

Variaciones morfológicas del tarsometatarso de los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) de la secuencia estratigráfica de la Formación Pisco (Mioceno-Plioceno), Perú

**Carolina Acosta-Hospitaleche¹, Alí Altamirano-Sierra²
y Marcelo Stucchi³**

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

² Museo de Historia Natural, Departamento de Paleontología de Vertebrados,
Av. Arenales 1256, Lima 14, Perú.

³ Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad (AICB), Lima, Perú.

* acostacar@museum.fcny.unlp.edu.ar

RESUMEN

Se analizan las variaciones morfológicas presentes en el tarsometatarso de los pingüinos de la Formación Pisco (Mioceno-Plioceno) del Perú asignados al género *Spheniscus* Brisson, 1760. Se aplican técnicas métricas y geométricas a fin de cuantificar la diversidad morfológica presente en cada una de las nueve localidades de la costa centro-sur. Se brinda una descripción detallada entre el tarsometatarso de *Spheniscus* y el de *Palaeospheniscus* Moreno y Mercerat, 1891, el género mioceno más cercano morfológicamente y que completa el conjunto de pingüinos miocenos del Perú. Los resultados obtenidos permiten reconocer que la diversidad intraespecífica se encuentra en el mismo nivel de variación que la interespecífica, por lo que resulta necesario ahondar en estos análisis para comprender esta variabilidad en función de las diferencias taxonómicas. Al menos cinco especies de *Spheniscus* son aquí reconocidas: *Spheniscus urbinai* Stucchi 2002, *S. megaramphus* Stucchi, Urbina y Giraldo 2003 y *S. muizoni* Göhlich 2007 y dos especies innominadas. Cada una de las especies reconocidas transgrede los límites de las unidades, es decir, se encuentran representadas en más de una localidad. No es posible diferenciar a *S. chilensis* Emslie y Guerra Correa, 2003 a partir de su tarsometatarso. La presencia de seis especies en total en esta unidad podría estar relacionada con el establecimiento de corrientes de agua fría y el advenimiento de condiciones favorables para su diversificación.

Palabras clave: *Spheniscus*, tarsometatarso, análisis multivariados, Mioceno, Plioceno, Formación Pisco, Perú.

ABSTRACT

The morphological variation presents in the penguin tarsometatarsi from Pisco Formation (Miocene-Pliocene) from Peru assigned to *Spheniscus* Brisson, 1760 is analyzed. Metrics and geometric techniques to quantify the diversity present in each of the nine sites localities at the south-central coast were applied. A comparative description of *Spheniscus* and its Miocene morphologically closest genus *Palaeospheniscus* Moreno and Mercerat, 1891 is also provided. They together constitute the penguin avifauna of the Miocene of Peru. The results allow us to recognize that the intra-specific diversity is at the same level of variation than the inter-specific one. At least five species of *Spheniscus* are hereby recognized: *Spheniscus urbinai* Stucchi 2002, *S. megaramphus* Stucchi, Urbina and Giraldo 2003, *S.*

muizoni Göhlich 2007 and two innominated species. Each one of these species transgresses the boundaries between the localities, being represented in more than one locality. It was not possible to distinguish *S. chilensis* Emslie and Guerra Correa, 2003 from its tarsometatarso. The presence of six species in this unit could be related to the establishment of cold water and the advent of favorable conditions for diversification.

Key words: *Spheniscus*, tarsometatarsus, multivariate analysis, Miocene, Pliocene, Pisco Formation, Peru.

INTRODUCCIÓN

Los sedimentos marinos terciarios de la Cuenca Pisco aflorante en la costa centro-sur del Perú, son portadores de una gran cantidad de restos fósiles de vertebrados, y son conocidos desde finales del siglo XIX (Lisson, 1898; Raimondi, 1948). Entre los vertebrados se destacan las aves marinas, y en especial los pingüinos (Spheniscidae), cuya gran cantidad de registros está proporcionando nueva e importante información sobre su historia evolutiva (Muizon y DeVries 1985, Stucchi 2007).

Los pingüinos tienen un registro paleontológico en la cuenca Pisco desde el Eoceno medio hasta el Plioceno inferior. Los restos más antiguos de la familia Spheniscidae en el área, fueron hallados en los sedimentos marinos del Eoceno medio y tardío de las Formaciones Paracas y Otuma (Clarke *et al.*, 2007; Clarke *et al.* 2010) y del Oligoceno tardío-Mioceno temprano de la Formación Chilcatay (Acosta-Hospitaleche y Stucchi 2005). Sin embargo, la mayor cantidad de restos fueron exhumados del Mioceno-Plioceno de la Formación Pisco. Estos hallazgos dieron lugar a una cantidad de estudios principalmente de índole sistemática (Stucchi, 2002; Stucchi *et al.* 2003; Göhlich, 2007). En ellos consta la descripción de tres especies nuevas: *Spheniscus urbinai* Stucchi 2002, *S. megaramphus* Stucchi *et al.* 2003 y *S. muizoni* Göhlich 2007. Esta última constituye el registro más antiguo para el género. No obstante, estudios efectuados recientemente sobre restos aislados procedentes de distintas localidades de esta misma formación, sugieren la presencia de otras tres especies del género *Spheniscus* (Stucchi, 2007).

El presente estudio tiene como objetivo analizar la variabilidad morfológica presente en la Formación Pisco, revisar su asignación sistemática al género *Spheniscus* y discutir las connotaciones taxonómicas de dicha diversidad. Asimismo, se espera relacionar la variabilidad morfológica y taxonómica hallada con las diferentes localidades de procedencia y antigüedad de los restos. Para ello, se seleccionaron los tarsometatarsos, por ser los elementos del esqueleto más informativos desde un punto de vista sistemático, y porque casi la totalidad de las especies fósiles se encuentran fundadas sobre este elemento (ver por ejemplo Ameghino, 1905; Simpson, 1946; Myrcha *et al.* 2002). Se practicaron análisis cuantitativos métricos y morfo-geométricos, se realizaron descripciones comparadas y se discutieron sus implicancias sistemáticas, evolutivas y paleoambientales.

PROCEDENCIA

La Formación Pisco constituye una secuencia sedimentaria marina neógena que aflora por unos 325 km, entre las ciudades de Pisco, Ica, Nazca, Lomas y Yauca, en las regiones Ica y Arequipa, en la costa centro-sur del Perú (Figura 1a- 1b). Su potencia fue estimada en 640 m (Brand *et al.*, 2003). Se han identificado hasta nueve localidades (Tabla 1) con vertebrados fósiles (Figura 1c), las cuales tienen un rango de edad desde 13 Ma. a 1.5 Ma. (Mioceno medio- Plioceno tardío; Muizon y DeVries, 1985; Muizon *et al.*, 2004; Stucchi, 2007).

La edad de cada una de estas localidades ha sido datada a través de métodos radiométricos de K-Ar (ver Muizon y Bellon, 1980, 1986; Muizon y DeVries, 1985). A esto se suma el registro de seláceos, que permite separar las localidades miocenas de las pliocenas. *Isurus hastalis*, indicador mioceno, se encuentra presente en Cerro La Bruja, Aguada de Lomas y Montemar, mientras que *Carcharodon carcharias*, indicador plioceno, se encuentra en Sacaco y Sacaco Sur (ver Muizon y DeVries, 1985). Por otra parte, la edad de la localidad de Yauca ha sido reconocida por la presencia del xenartro *Thalassocnus yaucensis*, especie con características más derivadas que las de *T. carolomartini* del Plioceno inferior que permite su asignación al Plioceno superior (ver Muizon *et al.*, 2004). Finalmente, estudios estratigráficos recientes de la Formación Pisco indican la presencia de dos niveles fosilíferos, denominados Lomas y Montemar Norte, cuyas edades han sido estimadas en 11 y 10 Ma. respectivamente (Stucchi, 2007).

MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales

En el presente trabajo se analizan 39 tarsometatarsos fósiles atribuidos al género *Spheniscus*, incluyendo el holotipo de *Spheniscus urbinai*, 37 de ellos pertenecientes a la colección del Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), en Lima (Perú), y dos que se encuentran en la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (MLP), Ciudad de La Plata (Argentina). Los materiales de comparación pertenecen a estas dos colecciones, y también a las del Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago (Estados

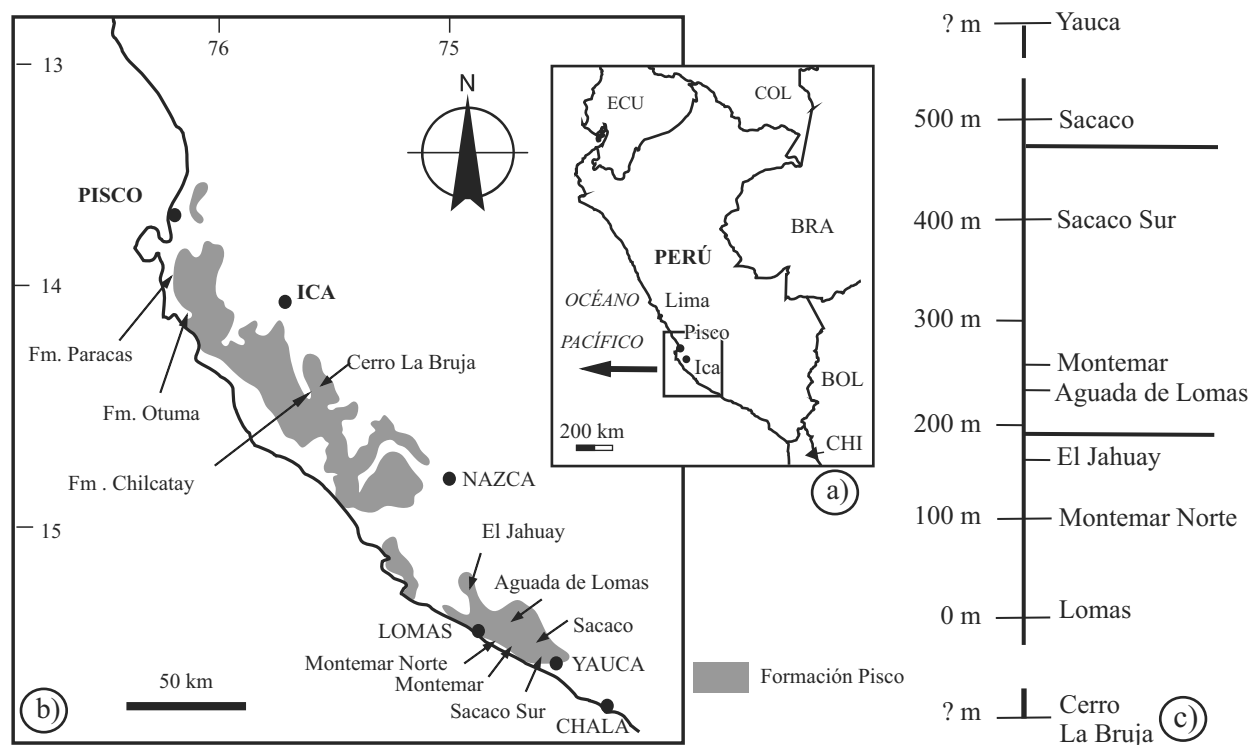


Figura 1. a: Mapa de ubicación de la Formación Pisco. b: Detalle de la costa centro sur del Perú, mostrando las localidades fosilíferas de donde provienen los materiales estudiados. c: Esquema mostrando las relaciones temporales entre las localidades fosilíferas de la secuencia de la Formación Pisco.

Unidos), el United States National Museum, Smithsonian Institution (USNM), Washington (Estados Unidos) y el Natural History Museum, University of Florida (UF), Gainesville, Florida (Estados Unidos).

Con el fin de evitar las posibles variaciones debidas a la edad o a su estado de preservación, sólo se incluyeron en los análisis los restos de aves adultas e íntegramente conservados. Si bien este factor disminuyó considerablemente el número de elementos disponibles, aseguró la minimización de las variaciones no taxonómicas.

Métodos

Dos tipos de análisis se practicaron sobre los materiales. En uno de ellos, el de morfometría geométrica, se analizó la forma independientemente del tamaño, mientras que en el otro, el análisis de los componentes principales, se trabajó con las medidas lineales tomadas sobre los restos.

Análisis de morfometría geométrica

Para detectar las variaciones de forma, se posicionaron siete *landmarks* en vista anterior (Figura 2a) y cinco en vista posterior (Figura 3a). Las coordenadas de los ejes x-y y de cada *landmark* se digitalizaron empleando el programa Tps Dig (Rohlf, 2008). Los parámetros tales como el tamaño, la orientación y la posición de cada material fueron removidos de la base de datos. Para escalar todas las configuraciones se determinó un tamaño de centroide igual a 1, localizado

en el origen y se rotaron las configuraciones con el ángulo óptimo para cada imagen. Así se calculó la configuración media de cada muestra. Se emplearon gráficos de *thin plate splines*, que minimizan la energía requerida durante la transformación.

Tabla 1. Localidades fosilíferas de la costa centro sur del Perú (Formación Pisco, Mioceno Medio-Plioceno Tardío).

Localidad	Ubicación	Edad	Ma	Referencia
Cerro La Bruja	Ica	Mioceno medio	12–14	Muizon y DeVries, 1985
Lomas	Lomas	Mioceno superior	11	Stucchi, 2007
Montemar Norte	Sacaco	Mioceno superior	10	Stucchi, 2007
El Jahuay	Sacaco	Mioceno superior	9	Muizon y DeVries, 1985
Aguada de Lomas	Sacaco	Mioceno superior	7–8	Muizon y DeVries, 1985
Montemar	Sacaco	Mioceno superior	6	Muizon y DeVries, 1985
Sacaco Sur	Sacaco	Plioceno inferior	5	Muizon y DeVries, 1985
Sacaco	Sacaco	Plioceno superior	3	Muizon y DeVries, 1985
Yauca	Yauca	Plioceno superior	1.5–3	Muizon et al., 2004

