

## EVALUACIÓN DE LOS CARACTERES DEL HÚMERO DE LOS PINGÜINOS ACTUALES Y FÓSILES PARA SU USO CON FINES SISTEMÁTICOS

Carolina Acosta Hospitaleche<sup>1,2,3</sup>, Federico Javier Degrange<sup>1</sup>, Claudia Patricia Tambussi<sup>1,2</sup>, Noelia Corrado<sup>1</sup>, & Juan José Rustán<sup>1</sup>

<sup>1</sup>División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900. La Plata, Argentina.

<sup>2</sup>CONICET (Consejo de Investigaciones Científicas y Técnicas).

**Abstract.** – Evaluation of humerus characters in fossil and living penguins to use them with systematic purposes. – The meaning humerus characters in the differentiation of living and fossil penguins of South America and Antarctica was evaluated. Statistical tests, principal components analysis (PCA) and diagrams of logarithmic differences (DLD), were applied to eight decimal variables and four angular values of 192 humerus of 15 species. Patagonian fossil species and the living ones are easily discriminated in all the analyses. Angular values allow to discriminate between the fossil “subfamilies”, genera and species of the living ones, and between the living species. The PCA of eight indices did not result adequate for systematic separation. On the contrary, the comparative study of such indices in the DLD allowed to discriminate taxa in all three hierarchies. Analyses allow to discriminate three groups based on morphometric variations without any phylogenetic meaning: living penguins (Spheniscinae), Patagonian fossil penguins (“Palaeospheniscinae” and “Paraptenodytinae”), and Antarctic fossil penguins (“Palaeudyptinae” and “Anthropornithinae.” In conclusion: 1) humerus shows applicable characters in the systematic of the group, 2) morphometric characters can be used as useful tools in the taxonomic treatment of both fossil and recent species, but 3) weighting of the variables altogether is necessary.

**Resumen.** – Se evaluó el significado de los caracteres del húmero en la diferenciación de los taxones fósiles y actuales de pingüinos de América del Sur y Antártida. Se aplicaron técnicas estadísticas (Análisis de componentes principales ACP) y diagramas de diferencias logarítmicas (DDL) sobre ocho variables decimales y cuatro angulares en 192 húmeros de 15 especies. Las especies fósiles patagónicas analizadas y las vivientes se discriminan fácilmente en todos los análisis. Los valores angulares permiten discriminar “subfamilias”, géneros y especies fósiles de vivientes y éstas últimas entre sí. La exploración de ocho índices mediante ACP no evidenció su utilidad en la separación sistemática. Contrariamente, el estudio comparativo de los mismos en los DDL permitió discriminar taxones en las tres jerarquías analizadas. Los análisis efectuados permiten distinguir tres grupos que reflejan esencialmente las variaciones morfométricas y sin implicancias necesarias en la filogenia de los pingüinos: el de los taxones actuales (Spheniscinae), el de los fósiles de la Patagonia (Palaeospheniscinae y Paraptenodytinae), y el de los fósiles de Antártida (Palaeudyptinae y Anthropornithinae). En conclusión, se puede considerar: 1) que el húmero de los pingüinos presenta caracteres aplicables en la discriminación sistemática del grupo, 2) que los caracteres morfométricos pueden ser empleados como una herramienta útil en el tratamiento taxonómico de las especies fósiles y las actuales, y 3) que ninguno de los caracteres utilizados discrimina por sí solo a los grupos sino que es necesaria la ponderación en conjunto de todas las variables. *Aceptado el 11 de Noviembre de 2005.*

**Key words:** Morphometry, systematics, humerus, living and fossil penguins, Spheniscidae.

<sup>3</sup>Correo electrónico para correspondencia: [acostacar@muso.fcnym.unlp.edu.ar](mailto:acostacar@muso.fcnym.unlp.edu.ar)

## INTRODUCCIÓN

Esclarecer y consensuar un esquema sistemático de los pingüinos ha sido, durante varias décadas, un gran desafío al que se enfrentaron varios investigadores, y más grande lo es cuando se pretende incluir en los análisis a las especies extinguidas. Los esquemas clásicos agrupan a todas las especies de pingüinos vivientes en una única familia, la de los Spheniscidae perteneciente al Orden Sphenisciformes (Martínez 1992) o a los Ciconiiformes (Sibley & Monroe 1990), aunque se sigue discutiendo el número de especies válidas y sus relaciones. Pero este arreglo deja de ser apropiado cuando se intenta contener en él a las numerosas especies fósiles.

Desde las primeras contribuciones a este tema efectuadas por Simpson (1946), el uso de las subfamilias como jerarquía taxonómica ha sido un punto de desacuerdo y motivo de largas discusiones entre los paleornitólogos. En este contexto, la propuesta original involucra la creación de cinco subfamilias distintas: los Palaeudyptinae, los Anthropornithinae, los Paraptenodytinae, los Palaeospheniscinae y los Spheniscinae (Simpson 1946). De éstas, las cuatro primeras incluían representantes fósiles únicamente, mientras que el último se conformaba exclusivamente de especies vivientes. Actualmente, se conocen especies fósiles pertenecientes a géneros vivientes, con lo cual los Spheniscinae también incluirían representantes fósiles (Simpson 1975, Stucchi 2002, Emslie & Guerra Correa 2003, Stucchi *et al.* 2003). Los caracteres que le permitieron a Simpson (1946) efectuar esta propuesta subfamiliar se encontraban en el húmero y el tarsometatarso. Unos pocos años más tarde, al estudiar los materiales provenientes de Nueva Zelanda, Marples (1952) propuso un nuevo esquema subfamiliar, basado en unas pequeñas modificaciones a la propuesta original de Simpson (1946). Debido quizás a estas críticas o a sus

propios avances en este tema, Simpson no volvió a mencionar esta categoría sistemática en sus siguientes trabajos (Simpson 1970, 1971a, 1971b, 1972, 1975, 1981). Marples (1952, 1953, 1960, 1974) continuó con sus investigaciones en esta línea hasta proponer en una de sus últimas contribuciones un nuevo esquema de grupos supragenéricos, pero esta vez sin otorgar categorías sistemáticas formales a cada agrupación de especies (Marples 1960).

Los intentos de resolución de esta vieja problemática reciben un nuevo empuje a partir del estudio de la fauna de pingüinos sudamericana. Los resultados han sido cruciales en los avances en la sistemática de los pingüinos. Diversas contribuciones se han dedicado a ello a partir de la alta frecuencia de hallazgos en el Mioceno de la Patagonia argentina (Acosta Hospitaleche 2003, 2004; Acosta Hospitaleche *et al.* 2004), Chile (Emslie & Guerra Correa 2003, Acosta Hospitaleche & Canto en prensa, Acosta Hospitaleche *et al.* en prensa) y Perú (Stucchi 2002, Stucchi *et al.* 2003, Acosta Hospitaleche & Stucchi 2005). A estos trabajos, se suman las contribuciones efectuadas en Nueva Zelanda (Fordyce & Jones 1990) y Antártida (Myrcha *et al.* 2002, Tambussi *et al.* en prensa a, b).

