

EVALUACIÓN DE CARACTERES CRANEALES Y MANDIBULARES EN LOS SPHENISCIDAE CON FINES SISTEMÁTICOS

Carolina Acosta Hospitaleche & Germán Gasparini

CONICET (Consejo de Investigaciones Científicas y Técnicas), División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.
Correo electrónico: acostacar@fcnym.unlp.edu.ar

Abstract. – Evaluation with systematic purposes of the cranial and mandibular characters in Spheniscidae. – Due to recent findings of a great number of cranial elements in the South American paleontological record, the possibility of using new techniques in the systematic of Spheniscidae is raised. To determine the diagnostic value of cranial and mandibular characters, multivariate analyses were performed using 11 quantitative variables, measured on 68 adult skulls. Our analyses allowed the discrimination of all genera and most of the analyzed species from the set of considered variables.

Resumen. – Los recientes hallazgos de un gran número de elementos craneales en el registro paleontológico sudamericano plantean la posibilidad de emplear nuevas técnicas en la sistemática de los Spheniscidae. Para determinar el valor diagnóstico de los caracteres craneales y mandibulares, se realizaron análisis multivariados empleando 11 variables cuantitativas, medidas en 68 cráneos adultos. Nuestros análisis permitieron discriminar la totalidad de los géneros y la mayor parte de las especies analizadas a partir de los caracteres empleados. *Aceptado el 23 de Diciembre de 2005.*

Key words: Spheniscidae, skulls and mandibles, multivariate analysis, systematics, anatomy.

INTRODUCCIÓN

La sistemática de los Spheniscidae (Aves, Sphenisciformes) se encuentra basada en un conjunto de caracteres anatómicos osteológicos y de partes blandas (O'Hara 1989, 1991; Giannini & Bertelli 2004, Bertelli & Giannini 2005). Sin embargo, y a pesar que los taxones fósiles fueron fundados exclusivamente en caracteres esqueléticos, en pocas oportunidades estos caracteres han sido analizados estadísticamente para corroborar o descartar su utilidad con fines sistemáticos.

El cráneo de los pingüinos, como el de otras aves, exhibe caracteres anatómicos de

indudable valor en la sistemática de las especies actuales (Pycraft 1898, Zusi 1975). Lamentablemente, en el caso de los fósiles, el estado de preservación de los restos no siempre permite la observación directa de los mismos. Surge entonces la necesidad de hallar nuevas herramientas de aplicación en la sistemática de los pingüinos.

La escasez y en gran medida la ausencia de cráneos en la mayor parte de los yacimientos portadores de restos de pingüinos ha provocado que los análisis osteológicos realizados hasta la fecha en los ejemplares fósiles se focalizaran exclusivamente en los elementos del esqueleto apendicular (Livezey 1989, Myrcha *et al.* 2002).

