

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-graduação em Zoologia**

Amanda Mourão Santos

**OS PADRÕES GEOGRÁFICOS DA EVOLUÇÃO DOS PINGUINS**

**Belo Horizonte**

**2020**

Amanda Mourão Santos

## OS PADRÕES GEOGRÁFICOS DA EVOLUÇÃO DOS PINGUINS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Zoologia

Orientador: Prof. Dr. Ubirajara de Oliveira

Belo Horizonte

2023

043

Santos, Amanda Mourão.

Os padrões geográficos da evolução dos pinguins [manuscrito] / Amanda Mourão Santos. – 2020.

42 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dr. Ubirajara de Oliveira.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Zoologia. 2. Pinguim. 3. Filogenia. 4. Nicho. 5. Distribuição geográfica. I. Oliveira, Ubirajara de. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 591



**ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**Amanda Mourão Santos**

Ao sexto dia do mês de agosto do ano de dois mil e vinte, às quatorze horas, ocorreu a defesa de Mestrado da Pós-Graduação em Zoologia, de autoria da Mestranda Amanda Mourão Santos, intitulada: **“Os padrões geográficos da evolução dos pinguins”**. Abrindo a sessão, o Presidente da Comissão, Prof. Dr. Ubirajara de Oliveira, após dar a conhecer aos presentes o teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra para a candidata para apresentação de seu trabalho.

Esteve presente a Banca Examinadora composta pelos membros: Adalberto José dos Santos, Marcelo Ferreira de Vasconcelos, e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa da candidata.

Após a arguição, apenas os Srs. Examinadores permaneceram na sala para avaliação e deliberação acerca do resultado final, a saber: a dissertação foi:

- Aprovada sem alterações  
 Aprovada com alterações (observações em anexo)  
 Reprovada

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 06 de agosto de 2020.

Comissão Examinadora	Assinatura
Prof. Dr. Adalberto José dos Santos	
Prof. Dr. Marcelo Ferreira de Vasconcelos	
Prof. Dr. Ubirajara de Oliveira (orientador)	



Programa de Pós-graduação em Zoologia  
Instituto de Ciências Biológicas  
Universidade Federal de Minas Gerais



Observações:

## Os padrões geográficos da evolução dos pinguins

**AUTORA: AMANDA MOURÃO SANTOS**

Esta dissertação foi apresentada em sessão pública e submetida a avaliação em 06 de agosto de 2020, pela Banca Examinadora composta pelos seguintes membros:



Prof. Dr. Adalberto José dos Santos (Membro – UFMG)



Prof. Dr. Marcelo Ferreira de Vasconcelos (Membro – PUC-MG)



Prof. Dr. Ubirajara de Oliveira (Orientador – UFMG)

## RESUMO

Pinguins são aves exclusivas do hemisfério sul e que existem desde o Cretáceo superior. São animais que habitam diferentes locais desde o frio polar, passando por climas temperados e chegando em áreas tropicais na linha do Equador. Além disso, essas aves têm grande capacidade de dispersão. Então nos perguntamos o porquê de os pinguins não alcançarem o hemisfério norte. São aves que facilmente se distinguem de outras e devem apresentar algum grau de conservação filogenética de nicho. Portanto pode ser que essa limitação de habitat contribua para impedir que os pinguins alcancem o hemisfério boreal. Para responder essas perguntas nós construímos uma base de dados robusta, com dados de presença e ausência e variáveis de temperatura e produtividade marinha para realizar as análises necessárias. Utilizamos modelagens e o teste de conservação filogenética de nicho para tentar responder aos questionamentos. Encontramos a maior frequência de adequabilidade no hemisfério sul apesar de existirem locais adequados no hemisfério norte. A taxa de conservação filogenética de nicho foi intermediária (0.58), podendo estar relacionada com a não existência de pinguins no hemisfério norte.

Palavras chave: Pinguins, modelagem, hemisférios, conservação filogenética de nicho.