Si bien numerosas especies han sido fundadas sobre las diferencias observadas en el húmero y el tarsometatarso, en ninguna de estas contribuciones se ha analizado el valor sistemático de los caracteres empleados en la discriminación taxonómica. Mientras que el tarsometatarso fue recientemente estudiado por Myrcha *et al.* (2002), el análisis de los húmeros no ha sido motivo de ninguna investigación.

La alta frecuencia de hallazgos de especímenes debido a las características intrínsecas del grupo permite encarar un análisis de tipo estadístico inusual en el estudio de las aves. Dos trabajos sientan las bases para el mismo y determinan el marco en el cual son discutidos

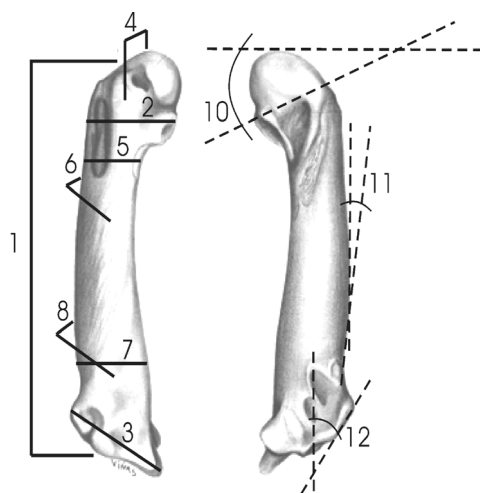


FIG. 1. Esquema de un húmero donde se muestran los caracteres empleados en los análisis (izquierda en vista craneal, derecha en vista caudal). Medidas: 1 = largo total, 2 = ancho proximal, 3 = ancho distal, 4 = distancia anteroposterior proximal, 5 = ancho proximal de la diáfisis, 6 = distancia anteroposterior proximal de la diáfisis, 7 = ancho distal de la diáfisis, 8 = distancia anteroposterior distal de la diáfisis, 9 = grado de torsión de la cabeza, 10 = ángulo de curvatura de la cabeza, 11 = ángulo preaxial, 12 = ángulo troclear.

nuestros resultados. Uno de ellos se basa en el análisis de cráneos, mandíbulas y otros elementos postcraneos, excluyendo el húmero de las especies actuales de pingüinos (Zusi 1975). Aún sin el soporte de ningún análisis morfométrico ni estadístico, sus comparaciones detalladas le permitieron fundamentar la presencia de diferentes “líneas filéticas”.

El segundo trabajo incluye el primer análisis estadístico basado en elementos esqueléticos de pingüinos fósiles y actuales (Livezey 1989). Con el objeto de investigar patrones morfométricos y no sistemáticos, realiza un extenso estudio de las proporciones de los segmentos óseos.

El presente trabajo constituye el primer esfuerzo por evaluar la confiabilidad de los

caracteres del húmero en la diferenciación sistemática de los taxones fósiles y actuales de pingüinos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron 35 húmeros pertenecientes a pingüinos de cinco especies actuales y 157 húmeros de 10 especies fósiles (Apéndice 1), los cuales se encuentran depositados en las colecciones de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata (MLP) y del Instituto Antártico Argentino (IAA) de la Argentina. El material disponible corresponde a especies habitantes del extremo austral de América del Sur, y Antártida, además de los representantes fósiles para esas mismas áreas.

Se empleó un calibre Vernier de 0,01–20 mm de aproximación en la toma de las ocho medidas lineales, las cuales se encuentran expresadas en milímetros, mientras que las cuatro angulares se midieron en grados sexagesimales (Fig. 1) y se convirtieron a radianes para su procesamiento (Apéndice 2).

Se efectuaron dos análisis estadísticos independientes, empleando en uno de ellos los datos originales y convirtiéndolos en índices en el siguiente. Se practicaron análisis de componentes principales (ACP) empleando matrices de correlación, por ser técnicas de agrupamiento que permiten evaluar la participación individual de cada una de las variables.

Debido a que los taxones fósiles corresponden a restos aislados y en ocasiones incompletos, fue necesario incluir medidas de varios individuos diferentes para completar las tablas de datos. A fines de evaluar el comportamiento individual en cada taxón de cada una de las variables analizadas, se confeccionaron también diagramas de diferencias logarítmicas (DDL). Este método permite comparar las proporciones de segmentos óseos de diversas especies entre sí (Simpson 1941). Las medias de cada medida son expresadas en logaritmos decimales. Para cada medida se calcula la dife-

TABLA 1. Autovectores y autovalores resultantes del análisis de componentes principales. Variables: LT (1- largo total), AP (2- ancho proximal), AD (3- ancho distal), DAP (4- distancia anteroposterior proximal), APD (5- ancho proximal de la diáfisis), DAD (6- distancia anteroposterior proximal de la diáfisis), ADD (7- ancho distal de la diáfisis), DDD (8- distancia anteroposterior distal de la diáfisis), GTC (9- grado de torsión de la cabeza), ACC (10- ángulo de curvatura de la cabeza), APX (11- ángulo preaxial), AT (12- ángulo troclear).

Variables	Componentes				
	1	2	3	4	5
LT	0,210548	-0,196091	-0,564732	0,240032	-0,226645
AP	0,208016	-0,136516	-0,631142	-0,342407	0,177348
AD	-0,399830	-0,131383	-0,002020	-0,093947	-0,078767
DAP	-0,360365	0,035317	-0,298063	0,080236	-0,334352
APD	-0,347261	0,238320	-0,045345	0,366111	-0,124317
DAD	-0,343916	-0,165776	0,134502	-0,183799	-0,344213
ADD	-0,364433	-0,164608	-0,260797	-0,067643	0,124334
DDD	-0,346822	-0,234439	0,030827	-0,282485	0,159297
GTC	0,096972	0,541844	-0,105094	0,173636	-0,293808
ACC	-0,097167	-0,414287	-0,026525	0,722793	0,268964
APX	-0,211777	0,407539	-0,099789	0,040314	0,682358
AT	-0,258868	0,356021	-0,288224	-0,058996	0,011637

rencia logarítmica (d) entre la especie estudiada y otra que es elegida como especie de comparación. En la representación gráfica de los valores de “d”, los valores positivos equivalen a las especies con tamaños mayores, mientras que, por el contrario, los valores negativos representan a las especies con tamaños inferiores. Los DDL fueron confeccionados empleando a *Pygoscelis papua* Forster, 1781, *Pygoscelis* Wagler, 1832 y Spheniscinae como patrones de comparación de las especies, los géneros y las subfamilias respectivamente.