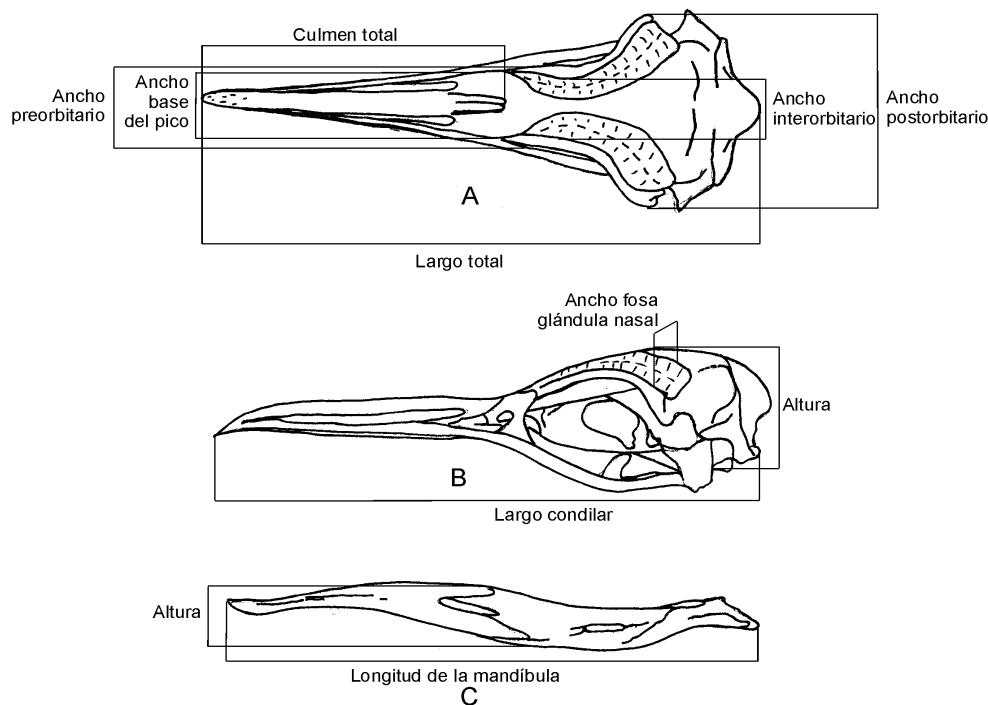


FIG 1. Medidas incluidas en los análisis efectuados: A. Cráneo en vista dorsal, B. Cráneo en vista lateral, C. Mandíbula en vista lateral.

Los recientes hallazgos de una considerable cantidad de elementos craneales en los sedimentos miocenos de Argentina (Simpson 1946, Acosta Hospitaleche 2004), Chile (Acosta Hospitaleche & Canto 2005, Acosta Hospitaleche *et al.* en prep.) y Perú (Stucchi 2002, Stucchi *et al.* 2003), ha hecho factible el potencial uso de nuevas herramientas en la determinación sistemática de las especies y géneros fósiles del grupo.

Esta contribución forma parte de un proyecto más ambicioso, cuyo fin es estudiar las variables osteológicas de los distintos elementos del esqueleto de los Spheniscidae.

El objetivo de este trabajo es determinar el valor diagnóstico de las variables métricas del cráneo y mandíbula de los pingüinos actuales y su potencial aplicación en los taxones fósiles. Se efectuó entonces un análisis

multivariado incluyendo representantes actuales del grupo cuya determinación taxonómica ha sido efectuada empleando los métodos clásicos de la sistemática descriptiva.

MATERIALES Y METODOS

Selección de las unidades taxonómicas operativas. Los 68 ejemplares examinados (Apéndice 1) se encuentran depositados en las siguientes instituciones: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Museo de La Plata e Instituto Antártico Argentino. Se seleccionaron para este análisis siete especies representativas de cuatro géneros actuales de pingüinos que habitan en las costas de América del Sur y Antártida: *Aptenodytes forsteri*, *Pygoscelis adeliae*, *P. papua*, *P. antarctica*, *Spheniscus magellanicus*, *S. humboldti* y *Eudyptes chrysocome*.

TABLA 1. Matriz de datos empleada en los análisis de los componentes principales. Medidas: LT, largo total; LC, largo hasta el cóndilo; APO, ancho postorbital; APR, ancho preorbitario; AI, ancho interorbital; A, altura del cráneo; LM, largo de la mandíbula; CT, culmen total, GL, ancho de la fosa para la glándula de la sal, AM, altura de la mandíbula; AB, ancho de la base del pico.

