

LUDOVICI MARTIALIS GARATERI

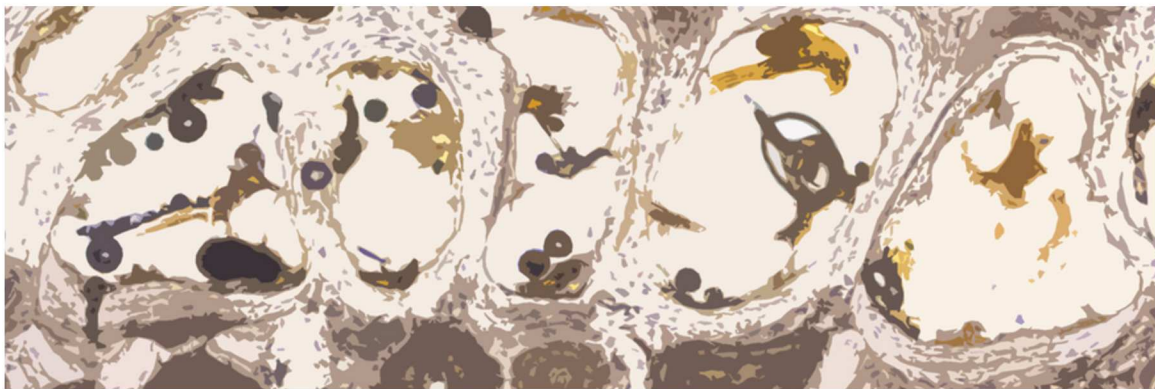
FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y
MUSEO



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

ANÁLISIS OSTEOHISTOLÓGICO DE PINGÜINOS (AVES, SPHENISCIFORMES) DEL EOCENO DE ANTÁRTIDA

Lic. Luis Marcial GARAT
Tesis Doctoral 2025



Directoras

DRA. MARIANELLA TALEVI

DRA. CAROLINA ACOSTA HOSPITALECHE

MMXXV



*«The indispensable first step to getting the things you want out of life is this:
“decide what you want”»*

Ben Stein





AGRADECIMIENTOS

Esta tesis doctoral ha sido una larga travesía, llena de aprendizajes, retos y hallazgos. Como todo navío, enfrenté aguas tormentosas y tempestades de incertidumbre, pero nunca estuve a la deriva. Gracias a la guía de dos capitanas excepcionales, quienes fueron el firme timón que guiaron el rumbo de este barco, pude llegar a buen puerto. Su paciencia, apoyo y tenacidad hicieron posible esta travesía. A ambas, las doctoras Marianella Talevi y Carolina Acosta Hospitaleche, expreso mi más profundo agradecimiento.

Deseo expresar mi gratitud a Mariana Picasso, Luciano Segura, Diego Montalti y a Laura Yanina Herrera por facilitarme el acceso al material necesario para el desarrollo de este trabajo, así como al Dr. Ignacio Alejandro Cerda, quien brindó acceso a las secciones delgadas de su investigación. Además, quiero destacar el excepcional trabajo del técnico Juan Ignacio Ison en la preparación de las secciones delgadas.

Mi más sincero agradecimiento a la Mg. Claudia Esther Garelik y al Dr. Leonardo Salgado por sus valiosos comentarios y contribuciones a los apartados de las discusiones, que enriquecieron significativamente este trabajo. Agradezco también al Mg. Paul-Emile Dieudonné por la traducción del resumen, contribuyendo a que este trabajo pueda llegar a un público más amplio.

Finalmente, no puedo dejar de mencionar a mi familia y amigos, quienes fueron el ancla que mantuvo este barco estable. Su amor incondicional y confianza en mí me impulsaron a seguir adelante. A todos ellos, *gracias por ser parte esencial de este viaje.*



ÍNDICE	PÁGINAS
RESUMEN	1
ABSTRACT	4
RÉSUMÉ	7
CAPÍTULO I – INTRODUCCIÓN	
1.1. Los Sphenisciformes	12
1.2. Los Sphenisciformes fósiles y su registro antártico	13
1.3. Los análisis osteohistológicos: ¿por qué estudiar la microestructura ósea de los pingüinos?	14
1.4. Los estudios paleohistológicos en Aves fósiles acuáticas	16
1.5. Antecedentes histológicos en pingüinos actuales y fósiles	18
1.6. Objetivos e Hipótesis	22
1.7. Organización de la Tesis	24
1.8. Bibliografía Capítulo I	25
CAPÍTULO II – MATERIALES Y MÉTODOS	
2.1. Abreviaturas institucionales	32
2.2. Materiales	32
2.3. Método: preparación de las secciones	38
2.4. Método: análisis y documentación	39
2.5. Método: modelización de la eficiencia de los mecanismos de compactación ósea ...	39
2.6. Terminología empleada	40
2.7. Criterios sistemáticos	46
2.8. Contexto geológico	48
2.9. Bibliografía Capítulo II	53
CAPÍTULO III – DESCRIPCIONES HISTOLÓGICAS EN SPHENISCIFORMES ACTUALES	
3.1. Introducción	58
3.2. Variaciones ligadas al sexo en <i>Pygoscelis adeliae</i>	58
3.2.1. <i>Pygoscelis adeliae</i> (♂ adulto) MLP-O 15177	58
3.2.2. <i>Pygoscelis adeliae</i> (♀ adulta) MLP-O 15137	69
3.2.3. Comentarios comparativos ligados al sexo	80
3.3. Variaciones interespecíficas dentro del género <i>Pygoscelis</i>	82
3.3.1. <i>Pygoscelis papua</i> (adulto) MLP-O 38	83
3.3.2. <i>Pygoscelis antarctica</i> (adulto) MLP-O 930	93
3.3.3. Comentarios comparativos dentro del género <i>Pygoscelis</i>	99
3.4. Variaciones en la serie ontogenética de <i>Pygoscelis antarctica</i>	99
3.4.1. <i>Pygoscelis antarctica</i> (juvenil) MLP-O 793	101
3.4.2. <i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón V) MLP-O 792	111
3.4.3. <i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón IV) MLP-O 814	120
3.4.4. <i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón III) MLP-O 809	129
3.4.5. <i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón II) S/N Barbijo Pichón Macho N°6	137
3.4.6. <i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón I) MLP-O 14949	146
3.4.7. Comentarios comparativos de la serie ontogenética de <i>Pygoscelis antarctica</i>	150
3.4.8. Comentarios comparativos de los miembros anteriores	152
3.4.9. Comentarios comparativos de los miembros posteriores	153
3.4.10. Comentarios comparativos de las costillas vertebrales y esternales	154



3.5. Variaciones taxonómicas intergenéricas	156
3.5.1. <i>Spheniscus magellanicus</i> (adulto) MLP-O 937	156
3.5.2. <i>Aptenodytes forsteri</i> (adulto) MLP-O 15192	167
3.5.3. Comentarios comparativos entre los distintos géneros de Sphenisciformes	171
3.6. Bibliografía Capítulo III	172

CAPÍTULO IV – DESCRIPCIONES HISTOLÓGICAS EN SPHENISCIFORMES FÓSILES

4.1. Variaciones histológicas en especímenes fósiles	176
4.1.1. <i>Delphinornis arctowskii</i> MLP-PV 93-X-1-92	176
4.1.2. <i>Delphinornis larseni</i> MLP-PV 83-V-20-5.	177
4.1.3. Grupo <i>Delphinornis</i> sp./ <i>Mesetaornis polaris</i> / <i>Marambiornis exilis</i>	178
4.1.4. <i>Marambiornis exilis</i> MLP-PV 93-X-1-111	189
4.1.5. <i>Anthropornis grandis</i> MLP-PV 93-X-1-149	190
4.1.6. <i>Anthropornis nordenskjoeldi</i>	191
4.1.7. <i>Palaeudyptes klekowskii</i>	193
4.1.8. <i>Palaeudyptes gunnari</i>	197
4.1.9. <i>Palaeudyptes</i> sp.	200
4.1.10. <i>Archaeospheniscus lopdelli</i> MLP-PV 84-II-1-111	206
4.1.11. <i>Archaeospheniscus wimani</i> MLP-PV 91-II-4-173	207
4.1.12. Sphenisciformes indet.	208
4.1.13. Comentarios comparativos en taxones fósiles	213
4.2. Bibliografía Capítulo IV	216

CAPÍTULO V – DISCUSIONES

5.1. Microanatomía e histología en las especies bajo estudio	218
5.1.1. Diferencias sexuales en <i>Pygoscelis adeliae</i>	218
5.1.2. Presencia de una capa circunferencial externa en <i>Pygoscelis adeliae</i>	220
5.1.3. Patrones vasculares en <i>Pygoscelis adeliae</i>	220
5.1.4. Variaciones osteohistológicas interespecíficas en <i>Pygoscelis</i> spp.	221
5.1.5. Variaciones osteohistológicas en la serie ontogenética de <i>Pygoscelis antarctica</i>	222
5.1.6. Implicancias de un ICL remodelado en hembras adultas de <i>Pygoscelis antarctica</i> y <i>Aptenodytes forsteri</i>	225
5.1.7. Tejido medular y osteonas migrantes en <i>Spheniscus magellanicus</i>	226
5.1.8. Hiperplasia ósea en la costilla vertebral de <i>Aptenodytes forsteri</i>	227
5.1.9. ¿Es posible discernir el sexo en taxones fósiles de Sphenisciformes?	228
5.1.10. Comparaciones osteohistológicas entre pingüinos actuales y fósiles	229
5.2. Osteosclerosis vs Paquiosclerosis: cuantificación de la eficiencia de los mecanismos de compactación ósea	230
5.3. Aproximaciones heterocrónicas sobre el tamaño de los pingüinos	233
5.4. Bibliografía Capítulo V	237

CAPÍTULO VI – CONCLUSIONES Y FUTURAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN

6.1. Alcance de los objetivos propuestos	242
6.2. Testeo de las hipótesis	242
6.3. Conclusiones	245
6.4. Futuras líneas de investigación	248



RESUMEN

El estudio de la microestructura ósea es fundamental para comprender aspectos clave de la fisiología, ecología y evolución de las especies. Esta disciplina se centra en el análisis de la estructura, composición y los procesos involucrados en la formación de los tejidos óseos. Aunque en los últimos años se ha incrementado el conocimiento sobre la paleobiología de los Sphenisciformes a partir del análisis de la microestructura ósea, las contribuciones específicas relacionadas con los Sphenisciformes del Eoceno, así como con las especies actuales, son aún escasas. Este tipo de estudios proporciona una perspectiva única que complementa los análisis morfológicos tradicionales, permitiendo reconstruir con mayor precisión aspectos de la biología de los organismos extintos. En este contexto, en el presente trabajo de tesis se analizan las especies actuales como grupo comparativo para interpretar las variaciones de los fósiles del Eoceno de la Isla Marambio, Antártida. El objetivo principal es caracterizar las variaciones microestructurales y explorar su relación con factores sexuales, taxonómicos, ontogenéticos y ecológicos. En esta tesis se incluyen 14 especímenes correspondientes a las especies *Anthropornis grandis*, *A. nordenskjoldi*, *Archaeospheniscus lopdelli*, *A. wimani*, *Delphinornis arctowskii*, *D. larseni*, *Marambiornis exilis*, *Palaeudyptes gunnari* y *P. klekowskii*. Además, se analizaron 20 especímenes determinados a nivel genérico (*Palaeudyptes*), por grupos de tamaño (*Delphinornis/Mesetaornis polaris/Marambiornis exilis*) y especímenes indeterminados. Como grupo comparativo, se incluyeron las especies de pingüinos actuales *Aptenodytes forsteri*, *Pygoscelis adeliae*, *P. antarctica*, *P. papua* y *Spheniscus magellanicus*. La metodología incluyó el análisis de 129 secciones delgadas de huesos apendiculares y axiales, elaboradas mediante técnicas estandarizadas y documentadas con microscopía óptica. Se evaluaron indicadores como la presencia y el desarrollo de tejido medular (*medullary bone*), la presencia de capas circunferenciales interna y externa (*ICL* y *OCL*), y las líneas de crecimiento detenido (*LAGs*), entre otros.

Los resultados revelaron diferencias microestructurales en los Sphenisciformes estudiados. En *Pygoscelis adeliae*, se identificaron diferencias sexuales en el grado de compactación ósea, la presencia de tejido medular y la existencia o ausencia del *ICL*. El macho mostró un mayor grado de compactación ósea, con una cavidad medular bien delimitada por un *ICL*, mientras que la hembra presentó un menor grado de compactación, caracterizado por un mayor desarrollo de espacios trabeculares, la ausencia del *ICL* y la presencia de tejido medular en todas las secciones analizadas. Estas diferencias se atribuyen a la acción osteoclástica, que favorece el desarrollo de tejido medular, el cual actúa como un reservorio temporal de calcio



durante la puesta de huevos. La ausencia del *ICL* en la hembra podría estar relacionada con esta misma acción osteoclástica, mientras que su persistencia en el macho podría explicarse por su función estructural. Además, se registró el primer antecedente de tejido medular recubriendo tanto la cavidad medular como los espacios intertrabeculares en la hembra. En las especies del género *Pygoscelis*, no se identificaron diferencias microanatómicas ni histológicas significativas. Se observaron tres regiones tisulares principales: cortical, perimedular y medular, definidas por las características de su matriz ósea, la organización vascular y el grado de compactación ósea. Aunque la disposición de *LAGs* varió en presencia y número, tanto dentro del esqueleto de un mismo individuo como entre especies, estas variaciones no representaron diferencias osteohistológicas relevantes dentro del grupo. Los resultados obtenidos para la serie ontogenética de *P. antarctica* revelaron un claro desarrollo osteosclerótico, caracterizado por una rápida acreción periostal, la expansión de la cavidad medular y del tejido trabecular en los pichones, así como la formación de osteonas primarias y secundarias mediante depositación endostal centrípeta y depositación centrífuga del tejido cortical en los estadios juvenil y adulto. Además, se identificaron diferencias en el grado de compactación ósea entre los miembros anteriores y posteriores, siendo estos últimos menos compactos. Estas diferencias estarían asociadas con la temprana independencia de los pichones, ya que los miembros anteriores, involucrados en la natación, comienzan a participar en la locomoción marina en pocos meses. Esta actividad genera un estímulo biomecánico que acelera la compactación ósea del húmero, y probablemente de todo el miembro anterior, en comparación con los miembros posteriores. En *P. antarctica* y *A. forsteri*, se observó en hembras adultas la remodelación de un *ICL* asociada a la formación de tejido medular. Los resultados indican que tanto machos como hembras desarrollan un *ICL*, aunque este se pierde en las hembras debido a la acción osteoclástica implicada en la generación de tejido medular y la movilización de calcio necesaria para la formación de las cáscaras de huevo. Este patrón de remodelación parcial o completa del *ICL* en las hembras podría constituir un marcador osteohistológico útil para identificar a las hembras en estudios paleontológicos y microanatómicos. Sin embargo, se desconoce si las hembras vuelven a formar un *ICL* después del periodo de oviposición. Dentro de las especies fósiles analizadas, se identificó la presencia de un *ICL* remodelado en el tarsometatarso de *D. arctowskii*, *A. nordenskjoldi* y *P. gunnari*. Por el contrario, se constató la ausencia de un *ICL* en el tarsometatarso de *D. larseni*, así como en el fémur, tibiotarso y tarsometatarso de *P. klekowskii*, y la falta de remodelación del *ICL* en el tarsometatarso de *A. grandis*. Aunque el tejido medular pueda no preservarse en los fósiles debido a la etapa reproductiva en la que murió el individuo o a procesos tafonómicos, los patrones microestructurales asociados a la acción osteoclástica



del tejido medular pueden dejar huellas indicativas de su presencia. Según este criterio, la ausencia de un *ICL* en individuos adultos o su presencia con signos de remodelación sugiere que el espécimen corresponde a una hembra, como en los casos de *D. arctowskii*, *A. nordenskjoldi* y *P. gunnari*. Sin embargo, la ausencia de un *ICL* en estadios inmaduros no constituye un rasgo diagnóstico del sexo. En *S. magellanicus*, se detectó una distribución parcial del tejido medular en el esqueleto, acompañada de la presencia de una osteona migrante. Se sugiere que una dieta rica en calcio podría influir en la formación y distribución de este tejido, limitando su desarrollo a ciertas regiones del esqueleto. Además, la baja frecuencia de osteonas migrantes observada en esta especie indica que el ejemplar analizado podría corresponder a un individuo adulto no senil. En los Sphenisciformes, es común observar un crecimiento óseo de tipo osteosclerótico, caracterizado por la compactación interna del tejido óseo. Sin embargo, en la costilla vertebral de *A. forsteri* se registró una hiperplasia perióstica, junto con el mayor número de *LAGs* documentado en Sphenisciformes. Este fenómeno, de tipo paquiostótico, se asume que ocurre tras la compactación interna del hueso (osteosclerosis). El aumento en la masa y el volumen óseo resultante de estos procesos se interpreta como un mecanismo adaptativo para la regulación hidrostática y la homeostasis térmica.

La comparación osteohistológica entre pingüinos fósiles y actuales revela diferencias microestructurales que reflejan la influencia del estilo de vida y los patrones de actividad en el desarrollo esquelético de las distintas especies. Estas observaciones, sumadas a estudios previos, sugieren que los diferentes grados de compactación ósea entre las extremidades anteriores y posteriores de los Sphenisciformes fósiles y actuales están estrechamente relacionados con sus estrategias de locomoción y adaptación al entorno acuático, como se observa en *Aptenodytes patagonicus*, *P. antarctica*, *Palaeospheniscus patagonicus* y en pingüinos del Eoceno. Por último, se observó que el crecimiento es continuo e ininterrumpido en todos los Sphenisciformes analizados, los cuales presentan un crecimiento determinado con variaciones en las velocidades relativas de desarrollo a lo largo de su ontogenia. No obstante, se observa un mayor desarrollo del *ICL* en las especies fósiles, lo cual podría atribuirse a su mayor tamaño corporal. Este factor implica la necesidad de rellenar cavidades medulares más amplias, lo que resulta en un *ICL* más extenso. Asimismo, en pingüinos de mayor talla (*e.g.*, *Aptenodytes*, *Anthropornis*, *Archaeospheniscus* y *Palaeudyptes*), se observa un mayor desarrollo de canales circulares en el margen interno de la región cortical. Esto podría responder a la necesidad de aumentar la vascularización para nutrir adecuadamente un tejido más extenso o, alternativamente, a un bajo grado de remodelación ósea, lo que conserva los patrones vasculares originales en la región cortical. En cuanto a la variabilidad de tamaños en Sphenisciformes fósiles y modernos, los



procesos heterocrónicos parecen desempeñar un papel crucial en la diversificación de tallas en este grupo. Sin embargo, la complejidad de estos mecanismos evolutivos y sus catalizadores ambientales continúa siendo un campo de investigación abierto.

ABSTRACT

The study of bone microstructure is essential for understanding key aspects of species' physiology, ecology, and evolution. This discipline focuses on analysing bone tissue structure and composition, as well as the processes involved in its formation. Although knowledge of Sphenisciformes' paleobiology has increased in recent years through the analysis of bone microstructure, specific contributions related to Eocene Sphenisciformes, as well as to extant species, remain scarce. This type of research provides a unique perspective that complements traditional morphological analyses, allowing for a more precise reconstruction of the biology of extinct organisms. In this doctoral thesis, extant species are analysed as a comparison group to interpret the variations observed in Eocene fossils from Marambio Island, Antarctica. The main objective is to characterize microstructural variations and explore their relationship with sexual, taxonomic, ontogenetic, and ecological factors. The analysis carried out in the present thesis includes 14 specimens corresponding to *Anthropornis grandis*, *A. nordenskjoeldi*, *Archaeospheniscus lopdelli*, *A. wimani*, *Delphinornis arctowskii*, *D. larseni*, *Marambiornis exilis*, *Palaeudyptes gunnari*, and *P. klekowskii* species. Additionally, 20 specimens identified at the generic level (*Palaeudyptes*), by size groups (*Delphinornis* / *Mesetaornis polaris* / *Marambiornis exilis*), as well as undetermined specimens were analysed. As part of the comparison group, the study also includes *Aptenodytes forsteri*, *Pygoscelis adeliae*, *P. antarctica*, *P. papua*, and *Spheniscus magellanicus*, extant penguin species. The methodology involved the analysis of 129 thin sections of appendicular and axial bones, prepared using standardized techniques and documented using optical microscopy. Indicators such as the presence and development of medullary bone, and the occurrence of inner and outer circumferential layers (ICL and OCL), as well as of lines of arrested growth (LAGs), among others, were evaluated.

The findings revealed microstructural differences in the Sphenisciformes under study. In *Pygoscelis adeliae*, sexual differences were identified in bone compactness, the presence or absence of medullary bone and of an ICL. The male exhibited a higher degree of bone compactness, with a medullary cavity well defined by an ICL, whereas the female showed a lower degree of compactness characterised by greater trabecular space development, the absence of an ICL, and the presence of medullary bone in all analysed sections. These differences



were attributed to osteoclastic activity, which promotes the development of medullary bone serving as a temporary calcium reservoir during egg-laying. The absence of the ICL in females might be linked to this osteoclastic activity, whereas its persistence in males could be explained by its structural function. Additionally, this study recorded the first evidence of medullary bone covering both the medullary cavity and intertrabecular spaces in females. In *Pygoscelis* species, no significant microanatomical or histological differences were identified. Three main tissue regions were observed: cortical, perimedullary, and medullary, defined by their bone matrix characteristics, vascular organisation, and degree of compactness. Although the distribution of lines of arrested growth (LAGs) varied in presence and number, both within an individual's skeleton and across species, these variations did not represent relevant osteohistological differences within the group. The results obtained for the ontogenetic series of *Pygoscelis antarctica* revealed a clear osteosclerotic progression, characterised by rapid periosteal accretion, expansion of the medullary cavity and trabecular tissue in chicks, as well as the formation of primary and secondary osteons through centripetal endosteal deposition and centrifugal deposition of cortical tissue in juvenile and adult stages. Additionally, differences in bone compactness between the forelimbs and hindlimbs were identified, with the latter being less compact. These differences are likely associated with the early independence of the chicks, as the forelimbs, involved in swimming, start to be used for marine locomotion within a few months. This activity provides a biomechanical stimulus that accelerates bone compactness in the humerus, and probably throughout the entire forelimb, compared to the hindlimbs. In *P. antarctica* and *A. forsteri*, adult females exhibited ICL remodelling associated with the medullary bone formation. The results indicate that both males and females develop an ICL, however, this layer is lost in females due to osteoclastic activity involved in medullary bone formation and to calcium mobilisation for eggshell formation. This partial or complete ICL remodelling pattern in females could serve as a useful osteohistological marker to identify females in palaeontological and microanatomical studies. However, whether females recover their ICL after the oviposition period remains unclear. Among the fossil species analysed, remodelled ICL were identified in the tarsometatarsus of *D. arctowskii*, *A. nordenskjoeldi*, and *P. gunnari*. In contrast, the ICL was absent in the tarsometatarsus of *D. larseni* as well as in the femur, tibiotarsus, and tarsometatarsus of *P. klekowskii*, and there was no evidence of ICL remodelling in the tarsometatarsus of *A. grandis*. Although medullary bone may not be preserved in fossils due to the reproductive stage of the specimen at the time of death or as a result of taphonomic processes, microstructural patterns associated with osteoclastic activity on medullary bone may leave traces of its presence. Based on this criterion, the absence of an ICL in adult individuals or



its presence with signs of remodelling suggest the specimen was a female, as in the cases of *D. arctowskii*, *A. nordenskjoldi*, and *P. gunnari*. However, the absence of an ICL in immature stages is not a diagnostic feature of sex. In *S. magellanicus*, partial distribution of medullary bone was observed within the skeleton, accompanied by the presence of a migratory osteon. It is suggested that a calcium-rich diet may influence the formation and distribution of this tissue, limiting its development to certain skeletal regions. Additionally, the low frequency of occurrence of migratory osteons exhibited by this species suggests the analysed specimen likely belonged to a non-senescent adult. In Sphenisciformes, osteosclerotic bone growth, characterised by internal bone compactness, is commonly observed. However, periosteal hyperplasia was recorded in the vertebral rib of *A. forsteri*, alongside the highest number of LAGs documented in Sphenisciformes. This phenomenon, of a pachyostotic nature, is thought to occur following internal bone compactness (osteosclerosis). The increase in bone mass and volume resulting from these processes is interpreted as an adaptive mechanism for hydrostatic regulation and thermal homeostasis.

The osteohistological comparison between fossil and modern penguins reveals microstructural differences that reflect the influence lifestyle and activity patterns have on skeletal development across species. These findings, combined with previous studies, suggest that varying degrees of bone compactness between the forelimbs and hindlimbs of both fossil and modern Sphenisciformes are closely linked to their strategies for locomotion and for adaptation to the aquatic environment, as seen in *Aptenodytes patagonicus*, *P. antarctica*, *Palaeospheniscus patagonicus*, and Eocene penguins. Finally, continuous and uninterrupted growth was observed in all the Sphenisciformes analysed, which exhibit a specific growth pattern with variations in relative growth rates throughout their ontogeny. However, a greater development of the ICL was noted in fossil species, which may be attributed to their larger body size. This implies larger medullary cavities to be filled, resulting in a more extensive ICL. Additionally, in larger penguin species (e.g., *Aptenodytes*, *Anthropornis*, *Archaeospheniscus*, and *Palaeudyptes*), a more developed system of circular canals in the internal margin of the cortical region was found. This may relate to the need for increased vascularisation to adequately nourish more extensive tissue or, alternatively, to a lower degree of bone remodelling, preserving the original vascular patterns in the cortical region. Regarding size variability in both fossil and modern Sphenisciformes, heterochronic processes appear to play a crucial role in the variety of body sizes observed within this group. However, the complexity of these evolutionary mechanisms and their environmental catalysts remains an open field of research.



RÉSUMÉ

L'étude de la microarchitecture osseuse se concentre sur l'analyse de texture, de composition et sur les processus mis en œuvre lors de la formation de tissus osseux. Cette discipline est un complément aux analyses morphologiques traditionnelles, et est fondamentale pour comprendre certains aspects de la physiologie, de l'écologie et de l'évolution des espèces. Bien qu'au cours des dernières années l'état des connaissances général sur la paléobiologie des Sphenisciformes ait considérablement avancé, et ce notamment grâce à l'étude de leur microarchitecture osseuse, les travaux qui traitent spécifiquement des Sphenisciformes Eocène et actuels sont plutôt rares. Dans la présente thèse, nous analysons et interprétons les variations ostéo-histologiques des Sphenisciformes de l'Eocène de l'île Marambio, en Antarctique, et utilisons comme matériel comparatif les sphénisciformes actuels. L'objectif principal est la caractérisation des variations de leur microarchitecture osseuse, et la mise en rapport entre celles-ci et les facteurs taxonomiques, ontogénétiques, écologiques, et/ou de dimorphisme sexuel. Dans cette thèse, nous analysons 14 spécimens appartenant aux espèces *Anthropornis grandis*, *A. nordenskjoeldi*, *Archaeospheniscus lopdelli*, *A. wimani*, *Delphinornis arctowskii*, *D. larseni*, *Marambiornis exilis*, *Palaeudyptes gunnari* et *P. klekowskii*. Nous analysons aussi 20 spécimens supplémentaires appartenant au genre *Palaeudyptes* et/ou déterminés en fonction de leur taille (*Delphinornis/Mesetaornis polaris/Marambiornis exilis*), et/ou appartenant à des Sphenisciformes indéterminés. Nous utilisons comme groupe témoin les espèces de manchots actuels *Aptenodytes forsteri*, *Pygoscelis adeliae*, *P. antarctica*, *P. papua* et *Spheniscus magellanicus*. Notre méthodologie s'appuie sur l'analyse de 129 lames minces d'os appendiculaires et axiaux. Les lames minces ont été élaborées par des techniques standardisées, puis analysées sous microscopie optique. Nous avons évalué des indicateurs tels que, entre autres, la présence et le développement de tissu médullaire (*medullary bone*), la présence de couches circonférentielles interne et externes (*ICL* et *OCL*), et la présence de lignes d'arrêt de croissance (*LAGs*).

Les résultats ont révélé des différences microstructurales chez les Sphenisciformes étudiés. Chez *Pygoscelis adeliae*, nous avons identifié un dimorphisme sexuel en termes de degré de compaction osseuse, de présence/absence de tissu médullaire, et de présence/absence d'*ICL*. Le mâle présente un plus grand degré de compaction osseuse, avec une cavité médullaire bien délimitée par un *ICL*. En revanche, la femelle présente un degré de compaction plus faible avec un développement accru des espaces trabéculaires, l'absence d'*ICL* et la présence de tissu médullaire sur toutes les sections analysées. Ces différences s'attribuent



à l'action ostéoclastique, qui favorise le développement de tissu médullaire et agit comme un réservoir temporaire de calcium pendant la ponte des œufs. L'absence d'*ICL* chez la femelle pourrait être liée à cette même action ostéoclastique, tandis que sa persistance chez le mâle pourrait s'expliquer de par sa fonction biomécanique. Nous enregistrons pour la première fois du tissu médullaire chez la femelle remplissant aussi bien la cavité médullaire que les espaces inter-trabéculaires. Chez les espèces du genre *Pygoscelis*, nous n'avons pas pu identifier de différences micro-anatomiques ni histologiques significatives. Trois régions tissulaires principales ont pu être différenciées : corticale, péri-médullaire et médullaire, chacune étant définie par les caractéristiques de leur matrice osseuse, l'organisation de leurs vaisseaux sanguins, et leur degré de compaction osseuse. Les *LAGs* varient en disposition et en nombre, autant entre les éléments du squelette d'un seul et même individu qu'entre les espèces de ce genre. Cependant, ces différences se sont révélées peu significatives. La série ontogénétique de *P. antarctica* révèle un net développement ostéosclérotique, caractérisé par une accrétion rapide du *periosteum*, ainsi que par l'expansion de la cavité médullaire et du tissu trabéculaire chez les jeunes manchots. Elle montre aussi la formation d'ostéones primaires et secondaires *via* un dépôt centripète de l'*endosteum*, et un dépôt centrifuge du tissu cortical aux stades juvénile et adulte. De plus, nous avons identifié des différences dans le degré de compaction osseuse entre les os des membres antérieurs et postérieurs, ces derniers étant les moins compacts. Ces différences seraient associées à l'indépendance précoce des jeunes manchots. En effet, ceux-ci commencent à nager seulement quelques mois après la naissance, et sollicitent donc leurs membres antérieurs relativement tôt dans leur locomotion. Cette activité génère un *stimulus* biomécanique qui accélère la compaction osseuse de l'humérus et probablement aussi des autres os du membre antérieur vis-à-vis des os des membres postérieurs. Chez *P. antarctica* et *A. forsteri*, nous avons observé que les femelles adultes subissent un remodelage de leur *ICL*, associé à la formation de leur tissu médullaire. Nos résultats indiquent qu'aussi bien les mâles et les femelles développent un *ICL*, mais ce dernier se perd chez les femelles. Ce dernier effet est probablement lié à l'action ostéoclastique pour la formation de tissu médullaire, et pour la mobilisation du calcium nécessaire à la formation de leurs œufs. Un patron de remodelage osseux partiel ou complet de l'*ICL* chez les femelles pourrait constituer un marqueur ostéo-histologique utile pour identifier les femelles lors d'études paléontologiques et micro-anatomiques. Cependant, nous ne savons pas si les femelles forment un nouveau un *ICL* après la ponte. Parmi les espèces fossiles analysées, nous avons identifié la présence d'un *ICL* remodelé dans les tarso-métatarses de *D. arctowskii*, *A. nordenskjoeldi* et *P. gunnari*, et la présence d'un *ICL* non-remodelé dans le tarsométatarsaire de *A.*



grandis. Au contraire, aucun *ICL* n'a été observé dans le tarso-métatarse de *D. larseni*, ainsi que dans le fémur, le tibiotarse et le tarso-métatarse de *P. klekowskii*. Bien que le tissu médullaire soit souvent non-préservé, du fait de l'étape reproductive au moment de la mort de l'individu concerné, ou du fait de processus taphonomiques chez les fossiles, les patrons de microarchitecture associés à l'action ostéoclastique du tissu médullaire peuvent laisser des traces qui témoignent de leur présence ou de leur absence. Selon ce critère, l'absence d'un *ICL* chez les individus adultes ou leur présence avec des signes de remodelage suggère que le spécimen correspond à une femelle, comme chez *D. arctowskii*, *A. nordenskjoldi* et *P. gunnari*. Cependant, l'absence d'un *ICL* dans les stades de croissance juvéniles ne permet pas de déterminer le sexe. Chez *S. magellanicus*, nous avons détecté une distribution incomplète du tissu médullaire, accompagnée de la présence d'un ostéon migrant. Nous suggérons qu'une alimentation riche en calcium pourrait influencer sur la formation et la distribution de ce tissu, limitant ainsi son développement à certaines régions du squelette. En plus, la faible récurrence d'ostéons migrants que l'on observe chez cette espèce indique que l'exemplaire analysé pourrait correspondre à un individu adulte non-sénile. Chez les Sphénisciformes, il est commun d'observer une croissance osseuse de type ostéosclérotique, c'est-à-dire caractérisée par la compaction interne du tissu osseux. Cependant, sur la côte vertébrale de *A. forsteri*, nous avons enregistré une hyperplasie périostique, de pair avec le plus grand nombre de *LAGs* communément documenté chez les Sphénisciformes. Ce phénomène de type pachyostose pourrait arriver suite à la compaction interne de l'os (ostéosclérose). L'augmentation de masse et de volume qui résulte de ce processus s'interprète comme un phénomène adaptatif pour la régulation hydrostatique et l'homéostasie thermique.

La comparaison ostéo-histologique entre manchots fossiles et actuels a révélé des différences de microarchitecture qui reflètent l'influence des styles de vie et les patrons d'activité dans le développement squelettique. Ces observations s'ajoutent aux études antérieures et suggèrent que les différents degrés de compaction osseuse entre les os des membres antérieurs et postérieurs des Sphénisciformes fossiles et actuels sont étroitement liés à leurs stratégies de locomotion et d'adaptation au milieu aquatique, comme l'on observe chez *Aptenodytes patagonicus*, *P. antarctica*, *Palaeospheniscus patagonicus*, et chez les manchots de l'Eocène. Enfin, nous avons observé que la croissance est pratiquement continue et ininterrompue chez tous les Sphénisciformes analysés, mais avec certaines variations de vitesse de croissance. Cependant, les espèces fossiles présentent plus d'*ICL*, ce qui pourrait s'attribuer à une plus grande masse corporelle. Ce dernier facteur implique en effet le besoin de remplir des cavités médullaires plus amples, et donc, le développement d'un *ICL* plus étendu.



Ainsi, chez les manchots de plus grande taille (*e.g.*, *Aptenodytes*, *Anthropornis*, *Archaeospheniscus* et *Palaeudyptes*), nous observons un plus grand degré de développement des canaux vasculaires sur la marge interne de la région corticale. Ceci pourrait répondre soit au besoin d'augmenter la vascularisation pour alimenter un tissu plus étendu, soit à un faible degré de remodelage osseux, conservant ainsi les patrons vasculaires d'origines de la région corticale. Quant à la variabilité de tailles chez les Sphenisciformes fossiles et actuels, les processus d'hétérochronie semblent jouer un rôle crucial dans la diversification de tailles de ce groupe. Cependant, la complexité de ces mécanismes évolutifs et leurs catalyseurs environnementaux sont encore loin d'être résolus, et constituent un domaine de recherche prometteur.



Capítulo I

INTRODUCCIÓN



CAPÍTULO I – INTRODUCCIÓN

1.1. Los Sphenisciformes

Los pingüinos (Sphenisciformes) son un orden de aves marinas no voladoras que presentan las especializaciones más extremas para el buceo propulsado por las alas (Stonehouse, 1975; Simpson, 1976; Feduccia, 1980). Su distribución es predominantemente austral, abarcando exclusivamente zonas de aguas frías (Martínez, 1992). Se los ha registrado en América del Sur, Antártida, África y Oceanía (Sibley y Monroe, 1990), siendo *Spheniscus mendiculus* la única especie de distribución ecuatorial. Los pingüinos tienen hábitos migratorios, coloniales y sociales, formando colonias que varían desde miles de individuos hasta supercolonias de hasta 1,5 millones de ejemplares (Storrs, 2019). En la actualidad, se reconocen 18 especies (del Hoyo *et al.*, 1992; Williams, 1995; Winkler *et al.*, 2020) distribuidas en seis géneros (Davis y Renner, 2003; Winkler *et al.*, 2020), los cuales conforman una única familia: *Spheniscidae* (Jadwiszczak, 2009; Ksepka y Clarke, 2010). Estas aves descienden de ancestros voladores (Simpson, 1946) y sus parientes más cercanos serían los Procellariiformes (Hackett *et al.*, 2008; Jarvis *et al.*, 2014).

Sus características anatómicas y fisiológicas reflejan una notable adaptación al medio acuático y a las condiciones ambientales en las que habitan. Su cuerpo es hidrodinámico, presentan un cuello corto y alas aplanadas en forma de aletas con articulaciones rígidas que favorecen la propulsión durante la natación. El tarsometatarso es corto, y las patas, situadas en posición posterior respecto al cuerpo, dificultan su desplazamiento terrestre pero funcionan como timones bajo el agua. Dependiendo de su dieta (Zusi, 1975), el pico puede ser largo y delgado en especies piscívoras o más robusto en aquellas filtradoras. Además, cuentan con glándulas supraorbitales que les permiten excretar el exceso de sal a través de las narinas. Sus plumas se superponen de manera que optimizan el aislamiento térmico y la impermeabilidad, una función complementada por la secreción aceitosa de la glándula uropígea (Martínez, 1992).

Sus huesos son notablemente más densos en comparación con los de otras aves, lo que reduce su flexibilidad, aumenta su peso y resistencia a impactos y torsiones, y disminuye su flotabilidad (Habib y Ruff, 2008; Habib, 2010). A nivel microanatómico, los huesos de los pingüinos se caracterizan por un tejido compacto con una cavidad medular reducida o ausente. Estas características, junto con sus hábitos coloniales, favorecen la preservación fósil de sus restos (Acosta Hospitaleche, 2004).

1.2. Los Sphenisciformes fósiles y su registro antártico

El biocrón de los pingüinos se extiende desde el Paleoceno hasta la actualidad, y el registro fósil del Eoceno en la Antártida representa uno de los más abundantes del Paleógeno, constituyendo la colección más grande de Sphenisciformes extintos en el mundo (Jadwiszczak, 2009; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2019b). La mayor abundancia y diversidad de especies provienen de la Formación Submeseta, específicamente del Eoceno superior (Myrcha *et al.*, 1990, 2002; Jadwiszczak, 2006a, 2006b; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2019b), correspondiente a los alomembros Laminado (Submeseta I), Turritella (Submeseta II) y Superior (Submeseta III). Esta formación abarca desde el Luteciense tardío hasta el Rupeliense temprano (Montes *et al.*, 2013, 2019).

En su mayoría, los especímenes fósiles corresponden a huesos aislados, siendo el tarsometatarso el elemento esquelético más útil y diagnóstico para la identificación taxonómica (*e.g.*, Acosta Hospitaleche, 2004; Walsh *et al.*, 2007). No obstante, otros elementos óseos, como los húmeros, también han sido empleados para describir nuevas especies, algunas de ellas procedentes de las Formaciones La Meseta (*e.g.*, Simpson, 1971; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2017) y Submeseta (Tambussi *et al.*, 2006). Adicionalmente, se han registrado algunos esqueletos parcialmente articulados, incluyendo un espécimen con cráneo y postcráneo (*e.g.*, Acosta Hospitaleche y Reguero, 2010, 2014; Acosta Hospitaleche y Di Carlo, 2010; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2019a). Entre las especies fósiles del Eoceno antártico se encuentran:

- *Anthropornis grandis* (Wiman, 1905)
- *Anthropornis nordenskjoldi* Wiman, 1905
- *Aprosdokitos mikrotero* Acosta Hospitaleche, Reguero y Santillana, 2017
- *Archaeospheniscus wimani* (Marples, 1953)
- *Delphinornis arctowskii* Myrcha, Jadwiszczak, Tambussi *et al.*, 2002
- *Delphinornis gracilis* Myrcha, Jadwiszczak, Tambussi *et al.*, 2002
- *Delphinornis larseni* Wiman, 1905
- *Marambiornis exilis* Myrcha, Jadwiszczak, Tambussi *et al.*, 2002
- *Marambiornopsis sobrali* Jadwiszczak, Reguero y Mörs, 2021
- *Mesetaornis polaris* Myrcha, Jadwiszczak, Tambussi *et al.*, 2002
- *Palaeedyptes gunnari* (Wiman, 1905)
- *Palaeedyptes klekowskii* Myrcha, Tatur y del Valle, 1990
- *Tonniornis mesetaensis* Acosta Hospitaleche, Reguero y Marensi, 2006
- *Tonniornis minimum* Tambussi, Acosta Hospitaleche, Reguero y Marensi, 2006

Exceptuando *Aprosdokitos mikrotero*, *Tonniornis mesetaensis* y *T. minimum* (descritas a partir de húmeros), las demás especies están basadas en tarsometatarsos (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2019b).

1.3. Los análisis osteohistológicos: ¿por qué estudiar la microestructura ósea de los pingüinos?

La osteohistología es una rama de la histología que se especializa en el estudio de la microestructura ósea mediante el análisis de la estructura, composición y procesos que intervienen en la formación del tejido óseo. Dentro de este campo, la paleohistología se centra en la microestructura ósea de los organismos extintos, proporcionando información clave sobre su fisiología y ecología. Al igual que otros enfoques paleobiológicos (*e.g.*, Atterholt y Woodward, 2021), la paleohistología se fundamenta en el “principio del actualismo” (Farlow *et al.*, 1995). Este principio establece que, si un tejido óseo está asociado a un proceso fisiológico en animales vivientes, bajo condiciones ambientales similares, la presencia de un tejido homólogo en animales extintos sugiere la existencia de procesos fisiológicos equivalentes. Este planteamiento asume que las condiciones ambientales del pasado, como la gravedad, temperatura, composición y presión atmosférica, fueron comparables a las actuales. Sin embargo, la microestructura ósea también puede ser influenciada, de manera temporal o permanente, por factores adicionales al estilo de vida, los cuales a menudo se excluyen en las inferencias paleoecológicas. Entre estos factores se encuentran el sexo, la edad del individuo, el estado reproductivo y la disponibilidad de alimentos (Canoville *et al.*, 2024).

Bajo esta mirada, el estudio de la microestructura ósea en tetrápodos acuáticos es esencial porque permite comprender aspectos clave sobre su fisiología, ecología y evolución. La paleohistología aporta información sobre adaptaciones ecológicas y biomecánicas específicas, integrando señales de ontogenia, filogenia, demandas mecánicas y factores ambientales (Padian, 2013). Estas señales ofrecen una perspectiva única que complementa los análisis morfológicos tradicionales, permitiendo reconstruir aspectos de la biología de los organismos extintos con mayor precisión. Por ejemplo, al evaluar la geometría interna y el grosor relativo de la pared ósea (*relative bone wall thickness, RBT*), es posible inferir las propiedades biomecánicas del esqueleto. Además, los estudios osteohistológicos proporcionan evidencia directa sobre las tasas cualitativas de formación ósea (rápida o lenta), los patrones de formación (continuos o interrumpidos periódicamente), la ontogenia, la dinámica de crecimiento y desarrollo (crecimiento determinado o indeterminado), el dimorfismo sexual, así como aspectos de su paleoecología, entre otros (Farlow *et al.*, 1995; Padian, 1997; Chinsamy, 2005; Padian, 2013).

El estudio de la osteohistología en tetrápodos acuáticos revela dos patrones histológicos principales: una estructura ósea compacta y densa (paquiostótica u osteoesclerótica) y una estructura porosa y ligera (osteoporótica) (de Ricqlès y de Buffrénil, 2001; Houssaye, 2009, 2013). Estos contrastes resultan de adaptaciones específicas al medio ambiente y de la historia evolutiva de los grupos estudiados. En el caso de los Sphenisciformes, objeto de este análisis, se observa una estructura ósea compacta debido al incremento de la masa ósea. Este aumento, conocido como *bone mass increase* (BMI), puede lograrse a través de diversos mecanismos óseos que dan lugar a patrones microestructurales distintos (Houssaye, 2009, 2013). Entre estos mecanismos destacan la paquiostosis, la osteosclerosis y la paquiosteosclerosis (una combinación de los dos primeros) (ver Fig. 1). La paquiostosis, en un contexto no patológico, hace referencia a una hipertrofia ósea o sobrecrecimiento del hueso. En un sentido estricto, se vincula con la hiperplasia del hueso periostal (de Ricqlès y de Buffrénil, 2001; Houssaye, 2009, 2013), lo que aumenta el volumen óseo y produce alteraciones en la morfología externa del hueso. Por otro lado, la osteosclerosis implica un incremento de la masa ósea en la región interna del hueso, que puede originarse por el engrosamiento de la capa circunferencial interna, la compactación del tejido trabecular o la inhibición de la reabsorción ósea durante la remodelación (Domning y de Buffrénil, 1991; de Ricqlès y de Buffrénil, 2001; Houssaye, 2009, 2013), sin afectar la morfología externa del hueso. Finalmente, cuando la paquiostosis y la osteosclerosis ocurren simultáneamente, se denomina paquiosteosclerosis (Domning y de Buffrénil, 1991; Houssaye, 2009, 2013).

Como se mencionó anteriormente, los huesos de los pingüinos se caracterizan por un tejido compacto con una cavidad medular reducida o ausente. Esta elevada densidad ósea resulta de la compactación interna de los tejidos, producto de la expansión centrípeta de la capa circunferencial interna (*e.g.*, Meister, 1962; Ksepka *et al.*, 2015) y/o por la compactación secundaria del tejido trabecular (*e.g.*, Garat *et al.*, 2023). Esta especialización tisular, conocida como osteosclerosis (de Ricqlès y de Buffrénil, 2001; Ksepka *et al.*, 2008; Cerda *et al.*, 2015), es ampliamente aceptada en la literatura, aunque en el pasado también se mencionó como paquiostosis (Meister, 1962; Mayr, 2005; Ksepka *et al.*, 2006; Livezey y Zusi, 2006) o paquiosteosclerosis (Houssaye, 2009). Sin embargo, Ksepka *et al.* (2015) concluyeron que el término paquiostosis no es aplicable a los pingüinos, ya que no exhiben hiperplasia periostal. Meister (1962) denominó inicialmente los tejidos óseos de los pingüinos como paquiostóticos debido al grosor cortical y la densidad de los huesos. No obstante, este autor demostró que la elevada densidad ósea del húmero de los pingüinos es resultado de la compactación interna de los tejidos, atribuida a la expansión centrípeta de la capa circunferencial interna y no a la capa

circunferencial externa del tejido cortical. Patrones similares se describieron en una serie ontogenética de *Aptenodytes patagonicus* (Canoville, 2010; Canoville *et al.*, 2024) y en diversos taxones de pingüinos del Eoceno (Ksepka *et al.*, 2015).

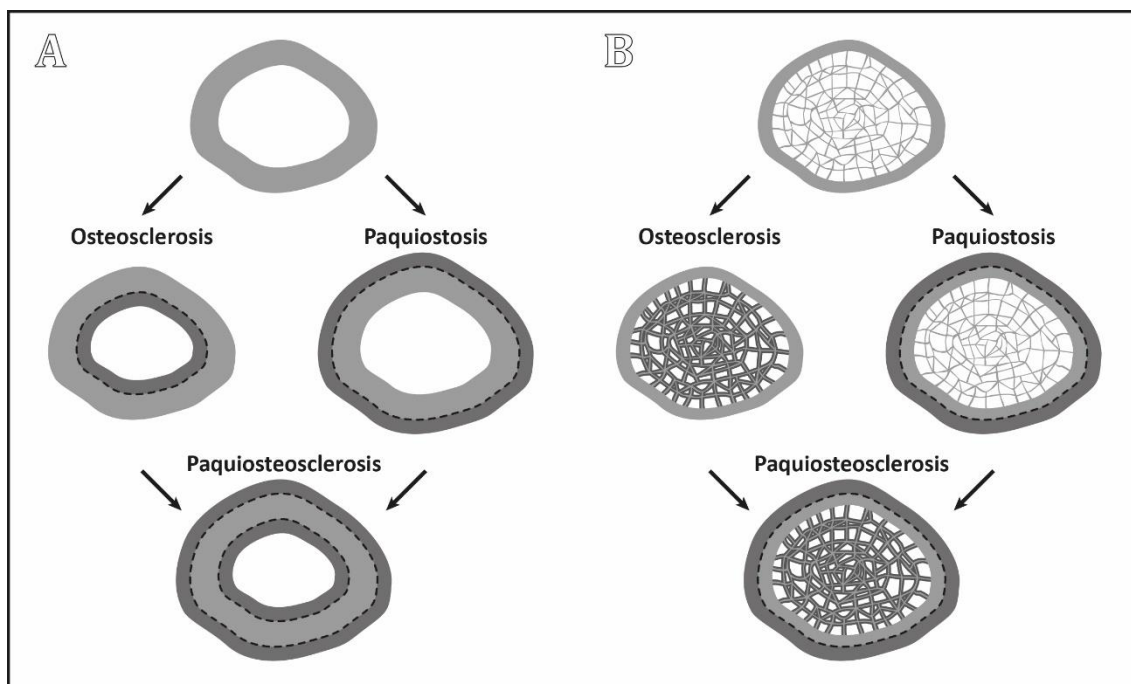


Figura 1. (A) Especializaciones óseas a partir de un hueso con cavidad medular. (B) Especializaciones óseas a partir de un hueso con tejido trabecular. El gris oscuro indica el nuevo tejido depositado. Tomado y modificado de Talevi (2010).

Así, la información paleobiológica obtenida a través de análisis osteohistológicos destaca la relevancia de realizar observaciones específicas para cada grupo estudiado. En el caso de los pingüinos, esto permite ajustar la precisión en los análisis y las inferencias derivadas de la investigación. En esta tesis, se lleva a cabo un estudio detallado de la microanatomía e histología ósea de los Sphenisciformes del Eoceno de la Isla Marambio (Antártida), seleccionando como grupo comparativo a representantes actuales de los géneros *Aptenodytes*, *Pygoscelis* y *Spheniscus*.

1.4. Los estudios paleohistológicos en Aves fósiles acuáticas

Ciertas características microestructurales de las aves están directamente relacionadas con sus hábitos locomotores. Por ejemplo, las aves voladoras presentan un alto grado de vascularización con una organización espacial reticular, un periostio delgado pero compacto, baja densidad ósea y una ausencia, o escasa presencia, de líneas de crecimiento detenido (Hall, 1991; Chinsamy, 2005). Estas particularidades reflejan las altas tasas metabólicas del grupo y las propiedades biomecánicas necesarias para el vuelo. Sin embargo, al analizar en detalle la microestructura de las aves no voladoras, como *Hesperornis* y *Patagopteryx*, los patrones

estructurales cambian radicalmente (Houde, 1987; Chinsamy *et al.*, 1998). De manera similar, se han observado patrones comparables en grupos actuales como las ratites y los pingüinos (*e.g.*, Chinsamy, 1995; Chinsamy *et al.*, 1995; Turvey *et al.*, 2005).

Chinsamy *et al.* (1998) realizaron un análisis comparativo de la histología ósea de *Hesperornis regalis* junto con otras aves del Cretácico, como *Ichthyornis victor* (un ave voladora y piscívora de los depósitos marinos de América del Norte) y *Polarornis gregorii* (Chatterjee, 2002), un ave de la Formación López de Bertodano en la Isla Seymour/Marambio, Antártida. Su estudio reveló que el fémur de *H. regalis* presentaba una pared ósea gruesa y compacta, y una cavidad medular pequeña, mientras que *I. victor* exhibía una fina capa de hueso compacto compuesto por tejido fibrolamelar y una cavidad medular más extensa, características que contribuyen a aligerar el esqueleto. Asimismo, identificaron que los patrones óseos de *Hesperornis* eran similares a los observados en *Aptenodytes forsteri* (pingüino emperador) y *Spheniscus demersus* (pingüino africano). Estas particularidades se han atribuido directamente al estilo de vida buceador de estas especies, sugiriendo que el incremento de la masa ósea habría mejorado el control de la flotabilidad durante el buceo (Chinsamy *et al.*, 1998). Por el contrario, el patrón microestructural de *Ichthyornis*, similar al de otras aves voladoras, se interpreta como una adaptación específica para el vuelo. Dentro de este mismo estudio, los autores compararon el grosor del periostio de *Polarornis gregorii* con el de otras aves buceadoras con capacidad de vuelo (*e.g.*, *Gavia stellata* o *Podiceps nigricollis*), observando que esta especie presentaba un periostio aún más grueso, lo que probablemente le impedía volar o, al menos, limitaba significativamente su capacidad de vuelo (Chinsamy *et al.*, 1998).

De igual modo, Wilson y Chin (2014) llevaron a cabo un análisis histológico de una serie de huesos largos de Hesperornithiformes procedentes de Kansas y del Ártico, con el objetivo de investigar cómo el clima y las migraciones afectan el desarrollo y crecimiento óseo. Para ello, compararon la histología de *Hesperornis* con la de tres especies actuales de pingüinos: *Pygoscelis adeliae*, *P. antarctica* y *P. papua*, de las cuales las dos primeras presentan hábitos migratorios (Polito y Trivelpiece, 2008). En general, factores como el estrés alimenticio, los ayunos prolongados, el desgaste energético y las condiciones invernales suelen generar cierto tipo de zonación ósea o dejar marcas de crecimiento en el tejido (*e.g.*, Tütken *et al.*, 2004; Castanet, 2006). Sin embargo, ante la ausencia de tales evidencias en los especímenes analizados, Wilson y Chin (2014) plantearon que estas características podrían indicar que la maduración esquelética de estas aves ocurría antes de la migración o de la temporada invernal.

Por otro lado, Garcia Marsà *et al.* (2019) analizaron la microestructura ósea de *Vegavis iai*, un Neornithes buceador del Cretácico Superior, proveniente de la Formación López de

Bertodano (Maastrichtiano) en la Península Antártica. Su estudio reveló que la histología de *Vegavis* exhibe una matriz fibrolamelar con alta vascularización y ausencia de líneas de crecimiento detenido. Este perfil osteohistológico podría estar relacionado con las altas tasas metabólicas características de las aves modernas, particularidades ausentes en linajes más primitivos de aves. Además, *Vegavis* muestra cierto grado de osteosclerosis, definido por un aumento en la compactación interna y la inhibición de la remodelación, patrones atribuibles a su estilo de vida buceador. Con base en el grosor relativo de sus huesos (*RBT*), es probable que se tratara de un ave buceadora que se propulsaba por las patas. En la misma publicación, Garcia Marsà *et al.* compararon la osteohistología de *Vegavis* con la de *Polarornis*, concluyendo que ambos presentaban una microestructura semejante. Debido a esto, se asume que ambas especies poseían altas tasas de crecimiento, como ocurre en la mayoría de los Ornithurae (Padian *et al.*, 2001). Sin embargo, el grado de osteosclerosis de *Polarornis* es ligeramente superior al de *Vegavis*. Los autores sugieren que estas diferencias en el grado de osteosclerosis podrían estar vinculadas a variaciones en las capacidades de buceo, siendo *Polarornis* más apto para realizar inmersiones más profundas y prolongadas que *Vegavis* (Garcia Marsà *et al.*, 2019), de manera similar a lo observado en los pingüinos. Esta hipótesis también ha sido propuesta para los pingüinos fósiles (Cerdea *et al.*, 2015).

Finalmente, la paleohistología también se ha utilizado, aunque con resultados limitados, para establecer relaciones filogenéticas o afinidades sistemáticas. Como se ha mencionado, en el caso de *Hesperornis* se han propuesto afinidades sistemáticas con las neognatas, basándose en sus características vasculares y en los patrones espaciales de las osteonas (Houde, 1987). Dado que los patrones vasculares de las aves paleognatas son más similares a los de los grupos primitivos de dinosaurios, Houde (1987) sugirió que los patrones vasculares de tipo reticular presentes en *Hesperornis* podrían constituir una sinapomorfía de las aves neognatas.

1.5. Antecedentes histológicos en pingüinos actuales y fósiles

A nivel anatómico, la morfología ósea de los pingüinos está bien documentada (*e.g.*, Stonehouse, 1975; Simpson, 1976), y varios autores destacan su alta densidad ósea y la ausencia de neumatización (*e.g.*, Meister, 1962; Cerdeá *et al.*, 2015; Ksepka *et al.*, 2015; Garcia Marsà *et al.*, 2020). Sin embargo, los estudios histológicos sobre estas aves siguen siendo limitados. Aunque el primer antecedente sobre la histología de los Sphenisciformes data de la década de 1960 (Meister, 1962), en los últimos años ha habido un aumento en este tipo de investigaciones (de Margerie *et al.*, 2004; Clarke *et al.*, 2010; Cerdeá *et al.*, 2015; Ksepka *et al.*, 2015; Garcia Marsà *et al.*, 2020; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2020; Garat *et al.*, 2023, 2025; Canoville *et al.*, 2024).

Meister (1962) publicó el primer estudio sobre la histología de pingüinos actuales. Describió los tejidos del tibiotarso de un macho de *Aptenodytes patagonicus* (pingüino rey), el húmero y fémur de un macho de *Aptenodytes forsteri* (pingüino emperador), el fémur y tibiotarso de un macho de *Pygoscelis adeliae* (pingüino de Adelia), y el esqueleto completo de un pichón de *Aptenodytes patagonicus*. Sus resultados indican que los huesos largos de individuos maduros presentan una mayor densidad ósea, un periostio grueso, ausencia de neumatización y una cavidad medular escasa o nula. Por otro lado, en el caso del pichón, se observaron fibras colágenas, fibroblastos, osteoblastos, un núcleo cartilaginoso en las secciones transversales y una mayor vascularización. Otro de los antecedentes sobre la histología de pingüinos actuales proviene del trabajo de Margerie *et al.* (2004). En su estudio, describieron la microanatomía de los huesos largos (húmero, radio, fémur y tibiotarso) de cuatro pichones de *Aptenodytes patagonicus*, con el fin de registrar experimentalmente las tasas de crecimiento del tejido óseo durante las primeras semanas de vida. Su investigación demostró que el pingüino rey exhibe las tasas de crecimiento aposicional más rápidas registradas hasta la fecha, con un máximo de 171 $\mu\text{m}/\text{día}$. Esta especie también es conocida por ser una de las pocas aves que produce líneas de crecimiento detenido (Castanet, 2006). Castanet (2006) sugiere que estas marcas de crecimiento se producen debido a los largos periodos de ayuno que soporta la especie, un aspecto particular del ciclo de vida de *A. patagonicus*. Entre otros estudios histológicos sobre pingüinos actuales, se destacan los trabajos de Chinsamy *et al.* (1998), Wilson y Chin (2014) y Garcia Marsà *et al.* (2019), donde se pone un mayor énfasis en la comparación con aves fósiles de hábito acuático.

En cuanto a los estudios realizados sobre especies fósiles, Cerda *et al.* (2015) analizaron la microanatomía y la histología de los tarsometatarsos de ocho pingüinos adultos del Eoceno de Antártida (*Anthropornis grandis*, *A. nordenskjoldi*, *Archaeospheniscus wimani*, *Delphinornis arctowskii*, *D. larseni*, *Marambiornis exilis*, *Palaeudyptes gunnari* y *P. klekowskii*). Estos autores reconocieron dos patrones microestructurales: taxones que exhiben un claro tejido osteoesclerótico (*Anthropornis* spp., *Archaeospheniscus wimani* y *Palaeudyptes gunnari*) y taxones que exhiben cavidades medulares bien desarrolladas (*Delphinornis* spp., *Palaeudyptes klekowskii* y *Marambiornis exilis*). En todos los especímenes, el hueso cortical estaba constituido por tejido fibrolamelar primario, muy vascularizado y con distintos grados de remodelación ósea. Las cavidades medulares, de estar presentes, se encontraban rodeadas por una gruesa capa de tejido lamelar y por tejido esponjoso compactado. Estas variaciones en la densidad ósea de los pingüinos reflejarían distintas capacidades en el hábito acuático, donde huesos más

denso permitirían alcanzar mayores profundidades e incursiones más prolongadas durante el buceo (Cerdea *et al.*, 2015).

En relación con otras especies fósiles, Ksepka *et al.* (2015) detallaron la microestructura de *Palaeospheniscus patagonicus* (un pingüino del Mioceno de Patagonia) y varios taxones indeterminados del Eoceno de la Isla Marambio, junto con dos especies actuales de pingüinos, *Spheniscus sp.* y *Aptenodytes forsteri*. Respecto a los taxones indeterminados, Ksepka *et al.* (2015) diferenciaron dos grupos informales que denominaron taxones de talla pequeña y taxones de talla grande. A su vez, de acuerdo con el tamaño, lograron acotar la posible identidad taxonómica de las especies: *Delphinornis sp.*, *Marambiornis sp.* y *Mesetaornis sp.* (para los de talla pequeña), y *Anthropornis sp.* y *Palaeodyptes sp.* (para los de talla grande). Ksepka *et al.* (2015) proponen dos transiciones clave durante el cambio del típico húmero neummatizado de las aves al húmero osteoesclerótico denso de los pingüinos. En la primera etapa, se produce una reducción de la cavidad medular, lo cual ocurre por la disminución de la actividad osteoclástica perimedular. En la segunda transición, se logra una mayor densidad del córtex mediante la compactación del tejido. Sus resultados indicaron que, en el caso de los taxones indeterminados del Eoceno, se forma una matriz entretejida inicial, pero la subsecuente compactación es menos completa y, por lo tanto, las cavidades medulares permanecen en el estadio adulto. Además, en los pingüinos fósiles del Eoceno, se observan cavidades medulares más pequeñas y, en consecuencia, presentan valores de compactación más altos en relación con los taxones actuales. Por otro lado, para *Spheniscus sp.*, *Aptenodytes forsteri* y *Palaeospheniscus patagonicus*, la mayor parte de la corteza interna se forma por una rápida osteogénesis, generando un "enrejado" inicial de la matriz ósea entretejida. Posteriormente, los espacios abiertos se rellenan lentamente mediante la depositación centripeta del tejido pseudolamelar. Asimismo, Ksepka *et al.* (2015) mencionan que no han observado líneas de crecimiento detenido en ninguna de las muestras actuales analizadas. La ausencia de estas líneas de crecimiento indicaría que, para los pingüinos de talla grande, su ciclo de crecimiento se completaba sin una significativa pausa durante la depositación del hueso. Esto sugeriría que no atravesaban largos periodos de ayuno, de acuerdo con las interpretaciones de Castanet (2006).

Por otra parte, en García Marsà *et al.* (2020) describieron el primer registro de *globuli ossei* (lagunas de condrocitos o condroplastos) en Aves, a partir de un estudio realizado en el tarsometatarso de *Delphinornis arctowskii* del Eoceno de la Antártida. Los condroplastos son la región capsular o "lagunas" en donde se encuentran los condrocitos. Usualmente se preservan como vestigios de los elementos cartilaginosos del esqueleto en los tetrápodos (*e.g.*, de Buffrénil *et al.*, 2014), sobre todo cuando dichos grupos presentan bajas tasas de remodelación ósea

(Quilhac *et al.*, 2014). Cuando los condrocitos sobreviven a la osificación de los tejidos cartilagosos, suelen quedar atrapados en espacios lagunares denominados *globuli ossei* (Francillon Vieillot *et al.*, 1990; Quilhac *et al.*, 2014). Generalmente se los asocia a la reducción de la actividad condroclástica, la cual es interpretada como un posible mecanismo de osteosclerosis (*e.g.*, de Buffrénil *et al.*, 1990, 2010). Sin embargo, Garcia Marsà *et al.* (2020) consideran que su presencia no se encuentra vinculada al aumento de la densidad ósea debido a que, en los pingüinos, la condición osteosclerótica no deriva de la inhibición de la actividad condroclástica, sino del relleno secundario de la cavidad medular. En virtud de lo mencionado, Garcia Marsà *et al.* (2020) asumen que la presencia de lagunas de condrocitos se produce a causa de una osificación endocondral incompleta, por la inhibición de la remodelación o por el relleno de las cavidades internas (*e.g.*, Houssaye, 2009; Quilhac *et al.*, 2014).

Con relación al tejido medular (*medullary bone*) de los pingüinos, en Garat *et al.* (2023) reportaron la presencia de este tejido en *Pygoscelis adeliae*, conformando el primer antecedente de tejido medular en Sphenisciformes. Este tejido puede emplearse como un marcador de actividad reproductiva o maduración sexual (Bailleul *et al.*, 2019; Garat *et al.*, 2023). Asimismo, Garat *et al.* (2023) identificaron diferencias microestructurales sexuales que se vinculaban con la acción osteoclástica característica del tejido medular. Concretamente, el macho presentó una cavidad medular bien definida y delimitada por una capa circunferencial interna (*inner circumferential layer, ICL*) en el fémur, tibiotarso, tarsometatarso, costilla vertebral y esternal, mientras que en la hembra se observó un espacio medular sin un *ICL*, menor grado de compactación ósea y (en consecuencia) un mayor desarrollo de espacios intertrabeculares.

Recientemente, Canoville *et al.* (2024) describieron una serie ontogenética de 34 especímenes de *Aptenodytes patagonicus* (entre ellos pichones y adultos) donde investigaron los cambios microestructurales de los huesos de las extremidades posteriores y anteriores. Sus resultados indicaron que la arquitectura y compactación de los huesos de los miembros posteriores maduran antes que los miembros anteriores. Asimismo, designaron tres fases de desarrollo para los pichones de *A. patagonicus* (Periodo I, II y III). Durante los primeros cuatro meses (Periodo I), los pichones alcanzan del 75 al 90% de la talla adulta. En esta fase, experimentan un crecimiento periostal activo junto a la expansión de la cavidad medular. Luego, durante los meses de mediados de mayo y principios de septiembre (Periodo II), los pichones sufren ayunos intermitentes durante el invierno austral, pudiendo perder hasta el 40% y 50% de la masa corporal. Aquí comienza gradualmente la compactación interna del tejido, cesa la expansión de la cavidad medular y disminuye el crecimiento en diámetro de los huesos. Luego,

entre septiembre y diciembre (Periodo III), se reinicia el cuidado parental, se gana peso, aumentan los espacios de resorción ósea y ocurre el cambio de plumaje. En efecto, al cabo de un año, el pingüino alcanza la talla y el plumaje de un individuo adulto.

Finalmente, y más allá del objetivo de esta tesis, vale la pena mencionar dos importantes hallazgos de tejidos blandos excepcionalmente preservados (Clarke *et al.*, 2010; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2020). Clarke *et al.* (2010) describieron las características del plumaje de *Inkayacu paracasensis*, una especie extinta del Eoceno superior de Yumaque, Reserva Nacional de Paracas, Perú. En dicho estudio, lograron analizar los melanosomas conservados en las plumas y, de ese modo, determinar el arreglo de colores de la especie, indicando que su plumaje era predominantemente gris y marrón rojizo (colores usuales en otras aves, pero no en los pingüinos). Por su parte, Acosta Hospitaleche *et al.* (2020) describieron la presencia de piel mineralizada en un ala articulada de *Palaeudyptes gunnari*, en el Luteciense (Eoceno medio) de la Isla Seymour, Antártida. Este hallazgo presenta restos de tejido conectivo y preserva la morfología y disposición de los folículos de las plumas, lo que permite estimar la densidad del plumaje.

Los trabajos paleohistológicos sobre pingüinos fósiles recuperados de Antártida son extremadamente escasos. Los únicos antecedentes publicados, como ha sido mencionado anteriormente, corresponden a Cerda *et al.* (2015), Ksepka *et al.* (2015), Acosta Hospitaleche *et al.* (2020) y Garcia Marsà *et al.* (2020). Por todo lo expuesto, el estudio de la paleohistología en Sphenisciformes, en particular de los ejemplares provenientes de Antártida, se presenta como un vasto campo de estudio aún escasamente explorado, y capaz de ofrecer información novedosa sobre la paleobiología y las condiciones paleoambientales bajo las cuales estas aves vivieron. Esta línea de trabajo se desarrolla extensamente en la presente tesis doctoral.

1.6. Objetivos e Hipótesis

El objetivo general del presente trabajo de tesis es analizar la microanatomía y osteohistología ósea en pingüinos actuales y del Eoceno de la Isla Marambio, Antártida. En función de ello, se promueven los siguientes objetivos específicos:

1. Caracterizar la microestructura ósea de *Anthropornis grandis*, *A. nordenskjoldi*, *Aptenodytes forsteri*, *Archaeospheniscus lopdelli*, *A. wimani*, *Delphinornis arctowskii*, *D. larseni*, *Marambiornis exilis*, *Mesetaornis sp.*, *Palaeudyptes gunnari*, *P. klekowskii*, *Pygoscelis adeliae*, *P. antarctica*, *P. papua* y *Spheniscus magellanicus*.
2. Establecer la existencia de diferencias taxonómicas a nivel microanatómico y osteohistológico entre las especies bajo estudio.

3. Determinar si el crecimiento en los taxones referidos era continuo o interrumpido y establecer si este crecimiento era además determinado o indeterminado.
4. Definir, en base a los taxones de los cuales se dispone de secuencias ontogenéticas, los cambios en las velocidades relativas de crecimiento a lo largo del desarrollo.
5. En relación con la presencia de marcas de crecimiento, estimar la longevidad de los individuos examinados.
6. Identificar posibles tejidos relacionados con el sexo y la reproducción en las especies bajo estudio.
7. Analizar el impacto de las variaciones intraespecíficas (ontogenia, dimorfismo sexual) en la diferenciación de las especies antárticas del Eoceno.

En este contexto, se han propuesto las siguientes hipótesis de trabajo, que se enumeran en concordancia con los objetivos planteados:

- H1. Existen diferencias interespecíficas en la microestructura ósea de las especies bajo estudio.
- H2. Existen diferencias taxonómicas a nivel microanatómico y osteohistológico en virtud del género y la especie.
- H3. Los pingüinos poseen un crecimiento osteológico cíclico.
- H4. Los pingüinos del Eoceno de Antártida presentan un crecimiento acelerado y continuo (al menos en las primeras etapas del desarrollo), lo cual constituye un carácter observable y medible a partir de su osteohistología.
- H5. La longevidad de los individuos del Eoceno es un factor determinante para alcanzar grandes tallas corporales.
- H6. a) Los huesos apendiculares desarrollan tejido medular en las hembras de pingüinos.
b) El tejido medular generado luego de la muda del plumaje es diferenciable de aquel desarrollado en las hembras luego de oviponer.
- H7. a) El dimorfismo sexual se traduce en tamaño en los pingüinos del Eoceno.
b) *Palaeudyptes* posee una única especie antártica, que desarrolla un gran dimorfismo sexual, detectable a partir de su osteohistología.
c) *Anthropornis* posee una única especie antártica con un alto grado de dimorfismo sexual, detectable a partir de su osteohistología.
d) Los resultados osteohistológicos aportan datos concretos para la sistemática de los Sphenisciformes, que permiten reducir el número de especies reconocibles para el Eoceno de Antártida.

1.7. Organización de la Tesis

La presente tesis está organizada de la siguiente manera: en el Capítulo II se describen los materiales utilizados, detallando la colección a la que pertenecen, su ubicación geográfica y las unidades estratigráficas de las que provienen. Además, se presenta la metodología, especificando las técnicas y los criterios empleados en el análisis, así como la terminología utilizada. En los Capítulos III y IV se proporciona una descripción histológica detallada de los materiales analizados de varios especímenes de Sphenisciformes (actuales y fósiles). En ellos, se definen los patrones óseos microestructurales y se incluye una síntesis de los contenidos tratados en cada apartado temático. En el Capítulo V, a partir de dichos patrones, se proponen inferencias fisiológicas, ecológicas y evolutivas de los taxones estudiados. Además, se analizan diferencias histológicas relacionadas con variaciones intra e interespecíficas, el estado ontogenético, los hábitos dietarios y de locomoción, la eficiencia de los mecanismos de compactación, la diferenciación sexual y la variabilidad en los tamaños. Finalmente, en el Capítulo VI se exponen los alcances de los objetivos planteados, la evaluación de las hipótesis, las conclusiones de este trabajo y las futuras líneas de investigación derivadas de los resultados obtenidos.

1.8. Bibliografía Capítulo I

- Acosta Hospitaleche, C. (2004). *Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de Patagonia. Sistemática, biogeografía y evolución* (Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata). Available from <http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000087>
- Acosta Hospitaleche, C., De Los Reyes, M., Santillana, S. y Reguero, M. (2020). First fossilized skin of a giant penguin from the Eocene of Antarctica. *Lethaia*, 53(3), 409–420. <https://doi.org/10.1111/let.12366>
- Acosta Hospitaleche, C. y Di Carlo, U. (2012). Una singular escápula de pingüino (Aves; Sphenisciformes) del Eoceno de Antártida: reconstrucción muscular e implicancias funcionales. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 118(3), 493–501.
- Acosta Hospitaleche, C., Haidr, N., Paulina-Carabajal, A. y Reguero, M. (2019a). The first skull of *Anthropornis grandis* (Aves, Sphenisciformes) associated with postcranial elements. *Comptes Rendus Palevol*, 18(6), 599–617. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.06.003>
- Acosta Hospitaleche, C., Jadwiszczak, P., Clarke, J. A. y Cenizo, M. (2019b). The fossil record of birds from the James Ross Basin, West Antarctica. *Advances in Polar Science*, 30(3), 251–273. <https://doi.org/10.13679/j.advps.2019.0014>
- Acosta Hospitaleche, C., Reguero, M. y Santillana, S. (2017). *Aprosdokitos mikrotero* gen. et sp. nov., the tiniest Sphenisciformes that lived in Antarctica during the Paleogene. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 283(1), 25–34. <http://dx.doi.org/10.1127/njgpa/2017/0624>
- Atterholt, J. y Woodward, H. N. (2021). A histological survey of avian post-natal skeletal ontogeny. *PeerJ*, 9, e12160. <https://doi.org/10.7717/peerj.12160>
- Bailleul, A. M., O'Connor, J. y Schweitzer, M. H. (2019). Dinosaur paleohistology: review, trends and new avenues of investigation. *PeerJ*, 7, e7764. <https://doi.org/10.7717/peerj.7764>
- de Buffrénil, V., Canoville, A., D'Anastasio, R. y Domning, D. P. (2010). Evolution of Sirenian Pachyosteosclerosis, a Model-case for the Study of Bone Structure in Aquatic Tetrapods. *Journal of Mammalian Evolution*, 17, 101–120. <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9130-1>
- de Buffrénil, V., Canoville, A., Evans, S.E. y Laurin, M. (2015). Histological study of karaurids, the oldest known (stem) urodeles. *Historical Biology*, 27(1), 109–114. <https://doi.org/10.1080/08912963.2013.869800>
- de Buffrénil, V., de Ricqlès, A., De Ray, C. E. y Domning, D. P. (1990). Bone histology of the ribs of the archaeocetes (Mammalia: cetacea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(4), 455–466. <https://doi.org/10.1080/02724634.1990.10011828>
- Canoville, A. (2010). *Diversité microanatomique et histologique des os longs chez les tétrapodes: inférences paléobiologiques* (Tesis Doctoral, Universidad Pierre et Marie Curie).
- Canoville A., Robin, J.-P. y de Buffrénil, V. (2024). Ontogenetic development of limb bone microstructure in the king penguin, *Aptenodytes patagonicus* (Miller, 1778), with considerations for palaeocological inferences in Sphenisciformes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *zlae002*, 1–19. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlae002>
- Castanet, J. (2006). Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships. *Comptes Rendus Palevol*, 5(3–4), 629–636. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2005.10.006>
- Cerda, I. A., Tambussi, C. P. y Degrange, F. J. (2015). Unexpected microanatomical variation among Eocene antarctic stem penguins (Aves: Sphenisciformes). *Historical Biology*, 27(5), 549–557. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.896907>

- Chinsamy, A. (1995). Histological perspectives of growth in the birds *Struthio camelus* and *Sagittarius serpentarius*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 181, 317–323.
- Chinsamy A., Chiappe, L. M. y Dodson, P. (1995). Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. *Paleobiology*, 21(4), 561–574. <https://www.jstor.org/stable/2401222>
- Chinsamy, A. (2005). *The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques*. Johns Hopkins University Press.
- Chinsamy, A., Martin, L. D. y Dodson, P. (1998). Bone microstructure of the diving *Hesperornis* and the volant *Ichthyornis* from the Niobrara Chalk of western Kansas. *Cretaceous Research*, 19(2), 225–235. <https://doi.org/10.1006/cres.1997.0102>
- Clarke, J. A., Ksepka, D. T., Salas-Gismondi, R., Altamirano, A. J., Shawkey, M. D., D’Alba, L., Vinther, J., DeVries, T. J. y Baby, P. (2010). Fossil Evidence for Evolution of Shape and Color of Penguin Feathers. *Science*, 330(6006), 954–957. <https://doi.org/10.1126/science.1193604>
- Davis, L. S. y Renner, M. (2003). *Penguins*. Yale University Press.
- Domning, D. P. y de Buffrenil, V. (1991). Hydrostasis in the Sirenia: quantitative data and functional interpretations. *Marine Mammal Science*, 7(4), 331–368. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1991.tb00111.x>
- Farlow, J. O., Dodson, P. y Chinsamy, A. (1995). Dinosaur Biology. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 26, 445–471. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.26.110195.002305>
- Feduccia, A. (1980). *The age of birds*. Harvard University Press.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., Zylberberg, L. y de Ricqlès, A. (1990). Microstructure and Mineralization of Vertebrate Skeletal Tissue. En J. G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralizations: patterns, processes and evolutionary trends* (pp. 471–530). Van Nostrand Reinhold.
- Garat, L. M., Talevi, M. y Acosta Hospitaleche, C. (2023). Osteohistology of the Antarctic penguin *Pygoscelis adeliae* (Aves, Sphenisciformes): definitive evidence of medullary bone. *Polar Biology*, 46(9), 959–969. <https://doi.org/10.1007/s00300-023-03176-y>
- Garat, L. M., Talevi, M. y Acosta Hospitaleche, C. (2025). Penguin osteohistology: the key role of the inner circumferential layer in sex determination. *Polar Biology*, 48, 38. <https://doi.org/10.1007/s00300-025-03357-x>
- García Marsà, J. A., Agnolín, F. L. y Novas, F. (2019). Bone microstructure of *Vegavis iaai* (Aves, Anseriformes) from the Upper Cretaceous of Vega Island, Antarctica Peninsula. *Historical Biology*, 31(2), 163–167. <http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2017.1348503>
- García Marsà, J. A., Tambussi, C. P. y Cerda, I. A. (2020). First evidence of globuli ossei in bird (Aves, Sphenisciformes). Implications on paleohistology and bird behaviour. *Historical Biology*, 32(4), 570–573. <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1508288>
- Habib, M. (2010). The structural mechanics and evolutions of aquaflying birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(4), 687–690. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01372.x>
- Habib, M. B. y Ruff, C. B. (2008). The effects of locomotion on the structural characteristics of avian limb bones. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 153(3), 601–624. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00402.x>
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., et al. (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320(5884), 1763–1768. <https://doi.org/10.1126/science.1157704>
- Hall, B. K. (1991). What is bone growth? En B. G. Sarnat y A. D. Dixon (Eds.), *Fundamentals of Bone Growth* (pp. 605–612). CRC Press.

- Houde, P. (1987). Histological evidence for systematic position of *Hesperornis* (Odontornithes: Hesperornithiformes). *The Auk*, 104(1), 125–129. <https://doi.org/10.2307/4087243>
- Houssaye, A. (2009). “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4(4), 325–340. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2009.00146.x>
- Houssaye, A. (2013). Palaeoecological and morphofunctional interpretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates. *Biological Reviews*, 88(1), 117–139. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00243.x>
- del Hoyo, J., Elliott, A. y Sargatal, J. (1992). *Handbook of the birds of the world. Volume 1. Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions.
- Jadwiszczak, P. (2006a). Eocene penguins of Seymour Island, Antarctica: Taxonomy. *Polish Polar Research*, 27(1), 3–62.
- Jadwiszczak, P. (2006b). Eocene penguins of Seymour Island, Antarctica: The earliest record, taxonomic problems and some evolutionary considerations. *Polish Polar Research*, 27(4), 287–302.
- Jadwiszczak, P. (2009). Penguin past: The current state of knowledge. *Polish Polar Research*, 30(1), 2–28.
- Jadwiszczak, P., Reguero, M. y Mörs, T. (2021). A new small-sized penguin from the late Eocene of Seymour Island with additional material of *Mesetaornis polaris*. *GFF*, 143(2–3), 283–291. <https://doi.org/10.1080/11035897.2021.1900385>
- Jarvis, E., Mirarab, S., Aberer, A. J., et al. (2014). Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346(6215), 1320–1331. <https://doi.org/10.1126/science.1253451>
- Ksepka, D. T., Bertelli, S. y Giannini, N. P. (2006). The phylogeny of the living and fossil Sphenisciformes (penguins). *Cladistics*, 22(5), 412–441. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00116.x>
- Ksepka, D. T. y Clarke, J. A. (2010). The basal penguin (Aves: Sphenisciformes) *Perudyptes devriesi* and a phylogenetic evaluation of the penguin fossil record. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 337, 1–77. <https://doi.org/10.1206/653.1>
- Ksepka, D. T., Clarke, J. A., DeVries, T. J. y Urbina, M. (2008). Osteology of *Icadyptes salasi*, a giant penguin from the Eocene of Peru. *Journal of Anatomy*, 213(2), 131–147. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00927.x>
- Ksepka, D. T., Werning, S., Sclafani, M. y Boles, Z. M. (2015). Bone histology in extant and fossil penguins (Aves: Sphenisciformes). *Journal of Anatomy*, 227(5), 611–630. <https://doi.org/10.1111/joa.12367>
- Livezey, B. C. y Zusi, R. L. (2006). Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy: I. methods and characters. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 37, 1–544.
- de Margerie E., Robin, J.-P., Verrier, D., Cubo, J., Groscolas, R. y Castanet, J. (2004). Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labeling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology*, 207(5), 869–879. <https://doi.org/10.1242/jeb.00841>
- Marples, B. J. (1962). Observations on the history of penguins. En G. W. Leeper (Ed.), *The evolution of Living Organisms* (pp. 408–416). Melbourne University Press.
- Martínez, I. (1992). Order Sphenisciformes. En J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the birds of the world. Volume 1. Ostrich to Ducks* (pp. 140–160). Lynx Edicions.
- Mayr, G. (2005). Tertiary pterosaurs (Aves, Pterosauridae) and a novel hypothesis on the phylogenetic relationships of penguins (Spheniscidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43(1), 61–71. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2004.00291.x>
- Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Marensi, S. y Olivero, E. (2013). Mapa geológico de la isla Marambio (Seymour), escala 1:20.000. Primera edición. Instituto Geológico y Minero de España.

- Montes Santiago, M. J., Nozal Martín, F. y Santillana, S. (2019). *Geología y Geomorfología de isla Marambio (Seymour)*. Instituto Geológico y Minero de España.
- Motani, R. (2009). The Evolution of Marine Reptiles. *Evolucion: Education and Outreach*, 2, 224–235. <https://doi.org/10.1007/s12052-009-0139-y>
- Meister, W. (1962). Histological Structure of the Long Bones of Penguins. *The Anatomical Record*, 143(4), 377–387. <https://doi.org/10.1002/ar.1091430408>
- Myrcha, A., Jadwiszczak, P., Tambussi, C. P., Noriega, J. I., Gaździcki, A., Tatur, A. y Del Valle, R. A. (2002). Taxonomic revision of Eocene Antarctic penguins based on tarsometatarsal morphology. *Polish Polar Research*, 23(1), 5–46.
- Myrcha, A., Tatur, A. y Del Valle, R. A. (1990). A new species of fossil penguin from Seymour Island, West Antarctica. *Alcheringa*, 14(3), 195–205. <https://doi.org/10.1080/03115519008619055>
- Padian, K. (1997). Encyclopedia of Dinosaurs. En P. J. Currie y K. Padian (Eds.), *Physiology* (pp. 552–557). Academic Press.
- Padian, K. (2013). Why Study the Bone Microstructure of Fossil Tetrapods? En K. Padian y E.-T. Lamm (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods* (pp. 1–11). University of California Press.
- Padian, K., de Ricqlès, A. J. y Horner, J. R. (2001). Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, 412, 405–408. <https://doi.org/10.1038/35086500>
- Polito, M. J. y Trivelpiece, W. Z. (2008). Transition to independence and evidence of extended parental care in the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*). *Marine Biology*, 154(2), 231–240. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-0919-x>
- Quilhac, A., de Ricqlès, A., Lamrous, H. y Zylberberg, L. (2014). Globuli ossei in the long bones of *Pleurodeles waltl* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Journal of Morphology*, 275(11), 1226–1237. <https://doi.org/10.1002/jmor.20296>
- de Ricqlès, A. y de Buffrenil, V. (2001). Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we? En J. M. Mazin y V. de Buffrenil (Eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water* (pp. 289–310). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Sheldon, A. (1997). Ecological Implications of Mosasaur Bone Microstructure. En J. Callaway y E. Nicholls (Eds.), *Ancient Marine Reptiles* (pp. 333–354). Academic Press.
- Sibley, C.G. y Monroe, B. (1990). *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press.
- Simeone, A. y Navarro, X. (2002). Human exploitation of seabirds in coastal southern Chile during the mid-Holocene. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(2), 423–231. <http://doi.org/10.4067/S0716-078X2002000200012>
- Simpson, G. G. (1946). Fossil penguins. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 87, 1–99.
- Simpson, G. G. (1971). Review of fossil penguins from Seymour Island. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 178, 357–387. <https://doi.org/10.1098/rspb.1971.0070>
- Simpson, G. G. (1976). *Penguins: Past and Present, Here and There*. Yale University Press.
- Stonehouse, B. (1975). *The Biology of Penguins*. University Park Press.
- Storrs, G. W. (1993). Function and phylogeny in sauropterygians (Diapsida) evolution. *American Journal of Sciences*, 293(A), 63–90. <https://doi.org/10.2475/ajs.293.A.63>
- Storrs, C. (2019). Researcher Wins Prestigious Blavatnik Award for Bringing Satellite Data to Bear on Antarctic Penguin Research. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 101(1), 1–3. <https://doi.org/10.1002/bes2.1618>

- Talevi, M. (2010). *Estudio paleohistológico de reptiles marinos de Patagonia (Plesiosauria, Mosasauria, Ichthyosauria, Chelonia): aspectos fisiológicos y paleoecológicos implicados* (Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata). Available from <http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126001039>
- Tambussi, C. P., Acosta Hospitaleche, C. I., Reguero, M. A. y Marensi, S. A. (2006). Late Eocene penguins from West Antarctica: systematics and biostratigraphy. En J. E. Francis, D. Pirrie y J. A. Crame (Eds.), *Cretaceous-Tertiary High-Latitude Palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica* (pp. 145–161). Geological Society.
- Turvey, S. T., Green, O. R. y Holdaway, R. N. (2005). Cortical growth marks reveal extended juvenile development in New Zealand moa. *Nature*, 435, 940–943. <https://doi.org/10.1038/nature03635>
- Tütken, T., Pfretzschner, H. U., Vennemann, T. W., Sun, G. y Wang, Y. D. (2004). Paleobiology and skeletochronology of Jurassic dinosaurs: implications from the histology and oxygen isotope compositions of bones. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206(3–4), 217–238. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.01.005>
- Walsh, S. A., MacLeod, N. y O'Neill, M. (2007). Spot the penguin: can reliable taxonomic identifications be made using isolated foot bones? En N. MacLeod (Ed.), *Automated Taxon Identification in Systematics: Theory, Approaches and Applications* (pp. 225–237). CRC Press.
- Wiffen, J., de Buffrénil, V., de Ricqlès, A. y Mazin, J.-M. (1995). Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous Plesiosauria from New Zealand. *Geobios*, 28(5), 625–640. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(95\)80216-9](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(95)80216-9)
- Williams, T. D. (1995). *Bird Families of the world. The penguins*. Oxford University Press.
- Wilson, L. E. y Chin, K. (2014). Comparative osteohistology of *Hesperornis* with reference to pygoscelid penguins: the effects of climate and behaviour on avian bone microstructure. *Royal Society Open Science*, 1(3), 1–16. <https://doi.org/10.1098/rsos.140245>
- Wiman, C. (1905). Vorläufige Mitteilung über die alttertiären Vertebraten der Seymourinsel. *Bulletin of Geological Institute of Uppsala*, 6, 247–253.
- Winkler, D. W., Billerman, S. M. y Lovette, I. J. (2020). Penguins (Spheniscidae), version 1.0. En S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald y T. S. Schulenberg (Eds.), *Birds of the World* (pp. xx–xx). Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/bow.spheni1.01>
- Zusi, R. L. (1975). An interpretation of skull structure in penguins. En B. Stonehouse (Ed.), *The biology of penguins* (pp. 59–84). Macmillan Publishers Ltd.

Capítulo II

MATERIALES Y MÉTODOS



CAPÍTULO II – MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Abreviaturas institucionales

- **CONICET** – Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Argentina)
- **IIPG** – Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (General Roca, Río Negro, Argentina)
- **MLP-PV** – Colección de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata (La Plata, Buenos Aires, Argentina)
- **MLP-O** – Colección de la Sección Ornitología de la División Zoología Vertebrados del Museo de La Plata (La Plata, Buenos Aires, Argentina)
- **CHO** – Colección Histológica de Ornitología
- **UNLP** – Universidad Nacional de La Plata (La Plata, Buenos Aires, Argentina)
 - **FCNyM** – Facultad de Ciencias Naturales y Museo
- **UNRN** – Universidad Nacional de Río Negro (General Roca, Río Negro, Argentina)

2.2. Materiales

Para este estudio se utilizaron varios especímenes fósiles y actuales de Sphenisciformes. De acuerdo con la disponibilidad de restos y la representatividad de especies respecto a la diversidad conocida para el Eoceno de la Antártida, se seleccionaron 14 especímenes comprendidos en las siguientes especies: *Anthropornis grandis*, *A. nordenskjoldi*, *Archaeospheniscus lopdelli*, *A. wimani*, *Delphinornis arctowskii*, *D. larseni*, *Marambiornis exilis*, *Palaeudyptes gunnari* y *P. klekowskii*. Además, se analizaron 20 especímenes determinados a nivel genérico (*Palaeudyptes* sp.), otros determinados por grupos de tamaño (*Delphinornis* sp./*Mesetaornis polaris*/*Marambiornis exilis*) (Jadwiszczak, 2006) y algunos Sphenisciformes indeterminados. Como grupo comparativo, se emplearon las especies de pingüinos actuales *Aptenodytes forsteri*, *Pygoscelis adeliae*, *P. antarctica*, *P. papua* y *Spheniscus magellanicus*, que cubren las necesidades de muestreo para los objetivos planteados. Cabe destacar que la hembra de *Pygoscelis adeliae* fue hallada muerta durante el período de oviposición, conservando un huevo con cáscara completamente formado dentro de su cuerpo. Los materiales seleccionados se encuentran depositados en las colecciones de la División Paleontología Vertebrados y de la Sección Ornitología de la División Zoología Vertebrados, ambos del Museo de La Plata.

En la selección de los elementos óseos se intentó ser lo más abarcativo posible (ver Tabla 1 y el apartado “2.7 Contexto geológico” para la procedencia geográfica y estratigráfica). En este análisis se emplearon principalmente huesos del esqueleto apendicular (húmero, radio, ulna,

carpometacarpo, fémur, tibiotarso, tarsometatarso) y axial (costillas vertebrales y esternales). Dichos elementos del esqueleto son los que han resultado ser más informativos para los análisis osteohistológicos (*e.g.*, Chinsamy, 2005). Por ejemplo, se ha reconocido que la diáfisis de los huesos largos preserva mejor la historia depositacional del hueso durante su crecimiento (Chinsamy, 2005). Por otro lado, las costillas carecen en general de valor diagnóstico (para estudios taxonómicos y filogenéticos), lo cual las hace adecuadas para análisis altamente invasivos, como los preparados histológicos. Conforme a ello, se realizaron cortes transversales de cada hueso a nivel medio de la diáfisis de los siguientes especímenes.