La terminología osteológica sigue a Baumel & Witmer (1993).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

*Análisis de los componentes principales (ACP).* En el ACP de los datos originales, se retuvieron los tres primeros componentes que reúnen el 71,17% de la variación explicada (Tabla 1). En la gráfica (Fig. 2) se observan dos agrupamientos mayores: uno de ellos ocupando los

valores más bajos en los dos primeros componentes y constituido por las formas fósiles de Patagonia *Palaeospheniscus patagonicus* Moreno & Mercerat, 1891 y *Paraptendytes antarcticus* (Moreno & Mercerat, 1891), y otro formado por las formas actuales *Spheniscus magellanicus* (Forster, 1781), *Eudyptes chrysocome* Forster, 1781, *Pygoscelis adeliae* (Hombron & Jacquinot, 1841), *Pygoscelis antarctica* (Forster, 1781), y *Pygoscelis papua*, correspondientes a los valores más altos en ambos componentes. Estas formas actuales son discernibles entre sí aunque con límites imprecisos.

El primer componente, que explica el 41,83% de la variación, permite diferenciar dos agrupamientos. El primero está conformado por las formas fósiles, más *Pygoscelis papua* y algunos ejemplares de *Pygoscelis antarctica* y *Pygoscelis adeliae*, cuyos valores son inferiores a -0,5, mientras que el segundo está formado por las especies modernas *Spheniscus magellanicus* y *Eudyptes chrysocome*. Por su parte,

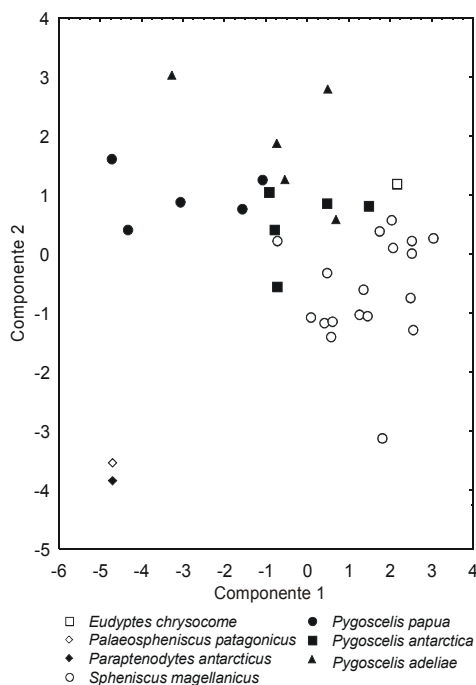


FIG. 2. Gráfico resultante de los análisis de componentes principales de los datos originales.

los ejemplares de *Pygoscelis adeliae* y *Pygoscelis antarctica* se distribuyen en todo el rango de los valores medios de este componente. La variable AD (ancho distal) es la que tuvo mayor peso en este componente (Tabla 1).

De acuerdo al segundo componente que acumula un 61,08% de la variación explicada, se diferenciaron también dos grupos. El primero, con valores inferiores a  $-2$ , constituido por las formas fósiles y un ejemplar de *Spheniscus magellanicus*, y el segundo por el resto de las formas actuales, dentro del cual es posible diferenciar a *Spheniscus magellanicus* de *Eudyptes chrysocome* y *Pygoscelis adeliae*. Sin embargo, *Eudyptes chrysocome* no pudo ser diferenciado tan claramente de *Pygoscelis adeliae*, como de *Spheniscus magellanicus*. En este componente tuvo mayor peso la variable GTC (grado de torsión del eje de la cabeza del húmero) (Tabla 1).

En el tercer componente, con apenas un 10% de la variación explicada, se reflejó mayormente las variables LT (largo total) y AP (ancho proximal) que permitieron una separación incipiente entre *Paraptenodytes antarcticus* y *Palaeospheniscus patagonicus*.

Para evaluar la robustez de estos agrupamientos y considerando que algunos de ellos no se corresponden con las propuestas sistemáticas conocidas, se realizó un nuevo análisis. Se calcularon índices a partir de la combinación de los datos originales. Se esperaba poder eliminar el efecto introducido por el tamaño de los ejemplares para poder analizar su forma y proporciones. Se calcularon ocho nuevas variables y se realizaron análisis de los componentes principales a partir de matrices de correlación y de varianza-covarianza. Los resultados obtenidos en ambos análisis no mostraron agrupamientos satisfactorios a los fines de este trabajo.

*Diagramas de diferencias logarítmicas (DDL)*. A nivel específico, el análisis de los datos originales (Fig. 3A) mostró que las tres especies del género *Pygoscelis* se comportan de manera similar en cuanto a las medidas decimales, con la excepción de la longitud total, que permite una incipiente diferenciación de las tres especies. En cambio, en las medidas angulares, puede observarse que estas especies resultan claramente separables entre sí.

Tanto en *Pygoscelis antarctica* como en *Pygoscelis adeliae*, el grado de torsión del eje de la cabeza presenta un valor positivo, mientras que en el ángulo preaxial y el ángulo troclear estos valores son negativos. La medida ángulo de curvatura de la cabeza permite diferenciar ambas especies ya que *Pygoscelis adeliae* presenta un valor negativo que se destaca en la curva de variables, y en *Pygoscelis antarctica* se observa un valor positivo.

Empleando los índices calculados previamente en un nuevo gráfico comparativo (Fig. 3B), puede verse que las tres especies son