Taxones	LT	LC	APO	APR	AI	A	LM	CT	GL	AM	AB
<i>Endiptes chrysocome</i>	105,8	98,0	45,1	19,3	09,9	30,7	96,4	54,7	10,3	17,9	17,1
<i>Endiptes chrysocome</i>	109,9	102,2	45,6	21,8	13,9	31,6	101,2	60,6	07,5	19,1	21,4
<i>Endiptes chrysocome</i>	102,2	95,5	43,9	16,8	10,6	30,4	91,2	55,2	09,3	17,6	20,8
<i>Endiptes chrysocome</i>	111,7	102,0	48,6	16,7	12,7	32,1	101,2	59,9	08,8	19,3	24,3
<i>Endiptes chrysocome</i>	99,9	93,0	44,8	13,7	11,4	30,1	97,5	52,1	08,9	18,4	18,6
<i>Endiptes chrysocome</i>	100,4	92,7	43,9	20,0	09,6	31,0	92,4	49,1	10,9	17,3	19,7
<i>Spheniscus magellanicus</i>	116,5	110,5	45,7	15,0	09,4	32,4	112,8	60,1	07,7	12,1	22,2
<i>Spheniscus magellanicus</i>	113,9	102,1	42,6	17,0	09,9	31,2	116,8	55,4	09,2	12,0	23,8
<i>Spheniscus magellanicus</i>	125,4	120,4	50,0	15,8	14,0	34,6	116,8	60,0	09,6	12,0	28,9
<i>Spheniscus magellanicus</i>	104,9	110,9	47,2	17,9	11,4	31,2	113,4	57,6	09,2	11,7	25,2
<i>Spheniscus magellanicus</i>	116,5	119,5	46,8	17,8	12,2	30,9	114,6	64,2	08,9	11,7	21,1
<i>Spheniscus magellanicus</i>	120,4	114,5	51,5	15,9	12,8	33,8	119,7	61,1	09,1	09,4	27,5
<i>Spheniscus magellanicus</i>	129,3	124,1	51,6	23,5	14,3	30,1	116,8	64,5	10,6	12,0	26,0
<i>Spheniscus magellanicus</i>	123,4	118,1	51,7	22,2	12,9	33,1	123,2	54,9	08,3	14,1	25,7
<i>Spheniscus magellanicus</i>	125,6	120,5	50,1	20,8	11,7	32,8	117,4	62,9	08,6	13,2	24,2
<i>Spheniscus magellanicus</i>	126,7	120,5	51,5	24,0	12,5	32,3	124,0	65,7	09,1	14,6	33,0
<i>Spheniscus magellanicus</i>	122,0	115,5	48,4	21,0	11,0	32,1	116,6	61,5	09,0	12,5	26,8
<i>Spheniscus magellanicus</i>	134,0	128,5	53,4	26,2	14,5	33,7	124,1	71,8	09,7	14,7	30,9
<i>Spheniscus magellanicus</i>	117,1	111,8	48,4	19,6	11,8	31,1	114,0	61,3	08,6	11,7	26,0
<i>Spheniscus magellanicus</i>	120,5	115,5	49,8	20,9	13,3	32,6	114,6	58,8	07,8	14,1	24,5
<i>Spheniscus humboldti</i>	115,9	112,7	46,3	21,2	12,1	31,3	109,7	58,2	08,0	11,8	20,4
<i>Pygoscelis papua</i>	140,4	133,2	54,6	26,1	25,9	36,8	132,9	74,2	09,9	14,0	25,7
<i>Pygoscelis papua</i>	132,7	126,8	52,4	23,9	23,5	34,5	126,4	69,5	11,0	13,9	24,6
<i>Pygoscelis papua</i>	135,7	128,0	50,4	22,6	21,2	33,5	123,6	72,9	11,2	13,2	22,2
<i>Pygoscelis papua</i>	136,2	128,9	52,5	23,9	14,6	34,0	127,1	73,6	10,7	14,9	25,4
<i>Pygoscelis papua</i>	142,8	135,5	51,7	25,7	15,7	34,5	134,8	77,8	11,4	16,6	24,3
<i>Pygoscelis papua</i>	143,5	132,0	55,2	55,2	15,9	36,1	137,7	77,5	11,2	09,2	24,6
<i>Pygoscelis papua</i>	145,4	137,7	54,1	28,8	17,4	35,0	137,0	78,8	12,9	15,2	24,8
<i>Pygoscelis papua</i>	137,1	129,8	52,5	25,9	16,1	34,1	127,9	72,7	12,3	09,6	22,3
<i>Pygoscelis adeliae</i>	129,8	122,5	54,2	25,3	21,7	35,4	119,1	70,3	10,8	16,0	23,5
<i>Pygoscelis adeliae</i>	130,6	124,5	54,6	25,8	23,9	35,4	124,4	67,9	14,3	19,0	22,6
<i>Pygoscelis adeliae</i>	120,9	113,3	51,1	24,0	19,7	33,9	109,6	60,9	09,4	18,8	25,0
<i>Pygoscelis adeliae</i>	120,3	113,9	49,9	23,3	18,9	33,4	108,9	60,2	11,9	17,7	21,0
<i>Pygoscelis adeliae</i>	119,2	110,6	52,9	24,3	15,4	34,7	119,6	57,8	12,2	17,5	25,6
<i>Pygoscelis adeliae</i>	118,9	112,1	51,7	24,4	17,9	32,9	109,5	56,9	10,4	16,8	23,1
<i>Pygoscelis adeliae</i>	125,2	118,1	53,6	24,4	19,9	32,8	104,6	65,5	12,3	17,5	23,6
<i>Pygoscelis adeliae</i>	125,4	116,2	49,6	23,3	19,2	33,1	112,5	60,1	12,0	15,6	24,9
<i>Pygoscelis adeliae</i>	121,8	112,8	50,2	24,7	22,5	33,9	108,5	62,5	12,6	17,4	22,0
<i>Pygoscelis adeliae</i>	124,1	112,9	52,6	25,9	16,1	34,1	112,4	61,8	10,5	17,5	22,2
<i>Pygoscelis adeliae</i>	120,7	113,2	52,2	27,4	16,3	35,1	109,2	60,9	11,2	17,2	26,9
<i>Pygoscelis adeliae</i>	129,0	123,5	52,3	26,1	16,0	33,4	119,3	65,4	12,3	16,9	22,8
<i>Pygoscelis adeliae</i>	129,7	122,1	52,3	24,5	17,0	35,6	118,9	68,7	12,6	19,1	24,2
<i>Pygoscelis adeliae</i>	125,7	118,5	53,0	30,0	17,4	35,8	117,1	63,2	13,2	18,6	25,2