## ABSTRACT

Penguins are seabirds found only in the southern hemisphere and have existed since the late Cretaceous. They are animals that inhabit different places from the polar cold, pass through temperate climates and reach the Equator. In addition, these birds have great dispersion capacity, which raises the question of why penguins do not occur in the northern hemisphere. They are birds that are easily distinguished from others because they have specialized characteristics for cold climates, unlike any other group and must have some phylogenetic niche conservation degree. Therefore, it may be that habitat limitation prevents penguins reaching the northern hemisphere. To answer these questions, we built a robust database with presence and absence data and temperature and marine productivity variables for analysis. We use modeling and phylogenetic niche conservation tests. We found the highest suitability frequency in the southern hemisphere, although there are suitable locations in the northern hemisphere. The phylogenetic conservation rate was intermediate and may be related to the northern hemisphere absence of penguins.

Key words: Penguins, modeling, hemispheres, phylogenetic niche conservation.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Pontos de presença por gêneros	16
Figura 2 – Representação das árvores utilizadas	19
Figura 3 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Aptenodytes forsteri</i>	24
Figura 4 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Aptenodytes patagonicus</i>	24
Figura 5 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Eudyptes chrysocome</i>	25
Figura 6 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Eudyptes chrysolophus</i>	25
Figura 7 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	26
Figura 8 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Eudyptes robustus</i>	26
Figura 9 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Eudyptes schlegeli</i>	27
Figura 10 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Eudyptes sclateri</i>	27
Figura 11 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Eudyptula minor</i>	28
Figura 12 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Megadyptes antipodes</i>	28
Figura 13 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Pygoscelis adeliae</i>	29
Figura 14 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Pygoscelis antarcticus</i>	29
Figura 15 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Pygoscelis papua</i>	30
Figura 16 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Spheniscus demersus</i>	30
Figura 17 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Spheniscus humboldti</i>	31

Figura 18 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Spheniscus magellanicus</i>	31
Figura 19 – Resultado da modelagem em mapa e gráfico de frequência para <i>Spheniscus mendiculus</i>	32
Figura 20 – Resultado do teste de conservação filogenética de nicho	33
Figura 21 – Resultado do PCA total com variáveis do MERRA-clim	34
Figura 22 – Resultado do teste de classificação com algoritmo CLARA usando 5 classes	34
Figura 23 – Representação da árvore por Ksepka <i>et. al</i> , 2019	36

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Número de pontos de presença e ausência	15
Tabela 2 – Performance de algoritmos usando AUC para variáveis somente do MERRA-clim	21
Tabela 3 – Performance de algoritmos usando variáveis MERRA-clim e de produtividade marinha	22

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AUC	Área Sob a Curva (Area Under the Curve)
CLARA	Clustering Large Applications (Algoritmo de Classificação)
GBIF	Global Biodiversity Information Facility
GLM	Modelo Linear Generalizado (Generalized Linear Model)
IUCN	International Union for Conservation of Nature
MARS	Multivariate Adaptive Regression Splines
Maxent	Maximum Entropy
MERRA	Modern-Era Retrospective Analysis for Research and Applications
PCA	Análise de Componentes Principais (Principal Component Analysis)
RF	Random Forest
SVM	Máquina de Vetores de Suporte (Support Vector Machine)

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>12</b>
<b>METODOLOGIA.....</b>	<b>14</b>
<b>Dados de distribuição .....</b>	<b>14</b>
<b>Teste de adequabilidade.....</b>	<b>16</b>
<b>Produtividade marinha .....</b>	<b>17</b>
<b>Conservação filogenética de nicho.....</b>	<b>18</b>
<b>Análise de similaridade climática .....</b>	<b>21</b>
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>21</b>
<b>Teste de adequabilidade.....</b>	<b>21</b>
<b>Conservação filogenética de nicho.....</b>	<b>32</b>
<b>Análise de similaridade climática .....</b>	<b>33</b>
<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>34</b>
<b>CONCLUSÃO.....</b>	<b>37</b>
<b>BIBLIOGRAFIA .....</b>	<b>39</b>

## INTRODUÇÃO

Os pinguins (família Spheniscidae) são aves marinhas encontradas apenas no hemisfério sul. Os pinguins existentes compreendem seis gêneros filogeneticamente bem suportados e, de acordo com a filogenia mais atualizada, 19 espécies e duas subespécies (Pan et al., 2019). O fóssil mais antigo de pinguim conhecido, *Waimanu manneringi*, vem de cerca de 60 milhões de anos atrás (mya), na Nova Zelândia (Slack et al., 2006). Não demorou muito para que os pinguins chegassem a lugares onde são encontrados atualmente, como a Antártica, por volta de 59-56 mya, a América do Sul por volta de 42 mya e a Austrália por volta de 37-34 mya, mas pesquisas indicam que os pinguins fósseis provavelmente não fazem parte da linhagem atual de pinguins (Clarke et al., 2007; Gavryushkina et al., 2017; Ksepka, Bertelli, & Giannini, 2007).