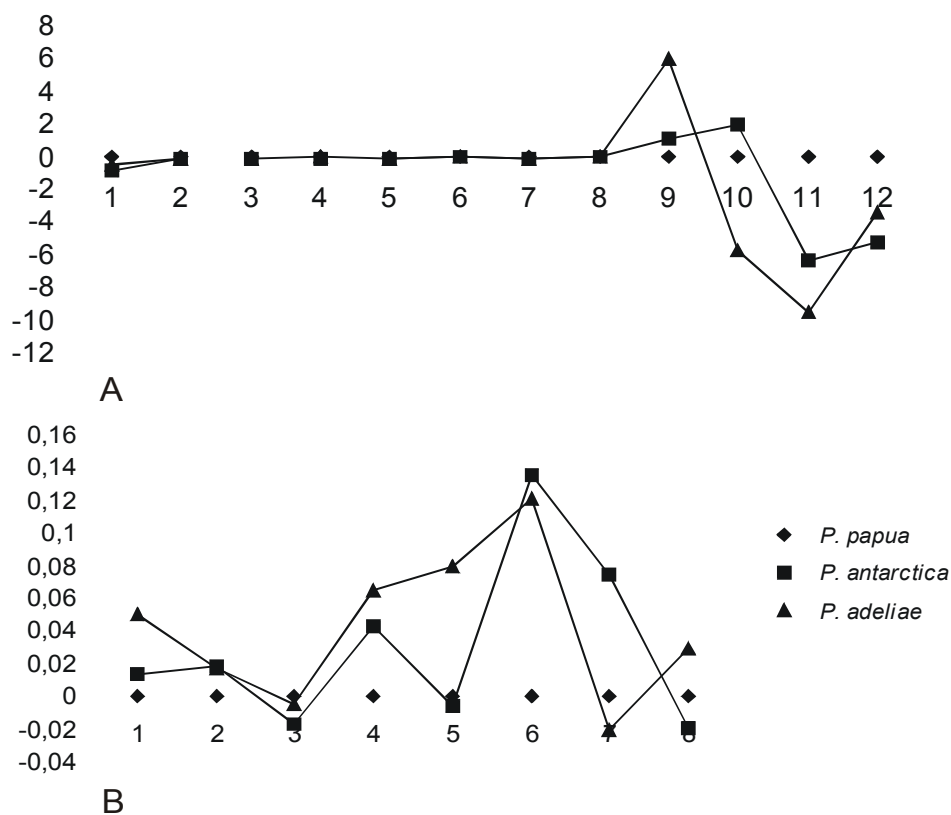


FIG. 3. Diagramas de diferencias logarítmicas de las tres especies de *Pygoscelis*. A- Variables originales de datos: 1 (largo total), 2 (ancho proximal), 3 (ancho distal), 4 (distancia anteroposterior proximal), 5 (ancho proximal de la diáfisis), 6 (distancia anteroposterior proximal de la diáfisis), 7 (ancho distal de la diáfisis), 8 (distancia anteroposterior distal de la diáfisis), 9 (grado de torsión de la cabeza), 10 (ángulo de curvatura de la cabeza), 11 (ángulo preaxial), 12 (ángulo troclear); B- Variables transformadas en índices: 1 (largo total/ancho proximal), 2 (largo total/ancho distal), 3 (ancho proximal/distancia proximal anteroposterior), 4 (ancho distal/distancia distal anteroposterior), 5 (largo total/ángulo de curvatura de la cabeza), 6 (largo total/ángulo preaxial), 7 (largo total/ángulo troclear), 8 (ancho proximal/ángulo de curvatura de la cabeza).

igualmente diferenciables, especialmente por los índices 5 (largo total/ángulo de curvatura de la cabeza) y 8 (ancho proximal/ángulo de curvatura de la cabeza). Para ambas variables, *P. adeliae* alcanza valores positivos mientras que *P. antarctica* presenta valores negativos.

Al incluir en una misma gráfica una especie para cada uno de los géneros estudiados,

puede compararse la manera en que cada variable se comporta en cada uno de estos taxones (Fig. 4A). En este caso, *Anthropornis* Wiman, 1905 se destaca claramente del resto de los géneros por las medidas decimales. Pese a esto, *Anthropornis*, *Palaeendyptes* Huxley, 1859, *Archaeospheniscus* Marples, 1953 y *Toniornis* Tambussi, Acosta Hospitaleche, Ruergo y Marensi (en prensa b), muestran

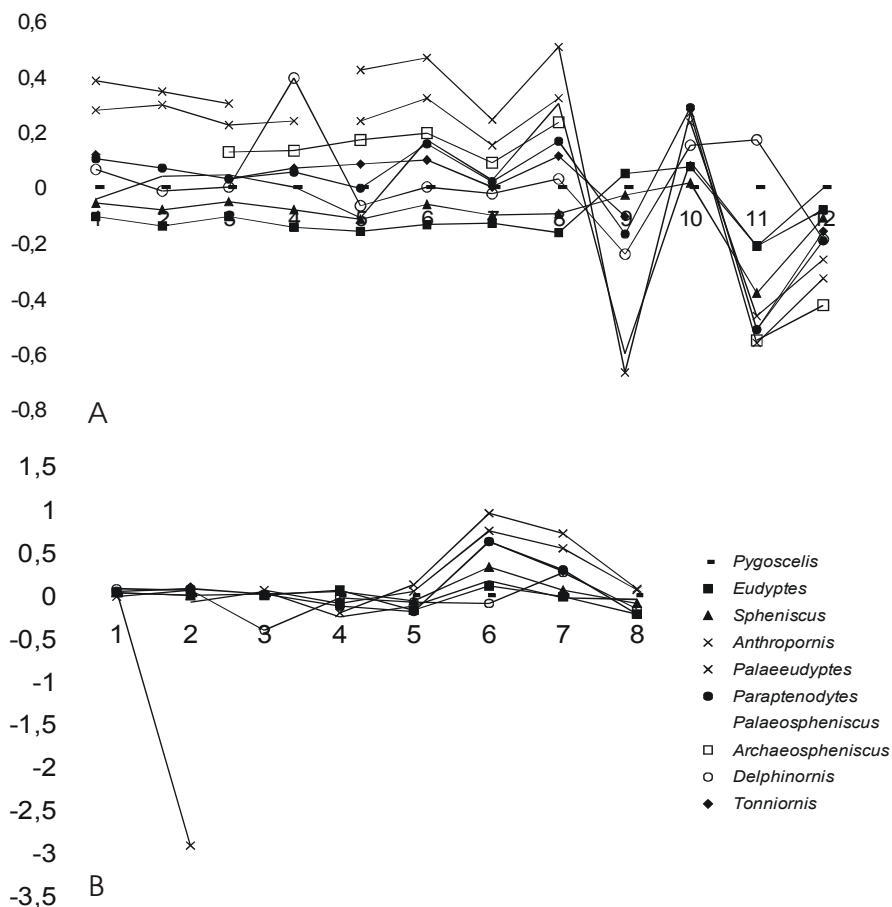


FIG. 4. Diagramas de diferencias logarítmicas de los géneros fósiles y vivientes analizados. Para A y B, ver referencia de las variables en Figura 3.

un comportamiento muy similar en las medidas 3 a 8. *Delphinornis* Wiman, 1905, se distingue claramente, ya que la curva trazada por cada una de sus variables no se asemeja a ningún otro taxón. En éste, la variable 4 (que presenta un pronunciado valor positivo) y la 11 (cuyo valor positivo es exclusivo para este género) son destacables en este sentido. *Eudyptes* es el único género que presenta un valor positivo para la variable 9, la cual permite diferenciarlo del resto. *Anthropornis* y *Palaeospheniscus* en cambio mues-

tran un pico de valor negativo en este mismo carácter.