TABLA 1. Continuación.

Taxones	LT	LC	APO	APR	AI	A	LM	CT	GL	AM	AB
<i>Pygoscelis adeliae</i>	127,5	120,2	50,8	26,8	18,5	34,8	116,8	65,3	14,2	17,5	23,3
<i>Pygoscelis adeliae</i>	125,7	117,9	52,9	27,6	15,5	34,3	116,8	62,4	12,7	18,3	24,4
<i>Pygoscelis adeliae</i>	129,6	122,4	52,6	26,4	18,1	34,8	116,3	67,0	13,4	19,1	22,7
<i>Pygoscelis adeliae</i>	125,4	119,2	54,4	28,7	18,6	34,5	125,7	63,6	13,8	18,5	23,7
<i>Pygoscelis adeliae</i>	125,1	117,2	51,3	25,0	21,9	33,9	113,6	65,6	12,6	17,8	23,1
<i>Pygoscelis adeliae</i>	112,1	105,4	50,8	23,3	17,1	33,4	103,5	55,2	11,9	15,2	22,8
<i>Pygoscelis antarctica</i>	124,5	119,6	51,0	24,4	19,7	33,8	117,1	64,0	09,0	16,1	23,3
<i>Pygoscelis antarctica</i>	122,8	117,2	51,8	24,5	22,3	33,3	114,0	63,2	10,6	15,8	24,8
<i>Pygoscelis antarctica</i>	123,1	116,8	53,5	24,0	21,8	33,9	115,0	62,5	10,7	16,6	25,3
<i>Pygoscelis antarctica</i>	124,4	118,2	49,4	25,5	19,6	31,8	116,5	61,3	10,9	14,7	22,9
<i>Pygoscelis antarctica</i>	124,7	119,0	52,5	25,4	20,7	32,0	116,7	65,3	10,3	11,6	22,7
<i>Pygoscelis antarctica</i>	125,9	121,3	53,9	23,2	19,3	32,7	119,7	65,8	10,5	15,8	23,8
<i>Pygoscelis antarctica</i>	127,6	121,0	50,2	23,5	21,3	33,4	118,7	68,2	13,2	15,5	22,1
<i>Pygoscelis antarctica</i>	125,9	118,9	50,5	23,6	21,7	32,1	113,4	66,8	11,1	15,1	22,5
<i>Pygoscelis antarctica</i>	125,4	118,9	52,4	23,6	22,9	33,2	117,1	65,1	10,2	16,3	24,6
<i>Pygoscelis antarctica</i>	123,5	117,3	49,8	23,2	19,4	32,0	114,6	62,8	10,2	15,9	23,3
<i>Pygoscelis antarctica</i>	122,5	117,9	52,4	26,3	20,7	32,9	118,4	64,2	11,6	18,3	2,41
<i>Pygoscelis antarctica</i>	123,8	118,4	51,0	26,2	22,8	32,5	116,4	62,0	11,8	15,9	22,8
<i>Pygoscelis antarctica</i>	118,3	113,2	48,3	20,1	15,3	31,5	110,5	61,4	10,4	15,4	2,08
<i>Pygoscelis antarctica</i>	123,4	117,8	51,6	24,0	16,9	33,2	121,4	66,0	14,3	15,8	22,0
<i>Pygoscelis antarctica</i>	116,2	111,1	49,5	24,1	16,7	31,5	108,9	62,6	10,7	15,2	21,4
<i>Pygoscelis antarctica</i>	116,2	110,6	49,7	19,9	19,7	31,2	108,7	63,3	10,4	14,6	22,7
<i>Pygoscelis antarctica</i>	125,9	119,7	51,6	23,8	19,5	32,9	118,6	66,4	11,1	14,7	21,0
<i>Pygoscelis antarctica</i>	126,9	122,0	52,6	24,2	18,6	32,1	118,9	66,6	12,9	14,0	22,3
<i>Aptenodytes forsteri</i>	179,2	173,0	66,8	33,3	17,0	44,5	168,3	92,0	10,6	09,7	31,0