Nadar longas distâncias não era um problema para as linhagens extintas e ainda não é um problema para os pinguins vivos. Uma população de pinguins-de-magalhães (*Spheniscus magellanicus* Foster 1781) foi rastreada a partir de sua colônia natal na Ilha Martillo (Argentina), e indivíduos foram encontrados a distâncias de 71 a 1.534 km de sua colônia original. O primeiro indivíduo foi rastreado por 27 dias, enquanto o indivíduo que alcançou a maior distância fez a jornada em 87 dias (Pütz, Schiavini, Rey, & Lüthi, 2007). Ao rastrear 24 pinguins-saltadores-da-rocha (*Eudyptes chrysocome* Forster 1781) que se reproduzem na Ilha dos Estados durante sua migração de inverno, pesquisadores observaram que a distância média mínima percorrida foi de  $1.640 \pm 1.425$  km, o que representa a soma de todas as distâncias entre posições consecutivas. Um pássaro desse grupo alcançou mais de 2.000 km da colônia de reprodução em 59 dias (Pütz, Rey, Schiavini, Clausen, & Lüthi, 2006). Portanto, a distribuição dos pinguins exclusivamente no hemisfério sul parece não ter sido determinada pela incapacidade de se mover.

As espécies de pinguins estão espalhadas pela costa do Pacífico Sul, costa argentina, sul da África e Austrália, Nova Zelândia, ilhas subantárticas e Antártica. Os pinguins que habitam os lugares com latitudes mais baixas, *Spheniscus humboldti* e *S. mendiculus*, respondem ao aumento da temperatura da superfície do oceano durante os anos de El Niño, migrando para latitudes mais altas ou diminuindo o número de sua população (Boersma, 1998; Vianna et al., 2014). Portanto, parece haver outros fatores que poderiam influenciar essa distribuição.

Quando pensamos em pinguins, a mente imediatamente se refere ao frio e ao gelo, mas as espécies de pinguins habitam diversos habitats, desde as Ilhas Galápagos tropicais, passando

pelas florestas temperadas da Nova Zelândia, até o gelo da Antártica (Davis & Renner, 2003; Borboroglu & Boersma, 2015). Apesar de viverem em lugares completamente diferentes, todas as espécies de pinguins compartilham um habitat comum: o mar. Enquanto em terra são engraçados e desajeitados, na água são muito graciosos. A maioria das espécies de pinguins vive em águas com uma média anual variando de 3°C a 15°C, com alguns vivendo em temperaturas mais extremas, como aqueles que vivem na Antártica e até mesmo aqueles que vivem em lugares com temperatura média anual acima de 16°C, mas nenhuma espécie habita águas quentes (Stonehouse, 1967). Mesmo o *Spheniscus magellanicus*, que vive nas Ilhas Galápagos, onde a temperatura em terra pode chegar a cerca de 40°C, exibe diferentes mecanismos para manter a temperatura em terra quente e em água fria. A temperatura do corpo, das asas e dos pés é mais baixa na água, o que resulta na redução do gradiente térmico entre o pinguim e o ambiente, consequentemente diminuindo a taxa de perda de calor (Boersma, 1975).