ANÁLISIS OSTEOHISTOLÓGICO DE PINGÜINOS (AVES, SPHENISCIFORMES) DEL EOCENO DE ANTÁRTIDA

N° de Colección	Especie	Elemento óseo	N° de Colección Histológica	Observaciones	Localidad – Estratigrafía
MLP-O 15177	<i>Pygoscelis adeliae</i> (macho adulto)	Húmero (der)	CHO 01-01		Bahía Esperanza, Península Trinidad (Antártida)
		Radio (der)	CHO 01-02		
		Ulna (der)	CHO 01-03		
		Carpometacarpo (der)	CHO 01-04		
		Fémur (der)	CHO 01-05		
		Tibiotarso (der)	CHO 01-06		
		Tarsometatarso (der)	CHO 01-07		
		Costilla vertebral D5 (der)	CHO 01-08	Articula con CHO 01-09	
		Costilla esternal 3 (der)	CHO 01-09	Articula con CHO 01-08	
MLP-O 15137	<i>Pygoscelis adeliae</i> (hembra adulta)	Húmero (der)	CHO 02-01	Diáfisis con fractura	Bahía Esperanza, Península Trinidad (Antártida)
		Radio (der)	CHO 02-02		
		Ulna (der)	CHO 02-03		
		Carpometacarpo (der)	CHO 02-04		
		Fémur (der)	CHO 02-05		
		Tibiotarso (der)	CHO 02-06		
		Tarsometatarso (der)	CHO 02-07		
		Costilla vertebral D5 (izq)	CHO 02-08		
		Costilla esternal 3 (izq)	CHO 02-09		
MLP-O 38	<i>Pygoscelis papua</i> (adulto)	Húmero (der)	CHO 03-01		
		Radio (der)	CHO 03-02		
		Ulna (der)	CHO 03-03		
		Carpometacarpo (der)	CHO 03-04		
		Fémur (izq)	CHO 03-05		
		Tibiotarso (der)	CHO 03-06		
		Tarsometatarso (der)	CHO 03-07		
		Costilla vertebral (Nº?) (izq)	CHO 03-08		
		Costilla esternal 3 (der)	CHO 03-09		
MLP-O 930	<i>Pygoscelis antarctica</i> (adulto)	Húmero (der)	CHO 04-01		
		Fémur (izq)	CHO 04-02		
		Tibiotarso (der)	CHO 04-03		
		Costilla vertebral (Nº?) (izq)	CHO 04-04	Articula con CHO 04-05	
		Costilla esternal (Nº?) (izq)	CHO 04-05	Articula con CHO 04-04	
MLP-O 793	<i>Pygoscelis antarctica</i> (juvenil)	Húmero (izq)	CHO 05-01		
		Radio (izq)	CHO 05-02		
		Ulna (izq)	CHO 05-03		
		Carpometacarpo (izq)	CHO 05-04	Sin fusión de los elementos	

		Fémur (izq)	CHO 05-05		
		Tibiotarso (der)	CHO 05-06	Epífisis parcialmente fusionada	
		Tarsometatarso (der)	CHO 05-07	Fusión parcial de los elementos	
		Costilla vertebral (Nº?) (indet)	CHO 05-08		
		Costilla esternal (Nº?) (indet)	CHO 05-09		
MLP-O 792	<i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón V)	Húmero (der)	CHO 06-01		
		Radio (izq)	CHO 06-02		
		Ulna (izq)	CHO 06-03		
		Carpometacarpo (der)	CHO 06-04	Sin fusión de los elementos	
		Tibiotarso (der)	CHO 06-05	Epífisis parcialmente fusionada	
		Tarsometatarso (der)	CHO 06-06	Sin fusión de los elementos	
		Costilla vertebral (Nº?) (der)	CHO 06-07		
		Costilla esternal (Nº?) (indet)	CHO 06-08		
MLP-O 814	<i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón IV)	Húmero (der)	CHO 07-01	Epífisis sin fusión a la diáfisis	
		Radio/Ulna (indet)	CHO 07-02	No conserva las epífisis	
		Radio/Ulna (indet)	CHO 07-03	No conserva las epífisis	
		Carpometacarpo (indet)	CHO 07-04	No conserva las epífisis	
		Fémur (izq)	CHO 07-05	Epífisis sin fusión a la diáfisis	
		Tibiotarso (izq)	CHO 07-06	Epífisis sin fusión a la diáfisis	
		Tarsometatarso (izq)	CHO 07-07	Sin fusión de los elementos	
		Costilla vertebral (Nº?) (der)	CHO 07-08		
MLP-O 809	<i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón III)	Húmero (indet)	CHO 08-01		Orcadas del Sur (Antártida)
		Radio/Ulna (indet)	CHO 08-02		
		Carpometacarpo (indet)	CHO 08-03		
		Fémur (der)	CHO 08-04		
		Tibiotarso (izq)	CHO 08-05		
		Tarsometatarso (izq)	CHO 08-06		
		Costilla vertebral (Nº?) (izq)	CHO 08-07		
		Costilla esternal (Nº?) (indet)	CHO 08-08		
S/N Barbijo Pichón Macho 27/01/05 Nº 6	<i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón II)	Húmero (izq)	CHO 09-01		
		Radio (indet)	CHO 09-02		
		Ulna (indet)	CHO 09-03		
		Carpometacarpo (indet)	CHO 09-04		
		Fémur (izq)	CHO 09-05		
		Tibiotarso (izq)	CHO 09-06		
		Tarsometatarso (indet)	CHO 09-07		
		Costilla vertebral (Nº?) (indet)	CHO 09-08		

ANÁLISIS OSTEOHISTOLÓGICO DE PINGÜINOS (AVES, SPHENISCIFORMES) DEL EOCENO DE ANTÁRTIDA

MLP-O 14949	<i>Pygoscelis antarctica</i> (pichón I)	Costilla esternal (Nº?) (indet)	CHO 09-09	Peso corporal 111.54 g	Pta. Martin Isla Laurie, Orcadas del Sur (Antártida)
		Fémur (der)	CHO 10-01		
		Fémur (izq)	CHO 10-02		
		Tibiotarso (indet)	CHO 10-03		
		Costilla vertebral (Nº?) (indet)	CHO 10-04		
MLP-O 937	<i>Spheniscus magellanicus</i>	Húmero (der)	CHO 11-01		Caleta Valdés, Chubut (Argentina)
		Radio (indet)	CHO 11-02		
		Ulna (indet)	CHO 11-03		
		Carpometacarpo (indet)	CHO 11-04		
		Fémur (der)	CHO 11-05		
		Tibiotarso (der)	CHO 11-06		
		Tarsometatarso (der)	CHO 11-07		
		Costilla vertebral (Nº?) (izq)	CHO 11-08		
Costilla esternal (Nº?) (izq)	CHO 11-09	Fragmento proximal de la diáfisis	Cerro Nevado, Grupo de la isla James Ross (Antártida)		
Húmero (izq)	CHO 12-01				
Fémur (der)	CHO 12-02				
Costilla vertebral D5 (der)	CHO 12-03				
MLP-O 15192	<i>Aptenodytes forsteri</i> (adulto)	Costilla esternal 3 (der)	CHO 12-04	Articula con CHO 10-04	
				Articula con CHO 10-03	
MLP-PV 93-X-1-92	<i>Delphinornis arctowskii</i>	Tarsometatarso (indet)	TM 7-T		Fm. Submeseta
MLP-PV 83-V-20-5	<i>Delphinornis larseni</i>	Tarsometatarso (indet)	TM 2-T		Fm. Submeseta
MLP-PV 93-X-1-144	<i>Delphinornis</i> sp. <i>Mesetaornis polaris</i> <i>Marambiornis exilis</i>	Húmero (indet)	CHO 13-01	Fragmento distal de la diáfisis	TELM 7
MLP-PV 13-XI-28-294		Húmero (indet)	CHO 13-02	Fragmento distal de la diáfisis	
MLP-PV 13-XI-28-441		Húmero (indet)	CHO 13-03	Fragmento distal de la diáfisis	Submeseta I (37)
MLP-PV 84-II-1-170		Fémur (indet)	CHO 13-04	Fragmento distal de la diáfisis	
MLP-PV 12-I-20-281		Tibiotarso (izq)	CHO 13-05	Fragmento proximal de la epífisis	Fm. Submeseta
MLP-PV 12-I-20-282		Tibiotarso (indet)	CHO 13-06	Fragmento distal de la diáfisis	Fm. Submeseta
MLP-PV 84-II-1-578		Tibiotarso (indet)	CHO 13-07	Fragmento distal de la diáfisis	Fm. La Meseta
MLP-PV 93-X-1-74		Tibiotarso (indet)	CHO 13-08	Fragmento distal de la diáfisis	
MLP-PV 13-XI-28-472		Tibiotarso (indet)	CHO 13-09	Fragmento de la diáfisis	Submeseta I (37)
MLP-PV 13-XI-28-492		Tibiotarso (indet)	CHO 13-10	Fragmento distal de la diáfisis	Submeseta III (39)
MLP-PV 93-X-1-111		<i>Marambiornis exilis</i>	Tarsometatarso (indet)	TM 8-1T/2T	
MLP-PV 93-X-1-149	<i>Anthropornis grandis</i>	Tarsometatarso (indet)	TM 5-T		Fm. Submeseta
MLP-PV 88-I-1-463	<i>Anthropornis nordenskjöldi</i>	Húmero (indet)	CHO 14-01	Fragmento proximal de la diáfisis	Isla Seymour
MLP-PV 84-II-1-19		Tarsometatarso (indet)	TM 1-1T/2T		Fm. Submeseta
MLP-PV 11-II-20-15	<i>Palaeudyptes klekowskii</i>	Fémur (der)	CHO 15-01		TELM 7
MLP-PV 83-V-30-93		Tibiotarso (izq)	CHO 15-02	Fragmento distal de la diáfisis	
MLP-PV 83-V-30-17		Tarsometatarso (indet)	TM 3-T		Fm. Submeseta
MLP-PV 84-II-1-47	<i>Palaeudyptes gunnari</i>	Tibiotarso (der)	CHO 16-01	Fragmento distal de la diáfisis	TELM 7

MLP-PV 93-X-1-69		Tibiotarso (izq)	CHO 16-02	Fragmento distal de la diáfisis	
MLP-PV 82-IV-23-6		Tarsometatarso (indet)	TM 4-1T/2L		Fm. Submeseta
MLP-PV 13-XI-28-166	<i>Palaeudyptes</i> sp.	Húmero (indet)	CHO 17-01	Fragmento proximal de la diáfisis	
MLP-PV 13-XI-28-172		Húmero (indet)	CHO 17-02	Fragmento distal de la diáfisis	
MLP-PV 13-XI-28-444		Húmero (indet)	CHO 17-03	Fragmento proximal de la diáfisis	Submeseta I (37)
MLP-PV 94-III-15-306		Fémur (indet)	CHO 17-04	Fragmento distal de la diáfisis	TELM 5
MLP-PV 83-I-20-70		Tibiotarso (indet)	CHO 17-05	Fragmento distal de la diáfisis	
MLP-PV 84-II-1-111		<i>Archaeospheniscus lopdelli</i>	Húmero (izq)	CHO 18-01	Fragmento proximal de la diáfisis
MLP-PV 91-II-4-173	<i>Archaeospheniscus wimani</i>	Tarsometatarso (indet)	TM 6-T		Fm. Submeseta
MLP-PV 13-XI-28-385	Sphenisciformes indet.	Húmero (indet)	CHO 19-01	Fragmento proximal de la diáfisis	Isla Seymour
MLP-PV 12-I-20-150		Fémur (izq)	CHO 19-02	Fragmento distal de la diáfisis	Fm. Submeseta
MLP-PV 91-II-4-280		Fémur (izq)	CHO 19-03	Fragmento distal de la diáfisis	Fm. La Meseta
MLP-PV 91-II-4-282		Fémur (izq)	CHO 19-04	Epífisis incompletas	Fm. La Meseta
MLP-PV 93-X-1-96		Fémur (der)	CHO 19-05	Fragmento distal de la diáfisis	TELM 7

Tabla 1. Taxones fósiles y actuales de Sphenisciformes. (der)* elemento óseo derecho. (izq)* elemento óseo izquierdo. (indet)* elemento óseo derecho o izquierdo. (Nº?)* se desconoce el tipo y/o número de costilla. Radio/Ulna* no se logró discriminar entre el radio y la ulna. Se emplearon las denominaciones pichón I, II, III, IV y V de *Pygoscelis antarctica* para establecer una referencia cualitativa de tamaño, donde pichón I* corresponde a la talla más pequeña y pichón V* a la más grande.

2.3. Método: preparación de las secciones

Se examinaron un total de 129 secciones delgadas, de las cuales 118 fueron realizadas en el Laboratorio de Cortes Delgados del Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (CONICET – UNRN), en la ciudad de General Roca, provincia de Río Negro. Adicionalmente, se compararon 11 secciones previamente publicadas por Cerda *et al.* (2015), elaboradas en el Departamento de Geología de la Universidad Nacional de San Luis (Argentina). Para la obtención de las nuevas secciones se utilizó el protocolo propuesto por Chinsamy y Raath (1992), con algunas nuevas incorporaciones, las cuales consisten en:

(1) Medición y registro de los datos: dado que esta metodología es destructiva, resultó primordial registrar los aspectos morfológicos y anatómicos del hueso antes de comenzar con el procedimiento, tales como el tamaño, la forma, los indicadores de edad, las dimensiones, el sexo, entre otros.

(2) Fotografía: en este tipo de estudios, la fotografía tiene dos objetivos principales: en primer lugar, preservar un registro preciso de la morfología del hueso antes de ser seccionado, y en segundo lugar, compilar un registro fotográfico del resultado final del seccionamiento.

(3) Corte de la muestra: considerando que el tejido óseo varía entre diferentes huesos de un mismo individuo e incluso en diferentes regiones del mismo hueso, se registró detalladamente la ubicación del corte y su orientación (transversal, longitudinal, tangencial, etc.). Posteriormente, la muestra fue seccionada utilizando un minitorno equipado con un disco diamantado *Dremel EZ Lock*.

(4) Inmersión en resina de la muestra a examinar: en el caso de nuestras actuales, se deshidrataron previamente en una estufa de precisión para facilitar la adhesión de la resina. Para optimizar el uso de resina y el manejo de la muestra, se recomendó cubrir la muestra hasta alcanzar una superficie de 0.5 a 1 cm de resina plástica alrededor del espécimen. Luego, se colocó la muestra en una cámara hermética al vacío para eliminar burbujas de aire y mejorar la penetración de la resina. Posteriormente, la muestra impregnada se fijó a un portaobjetos de vidrio, cuya superficie fue previamente esmerilada para garantizar una mejor superficie adherente. Finalmente, en la máquina de corte, se procedió con el seccionamiento de la muestra para luego realizarse el desbaste y pulido.

(5) Desbaste y pulido de la muestra: la superficie de corte fue desbastada sucesivamente sobre unos discos abrasivos de pulido hasta que la superficie quedó totalmente plana, lisa y libre de marcas. El pulido final se realizó manualmente sobre planchas de vidrio con polvos abrasivos de distintas granulometrías, aplicando movimientos circulares y presión con la mano. Antes del pulido final, la muestra fue lavada con agua y secada. El exceso de humedad en la muestra se

retiró con el uso de toallas de papel y por el uso de la estufa de precisión, la cual calentó el material a fin de evaporar cualquier partícula de agua que haya quedado en la muestra.

(6) Montaje y etiquetado: una vez finalizado el desbaste y el pulido, la muestra fue etiquetada con un código de identificación.

(7) El terminado: esta etapa consistió en chequear el espesor de la muestra con un microscopio a fin de verificar que el grosor final de la sección delgada fuera adecuado para el propósito histológico (alrededor de los 120 μm a 20 μm dependiendo del elemento a analizar) y constatar la ausencia de marcas de pulido. Ya finalizada esta etapa, se montó un cubreobjeto o un esmalte para proteger la muestra.

2.4. Método: análisis y documentación

El análisis de los cortes incluyó un exhaustivo registro fotográfico y una minuciosa descripción de los tejidos óseos. Estos detalles abarcaron patrones microanatómicos, osteohistológicos y microestructurales, proporcionando así una caracterización de los huesos analizados. Para la descripción histológica se trabajó con un microscopio vertical para luz incidente y luz transmitida marca *ZEISS*, modelo *Axio Imager.A2m*, con oculares *Carl Zeiss Eyepiece Pl 10x/23 Br. Foc.* y con objetivos *EC Epiplan-NEOFLUAR 2,5x/0.06*, *EC Epiplan 5x/0.13* y *EC Epiplan 10x/0.25*. Para la obtención de los detalles histológicos se tomaron fotografías con una cámara *ZEISS AxioCam 105 color*, con un sensor CMOS de 5 Mpx, de 15 imágenes por segundo a una resolución de color completa de 5 Mpx, digitalización de 8 bits y alta resolución con píxeles de 2,2 μm . Finalmente, las imágenes obtenidas fueron procesadas mediante *Adobe Photoshop 2020* (para las tareas de edición) y *Adobe Illustrator 2022* (para la elaboración de las ilustraciones) a fin de facilitar una representación gráfica más clara y precisa de las microestructuras.

2.5. Método: modelización de la eficiencia de los mecanismos de compactación ósea

En esta tesis se diseñó un modelo para evaluar los procesos de osteosclerosis y paquiosclerosis en función del aumento de la superficie ósea y su efecto sobre el índice de compactación (IC). El modelo se fundamenta en el enfoque de cuantificación propuesto por Girondot y Laurin (2003), el cual se define, entre otras características, como la relación entre la superficie ósea (superficie total menos la cavidad medular) y la superficie total. Los autores mencionados caracterizan la sección transversal de un hueso como superficies concéntricas representadas mediante una función sigmoide. En este trabajo, se asume que la sección transversal de un hueso sigue una geometría circular idealizada, definida por dos radios: un radio

menor r , que representa el radio de la cavidad medular, y un radio mayor R , que corresponde al radio de la superficie total. Bajo este esquema, se propone una ecuación modificada para calcular el IC en función de los radios, definida matemáticamente como:

$$IC = \frac{\pi R^2 - \pi r^2}{\pi R^2}$$

Donde:

- Superficie total = πR^2
- Cavidad medular = πr^2
- Superficie ósea = $\pi R^2 - \pi r^2$

En nuestra modelización se le asignan un valor arbitrario a la cavidad medular con un $r = 1$, y una superficie total de $R = 2$. Partiendo de dicho ejemplo el IC es de 75%. Cuando el mecanismo de compactación es a través de la osteosclerosis (compactación interna del tejido), implica que el radio menor disminuye. Caso contrario, cuando el mecanismo de compactación es a través de la paquiostosis (hiperplasia periostal del tejido), aumenta el radio mayor. Por tanto podemos tomar de referencia la siguiente ecuación:

$$IC = 1 - \frac{r^2}{R^2}$$

$$0,75 = 1 - \frac{1^2}{2^2}$$

En esta tesis, se analizará bajo esta metodología ambos mecanismos de compactación ósea para luego discutir los procesos de hiperplasia cortical en la costilla de *Aptenodytes forsteri*.

2.6. Terminología empleada

La paleohistología, como disciplina, emplea una serie de términos propios, con el fin de delimitar varios aspectos cualitativos, tales como la geometría interna, las estructuras tisulares, los patrones de formación de hueso, etc. Antes de introducirse en las descripciones histológicas de las secciones delgadas, resulta imprescindible definir algunos conceptos a fin de facilitar la comprensión de los términos empleados tanto en ejemplares fósiles, como así también en actuales, y contribuir al entendimiento de las inferencias realizadas. Para las descripciones histológicas se utilizaron los conceptos y criterios propuestos por Francillon-Vieillot *et al.* (1990) y de Buffrénil *et al.* (2021).

- Anisotropía e Isotropía: refiere a las propiedades físicas de ciertos minerales en función de la propagación de la luz dentro del mismo. En los minerales anisótropos, la luz se propaga a diferentes velocidades dependiendo de la dirección de incidencia del material.

En los minerales isotrópicos, la luz se propaga de manera constante en todas las direcciones.

- Birrefringencia: propiedad óptica de los minerales anisótropos, que descomponen la luz incidente en dos rayos refractados que viajan con diferentes velocidades y direcciones dentro del cristal, lo que determina un color y un orden según la tabla de Michel-Lévy.
- Canal de Havers o canal vascular: canal que se encuentra en el centro de una osteona.
- Canal de Volkmann: conducto que comunica distintos canales de Havers.
- Canaliculo (*Canaliculi*): prolongaciones citoplasmáticas que comunican una célula ósea con otra.
- Capa circunferencial externa (*outer circumferential layer, OCL*): tejido en la región externa del hueso cortical, es avascular, presenta una matriz lamelar o pseudolamelar y puede mostrar una serie de líneas de crecimiento fuertemente agrupadas (ver Fig. 2).
- Capa circunferencial interna (*inner circumferential layer, ICL*): tejido en la región interna del hueso cortical, es avascular, presenta una matriz lamelar o pseudolamelar y puede mostrar una serie de líneas de crecimiento fuertemente agrupadas (ver Fig. 2).
- Cartílago calcificado o cartílago mineralizado: se produce en la epífisis y metáfisis de los huesos largos, pero también se encuentra en los huesos cortos del endoesqueleto. Representa los centros iniciales de calcificación y proporciona lugares para la futura formación de hueso mediante la osificación endocondral (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990)
- Fibras de Sharpey: procesos fibrilares que sirven de nexo entre los tejidos blandos (*e.g.*, músculos, tendones) y los tejidos esqueléticos.
- Hueso compacto y esponjoso (*compacta y spongiosa*): definición de la arquitectura ósea de acuerdo con la porosidad del tejido. En el hueso compacto el volumen de tejido óseo es mayor al volumen ocupado por los poros, y cuando se cumple la situación inversa, se denomina hueso esponjoso.
- Hueso zonal o zonación ósea: clasificación tipológica del hueso periosteal, en donde se observa un patrón estratificado de la corteza ósea, el cual se encuentra conformado por zonas y *annuli* (ver Fig. 2).
 - Zonas: corresponden a períodos de altas tasas de crecimiento, son áreas más densas que los *annuli*. Las zonas y *annuli* suelen discriminarse entre sí por líneas de crecimiento detenido.
 - Annuli: (singular: *annulus*) corresponden a períodos de fuerte decaimiento de las tasas de crecimiento y suelen estar acompañadas por líneas de crecimiento detenido.

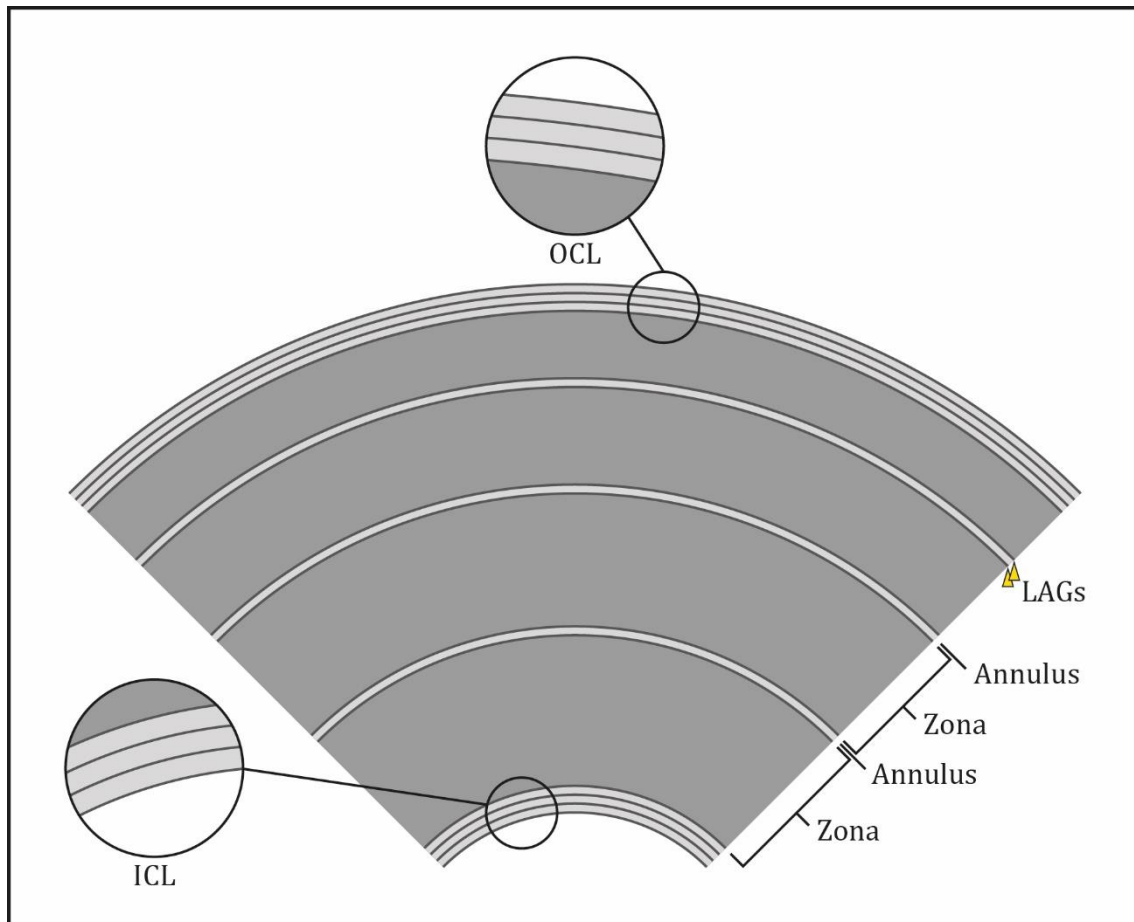


Figura 2. El gris oscuro representa el tejido vascular (zonas) y el gris claro el tejido avascular (*annuli*). Las líneas de crecimiento detenido (*LAGs*) delimitan los *annuli*. Varias *LAGs* fuertemente agrupadas en la región externa del tejido conforman una capa circunferencial externa (*OCL*) y cuando están fuertemente agrupadas en la región interna del tejido conforman una capa circunferencial interna (*ICL*).

- **Marcas de crecimiento:** refiere a todas las variaciones en las tasas de crecimiento que muestra el tejido óseo. En vertebrados, las marcas de crecimiento pueden constituir zonas, *annuli* y líneas de crecimiento detenido.
- **Matriz ósea:** la disposición de las fibras colágenas condiciona la organización de los biominerales durante la depositación. De acuerdo con el grado de organización espacial de las fibras, se pueden dividir en tres categorías: matriz ósea entretejida, pseudolamelar y lamelar. En ocasiones se los refiere como tipos tisulares.
 - **Matriz ósea entretejida (*woven-fibered bone*):** consiste en una distribución desordenada de fibras, las cuales ópticamente se caracterizan por ser isótropas. Este tipo de matriz está asociada a crecimientos relativamente rápidos, de 5 – 50 $\mu\text{m}/\text{día}$ (de Ricqlès *et al.*, 1991).

- Matriz ósea pseudolamelar (*parallel-fibered bone, pseudo-lamellar bone*): consiste en un grupo de fibras que se orientan mayormente en el mismo sentido y en forma paralela, se comportan físicamente de forma anisótropa, por lo cual, bajo luz polarizada, se observa de tono oscuro o claro. Presenta una tasa de crecimiento de 0,1 – 0,5 m μ /día o superiores (de Ricqlès *et al.*, 1991).
- Matriz ósea lamelar (*lamellar bone*): consiste en un grupo de fibras o lamelas distribuidas paralelamente en forma de capas, sus propiedades ópticas son anisótropas, por lo que su aspecto es claro u oscuro bajo luz polarizada. Las lamelas pueden contener lagunas de osteocitos de forma ovalada (Currey, 2002). La matriz lamelar está asociada a una tasa de crecimiento lenta inferior a 0,4 m μ /día (de Ricqlès *et al.*, 1991).
- Lagunas de condrocitos o condroplastos (*globuli ossei*): son pequeñas áreas ocupadas por condrocitos en el hueso viviente. Estas pueden estar vacías u ocupadas por minerales en el hueso fósil.

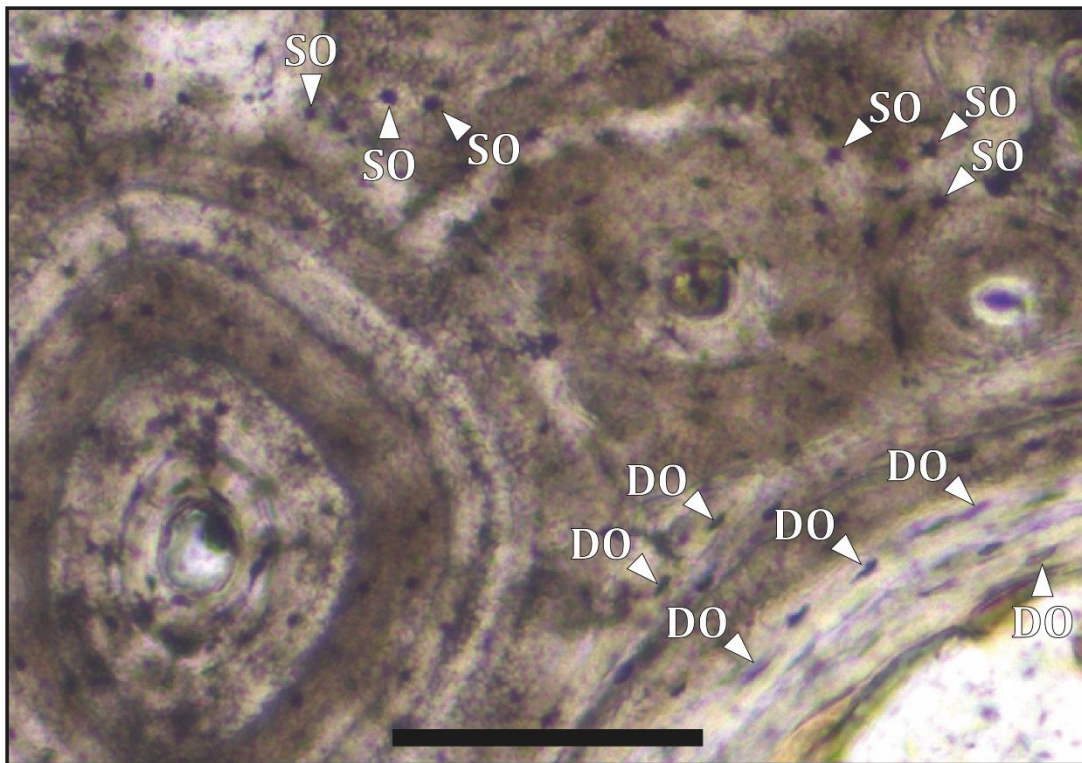


Figura 3. (DO) laguna de osteocitos de osteogénesis dinámica, (SO) laguna de osteocitos de osteogénesis estática. Escala 100 μ m.

- Lagunas de osteocitos: son pequeñas áreas ocupadas por osteocitos en el hueso viviente. Estas pueden estar vacías u ocupadas por minerales en el hueso fósil. Se diferencian dos

tipos de osteocitos (Ferretti *et al.*, 2002), los que derivan de una *osteogénesis dinámica* (DO) o de una *osteogénesis estática* (SO).

- Lagunas de osteocitos DO: derivan de la osteogénesis dinámica, son de menor tamaño y presentan forma discoidal. Se dispersan en los círculos concéntricos de los canales vasculares (ver Fig. 3).
- Lagunas de osteocitos SO: derivan de la osteogénesis estática, son de mayor tamaño y presentan forma circular. Se diferencian del mesénquima y se forma tempranamente durante el crecimiento del hueso, actuando como andamios para la subsecuente formación de hueso (ver Fig. 3).
- Línea de cementación: líneas delgadas de discontinuidad que se encuentran en los tejidos óseos. Son diagnósticas de las osteonas secundarias.
- Línea de crecimiento detenido (*lines of arrested growth, LAGs*): se presentan solas o agrupadas en un *annulus* y se corresponden con un temporario o completo cese del crecimiento, junto con los *annuli* son utilizadas para la estimación de edades.
- Línea de Kastschenko: es una capa delgada de tejido (entre la región cortical y medular) con diferentes propiedades ópticas que lo discriminan del resto de la corteza que rodea la cavidad medular. Esta línea proporciona una clara evidencia del primer depósito óseo perióstico (en individuos jóvenes en crecimiento) y puede presentar remanentes de matriz de cartílago calcificado.
- Línea de resorción: son líneas de cementación que tienen forma irregular porque se presentan en superficies óseas previamente reabsorbidas.
- Osteogénesis estática y dinámica: son procesos de formación ósea y generan morfologías propias de lagunas de osteocitos. La osteogénesis estática deriva del mesénquima y se forma tempranamente durante el crecimiento óseo, mientras que la osteogénesis dinámica es una formación ósea subsecuente.
- Osteona primaria: canal vascular rodeado de tejido lamelar concéntrico, sin línea cementante.
- Osteona secundaria o sistema haversiano: canal vascular rodeado de tejido lamelar concéntrico, con línea cementante.
- Periostio y endostio: son membranas de tejido conectivo que recubren los huesos. El periostio es la capa externa, es densa e irregular y presenta más matriz colágena y un menor número de células. El endostio es la capa que recubre la superficie interna de la pared ósea, la misma se encuentra formada por células osteoprogenitoras y fibras colágenas.

- Región cortical y región medular: definición topográfica de la arquitectura ósea. La región cortical se refiere a la parte más periférica (también denominado córtex), mientras que la región medular es el que se encuentra en la porción más profunda o central del elemento óseo.
- Región perimedular: definición topográfica de la arquitectura ósea. Refiere a la porción circundante entre la región medular y cortical.
- Remodelación ósea: proceso por el cual se reemplaza el tejido óseo existente por uno nuevo. Es un proceso doble de resorción ósea y redepositación de la matriz. Puede afectar al tejido primario y secundario.
- Resorción o reabsorción ósea: envuelve dos procesos: la actividad osteoclástica, que es la erosión de superficies óseas por osteoclastos; y la osteólisis periosteocítica, que es la resorción ósea por osteocitos en la propia periferia.
- Tejido fibrolamelar (*fibrolamellar tissue*): clasificación tipológica del hueso periosteal primario, altamente vascularizado y compuesto por una matriz entretrejida.
- Tejido trabecular: hueso esponjoso que presenta una elevada porosidad. Ordinalmente presenta mayor porosidad que el tejido finamente esponjoso (*fine cancellous*) y fuertemente esponjoso (*coarse cancellous*). No obstante, en la presente tesis el término será considerado sinónimo de hueso esponjoso.
- Tejido medular (*medullary bone*): es un tipo de tejido esquelético que se forma durante la puesta de huevos y puede ser empleado como un marcador de la actividad o maduración reproductiva (Bailleul *et al.*, 2019). Es un tejido temporal que deriva del endostio y es altamente vascular. Puede recubrir las cavidades medulares y los espacios trabeculares del esqueleto aviar (Canoville *et al.*, 2019).
- Vascularización: refiere a la presencia de canales vasculares y a su grado cualitativo de abundancia. De acuerdo con la forma y orientación espacial de los canales se los puede clasificar en diferentes categorías (ver Fig. 4).
 - Longitudinal: son canales vasculares que corren a lo largo del eje mayor del hueso. En vista transversal, se observan en forma de pequeños círculos.
 - Circular: son canales vasculares que se distribuyen en forma de anillos dentro del hueso. En vista transversal, se observan como cavidades elongadas concéntricas.
 - Radial: como su nombre indica, son canales que se distribuyen radialmente dentro del hueso. En vista transversal, se observan como cavidades elongadas con una orientación radial desde el córtex al centro del hueso.

- Oblicua: refiere a los canales vasculares con una distribución distinta a los ejes radiales.
- Laminar: refiere a la arquitectura general de los canales vasculares, ocurre cuando los canales longitudinales o circulares se ordenan en forma de láminas concéntricas.
- Plexiforme: refiere a la arquitectura general de los canales vasculares, ocurre cuando coexisten canales longitudinales, circulares y radiales.
- Reticular: refiere a la arquitectura general de los canales vasculares, ocurre cuando existe una trama de canales vasculares sin una organización particular.

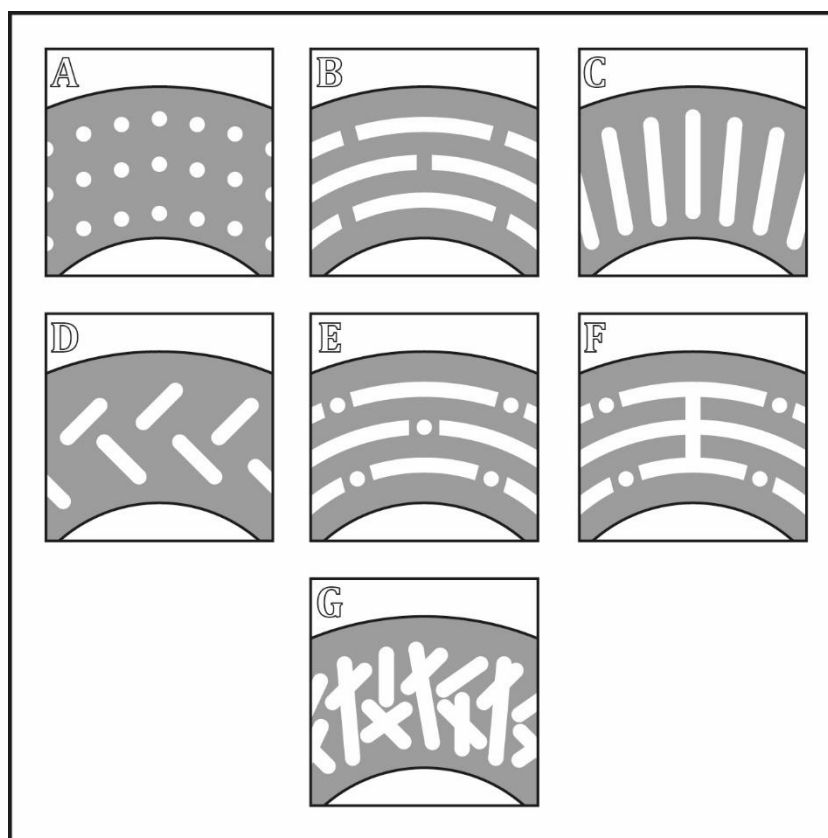


Figura 4. Tipos de vascularización ósea. (A) Longitudinal, (B) Circular, (C) Radial, (D) Oblicua, (E) Laminar, (F) Plexiforme y (G) Reticular. Tomado y modificado de Cerda (2011).

2.7. Criterios sistemáticos

En una visión taxonómica clásica, la totalidad de los pingüinos, incluyendo a los representantes vivientes y a todas las especies fósiles, se encontrarían agrupados dentro de los Spheniscidae, la única familia dentro del orden (*e.g.*, Winkler, 2020). No obstante, una propuesta más reciente (Clarke *et al.*, 2003) restringe la familia Spheniscidae al ancestro más reciente de todos los pingüinos actuales y sus descendientes, lo cual constituiría el *crown group* de este orden. El resto de las especies de Sphenisciformes, incluyendo a todos los taxones paleógenos y

a la mayoría de los neógenos, formarían parte del *stem group* de Sphenisciformes, sin estar asignados a ninguna familia. De esto surge la propuesta del término Pansphenisciformes, reservado para todos los taxones que están más estrechamente relacionados a los pingüinos actuales que con otros taxones de aves modernas.

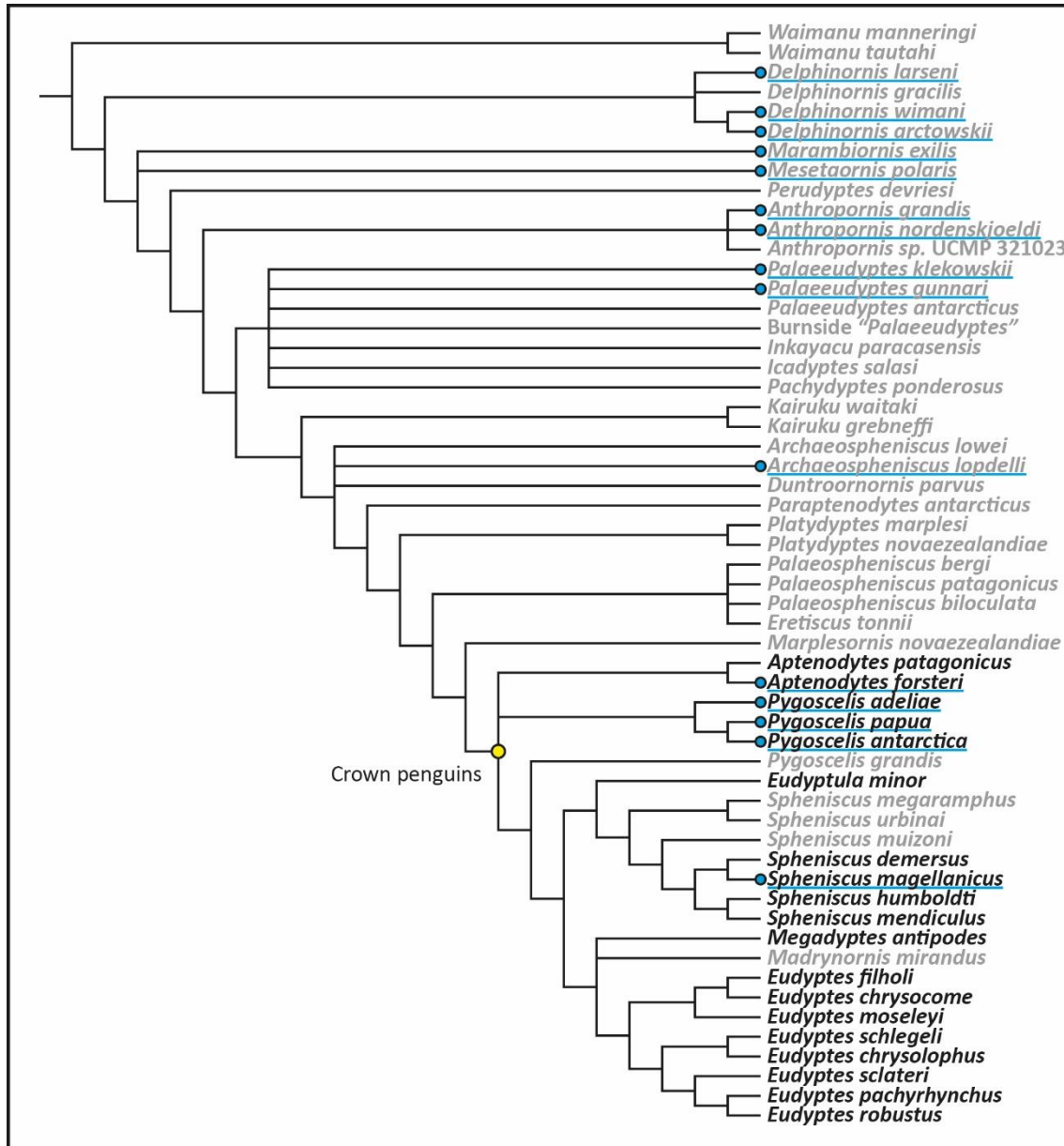


Figura 5. Filogenia de Sphenisciformes, en celeste se indican los especímenes del presente estudio. Los taxones fósiles se indicaron en color gris y los actuales en color negro. Nótese que este análisis no contempla a *Archaeospheniscus wimani*. Tomado y modificado de Ksepka *et al.* (2012).

Conforme a lo mencionado, en el presente trabajo se sigue la propuesta sistemática clásica la cual agrupa a las 18 especies de pingüinos actuales en seis géneros constituyendo una única familia, Spheniscidae, que también agrupa a los pingüinos extintos (del Hoyo *et al.*, 1992; Williams, 1995; Winkler *et al.*, 2020), dentro del orden Sphenisciformes. No obstante, los

estudios aquí propuestos no se ven afectados por adoptar uno u otro de los criterios sistemáticos.

Para el caso de los fósiles, los criterios sistemáticos no tienen un consenso tan amplio, pero según los estudios filogenéticos más recientes (Ksepka *et al.*, 2012; Mayr *et al.*, 2017) la mayoría de los taxones fósiles se encuentran por fuera del *crown group*, mientras que los pingüinos modernos se encuentran agrupados en un grupo monofilético, siendo *Aptenodytes* y *Pygoscelis* los géneros actuales más basales (ver Fig. 5). Para las especies del Eoceno de Antártida (basadas en el tarsometatarso) se estima una diversidad mínima de 14 especies agrupadas en 9 géneros y que podría inclusive ser mayor (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2019).

Las variaciones en cuanto a la cantidad de géneros y especies descritos para el Eoceno de Marambio se deben a diferencias de criterio para la asignación de especies. Un ejemplo de esto es la ubicación taxonómica de *Notodyptes wimani* (Marples, 1953), que fue subsecuentemente propuesto como una especie de *Archaeospheniscus* (Simpson, 1971) y de *Delphinornis* (Ksepka y Clarke, 2010) de manera alternativa.

2.8. Contexto geológico

El material fósil procede del Eoceno de las formaciones La Meseta (Thanetiense tardío – Luteciense tardío) y Submeseta (Luteciense tardío – Rupeliense temprano) de la Isla Marambio, Cuenca James Ross, Península Antártica (ver Fig. 6 y 7). La Isla Marambio (*Seymour Island*) se sitúa geográficamente dentro del grupo de islas James Ross, situada entre los 63°30' y 65° de latitud Sur y entre los 57° y 58° de longitud Oeste. La isla presenta afloramientos de rocas sedimentarias de edad mesozoica-cenozoica, pertenecientes a la Cuenca James Ross (Montes *et al.*, 2019) trazando una secuencia casi continua desde el Maastrichtiano hasta el límite Eoceno/Oligoceno (Marensi *et al.*, 2012). La calidad de dichos afloramientos se debe principalmente a la ausencia de hielos permanentes en su superficie, que permite observar un extenso y continuo registro estratigráfico, incluyendo el límite Cretácico/Paleógeno (K-Pg) (Montes *et al.*, 2019).

Desde el punto de vista geológico la Cuenca James Ross es considerada por del Valle *et al.* (1992) como el extremo norte de la Cuenca Larsen (MacDonald *et al.*, 1988), pudiendo clasificarse como una cuenca de retroarco, desarrollada tras un arco magmático activo (Elliot, 1988; del Valle *et al.*, 1992; Hathway, 2000). La última colmatación de la Cuenca James Ross la constituye el Grupo Seymour Island (Paleógeno) (Elliot y Trautman, 1982) e integra las formaciones Cross Valley-Wiman, La Meseta y Submeseta (Rinaldi *et al.*, 1978; Marensi, 1995; Montes *et al.*, 2008a, 2008b, 2019).

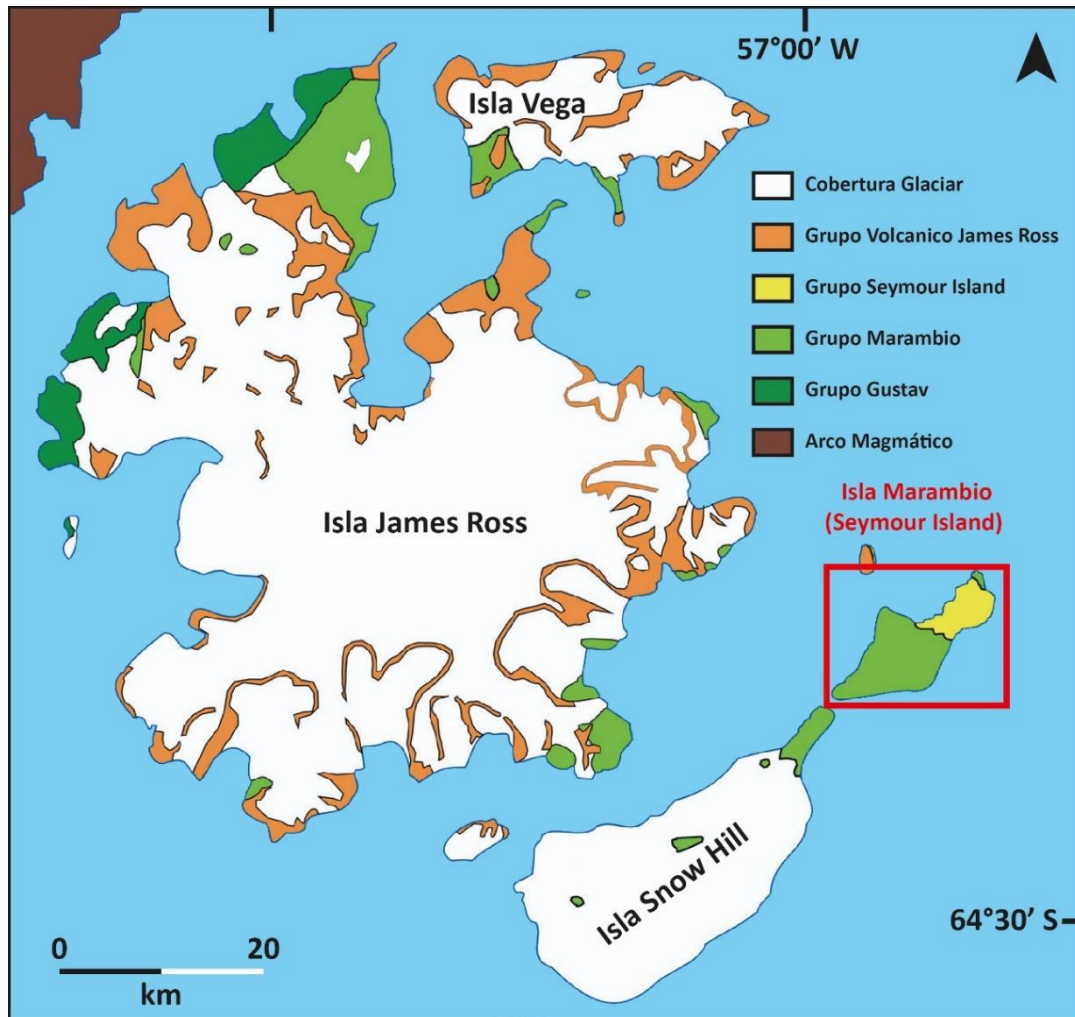


Figura 6. Contexto geológico de Isla Vega, Isla James Ross, Isla Snow Hill e Isla Marambio, Cuenca James Ross. Tomado y modificado de Montes *et al.* (2019).

Las formaciones La Meseta y Submeseta son dos unidades que están muy relacionadas entre sí por su definición y su historia. Inicialmente, la Formación La Meseta fue un término empleado por Rinaldi *et al.* (1978) para designar a las rocas sedimentarias marinas terciarias de la parte noreste de la Isla Marambio. Los primeros estudios de la región identificaban tres miembros informales, sin embargo, estudios posteriores de detalle (Sadler, 1988) lograron distinguir siete niveles denominados *Tertiary Eocene La Meseta (TELM)*, y enumerados de base a techo como *TELM 1–7*. Esta nueva propuesta hacía énfasis en las discontinuidades a lo largo de la sección. Luego en Marensi (1995) y Marensi *et al.* (1998a, 1998b) propusieron una nueva nomenclatura cartográfica dividiendo la formación en los alomiembros: Valle de las Focas, Acantilados, Campamento, Cucullaea I, Cucullaea II y Submeseta. No obstante, la alta resolución cartográfica ha propiciado que dicha división se modifique nuevamente. El Alomiembro Submeseta pasó a ser considerado como una formación independiente, por sus características

de facie, relaciones geométricas (superficie erosiva basal) y de edad. Luego el Alomiembro Acantilados fue subdividido en Alomiembro Acantilados I y Alomiembro Acantilados II, teniendo en cuenta la observación y seguimiento cartográfico de una nueva superficie erosiva interna que lo divide en dos unidades con características litológicas diferentes y separados por una discontinuidad.

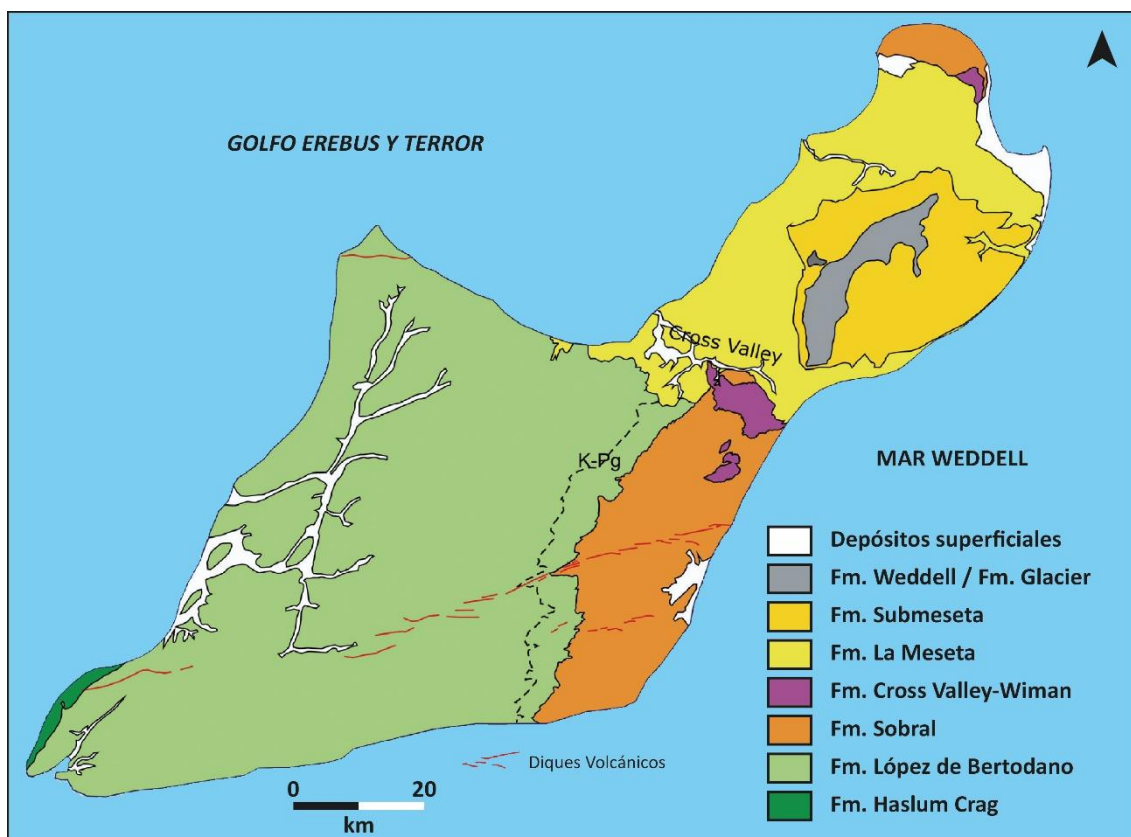


Figura 7. Mapa Geológico de Isla Marambio (*Seymour Island*). Tomado y modificado de Montes *et al.* (2019).

Finalmente, la magnitud de estas discontinuidades, permitieron a Montes *et al.* (2013) considerar al Alomiembro Submeseta (la parte superior de la Formación La Meseta) como una nueva Aloformación (ver Fig. 8). Bajo esta nueva definición, la Formación La Meseta estaría conformada por seis alomiembros (Valle de Las Focas, Acantilados I, Acantilados II, Campamento, Cucullaea I y Cucullaea II). El lapso temporal de esta unidad abarca desde el Thanetiano (Paleoceno superior) hasta el Lutetiano (Eoceno medio), mientras que la Formación Submeseta se compone por tres alomiembros (Submeseta I, II y III, recientemente renombrados como Alomiembros Laminado, Turritella y Superior) que abarcan desde el Lutetiano superior hasta el Rupeliano (Oligoceno inferior).

La Formación La Meseta se encuentra formada principalmente por una serie detrítica a base de brechas, areniscas y lutitas con horizontes de acumulación de conchillas de moluscos (coquinas) y se caracteriza por contener una abundante fauna de vertebrados e invertebrados

marinos, así como vertebrados continentales y restos de plantas (Montes *et al.*, 2019 y bibliografía allí citada). Por otro lado, la Formación Submeseta se corresponde al Alomiembro Submeseta definido por Marensi y Santillana (1994) y Marensi *et al.* (1998b) y a su vez, es equivalente a parte de la unidad *TELM 6* y a toda la unidad *TELM 7* de Sadler (1988). Su litología dominante consiste en lutitas fangosas, arenas finas con coquinas de moluscos y paquetes de areniscas con pasadas de gravas (Montes *et al.*, 2019 y bibliografía allí citada). Aflora alrededor de las partes superiores del relieve de La Meseta. Entre los restos vertebrados fósiles recuperados de ambas formaciones, los Sphenisciformes son uno de los grupos mejor representados, tanto por su abundancia como por su diversidad (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2019).

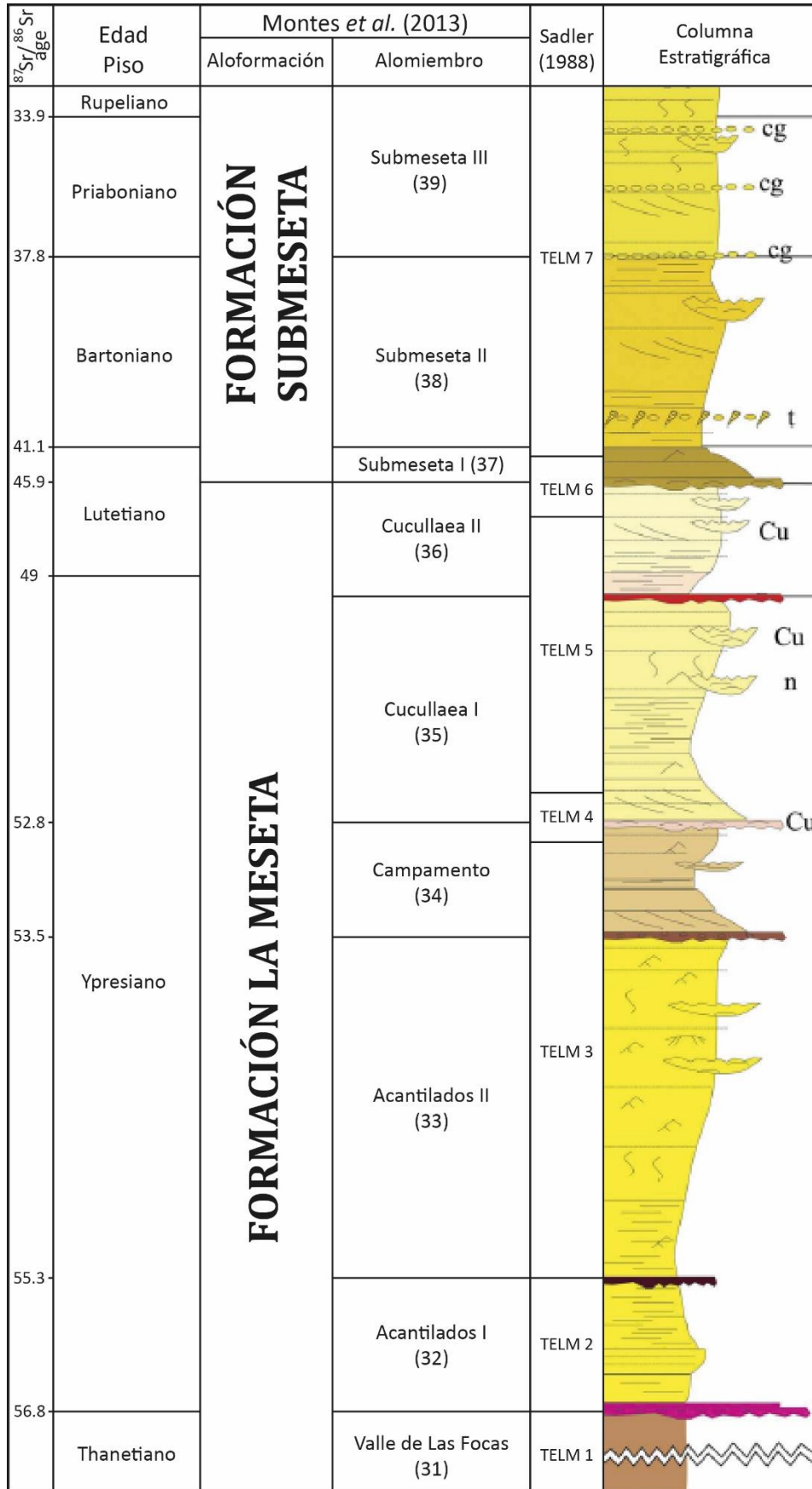


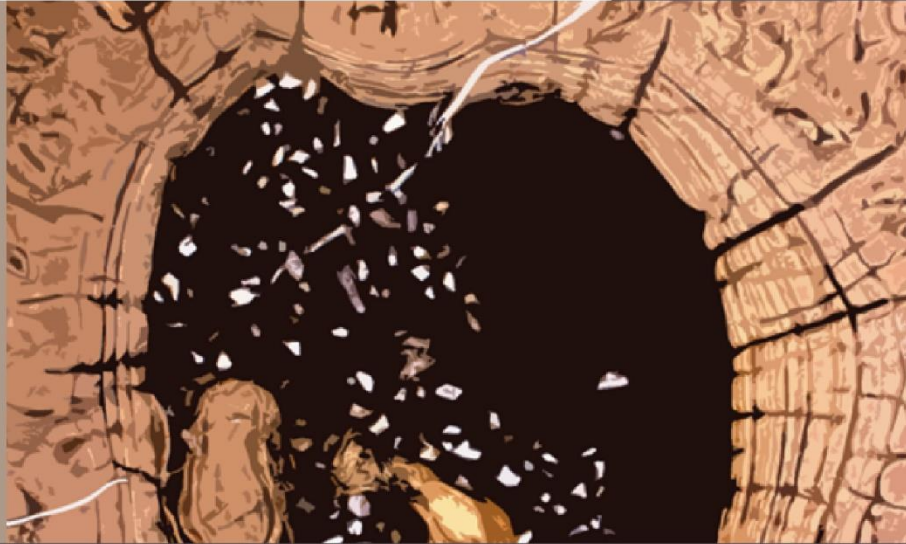
Figura 8. Esquema estratigráfico de las Formaciones La Meseta y Submeseta. Tomado y modificado de Gelfo *et al.*, 2017.

2.9. Bibliografía Capítulo II

- Acosta Hospitaleche, C., Jadwiszczak, P., Clarke, J. A. y Cenizo, M. (2019). The fossil record of birds from the James Ross Basin, West Antarctica. *Advances in Polar Science*, 30(3), 251–273.
<https://doi.org/10.13679/j.advps.2019.0014>
- Bailleul, A. M., O'Connor, J. y Schweitzer, M. H. (2019). Dinosaur paleohistology: review, trends and new avenues of investigation. *PeerJ*, 7, e7764. <https://doi.org/10.7717/peerj.7764>
- Canoville, A., Schweitzer, M. H. y Zanno, L. E. (2019). Systemic distribution of medullary bone in the avian skeleton: ground truthing criteria for the identification of reproductive tissues in extinct Avemetatarsalia. *BMC Evolutionary Biology*, 19, 1–20. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1402-7>
- Cerda, I. A. (2011). *Estudio paleohistológico de Saltasaurus y Neuquensaurus (Dinosauria, Sauropoda, Titanosauria)* (Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue).
- Cerda, I. A., Tambussi, C. P. y Degrange, F. J. (2015). Unexpected microanatomical variation among Eocene antarctic stem penguins (Aves: Sphenisciformes). *Historical Biology*, 27(5), 549–557.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2014.896907>
- Chinsamy, A. (2005). *The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques*. Johns Hopkins University Press.
- Chinsamy, A., Martin, L. D. y Dodson, P. (1998). Bone microstructure of the diving *Hesperornis* and the volant *Ichthyornis* from the Niobrara Chalk of western Kansas. *Cretaceous Research*, 19(2), 225–235.
<https://doi.org/10.1006/cres.1997.0102>
- Chinsamy, A. y Raath, M. A. (1992). Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana*, 29, 39–44.
- Clarke, J. A., Olivero, E. B y Puerta, P. (2003). Description of the Earliest Fossil Penguin from South America and First Paleogene Vertebrate Localily of Tierra del Fuego, Argentina. *American Museum Novitates*, 3423, 1–18.
[http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082\(2003\)423<0001:DOTAFP>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082(2003)423<0001:DOTAFP>2.0.CO;2)
- Currey, J. D. (2002). *Bones: structure and mechanics*. Princeton University Press.
- Elliot, D. H. (1988). Tectonic setting and evolution of the James Ross Basin, northern Antarctic Peninsula. En R. M. Feldmann y M. O. Woodburne (Eds.), *Geology and Paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula* (pp. 541–555). Geological Society of America. <https://doi.org/10.1130/MEM169-p541>
- Elliot, D. H. y Trautman, T. A. (1982). Lower Tertiary strata on Seymour Island, Antarctic Peninsula. En C. Craddock (Ed.), *Antarctic Geoscience* (pp. 287–297). University of Wisconsin Press.
- Ferretti, M., Palumbo, C., Contri, M. y Marotti, G. (2002). Static and dynamic osteogenesis: two different types of bone formation. *Anatomy and Embryology*, 206(1-2), 21–29. <https://doi.org/10.1007/s00429-002-0265-6>
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., Zylberberg, L. y de Ricqlès, A. (1990). Microstructure and Mineralization of Vertebrate Skeletal Tissue. En J. G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralizations: patterns, processes and evolutionary trends* (pp. 471–530). Van Nostrand Reinhold.
- García Marsà, J. A., Agnolín, F. L. y Novas, F. (2019). Bone microstructure of *Vegavis iaai* (Aves, Anseriformes) from the Upper Cretaceous of Vega Island, Antarctica Peninsula. *Historical Biology*, 31(2), 163–167.
<http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2017.1348503>
- García Marsà, J. A., Tambussi, C. P. y Cerda, I. A. (2020). First evidence of globuli ossei in bird (Aves, Sphenisciformes). Implications on paleohistology and bird behaviour. *Historical Biology*, 32(4), 570–573.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1508288>

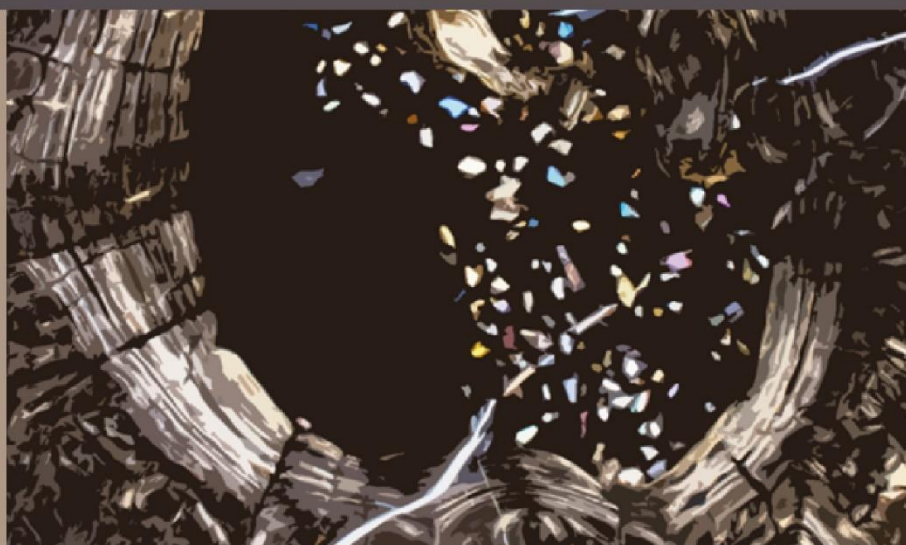
- Gelfo, J. N., López, G. M. y Santillana, S. N. (2017). Eocene ungulate mammals from West Antarctica: implications from their fossil record and a new species. *Antarctic Science*, 29(5), 445–455.
<https://doi.org/10.1017/S0954102017000244>
- Girondot, M. y Laurin, M. (2003). Bone Profiler: A Tool to Quantify, Model, and Statistically Compare Bone-Section Compactness Profiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2), 458–461.
<https://www.jstor.org/stable/4524331>
- Hathway, B. (2000). Continental rift to back-arc basin: Jurassic-Cretaceous stratigraphical and structural evolution of the Larsen Basin, Antarctic Peninsula. *Journal of the Geological Society*, 157(2), 417–432.
<https://doi.org/10.1144/jgs.157.2.417>
- del Hoyo, J., Elliott, A. y Sargatal, J. (1992). *Handbook of the birds of the world. Volume 1. Ostrich to Ducks*. Lynx Edicions.
- Jadwiszczak, P. (2006). Eocene penguins of Seymour Island, Antarctica: Taxonomy. *Polish Polar Research*, 27(1), 3–62.
- Jadwiszczak, P. (2013). Taxonomic diversity of Eocene Antarctic penguins: a changing picture. *Geological Society, London, Special Publications*, 381(1), 129–138. <https://doi.org/10.1144/SP381.7>
- Ksepka, D. T. y Clarke, J. A. (2010). The basal penguin (Aves: Sphenisciformes) *Perudyptes devriesi* and a phylogenetic evaluation of the penguin fossil record. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 337, 1–77.
- Ksepka, D. T., Fordyce, R. E., Ando, T. y Jones, C. M. (2012). New fossil penguins (Aves, Sphenisciformes) from the Oligocene of New Zealand reveal the skeletal plan of stem penguins. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(2), 235–254. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.652051>
- Ksepka, D. T., Werning, S., Sclafani, M. y Boles, Z. M. (2015). Bone histology in extant and fossil penguins (Aves: Sphenisciformes). *Journal of Anatomy*, 227(5), 611–630. <https://doi.org/10.1111/joa.12367>
- MacDonald, D. I. M., Baker, P. F., Garrett, S. W., Ineson, J. R., Pirrie, D., Storey, B. C., Whitham, A. G., Kinghorn, R. R. G. y Marshall, J. E. A. (1988). A preliminary assessment of the hydrocarbon potential of the Larsen Basin, Antarctica. *Marine and Petroleum Geology*, 5(1), 34–53. [https://doi.org/10.1016/0264-8172\(88\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0264-8172(88)90038-4)
- Marensi, S. A. (1995). *Sedimentología y paleoambientes sedimentarios de la Formación La Meseta, Isla Marambio, Antártida*. (Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires). Available from https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/tesis/tesis_n2775_Marensi.pdf
- Marensi, S. A. y Santillana, S. N. (1994). Unconformity-bounded units within the La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica: a preliminary approach. *XXI Polar Symposium* (pp. 33–37). Warszawa.
- Marensi, S. A., Santillana, S. y Bauer, M. (2012). Estratigrafía, petrografía sedimentaria y procedencia de las formaciones Sobral y Cross Valley (Paleoceno), isla Marambio (Seymour), Antártica. *Andean Geology*, 39(1), 67–91.
- Marensi, S. A., Santillana, S. N. y Rinaldi, C. A. (1998a). Paleoambientes sedimentarios de la Aloformación La Meseta (Eoceno), Isla Marambio (Seymour), Antártida. *Instituto Antártico Argentino Contribución*, 464, 1–51.
- Marensi, S. A., Santillana, S. N. y Rinaldi, C. A. (1998b). Stratigraphy of the La Meseta Formation (Eocene), Marambio (Seymour) Island, Antarctica. *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 5, 137–146.
- Marples, B. J. (1953). Fossil penguins from the mid-Tertiary of Seymour Island. *Falkland Islands Dependencies Survey Scientific Reports*, 5, 1–19.
- Mayr, G., De Pietri, V. L., Love, L., Mannering, A. A. y Scofield, R. P. (2017). A well-preserved new mid-Paleocene penguin (Aves, Sphenisciformes) from the Waipara Greensand in New Zealand. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(6), e1398169. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1398169>

- Meister, W. (1962). Histological Structure of the Long Bones of Penguins. *The Anatomical Record*, 143, 377–387.
- Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Marensi, S. y Olivero, E. (2013). Mapa geológico de la isla Marambio (Seymour), escala 1:20.000. Primera edición. Instituto Geológico y Minero de España.
- Montes Santiago, M. J., Nozal Martín, F. y Santillana, S. (2019). *Geología y Geomorfología de isla Marambio (Seymour)*. Instituto Geológico y Minero de España.
- Montes Santiago, M. J., Nozal Martín, F., Santillana, S., Marensi, S., Olivero, E. B. y Maestro González, A. (2008a). Mapa geológico 1:20.000 de isla Marambio (mar de Weddell, Antártida). *Geotemas*, 10, 709–712.
- Montes Santiago, M. J., Santillana, S., Nozal Martín, F. y Marensi, S. (2008b). El Paleoceno superior de la Antártida: la Formación Cross Valley-Wiman de isla Marambio (mar de Weddell). *Geotemas*, 10, 665–668.
- de Ricqlès, A., Meunier, F.-J., Castanet, J. y Francillon-Vieillot, H. (1991). Comparative microstructures of bone. En B. K. Hall (Ed.), *Bone matrix and bone specific products* (pp. 1–78). CRC Press.
- Rinaldi, C. A., Massabie, A., Morelli, J., Rosenman, H. L. y del Valle, R. A. (1978). Geología de la isla Vicecomodoro Marambio. *Instituto Antártico Argentino Contribución*, 217, 1–37.
- Sadler, P. M. (1988). Geometry and stratification of uppermost Cretaceous and Paleogene units on Seymour Island, northern Antarctic Peninsula. En R. M. Feldmann y M. O. Woodburne (Eds.), *Geology and Paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula* (pp. 303–320). Geological Society of America.
<https://doi.org/10.1130/MEM169-p303>
- Simpson, G. G. (1971). *Review of fossil penguins from Seymour Island. Proceedings of the Royal Society of London B*, 178, 357–387.
- del Valle, R. A., Elliot, D. H. y McDonald, D. I. M. (1992). Sedimentary basins of the east flank of the Antarctic Peninsula: proposed nomenclature. *Antarctic Science*, 4(4), 477–478. <https://doi.org/10.1017/S0954102092000695>
- Williams, T. D. (1995). *Bird Families of the world. The penguins*. Oxford University Press.
- Wilson, L. E. y Chin, K. (2014). Comparative osteohistology of Hesperornis with reference to pygoscelid penguins: the effects of climate and behaviour on avian bone microstructure. *Royal Society Open Science*, 1(3), 1–16.
<https://doi.org/10.1098/rsos.140245>
- Winkler, D. W., Billerman, S. M. y Lovette, I. J. (2020). Penguins (Spheniscidae), version 1.0. En S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald y T. S. Schulenberg (Eds.), *Birds of the World* (pp. xx–xx). Cornell Lab of Ornithology.
<https://doi.org/10.2173/bow.spheni1.01>



Capítulo III
Descripciones histológicas en

SPHENISCIFORMES
ACTUALES



CAPÍTULO III – DESCRIPCIONES HISTOLÓGICAS EN SPHENISCIFORMES ACTUALES

3.1. Introducción

En el presente capítulo se realiza un análisis detallado de la microestructura ósea observada en los cortes realizados en diferentes especímenes de pingüinos. Este capítulo está organizado de acuerdo con los objetivos planteados, y las descripciones comparativas se presentan en función de dichos objetivos, con el fin de determinar las siguientes fuentes de variación: (1) diferencias sexuales, (2) diferencias taxonómicas interespecíficas, (3) diferencias ontogenéticas y (4) diferencias taxonómicas intergenéricas. Para ello, se han analizado diversos especímenes actuales, abordando las siguientes variaciones observadas: las diferencias entre un macho y una hembra de *Pygoscelis adeliae* en período de oviposición (la hembra fue encontrada muerta con el huevo completamente formado); las variaciones interespecíficas entre *Pygoscelis adeliae*, *P. papua* y *P. antarctica*; las diferencias ontogenéticas en distintos estadios de *Pygoscelis antarctica*; así como los detalles microanatómicos e histológicos que diferencian los distintos géneros, empleando las especies *Spheniscus magellanicus* y *Aptenodytes forsteri*.

3.2. Variaciones ligadas al sexo en *Pygoscelis adeliae*

A continuación, se abordarán en detalle las descripciones microanatómicas e histológicas de un macho y una hembra de *Pygoscelis adeliae*, específicamente de las secciones de húmero, radio, ulna, carpometacarpo, fémur, tibiotarso, tarsometatarso, costillas vertebrales y costillas esternales.

3.2.1. *Pygoscelis adeliae* (♂ adulto) MLP-O 15177

CHO 01-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero exhibe un tejido compacto tanto en su región cortical como medular. En esta última se observan algunos espacios intertrabeculares muy reducidos. No se observa una cavidad medular (ver Fig. 9A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 9B) del húmero se observa una delgada capa de tejido lamelar, mayormente avascular y presenta dos líneas de crecimiento detenido (LAGs) a lo largo de su extensión. La región perimedular (ver Fig. 9C) se compone de osteonas secundarias definidas por líneas cementantes, las cuales se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida, con un patrón vascular longitudinal. En la región medular (ver Fig. 9D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar. En el área más interna de la región

medular, los espacios intertrabeculares son de mayor tamaño. La vascularización es principalmente longitudinal, y se observan también canales vasculares radiales y oblicuos. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas: aquellas derivadas de la osteogénesis dinámica (DO), son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras; mientras que las lagunas derivadas de la osteogénesis estática (SO), son de mayor tamaño y de forma más circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria (ver Fig. 3 en Capítulo II). No se observaron fibras de Sharpey.

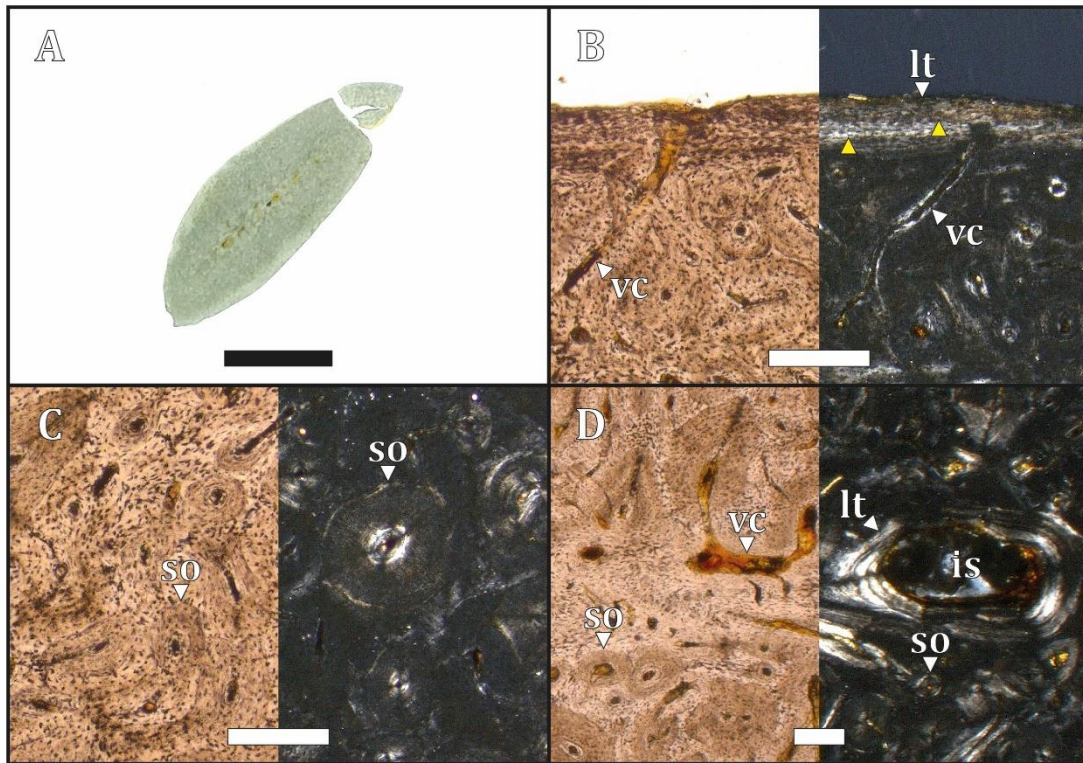


Figura 9. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con luz polarizada plana (LPP) y derecha con luz polarizada cruzada (LPC). (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 01-02 (Radio, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del radio exhibe un tejido compacto en toda su extensión. No se observa una cavidad medular (ver Fig. 10A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 10B) del radio presenta una fina capa de tejido lamelar avascular, la cual presenta un LAG en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 10C) se compone de osteonas secundarias definidas por claras líneas cementantes. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida y presentan un patrón vascular longitudinal. En la región medular (ver Fig. 10D) se observa un tejido trabecular compactado

secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar. En el área más interna de la región medular se observan algunos canales vasculares de mayor talla. La vascularización es mayormente longitudinal y también se observan canales vasculares oblicuos. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

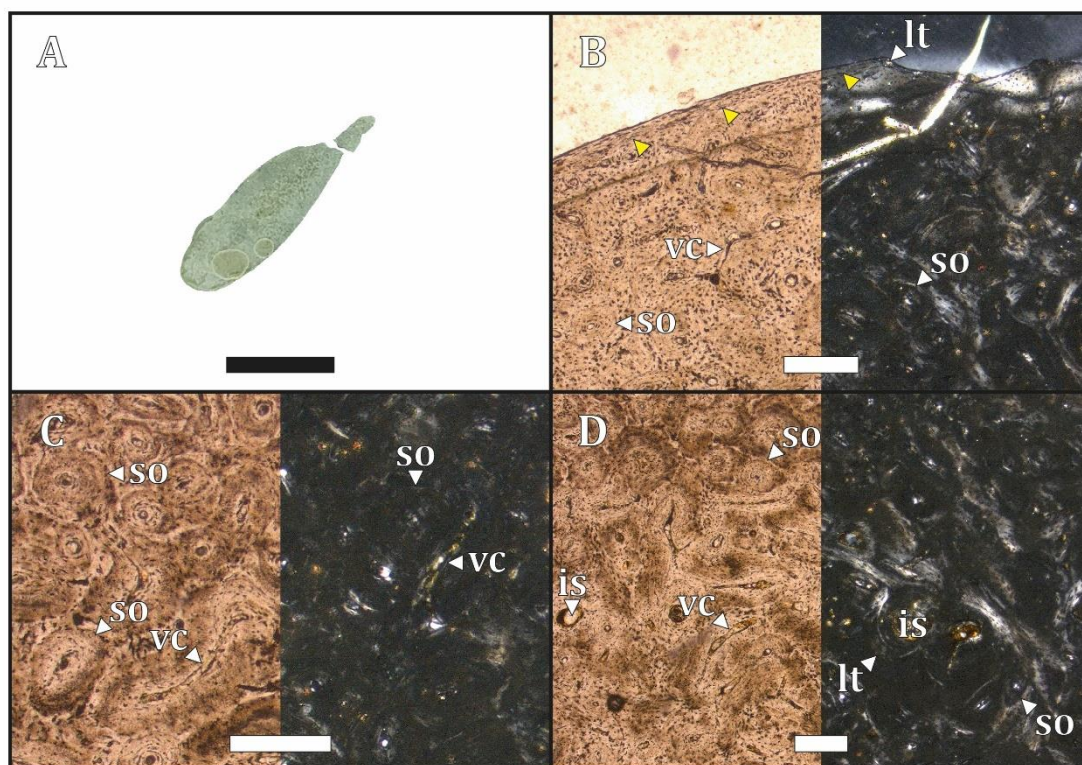


Figura 10. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 01-03 (Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: a nivel microanatómico, la sección media de la diáfisis de la ulna exhibe un tejido óseo compacto tanto en la región cortical como medular. No se observa la presencia de una cavidad medular (ver Fig. 11A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 11B) se observa una delgada capa de tejido lamelar avascular, conteniendo dos LAGs en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 11C) se compone de osteonas secundarias definidas por líneas cementantes dispuestas con un patrón

vascular longitudinal. Las mismas, se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida y parte del tejido cortical. En la región medular (ver Fig. 11D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar. La vascularización es principalmente longitudinal y en menor medida, se observan canales vasculares radiales y oblicuos. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

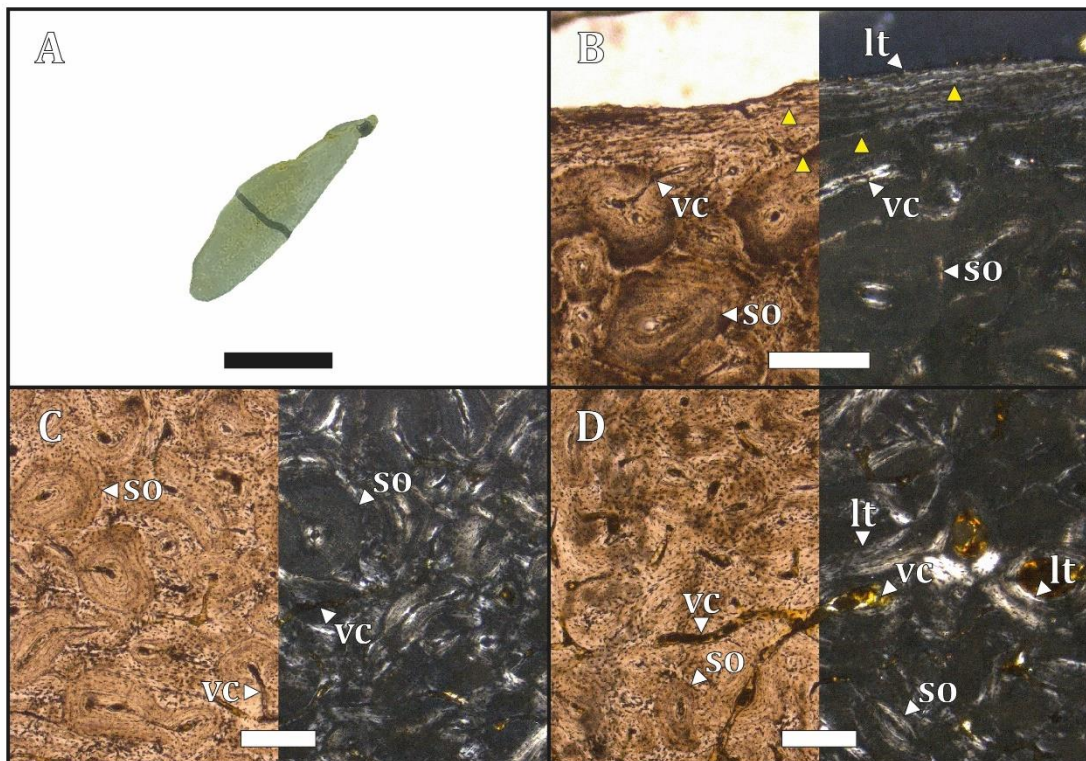


Figura 11. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (It) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 01-04 (Carpometacarpo, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del carpometacarpo exhibe un tejido compacto tanto en su región cortical así como en también en la región medular. En esta última se observan algunos espacios intertrabeculares muy reducidos y no presenta una verdadera cavidad medular (ver Fig. 12A). Dado que se observaron semejanzas microestructurales entre el

metacarpale majus y el *metacarpale minus*, se procedió a describir ambos, aunque únicamente se ilustró el *metacarpale majus*.

Histología: metacarpale majus, en la región cortical (ver Fig. 12B) se observa una delgada capa de tejido lamelar la cual contiene algunos canales vasculares radiales y dos LAGs en toda su extensión. En la región perimedular (ver Fig. 12C) se compone de osteonas secundarias bien definidas por líneas cementantes, las cuales van remodelando la matriz ósea primaria entretejida y presentan un patrón vascular longitudinal. En la región medular (ver Fig. 12D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar. En el área más interna de la región medular, los espacios intertrabeculares son de mayor tamaño. La vascularización es mayormente longitudinal, observándose también algunos canales radiales. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

Histología: metacarpale minus, en algunos segmentos de la región cortical se observa una fina capa de tejido lamelar avascular la cual contiene un LAG. En la región perimedular abunda un extenso desarrollo de osteonas secundarias bien definidas por líneas cementantes, con presencia de canales de Volkmann interconectando las distintas osteonas, con un patrón vascular longitudinal. La remodelación de estas osteonas se extiende hacia la región cortical y medular. En la región medular se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar. La vascularización es mayormente longitudinal, observándose también algunos canales radiales y oblicuos. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey.

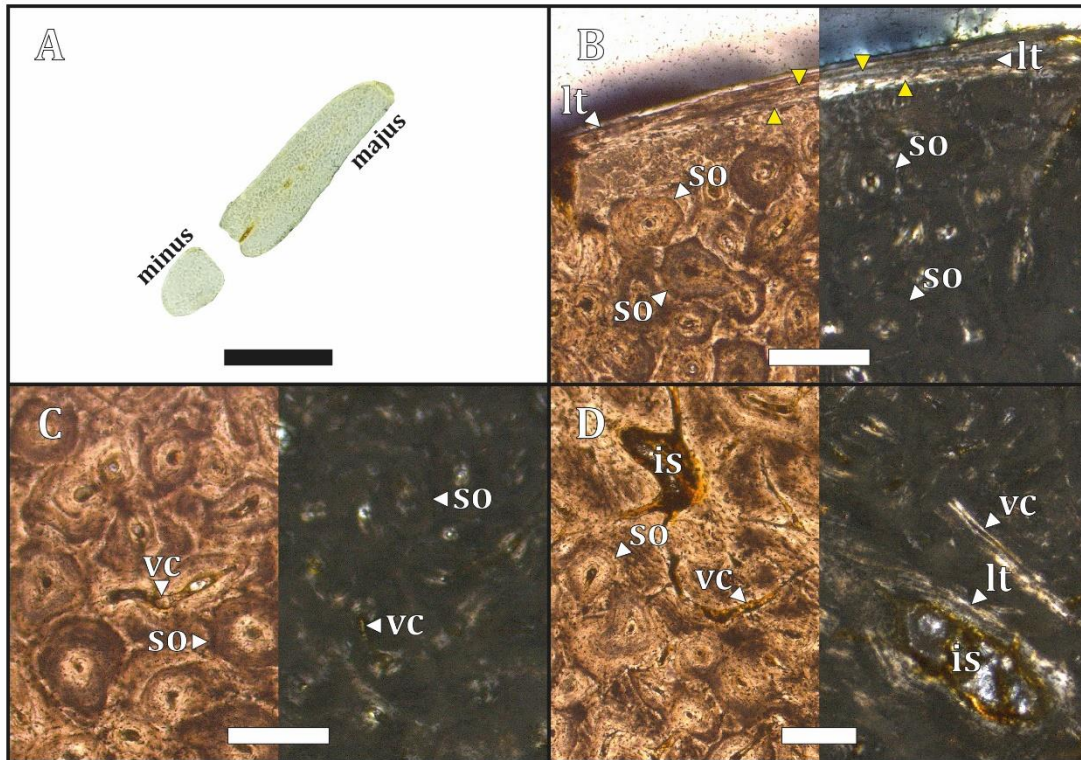


Figura 12. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 01-05 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur exhibe un tejido compacto, tanto en su región cortical así como también en la región medular. En esta última se observa una verdadera cavidad medular (ver Fig. 13A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 13B) se observa una fina capa de tejido lamelar avascular, conteniendo dos LAGs en su extensión. Estas líneas de crecimiento pueden alinearse con la vascularización radial o coincidir con zonas de debilidad del corte (fracturas). En la región perimedular (ver Fig. 13C) se observa un extenso desarrollo de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida y parte de la matriz ósea de la región medular. La región medular (ver Fig. 13D) se compone de un tejido trabecular compactado secundariamente, la cual se encuentra remodelada por osteonas secundarias definidas por claras líneas cementantes. Rodeando a la cavidad medular se pudo identificar un ICL y algunas bahías de erosión. El ICL presenta 10 LAGs en una matriz ósea lamelar. En términos generales, la vascularización es reticular, pero se observan varios canales longitudinales y otros con una distribución circunferencial hacia el

margen cortical y radial hacia el margen medular. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

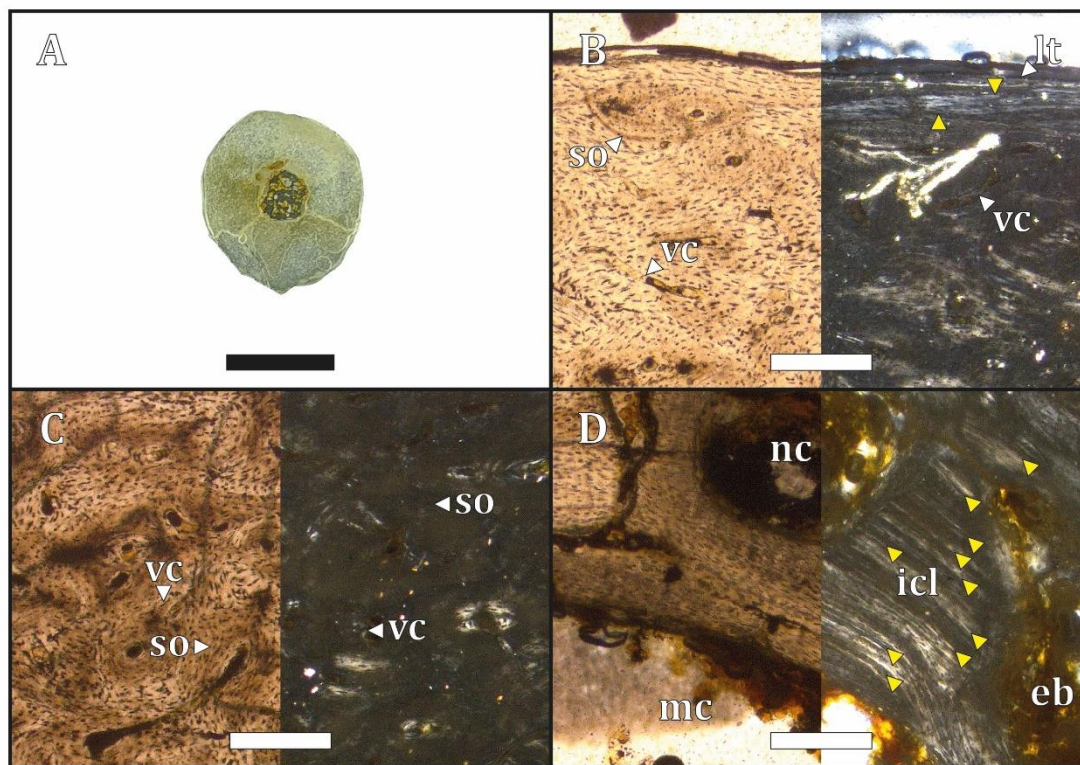


Figura 13. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (eb) bahías de erosión, (icl) capa circunferencial interna, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (nc) canal nutritivo, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 01-06 (Tibiotarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: a nivel microanatómico, la sección media de la diáfisis del tibiotarso exhibe en toda su extensión un tejido óseo compacto y presenta una pequeña cavidad medular (ver Fig. 14A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 14B) se observa una delgada capa de tejido lamelar avascular y contiene un LAG en su extensión. En la región perimedular (ver Fig. 14C) se observa un extenso desarrollo de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria y parte de la matriz ósea de la región cortical y medular. La región medular (ver Fig. 14D) presenta un tejido trabecular

compactado secundariamente. Rodeando a la cavidad medular se pudo identificar un *ICL* compuesto por tejido lamelar, el cual presenta nueve *LAGs* y algunos canales vasculares radiales. La vascularización es principalmente longitudinal, no obstante los patrones vasculares cambian desde el margen cortical hasta la región medular, observándose también canales vasculares circulares, radiales y oblicuos. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey.

