

# Revisión sistemática de *Palaeospheniscus biloculata* (Simpson) nov. comb. (Aves, Spheniscidae) de la Formación Gaiman (Mioceno Temprano), Chubut, Argentina



Carolina ACOSTA HOSPITALECHE<sup>1</sup>

**Abstract.** SYSTEMATIC REVISION OF *PALAEOSPHENISCUS BILOCULATA* (SIMPSON) NOV. COMB. (AVES, SPHENISCIDAE) FROM THE GAIMAN FORMATION (EARLY MIOCENE), CHUBUT, ARGENTINA. An articulated skeleton coming from sediments of the Gaiman Formation (Early Miocene), Chubut Province, Argentina assigned to *Palaeospheniscus biloculata* (Simpson) nov. comb. is described. The original diagnosis of this genus and species is emended. *Eretiscus tonnii* (Simpson), *Palaeospheniscus bergi* Moreno and Mercerat, *P. patagonicus* Moreno and Mercerat and *P. biloculata* (Simpson) nov. comb. are included in the "Palaeospheniscinae" group, whose distribution is restricted to the Neogene of South America.

**Resumen.** Se da a conocer un esqueleto articulado parcialmente completo procedente de sedimentos de la Formación Gaiman (Mioceno Temprano) de la provincia del Chubut, Argentina, que ha sido asignado a *Palaeospheniscus biloculata* (Simpson) nov. comb. Una revisión sistemática del género y la especie fue efectuada a partir de los nuevos datos disponibles. En la presente propuesta se incluye a *Eretiscus tonnii* (Simpson), *Palaeospheniscus bergi* Moreno y Mercerat, *P. patagonicus* Moreno y Mercerat y *P. biloculata* (Simpson) nov. comb. dentro del grupo no taxonómico de los "Palaeospheniscinae", cuya distribución es exclusivamente neógena y sudamericana.

**Key words.** Spheniscidae. *Palaeospheniscus biloculata* nov. comb. Gaiman Formation. Systematics. Distribution.

**Palabras clave.** Spheniscidae. *Palaeospheniscus biloculata* nov. comb. Formación Gaiman. Sistemática. Distribución.

## Introducción

Todas las especies de pingüinos (Aves, Spheniscidae) son aves marinas no voladoras, que habitan los mares del Hemisferio Sur. Sus representantes más antiguos se conocen en el registro paleontológico desde el Paleoceno (Tambussi *et al.*, 2005; Slack *et al.*, 2006), hace unos 60,5-61,6 Ma.

El singular patrón osteológico, común a todas sus especies, se encuentra estrechamente relacionado al hábito buceador que ha sido observado en todas las especies modernas y que presumiblemente sería también característico de los fósiles. En particular, los taxones miocenos registrados en América del Sur presentan un diseño esquelético muy similar al de las formas actuales y muy diferente al de los grandes pingüinos que habitaban los mares australes durante el Eoceno de Antártida, Patagonia, Australia y Nueva Zelanda, y que se registran hasta el Oligoceno en los sedimentos marinos de estas tres últimas áreas (Fordyce y Jones, 1990).

El registro paleontológico de Argentina se encuentra conformado por importantes acumulaciones óseas que aparecen en distintas áreas de la Patagonia. En su mayor parte, los restos corresponden a elementos apendiculares y raramente se registran cráneos o esqueletos completos (Acosta Hospitaleche, 2003, 2005). El inusual hallazgo de un esqueleto articulado recuperado en sedimentos de la Formación Gaiman ha brindado nuevas evidencias que permiten la asignación de *Chubutodyptes biloculata* Simpson, 1970 al género *Palaeospheniscus* Moreno y Mercerat, 1891.

El MEF-PV 1729, el único resto conocido procedente de la Formación Gaiman en la localidad de Puerto Madryn, fue hallado con sus elementos articulados (figura 1). La ausencia de marcas y fracturas permite pensar que no ha sido atacado por depredadores ni organismos carroñeros. Teniendo en cuenta estas evidencias, conjuntamente con los datos aportados por los estudios geológicos previos (Cortés, 1981), es posible inferir que el ambiente de deposición habría sido de aguas someras pero relativamente tranquilas, lo cual habría posibilitado la buena preservación de este material, seguramente situado en una zona por debajo de la línea de olas. Se ha determinado además, que durante la formación de estos depósitos, la costa habría estado situada a unos

<sup>1</sup>División Científica Paleontología Vertebrados. Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata. CONICET. [acostacar@musseo.fcnygm.unlp.edu.ar](mailto:acostacar@musseo.fcnygm.unlp.edu.ar)

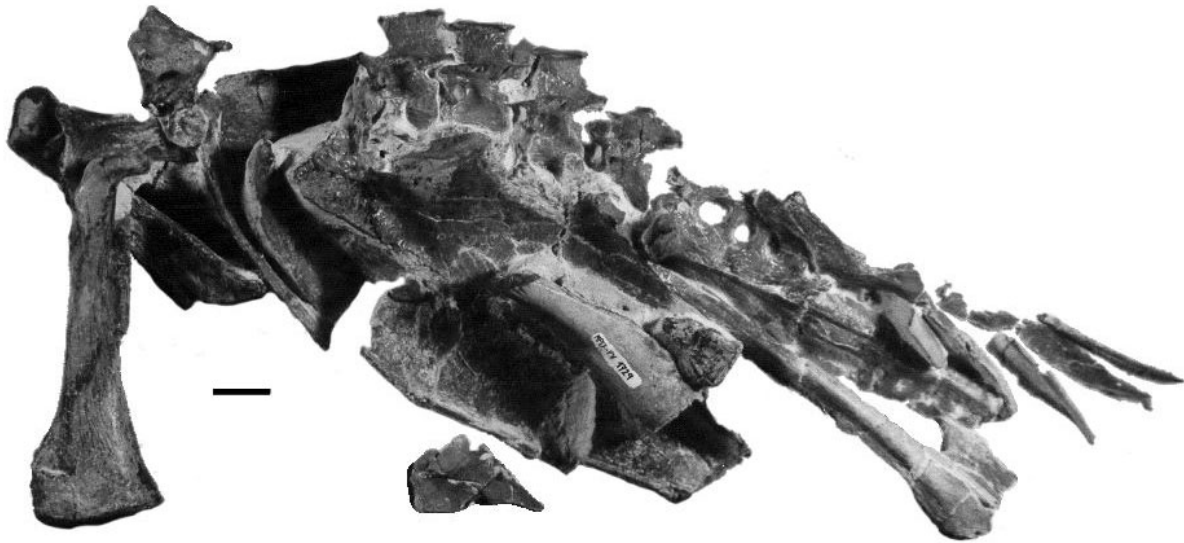


Figura 1. *Palaeospheniscus biloculata* (Simpson) nov. comb. MEF-PV 1729. Esqueleto articulado / articulated skeleton. Escala: 20 mm / scale bar: 20 mm.

