	0.00000
6	0.00168	0.00000

7	0.00112	0.00000
8	0.00076	0.00000
9	0.00022	0.00002
10	0.00010	0.00001

Variance-covariance matrix based upon 12 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	314.836	54	0.0000
2+	204.098	44	0.0000
3+	74.982	35	0.0001
4+	60.977	27	0.0002
5+	44.826	20	0.0012
6+	30.344	14	0.0068
7+	20.760	9	0.0138
8+	12.620	5	0.0272
9+	2.406	2	0.3002

Las variables aportan variabilidad a cada uno de los componentes de la siguiente manera:

===== OUTPUT ===== 10/26/101 12:30 =====

Input matrix: TMT.VEC

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\TMT.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=TMT.VAR, k=6 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

type=1, size=10 by 6, nc=none

	1	2	3	4	5	6
1	0.191	0.070	0.015	0.016	0.001	0.011
2	0.191	0.065	0.010	0.006	0.002	0.008
3	0.166	0.114	0.005	-0.019	-0.013	-0.022
4	0.204	0.036	-0.040	0.004	0.014	0.003
5	0.124	-0.083	0.041	0.006	0.025	-0.008
6	0.115	-0.108	-0.004	0.032	-0.020	-0.014
7	0.190	-0.134	-0.024	-0.024	0.002	0.004
8	0.046	-0.026	0.012	-0.025	-0.012	0.000
9	0.059	-0.029	0.023	-0.024	-0.010	0.011
10	0.051	-0.015	0.005	0.015	-0.026	0.012

**Húmero (matriz original de datos).**

a-b: ancho máximo; c-d: longitud desde el *tuberculum dorsale* hasta el cóndilo dorsal; p: ancho proximal; d-d': ancho de la epífisis proximal; e-e': ancho; f-f': ancho en el vértice donde se forma el ángulo preaxialis; g-g': ancho distal; h-h': distancia anteroposterior.

N°	Museo	sp	a-b	c-d	d-d'	e-e'	f-f'	g-g'	Ap
463	MLP	<i>P. papua</i>	8,26	4,89	2,56	1,60	2,05	1,77	0,58
470	MLP	<i>P. antarctica</i>	7,36	4,18	2,36	1,46	1,80	1,55	0,59
468	MLP	<i>P. papua</i>	8,58	5,12	2,39	1,60	2,02	1,75	0,65
469	MLP	<i>P. adeliae</i>	7,67	5,94	2,29	1,44	1,86	1,63	0,61
464	MLP	<i>P. adeliae</i>	7,29	5,68	2,13	1,33	1,71	1,56	0,51
448	MLP	<i>P. antarctica</i>	7,55	6,05	2,30	1,42	1,76	1,58	0,57
12	IAA	<i>P. antarctica</i>	7,25	5,78	2,25	1,38	1,76	1,50	0,56
34	MLP	<i>Spheniscus</i>	7,03	5,45	1,98	1,13	1,31	1,32	0,51
35	MLP	<i>Spheniscus</i>	7,10	5,89	1,95	1,08	1,32	1,33	0,47
414	MLP	<i>Spheniscus</i>	7,50	5,93	2,45	1,40	1,75	1,60	0,54
37	MLP	<i>P. antarctica</i>	6,99	5,35	2,06	1,24	1,58	1,38	0,54
39	MLP	<i>Eudyptes</i>	6,34	5,00	1,76	1,08	1,35	1,26	0,46
38	MLP	<i>P. papua</i>	7,86	5,97	2,24	1,50	1,90	1,62	0,61
471	MLP	<i>P. adeliae</i>	7,46	5,89	2,22	1,25	1,65	1,48	0,54
13	IAA	<i>P. papua</i>	8,16	6,45	2,53	1,55	1,92	1,68	0,59
14	IAA	<i>P. papua</i>	8,55	6,83	2,56	1,57	1,94	1,70	0,61
15	IAA	<i>P. papua</i>	8,44	6,79	2,47	1,53	1,99	1,73	0,59

### Matriz analizada de húmero

Los datos se analizaron en el NTSYS, creando la siguiente matriz de datos

===== OUTPUT ===== 10/24/101 12:43 =====

Input matrix: HUMERO.PRN

type=1, size=17 by 7, nc=none

	1	2	3	4	5	6	7
p	8.260	4.890	2.560	1.600	2.050	1.770	0.580
b	7.360	4.180	2.360	1.460	1.800	1.550	0.590
p	8.580	5.120	2.390	1.600	2.020	1.750	0.650
a	7.670	5.940	2.290	1.440	1.860	1.630	0.610
a	7.290	5.680	2.130	1.330	1.710	1.560	0.510
b	7.550	6.050	2.300	1.420	1.760	1.580	0.570
b	7.250	5.780	2.250	1.380	1.760	1.500	0.560
s	7.030	5.450	1.980	1.130	1.310	1.320	0.510
s	7.100	5.890	1.950	1.080	1.320	1.330	0.470

s	7.500	5.930	2.450	1.400	1.750	1.600	0.540
b	6.990	5.350	2.060	1.240	1.580	1.380	0.540
e	6.340	5.000	1.760	1.080	1.350	1.260	0.460
p	7.860	5.970	2.240	1.500	1.900	1.620	0.610
a	7.460	5.890	2.220	1.250	1.650	1.480	0.540
p	8.160	6.450	2.530	1.550	1.920	1.680	0.590
p	8.550	6.830	2.560	1.570	1.940	1.700	0.610
p	8.440	6.790	2.470	1.530	1.990	1.730	0.590

### Resultados análisis número

Los resultados arrojados luego de efectuado un análisis de los componentes principales son los que siguen:

===== EIGEN ===== 10/23/101 13:35 =====

Input matrix:HUMERO.VAR

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\HUMERO.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

type=3, size=7 by 7, nc=none

Input matrix stored in RAM memory.

Matrix stored in RAM memory.

i	Eigenvalue	Percent	Cumulative
1	0.684746	67.2378	67.2378
2	0.307904	30.2342	97.4721
3	0.018333	1.8002	99.2722
4	0.005779	0.5675	99.8397
5	0.000949	0.0932	99.9329
6	0.000463	0.0454	99.9784
7	0.000220	0.0216	> 100%

Sum of eigenvalues = 1.018394

Eigenvalues stored in file: HUMERO.VAL

Eigenvectors stored in file: HUMERO.VEC

Average root: 0 .1455

Utilizando el método de la Raíz Promedio para determinar cuántos componentes debo retener, puedo trabajar con el 1 y 2.