Los géneros *Endyptula* y *Megadyptes* cuyas especies habitan las islas de Oceanía son los únicos que no han sido incluidos en este análisis y de los cuales no se poseen materiales en las colecciones consultadas.

Los individuos juveniles no fueron incluidos en este análisis para evitar cualquier tipo de variación intraespecífica correspondiente a diferencias ontogenéticas. Se descartaron también los cráneos fragmentarios que pudieran interferir en la interpretación de los resultados finales.

Selección de caracteres. Para cada unidad taxonómica operativa se registraron 11 caracteres multiestado cuantitativos correspondientes a rasgos craneales y mandibulares

(Fig. 1). Las especies fueron determinadas de acuerdo a la propuesta sistemática de Martínez (1992) y la terminología osteológica empleadas es la indicada por Baumel & Witmer (1993).

Todas las variables métricas se tomaron empleando un calibre vernier de 0,01 mm de incremento y son expresadas en milímetros.

Procesamiento de los datos. Los datos registrados fueron volcados en una matriz básica de datos de 68 unidades taxonómicas operativas por 11 caracteres (Tabla 1). Se estandarizó la matriz básica de datos por caracteres, volcándose los resultados en una matriz básica de datos estandarizada (Sneath & Sokal 1973).

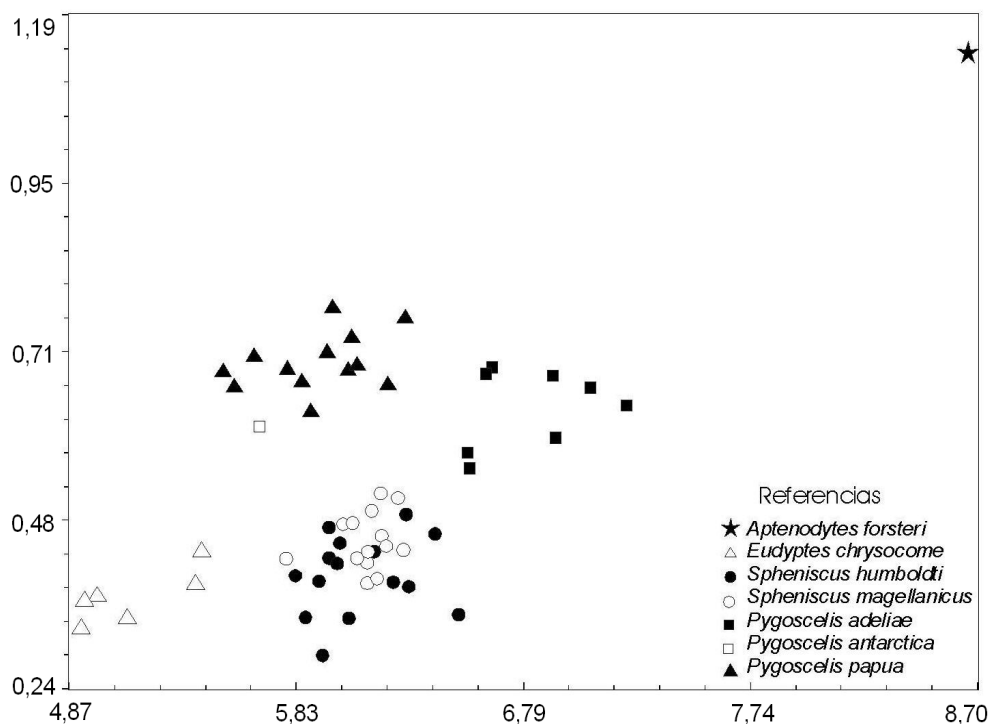


FIG. 2. Gráfico de análisis de los componentes principales.