40 km al oeste de donde se encuentra actualmente (Cortés, 1981).

En la presente contribución se brindan: una caracterización del grupo de los "palaeospheniscinos", las diagnósis enmendadas de nivel genérico y específico correspondientes a *Palaeospheniscus biloculata* (Simpson) nov. comb. y la descripción de nuevos materiales asignados a esta misma especie recientemente exhumados del Mioceno inferior de la Formación Gaiman tal como fuera definida por Scasso y Castro (1999).

## Materiales y métodos

Los materiales de comparación se encuentran depositados en el Museo de La Plata (MLP), Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MEF) de Trelew, Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN) de Buenos Aires y American Museum of Natural History (AMNH).

Las descripciones osteológicas siguen la terminología de Baumel y Witmer (1993) y las medidas, tomadas con un Calibre Vernier, se encuentran expresadas en milímetros.

## Antecedentes

Para un adecuado tratamiento sistemático de los Spheniscidae fósiles, resulta necesario efectuar una breve reseña del uso de las categorías supragenéricas.

En sus primeras contribuciones sobre pingüinos, Simpson dividió a las especies fósiles en cuatro agrupamientos subfamiliares que denominó Palaeospheniscinae, Paraptenodytinae, Palaeoedyptinae y Anthropornithinae, manteniendo a los taxones actuales dentro de la Subfamilia Spheniscinae. Estas subfamilias fueron fundadas a partir de los caracteres presentes en el húmero y en el tarsometatarso (Simpson, 1946). La creación de estas categorías fue un importante avance en el estudio del grupo ya que hasta esa fecha, las distintas especies de pingüinos fósiles habían sido diagnosticadas a partir de diversos caracteres osteológicos, empleando indistintamente el húmero o el tarsometatarso. Los criterios que Simpson (1946) empleó para estos agrupamientos fueron siendo modificados al tiempo que nuevos materiales se daban a conocer principalmente en Nueva Zelanda (Marples, 1952, 1960) y en la Argentina (Simpson, 1970, 1972). El significado de estas subfamilias fue cambiando paulatinamente (Marples, 1960; Brodkorb, 1963) y finalmente fueron conservadas como agrupamientos útiles a los fines descriptivos. En el presente trabajo se brinda una caracterización de los palaeospheniscinos, grupo no formal desde el punto de vista taxonómico, que incluye los taxones descritos (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2004; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007).

En términos generales, los caracteres que fueron empleados en las determinaciones sistemáticas originales de los pingüinos fósiles se encuentran aún vigentes (Ameghino, 1905; Moreno y Mercerat, 1891; Simpson, 1946). Tradicionalmente han sido considerados como diagnósticos en el tarsometatarso: el grado de desarrollo y posición de la *foramina vascularia proximalia*, la divergencia de las trócleas para los dígitos II y IV y la depresión anteroposterior de los metatarsianos. En el húmero, han sido clásicamente em-

pleados: el estado bipartido o único de la *fosa tricipitalis*, el grado de desarrollo del *angulus preaxialis*, la configuración de las trócleas y la forma de la diáfisis.

A diferencia de la propuesta original de Simpson (1946), en la presente contribución se emplean caracteres comparables como base para el reconocimiento de cada una de las especies. De esta manera fue posible efectuar una reducción en el número de especies, que antiguamente había sido altamente sobredimensionada. Por consiguiente, se propone una unificación de criterios al emplear un mismo conjunto de caracteres para el reconocimiento de cada una de las especies, evitando el uso taxonómico de datos no comparables. Esto permite justamente la rápida detección de especies sinónimas y de aquellas que se encuentran deficientemente fundamentadas.

Lamentablemente, el registro paleontológico de los Spheniscidae, caracterizado por la escasez de restos articulados e incluso asociados, impone el uso de estos caracteres en elementos aislados.

### La Formación Gaiman

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

Aflora en el sector costero, desde Puerto Lobos hacia el Sur, determinando una franja de rumbo noreste, así como en el suroeste de la comarca. En el valle inferior del río Chubut, la Formación Gaiman suprayace a niveles con fauna continental de edad Colhuehuapense de la Formación Sarmiento e infra yace discordantemente a la marina Formación Puerto Madryn (Mendía y Bayarski, 1981; Cione, 1986).

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

Los sedimentos que componen esta unidad se habrían depositado en un ambiente marino litoral a sublitoral con aportes de elementos piroclásticos finos. Los materiales piroclásticos son los principales elementos de esta formación, los cuales provendrían de las erupciones volcánicas producidas en el centro del Macizo Norpatagónico (Ardolino, 1981). La litología predominante consiste en tobas pelíticas y arenosas grises, blanco-amarillentas y amarillentas, areniscas tobáceas grises, y bancos de coquinas (Mendía y Bayarski, 1981; Scasso y Castro, 1999) que constituyen una secuencia granodecreciente. La composición

litológica no es homogénea en toda su extensión, pudiendo reconocerse una facies oriental y una occidental que muestran una alternancia de condiciones de depositación tranquila y de alta energía. El estrato basal de la Formación Gaiman consiste en un conglomerado o coquina fosfática transgresiva de 20 a 80 cm de espesor que gradualmente pasa a una toba con abundantes dientes de tiburones y rayas y huesos de vertebrados marinos (Arratia y Cione, 1996; Scasso y Castro, 1999). La facies oriental se encuentra expuesta a lo largo de la ruta nacional N° 3, a ambos lados, a 13 km al sur del Arroyo Verde. Presenta 12 metros de potencia y se compone de tufitas limo-arenosas, cineríticas, blanquecinas, fosilíferas, con intercalaciones de moldes de pelecípodos. En el techo presenta un importante nivel fosilífero con ostras. En la facies occidental se reconoció una secuencia de 19 metros de potencia compuesta de tufitas blanquecinas y blanco grisáceas con material psamítico y pelítico. Se encuentran laminadas, con estratificación entrecruzada y bandeadas. Se intercalan bancos con calizas y arcilitas bien consolidadas. La secuencia culmina con areniscas cuarzosas gruesas a muy gruesas (Cortés, 1981).

La Formación Gaiman se correlaciona al menos con parte de las Formaciones Monte León y Chenque. La correlación se basa en relaciones estratigráficas (Malumián, 1999), el importante contenido de ceniza volcánica y de sílice biogenética (Riggi, 1978) y la evidencia fósil (Arratia y Cione, 1996; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2004). La determinación de su antigüedad ha sido establecida a partir de las relaciones estratigráficas, en la correlación con curvas del nivel del mar y fundamentalmente, en fósiles.

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

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

### Caracterización de los Palaeospheniscinos

Los Palaeospheniscinos constituyen un grupo morfológico que incluye dos géneros (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2004): *Eretiscus* Olson, 1986 y *Palaeos-*

*pheniscus* Moreno y Mercerat, 1891 (tabla 1). Siguiendo la propuesta original, se ha caracterizado al húmero y al tarsometatarso.