Ambientes como aqueles onde os pinguins vivem, com água fria, existem no hemisfério norte (Vega, Pertierra, & Olalla-Tárraga, 2018), no entanto, os pinguins não são encontrados ao norte do Equador. Os pinguins, em geral, são especialistas em climas frios. Nos pinguins, a dilatação parcial da pele e da gordura pode controlar a temperatura da pele, ajudando a manter um gradiente de temperatura adequado dentro da plumagem (Stonehouse, 1967). As penas dos pinguins são densamente compactadas, as pontas das penas são rígidas e entrelaçadas para fornecer uma vedação impermeável que isola a pele do pássaro das águas que roubam calor (Stohel & Gales, 1987; Davis & Renner, 2003). O mesmo traje perfeito para águas marinhas frias pode causar estresse térmico quando atingido pela radiação solar em terra (Davis, 1993; Davis & Renner 2003). Espécies como *Spheniscus mendiculus* e *Eudyptula minor* podem permanecer em terra durante a manhã e no final da tarde, enquanto o resto do dia ficam na água (Frost, Siegfried, & Burger, 1976; Klomp & Wooller, 1991). Podemos observar que, mesmo habitando lugares mais quentes, os pinguins ainda mantêm características adaptadas ao frio e usam comportamentos para evitar o estresse térmico.

Essas aves, como já mencionado no texto, têm uma série de adaptações morfológicas e comportamentais ao seu habitat, o que poderia ser uma indicação de restrições adaptativas que impediriam a sobrevivência em outros ambientes. Assim, pode-se supor que provavelmente há uma conservação filogenética de nicho nesse grupo. A conservação filogenética de nicho é a tendência de reter nichos ancestrais (Harvey & Purvis, 1991). A retenção de nichos ancestrais pode determinar a distribuição das espécies, assim como nos besouros mergulhadores

Colymbetinae. Morinière et al. (2016) estimam a origem desses animais em climas temperados, o que explica o gradiente latitudinal inverso (Hillebrand, 2004) mostrado por essa subfamília.

Considerando que os pinguins habitam diferentes temperaturas na Terra, têm uma alta capacidade de dispersão e são um grupo muito antigo, por que eles não ocorrem no hemisfério norte? Por terem uma série de adaptações morfológicas que os distinguem facilmente de outros grupos de aves, os pinguins devem ter algum grau de conservação de nicho derivado dessa restrição morfológica e fisiológica. Isso impediu os pinguins de habitar o hemisfério norte?

Portanto, o presente trabalho tem como objetivos: (1) mapear a adequabilidade climática dos pinguins no hemisfério norte, (2) mapear a evolução do nicho dos pinguins em hipóteses filogenéticas e (3) testar se a conservação filogenética de nicho influencia a distribuição do grupo, impedindo a chegada dessas aves ao hemisfério norte.

## METODOLOGIA

### Dados de distribuição

Utilizamos dados de distribuição para 17 das 19 espécies existentes. Compilamos os dados do Global Biodiversity Information Facility (GBIF: [www.gbif.org](http://www.gbif.org)) para essas espécies (DOI: 10.15468/dl.pbimge). Não havia pontos para a espécie *Megadyptes antipodes*, então compilamos dados de localização de colônias de Borboroglu & Boersma (2015) e usamos suas coordenadas como pontos de presença. Os pontos não representam apenas colônias de reprodução. Os dados foram tratados por meio do programa Dinâmica EGO (Rodrigues, Soares-Filho, & Costa, 2007), que permitiu excluir dados com muitas lacunas de informação e duplicatas. O segundo passo de correção foi feito no ArcGIS, excluindo os registros encontrados no hemisfério norte (exceto a espécie *Spheniscus mendiculus* nas Ilhas Galápagos) e excluindo aqueles que estavam a mais de 36 km da costa. Esse procedimento foi adotado considerando que os pinguins se alimentam forrageando no mar e não podem ficar muito longe do mar. A Antártica foi o único continente em que o segundo passo não foi feito porque os dados podem ter sido coletados em camadas de gelo ou no mar. No final desses processos, o número de registros de presença de cada espécie foi o seguinte na Tabela 1 (Fig. 1). Os pontos de ausência foram gerados evitando os pontos de presença e os polígonos da Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da União Internacional para a Conservação da Natureza ([www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)). Utilizamos a ferramenta "Drawing" do ArcGIS e desenhemos pontos de ausência apenas nas costas e no mar que não foram apontados pelos pontos de presença do GBIF ou pelos polígonos. Esses pontos foram gerados apenas para o hemisfério sul e em áreas onde as outras espécies