A partir de la matriz básica de datos estandarizada se analizaron las relaciones fenéticas entre las unidades taxonómicas operativas por medio de un análisis de componentes principales, en el cual se muestra la relativa contribución de cada carácter a cada vector (Blackith & Reyment 1971).

Para representar las relaciones de similitud entre las unidades taxonómicas operativas por medio de un análisis de componentes principales, se utilizó el coeficiente de correlación momento-producto de Pearson (Michener & Sokal 1957). El análisis de componentes principales se realizó sobre una matriz de similitud entre caracteres calculando los correspondientes eigenvalores y eigenvectores.

El número de componentes principales a retener fue calculado empleando el método de las raíces promedios ("Average root")

RESULTADOS

Los resultados obtenidos a partir de nuestro análisis se representan gráficamente en la Figura 2, donde los taxones se agrupan de acuerdo a los dos primeros componentes que fueron retenidos de acuerdo al criterio de las raíces promedios ("average root").

El primer componente, reuniendo cerca del 58% de la variación explicada, permitió discriminar al género *Eudyptes* cuyos individuos formaron una nube representada por los menores valores en este eje. Hacia el centro de la gráfica se ubicaron los ejemplares del género *Spheniscus* (*S. magellanicus* y *S. humboldti*) y *Pygoscelis* (con sus tres especies *P. papua*, *P. adeliae* y *P. antarctica*). En el extremo derecho de la gráfica, y con los valores máximos del componente 1 se ubicó *Aptenodytes*.

El segundo componente, acumulando cerca de un 76% de la variación explicada, permitió asimismo reconocer al género *Endiptes*, formando una nube con los menores valores en este eje, quien pudo diferenciarse claramente de *Spheniscus*, cuyas especies se ubicaron en la gráfica de acuerdo a los máximos valores del segundo componente. *P. papua* presenta valores mayores en este componente, que permiten diferenciarlo de las demás especies del género.

DISCUSIÓN

Los análisis morfométricos efectuados previamente por otros autores en los Spheniscidae se referían casi exclusivamente a estimaciones de la masa corporal, cálculos basados en las longitudes de los tarsometatarsos, fémures y húmeros (Simpson 1946, 1971, 1975, 1976; Jadwiszczak 2001), así como también a partir de regresiones de las tallas corporales de las especies actuales (Livezey 1989). A pesar de las importantes contribuciones efectuadas por este autor, sus análisis de las proporciones de los distintos segmentos del esqueleto solo incluyen elementos apendiculares.

En ninguno de los casos mencionados *at supra*, han sido analizados los elementos craneales ni mandibulares y, solo en una única oportunidad, los cráneos de pingüinos han sido el foco de estudios morfológicos (Zusi 1975). Por este motivo, resultan novedosos y sumamente importantes los estudios estadísticos de la anatomía craneal de los pingüinos como el efectuado en la presente contribución.

Nuestros resultados permiten, por un lado, definir cuáles son las variables cuantitativas útiles en el estudio de los Spheniscidae con fines sistemáticos, y por el otro, identificar los distintos patrones estructurales que exhibe el grupo.

Resulta posible discriminar a nivel genérico a la totalidad de los taxones actuales ana-

lizados a través de las variables: longitud total, longitud hasta el cóndilo occipital, ancho a nivel postorbitario, altura, longitud del culmen total, longitud de la mandíbula, ancho interorbitario, ancho del surco para la glándula nasal y altura de la mandíbula.

A nivel específico, *S. magellanicus*, *S. humboldti*, *P. papua*, *A. forsteri* y *E. chrysocome* se diferencian a partir de estos mismos caracteres, mientras que no pudo diferenciarse a *P. antarctica* de *P. adeliae*. Estas dos especies presentan similitudes en muchos aspectos, lo cual es también coincidente con datos biológicos (reproductivos, comportamentales, alimentación, etc.) y bioquímicos (Sibley & Ahlquist 1972).

Los resultados aquí presentados corresponden a los primeros análisis multivariados efectuados en restos craneales y mandibulares de pingüinos y representan un indudable avance en el conocimiento de la anatomía y el reconocimiento de los caracteres factibles de ser empleados en la sistemática del grupo.