**Tarsometatarso.** Presenta un índice de elongación (longitud máxima/ ancho a nivel proximal) siempre mayor a 2, mientras que es menor a 2 en los Paraptenodytinos, Palaeodyptinos y Spheniscinos. El *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis* y *medialis* es de menor profundidad que en los demás grupos (especialmente el *medialis*, que no se prolonga más allá de la mitad de la *facies cranialis*), lo cual lo diferencia especialmente de los Spheniscinos. El metatarsal II es deprimido, mientras que en los Paraptenodytinos y los Spheniscinos su sección es de forma cilíndrica. La *incisura intertrochlearis lateralis* alcanza un nivel más proximal que la *incisura intertrochlearis medialis* (en los Spheniscinos ambas incisuras alcanzan el mismo nivel). Las *foramina vascularia proximalia laterale* y *mediale* están poco desarrolladas y nunca abiertas sobre la *facies caudalis* (en los Paraptenodytinos, Anthropornithinos y Spheniscinos se abre caudalmente). La presencia de ambas *foramina* lo diferencia de los Palaeodyptinos. El *foramen vasculare proximale mediale* es rudimentario en comparación con el *foramen vasculare proximale laterale* en los Palaeodyptinos. La *trochlea* II es apenas divergente (en los Anthropornithinos y los Paraptenodytinos esta tróclea diverge notablemente del eje central del tarsometatarso). El borde medial o interno es afilado, el cual es redondeado en los demás grupos. La *fossa infracotylaris dorsalis medialis* es triangular y la *crista lateralis hypotarsi* está menos desarrollada que la *crista medialis hypotarsi*.

**Húmero.** Desarrolla una *fossa tricipitalis* dividida en dos cavidades desiguales por un *crus dorsale* de mayor altura que en los Spheniscinos, a diferencia de los Paraptenodytinos y los Anthropornithinae donde la fosa es única. La pequeña fosa localizada sobre el *tuberculum ventrale* se orienta laterocranealmente y es lateral en los Paraptenodytinos y los Spheniscinos. El *sulcus ligamentorum transversus* se encuentra dividido en dos porciones, el cual es único en los Paraptenodytinos y está separado de la *incisura capitis* por un tabique.

**Tabla 1.** Longitudes totales del tarsometatarso y húmero de las especies de "Palaeospheniscinae" / total length of the tarsometatarsus and humerus of the species of "Palaeospheniscinae".

Palaeospheniscinae	húmero	tarsometatarso
<i>Eretiscus tonnii</i> (Simpson, 1981)	¿?	ca. 20
<i>Palaeospheniscus bergi</i> Moreno y Mercerat, 1891	68-70,5	28-36
<i>P. patagonicus</i> Moreno y Mercerat, 1891	72-85	38-41
<i>P. biloculata</i> (Simpson) nov. comb.	88-94	ca. 43

AMEGHINIANA 44 (2), 2007

## Paleontología sistemática

Orden SPHENISCIFORMES Sharpe, 1891

Familia SPHENISCIDAE Bonaparte, 1831

Género *Palaeospheniscus* Moreno y Mercerat, 1891.

**Especie tipo.** *Palaeospheniscus patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891

1905. *Paraspheniscus* Ameghino, 523-530, lám. 2, figs. 12a, 12i, 13a.

1905. *Perispheniscus* Ameghino, 530-533, lám. 2, figs. 14a, 14e, 14u, 14c, lám. 3, figs. 14i, 14o, 15a, 15e.

1905. *Treleudytes* Ameghino, 567-568, fig. 4.

1970. *Chubutodyptes* Simpson, 21-22.

**Diagnosis enmendada.** Tamaño significativamente mayor que *Eretiscus* (véase tabla 1).

**Tarsometatarso.** Índice de elongación mayor a 2, es menor a 2 en *Paraptenodytes*, *Palaeodyptes* y las especies actuales. *Sulcus longitudinalis dorsalis medialis* de menor extensión que en las especies modernas, desarrollado sólo en la mitad proximal de la *facies cranialis*. Metatarsal II deprimido, en los demás Spheniscidae es cilíndrico. *Trochlea* II menos divergente que en *Paraptenodytes*. *Incisura intertrochlearis lateralis* más proximal que la *intertrochlearis medialis*; en las especies modernas, ambas alcanzan el mismo nivel. *Fossa supratrochlearis plantaris* más extendida que en *Eretiscus*. *Foramina vascularia proximalia* poco desarrollada y nunca abierta caudalmente a diferencia de *Paraptenodytes*, *Palaeodyptes* y las especies actuales. *Foramen vasculare proximale mediale* rudimentario, pero más desarrollado que en *Eretiscus*, en comparación con el *foramen vasculare proximale laterale*. Borde medial afilado, es redondeado en los demás Spheniscidae.

**Húmero.** *Fossa tricipitalis* bipartida formando dos cavidades desiguales como en las especies actuales pero con el *crus dorsale* de mayor altura (la fosa *tricipitalis* es simple en *Paraptenodytes*, *Anthropornis* y *Arthrodytes*). La fosa del *tuberculum ventrale* es laterocraneal, mientras que es lateral en *Paraptenodytes* y las especies vivientes. *Sulcus ligamentorum transversus* dividido en dos porciones, el cual es único en *Paraptenodytes*.

**Emended diagnosis.** Bigger than *Eretiscus* (See table 1).

**Tarsometatarsus.** Elongation index bigger than 2, it is smaller than 2 in *Paraptenodytes*, *Palaeodyptes* and the living species. *Sulcus longitudinalis dorsalis medialis* less extended than in modern species, developed only on the proximal half of the *facies cranialis*. Metatarsal II depressed, in the others Spheniscidae it is cylindrical. *Trochlea* II less spread than in *Paraptenodytes*. *Incisura intertrochlearis lateralis* more proximal than the *intertrochlearis medialis*, in the modern species both reach the same level. *Fossa supratrochlearis plantaris* more extended than in *Eretiscus*. *Foramina vascularia* proxi-

malia little developed and never opened caudally, contrary to *Paraptenodytes*, *Palaeodyptes* and *neospecies*. Foramen vasculare proximale mediale rudimentary, but, bigger than in *Erestiscus*, compared to the foramen vasculare proximale laterale. Sharp medial edge, it is rounded in other *Spheniscidae*.

**Humerus.** Fossa tricipitalis bipartite, forming two unequal cavities, like in the living species, but with a higher crus dorsale (the fossa tricipitalis is single in *Paraptenodytes*, *Anthropornis* and *Arthrodytes*). The fossa over the tuberculum ventrale is laterocranial, whereas it is lateral in *Paraptenodytes* and living species. Sulcus ligamentorum transversus divided in two portions, which is single in *Paraptenodytes*.

**Comentarios.** Los materiales originalmente asignados a *Paraspheniscus*, *Perispheniscus* y *Treleudytes* resultan morfológicamente indistinguibles de *Palaeospheniscus* y son por tanto considerados como sinónimos junior del mismo.