Los índices (Fig. 4B) permiten además discriminar cada uno de estos géneros. El índice 2 (largo total/ancho distal) diferencia a *Anthropornis* por poseer un valor negativo elevado. Los índices 3 (ancho proximal/distancia proximal anteroposterior) y 6 (largo total/ángulo preaxial) caracterizan a *Delphinornis* por tener ambos un valor negativo. El índice 4 (ancho distal/distancia distal anteroposterior) permite separar dos grupos, uno de ellos

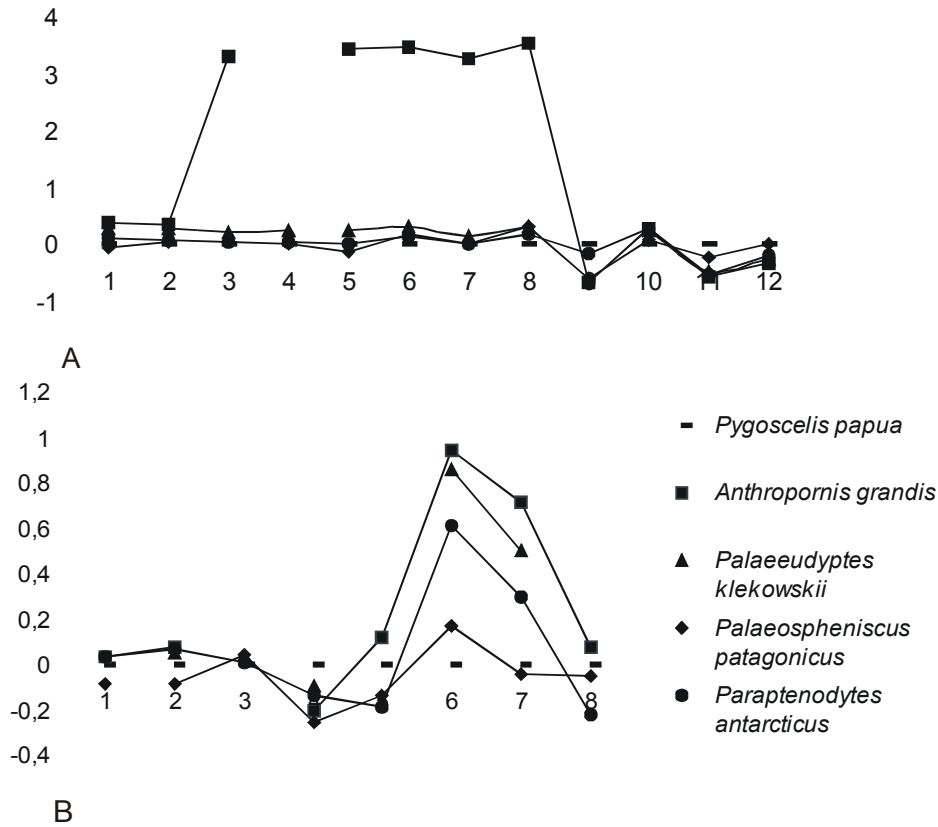


FIG. 5. Diagramas de diferencias logarítmicas con representantes de cada subfamilia. En A y B: *Pygoscelis papua* (Spheniscinae), *Anthropornis grandis* (Anthropornithinae), *Palaeudyptes klekowskii* (Palaeudyptinae), *Palaeospheniscus patagonicus* (Palaeospheniscinae), *Paraptenodytes antarcticus* (Paraptenodytinae), ver referencia de las variables en Figura 3.

representado por *Spheniscus* Wagler, 1832 y *Eudyptes*, con valores positivos y por consiguiente, mayores al de *Pygoscelis*, el género elegido como patrón de comparación y un segundo grupo representado por el resto de los géneros, que presentan valores negativos. El índice 5 (largo total/ángulo de curvatura de la cabeza) separa a *Anthropornis* y *Palaeudyptes* con valores positivos del resto de los géneros. El índice 7 (largo total/ángulo troclear) segrega a *Eudyptes* y *Palaeospheniscus* por presentar valores negativos. El índice 8 (ancho proximal/ángulo de

curvatura de la cabeza) divide dos grupos, el primero formado por *Anthropornis* y *Palaeudyptes*, que exhibe valores positivos, y el segundo, constituido por *Spheniscus*, *Palaeospheniscus*, *Delphinornis*, *Paraptenodytes* y *Eudyptes* Vieillot, 1816, que presentan valores negativos.

Para analizar estos caracteres en función de las clásicas y controvertidas divisiones subfamiliares, se eligió una especie como representante de cada una de ellas. Los resultados obtenidos (Fig. 5A) mostraron que las cuatro medidas angulares permiten diferen-



ciar las subfamilias fósiles de la actual (en el sentido de Simpson 1946). Sin embargo, las medidas decimales aproximaron las formas fósiles patagónicas (Marples 1960, *Palaeospheniscinae* y *Paraptenodytinae* según Simpson 1946) a las especies actuales, separándolas de los fósiles de Antártida, Australia y Nueva Zelanda (*Palaeudyptinae* y *Anthropornithinae* en Simpson 1946, *Palaeudyptinae* en Marples 1952).

Los índices, en este nuevo análisis, presentaron un comportamiento más irregular que el de las medidas sin procesar (Fig. 5B). Contrariamente a lo esperado, los resultados no permitieron discriminar todos los grupos reconocidos en las diferentes propuestas sistemáticas. Los *Palaeospheniscinae* se discriminaron a través de los índices 1 (largo total/ancho proximal), 2 (largo total/ancho distal) y 7 (largo total/ángulo troclear) cuyos valores fueron negativos. Esta subfamilia se reunió además con los *Paraptenodytinae* (ambos grupos de registro exclusivo en América del Sur) por los valores negativos del índice 8 (ancho proximal/ángulo de curvatura de la cabeza). El índice 5 (largo total/ángulo de curvatura de la cabeza) permitió reconocer a los *Anthropornithinae* por presentar valores positivos, mientras que el resto exhibe valores negativos.

## DISCUSIÓN

Los agrupamientos obtenidos en estos estudios permiten comparar los resultados con aquellos de otros autores a partir del análisis de los cráneos, los tarsometatarsos y las proporciones de los diferentes segmentos del esqueleto.

Similares análisis fueron efectuados a partir de las variables métricas del cráneo al emplear especímenes actuales y fósiles (Acosta Hospitaleche 2004). Al igual que en el presente estudio, es posible discriminar dos grandes agrupamientos, correspondientes uno

de ellos a las formas fósiles y otro a las especies actuales.

Por otra parte, los grupos resultantes en nuestros análisis de componentes principales son parcialmente equivalentes a los de Zusi (1975): por un lado *Spheniscus* y *Eudyptes* (la primer línea “filética” de Zusi) y éstos a su vez diferenciados de las tres especies de *Pygoscelis* (la segunda línea).

Además, las gráficas bivariadas presentadas a partir de los caracteres medidos en los tarsometatarsos permitieron diferenciar a los taxones de Antártida de aquellos de Nueva Zelanda (Myrcha *et al.* 2002), mientras que en el presente trabajo solamente fue posible individualizar a *Anthropornis* del resto de los taxones de Antártida, probablemente debido a su tamaño considerablemente mayor.