Proportions of variance expected using broken-stick model

Eigenvalue	Expected
1	37.0408
2	22.7551
3	15.6122

4	10.8503
5	7.2789
6	4.4218
7	2.0408

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 17

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

Eigenvalue	Estimate	SE
1	0.65029	0.23020
2	0.33922	0.09479
3	0.01999	0.00583
4	0.00685	0.00172
5	0.00112	0.00027
6	0.00060	0.00011
7	0.00031	0.00005

Variance-covariance matrix based upon 7 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	141.917	27	0.0000
2+	112.367	20	0.0000
3+	41.063	14	0.0002
4+	21.334	9	0.0112
5+	3.565	5	0.6136
6+	0.941	2	0.6246

===== OUTPUT ===== 10/24/101 12:51 =====

Input matrix: HUMERO.VEC

Comments:

" SIMINT: input=C:\INT\HUMERO.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=HUMERO.VAR, k=7 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

type=1, size=7 by 7, nc=none

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.553	0.280	0.073	0.002	0.000	0.001	0.001
2	0.533	-0.422	-0.011	-0.003	0.000	-0.000	-0.000
3	0.179	0.111	-0.068	0.061	0.001	0.003	-0.001
4	0.129	0.107	-0.045	-0.015	0.014	-0.014	0.006
5	0.173	0.139	-0.072	-0.040	-0.003	0.012	0.002
6	0.125	0.087	-0.030	-0.011	-0.020	-0.010	-0.007
7	0.034	0.030	-0.006	-0.009	0.018	0.001	-0.012



**Fémur (matriz original de datos).**

a-b: longitud máxima; a-c: longitud; p: ancho proximal; m: ancho medio; d: ancho distal; ap: distancia anteroposterior.

N°	Museo	Taxa	a-b	a-c	anc pro	Medio	distal	ap
39	MLP	<i>Eudyptes</i>	7.03	6.57	1.45	0.7	1.26	0.73
36	MLP	<i>P. adeliae</i>	8.35	7.88	1.67	0.85	1.55	0.8
37	MLP	<i>P. antarctica</i>	7.17	6.83	1.53	0.75	1.33	0.76
38	MLP	<i>P. papua</i>	8.59	8.07	1.76	0.89	1.54	0.83
34	MLP	<i>Spheniscus</i>	7.31	6.89	1.44	0.69	1.31	0.82
466	MLP	<i>Spheniscus</i>	7.79	7	1.59	0.79	1.49	0.8
465	MLP	<i>P. adeliae</i>	8.01	7.52	1.75	0.71	1.54	0.79
463	MLP	<i>P. papua</i>	8.84	8.55	1.9	0.94	1.65	0.9
470	MLP	<i>P. antarctica</i>	7.53	7.11	1.63	0.76	1.41	0.87
469	MLP	<i>P. adeliae</i>	8.33	7.85	1.77	0.88	1.56	0.92
448	MLP	<i>P. antarctica</i>	7.71	7.37	1.7	0.77	1.5	0.81
452	MLP	<i>P. papua</i>	9.04	8.53	1.98	1.02	1.72	0.98
468	MLP	<i>P. papua</i>	9.14	8.65	1.95	1.01	1.73	1.01
464	MLP	<i>P. adeliae</i>	7.93	7.53	1.62	0.71	1.51	0.85
414	MLP	<i>P. adeliae</i>	8.39	7.97	1.72	0.76	1.59	0.82
10	IAA	<i>P. antarctica</i>	7.65	7.32	1.52	0.72	1.37	0.84
11	IAA	<i>P. antarctica</i>	7.36	6.95	1.61	0.75	1.45	0.76

**Matriz analizada de fémur**

Los datos fueron corridos con la siguiente matriz:

Matriz de datos a analizar:

===== OUTPUT ===== 10/24/101 12:21 =====

Input matrix: C:\NT\FEMUR.PRN

type=1, size=17 by 6, nc=none

	1	2	3	4	5	6
e	7.030	6.570	1.450	0.700	1.260	0.730
a	8.350	7.880	1.670	0.850	1.550	0.800
b	7.170	6.830	1.530	0.750	1.330	0.760
p	8.590	8.070	1.760	0.890	1.540	0.830
s	7.310	6.890	1.440	0.690	1.310	0.820
s	7.790	7.000	1.590	0.790	1.490	0.800
a	8.010	7.520	1.750	0.710	1.540	0.790
p	8.840	8.550	1.900	0.940	1.650	0.900
b	7.530	7.110	1.630	0.760	1.410	0.870

```

a | 8.330  7.850  1.770  0.880  1.560  0.920
p | 7.710  7.370  1.700  0.770  1.500  0.810
b | 9.040  8.530  1.980  1.020  1.720  0.980
a | 9.140  8.650  1.950  1.010  1.730  1.010
b | 7.930  7.530  1.620  0.710  1.510  0.850
p | 8.390  7.970  1.720  0.760  1.590  0.820
p | 7.650  7.320  1.520  0.720  1.370  0.840
a | 7.360  6.950  1.610  0.750  1.450  0.760

```

**Resultados análisis fémur**

===== EIGEN ===== 10/23/101 13:26 =====

Input matrix:C:\NT\FEMUR.VAR

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\FEMUR.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols  
type=3, size=6 by 6, nc=none

Input matrix stored in RAM memory.

Matrix stored in RAM memory.

i	Eigenvalue	Percent	Cumulative
1	0.887161	98.1994	98.1994
2	0.006922	0.7661	98.9655
3	0.004571	0.5059	99.4715
4	0.002900	0.3210	99.7925
5	0.001448	0.1603	99.9528
6	0.000427	0.0472	100.0000

Sum of eigenvalues = 0.903429

Eigenvalues stored in file: C:\NT\FEMUR.VAL

Eigenvectors stored in file: C:\NT\FEMUR.VEC

Average root: 0.1506

Por este método, debería retener solo el primer componente principal.