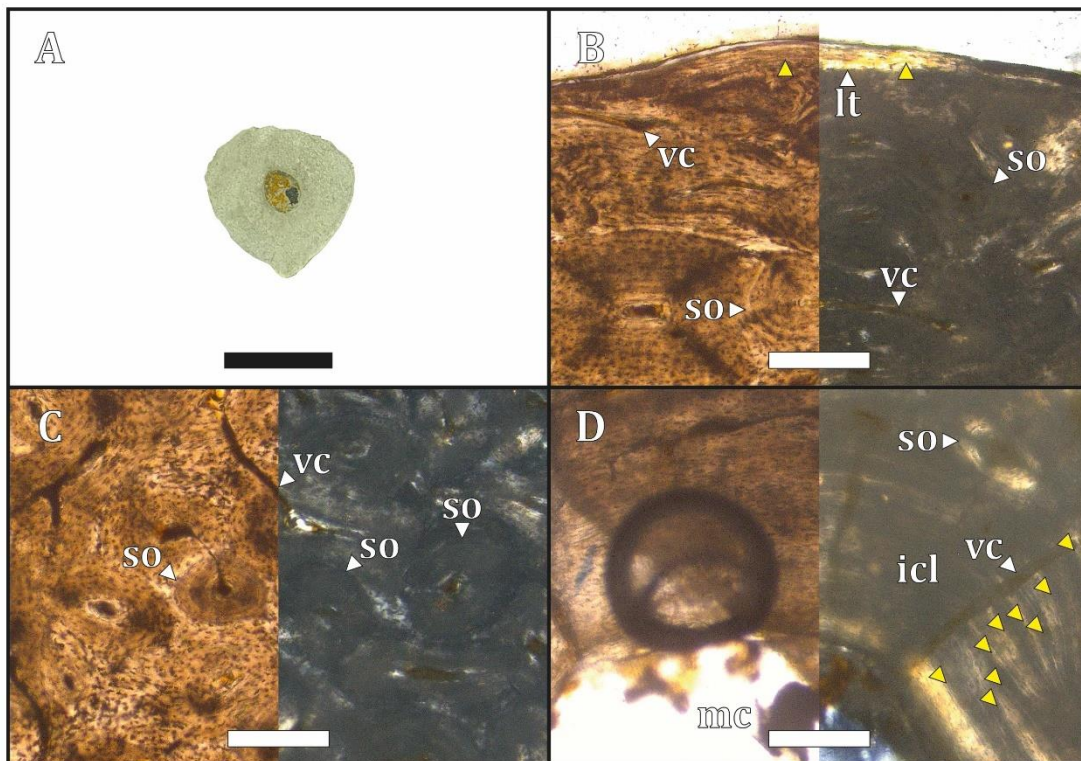


Figura 14. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) *LAGs*, (icl) capa circunferencial interna, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 01-07 (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tarsometatarso presenta un tejido compacto en toda su extensión, pero contiene tres cavidades medulares correspondientes a los metatarsales II, III y IV (ver Fig. 15A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 15B) se compone de una delgada capa de tejido lamelar avascular y presenta dos *LAGs* en su extensión. En la región perimedular (ver Fig. 15C)

predomina el desarrollo de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal, las cuales se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida. Estas osteonas se diferencian del resto de la matriz por claras líneas cementantes y se extienden hacia la región medular. Asimismo, en la región medular (ver Fig. 15D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente. Rodeando a las cavidades medulares de los metatarsales se observa tejido lamelar con tres LAGs, conformando un ICL. En general la vascularización es reticular, siendo los canales longitudinales los más frecuentes. Además, el grosor de los canales vasculares aumenta hacia la región medular. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

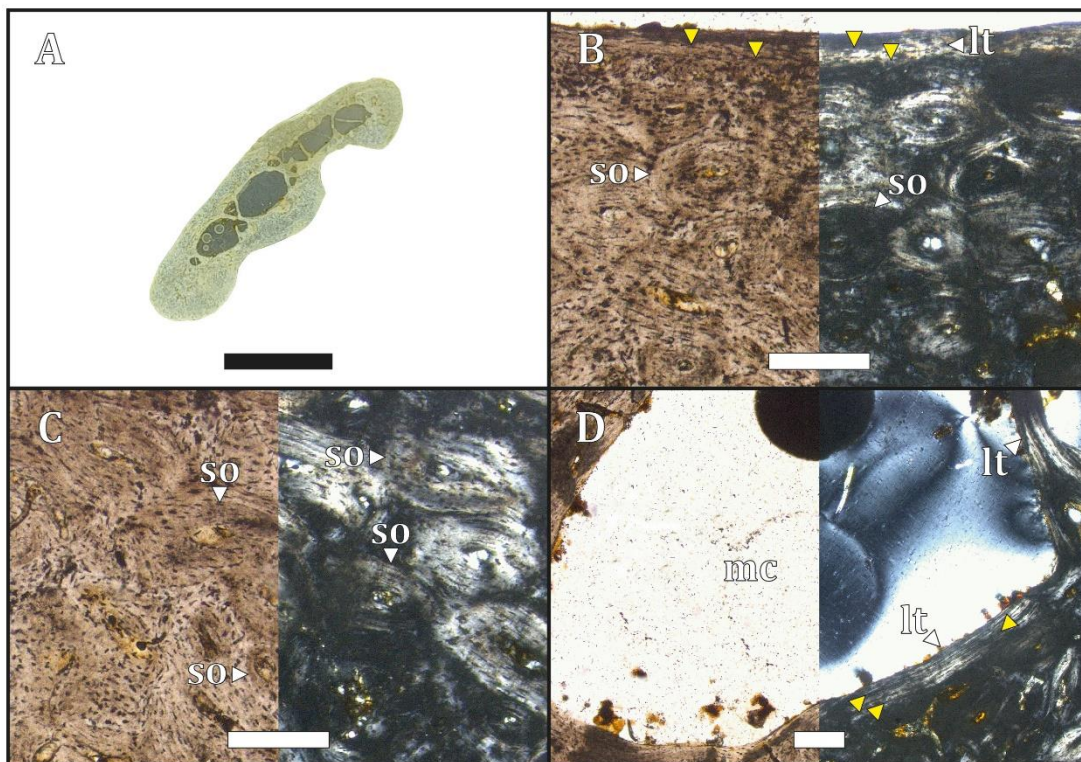


Figura 15. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 01-08 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral exhibe un tejido compacto tanto en su región cortical así como también en la región medular. Se observan algunos espacios remanentes en la región medular (ver Fig. 16A-B).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 16C) se observa una fina capa de tejido lamelar avascular que presenta un LAG en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 16C) se compone por osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal y definidas por claras líneas cementantes. Estas osteonas llegan hasta el margen medular y se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida. La región medular (ver Fig. 16D) se compone de un tejido trabecular compactado secundariamente. Además, se observaron algunas cavidades o espacios intertrabeculares remanentes resultado de una compactación incompleta. Estas cavidades se encuentran rodeadas de tejido lamelar. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

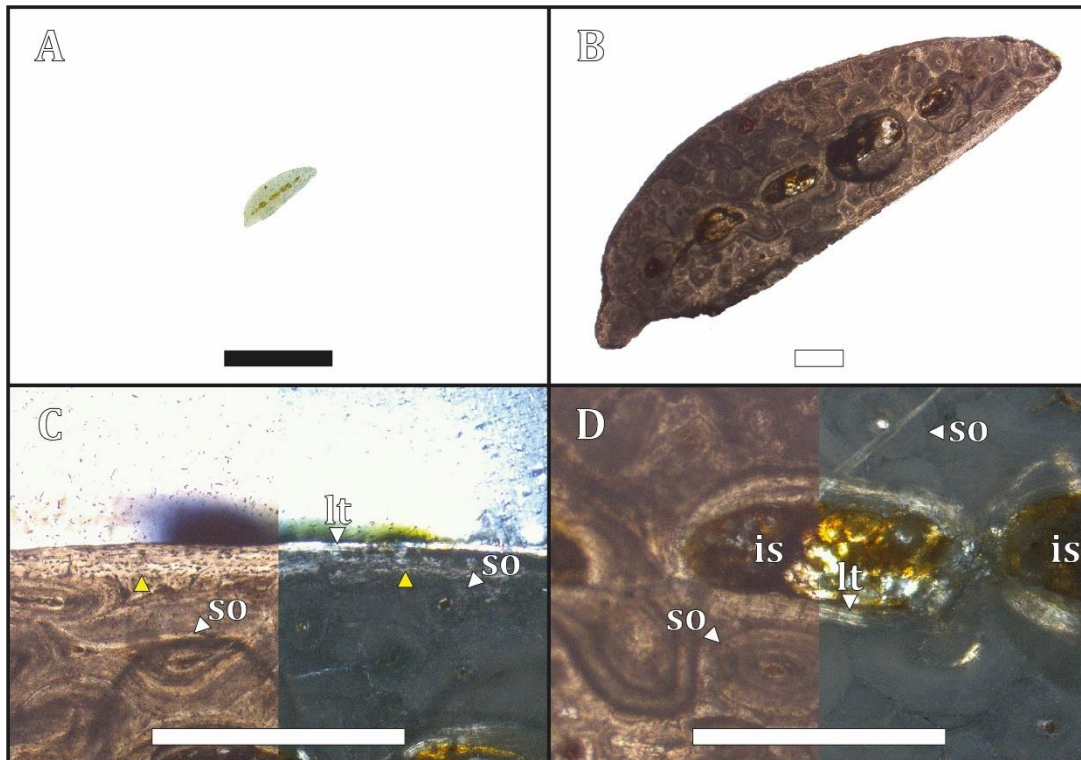


Figura 16. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y región perimedular, y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

CHO 01-09 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: en la sección media del cuerpo de la costilla esternal exhibe un tejido óseo compacto en toda su extensión. Se observa una cavidad medular (ver Fig. 17A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 17C) presenta una delgada capa avascular de tejido lamelar a pseudolamelar, la cual contiene un LAG en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 17C) se compone por osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal y diferenciadas por claras líneas cementantes. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida y el margen de remodelación llega hasta la región medular. La región medular (ver Fig. 17D) se compone de un tejido trabecular compactado secundariamente y exhibe unos espacios intertrabeculares remanentes resultantes de una compactación ósea incompleta. Estas cavidades se encuentran rodeadas de tejido lamelar. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

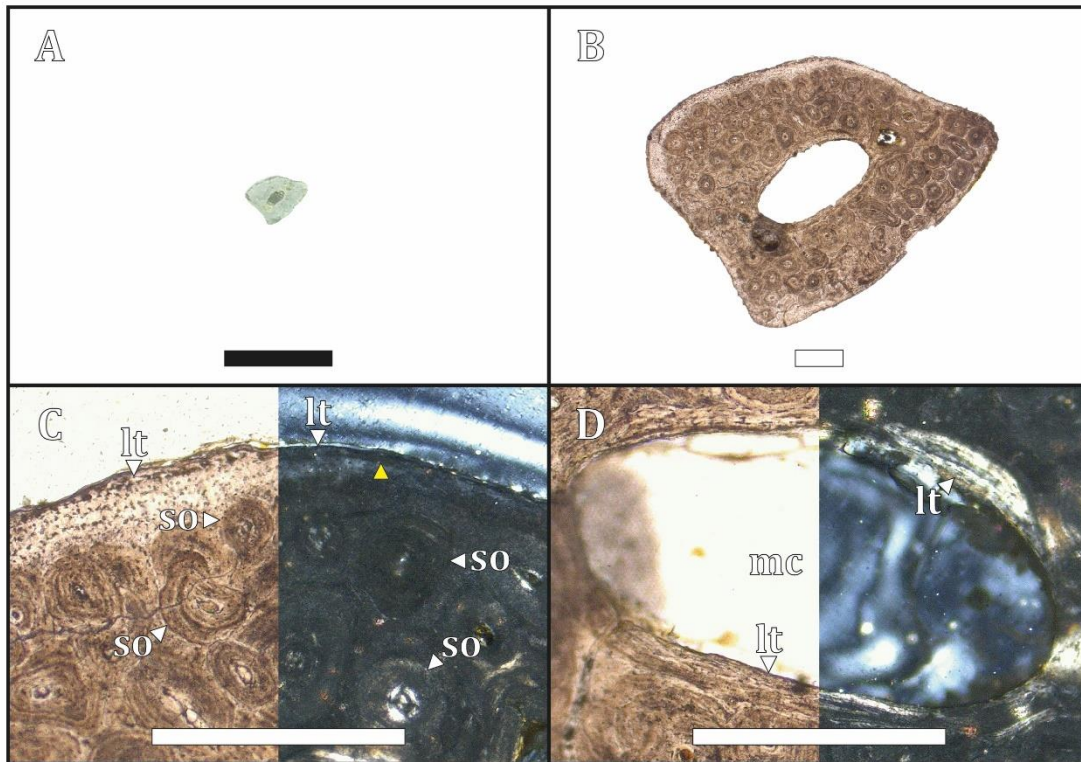


Figura 17. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y región perimedular, y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

3.2.2. *Pygoscelis adeliae* (♀ adulta) MLP-O 15137

CHO 02-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero exhibe un tejido compacto en toda su extensión y en la región medular conserva algunos espacios intertrabeculares (ver Fig. 18A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 18B) presenta una delgada capa de tejido lamelar, pobremente vascular, con presencia de algunos canales radiales, la cual contiene un LAG en su extensión. Estas líneas de crecimiento pueden coincidir con zonas de debilidad del corte (fracturas). La región perimedular (ver Fig. 18C) se compone por osteonas secundarias, diferenciadas por líneas cementantes. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida con un patrón vascular longitudinal y pueden presentar canales de Volkmann. En la región medular (ver Fig. 18D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente. Este presenta algunos espacios intertrabeculares resultantes de una compactación ósea incompleta. Dichos espacios presentan una forma irregular y se encuentran tapizados por varias bandas de tejido lamelar. Hacia el interior de dichos espacios se puede observar tejido medular. La vascularización es reticular, siendo los canales oblicuos y longitudinales los más frecuentes. Asimismo, el grosor de los canales vasculares aumenta hacia el interior de la sección. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas: aquellas derivadas de la osteogénesis dinámica (DO), son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras; mientras que las lagunas derivadas de la osteogénesis estática (SO), son de mayor tamaño y de forma más circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

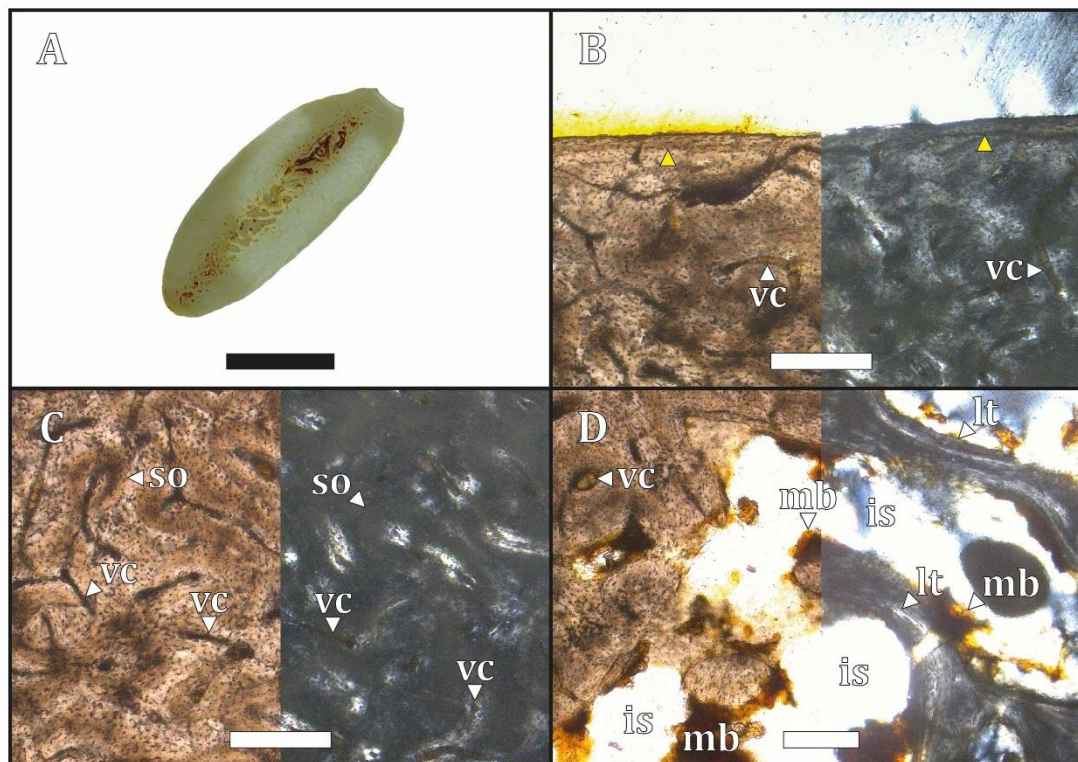


Figura 18. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 02-02 (Radio, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del radio exhibe un tejido compacto en toda su extensión. Se observan algunos espacios intertrabeculares en la región medular (ver Fig. 19A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 19B) se compone de una fina capa de tejido lamelar, mayormente avascular y presenta un LAG en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 19C) se compone de osteonas secundarias las cuales reemplazan por completo la matriz ósea primaria entretejida. Estas osteonas se diferencian por claras líneas cementantes, exhiben un patrón vascular longitudinal y a su vez presentan canales de Volkmann que las interconectan. La región medular (ver Fig. 19D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente y presenta algunos espacios intertrabeculares resultantes de una compactación ósea incompleta. Dichos espacios se encuentran rodeados de tejido lamelar y contienen tejido medular en su interior. En general la vascularización es reticular y los canales longitudinales y radiales son los más abundantes. Además, algunos canales radiales llegan hasta el margen cortical. Asimismo, el diámetro de los canales aumenta hacia el interior de la región medular. Las lagunas de osteocitos

presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

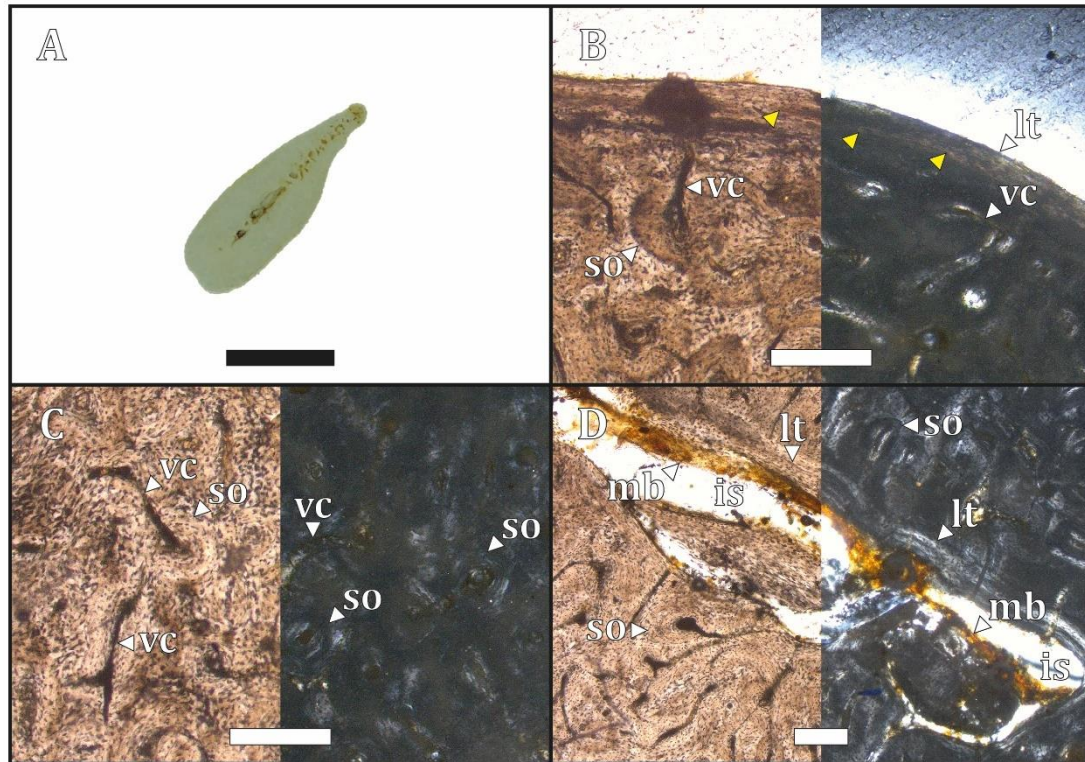


Figura 19. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 02-03 (Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis de la ulna presenta un tejido compacto en toda su extensión. En la región medular se observan algunos espacios intertrabeculares. No presenta una cavidad medular (ver Fig. 20A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 20B) se compone de una delgada capa de tejido lamelar avascular, la cual presenta un LAG a lo largo de su extensión. En la región perimedular (ver Fig. 20C) predomina el desarrollo de osteonas secundarias bien definidas por líneas cementantes, con un patrón vascular longitudinal. Estas osteonas se conectan entre sí por medio de canales de Volkmann y reemplazan en su totalidad la matriz ósea primaria entretejida. La región medular (ver Fig. 20D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares remanentes de una compactación ósea

incompleta. Estos espacios se encuentran rodeados de tejido lamelar y presentan tejido medular en el interior de las cavidades. La vascularización presenta canales longitudinales y radiales cerca del tejido cortical y canales oblicuos sobre la región medular. Asimismo, el diámetro de los canales aumenta hacia el centro de la sección. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

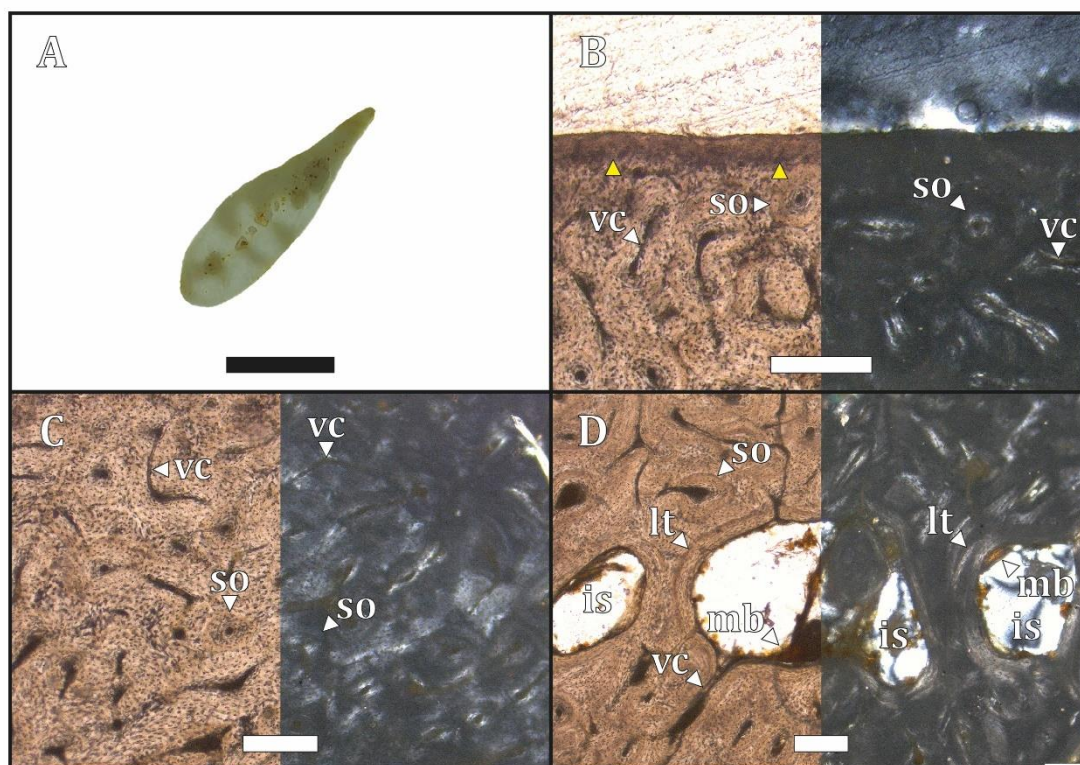


Figura 20. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 02-04 (Carpometacarpo, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del carpometacarpo exhibe un tejido compacto y se observan algunos espacios intertrabeculares en la región medular (ver Fig. 21A). Se observaron semejanzas microestructurales entre el *metacarpale majus* y el *metacarpale minus*, y se procedió a describir ambos ilustrando solo el *metacarpale majus*.

Histología: *metacarpale majus*, la región cortical (ver Fig. 21B) está formada por una delgada capa de tejido lamelar, presenta un LAG y algunos canales vasculares radiales

interrumpen su extensión. El tejido de la región perimedular (ver Fig. 21C) se compone de osteonas secundarias bien definidas por líneas cementantes distribuidas con un patrón vascular longitudinal. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida. En la región medular (ver Fig. 21D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares resultantes de una compactación ósea incompleta. Dichos espacios se encuentran rodeados por tejido lamelar y algunos contienen un pequeño *ICL* de poca extensión, observándose dos *LAGs* en su interior. Asimismo, la región medular presenta un escaso desarrollo de tejido medular tapizando la cavidad de los espacios intertrabeculares. La vascularización presenta una gran abundancia de canales longitudinales y en menor grado presenta canales oblicuos y radiales. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

Histología: metacarpale minus, la región cortical presenta un tejido lamelar el cual presenta un *LAG* en su extensión. También se observan algunos canales radiales sobre esta matriz ósea lamelar. La región perimedular se compone de un tejido denso de osteonas secundarias con una distribución longitudinal. Estas osteonas se diferencian por claras líneas cementantes y remodelan casi por completo la matriz ósea primaria entretejida. En región medular se observa un pequeño espacio medular central y algunos remanentes de tejido medular. El patrón vascular es mayormente longitudinal pero sobre el margen cortical se observan algunos canales radiales. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

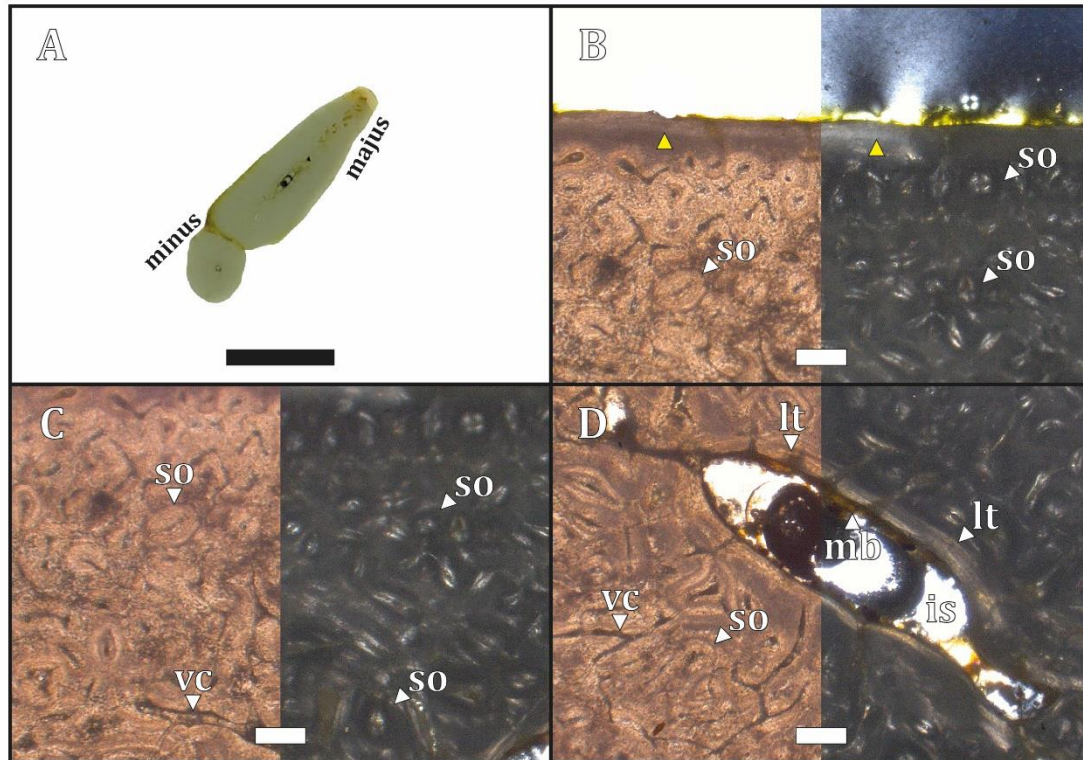


Figura 21. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 02-05 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: a nivel microanatómico, en la sección media de la diáfisis del fémur se observa un tejido compacto tanto en la región cortical como en la medular. Asimismo se observa una pequeña cavidad medular rodeada de algunos espacios intertrabeculares (ver Fig. 22A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 22B) se observa un tejido lamelar, mayormente avascular con algunos canales radiales y presenta dos LAGs en su extensión. En la región perimedular (ver Fig. 22C) se observan osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal, las cuales algunas se diferencian por líneas cementantes y algunas presentan canales de Volkmann. Estas osteonas reemplazan en su totalidad la matriz ósea primaria entretejida. En la región medular (ver Fig. 22D) se desarrolla un tejido trabecular compactado secundariamente, presentando algunos espacios intertrabeculares resultantes de una compactación ósea incompleta. Estos espacios (incluyendo a la cavidad medular) se encuentran rodeados de tejido lamelar y conservan tejido medular en su interior. La vascularización es mayormente longitudinal, pero también se observan canales radiales sobre el margen cortical y algunos canales oblicuos y radiales sobre el margen perimedular. Las lagunas de osteocitos

presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

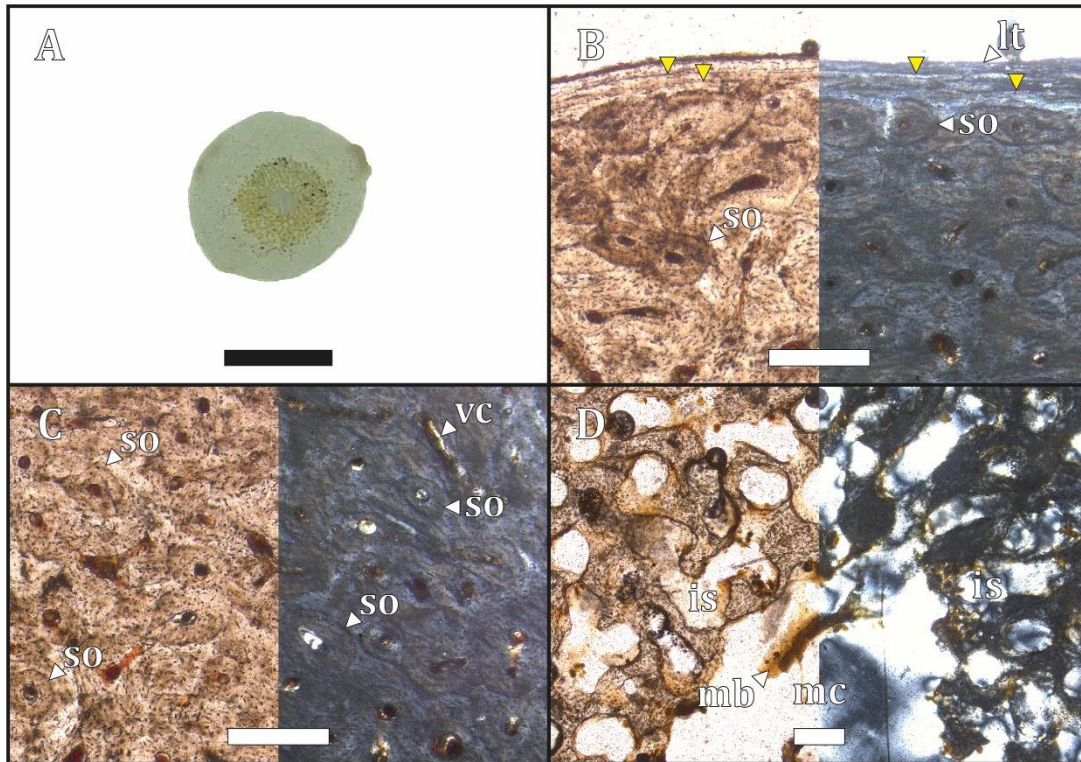


Figura 22. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 02-06 (Tibiotarso y fíbula, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tibiotarso y la fíbula presenta un tejido compacto. Se observan algunos espacios intertrabeculares hacia la región medular rodeando una cavidad medular de margen irregular (ver Fig. 23A). Se observaron semejanzas microestructurales entre el tibiotarso y la fíbula, y se procedió a describir ambos ilustrando solo el tibiotarso.

Histología: tibiotarso, la región cortical (ver Fig. 23B) se compone de tejido lamelar avascular, contiene un LAG en su extensión. En la región perimedular (ver Fig. 23C) predomina el desarrollo de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal y se diferencian por claras líneas cementantes. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida y se extienden levemente hasta el margen cortical. La región medular (ver Fig. 23D)

presenta el desarrollo de un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares remanentes de una compactación ósea incompleta. Dichos espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar y contienen tejido medular en su interior. Adyacente a la cavidad medular se puede observar el desarrollo de tejido medular. La vascularización es principalmente longitudinal, sin embargo, algunos canales responden a un patrón más reticular. Asimismo, el grosor de los canales aumenta hacia el interior de la sección. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

Histología: fibula, la región cortical se compone de una delgada capa de tejido lamelar avascular, el cual contiene un *LAG* en su extensión. La región medular se compone de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal. Estas osteonas llegan hasta el margen cortical y se encuentran remodelando casi por completo la matriz ósea primaria entretejida. La vascularización es longitudinal y el diámetro de los canales vasculares aumenta hacia el centro de la sección. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

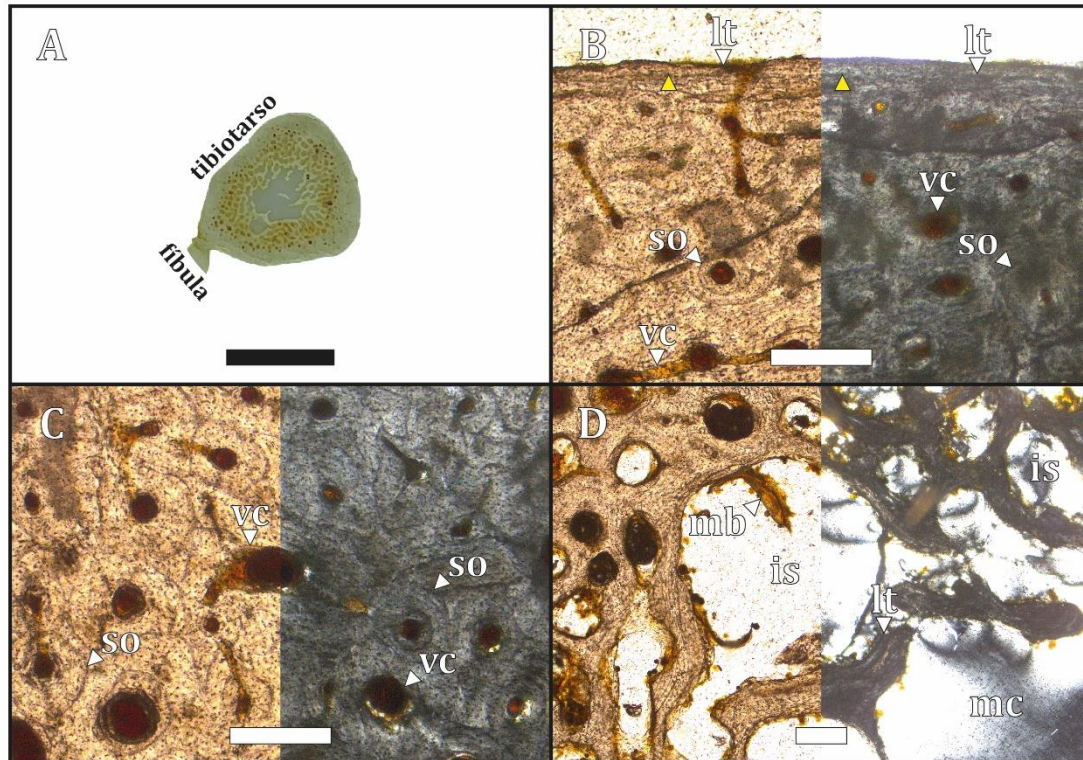


Figura 23. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 02-07 (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección de la diáfisis del tarsometatarso exhibe un tejido compacto. No obstante se observan diversos espacios intertrabeculares en el centro de los metatarsales II, III y IV (ver Fig. 24A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 24B) está compuesta por tejido lamelar mayormente avascular con una escasa presencia de canales radiales y presenta dos LAGs en su extensión. En la región perimedular (ver Fig. 24C) predomina el desarrollo de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal, que se encuentran reemplazando la matriz ósea primaria entretejida. Estas osteonas se visualizan y definen claramente por líneas cementantes. En la región medular (ver Fig. 24D) predomina el desarrollo de un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares remanentes de una compactación ósea incompleta. Estos espacios están rodeados de tejido lamelar y pueden presentar tejido medular en su interior (ver Fig. 24D). La vascularización es principalmente longitudinal, pero también se observan canales radiales sobre el margen cortical y algunos canales oblicuos dispersos, dando un aspecto pobremente reticular. Las lagunas de

osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

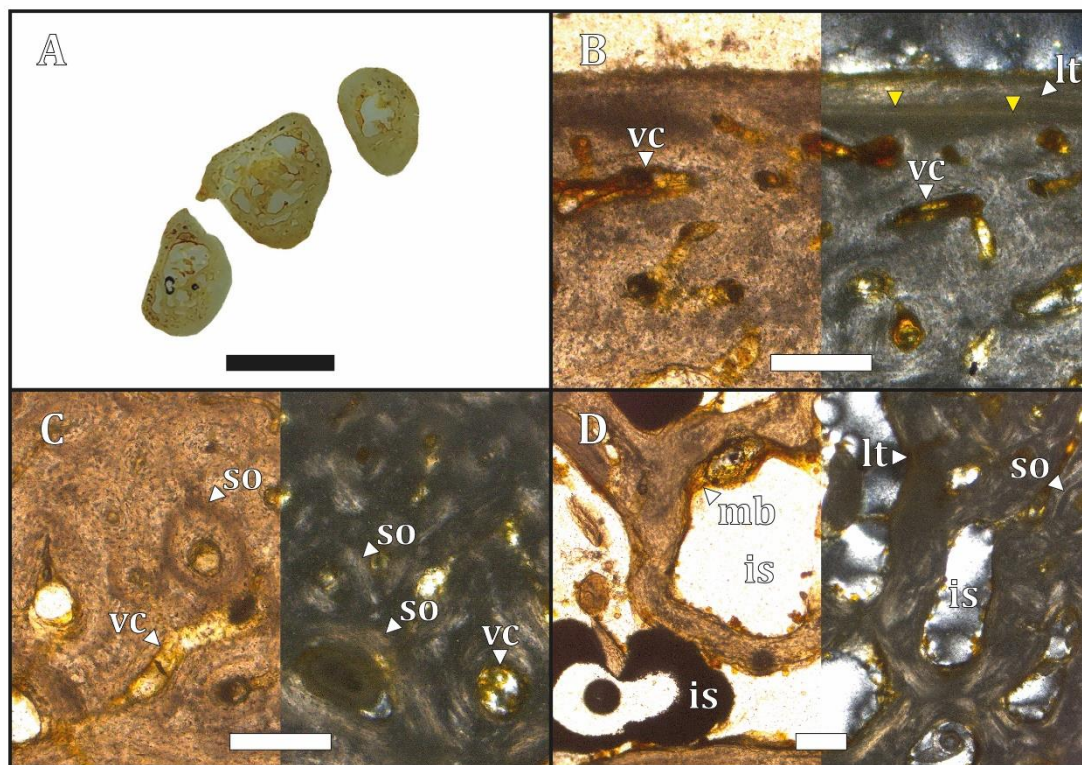


Figura 24. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 02-08 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: a nivel microanatómico, la sección media del cuerpo de la costilla vertebral presenta un tejido compacto. En la región medular se observan varios espacios intertrabeculares y una cavidad medular con un margen irregular (ver Fig. 25A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 25C) presenta una delgada capa de tejido lamelar avascular, la cual contiene un LAG en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 25C) se compone por osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal y definidas por claras líneas cementantes. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida. En la región medular (ver Fig. 25D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares remanentes de una compactación ósea incompleta. Estos espacios son irregulares y algunos convergen con la

cavidad medular. Además, estos espacios presentan tejido lamelar rodeando la cavidad y algunos se encuentran revestidos por tejido medular. Asimismo, se observaron algunas bahías de erosión en dicha región. La vascularización es netamente longitudinal y los canales vasculares se ensanchan hacia la región medular. Las morfologías de las lagunas de osteocitos *DO* y *SO* están bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

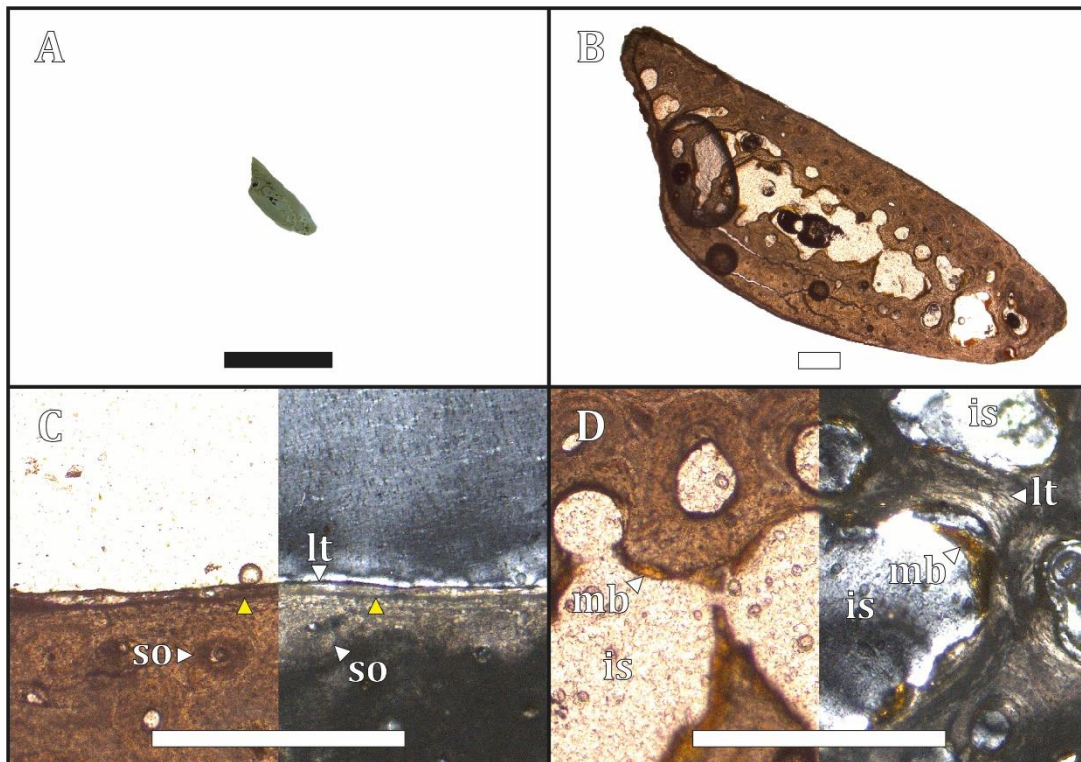


Figura 25. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y región perimedular, y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (It) tejido lamelar, (mb) tejido medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μm.

CHO 02-09 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: en la sección media del cuerpo de la costilla esternal exhibe un tejido óseo compacto. Se observan varios espacios intertrabeculares en la región medular que rodean y convergen con una cavidad medular, la cual presenta un margen irregular (ver Fig. 26A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 26C) se compone de una delgada capa de tejido lamelar avascular, la cual contiene un LAG en su extensión. Asimismo, la remodelación ósea invade el margen cortical. La región perimedular (ver Fig. 26C) se compone de osteonas

secundarias diferenciadas por claras líneas cementantes que reemplazan casi por completo la matriz ósea primaria entretejida. Estas osteonas presentan un patrón vascular longitudinal. La región medular (ver Fig. 26D) se compone de tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar y contienen tejido medular en su interior. Dichos espacios convergen con la cavidad medular hacia el interior de la sección por medio de bahías de erosión. La vascularización es longitudinal y los canales aumentan su diámetro hacia el interior de la región medular. Las morfologías de las lagunas de osteocitos *DO* y *SO* están bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

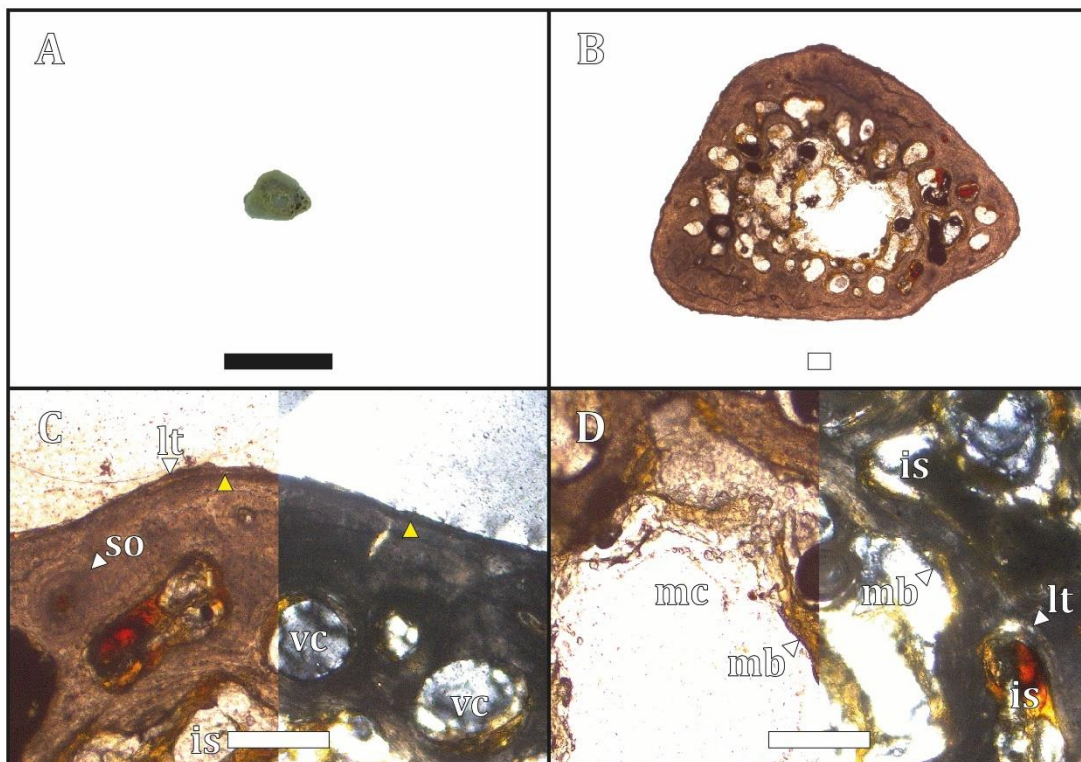


Figura 26. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y región perimedular, y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

3.2.3. Comentarios comparativos ligados al sexo

A nivel microanatómico, tanto el macho como la hembra presentan un tejido óseo compacto con una cavidad medular reducida o inexistente. Sin embargo, se observó un mayor

desarrollo de los espacios intertrabeculares y un menor grado de compactación ósea en la hembra en comparación con el macho (ver Fig. 27). A nivel histológico, los patrones vasculares son similares en ambos sexos. De acuerdo con el hueso analizado, se identificaron entre una y dos líneas de crecimiento detenido en la región cortical, así como tres regiones tisulares definidas por la matriz ósea, el nivel de organización de los canales vasculares y el grado de compactación. No obstante, en el macho se observó una cavidad medular bien definida, delimitada por una capa circunferencial interna (*ICL*) en el fémur, tibiotarso, tarsometatarso, costilla vertebral y costilla esternal, mientras que en la hembra se observó un espacio medular remanente, sin desarrollo de un sistema circunferencial interno. Además, todas las secciones de la hembra presentaron tejido medular rodeando los espacios intertrabeculares. Estas diferencias microanatómicas e histológicas entre machos y hembras proporcionan un criterio auxiliar para la diferenciación de sexos, siendo especialmente relevante cuando solo se dispone de restos óseos aislados o ejemplares no sexados.

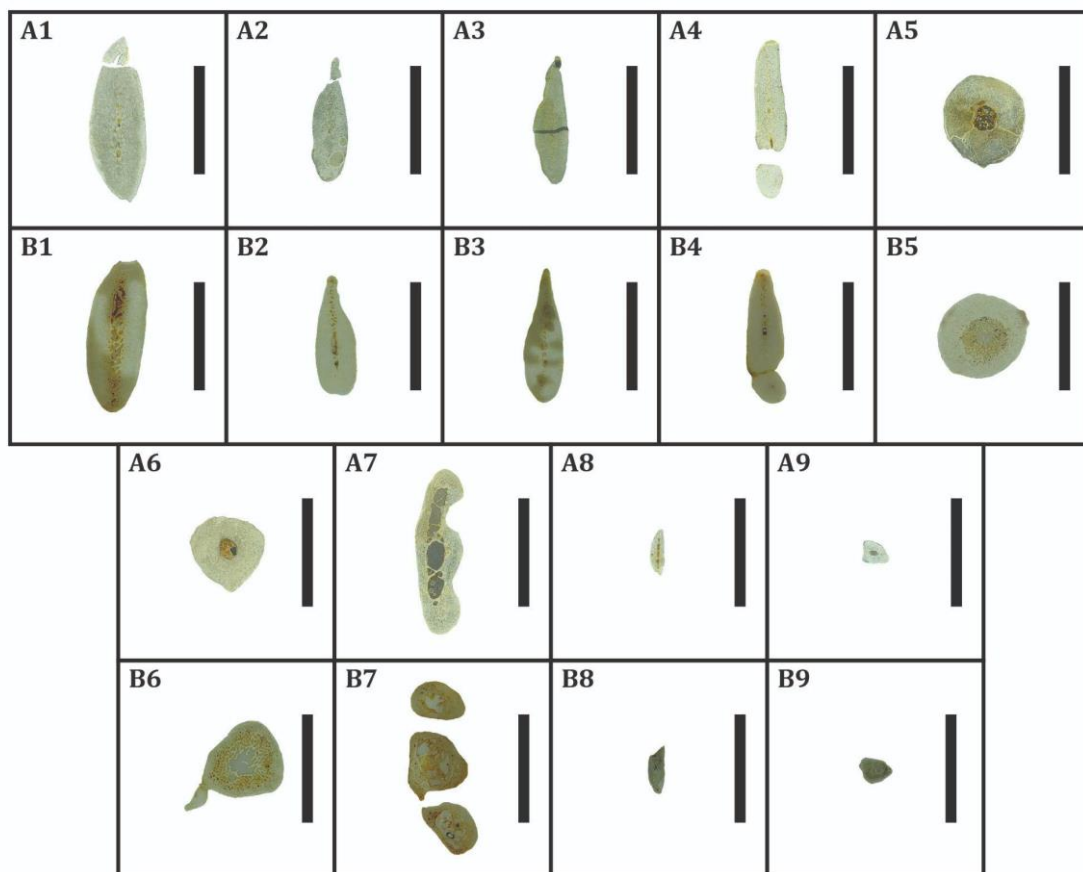


Figura 27. (A) macho, (B) hembra, (1) húmero, (2) radio, (3) ulna, (4) carpometacarpo, (5) fémur, (6) tibiotarso, (7) tarsometatarso, (8) costilla esternal y (9) costilla cervical. Escala 1 cm.

Respecto al grado de compactación en *P. adeliae*, se considera que este patrón general es el resultado de la osteosclerosis, un proceso en el que la reducción de las cavidades tisulares produce una estructura ósea más compacta y pesada. La osteosclerosis ha sido ampliamente reconocida en pingüinos (de Ricqlès y de Buffrénil, 2001; Ksepka *et al.*, 2008; Ksepka *et al.*, 2015; Cerda *et al.*, 2015), y se ha definido tanto la compactación ósea así como el engrosamiento del ICL, como adaptaciones específicas al medio acuático. Estas características reducen la flotabilidad, mejoran el ahorro de energía durante el buceo y aumentan la resistencia a las cargas de flexión o torsión (de Ricqlès y de Buffrénil, 2001; Habib y Ruff, 2008; Houssaye, 2009; Habib, 2010; Houssaye, 2013).

3.3. Variaciones interespecíficas dentro del género *Pygoscelis*

El género *Pygoscelis* comprende tres especies actuales (*Pygoscelis adeliae*, *Pygoscelis antarctica* y *Pygoscelis papua*), que se distribuyen en regiones antárticas y subantárticas (García Borboroglu y Boersma, 2015). El pingüino de Adelia (*P. adeliae*) presenta una distribución circumpolar, con importantes agregaciones reproductivas en áreas libres de hielo en el mar de Ross, a lo largo de la costa antártica. Por otro lado, el pingüino barbijo (*P. antarctica*) se distribuye principalmente en la península Antártica, al sur de los 64° S, y en las islas Shetland del Sur, Orcadas del Sur y Sandwich del Sur. Por último, el pingüino papúa (*P. papua*) tiene una distribución reproductiva circumpolar que abarca en latitud desde cabo Tuxen en la península Antártica (65°16' S) hasta las islas Crozet (46°00' S).

A diferencia de las otras especies de *Pygoscelis*, *P. papua* no presenta hábitos migratorios. Estas variaciones en los hábitos migratorios o no migratorios, el rango biogeográfico e incluso la dieta y el estrés alimenticio, plantean interrogantes sobre la presencia de variabilidad histológica dentro del género. Wilson y Chin (2014) fueron los primeros en evaluar la histovariabilidad en los pygoscelidos, analizando la microestructura ósea de las especies migratorias y no migratorias. Dado que las migraciones reducen la cantidad de estrés ambiental estacional que experimentan los individuos (Tütken *et al.*, 2004), se esperaría observar la ausencia o reducción de marcas de crecimiento cíclico para las especies migratorias. En línea con lo mencionado, Wilson y Chin (2014) buscaron detectar tejido zonal (con presencia de LAGs) en la especie no migratoria y un tejido azonal en las especies migratorias. Sus resultados indicaron, para todos los pygoscelidos, la presencia de una capa circunferencial externa (OCL) sin LAGs. Estos datos sugieren que la ausencia de LAGs no está necesariamente relacionada con los hábitos migratorios, al menos en los pygoscelidos. Respecto a los patrones vasculares, Wilson y Chin (2014) observaron diferencias en la región cortical y en la densidad de

los canales vasculares en los pygoscelidos, destacando en *Pygoscelis papua* una predominancia de canales radiales y una mayor densidad vascular, lo cual atribuyen a cualidades que reflejan un rápido crecimiento óseo.

En el siguiente apartado se presentan las descripciones osteohistológicas de *Pygoscelis papua* (Serie CHO 03) y *P. antarctica* (Serie CHO 04), las cuales, junto con las ya descritas series CHO 01 y CHO 02 de *Pygoscelis adeliae*, permitirán abordar la existencia de variaciones histológicas interespecíficas dentro del género *Pygoscelis*.

3.3.1. *Pygoscelis papua* (adulto) MLP-O 38

CHO 03-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero exhibe un tejido óseo compacto y hacia el centro de la sección se observa un mayor desarrollo de los espacios intertrabeculares (ver Fig. 28A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 28B) se compone de una fina capa de tejido lamelar y presenta algunas osteonas secundarias remodelando la matriz lamelar. En la región perimedular (ver Fig. 28C) la matriz ósea es pseudolamelar y el patrón vascular es laminar, con presencia de canales vasculares circulares y longitudinales. En la región medular (ver Fig. 28D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, el patrón vascular es mayormente radial u oblicuo y dichas cavidades se encuentran tapizadas por tejido lamelar. Ya en el área más interna de la región medular se observan algunos espacios intertrabeculares de mayor tamaño rodeados de tejido lamelar. En aspectos generales la vascularización es reticular, pero como se mencionó, los patrones vasculares cambian desde la corteza hacia la región medular. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas: aquellas derivadas de la osteogénesis dinámica (DO), son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras; mientras que las lagunas derivadas de la osteogénesis estática (SO), son de mayor tamaño y de forma más circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

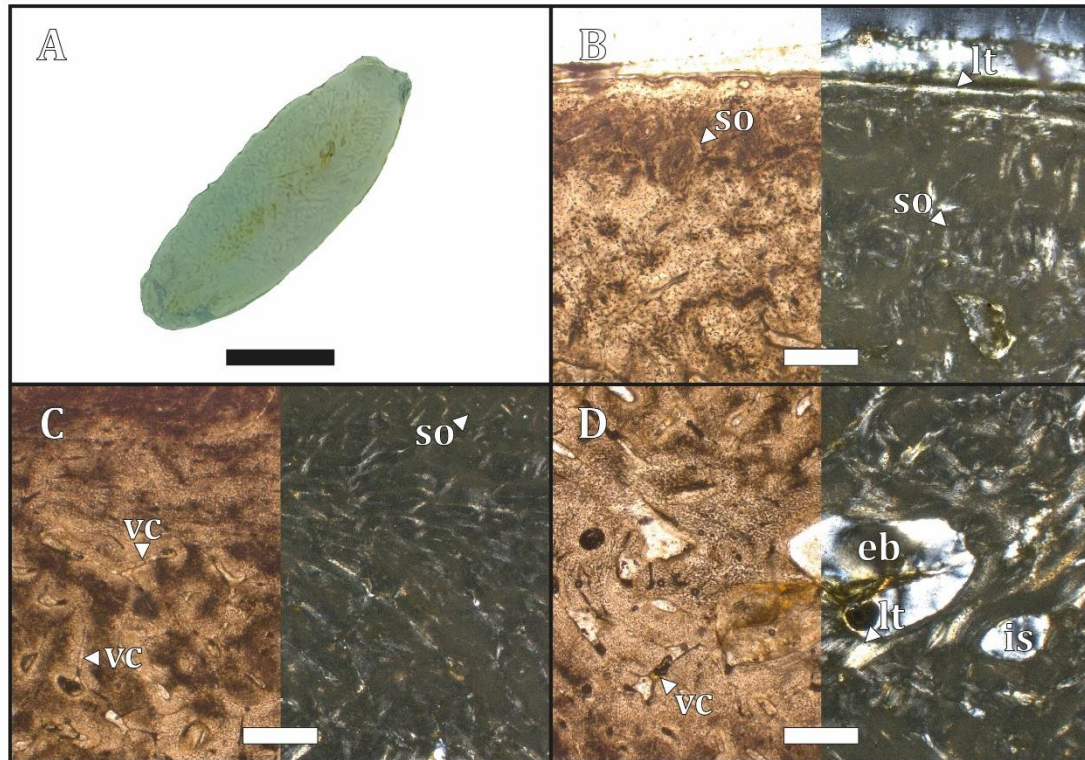


Figura 28. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (eb) bahías de erosión, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 100 µm.

CHO 03-02 (Radio, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del radio exhibe un tejido compacto y presenta un mayor desarrollo de los espacios intertrabeculares en el centro de la sección (ver Fig. 29A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 29B) se observa una delgada capa de tejido lamelar. En la región perimedular (ver Fig. 29C) se observa un tejido compuesto de osteonas secundarias, definidas por claras líneas cementantes, con un patrón vascular laminar, presentando canales circulares y longitudinales. En la región medular (ver Fig. 29D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar, presentando un patrón vascular oblicuo. En el margen más interno de la región medular se observan espacios intertrabeculares de mayor tamaño, resultantes de una compactación incompleta. En general la vascularización es reticular, pero los patrones vasculares cambian desde la corteza hacia la región medular. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de

osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, *LAGs*, ni tejido medular.

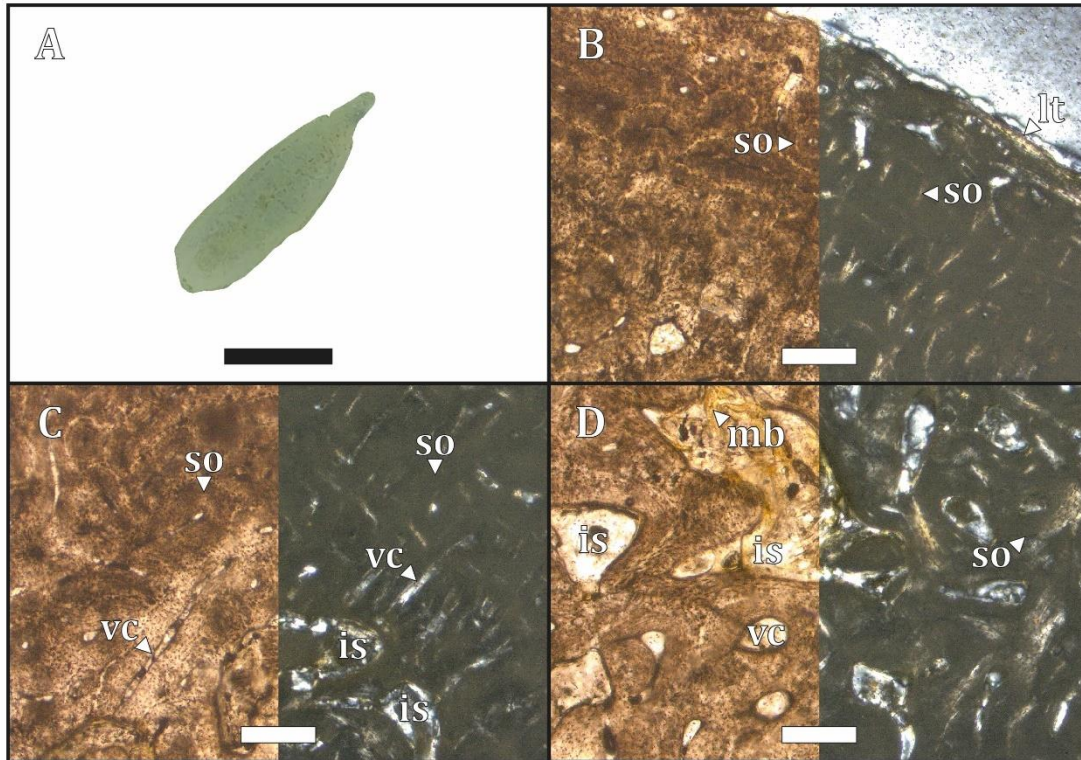


Figura 29. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 100 µm.

CHO 03-03 (Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: a nivel microanatómico, la sección media de la diáfisis de la ulna exhibe un tejido óseo compacto con un escaso desarrollo de espacios intertrabeculares hacia el centro de la sección (ver Fig. 30A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 30B) se observa una delgada capa de tejido lamelar a pseudolamelar, la cual se encuentra remodelada por osteonas secundarias. Por otro lado, la región perimedular (ver Fig. 30C) se compone de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal. La región medular (ver Fig. 30D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar y los patrones vasculares se tornan radiales y oblicuos. En el margen más interno de la región medular, se observa una menor compactación, los espacios intertrabeculares presentan una forma irregular, son de mayor tamaño y se encuentran también rodeados de tejido lamelar. En un segmento de la región medular se observaron tres *LAGs* con una reducida extensión

lateral. La vascularización es reticular, pero los patrones vasculares cambian desde la corteza hacia la región medular. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey.

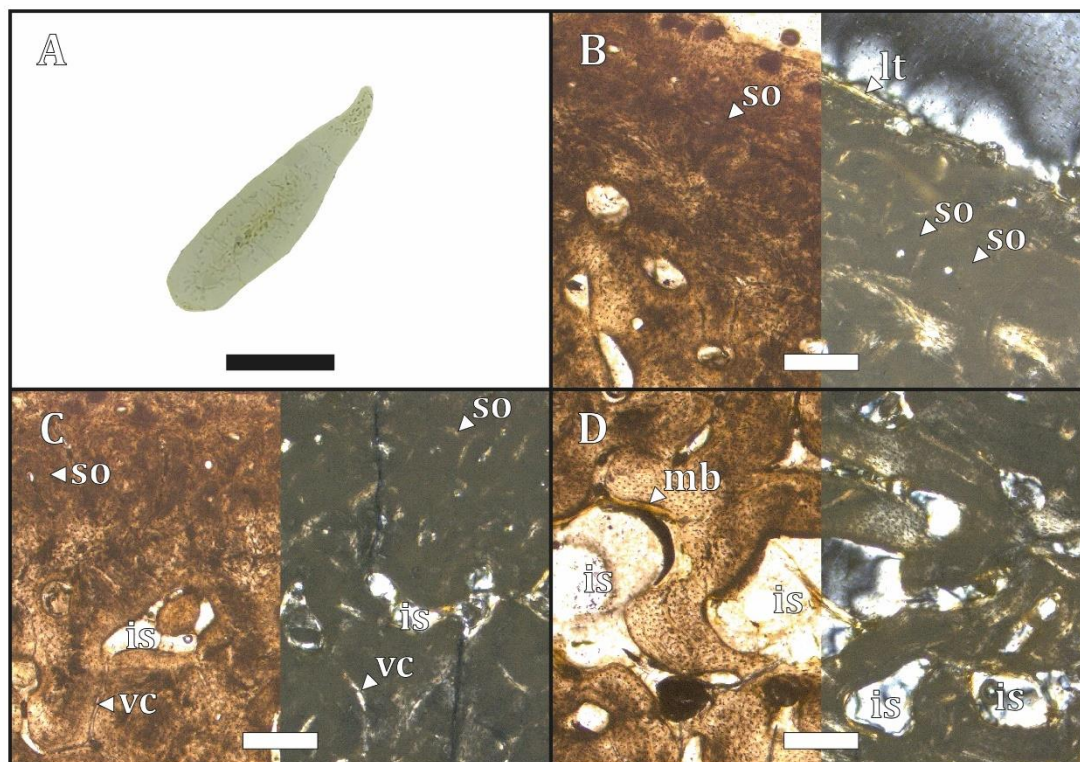


Figura 30. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 100 μ m.

CHO 03-04 (Carpometacarpo, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del carpometacarpo exhibe un tejido óseo compacto y en el centro de la sección se observa un mayor desarrollo de los espacios intertrabeculares (ver Fig. 31A). Se observaron semejanzas microestructurales entre el *metacarpale majus* y el *metacarpale minus*, y se procedió a describir ambos ilustrando solo el *metacarpale majus*.

Histología: *metacarpale majus*, en la región cortical (ver Fig. 31B) se observa una matriz ósea entretejida la cual presenta osteonas primarias. La región perimedular (ver Fig. 31C) se compone de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal y circular. Estas osteonas

se encuentran remodelando la matriz ósea primaria. En la región medular (ver Fig. 31D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar. La vascularización es mayormente longitudinal y en menor grado se observan canales circulares y oblicuos. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, *LAGs* ni tejido medular.

Histología: metacarpale minus, en la región cortical se observa una delgada capa de tejido lamelar, mientras la región perimedular se compone de osteonas secundarias definidas por claras líneas cementantes. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria, y su extensión llega hasta la región cortical. En la región medular se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar y son de mayor tamaño hacia el interior de la sección. La vascularización es mayormente longitudinal. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, *LAGs* ni tejido medular.

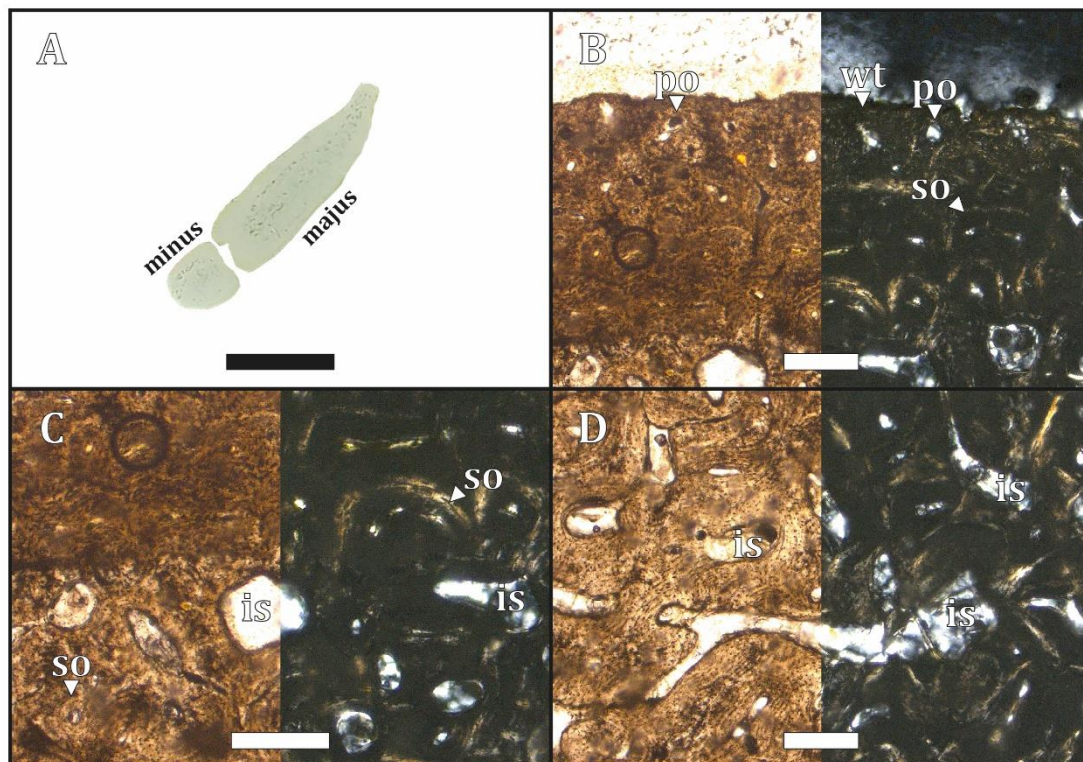


Figura 31. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias, (so) osteonas secundarias y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 100 µm.

CHO 03-05 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur exhibe un tejido compacto, sin embargo, hacia la región medular se observan varios espacios intertrabeculares (ver Fig. 32A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 32B) se observa una delgada capa de tejido lamelar avascular el cual contiene dos LAGs en su extensión. En la región perimedular (ver Fig. 32C) se observa una matriz entretejida remodelada por osteonas secundarias con un patrón longitudinal. Asimismo, se observa un canal nutricio y algunas bahías de erosión. La región medular (ver Fig. 32D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente. Las trabéculas invaden por completo la cavidad ósea y los espacios intertrabeculares se encuentran rodeados por tejido lamelar, observándose también pequeños vestigios de tejido medular. La vascularización es mayormente longitudinal. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey.

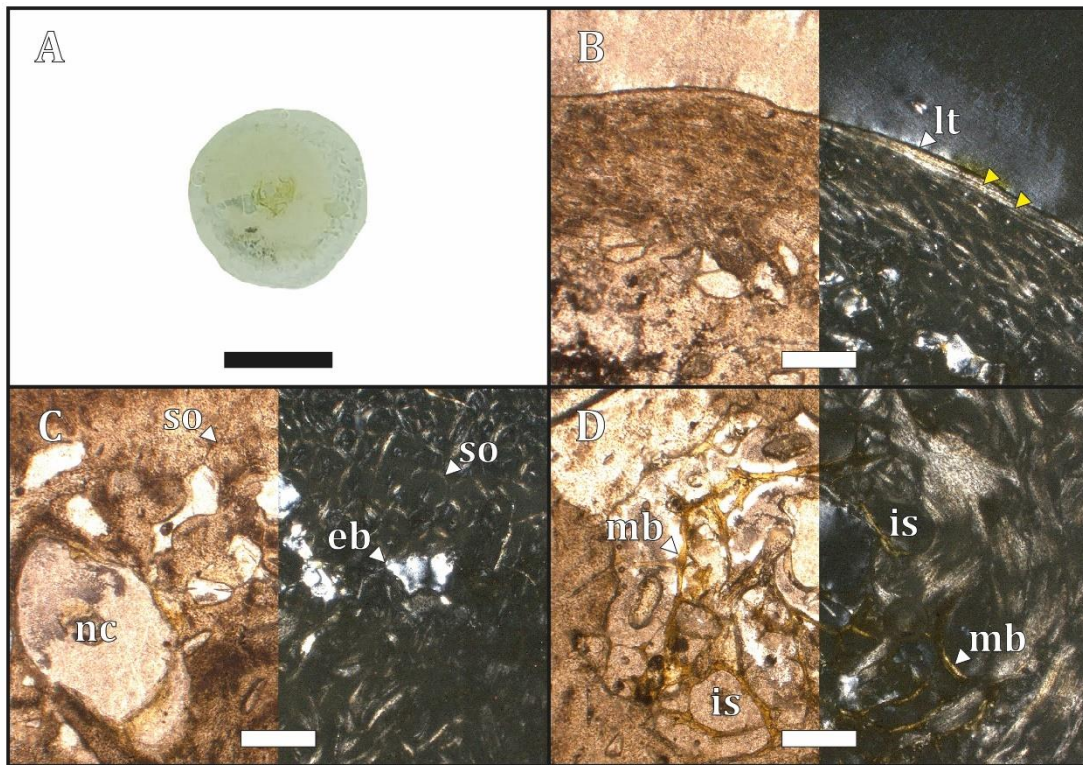


Figura 32. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (eb) bahías de erosión, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido

lamelar, (mb) tejido medular, (nc) canal nutricio y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μm .

CHO 03-06 (Tibiotarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media del tibiotarso exhibe un tejido compacto, la cual conserva algunos espacios intertrabeculares hacia la región medular (ver Fig. 33A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 33B) se observa una delgada capa de tejido lamelar, pobremente vascularizada. Cerca del margen cortical se observa un canal nutricio rodeado por bandas de tejido lamelar. En la región perimedular (ver Fig. 33C) se observa una matriz completamente remodelada por osteonas secundarias organizadas en un patrón longitudinal y presentan una menor talla hacia el margen cortical. Asimismo, el frente de remodelación llega hasta el margen cortical. La región medular (ver Fig. 33D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar y se observan vestigios de tejido medular en el interior de las cavidades. La vascularización es principalmente longitudinal, pero en segundo grado se observan canales con un patrón reticular. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni LAGs.

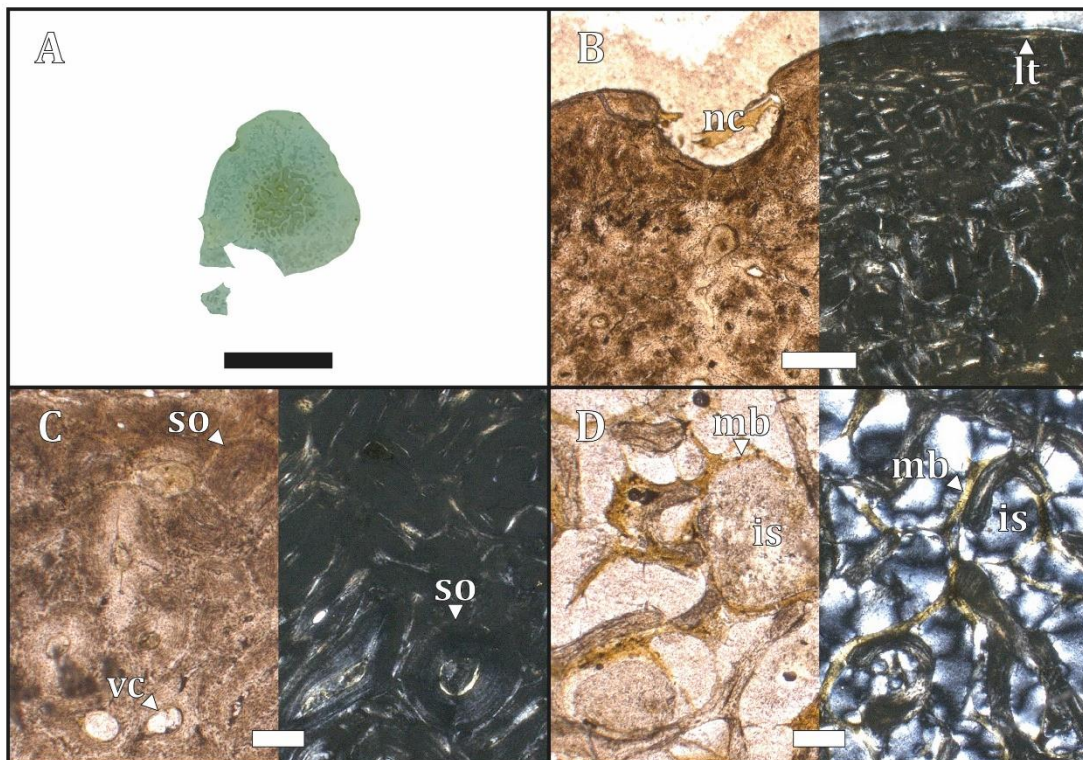


Figura 33. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (nc) canal nutricio, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 03-07 (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tarsometatarso presenta un tejido compacto, pero contiene tres áreas en la región medular (correspondientes a los metatarsales II, III y IV) las cuales presentan un mayor desarrollo de los espacios intertrabeculares (ver Fig. 34A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 34B) presenta un tejido lamelar avascular, el cual se engrosa entre los segmentos de los metatarsales. Asimismo, el tejido cortical se encuentra ligeramente remodelado por osteonas secundarias y se diferencia del resto de la matriz ósea por una o dos LAGs. También se pueden apreciar algunas bahías de erosión cerca del margen cortical. La región perimedular (ver Fig. 34C) se compone de osteonas secundarias definidas por líneas cementantes, con un patrón vascular longitudinal y circular. En la región medular (ver Fig. 34D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, donde los espacios intertrabeculares son irregulares, se encuentran rodeados de tejido lamelar y contienen tejido medular en su interior. No obstante, los metatarsales II y IV, presentan una mayor compactación ósea y exhiben un ICL de escaso desarrollo. Asimismo, el tejido óseo que interconecta los metatarsales presenta una matriz ósea entretejida a pseudolamelar. La vascularización es principalmente longitudinal, observándose en menor medida canales circulares, radiales y oblicuos. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey.

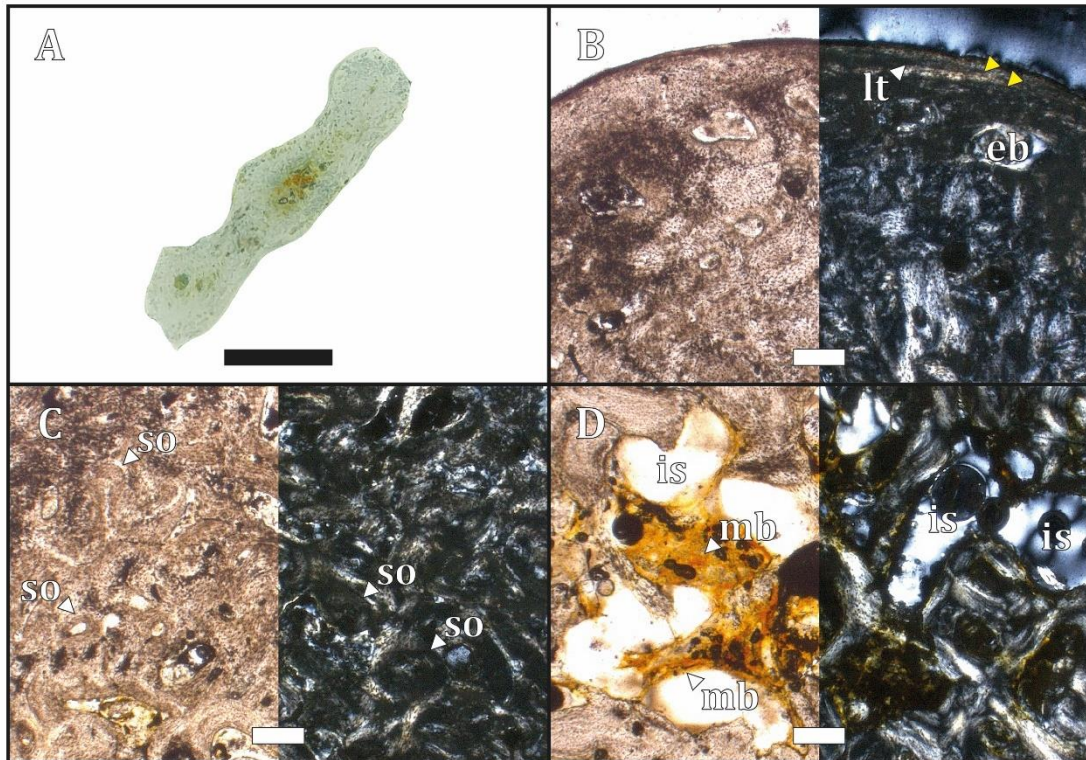


Figura 34. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (eb) bahías de erosión, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 03-08 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: a nivel microanatómico, la sección media del cuerpo de la costilla vertebral exhibe un tejido compacto en toda su extensión y presenta algunos espacios intertrabeculares en la región medular (ver Fig. 35A-B).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 35C) se observa una matriz ósea entretejida con presencia de canales vasculares simples con un patrón longitudinal y distribuidos circunferencialmente. En la región perimedular (ver Fig. 35C) se observan algunas osteonas secundarias diferenciadas por claras líneas cementantes con un patrón vascular longitudinal. En la región medular (ver Fig. 35D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares, se encuentran rodeados de tejido lamelar y presentan tejido medular en su interior. La vascularización de la sección es mayormente longitudinal. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni LAGs.

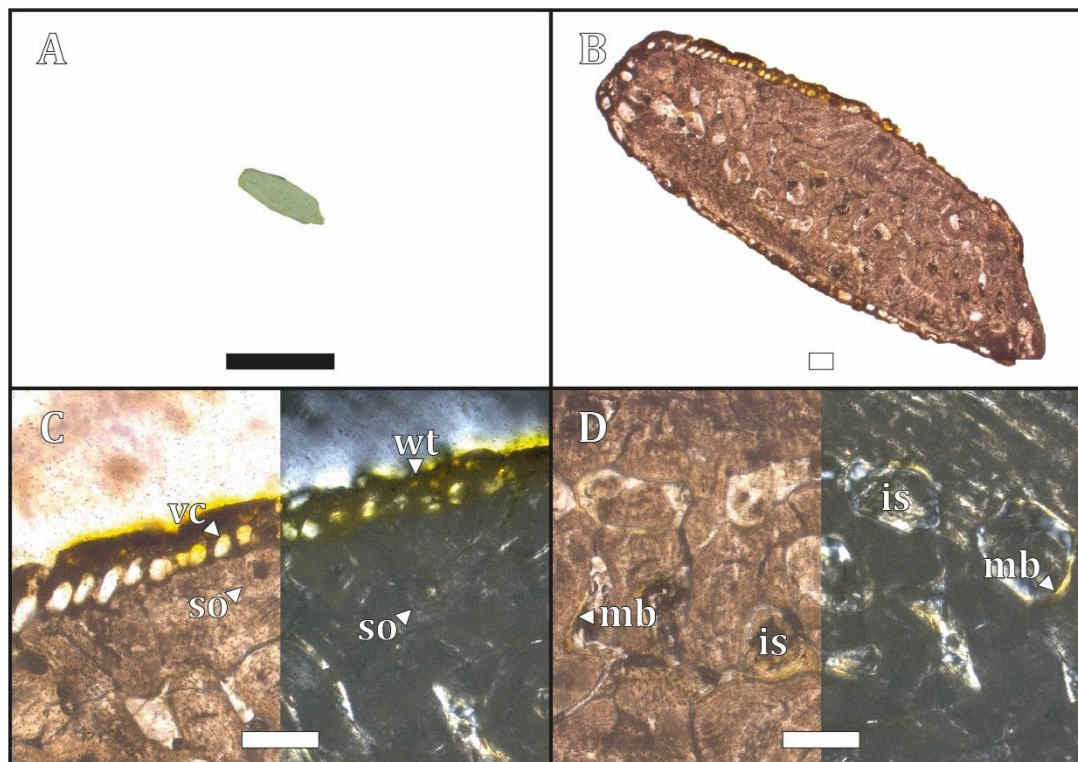


Figura 35. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y región perimedular, y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mb) tejido medular, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 03-09 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: a nivel microanatómico, la sección media del cuerpo de la costilla esternal se observó un tejido compacto y hacia la región medular se observaron algunos espacios intertrabeculares (ver Fig. 36A-B).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 36C) se observa una matriz ósea entretejida con canales vasculares simples con una distribución radial y longitudinal. En la región perimedular (ver Fig. 36C) predomina la presencia de osteonas primarias y algunas osteonas secundarias de mayor tamaño. Estas presentan una distribución longitudinal. En la región medular (ver Fig. 36D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran tapizados de tejido lamelar. Hacia el interior de dichos espacios se observa tejido medular. La vascularización es mayormente longitudinal, pero se observan algunos canales radiales en menor grado. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de

osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni *LAGs*.

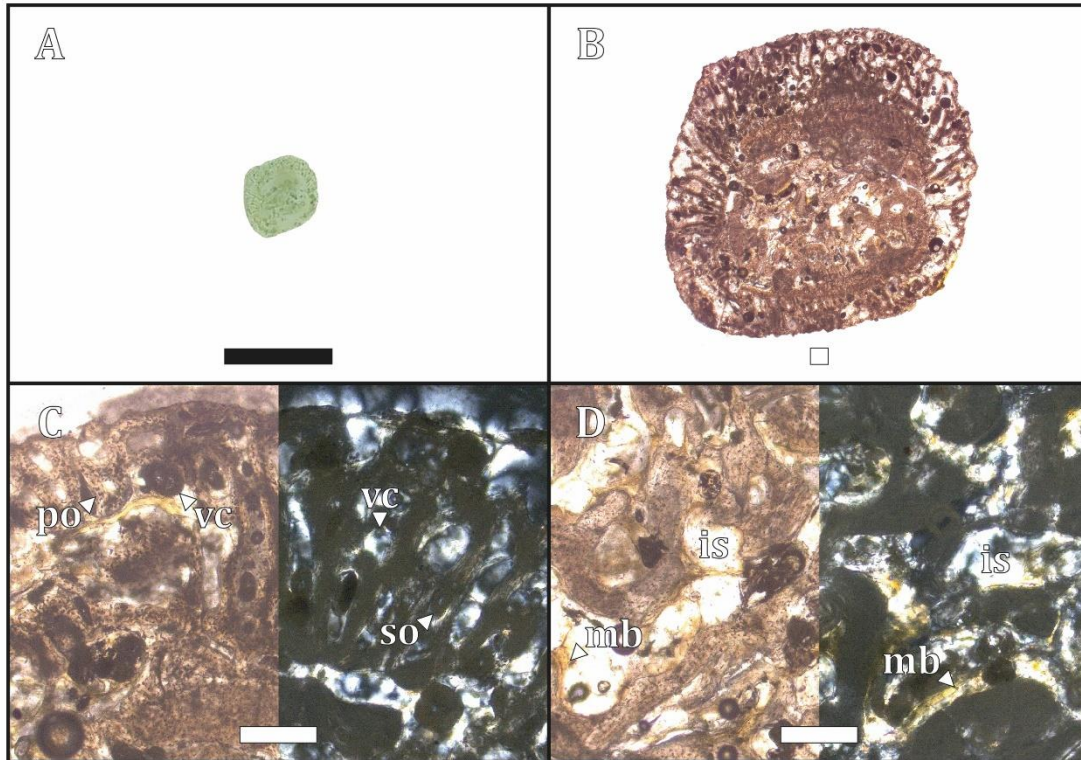


Figura 36. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y región perimedular, y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mb) tejido medular, (po) osteonas primarias, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

3.3.2. *Pygoscelis antarctica* (adulto) MLP-O 930

CHO 04-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero presenta un tejido compacto y conserva algunos espacios intertrabeculares hacia la región medular (ver Fig. 37A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 37B) se observa un matriz ósea lamelar a pseudolamelar con un patrón vascular laminar. Asimismo, se observa una fractura en el margen cortical que podría corresponder a un *LAG*. En la región perimedular (ver Fig. 37C) se observan varias osteonas secundarias remodelando una matriz ósea primaria entretejida. Estas osteonas se distinguen por claras líneas cementantes y se distribuyen principalmente con un patrón vascular longitudinal. La región medular (ver Fig. 37D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente, los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar. Los espacios intertrabeculares de mayor tamaño presentan un *ICL* y bahías de erosión remodelando la cavidad. La vascularización es principalmente longitudinal, pero el

patrón vascular se torna laminar sobre el margen cortical y reticular sobre el margen perimedular. Las lagunas de osteocitos de osteogénesis dinámica (DO) son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos de osteogénesis estática (SO) son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

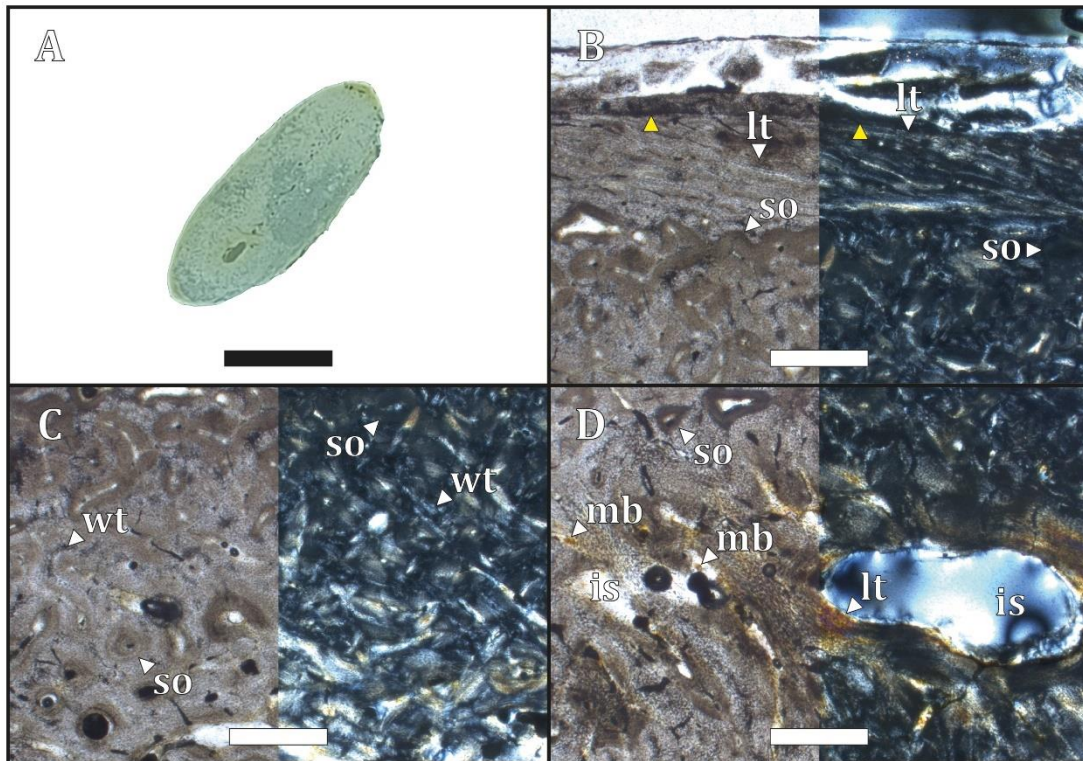


Figura 37. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (so) osteonas secundarias y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

CHO 04-02 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur presenta un tejido compacto. Se observan algunos espacios intertrabeculares hacia la región medular rodeando una cavidad medular con un margen irregular (ver Fig. 38A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 38B) se observa una delgada capa de tejido lamelar avascular la cual presenta un LAG en su extensión. En la región perimedular (ver Fig. 38C) se observan varias osteonas secundarias remodelando una matriz ósea primaria entretejida. Estas osteonas presentan un patrón vascular longitudinal y se distinguen de en la matriz por sus líneas cementantes. En la región medular (ver Fig. 38D) se observa un tejido

trabecular compactado secundariamente y varios espacios intertrabeculares rodeados de tejido lamelar. El interior de los espacios intertrabeculares presenta tejido medular y sobre este tejido, se observan algunos precipitados de minerales opacos, que parecen corresponderse a nódulos de pirita framboidal. Asimismo, rodeando la región medular se observa un *ICL* parcialmente remodelado delimitando la cavidad medular. El límite de esta cavidad se perdió por la acción osteoclástica y por la subsecuente deposición ósea. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

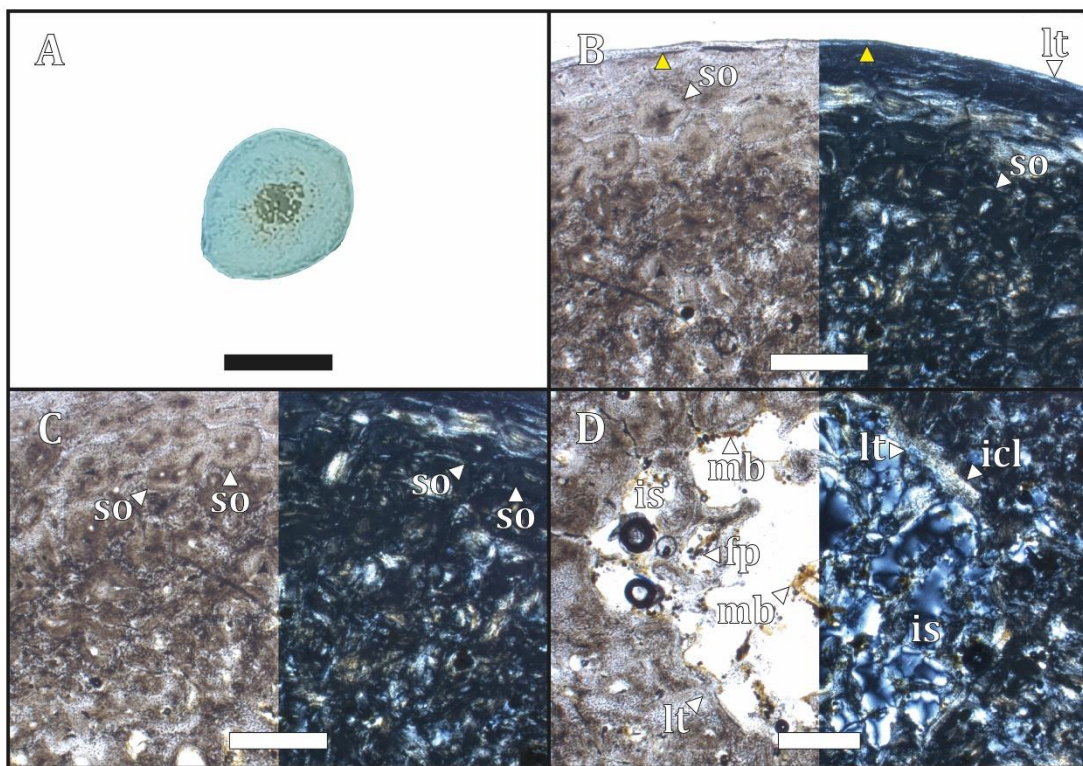


Figura 38. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (fp) pirita framboidal, (icl) capa circunferencial interna, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 04-03 (Tibiotarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tibiotarso presenta un tejido compacto y una región medular con varios espacios intertrabeculares (ver Fig. 39A). No presenta una cavidad medular bien delimitada por un tejido circundante.