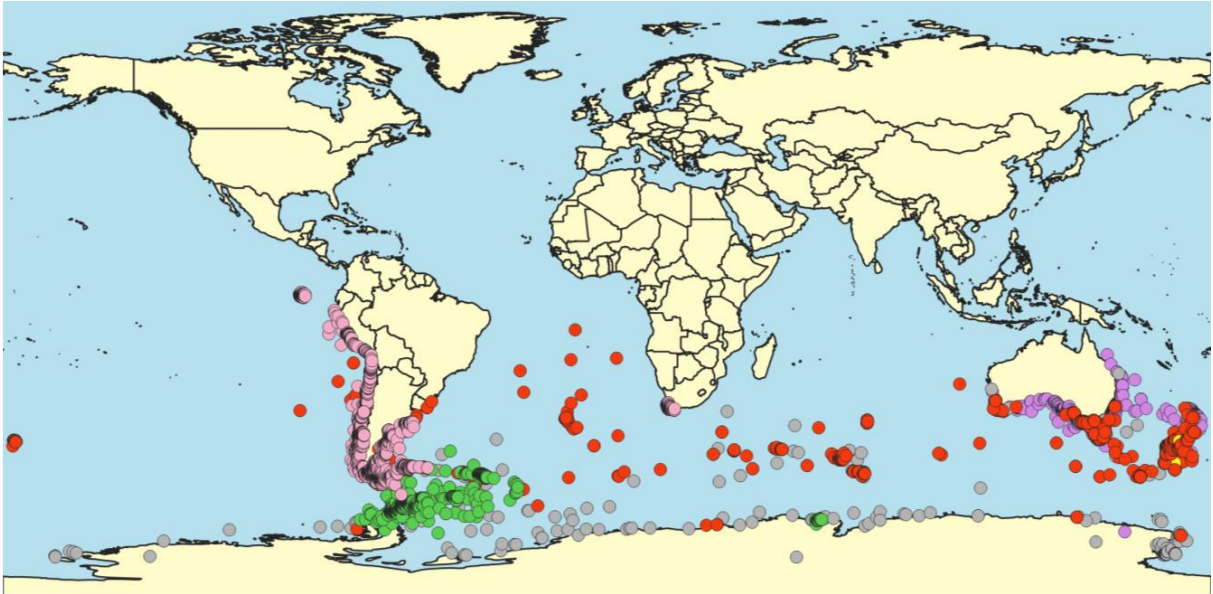
são encontradas. No final desses processos, o número de ausência de cada espécie foi o seguinte na Tabela 1.

Portanto, a espécie com o maior número de pontos (somando presença e ausência) é *Eudyptula minor* e a menor é *Megadyptes antipodes*. A pontuação média para cada espécie foi de 1.349. Utilizamos 80% dos pontos para modelagem e o restante para validação.

Tabela 1. Número de pontos de presença e ausência.

Espécie	Pontos de presença	Pontos de ausência
<i>Aptenodytes forsteri</i>	270	390
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	949	387
<i>Eudyptes chrysocome</i>	541	349
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	447	441
<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	177	499
<i>Eudyptes robustus</i>	27	499
<i>Eudyptes schlegeli</i>	41	499
<i>Eudyptes sclateri</i>	62	499
<i>Eudyptula minor</i>	4.095	499
<i>Megadyptes antipodes</i>	4	450
<i>Pygoscelis adeliae</i>	5.402	338
<i>Pygoscelis antarcticus</i>	615	290
<i>Pygoscelis papua</i>	727	344
<i>Spheniscus demersus</i>	360	487
<i>Spheniscus humboldti</i>	516	540
<i>Spheniscus magellanicus</i>	1.012	438
<i>Spheniscus mendiculus</i>	271	590
Total	15.456	7.389

Figura 1 - Figura 1 – Pontos de presença por gêneros separados por cor: *Aptenodytes* (cinza), *Pygoscelis* (verde), *Eudyptula* (lilás), *Spheniscus* (rosa) , *Eudyptes* (laranja) e *Megadyptes* (amarelo).



### Teste de adequabilidade

Para testar se os hemisférios norte e sul mostram similaridade nas condições que podem contribuir para o padrão de distribuição dos pinguins no hemisfério sul, estimamos o nicho ecológico dos pinguins usando modelagem de nicho.