En los análisis de las proporciones de los segmentos del esqueleto de los pingüinos fósiles y actuales (Livezey 1989) se verifica que los ejemplares de *Spheniscus* se aproximan a los de *Eudyptes* y que las especies de gran talla como *Anthropornis* resultan fácilmente diferenciables del resto. Ambas observaciones coinciden con las arribadas en el presente estudio.

## CONCLUSIONES

Las motivaciones iniciales de este trabajo circulaban en torno a la obtención de herramientas de aplicación sistemática en los taxones extinguidos. El registro de los pingüinos está caracterizado por incluir un conjunto numeroso de especímenes – hecho poco común entre las aves fósiles – aunque normalmente incompletos, que hizo viable la aplicación de otras técnicas de análisis, diferentes a la evaluación descriptiva y comparada clásica. Si bien las expectativas generadas no han sido totalmente satisfechas, se ha arribado a algunos resultados interesantes.

Nuestros análisis permiten afirmar que los caracteres presentes en el húmero de los pingüinos fósiles y actuales resultan útiles en la

sistemática del grupo si se tienen presentes las limitaciones para su aplicación.

En cuanto al comportamiento de las variables, puede señalarse que los caracteres métricos se comportan de modo similar en cualquiera de las formas fósiles patagónicas analizadas y permiten la diferenciación de las especies extintas de las actuales.

Los caracteres angulares mostraron mayor aplicabilidad, posibilitando la discriminación de los géneros fósiles de los vivientes y de estos últimos entre sí. Estas medidas, que no suelen ser incluidas en los estudios morfométricos de los Spheniscidae, mostraron ser útiles también en la discriminación de las especies y las subfamilias.

Por otra parte, los resultados obtenidos en el análisis de los componentes principales efectuados a través del cálculo de índices indican que estas variables no presentan utilidad sistemática y pueden ser omitidas. A pesar de ello, el análisis comparativo de los mismos en los diagramas de diferencias logarítmicas, permitió discriminar taxones en los tres niveles sistemáticos analizados.

En general, nuestros resultados permitieron discriminar tres grupos: el primero formado por los géneros actuales (Spheniscinae en el sentido de Simpson, 1946), el segundo constituido por los fósiles de Patagonia (Palaeospheniscinae y Paraptendodytinae de acuerdo a Simpson 1946 o grupo de los “fósiles patagónicos” en el sentido de Marples 1960) y finalmente el de los fósiles de Antártida (Palaeodyptinae y Anthropornithinae en el sentido de Simpson 1946 o Palaeodyptinae de acuerdo a Marples 1952).

Estas agrupaciones son solo en parte coincidentes con aquellas propuestas por Simpson (1946) y por Marples (1952, 1960) y reflejan esencialmente las variaciones morfológicas presentes entre los taxones estudiados, sin implicancias necesarias en la filogenia del grupo.

Esto permite concluir que el húmero de

los pingüinos presenta caracteres útiles en la sistemática del grupo y que los caracteres morfométricos pueden ser empleados como una herramienta útil en el tratamiento taxonómico de las especies fósiles y las actuales. Sin embargo, ningún carácter discrimina los grupos por sí solo, sino que resulta necesaria su ponderación en conjunto.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Marcelo Reguero por permitir el estudio de los materiales bajo su custodia. A la Dra. Nora Gómez y los Lic. Germán Gasparini y Francisco Prevosti por sus sugerencias en los análisis estadísticos. A Ulises Di Carlo y José Picans por su ayuda en el procesamiento de las medidas. A los árbitros Elizabeth Höfling y Marcelo Stucchi por sus sugerencias.

## REFERENCIAS

- Acosta Hospitaleche, C. 2003. *Paraptendodytes antarcticus* (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío temprano), provincia de Chubut, Argentina. *Rev. Esp. Paleontol.* 18: 179–183.
- Acosta Hospitaleche, C. 2004. Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de Patagonia. Sistemática, biogeografía y evolución. Tesis Doc., Univ. Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Acosta Hospitaleche, C., & J. Canto en prensa. Primer registro de cráneos de *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae), procedentes de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio–Tardío), Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*
- Acosta Hospitaleche, C., & M. Stucchi. 2005. Nuevos restos terciarios de Spheniscidae (Aves, Sphenisciformes) procedentes de la costa del Perú. *Rev. Esp. Paleontol.* 20: 1–5.
- Acosta Hospitaleche, C., Tambussi, C., & Cozzuol, M. 2004. *Eretiscus tonnii* Simpson 1981 (Aves, Sphenisciformes): materiales adicionales, status taxonómico y distribución geográfica. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* 6: 632–637.