En cuanto a *Perispheniscus*, se ha considerado únicamente su tarsometatarso que constituye su material tipo y no al húmero mencionado por Ameghino (1905) que no forma parte del mismo.

*Palaeospheniscus* incluye entonces las siguientes especies: *P. bergi*, *P. patagonicus* y *P. bilocolata* nov. comb. (tabla 1).

### *Palaeospheniscus bilocolata* (Simpson) nov. comb.

1970. *Chubutodyptes bilocolata* Simpson, 21-22.

1905. *Perispheniscus wimani* Ameghino, 530-533, lám. 2, figs. 14a, 14e, 14u, 14c, lám. 3, figs. 14i, 14o, 15a, 15e.

**Holotipo.** AMNH 3346, porción proximal y media de húmero derecho (Simpson, 1970).

**Materiales asignados.** MLP 20-236 (tarsometatarso), MLP 20-565 (húmero), MLP 77-XII-22-1 (húmero), MLP 97-VI-1-10 (tarsometatarso), MACN 11206 (tarsometatarso), MEF-PV 1729 (húmero derecho, escápula derecha, coracoides derecho y porción distal del izquierdo, esternón, costillas, cinco vértebras torácicas, sinsacro, pigostilo, cintura pélvica y carpometacarpo derecho), AMNH 3341 (húmero).

**Procedencia.** Bryn Gwyn, Gaiman, provincia del Chubut, Argentina. Formación Gaiman. Mioceno Temprano. El MEF-PV 1729 proviene de la misma formación en la localidad de El Indio, Puerto Madryn, provincia del Chubut.

**Diagnos enmendada.** Tamaño mayor que *P. bergi* y *P. patagonicus* (Ver Tabla 1). Divergencia lateral de la tróclea para el dígito II mayor que en *P. bergi* y *P. patagonicus*. Crista lateralis hypotarsi más desarrollada que en las demás especies del género, alcanzando la fossa supratrochlearis plantaris. Crista intermedia hypotarsi ausente.

**Emended diagnosis.** Bigger in size than *P. bergi* and *P. patagonicus* (See Table 1). Spread of digit II higher than

in *P. bergi* and *P. patagonicus*. Crista lateralis hypotarsi more developed than in the other species of the genus, reaching the fossa supratrochlearis plantaris. Crista intermedia hypotarsi absent.

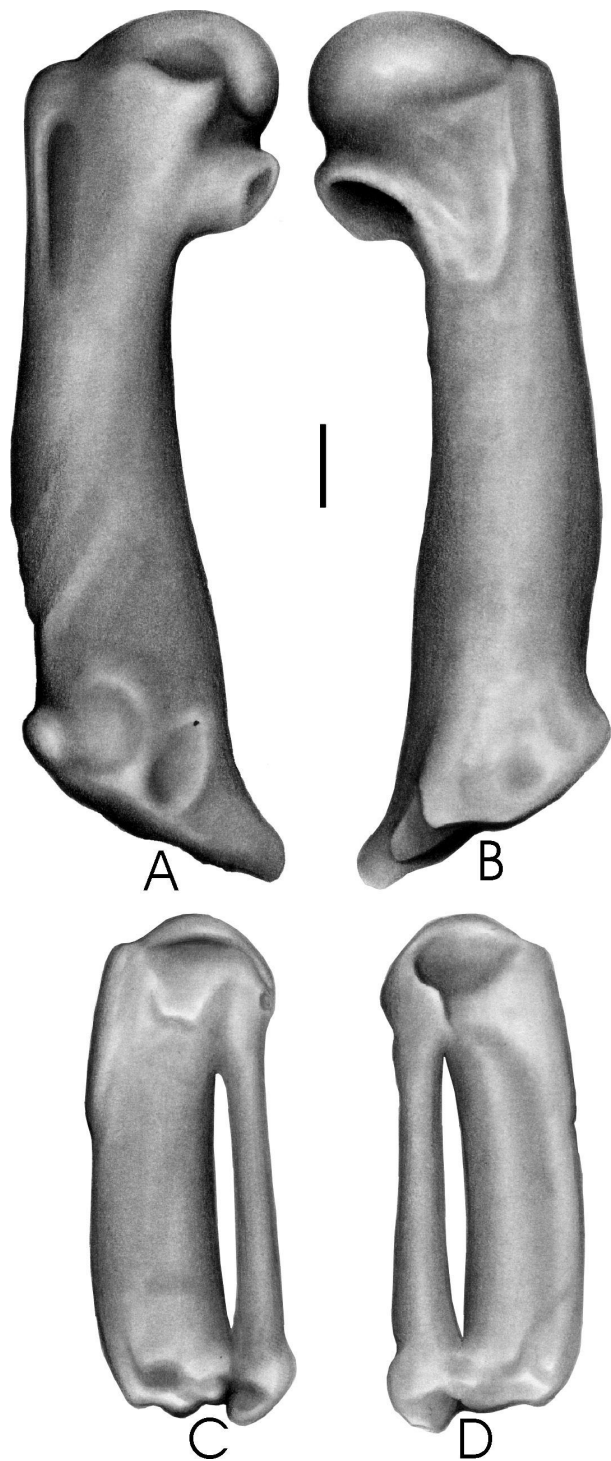
**Comentarios.** Los caracteres mencionados por Simpson (1970) en su diagnosis original no resultan lo suficientemente contundentes como para asignar los materiales a un género distinto de *Palaeospheniscus*. Por este motivo, y habiendo tenido acceso a nuevos y más completos materiales que permitieran la reevaluación de este taxón, se efectuó la presente revisión sistemática en el marco de una tesis doctoral (Acosta Hospitaleche, 2004). Coincidiendo con las apreciaciones efectuadas por el propio Simpson (1946) la primera vez que examinara los restos que luego constituyeran el holotipo de *Chubutodyptes bilocolata*, es posible asignar los materiales al género *Palaeospheniscus*.

Como sinónimo junior de *Palaeospheniscus bilocolata* es incluido a *Perispheniscus wimani*, en cuyo holotipo representado por un tarsometatarso, están presentes los caracteres diagnósticos aquí descritos, pero no el húmero mencionado por Ameghino (1905).

**Descripción del ejemplar MEF- PV 1729** (figuras 1-2). El esqueleto está representado por los siguientes elementos: húmero derecho, escápula derecha, coracoides derecho y porción distal del izquierdo, esternón, costillas, cinco vértebras torácicas, sinsacro, pigostilo, cintura pélvica, carpometacarpo derecho.