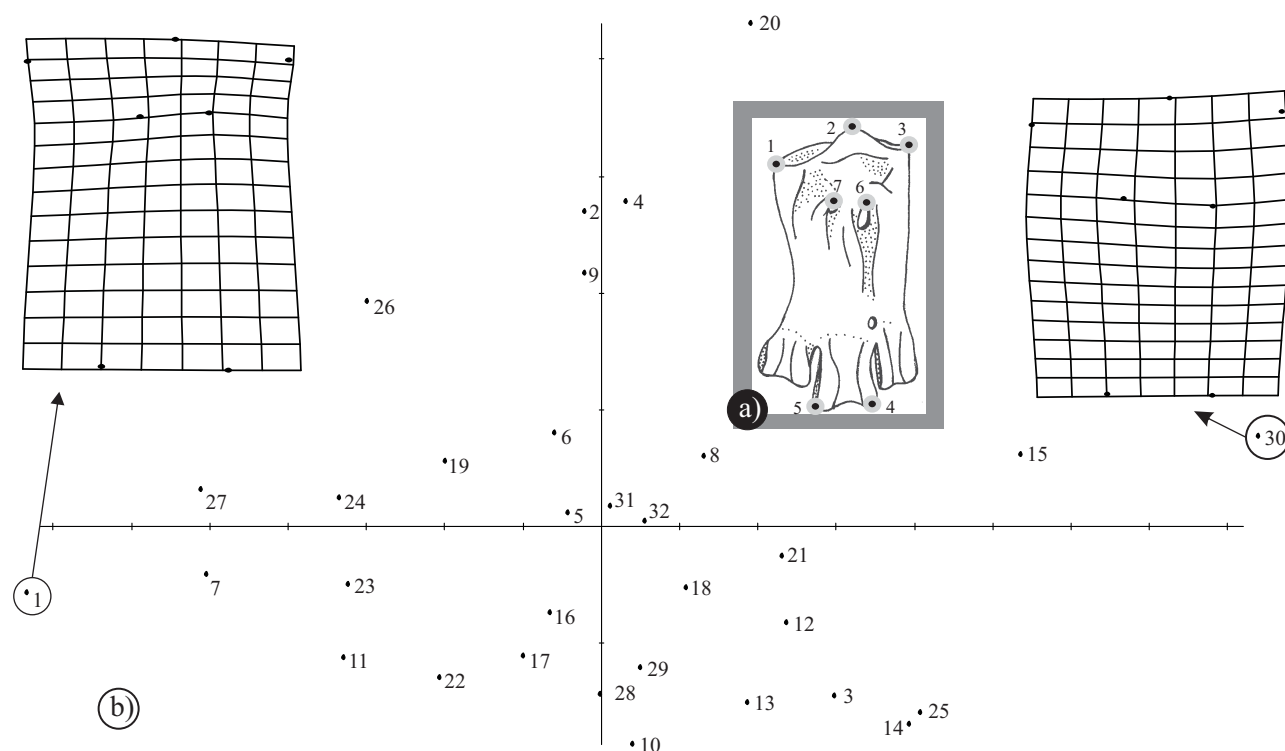


Figura 2. a: Configuración de *landmarks* seleccionada para la vista anterior. b: Resultados obtenidos a través del análisis de deformaciones relativas. 1: MUSM 775; 2: MUSM 855; 3: MUSM 857; 4: MUSM 858; 5: MUSM 859; 6: MUSM 860; 7: MUSM 861; 8: MUSM 862; 9: MUSM 863; 10: MUSM 864; 11: MUSM 865; 12: MUSM 866; 13: MUSM 867; 14: MUSM 868; 15: MUSM 869; 16: MUSM 789; 17: MUSM 790; 18: MUSM 791; 19: MUSM 792; 20: MLP 96 XII 3-1/1; 21: MLP 96 XII 3-1/2; 22: MUSM 742; 23: MUSM 743; 24: MUSM 798; 25: MUSM 801; 26: MUSM 537; 27: MUSM 834; 28: MUSM 835; 29: MUSM 853; 30: MUSM 1777; 31: MUSM 401; 32: MUSM 1246.

Los datos obtenidos se emplearon en un análisis de deformaciones relativas efectuado por el programa TpsRelw (Rohlf, 2008). Se incluyeron los componentes de deformación uniforme y se obtuvieron las grillas de deformación correspondientes en cada caso.

Análisis de los componentes principales

Para detectar las variaciones métricas se registraron nueve variables cuantitativas (Figura 4a) empleando un calibre vernier de 0.01 mm de incremento. Se practicó un análisis de los componentes principales, que es un método de ordenación que permite reducir el número de dimensiones y, por ende, la representación de las relaciones entre las unidades operativas de estudio, sin gran pérdida de información. Mientras que en los métodos de agrupamientos se trazan límites determinados grupos, la delimitación en este método queda por parte del investigador al interpretar los resultados.

Cada componente contiene una parte de la variabilidad total de los caracteres. De esta manera, el primer componente es el que posee la mayor variabilidad, y así de manera decreciente se reparte la variabilidad restante entre los demás componentes calculados. Cada uno de los componentes contiene información de todos los caracteres, pero en diferentes proporciones (Sokal y Rohlf, 1995).

A partir de la matriz de varianza-covarianza, cada eje

o componente es establecido matemáticamente de forma tal que minimice las distancias cuadráticas a cada uno de los especímenes representados. Estos componentes son ortogonales entre sí y, por consiguiente, no están correlacionados. La contribución de cada carácter a un componente principal está expresada por el coeficiente de regresión del componente con respecto al carácter. El cuadrado de la contribución del carácter para cada componente representa su varianza. La sumatoria de las varianzas de todos los caracteres para un componente representa el *eigen* valor, el cual tendrá un valor mayor para el primer componente, decreciendo hasta el último. La sumatoria de todos los *eigen* valores constituye la varianza total de los ejemplares para los caracteres analizados (Crisci y López Armengol, 1983). Si bien se parte de una matriz de similitud de caracteres, la representación gráfica final refleja las relaciones entre los ejemplares analizados.

Dos criterios diferentes fueron empleados como indicativos de la cantidad de componentes a retener. El *broken stick method*, mediante el cual se consideran significativos los componentes cuyos *eigen* valores superan valores generados aleatoriamente (Jackson, 1993), y el *Jolliffe cut-off*, mediante el cual solo deberían ser retenidos aquellos componentes cuyas varianzas son mayores a un porcentaje determinado arbitrariamente (en este caso el 70%) del promedio de los *eigen* valores (Jolliffe, 2002).

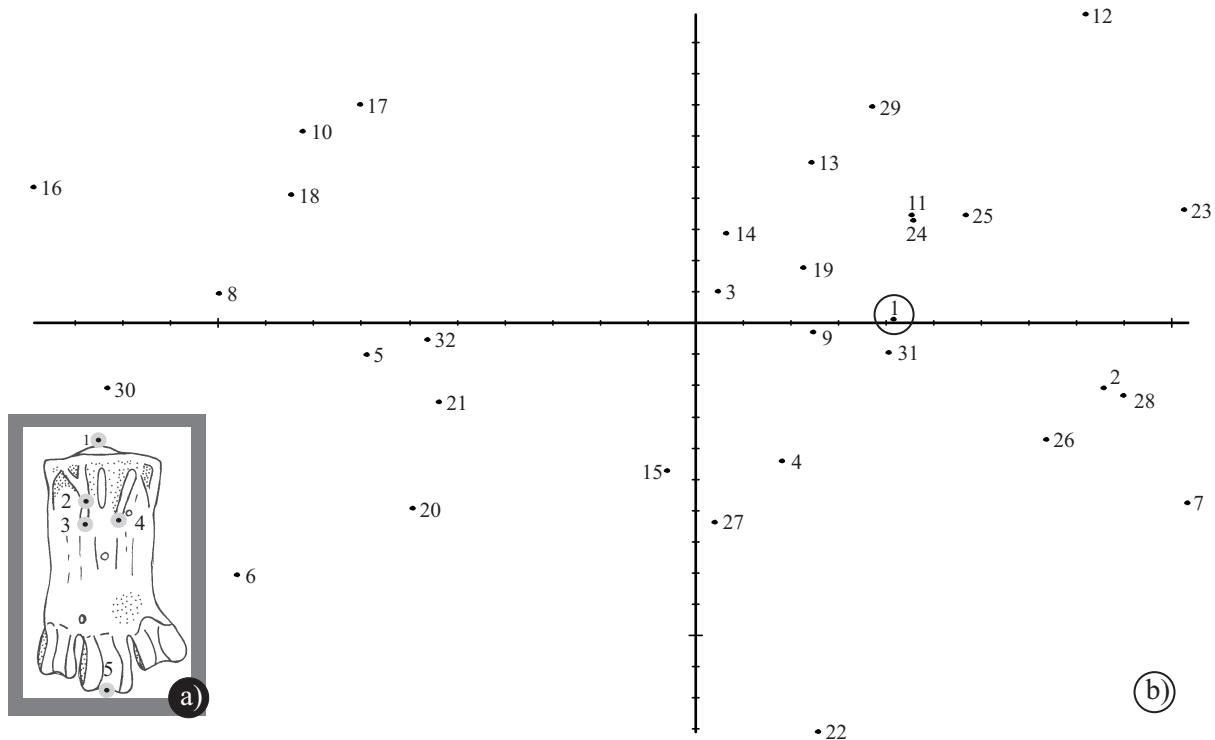


Figura 3. a: Configuración de *landmarks* seleccionada para la vista posterior. b: Resultados obtenidos a través del análisis de deformaciones relativas. 1: MUSM 775; 2: MUSM 853; 3: MUSM 855; 4: MUSM 857; 5: MUSM 859; 6: MUSM 858; 7: MUSM 860; 8: MUSM 86; 9: MUSM 862; 10: MUSM 863; 11: MUSM 864; 12: MUSM 865; 13: MUSM 866; 14: MUSM 867; 15: MUSM 868; 16: MUSM 869; 17: MUSM 789; 18: MUSM 790; 19: MUSM 791; 20: MUSM 792; 21: MLP 96- XII- 3-1/1; 22: MLP 96- XII- 3-1/2; 23: MUSM 798; 24: MUSM 801; 25: MUSM 537; 26: MUSM 742; 27: MUSM 743; 28: MUSM 834; 29: MUSM 835; 30: MUSM 401; 31: MUSM 1777; 32: MUSM 1246.

RESULTADOS

La variabilidad morfológica observada a través de los análisis de morfometría geométrica, análisis de componentes principales, y la descripción comparada cualitativa de los restos de la Formación Pisco, nos permite asumir que más de una especie estaría representada entre los materiales analizados.