- Acosta Hospitaleche, C., C. Tambussi, & J. Canto, J. en prensa. Catálogo comentado de los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Santiago*.
- Baumel, J., & L. M. Witmer. 1993. Osteologia. Pp. 45–132 in Baumel, J. J. (eds.). *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium*. 2<sup>nd</sup> ed. Publications of the Nuttall Ornithological Club, No. 23. Cambridge, Massachusetts.
- Emslie, S. D., & C. Guerra Correa. 2003. A new species of penguin (Spheniscidae: *Spheniscus*) and other birds from the late Pliocene of Chile. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 116: 308–316.
- Fordeyce, E., & Jones, C. 1990. Penguin history and new fossil material from New Zealand. Pp. 419–446 in Davis, L. S., & J. T. Darby (eds.). *Penguin Biology*. Academic Press, San Diego, California.
- Livezey, B. C. 1989. Morphometric patterns in recent and fossil penguins (Aves, Sphenisciformes). *J. Linn. Soc.* 219: 269–307.
- Martínez, I. 1992. Order Sphenisciformes. Pp. 140–160 in del Hoyo, J., A. Elliott, & J. Sargatal (eds.). *Handbook of the birds of the world*. Volume 1: Ostrich to ducks. Links Edicions, Barcelona, España.
- Marples, B. J. 1952. Early Tertiary penguins of New Zealand. *Geol. Surv. Paleont.* 20: 1–66.
- Marples, B. J. 1953. Fossil penguins from the mid-Tertiary of Seymour Island. *Falk. Isl. Depend. Surv. Sci. Rep.* 5: 1–15.
- Marples, B. J. 1960. A fossil penguin from the Late Tertiary of North Canterbury. *Rec. Canterbury Mus.* 7: 185–195.
- Marples, B. J. 1974. Fossil penguins. *N. Z. Nat. Herit.* 1: 142–144.
- Myrcha, A., P. Jadwyszczak, C. Tambussi, J. Noriega, A. Gazdzicki, A. Tatur, & R. Del Valle. 2002. Taxonomic revision of Eocene Antarctic penguins based on tarsometatarsal morphology. *Pol. Res.* 23: 5–46.
- Sibley, C. G., & B. Monroe. 1990. *Distribution and taxonomy of birds of the world*. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.
- Simpson, G. G. 1941. Large Pleistocene felines of North America. *Am. Mus. Novit.* 1136: 1–28.
- Simpson, G. G. 1946. Fossil penguins. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 87: 1–100.
- Simpson, G. G. 1970. Miocene penguin from Victoria, Australia, and Chubut, Argentina. *Mem. Nat. Mus. Vic.* 31: 17–24.
- Simpson, G. G. 1971a. Review of fossil penguins from Seymour Island. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 178: 357–387.
- Simpson, G. G. 1971b. A review of the pre-Pleistocene penguins of New Zealand. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 144: 319–378.
- Simpson, G. G. 1972. Conspectus of Patagonian Fossil Penguins. *Am. Mus. Novit.* 2488: 1–37.
- Simpson, G. G. 1975. Notes on variation in penguins and on fossil penguins from the Pliocene of Langebaanweg, Cape Province, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.* 69: 59–72.
- Simpson, G. G. 1981. Notes on some fossil penguins, including a new genus from Patagonia. *Ameghiniana* 18: 266–272.
- Stucchi, M. 2002. Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves: Spheniscidae) de la Formación Pisco, Perú. *Bol. Soc. Geol. Peru* 94: 19–26.
- Stucchi, M., M. Urbina, & A. Giraldo. 2003. Una nueva especie de Spheniscidae del Mioceno tardío de la Formación Pisco, Perú. *Bull. Inst. Fr. Etudes. Andines* 32: 361–375.
- Tambussi, C., M. Reguero, S. Marensi, & S. Santilana (en prensa, a). *Crossvallia uniennillia*, a new Spheniscidae (Sphenisciformes, Aves) from the Late Paleocene of Antarctica. *Geobios*
- Tambussi, C., C. Acosta Hospitaleche, M. Reguero & S. Marensi (en prensa, b). Late Eocene penguins from West Antarctica: systematic and biostratigraphy. Cretaceous Tertiary high-latitude palaeoenvironment James Ross Basin, Antarctica. Special Publication of the Geological Society of London, London, UK.
- Zusi, R. L. 1975. An interpretation of skull structure in penguins. Pp. 59–84 in Stonehouse, B. (ed.). *The biology of penguins*. Macmillan Press, London, UK.

APÉNDICE 1. Listado de materiales empleados en el presente estudio. Se menciona el número de colección y la designación sistemática († indica las especies fósiles).

*Anthropornis nordenskjöldi* (MLP 82-IV-23-4, MLP 83-I-1-190, MLP 88-I-1-463); †*Anthropornis grandis* (MLP 83-V-30-5, MLP 93-X-1-104, MLP CX-60-225); †*Delphinornis larseni* (MLP 84-II-1-1, MLP 84-II-1-16, MLP 84-II-1-169, MLP 91-II-4-263, MLP 93-X-1-32, MLP 93-X-1-21, MLP 93-X-1-144, MLP 93-X-1-146, MLP 93-X-1-147, MLP 94-III-15-177); †*Tonniornis minimum* (MLP 93-I-6-3, MLP 93-X-1-22); †*Tonniornis mesetaensis* (MLP 93-X-1-145); †*Palaeudyptes klekowskii* (MLP 82-IV-23-1, MLP 82-IV-23-2, MLP 83-V-20-30, MLP 83-V-30-3, MLP 83-V-30-7, MLP 83-V-30-14, MLP 84-II-1-2, MLP 87-II-1-44, MLP 93-X-1-174, MLP 94-III-15-17, MLP 94-III-15-175, MLP 95-I-10-149, MLP 95-I-10-217, MLP CX-60-201, MLP CX-60-223, MLP CX-60-232); †*Palaeudyptes gunnari* (MLP 82-IV-23-59, MLP 82-IV-23-60, MLP 82-IV-23-64, MLP 83-V-20-51, MLP 83-V-20-403, MLP 84-II-1-41, MLP 84-II-1-115, MLP 86-V-30-15, MLP 86-V-30-16, MLP 88-I-1-464, MLP 88-I-1-469, MLP 91-II-4-262, MLP 93-X-1-3, MLP 93-X-1-30, MLP 95-I-10-226); †*Archaeospheniscus lopdelli* (MLP 84-II-1-111, MLP 93-X-1-27, MLP 93-X-1-97, MLP 95-I-10-231, MLP 95-I-10-233, MLP 95-I-10-236, MLP 95-I-10-227); †*Paraptenodytes antarcticus* (MLP M-619); †*Palaeospheniscus patagonicus* (MLP 97-VI-1-4); *Eudyptes chrysocome* (MLP A 39); *Spheniscus magellanicus* (MLP A 473, MLP A 35, MLP A 34, MLP A 610, MLP A 586, MLP A 600, MLP A 590, MLP A 596, MLP A 593, MLP A 591, MLP A 606, MLP A 599, MLP A 607, MLP A 642, MLP A 610, MLP A 608); *Pygoscelis adeliae* (MLP A 414, MLP A 464, MLP A 467, MLP A 469, MLP A 471); *Pygoscelis papua* (MLP A 38, MLP A 468, MLP A 463, MLP A 38, IAA 24); *Pygoscelis antarctica* (MLP A 37, MLP A 448, MLP A 479, MLP A 470, IAA 16, IAA 17).

APÉNDICE 2. Matriz de datos empleados en los análisis. **Especímenes:** a- *Anthropornis nordenskjöldi*, g- *Anthropornis grandis*, d- *Delphinornis larseni*, t- *Tonniornis minimum*, m- *Tonniornis mesetaensis*, k- *Palaeudyptes klekowskii*, p- *Palaeudyptes gunnari*, l- *Archaeospheniscus lopdelli*, r- *Paraptenodytes antarcticus*, h- *Palaeospheniscus patagonicus*, s- *Spheniscus magellanicus*, x- *Pygoscelis papua*, y- *Pygoscelis antarctica*, z- *Pygoscelis adeliae*, e- *Eudyptes chrysocome*. **Medidas:** LT (1- largo total), AP (2- ancho proximal), AD (3- ancho distal), DAP (4- distancia anteroposterior proximal), APD (5- ancho proximal de la diáfisis), DAD (6- distancia anteroposterior proximal de la diáfisis), ADD (7- ancho distal de la diáfisis), DDD (8- distancia anteroposterior distal de la diáfisis), GTC (9- grado de torsión de la cabeza), ACC (10- ángulo de curvatura de la cabeza), APX (11- ángulo preaxial), AT (12- ángulo troclear).