Proportions of variance expected using broken-stick model

Eigenvalue	Expected
1	40.8333
2	24.1667
3	15.8333
4	10.2778
5	6.1111
6	2.7778

También debo retener un solo componente siguiendo el criterio de este método.

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 17

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

Eigenvalue	Estimate	SE
1	0.88620	0.30429
2	0.00611	0.00196
3	0.00501	0.00077
4	0.00363	0.00051
5	0.00190	0.00034
6	0.00057	0.00011

Variance-covariance matrix based upon 16 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	308.181	20	0.0000
2+	29.780	14	0.0082
3+	20.669	9	0.0142
4+	12.980	5	0.0236
5+	5.636	2	0.0597

===== OUTPUT ===== 10/24/101 12:28 =====

Input matrix: C:\NT\FEMUR.VEC

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\FEMUR.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=C:\NT\FEMUR.VAR, k=6 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

type=1, size=6 by 6, nc=none

	1	2	3	4	5	6
1	0.650	0.045	0.030	0.002	0.001	0.004
2	0.643	-0.059	-0.011	0.000	-0.002	-0.002
3	0.150	0.020	-0.049	-0.017	-0.003	0.011
4	0.093	0.023	-0.024	0.034	-0.020	-0.007
5	0.128	0.023	-0.016	-0.027	0.008	-0.015
6	0.061	0.004	-0.018	0.027	0.031	0.000

**Tibiotarso (matríz original de datos).**

a-b: longitud máxima; c-d: longitud; an: ancho; ad: ancho distal; ap: distancia anteroposterior.

N°	Museo	Taxa	a-b	a-c	An	ap	Ad
38	MLP	<i>P. papua</i>	12,94	12,55	0,74	0,77	1,53
37	MLP	<i>P. antarctica</i>	10,73	10,67	0,69	0,61	1,25

16	IAA	<i>P. antarctica</i>	11,42	11,35	0,73	0,64	1,28
17	IAA	<i>P. antarctica</i>	11,51	11,37	0,73	0,65	1,37
469	MLP	<i>P. adeliae</i>	13,7	13,42	0,82	0,73	1,32
468	MLP	<i>P. papua</i>	13,62	13,20	0,93	0,82	1,67
470	MLP	<i>P. antarctica</i>	11,72	11,31	0,89	0,66	1,52
452	MLP	<i>P. papua</i>	13,01	12,72	0,89	0,89	1,65
448	MLP	<i>P. antarctica</i>	11,84	11,51	0,75	0,70	1,41
465	MLP	<i>P. adeliae</i>	13,00	12,67	0,68	0,61	1,28
464	MLP	<i>P. adeliae</i>	12,50	12,10	0,76	0,68	1,27
414	MLP	<i>P. adeliae</i>	13,28	12,96	0,73	0,64	1,34
463	MLP	<i>P. papua</i>	13,22	12,84	0,80	0,73	1,55
36	MLP	<i>P. adeliae</i>	13,10	12,85	0,70	0,69	1,27
39	MLP	<i>Eudyptes</i>	10,99	10,72	0,71	0,66	1,22

**Matriz analizada de tibiotarso**

===== OUTPUT ===== 10/24/101 13:13 =====

Input matrix: TBT.PRN

type=1, size=15 by 5, nc=none

	1	2	3	4	5
p	12.940	12.550	0.740	0.770	1.530
b	10.730	10.670	0.690	0.610	1.250
b	11.420	11.350	0.730	0.640	1.280
b	11.510	11.370	0.730	0.650	1.370
a	13.700	13.420	0.820	0.730	1.320
p	13.620	13.200	0.930	0.820	1.670
b	11.720	11.310	0.890	0.660	1.520
p	13.010	12.720	0.890	0.890	1.650
b	11.840	11.510	0.750	0.700	1.410
a	13.000	12.670	0.680	0.610	1.280
a	12.500	12.100	0.760	0.680	1.270
a	13.280	12.960	0.730	0.640	1.340
p	13.220	12.840	0.800	0.730	1.550
a	13.100	12.850	0.700	0.690	1.270
e	10.990	10.720	0.710	0.660	1.220

**Resultados tibiotarso**

Del análisis de los componentes principales, se obtuvieron los siguientes resultados:

===== EIGEN ===== 10/23/101 13:38 =====

Input matrix:TBT.VAR

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\TBT.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

type=3, size=5 by 5, nc=none

Input matrix stored in RAM memory.

Matrix stored in RAM memory.

i	Eigenvalue	Percent	Cumulative
1	1.796860	98.1990	98.1990
2	0.025773	1.4085	99.6075
3	0.004051	0.2214	99.8289
4	0.001707	0.0933	99.9222
5	0.001424	0.0778	> 100%

Sum of eigenvalues = 1.829815

Eigenvalues stored in file: TBT.VAL

Eigenvectors stored in file: TBT.VEC

Average root: 0.3660

Proportions of variance expected using broken-stick model

Eigenvalue	Expected
1	45.6667
2	25.6667
3	15.6667
4	9.0000
5	4.0000

Lo mismo ocurre de acuerdo al modelo del bastón roto, por el cual solo debería retener el primer componente.

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 15

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

Eigenvalue	Estimate	SE
1	1.79464	0.65612
2	0.02697	0.00907
3	0.00430	0.00131
4	0.00157	0.00000
5	0.00234	0.00000

Variance-covariance matrix based upon 14 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	230.756	14	0.0000

2+	40.588	9	0.0000
3+	4.646	5	0.4605
4+	0.115	2	0.9440

===== OUTPUT ===== 10/24/101 13:28 =====

Input matrix: TBT.VEC

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\TBT.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=TBT.VAR, k=5 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