Análisis de morfometría geométrica

Los resultados obtenidos en ambos análisis fueron similares y no permitieron, en ninguno de los casos, diferenciar contundentemente grupos correspondientes a las localidades de donde fueron exhumados los restos.

En el análisis en vista anterior (Figura 2b) se observa una gran dispersión de los datos a lo largo del primer componente. Los materiales de Montemar (2-21, 29), los más numerosos en este análisis, se distribuyeron ocupando casi todos los valores a lo largo de este eje, así como también ambos valores extremos del eje dos. Tampoco fue posible diferenciar las demás agrupaciones correspondientes a Montemar Norte (24-25), El Jahuay (22-23) y Aguada de Lomas -Hueso Blanco- (27-28), ya que se ubicaron entre los de Montemar. Por otra parte, el material de Cerro La

Bruja (1), se mantuvo distante de todos los demás, pudiendo separarse del resto a partir del primer eje. Su grilla de deformación (Figura 2b) indica una mayor deformación en los *landmarks* 3, 6 y en menor medida 7. El *landmark* 3 muestra que este material es más ancho proximalmente que el consenso, mientras que el 6 indica que el *foramen vasculare proximale laterale* se posiciona más proximalmente que en los demás especímenes analizados. Los restos de Sacaco Sur (30-31) se mantuvieron distanciados entre sí e inclusive uno de ellos (31) se ubicó entre los tarsometatarsos de Montemar, mientras que el otro (30) se separó hacia los valores mayores del primer componente. Su grilla de deformación indica un desplazamiento de los *landmarks* 1, 2, 3, 6 y 7. Los *landmarks* 1 y 3 muestran claramente que el material es proximalmente más ancho que los demás tarsometatarsos analizados, incluyendo el de Cerro La Bruja (1). El punto 2 indica que la *eminencia intercotylaris* es sutilmente menos elevada en comparación con los otros restos analizados. Los puntos 6 y 7 muestran un mayor distanciamiento de los *foramina vascularia proximalia* entre sí, y un posicionamiento más distal del *foramen vasculare proximale laterale* respecto a la configuración de consenso.

En el análisis en vista posterior (Figura 3b) se observa una dispersión aún mayor de los restos, no pudiendo agrupar a ninguna de las otras localidades representadas. A diferencia de lo ocurrido en el análisis anterior, en este

caso, el material de Cerro La Bruja (1) se vio incluido en la gran nube de datos constituida por todos los demás restos de las otras localidades.

Análisis de los componentes principales

Los resultados obtenidos a partir del análisis de los componentes principales permitieron diferenciar parte de los restos analizados, ordenando parcialmente los tarsometatarsos de acuerdo a las localidades de procedencia. El *broken stick method*, indicó que los componentes a retener corresponderían a los dos primeros, mientras que el *Jolliffe cut-off* indicó que tres componentes serían significativos en cuanto a la variabilidad que aportan. El componente número 1 reúne cerca del 80% de la variabilidad explicada y resume principalmente la variabilidad de los caracteres 1 (longitud desde la *eminencia intercotylaris* al surco de la tróclea III) y 2 (longitud desde la *eminencia intercotylaris* al reborde troclear medial de la tróclea III). El segundo componente, que suma casi un 90% de la variabilidad acumulada, incluye una variabilidad mayor de los caracteres 8 (distancia anteroposterior medida a la altura de las *tuberositas musculi tibialis cranialis*) y en menor medida del 1. Finalmente, el tercer componente y de manera coincidente con los dos primeros ejes, se asiste de la variabilidad explicada de los caracteres 1 y 8.

La mayor parte de los materiales incluidos corresponden al nivel Montemar y se encuentran en la parte central y superior del gráfico (Figura 4b), ocupando los valores

medios de los dos primeros ejes, con la excepción de los dos únicos ejemplares que se encuentran depositados en el Museo de La Plata (MLP 96-XII-3-1/1 y MLP 96-XII-3-1/2), que se distribuyen alrededor de los mayores valores del segundo componente. Periféricamente a este gran grupo, se encuentra un único tarsometatarso procedente del nivel Cerro La Bruja ubicado en el cuadrante inferior izquierdo y muy distanciado del resto de los materiales analizados. En el extremo opuesto y localizado en los valores positivos de ambos ejes, los tarsometatarsos del nivel Sacaco Sur se disponen bien separados de los demás materiales y próximos entre sí. Los materiales del nivel El Jahuay se dispersan en la gráfica mezclándose parcialmente con los tarsometatarsos del nivel Montemar, aunque manteniendo todos ellos los valores negativos del segundo componente. Tres de los tarsometatarsos del nivel Aguada de Lomas -Hueso Blanco (30, 31, 33) constituyen un grupo muy compacto ubicado en los valores centrales de ambos ejes, mientras que el cuarto, el MUSM 834 (32) se distancia situándose en la gráfica más hacia la derecha. Finalmente, los tarsometatarsos del nivel Montemar Norte (23-24) también se sitúan muy próximos entre sí en el cuadrante inferior derecho.

Descripción morfológica comparada

La comparación directa con otros materiales permite reafirmar la asignación de la totalidad de los restos a *Spheniscus*, a la vez que los separa claramente de *Palaeospheniscus*, el género más cercano desde el punto

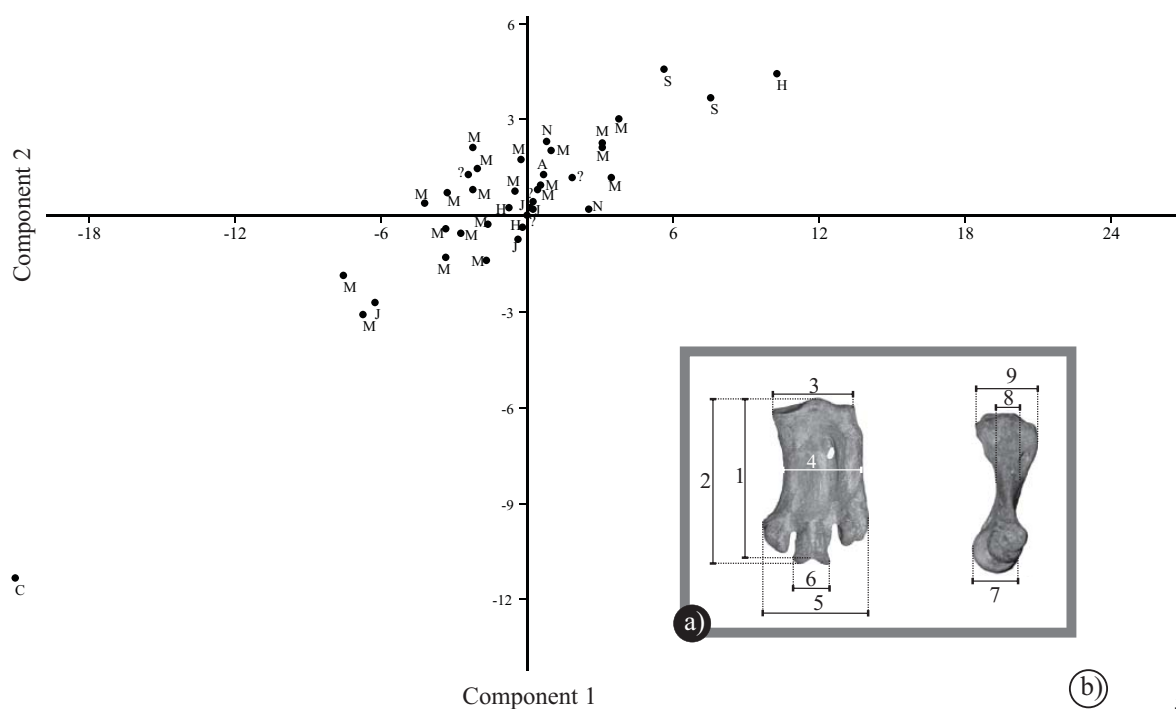


Figura 4. a: Medidas tomadas sobre los materiales analizados. b: Resultados del Análisis de Componentes Principales. M: Montemar; C: Cerro La Bruja; N: Montemar Norte; J: El Jahuay; A: Aguada de Lomas, Hueso Blanco; S: Sacaco Sur; ?: Localidad desconocida.

de vista morfológico, que también fue reportado para los depósitos miocenos de la Formación Chilcatay (Acosta-Hospitaleche y Stucchi, 2005). Resultan distintivos de *Spheniscus* la presencia de un *sulcus longitudinalis medialis* y de un *foramen vasculare proximale mediale* bien desarrollado, mientras que en *Palaeospheniscus* ambos rasgos se desarrollan de manera rudimentaria. La tróclea para el dígito II es lateralmente poco divergente en *Spheniscus* y el *margo lateralis* es de sección redondeada (es más aguzado en *Palaeospheniscus*). La *crista hypotarsalis medialis* se encuentra poco extendida distalmente y adquiere forma triangular en vista plantar y medial.