Histología: en la región cortical (ver Fig. 39B) se observa un tejido lamelar avascular el cual presenta un LAG en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 39C) se compone de osteonas secundarias definidas por líneas cementantes. Estas osteonas se encuentran remodelando la matriz ósea primaria entretejida y presentan una distribución longitudinal. Asimismo, sobre el margen perimedular se observa un canal nutricio rodeado parcialmente por tejido lamelar y con presencia de tejido medular en su interior. La región medular (ver Fig. 39D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar. Dichos espacios presentan tejido medular tapizando la cavidad. Asimismo, rodeando la región medular se observa un ICL parcialmente remodelado. Esta capa indica el sitio de la cavidad medular y su límite es difuso debido a los procesos de modelación ósea vinculados a la generación de tejido medular. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoideas y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

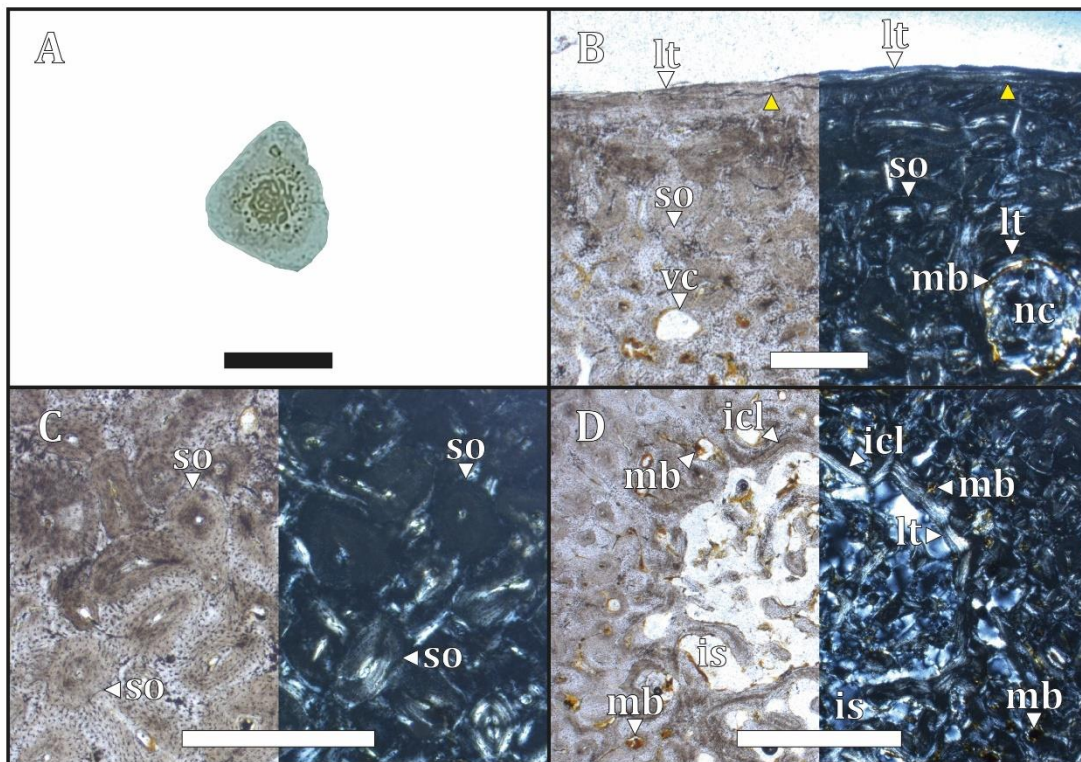


Figura 39. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (icl) capa circunferencial interna, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (nc) canal nutricio, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 04-04 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral exhibe un tejido compacto y también se observan algunos espacios intertrabeculares hacia la región medular (ver Fig. 40A-B). No presenta una cavidad medular bien delimitada.

Histología: la región cortical (ver Fig. 40C) presenta una delgada capa de tejido lamelar avascular y exhibe un *LAG* a lo largo de su extensión. La región perimedular (ver Fig. 40C) se compone de osteonas secundarias las cuales remodelan casi por completo la matriz ósea primaria. Estas osteonas están definidas por líneas cementantes y se distribuyen con un patrón vascular longitudinal. En la región medular (ver Fig. 40D) se observan algunos espacios intertrabeculares con bahías de erosión y tejido medular tapizando dichos espacios. Asimismo, se observan algunas trabéculas segmentando los espacios intertrabeculares. No se logró reconocer tejido lamelar rodeando los espacios intertrabeculares ni la presencia de un *ICL* delimitando una cavidad medular. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

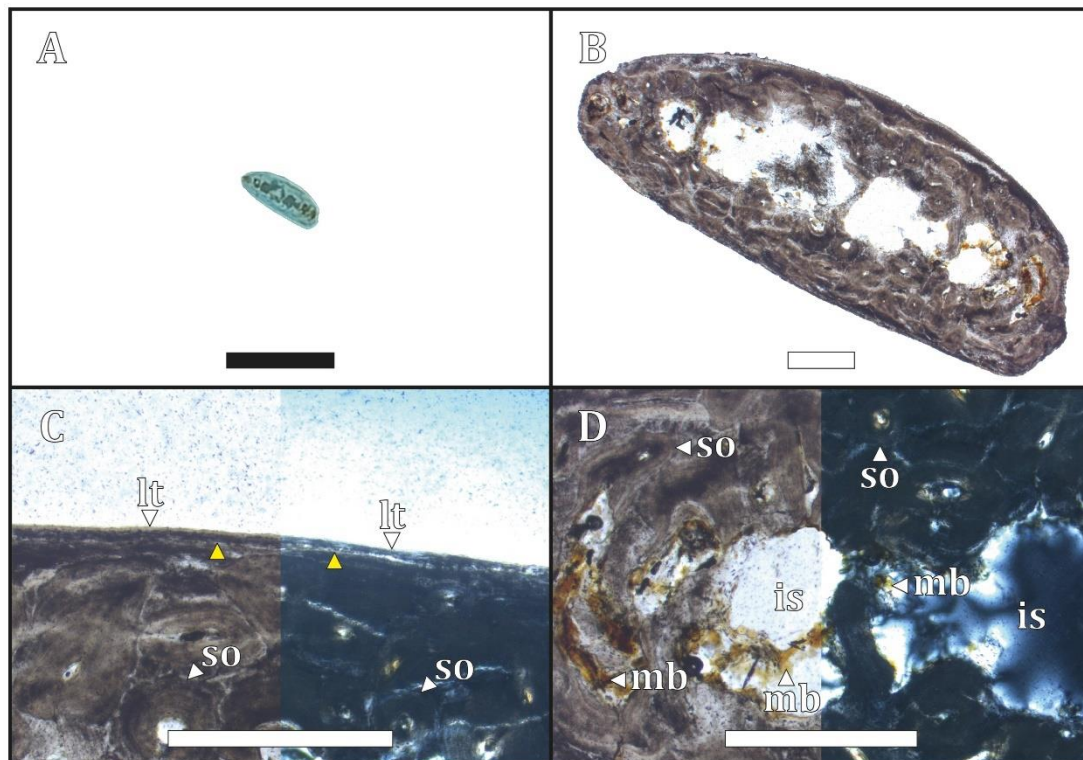


Figura 40. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y región perimedular, y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) *LAGs*, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 04-05 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla esternal exhibe un tejido compacto y conserva algunos espacios intertrabeculares en la región medular (ver Fig. 41A-B). No presenta una cavidad medular bien delimitada.

Histología: la región cortical (ver Fig. 41C) presenta un tejido lamelar avascular, el cual presenta un LAG en su extensión. La remodelación ósea llega hasta el margen cortical. La región perimedular (ver Fig. 41C) se compone de osteonas secundarias las cuales remodelan casi por completo la matriz ósea primaria entretejida. La región medular (ver Fig. 41D) presenta algunos espacios intertrabeculares y bahías de erosión. Dichos espacios presentan tejido medular en su interior y varios nódulos de minerales opacos que parecen corresponderse a pirita framboidal. No se observó un ICL delimitando una cavidad medular. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

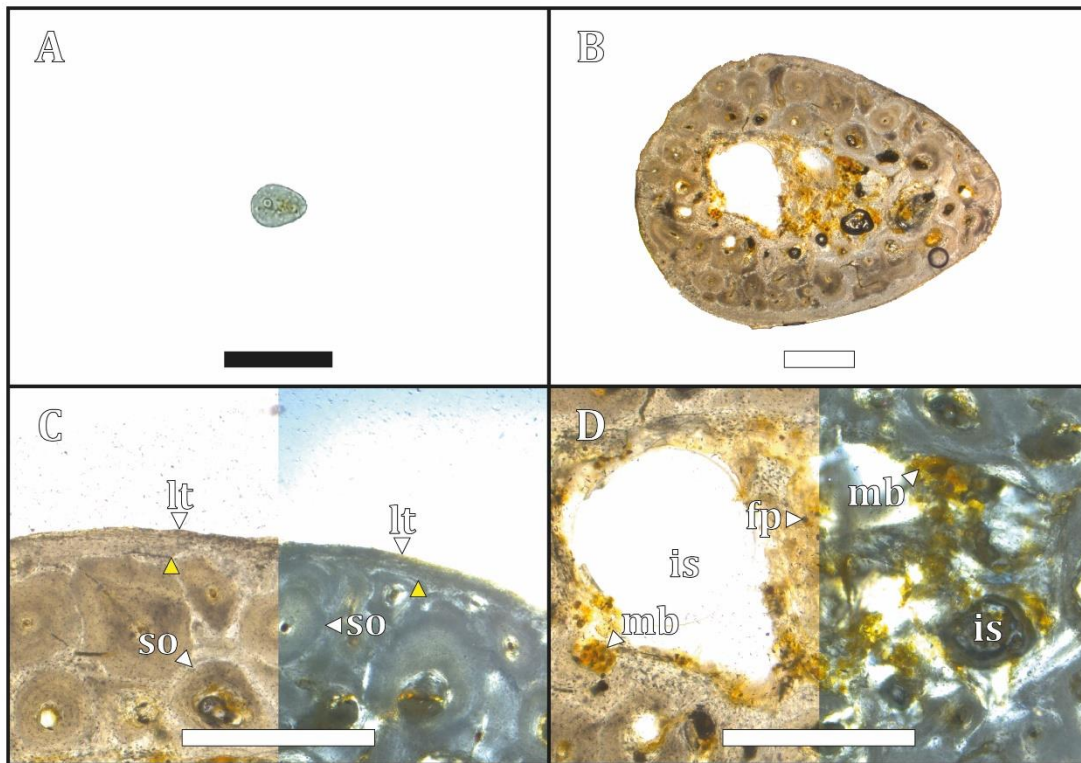


Figura 41. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y región perimedular, y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (fp) pirita framboidal, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

3.3.3. Comentarios comparativos dentro del género *Pygoscelis*

Los resultados del presente estudio permiten definir un patrón microanatómico y osteohistológico común a todos los pingüinos pygoscelidos. Las series CHO 01 (*P. adeliae* ♂), CHO 02 (*P. adeliae* ♀), CHO 03 (*P. antarctica*) y CHO 04 (*P. papua*) presentan un tejido óseo compacto, una cavidad medular y/o espacios intertrabeculares sobre la región medular y una elevada compactación ósea producto de la compactación interna de los tejidos. Asimismo se lograron identificar tres regiones tisulares definidas por su matriz ósea, organización de los canales vasculares y por su grado de compactación. Todos los pygoscelidos presentan LAGs sobre el margen cortical conformando un OCL, pero su presencia y número varía dentro del esqueleto y dentro del género. Se observó un LAG en el radio, tibiotarso y costillas (vertebrales y esternales) de *P. adeliae*. El húmero, ulna y carpometacarpo presentaron dos LAGs en el macho y un LAG en la hembra de *P. adeliae*. Por otro lado, para el fémur y tarsometatarso de *P. adeliae* y *P. antarctica* se observaron dos LAGs. Por último, *P. papua* exhibió un LAG para el húmero, fémur, tibiotarso, costilla vertebral y esternal. Por otro lado, las series CHO 02, CHO 03 y CHO 04 presentaron tejido medular en las cavidades y/o espacios intertrabeculares. Solo en las series CHO 02 y 04 se observó en la totalidad de las secciones la presencia de este tejido, mientras que la serie CHO 03 presentó tejido medular para la mayoría de las secciones a excepción del húmero y carpometacarpo. De las series mencionadas, solo las series CHO 01 y CHO 02 se encontraban sexadas. En virtud de los resultados se puede afirmar que las series CHO 03 y CHO 04 son hembras.

3.4. Variaciones en la serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica*

El análisis osteohistológico emerge como una herramienta valiosa para entender los cambios ontogenéticos que ocurren en el desarrollo de los pingüinos. En Sphenisciformes, el primer antecedente en la descripción de una serie ontogenética proviene del trabajo de Canoville (2010) y, más recientemente, de Canoville *et al.* (2024), quienes centraron su investigación en 34 especímenes de *Aptenodytes patagonicus*, incluyendo tanto pichones como adultos. En su trabajo designaron tres fases de desarrollo (Periodo I, II y III) para los pichones, en donde analizaron cómo variaba la alimentación parental y, en virtud de ello, caracterizaron histológicamente cada intervalo en los huesos de los miembros anteriores y posteriores.

Por otro lado, en la presente tesis se analiza una serie ontogenética compuesta por siete especímenes de *Pygoscelis antarctica*. A partir de la talla de los huesos de los miembros (ver Fig. 42), se definieron arbitrariamente cinco estadios para los pichones (pichón I, II, III, IV y V), así como dos estadios adicionales para ejemplares de mayor talla: juvenil (caracterizado por el

crecimiento periosteal activo y una osificación parcial de las epífisis) y adulto (identificado por el cese del crecimiento periosteal y la osificación completa de las epífisis). Es importante señalar que las características del estadio adulto ya fueron descritas en el apartado previo. A continuación, se examinan en detalle los aspectos histológicos de los otros estadios de la serie ontogenética de *P. antarctica*.

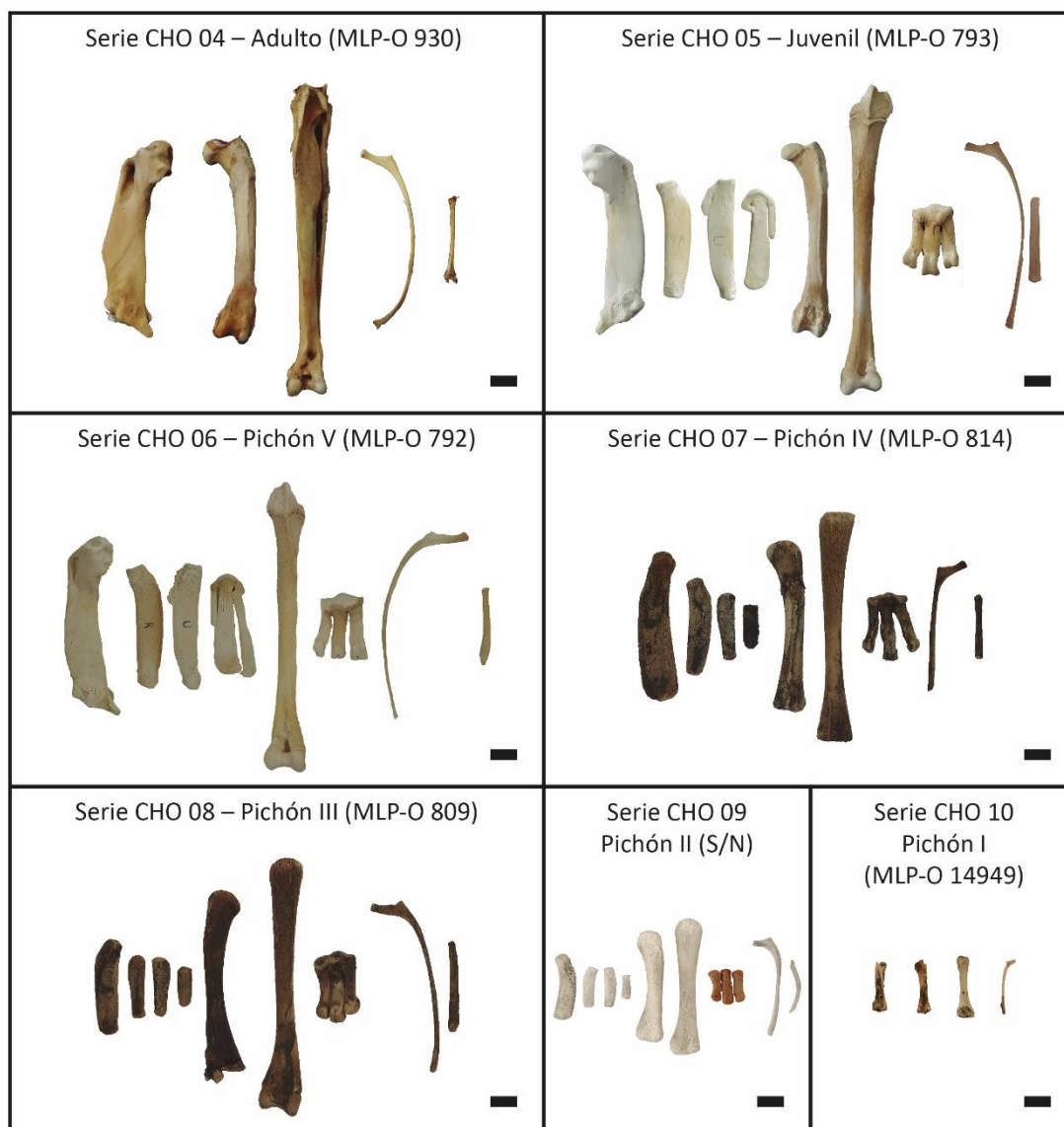


Figura 42. Serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica*. De izquierda a derecha; (Serie CHO 04 – Adulto) húmero, fémur, tibiotarso, costilla vertebral y esternal; (Serie CHO 05 – Juvenil) húmero, radio, ulna, carpometacarpo, fémur, tibiotarso, tarsometatarso, costilla vertebral y esternal; (Serie CHO 06 – Pichón V) húmero, radio, ulna, carpometacarpo, tibiotarso, tarsometatarso, costilla vertebral y esternal; (Serie CHO 07 – Pichón IV) húmero, radio/ulna, radio/ulna, carpometacarpo, fémur, tibiotarso, tarsometatarso, costilla vertebral y esternal; (Serie CHO 08 – Pichón III) húmero, radio/ulna, carpometacarpo, fémur, tibiotarso, tarsometatarso, costilla vertebral y esternal; (Serie CHO 09 – Pichón II) húmero, radio, ulna, carpometacarpo, fémur, tibiotarso, tarsometatarso, costilla vertebral y esternal; (Serie CHO 10 – Pichón I) fémur, fémur, tibiotarso y costilla vertebral. Húmero, fémur, tibiotarso y

tarsometatarso en vista craneal. Radio, ulna y carpometacarpo en vista ventral. Costilla vertebral y esternal en vista lateral. Escala 1 cm.

3.4.1. *Pygoscelis antarctica* (juvenil) MLP-O 793

CHO 05-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero exhibe un tejido compacto, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares hacia el interior de la sección. No presenta cavidad medular (ver Fig. 43A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 43B) se observó una matriz ósea entretejida y algunos canales vasculares abiertos hacia el margen cortical. En el margen interno de la región cortical se observan algunas osteonas primarias y algunos canales vasculares con una distribución laminar. Tanto en la región perimedular (ver Fig. 43C) como en la región medular (ver Fig. 43D) se observa un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares en mayor número y volumen que en las secciones del húmero del ejemplar adulto (CHO 04-01). Los espacios intertrabeculares son de forma irregular a circulares y aumentan en tamaño hacia el interior de la región medular. La vascularización es laminar, presentando canales vasculares con patrones longitudinales y circulares. Si bien se lograron divisar algunas osteonas con tenues líneas cementantes, la muestra no presenta un importante grado de remodelación. Las lagunas de osteocitos de osteogénesis dinámica (DO) son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos de osteogénesis estática (SO) son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria entretejida. Se observó un mayor número de lagunas de osteocitos SO debido al bajo grado de remodelación. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

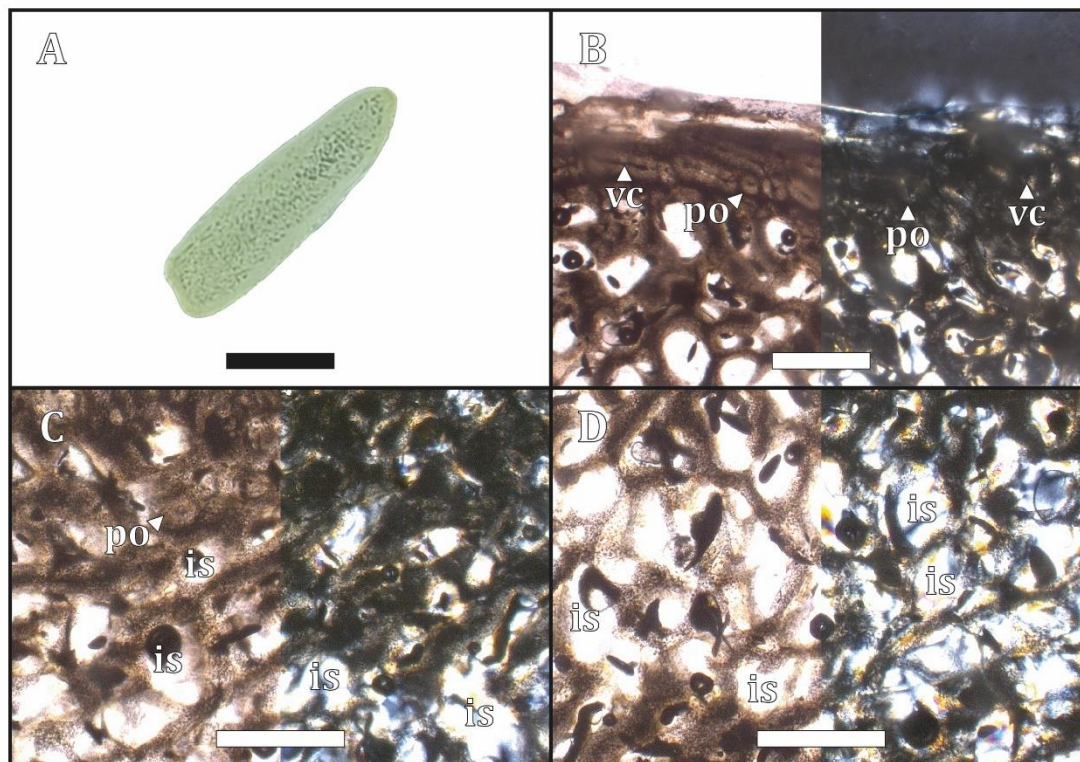


Figura 43. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 05-02 (Radio, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del radio exhibe un tejido compacto, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares hacia la región medular. En el centro de la sección se observó una pequeña cavidad medular (ver Fig. 44A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 44B) se observa una matriz ósea entretrejida con abundantes canales vasculares. Algunos de estos canales se encuentran abiertos sobre el margen cortical. En el margen interno de la región cortical se observaron osteonas primarias y canales vasculares con una distribución laminar a plexiforme otorgándole un aspecto estratificado. Varias de estas osteonas primarias presentan canales de Volkmann. En la región perimedular (ver Fig. 44C) y en la región medular (ver Fig. 44D) presentan un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares irregulares o de forma circular. Hacia el interior de la sección se observa una reducida cavidad medular. La vascularización es plexiforme a laminar, observándose canales vasculares longitudinales, circulares y radiales. No se observaron signos de remodelación ósea. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de

mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria entretrejida. Estas últimas se presentan en mayor cantidad. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

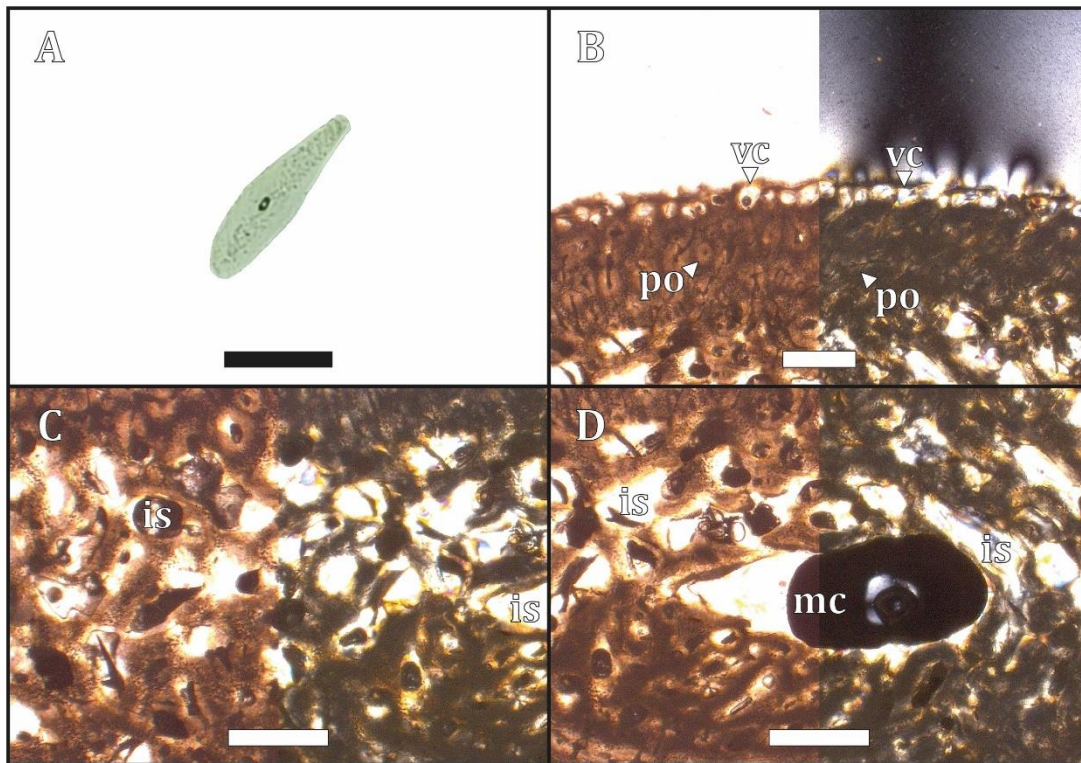


Figura 44. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (po) osteonas primarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 05-03 (Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis de la ulna presenta un tejido compacto y se observan algunos espacios intertrabeculares en la región medular. Asimismo, presenta una pequeña cavidad medular (ver Fig. 45A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 45B) se observa una matriz ósea entretrejida con abundantes canales vasculares con una distribución longitudinal en un patrón laminar. Dichos canales se organizan en forma de osteonas primarias y pueden presentar canales de Volkmann interconectando las osteonas. En la región perimedular (ver Fig. 45C) y en la región medular (ver Fig. 45D) se observó un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares irregulares o de forma circular. Hacia el interior de la sección se observó una pequeña cavidad medular. La vascularización es longitudinal, y dichos canales se distribuyen con un patrón laminar. Si bien se lograron divisar algunas osteonas con tenues líneas cementantes, la muestra no presenta un

importante grado de remodelación. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria entretejida. Estas últimas se presentan en mayor cantidad. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

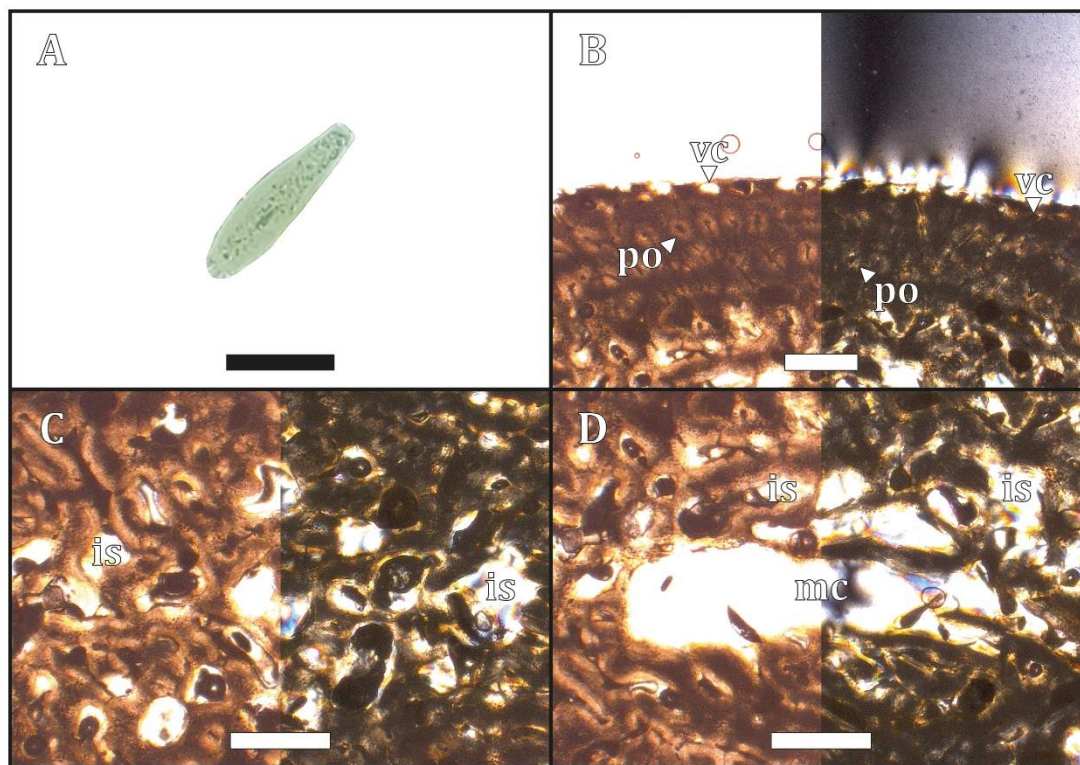


Figura 45. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (po) osteonas primarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 05-04 (Carpometacarpo, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del carpometacarpo exhibe un tejido compacto y varios espacios intertrabeculares hacia el centro de la sección. Asimismo, en el centro de la sección se observó una pequeña cavidad medular (ver Fig. 46A).

Histología: *metacarpale majus*, en la región cortical (ver Fig. 46B) se observó una matriz ósea entretejida con presencia de canales vasculares simples con una distribución longitudinal. En el margen interno de la región cortical se observaron algunas osteonas primarias organizadas con un patrón laminar, las cuales presentan canales de Volkmann interconectando los canales. Tanto en la región perimedular (ver Fig. 46C) como en la región medular (ver Fig. 46D) se observó un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares de forma irregular o circulares. En

el margen interno de la región medular se observó una pequeña cavidad medular rodeada de otros espacios intertrabeculares de menor talla. La vascularización es longitudinal y dichos canales vasculares se distribuyen con un patrón laminar. No se observaron signos de remodelación ósea en la muestra. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria entretejida. Estas últimas se presentan en mayor cantidad. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

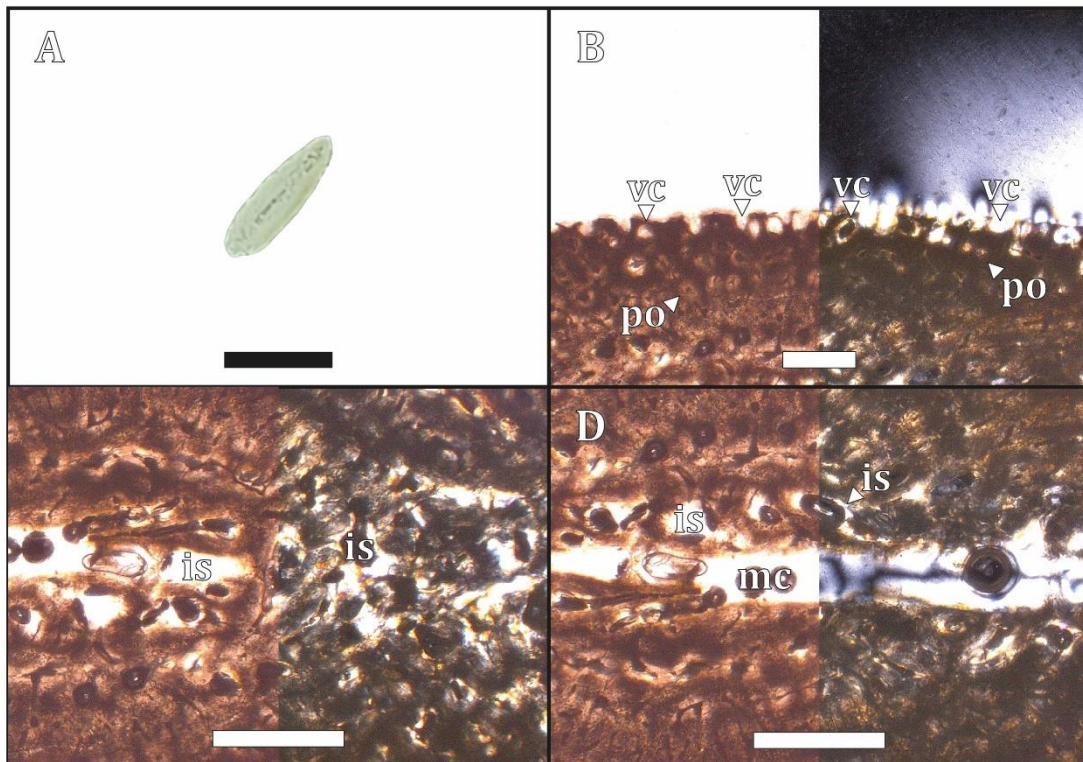


Figura 46. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (po) osteonas primarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 05-05 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur exhibe un tejido compacto y hacia la región medular se observa una pequeña cavidad medular rodeada de varios espacios intertrabeculares (ver Fig. 47A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 47B) presenta una matriz ósea lamelar a pseudolamelar con osteonas primarias y canales vasculares con una distribución laminar. En el margen interno de la región cortical se pueden observar varias osteonas primarias con una

distribución longitudinal y organizadas en un patrón laminar. En la región perimedular (ver Fig. 47C) se observa un tejido denso conformado por osteonas primarias y, en menor grado, por osteonas secundarias. Estas osteonas presentan una distribución longitudinal. Sobre el margen perimedular se observa también un canal nutricio rodeado de tejido lamelar. En la región medular (ver Fig. 47D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente con presencia de espacios intertrabeculares y algunas bahías de erosión. Estos espacios se encuentran rodeados de tejido lamelar. Adyacente a la cavidad medular se puede observar una matriz ósea lamelar a pseudolamelar con algunos canales vasculares circulares. Asimismo, se ven algunas trabéculas óseas invadiendo la cavidad medular (ver Fig. 47D). La vascularización es principalmente longitudinal pero los patrones vasculares cambian desde el margen cortical al perimedular, observándose canales longitudinales y circulares. El grado de remodelación es bajo, pudiéndose observar algunas osteonas secundarias con claras líneas cementantes. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

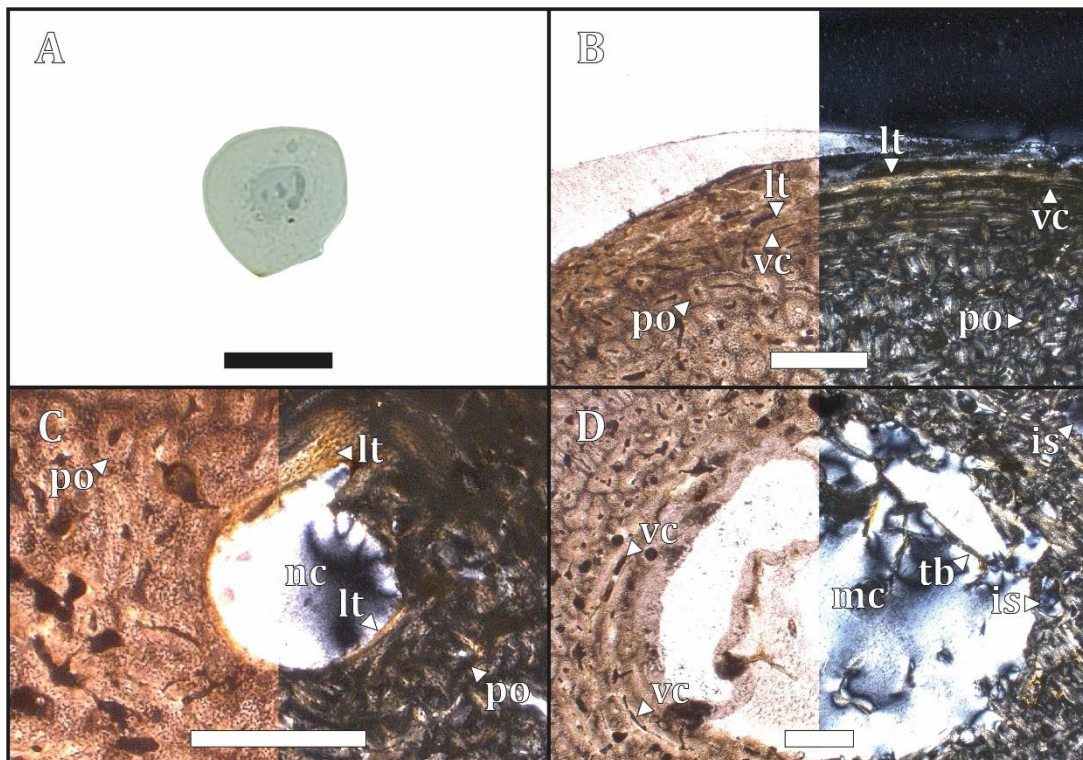


Figura 47. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (nc) canal nutricio, (po) osteonas primarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 05-06 (Tibiotarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tibiotarso exhibe un tejido compacto y hacia la región medular se observa una pequeña cavidad medular rodeada de espacios intertrabeculares (ver Fig. 48A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 48B) presenta un tejido denso de osteonas primarias con un patrón vascular longitudinal las cuales se posicionan sobre una matriz ósea entretejida. En la región perimedular (ver Fig. 48C) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, pudiéndose observar algunas osteonas secundarias. En el margen perimedular también se observa un canal nutricio rodeado parcialmente por tejido lamelar. En la región medular (ver Fig. 48D) los espacios intertrabeculares son más extensos (en relación con la sección homóloga del adulto CHO 04-02). Dichos espacios son de forma irregular y los procesos trabeculares invaden la cavidad medular. La cavidad medular no se encuentra bien delimitada y converge con otros espacios intertrabeculares. La vascularización es mayormente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

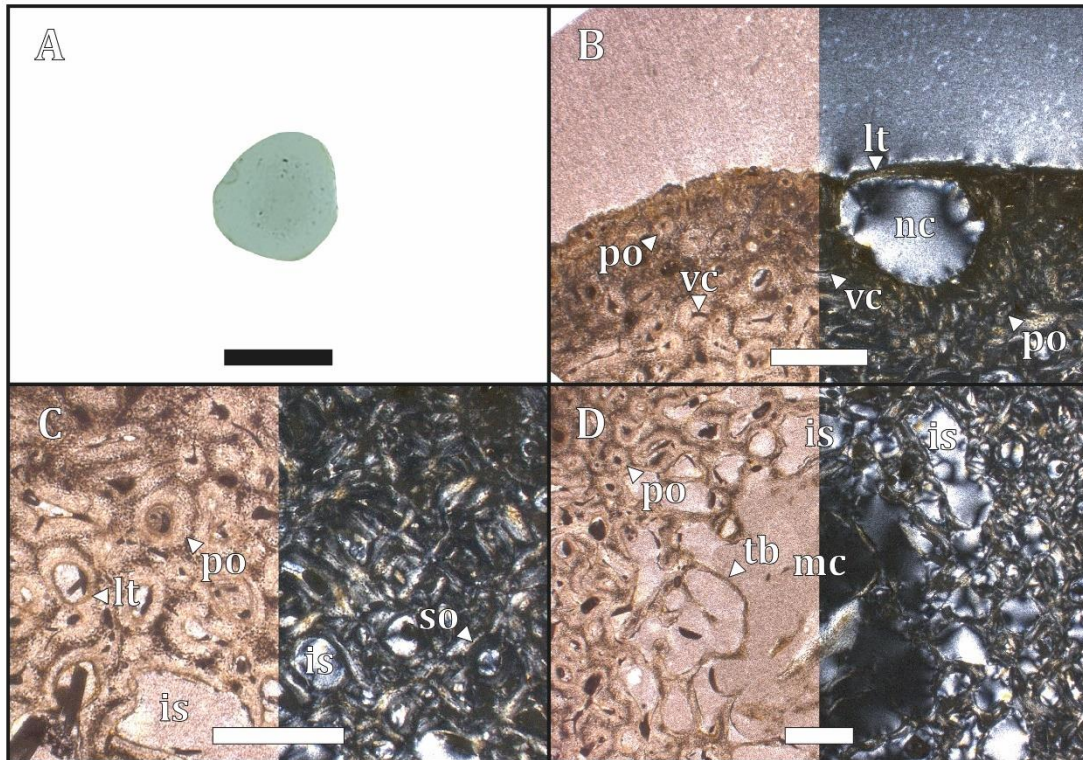


Figura 48. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda

con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (nc) canal nutricional, (po) osteonas primarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

CHO 05-07 (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tarsometatarso exhibe un tejido compacto, pero contiene tres áreas en su región medular (correspondientes a los metatarsales II, III y IV) las cuales presentan extensos espacios intertrabeculares. No se observa una verdadera cavidad medular y la osificación entre los metatarsales es incompleta (ver Fig. 49A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 49B) se observa una matriz ósea entretejida con presencia de canales vasculares simples y osteonas primarias con una distribución longitudinal. Tanto en la región perimedular (ver Fig. 49C) como en la región medular se observa un tejido trabecular con un bajo grado de compactación. Hacia el interior de la sección (ver Fig. 49D) los espacios intertrabeculares son más extensos y de forma irregular, y algunos pueden estar rodeados por tejido lamelar. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

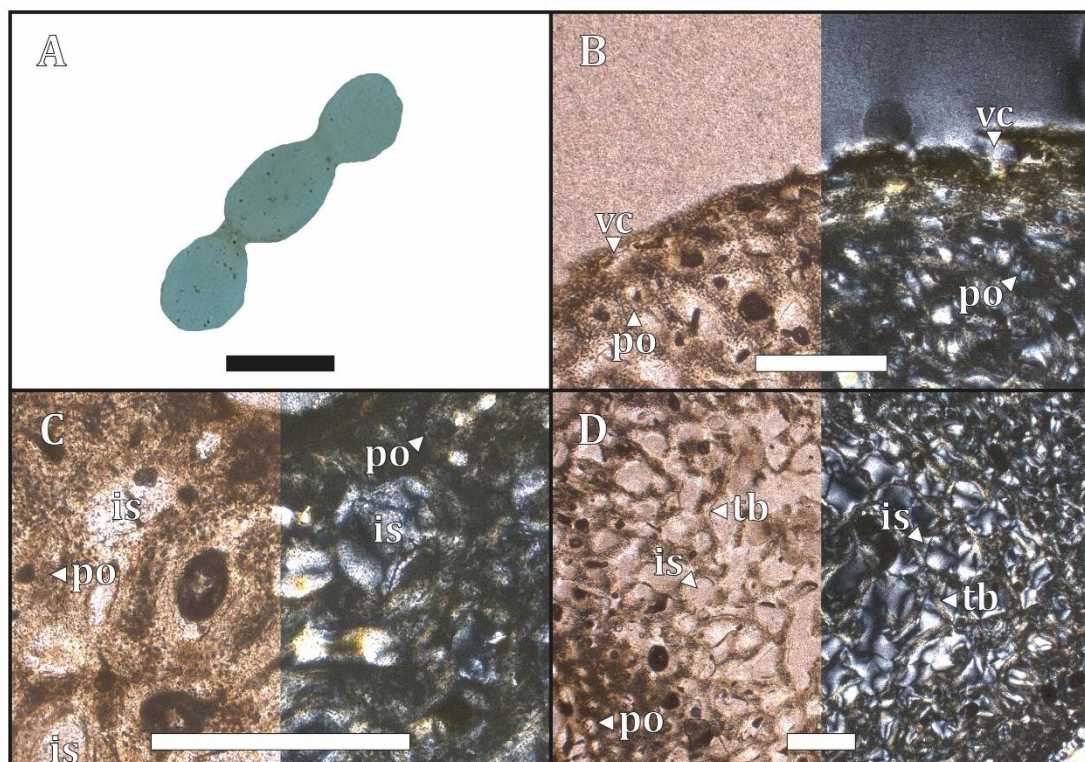


Figura 49. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

CHO 05-08 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral presenta un tejido trabecular y carece de una cavidad medular (ver Fig. 50A-B).

Histología: en aspecto general se observa un tejido trabecular con un moderado grado de compactación. La región cortical (ver Fig. 50C) presenta algunos canales vasculares longitudinales en forma de osteonas primarias sobre una matriz ósea entretejida. Sobre el margen cortical se observan algunos canales vasculares abiertos. En la región perimedular y medular (ver Fig. 50D) se observó un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual presenta algunos espacios intertrabeculares pequeños. Estos espacios se encuentran rodeados de tejido lamelar. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

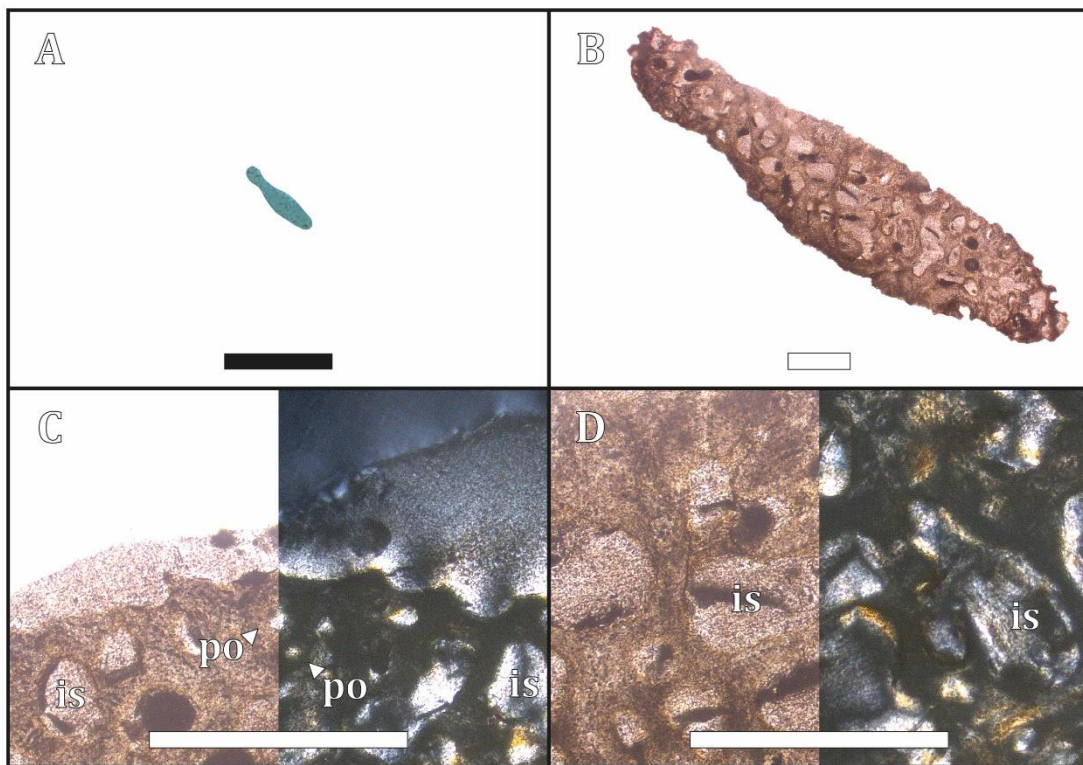


Figura 50. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical, (D) región perimedular y región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares y (po) osteonas primarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 05-09 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla esternal exhibe un tejido trabecular el cual presenta una mayor compactación sobre el margen cortical. No presenta una verdadera cavidad medular (ver Fig. 51A-B).

Histología: en aspecto general se observa un tejido trabecular. En la región cortical (ver Fig. 51C) se observa una matriz ósea entretejida, la cual presenta canales vasculares longitudinales y algunas osteonas primarias. Algunos de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical. En la región perimedular y medular (ver Fig. 51D) se observó un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. Dichos espacios son de forma circular y no presentan una orientación preferencial. Las morfologías de las lagunas de osteocitos *SO* y *DO* están bien definidas, aunque se observa un mayor desarrollo de lagunas de osteocitos *SO*. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

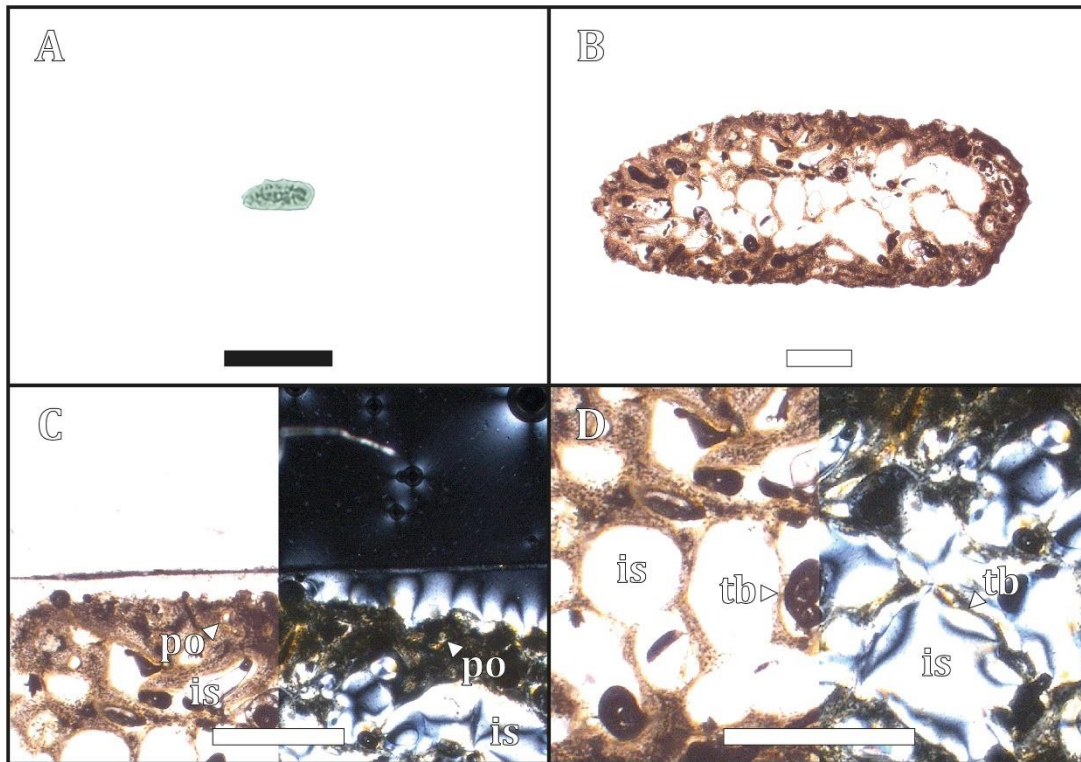


Figura 51. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical, (D) región perimedular y región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias y (tb) hueso trabecular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

3.4.2. *Pygoscelis antarctica* (pichón V) MLP-O 792

CHO 06-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero exhibe un hueso compacto y hacia la región medular se observan algunos espacios intertrabeculares. No presenta una verdadera cavidad medular (ver Fig. 52A).

Histología: en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 52B) se observa una matriz ósea entretejida la cual presenta canales vasculares con un patrón vascular longitudinal. Algunos de estos canales se presentan abiertos hacia el margen cortical. En el margen interno de la región cortical (ver Fig. 51B) se observa una matriz ósea entretejida con osteonas primarias dispuestas longitudinal y circularmente en un patrón laminar. En la región perimedular (ver Fig. 52C) se observa el desarrollo de un tejido trabecular con un leve grado de compactación, observándose unas pocas osteonas secundarias remodelando la matriz ósea primaria. En la región medular (ver Fig. 52D) se observa un tejido trabecular con amplios espacios intertrabeculares. En términos generales, la vascularización presenta un aspecto reticular pero hacia el margen cortical predomina principalmente un patrón vascular longitudinal y laminar. Sí bien se identificaron algunas osteonas secundarias, el grado de remodelación es bajo. Las lagunas de osteocitos de osteogénesis dinámica (*DO*) son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos de osteogénesis estática (*SO*) son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

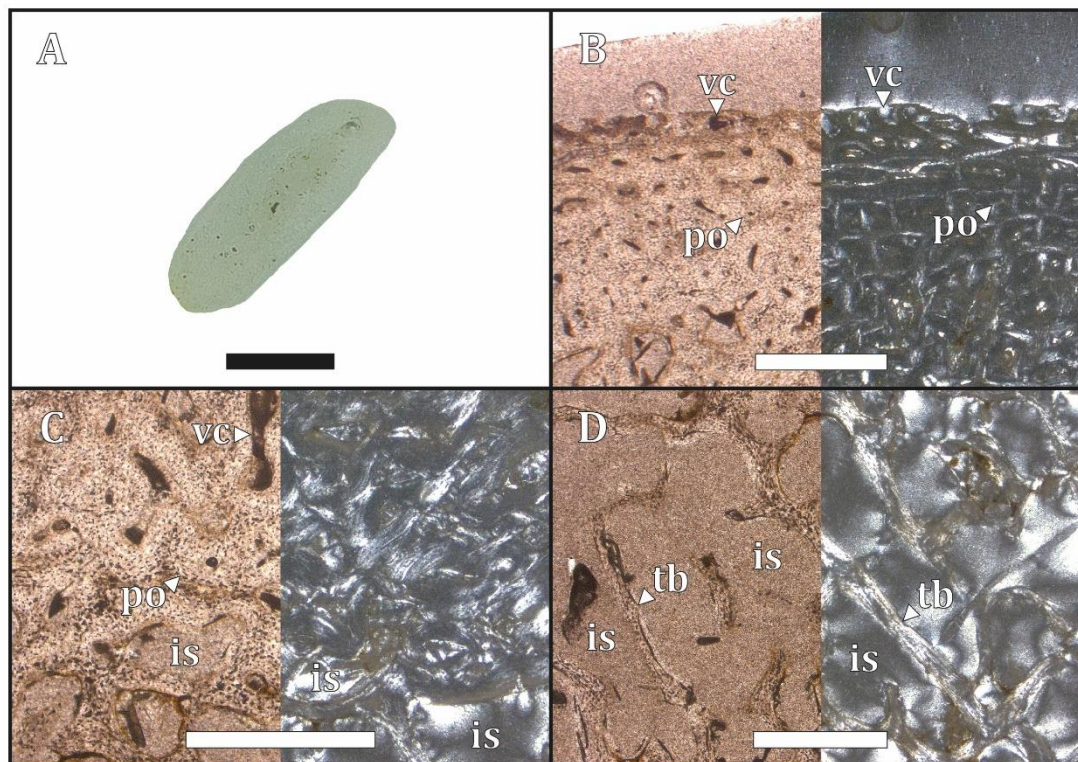


Figura 52. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 06-02 (Radio, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del radio exhibe un tejido compacto y hacia la región medular se observan algunos espacios intertrabeculares que convergen con una pequeña cavidad medular (ver Fig. 53A).

Histología: en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 53B) se observa una matriz ósea entretejida con canales vasculares con una distribución longitudinal. Algunos de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical externo. En el margen interno de la región cortical (ver Fig. 53B) se observa una matriz entretejida con osteonas primarias organizadas longitudinalmente en un patrón vascular laminar. La región perimedular (ver Fig. 53C) exhibe un tejido trabecular con un leve grado de compactación, observándose algunas pocas osteonas secundarias remodelando la matriz ósea primaria. En la región medular (ver Fig. 53D) se observa tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares irregulares, los cuales rodean una pequeña cavidad medular. La vascularización es laminar sobre el margen cortical y presenta un leve patrón reticular en el resto de la sección, identificándose también canales radiales y oblicuos en menor cantidad. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño,

discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

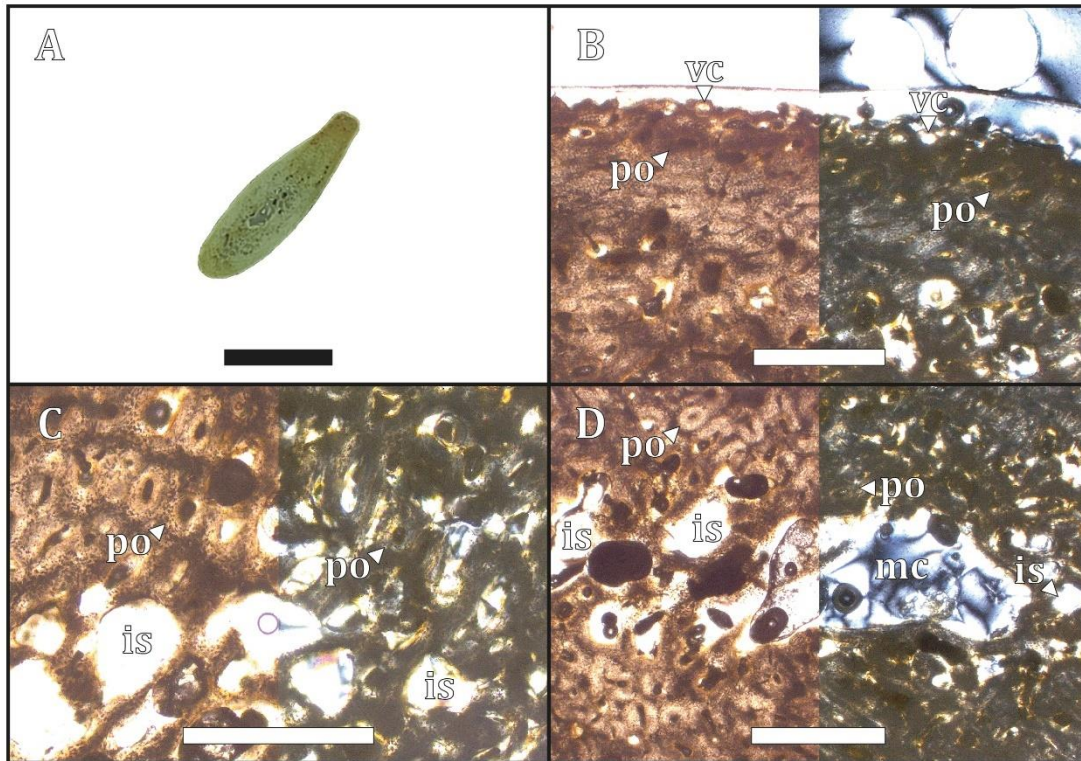


Figura 53. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (po) osteonas primarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 06-03 (Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis de la ulna muestra un tejido compacto, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares en la región medular. No presenta una cavidad medular bien definida (ver Fig. 54A).

Histología: en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 54B) se observa una matriz entretejida con canales vasculares simples con una distribución longitudinal. Asimismo, se observan algunos canales vasculares abiertos hacia el margen cortical externo. En el margen interno de la región cortical (ver Fig. 54B) los canales vasculares se organizan en osteonas primarias con un patrón vascular laminar. En la región perimedular (ver Fig. 54C) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente el cual presenta algunas osteonas secundarias remodelando la matriz ósea primaria. Estos espacios se encuentran revestidos de tejido lamelar. En la región cortical (ver Fig. 54D) los espacios intertrabeculares son más extensos y de forma

irregular. La vascularización tiene un patrón reticular, pero hacia la región cortical los canales vasculares son principalmente longitudinales con una distribución laminar. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño y de forma circular. Las lagunas de osteocitos *SO* se destacan sobre la matriz ósea primaria y se encuentran en mayor proporción que las del tipo *DO*. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

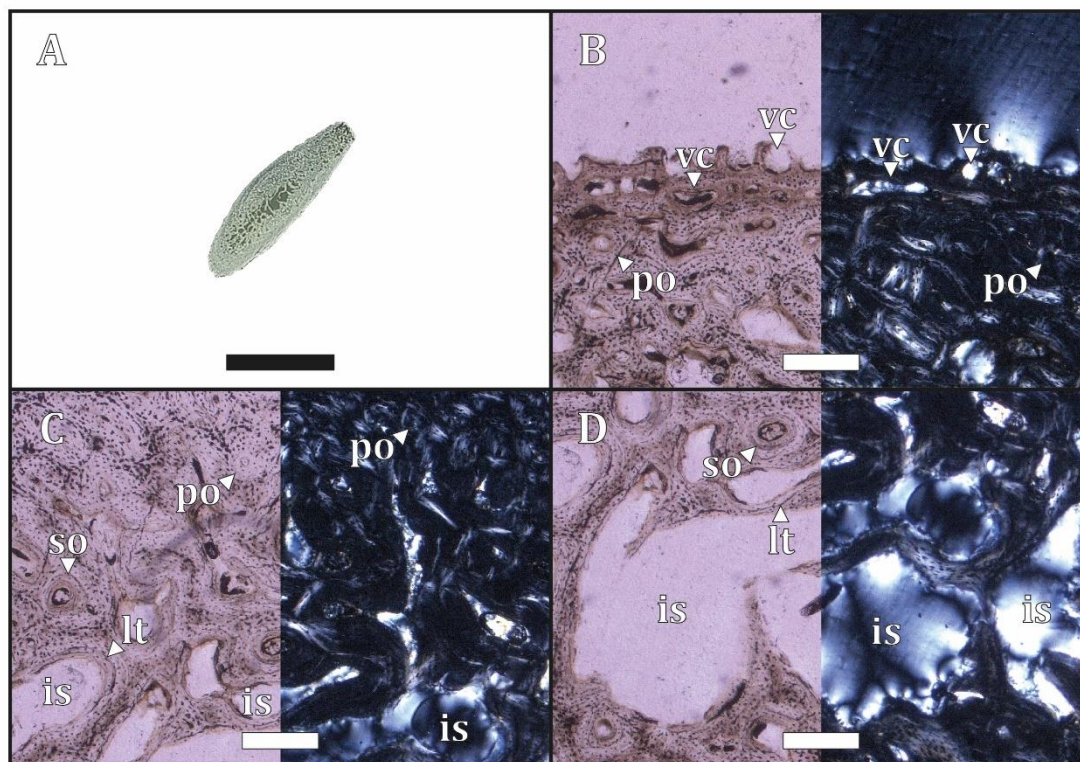


Figura 54. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (po) osteonas primarias, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 06-04 (Carpometacarpo, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del carpometacarpo presenta un tejido compacto y hacia la región medular se observan algunos espacios intertrabeculares. No presenta una cavidad medular bien definida (ver Fig. 55A).

Histología: en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 55B) se observa una matriz ósea entretejida con canales vasculares con una distribución longitudinal. Algunos de estos canales se presentan abiertos hacia el margen cortical externo. En el margen interno de la región cortical (ver Fig. 55B) los canales vasculares se organizan en osteonas primarias con un patrón vascular laminar. La región perimedular (ver Fig. 55C) se compone de una matriz ósea

entretrejida con un gran número de osteonas primarias y presenta lagunas de osteocitos de mayor talla sobre la matriz ósea primaria. La región cortical y la región perimedular se diferencian no solo por la organización de las fibras del tejido, sino también por una delgada región, la cual se corresponde con una línea de Kastschenko (ver Fig. 55B-C). Esta línea se dispone circunferencialmente a la región cortical y se encuentra parcialmente remodelada. En la región medular (ver Fig. 55D) se observa un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y finas trabéculas. La vascularización es principalmente longitudinal y el patrón tiende a ser laminar hacia el margen cortical. No se identificaron osteonas secundarias y la sección presenta un bajo grado de remodelación ósea. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

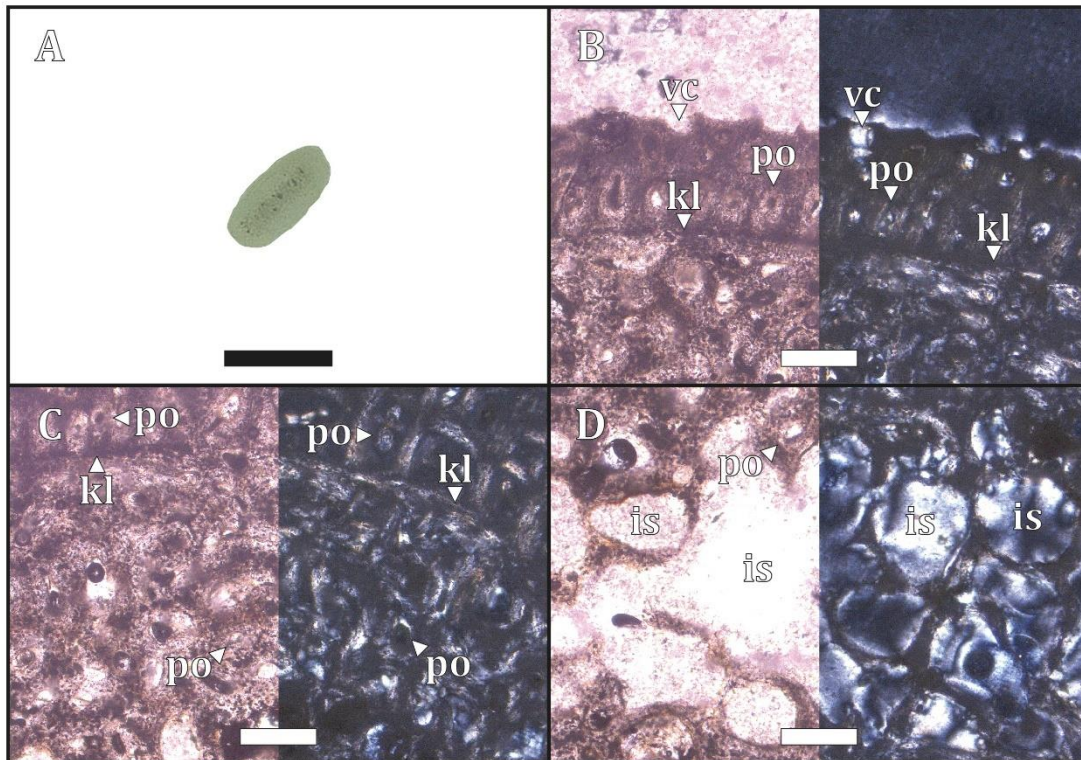


Figura 55. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (kl) línea de Kastschenko, (po) osteonas primarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 06-05 (Tibiotarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tibiotarso presenta un tejido compacto y una cavidad medular irregular rodeada por pequeños espacios intertrabeculares (ver Fig. 56A).

Histología: la muestra presenta signos de meteorización (microfisuras). Tanto la región cortical (ver Fig. 56B) como la región perimedular (ver Fig. 56C) presenta una matriz entretejida con presencia de osteonas primarias con una distribución longitudinal. Sobre el margen cortical también se observa un canal nutricio rodeado parcialmente por tejido lamelar. En la región medular (ver Fig. 56D) se observa un tejido trabecular compuesto por finas trabéculas y varios espacios intertrabeculares que convergen hacia el centro de la sección con una cavidad medular de margen irregular. La vascularización es principalmente longitudinal. No se observaron signos de remodelación ósea. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

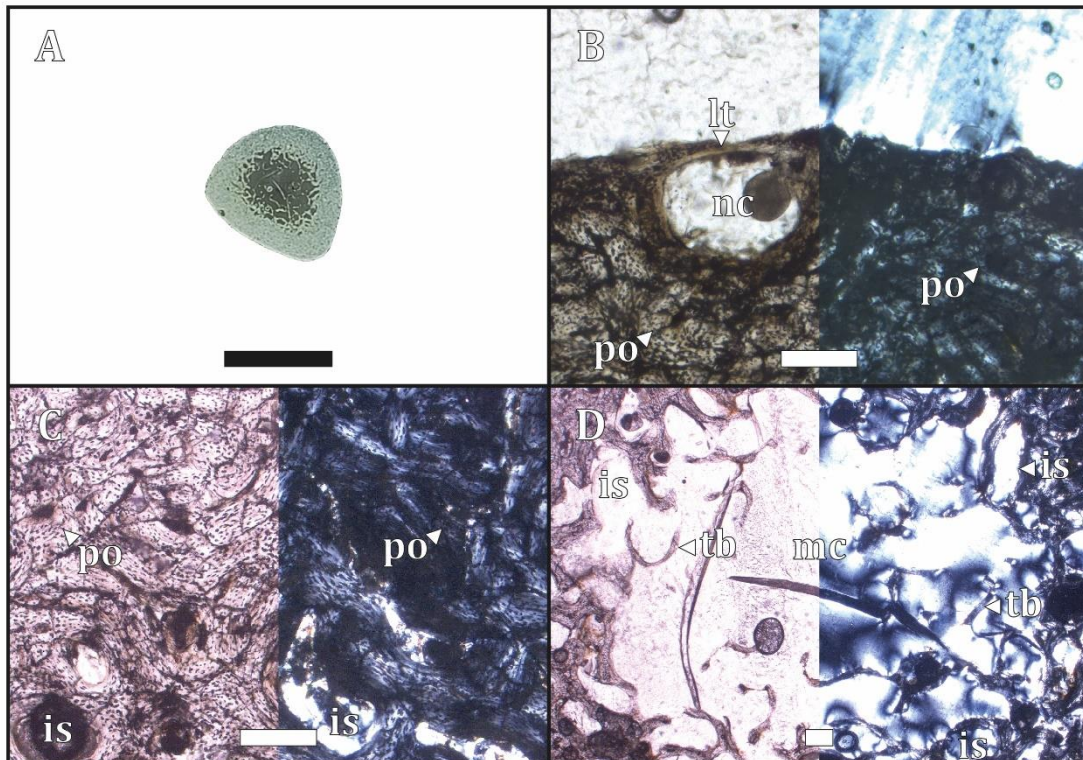


Figura 56. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (nc) canal nutricio, (po) osteonas primarias y (tb) hueso trabecular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 06-06 (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tarsometatarso exhibe un tejido compacto, pero contiene tres áreas en su región medular (correspondientes a los metatarsales II, III y IV) las cuales presentan extensos espacios intertrabeculares. No se observa una verdadera cavidad medular y la osificación entre los metatarsales es incompleta (ver Fig. 57A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 57B) se observa una matriz ósea entretejida con algunos canales vasculares simples sobre el margen cortical y otros canales organizados en osteonas primarias. En la región perimedular (ver Fig. 57C) se observa un tejido trabecular ligeramente compactado con espacios intertrabeculares circulares rodeados por una delgada capa de tejido lamelar. Hacia la región medular (ver Fig. 57D) los espacios intertrabeculares son más extensos y de forma irregular, presentando finas trabéculas. La vascularización es principalmente longitudinal, aunque se pueden apreciar algunos canales radiales y oblicuos. No se observaron signos de remodelación ósea. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño y de forma circular. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

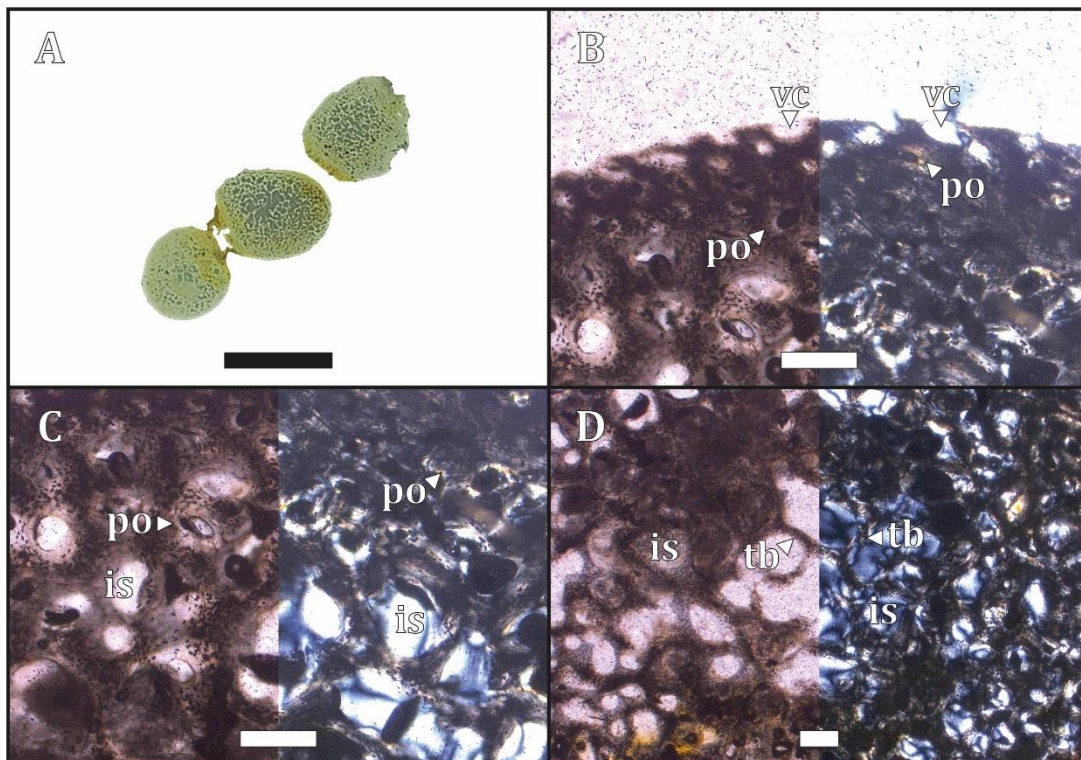


Figura 57. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 06-07 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral presenta un tejido trabecular con varios espacios intertrabeculares en la región medular. Carece de una cavidad medular (ver Fig. 58A-B).

Histología: en general se observa un tejido trabecular con un bajo grado de compactación. La región cortical (ver Fig. 58C) presenta una matriz entretejida con canales vasculares longitudinales. Algunos de estos canales se organizan en osteonas primarias. Sobre el margen cortical se observan algunos canales vasculares abiertos. En la región perimedular y medular (ver Fig. 58D) se observó un tejido trabecular, el cual presenta extensos espacios intertrabeculares. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

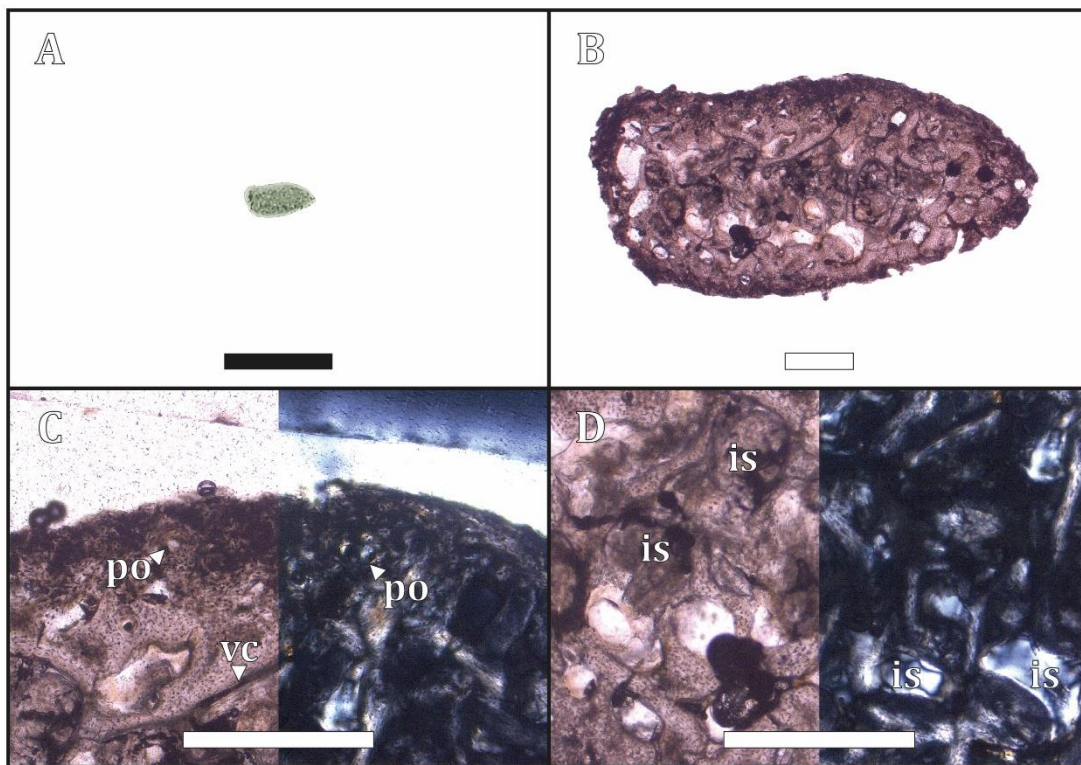


Figura 58. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical, (D) región perimedular y región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

CHO 06-08 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla esternal presenta un tejido trabecular y presenta varios espacios intertrabeculares en la región medular. No presenta una verdadera cavidad medular (ver Fig. 59A-B).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 59C) se observa una matriz entretejida con canales vasculares simples y osteonas primarias distribuidas longitudinalmente. Algunos de estos canales vasculares se encuentran abiertos hacia el margen cortical. En la región perimedular y medular (ver Fig. 59D) se observa un tejido trabecular y varios espacios intertrabeculares de forma irregular. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación. Hacia el margen cortical se observa un mayor grado de compactación. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

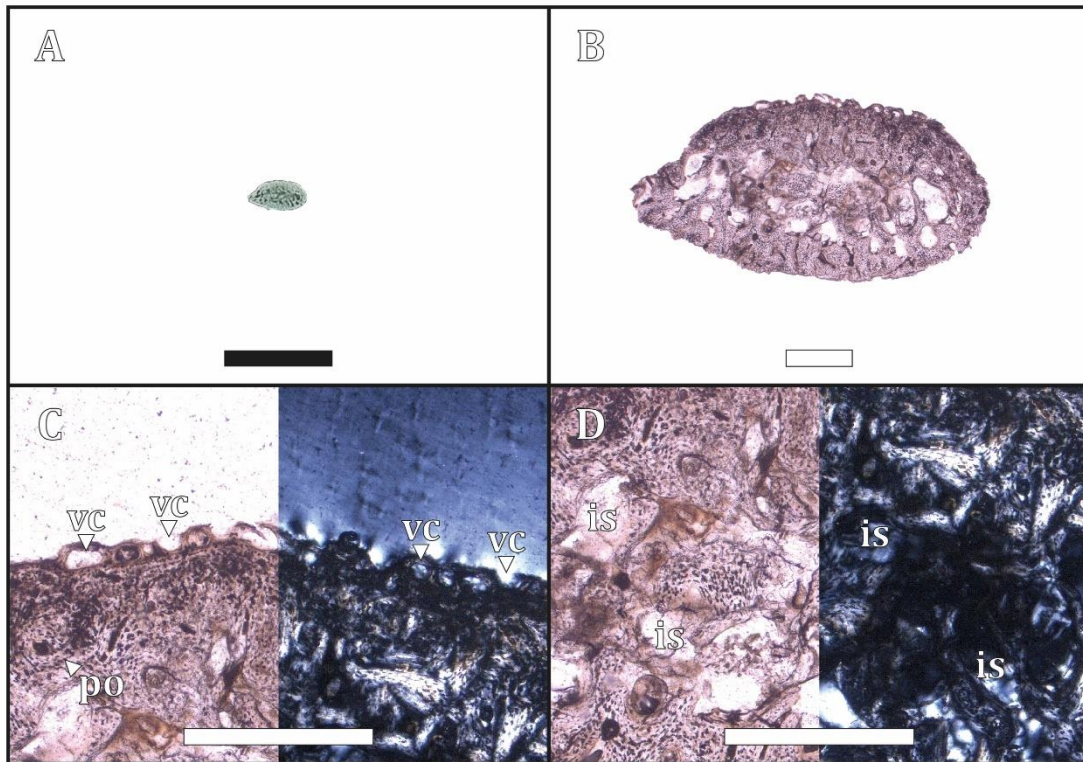


Figura 59. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical, (D) región perimedular y región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

3.4.3. *Pygoscelis antarctica* (pichón IV) MLP-O 814

CHO 07-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero exhibe un claro tejido trabecular. La región cortical presenta una mayor compactación ósea respecto a la porción más profunda o central del elemento óseo. No presenta una cavidad medular (ver Fig. 60A-B).

Histología: en general se observa un tejido trabecular con una baja compactación ósea. La región cortical (ver Fig. 60C) presenta una matriz ósea entretejida con algunos canales vasculares simples. Estos canales se distribuyen longitudinal y circularmente sobre el margen cortical. En la región medular (ver Fig. 60D) se observa un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. También se observan algunos canales vasculares simples dispuestos longitudinalmente sobre este margen y las trabéculas presentan lagunas de osteocitos de osteogénesis estática. La vascularización es laminar, presentando canales longitudinales y circulares. No se observaron signos de remodelación. En toda la sección se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

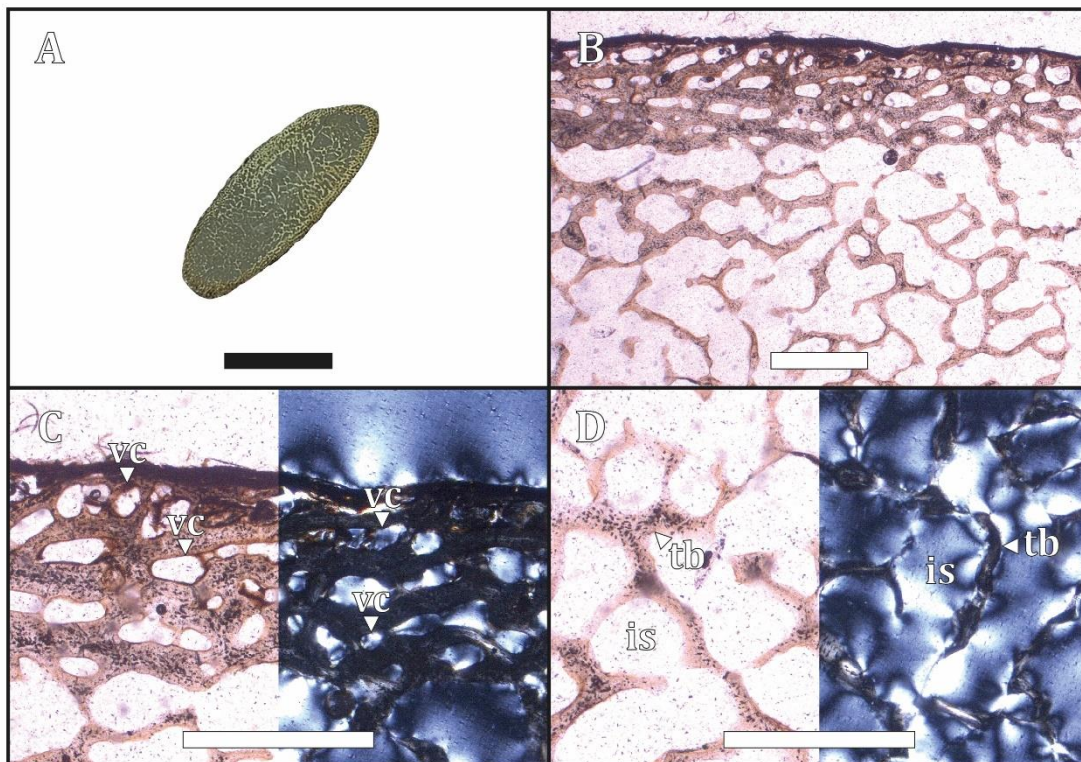


Figura 60. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 07-02 (Radio/Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del elemento exhibe el desarrollo de un tejido trabecular. La región cortical es más compacta que la porción central del elemento óseo. No presenta una cavidad medular (ver Fig. 61A-B).

Histología: se observa un tejido trabecular con una baja compactación ósea. La región cortical (ver Fig. 61C) presenta una matriz ósea entretejida con varios canales simples y osteonas primarias distribuidas longitudinalmente. Algunos de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical. Asimismo se observó sobre la región cortical algunos espacios intertrabeculares de menor talla respecto de la porción más profunda del tejido óseo. En la región medular (ver Fig. 61D) se observó un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. También se observan algunos canales vasculares simples dispuestos longitudinalmente sobre este margen y las trabéculas presentan lagunas de osteocitos de osteogénesis estática. La vascularización es longitudinal. No se observaron signos de remodelación. En toda la sección se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

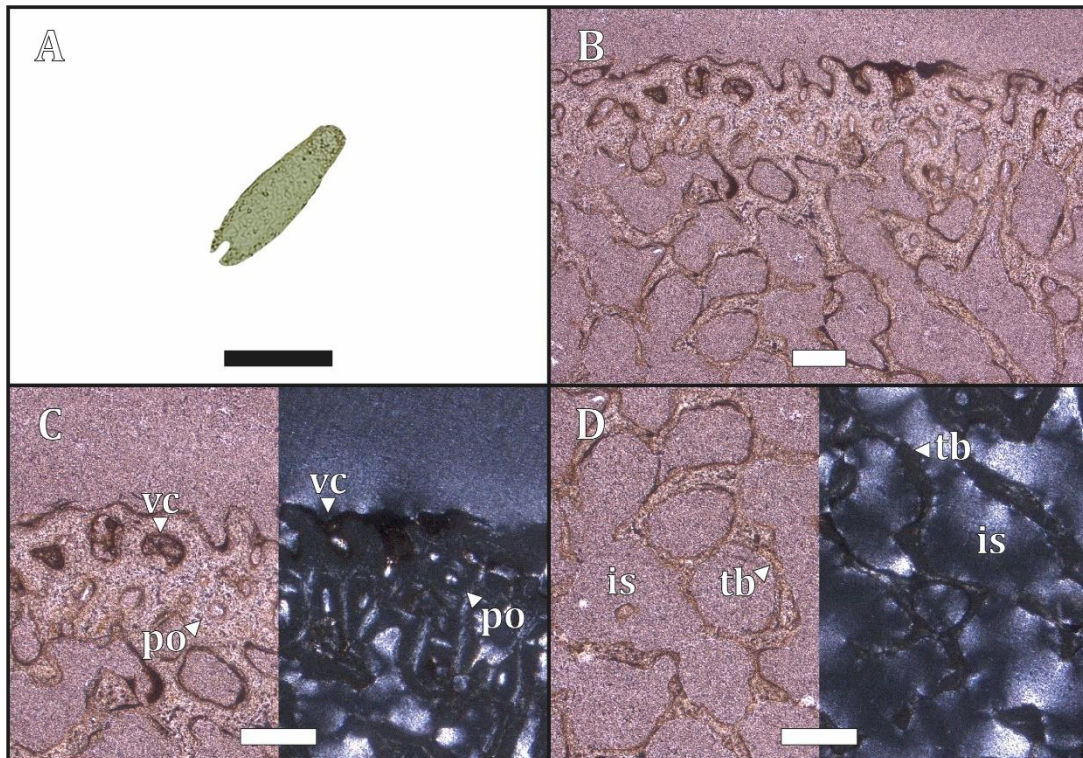


Figura 61. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 07-03 (Radio/Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del elemento exhibe el desarrollo de un tejido trabecular. La región cortical presenta una mayor compactación ósea. No presenta una cavidad medular (ver Fig. 62A-B).

Histología: se observa un tejido trabecular con una baja compactación ósea. La región cortical (ver Fig. 62C) presenta una matriz ósea entretejida con presencia de osteonas primarias y varios canales vasculares simples distribuidos longitudinalmente. Algunos de estos canales vasculares se encuentran abiertos hacia el margen cortical. Además se observó sobre la región cortical algunos espacios intertrabeculares de menor talla respecto de la porción central del elemento óseo. La región medular (ver Fig. 62D) presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. También se observan algunos canales vasculares simples dispuestos longitudinalmente sobre este margen y las trabéculas presentan lagunas de osteocitos de osteogénesis estática. La vascularización es principalmente longitudinal. No se observaron signos de remodelación. En toda la sección se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

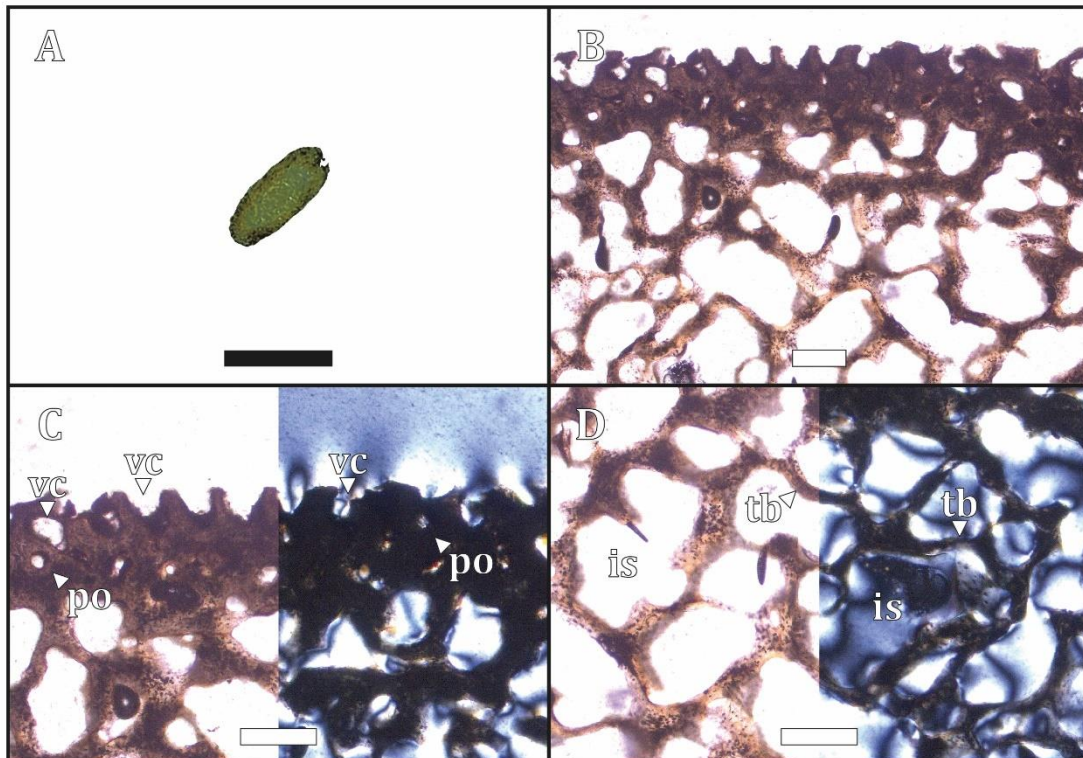


Figura 62. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (po) osteonas primarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 07-04 (Carpometacarpo, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del carpometacarpo presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. No presenta una cavidad medular (ver Fig. 63A-B).

Histología: a nivel histológico se observa un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y se pueden apreciar algunos canales vasculares simples con una distribución longitudinal. Sí bien no existe una clara diferencia histológica entre la región cortical (ver Fig. 63C) y medular (ver Fig. 63D), existe una delgada capa circunferencial, birrefringente que delimita ambas regiones. Esta capa corresponde a una línea de Kastschenko y presenta vestigios de cartílago calcificado (ver Fig. 63C-D). La vascularización es principalmente longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. En toda la sección se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

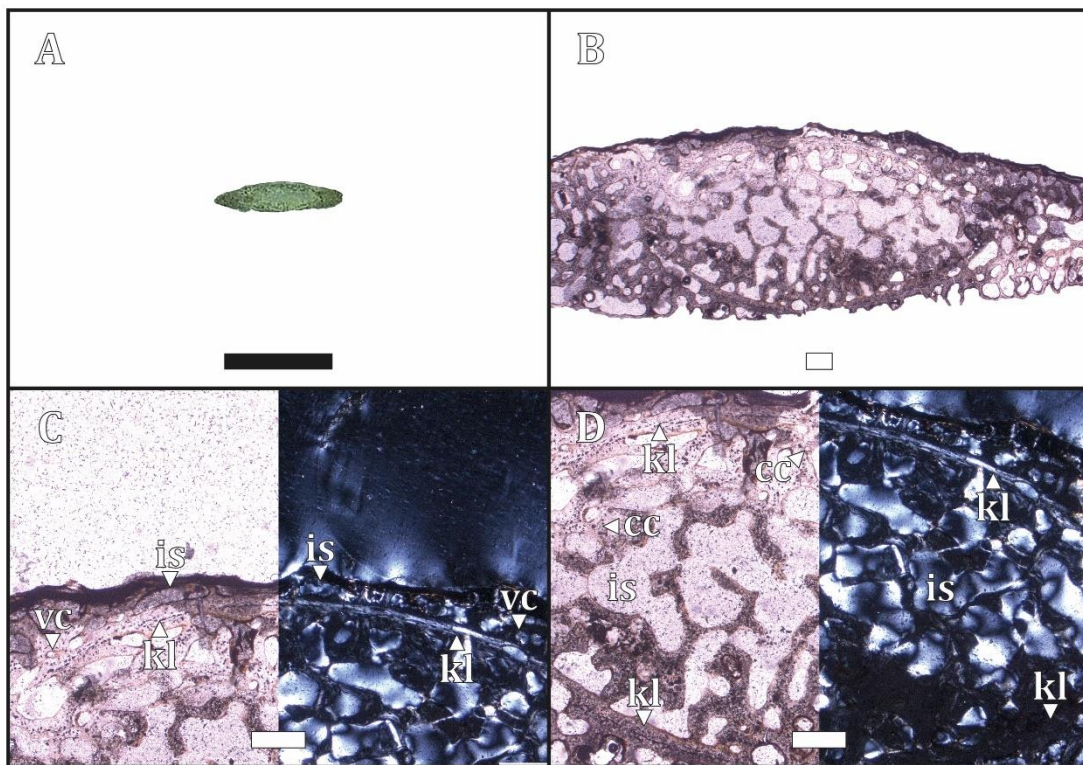


Figura 63. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (cc) cartílago calcificado, (is) espacios intertrabeculares, (kl) línea de Kastschenko y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μm.