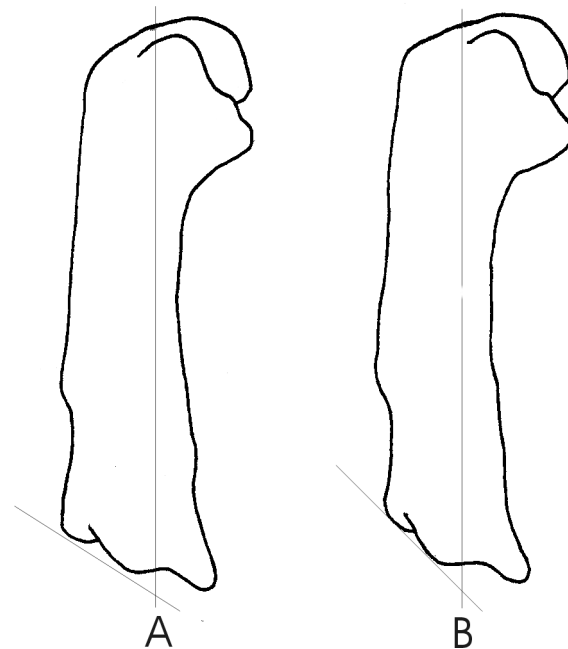
**Húmero.** Su tamaño es un poco mayor al de *Palaeospheniscus patagonicus*. La diáfisis es suavemente curvada y más ancha distalmente que en su porción proximal. El ángulo troclear, que queda delimitado entre el plano que contiene a los *condylus dorsalis* y *ventralis* del húmero y el eje medio de la diáfisis (*shaft-trochlear angle* en el sentido de Simpson, 1946) es grande, de aproximadamente 60°, como en *Aptenodytes* Miller, 1778, mientras que en *Pygoscelis* Wagler (1832), *Spheniscus magellanicus* (Forster, 1781), *S. humboldti* Meyen, 1834, *S. mendiculus* Sundevall, 1871 y *Eudyptes chrysocome* Forster, 1781 es mucho menor (figura 3). La fossa tricipitalis es proporcionalmente grande, ocupando gran parte de la epífisis. Es subredondeada y bipartida, con un crus dorsale de menor tamaño que el de *Palaeospheniscus patagonicus*. Contrariamente, en *Paraptenodytes antarcticus* Moreno y Mercerat 1891, la fossa tricipitalis es simple por la ausencia del crus dorsale (figura 4).

El grado de torsión del eje del *caput humeris* es similar al de sus congéneres. El *angulus preaxialis* es comparativamente pequeño (menor a 20°) en relación a las demás especies del género, como en *Eudyptes chrysocome*, *Spheniscus magellanicus* y *Paraptenodytes* Ameghino, 1891, aunque es mayor o igual a este valor en *Pygoscelis* (figura 5). El *sulcus ligamentorum trans-*



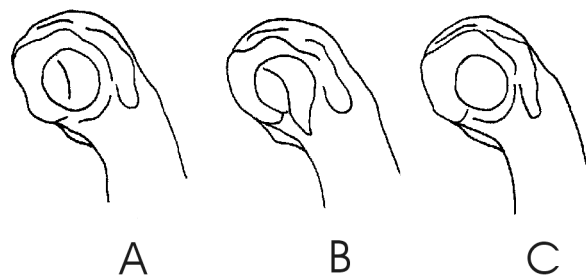
**Figura 2.** *Palaeospheniscus bilocolata* (Simpson) nov. comb. MEF-PV 1729, **A**, húmero en vista anterior / *humerus in anterior view*; **B**, húmero en vista posterior / *humerus in posterior view*; **C**, carpometacarpo en vista anterior / *carpometacarpus in anterior view*; **D**, carpometacarpo en vista posterior / *carpometacarpus in posterior view*. Escala: 10 mm / *scale bar: 10 mm*.

*versus* es simple o monofurcado, mientras que en las especies actuales, se divide en dos por medio de una protuberancia. La porción más próxima a la *fossa tricipitalis*, que suele ser la más profunda en otras especies AMEGHINIANA 44 (2), 2007

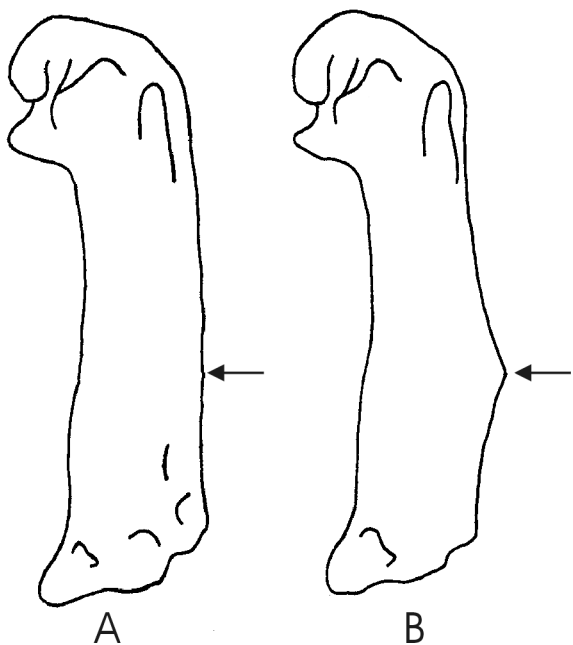


**Figura 3.** Esquemización del ángulo troclear de húmero de pingüino / *penguin shaft-trochlear angle line draw*. **A**, relativamente grande / *relatively big*; **B**, relativamente pequeño / *relatively small*.

cies, es la única que se desarrolla en *Palaeospheniscus bilocolata* (Simpson) nov. comb. El *tuberculum ventrale* es conspicuo y fuerte y presenta una fosa caudalmente orientada, como en *Paraptenodytes antarcticus*. Esta fosa es más craneal en *Pygoscelis adeliae* (Hombron y Jacquinot, 1841) y en *Spheniscus* Brisson, 1760 y presenta una posición intermedia en *Eudyptes* Vieillot, 1816. Proximalmente se desarrolla un robusto *tuberculum dorsale* que delimita un ángulo recto y constituye parte del límite de este surco. La *impression coracobrachialis* forma una fosa alargada con ambos extremos redondeados, a diferencia de lo que ocurre en *Madrynornis* Acosta Hospitaleche et al., 2007, que posee extremos elípticos.



**Figura 4.** Esquema de la configuración de la *fossa tricipitalis* de pingüino / *Scheme of the penguin fossa tricipitalis configuration*. **A**, con *crus dorsale* chico / *with a small crus dorsale*; **B**, con *crus dorsale* grande / *with a big crus dorsale*; **C**, sin *crus dorsale* / *without crus dorsale*.



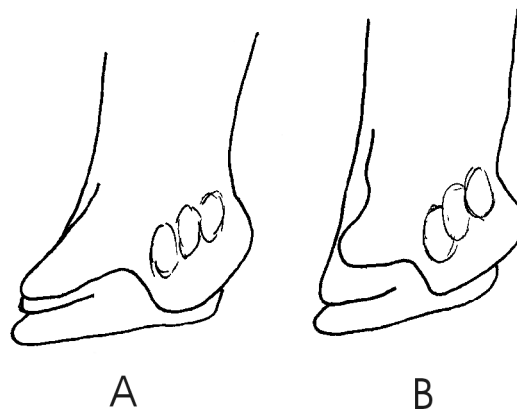
**Figura 5.** Esquema del *angulus preaxialis* del húmero de pingüino / *scheme of the penguin humerus preaxial angle*. **A**, pequeño a ausente / *small to absent*; **B**, grande / *big*.