Si bien las diferencias entre las distintas especies de *Spheniscus* son sutiles, ciertos caracteres presentes en el tarsometatarso pueden ser resaltados. El hipotarso tiene diferente forma y extensión respecto al *foramen vasculare proximale laterale* en cada una de las especies. En *S. humboldti* Meyen, 1834, el hipotarso forma un triángulo con sus tres lados aproximadamente iguales en cuanto a su longitud. Su vértice distal (aunque las crestas lateral y medial no llegan a unirse en su extremo más distal) presenta una posición muy variable. En algunos ejemplares se extiende hacia la tróclea III hasta el *foramen proximale vasculare laterale*, mientras que en otros lo sobrepasa distalmente. En *S. demersus* Linnaeus, 1758 el hipotarso se encuentra más extendido distalmente y forma un triángulo cuyos laterales conformados por las crestas medial y lateral son los lados de mayor longitud. Su vértice distal se extiende más allá del *foramen vasculare proximale laterale* y se inclina hacia la tróclea II. En *S. mendiculus* Sundevall, 1871 al igual que en *S. magellanicus* (Forster), 1781, las crestas medial y lateral del hipotarso se ubican oblicuamente con sus extremos más distales dirigidos medialmente a modo de triángulo. La separación de estas crestas, en su extremo más proximal es menor a la extensión de cada una de ellas. Su vértice más distal se desarrolla a nivel del *foramen vasculare proximale laterale* y en la misma línea que la tróclea III. Una situación similar se observa en *S. muizoni*, donde el triángulo descrito por el hipotarso sitúa su vértice más distal hacia la *incisura intertrochlearis medialis* y se extiende distalmente hasta el *foramen vasculare proximale mediale*.

Aunque siempre ambos presentes y con un buen grado de desarrollo, los *sulci longitudinalis dorsalis* exhiben cierta variabilidad inter-específica. En *S. humboldti* el *sulcus longitudinalis dorsalis mediale* se encuentra apenas menos desarrollado en su mitad proximal, mientras que en las demás especies actuales es más ancho y profundo en toda su extensión. El desarrollo poco profundo de los *sulci longitudinalis dorsalis* respecto a sus congéneres actuales es el único carácter señalado en su diagnóstico para el tarsometatarso de *Spheniscus chilensis* Emslie y Guerra Correa, 2003. Sin embargo, el avanzado estado de meteorización de este material impide su verificación así como la confirmación de otros caracteres de interés. El tarsometatarso de *S. muizoni*, MUSM 775, se encuentra mal preservado, no obstante los *sulci longitudinalis dorsalis* parecen haber tenido una pro-

fundidad mayor a la de las especies actuales.

La *incisura intertrochlearis lateralis* está más proximalmente extendida que la *incisura intertrochlearis medialis* en *S. magellanicus*, *S. humboldti*, *S. demersus* y *S. muizoni*, mientras que en *S. mendiculus* son similares. Otra diferencia de *S. mendiculus* con el resto de sus congéneres es que las trócleas II y IV se encuentran extendidas de manera similar, como en *S. muizoni*, mientras que en *S. magellanicus*, *S. demersus* y *S. humboldti* la tróclea II se extiende más distalmente que la IV.

Los análisis de componentes principales permitieron distinguir al menos tres grupos: uno constituido por Cerro La Bruja, uno mayor conformado por los de Lomas, Montemar Norte, El Jahuay, Aguada de Lomas (Hueso Blanco) y Montemar (en adelante grupo Mioceno tardío), y finalmente el tercero de Sacaco Sur. El material de Cerro La Bruja (MUSM 775), un tarsometatarso derecho erosionado en su porción proximal y la *crista lateralis hypotarsi*, se separa morfológicamente de manera significativa del resto de los tarsometatarsos estudiados. Constituye el espécimen más antiguo analizado, con una edad estimada entre 13 y 11 Ma (Marocco y Muizon, 1988). Su índice de elongación es de 2.16, un valor mayor a los reportados anteriormente para el género *Spheniscus*; aunque bastante inferior al de *Palaeospheniscus* (2.2–2.4, ver Simpson, 1972). De acuerdo a Stucchi (2007), el MUSM 775 posee las mismas dimensiones que los especímenes más pequeños de las especies actuales *S. humboldti*, *S. magellanicus* y *S. demersus* y es sutilmente mayor que *S. mendiculus*.

Los tarsometatarsos del grupo Mioceno tardío constituyen un grupo más heterogéneo, con longitudes que varían entre los 39,32 y 50,02 mm e índices de elongación entre 1,8 y 2,16. El mayor valor corresponde al MUSM 834 proveniente de Lomas, que es un 31.3 % más grande que el MUSM 775 de Cerro La Bruja. Aunque el grupo Montemar es uno de los más diversos a nivel morfológico y morfométrico, todos los especímenes desarrollan una *impression retinaculi extensorii* profunda y amplia en la región proximal de la superficie dorsal del metatarsal II. La porción más proximal del metatarsal III se ubica más plantar que los metatarsales II y IV. El *sulcus longitudinalis dorsalis medialis* se extiende más distalmente que el *sulcus longitudinalis dorsalis lateralis*. En algunos ejemplares del grupo Mioceno tardío, la *tuberositas musculi tibialis cranialis* es muy pronunciada, mientras que en los ejemplares de mayor tamaño (MUSM 834 y MUSM 853) aparece como una ligera marca. Las *foramina vascularia proximalia medialis* y *lateralis* se encuentran bien desarrolladas en la mayoría de los especímenes analizados; aunque el MUSM 789 de Montemar carece del *foramen vasculare proximale medialis*.

La *crista lateralis hypotarsi* se extiende proximalmente al *foramen vasculare proximale lateralis*, aunque en el MUSM 857 y MUSM 867 se prolonga sobrepasándolo. Lateral al *foramen vasculare proximalis lateralis* se desarrolla una depresión sutil en el MUSM 537, MUSM 744,

MUSM 853, MUSM 860, MUSM 864 y MUSM 866, o más fuertemente marcada en el MUSM 834 y MUSM 862. La *crista medialis hypotarsi* se prolonga distalmente y paralela al eje mayor del tarsometatarso sobrepasando el nivel de la *crista lateralis hypotarsi* en la mayoría de los restos analizados. Sin embargo, está extendida medialmente en el MUSM 855 y MUSM 867. En vista proximal, caudomedial a la *cotyla medialis* se desarrolla una fosa poco profunda en el MUSM 868, MUSM 862, MUSM 866 y MUSM 855, o fuertemente marcada en el MUSM 834. En vista distal la tróclea IV se dispone al mismo nivel anteroposteriormente que la tróclea III en el MUSM 789, MUSM 834, MUSM 835 y MUSM 853.

Los materiales de Sacaco Sur (SAS), son los más modernos estratigráficamente, corresponden al Plioceno temprano, y su edad ha sido estimada en 5 Ma (Stucchi, 2002). De este nivel proviene *Spheniscus urbinai* (MUSM 401), un Spheniscidae muy parecido a las especies actuales del género *Spheniscus* aunque un 25–35 % mayor que las especies actuales (Stucchi, 2002) y un 36 % mayor que el MUSM 775 de Cerro La Bruja (Tabla 2). Los especímenes de Sacaco Sur presentan un índice de elongación entre 1.87 y 1.99, acorde al rango genérico conocido. En vista dorsal, la *impression retinaculi extensorii* se dispone medial al metatarsal II, y el *sulcus extensorium medialis* que es profundo, se extiende hasta la *incisura intertrochlearis medialis*. La *tuberositas musculi tibialis cranialis* es muy marcada, al igual que la *fossa infracotylaris dorsalis*, que está delimitada por una cresta medial. El *sulcus extensorium lateralis* es más profundo que el *medialis*. En vista plantar, la *crista lateralis hypotarsi*, se proyecta hasta el *foramen vasculare proximale laterale* en el MUSM 401 y lo sobrepasa distalmente en el MUSM 1777. En vista proximal, la *crista medialis hypotarsi* se encuentra dirigida verticalmente. En vista distal, la tróclea III se encuentra al mismo nivel que la tróclea IV.