CHO 07-05 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media del fémur exhibe un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. La región cortical presenta una mayor compactación ósea. Asimismo se observa una cavidad medular, la cual converge con algunos espacios intertrabeculares (ver Fig. 64A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 64B) se observa una matriz ósea entretejida la cual contiene canales vasculares con una distribución longitudinal. Algunos de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical. En la región perimedular (ver Fig. 64C) se observa una matriz entretejida con presencia de osteonas primarias distribuidas longitudinalmente. La región medular (ver Fig. 64D) presenta un tejido trabecular y extensos espacios intertrabeculares. Algunos espacios intertrabeculares presentan un ligero grado de compactación, observándose algunas bandas de tejido lamelar tapizando la cavidad. Hacia la región más interna de la sección se observa una cavidad medular, la cual no se encuentra delimitada por ninguna banda de tejido (*e.g.*, *ICL*) y converge con otros espacios intertrabeculares. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

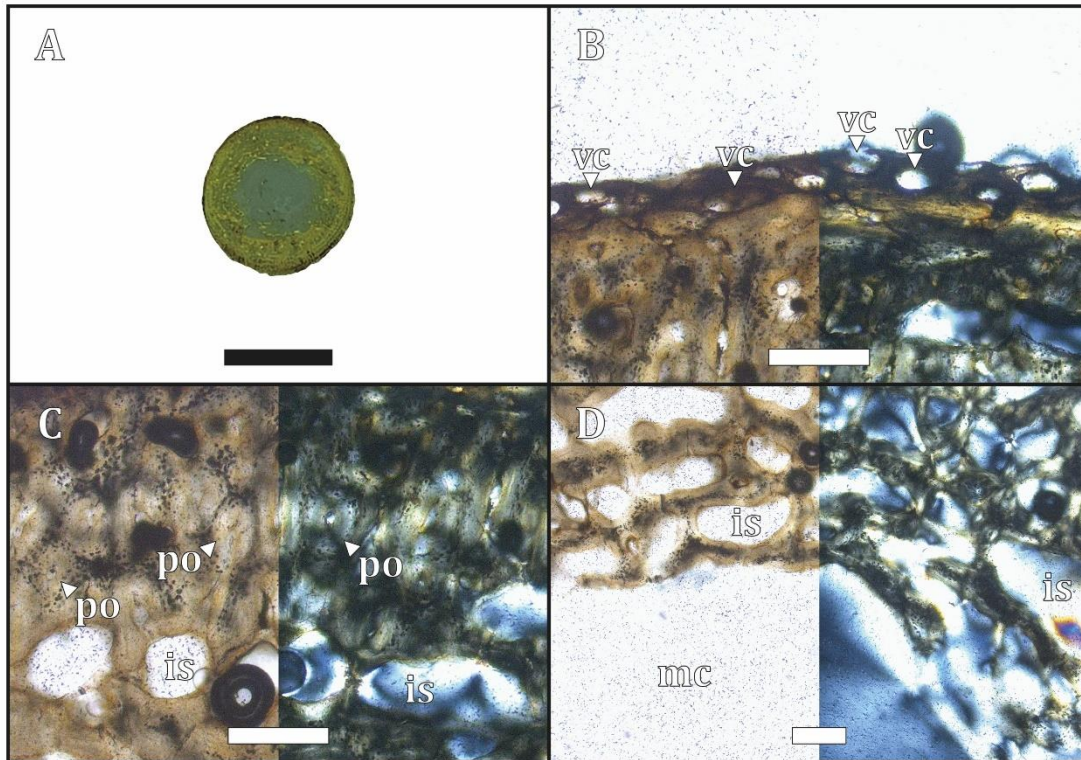


Figura 64. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (po) osteonas primarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 07-06 (Tibiotarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media del tibiotarso exhibe un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. La región cortical presenta una mayor compactación ósea y la región medular presenta finas trabéculas. Sobre el margen medular no se observa una verdadera cavidad medular (ver Fig. 65A-B).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 65C) se observa una matriz ósea entretejida, la cual presenta algunos canales vasculares simples con una distribución longitudinal y algunos espacios intertrabeculares. Estos espacios intertrabeculares son más grandes sobre el margen medular. Asimismo se observa una concavidad en el margen cortical que podría corresponderse a un canal nutricio. Esta estructura ha sido identificada en otros estadios de *Pygoscelis antarctica*. La región medular (ver Fig. 65D) presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. Hacia el margen más interno de la región medular se observan finas trabéculas ocupando la cavidad medular. La vascularización es laminar y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología

circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

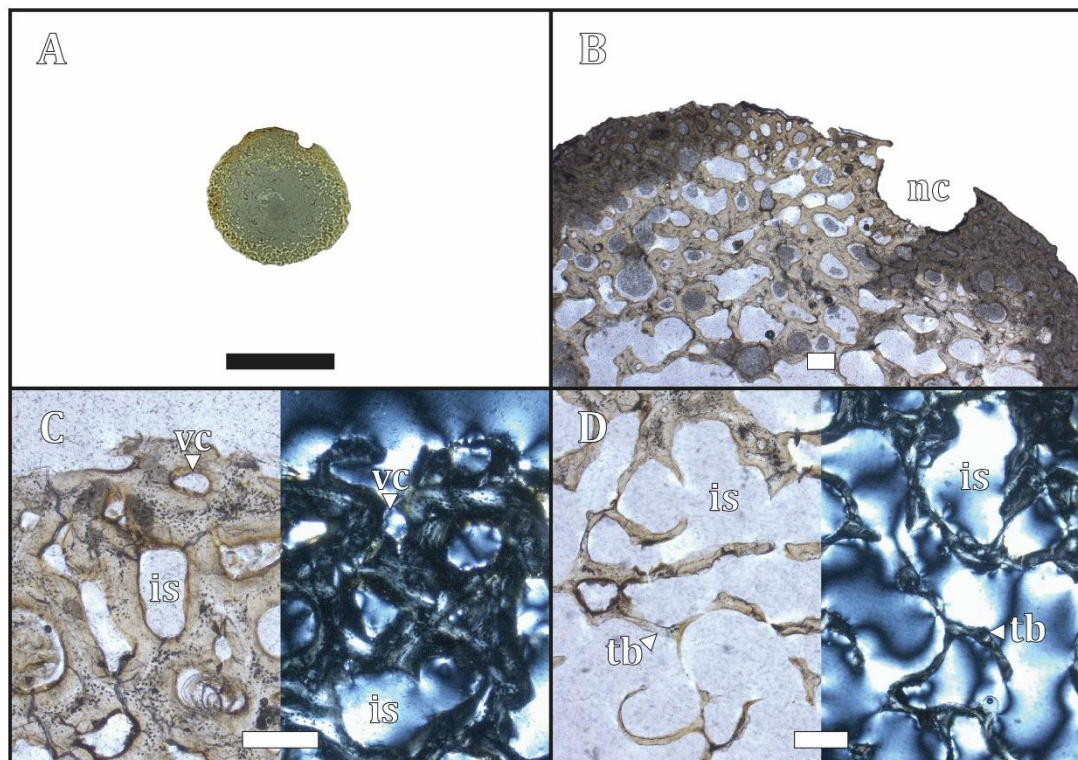


Figura 65. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (nc) canal nutricional, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 07-07 (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media del tarsometatarso presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto del centro de la región medular. No se observa una verdadera cavidad medular y la osificación entre los metatarsales es incompleta (ver Fig. 66A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 66C) presenta varios canales vasculares con una distribución longitudinal sobre una matriz ósea entretejida. Algunos de estos canales se encuentran abiertos sobre el margen cortical. El margen más interno de la región cortical presenta trabéculas óseas ocupando el centro de la región medular. La región medular (ver Fig. 66D) presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

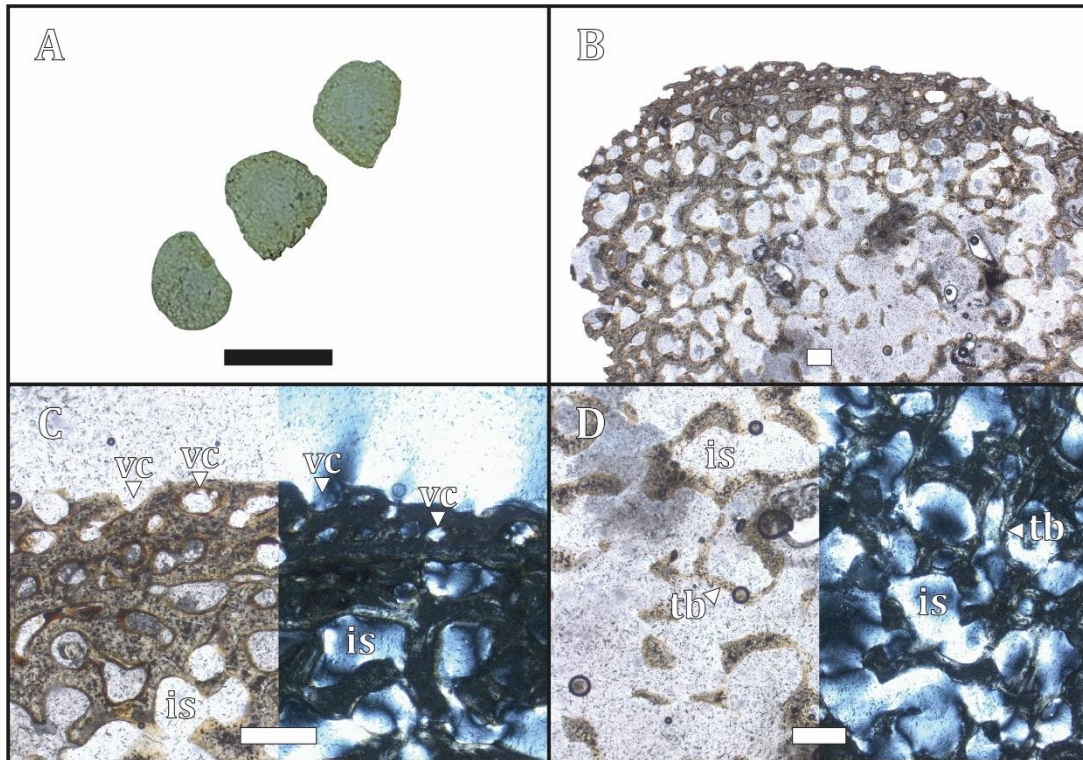


Figura 66. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 07-08 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral exhibe un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto de la región medular. No se observa una verdadera cavidad medular (ver Fig. 67A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 67C) presenta una matriz ósea entretejida y varios canales vasculares con una distribución longitudinal. Algunos de estos canales vasculares se encuentran abiertos hacia el margen cortical. El margen más interno de la región cortical presenta trabéculas óseas ocupando el centro de la región medular. La región medular (ver Fig. 67D) presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

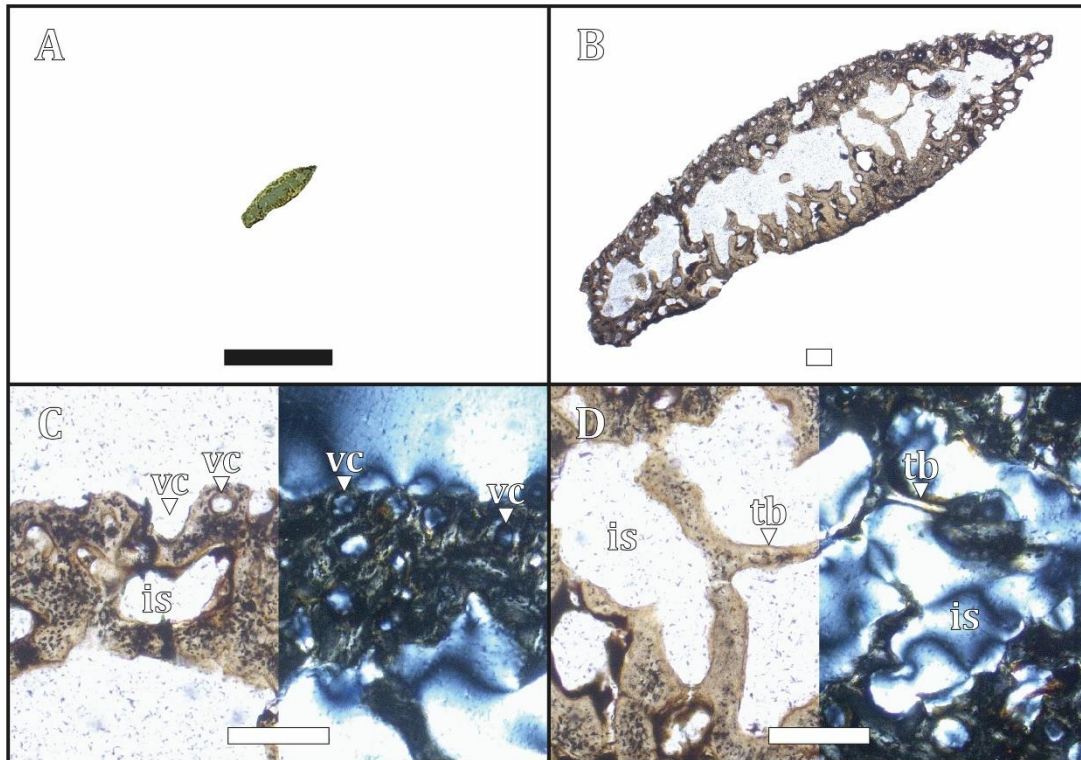


Figura 67. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 07-09 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla esternal exhibe un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto de la región medular. No se observa una verdadera cavidad medular (ver Fig. 68A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 68C) presenta una matriz ósea entretejida, la cual presenta canales vasculares simples y espacios intertrabeculares de menor tamaño. Estos canales presentan un patrón longitudinal con una distribución laminar y algunos de ellos se encuentran abiertos hacia el margen cortical. La región medular (ver Fig. 68D) presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y varias trabéculas óseas ocupando el centro de la misma región. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

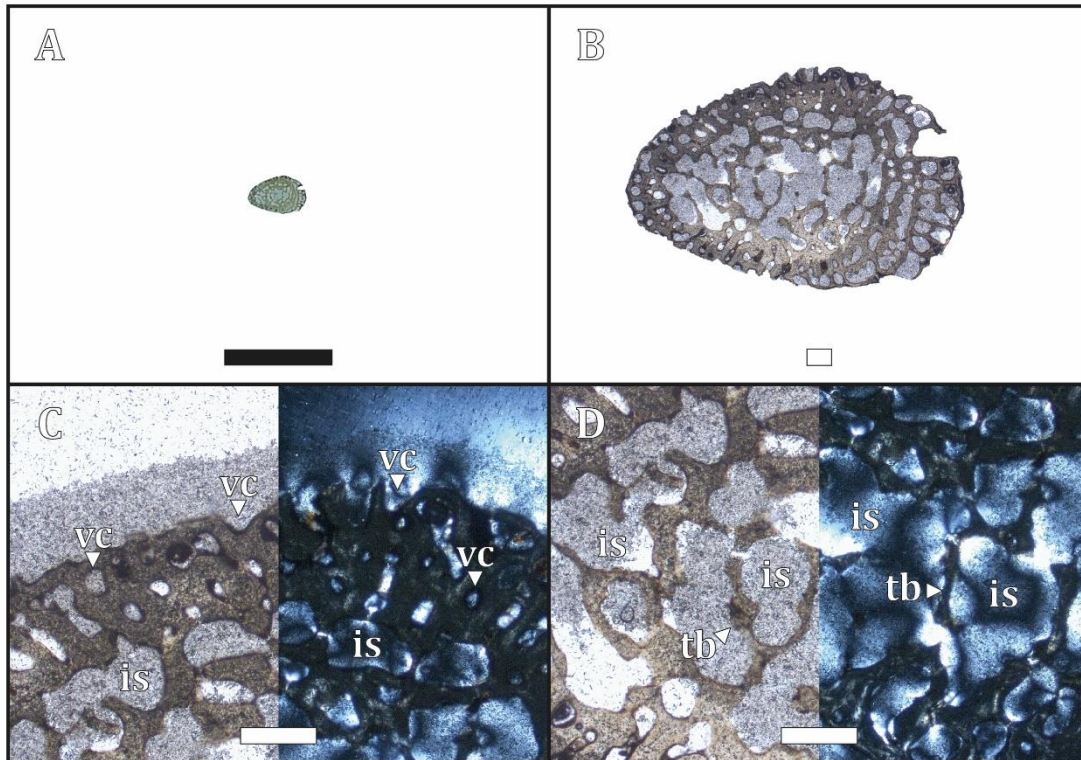


Figura 68. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

3.4.4. *Pygoscelis antarctica* (pichón III) MLP-O 809

CHO 08-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. La región cortical presenta una mayor compactación ósea en relación con la región medular. No se observa una verdadera cavidad medular (ver Fig. 69A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 69C) presenta una matriz ósea entretejida y varios espacios intertrabeculares. Sobre el margen cortical se logran apreciar osteonas primarias y canales vasculares simples, ambos con una distribución longitudinal. Asimismo, algunos de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical. La región medular (ver Fig. 69D) presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y varias trabéculas óseas ocupando el centro medular. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

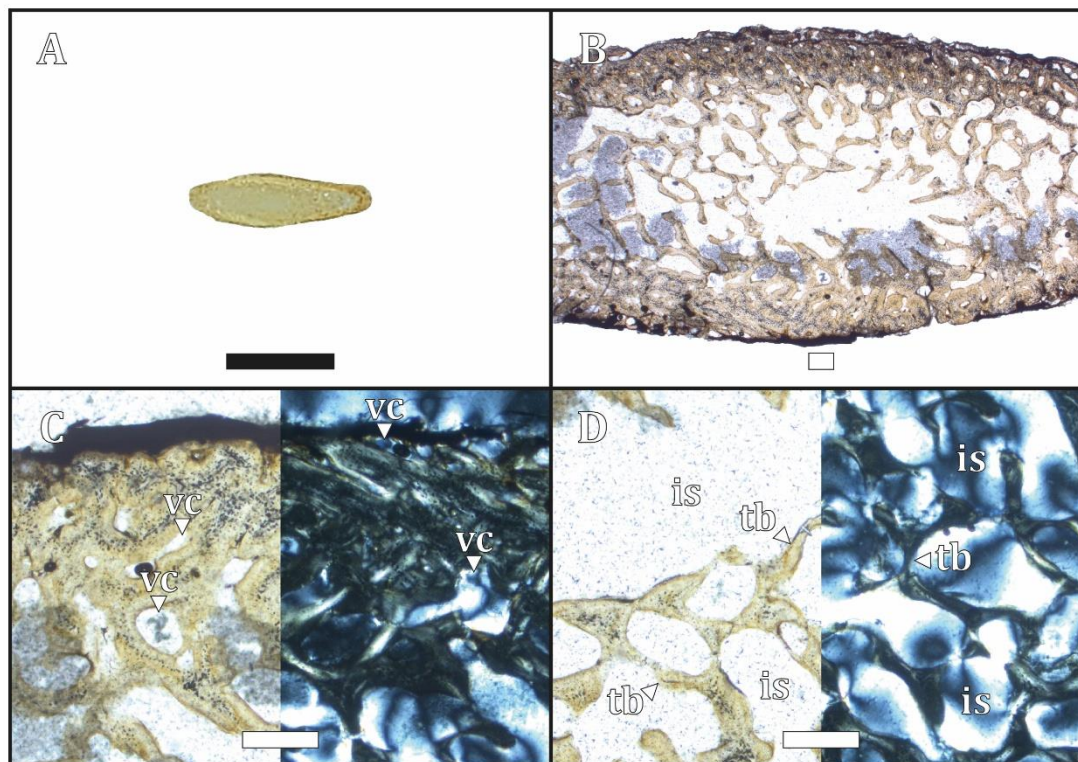


Figura 69. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 08-02 (Radio/Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del elemento exhibe el desarrollo de un tejido trabecular. La región cortical presenta una mayor compactación ósea. No presenta una cavidad medular (ver Fig. 70A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 70C) presenta una matriz ósea entretejida y varios canales vasculares simples con una distribución longitudinal. Asimismo, algunos de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical. La región medular (ver Fig. 70D) presenta un tejido trabecular y varios espacios intertrabeculares. Dentro de las trabéculas, se aprecian cartílago calcificado delimitados por finas bandas de tejido óseo. La región cortical y medular se diferencian por una delgada capa circunferencial birrefringente, la cual se corresponde a una línea de Kastschenko (ver Fig. 70C). La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

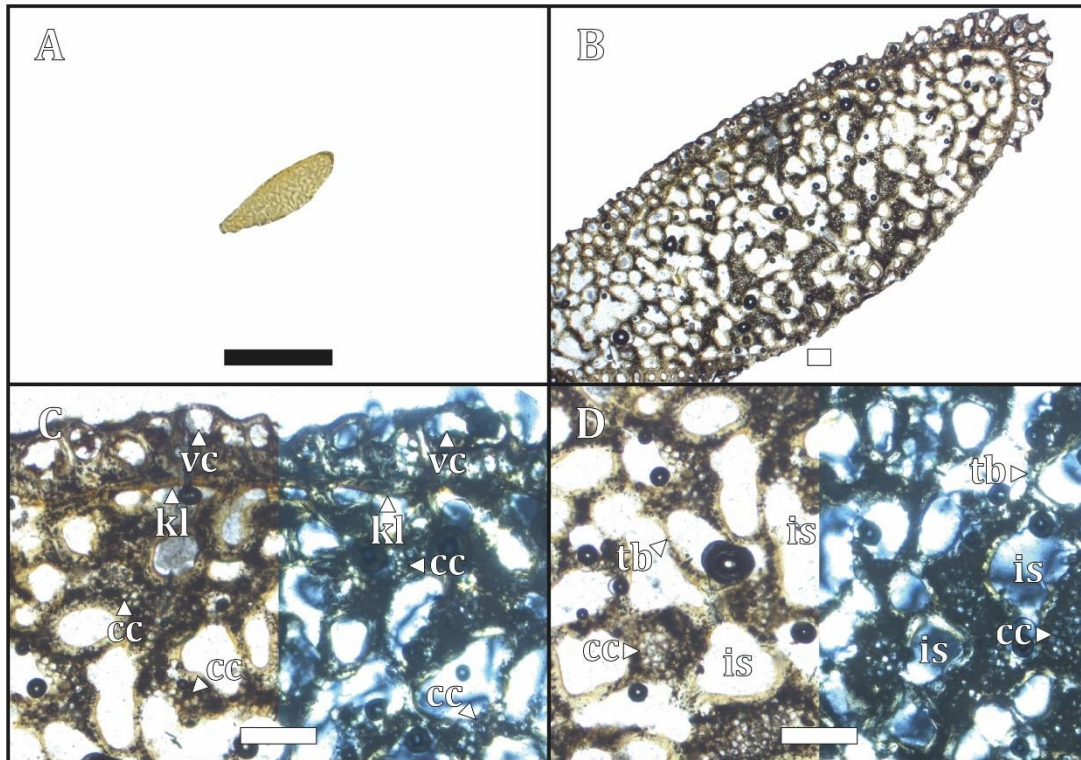


Figura 70. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (cc) cartílago calcificado, (is) espacios intertrabeculares, (kl) línea de Kastschenko, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 08-03 (Carpometacarpo, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del carpometacarpo exhibe un tejido trabecular y varios espacios intertrabeculares. No existe una clara distinción microanatómica entre la región cortical y la región medular. No presenta una cavidad medular (ver Fig. 71A-B).

Histología: se observa un tejido trabecular con una baja compactación ósea y varios espacios intertrabeculares ocupando gran parte de la sección. En la región cortical (ver Fig. 71C) solo se discrimina por su matriz ósea entretejida y por la presencia de canales vasculares simples con una distribución longitudinal. Algunos de estos canales vasculares se encuentran abiertos hacia el margen cortical. La región medular (ver Fig. 71D) presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares irregulares. Asimismo, tanto en la región cortical y medular se observan vestigios de cartílago calcificado. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

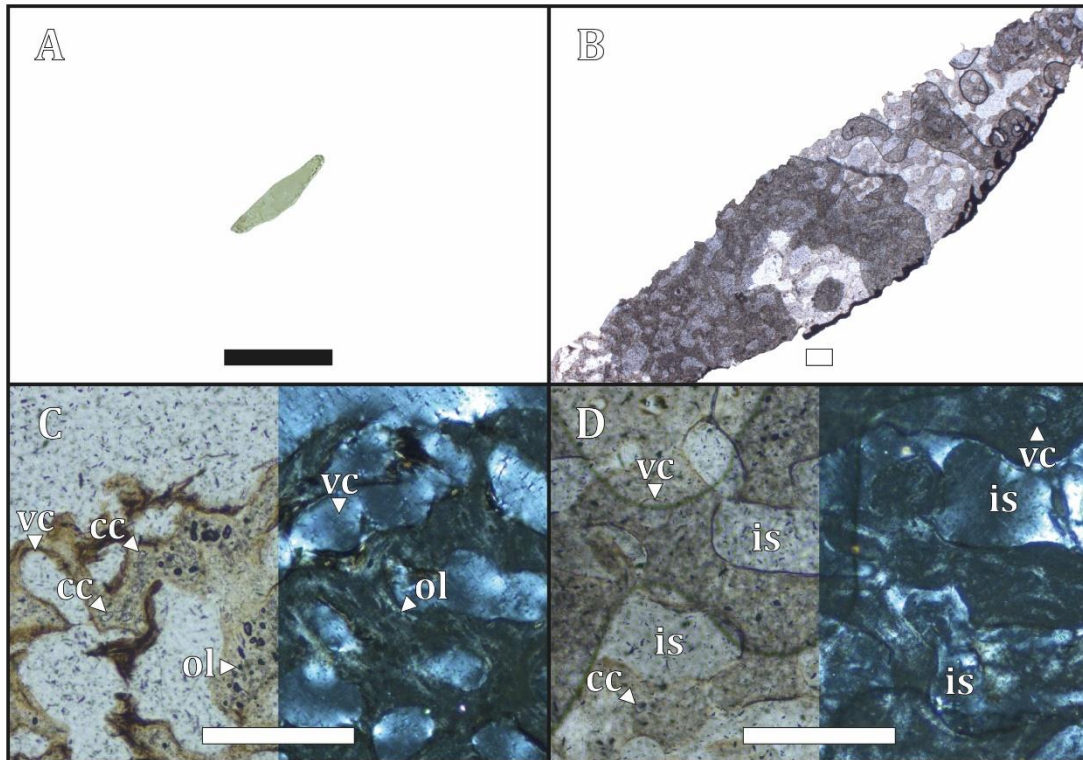


Figura 71. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (cc) cartilago calcificado, (is) espacios intertrabeculares, (ol) lagunas de osteocitos y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 08-04 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de diáfisis del fémur muestra un tejido compacto, el cual conserva varios espacios intertrabeculares rodeando una cavidad medular que no se encuentra bien delimitada y su margen es irregular (ver Fig. 72A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 72B) se observa una matriz ósea entretejida y varios canales vasculares con un patrón laminar, observándose canales longitudinales y circulares. Algunos de estos canales se encuentran abiertos sobre el margen cortical. En la región perimedular (ver Fig. 72C) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual presenta espacios intertrabeculares irregulares y algunos canales vasculares longitudinales de menor talla. En la región medular (ver Fig. 72D) se observa una cavidad medular de margen irregular, la cual no se encuentra delimitada por un tejido circunferencial y la misma converge con otros espacios intertrabeculares. Asimismo se observan finas trabéculas ocupando parte del centro de la región medular. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de

mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

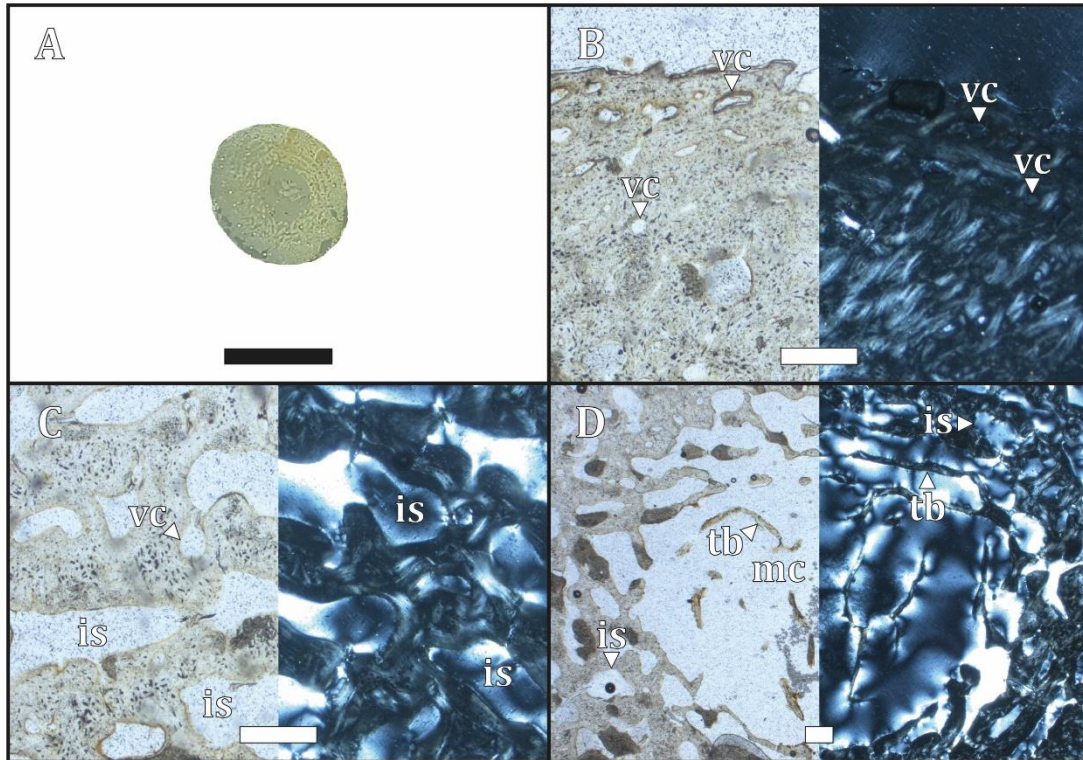


Figura 72. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 08-05 (Tibiotarso y fíbula, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tibiotarso exhibe un tejido compacto, el cual conserva varios espacios intertrabeculares en el centro de la sección. No presenta una verdadera cavidad medular (ver Fig. 73A). Se observaron semejanzas microestructurales entre el tibiotarso y la fíbula, y se procedió a describir ambos ilustrando solo el tibiotarso.

Histología: tibiotarso, en la región cortical (ver Fig. 73B) se observa una matriz ósea entretrejida y varios canales vasculares con una distribución longitudinal. Algunos de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical y otros se organizan en forma de osteonas primarias. En la región perimedular (ver Fig. 73C) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual presenta algunas osteonas primarias y espacios intertrabeculares de menor talla. Además sobre este margen se observa un canal nutricio rodeado parcialmente por tejido lamelar. En la región medular (ver Fig. 73D) se observa un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares irregulares. Finas trabéculas invaden todo el

centro de la región medular. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

Histología: fibula, en la región cortical se observa una matriz ósea entretejida y varios canales vasculares con una distribución longitudinal. Asimismo algunos de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical, mientras otros se organizan en forma de osteonas primarias. En la región medular se observa un tejido trabecular compactado secundariamente con extensos espacios intertrabeculares irregulares. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

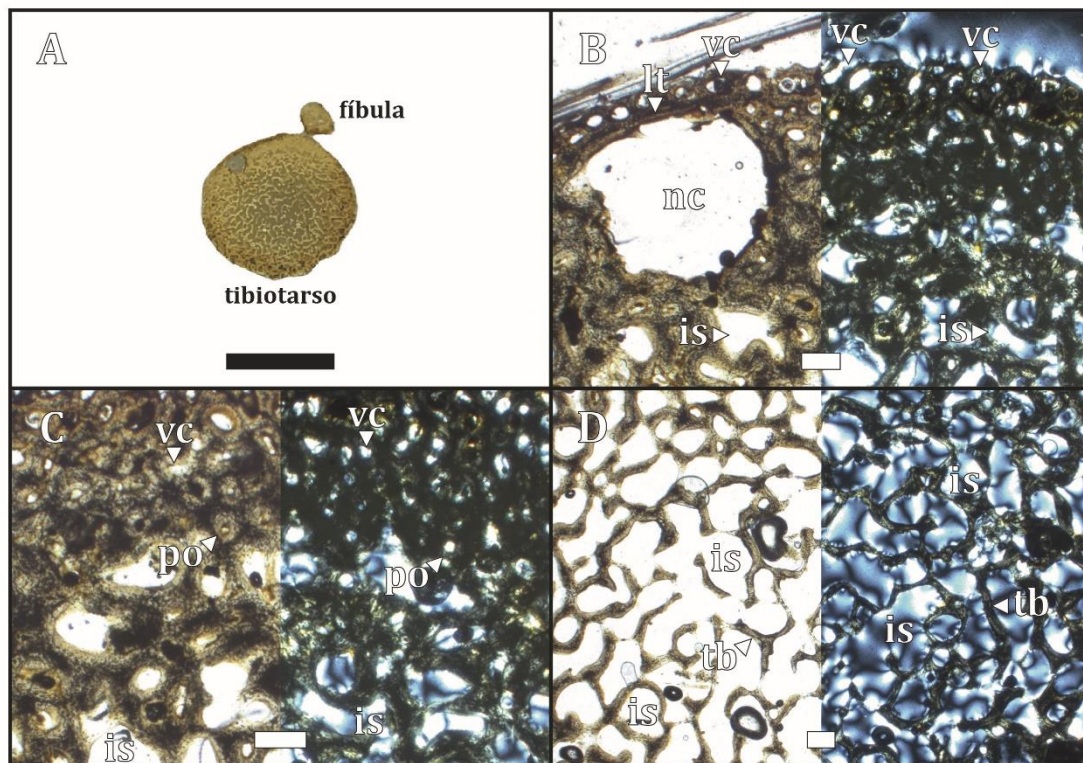


Figura 73. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (nc) canal nutricional, (po) osteonas primarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 08-06 (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tarsometatarso presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. La región cortical presenta mayor

compactación ósea respecto de la región medular. No se observa una verdadera cavidad medular y la osificación entre los metatarsales es incompleta (ver Fig. 74A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 74C) presenta una matriz ósea entretejida y varios canales vasculares con una distribución longitudinal. Algunos de estos canales se presentan abiertos hacia el margen cortical. Asimismo, una pequeña parte de los canales vasculares se organizan en forma de osteonas primarias. La región medular (ver Fig. 74D) presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares. Dichos espacios presentan una delgada capa de tejido lamelar. La vascularización es principalmente longitudinal, no obstante adyacente a la región medular se observan algunos canales vasculares y espacios intertrabeculares con una distribución radial. No se observaron signos de remodelación ósea. Dentro de las trabéculas y de la matriz entretejida se observa una gran abundancia de lagunas de osteocitos SO, de morfología circular. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

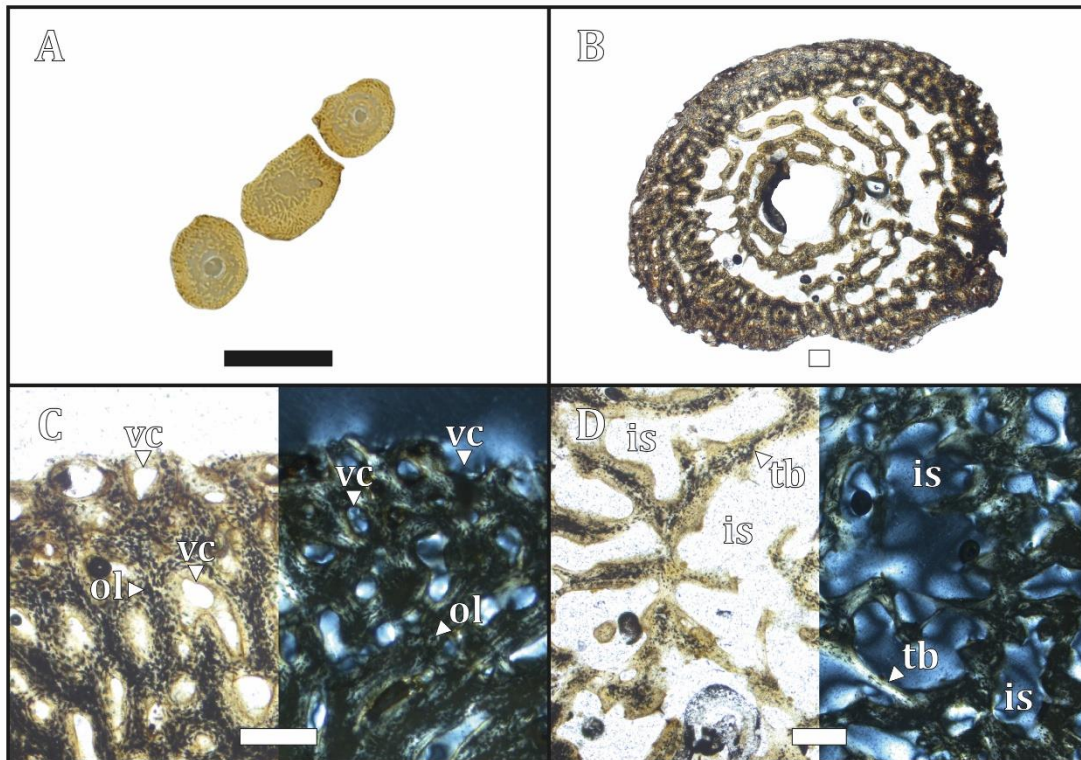


Figura 74. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (ol) lagunas de osteocitos, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 08-07 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral exhibe un tejido un trabecular, el cual conserva varios espacios intertrabeculares en el centro de la sección. La región

cortical presenta mayor compactación ósea respecto del centro de la región medular. No presenta una verdadera cavidad medular (ver Fig. 75A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 75C) presenta una matriz ósea entretejida y varios canales vasculares con una distribución longitudinal. Varios de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical. La región medular (ver Fig. 75D) presenta un tejido trabecular y varios espacios intertrabeculares de forma irregular. La vascularización es principalmente longitudinal. No se observaron signos de remodelación ósea. Dentro de las trabéculas, se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

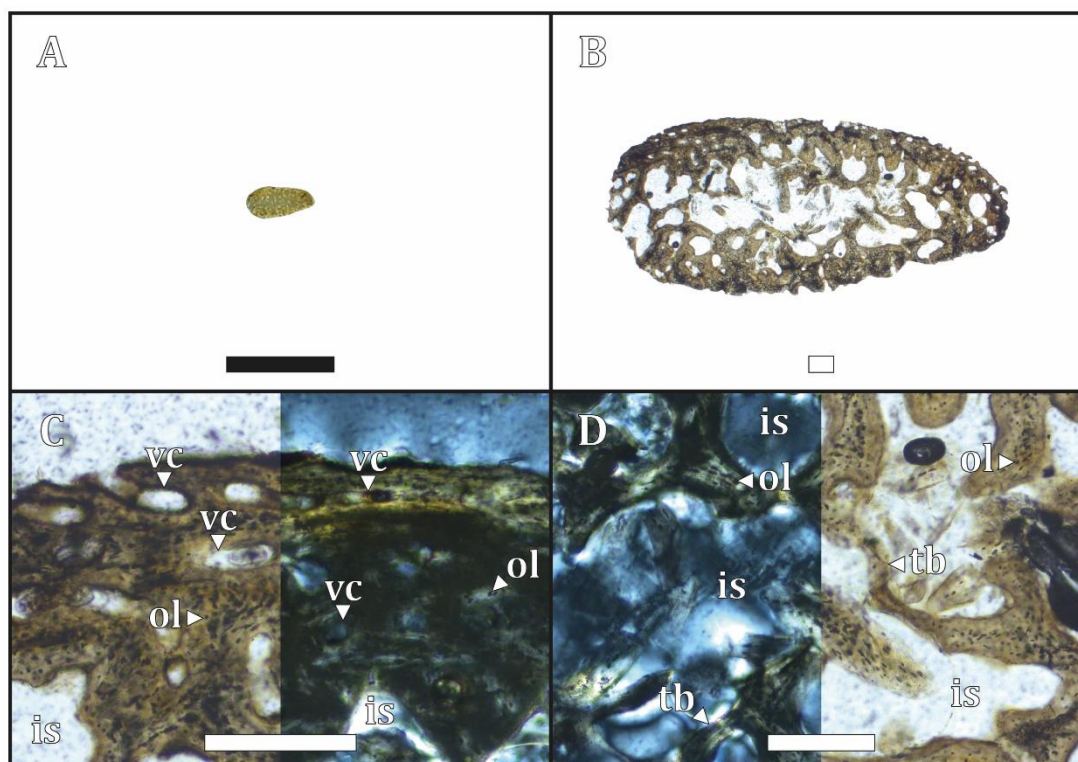


Figura 75. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (ol) lagunas de osteocitos, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 08-08 (Costilla externa, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla externa presenta un tejido trabecular y varios espacios intertrabeculares hacia el centro medular. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto del centro de la región medular. No presenta una cavidad medular bien delimitada (ver Fig. 76A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 76C) presenta una matriz ósea entretejida y varios canales vasculares con una distribución longitudinal. Algunos de estos canales vasculares se encuentran abiertos hacia el margen cortical. En la región medular (ver Fig. 76D) se observa un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares irregulares y finas trabéculas óseas. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Dentro de la matriz ósea y de las trabéculas se observa una gran abundancia de lagunas de osteocitos *SO*, de morfología circular. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

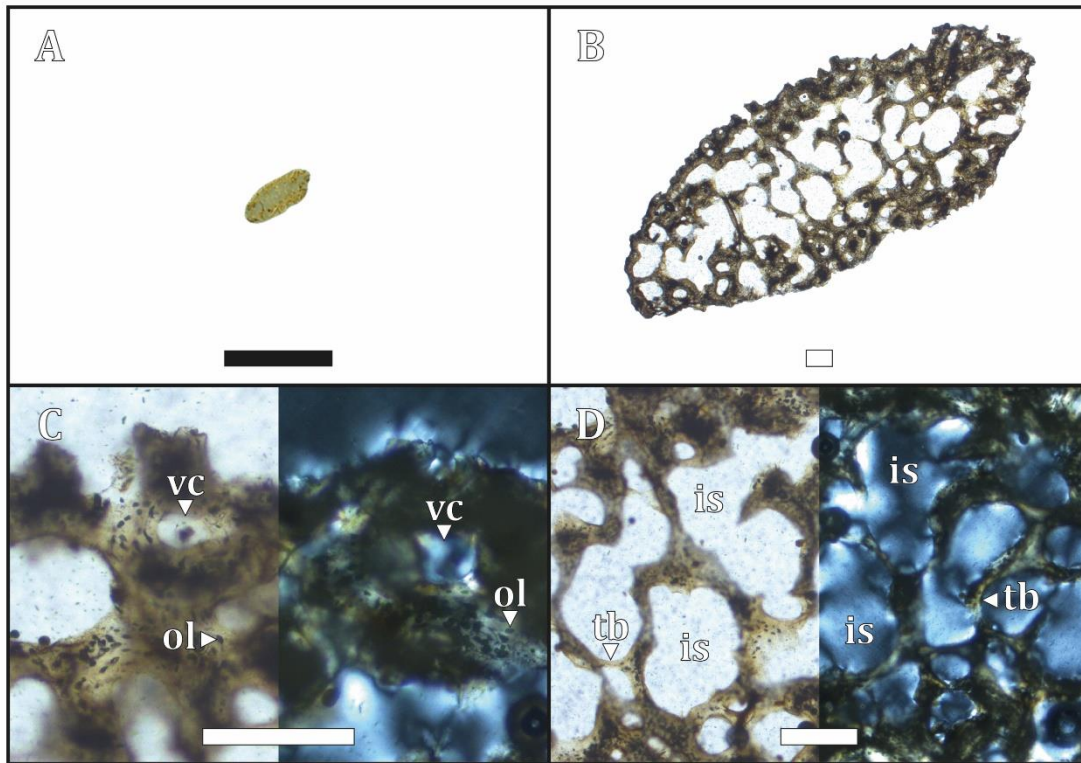


Figura 76. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (ol) lagunas de osteocitos, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

3.4.5. *Pygoscelis antarctica* (pichón II) S/N Barbijo Pichón Macho N° 6

CHO 09-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y una cavidad medular parcialmente delimitada por bandas irregulares de tejido óseo birrefringentes. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto del centro de la región medular (ver Fig. 77A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 77C) presenta una matriz ósea entretejida con varios canales vasculares simples, distribuidos longitudinalmente y organizados en un patrón

vascular laminar. En la región medular (ver Fig. 77D) se observa un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y finas trabéculas de matriz entretejida. En el margen más interno de la región medular se observa una cavidad medular parcialmente delimitada por un tejido óseo irregular y birrefringente. Asimismo se observan algunas trabéculas invadiendo el centro de la región medular. La vascularización es longitudinal y se organiza en un patrón vascular laminar. No se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

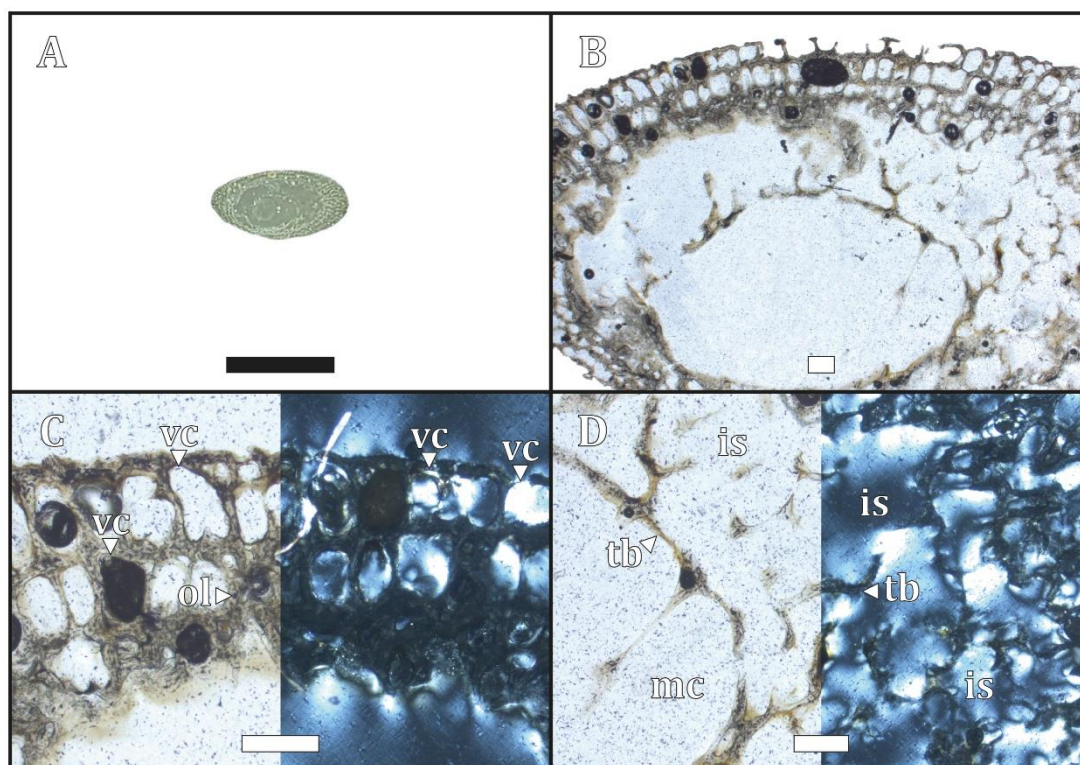


Figura 77. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (ol) lagunas de osteocitos, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 09-02 (Radio, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del radio exhibe un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y una cavidad medular parcialmente delimitada por lamelas de tejido óseo birrefringentes. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto de la región medular (ver Fig. 78A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 78C) presenta una matriz ósea entretejida y varios canales vasculares simples distribuidos longitudinalmente, en un patrón casi laminar. Algunos

canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical. En la región medular (ver Fig. 78D) se observa un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y finas trabéculas de matriz entretejida. En el centro de la región medular (ver Fig. 78D) se observa algunas lamelas de tejido óseo birrefringentes que delimitan parcialmente una cavidad medular. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

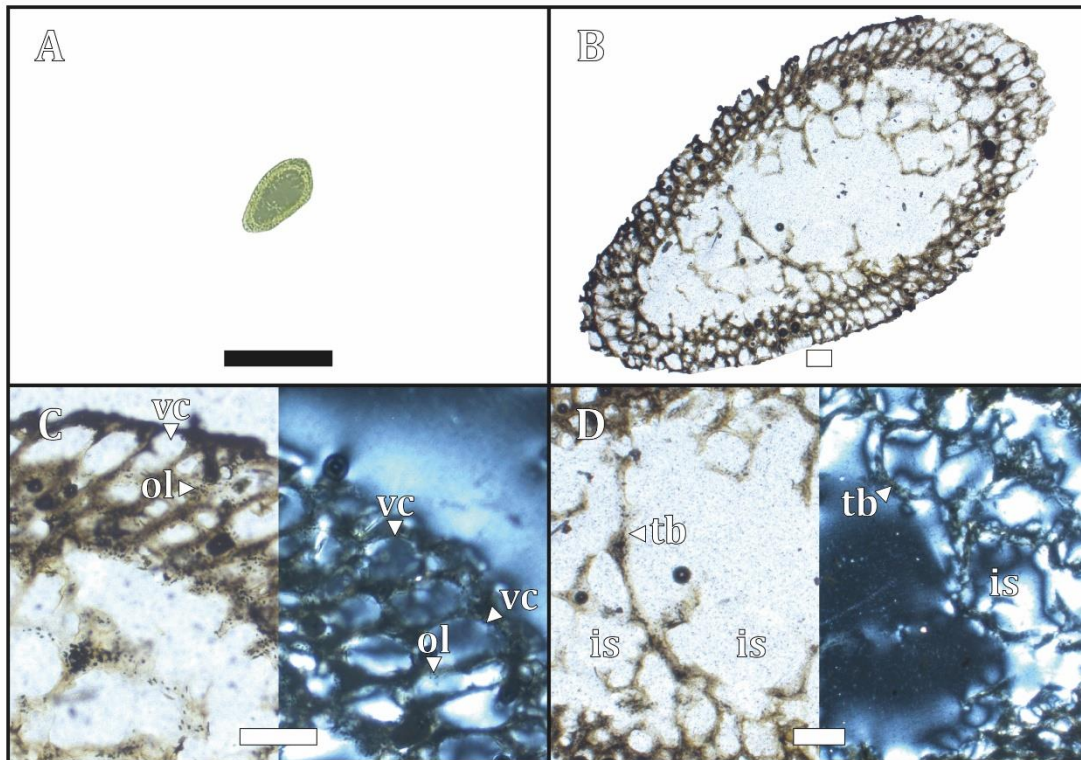


Figura 78. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (ol) lagunas de osteocitos, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 09-03 (Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis de la ulna presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y una cavidad medular parcialmente delimitada por trabéculas óseas. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto del centro de la región medular (ver Fig. 79A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 79C) presenta un matriz ósea entretejida y varios canales vasculares simples distribuidos longitudinalmente en un patrón laminar. Algunos canales vasculares se encuentran abiertos hacia el margen cortical. La región medular (ver Fig.

79D) presenta un tejido trabecular de escaso desarrollo con una extensa cavidad medular central. Solo se observan unos pocos espacios intertrabeculares alrededor de la cavidad medular. La vascularización es longitudinal y presenta una distribución laminar. No se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

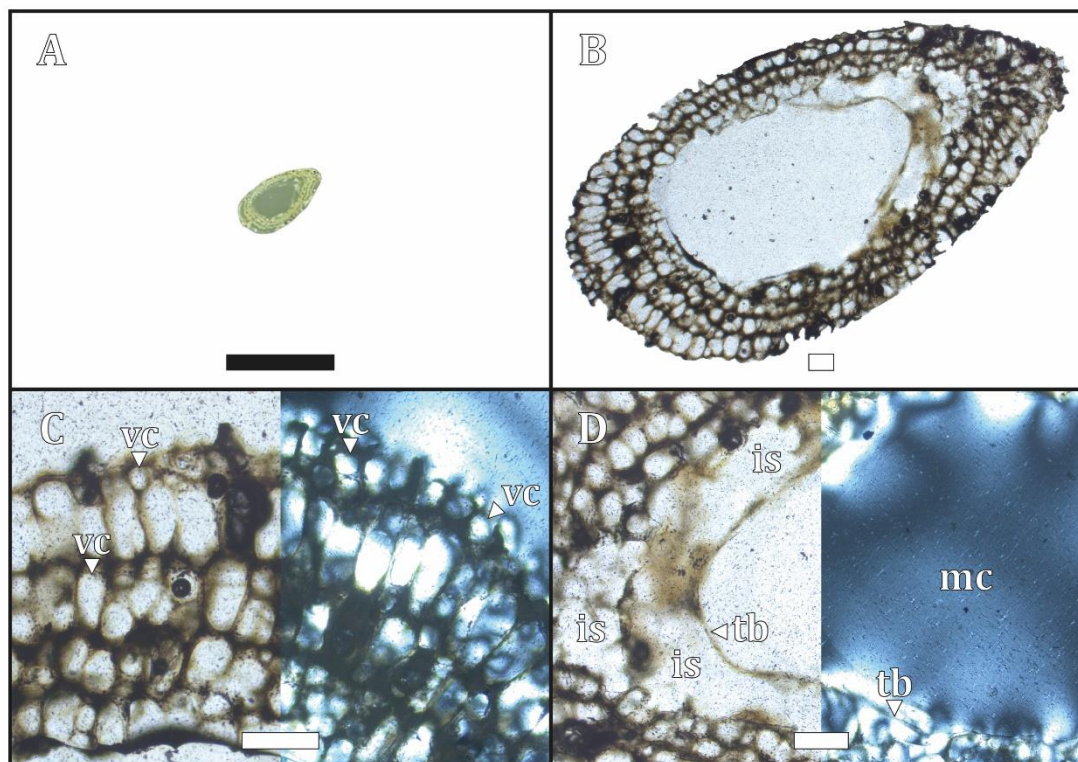


Figura 79. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 09-04 (Carpometacarpo, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del carpometacarpo presenta un tejido trabecular con espacios intertrabeculares y una extensa cavidad medular parcialmente delimitada por trabéculas óseas. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto del centro medular (ver Fig. 80A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 80C) presenta una matriz ósea entretejida y varios canales vasculares simples con una distribución longitudinal organizados en un patrón vascular laminar. Algunos canales vasculares se encuentran abiertos hacia el margen cortical. Hacia la región medular (ver Fig. 80D) se observa una cavidad medular parcialmente delimitada por

trabéculas óseas. Adyacentes a la cavidad se observan algunos espacios intertrabeculares de menor talla. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

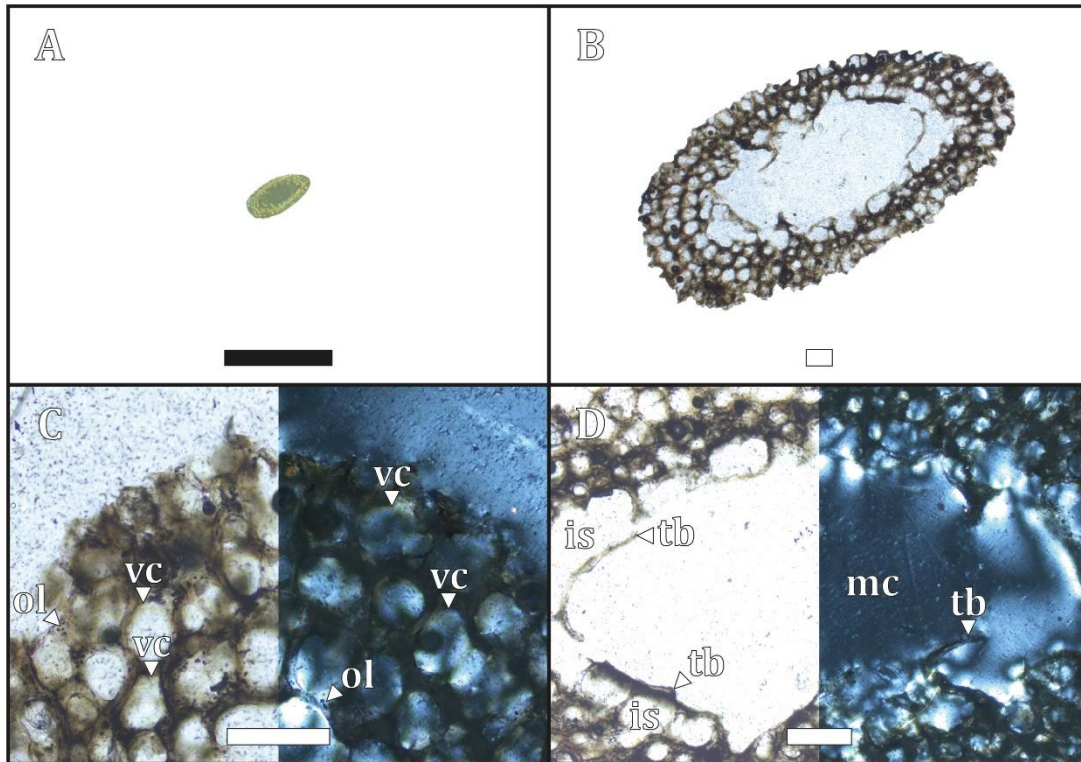


Figura 80. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (ol) lagunas de osteocitos, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 09-05 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur exhibe un tejido trabecular con espacios intertrabeculares y una extensa cavidad medular parcialmente delimitada por trabéculas óseas. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto del centro medular (ver Fig. 81A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 81C) presenta una matriz ósea entretejida y una relativa abundancia de cartílago calcificado. Sobre este margen los canales vasculares son simples y presentan una distribución longitudinal en un patrón laminar. En la región medular (ver Fig. 81D) se observa una extensa cavidad medular delimitada parcialmente por trabéculas óseas. Asimismo se observan otros espacios intertrabeculares rodeando la cavidad. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó

una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

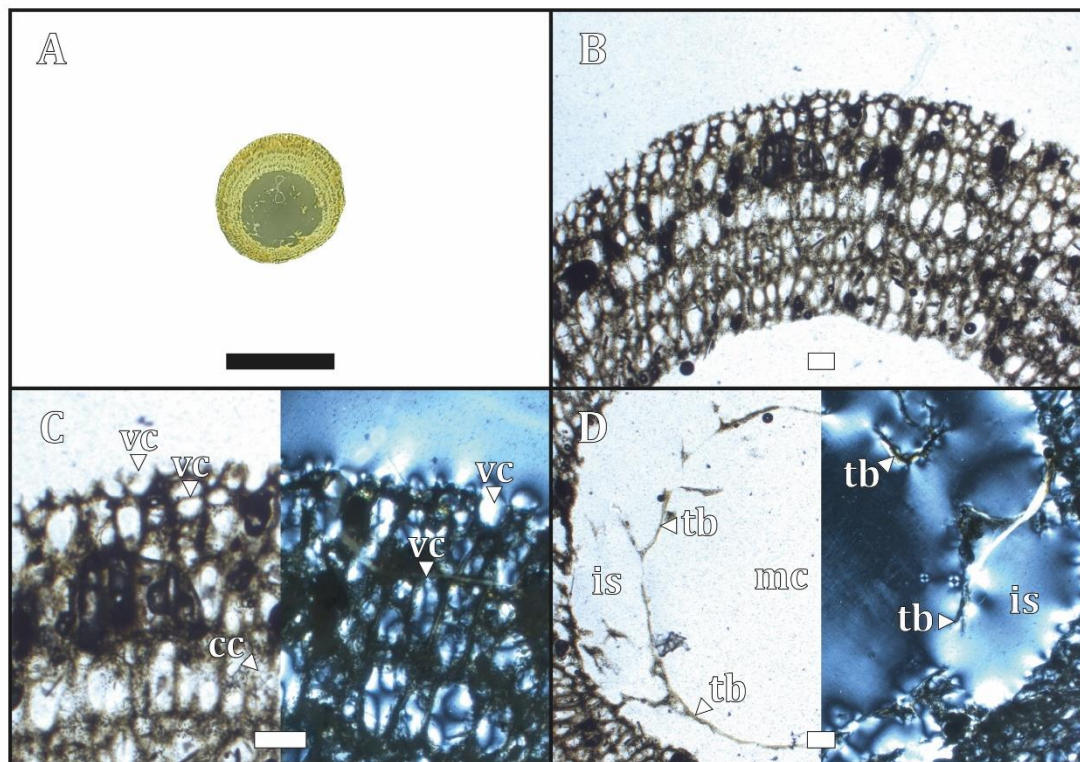


Figura 81. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (cc) cartílago calcificado, (mc) cavidad medular, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 09-06 (Tibiotarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tibiotarso exhibe un tejido trabecular con espacios intertrabeculares y una extensa cavidad medular parcialmente delimitada por trabéculas óseas. La región cortical presenta mayor compactación ósea respecto del centro medular (ver Fig. 82A-B)

Histología: la región cortical (ver Fig. 82C) presenta una matriz ósea entretejida con varios canales vasculares simples distribuidos longitudinalmente en un patrón vascular laminar. Algunos de estos canales se presentan abiertos hacia el margen cortical. En la región medular (ver Fig. 82D) se observa una extensa cavidad medular, delimitada parcialmente por finas trabéculas óseas. Alrededor de la cavidad se observan algunos espacios intertrabeculares. La vascularización es longitudinal y se organiza en un patrón vascular laminar. No se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de

morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

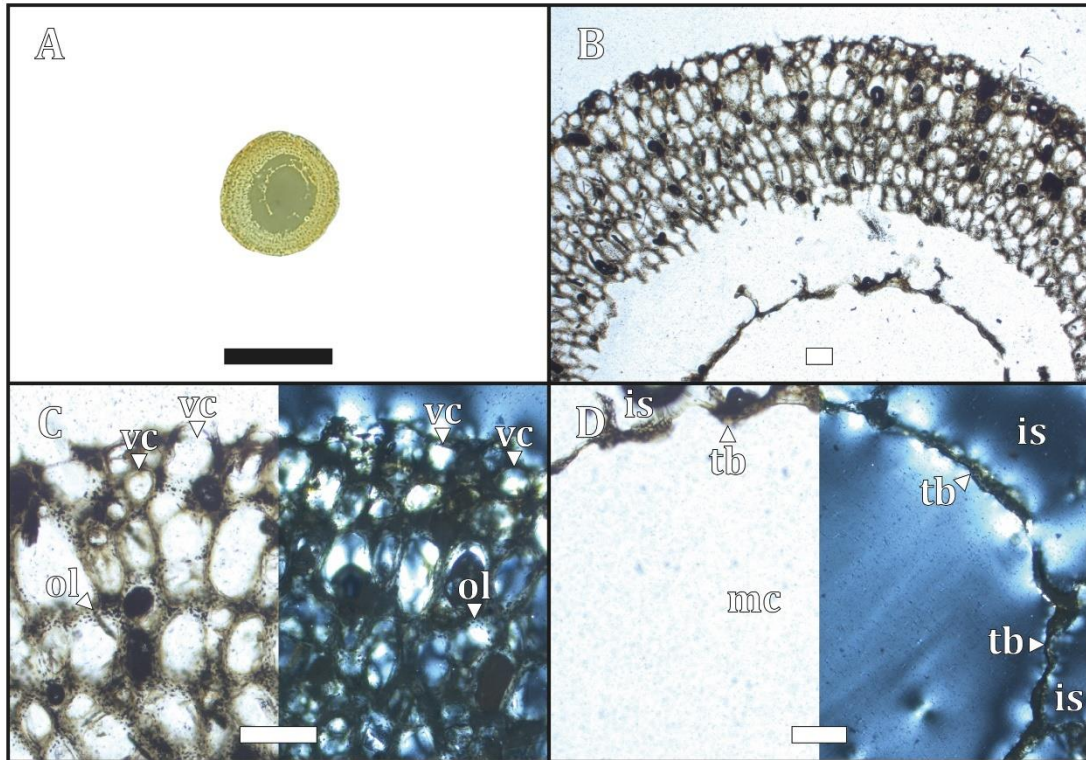


Figura 82. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (ol) lagunas de osteocitos, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 09-07 (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tarsometatarso exhibe un tejido trabecular. No se observa una verdadera cavidad medular y no existe osificación entre los metatarsales (ver Fig. 83A-B).

Histología: a nivel histológico (ver Fig. 83C-D), se observa un tejido trabecular compuesto por finas lamelas de tejido óseo y una relativa abundancia de cartílago calcificado. La sección presenta canales vasculares simples con una distribución longitudinal y algunos espacios intertrabeculares de menor tamaño sobre toda la extensión de la sección. Algunos de estos canales vasculares se encuentran abiertos sobre el margen cortical. No existe una clara diferencia histológica entre la región cortical (ver Fig. 83C) y medular (ver Fig. 83D). No se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

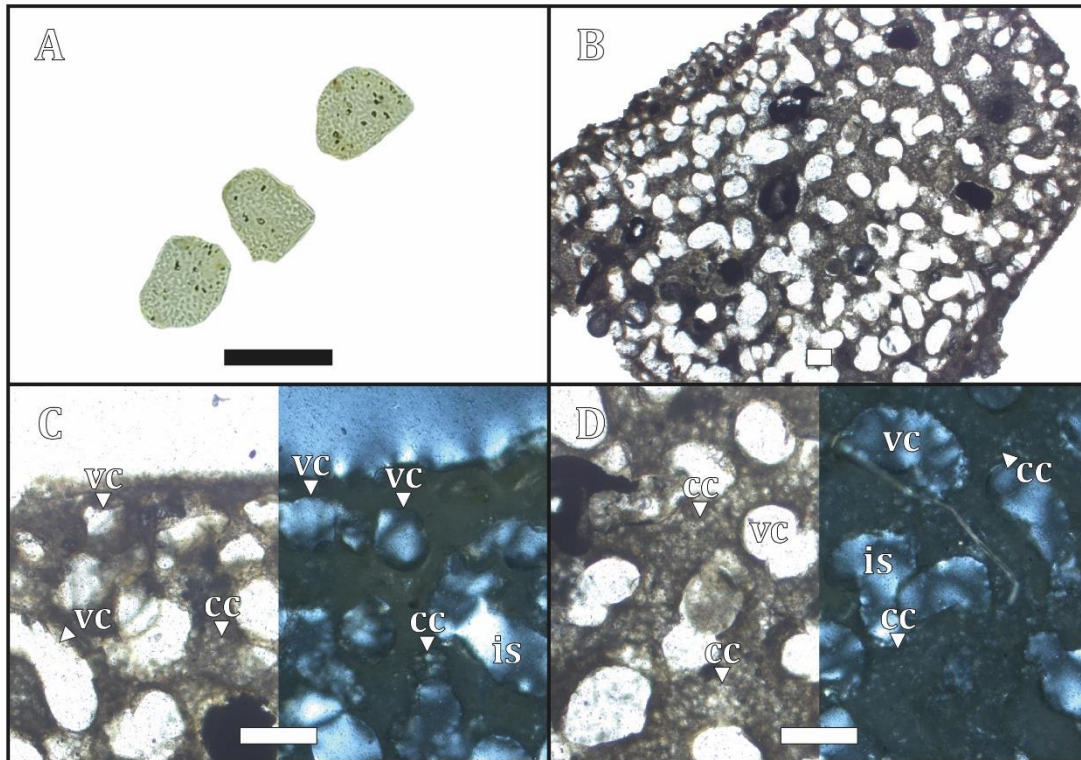


Figura 83. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (cc) cartílago calcificado y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 09-08 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares sobre el centro de la región medular. La región cortical presenta una mayor compactación ósea (ver Fig. 84A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 84C) presenta una fina capa de matriz ósea entretejida con canales vasculares simples. Algunos de estos canales se encuentran abiertos hacia el margen cortical. La región medular (ver Fig. 84D) presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares y finas trabéculas óseas. Dentro de las trabéculas se puede observar la presencia de cartílago calcificado. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

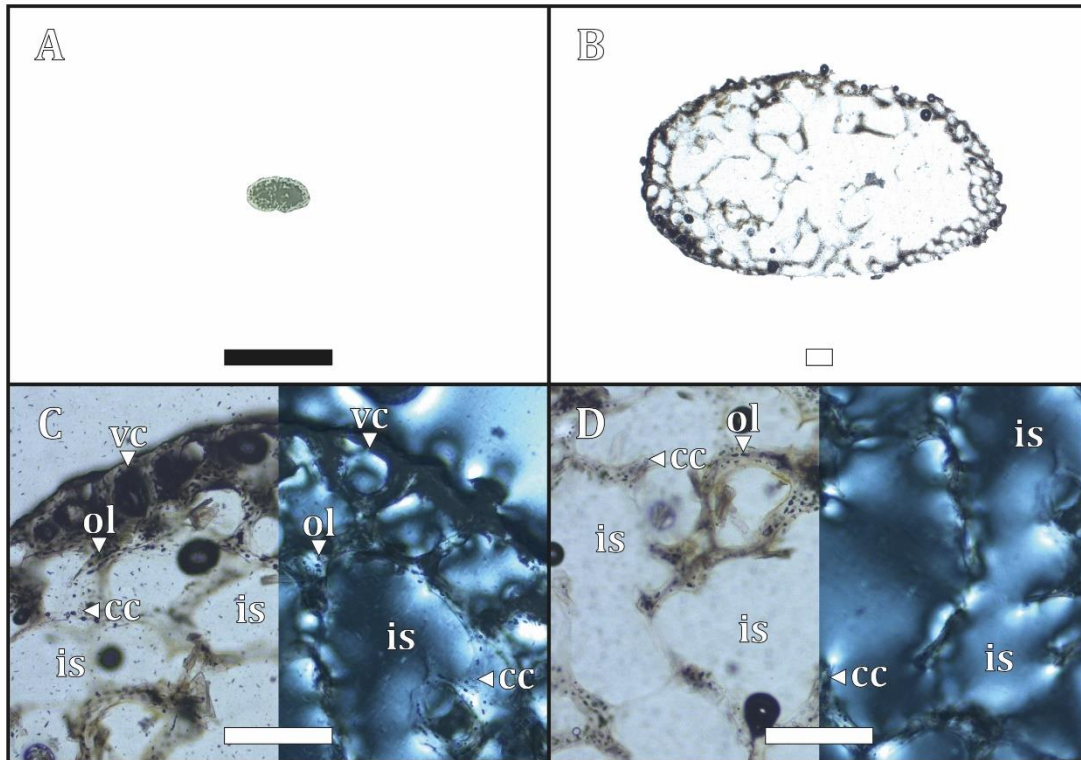


Figura 84. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (cc) cartílago calcificado, (ol) lagunas de osteocitos y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 09-09 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral presenta un tejido trabecular con extensos espacios intertrabeculares sobre el centro de la región medular. La región cortical presenta una mayor compactación ósea (ver Fig. 85A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 85C) exhibe una fina capa de matriz ósea entretejida con canales vasculares simples. Algunos de estos canales se presentan abiertos hacia el margen cortical. La región medular (ver Fig. 85D) presenta el desarrollo de un tejido trabecular con algunos espacios intertrabeculares menores rodeando una cavidad medular. Dicha cavidad se encuentra delimitada parcialmente por finas trabéculas óseas. La vascularización es longitudinal. No se observaron signos de remodelación ósea ni la presencia de cartílago calcificado. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

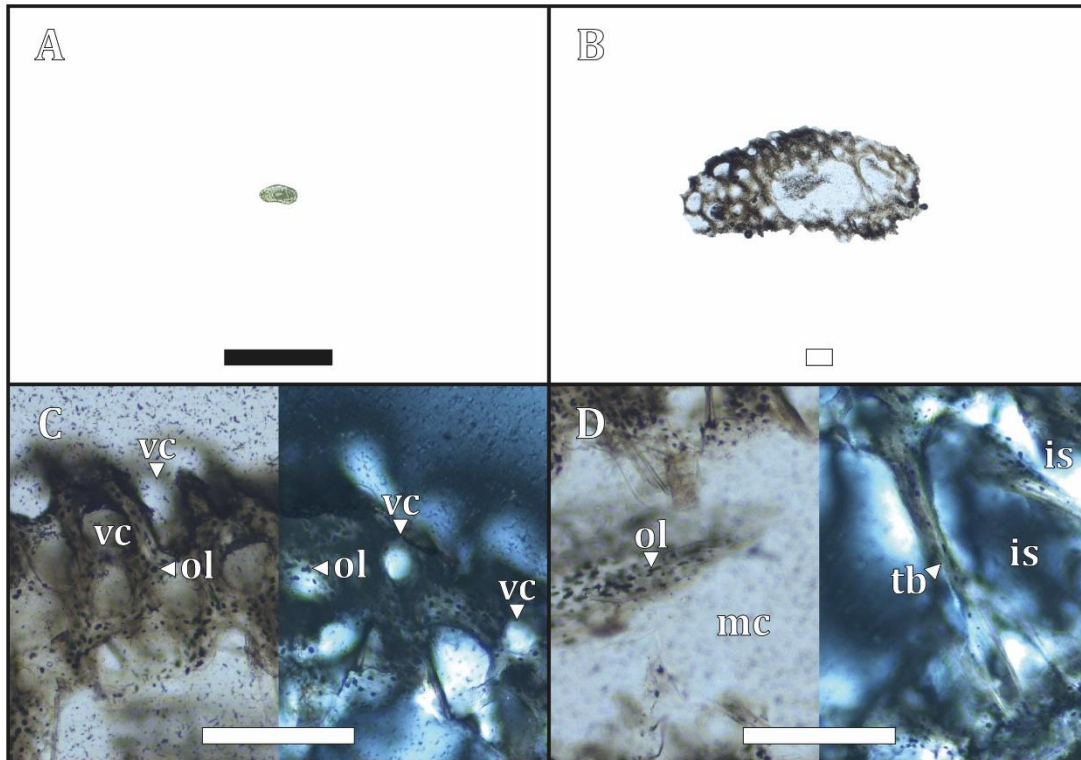


Figura 85. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (ol) lagunas de osteocitos, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

3.4.6. *Pygoscelis antarctica* (pichón I) MLP-O 14949

CHO 10-01 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur derecho exhibe un tejido trabecular y una extensa cavidad medular (ver Fig. 86A-B).

Histología: en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 86C) se observa una fina capa de tejido lamelar a pseudolamelar, la cual rodea parcialmente la sección. Esta capa se encuentra pobremente mineralizada, es avascular, presenta pequeñas lagunas de osteocitos discoidales y vestigios de cartílago. El margen interno de la región cortical presenta una matriz ósea entretejida con varios canales vasculares simples distribuidos de forma radial y longitudinal. Sobre la región medular (ver Fig. 86D) se observa una extensa cavidad, la cual se encuentra parcialmente rodeada por una delgada capa de tejido lamelar a pseudolamelar. Este tejido exhibe las mismas cualidades que la capa del margen externo de la región cortical. La vascularización es radial y longitudinal, y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó principalmente una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática y en menor grado, lagunas de osteocitos discoidales y

orientados según la distribución de las fibras, resultantes de la osteogénesis dinámica. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

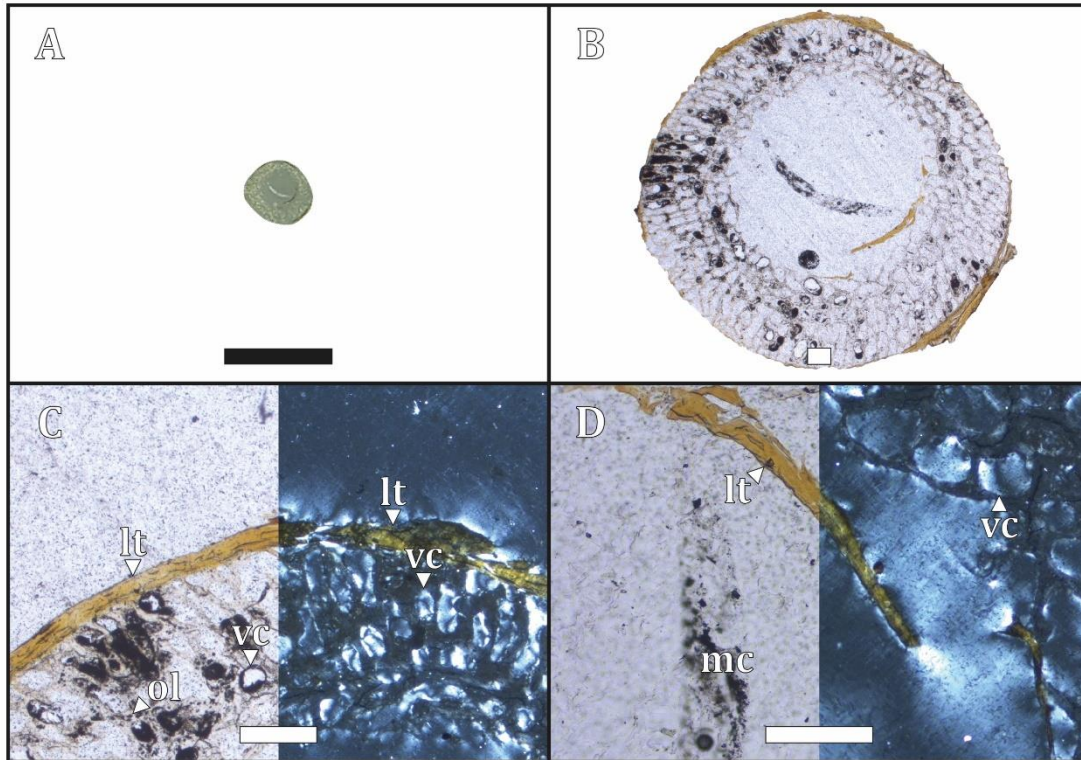


Figura 86. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (ol) lagunas de osteocitos y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 10-02 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur izquierdo exhibe un tejido trabecular y una extensa cavidad medular (ver Fig. 87A-B).

Histología: en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 87C) se observa una fina capa de tejido lamelar a pseudolamelar, la cual rodea parcialmente la sección. Esta capa se encuentra pobremente mineralizada, es avascular, presenta pequeñas lagunas de osteocitos discoidales y vestigios de cartílago. El margen interno de la región cortical presenta una matriz ósea entretejida con varios canales vasculares simples distribuidos de forma radial. En la región medular (ver Fig. 87D) se observa una extensa cavidad, la cual se encuentra parcialmente rodeada por una banda de tejido lamelar a pseudolamelar. Este tejido exhibe las mismas cualidades que la capa del margen externo de la región cortical. Asimismo sobre la región medular se observan algunos canales vasculares de menor talla. La vascularización es principalmente radial sobre la región cortical y longitudinal sobre la región medular. No se

observaron signos de remodelación ósea. Se identificó principalmente una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática y en menor grado, lagunas de osteocitos discoidales y orientados según la distribución de las fibras, resultantes de la osteogénesis dinámica. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

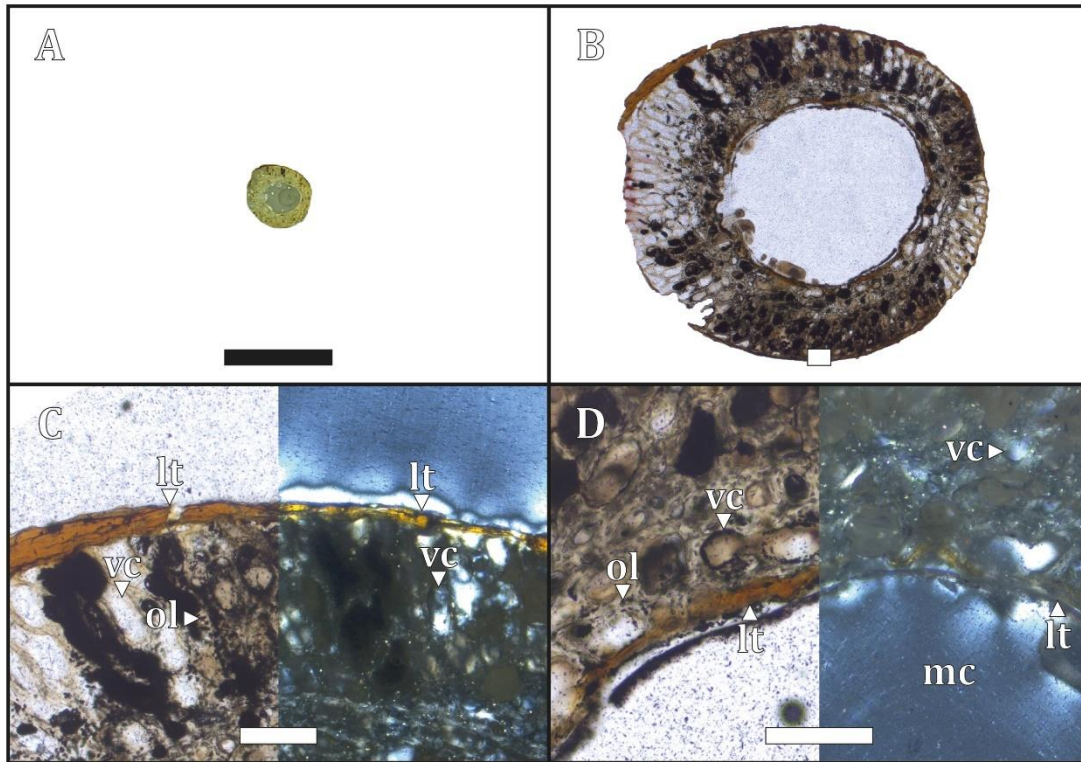


Figura 87. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (ol) lagunas de osteocitos y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 10-03 (Tibiotarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tibiotarso presenta un tejido trabecular y una extensa cavidad medular (ver Fig. 88A-B).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 88C) se observa una matriz ósea entretrejida con varios canales vasculares simples distribuidos de forma radial. También sobre la región cortical se puede visualizar un canal nutricio rodeado de tejido lamelar. En la región medular (ver Fig. 88D) se observa una extensa cavidad, la cual se encuentra parcialmente rodeada por una fina capa de tejido lamelar avascular. Asimismo sobre la región medular se observan algunos canales vasculares longitudinales de menor talla. La vascularización es principalmente radial sobre la región cortical y longitudinal sobre la región medular. No se observaron signos de remodelación

ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

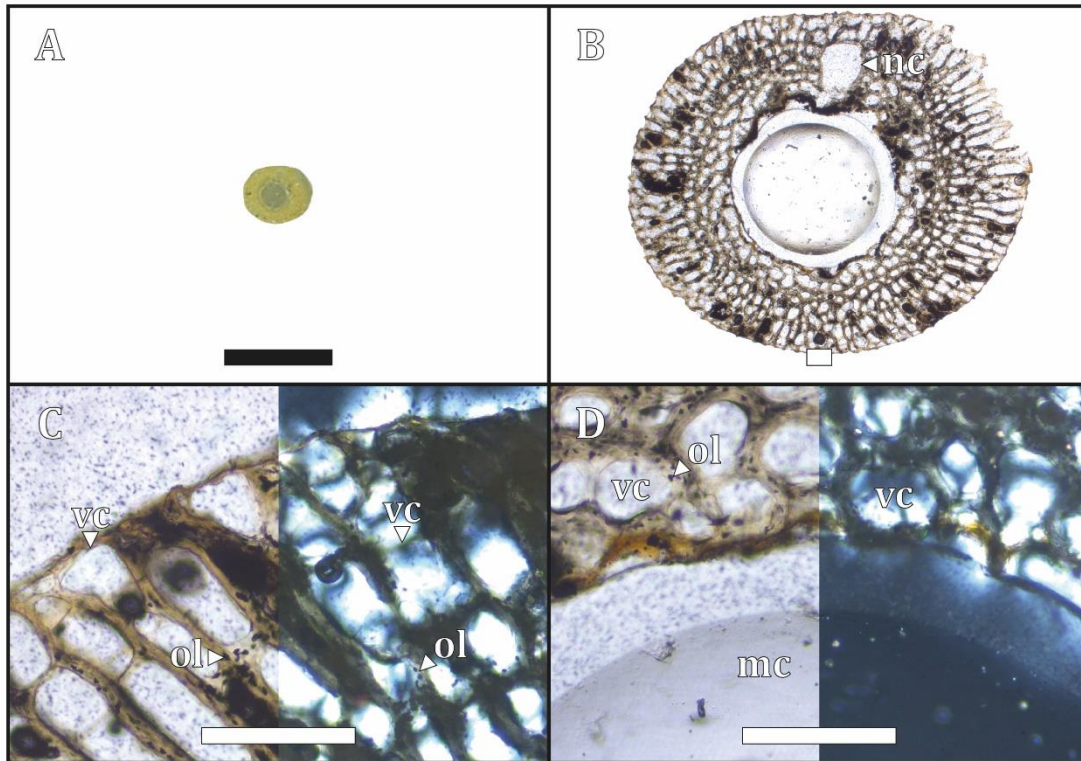


Figura 88. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (mc) cavidad medular, (nc) canal nutricional, (ol) lagunas de osteocitos y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 10-04 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral presenta un tejido trabecular y una cavidad medular bien definida (ver Fig. 89A-B).

Histología: en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 89C) se observa una capa avascular de tejido lamelar a pseudolamelar. Esta capa se encuentra pobremente mineralizada, presenta pequeñas lagunas de osteocitos discoidales y vestigios de cartílago. Sobre el margen interno de la región cortical se observa una matriz ósea entretejida con varios canales vasculares simples distribuidos longitudinalmente. En la región medular (ver Fig. 89D) se observa una cavidad medular, la cual se encuentra rodeada por una capa de tejido lamelar a pseudolamelar. Esta capa presenta las mismas cualidades ópticas e histológicas que la capa del margen externo de la región cortical. La vascularización es longitudinal y no se observaron signos de remodelación ósea. Se identificó una gran abundancia de lagunas de osteocitos de morfología

circular, resultantes de la osteogénesis estática. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni LAGs.

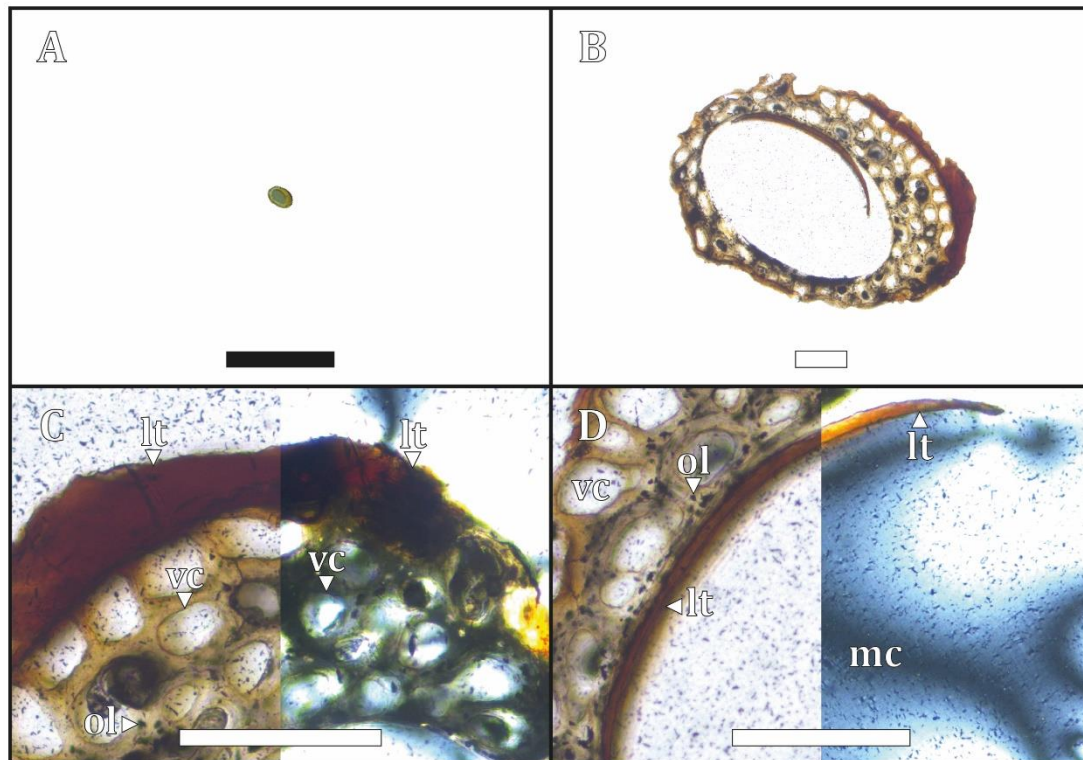


Figura 89. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómico, (C) región cortical y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (ol) lagunas de osteocitos y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

3.4.7. Comentarios comparativos de la serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica*

La serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica* exhibe una clara tendencia al desarrollo osteosclerótico en todos los elementos óseos analizados. Conforme a ello, en los primeros estadios se observa una región cortical delgada y compacta, muy vascularizada y una gran cavidad medular bien delimitada por una capa de tejido óseo (ver Fig. 90). Estas cualidades reflejan las altas tasas metabólicas de la especie y recuerdan a las propiedades biomecánicas para emprender el vuelo (Hall, 1991; Chinsamy, 2005). Asimismo, en los estadios prejuveniles (pichón I, II, III, IV y V) se observó un fuerte crecimiento periostal, observándose un gran número de canales vasculares abiertos hacia el margen externo de la región cortical, y una pronunciada expansión de la cavidad medular y del tejido trabecular. No obstante, a diferencia de las observaciones realizadas por Meister (1962) en los estadios prejuveniles no se conservó un núcleo de cartílago hialino en la región medular. Por otro lado, en el estadio juvenil comienza una fuerte compactación interna del tejido, principalmente por medio de la compactación

secundaria del tejido trabecular y, en segundo lugar, por la organización y expansión del *ICL* de la región medular (ver Fig. 90). También en el estadio juvenil comienza a observarse un elevado grado de remodelación ósea. En este sentido, en el estadio juvenil las osteonas secundarias avanzan inicialmente hacia la región perimedular y medular, y luego hacia la región cortical. Ya en el estadio adulto se observa un cambio en la matriz ósea y en los patrones vasculares de la región cortical y medular, los cuales se organizan en un *OCL* e *ICL* respectivamente, y la vascularidad tiende a ser mayormente laminar sobre dichas regiones. Asimismo, en el estadio adulto las osteonas secundarias llegan a remodelar el tejido de la región cortical y medular (ver Fig. 90). En cuanto a la compactación ósea, se observaron algunos espacios intertrabeculares muy reducidos de forma irregular y sin una orientación preferencial producto de la compactación secundaria del tejido trabecular, lo cual le otorga cierto aspecto enrejado. Es necesario marcar la diferencia entre este aspecto enrejado del tejido trabecular y el patrón reticular de canales vasculares. En el tejido trabecular compactado secundariamente con aspecto enrejado, los pequeños espacios que se generan son remanentes de espacios intertrabeculares de mayor talla, mientras que el patrón reticular de los canales vasculares, el espacio que se observa es el propio canal vascular.

Es preciso detallar que las observaciones histológicas de la serie ontogenética de *P. antarctica* revelan cierta variación en la organización de los espacios medulares (*e.g.* espacios intertrabeculares, cavidad medular, canales nutricios) que se encuentran en la región medular a lo largo del desarrollo. Por ejemplo, en los estadios prejuveniles de *P. antarctica*, se observa en los tarsometatarsos, costillas vertebrales y esternales, la aparición y desaparición (o viceversa) de una cavidad medular. Cabe mencionar que en los análisis histológicos se realiza un corte transversal en una determinada sección del elemento óseo y esto representa una vista bidimensional de una estructura que es tridimensional. Por su parte, que una estructura aparezca o no puede depender también de la ubicación y ángulo del corte. En estudios tridimensionales del tarsometatarso de varios pingüinos, Jadwyszczak *et al.* (2024) revelan cómo varía la cavidad medular y los espacios intertrabeculares a lo largo del hueso. De modo que la "impresión" de que la cavidad medular "aparece y desaparece" en las secciones medias de la serie ontogenética de *P. antarctica* podrían responder a la posición y ángulo de corte así como también a los cambios dinámicos que ocurren durante el desarrollo. Por tanto, una representación tridimensional de los huesos en las diferentes etapas de desarrollo proporcionaría una evidencia más clara y precisa de las características microanatómicas de la región medular.

3.4.8. Comentarios comparativos de los miembros anteriores

De todos los elementos óseos analizados, el húmero exhibe un claro desarrollo osteosclerótico y una rápida extinción de la cavidad medular en los estadios prejuveniles (*e.g.*, pichón III y pichón IV). En el pichón II, el húmero de *P. antarctica* exhibe una región cortical compacta pero muy vascularizada y un tejido trabecular con una extensa cavidad medular. En el estadio pichón III se expande la cavidad medular y el tejido trabecular hacia los márgenes dorsal y ventral de la sección. Ya en el estadio pichón IV, la región medular se encuentra completamente segmentada por trabéculas óseas. Por otro lado, en los estadios pichón V y juvenil comienza la compactación secundaria del tejido trabecular y luego en el estadio adulto el frente de remodelación avanza sobre este margen remodelando con osteonas secundarias, el tejido trabecular compactado secundariamente. Respecto al tejido cortical, se aprecia un rápido crecimiento en los estadios prejuveniles (*e.g.*, pichón II, pichón III, pichón IV y pichón V) apreciándose un gran número de canales vasculares simples y osteonas primarias bajo una matriz ósea entretejida. Por otro lado, a partir del estadio pichón IV se aprecia un cambio en los patrones vasculares de la región cortical, observándose un patrón laminar con osteonas organizadas longitudinalmente en los estadios previos y luego un patrón laminar con osteonas organizadas longitudinal y circularmente en los estadios pichón V, juvenil y adulto. En el estadio adulto el desarrollo del tejido cortical presenta el típico *OCL*, constituido por un tejido lamelar avascular el cual puede o no, presentar *LAGs* en su extensión.

Respecto a los espacios intertrabeculares y la vascularidad del radio, ulna y carpometacarpo, se observa una tendencia semejante al húmero (con un claro desarrollo osteosclerótico), sin embargo en la sección media del radio, ulna y carpometacarpo del estadio juvenil no se observa una rápida pérdida de la cavidad medular. En su lugar, conserva una pequeña cavidad medular con un margen irregular sin desarrollo de un *ICL*. No obstante, ante la ausencia de elementos homólogos en el estadio adulto, no se puede confirmar la pérdida completa de la cavidad medular para dichos elementos óseos en *P. antarctica* (ver Fig. 90). Asimismo para el radio/ulna del pichón III y el carpometacarpo del estadio pichón III y IV se observó una línea de Kastschenko, lo cual evidencia el primer depósito óseo perióstico en estos individuos en crecimiento. Por otro lado, en cuanto a los patrones vasculares del tejido cortical del carpometacarpo no se observó el cambio que presenta el húmero, sino que conserva canales longitudinales con un patrón vascular laminar.

3.4.9. Comentarios comparativos de los miembros posteriores

Los elementos óseos analizados de los miembros posteriores exhiben también un claro desarrollo osteosclerótico pero, a diferencia del húmero, conservan la cavidad medular en el estadio adulto. Además, se observa una temprana expansión de la cavidad medular y un rápido crecimiento periostal en los estadios prejuveniles (*e.g.*, pichón I, II, III y IV), observándose un gran número de canales vasculares simples y osteonas primarias sobre la región cortical. En el fémur y el tibiotarso del pichón II se observa una región cortical compacta pero muy vascularizada con varios canales vasculares simples y un tejido trabecular con una extensa cavidad medular. Asimismo, a partir del estadio pichón III se observa un rápido crecimiento periostal y una compactación ósea de la región cortical. Ya en el fémur y el tibiotarso del estadio adulto, la remodelación ósea avanza fuertemente sobre el margen perimedular, llegando a alterar el *ICL* de la región medular. En el estadio adulto el desarrollo del tejido cortical del fémur, tibiotarso y tarsometatarso se observa el típico *OCL*, constituido por un tejido lamelar avascular el cual presenta *LAGs* en su extensión.

En cuanto a los espacios intertrabeculares y la vascularización, el fémur y el tibiotarso presentan ciertas semejanzas. Por un lado, en el fémur del estadio juvenil presenta en el tejido cortical una organización vascular laminar de canales longitudinales y circulares, y una cavidad medular rodeada de una matriz pseudolamelar y canales vasculares circulares, observándose también algunas trabéculas óseas invadiendo la cavidad medular. Ya en el estadio adulto el fémur continúa exhibiendo un patrón vascular laminar de canales longitudinales y circulares, y el tejido adyacente a la cavidad medular se organizó en forma de un *ICL*, observándose trabéculas óseas invadiendo la cavidad medular. Por otro lado, en el tibiotarso del estadio juvenil presenta en el tejido periostal una organización vascular laminar de canales longitudinales y la cavidad medular presenta un margen irregular, sin desarrollo de un *ICL* y con trabéculas óseas invadiendo el espacio medular. Además la compactación secundaria del tejido trabecular con relación al fémur es mucho más pronunciada. Por el contrario, en el tibiotarso del estadio adulto, el patrón vascular del tejido cortical es laminar con canales longitudinales y circulares (*ídem* fémur adulto), y exhibe un *ICL* y algunas trabéculas óseas en la cavidad medular.