Formando el reborde lateral de la *impression coracobrachialis*, se observa la *crista deltopectoralis*, más delgada distalmente que en *Spheniscus*.

La *facies musculi supracoracoideus* se expresa mediante dos depresiones, las cuales presentan una extensión similar. El *condylus dorsalis* sobrepasa los límites de la diáfisis desarrollándose más fuertemente que en las especies actuales del grupo. Las *extremitas distalis humeri* se solapan entre sí, pero las tres son visibles en vistas craneal y caudal y presentan diferente extensión distal. La relación entre estas *extremitas* es de "tipo *Spheniscus*" (O' Hara, 1989) ya que la más caudal no sobrepasa el borde de la diáfisis, como en *Spheniscus humboldti*, *S. magellanicus*, *Pygoscelis papua* Forster, 1781. En cambio, es de "tipo no *Spheniscus*" (O' Hara, 1989) en *P. adeliae*, *P. antarctica* Forster, 1781, *Eudyptes* y *Aptenodytes*, ya que la *extremita* más caudal cubre parcialmente a la *extremita* más craneal ya que es más elongada y se extiende más allá del borde de la diáfisis (figura 6).

**Vértebras.** En las dorsales, el *centrum* es opistocélico y la *hyapophysis* es menos conspicua que la espina neural, que se proyecta dorsalmente a lo largo de toda la vértebra. Las *zygapophysis* forman áreas de articulación relativamente pequeñas. La *diapophysis* se expande lateralmente y se forma una foseta parapophysiaria de forma circular.

**Sinsacro.** Está formado a partir de la fusión de varias vértebras, cuyo número no es posible precisar. La primera vértebra involucrada posee el *centrum* con-



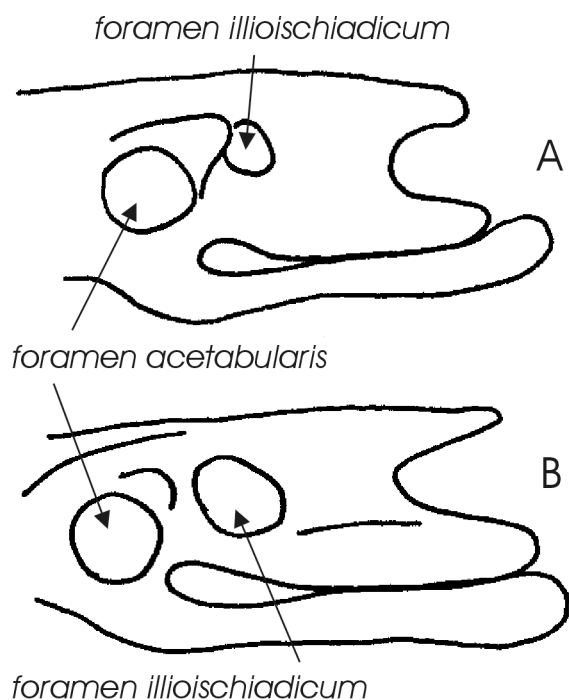
**Figura 6.** Disposición de las *extremitas distalis humeri* de pingüino / *penguin extremitas distalis humeri configuration*. **A**, "tipo no-*Spheniscus*" / "*non Spheniscus type*"; **B**, "tipo *Spheniscus*" / "*Spheniscus type*".

vexo cranealmente, mientras que la última es cóncava hacia la región caudal.

**Pelvis.** Sus elementos constituyentes son gráciles. El *foramen acetabuli* es redondeado y de menor tamaño que el *foramen ilioischadicum*, que posee contorno oval. Esta misma relación se observa en *Eudyptula minor* Forster, 1781, *Eudyptes chrysolophus* Brandt, 1837, *Spheniscus humboldti*, *S. mendiculus* Sundevall, 1871, mientras que en *Aptenodytes*, *Pygoscelis antarctica*, *P. papua*, *E. chrysome*, *E. pachyrrhynchus* Gray, 1845, *S. demersus* Linnaeus, 1758 y *Paraptenodytes*, el *foramen acetabuli* es el de mayor tamaño (figura 7). Entre ellos se sitúa el antitrocanter de desarrollo equivalente al de las especies actuales comparadas. La *lamina infracristalis illii* y el *ala ischii* forman una lámina continua, que no presenta suturas y termina en el proceso *terminalis ischii*.

**Escápula.** Está formada por una lámina delgada y presenta un borde dorsal curvado externamente, como en *Madrynornis*. Este carácter no se encuentra presente en las especies modernas. Las *facies articulares* alcanzan un gran desarrollo: la *facies articularis humeralis* es más o menos redondeada, el *tuberculum coracoideum* es ancho y romo, como en *Madrynornis* y la *facies articularis clavicularis* es delgada y se extiende dorsalmente.

**Coracoides.** Es apenas mayor a los de *Madrynornis*, *Spheniscus* y *Pygoscelis*. La porción precoracoidea es prominente y la incisura supracoracoidei de forma ovalada, se encuentra totalmente cerrada. Este *foramen* se encuentra siempre abierto en *Eudyptes*, *Spheniscus magellanicus*, *S. humboldti*, *S. demersus* y es variable intraespecíficamente en otros taxones (figura 8). La *impressio ligamentaria acroracoideum* se encuentra ampliamente expandida. La *cotyla scapularis* es bien redondeada. El *processus lateralis* constituye una fuerte prominencia redondeada. La *impressio*



**Figura 7.** Relación de los forámenes de la cintura pélvica en pingüino / penguin relationship between the pelvic girdle foramina. **A**, foramen acetabulari de mayor tamaño que el foramen ilioischíadico / foramen acetabulari bigger than foramen ilioischíadico; **B**, foramen acetabulari de menor tamaño que el foramen ilioischíadico / foramen acetabulari smaller than foramen ilioischíadico.

*musculi sternocoracoidei* ocupa la porción distal hasta la *facies articularis esternalis* que se encuentra poco expandida, al igual que en *Madrynornis*.