REFERENCIAS

- 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. 2005. Primer registro de cráneos de *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae), procedentes de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Tardío), Chile. Rev. Chil. Hist. Nat. 78: 489–495.
- Acosta Hospitaleche, C., M. Chávez, & O. Fritis (en prep.). *Pygoscelis calderensis* nov. sp (Aves, Spheniscidae) de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Tardío-Plioceno Temprano) de Chile. Rev. Geol. Chile.
- Baumel, J., & L. M. Witmer. 1993. Osteología. Pp. 45–132 in Baumel, J., A. King, A., J. Breazile, H. Evans, & J. Vanden Berge (eds.). Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. Publications of the Nuttall Ornithological Club, No. 23, Cambridge, Massachusetts.

- Bertelli, S., & N. Giannini, N. 2005. A phylogeny of extant penguins (Aves: Sphenisciformes) combining morphology and mitochondrial sequences. *Cladistics* 21: 209–239.
- Blackith, R. E., & R. A. Reyment. 1971. *Multivariate morphometrics*. Academic Press, London, UK.
- Giannini, N. P., & S. Bertelli, S. 2004. Phylogeny of extant penguins based on integumentary and breeding characters. *Auk* 121: 421–434.
- Jadwiszczak, P. 2001. Body size of Eocene Antarctic penguins. *Pol. Polar Res.* 22: 147–158.
- Livezey, B. C. 1989. Morphometric patterns in recent and fossil penguins (Aves, Sphenisciformes). *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.
- Michener, C. D., & R. R. Sokal. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution* 11: 130–162.
- Myrcha, A., P. Jadwiszczak, C. Tambussi, J. Noriega, A. Gazdzicki, A. Tatur, & R. Del Valle. 2002. Taxonomic revision of Eocene Antarctic penguins based on tarsometatarsal morphology. *Pol. Polar Res.* 23: 5–46.
- O'Hara, R. 1989. Systematics and the study of natural history, with an estimate of the phylogeny of the living penguins (Aves: Spheniscidae). Ph.D. Thesis, Harvard Univ., Cambridge, Massachusetts.
- O'Hara, R. 1991. An estimate of the phylogeny of the living penguins (Aves: Spheniscidae). *Am. Zool.* 29: 11A
- Pycraft, W. P. 1898. Contributions to the osteology of birds, part. II. Impennes. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1898: 958–989.
- Sibley C. G., & J. E. Ahlquist. 1972. A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ. Bull.* 39: 1–276.
- Simpson, G. G. 1946. Fossil penguins. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 87: 1–100.
- Simpson, G. G. 1971. A review of the pre-Pleistocene penguins of New Zealand. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 144: 319–378.
- Simpson, G. G. 1975. Notes on variation in penguins and on fossil penguins from the Pliocene of Langebaanweg, Cape Province, South Africa. *Ann. Afr. Mus.* 69: 59–72.
- Simpson, G. G. 1976. *Penguins. Past and present, here and there*. Yale Univ. Press New Haven, Connecticut.
- Sneath, P. H. A., & R. E. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman Co., San Francisco, California.
- 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. Études Andines* 32: 361–375
- 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. Lista de los materiales incluidos en el presente análisis. Abreviaciones. IAA: Instituto Antártico Argentino (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina), MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina), MLP: Museo de La Plata (Ciudad de La Plata, Argentina).

Aptenodytes forsteri: IAA 9; *Eudyptes chrysosome*: MLP 39, IAA 1, IAA 2, IAA 3, IAA 4, MACN 53556; *Spheniscus humboldti*: MLP 686; *Spheniscus magellanicus*: MACN 54681, MACN 54682, MACN 54683, MACN 54685, MLP 2, MLP 3, MLP 31, MLP 34, MLP 35, MLP 473, IAA 5, MEF 63, IAA 6, IAA 7; *Pygoscelis adeliae*: MLP 415, MLP 416, MLP 417, MLP 418, MLP 419, MLP 420, MLP 421, MLP 422, MLP 423, MLP 424, MLP 425, MLP 426, MLP 427, MLP 428, MLP 429, MLP 430, MLP 431, MLP 432, MLP 433, MLP 434; *Pygoscelis antarctica*: IAA 8, IAA 19, IAA 20, IAA 22, MLP 435, MLP 436, MLP 437, MLP 438, MLP 439, MLP 440, MLP 441, MLP 442, MLP 443, MLP 444, MLP 445, MLP 446, MLP 447, MLP 448; *Pygoscelis papua*: IAA 24, IAA 27, IAA 31, MLP 449, MLP 450, MLP 451, MLP 463, MLP 468.