Respecto al tarsometatarso, se observa también un claro desarrollo osteosclerótico, pero a diferencia del fémur y el tibiotarso exhibe canales vasculares simples en el estadio juvenil. En relación con los espacios intertrabeculares, solo se observa una cavidad medular en los estadios de pichón III y IV, y en los estadios subsecuentes se observa un tejido trabecular ocupando la región medular. Por otra parte, en el estadio pichón II del tarsometatarso se

observa un tejido homogéneo con una matriz ósea entretejida, pobremente mineralizada, con una gran abundancia de cartílago calcificado y varios canales vasculares simples.

3.4.10. Comentarios comparativos de las costillas vertebrales y esternales

Las costillas de *P. antarctica* presentan un claro desarrollo osteosclerótico y conservan una pequeña cavidad medular en el estadio adulto. En el pichón I, la costilla vertebral exhibe un tejido cortical delgado, muy vascularizado y una extensa cavidad medular. Tanto en el margen externo e interno de la región cortical se observa una fina capa avascular de tejido lamelar a pseudolamelar pobremente mineralizada. En los estadios pichón II, III y IV se observa una expansión de la cavidad medular y el desarrollo del tejido trabecular. Ya en estadio juvenil se observa la compactación secundaria del tejido trabecular y en el estadio adulto, la remodelación ósea reemplaza este tejido por osteonas secundarias dispuestas longitudinalmente. Dicha compactación es mucho más pronunciada en la costilla vertebral que en la esternal. Asimismo en los estadios juvenil y prejuveniles (pichón I, II, III, IV y V) se observan canales vasculares abiertos hacia el margen externo de la región cortical. Respecto al estadio adulto, los frentes de remodelación alteran todo el tejido de la región cortical y medular, llegando incluso a remodelar el *OCL* de la región cortical. Sí bien la costilla esternal exhibe un desarrollo similar a la costilla vertebral, en ambos casos no se pudo identificar una cavidad medular para los estadios de pichón V y juvenil. En su lugar, se observó en la región medular el desarrollo de un tejido trabecular.

En relación con los espacios intertrabeculares y la vascularización de las costillas, se observan patrones semejantes a los miembros posteriores, sin embargo no se observa un cambio en los patrones vasculares a lo largo de la serie ontogenética, observándose exclusivamente canales vasculares longitudinales sin un claro ordenamiento laminar.

	COS. ESTERNAL	COS. ESTERNAL	COS. ESTERNAL	COS. ESTERNAL	COS. ESTERNAL	COS. ESTERNAL	COS. ESTERNAL	
	COS. VERTEBRAL	COS. VERTEBRAL	COS. VERTEBRAL	COS. VERTEBRAL	COS. VERTEBRAL	COS. VERTEBRAL	COS. VERTEBRAL	
	TARSONMETATARSO	TARSONMETATARSO	TARSONMETATARSO	TARSONMETATARSO	TARSONMETATARSO	TARSONMETATARSO	TARSONMETATARSO	
	TIBIOTARSO	TIBIOTARSO	TIBIOTARSO	TIBIOTARSO	TIBIOTARSO	TIBIOTARSO	TIBIOTARSO	
	FÉMUR	FÉMUR		FÉMUR	FÉMUR	FÉMUR	FÉMUR	
	CARPOMETACARPO	CARPOMETACARPO	CARPOMETACARPO	CARPOMETACARPO	CARPOMETACARPO	CARPOMETACARPO	CARPOMETACARPO	
	ULNA	ULNA	RADIO/ULNA	RADIO/ULNA	RADIO/ULNA	ULNA	ULNA	
	RADIO	RADIO	RADIO/ULNA	RADIO/ULNA	RADIO/ULNA	RADIO	RADIO	
	HÚMERO	HÚMERO	HÚMERO	HÚMERO	HÚMERO	HÚMERO	HÚMERO	
CHO 04 Adulto	CHO 05 Juvenil	CHO 06 Pichón V	CHO 07 Pichón IV	CHO 06 Pichón III	CHO 06 Pichón II	CHO 06 Pichón I		



- osteona secundaria
- osteona primaria
- canal vascular simple
- cartilago calcificado
- línea de Kastschenko
- MC cavidad medular

Figura 90. Esquema de las estructuras histológicas de la serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica*.

3.5. Variaciones taxonómicas intergenéricas

En esta sección, se abordarán en detalle las descripciones microanatómicas e histológicas de *Spheniscus magellanicus* y *Aptenodytes forsteri* a fin de evaluar y comparar sus características histológicas con las especies del género *Pygoscelis*.

3.5.1. *Spheniscus magellanicus* (adulto) MLP-O 937

CHO 11-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero exhibe un tejido compacto, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares muy reducidos hacia la región medular, no presenta una cavidad medular (ver Fig. 91A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 91B) del húmero se observa una delgada capa de un tejido birrefringente y algunos canales vasculares primarios sin una orientación preferencial. Debido al grado de preservación, no se logró identificar la matriz ósea del margen externo del tejido cortical. La región perimedular (ver Fig. 91C) se compone de osteonas secundarias definidas por líneas cementantes con un patrón vascular longitudinal, las cuales se encuentran remodelando la matriz ósea entretejida. En la región medular (ver Fig. 91D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías, aquellas derivadas de la osteogénesis dinámica (*DO*) y de osteogénesis estática (*SO*). Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras, mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño y de forma más circular y se encuentran en el tejido primario. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

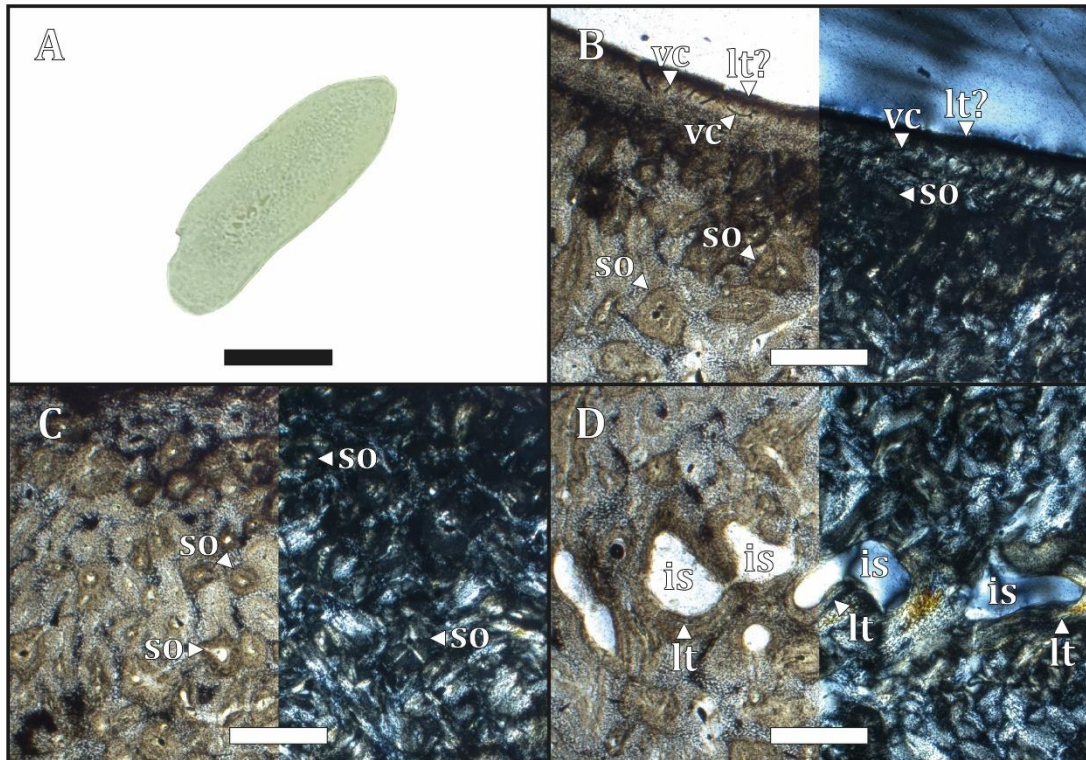


Figura 91. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (lt?) tejido lamelar indefinido, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 11-02 (Radio, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del radio presenta un tejido compacto, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares sobre la región medular. No presenta una cavidad medular (ver Fig. 92A).

Histología: en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 92B) se observa una fina capa de tejido lamelar avascular, la cual presenta un LAG en su extensión. En el margen interno de la región cortical se observan varios canales vasculares primarios organizados longitudinalmente. En la región perimedular (ver Fig. 92C) se observa una matriz ósea entretejida remodelada por osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal. Este frente de remodelación llega hasta el margen cortical. Asimismo sobre el margen perimedular se identificó la deriva de una osteona migrante (ver Fig. 92C). La región medular (ver Fig. 92D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente y varios espacios intertrabeculares rodeados de tejido lamelar. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los

vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

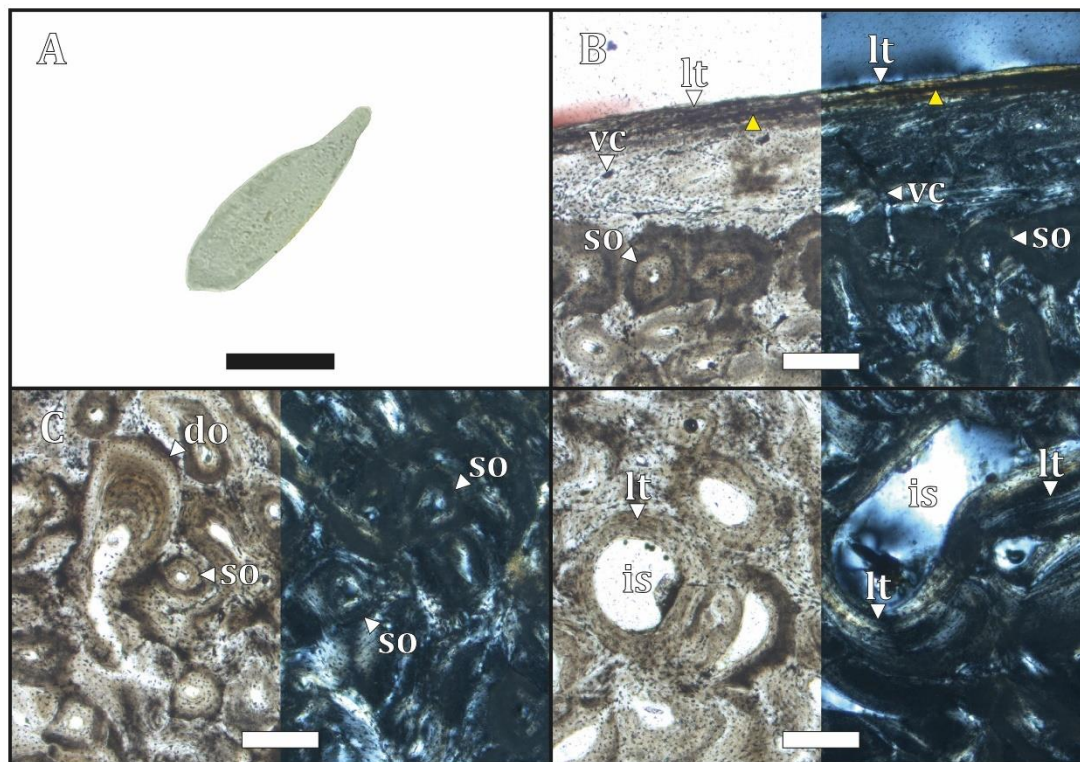


Figura 92. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (do) osteona migrante, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 11-03 (Ulna, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis de la ulna exhibe un tejido compacto con algunos espacios intertrabeculares menores sobre el margen medular. No presenta una cavidad medular (ver Fig. 93A).

Histología: el margen externo de la región cortical (ver Fig. 93B) presenta un tejido lamelar avascular. En el margen interno de la región cortical (ver Fig. 93B) se observan algunos canales vasculares primarios con una organización vascular laminar. En la región perimedular (ver Fig. 93C) se observa una matriz ósea entretejida y varias osteonas secundarias remodelando el tejido primario. Estas osteonas presentan claras líneas cementantes y presentan una distribución longitudinal. La región medular (ver Fig. 93D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente con pequeños espacios intertrabeculares. Dichas cavidades se encuentran rodeadas de tejido lamelar. La vascularización es principalmente longitudinal, y el margen de remodelación ósea llega hasta la región cortical. Las lagunas de osteocitos DO son de

menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni *LAGs*.

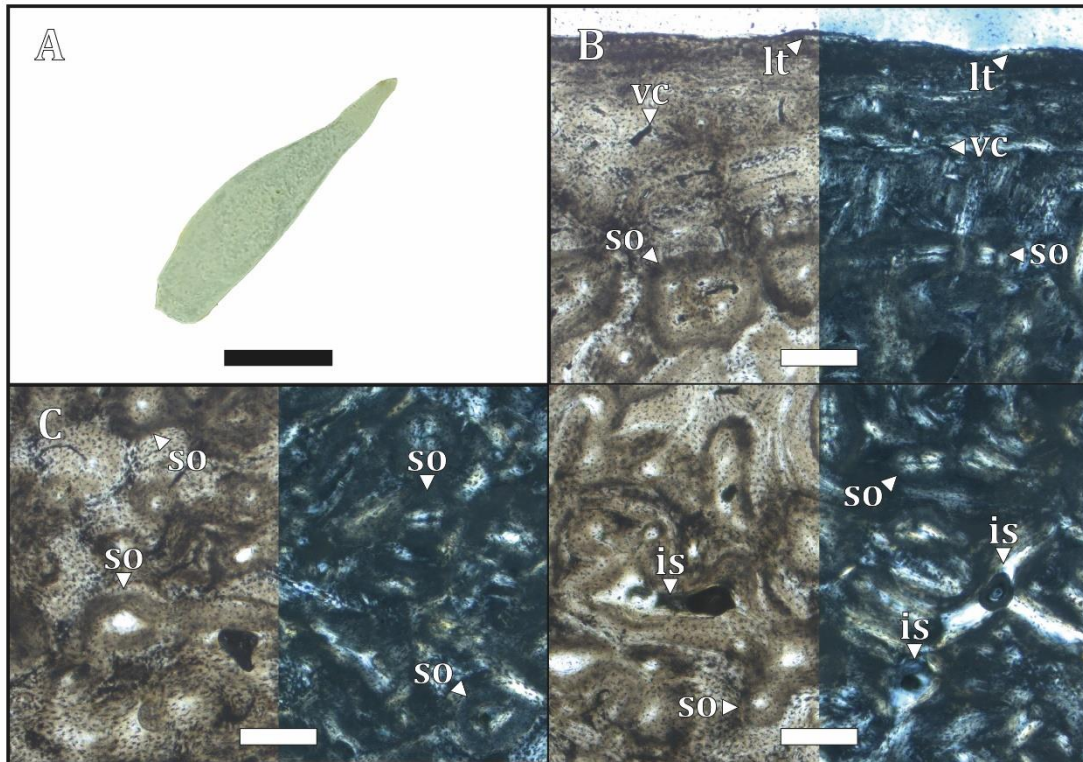


Figura 93. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 11-04 (Carpometacarpo, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del carpometacarpo presenta un tejido compacto y algunos espacios intertrabeculares de menor talla sobre el margen medular. No se observó una verdadera cavidad medular (ver Fig. 94A). Se observaron semejanzas microestructurales entre el *metacarpale majus* y el *metacarpale minus*, y se procedió a describir ambos ilustrando solo el *metacarpale majus*.

Histología: *metacarpale majus*, el margen externo de la región cortical (ver Fig. 94B) presenta un tejido lamelar avascular, el cual presenta un *LAG* en su extensión. En el margen interno de la región cortical (ver Fig. 94B) se observan algunos canales vasculares primarios sobre una matriz ósea entretejida. Parte de estos canales se organizan en osteonas primarias con un patrón vascular longitudinal. La región perimedular (ver Fig. 94C) presenta un tejido

compuesto por osteonas secundarias que remodelan casi por completo la matriz ósea primaria. Estas osteonas están dispuestas longitudinalmente y presentan líneas cementantes. Asimismo este frente de remodelación llega hasta el margen medular. La región medular (ver Fig. 94D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares de menor tamaño. Dichos espacios se encuentran rodeados de tejido lamelar y algunos contienen tejido medular en su interior. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey.

Histología: metacarpale minus, la región cortical presenta un tejido lamelar avascular, la cual contiene un *LAG* en su extensión. La región perimedular exhibe una matriz ósea entretejida y varias osteonas secundarias remodelando la matriz ósea primaria. Estas osteonas presentan líneas cementantes y una distribución vascular longitudinal. Asimismo se pueden distinguir en menor grado algunas osteonas primarias, estas son de menor tamaño y se encuentran adyacentes al margen cortical. La región medular presenta exhibe un tejido óseo compacto, compuesto de tejido trabecular compactado secundariamente. Los espacios intertrabeculares presentan varias lamelas de tejido lamelar relleno de las cavidades y solo se distinguen algunos pocos espacios intertrabeculares con una compactación incompleta. La vascularización es principalmente longitudinal, y el margen de remodelación ósea llega hasta la región cortical. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

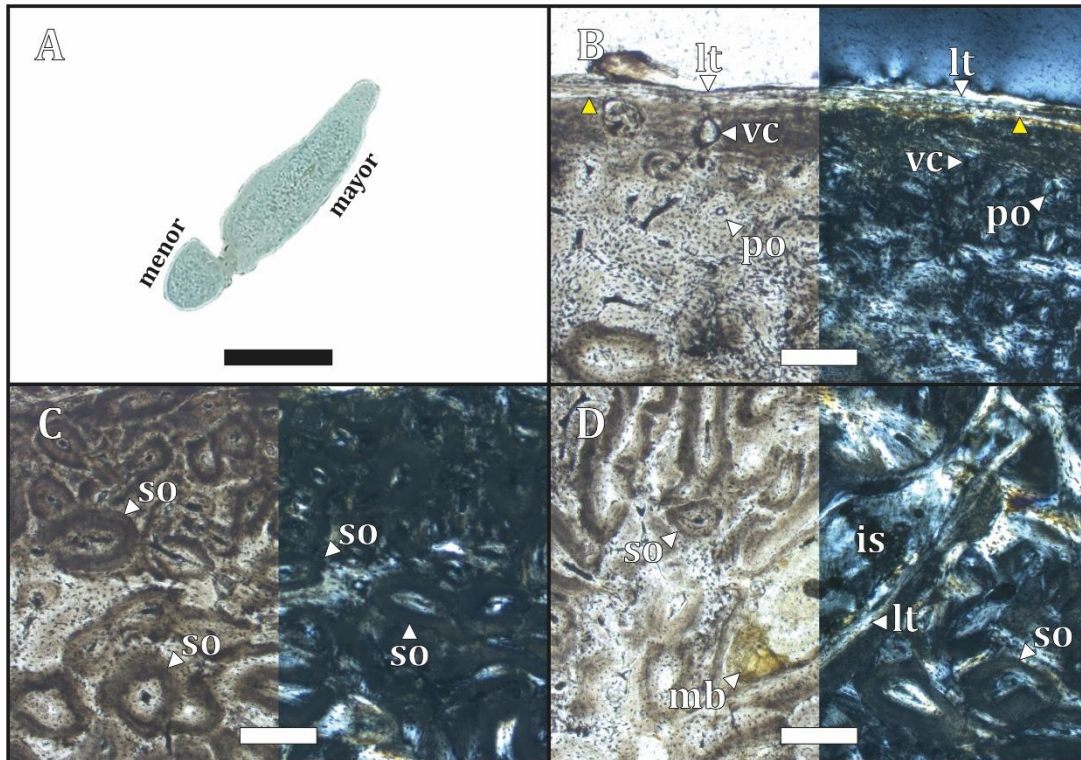


Figura 94. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (po) osteonas primarias, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 11-05 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur presenta un tejido compacto y una cavidad medular bien definida (ver Fig. 95A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 95B) presenta un tejido lamelar con dos LAGs en su extensión. Asimismo el margen cortical se encuentra remodelado parcialmente por osteonas secundarias. La región perimedular (ver Fig. 95C) exhibe un tejido compacto compuesto por osteonas secundarias, las cuales remodelan la matriz ósea primaria. Estas osteonas tienen una distribución longitudinal. En la región medular (ver Fig. 95D) se observa una extensa cavidad medular, rodeada por una delgada capa de tejido lamelar. Estas lamelas se encuentran parcialmente remodeladas y se observa un precipitado mineral fino rodeando la cavidad. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

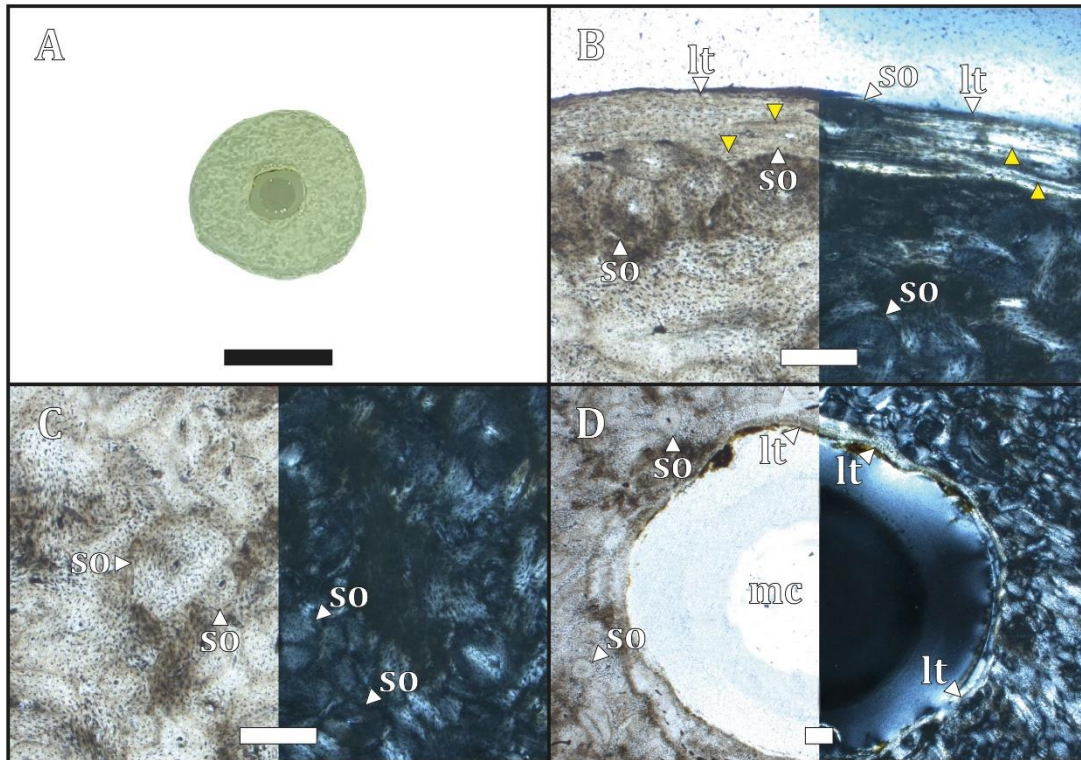


Figura 95. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 11-06 (Tibiotarso y fíbula, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tibiotarso presenta un tejido compacto y una cavidad medular bien definida, mientras la fíbula solo exhibe un tejido compacto (ver Fig. 96A). Se observaron semejanzas microestructurales entre el tibiotarso y la fíbula, y se procedió a describir ambos ilustrando solo el tibiotarso.

Histología: tibiotarso, en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 96B) se observó una fina capa de tejido lamelar avascular y un LAG en su extensión. En el margen interno de la región cortical (ver Fig. 96B) se observaron algunos canales vasculares primarios sobre una matriz entretejida. La región perimedular (ver Fig. 96C) presenta una matriz ósea entretejida y varias osteonas secundarias dispuestas longitudinalmente. Estas osteonas remodelan la matriz ósea primaria y la remodelación llega hasta la región medular. La región medular (ver Fig. 96D) presenta una cavidad medular rodeada por un ICL conformado por varias bandas de tejido lamelar y tres LAGs. Asimismo se observan algunas osteonas secundarias remodelando el ICL. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son

de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

Histología: fibula, la región cortical presenta una delgada capa de tejido lamelar avascular y un LAG en su extensión. La región medular exhibe un tejido compacto y denso, compuesto por un tejido trabecular compactado secundariamente y varias osteonas secundarias. Estas osteonas tienen una disposición longitudinal y remodelan el tejido trabecular compactado. No se observaron espacios intertrabeculares sobre la región medular. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

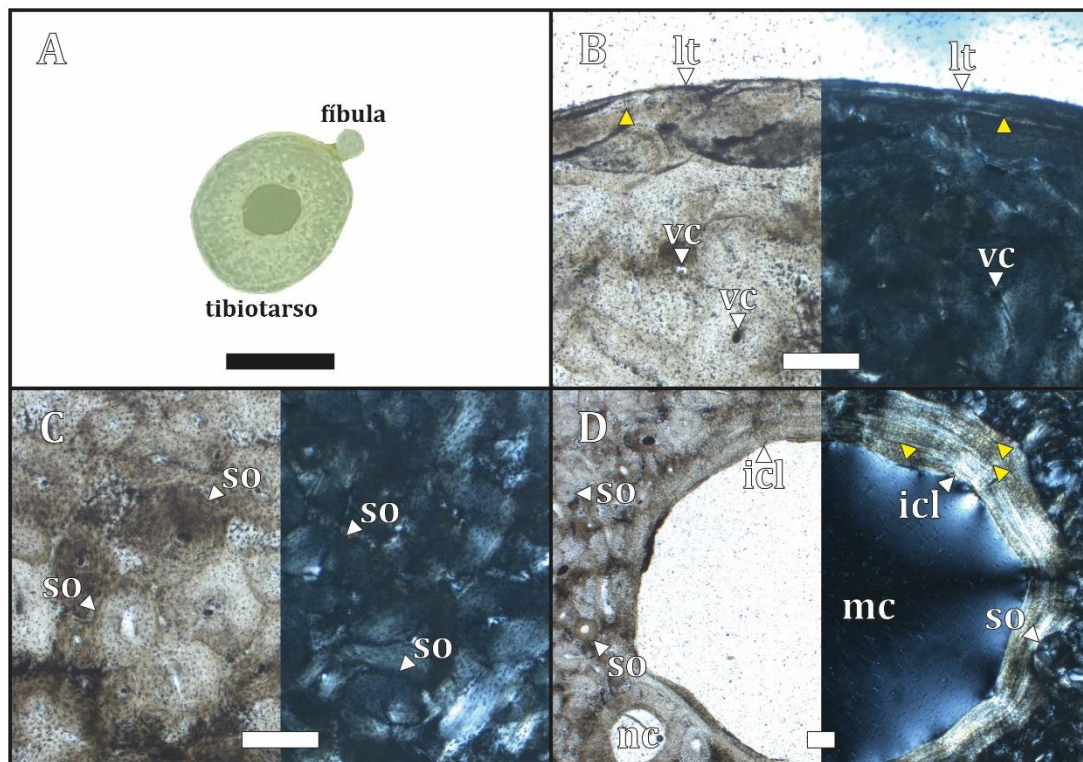


Figura 96. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (icl) capa circunferencial interna, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (nc) canal nutricio, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μm .

CHO 11-07 (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tarsometatarso presenta un tejido compacto, pero se observan varios espacios intertrabeculares concentrados en la región medular de los metatarsales II, III y IV (ver Fig. 97A).

Histología: en el margen externo de la región cortical (ver Fig. 97B) de los metatarsales se observa un tejido lamelar avascular el cual contiene un LAG en su extensión. En el margen interno de la región cortical (ver Fig. 97B) se observan algunos espacios intertrabeculares de menor talla y algunos canales vasculares primarios con una distribución longitudinal. La región perimedular (ver Fig. 97C) se compone de un tejido compacto de osteonas secundarias distribuidas longitudinalmente. Estas osteonas presentan claras líneas cementantes y remodelan la matriz ósea primaria. La región medular (ver Fig. 97D) de los metatarsales presenta varios espacios intertrabeculares rodeados de tejido lamelar. Hacia el interior de estos espacios se observa un precipitado que podría tratarse de tejido medular. Entre los segmentos de los metatarsales se observó un tejido trabecular compactado secundariamente, donde los espacios intertrabeculares se encontraban rodeados de tejido lamelar. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey.

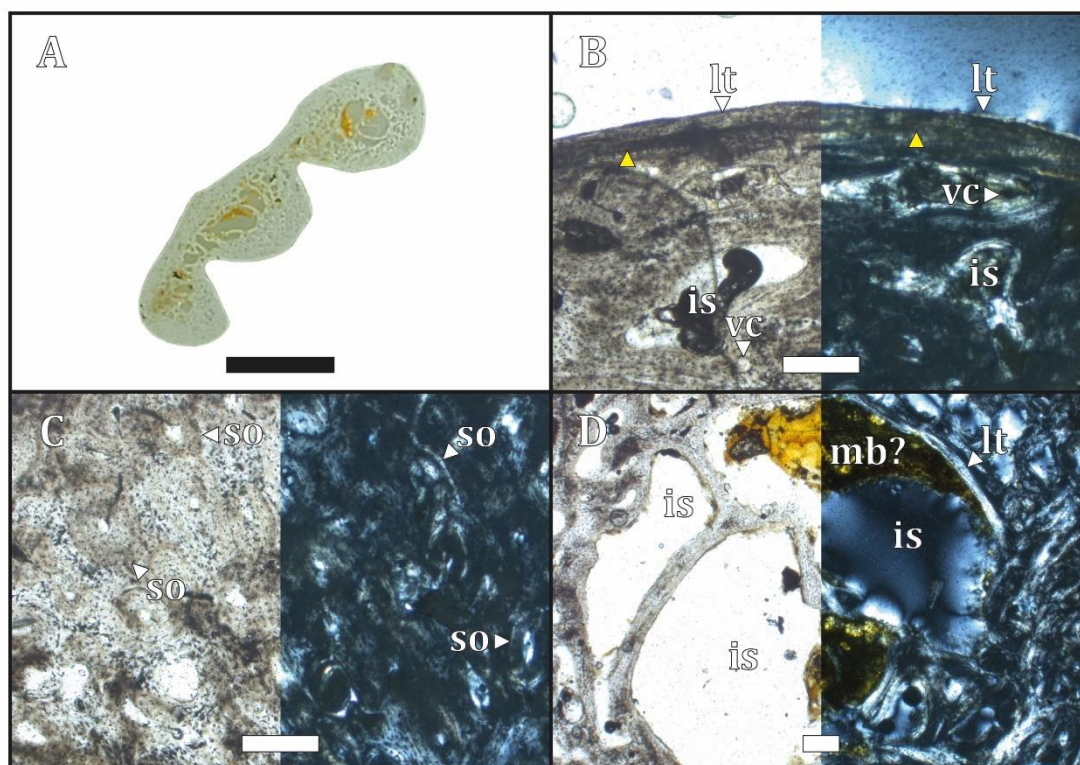


Figura 97. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb?) posible tejido medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 11-08 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral presenta un tejido compacto, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares sobre la región medular (ver Fig. 98A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 98B) presenta un tejido lamelar avascular, el cual presenta un LAG en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 98C) se compone de un tejido compacto formado por osteonas secundarias con una distribución longitudinal. La remodelación ósea se expande hacia la región cortical y medular. La región medular (ver Fig. 98D) presenta algunos espacios intertrabeculares rodeados de tejido lamelar. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

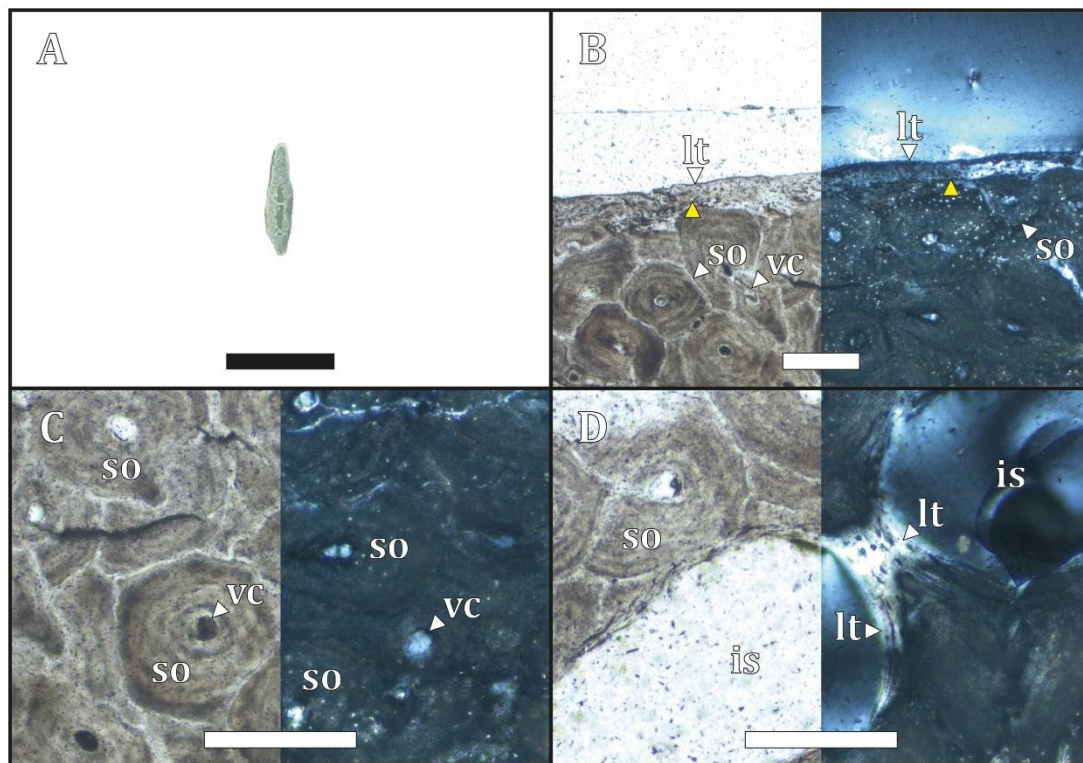


Figura 98. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 11-09 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla esternal exhibe un tejido compacto con una cavidad medular bien definida (ver Fig. 99A-B).

Histología: la región cortical (ver Fig. 99C) presenta un tejido lamelar avascular parcialmente remodelado por osteonas secundarias. En la región perimedular (ver Fig. 99C) se observó un tejido compacto de osteonas secundarias, las cuales remodelan casi por completo la matriz ósea primaria. Estas osteonas tienen una distribución longitudinal y presentan claras líneas cementantes. En la región medular (ver Fig. 99D) se observa una extensa cavidad medular y algunos espacios intertrabeculares de menor talla. Dichos espacios se encuentran rodeados de tejido lamelar. Se observa un precipitado mineral fino rodeando los espacios intertrabeculares. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey.

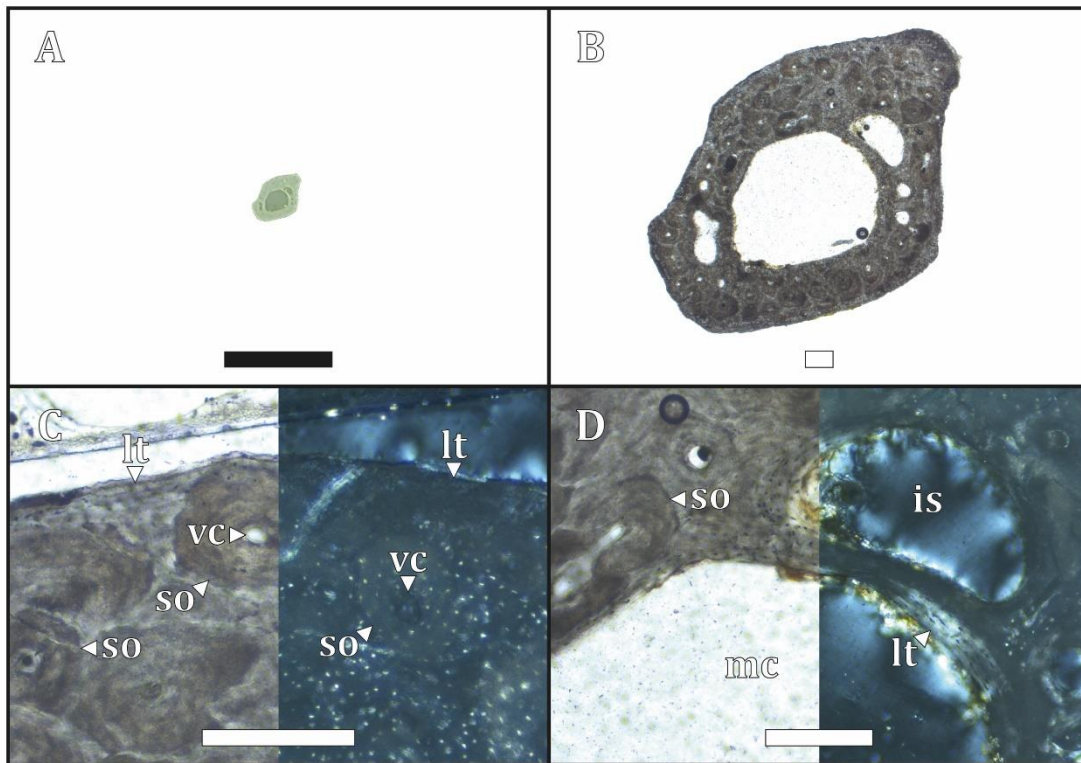


Figura 99. (A) sección histológica, (B) detalle microanatómica, (C) región cortical y región perimedular, y (D) región medular. (B) con LPP, (C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

3.5.2. *Aptenodytes forsteri* (adulto) MLP-O 15192

CHO 12-01 (Húmero, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del húmero presenta un tejido compacto y hacia la región medular se observan algunos espacios intertrabeculares de mayor tamaño (ver Fig. 100A). No se observa una cavidad medular bien delimitada.

Histología: en la región cortical (ver Fig. 100B) se observa una capa de tejido lamelar avascular la cual contiene un LAG en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 100C) se compone de osteonas secundarias las cuales remodelan la matriz ósea primaria. Estas osteonas tienen una distribución longitudinal y presentan claras líneas cementantes. La región medular (ver Fig. 100D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente y varios espacios intertrabeculares irregulares, los cuales se encuentran rodeados de tejido lamelar y contienen tejido medular en su interior. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretrejida. No se observaron fibras de Sharpey.

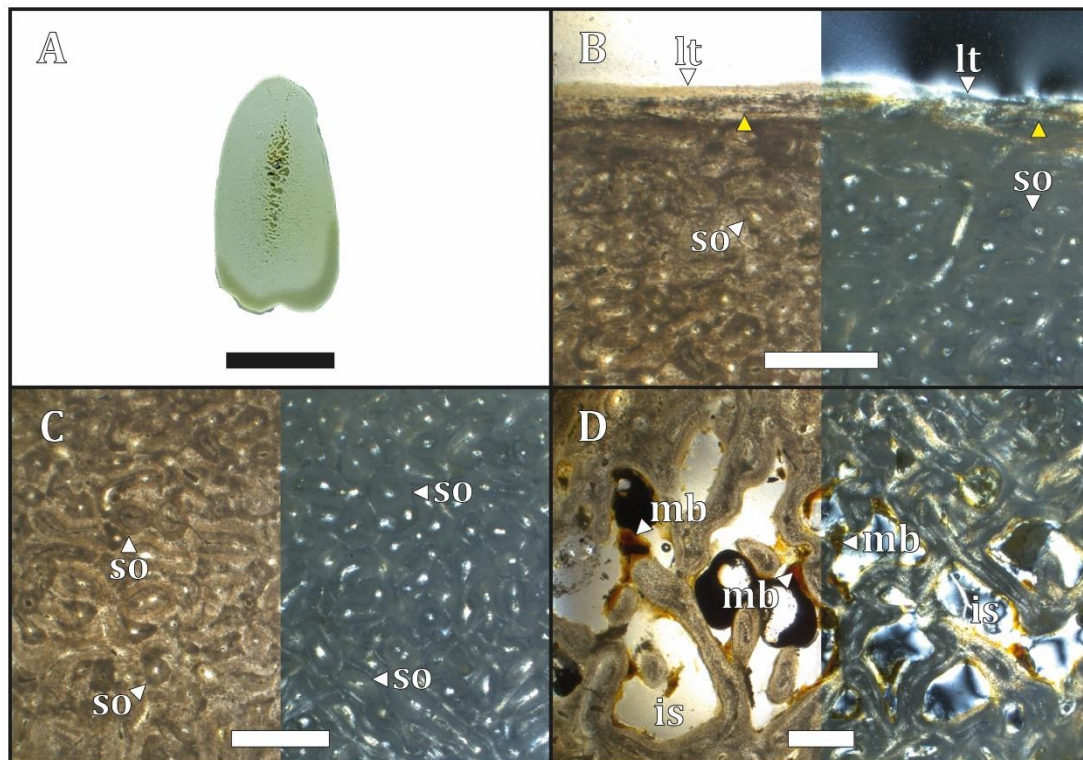


Figura 100. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 12-02 (Fémur, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: en la sección media de la diáfisis del fémur se observa un tejido compacto, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares de mayor tamaño hacia la región medular (ver Fig. 101A). La sección no presenta una cavidad medular bien delimitada.

Histología: en la región cortical (ver Fig. 101B) la matriz ósea primaria se encuentra remodelada por osteonas secundarias, dicha remodelación llega hasta el margen externo. No se logró distinguir el característico tejido lamelar del margen cortical. La región perimedular (ver Fig. 101C) se compone de osteonas secundarias que remodelan por completo la matriz ósea primaria. Estas osteonas presentan claras líneas cementantes y pueden presentar canales de Volkmann. Además, presentan una distribución vascular longitudinal. En la región medular (ver Fig. 101D) se observa un tejido trabecular donde los espacios intertrabeculares presentan tejido medular tapizando las cavidades. Asimismo, alrededor del centro de la región medular se observa tejido trabecular compactado secundariamente y los espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, ni LAGs.

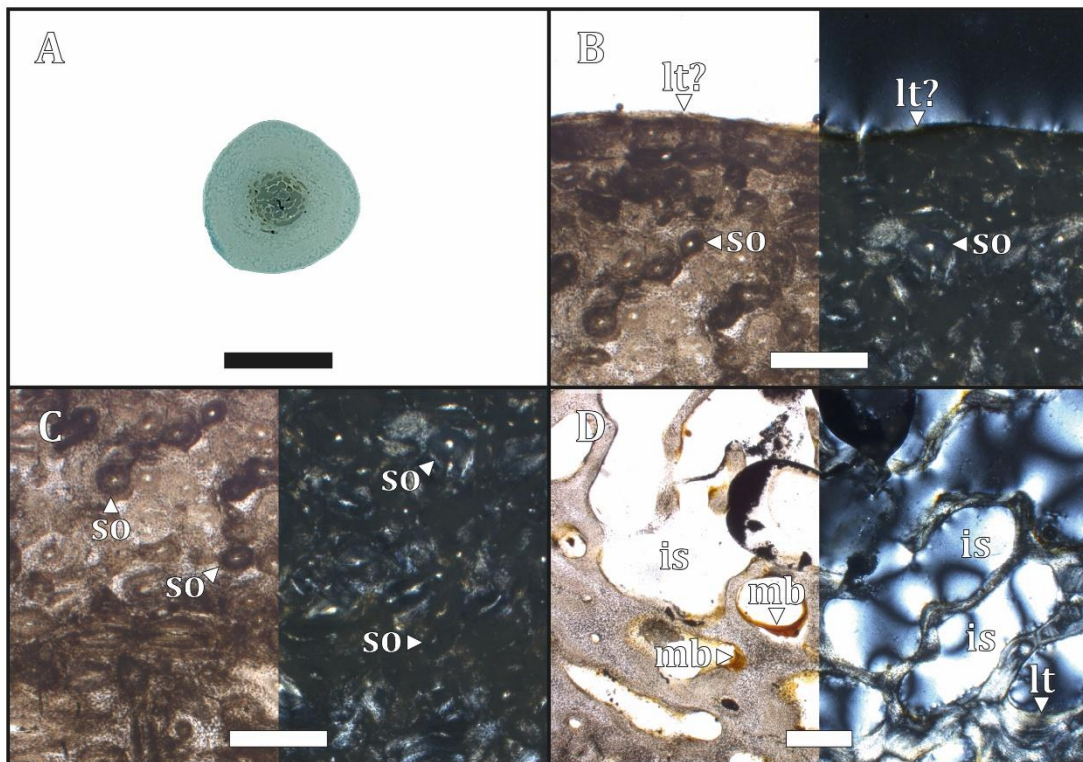


Figura 101. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda

con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (lt?) tejido lamelar indefinido, (mb) tejido medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μm .

CHO 12-03 (Costilla vertebral, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla vertebral exhibe un tejido compacto y varios espacios intertrabeculares en la región medular (ver Fig. 102A). No presenta una cavidad medular bien delimitada.

Histología: en la región cortical (ver Fig. 102B) se observó un sobrecrecimiento periostal, definido por una densa capa de tejido lamelar avascular que contiene cuatro LAGs, conformando un OCL de mayor extensión que los observados previamente. Esta región presenta algunas fracturas circunferenciales las cuales coinciden con la distribución de las líneas de crecimiento. En la región perimedular (ver Fig. 102C) se observa un tejido secundario conformado por osteonas secundarias. Estas osteonas se diferencian por líneas cementantes y presentan un patrón vascular longitudinal. Asimismo, se encuentran remodelando por completo la matriz ósea primaria de dicha región. Este frente de remodelación ósea llega hasta el margen cortical. La región medular (ver Fig. 102D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente en donde los espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar y presentan tejido medular en su interior. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey.

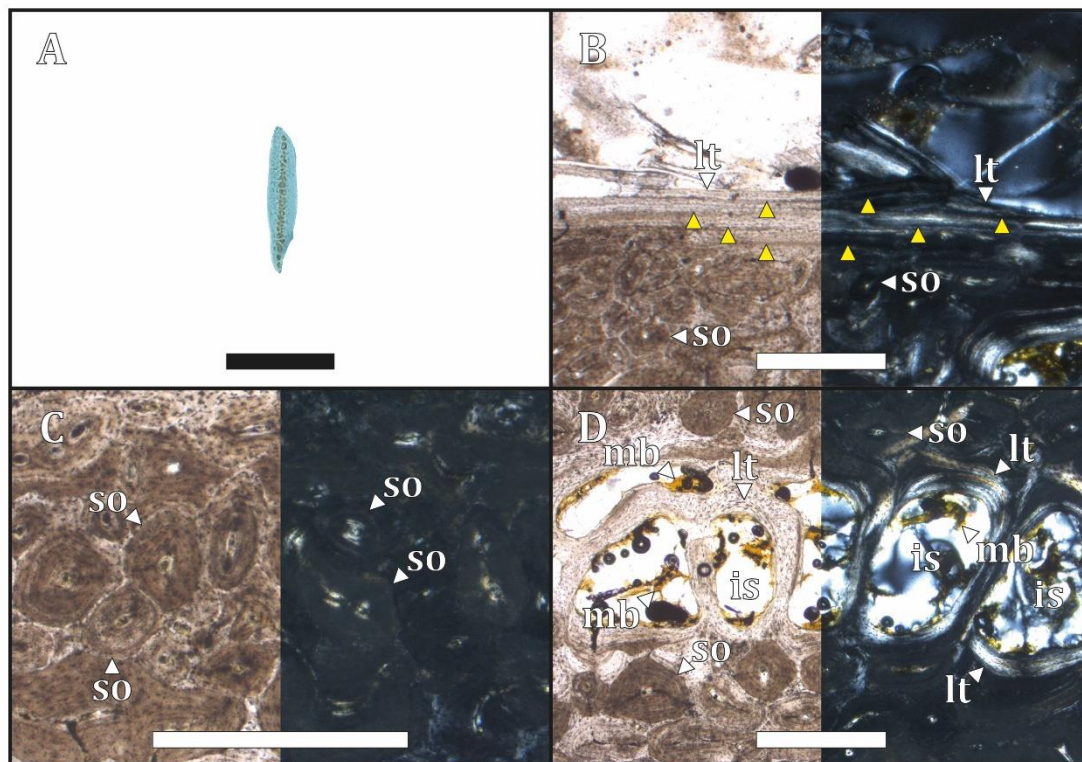


Figura 102. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

CHO 12-04 (Costilla esternal, sección media del cuerpo)

Microanatomía: la sección media del cuerpo de la costilla esternal presenta un tejido compacto y varios espacios intertrabeculares hacia la región medular (ver Fig. 103A). No se observó una cavidad medular bien delimitada.

Histología: la región cortical (ver Fig. 103B) presenta una capa de tejido lamelar la cual contiene dos LAGs en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 103C) se compone de un tejido compacto de osteonas secundarias las cuales remodelan por completo la matriz ósea primaria de esta región. Estas osteonas presentan claras líneas cementates y tienen una distribución vascular longitudinal. En el centro de la región medular (ver Fig. 103D) se observan varios espacios intertrabeculares irregulares, los cuales se encuentran rodeados de tejido lamelar y presentan tejido medular en su interior. Este ICL se encuentra remodelado por osteonas secundarias. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey.

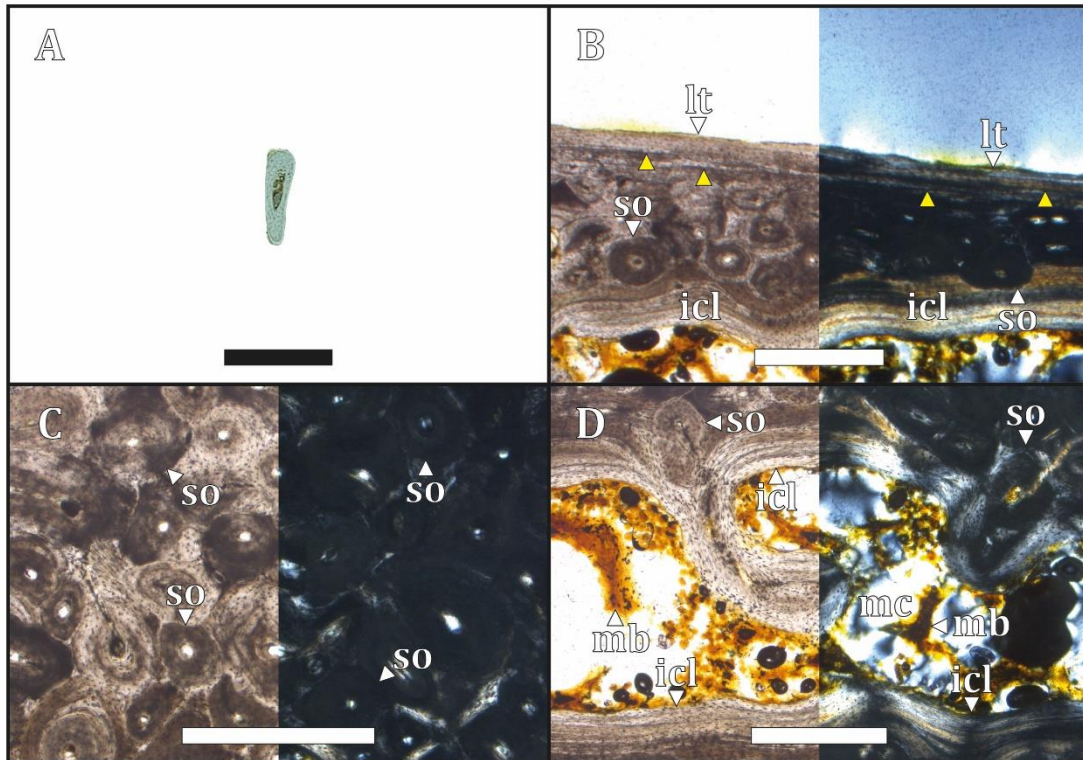


Figura 103. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (icl) capa circunferencial interna, (lt) tejido lamelar, (mb) tejido medular, (mc) cavidad medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

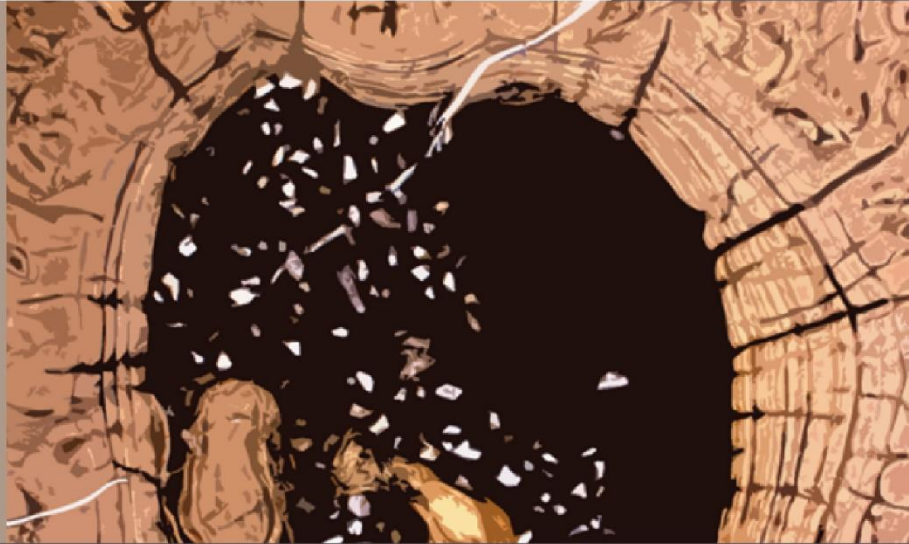
3.5.3. Comentarios comparativos entre los distintos géneros de Sphenisciformes

El análisis osteohistológico revela patrones microanatómicos y tisulares comunes entre los géneros actuales de los Sphenisciformes estudiados, como la elevada compactación ósea, la compactación interna del tejido y la organización de las fibras. Sin embargo, se identificaron algunas diferencias específicas entre los géneros, las cuales se describen a continuación. En los casos donde se logró identificar tejido medular, *Spheniscus magellanicus* fue la única especie que no presentó una distribución esquelética completa de este tejido, hallándose únicamente en el carpometacarpo (CHO 11-04) y el tarsometatarso (CHO 11-07). Además, fue la única especie en mostrar una osteona migrante en el radio (CHO 11-02). Por otro lado, la costilla vertebral de *Aptenodytes forsteri* (CHO 12-03) destacó por ser la única en exhibir un sobrecrecimiento periostal, además de registrar el mayor número de LAGs (cuatro) en la región cortical. Asimismo, se observó la remodelación de una capa circunferencial interna (ICL) en el fémur (CHO 04-02) y tibiotarso (CHO 04-03) de *Pygoscelis antarctica*, y en las costillas vertebral (CHO 12-03) y esternal (CHO 12-04) de *Aptenodytes forsteri*.

3.6. Bibliografía Capítulo III

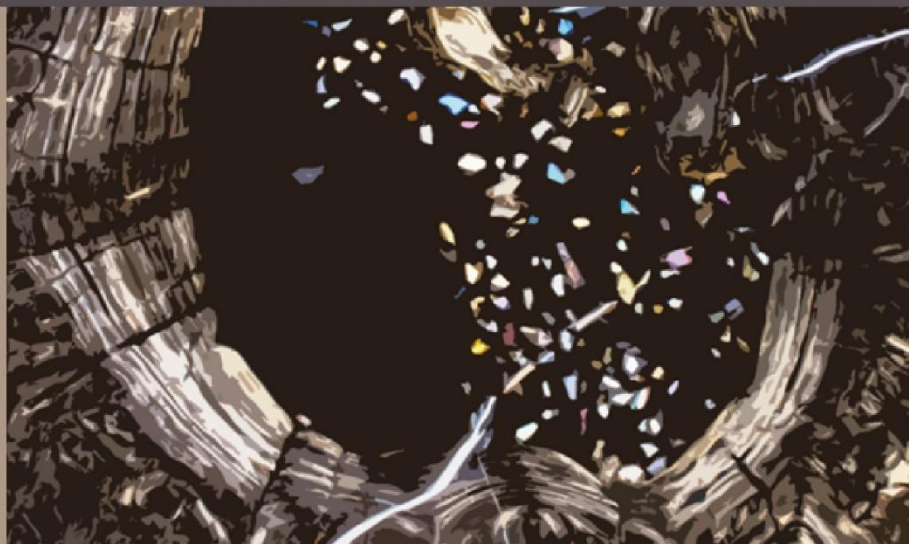
- Canoville, A. (2010). *Diversité microanatomique et histologique des os longs chez les tétrapodes: inférences paléobiologiques* (Tesis Doctoral, Universidad Pierre et Marie Curie).
- Canoville, A., Robin, J.-P. y de Buffrénil, V. (2024). Ontogenetic development of limb bone microstructure in the king penguin, *Aptenodytes patagonicus* (Miller, 1778), with considerations for palaeocological inferences in Sphenisciformes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *zlae002*, 1–19.
<https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlae002>
- Cerda, I. A., Tambussi, C. P. y Degrange, F. J. (2015). Unexpected microanatomical variation among Eocene antarctic stem penguins (Aves: Sphenisciformes). *Historical Biology*, *27*(5), 549–557.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2014.896907>
- Chinsamy, A. (2005). *The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques*. Johns Hopkins University Press.
- García Borboroglu, P. y Boersma, P. D. (2015). *Pingüinos: Historia Natural y Conservación*. Vazquez Mazzini Editores.
- Habib, M. (2010). The structural mechanics and evolutions of aquaflying birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, *99*(4), 687–690. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01372.x>
- Habib, M. B. y Ruff, C. B. (2008). The effects of locomotion on the structural characteristics of avian limb bones. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *153*(3), 601–624.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00402.x>
- Hall, B. K. (1991). What is bone growth? En B. G. Sarnat y A. D. Dixon (Eds.), *Fundamentals of Bone Growth* (pp. 605–612). CRC Press.
- Houssaye, A. (2009). “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, *4*(4), 325–340.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2009.00146.x>
- Houssaye, A. (2013). Palaeoecological and morphofunctional interpretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates. *Biological Reviews*, *88*(1), 117–139.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00243.x>
- [Jadwiszczak, P., Krüger, A. y Mörs, T. \(2024\). Fossil and modern penguin tarsometatarsi: cavities, vascularity, and resilience. *Integrative Zoology*, *00*, 1–17. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12852>](https://doi.org/10.1111/1749-4877.12852)
- Ksepka, D. T., Clarke, J. A., DeVries, T. J. y Urbina, M. (2008). Osteology of *Icadyptes salasi*, a giant penguin from the Eocene of Peru. *Journal of Anatomy*, *213*(2), 131–147. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00927.x>
- Ksepka, D. T., Werning, S., Sclafani, M. y Boles Z. M. (2015). Bone histology in extant and fossil penguins (Aves: Sphenisciformes). *Journal of Anatomy*, *227*(5), 611–630. <https://doi.org/10.1111/joa.12367>
- Meister, W. (1962). Histological Structure of the Long Bones of Penguins. *The Anatomical Record*, *143*(4), 377–387.
<https://doi.org/10.1002/ar.1091430408>
- de Ricqlès, A. y de Buffrénil, V. (2001). Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we? En J. M. Mazin y V. de Buffrénil (Eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water* (pp. 289–310). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Tütken, T., Pfretzschner, H.-U., Vennemann, T. W., Sun, G. y Wang, Y. D. (2004). Paleobiology and skeletochronology of jurassic dinosaurs: implications from the histology and oxygen isotope compositions of bones. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *206*(3–4), 217–238.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.01.005>

Wilson, L. E. y Chin, K. (2014). Comparative osteohistology of *Hesperornis* with reference to pygoscelid penguins: the effects of climate and behaviour on avian bone microstructure. *Royal Society Open Science*, 1(3), 1–16.
<https://doi.org/10.1098/rsos.140245>



Capítulo IV
Descripciones histológicas en

SPHENISCIFORMES
FÓSILES



CAPÍTULO IV – DESCRIPCIONES HISTOLÓGICAS EN SPHENISCIFORMES FÓSILES

4.1. Variaciones histológicas en especímenes fósiles

Una vez identificadas las principales fuentes de variación en las especies actuales de Sphenisciformes, incluyendo las diferencias sexuales, taxonómicas y ontogenéticas, se llevaron a cabo observaciones y comparaciones detalladas en los especímenes fósiles. Estas acciones tuvieron como propósito determinar, en los casos posibles, la magnitud y el carácter de dichas variaciones, proporcionando así una base para evaluar su microestructura ósea. Para ello, se analizaron diversas secciones correspondientes a *Anthropornis nordenskjöldi*, *Palaeudyptes klekowskii*, *P. gunnari*, *Archaeospheniscus lopdelli* y otros especímenes determinados a nivel genérico (*Palaeudyptes* sp.), por grupos de tamaño (*Delphinornis* sp./*Mesetaornis polaris*/*Marambiornis exilis*) (en el sentido de Jadwiszczak, 2006) y otros especímenes indeterminados, realizadas específicamente para esta tesis. Asimismo, el análisis incluyó secciones previamente descritas por Cerda *et al.* (2015), correspondientes a *Delphinornis arctowskii*, *D. larseni*, *Marambiornis exilis*, *Anthropornis grandis*, *A. nordenskjöldi*, *Palaeudyptes klekowskii*, *P. gunnari* y *Archaeospheniscus wimani* (para más detalle, ver Tabla 1 en Capítulo II).

4.1.1. *Delphinornis arctowskii* MLP-PV 93-X-1-92

TM 7-T (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tarsometatarso exhibe un tejido compacto y tres cavidades medulares correspondientes a las regiones medulares de los metatarsales II, III y IV (ver Fig. 104A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 104B) no se logra identificar la matriz ósea debido al grado de meteorización de la sección. En la región perimedular (ver Fig. 104C) se observa una matriz ósea entretejida, la cual se encuentra remodelada por osteonas secundarias con una distribución longitudinal. Los canales vasculares de esta región tienden a ser más grandes hacia el margen cortical. Hacia la región medular (ver Fig. 104D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, donde los espacios intertrabeculares presentan tejido lamelar rodeando la cavidad. La circunferencia de las cavidades medulares de los metatarsales son irregulares, presentan restos de un *ICL* y signos de remodelación ósea. Asimismo, sobre el *ICL* se observan algunos canales radiales. Sin embargo, la vascularización es mayormente longitudinal en toda la sección. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son

de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretrejida. No se observaron tejido medular, fibras de Sharpey, ni LAGs.

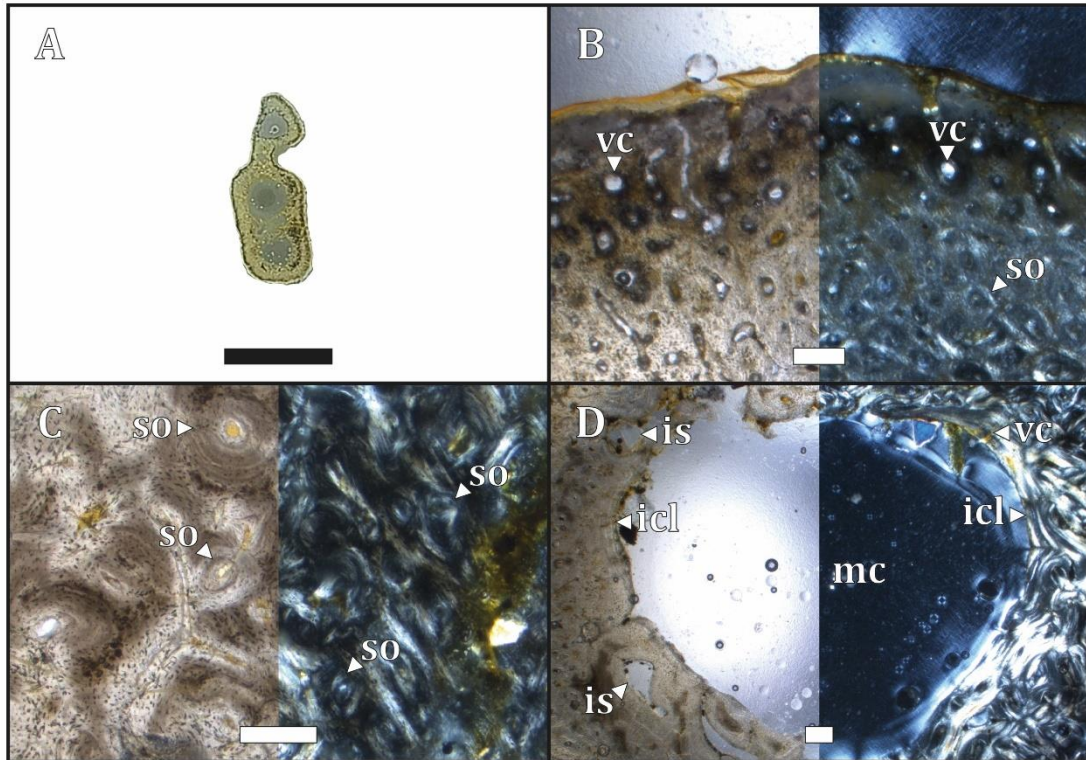


Figura 104. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con luz polarizada plana (LPP) y derecha con luz polarizada cruzada (LPC). (is) espacios intertrabeculares, (icl) capa circunferencial interna, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

4.1.2. *Delphinornis larseni* MLP-PV 83-V-20-5

TM 2-T (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: en la sección media de la diáfisis se observa un tejido compacto y tres espacios principales, los cuales se corresponden a las cavidades medulares de los metatarsales II, III y IV (ver Fig. 105A).

Histología: debido al grado de preservación y meteorización, en la región cortical (ver Fig. 105B) no se pudo distinguir la matriz ósea. La región perimedular (ver Fig. 105C) se compone de osteonas secundarias las cuales remodelan la matriz ósea entretrejida. Las osteonas presentan líneas cementantes, canales de Volkmann y una distribución longitudinal. En la región medular (ver Fig. 105D) de los metatarsales se observa una extensa cavidad medular y algunos espacios intertrabeculares de menor talla. El margen de la cavidad medular es irregular y se observan algunas bahías de erosión. La vascularización es mayormente longitudinal en toda la

sección. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron tejido medular, fibras de Sharpey, ni *LAGs*.

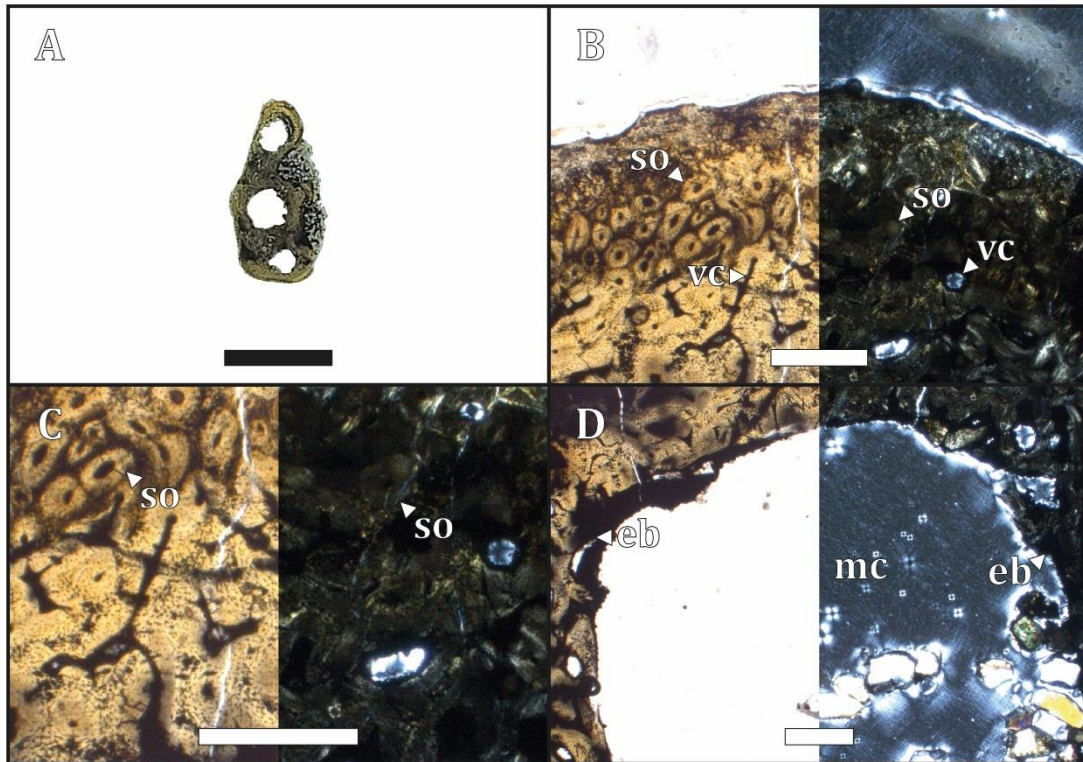


Figura 105. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (eb) bahías de erosión, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

4.1.3. Grupo *Delphinornis* sp./*Mesetaornis polaris*/*Marambiornis exilis*

CHO 13-01 (Húmero, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 93-X-1-144

Microanatomía: en la sección distal de la diáfisis del húmero se observa un tejido compacto y presenta algunos espacios intertrabeculares sobre la región medular (ver Fig. 106A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 106B) presenta un moderado grado de meteorización, sin embargo, se identifican algunas osteonas primarias con una distribución longitudinal. La región perimedular (ver Fig. 106C) está compuesta por osteonas secundarias con una distribución longitudinal. Sin embargo, sobre el margen más externo de esta región, el patrón tiende a una distribución laminar. En la región medular (ver Fig. 106D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente y extensos espacios intertrabeculares rodeados de tejido lamelar. Asimismo se observan algunos canales vasculares circulares alrededor de la

región medular. La vascularización es principalmente longitudinal, pero como se mencionó, los patrones varían hacia la región cortical y medular. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras, mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron tejido medular, fibras de Sharpey, ni *LAGs*.

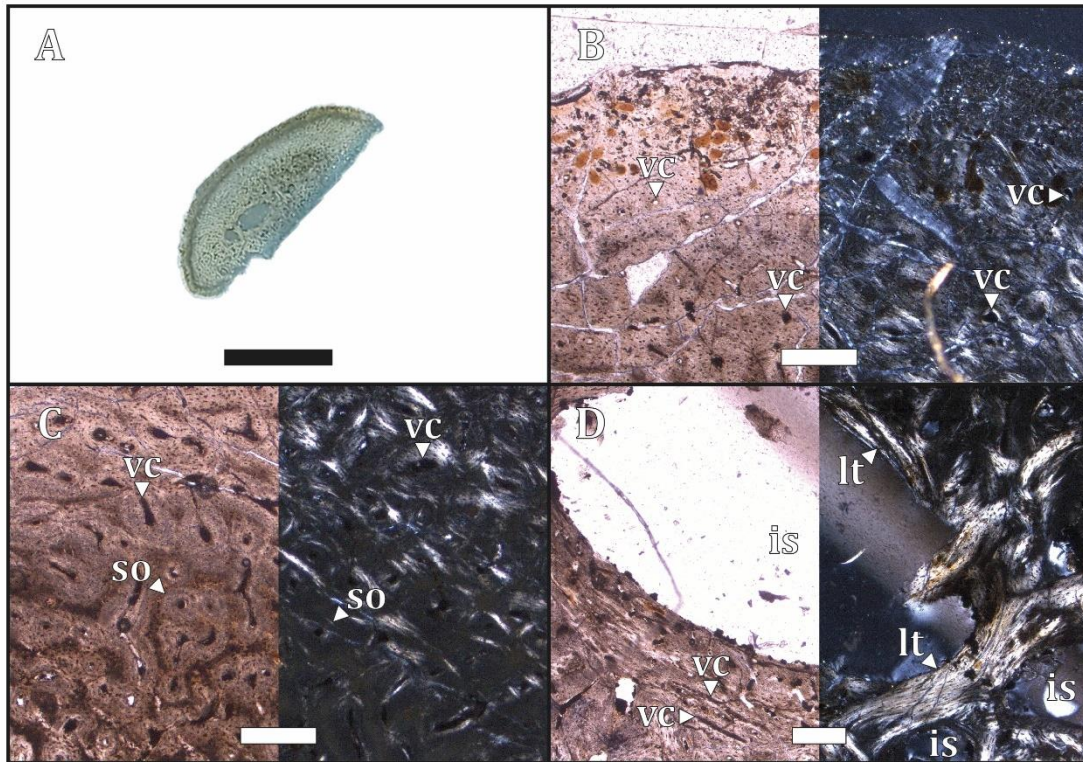


Figura 106. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 13-02 (Húmero, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 13-XI-28-294

Microanatomía: la sección distal del húmero exhibe un tejido compacto y varios espacios intertrabeculares sobre la región medular (ver Fig. 107A).

Histología: la sección presenta un grado elevado de meteorización y varias fracturas en la extensión del corte. Debido a esto, en la región cortical (ver Fig. 107B) no se logra distinguir claramente la matriz ósea. Sin embargo se pueden observar algunos canales vasculares primarios sobre esta región. La región perimedular (ver Fig. 107C) presenta varios canales vasculares primarios organizados en osteonas con un patrón vascular reticular. Asimismo se logran identificar algunas osteonas secundarias, pero el grado de remodelación es menor a la sección del húmero CHO 13-01. La región medular (ver Fig. 107D) presenta un tejido trabecular

compactado secundariamente y varios espacios intertrabeculares rodeados de tejido lamelar. La vascularización es principalmente longitudinal, pero se observan varios canales vasculares oblicuos sobre la región perimedular. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron tejido medular, fibras de Sharpey, ni LAGs.

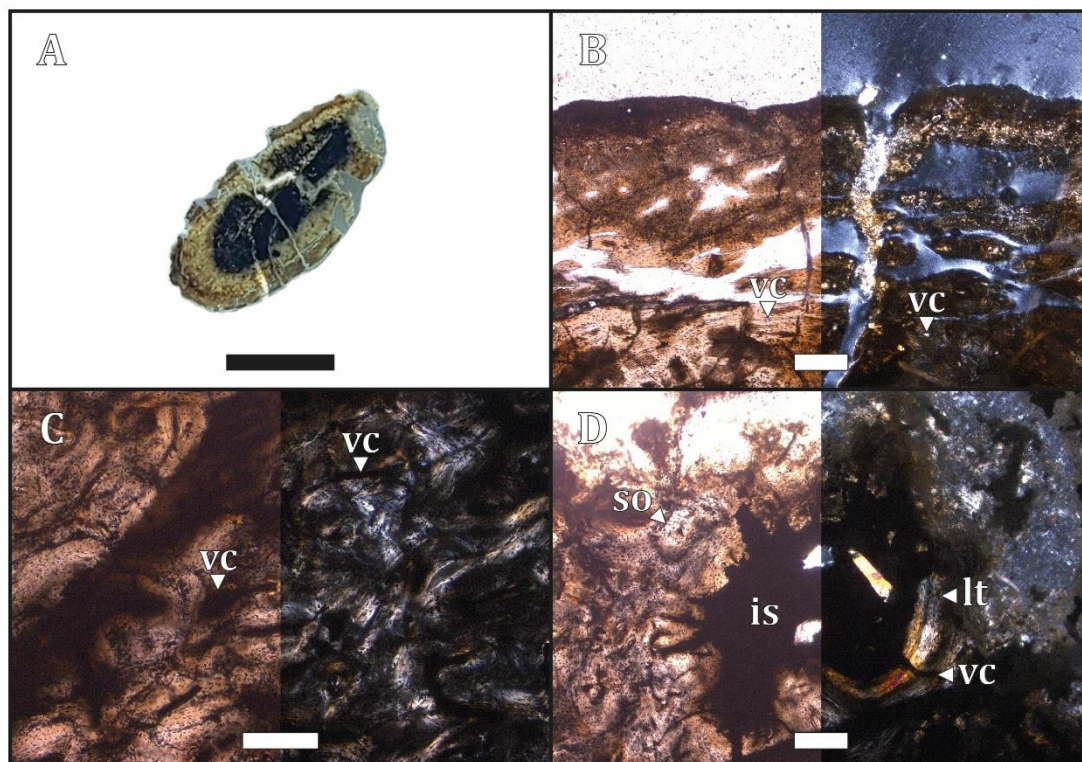


Figura 107. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 13-03 (Húmero, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 13-XI-28-441

Microanatomía: en la sección distal de la diáfisis del húmero se observa un tejido trabecular con varios espacios intertrabeculares rodeando una extensa cavidad medular (ver Fig. 108A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 108B) se observa una matriz ósea entretejida con varios canales vasculares primarios organizados en osteonas. Estas osteonas tienen una distribución longitudinal. La región perimedular (ver Fig. 108C) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente donde se observan algunos espacios intertrabeculares de menor calibre. Dichos espacios se encuentran rodeados de tejido lamelar. En la región medular (ver Fig.

108D) se observa una extensa cavidad medular rodeada de algunos espacios intertrabeculares y varias trabéculas óseas que segmentan dicha región. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron tejido medular, fibras de Sharpey, ni LAGs.

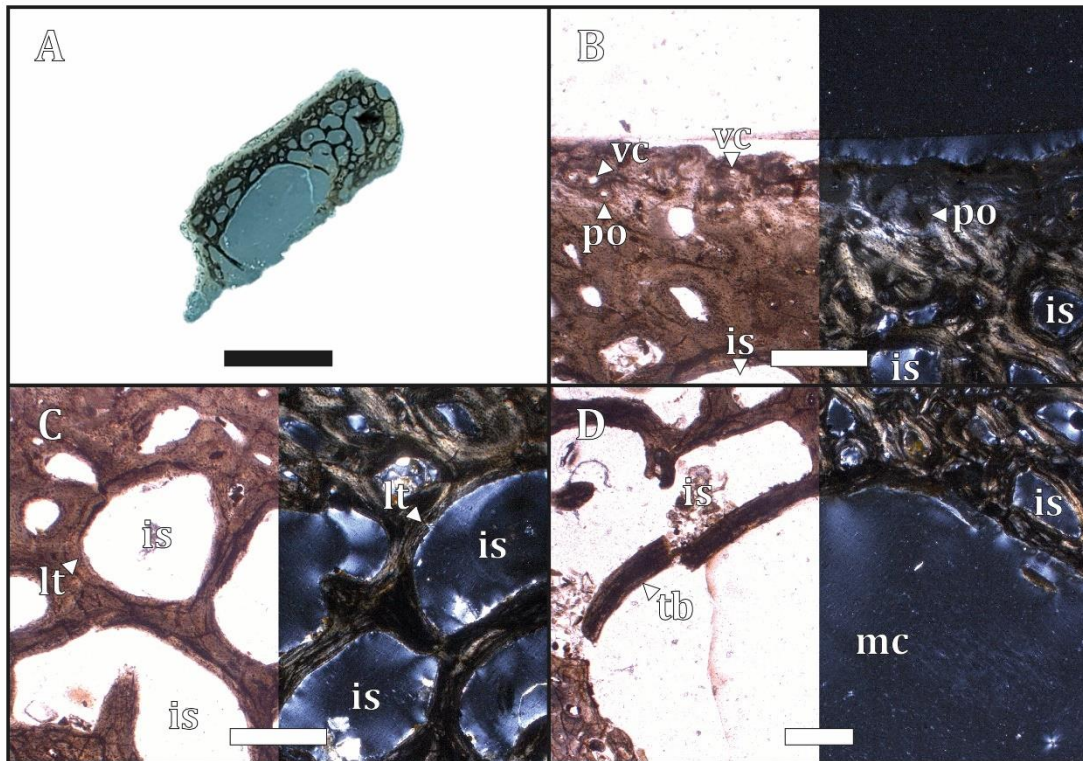


Figura 108. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (po) osteonas primarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 13-04 (Fémur, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 84-II-1-170

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis del fémur presenta un tejido compacto con espacios intertrabeculares rodeando una cavidad medular (ver Fig. 109A).

Histología: debido al grado de meteorización que presenta la muestra, en la región cortical (ver Fig. 109B) no se logró discriminar la matriz ósea. Sobre esta región, se lograron observar algunos canales vasculares organizados en osteonas, con una distribución longitudinal. En la región perimedular (ver Fig. 109C), se observa un tejido compacto, formado por osteonas secundarias con un patrón longitudinal. Estas osteonas remodelan casi por completo la matriz ósea primaria. En la región medular (ver Fig. 109D) se observa una extensa cavidad medular con

un margen irregular y discontinuo. Asimismo alrededor de dicha cavidad se observan espacios intertrabeculares de menor tamaño. Dichos espacios pueden converger con la cavidad medular. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron tejido medular, fibras de Sharpey, ni *LAGs*.

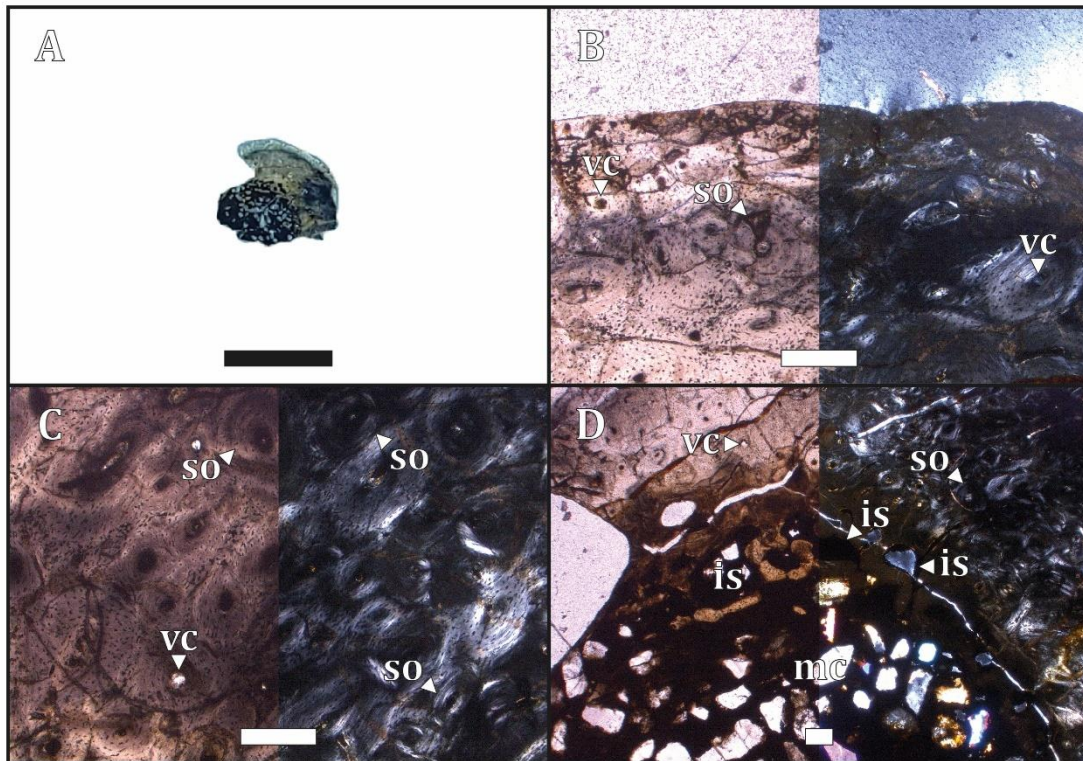


Figura 109. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 13-05 (Tibiotarso, sección de la epífisis proximal) MLP-PV 12-I-20-281

Microanatomía: la sección de la epífisis proximal del tibiotarso presenta un tejido compacto, el cual presenta varios espacios intertrabeculares sobre la región medular (ver Fig. 110A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 110B) presenta una fina capa de tejido lamelar avascular. En la región perimedular (ver Fig. 110C) se observa una matriz pseudolamelar a entretejida, remodelada parcialmente por osteonas secundarias. Estas osteonas presentan una distribución longitudinal y el grado de remodelación ósea es mayor hacia la región medular que hacia la región cortical. La región medular (ver Fig. 110D) presenta algunos espacios

intertrabeculares, estos presentan una forma irregular y se encuentran rodeados por tejido lamelar. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron tejido medular, fibras de Sharpey, ni *LAGs*.

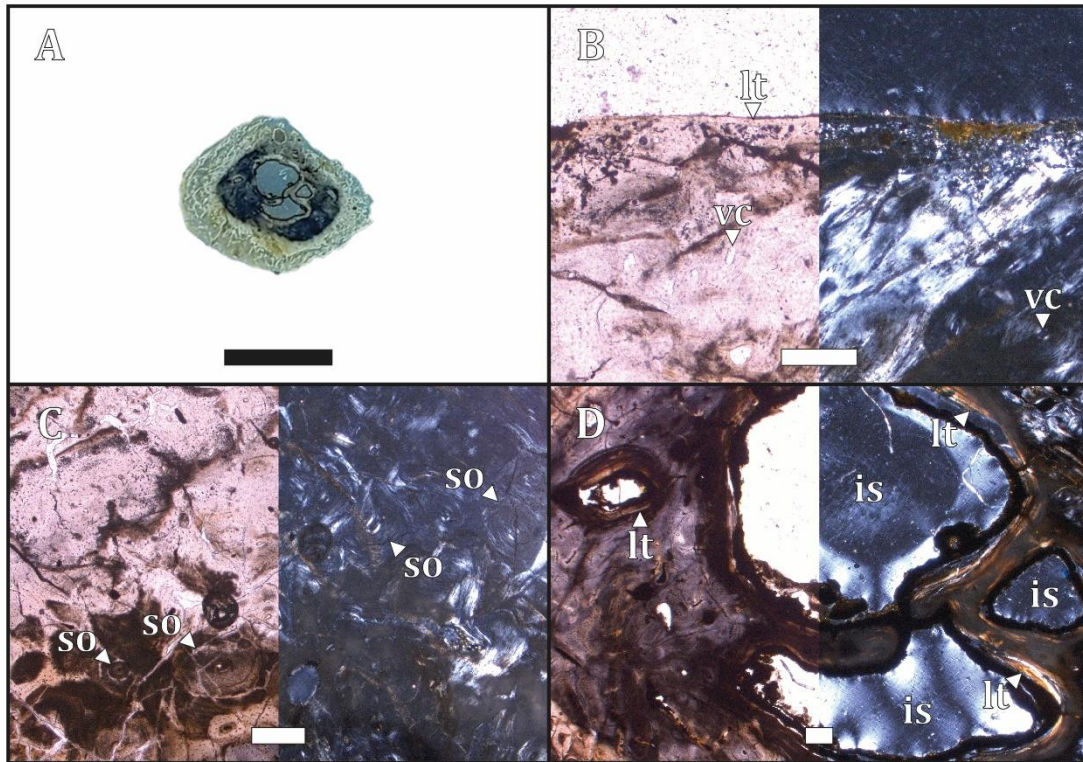


Figura 110. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 13-06 (Tibiotarso, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 12-I-20-282

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis del tibiotarso presenta un tejido compacto y una cavidad medular con un margen irregular rodeado de espacios intertrabeculares menores (ver Fig. 111A).

Histología: la sección presenta un grado elevado de meteorización y varias microfracturas que dificultan identificar la matriz ósea. En la región cortical (ver Fig. 111B) se logró identificar algunos canales vasculares abiertos hacia el margen externo. En la región perimedular (ver Fig. 111C) se observó la permanencia de un canal nutricional. Asimismo tanto en la región cortical como en la perimedular, se observaron canales vasculares con una distribución longitudinal. La región medular (ver Fig. 111D) exhibe una cavidad central rodeada de espacios

intertrabeculares de menor talla y contienen nódulos de pirita framboidal en su interior. Respecto a la vascularización solo se identificaron canales longitudinales. El grado de meteorización dificulta la discriminación de lagunas de osteocitos de tipo *DO* y *SO*. No se observa tejido medular, fibras de Sharpey, ni LAGs.

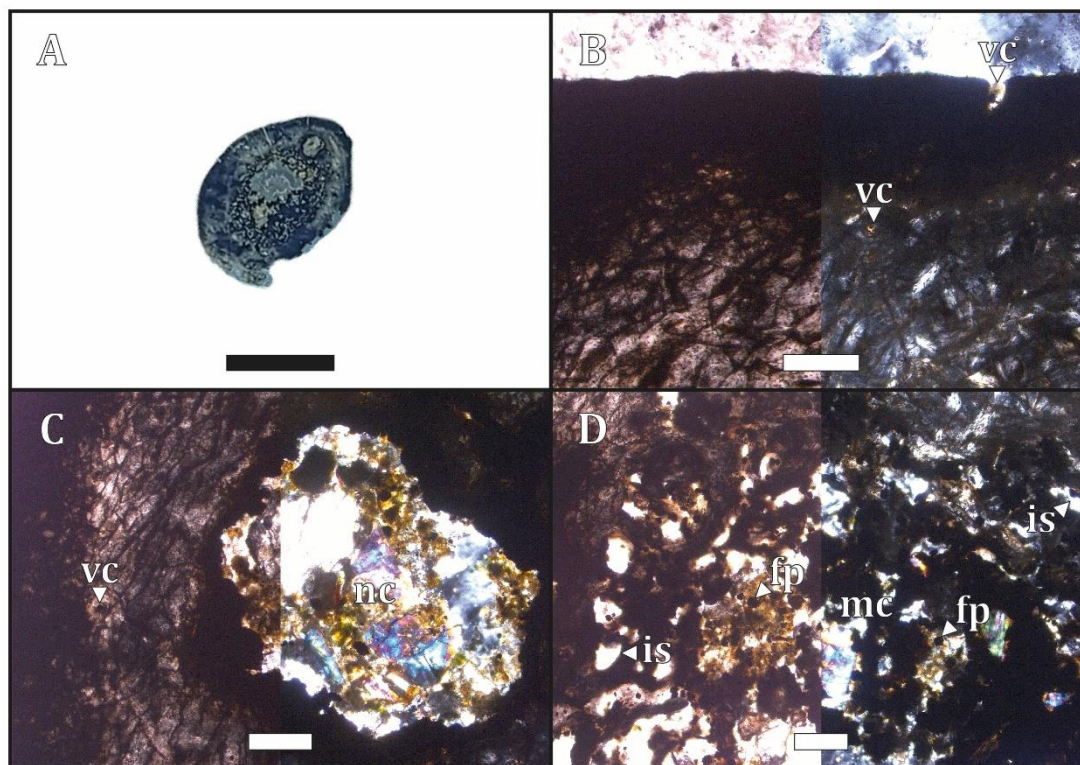


Figura 111. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (fp) pirita framboidal, (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (nc) canal nutricio y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 13-07 (Tibiotarso, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 84-II-1-578

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis del tibiotarso presenta un tejido cortical compacto y una extensa cavidad medular (ver Fig. 112A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 112B) no se pudo identificar la matriz ósea debido al grado de meteorización que presenta la muestra. Solo se identificaron algunos canales vasculares con una distribución longitudinal sobre la región cortical. La región perimedular (ver Fig. 112C) presenta una matriz ósea entretejida y algunos canales vasculares con una distribución longitudinal. La región medular (ver Fig. 112D) presenta una extensa cavidad medular rodeada de varios espacios intertrabeculares de menor calibre. No se lograron distinguir osteonas secundarias en la sección ni signos de remodelación ósea. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan

según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron tejido medular, fibras de Sharpey, ni *LAGs*.

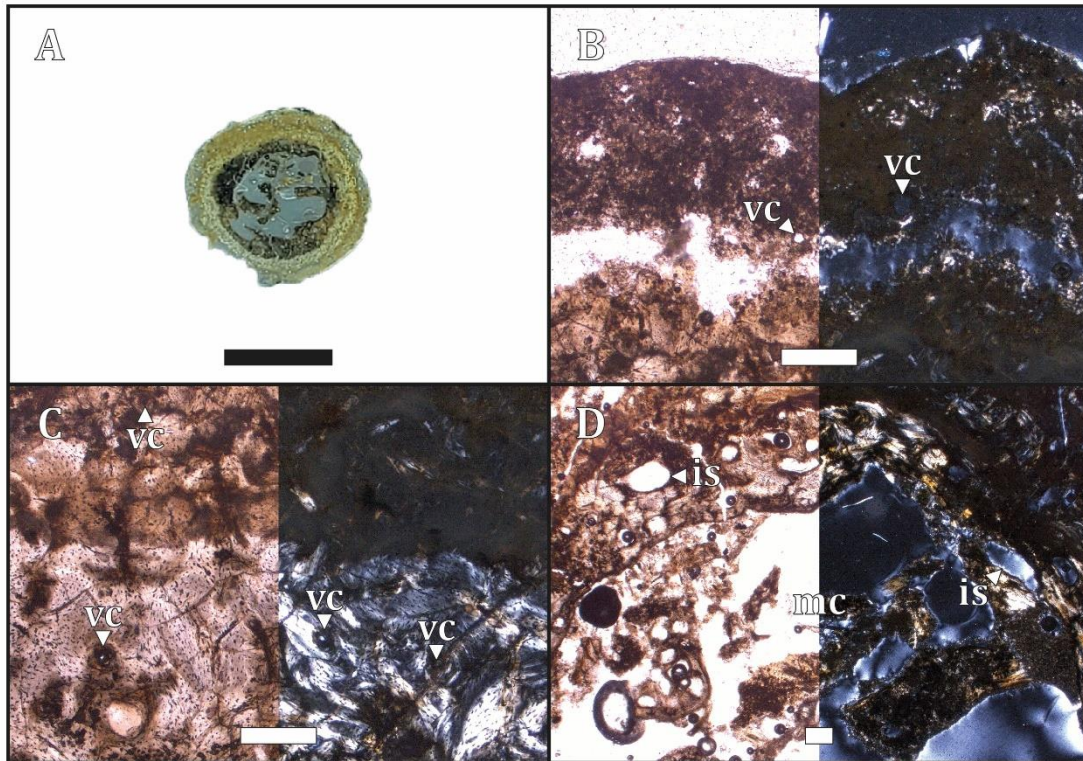


Figura 112. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 13-08 (Tibiotarso, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 93-X-1-74

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis presenta un tejido compacto y una cavidad medular bien delimitada (ver Fig. 113A).