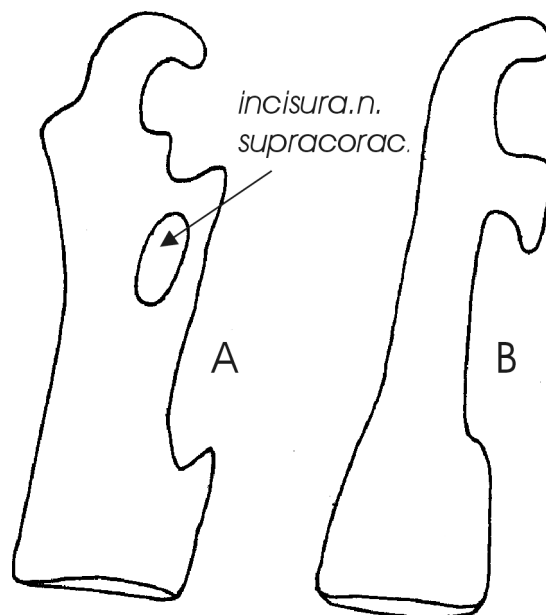
**Esternón.** Lamentablemente, este elemento se encuentra aún incluido en el sedimento y su extracción no es recomendable debido al estado de preservación del material, por lo cual no puede ser descrito en detalle.

**Carbometacarpo.** Es de mayor tamaño que *Spheniscus* y aplanado dorsoventralmente como en todos los *Spheniscidae*. Los metacarpales I y II se encuentran fusionados, mientras que los II y III no lo están completamente y se encuentran separados por un surco que recorre la *symphysis metacarpalis*. Proximalmente, la *fossa ligamentaris medialis* forma una depresión subredondeada como en *Spheniscus*.

## Discusión y conclusiones

*Palaeospheniscus* fue uno de los primeros géneros fósiles de pingüinos en ser nominados, y actualmente es uno de los taxones con más extensas listas sinonímicas. Dada la gran diversidad taxonómica y la gran cantidad de especies incluidas en este género, fue propuesta la subfamilia *Palaeospheniscinae* (Simpson, 1946). A lo largo de más de un siglo de estudios se han propuesto

AMEGHINIANA 44 (2), 2007



**Figura 8.** Esquema de un coracoide de pingüino mostrando la *incisura n. supracoracoidei* / scheme of the penguin *incisura n. supracoracoidei* of the coracoids. **A**, fenestrada / fenestrate; **B**, no fenestrada / non fenestrate.

13 especies: *P. antarcticus* Moreno y Mercerat, 1891; *P. patagonicus* Moreno y Mercerat, 1891; *P. menzibieri* Moreno y Mercerat, 1891; *P. bergi* Moreno y Mercerat, 1891; *P. interruptus* Ameghino, 1905; *P. robustus* Ameghino, 1894; *P. medianus* Ameghino, 1905; *P. planus* Ameghino, 1905; *P. rothi* Ameghino, 1905; *P. gracilis* Ameghino, 1899; *P. intermedius* Ameghino, 1905, *P. wimani* (Ameghino, 1905) y *P. affinis* Ameghino, 1905; de las cuales, posteriormente sólo cuatro fueron reconocidas por Simpson (1972): *P. bergi*, *P. patagonicus*, *P. wimani* y *P. gracilis*. Varios años más tarde, al revisarse la sistemática del grupo en el marco de una tesis doctoral, solamente fueron validadas dos especies de este extenso listado: *Palaeospheniscus bergi* y *P. patagonicus* (Acosta Hospitaleche, 2004).

Independientemente de esto, Simpson (1946) había considerado en primera instancia, que el húmero AMNH 3346 debía pertenecer a un ejemplar indeterminado de *Palaeospheniscus*, aunque posteriormente, y modificando su propia asignación original, lo propuso como holotipo del nuevo género y especie de *Chubutodyptes biloculata* Simpson, 1970.

Sin embargo, las nuevas evidencias presentadas en este trabajo, permiten determinar que no existen diferencias sustanciales entre *Chubutodyptes* y *Palaeospheniscus* que justifiquen el mantenimiento de dos géneros distintos. Consecuentemente, todos estos materiales han sido asignados a *Palaeospheniscus biloculata* (Simpson) nov. comb., la cual constituye la tercera especie aquí reconocida para el género.



En cuanto a su distribución geográfica y estratigráfica, pueden realizarse las siguientes consideraciones: el género *Palaeospheniscus* se encuentra ampliamente representado en ambas costas marinas del extremo sur de América del Sur, siendo exclusivo de los sedimentos neógenos de esta región. Se ha mencionado su presencia frecuente en la Formación Gaiman (Mioceno Inferior) en *Bryn Gwynn* (Tonni, 1980) y en Puerto Madryn (material aquí presentado), ambas localidades en la provincia del Chubut; en la Formación Bahía Inglesa del Mioceno Medio-Plioceno de Chile (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2002; Acosta Hospitaleche y Canto, 2005) y en la Formación Chilcatay del Mioceno Medio de Perú (Acosta Hospitaleche y Stucchi, 2005).

Recientemente, el género *Eretiscus* fue también incluido en el grupo de los palaeospheniscinos (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2004), aunque esta vez empleando el grupo con un criterio estrictamente morfológico. Consecuentemente, y como resultado de este estudio, es posible afirmar que los palaeospheniscinos constituyen un agrupamiento no taxonómico que incluye dos géneros: *Eretiscus* y *Palaeospheniscus*, los cuales reúnen un total de cuatro especies: *E. tonni*, *P. bergi*, *P. patagonicus* y *P. biloculata*.

## Agradecimientos

A E. Ruigómez por permitir el acceso a los materiales, a P. Ljungberg por coleccionar y ceder el material para su estudio. C. Tambussi efectuó las observaciones en el AMNH 3341. A. Viñas confeccionó la figura 2 y E. Soibelzon la figura 1.