	Medidas											
	LT	AP	AD	DAP	APD	DAD	ADD	DDD	GTC	ACC	APX	AT
a	2,957			1,625	1,599	1,144	1,573	1,176	2,197	3,871	2,565	
a				1,436	1,343	0,948						
d			1,567				1,349	0,942			2,351	3,481
d						0,548	0,916	0,495			2,149	3,497
d		1,166		0,854	0,846	0,593			2,833	3,418		
d			1,144				0,978	0,642			2,351	3,619
d			1,119				0,916	0,425			2,197	3,526
d	2,335	1,253		0,916	0,833	0,554	0,924	0,474	2,833	3,584	1,386	3,526
d		1,228		0,842	0,824	0,599	0,916	0,457				
d			1,182				0,888	0,495			2,794	3,726

## APÉNDICE 2. Continuación.

	Medidas											
	LT	AP	AD	DAP	APD	DAD	ADD	DDD	GTC	ACC	APX	AT
e	1,987	1,117	1,119	0,793	0,723	0,445	0,852	0,372	3,481	3,332	2,944	3,867
g					1,475	1,332	1,412	1,332			2,141	
g	3,165	1,856	1,816		1,625	1,176	1,428	1,138	1,946	3,761	2,197	3,259
h	2,111	1,295	1,343	0,986	0,784	0,756	1,682	0,837	2,794	3,367	2,944	3,989
k				1,253	1,224	0,842			2,833			
k			1,548				1,273	0,852				3,157
k	2,785				1,199	0,837	1,227	0,798				3,296
k	2,695			1,284	1,329	0,765						
k					1,319	0,892	1,122	0,863				
k				1,238	1,320	0,852						
k				1,383	1,290	0,867			2,833			
k			1,615				1,241	0,824			2,147	3,526
k							1,235	0,798			2,149	3,584
k			1,593				1,233	0,822				
k						0,897	1,163	0,737				
k					1,383	0,916	1,244	0,842			2,794	
k			1,747	1,319	1,273	0,824						
l			1,522				1,172	0,742			2,197	
l							1,176	0,865			2,251	
l			1,459				1,156	0,784				3,445
m	2,442		1,316	1,886	1,582	0,673	1,296	0,615	3,135		2,326	3,638
p				1,374	1,332	0,892						
p		1,719			1,295	0,956			2,674			
p		1,662		1,261	1,289	0,833			2,773			
p		1,714		1,383	1,328	0,959						
p					1,284	0,837	1,233	0,779			2,794	
r	2,414	1,343	1,322	1,682	0,924	0,742	1,578	0,673	2,996	3,867	2,326	3,555
s	2,147	1,147	1,227	0,897	0,793	0,525	0,897	0,476	3,179	3,685	2,773	3,761
s	2,178	1,138	1,228	0,983	0,819	0,513	0,897	0,432	3,296	3,259	2,640	3,555
s	2,656	1,119	1,260	0,859	0,756	0,554	0,859	0,412	2,918	3,179	2,785	3,851
s	2,894	1,119	1,200	0,884	0,798	0,578	0,867	0,419	3,277	3,277	2,326	3,761
s	2,919		1,135			0,432	0,859	0,455			2,351	3,570
s	2,681	1,886	1,176	0,859	0,793	0,445	0,892	0,455	3,384	2,833	2,785	3,912
s	2,541	1,886	1,147	0,863	0,742	0,419	0,820	0,365	3,314	2,996	2,833	3,714
s	2,744	1,953	1,172	0,880	0,751	0,482	0,871	0,432	3,412	2,785	2,773	3,689
s	2,554	1,986	1,212	0,916	0,784	0,580	0,867	0,412	3,434	3,412	2,565	3,851
s	2,138	1,163	1,224	0,916	0,788	0,536	0,892	0,474	3,219	3,466	2,326	3,726
s	2,137	1,179	1,260	0,854	0,824	0,464	0,916	0,457	3,239	3,445	2,197	3,619
s	2,819	1,582	1,176	0,875	0,747	0,452	0,846	0,372	3,259	3,332	2,398	3,912
s	2,732	1,886	1,179	0,829	0,751	0,476	1,367	0,419	3,135	3,914	2,326	3,466
s	2,681	1,886	1,169	0,819	0,742	0,482	0,880	0,419	3,219	3,314	2,565	3,619
s	2,757	1,986	1,172	0,846	0,756	0,474	0,884	0,392	3,434	3,179	2,773	3,829
s	2,592	1,886	1,197	0,875	0,819	0,513	0,924	0,419	3,179	3,332	2,565	3,784
s	2,744	1,153	1,156	0,846	0,784	0,495	0,875	0,419	3,526	3,277	2,485	3,714

## APÉNDICE 2. Continuación.

	Medidas											
	LT	AP	AD	DAP	APD	DAD	ADD	DDD	GTC	ACC	APX	AT
s	2,452	1,188	1,112	0,837	0,788	0,554	0,863	0,412	3,497	3,367	2,640	3,829
s	2,125	1,138	1,218	0,928	0,822	0,737	0,897	0,474	3,412	3,114	2,748	3,867
t	2,339		1,267		0,978	0,642	0,978	0,580			2,326	3,624
t							1,367	0,673			2,526	3,179
x	2,232	1,270	1,297	1,225	0,923	0,698	1,473	0,525	3,314	3,685	3,277	4,733
x	2,149	1,188	1,230	0,947	0,942	0,536	0,990	0,489	3,367	3,135	3,157	3,989
x	2,155	1,188	1,232	0,942	0,911	0,545	0,978	0,578	3,367	3,445	3,434	3,998
x	2,251	1,256	1,295	1,188	0,923	0,582	1,582	0,525	3,450	3,199	3,597	3,892
x	2,250	1,241	1,289	1,632	0,978	0,565	1,682	0,476	3,332	3,332	3,526	4,644
y	2,412	1,986	1,157	0,867	0,793	0,495	0,897	0,474	3,619	3,445	3,135	3,932
y	2,844	1,182	1,212	0,947	0,842	0,464	0,937	0,457	3,434	3,277	3,259	3,989
y	2,122	1,199	1,224	0,916	0,871	0,525	0,978	0,474	3,259	3,367	3,914	3,829
y	2,982	1,185	1,244	0,952	0,942	0,554	0,956	0,495	3,412	3,914	3,114	3,829
y	2,117	1,185	1,224	0,937	0,880	0,548	0,956	0,482	3,259	3,367	3,259	3,851
z	2,114	1,169	1,182	0,888	0,833	0,536	0,942	0,385	3,332	3,135	2,785	3,761
z	2,135	1,197	1,244	0,975	0,916	0,578	0,975	0,482	3,638	2,785	2,748	3,932
z	2,166	1,141	1,185	0,944	0,846	0,519	0,932	0,385	3,584	2,640	3,277	3,951
z	2,223	1,253	1,289	1,438	0,916	0,580	1,117	0,536	3,619	2,834	3,367	4,733
z	2,137	1,224	1,233	0,959	0,884	0,588	0,978	0,419	3,570	3,242	2,894	3,951