Utilizamos dois grupos de variáveis: a temperatura da superfície (Merra-clim; Vega et al., 2018) e preditores de produtividade marinha. As variáveis de temperatura são importantes para testar a tolerância dos pinguins ao gradiente de temperatura, já que eles geralmente preferem lugares com temperaturas mais frias (Davis & Renner, 2003). A produtividade marinha indica onde há mais ou menos alimento para os pinguins. O MERRA-clim foi escolhido porque apresenta informações dos continentes e oceanos no mesmo arquivo. Por ser um estudo focado em comunidades marinhas, usamos apenas variáveis bioclimáticas relacionadas à temperatura (adicionando 9 variáveis), excluindo variáveis relacionadas à precipitação e umidade. Como os pinguins são animais que passam muito tempo na água, parece que essas não são variáveis que realmente influenciariam a distribuição dos pinguins. O conjunto de dados MERRAclim é fornecido para três décadas (1980, 1990 e 2000) em três versões (vmin, média e vmax) e em três resoluções espaciais (10 minutos de arco, 5 minutos de arco e 2,5 minutos de arco). As variáveis bioclimáticas relacionadas à temperatura são idênticas nas três versões do conjunto de dados. Baixamos os dados das três décadas e calculamos a média de cada camada no programa Dinâmica EGO. As variáveis usadas foram: BIO1: Temperatura Média Anual, BIO2: Amplitude Térmica Diária, BIO3: Isotermalidade, BIO4: Sazonalidade da Temperatura, BIO5: Temperatura Máxima do Mês Mais Quente, BIO6: Temperatura Mínima do Mês Mais Frio,

BIO7: Amplitude Térmica Anual, BIO10: Temperatura Média do Trimestre Mais Quente e BIO11: Temperatura Média do Trimestre Mais Frio.

Um ajuste foi feito nos mapas porque eles tinham lacunas de informação no Alasca e na Rússia. Usamos os mapas correspondentes do WorldClim ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)) para completá-los em uma função de interpolação no Dinâmica EGO que usou valores do WorldClim quando faltavam no MERRAclim.

#### Produtividade marinha

A produtividade marinha foi escolhida como um grupo de variáveis, já que a presença de atividade primária no oceano indica a presença de outros seres marinhos que têm fitoplâncton e zooplâncton como base em sua cadeia alimentar (Pinet, 2017). Adquirimos essas variáveis da Administração Nacional Oceânica e Atmosférica dos EUA (NOAA) e temos registros de 2003 a 2018 ([https://catalog.data.gov/es\\_MX/dataset/primary-productivity-aqua-modis-npp-global-2003-present-experimental-monthly-composite](https://catalog.data.gov/es_MX/dataset/primary-productivity-aqua-modis-npp-global-2003-present-experimental-monthly-composite)). No entanto, foi necessário um tratamento para transformar os dados em rasters, já que estavam em formato txt. Depois disso, calculamos a média dos meses e obtivemos um arquivo para cada mês. Alguns meses apresentaram lacunas à medida que se aproximavam dos polos. Portanto, para completar essas informações, usamos março como base porque estava mais completo. Para completar os dados faltantes, usamos uma função que considerou a distância da média de cada pixel do mês base para ser aplicada ao mês com dados faltantes.

Como os dados são de produtividade marinha, não temos informações que considerem os pontos de ocorrência em terra, no entanto, os pinguins que estão presentes nas bordas dos continentes estão próximos ao local de forrageamento, o mar, e, portanto, determinamos que eles tinham que ser considerados na análise de produtividade marinha. Assim, fizemos uma interpolação com uma função no Biodinâmica (Oliveira, Soares-Filho, Leitão, & Rodrigues, 2019) e aplicamos até cobrir todos os pontos (de presença e ausência). Essa interpolação foi baseada no método do vizinho mais próximo, no qual X vizinhos foram considerados.

Com base nas variáveis bioclimáticas do WorldClim, aplicamos algumas funções aos dados de produtividade marinha para melhor aproveitar as informações. Essas variáveis são boas representantes de médias e extremos, que podem ser bons representantes dos fatores limitantes das espécies. Medimos a produtividade média de cada um dos 12 rasters para determinar a média dos meses com os valores mais altos e mais baixos. Esses passos nos deram duas medidas: a média do mês mais produtivo e a média do mês menos produtivo. Depois disso,

usamos a diferença entre esses dois mapas para obter a terceira medida, a amplitude média de produtividade. A quarta variável foi a média de todos os meses.