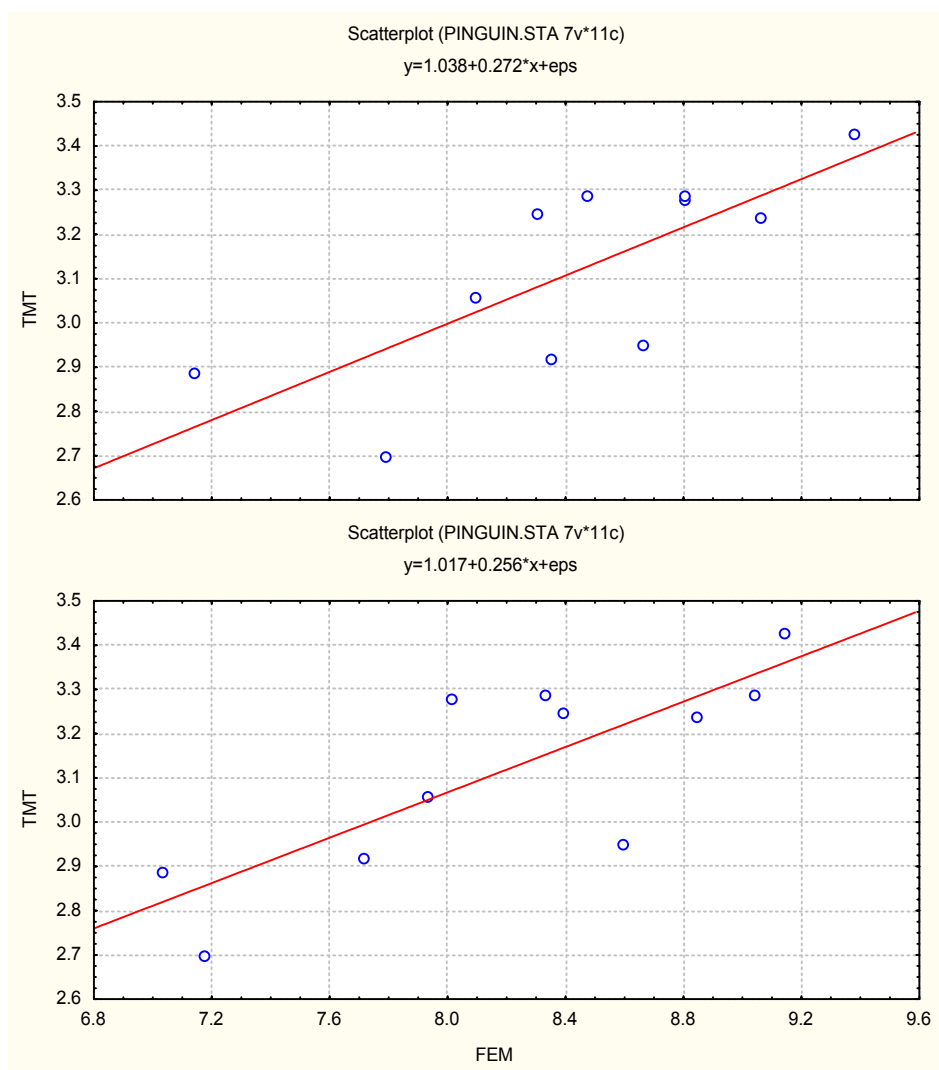
type=1, size=5 by 5, nc=none

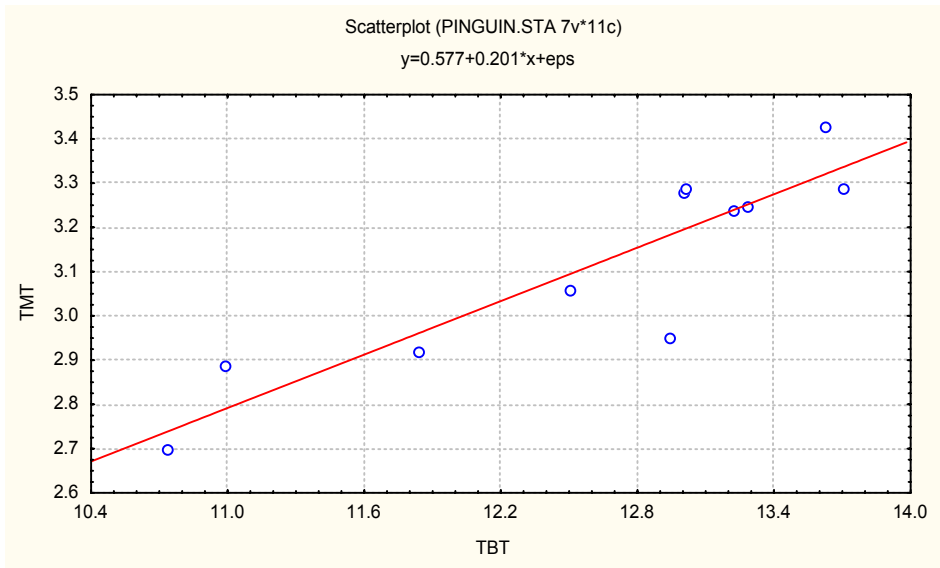
	1	2	3	4	5
1	0.978	0.014	0.042	0.000	0.006
2	0.912	-0.029	-0.044	-0.001	-0.007
3	0.030	0.063	0.002	0.033	-0.017
4	0.043	0.053	-0.019	0.013	0.032
5	0.065	0.134	-0.007	-0.021	-0.007

## Apéndice 2: Análisis de Regresión

### Matriz de datos originales

	SP	TMT	HUM	TBT	FEM
A38	p	2.950	7.860	12.940	8.590
A39	e	2.890	6.340	10.990	7.030
A414	a	3.250	7.500	13.280	8.390
A37	b	2.700	6.990	10.730	7.170
A463	p	3.240	8.260	13.220	8.840
A465	a	3.280	8.000	13.000	8.010
A464	a	3.060	7.290	12.500	7.930
A448	b	2.920	7.550	11.840	7.710
A452	p	3.290	8.000	13.010	9.040
A468	p	3.430	8.580	13.620	9.140
A469	a	3.290	7.670	13.700	8.330





### Resultados de la regresión múltiple

El resultado del análisis de regresión múltiple es el siguiente:

R: 0.8992

$R^2$ : 0.8086

Adjusted  $R^2$ : 0.7266

F: 9.8602

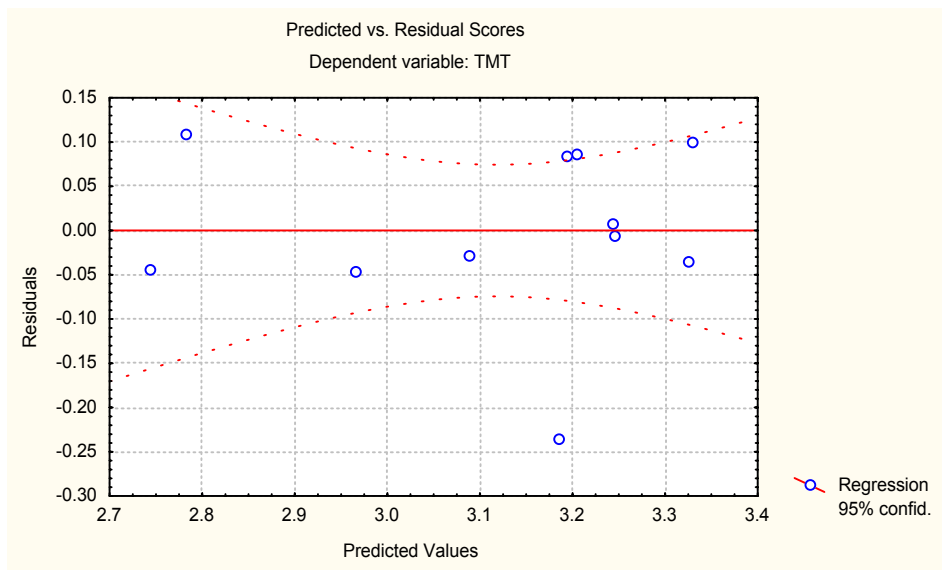
Df: 3,7

P: 0.0065

Intercept: 5.522

T(7): 1.1208

P: 0.29



Regression Summary for Dependent Variable: TMT



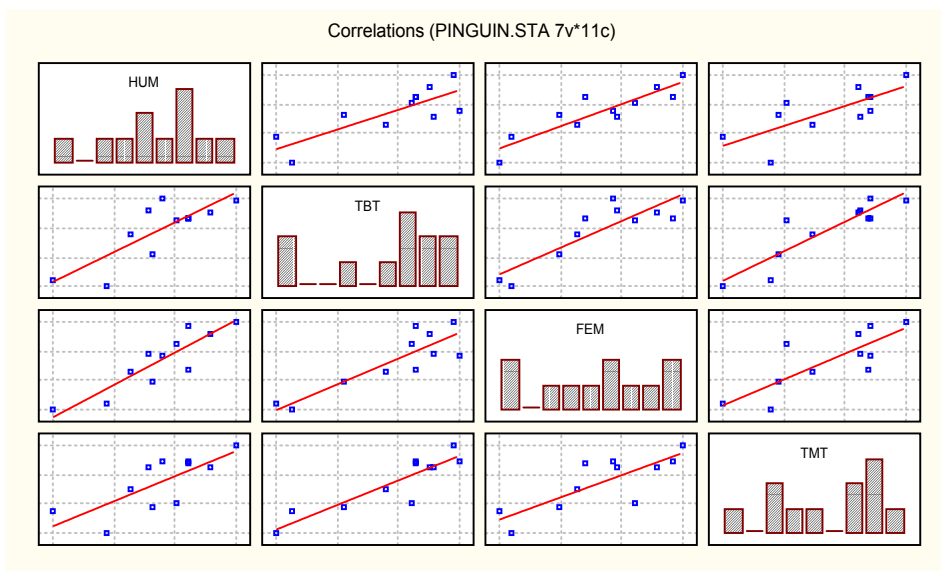
R= .89924556 R<sup>2</sup>= .80864258 Adjusted R<sup>2</sup>= .72663226

F(3,7)=9.8603 p<.00658 Std.Error of estimate: .11837

	BETA	St. Err. of BETA	B	St. Err. of B	t(7)	p-level
Intercpt	.		552254	.492723	1.120819	.299339
HUM	.042623	.370501	.015574	.135377	.115042	.911642
TBT	.844804	.343527	.189260	.076960	2.459208	.043516
FEM	.022174	.450119	.007112	.144366	.049263	.962086

Correlations (pinguin.sta)

	HUM	TBT	FEM	TMT
HUM	1.000000	.807979	.893189	.745013
TBT	.807979	1.000000	.874519	.898634
FEM	.893189	.874519	1.000000	.799042
TMT	.745013	.898634	.799042	1.000000



**Tabla de datos transformados y con una variable de interacción**

LOG_TMT	LOG_HUM	LOG_TBT	LOG_FEM	TMT X TBT
1.082	2.062	2.560	2.151	38.173
1.061	1.847	2.397	1.950	31.761
1.179	2.015	2.586	2.127	43.160
.993	1.944	2.373	1.970	28.971
1.176	2.111	2.582	2.179	42.833
1.188	2.079	2.565	2.081	42.640
1.118	1.987	2.526	2.071	38.250
1.072	2.022	2.471	2.043	34.573
1.191	2.079	2.566	2.202	42.803

1.233	2.149	2.612	2.213	46.717
1.191	2.037	2.617	2.120	45.073

**Resultados del análisis, datos transformados a logaritmos**

Regression Summary for Dependent Variable: LOG\_TMT

R= .90069811

R<sup>2</sup>= .81125709

Adjusted R<sup>2</sup>= .73036727

F(3,7)=10.029

p<.00628

Std.Error of estimate: .03843

	BETA	of BETA	St. Err. B	St. Err. of B	t(7)	p-level
Intercpt			-.888305	.382985	-2.31942	.053440
LOG_HUM	-.017283	.370459	-.015299	.327947	-.04665	.964093
LOG_TBT	.892809	.359654	.793925	.319820	2.48241	.042061
LOG_FEM	.024662	.469023	.020811	.395799	.05258	.959535

Correlations (tesis.sta)

	LOG_HUM	LOG_TBT	LOG_FEM	LOG_TMT
LOG_HUM	1.000000	.814317	.895493	.731831
LOG_TBT	.814317	1.000000	.888722	.900653
LOG_FEM	.895493	.888722	1.000000	.802644
LOG_TMT	.731831	.900653	.802644	1.000000

**Resultados variable interacción para una regresión simple**

Regression Summary for Dependent Variable: TMT

R= .87601535

R<sup>2</sup>= .76740289

Adjusted R<sup>2</sup>= .74155876

F(1,9)=29.694

p<.00041

Std.Error of estimate: .11509

	BETA	of BETA	St. Err. B	St. Err. of B	t(9)	p-level
Intercpt			1.841645	.236819	7.776602	.000028
F_TBT	.876015	.160761	.012270	.002252	5.449176	.000406