## Bibliografía

- Acosta Hospitaleche, C. 2003. *Paraptenodytes antarcticus* (Aves: Sphenisciformes) en la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío temprano), provincia del Chubut, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 18: 179-183.
- Acosta Hospitaleche, C. 2004. [Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de Patagonia. *Sistemática, biogeografía y evolución*. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, 321 pp. Inédito].
- Acosta Hospitaleche, C. 2005. Systematic revision of *Arthrodytes* Ameghino, 1905 (Aves, Spheniscidae) and its assignment to the Paraptenodytinae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 7: 404-414.
- Acosta Hospitaleche, C. y Canto, J. 2005. Primer registro de cráneos de *Palaeospheniscus* (Aves, Spheniscidae), procedentes de la Formación Bahía Inglesa (Mioceno Medio-Tardío), Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 489-495.
- Acosta Hospitaleche, C., Fritis, O., Tambussi, C. y Quinzio, A. 2002. Nuevos restos de pingüinos (Aves: Spheniscidae) en la Formación Bahía Inglesa (Mioceno superior - Plioceno inferior) de Chile. 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados (Santiago de Chile), *Actas*, p. 16.
- Acosta Hospitaleche, C. y Stucchi, M. 2005. Nuevos restos terciarios de Spheniscidae (Aves, Sphenisciformes) procedentes de la costa del Perú. *Revista de la Sociedad Española de Paleontología* 20: 1-5.
- Acosta Hospitaleche, C., Tambussi, C. y Cozzuol, M. 2004. *Eretiscus tonni* Simpson, 1981 (Aves, Sphenisciformes): materiales adicionales, status taxonómico y distribución geográfica. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 632-637.
- Acosta Hospitalche, C., Tambussi, C., Donato, M. y Cozzuol, M. 2007. A new miocene penguin from Patagonia and a phylogenetic analysis of living and fossil species. *Acta Paleontologica Polonica* 52: 299-314.
- Ameghino, F. 1891. Enumeración de las aves fósiles de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 441-453.
- Ameghino, F. 1894. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Natural de Ciencias* (Córdoba), 1: 259-452.
- Ameghino, F. 1899. *Sinopsis geológico-paleontológica*. Suplemento (adiciones y correcciones), La Plata: 1-3.
- Ameghino, F. 1905. Enumeración de los Impennes fósiles de Patagonia y de la isla Seymour. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 6: 97-167.
- Arbolino, A. A. 1981. El vulcanismo cenozoico del borde suroccidental de la meseta de Somun Curá, provincia del Chubut. 8º Congreso Geológico Argentino (San Luis), *Actas* 3: 7-23.
- Arratia, G., y Cione, A.L. 1996. The fossil fish record of Southern South America. En: G. Arratia (ed.), *Contributions of Southern South America in Vertebrate Paleontology*. *Münchener Geowissenschaft Abhandlungen* 30: 9-72.
- Baumel, J. y Witmer, L.M. 1993. Osteología. En: J.J. Baumel, A.S. King, A.M. Lucas, J.E. Breazile y H.E. Evans (eds.), *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, pp. 45-132.
- Bonaparte, C.L. 1831. Saggio di una distribuzione metodica degli animali vertebrati. *Giornale Arcadico di Scienze, Lettere ed Arti*: 144 pp.
- Brandt, J.F. 1837. *Bulletin Scientiarum de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg* 2: 315-327.
- Brisson, M. 1760. *Ornithologie; ou, Methode contenant la division des oiseaux en ordres, sections, genres, especes et leurs varietes*, Paris, Bauche, 632 pp.
- Brodkorb, P. 1963. Catalogue of fossil birds. 1 (Archaeopterygiformes through Ardeiformes). *Bulletin of the Florida State Museum* (Biological Sciences) 7: 177-293.
- Cione, A.L. 1986. A new *Megacyliorhinus* (Chondrichthyes, Galeomorphi) from the Middle Tertiary of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6: 105-112.
- Cortés, J.M. 1981. Estratigrafía cenozoica y estructura al oeste de la Península de Valdés, Chubut. Consideraciones tectónicas y paleogeográficas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 36: 424-445.
- Fordyce, R.E. y Jones, C.M. 1990. Penguin History and New Fossil Material from New Zealand. In: L.S. Davis y J.T. Darby (eds.) *Penguin Biology*. Academic Press Inc. San Diego, pp. 419-446.
- Forster, J.R. 1781. Historia Aptenodytae. Generis avium orbi australi proprii. *Commentationes Societatis Regiae Scientiarum Gottingensis*, 3: 121-148.
- Gray, G.R. 1845. *The zoology of the voyage of H.M.S. Erebus and Terror, during the years 1839-43*, 17 pp.
- Hombrohn, J.B. y Jacquinet, H. 1841. Description de plusieurs oiseaux nouveaux ou peu connus, provenant de l'expédition autour du monde faite sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée. *Annales Des Sciences Naturelles, Zoologie* 16: 312-320.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Differentiis Synonymis, Locis*, Vol. 1, 824 pp.
- Malumán, N. 1999. La sedimentación y el vulcanismo terciarios en la patagonia extraandina. En: R. Caminos (ed.), *Geología Argentina*. Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires: 557-578 pp.

- Marples, B.J. 1952. Early Tertiary penguins of New Zealand. *Geological Survey Paleontological Bulletin* 20: 1-66.
- Marples, B.J. 1960. A fossil penguin from the Late Tertiary of North Canterbury. *Records of the Canterbury Museum* 7: 185-195.
- Mendía, J.E. y Bayarsky, A. 1981. Estratigrafía del Terciario en el Valle inferior del Río Chubut. 8° Congreso Geológico Argentino (San Luis), *Actas* 3: 593-606.
- Meyen, F.J. 1834. *Nova Acta Regia Societas Scientiarum* 16: 110-121.
- Miller, J.F. 1778. *Various subjects of Natural History, where in are delineated Birds, Animals and many curious Plants*, 10 pp.
- Moreno, F.P. y Mercerat, A. 1891. Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina conservados en el Museo de La Plata. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina)*, 1: 7-71.
- O' Hara R. 1989. [Systematics and the study of Natural History, with an estimate of the phylogeny of the living penguins (Aves: Spheniscidae). Tesis doctoral, Harvard University, Cambridge, 171 pp. Inédito.]
- Olson, S.L. 1986. A replacement name for the fossil penguin *Microdytes* Simpson (Aves: Spheniscidae). *Journal of Paleontology* 60: 785.
- Pemberton, S.G., Maceachern, J.A. y Frey, R.W. 1992. Traces fossil facies models: environmental and allostratigraphic significance. En: R.G. Walker y N.P. James (eds.), *Facies models: response to the sea level changes*. Geological Society of Canada, pp. 47-72.
- Riggi, J.C. 1978. La importancia de los sedimentos piroclásticos y de la sílice biogénica en la estratigrafía de la Formación Patagonia. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 3: 279-291.
- Scasso, R. y Castro, L.N. 1999. Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 471-487.
- Sharpe, R.B. 1891. A review of recent attempts to classify birds. 2° *International Ornithological Congress* (Budapest), 90 pp.
- Simpson, G.G. 1946. Fossil penguins. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 87: 1-100.
- Simpson, G.G. 1970. Miocene penguin from Victoria, Australia, and Chubut, Argentina. *Memoirs of the National Museum* 31: 17-24.
- Simpson, G.G. 1972. Conspectus of Patagonian Fossil Penguins. *American Museum Novitates* 2488: 1-37.
- Slack, K.E., Jones, C.M., Ando, T., Harrison, G.L., Fordyce, R.E., Arnason, U. y Penny, D. 2006. Early Penguin Fossils, plus Mitochondrial Genomes, Calibrate Avian Evolution. *Molecular Biology and Evolution* 23: 1144-1155.
- Sundevall, C. 1871. Methodi naturalis avium disponendarum tentamen. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1-276 pp.
- Tambussi, C., Reguero, M., Marenssi, S. y Santillana, S. 2005. *Crossvallia unienwillia*, a new Spheniscidae (Sphenisciformes, Aves) from the Late Paleocene of Antarctica. *Geobios* 38: 667-675.
- Tonni, E.P. 1980. The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. *Contributions in Science* 330: 105-114.
- Vieillot, L. 1816. *Analyse d'une nouvelle ornithologie élémentaire*, d'Etterville, Paris, 455 pp.
- Wagler, 1832. *Isis, oder Encyclopaedische Zeitung*, Von Oken, 281 pp.

**Recibido:** 12 de julio de 2004.

**Aceptado:** 3 de mayo de 2007.