DISCUSIÓN

Los análisis estadísticos preliminares han permitido la diferenciación previa de los distintos géneros miocenos y actuales (Acosta-Hospitaleche y Gasparini, 2006) y en otros casos han demostrado que la variación intra-específica del tarsometatarso es comparable a la detectada a nivel inter-específico, al menos en las especies actuales del género *Spheniscus* (Stucchi, 2002; Stucchi *et al.*, 2003) al analizar caracteres métricos lineales. Más recientemente, con la incorporación de técnicas de análisis de morfometría geométrica, los análisis de los tarsometatarsos sugirieron que en los pingüinos actuales, la variabilidad morfológica inter-específica excede a la intra-específica (Walsh *et al.*, 2007).

En la presente contribución se analizó la variabilidad morfológica en términos métricos y geométricos de los tarsometatarsos hallados a lo largo de la secuencia neógena de la Formación Pisco, partiendo de la hipótesis de que la

muestra analizada estaría constituida por varias especies de *Spheniscus*. Los resultados de los análisis morfométricos aquí obtenidos no muestran una clara separación de cada una de las localidades, sino que se dispersan a lo largo de ambos ejes analizados. Por el contrario, el análisis de los componentes principales practicados permitió reconocer la presencia de más de un agrupamiento en la muestra analizada, independientemente de las localidades consideradas. Esto permite discutir una serie de ideas. En primer lugar, la variabilidad de formas y de tamaños exhibida en los análisis practicados reafirma la hipótesis planteada por Stucchi (2007) acerca de la diversidad específica del género *Spheniscus*. Al comenzar estos análisis se pretendió evaluar la presencia de distintas especies a lo largo de la columna estratigráfica de la Formación Pisco, a fines de corroborar o no la relación entre cada una de las potenciales especies y las localidades analizadas. Los resultados aquí obtenidos permiten afirmar que los límites temporales de cada una de las especies identificadas exceden los de las localidades de la secuencia analizada. Es decir, cada una de las especies de *Spheniscus* identificadas, se encontraría presente en más de una localidad.

En segundo lugar, la heterogeneidad exhibida por los materiales del grupo Mioceno tardío permite sostener que las diferencias intra-específicas e inter-específicas en los tarsometatarsos de *Spheniscus* se encuentran en un mismo rango de variación. Por este motivo, no es posible diferenciar cada una de las especies de *Spheniscus* a partir de los análisis estadísticos como única herramienta, y sobre la base de un único elemento óseo.

Para el grupo Mioceno tardío, se ha descrito a *Spheniscus megaramphus*, que de acuerdo a Stucchi (2007) proviene del nivel Montemar Norte y no del nivel Montemar. Esta especie, basada en un cráneo, puede ser igualmente diferenciada de *Spheniscus urbinai* por su *rostrum* recto y un 60 % más largo en relación al neurocráneo (Stucchi *et al.*, 2003). Hasta el momento, su anatomía postcranial es desconocida.

En el nivel Lomas y Montemar Norte, Stucchi (2007), designó a *Spheniscus* sp. 2 basándose en un *rostrum* incompleto y una mandíbula, de morfología similar a *Spheniscus megaramphus*, pero de menores proporciones. El MUSM 791 (longitud máxima LM 43,21) y el MUSM 868 (LM 43,01) de Montemar, y el MUSM 801 de Montemar Norte (LM 43,06) corresponderían a *Spheniscus* sp. 2 (Figura 5a).

Por otra parte, *Spheniscus* sp. 3 de El Jahuay, Aguada de Lomas y Montemar, fue diferenciada por Stucchi (2007) por sus menores dimensiones respecto a *Spheniscus* sp. 2. De acuerdo a esto, el MUSM 537 (LM 39, 52) del grupo Mioceno tardío sería asignable a *Spheniscus* sp. 3 (Figura 5b). Esto es consecuente con las ideas surgidas a partir de los resultados estadísticos, las especies no serían exclusivas de ningún nivel.

Serían asignables a *S. urbinai* (cuyo holotipo es el MUSM 401 de Sacaco Sur), el MUSM 834 de Aguada de Lomas (el más grande de la muestra analizada) y el MUSM

Tabla 2. Todas las medidas se encuentran expresadas en milímetros (mm). 1: Longitud desde la *eminencia intercotylaris* al surco de la tróclea III; 2: longitud desde la *eminencia intercotylaris* al reborde medial de la tróclea III; 3: ancho proximal desde el borde medial de la *cotyla medialis* al borde lateral de la *cotyla lateralis*; 4: ancho mínimo entre el *margo medialis* y el *margo lateralis* medido en el sector más angosto del tarsometatarso; 5: ancho distal desde el reborde medial de la tróclea II al reborde lateral de la tróclea IV; 6: ancho máximo de la tróclea III; 7: ancho antero-posterior (distancia dorso plantar) de la tróclea III; 8: ancho antero-posterior (distancia dorso plantar) del tarsometatarso medido en el punto central de la *tuberositas musculi tibialis cranialis* a su contraparte correspondiente del lado plantar; 9: ancho máximo antero-posterior (distancia dorso plantar) a nivel del hipotarso. Localidades: M. Norte, Montemar Norte; A. Lomas, Aguada de Lomas, Hueso Blanco.

Material	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Localidad
MUSM 868	41.68	43.01	22.97	22.40	27.97	9.90	10.39	6.62	16.48	Montemar
MUSM 867	39.90	40.91	22.71	22.21	28.61	10.23	11.03	7.12	17.51	Montemar
MUSM 864	44.04	45.68	22.75	22.97	?	10.64	11.43	7.84	18.21	Montemar
MUSM 866	40.35	41.52	22.50	21.01	26.65	10.24	10.43	7.68	17.33	Montemar
MUSM 860	44.36	46.03	24.49	21.73	27.44	9.53	11.51	8.33	19.33	Montemar
MUSM 869	39.99	41.27	21.98	20.73	25.70	8.93	9.68	6.44	16.15	Montemar
MUSM 862	44.18	45.77	22.96	21.64	28.09	10.12	10.98	7.19	17.91	Montemar
MUSM 861	41.70	42.87	20.20	20.57	25.29	8.35	9.09	6.55	?	Montemar
MUSM 859	39.50	41.92	22.40	20.82	25.81	8.76	?	6.96	?	Montemar
MUSM 858	37.06	39.32	19.49	19.61	23.60	7.49	10.65	6.03	?	Montemar
MUSM 855	40.59	41.22	21.51	20.03	?	8.91	10.2	7.18	16.63	Montemar
MUSM 856	?	?	?	?	28.18	9.80	11.31	?	?	Montemar
MUSM 865	41.38	42.27	?	19.91	?	8.79	10.06	7.13	?	Montemar
MUSM 863	42.55	44.47	22.47	21.27	?	9.35	9.37	6.45	17.71	Montemar
MUSM 789	44.90	46.06	23.53	21.44	26.62	9.74	10.76	7.45	?	Montemar
MUSM 790	40.29	41.59	19.66	18.95	?	9.45	9.99	6.47	?	Montemar
MUSM 791	41.82	43.21	22.65	21.59	26.91	9.93	9.72	6.94	16.15	Montemar
MUSM 792	38.30	39.89	20.04	18.85	23.58	8.41	9.29	6.7	13.91	Montemar
MUSM 775	30.01	30.69	14.21	13.57	17.67	6.31	7.09	4.88	10.64	Cerro La Bruja
MUSM 801	42.12	43.60	23.66	21.93	27.55	10.68	10.47	10.47	17.50	M. Norte
MUSM 798	44.25	45.30	22.21	20.32	25.84	10.19	11.62	8.27	17.30	M. Norte
MUSM 742	44.13	44.67	20.72	20.43	?	9.17	9.38	7.77	17.21	El Jahuay
MUSM 744	?	?	22.62	20.13	?	?	?	6.72	18.16	El Jahuay
MUSM 743	42.53	43.80	21.20	19.99	?	9.45	10.71	8.24	18.23	El Jahuay
MUSM 537	38.61	39.52	20.58	19.30	23.56	8.65	9.52	6.67	14.96	El Jahuay
MUSM 753	?	?	20.53	?	?	?	?	?	15.99	El Jahuay
MUSM 835	41.82	43.02	?	20.90	?	10.43	9.83	7.36	16.25	A. Lomas
MUSM 834	49.07	50.20	25.23	24.98	?	11.56	12.35	9.48	19.91	A. Lomas
MUSM 833	?	?	21.07	?	?	?	?	6.88	?	A. Lomas
MUSM 1776	42.53	44.01	22.62	20.77	27.42	10.42	11.10	7.22	17.21	A. Lomas
MUSM 1247	39.90	?	?	20.80	?	?	?	?	?	?
MSUM 1248	?	?	?	?	26.78	9.41	10.03	?	?	?
MUSM 1246	43.57	45.33	22.34	22.06	?	8.81	10.91	?	?	?
MUSM 1244	?	?	?	?	?	8.99	10.98	?	18.09	?
MUSM 857	38.92	40.33	22.04	21.48	26.57	9.2	9.84	8.01	15.99	Montemar
MUSM 1777	45.39	46.05	24.57	25.01	29.34	10.23	12.29	7.90	19.13	Sacaco Sur
MUSM 401	47.30	48.53	24.35	22.49	30.44	9.84	12.38	7.74	?	Sacaco Sur
MLP 96-XII-3-1/1	40.90	43.00	23.90	22.4	30.00	9.8	11.7	0.65	12.9	Montemar
MLP 96-XII-3-1/2	43.10	44.50	23.40	23.2	30.0	10.1	11.3	0.68	?	Montemar