Variables currently in the Equation; DV: TMT (tesis.sta)

	Beta in	Cor.	Cor.	Tolerance	R-square	t(9)	p-level
F_TBT	.876015	.876015	.876015	1.000000	0.00	5.44917	.000406

**Resultados para una regresión múltiple incorporando la variable interacción**

Regression Summary for Dependent Variable: TMT

R= .89979640

R<sup>2</sup>= .80963355

Adjusted R<sup>2</sup>= .72804793

F(3,7)=9.9237

p<.00647

Std.Error of estimate: .11806

	BETA	St. Err. of BETA	B	St. Err. of B	t(7)	p-level
Intercpt		.765314		1.197798	.638934	.543199
HUM	.008499	.364501	.003105	.133184	.023316	.982049
TBT	.745070	.621861	.166917	.139315	1.198129	.269854
F_TBT	.152687	.774367	.002139	.010847	.197177	.849292

**Matriz generada empleando índices:**

material	a-a/c-c tmt	c-d/f-f tmt	g-g/ap tmt	a-b/anc tbt	a-b/prox fem	a-b/med fem	a-b/d-d hum	a-b/f-f hum
P 38	1.74	1.07	3.32	17.49	4.88	9.65	3.5	4.14
E 39	1.98	1.49	3.19	15.48	4.85	10.04	3.6	4.7
A 414	2	1.33	2.71	18.19	4.88	11.03	3.06	4.28
B 37	1.76	1.09	3.36	15.55	4.68	9.56	3.39	4.42
P 463	1.82	1.14	3.1	16.52	4.65	9.4	3.22	4.02
A 465	2.02	1.46	3.02	19.12	4.58	11.28		
A 464	1.97	1.37	2.94	16.45	4.89	11.17	3.42	4.26
B 448	1.62	1.12	3.1	15.79	4.53	10.01	3.28	4.29
P 452	1.67	1.12	3.05	14.62	4.56	8.86		
P 468	1.77	1.19	3.05	14.64	4.69	9.05	3.75	4.24
A 469	1.96	1.26	2.61	16.71	4.7	9.46	3.35	4.12

**Resultado de una regresión múltiple:**

Regression Summary for Dependent Variable: AA\_CC\_TM

R= .76360656

R<sup>2</sup>= .58309498

Adjusted R<sup>2</sup>= .16618996

F(5,5)=1.3986

p<.36087

Std.Error of estimate: .13152

	BETA	St. Err. of BETA	B	St. Err. of B	t(5)	p-level
Intercpt			-1.24611	2.140347	-.582198	.585696
AB_ANC_T	.371446	.639449		.03773	.064950	.580884
AB_PR_F	.277285	.361546	.29283		.381810	.766942
AB_ME_F	.264580	.560410		.04486	.095009	.472119
AB_DD_H	-.002691	.603432	-.00166		.372965	-.004459
AB_FF_H	.188151	.369114		.15251	.299186	.509736

### Apéndice 3: Análisis de los componentes principales, Spheniscidae fósiles

#### Matriz de datos de cráneo

===== OUTPUT ===== 5/19/102 15:07 =====

Input matrix: CRANFYA.PRN

type=1, size=69 by 4, nc=none

	1	2	3	4
e	4.510	0.990	3.070	1.030
e	4.560	1.390	3.160	0.750
e	4.390	1.060	3.040	0.930
e	4.860	1.270	3.210	0.880
e	4.480	1.140	3.010	0.890
e	4.390	0.960	3.100	1.090
s	4.570	0.940	3.240	0.770
s	4.260	0.990	3.120	0.920
s	5.000	1.400	3.460	0.960
s	4.720	1.140	3.120	0.920
s	4.680	1.220	3.090	0.890
s	5.150	1.280	3.380	0.910
s	5.160	1.430	3.010	1.060
s	5.170	1.290	3.310	0.830
s	5.010	1.170	3.280	0.860
s	5.150	1.250	3.230	0.910
s	4.840	1.100	3.210	0.900
s	5.340	1.450	3.370	0.970
s	4.840	1.180	3.110	0.860
s	4.980	1.330	3.260	0.780
p	5.460	2.590	3.680	0.990
p	5.240	2.350	3.450	1.100
p	5.040	2.120	3.350	1.120
p	5.250	1.460	3.400	1.070
p	5.170	1.570	3.450	1.140
p	5.520	1.590	3.610	1.120
p	5.410	1.740	3.500	1.290
p	5.250	1.610	3.410	1.230
d	5.420	2.170	3.540	1.080
d	5.460	2.390	3.540	1.430
d	5.110	1.970	3.390	0.940
d	4.990	1.890	3.340	1.190
d	5.290	1.540	3.470	1.220
d	5.170	1.790	3.290	1.040
d	5.360	1.990	3.280	1.230
d	4.960	1.920	3.310	1.200
d	5.020	2.250	3.390	1.260
d	5.260	1.610	3.410	1.050
d	5.220	1.630	3.510	1.120
d	5.230	1.600	3.340	1.230
d	5.230	1.700	3.560	1.260
d	5.300	1.740	3.580	1.320
d	5.080	1.850	3.480	1.420
d	5.290	1.550	3.430	1.270
d	5.260	1.810	3.480	1.340
d	5.440	1.860	3.450	1.380
d	5.130	2.190	3.390	1.260
d	5.080	1.710	3.340	1.190
b	5.100	1.970	3.380	0.900
b	5.180	2.230	3.330	1.060

b	5.350	2.180	3.390	1.070
b	4.940	1.960	3.180	1.090
b	5.250	2.070	3.200	1.030
b	5.390	1.930	3.270	1.050
b	5.020	2.130	3.340	1.320
b	5.050	2.170	3.210	1.110
b	5.240	2.290	3.320	1.020
b	4.980	1.940	3.200	1.020
b	5.240	2.070	3.290	1.160
b	5.100	2.280	3.250	1.180
b	4.830	1.530	3.150	1.040
b	5.160	1.690	3.320	1.430
b	4.950	1.670	3.150	1.070
b	4.970	1.970	3.120	1.040
b	5.160	1.950	3.290	1.110
b	5.260	1.860	3.210	1.290
f	6.680	1.700	4.450	1.060
m	5.740	1.580	3.920	0.930
a	5.810	1.500	3.910	0.790

### Resultados del análisis de cráneo

===== OUTPUT ===== 5/19/102 15:10 =====

Input matrix: CRANFYA.VAR

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\CRANFYA.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols  
type=3, size=4 by 4, nc=none

	1	2	3	4
1	0.126			
2	0.066	0.161		
3	0.068	0.026	0.051	
4	0.018	0.035	0.008	0.029

===== EIGEN ===== 5/19/102 15:50 =====

Input matrix:CRANFYA.VAR

Comments:

" SIMINT: input=CRANFYA.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols  
type=3, size=4 by 4, nc=none

Input matrix stored in RAM memory.