Histología: debido al grado de meteorización que presenta la muestra, en la región cortical (ver Fig. 113B) no se logró distinguir la matriz ósea. Sin embargo, se pueden divisar algunos canales vasculares organizados en osteonas secundarias. Estas osteonas presentan claras líneas cementantes y un patrón vascular longitudinal. En la región perimedular (ver Fig. 113C) se observa un tejido denso de osteonas secundarias que remodelan casi por completo la matriz ósea primaria. A pesar de que bajo luz polarizada no se puede discriminar el tipo de matriz ósea, los vestigios de tejido primario, queda evidenciado por la morfología circular de las lagunas de osteocitos *SO*. En la región medular (ver Fig. 113D) se observa una cavidad medular bien definida. Rodeando esta cavidad se puede apreciar la presencia de tejido lamelar, conformando

un ICL de poco espesor. Sobre este margen se pueden observar canales vasculares circulares y radiales. Asimismo el frente de remodelación llega hasta el margen medular, observándose algunas osteonas secundarias. La vascularización es principalmente longitudinal, observándose en menor grado canales vasculares circulares y radiales sobre la región medular. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron tejido medular, fibras de Sharpey, ni LAGs.

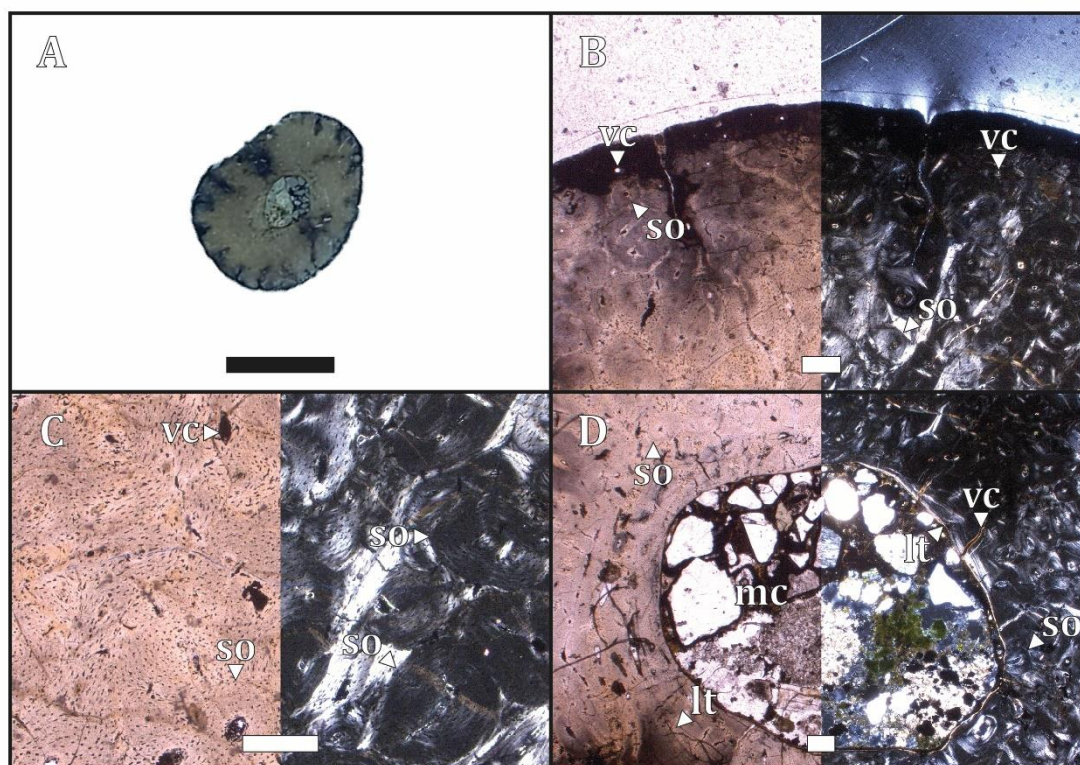


Figura 113. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 13-09 (Tibiotarso, sección media de la diáfisis) MLP-PV 13-XI-28-472

Microanatomía: la sección media de la diáfisis exhibe un tejido compacto y una cavidad medular bien definida (ver Fig. 114A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 114B) no se logró identificar la matriz ósea debido al grado de meteorización que presenta la sección. No obstante se observaron algunos canales vasculares organizados en osteonas secundarias, con un patrón vascular longitudinal. En la región perimedular (ver Fig. 114C) se observa un tejido denso de osteonas secundarias, las

cuales remodelan una matriz ósea entretejida. Estas osteonas presentan líneas cementantes y una distribución longitudinal. Asimismo, el tejido primario entretejido se destaca por la morfología circular de las lagunas de osteocitos *SO*. La región medular (ver Fig. 114D) presenta una cavidad medular con un margen interno definido y rodeada parcialmente de tejido lamelar, formando un *ICL* de escaso espesor. Se observan canales vasculares circulares sobre el margen cortical. La vascularización es principalmente longitudinal, pero los patrones vasculares se tornan circulares cerca de la cavidad medular. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni líneas de crecimiento.

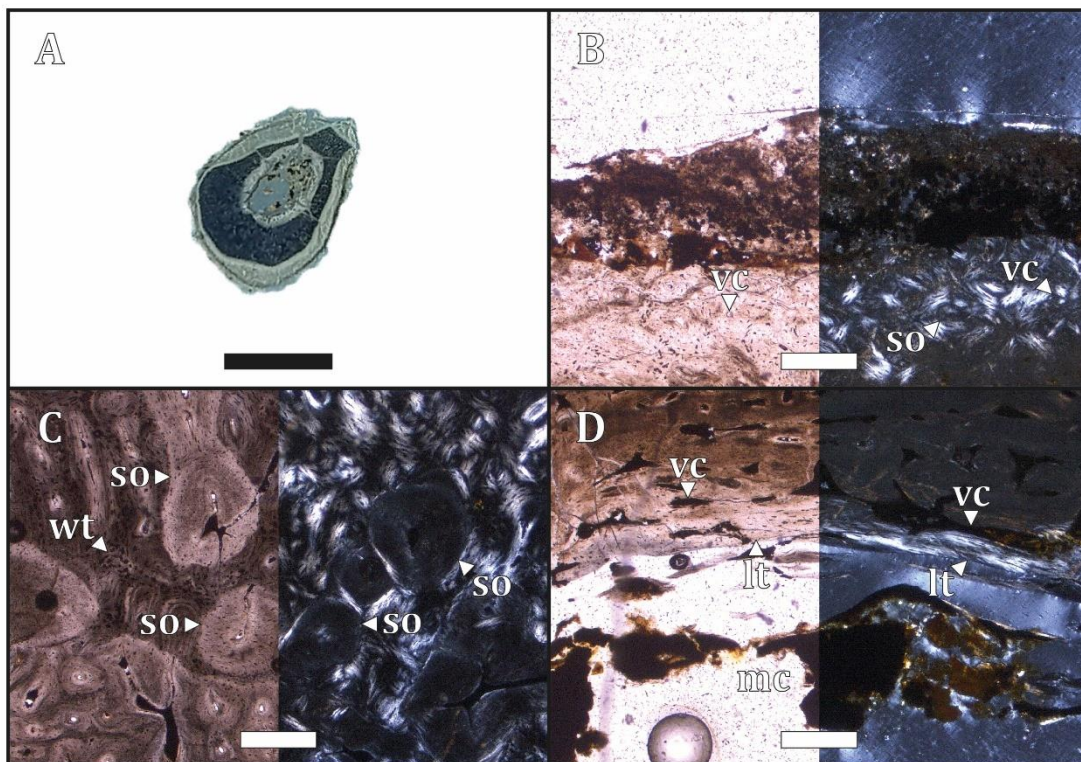


Figura 114. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 13-10 (Tibiotarso, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 13-XI-28-492

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis del tibiotarso exhibe un tejido compacto con una extensa cavidad medular bien delimitada (ver Fig. 115A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 115B) se observa una fina capa de tejido lamelar avascular, la cual presenta un *LAG* en su extensión. Asimismo la región cortical se encuentra remodelada por osteonas secundarias. La región perimedular (ver Fig. 115C) presenta un tejido compacto de osteonas secundarias con una distribución longitudinal. Estas osteonas remodelan un tejido primario constituido por una matriz ósea entretejida, la cual presenta lagunas de osteocitos *SO*. Asimismo se observó un canal vascular radial de gran extensión que recorre todo el margen perimedular. En la región medular (ver Fig. 115D) se observa una extensa cavidad medular que presenta un *ICL*. Esta capa se compone de tejido lamelar y presenta algunos canales radiales y circulares. Además la remodelación ósea también altera el *ICL*. La vascularización es principalmente longitudinal, observándose en menor medida, canales radiales y circulares hacia el margen medular. Presenta un elevado grado de remodelación ósea, exhibiendo restos de tejido primario y osteonas secundarias sobre el tejido cortical y medular. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

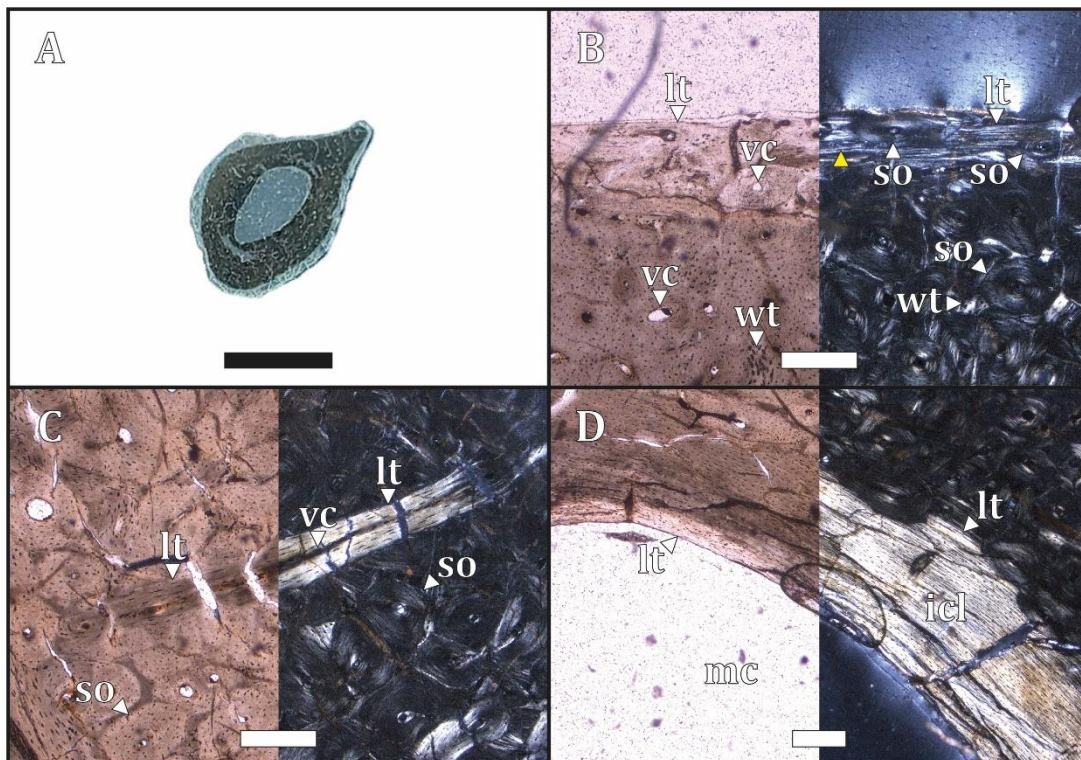


Figura 115. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) *LAGs*, (*icl*) capa circunferencial interna, (*Lt*) tejido lamelar, (*mc*) cavidad

medular, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

4.1.4. *Marambiornis exilis* MLP-PV 93-X-1-111

TM 8-1T/2T (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis presenta un tejido compacto y contiene tres cavidades medulares bien definidas, correspondientes a los metatarsales II, III y IV (ver Fig. 116A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 116B) no se logró identificar la matriz ósea debido al grado de meteorización de la sección. En la región perimedular (ver Fig. 116C) predomina el desarrollo de osteonas secundarias distribuidas con un patrón longitudinal y definidas por líneas cementantes. Estas osteonas se encuentran remodelando los vestigios de matriz ósea primaria, las cuales presentan lagunas de osteocitos *SO*. En la región medular (ver Fig. 116D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente y algunos espacios intertrabeculares rodeados de tejido lamelar. Asimismo, se logra apreciar algunas bahías de erosión sobre la región medular. Rodeando a las cavidades medulares de los metatarsales se observan bandas de tejido lamelar, las cuales conforman un *ICL*. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras, mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni líneas de crecimiento.

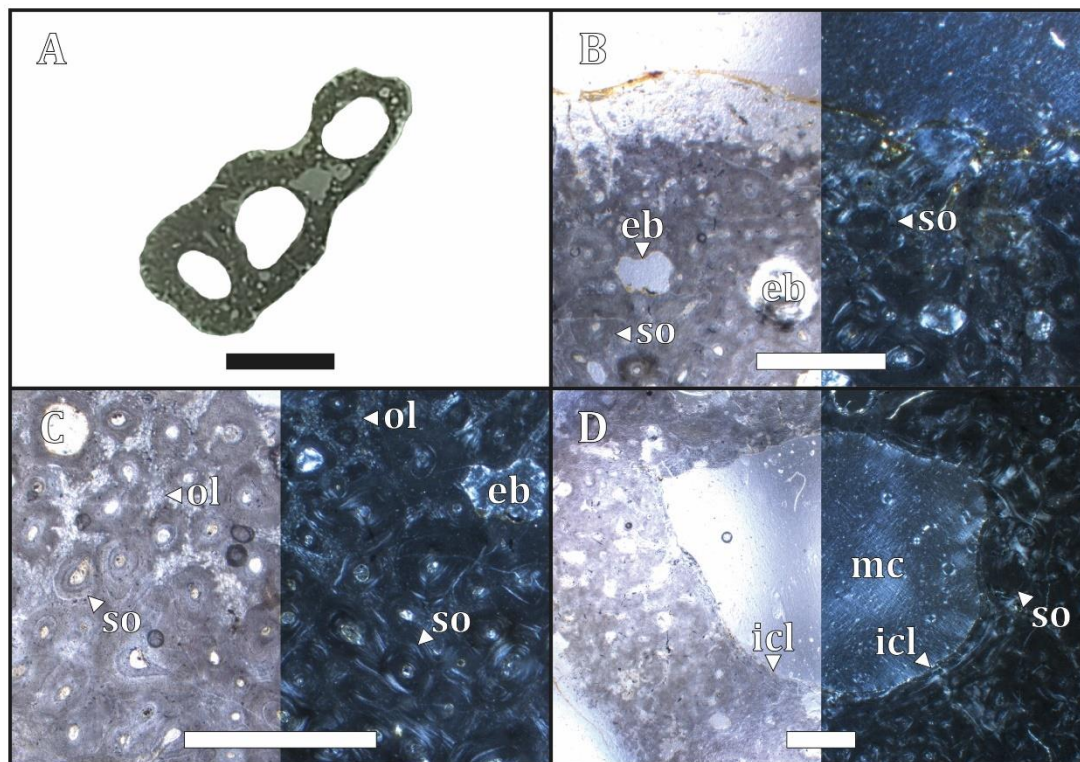


Figura 116. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (eb) bahías de erosión, (icl) capa circunferencial interna, (mc) cavidad medular, (ol) laguna de osteocitos y (so) osteonas secundarias. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

4.1.5. *Anthropornis grandis* MLP-PV 93-X-1-149

TM 5-T (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis presenta un tejido compacto, se observan tres cavidades medulares correspondientes a los metatarsales II, III y IV (ver Fig. 117A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 117B), debido al alto grado de meteorización que presenta la sección, no se logró identificar la matriz. Sin embargo, se observaron algunas osteonas secundarias sobre el margen cortical más externo. En la región perimedular (ver Fig. 117C) predomina el desarrollo de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal, las cuales se encuentran reemplazando la matriz ósea primaria. Estas osteonas se diferencian del resto de la matriz por líneas cementantes. En la región medular (ver Fig. 117D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente y algunos espacios intertrabeculares de escaso desarrollo. En las cavidades medulares de los metatarsales, se observa tejido lamelar, conformando un ICL. La vascularización es longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los

vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni líneas de crecimiento.

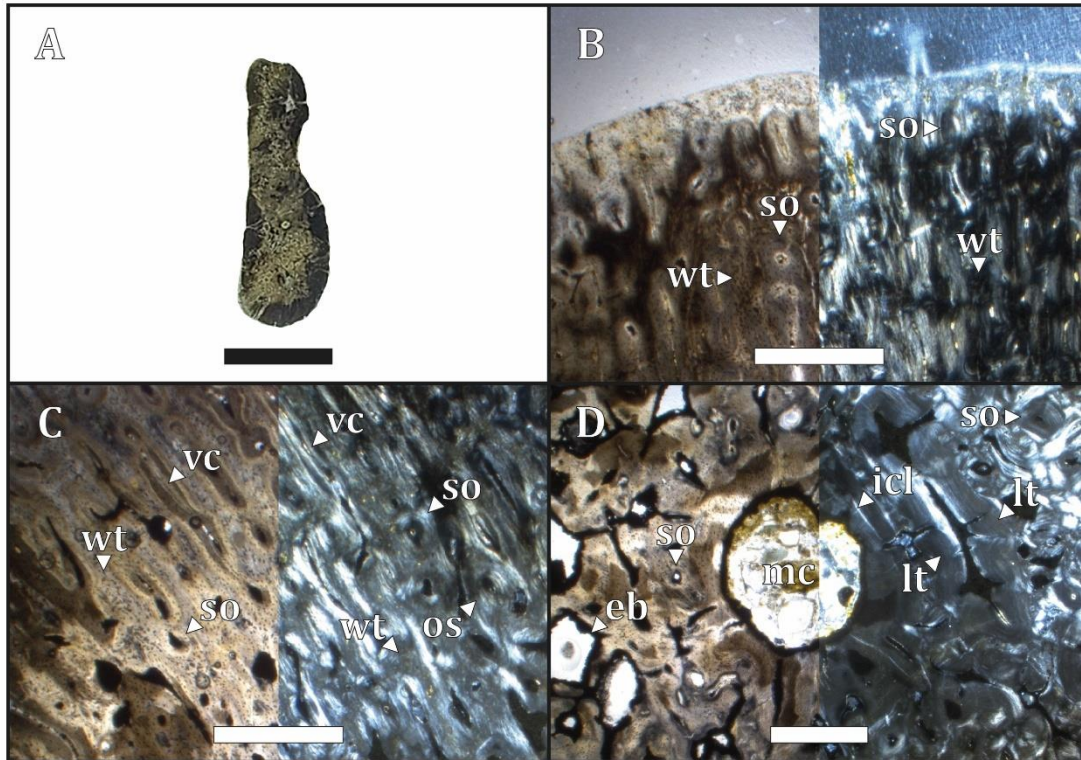


Figura 117. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (eb) bahías de erosión, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μm .

4.1.6. *Anthropornis nordenskjöldi*

CHO 14-01 (Húmero, sección proximal de la diáfisis) MLP-PV 88-I-1-463

Microanatomía: la sección proximal de la diáfisis exhibe un tejido óseo compacto y presenta una pequeña cavidad medular rodeada de espacios intertrabeculares de menor tamaño (ver Fig. 118A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 118B) se observó un tejido lamelar avascular, el cual presenta dos LAGs en su extensión. La región perimedular (ver Fig. 118C) presenta una matriz entretejida y se encuentra remodelada por osteonas secundarias distribuidas siguiendo un patrón vascular longitudinal y oblicuo. Éstas pueden presentar canales de Volkmann interconectando dos o más osteonas. En la región medular (ver Fig. 118D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual presenta espacios intertrabeculares rodeando la cavidad medular. Dichos espacios se encuentran delimitados por tejido lamelar. Tanto en la cavidad medular como en los espacios intertrabeculares se observan varios núcleos de pirita

framboidal y una serie de estructuras orgánicas de hábito filamentososo con una distribución irregular, que podrían corresponderse a bacterias u hongos. La vascularización es mayoritariamente longitudinal y oblicua, pero hacia el margen cortical el patrón cambia ligeramente hacia un aspecto laminar. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

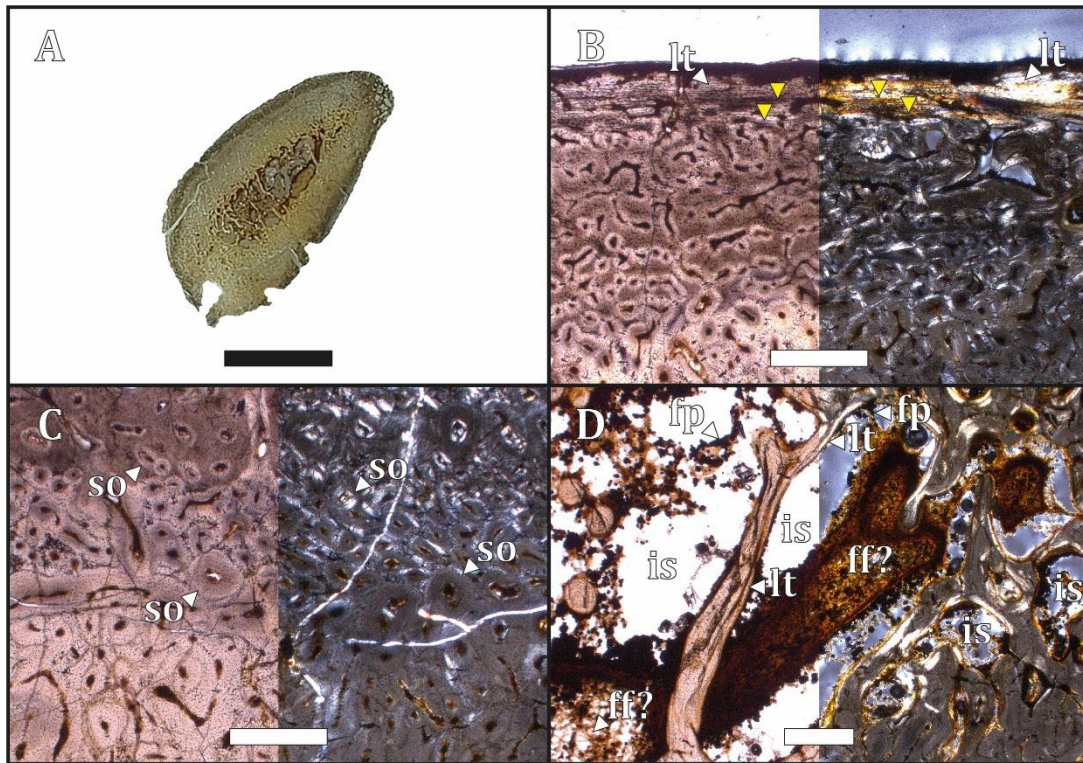


Figura 118. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (ff?) hongo filamentososo indefinido, (fp) pirita framboidal, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar y (so) osteonas secundarias. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

TM 1-1T/2T (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis) MLP-PV 84-II-1-19

Microanatomía: la sección media de la diáfisis exhibe un tejido óseo compacto y un grado de compactación elevado. Asimismo, presenta diversos espacios intertrabeculares muy reducidos en el centro de los metatarsales (ver Fig. 119A).

Histología: en el margen más externo de la región cortical (ver Fig. 119B), no se logró identificar la matriz ósea debido al alto grado de meteorización que presenta, sin embargo, se pueden observar pequeños canales vasculares. La región perimedular (ver Fig. 119C) presenta una matriz ósea entretejida con algunos canales vasculares primarios. Esta sección se encuentra

parcialmente remodelada por osteonas secundarias con una distribución longitudinal. En la región medular (ver Fig. 119D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente. En los centros de los metatarsales los espacios intertrabeculares son muy reducidos y se encuentran rodeados de tejido lamelar. Asimismo, sobre uno de los centros de los metatarsales se logró apreciar un *ICL* parcialmente remodelado. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras, mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni líneas de crecimiento.

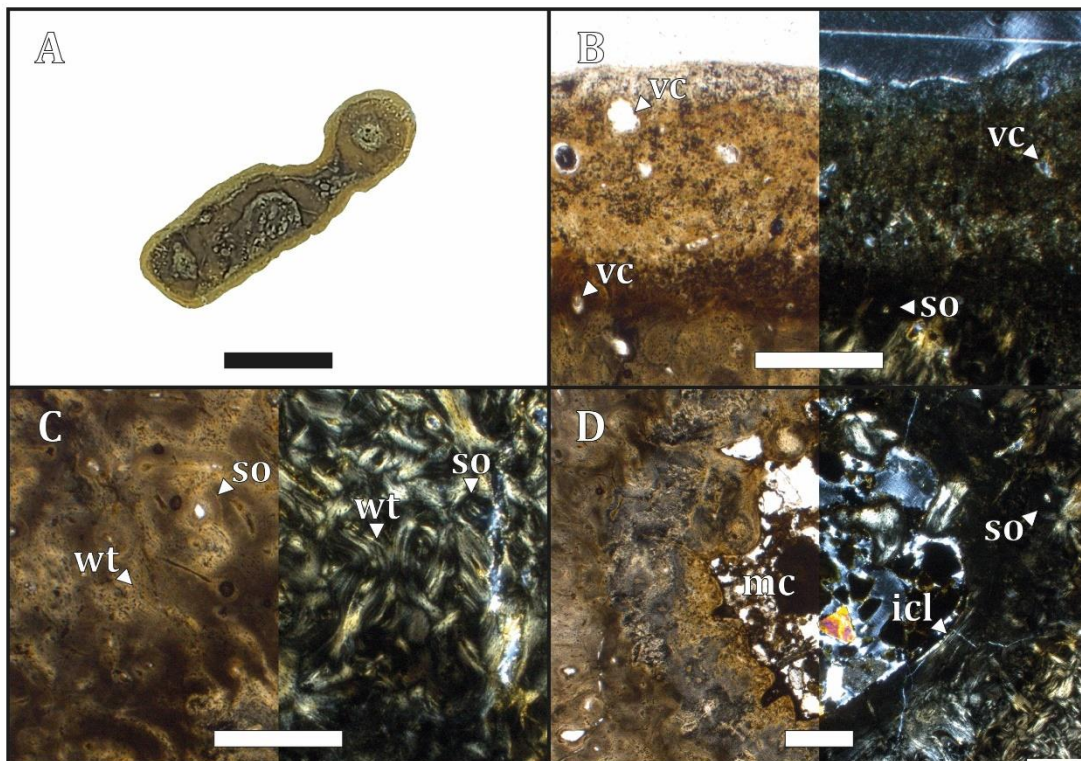


Figura 119. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (icl) capa circunferencial interna, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

4.1.7. *Palaeudyptes klekowskii*

CHO 15-01 (Fémur, sección media de la diáfisis) MLP-PV 11-II-20-15

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur exhibe un tejido óseo compacto y una cavidad medular rodeada de espacios intertrabeculares (ver Fig. 120A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 120B) se observa una delgada capa de tejido lamelar avascular. En la región perimedular (ver Fig. 120C) se observa una matriz ósea

entretrejida, la cual presenta osteonas secundarias remodelando la matriz. Estas osteonas se organizan longitudinalmente y pueden presentar canales de Volkmann. En la región medular (ver Fig. 120D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual presenta una serie de espacios intertrabeculares irregulares rodeando una pequeña cavidad medular. Esta cavidad medular presenta un margen irregular y no se encuentra delimitada por un ICL. Los espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar y dentro de dichos espacios pueden presentar pequeños nódulos de pirita framboidal. La vascularización es mayormente longitudinal, pero se observan en menor grado otros canales vasculares con un patrón reticular. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretrejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de *LAGs*.

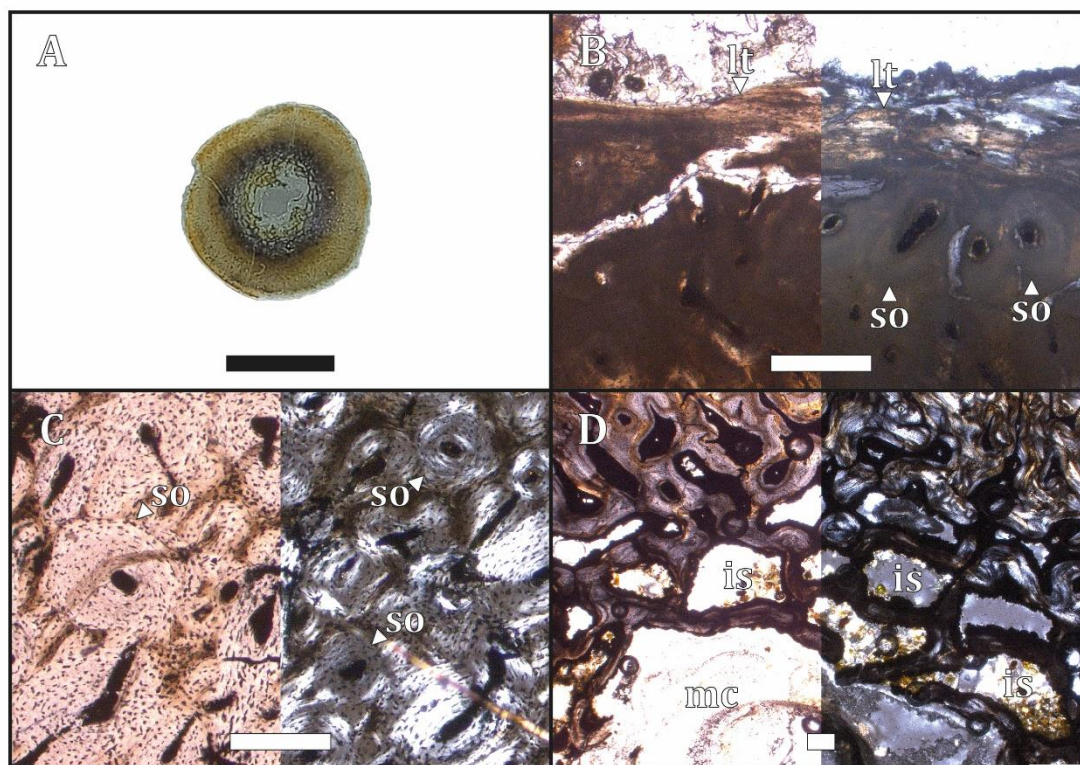


Figura 120. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular y (so) osteonas secundarias. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 15-02 (Tibiotarso, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 83-V-30-93

Microanatomía: la sección distal presenta un tejido óseo compacto y una pequeña cavidad medular rodeada de espacios intertrabeculares (ver Fig. 121A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 121B), debido al grado de meteorización que presenta la sección no se pudo identificar aspectos microestructurales. La región perimedular (ver Fig. 121C) se compone de osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal, el cual se encuentra remodelando el tejido primario. A pesar de que bajo luz polarizada no se puede discriminar el tipo de matriz ósea en los vestigios de tejido primario, ésta queda evidenciada por la morfología circular de las lagunas de osteocitos *SO*. La región medular (ver Fig. 121D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente, los espacios intertrabeculares son irregulares y están rodeados de tejido lamelar. Dentro de dichas cavidades se observan pequeños nódulos de pirita framboidal. La cavidad medular no se encuentra delimitada por un *ICL*. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentra en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de *LAGs*.

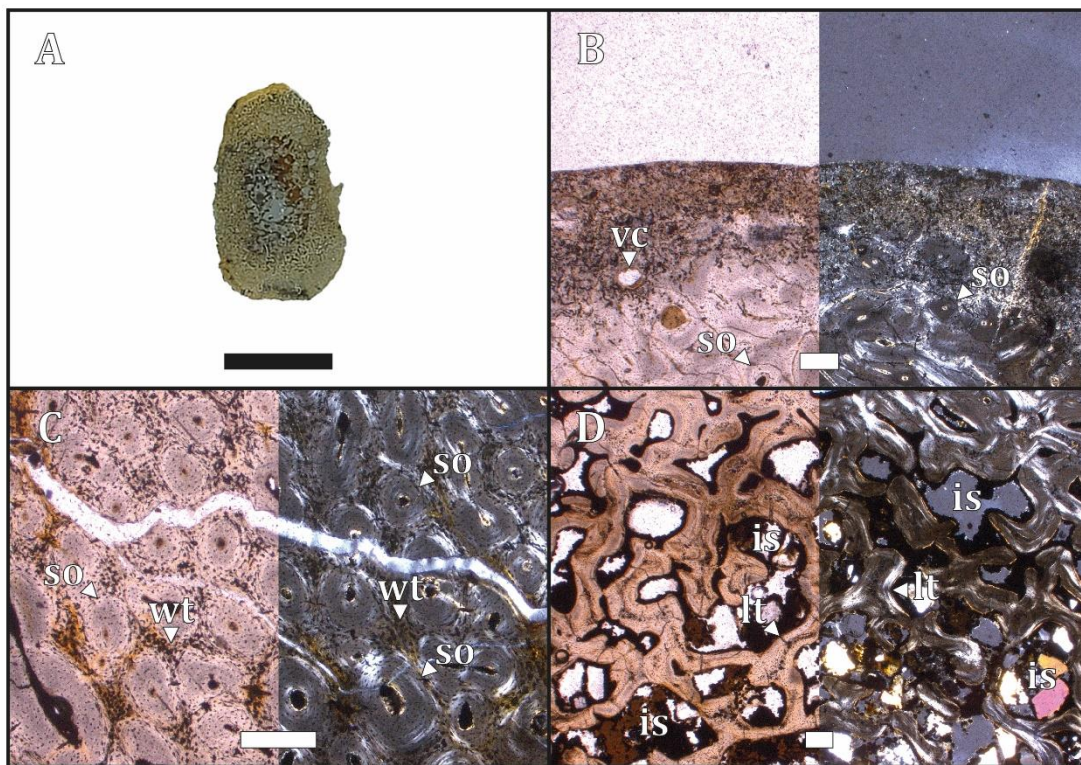


Figura 121. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 200 μm .

TM 3-T (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis) MLP-PV 83-V-30-17

Microanatomía: la sección media de la diáfisis solo abarca dos metatarsales indeterminados, el hueso exhibe un tejido compacto y presenta dos áreas en la región medular (correspondientes a los metatarsales) rodeadas de espacios intertrabeculares (ver Fig. 122A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 122B) presenta signos de meteorización. No se logró identificar la matriz ósea, sin embargo, se pudieron observar algunos canales vasculares longitudinales. En la región perimedular (ver Fig. 122C) se observa una matriz ósea entretejida con varias osteonas secundarias remodelando la matriz. Estas osteonas presentan claras líneas cementantes y una distribución longitudinal. Asimismo se pueden apreciar algunos canales de Volkmann interconectando las osteonas. En la región medular (ver Fig. 122D) se observa un tejido trabecular con varios espacios intertrabeculares. Si bien se puede observar una cavidad medular, ésta no se encuentra bien delimitada por un tejido circunferencial y puede converger con otros espacios intertrabeculares adyacentes. Dichos espacios se encuentran rodeados de tejido lamelar y algunas trabéculas óseas pueden invadir el centro de la región medular. La vascularización es longitudinal y la remodelación ósea llega hasta la región medular. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de *LAGs*.

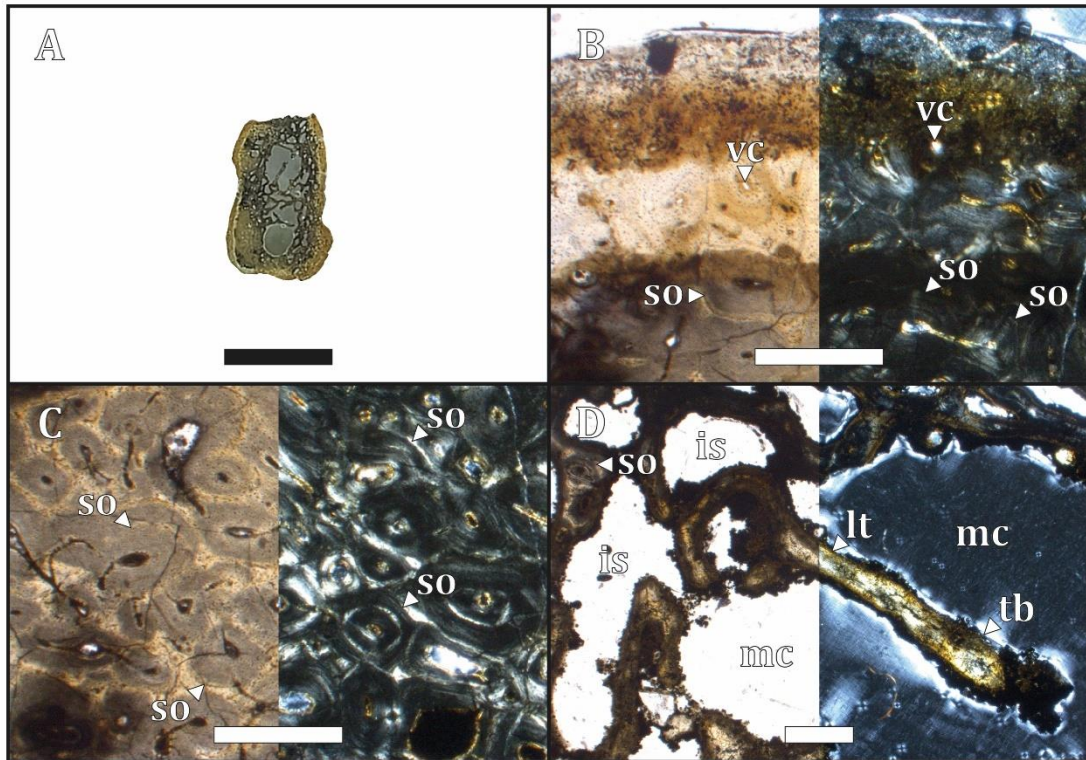


Figura 122. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

4.1.8. *Palaeudyptes gunnari*

CHO 16-01 (Tibiotarso, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 84-II-1-47

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis exhibe un tejido compacto con una cavidad medular rodeada de otros espacios intertrabeculares de menor tamaño (ver Fig. 123A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 123B) no se pudieron apreciar aspectos microestructurales debido al grado de meteorización de la sección. La región perimedular (ver Fig. 123C) presenta una matriz ósea entretejida remodelada por osteonas secundarias organizadas en un patrón vascular longitudinal. La región medular (ver Fig. 123D) presenta un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados de tejido lamelar. La cavidad medular no se encuentra delimitada por un ICL y converge con otros espacios intertrabeculares. La vascularización es principalmente longitudinal, pero se observan otros canales vasculares con patrones reticulares. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de

forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primario entretejida. No se observó la presencia de fibras de Sharpey, tejido medular ni LAGs.

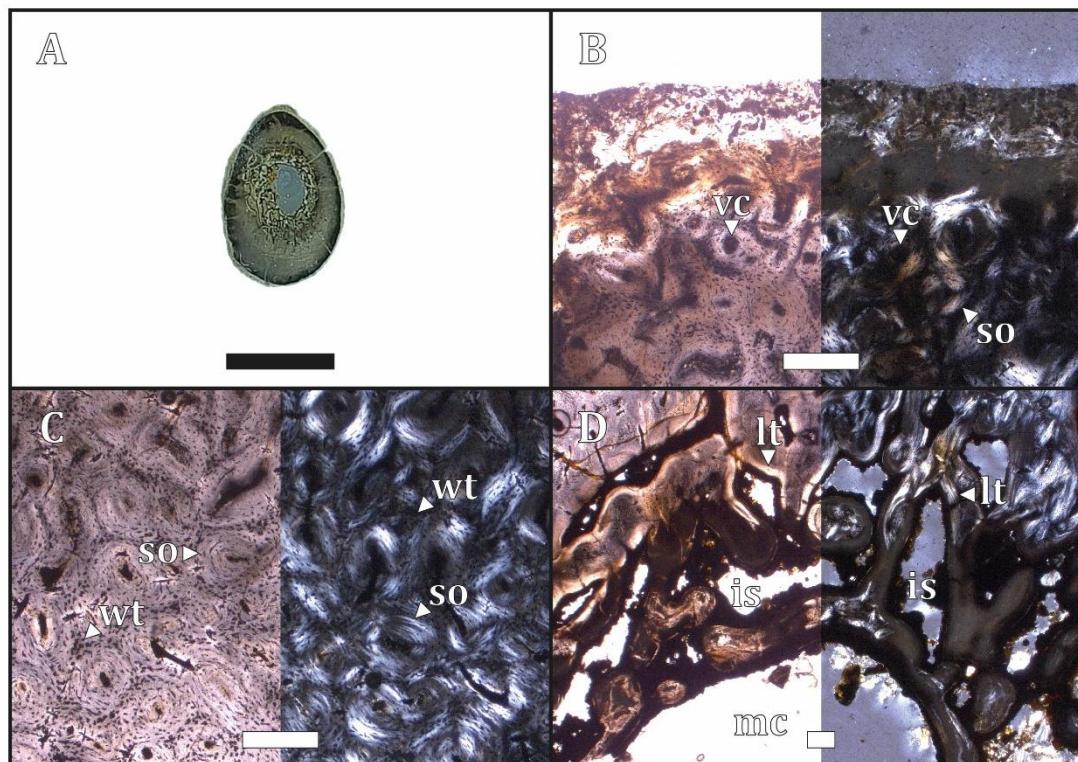


Figura 123. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 16-02 (Tibiotarso, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 93-X-1-69

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis presenta un tejido compacto con una cavidad medular bien definida (ver Fig. 124A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 124B) no se pudieron apreciar aspectos microestructurales debido al grado de meteorización que presenta la sección. La región perimedular (ver Fig. 124C) presenta una matriz ósea entretejida, remodelada por osteonas secundarias bien definidas por líneas cementantes y distribuidas con un patrón vascular longitudinal. La remodelación ósea llega hasta la región medular. En la región medular (ver Fig. 124D) se observan solo dos espacios intertrabeculares reducidos, rodeados de tejido lamelar. La cavidad medular se encuentra delimitada por un ICL con presencia de canales vasculares radiales. La vascularización es mayormente longitudinal y en menor grado radial. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño, de forma circular y se

encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de LAGs.

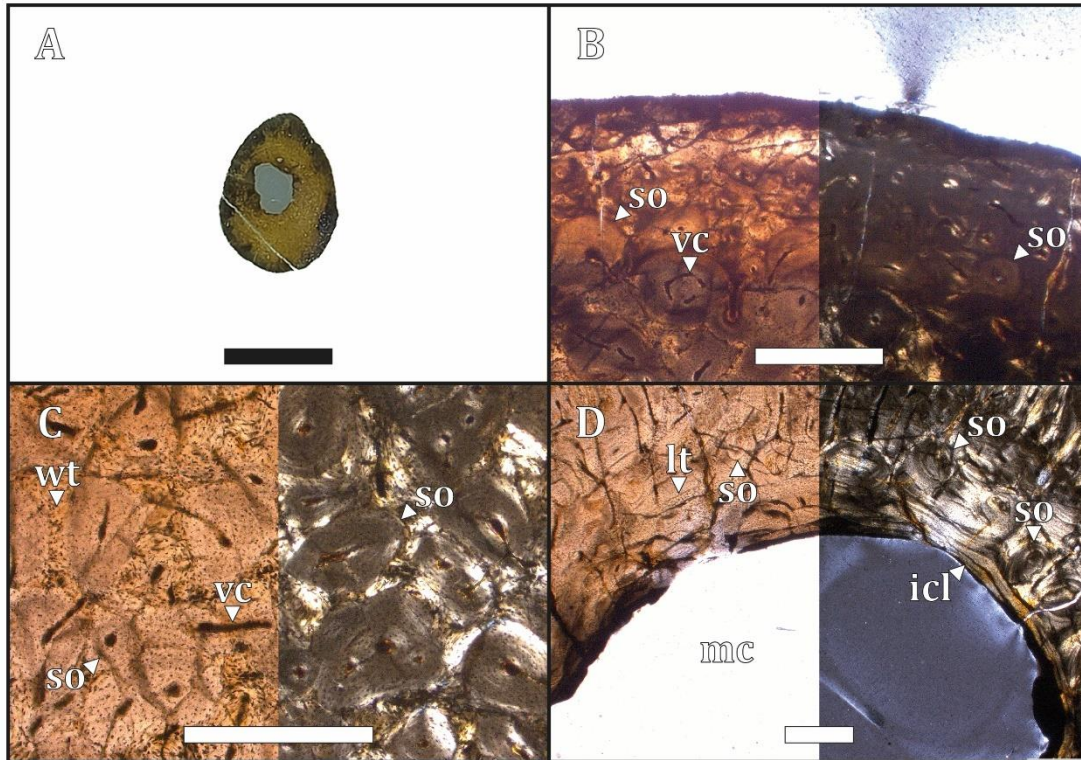


Figura 124. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (icl) capa circunferencial interna, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

TM 4-1T/2L (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis) MLP-PV 82-IV-23-6

Microanatomía: la sección media de la diáfisis exhibe un tejido compacto con algunos espacios intertrabeculares muy reducidos, correspondientes a la cavidad medular de los metatarsales (ver Fig. 125A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 125B) no se logra apreciar aspectos microestructurales debido al grado de meteorización de la sección. La región perimedular (ver Fig. 125C) presenta una matriz ósea entretejida y varias osteonas secundarias con una distribución longitudinal, las cuales remodelan la matriz ósea primaria. Asimismo se pueden apreciar algunas bahías de erosión sobre este margen. En la región medular (ver Fig. 125D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente y una cavidad medular muy reducida. Dicha cavidad se encuentra rodeada por un ICL parcialmente remodelada. Asimismo el tejido de la región medular exhibe varias bahías de erosión. La vascularización es longitudinal y la remodelación ósea se extiende desde el margen medular al cortical. Las lagunas de

osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de *LAGs*.

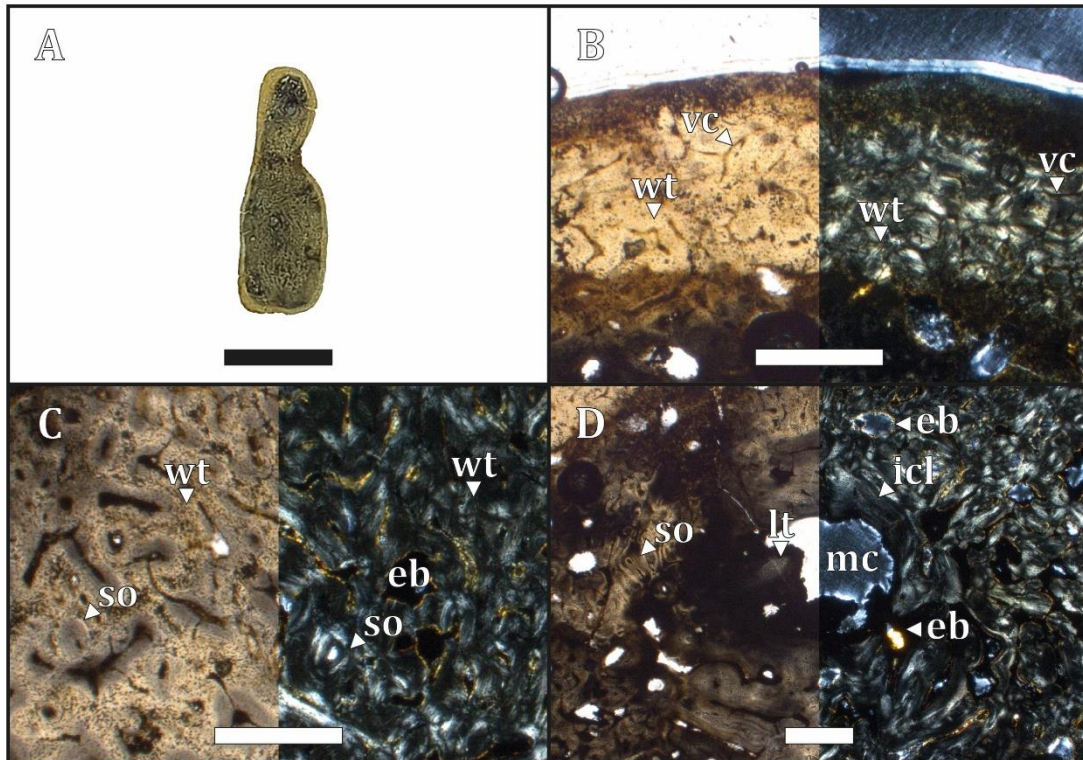


Figura 125. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (eb) bahías de erosión, (icl) capa circunferencial interna, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

4.1.9. *Palaeudyptes* sp.

CHO 17-01 (Húmero, sección proximal de la diáfisis) MLP-PV 13-XI-28-166

Microanatomía: la sección proximal de la diáfisis exhibe un tejido óseo compacto y en el centro de la sección se observan varios espacios intertrabeculares (ver Fig. 126A).

Histología: a pesar del grado de meteorización que presenta la muestra, en la región cortical (ver Fig. 126B) se logró identificar una fina capa de tejido lamelar y un *LAG* de escasa extensión circunferencial. En la región perimedular (ver Fig. 126C) se observó una matriz ósea entretejida con un extenso desarrollo de osteonas secundarias organizadas con un patrón vascular longitudinal. Asimismo, sobre el margen perimedular, se observó un canal nutricio revestido por varias lamelas. Hacia la región medular (ver Fig. 126D) se observa un tejido

trabecular, con un extenso desarrollo de espacios intertrabeculares irregulares y revestidos por tejido lamelar. En términos generales la vascularización es reticular observándose un gran número de canales vasculares longitudinales y, en menor cantidad, canales circulares, radiales y oblicuos. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas: aquellas derivadas de la osteogénesis dinámica (DO), son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras; mientras que las lagunas derivadas de la osteogénesis estática (SO), son de mayor tamaño y de forma más circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

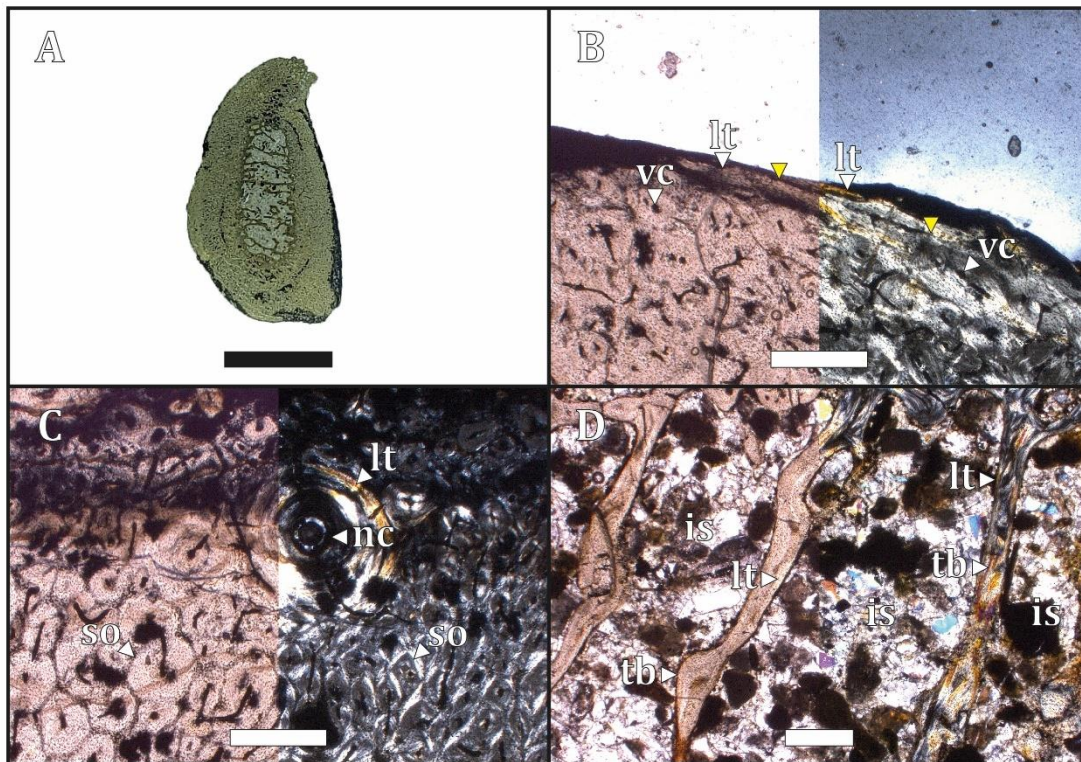


Figura 126. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (nc) canal nutricio, (so) osteonas secundarias, (tb) hueso trabecular y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 17-02 (Húmero, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 13-XI-28-172

Microanatomía: en la sección distal de la diáfisis se observa un tejido óseo compacto y hacia en el centro de la sección varios espacios intertrabeculares (ver Fig. 127A).

Histología: la región cortical (ver Fig. 127B) presenta un alto grado de meteorización, sin embargo, se logró identificar algunas lamelas con una distribución circunferencial. En la región perimedular (ver Fig. 127C) predomina una matriz entretejida con un extenso desarrollo de osteonas secundarias organizadas espacialmente de forma longitudinal y pueden presentar

canales de Volkmann. En la región medular (ver Fig. 127D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares. Asimismo, dichos espacios se encuentran revestidos de tejido lamelar. La vascularización es reticular, con una predominancia de canales longitudinales. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño y de forma circular. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de LAGs.

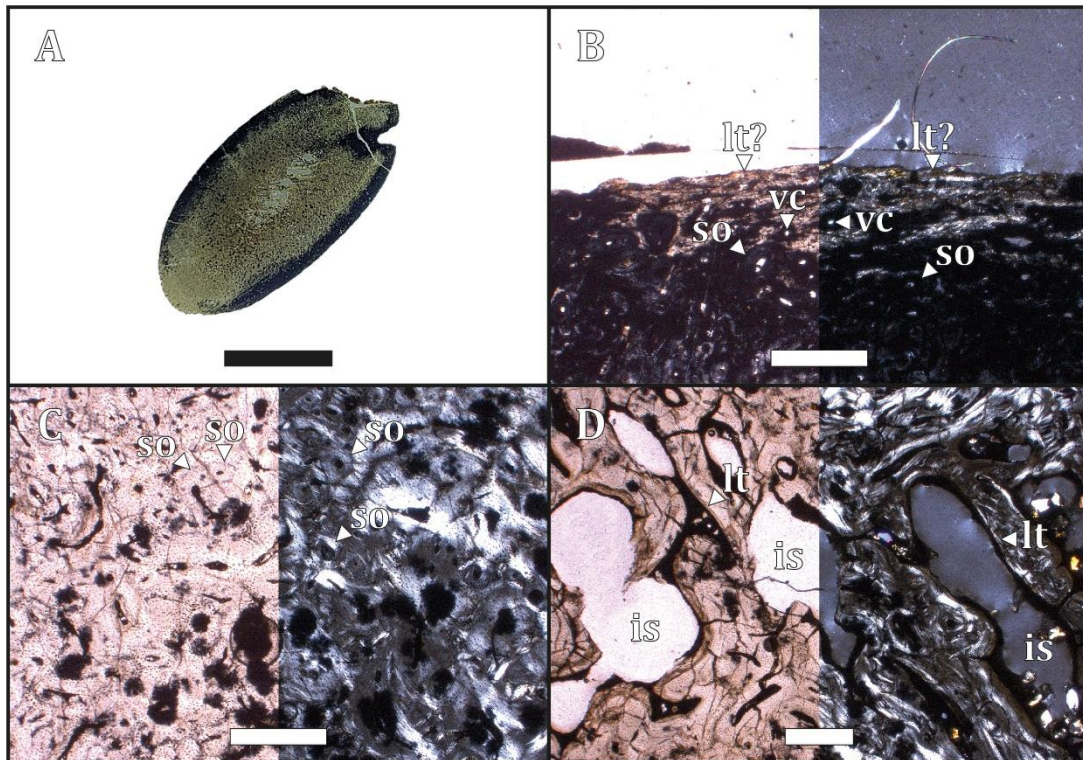


Figura 127. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (lt?) tejido lamelar indefinido, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 17-03 (Húmero, sección proximal de la diáfisis) MLP-PV 13-XI-28-444

Microanatomía: la sección proximal de la diáfisis presenta un tejido óseo compacto, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares hacia la región medular (ver Fig. 128A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 128B), debido al alto grado de meteorización que presenta la sección, no se pudo divisar la matriz ósea ni aspectos microestructurales. En la región perimedular (ver Fig. 128C) predomina una matriz ósea entretejida, remodelada por osteonas secundarias orientadas longitudinalmente. Sobre el margen lateral, la región perimedular presenta fibras de Sharpey dispuestas lateroventralmente. En la región medular

(ver Fig. 128D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente con un extenso espacio medular bien definido por un tejido circunferencial. Estos se encuentran revestidos por tejido lamelar y diferenciadas por LAGs (entre diez y doce líneas) conformando un ICL. Asimismo esta estructura presenta varios canales radiales. La vascularización es reticular, con un predominio de canales longitudinales. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño y de forma circular. No se observaron la presencia de tejido medular.

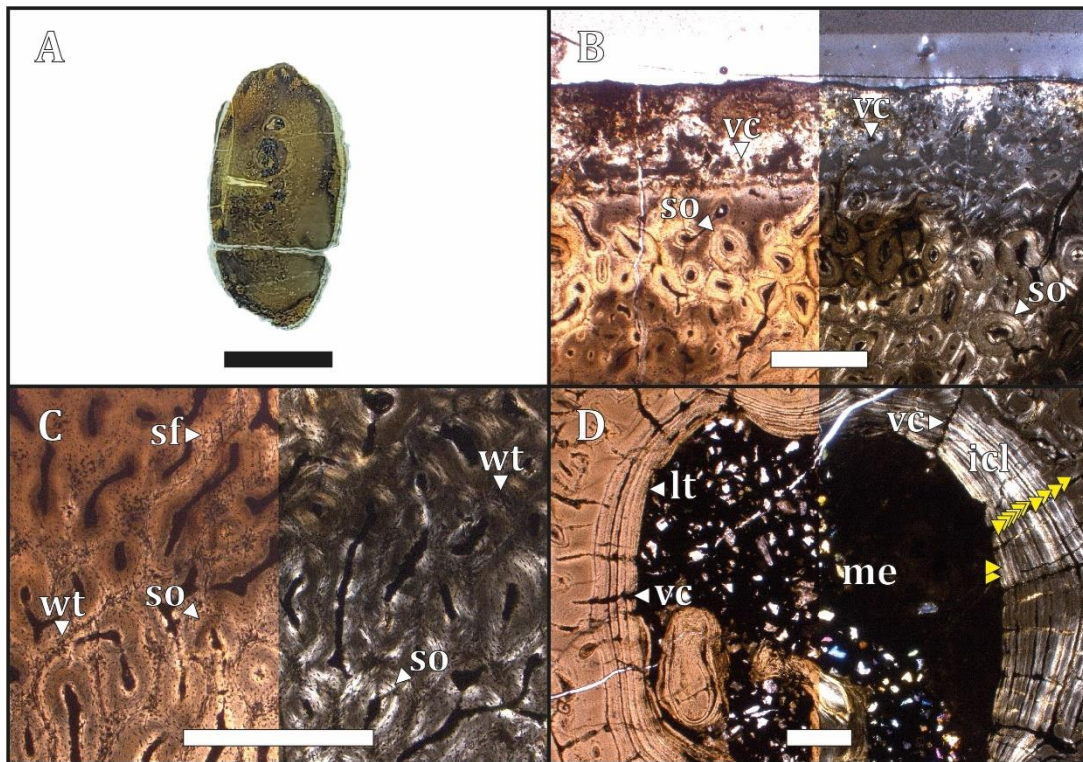


Figura 128. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (icl) capa circunferencial interna, (lt) tejido lamelar, (me) espacio medular, (sf) fibras de Sharpey, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 17-04 (Fémur, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 94-III-15-306

Microanatomía: el fémur presenta en la sección distal de la diáfisis un tejido óseo compacto y dos espacios intertrabeculares mayores (ver Fig. 129A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 129B) presenta una delgada capa de tejido lamelar mayormente avascular la cual contiene dos LAGs. En el margen externo de la región perimedular (ver Fig. 129C) se observan pequeñas osteonas secundarias con una disposición

laminar. Ya en el margen más interno de la región perimedular las osteonas secundarias presentan un mayor tamaño y su distribución vascular es longitudinal. En la región medular (ver Fig. 129D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente con presencia de osteonas secundarias remodelando el tejido. También se observaron dos espacios medulares mayores con un margen irregular. Estas cavidades no se encuentran definidas por un *ICL*, sino que se encuentran rodeadas de otros espacios intertrabeculares los cuales presentan una forma irregular y se encuentran tapizados por tejido lamelar. En general la vascularización es reticular con una predominancia de canales longitudinales, sin embargo, los patrones vasculares van cambiando desde la región medular a la cortical. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño y de forma circular. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

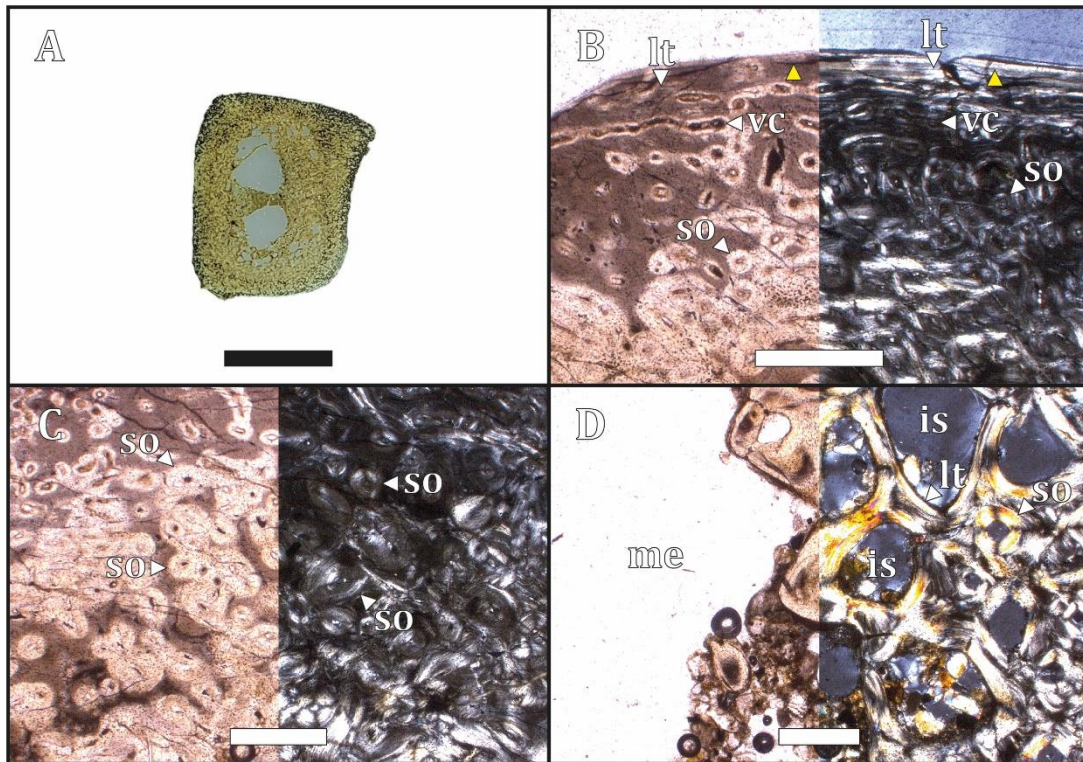


Figura 129. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (me) espacio medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 µm.

CHO 17-05 (Tibiotarso, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 83-I-20-70

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis el tibiotarso presenta un tejido óseo compacto con una cavidad medular rodeada por otros espacios intertrabeculares (ver Fig. 130A).

Histología: a pesar del grado de meteorización, en la región cortical (ver Fig. 130B) se logra divisar una delgada capa de tejido lamelar y un LAG de escasa extensión. La región perimedular (ver Fig. 130C) presenta una matriz entretejida remodelada por osteonas secundarias con un patrón vascular longitudinal. Asimismo el tamaño de las osteonas disminuye hacia el margen cortical. En la región cortical (ver Fig. 130D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, en donde los espacios intertrabeculares son irregulares y se encuentran rodeados por varias bandas de tejido lamelar. Hacia el interior de la región medular se observa una gran cavidad, no delimitada por un ICL, la cual converge con otros espacios intertrabeculares. La vascularización de la sección es reticular con una predominancia de canales longitudinales. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño y de forma circular. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de LAGs.

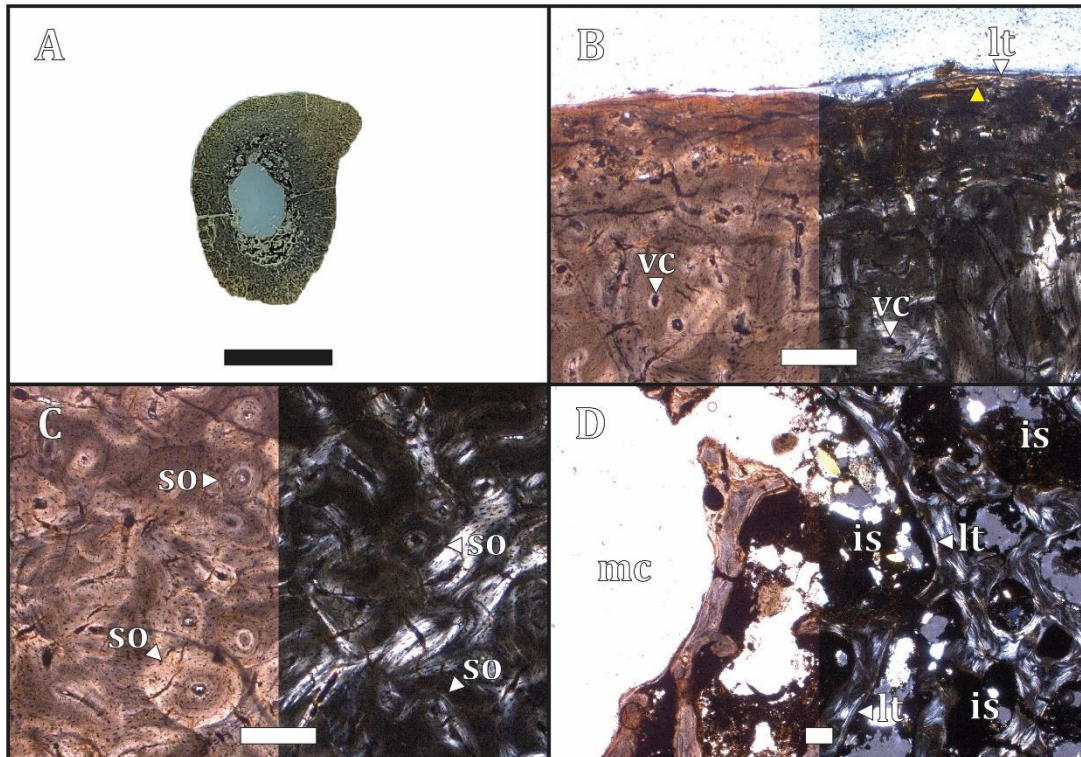


Figura 130. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (▲ amarillo) LAGs, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

4.1.10. *Archaeospheniscus lopedelli* MLP-PV 84-II-1-111

CHO 18-01 (Húmero, sección proximal de la diáfisis)

Microanatomía: la sección proximal de la diáfisis exhibe un tejido compacto, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares sobre el margen medular (ver Fig. 131A).

Histología: a pesar del grado de meteorización, en la región cortical (ver Fig. 131B) se distingue un tejido compacto compuesto por una fina capa de lamelas. Hacia la región cortical la vascularización es laminar, observándose algunos canales dispuestos circular y longitudinalmente. En la región perimedular (ver Fig. 131C) se observa una matriz ósea entretejida y varias osteonas secundarias remodelando el tejido. Estas osteonas presentan un patrón longitudinal y pueden exhibir canales de Volkmann. En la región medular (ver Fig. 131D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente y varios espacios intertrabeculares irregulares rodeados de tejido lamelar. La vascularización es principalmente longitudinal, aunque hacia el margen cortical el patrón tiende a ser laminar. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño y de forma circular. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de LAGs.

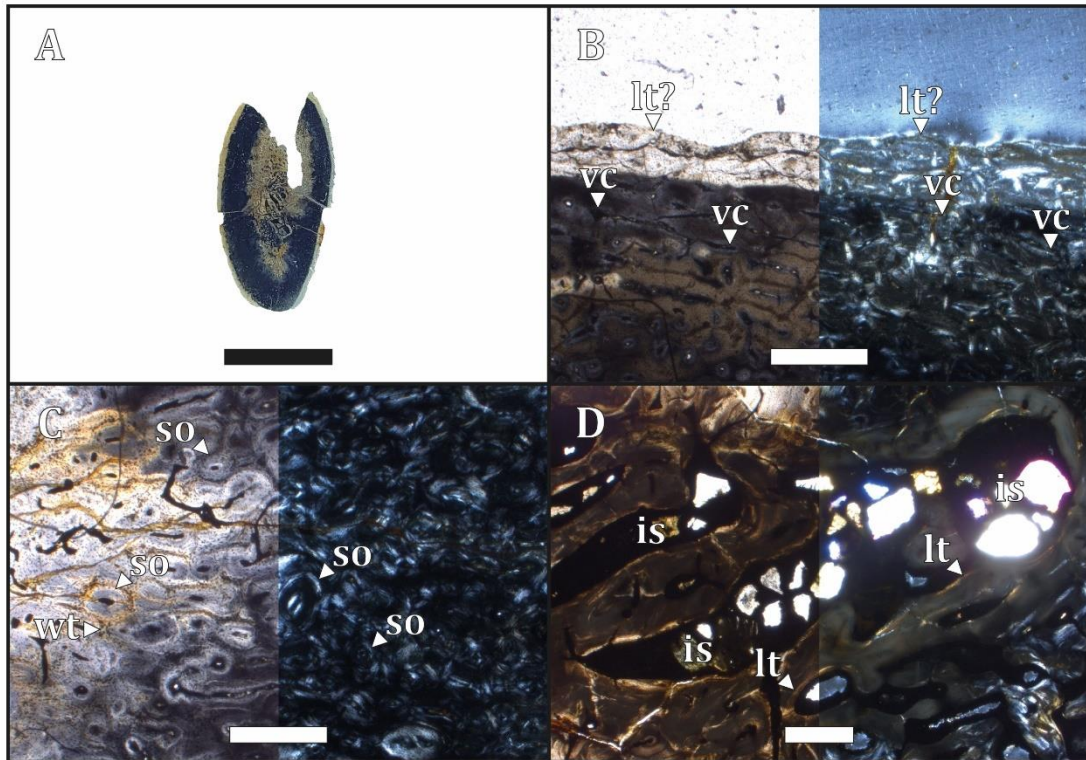


Figura 131. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (lt?) tejido lamelar indefinido, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

4.1.11. *Archaeospheniscus wimani* MLP-PV 91-II-4-173

TM 6-T (Tarsometatarso, sección media de la diáfisis)

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del tarsometatarso exhibe un tejido compacto con algunos espacios intertrabeculares muy reducidos sobre la región cortical, correspondientes a los metatarsales II, III y IV (ver Fig. 132A).

Histología: debido al alto grado de meteorización de la región cortical (ver Fig. 132B), no se puede distinguir el tipo de matriz ósea. En la región perimedular (ver Fig. 132C) se observa un tejido compacto de osteonas secundarias, las cuales se encuentran remodelando una matriz ósea entretejida. Estas osteonas están definidas por líneas cementantes y presentan un patrón vascular longitudinal. En la región medular (ver Fig. 132D) de los metatarsales se observa un tejido trabecular compactado secundariamente. Estos espacios intertrabeculares se encuentran rodeados de tejido lamelar y pueden converger con otros espacios intertrabeculares de menor talla. Asimismo, las cavidades medulares de los metatarsales presentan un ICL. La vascularización es reticular, pero debido al grado de remodelación predominan los canales longitudinales. Las lagunas de osteocitos DO son de menor tamaño, discoidales y se orientan

según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos SO son de mayor tamaño y de forma circular. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de LAGs.

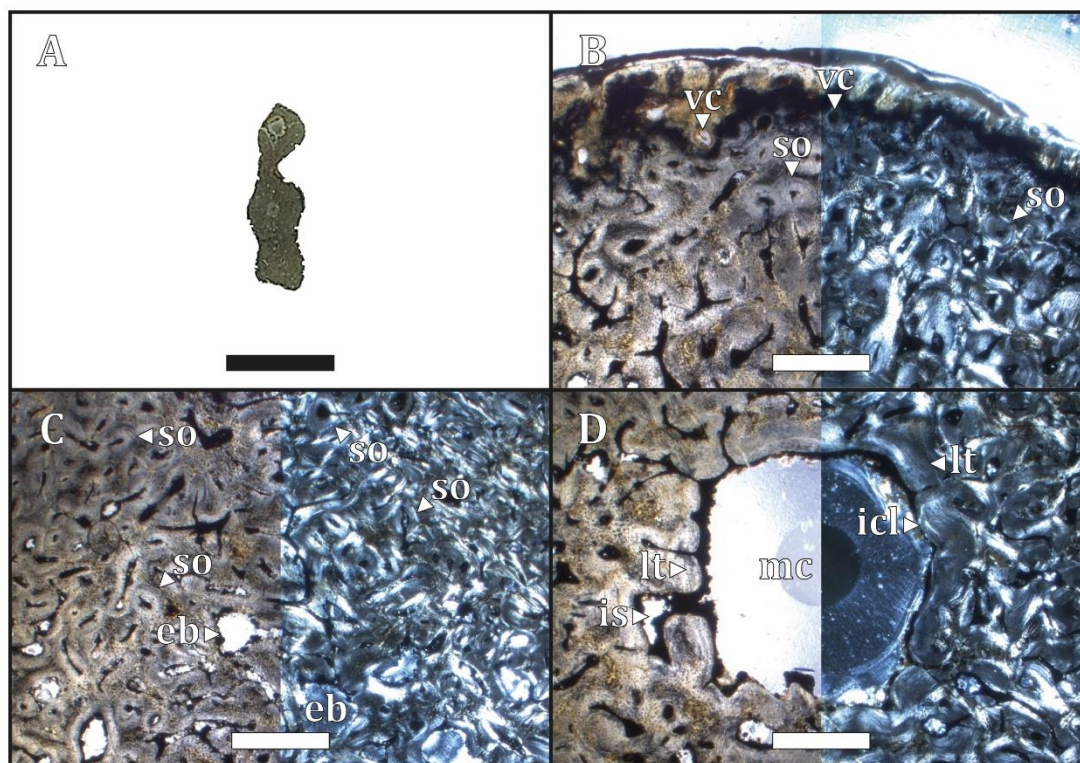


Figura 132. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (eb) bahías de erosión, (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

4.1.12. Sphenisciformes indet.

CHO 19-01 (Húmero, sección proximal de la diáfisis) MLP-PV 13-XI-28-385

Microanatomía: la sección proximal de la diáfisis del húmero exhibe un tejido compacto con una cavidad medular bien delimitada (ver Fig. 133A).

Histología: la sección presenta un elevado grado de meteorización y varias microfracturas en toda su extensión. En la región cortical (ver Fig. 133B) se logró discriminar algunas lamelas birrefringentes con una distribución circular. La región perimedular (ver Fig. 133C) se observa un tejido compacto compuesto por varios canales vasculares organizados en osteonas primarias y secundarias. Estas osteonas presentan una distribución principalmente longitudinal. En la región medular (ver Fig. 133D) se observó una extensa cavidad medular, la cual no presenta ningún tejido circunferencial en forma de ICL. El margen de la cavidad medular es irregular y se observan algunos espacios intertrabeculares muy reducidos alrededor de la

cavidad medular. Se identificaron algunas osteonas secundarias en la región medular. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos presentan dos morfologías bien definidas: aquellas derivadas de la osteogénesis dinámica (DO), son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras; mientras que las lagunas derivadas de la osteogénesis estática (SO), son de mayor tamaño y de forma más circular y se encuentran en la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de LAGs.

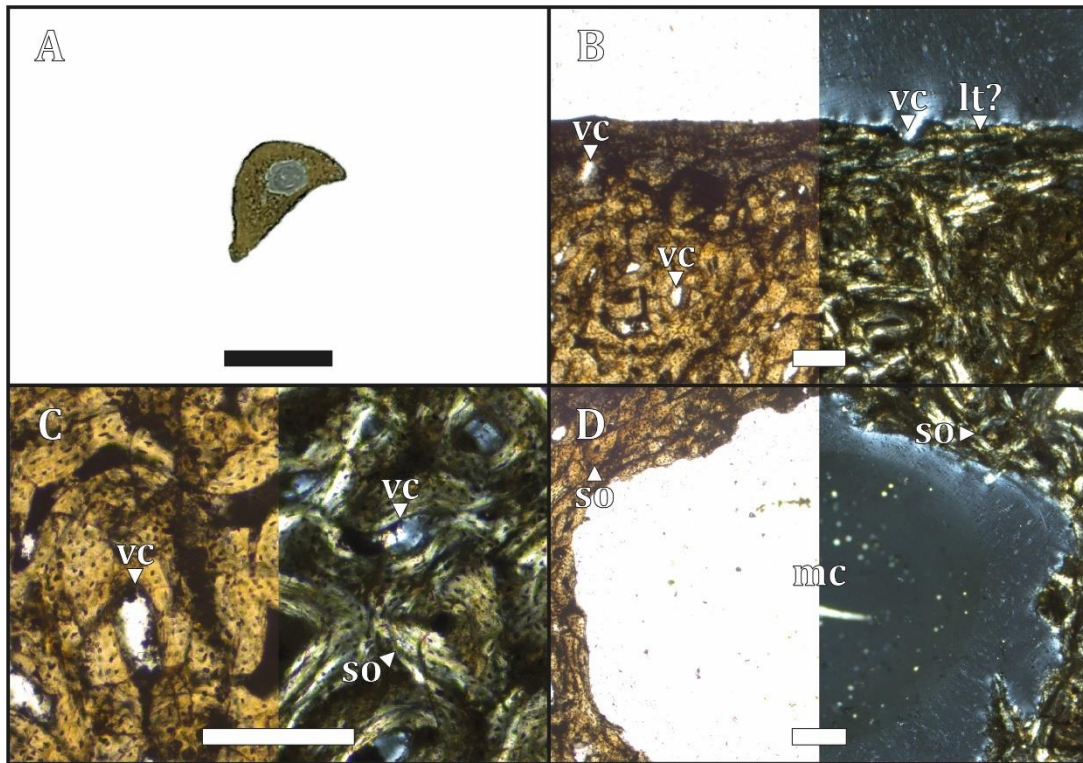


Figura 133. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (lt?) tejido lamelar indefinido, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 µm.

CHO 19-02 (Fémur, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 12-I-20-150

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis del fémur presenta un tejido compacto con una extensa cavidad medular (ver Fig. 134A).

Histología: debido al alto grado de meteorización de la región cortical (ver Fig. 134B), no fue posible determinar el tipo de matriz ósea. La región perimedular (ver Fig. 134C) presenta una matriz entretejida, la cual se encuentra remodelada por osteonas secundarias con una distribución longitudinal. Asimismo estas osteonas pueden presentar canales de Volkmann. La región medular (ver Fig. 134D) presenta un nivel elevado de meteorización. No obstante, se

lograron distinguir algunos espacios intertrabeculares menores, rodeando una cavidad medular. Esta cavidad presenta un margen irregular y no exhibe ningún tejido que la delimite. La remodelación ósea llega hasta la región medular. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de LAGs.

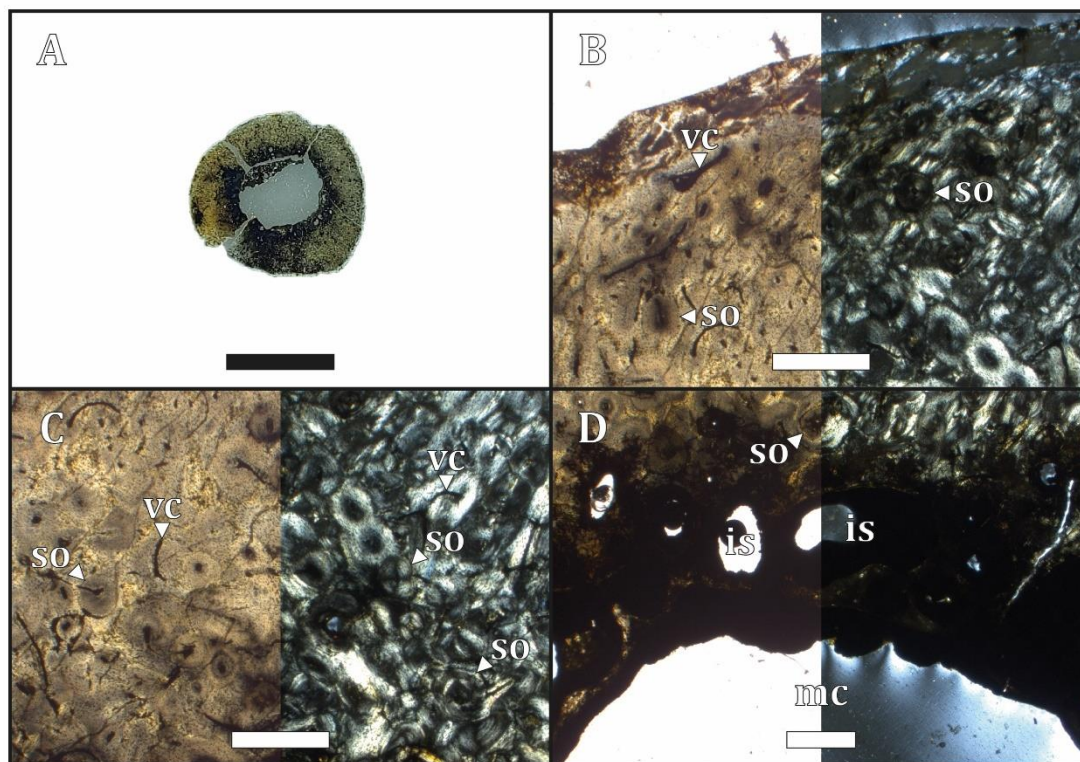


Figura 134. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 1 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 19-03 (Fémur, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 91-II-4-280

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis del fémur presenta un tejido compacto con una extensa cavidad medular (ver Fig. 135A).

Histología: en la región cortical (ver Fig. 135B) se observó una fina capa avascular de tejido lamelar. En la región perimedular (ver Fig. 135C) se observa una matriz ósea entretejida, la cual se encuentra extensamente remodelada por osteonas secundarias con una distribución longitudinal. Asimismo se observó un canal nutricio sobre este margen. En la región medular (ver Fig. 135D) se observó una extensa cavidad medular rodeada parcialmente por tejido

lamelar, conformando un *ICL* de escaso espesor. La remodelación ósea llega hasta el margen medular. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de *LAGs*.

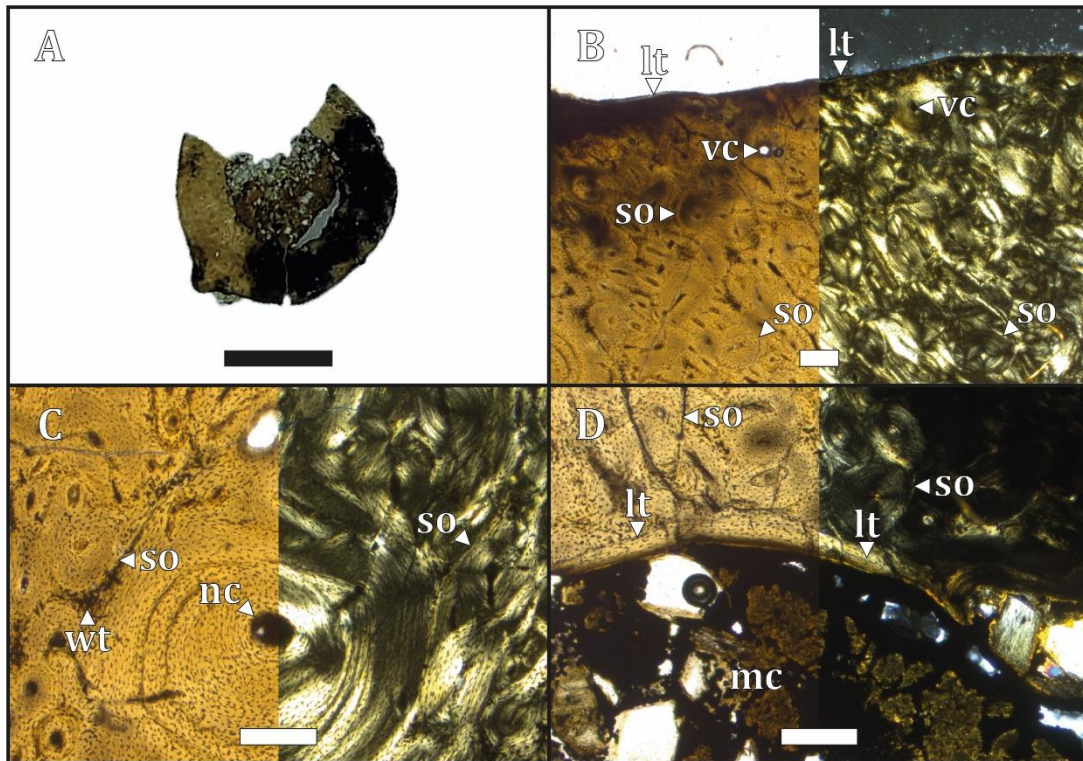


Figura 135. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (nc) canal nutricional, (so) osteonas secundarias, (vc) canal vascular y (wt) matriz ósea entretejida. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 200 μ m.

CHO 19-04 (Fémur, sección media de la diáfisis) MLP-PV 91-II-4-282

Microanatomía: la sección media de la diáfisis del fémur exhibe un tejido cortical compacto y una gran cavidad medular, rodeada de espacios intertrabeculares de menor talla (ver Fig. 136A).

Histología: debido al alto grado de meteorización y microfracturas que presenta la sección, en la región cortical (ver Fig. 136B) se dificultó la discriminación de la matriz ósea. La región perimedular (ver Fig. 136C) presenta un tejido compacto, compuesto por osteonas secundarias distribuidas longitudinalmente. Estas osteonas se diferencian por claras líneas cementantes y remodelan casi por completo la matriz ósea primaria. En la región medular (ver

Fig. 136D) se observa un tejido trabecular compactado secundariamente, el cual conserva algunos espacios intertrabeculares irregulares tapizados por tejido lamelar. Hacia el interior de la región medular, se observó una cavidad medular con un borde irregular y discontinuo, la cual puede converger con otros espacios intertrabeculares de menor talla. Además la remodelación ósea llega hasta la región medular. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey, tejido medular, ni la presencia de *LAGs*.

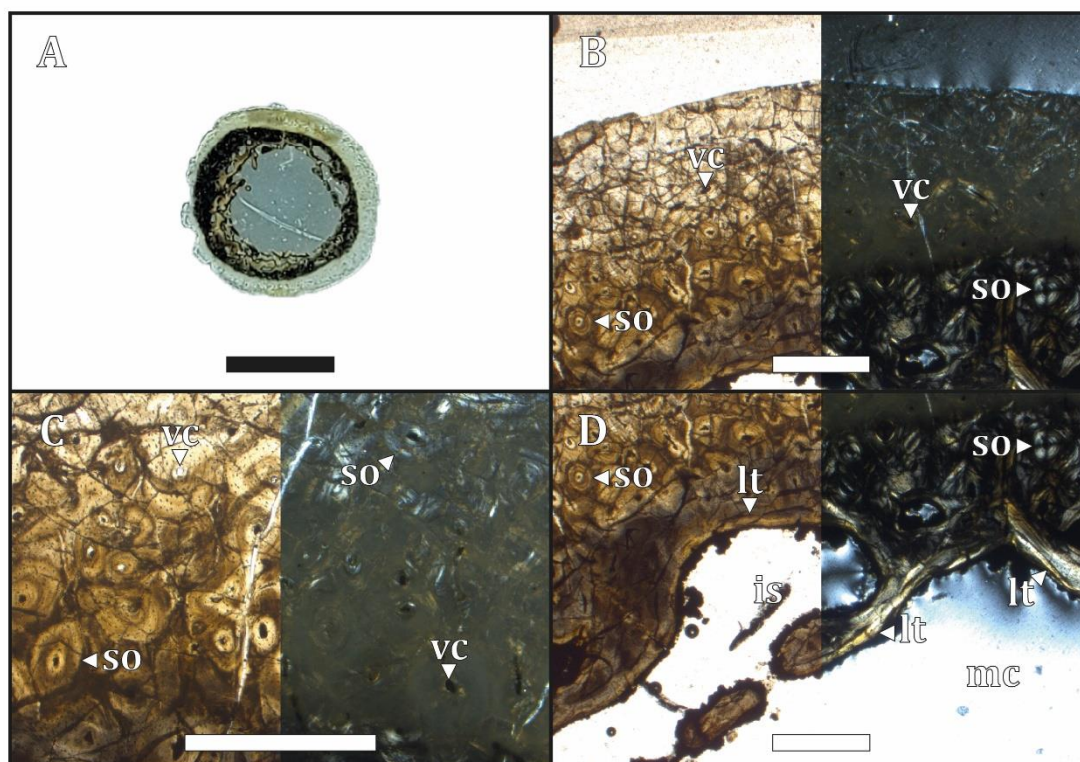


Figura 136. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (is) espacios intertrabeculares, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

CHO 19-05 (Fémur, sección distal de la diáfisis) MLP-PV 93-X-1-96

Microanatomía: la sección distal de la diáfisis del fémur presenta un tejido compacto con una extensa cavidad medular bien delimitada (ver Fig. 137A).

Histología: debido al alto grado de meteorización y microfracturas que presenta la sección, en la región cortical (ver Fig. 137B) se dificultó la discriminación de la matriz ósea. La región perimedular (ver Fig. 137C) presenta un tejido compacto de osteonas secundarias

distribuidas con un patrón vascular longitudinal. Estas osteonas se discriminan por líneas cementantes y remodelan la matriz ósea primaria. La región medular (ver Fig. 137D) presenta una extensa cavidad medular rodeada por un *ICL*. Este tejido es avascular, se compone por varias lamelas y presenta alrededor de cinco *LAGs*. Asimismo sobre la región medular se observan algunas osteonas secundarias alterando el *ICL*. La vascularización es principalmente longitudinal. Las lagunas de osteocitos *DO* son de menor tamaño, discoidales y se orientan según la distribución de las fibras mientras que las lagunas de osteocitos *SO* son de mayor tamaño, de forma circular y se encuentran en los vestigios de la matriz ósea primaria entretejida. No se observaron fibras de Sharpey ni tejido medular.

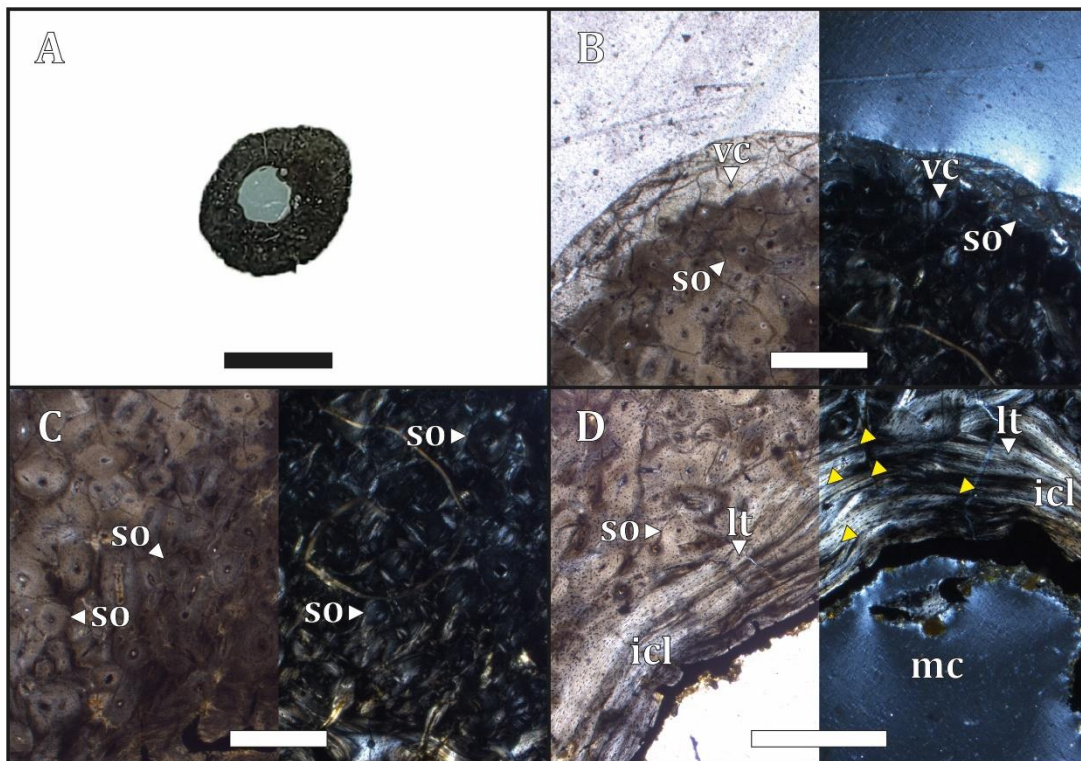


Figura 137. (A) sección histológica, (B) región cortical, (C) región perimedular y (D) región medular. (B)(C)(D) izquierda con LPP y derecha con LPC. (icl) capa circunferencial interna, (lt) tejido lamelar, (mc) cavidad medular, (so) osteonas secundarias y (vc) canal vascular. (A) escala 0.5 cm, (B)(C)(D) escala 500 μ m.

4.1.13. Comentarios comparativos en taxones fósiles

Muchas de las secciones histológicas de los especímenes fósiles presentan un fuerte grado de meteorización en las regiones cortical y perimedular. Algunas secciones mostraron estructuras orgánicas filamentosas, signos de microbioerosión y nódulos de piritita framboidal (*e.g.*, CHO 13-06, CHO 14-01, CHO 15-01, CHO 15-02, TM 3-T). Solo en las secciones CHO 13-03, CHO 13-10, CHO 14-01, CHO 15-01, CHO 17-01, CHO 17-04 y CHO 17-05 se pudo observar la

matriz ósea de la región cortical, que consiste mayormente en una matriz lamelar avascular. En términos generales, la microanatomía e histología de los taxones fósiles presentan tres regiones (cortical, perimedular y medular), definidas por su matriz ósea, organización vascular y grado de compactación. Las principales diferencias osteohistológicas entre los taxones fósiles se encuentran en la región medular.