1777 de Sacaco Sur (Figura 5c), de acuerdo a los caracteres métricos descritos por Stucchi (2002). Esta especie está también presente en los niveles más altos de Aguada de Lomas y Montemar.

Los caracteres descritos por Göhlich (2007) como diagnósticos para *Spheniscus muizoni* fueron también observados en el tarsometatarso MUSM 775 (Figura 5d) del nivel Cerro La Bruja, que es aquí asignado de manera preliminar a *Spheniscus* cf. *Spheniscus muizoni* y también en *Spheniscus* sp. 2, *Spheniscus* sp. 3 y *S. urbinai*. Los índices de elon-

gación de *S. muizoni* de Cerro La Bruja (2,16), son coincidentes con los de *Spheniscus* sp. 2 de Lomas. Los índices de elongación del grupo Mioceno tardío varían entre 1,88 y 2,12, variación similar a las especies actuales *Spheniscus humboldti* (1,88-2,1) y *S. magellanicus* (2,11-2,27).

Spheniscus chilensis (IE 2.09) no puede ser diferenciado claramente de las especies actuales del género. Si bien la asignación genérica de los tarsometatarsos UF 143293-143294, 144120 es irrefutable, su tamaño y proporción los asemejan a *S. humboldti* y *S. magellanicus*, que habitan

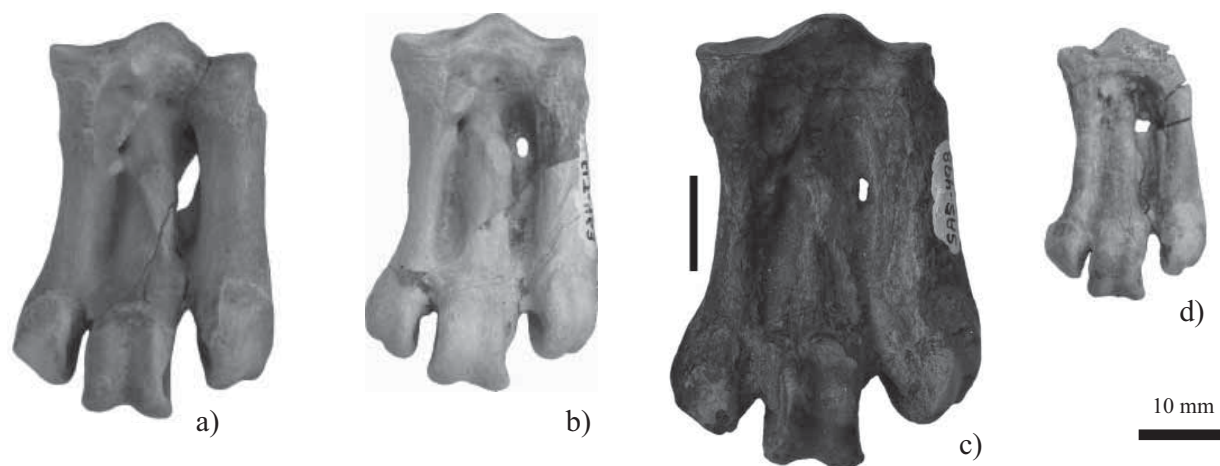


Figura 5. Especies de *Spheniscus* reconocidas a partir de la morfología de su tarsometatarso. a: MUSM 868, *Spheniscus* sp. 2; b: MUSM 537, *Spheniscus* sp. 3; c: MUSM 1777, *Spheniscus urbinai*; d: MUSM 775, cf. *Spheniscus muizoni*. Escala: 10 mm.

actualmente las costas donde fueron hallados estos restos.

La especie actual *S. humboldti* había sido previamente citada para Yauca (Stucchi, 2007). Sin embargo, uno de nosotros (MS) en una salida de campo reciente, determinó que los restos provienen en realidad de Quebrada Caracoles, localidad conocida por sus terrazas pleistocenas, que no corresponden al rango estratigráfico de la Formación Pisco (Mioceno-Plioceno).

Implicancias paleoambientales

En la actualidad las cuatro especies del género *Spheniscus* están estrechamente vinculadas a corrientes frías a pesar que algunas habitan áreas ecuatoriales. La distribución de *Spheniscus magellanicus* en el extremo austral de América del Sur está influenciada por la corriente de las Malvinas (en la costa atlántica) y la corriente Peruana (en la costa pacífica). La corriente Peruana también determina la distribución de *S. humboldti* desde el centro de Chile hasta el norte del Perú. La presencia de *S. mendiculus* en las Islas Galápagos está estrechamente relacionada con la corriente de Cromwell; finalmente, la distribución de *S. demersus* en la costa de Sudáfrica está vinculada a la corriente de Benguela (Martínez, 1992).

Las especies fósiles de *Spheniscus* se encuentran sólo en los estratos de la Formación Pisco (centro sur del Perú) y la Formación Bahía Inglesa (centro norte de Chile) (Stucchi, 2007; Chávez, 2008). La cuenca de antearco en la Formación Pisco es consistente con un ambiente desértico influenciado en gran parte por una corriente fría que habría estado presente desde el Mioceno medio (Alpers y Brimhall, 1988) o considerablemente antes (Hartley *et al.*, 2005). Concordantemente, hacia finales del Mioceno se verifica un enfriamiento de las aguas (ver curvas de T), que habría creado condiciones propicias para la radiación del género en la costa pacífica de América del Sur.

CONCLUSIONES

En la secuencia estratigráfica de la Formación Pisco (Mioceno-Plioceno), se han reconocido cuatro especies de *Spheniscus* (*S. muizoni*, *S. urbinai* y dos especies innominadas) sobre la base de la morfología del tarsometatarso, además de *S. megaramphus* citado previamente para esta misma unidad. Adicionalmente, del Mioceno inferior de la Formación Chilcatay se conoce *Palaeospheniscus* sp., que puede ser fácilmente distinguible del género *Spheniscus* a partir del tarsometatarso.

La amplia variación intraespecífica de los tarsometatarsos del grupo Mioceno tardío impide la determinación específica de *Spheniscus* sp. 2 y *Spheniscus* sp. 3 (*sensu* Stucchi 2007). Estudios de especímenes más completos son necesarios para entender las relaciones con las otras especies fósiles de la Formación Pisco y las especies actuales.