Matrix stored in RAM memory.

i	Eigenvalue	Percent	Cumulative
1	0.241732	65.8369	65.8369
2	0.095980	26.1407	91.9776
3	0.020005	5.4486	97.4262
4	0.009450	2.5738	> 100%

Sum of eigenvalues = 0.367168

Eigenvalues stored in file: CRANFYA.VAL

Eigenvectors stored in file: CRANFYA.VEC

Average root: 0.0918

Proportions of variance expected using broken-stick model

Eigenvalue	Expected
1	52.0833
2	27.0833
3	14.5833
4	6.2500

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 69

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

Eigenvalue	Estimate	SE
1	0.23897	0.04102
2	0.09777	0.01600
3	0.02043	0.00332
4	0.01000	0.00154

Variance-covariance matrix based upon 68 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	189.318	9	0.0000
2+	94.749	5	0.0000
3+	9.346	2	0.0093

===== OUTPUT ===== 5/21/102 14:56 =====

Input matrix: CRANFYA.VEC

Comments:

" SIMINT: input=CRANFYA.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=CRANFYA.VAR, k=4 vectors, length=SQRT(LAMBDA)  
type=1, size=4 by 4, nc=none

	1	2	3	4
1	0.304	0.177	0.004	0.053
2	0.341	-0.209	0.032	-0.009
3	0.159	0.137	-0.002	-0.081
4	0.087	-0.046	-0.138	0.000

**Matriz de datos de números fósiles**

===== OUTPUT ===== 6/25/102 17:35 =====

Input matrix: HUFOS.PRN

type=1, size=27 by 3, nc=none

	1	2	3
l	8.230	2.010	2.470
z	7.410	2.330	2.090
z	7.310	2.230	2.340
b	7.330	2.470	2.370
b	7.370	2.240	2.270
f	8.850	2.870	3.000
n	7.470	2.300	2.420
i	6.820	2.030	2.240
l	7.910	2.630	2.580
d	8.980	2.530	2.400
r	7.320	2.500	2.270
h	14.200	14.640	3.960
k	9.950	3.200	2.860
w	12.100	2.840	1.960
p	7.050	2.140	2.000
p	7.060	2.480	2.010
i	7.050	2.100	1.920
i	6.920	2.380	2.210
i	7.790	2.710	2.460

```

i | 7.370 2.500 2.480
i | 7.570 2.620 2.500
g | 7.820 2.370 2.230
a | 7.660 2.320 2.240
m | 6.790 2.120 1.990
i | 9.320 2.980 2.850
i | 11.170 3.010 2.600
i | 8.510 2.490 1.990

```

**Resultados del análisis del número fósiles**

===== EIGEN ===== 6/25/102 17:37 =====

Input matrix:HUFOS.VAR

Comments:

" SIMINT: input=HUFOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

type=3, size=3 by 3, nc=none

Input matrix stored in RAM memory.

Matrix stored in RAM memory.

i	Eigenvalue	Percent	Cumulative
1	7.761799	87.6237	87.6237
2	1.032800	11.6594	99.2831
3	0.063504	0.7169	> 100%

Sum of eigenvalues = 8.858102

Eigenvalues stored in file: HUFOS.VAL

Eigenvectors stored in file: HUFOS.VEC

Average root: 2.9527

Proportions of variance expected using broken-stick model

Eigenvalue	Expected
1	61.1111
2	27.7778
3	11.1111

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 27

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

Eigenvalue	Estimate	SE
1	7.71530	2.11157
2	1.07442	0.27406
3	0.06838	0.01658

Variance-covariance matrix based upon 26 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	102.007	5	0.0000
2+	39.571	2	0.0000

===== OUTPUT ===== 6/25/102 17:39 =====

Input matrix: HUFOS.VEC

Comments:

" SIMINT: input=HUFOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=HUFOS.VAR, k=3 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

type=1, size=3 by 3, nc=none

	1	2	3
1	1.547	0.844	0.010



```

2 | 2.292 -0.565 0.030
3 | 0.338 -0.034 -0.250

```

**Matriz de datos de fémur fósiles**

===== OUTPUT ===== 6/25/102 15:36 =====

Input matrix: FEFOS.PRN  
type=1, size=10 by 3, nc=none

```

      1      2      3
-----
p | 8.030  2.040  1.990
i | 6.880  1.570  1.500
i | 6.980  1.380  1.770
i | 7.050  1.950  1.610
i | 7.820  2.130  1.850
i | 9.600  2.930  2.700
m | 8.780  2.210  1.990
i | 9.550  2.470  2.000
i | 6.660  1.730  1.570
i | 8.450  2.260  2.100

```

**Resultados del análisis de fémur fósil**

===== EIGEN ===== 6/25/102 17:31 =====

Input matrix:FEFOS.VER

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\FEFOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols  
type=3, size=3 by 3, nc=none  
Input matrix stored in RAM memory.  
Matrix stored in RAM memory.

```

i Eigenvalue  Percent Cumulative
1  1.399937   96.4996  96.4996
2  0.032131    2.2149  98.7144
3  0.018650    1.2856 100.0000
Sum of eigenvalues =  1.450719
Eigenvalues stored in file: FEFOS.VAL
Eigenvectors stored in file: FEFOS.VEC
Average root:    0.4836

```

Proportions of variance expected using broken-stick model

```

Eigenvalue  Expected
1  61.1111
2  27.7778
3  11.1111