En el tarsometatarso de *Delphinornis arctowskii* (TM 7-T), se puede apreciar un *ICL* parcialmente remodelado en la región medular, mientras que en el tarsometatarso de *Delphinornis larseni* (TM 2-T) se observa una extensa cavidad medular, con un margen irregular y sin la presencia de un *ICL*. El grupo de tamaño *Delphinornis* sp./*Mesetaornis polaris*/*Marambiornis exilis* presenta diversos patrones microestructurales en la región medular del tibiotarso. En algunos casos, se observan cavidades bien delimitadas por tejido circundante, sin alcanzar a formar un *ICL* (e.g., CHO 13-05, CHO 13-08 y CHO 13-09), una cavidad medular con un margen irregular que converge con otros espacios intertrabeculares (e.g., CHO 13-07) y una cavidad medular que presenta un claro desarrollo de un *ICL* (e.g., CHO 13-10). Además, en el tarsometatarso de *Marambiornis exilis* y *Anthropornis grandis* (TM 8-T y TM 5-T) se observa también un *ICL* bien desarrollado. Por otra parte, en el tarsometatarso de *Anthropornis nordenskjöldi* (TM 1-T) se observa un *ICL*, aunque éste muestra signos de remodelación. *Palaeudyptes klekowskii* exhibe en el fémur, tibiotarso y tarsometatarso, una cavidad medular con un margen irregular que converge con otros espacios intertrabeculares (e.g., CHO 15-01, CHO 15-02 y TM 3-T), mientras que *Palaeudyptes gunnari* muestra los mismos patrones microestructurales en el tibiotarso (CHO 16-01). Sin embargo, en otras secciones del tibiotarso (CHO 16-02), *P. gunnari* muestra un *ICL* bien desarrollado y, en el caso particular del tarsometatarso, se observa un *ICL* parcialmente remodelado. En *Palaeudyptes* sp. se observaron dos patrones microestructurales para el húmero. En las secciones CHO 17-01 y CHO 17-02 no se observa una auténtica cavidad medular, sino una serie de espacios intertrabeculares ocupando la región medular. Por otro lado, la sección CHO 17-03 exhibe algunos espacios intertrabeculares de mayor tamaño, los cuales presentan un extenso *ICL*. Si bien no se dispone del mismo elemento del esqueleto para *Archaeospheniscus lopdelli* y *A. wimani*, se compararon las características microestructurales de los elementos óseos disponibles. En este contexto, el húmero de *Archaeospheniscus lopdelli* muestra una región medular segmentada en varios espacios intertrabeculares, mientras que el tarsometatarso de *Archaeospheniscus wimani* presenta un *ICL* bien desarrollado.

Finalmente, las secciones del húmero (CHO 19-01) y del fémur (CHO 19-02) de los Sphenisciformes taxonómicamente indeterminados, presentan una cavidad medular bien

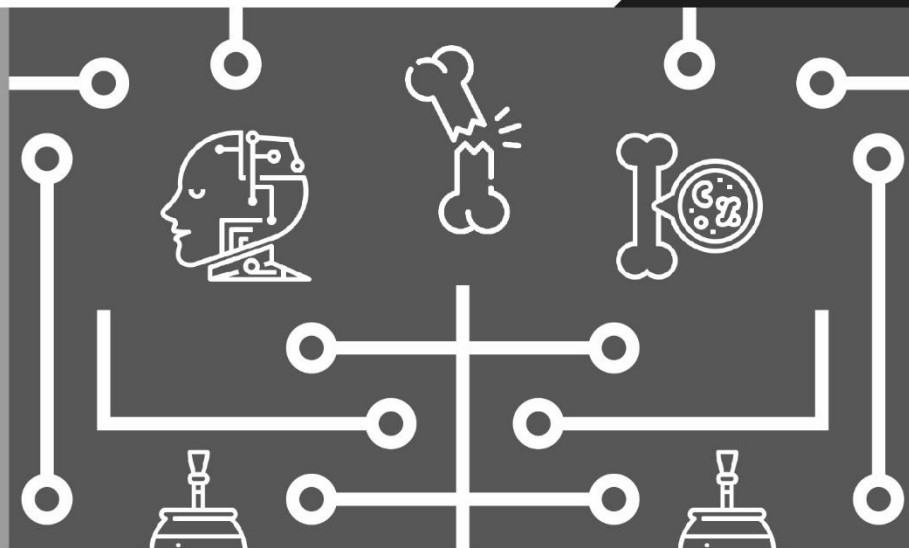
delimitada, pero la matriz ósea circundante se encuentra meteorizada, lo que imposibilita la identificación de un *ICL*. No obstante, en otras secciones de los fémures se observa una cavidad medular bien delimitada por tejido circundante, sin alcanzar a formar un *ICL* (CHO 19-03), una cavidad medular con un margen irregular que puede converger con otros espacios intertrabeculares (CHO 19-04), y también una cavidad medular bien delimitada por un *ICL* (CHO 19-05).

4.2. Bibliografía Capítulo IV

Cerda, I. A., Tambussi, C. P. y Degrange, F. J. (2015). Unexpected microanatomical variation among Eocene antarctic stem penguins (Aves: Sphenisciformes). *Historical Biology*, 27(5), 549–557.

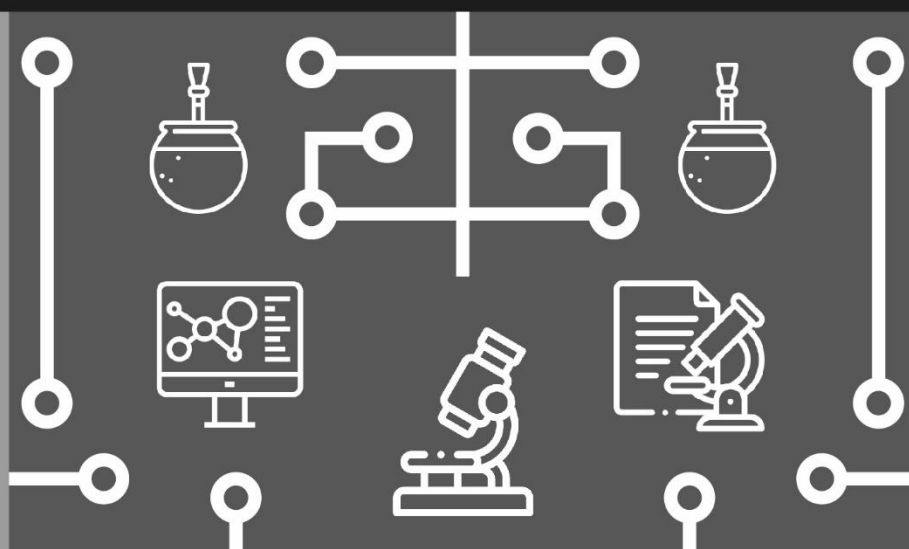
<https://doi.org/10.1080/08912963.2014.896907>

Jadwiszczak, P. (2006). Eocene penguins of Seymour Island, Antarctica: Taxonomy. *Polish Polar Research*, 27(1), 3–62.



Capítulo V

DISCUSIONES



CAPÍTULO V – DISCUSIONES

5.1. Microanatomía e histología en las especies bajo estudio

En el presente capítulo se analizan los resultados obtenidos a fines de su interpretación en el marco de los objetivos planteados y se discuten en relación con los resultados obtenidos en trabajos previos. Las diferentes características microanatómicas e histológicas observadas en los pingüinos modernos y fósiles ofrece una perspectiva integral permitiendo relacionar estas características con posibles factores ecológicos, ontogenéticos y reproductivos.

Se analiza la variabilidad sexual en *Pygoscelis adeliae*, considerando la relación entre el grado de compactación ósea, desarrollo de tejido medular y el estado (presente, ausente o remodelada) de la capa circunferencial interna (*ICL*) en machos y hembras. A continuación, se discute la presencia de una capa circunferencial externa (*OCL*) y la interpretación de las líneas de crecimiento detenido (*LAGs*) en función de hábitos migratorios y madurez somática. Asimismo, se examinan los patrones vasculares predominantes en esta especie y su posible relación con características ancestrales del linaje y/o con procesos de remodelación ósea.

Posteriormente, se presentan las variaciones osteohistológicas interespecíficas dentro del género *Pygoscelis* y en series ontogenéticas de *Pygoscelis antarctica*, explorando cómo los procesos de compactación y remodelación ósea reflejan las demandas funcionales y ambientales de cada especie. También se evalúa el impacto de la remodelación del *ICL* en hembras adultas de *Pygoscelis antarctica* y *Aptenodytes forsteri* como un posible marcador del sexo en aves actuales y fósiles.

Finalmente, se discuten fenómenos singulares como la distribución del tejido medular y las osteonas migrantes en *Spheniscus magellanicus*, la hiperplasia ósea en *Aptenodytes forsteri* y las implicancias osteohistológicas en el estudio del dimorfismo sexual y la sistemática de taxones fósiles. Este análisis permite establecer comparaciones osteohistológicas entre especies actuales y extintas, destacando las convergencias y divergencias en su microestructura ósea y aportando nuevos enfoques al estudio de los Sphenisciformes.

5.1.1. Diferencias sexuales en *Pygoscelis adeliae*

Los resultados expuestos anteriormente en el Capítulo III, muestran diferencias sexuales en *Pygoscelis adeliae* relacionadas con el grado de compactación ósea, la presencia de tejido medular y al estado de la capa circunferencial interna (*ICL*).

La hembra presenta un menor grado de compactación ósea con un mayor desarrollo de espacios intertrabeculares y se detectó la presencia de tejido medular en los espacios

intertrabeculares y en la cavidad medular de todas las secciones analizadas. La diferencia en el grado de compactación ósea entre el macho y la hembra se atribuye a la acción osteoclástica que da como resultado el desarrollo del tejido medular, el cual sirve como reservorio temporal de calcio durante la puesta de huevos (Bloom *et al.*, 1941; Dacke *et al.*, 1993; Bailleul *et al.*, 2019; Canoville *et al.*, 2019, 2020). La determinación del tejido medular se realizó siguiendo los criterios establecidos por Canoville *et al.* (2020). Estos criterios incluyen: la identificación espacial del tejido dentro de la cavidad medular y de los espacios intertrabeculares de los elementos esqueléticos apendiculares y axiales; la ausencia de marcadores osteopatológicos en la superficie cortical del hueso; la alineación del tejido medular a lo largo de las superficies trabeculares; y su presencia en múltiples elementos esqueléticos (Bailleul *et al.*, 2019; Canoville *et al.*, 2019, 2020), particularmente en el tibiotarso. La presencia de tejido medular se utiliza como marcador de la actividad reproductiva o maduración (Bailleul *et al.*, 2019), sin embargo aún se desconoce si se produce antes o después de la maduración somática. No obstante, en las aves suele aparecer una vez alcanzada la maduración somática (Padian y Woodward, 2021).

Respecto al estado del *ICL*, la ausencia de esta estructura en la hembra analizada podría estar relacionada con la acción osteoclástica vinculada al desarrollo de tejido medular, lo que explicaría la persistencia de esta capa en el macho. En futuras investigaciones, sería necesario evaluar la histología de hembras de *P. adeliae* fuera del periodo de oviposición para determinar si el *ICL* se genera y posteriormente desaparece debido a la intervención osteoclástica durante la puesta de huevos, o si este tejido nunca llega a desarrollarse. Otra alternativa plausible sería que el *ICL* comenzara a formarse nuevamente después del periodo de oviposición. Bajo este criterio, la ausencia de un *ICL* en hembras adultas fuera del periodo de oviposición podría utilizarse como una herramienta auxiliar para la diferenciación de sexos en dicha especie y, potencialmente, en todos los pingüinos, incluidas las especies fósiles. Esto es particularmente relevante en el contexto de las especies extintas (*e.g. Anthropornis* y *Palaeudyptes*), donde no se comprende aún la naturaleza y las causas de las variaciones morfológicas intragenéricas.

La diferenciación objetiva entre machos y hembras mediante la examinación osteohistológica podría resolver algunos problemas taxonómicos clásicos que afectan a algunas especies fósiles que se basan en huesos aislados. Por ejemplo, es posible que restos referidos a distintas especies del mismo género, como *Anthropornis grandis* y *A. nordenskjoeldi*, o *Palaeudyptes gunnari* y *P. klekowskii*, correspondan en realidad a hembras y machos de la misma especie. Sucesivos análisis (cualitativos, morfométricos, morfogeométricos) se han ocupado de esta problemática sin llegar a resultados completamente satisfactorios. Esto podría llegar a resolver aspectos taxonómicos ampliamente discutidos determinando si las diferencias

entre las especies antárticas de estos géneros obedecen a causas taxonómicas interespecíficas o sexuales (Acosta Hospitaleche y Reguero, 2010, 2014; Jadwiszczak y Acosta Hospitaleche, 2013 (ver apartado 5.1.9).

5.1.2. Presencia de una capa circunferencial externa en *Pygoscelis adeliae*

Las líneas de crecimiento detenido (*LAGs*) son inusuales en grupos de aves actuales y fósiles (e.g., Amprino y Godina, 1947; Padian *et al.*, 2001; Turvey *et al.*, 2005; Castanet, 2006; Bourdon *et al.*, 2009; Canoville *et al.*, 2022). Castanet (2006) fue el primero en reportar la presencia de *LAGs* en pingüinos, basándose en la descripción del fémur de un *Aptenodytes patagonicus* juvenil. Estas marcas de crecimiento han sido interpretadas como el resultado de los largos periodos de ayuno que soporta la especie (Castanet, 2006) o como reflejo del estrés ambiental estacional (Tütken *et al.*, 2004). Por el contrario, los individuos que desarrollan un hueso azonal sin interrupción de los *LAGs* y con menor variabilidad isotópica pueden interpretarse como organismos migratorios (Tütken *et al.*, 2004). Para testear estas hipótesis, Wilson y Chin (2014) analizaron la osteohistología de pingüinos pigoescélidos actuales contemplando especies migratorias (*Pygoscelis adeliae*, *P. antarctica*) y no migratorias (*P. papua*), identificando una capa circunferencial externa (*OCL*) sin la presencia de *LAGs* y la ausencia de hueso zonal en las tres especies. Con base en ello, la ausencia de marcas de crecimiento indicaría que el hábito migratorio no queda reflejado en la estructura histológica mediante la formación de *LAGs* o zonas (Wilson y Chin, 2014). Asimismo, la presencia de un *OCL* indicaría la madurez esquelética dentro del primer año, lo cual es habitual en la mayoría de las aves modernas (Padian y Woodward, 2021), a excepción del kiwi (Bourdon *et al.*, 2009).

En el presente trabajo se identificaron *LAGs* en los especímenes de *Pygoscelis adeliae*. Estas estructuras ocurren en el tejido cortical del hueso dentro de una matriz lamelar avascular conformando un *OCL*. Esta evidencia, junto con el grado de remodelación ósea observado en los especímenes macho y hembra de *P. adeliae*, se considera un indicador de la madurez somática en ambos individuos.

5.1.3. Patrones vasculares en *Pygoscelis adeliae*

Ciertas características microestructurales están relacionadas con los hábitos de vida. Así, por ejemplo, las aves voladoras muestran altos grados de vascularización con una organización reticular, presentan una estructura de triple capa generalmente asociada con la adultez de aves modernas (con un *ICL* y *OCL* que rodea un centro de tejido fibrolamelar), un hueso periostal delgado pero compacto, una baja densidad ósea y ausencia (o escasa presencia)

de líneas de crecimiento detenido (*LAGs*) (Hall, 1991; Chinsamy, 2005). Estas características reflejan las altas tasas metabólicas del grupo y sus propiedades biomecánicas para emprender el vuelo. Sin embargo, cuando analizamos en detalle la microestructura de algunas aves no voladoras, como *Hesperornis* y *Patagopteryx*, los patrones microestructurales cambian radicalmente de varias maneras: los canales vasculares están orientados longitudinalmente (con algunos arreglos circunferenciales y radiales), carecen de la típica estructura de triple capa, presentan una elevada densidad ósea y desarrollan *LAGs* distintivos (e.g., Houde, 1987; Chinsamy *et al.*, 1998).

En esta tesis se planteó el interrogante sobre la interpretación del patrón vascular reticular observado en las regiones perimedular y medular de los individuos analizados. Aunque el patrón vascular predominante es longitudinal, la “aparente” distribución reticular de algunos canales vasculares podría interpretarse como una retención del patrón vascular de sus ancestros voladores (Raikow *et al.*, 1988) o confundirse con espacios intertrabeculares alterados por procesos de remodelación y compactación ósea. Esta cuestión fue evaluada y abordada mediante el análisis de especímenes de *Pygoscelis antarctica* en diferentes estadios ontogenéticos, con el propósito de estudiar la evolución de la vascularización. Los resultados de dicho análisis, detallados en el inciso 5.1.5 de esta tesis, permitieron concluir que el aspecto reticular observado en el estadio adulto, no corresponde a verdaderos canales vasculares, sino a espacios intertrabeculares alterados por procesos de remodelación y compactación ósea.

5.1.4. Variaciones osteohistológicas interespecíficas en *Pygoscelis* spp.

Los hábitos migratorios, el rango biogeográfico e incluso la dieta y el estrés alimenticio de las especies actuales del género *Pygoscelis*, plantean interrogantes sobre la presencia de variabilidad histológica interespecífica. En contraposición a lo expuesto por Wilson y Chin (2014) quienes observaron una capa circunferencial externa (*OCL*) sin líneas de crecimiento detenido (*LAGs*), en el presente trabajo y en reportes anteriores (Garat *et al.*, 2023), se identificó la presencia de *LAGs* en una matriz laminar avascular dentro del margen cortical, conformando un *OCL* en las tres especies de *Pygoscelis*. Estos datos revelaron que los *LAGs* dentro de un *OCL* podrían estar más relacionados con la madurez somática de los individuos (Padian y Woodward, 2021) que con sus hábitos migratorios. Esto se debe a que el *OCL* refleja una marcada disminución en la tasa de crecimiento que ocurre al final del desarrollo somático (de Buffrénil *et al.*, 2021). Además, se observó que la disposición de los *LAGs* varió en número y presencia tanto dentro del esqueleto de un mismo individuo como entre las especies del género. Se observó un *LAG* en el radio, tibiotarso y costillas (vertebrales y esternales) y dos en el fémur y

tarsometatarso en el macho y hembra de *P. adeliae*. En el húmero de *P. adeliae*, ulna y carpometacarpo, se observaron dos LAGs en el macho y uno en la hembra (Garat *et al.*, 2023). Por otro lado, en el fémur y tarsometatarso de *P. papua*, se observaron dos LAGs. Finalmente, en el húmero, fémur, tibiotarso, costilla vertebral y esternal de *P. antarctica* se observó un solo LAG. Por otro lado, no se observaron LAGs en el húmero, radio, ulna, carpometacarpo, tibiotarso, costilla vertebral y costilla esternal de *Pygoscelis papua*.

En cuanto a los patrones vasculares, las diferencias observadas por Wilson y Chin (2014) en los pygoscelídeos podrían estar relacionadas con el grado de remodelación ósea. Por ejemplo, Wilson y Chin observaron en *Pygoscelis papua* una notable predominancia de canales vasculares radiales en relación con sus especies hermanas. En el presente estudio, los resultados del análisis de diferentes estadios ontogenéticos de *Pygoscelis antarctica*, muestra que el arreglo vascular varía en función del grado de remodelación (ver inciso 5.1.5). Cuando el frente de remodelación no alcanza el tejido cortical, se observa un tejido primario con un patrón vascular laminar, con canales longitudinales y circulares; sin embargo, este patrón cambia a predominantemente longitudinal cuando la remodelación invade dicho tejido.

Por último, tanto en *P. antarctica* (MLP-O 930) como en *P. papua* (MLP-O 38), se identificaron los mismos patrones reportados por Garat *et al.* (2023): tres regiones tisulares (una región cortical, perimedular y medular) definidas por su matriz ósea, la organización de los canales vasculares y el grado de compactación. Todos los pygoscelídeos del presente estudio muestran un tejido óseo compacto, producto de la compactación secundaria del tejido trabecular y la extensión del ICL. En consecuencia, no se identificaron grandes variaciones osteohistológicas dentro del género.

5.1.5. Variaciones osteohistológicas en la serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica*

Dado que la edad de los especímenes empleados para el armado de la serie ontogenética fue estimada a partir del tamaño, grado de osificación y textura externa, no fue posible contar con algunos datos como por ejemplo la masa corporal y las semanas de vida de cada uno (ver Tabla 1, en Capítulo II). Acorde a ello, cabe destacar que las comparaciones entre la serie ontogenética de *Aptenodytes patagonicus* realizadas por Canoville *et al.* (2024) y *Pygoscelis antarctica* realizadas en la presente tesis se llevarán a cabo con base en cualidades microanatómicas e histológicas, y no con fases de desarrollo.

Los resultados obtenidos para la serie ontogenética de *P. antarctica* resultan comparables con los de *A. patagonicus* descritos por Canoville *et al.* (2024). Primero, en cuanto a las similitudes de ambas especies se puede mencionar: (1) un claro desarrollo osteosclerótico;

(2) una rápida acreción periostal, una expansión de la cavidad medular y del tejido trabecular en los estadios del pichón; (3) la formación de osteonas primarias y secundarias con una depositación endostal centrípeta y; (4) una depositación centrífuga del córtex en el estadio juvenil/adulto, en conjunto con un cambio en la matriz ósea y en el patrón vascular del tejido.

Por otro lado, en relación con las diferencias microestructurales, Canoville *et al.* (2024) observaron que la compactación ósea en los miembros posteriores (fémur y tibiotarso) ocurría antes que los miembros anteriores (húmero y radio). Sin embargo, en el húmero de *P. antarctica* se observa una temprana reducción y desaparición de la cavidad medular y una fuerte compactación secundaria del tejido trabecular, en comparación con lo observado en el fémur, durante los estadios prejuveniles (pichones I, II, III, IV y V). Esta compactación diferencial se hace más evidente en el húmero y fémur del estadio adulto de *P. antarctica* (Serie CHO 04). Estas características de compactación observadas en el del húmero de *P. antarctica* también son observadas en el radio, ulna y carpometacarpo pero, ante la ausencia de dichos huesos en un representante adulto de *P. antarctica*, imposibilita confirmar la reducción y desaparición completa de la cavidad medular a lo largo del desarrollo. No obstante, para los miembros anteriores de dos ejemplares adultos de *Pygoscelis adeliae* (Garat *et al.*, 2023), no se observó la presencia de una cavidad medular, sino una serie de espacios intertrabeculares muy reducidos por la compactación ósea. Debido al estrecho parentesco entre ambas especies del género *Pygoscelis*, es posible que *P. antarctica* no exhiba una cavidad medular en el radio, ulna y carpometacarpo en el estadio adulto.

Canoville *et al.* (2024) atribuye esta maduración temprana y compactación diferencial entre los miembros posteriores y anteriores de *A. patagonicus*, al uso de los elementos musculoesqueléticos implicados en la locomoción terrestre (Verrier, 2023 y bibliografía allí citada), lo cual podría tratarse de una adaptación al estilo de vida bípedo y terrestre de los pichones. Además *A. patagonicus* presenta uno de los ciclos de reproducción/muda más largos de los pingüinos (García Borboroglu y Boersma, 2015). Este ciclo dura alrededor de 17 meses debido a que los pichones ayunan durante el invierno y demoran alrededor de 9 a 12 meses en independizarse (Bost *et al.*, 2015). Por el contrario, en *P. antarctica*, el ciclo reproductivo es más breve (alrededor de un año) y la independización de los pichones demora aproximadamente entre 4 y 7 semanas (Trivelpiece y Trivelpiece, 2015). Este marcado contraste entre la maduración entre los pichones de *A. patagonicus* y *P. antarctica* podría explicar la diferencia en la secuencia de compactación entre los miembros posteriores y anteriores de ambas especies. Por un lado, en *P. antarctica* la independización es más temprana, de modo que sus incursiones alimenticias comienzan antes. Por tanto el uso de los miembros anteriores (involucrados en la

natación) comienzan a usarse para la locomoción marina al cabo de unos pocos meses, contrariamente a lo que sucede en *A. patagonicus*. En consecuencia, este tipo de actividad podría generar un estímulo tal, que acelere la compactación ósea del húmero (y probablemente de todo el miembro) en relación con el fémur y el tibiotarso de los miembros posteriores.

Del mismo modo, una locomoción marina más tardía generaría una menor estimulación de la compactación ósea en los miembros anteriores. Esto sugiere que la relación entre la independencia temprana y el inicio de las incursiones alimenticias marinas en *P. antarctica* resulta en una compactación ósea más rápida en los miembros involucrados en la natación, mientras que en *A. patagonicus*, la mayor dependencia de la locomoción terrestre durante los primeros meses de vida lleva a una mayor compactación ósea en los miembros posteriores. Este hallazgo destaca la influencia del estilo de vida y los patrones de actividad en el desarrollo esquelético de las diferentes especies de pingüinos.

Otra de las diferencias histológicas más notables entre *A. patagonicus* y *P. antarctica* es la naturaleza de los LAGs. Si bien ambas especies experimentan algún tipo de ayuno en su ciclo anual, en *A. patagonicus* es mucho más pronunciado, dado que en algunos pichones el ayuno puede alcanzar hasta cinco meses, antes de volver a ser alimentados por sus padres e independizarse (Cherel *et al.*, 1987). Castanet (2006) fue el primero en reportar la presencia de estos LAGs en *A. patagonicus*, basándose en la descripción del fémur de un juvenil. En consecuencia, estas marcas de crecimiento han sido interpretadas como el resultado de los largos periodos de estrés alimenticio que soporta la especie (Castanet, 2006; Canoville *et al.*, 2024). Por otro lado, en *P. antarctica* el ayuno dura apenas tres semanas y ocurre durante la muda del plumaje. Pese a que *P. antarctica* no presente un LAG en la región perimedular en sus estadios juveniles, puede llegar a presentar LAGs en la adultez, los cuales se presentan en la región cortical conformando un OCL, y se atribuyen a la madurez somática del espécimen. De igual forma, Canoville *et al.* (2024), identificó un OCL en la región cortical con presencia de LAGs en los estadios adultos de *A. patagonicus*. Respecto a los ayunos de ambas especies, cabe señalar que la pérdida de masa corporal es muy semejante, alrededor de un 40-50% en *A. patagonicus* y un 40% en *P. antarctica* (Stonehouse, 1960; Barrat, 1976; Cherel *et al.* 1987, 2004; Verrier, 2003; Saraux *et al.* 2012; Garcia Borboroglu y Boersma, 2015 y bibliografía allí citada). Por último, al comparar los ejemplares de la serie ontogenética con las observaciones de Meister (1962) sobre un pichón y un adulto de *A. patagonicus*, observamos también algunas similitudes y diferencias menores. Por ejemplo, en los primeros estadios de *P. antarctica* (pichones I y II), no se pudieron identificar un núcleo cartilaginoso ni células del mesénquima, probablemente a causa de las condiciones de preservación *post mortem*. Sin embargo, se pudo identificar una

relativa abundancia de cartílago calcificado en el tejido primario. En el adulto de *A. patagonicus* descrito por Meister (1962), se detectaron patrones similares, como una organización concéntrica en tres regiones (externa, media e interna), una alta densidad ósea y patrones vasculares semejantes.

Finalmente, en virtud de lo mencionado en el apartado 5.1.3 sobre la naturaleza de los patrones vasculares, las evidencias señaladas en el presente estudio, indican que en los estadios de pichón, *Pygoscelis antarctica* exhibe, a nivel microestructural, un tejido característico de las aves voladoras, pero su “aspecto” vascular reticular en el estadio adulto no se corresponde con verdaderos canales vasculares, sino con espacios intertrabeculares alterados por la remodelación y la compactación ósea.

5.1.6. Implicancias de un *ICL* remodelado en hembras adultas de *Pygoscelis antarctica* y *Aptenodytes forsteri*

La capa circunferencial interna (*ICL*), también denominada “sistema fundamental interno” (*internal fundamental system, IFS*), es una estructura ósea caracterizada por sucesivas capas o “lamelas” de tejido lamelar a pseudolamelar, de grosor variable, situadas en la pared de la cavidad medular (de Buffrénil y Quilhac, 2021). A diferencia de otras estructuras óseas, el *ICL* no está vinculado con la fase de crecimiento individual ni con la tasa de crecimiento esquelético local. El *ICL* es un depósito endostal secundario (y centrípeto), delimitado por una línea de reversión, que reconstruye parcialmente la pared de la cavidad medular tras un episodio de reabsorción. Este suele presentarse de manera asimétrica, lo que refleja una deriva en el crecimiento del diámetro de la cavidad medular.

Como se mencionó en el apartado 5.1.1 y en virtud de las diferencias señaladas entre macho y hembra de *Pygoscelis adeliae*, sería adecuado evaluar la histología de las hembras empleando especímenes fuera del periodo de oviposición, para observar qué ocurre con el *ICL*. Los resultados aquí presentados permitieron plantear tres hipótesis alternativas para explicar la ausencia de *ICL* en las hembras adultas. Es posible que el *ICL* se genere y luego desaparezca por la intervención osteoclástica durante la puesta de huevos. También resulta factible que este tejido nunca se desarrolle o que se regenere luego del periodo de oviposición. Los análisis de las secciones de hembras adultas de *Pygoscelis antarctica* y *Aptenodytes forsteri* descritas previamente permiten inclinarnos por la primera hipótesis al identificar la presencia de un *ICL* remodelado asociado a la formación de tejido medular. De acuerdo con esto, tanto machos como hembras desarrollan un *ICL*, pero en las hembras se pierde secundariamente debido a la acción osteoclástica involucrada en la generación de tejido medular y a la movilización de calcio

para la formación de las cáscaras de huevo. El patrón de remodelación parcial o completa del ICL en las hembras de estas especies podría utilizarse como un marcador osteohistológico para diferenciar hembras en estudios paleontológicos y microanatómicos.

5.1.7. Tejido medular y osteonas migrantes en *Spheniscus magellanicus*

En el presente estudio, se analizó la presencia y distribución del tejido medular, así como la ocurrencia de osteonas migrantes en *Spheniscus magellanicus*. Como se mencionó en el capítulo anterior (secciones CHO 11-04 y CHO 11-07, en el Capítulo III), *Spheniscus magellanicus* presentó una distribución parcial del tejido medular en las secciones analizadas, observándose únicamente en el carpometacarpo y el tarsometatarso. Este resultado contrasta con lo esperado, dado que se ha propuesto que el tejido medular debería estar presente en todo el esqueleto apendicular y axial de la hembra (para más detalles, ver Bailleul *et al.*, 2019; Canoville *et al.*, 2019, 2020). Por otro lado, un estudio previo sobre esta especie sugiere que obtendrían el calcio necesario para la formación de la cáscara de los huevos a partir de la ingesta selectiva de conchas de moluscos, y no de la movilización del calcio de sus huesos (Boermsa *et al.*, 2004). Si bien la prevalencia del tejido medular varía en las diferentes regiones del esqueleto (Canoville *et al.*, 2019), es posible que una dieta rica en calcio (Boermsa *et al.*, 2004) influya en la formación y distribución del tejido medular, reduciendo su desarrollo a nivel esquelético. Alternativamente, estas observaciones podrían deberse a fenómenos de preservación *post mortem*, aunque no se ha hallado evidencia que respalde esta idea. Esta observación subraya la necesidad de evaluar un mayor número de individuos bajo condiciones de dieta controlada, con el fin de testear la hipótesis de que la dieta afecta la presencia y distribución del tejido medular.

Por otra parte, se han identificado osteonas migrantes en *S. magellanicus*, lo cual podría indicar una fuerte relación con la edad y con los procesos de remodelación ósea. Las osteonas migrantes son un tipo particular de osteonas secundarias que se encuentran comúnmente presentes en los huesos largos de humanos y babuinos (Robling y Stout, 1999) y son particularmente frecuentes en los niños (Sedlin *et al.*, 1963). Su morfología responde a que la reabsorción de la osteona toma lugar desde un lado y la deposición desde el otro (Robling y Stout, 1999; Streeter, 2011). En contraste con la remodelación ósea de individuos adultos donde presentan canales pequeños, simétricos y concéntricos, las osteonas migrantes presentan grandes canales asimétricos y a la “deriva” (Schnitzler, 2015). En el estudio de Sedlin *et al.* (1963), se reportó que la frecuencia de la actividad de las osteonas migrantes en humanos es inversamente proporcional a la edad del individuo. Entre los niños en su primera década de vida, aproximadamente el 53% de los espacios de reabsorción eran sistemas de osteonas migrantes.

Esa misma cifra cayó a aproximadamente al 8% en individuos que alcanzaban la octava década de vida. De todas las secciones analizadas y de los antecedentes anteriormente mencionados, solo en el radio de *Spheniscus magellanicus* se ha reportado la presencia de una osteona migrante. Debido a la escasa frecuencia en la que se observaron osteonas migrantes en *S. magellanicus* y al menor grado de remodelación ósea que presenta este mismo ejemplar en relación con otros taxones, se interpreta que probablemente el ejemplar analizado se trate de un individuo adulto no senil. Sin embargo, es necesario evaluar taxones juveniles de *S. magellanicus* para analizar si existe alguna relación cuantitativa respecto a la presencia de estas estructuras y la edad de los individuos o si simplemente las osteonas migrantes sirven como un proceso adicional en la remodelación ósea y en la búsqueda de la compactación del tejido óseo.

5.1.8. Hiperplasia ósea en la costilla vertebral de *Aptenodytes forsteri*

Aunque los Sphenisciformes presentan un claro desarrollo osteosclerótico a lo largo de su ontogenia (Canoville *et al.*, 2024), sólo en la costilla de *Aptenodytes forsteri* se observa una hiperplasia perióstica (sobrecrecimiento del tejido cortical). Por un lado, en la serie ontogenética de *Aptenodytes patagonicus* (Canoville *et al.*, 2024), especie hermana de *A. forsteri*, se examinaron húmeros, radios, fémures y tibiotarsos, pero no se analizaron costillas. Por otro lado, en la serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica* sí se examinaron costillas, aunque estas no exhibieron hiperplasia perióstica. Considerando que la osteosclerosis es un fenómeno común en todas las especies de pingüinos, independientemente de su tamaño, es posible que la costilla vertebral de *A. forsteri* experimente hiperplasia perióstica tras la compactación interna del tejido. Esto sugiere que, al menos durante gran parte del desarrollo ontogenético, ambos fenómenos (la osteosclerosis y la paquiostosis) no se superponen, sino que ocurren de forma secuencial. Pese a que la osteosclerosis es más eficiente que la paquiostosis para incrementar el índice de compactación, una vez que se alcanza el máximo nivel de compactación interna del tejido, el crecimiento periostal no modifica el índice de compactación (para más detalles, ver inciso 5.2). Sin embargo, dicho proceso aumenta tanto la masa como el volumen óseo. En primer lugar, el aumento de masa ósea contribuye al control de la flotabilidad (Houssaye, 2009) y, en segundo lugar, el aumento del volumen óseo disminuye la relación superficie/volumen, lo que les permite mantener mejor su temperatura corporal y perder menos calor por unidad de masa (Scholander *et al.*, 1950; Porter y Gates, 1969). Finalmente, la convergencia funcional de ambas cualidades se explica como un mecanismo de regulación hidrostática y homeostasis térmica. En futuras investigaciones, es aún necesario evaluar un mayor número de costillas y vértebras de *Aptenodytes* para observar si ocurre sobrecrecimiento periostal o no.

5.1.9. ¿Es posible discernir el sexo en taxones fósiles de Sphenisciformes?

La presencia de dimorfismo sexual es una condición que resulta necesario identificar antes de afrontar la taxonomía de los Sphenisciformes fósiles, dado que permite comprender los alcances de la variabilidad intraespecífica. En el Capítulo I, se planteó la hipótesis sobre la posibilidad de identificar hembras y machos en los taxones fósiles, un aspecto que cobra particular relevancia al considerar algunos problemas taxonómicos clásicos que afectan a ciertas especies basadas en huesos aislados (*e.g.*, *Anthropornis* y *Palaeudyptes*). A lo largo de los apartados 5.1.1, 5.1.6 y 5.1.7, se discutieron varias características osteohistológicas asociadas a diferencias sexuales en los taxones modernos, lo que plantea la pregunta fundamental: ¿es posible diferenciar hembras de machos en los taxones fósiles de Sphenisciformes?

Si bien en los taxones fósiles no se ha logrado identificar la presencia de tejido medular (una cualidad típica de las hembras, ver Bailleul *et al.*, 2019; Canoville *et al.*, 2019, 2020), sí se han reconocido patrones microestructurales asociados a la existencia de tejido medular, tal como se ha observado en *Pygoscelis adeliae* (Garat *et al.*, 2023) y patrones de remodelación ósea en *Pygoscelis antarctica* y *Aptenodytes forsteri* (Garat *et al.*, en prensa) asociados también a la presencia de tejido medular. Aunque el tejido medular no se preserve en los fósiles estudiados, aquellos patrones microestructurales asociados a la acción osteoclástica vinculada al tejido medular pueden dejar una huella en el tejido que advierta sobre su existencia. Bajo este criterio, la presencia de un ICL remodelado en *Delphinornis arctowskii* (TM 7-T), *Anthropornis nordenskjoldi* (TM 1-T) y *Palaeudyptes gunnari* (TM 4-T) podría indicar que se trata de hembras. Sin embargo, la ausencia de un ICL en *Delphinornis larseni* (TM 2-T) y *Palaeudyptes klekowskii* (CHO 15-01, CHO 15-02 y TM 3-T) o la ausencia de remodelación del ICL en *Anthropornis grandis* (TM 5-T) no serían diagnósticas para identificar machos. Esto se debe a que la ausencia del ICL puede responder a la madurez somática del individuo, donde los individuos prejuveniles no compactan el tejido en forma de un ICL (ver inciso 3.4.7), mientras que la ausencia de remodelación del ICL puede estar vinculada a la madurez sexual del individuo, tratándose de una hembra fuera del período de oviposición o de un macho.

Una mayor evaluación de individuos fósiles indeterminados sexualmente (*e.g.*, *Delphinornis larseni*, *Palaeudyptes klekowskii* y *Anthropornis grandis*) podría proporcionar nuevos datos sobre los patrones microestructurales asociados al dimorfismo sexual y clarificar los problemas taxonómicos del grupo. En virtud de lo mencionado, es posible distinguir las hembras en los taxones fósiles siempre que se conserve tejido medular o se observen signos de remodelación ósea en la región medular que alteren un ICL.

5.1.10. Comparaciones osteohistológicas entre pingüinos actuales y fósiles

La comparación osteohistológica entre los pingüinos fósiles y actuales revela diferencias microestructurales que reflejan la influencia del estilo de vida y los patrones de actividad en el desarrollo esquelético de diferentes especies. Uno de los primeros antecedentes en la comparación osteohistológica entre pingüinos modernos y fósiles fue el estudio de Ksepka *et al.* (2015), en el que se vincularon distintos patrones microestructurales y de crecimiento con diversas estrategias en la búsqueda de la compactación interna del tejido.

En relación con los pingüinos fósiles del Eoceno, Ksepka *et al.* (2015) observaron que el húmero de estas especies era menos compacto y presentaba una mayor abundancia de espacios medulares en comparación con los humeros de las especies actuales. En contraste, el fémur y el tibiotarso de los pingüinos del Eoceno mostraban una estructura más compacta en comparación con el fémur y el tibiotarso de las especies actuales. Además, dentro de las especies del Eoceno, el fémur y el tibiotarso mostraban una mayor compactación que el húmero, mientras que en las especies actuales (incluyendo *Palaeospheniscus patagonicus*) ocurre la situación inversa. Esta compactación diferencial entre los miembros anteriores y posteriores en especies del Eoceno también ha sido documentada en *Aptenodytes patagonicus* (Canoville *et al.*, 2024). Canoville *et al.* (2024) atribuyeron este fenómeno al uso intensivo de los elementos musculoesqueléticos implicados en la locomoción terrestre, como también señala Verrier (2023), lo cual podría representar una adaptación específica al estilo exclusivamente en tierra de los pichones. Esta tendencia se alinea con los hallazgos discutidos en el apartado 5.3, donde se analizan las variaciones en la compactación ósea de la serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica*. En esta especie, una mayor compactación y una reducción de la cavidad medular de los miembros anteriores en relación con los miembros posteriores podrían indicar que los pichones presentan incursiones más tempranas al buceo (*e.g.*, *Spheniscus* sp., Ksepka *et al.*, 2015). Estas observaciones sugieren que los diferentes grados de compactación ósea entre las extremidades anteriores y posteriores dentro de un mismo individuo en Sphenisciformes fósiles y actuales están estrechamente relacionados con sus estrategias de locomoción y adaptación al entorno acuático, y no con diversas estrategias en la búsqueda de la compactación interna del tejido.

Otra de las diferencias entre los pingüinos actuales y los fósiles se refiere al espesor de la capa circunferencial interna (ICL). En especies modernas como *Pygoscelis adeliae* y *P. papua*, el ICL se presenta de forma menos prominente, mientras que en fósiles como *Palaeudyptes klekowskii* y *Anthropornis nordenskjoeldi* se observa un mayor grosor de esta capa. Este mayor espesor del ICL en las especies fósiles mencionadas puede atribuirse a su mayor talla, lo que implica la necesidad de rellenar cavidades medulares más amplias, resultando en un ICL más

grueso. Asimismo, en los pingüinos de mayor talla (*e.g.*, *Aptenodytes*, *Anthropornis*, *Archaeospheniscus* y *Palaeudyptes*) se observa un mayor desarrollo de canales circulares sobre el margen interno de la región cortical. Esto podría responder a la necesidad de aumentar la vascularización para nutrir una mayor cantidad de tejido, asegurando que reciba un adecuado suministro de nutrientes y oxígeno. Alternativamente, la vascularización podría deberse a un bajo grado de remodelación ósea del tejido, dado que, como se observa en la serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica*, la remodelación ósea avanza desde la región perimedular, llegando primero a la región medular y luego a la región cortical. Cuando el grado de remodelación es alto, altera la distribución de los patrones vasculares dentro del tejido cortical. En conjunto, estas adaptaciones estructurales subrayan la relación entre la microestructura ósea y las demandas fisiológicas en diferentes linajes de pingüinos.

5.2. Osteosclerosis vs Paquiostosis: cuantificación de la eficiencia de los mecanismos de compactación ósea

Como se indicó en el apartado 5.1.8, en la costilla vertebral de *Aptenodytes forsteri* coexisten ambos mecanismos de compactación ósea: la osteosclerosis y la paquiostosis. Sin embargo, en el análisis de costillas vertebrales de la serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica* se observó que su mecanismo de compactación es netamente de tipo osteosclerótico. Se plantea aquí la posibilidad de que ambos mecanismos no actuaran simultáneamente en el caso de *A. forsteri*. De ser correcta esta afirmación, durante las primeras etapas del desarrollo, *A. forsteri* presentarían un crecimiento óseo de tipo osteosclerótico, mientras que, una vez alcanzada la adultez, las costillas (y probablemente todo el esqueleto axial poscraneal) adoptarían un crecimiento de tipo paquiostótico. En los amniotas acuáticos, ambos procesos son bien conocidos (Domning y de Buffrénil, 1991; de Ricqlès y de Buffrénil, 2001; Houssaye, 2009, 2013). Estos afectan, tanto al esqueleto apendicular como al axial poscraneal, habiendo sido descrito principalmente en costillas, vértebras y huesos del estilopodio, en grupos actuales (sirénidos, cetáceos y ofidios) y fósiles (plesiosaurios e ictiosaurios) (*e.g.*, Houssaye *et al.*, 2016; Houssaye y de Buffrénil, 2021). A pesar del extenso conocimiento de estas adaptaciones óseas en otros grupos, son nulos los estudios que abordan la eficiencia de dichos mecanismos en el aumento del índice de compactación ósea. La mayoría de los estudios que cuantifican algunos de estos mecanismos se centran en las tasas de acreción o aposición periostal (de Buffrénil *et al.*, 2021).

En función de ello, se diseñó en esta tesis un modelo (ver Capítulo II) que evalúa teóricamente los procesos de osteosclerosis y paquiostosis en virtud del aumento de la

superficie ósea y su efecto sobre el índice de compactación (IC), con el objetivo de discutir los procesos de hiperplasia cortical en la costilla de *Aptenodytes forsteri*. A partir de dicha modelización se desglosan dos fórmulas del IC, y se le asignan un valor arbitrario a la cavidad medular ($r = 1$) y a la superficie total ($R = 2$):

- Condición osteosclerótica: $IC = 1 - \frac{r^2}{2}$
- Condición paquiostótica: $IC = 1 - \frac{1}{R^2}$

La primera condición responde a una función cuadrática mientras que la segunda responde a una función racional. Cuando evaluamos el IC en función del aumento de la superficie ósea obtenemos la siguiente gráfica:

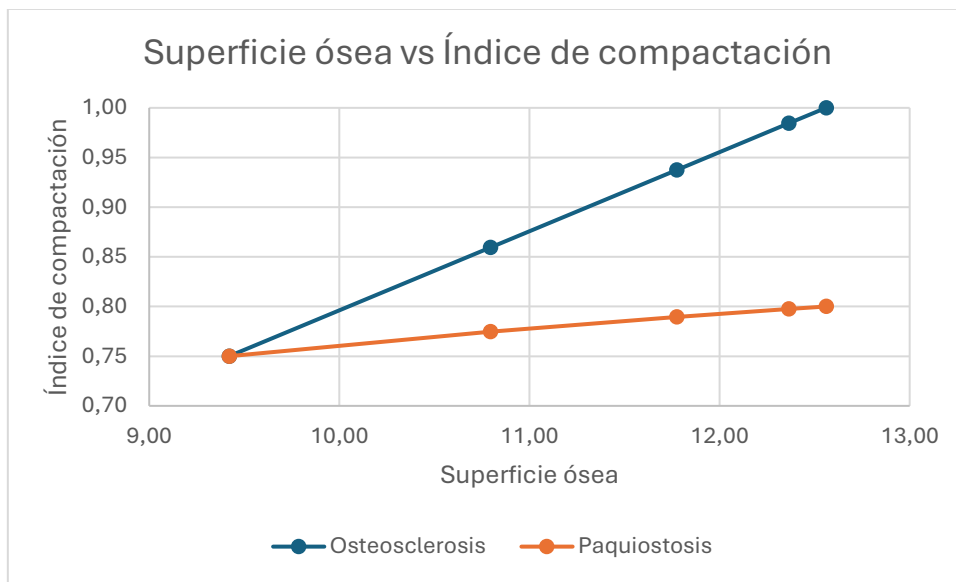


Figura 138. Modelización matemática teórica del índice de compactación en función del aumento de la superficie ósea.

Osteosclerosis				
r	R	Superficie ósea	Superficie total	IC
1,00	2,00	9,42	12,56	0,750
0,75	2,00	10,79	12,56	0,859
0,50	2,00	11,78	12,56	0,938
0,25	2,00	12,36	12,56	0,984
0,00	2,00	12,56	12,56	1,000
Paquiostosis				
r	R	Superficie ósea	Superficie total	IC
1,00	2,00	9,42	12,56	0,750
1,00	2,11	10,79	13,93	0,775
1,00	2,18	11,78	14,92	0,789

1,00	2,22	12,36	15,50	0,797
1,00	2,24	12,56	15,70	0,800

Tabla 2. Tabla de valores para las ecuaciones de la condición osteosclerótica y paquiostótica.

Por un lado, en la condición osteosclerótica, el IC aumenta desde 75% al 100% al rellenar la cavidad medular, es decir $r = 0$. Por otro lado, en la condición paquiostótica, el IC tiene un comportamiento asintótico dado que, aunque aumente R en forma indefinida, la cavidad medular nunca se rellenaría, por lo que el IC se aproxima infinitamente al 100%. Este ejemplo explica cómo en la osteosclerosis el IC aumenta más rápidamente en el intervalo de superficie ósea comprendido entre 9,42 y 12,56 (ver Fig. 138), lo cual corresponde a un radio menor r que disminuye desde 1 hasta 0. Por el contrario, en la paquiostosis el IC incrementa de manera más lenta y asintótica conforme el radio mayor R aumenta. Este comportamiento se observa en el intervalo de superficie ósea entre 9,42 y 12,56 (ver Tabla 2), donde el radio mayor R crece de 2,00 a 2,24. A pesar del aumento en la superficie ósea, el incremento en el IC es menos pronunciado, pasando de 75% a 80%, ya que el denominador en la fórmula del IC aumenta debido al crecimiento de R .

Este modelo solo evalúa ambas especializaciones considerando los mismos valores de superficie ósea, porque asumimos que el gasto metabólico y energético es similar para la misma depositación de superficie ósea. Conviene subrayar que, aunque en la condición paquiostótica la superficie total puede superar los 15,70 y seguir incrementando la superficie ósea del tejido, este estudio se enfoca en comparar ambos mecanismos de compactación dentro de los mismos intervalos de superficie ósea.

Esta simulación con valores teóricos revela que la osteosclerosis se presenta como un mecanismo más eficiente para lograr la compactación ósea, aunque muestra limitaciones cuando se considera el aumento de la masa y el volumen óseo. Este escenario implica que, una vez alcanzada la compactación total de la cavidad medular del tejido óseo, la subsecuente deposición periostal no modifica el índice de compactación (IC), dado que la superficie ósea se iguala a la superficie total del tejido. En consecuencia, la relación del IC permanece siempre igual a 1 (100%). Esta observación sugiere que el desarrollo paquiostótico, posterior a un proceso de osteosclerosis, está más relacionado con el incremento de la masa y volumen óseo, y no con cambios en el índice de compactación. Si esta afirmación es correcta, el aumento de la masa ósea contribuiría al control de la flotabilidad (Houssaye, 2009) como un mecanismo de regulación hidrostática. Por otro lado, el incremento del volumen óseo reduciría la relación superficie/volumen, lo que permitiría mantener de manera más eficiente la temperatura

corporal y minimizar la pérdida de calor por unidad de masa (Scholander *et al.*, 1950; Porter y Gates, 1969), actuando así como un medio de regulación de la homeostasis térmica.

5.3. Aproximaciones heterocrónicas sobre el tamaño de los pingüinos

La heterocronía abarca una serie de procesos evolutivos que comprenden alteraciones en el tiempo de los eventos de desarrollo, a través de los cuales se originan cambios morfológicos y novedades durante la evolución de un linaje (Fabrezi, 2012). Uno de esos cambios involucra al tamaño corporal. Desde su origen en el Paleoceno hasta la actualidad, el clado de los Sphenisciformes ha mostrado una notable diversidad de tamaños (*e.g.*, Mayr *et al.*, 2017; Pelegrín y Acosta Hospitaleche, 2022), abarcando desde especies gigantes como *Palaeudyptes klekowskii* (Acosta Hospitaleche, 2014) y *Kumimanu biceae* (Mayr *et al.*, 2017), hasta pingüinos de menor talla como *Aprosdokitos mikrotero* (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2017) y *Eudyptula minor* (Dann, 2015). En esta sección se abordará muy brevemente la evolución del tamaño de los Sphenisciformes desde una perspectiva heterocrónica, con el objetivo de aportar ideas para consolidar futuras líneas de investigación.

Para analizar los cambios de tamaño en los pingüinos, es esencial comprender tres factores interrelacionados: el tamaño, la forma y el tiempo de desarrollo. El tamaño es el resultado del crecimiento y se describe mediante métodos cuantitativos, en los cuales la variación de una estructura dada puede ser isométrica o alométrica (Fabrezi, 2012). Además, el tamaño es susceptible a influencias de factores extrínsecos como la dieta, la depredación y la temperatura. La forma, por su parte, se refiere a la configuración de un carácter individual, de un conjunto de caracteres o de un organismo en un momento dado (Fabrezi, 2012). La variación en el desarrollo de la forma de un carácter puede plantearse de manera independiente al tamaño, considerando aspectos cualitativos de su morfogénesis. A grandes rasgos, pueden diferenciarse tres etapas de desarrollo: una embrionaria, una juvenil y una adulta, esta última definida por el inicio de la capacidad reproductiva (Picasso, 2007; Fabrezi, 2012). Finalmente, el tiempo se entiende como el comienzo y el final de la trayectoria ontogenética de una especie, cuyo límite máximo es la duración de una generación. De acuerdo con la relación entre estos factores, Reilly *et al.* (1997) definieron seis tipos de cambios puros en los tiempos de desarrollo: desaceleración, hipomorfosis y post-desplazamiento (como procesos pedomórficos); y aceleración, hiper morfosis y pre-desplazamiento (como procesos peramórficos).

Los factores mencionados (tamaño, forma y tiempo) se han configurado en los pingüinos dentro de un contexto de crecimiento determinado. En un crecimiento determinado, el desarrollo sigue una curva asintótica, alcanzando un límite en el que el tamaño general se

estabiliza. En los Sphenisciformes, el crecimiento lineal se detiene al alcanzar la madurez somática, estableciendo un límite de tamaño (de Margerie *et al.*, 2004; Padian, 2013). Este límite se evidencia en el tejido óseo con el desarrollo de una capa circunferencial externa en el margen externo de la región cortical, la cual se ha observado en la mayoría de los Sphenisciformes adultos actuales y fósiles. Como se ha mencionado, la mayoría de las aves alcanza la madurez somática al cabo de un año, y la madurez sexual ocurre después de la maduración somática (Padian y Woodward, 2021). No obstante, en la mayoría de los Sphenisciformes (con excepción de *Aptenodytes patagonicus*), el ciclo de desarrollo dura alrededor de un año, y la madurez sexual ocurre antes de cumplir ese tiempo (García Borboroglu y Boersma, 2015). Exceptuando la particular histología de *Aptenodytes*, la osteohistología de los pingüinos no exhibe zonación ósea ni hiperplasia, de modo que el desarrollo revela un crecimiento continuo sin grandes interrupciones hasta alcanzar el tamaño adulto. Asimismo, al comparar la osteohistología de pingüinos actuales de talla grande (*e.g.*, *Aptenodytes patagonicus*) y de talla pequeña (*e.g.*, *Pygoscelis antarctica*), sin evaluar aquellos caracteres que responden (o parecen responder) al estilo de vida y actividad de los pichones (*e.g.*, grado de compactación ósea de los miembros anteriores y posteriores), no se observan grandes variaciones en los patrones microestructurales. En consecuencia, en las series ontogenéticas de *Aptenodytes patagonicus* (Canoville *et al.*, 2024) y *Pygoscelis antarctica* (presente tesis), se registraron los mismos patrones de desarrollo en prejuveniles (pichones I, II, III, IV y V), juveniles y adultos. Por tanto, si el tiempo de desarrollo de la mayoría de los Sphenisciformes es de alrededor de un año, presentan un crecimiento continuo sin interrupciones en sus etapas prejuveniles y se observa una variabilidad de tamaños dentro de las especies que conforman el grupo, posiblemente esta variación de tamaños se explique por medio de las tasas de crecimiento de cada especie.

Con relación a este último aspecto, los procesos heterocrónicos, tales como la desaceleración o la aceleración, pueden influir en las tasas de crecimiento, dando lugar, al cabo de un año, a tamaños corporales pequeños en contextos de desaceleración o a tamaños más grandes en contextos de aceleración (Reilly *et al.*, 1997). Por otro lado, se descartan fenómenos como la hipomorfosis (Reilly *et al.*, 1997) porque, incluso en pingüinos pequeños como *Eudyptula minor*, su ciclo de desarrollo no se ve restringido en el tiempo, correspondiéndose a un año. Del mismo modo, también se descartan los fenómenos de hiper morfosis (Reilly *et al.*, 1997), aunque procesos de hiperplasia, como los que ocurren en las costillas vertebrales de *Aptenodytes forsteri*, podrían producirse al extenderse el crecimiento de este elemento óseo más allá del lapso de un año. Asimismo, se asume que los períodos de estasis implican fases de “no crecimiento o desarrollo” en el tiempo y son característicos de los procesos de post-

desplazamiento (Reilly *et al.*, 1997). Por lo tanto, deberían dejar alguna marca histológica en el tejido, como ocurre durante los ayunos de *Aptenodytes patagonicus* (Castanet, 2006; Canoville *et al.*, 2024). Por ende, ante la ausencia de características histológicas que evidencien estas pausas en el tiempo, se descarta este proceso. La evaluación del pre-desplazamiento (Reilly *et al.*, 1997) como proceso heterocrónico resulta difícil debido a la ausencia de series ontogenéticas en el registro fósil que respalden la existencia de algún tipo de desplazamiento en la forma, especialmente cuando se considera el desarrollo de un ciclo anual.

Se asume que las formas fósiles presentan ciclos de desarrollo similares a los de las especies actuales por sus homologías histológicas, pero este enfoque enfrenta las limitaciones de aplicar el actualismo a especies con ciclos de desarrollo desconocidos. Si los pingüinos presentaran un crecimiento cíclico con zonación ósea, sería posible calibrar el tiempo de desarrollo y estimar edades relativas para cada forma a lo largo de una serie ontogenética, pero dicho escenario histológico no se encuentra presente en los Sphenisciformes.

Ahora bien, si las variaciones de tamaño pueden ser explicadas por procesos heterocrónicos, surgen los siguientes interrogantes ¿cuáles son los mecanismos que catalizan dichos procesos? ¿Existe una correlación entre el tamaño y la temperatura? Aunque los Sphenisciformes actuales más grandes habitan en aguas frías y los más pequeños en aguas cálidas (Jadwiszczak, 2001), no se ha establecido una relación general entre la temperatura ambiental y el tamaño corporal en todo el grupo (Stonehouse, 1969). De hecho, Simpson (1971) señaló que existen otras adaptaciones al clima, además del tamaño corporal, que podrían ser más relevantes en este grupo. El gran tamaño de algunos pingüinos fósiles podría haber evolucionado por otras razones, como la hidrodinámica, la adaptación contra los depredadores o la adquisición de estrategias K (Fordyce y Jones, 1990). Asimismo, Jadwiszczak (2000) explicó la abundancia y diversidad de las especies antárticas del Eoceno en términos de radiación adaptativa durante períodos de condiciones tróficas adversas. Otros autores sostienen que el patrón de distribución del tamaño corporal en los pingüinos fósiles podría estar afectado por procesos tafonómicos, y que los huesos de las especies más pequeñas están probablemente subrepresentados (ver Jadwiszczak, 2001 y bibliografía citada allí). Si bien es cierto que los procesos tafonómicos pueden afectar la preservación fósil, este aspecto parece poco probable, dado que el hábito colonial de los pingüinos, sumado a su elevado grado de compactación ósea (tanto en especies de talla grande como pequeña), favorecen su preservación (Acosta Hospitaleche, 2004). En virtud de ello, Jadwiszczak (2001) propuso que, siempre que los fósiles de pingüinos del Eoceno sean representativos de la avifauna, las variaciones de tamaño podrían estar vinculadas a las condiciones paleoambientales. Estudios recientes (Pelegrín y Acosta

Hospitaleche, 2021) explican la diversificación de especies y nichos ecológicos durante el Eoceno de la Antártida en relación con posibles condiciones climáticas templadas del hemisferio sur, asociadas al máximo térmico del Paleoceno-Eoceno y al óptimo climático del Eoceno temprano.

Conviene subrayar que este breve análisis excede los objetivos de la presente tesis doctoral, constituyendo un intento preliminar de esbozar e interpretar procesos evolutivos a partir de los datos actualmente disponibles sobre la evolución e histología de los Sphenisciformes. En este sentido, los procesos heterocrónicos parecen desempeñar un papel crucial en la diversificación de tamaños en los Sphenisciformes, aunque la complejidad de estos mecanismos evolutivos y sus catalizadores ambientales siguen siendo un campo de investigación abierto. Es posible que el aumento isométrico del tamaño (de todo el esqueleto del individuo) o el aumento alométrico del tamaño (*e.g.*, sobrecrecimiento periostal de las costillas vertebrales) sean estrategias plausibles para mejorar la relación superficie/volumen, lo que les permite mantener mejor la temperatura corporal y perder menos calor por unidad de masa (Scholander *et al.*, 1950; Porter y Gates, 1969). Futuros estudios con acceso a series ontogenéticas fósiles podrían proporcionar más claridad sobre la influencia de los procesos heterocrónicos en la evolución de los pingüinos.

5.4. Bibliografía Capítulo V

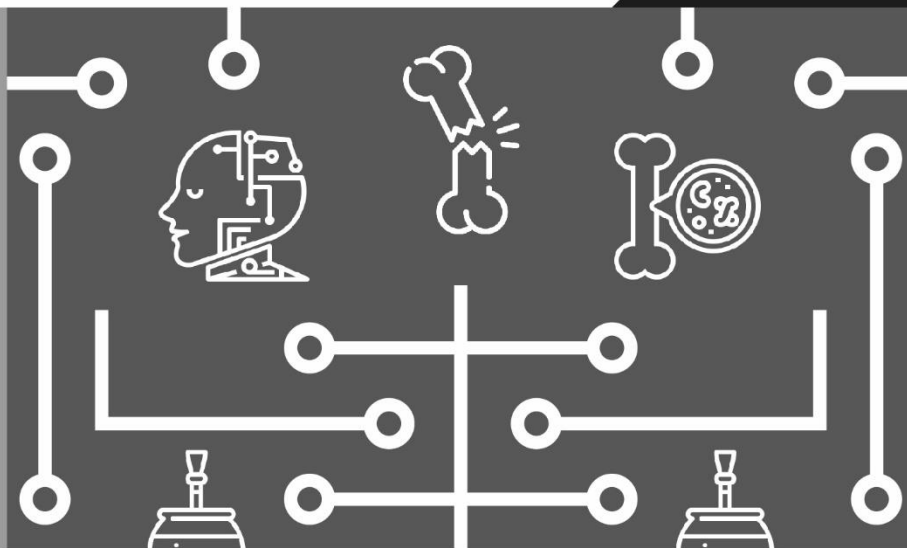
- Acosta Hospitaleche, C. (2004). *Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de Patagonia. Sistemática, biogeografía y evolución* (Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata). Available from <http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000087>
- Acosta Hospitaleche, C. (2014). New giant penguin bones from Antarctica: Systematic and paleobiological significance. *Comptes Rendus Palevol*, 13(7), 555-560. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2014.03.008>
- Acosta Hospitaleche, C. y Reguero, M. (2010). First articulated skeleton of *Palaeudyptes gunnari* from the late Eocene of Isla Marambio (Seymour Island), Antarctica. *Antarctic Science*, 22(3), 289–298. <https://doi.org/10.1017/S0954102009990769>
- Acosta Hospitaleche, C. y Reguero, M. (2014). *Palaeudyptes klekowskii*, the best-preserved penguin skeleton from the Eocene–Oligocene of Antarctica: Taxonomic and evolutionary remarks. *Geobios*, 47(3), 77–85. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2014.03.003>
- Acosta Hospitaleche, C., Reguero, M. y Santillana, S. (2017). *Aprosdokitos mikrotero* gen. et sp. nov., the tiniest Sphenisciformes that lived in Antarctica during the Paleogene. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 283(1), 25–34. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2017/0624>
- Amprino, R. y Godina, G. (1947). La struttura della ossa nei vertebrati. Ricerche comparative negli anfi e negli amnioti. *Pontificia Academia Scientiarum Commentationes*, 11(9), 329–464.
- Barrat, A. (1976). Quelques aspects de la biologie et de l'écologie du manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) des îles Crozet. *Comité National Français des Recherches Antarctiques*, 40, 9–52.
- Bailleul, A. M., O'Connor, J. y Schweitzer, M. H. (2019). Dinosaur paleohistology: review, trends and new avenues of investigation. *PeerJ*, 7, e7764. <https://doi.org/10.7717/peerj.7764>
- Bloom, W., Bloom, M. A. y McLean, F. C. (1941). Calcification and ossification. Medullary bone changes in the reproductive cycle of female pigeons. *The Anatomical Record*, 81(4), 443–475. <https://doi.org/10.1002/ar.1090810404>
- Boersma, P. D., Rebstock, G. A. y Stokes, D. L. (2004). Why penguin eggshells are thick. *The Auk*. 121(1), 148–155. <https://www.jstor.org/stable/4090063>
- Bost, C.-A., Delord, K., Barbraud, C. et al. (2015). Pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*). En P. García Borboroglu y P. D. Boersma (Eds.), *Pingüinos: Historia Natural y Conservación* (pp. 7–23). Vazquez Mazzini Editores.
- Bourdon, E., Castanet, J., de Ricqlès, A., Scofield, P., Tennyson, A., Lamrous, H. y Cubo, J. (2009). Bone growth marks reveal protracted growth in New Zealand kiwi (Aves, Apterygidae). *Biology Letters*, 5(5), 639–642. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0310>
- de Buffrénil, V. y Quilhac, A. (2021). Bone Tissue Types: A Brief Account of Currently Used Categories. En V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg y K. Padian (Eds.), *Vertebrate skeletal histology and paleohistology* (pp. 147–182). CRC Press.
- de Buffrénil, V., Quilhac, A. y Cubo, J. (2021). Accretion Rate and Histological Features of Bone. En V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg y K. Padian (Eds.), *Vertebrate skeletal histology and paleohistology* (pp. 221–228). CRC Press.
- Canoville, A., Chinsamy, A. y Angst, D. (2022). New Comparative Data on the long bone microstructure of large extant and extinct flightless birds. *Diversity*, 14(4), 1–30. <https://doi.org/10.3390/d14040298>
- Canoville A., Robin, J.-P. y de Buffrénil, V. (2024). Ontogenetic development of limb bone microstructure in the king penguin, *Aptenodytes patagonicus* (Miller, 1778), with considerations for palaeoecological inferences in Sphenisciformes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, zlae002, 1–19.

<https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlae002>

- Canoville, A., Schweitzer, M. H. y Zanno, L. E. (2019). Systemic distribution of medullary bone in the avian skeleton: ground truthing criteria for the identification of reproductive tissues in extinct Avemetatarsalia. *BMC Evolutionary Biology*, 19, 1–20. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1402-7>
- Canoville, A., Schwitzer, M. H. y Zanno, L. (2020). Identifying medullary bone in extinct avemetatarsalians: challenges, implications and perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1793), 20190133. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0133>
- Castanet, J. (2006). Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships. *Comptes Rendus Palevol*, 5(3–4), 629–636. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2005.10.006>
- Cherel, Y., Stahl, J. C. y Le Maho, Y. (1987). Ecology and physiology of fasting in king penguin chicks. *The Auk*, 104(2), 254–262. <http://www.jstor.org/stable/4087031>
- Cherel, Y., Durant, J. M. y Lacroix, A. (2004). Plasma thyroid hormone pattern in king penguin chicks: a semi-altricial bird with an extended posthatching developmental period. *General and Comparative Endocrinology*, 136(3), 398–405. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2004.02.003>
- Chinsamy, A. (2005). *The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques*. Johns Hopkins University Press.
- Chinsamy, A., Martin, L. D. y Dodson, P. (1998). Bone microstructure of the diving *Hesperornis* and the volant *Ichthyornis* from the Niobrara Chalk of western Kansas. *Cretaceous Research*, 19(2), 225–235. <https://doi.org/10.1006/cres.1997.0102>
- Dacke, C. G., Arkle, S., Cook, D. J., Wormstone, I. M., Jones, S., Zaidi, M. y Bascal, Z. A. (1993). Medullary bone and avian calcium regulation. *Journal of Experimental Biology*, 184(1), 63–88. <https://doi.org/10.1242/jeb.184.1.63>
- Dann, P. (2015). Pingüino azul (*Eudyptula minor*). En P. García Borboroglu y P. D. Boersma (Eds.), *Pingüinos: Historia Natural y Conservación* (pp. 331–346). Vazquez Mazzini Editores.
- Domning, D. P. y de Buffrénil, V. (1991). Hydrostasis in the Sirenia: Quantitative Data and Functional Interpretations. *Marine Mammal Science*, 7(4), 331–368. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1991.tb00111.x>
- Fabrezi, M. (2012). Heterocronía y variación morfológica en anuros. *Cuadernos de Herpetología*, 26(1) 29–47.
- 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* (pp. 419–446). Academic Press.
- Garat, L. M., Talevi, M. y Acosta Hospitaleche, C. (2023). Osteohistology of the Antarctic penguin *Pygoscelis adeliae* (Aves, Sphenisciformes): definitive evidence of medullary bone. *Polar Biology*, 46(9), 959–969. <https://doi.org/10.1007/s00300-023-03176-y>
- Garat, L. M., Talevi, M. y Acosta Hospitaleche. (en prensa). Penguin osteohistology, the key role of the Internal Circumferential Layer in gender determination. *Polar Biology*.
- García Borboroglu, P. y Boersma, P. D. (2015). *Pingüinos: Historia Natural y Conservación*. Vazquez Mazzini Editores.
- Hall, B. K. (1991). What is bone growth? En B. G. Sarnat y A. D. Dixon (Eds.), *Fundamentals of Bone Growth* (pp. 605–612). CRC Press.
- Houde, P. (1987). Histological evidence for systematic position of *Hesperornis* (Odontornithes: Hesperornithiformes). *The Auk*, 104(1), 125–129. <https://doi.org/10.2307/4087243>
- Houssaye, A. (2009). “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4(4), 325–340. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2009.00146.x>

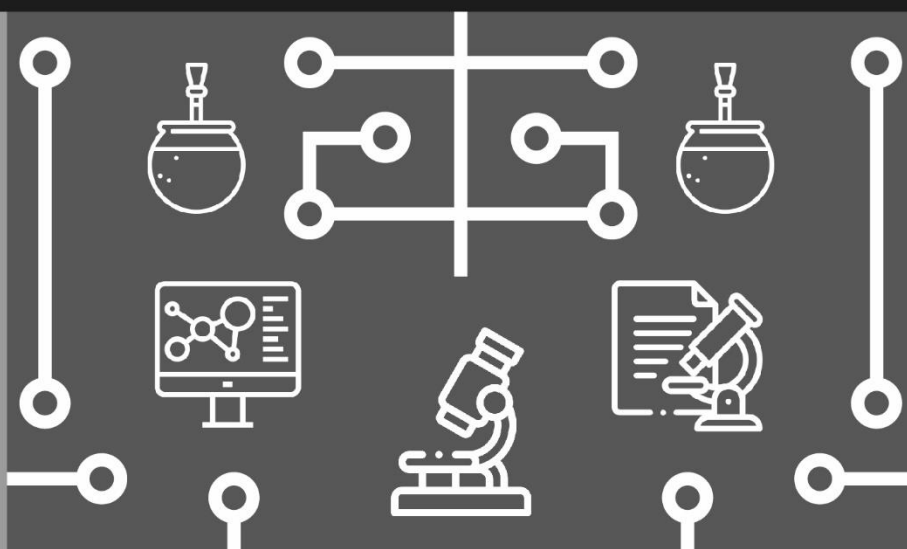
- Houssaye, A. (2013). Palaeoecological and morphofunctional interpretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates. *Biological Reviews*, 88(1), 117–139. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00243.x>
- Houssaye, A. y de Buffrénil, V. (2021). Bone Histology and the Adaptation to Aquatic Life in Tetrapods. En V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg y K. Padian (Eds.), *Vertebrate skeletal histology and paleohistology* (pp. 744–756). CRC Press.
- Houssaye, A., Sander, P. M. y Klein, N. (2016). Adaptive Patterns in Aquatic Amniote Bone Microanatomy – More Complex than Previously Thought. *Integrative and Comparative Biology*, 56(6), 1349–1369. <https://doi.org/10.1093/icb/icw120>
- Jadwiszczak, P. (2000). The fossil record of Antarctic penguins. En M. Grzes, K.R. Lankauf y I. Sobota (Eds.), *Polish Polar Studies, 27th International Polar Symposium* (pp. 39–45). Toruń.
- Jadwiszczak, P. (2001). Body size of Eocene Antarctic penguins. *Polish Polar Research*, 22(2), 147–158.
- Jadwiszczak, P. y Acosta Hospitaleche, C. (2013). Distinguishing between two Antarctic species of Eocene *Palaeudyptes* penguins: a statistical approach using tarsometatarsi. *Polish Polar Research*, 34(3), 237–252. <https://doi.org/10.2478/popore-2013-0020>
- Ksepka, D. T., Werning, S., Sclafani, M. y Boles Z. M. (2015). Bone histology in extant and fossil penguins (Aves: Sphenisciformes). *Journal of Anatomy*, 227(5), 611–630. <https://doi.org/10.1111/joa.12367>
- de Margerie E., Robin, J.-P., Verrier, D., Cubo, J., Groscolas, R. y Castanet, J. (2004). Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labeling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology*, 207(5), 869–879. <https://doi.org/10.1242/jeb.00841>
- Mayr, G., Scofield, R. P., De Pietri, V. L. y Tennyson, A. J. D. (2017). A Paleocene penguin from New Zealand substantiates multiple origins of gigantism in fossil Sphenisciformes. *Nature Communications*, 8(1927), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01959-6>
- Meister, W. (1962). Histological Structure of the Long Bones of Penguins. *The Anatomical Record*, 143(4), 377–387. <https://doi.org/10.1002/ar.1091430408>
- Padian, K. (2013). Why Study the Bone Microstructure of Fossil Tetrapods? En K. Padian y E.-T. Lamm (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods* (pp. 1–11). University of California Press.
- Padian, K., de Ricqlès, A. y Horner, J. R. (2001). Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, 412, 405–408. <https://doi.org/10.1038/35086500>
- Padian, K. y Woodward, H. N. (2021). Archosauromorpha: Avemetatarsalia – Dinosaurs and their relatives. In V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg & K. Padian (Eds), *Vertebrate skeletal histology and paleohistology* (pp. 511–549). CRC Press.
- Pelegrín, J. S. y Acosta Hospitaleche, C. (2022). Evolutionary and Biogeographical History of Penguins (Sphenisciformes): Review of the Dispersal Patterns and Adaptations in a Geologic and Paleoeological Context. *Diversity*, 14(4), 1–20. <https://doi.org/10.3390/d14040255>
- Picasso, M. B. J. (2007). Heterocronía, generadora de cambios biológicos. *Museo*, 21(3), 27–31.
- Porter, W. P. y Gates, D. M. (1969). Thermodynamic Equilibria of Animals with Environment. *Ecological Monographs*, 39(3), 227–244. <https://doi.org/10.2307/1948545>
- Raikow, R. J., Bicanovsky, L. y Bledsoe, A. H. (1988). Forelimb joint mobility and the evolution of wing-propelled diving in birds. *The Auk*, 105(3), 446–451. <http://www.jstor.org/stable/4087440>

- Reilly, S. M., Wiley, E. O. y Meinhardt, D. J. (1997). An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60(1), 119–143. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01487.x>
- de Ricqlès, A. y de Buffrenil, V. (2001). Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we? En J. M. Mazin y V. de Buffrenil (Eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water* (pp. 289–310). Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Robling, A. G. y Stout, S. D. (1999). Morphology of the Drifting Osteon. *Cells Tissues Organs*, 164(4), 192–204. <https://doi.org/10.1159/000016659>
- Saraux, C., Friess, B., Le Maho, Y. y Le Bohec, C. (2012). Chick-provisioning strategies used by king penguins to adapt to a multiseasonal breeding cycle. *Animal Behaviour*, 84(3), 675–683. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.06.024>
- Schnitzler, C. M. (2015). Childhood Cortical Porosity Is Related to Microstructural Properties of the Bone-Muscle Junction. *Journal of Bone and Mineral Research*, 30(1), 144–155. <https://doi.org/10.1002/jbmr.2312>
- Scholander, P. F., Hock, R., Walters, V., Johnson, F. y Irving, L. (1950). Heat Regulation in Some Arctic and Tropical Mammals and Birds. *Biological Bulletin*, 99(2), 237–258. <https://doi.org/10.2307/1538741>
- Sedlin, E. D., Frost, H. M. y Villanueva, A. R. (1963). Age changes in resorption in the human rib cortex. *Journal of Gerontology*, 18(4), 345–349. <https://doi.org/10.1093/geronj/18.4.345>
- Simpson, G.G. (1971). Review of fossil penguins from Seymour Island. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 178, 357–387.
- Stonehouse, B. (1960). The king penguin *Aptenodytes patagonica* of South Georgia. I. Breeding behaviour and development. *Falkland Islands Dependencies Survey Scientific Reports*, 23, 1–81.
- Stonehouse, B. (1969). Environmental temperatures of Tertiary penguins. *Science*, 163, 673–675.
- Streeter, M. (2011). Histological Age-at-Death Estimation. En C. Crowder y S. Stout (Eds.), *Bone histology: An Anthropological Perspective* (pp. 135–152). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b11393-7>
- Trivelpiece, W. y Trivelpiece, S. (2015). Pingüino de barbijo (*Pygoscelis antarctica*). En P. García Borboroglu y P. D. Boersma (Eds.), *Pingüinos: Historia Natural y Conservación* (pp. 65–77). Vazquez Mazzini Editores.
- Turvey, S. T., Green, O. R. y Holdaway, R. N. (2005). Cortical growth marks reveal extended juvenile development in New Zealand moa. *Nature*, 435, 940–943. <https://doi.org/10.1038/nature03635>
- Tütken, T., Pfretzschner, H.-U., Vennemann, T. W., Sun, G. y Wang, Y. D. (2004). Paleobiology and skeletochronology of jurassic dinosaurs: implications from the histology and oxygen isotope compositions of bones. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 206(3–4), 217–238. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2004.01.005>
- Verrier, D. (2003). *Croissance et mue chez le poussin de manchot royal (Aptenodytes patagonicus): aspects écophysiologiques* (Tesis, Université Claude Bernard, Lyon 1).
- Wilson, L. E. y Chin, K. (2014). Comparative osteohistology of *Hesperornis* with reference to pygoscelid penguins: the effects of climate and behaviour on avian bone microstructure. *Royal Society Open Science*, 1(3), 1–16. <https://doi.org/10.1098/rsos.140245>



Capítulo VI

CONCLUSIONES y futuras líneas de investigación



CAPÍTULO VI – CONCLUSIONES Y FUTURAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN

6.1. Alcance de los objetivos propuestos

En esta tesis se logró caracterizar la microestructura ósea de cada uno de los especímenes analizados junto a las fuentes de variación observadas. Se determinaron las variaciones debidas a factores taxonómicos (intra e interespecíficos, analizando taxones con diferentes preferencias alimentarias, rango de distribución y hábitos migratorios) y no taxonómicos (como la ontogenia y las diferencias sexuales). Se determinó que el crecimiento es continuo e ininterrumpido en todos los Sphenisciformes estudiados y que estos presentan un crecimiento determinado, con cambios en las velocidades relativas de crecimiento a lo largo del desarrollo. Al no evidenciar un crecimiento cíclico, no fue posible estimar la longevidad de los individuos analizados. Finalmente, se identificaron tejidos y patrones microestructurales asociados a hembras y al estado reproductivo.

6.2. Testeo de las hipótesis

En esta sección se presentan los resultados de la evaluación de las hipótesis propuestas en el marco de esta investigación.

H1. *Existen diferencias interespecíficas en la microestructura ósea de las especies bajo estudio.*

Se rechaza la hipótesis 1. No se observaron diferencias interespecíficas significativas en la microestructura ósea de los pingüinos. Sin embargo, las variaciones histológicas, como el grado de compactación ósea observado en los miembros anteriores y posteriores de *Aptenodytes patagonicus* y *Pygoscelis antarctica*, podrían estar relacionadas con los estilos de vida y los patrones de actividad durante el desarrollo esquelético de los pichones.

H2. *Existen diferencias taxonómicas a nivel microanatómico y osteohistológico en virtud del género y la especie.*

Se rechaza la hipótesis 2. No se identificaron variaciones microestructurales referidas a diferencias taxonómicas, pero si se observan diferentes características microanatómicas y osteohistológicas en los distintos especímenes. Las diferentes variaciones como la presencia de tejido medular y su distribución esquelética incompleta, la remodelación de una capa circunferencial interna y el grado de compactación ósea de los miembros anteriores y posteriores, responden a diferencias sexuales, alimenticios o incluso a los hábitos de vida de los pichones.

H3. *Los pingüinos poseen un crecimiento osteológico cíclico.*

Se rechaza parcialmente la hipótesis 3. Los pingüinos presentan un crecimiento continuo a excepción de los pichones de *Aptenodytes patagonicus*, quienes desarrollan un LAG durante los largos ayunos que sufre la especie.

H4. *Los pingüinos del Eoceno de Antártida presentan un crecimiento acelerado y continuo (al menos en las primeras etapas del desarrollo), lo cual constituye un carácter observable y medible a partir de su osteohistología.*

Se confirma la hipótesis 4. Los pingüinos del Eoceno de Antártida presentan un crecimiento continuo y acelerado. Esto se evidencia tanto en la matriz ósea, la vascularidad y el hábito microestructural del tejido trabecular. En los pichones y estadios prejuveniles de pingüinos modernos se pudo confirmar lo mismo.

H5. *La longevidad de los individuos del Eoceno es un factor determinante para alcanzar grandes tallas corporales.*

No pudo ser testeada la hipótesis 5. La mayoría de los pingüinos actuales alcanzan su madurez somática al cabo de un año, por lo que la variabilidad de tamaños se corresponde a diferentes tasas de crecimiento de las especies. Asimismo en los especímenes fósiles analizados se identificaron patrones microestructurales semejantes a las especies actuales, por lo que su talla no se corresponde a fenómenos de hiperplasia perióstica. Es posible que la variabilidad de tamaños se explique por medio de fenómenos de heterocronía catalizados por las condiciones climáticas desde el Paleoceno hasta la actualidad.

H6a. *Los huesos apendiculares desarrollan tejido medular en las hembras de pingüinos.*

Se confirma la hipótesis 6a. La hembra de *Pygoscelis adeliae* presenta tejido medular en todos los elementos óseos analizados. Asimismo se identificó tejido medular en ejemplares no sexados previamente de *Pygoscelis antarctica* y *Aptenodytes forsteri*.

H6b. *El tejido medular generado luego de la muda del plumaje es diferenciable de aquel desarrollado en las hembras luego de oviponer.*

No pudo ser testeada la hipótesis 6b. Si bien la muda del plumaje genera una alteración en el tejido de tipo osteoporótico, los especímenes incluidos en el presente estudio carecían de datos sobre su edad exacta, la cual fue estimada a través de su tamaño, grado de fusión de los elementos y textura ósea periostal. Esto imposibilitó la vinculación directa de procesos tales

como la acción osteoclástica del tejido, a la muda del plumaje o a la madurez sexual de los individuos.

H7a. *El dimorfismo sexual se traduce en tamaño en los pingüinos del Eoceno.*

No se confirma la hipótesis 7a. Si bien se pudo definir patrones microestructurales en la cavidad medular de los pingüinos del Eoceno que ayudarían a establecer diferencias sexuales, dichos caracteres no están asociados al tamaño de las especies. Este problema imposibilitó vincular las diferencias microestructurales del dimorfismo sexual a tamaños corporales. Sin embargo en especies actuales existe pequeñas variaciones de tamaño entre machos y hembras dentro del grupo de los Sphenisciformes.

H7b. *Palaeudyptes posee una única especie antártica, que desarrolla un gran dimorfismo sexual, detectable a partir de su osteohistología.*

Se confirma de manera preliminar la hipótesis 7b. Aunque la metodología histológica imposibilita discriminar machos, se observó que *Palaeudyptes gunnari* presenta patrones microestructurales vinculados a hembras, mientras que en *Palaeudyptes klekowskii* dichos patrones se encuentran ausentes. Futuros estudios con una mayor evaluación de especímenes podrían arrojar luz sobre el dimorfismo sexual dentro del género *Palaeudyptes*.

H7c. *Anthropornis posee una única especie antártica con alto grado de dimorfismo sexual, detectable a partir de su osteohistología.*

Se confirma de manera preliminar la hipótesis 7c. Del mismo modo que en *Palaeudyptes*, *Anthropornis nordenskjoldi* presenta patrones microestructurales vinculados a hembras, mientras que en *Anthropornis grandis* dichos patrones se encuentran ausentes. Futuros estudios con una mayor evaluación de especímenes podrían arrojar luz sobre el dimorfismo sexual dentro del género *Anthropornis*.

H7d. *Los resultados osteohistológicos aportan datos concretos para la sistemática de los Sphenisciformes, que permiten reducir el número de especies reconocibles para el Eoceno de Antártida.*

Se confirma de manera preliminar la hipótesis 7d. A pesar de que el presente estudio identificó cierta dualidad en los patrones microestructurales de los géneros *Delphinornis*, *Anthropornis* y *Palaeudyptes*, no es posible identificar machos y resolver los problemas taxonómicos de los grupos fósiles. Nuevos análisis estadísticos con acceso a más individuos

ayudarán a discriminar la aleatoriedad o no de los patrones microestructurales en las especies fósiles.

6.3. Conclusiones

La presencia de un *OCL* en Sphenisciformes, junto con el grado de remodelación ósea observado en los especímenes analizados, se considera un indicador de madurez somática, la cual ocurre alrededor de un año en la mayoría de las especies. Además, todas las especies analizadas presentan un claro desarrollo osteosclerótico.

La microestructura ósea de *Pygoscelis adeliae* mostró diferencias notables entre un macho y una hembra. La compactación ósea observada en el húmero, radio, ulna, carpometacarpo, fémur, tarsometatarso, y costillas vertebrales y esternales es menos pronunciada en las hembras que en los machos. En el macho, la cavidad medular está bien delimitada por un *ICL*, mientras que en la hembra no se observó dicha estructura. Además, en la hembra se detectó el primer antecedente de tejido medular en torno a la cavidad medular y los espacios intertrabeculares. Por otro lado, los patrones vasculares de aspecto reticular en el estadio adulto de *P. adeliae* corresponden a espacios medulares alterados por la remodelación y compactación ósea, como también se observó en la especie hermana *P. antarctica*.

En cuanto a las variaciones osteohistológicas dentro del género *Pygoscelis*, se identificó en todas las especies un tejido óseo compacto resultante de la compactación secundaria del tejido trabecular, junto con la extensión centripeta del *ICL* (tejido osteosclerótico). Aunque la disposición de los *LAGs* varió en presencia y número, tanto en el esqueleto de un mismo individuo, como entre las distintas especies del género, no se detectaron grandes diferencias osteohistológicas dentro de los pygoscelidos. Estos *LAGs* conforman un *OCL* y están relacionados con la madurez somática de los individuos, pero no con el hábito migratorio de las especies.

Respecto a las variaciones osteohistológicas en la serie ontogenética de *Pygoscelis antarctica*, los primeros estadios muestran un tejido cortical delgado y compacto, altamente vascularizado, y una gran cavidad medular bien delimitada por bandas de tejido circundantes. Asimismo, en los estadios prejuveniles (pichones I, II, III, IV y V) se observó un notable crecimiento periostal, con un gran número de canales vasculares abiertos hacia el margen externo del córtex y una pronunciada expansión de la cavidad medular y del tejido trabecular. Sin embargo, en el estadio juvenil comienza una intensa compactación interna del tejido, principalmente mediante la compactación secundaria del tejido trabecular y, en segundo lugar, por la organización y expansión del *ICL* en la región medular. En este mismo estadio juvenil se observa un alto grado de remodelación ósea, con osteonas secundarias que avanzan

inicialmente hacia las regiones perimedular y medular, y luego hacia la región cortical. En el estadio adulto se evidencia un cambio en la matriz ósea y en los patrones vasculares del margen cortical y medular, los cuales se organizan en un *OCL* e *ICL*, respectivamente, y la vascularidad tiende a ser mayormente laminar en estas regiones. Asimismo, en el estadio adulto las osteonas secundarias llegan a remodelar el tejido en el margen cortical y medular. En el húmero de *P. antarctica*, se observa una temprana reducción y desaparición de la cavidad medular y una fuerte compactación secundaria del tejido trabecular en comparación con el fémur, durante los estadios prejuveniles. Esta diferencia en la compactación de los miembros anteriores y posteriores se asocia con la temprana independencia de los pichones, que comienzan sus incursiones alimenticias a las 4-7 semanas. Así, el uso temprano de los miembros anteriores, involucrados en la natación, indica que estos comienzan a participar en la locomoción marina pocos meses después del nacimiento, a diferencia de lo que ocurre en *Aptenodytes patagonicus*. Esta actividad genera un estímulo que acelera la compactación ósea del húmero (y probablemente de todo el miembro) en relación con el fémur y el tibiotarso de los miembros posteriores.

En *Pygoscelis antarctica* y *Aptenodytes forsteri*, se identificó en hembras adultas la remodelación de un *ICL* asociada a la formación de tejido medular. Los resultados muestran que tanto machos como hembras desarrollan un *ICL*, aunque este se pierde en las hembras debido a la acción osteoclástica implicada en la generación de tejido medular y en la movilización de calcio para la formación de las cáscaras de huevo. Este patrón de remodelación parcial o completa del *ICL* en las hembras podría utilizarse como un marcador osteohistológico para identificar a las hembras en estudios paleontológicos y microanatómicos. Sin embargo se desconoce si las hembras vuelven a formar un *ICL* luego del periodo de oviposición. Por otro lado, la distribución esquelética incompleta del tejido medular en *Spheniscus magellanicus* resalta la importancia de considerar factores externos como la dieta en la permanencia de este tejido.

Conforme a la presencia y distribución parcial del tejido medular en *Spheniscus magellanicus*, se sugiere que una dieta rica en calcio podría influir en la formación y distribución de este tejido, limitando su desarrollo en el esqueleto. Asimismo, la escasa ocurrencia de osteonas migrantes en la especie sugiere que el ejemplar analizado corresponde a un individuo adulto no senil.

Aunque los Sphenisciformes presentan un desarrollo osteosclerótico a lo largo de su ontogenia, solo en la costilla vertebral de *Aptenodytes forsteri* se observó una hiperplasia perióstica (tejido paquiostótico). Estos dos fenómenos (osteosclerosis y paquiostosis) no se

superponen, sino que uno ocurre después del otro. El aumento en la masa y el volumen óseo resultante de estos procesos se interpreta como un mecanismo de regulación hidrostática y de homeostasis térmica. Además, se presenta a la osteosclerosis como un mecanismo más eficiente en la consecución de la compactación ósea en relación con la paquiostosis.

En cuanto a la discriminación sexual en taxones fósiles de Sphenisciformes, aunque el tejido medular pueda no preservarse en los fósiles, ya sea por la etapa reproductiva en la que murió el individuo o por la acción de los procesos tafonómicos, los patrones microestructurales asociados a la acción osteoclástica del tejido medular pueden dejar una huella indicativa de su presencia. Según este criterio, la ausencia de un *ICL* en el estadio adulto o su presencia con signos de remodelación, sugieren que el espécimen corresponde a una hembra. No obstante, la ausencia de un *ICL* en estadios inmaduros no es un rasgo diagnóstico del sexo.

La comparación osteohistológica entre pingüinos fósiles y actuales revela diferencias microestructurales que reflejan la influencia del estilo de vida y los patrones de actividad en el desarrollo esquelético de las distintas especies. Estas observaciones sugieren que los diferentes grados de compactación ósea entre las extremidades anteriores y posteriores de los Sphenisciformes fósiles y actuales están estrechamente relacionados con sus estrategias de locomoción y adaptación al entorno acuático, en lugar de responder a distintas estrategias de compactación interna del tejido. Otra diferencia entre los pingüinos actuales y los fósiles se refiere al espesor de la capa circunferencial interna (*ICL*). En especies modernas como *Pygoscelis adeliae* y *P. papua*, el *ICL* se presenta de forma menos prominente, mientras que en fósiles como *Palaeudyptes klekowskii* y *Anthropornis nordenskjoldi* se observa un desarrollo más extenso de esta capa. Este mayor desarrollo del *ICL* en especies fósiles puede atribuirse a su mayor tamaño corporal, lo que implica la necesidad de rellenar cavidades medulares más amplias, resultando en un *ICL* más extenso. Asimismo, en pingüinos de mayor talla (*e.g.*, *Aptenodytes*, *Anthropornis*, *Archaeospheniscus* y *Palaeudyptes*) se observa un mayor desarrollo de canales circulares en el margen interno de la región cortical. Esto podría deberse a la necesidad de incrementar la vascularización para garantizar una adecuada nutrición de un tejido más extenso. De manera alternativa, un menor grado de remodelación ósea podría preservar los patrones vasculares en el margen interno de la región cortical.

En cuanto a la variabilidad de tamaños en Sphenisciformes fósiles y modernos, los procesos heterocrónicos parecen desempeñar un papel crucial en la diversificación de tallas en este grupo. Sin embargo, la complejidad de estos mecanismos evolutivos y sus catalizadores ambientales continúa siendo un campo de investigación abierto.

6.4. Futuras líneas de investigación

Varios aspectos observados en este estudio ofrecen oportunidades significativas para futuros análisis que profundicen en temas específicos y exploren interrogantes aún no resueltos, como por ejemplo la distribución del tejido medular en *Spheniscus magellanicus*, la hiperplasia perióstica en la costilla vertebral de *Aptenodytes forsteri*. Estas futuras líneas de investigación no solo contribuirán a una comprensión más completa de la osteohistología de los Sphenisciformes, sino también a un mejor entendimiento de los mecanismos adaptativos y heterocrónicos que han guiado la evolución de este grupo a lo largo del tiempo geológico.

En *Spheniscus magellanicus*, se señaló que el tejido medular presentaba una distribución heterogénea en el esqueleto. Este resultado contrasta con las definiciones clásicas del tejido medular y plantea la necesidad de realizar investigaciones adicionales que evalúen un mayor número de individuos bajo condiciones de dieta controlada. Esto permitirá testear la hipótesis de que la dieta afecta la presencia y distribución del tejido medular en esta especie. Además, *S. magellanicus* fue la única especie analizada que mostró osteonas migrantes. Por ello, se propone estudiar taxones juveniles de *S. magellanicus* para analizar si existe una relación cuantitativa entre la presencia de estas estructuras y la edad de los individuos, o si simplemente las osteonas migrantes cumplen una función adicional en la remodelación ósea y en la compactación del tejido.

En *Aptenodytes forsteri*, se identificaron patrones osteohistológicos inusuales en las costillas vertebrales, consistentes con una hiperplasia perióstica (sobrecrecimiento del margen cortical del tejido) y con el mayor número de LAGs registrado en Sphenisciformes conformando un OCL. Futuros estudios deberían analizar nuevas costillas y vértebras del género *Aptenodytes* para determinar si estas características osteohistológicas son concurrentes en otros especímenes o si representan una particularidad única, ya que este tipo de sobrecrecimiento cortical no se ha observado en costillas de otras especies.

Aunque es posible identificar a las hembras a partir de los restos fósiles, aún existen limitaciones significativas para identificar sin margen de duda a los machos. Al evaluar los patrones microestructurales de los géneros *Delphinornis*, *Palaeudyptes* y *Anthropornis*, se observaron dos morfologías que podrían corresponder con los patrones relacionados al dimorfismo sexual. Por tanto, una evaluación más exhaustiva en cuanto a la cantidad de individuos podría proporcionar nuevos datos sobre los patrones microestructurales asociados al dimorfismo sexual y ayudar a resolver problemas taxonómicos en estos grupos.

Los análisis heterocrónicos en Sphenisciformes enfrentan grandes desafíos, pero el acceso a series ontogenéticas fósiles o la identificación de estadios ontogenéticos prejuveniles

en taxones fósiles podría clarificar la influencia de estos procesos en la evolución de los pingüinos. Estas investigaciones serían esenciales para entender cómo los mecanismos heterocrónicos han contribuido a la diversificación morfológica y funcional de este grupo.