La presencia de seis taxones (incluyendo a *Palaeospheniscus*) viviendo en la misma área podría ser explicada por el advenimiento de condiciones propicias para su diversificación durante el Mioceno y Plioceno. El establecimiento de corrientes de agua fría en el área bajo estudio habría sido un factor importante en la radiación de pingüinos registrada en esta formación.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina por su constante soporte. A Mario Urbina y Rodolfo Salas (Museo de Historia Natural de San Marcos, Lima, Perú), Marcelo Reguero (Museo de La Plata, Argentina), David Willard y John Bates (Field Museum Natural of History, Chicago, Estados Unidos), Richard Hulbert, Bruce MacFadden y David Steadman (University of Florida, Gainesville, Estados Unidos), y Storrs Olson (Smithsonian Institution, Washington, Estados Unidos)

por el acceso a los materiales. Al Lic. Luciano Rasia por la confección de la Figura 1. AAS, desea además agradecer a Julio Reyes por el constante apoyo durante las investigaciones realizadas. A Antonio Sánchez Marco y un revisor anónimo que arbitraron este trabajo.

REFERENCIAS

- Acosta-Hospitaleche, C., Gasparini, G., 2007, Evaluación de los caracteres del tarsometatarso de los Spheniscidae con fines sistemáticos: Ornitología Neotropical, 18, 277-284.
- Acosta-Hospitaleche, C., Stucchi, M., 2005, Nuevos restos de Spheniscidae (Aves, Sphenisciformes) procedentes de la costa del Perú: Revista Española de Paleontología, 20, 1-5.
- Alpers, C., Brimhall, G., 1988, Middle Miocene climatic change in the Atacama desert, northern Chile: Evidence from Supergene mineralization at La Escondida: Geological Society of America Bulletin, 100, 1640-1656.
- Ameghino, F., 1905, Enumeración de los Impennes fósiles de Patagonia y de la isla Seymour: Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, 3, 97-167.
- Brand, L., Urbina, M., Carvajal, C., DeVries, T., 2003, Stratigraphy of the Miocene/Pliocene Pisco Formation in the Pisco Basin, in Geological Society of America, Annual meeting, Seattle: EUA, Geological Society of America, Abstracts, p. 160.
- Brisson, M. J., 1760, Ornithologie ou méthode contenant la division des oiseaux en ordres, sections, genres, especes & leurs varieties: Ouvrage enrichi de figures en taille-douce. Tome II. - pp. [1-3], 1-516, j-lxvij [= 1-67], [1], Pl. I-XLVI [= 1-46], Paris.
- Chávez, M., 2008, Los pingüinos fósiles de Sudamérica, en I Simposio Paleontología en Chile, Santiago: Santiago, Libro de Actas, 116-120.
- Clarke, J., Ksepka, D., Stucchi, M., Urbina, M., Giannini, N., Bertelli, S., Narváez, Y., Boyd, C., 2007, Paleogene equatorial penguins challenge the proposed relationship between biogeography, diversity, and Cenozoic climate change: Proceedings of the National Academy of Sciences, 104, 11545-11550.
- Clarke, J., Ksepka, D., Salas Gismondi, R., Altamirano, A., Shawkey, M., D'Alba, L., Vinther, J., DeVries, T., Baby, P., 2010, Fossil Evidence for Evolution of the Shape and Color of Penguin Feathers: Science, 954-957.
- Crisci, J. V., López Armengol, M. F., 1983, Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica: Buenos Aires, Secretaría General de Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de desarrollo científico y tecnológico. Serie Biología. Monografía N° 26, 132 pp.
- Forster, J. R., 1781, Historia aptenodytae. Generis avium orbi australi proprii: Commentationes Societatis Regiae Scientiarum Gottingensis, 3, 121-148.
- Göhlich, U., 2007, The oldest record of the extant penguin genus *Spheniscus*, a new species from the Miocene of Peru: Acta Palaeontologica Polonica, 52: 285-298.
- Emslie, S., Guerra Correa, C., 2003, A new species of penguin (Spheniscidae: *Spheniscus*) and other birds from the Late Pliocene of Chile: Proceedings of the Biological Society of Washington, 116, 308-316.
- Hartley, A., Chong, G., Houston, J., Mather, A., 2005, 150 million years of climatic stability: Evidence from the Atacama desert, northern Chile: Journal of the Geological Society, 162, 421-424.
- Jackson, D.A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. Ecology, 74, 2204-2214.
- Jolliffe I. 2002. Principal Component Analysis. Springer, New York, 502 pp.
- Linnaeus, C., 1758, Systema Naturae per Regna Tria Naturae secundum Classes, Ordinus, Genera, Species cum Characteribus, Differentiis Synonymis, Locis, v. 1, 824 pp.
- Lisson, C., 1898, Los fosfatos de Ocucaje: Boletín de Minas, Industrias y Construcciones, 14, 49-53.
- Marocco, R., Muizon, C. de, 1988, Los vertebrados del Neógeno de la Costa Sur del Perú: Bulletin de l'Institut Français d'études Andines, 17, 105-117.
- Martínez, I., 1992, Order Sphenisciformes, in del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J. (eds.), Handbook of the birds of the world 1 Ostrich to Ducks: Barcelona, Links editions, 140-160.
- Meyen, F. J., 1834, Nova Acta Regia Societas Scientiarum, 16, 110-121.
- Moreno, F. P., 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.
- Muizon, C. de, Bellon, H., 1980, L'âge mio-pliocène de la formation Pisco, Pérou: Comptes Rendus de l'Académie des sciences, Paris, 290, 1063-1066.
- Muizon, C. de, Bellon, H., 1986, Nouvelles dones sur l'âge de la formation Pisco (Pérou): Comptes Rendus de l'Académie des sciences, Paris, 303, 1401-1404.
- Muizon, C. de, DeVries, T., 1985, Geology and paleontology of the Late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru): Geologische Rundschau, 74, 547-563.
- Muizon, C. de, McDonald, G., Salas, R., Urbina, M., 2004, The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and a reassessment of the relationships of the Nothothere sloths (Mammalia: Xenarthra): Journal of Vertebrate Paleontology, 24, 387-397.
- Myrcha, A., Jadwiszczak, P., Tambussi, C., Noriega, J., Gazdzicki, A., Tatur, A., del Valle, R., 2002, Taxonomic revision of Eocene Antarctic penguins based on tarsometatarsal morphology: Polish Polar Research, 23:5-46.
- Raimondi, A., 1948, Notas de Viajes para su obra "El Perú". Volumen IV. Viaje de Ica a Arequipa, visitando Nazca, San Juan de Lucanas, Puquio, Coracora, Chala, Caravelí y Ocoña (1863). Viaje de Arequipa a Moquegua (1864), Lima, Jochamowitz, A. (compilador), Imprenta Torres Aguirre, 272 pp.
- Rohlf, F. J., 2008, TPS Serie Sotwares, version 2.12, <http://lffe.bio.sunysb.edu/morph/>
- Simpson, G., 1946, Fossil penguins: Bulletin of the American Museum of Natural History, 87, 1-100.
- Simpson, G., 1972, Conspectus of Patagonian Fossil Penguins: American Museum Novitates, 2488, 1-37
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J., 1995, Biometry. The principles and practice of statistics in biological research, 3rd edition, in Freeman W. H., and Company (eds.): New York, 887 pp.
- Stucchi, M., 2002, Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves, Spheniscidae) de la Formación Pisco, Perú: Boletín de la Sociedad Geológica del Perú, 94, 17-24.
- Stucchi, M., 2007, Los pingüinos fósiles de la formación Pisco (Neógeno), Perú, en Díaz-Martínez, E., Rábano, I. (eds.), 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America, Tres Cantos, Madrid: España: Cuadernos del Museo Geominero, 8, 367-373.
- Stucchi, M., Urbina, M., Giraldo, A., 2003, Una nueva especie de Spheniscidae del Mioceno tardío de formación Pisco, Perú: Bulletin de l'Institut Français d'études Andines, 32, 361-375.
- Sundevall, C. J., 1871, On birds from the Galapagos Islands. Proccrding of the Zoological Society, London, 1871,124-130.
- Walsh, S., MacLeod, N., O'Neill, M., 2007, 13 Spot the Penguin: can reliable taxonomic identifications be made using isolated foot bones?, in MacLeod, N. (ed.), Automated Taxon Identification in Systematics: Theory, Approaches and Applications: Boca Raton, Florida, CRC Press, Systematics Association Special, 74, 225-237.

Manuscrito recibido: Diciembre 26, 2010

Manuscrito corregido recibido: Abril 12, 2011

Manuscrito aceptado: Abril 26, 2011