```

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 10

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

```

Eigenvalue  Estimate  SE
1  1.39476  0.62605
2  0.03097  0.01206
3  0.02499  0.00479

```

Variance-covariance matrix based upon 9 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	44.134	5	0.0000
2+	0.658	2	0.7197

===== OUTPUT ===== 6/25/102 17:33 =====

Input matrix: FEFOS.VEC

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\FEFOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=FEFOS.VER, k=3 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

type=1, size=3 by 3, nc=none

	1	2	3
1	1.021	0.071	0.043
2	0.471	-0.164	0.009
3	0.369	0.012	-0.129

### Matriz de datos de tibiafos fósiles

===== OUTPUT ===== 6/25/102 17:42 =====

Input matrix: TBTFOS.PRN

type=1, size=3 by 3, nc=none

	1	2	3
i	13.410	1.710	1.690
i	10.220	1.220	1.240
m	13.400	1.620	1.630

### Resultados del análisis de tibiafos fósiles

===== EIGEN ===== 6/25/102 17:43 =====

Input matrix: TBTFOS.VAR

Comments:

" SIMINT: input=TBTFOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

type=3, size=3 by 3, nc=none

Input matrix stored in RAM memory.

Matrix stored in RAM memory.

i	Eigenvalue	Percent	Cumulative
1	3.506441	99.9223	99.9223
2	0.002726	0.0777	> 100%
3	-0.000000	-0.0000	> 100%

Sum of eigenvalues = 3.509167

Eigenvalues stored in file: TBTFOS.VAL

Eigenvectors stored in file: TBTFOS.VEC

Average root: 1.1697

Proportions of variance expected using broken-stick model

Eigenvalue	Expected
1	61.1111
2	27.7778
3	11.1111

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 3

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

Eigenvalue	Estimate	SE
1	3.50553	2.86300
2	0.00363	0.00182
3	-0.00000	-0.00000

Variance-covariance matrix based upon 2 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	10.241	5	0.0687
2+	0.000	2	1.0000

===== OUTPUT ===== 6/25/102 17:45 =====

Input matrix: TBTFOS.VEC

Comments:

" SIMINT: input=TBTFOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=TBTFOS.VAR, k=3 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

type=1, size=3 by 3, nc=none

	1	2	3
1	1.839	0.010	0.000
2	0.257	-0.043	0.000
3	0.243	-0.028	-0.000

### Matriz de datos de tarsometatarso fósiles

===== OUTPUT ===== 5/19/102 16:44 =====

Input matrix: C:\NT\TMTFOS.PRN

type=1, size=12 by 4, nc=none

	1	2	3	4
l	3.270	1.770	2.160	1.600
b	3.550	1.140	1.900	1.410
o	3.500	1.490	1.830	1.430
c	5.360	3.130	3.100	2.280
t	4.120	2.080	2.410	1.880
w	4.300	1.980	2.410	1.770
t	4.170	2.040	2.430	1.890
n	3.240	0.550	1.830	0.850
i	3.860	1.900	2.160	1.620
i	5.510	2.910	3.590	2.420
i	3.870	1.730	2.270	1.530
m	3.400	1.900	2.190	1.780

### Resultados del análisis de tarsometatarso fósiles

===== EIGEN ===== 5/24/102 16:45 =====

Input matrix:TMTFOS.VAR

Comments:

" SIMINT: input=TMTFOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

type=3, size=4 by 4, nc=none

Input matrix stored in RAM memory.

Matrix stored in RAM memory.

i	Eigenvalue	Percent	Cumulative
1	1.372838	92.9701	92.9701

2	0.079558	5.3878	98.3579
3	0.018392	1.2455	99.6034
4	0.005856	0.3966	> 100%

Sum of eigenvalues = 1.476645  
 Eigenvalues stored in file: TMTFOS.VAL  
 Eigenvectors stored in file: TMTFOS.VEC  
 Average root: 0.3692

Proportions of variance expected using broken-stick model

Eigenvalue	Expected
1	52.0833
2	27.0833
3	14.5833
4	6.2500

Variance-covariance matrix based upon a sample size of 11

Unbiased estimates of eigenvalues and their SE

Eigenvalue	Estimate	SE
1	1.36293	0.58527
2	0.08449	0.03198
3	0.02148	0.00671
4	0.00775	0.00194

Variance-covariance matrix based upon 10 degrees of freedom

Test of equality of roots

Eigenvalue	X2	df	Prob
1+	73.644	9	0.0000
2+	15.759	5	0.0076
3+	3.110	2	0.2112

===== OUTPUT ===== 5/21/102 15:03 =====

Input matrix: C:\NT\TMTFOS.VEC

Comments:

" SIMINT: input=C:\NT\TMTFOS.PRN, coeff=VARCOV, direction=Cols

" EIGEN: input=C:\NT\TMTFOS.VAR, k=3 vectors, length=1/LAMBDA

type=1, size=4 by 3, nc=none

	1	2	3
1	0.499	2.249	4.151
2	0.469	-2.637	0.956
3	0.351	1.332	-6.243
4	0.279	-1.268	-1.184

#### Apéndice 4: Diferencias logarítmicas

Abreviaturas: 1. ancho del cráneo a nivel postorbitario; 2. longitud del húmero; 3. ancho de la epífisis proximal del húmero; 4. Longitud del tarsometatarso. El MEF-PV, corresponde a un nuevo género y especie y el AMNH 3338 a *P. antarctica*. x. especie estándar, c. dato a analizar, d. dato expresado en logaritmos

Materiales/variables	1	2	3	4
MEF-PV 100	5,74	8,51	2,49	3,4
AMNH 3338	5,81	11,17	3,01	5,48
<i>S. magellanicus</i>	4,92	7,18	2,11	3,2

x/c	1	2	3	4
MEF-PV 100	1,1666	1,1852	1,1801	1,0625
AMNH 3338	1,1808	1,5557	1,4265	1,7125
<i>S. magellanicus</i>	1	1	1	1

valores d	1	2	3	4
MEF-PV 100	0,0669	0,0738	0,0719	0,026
AMNH 3338	0,072	0,1919	0,1542	0,2336
<i>S. magellanicus</i>	0	0	0	0