Usamos a ferramenta "Prepare data for Biodinâmica" para cortar e redimensionar as variáveis para o mesmo tamanho de pixel e projeção cartográfica. O tamanho de pixel escolhido foi de 5 km porque a área analisada é principalmente homogênea e também porque o tamanho da máscara usada é grande (o que reduz o tempo de processamento). Análises de Componentes Principais (PCA) foram feitas para os quatro resultados para reduzir o risco de sobreajuste e a correlação das variáveis, perdendo o mínimo de informação possível.

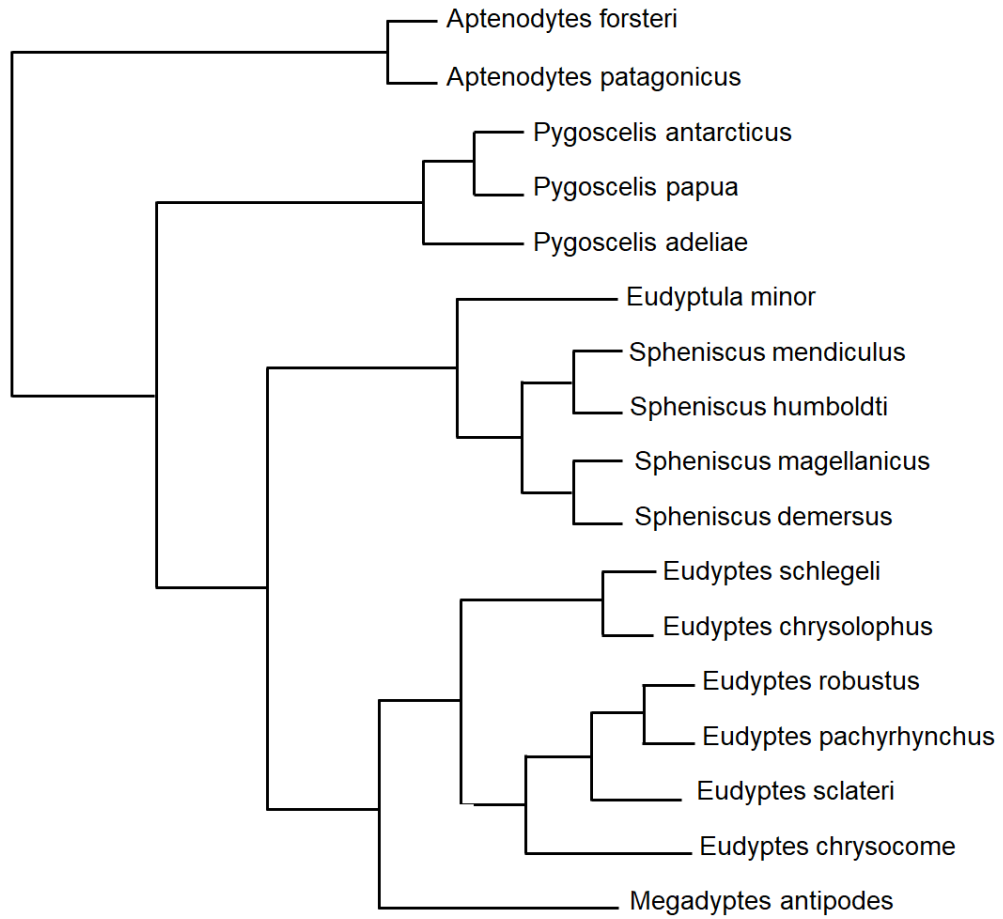
Tendo os dados de presença e ausência de pinguins e os PCAs cortados e redimensionados para o mesmo tamanho de pixel, fizemos a modelagem. Nesta etapa, usamos os resultados das PCAs das variáveis projetadas para o mundo inteiro, já que queremos comparar os dois hemisférios. Fizemos duas etapas de modelagem, uma com as variáveis MERRAclim e outra com as variáveis MERRAclim e produtividade marinha, porque estes últimos dados não têm informações de regiões próximas aos polos, particularmente no hemisfério norte. Os algoritmos usados em ambos os modelos foram GLM, Maxent e SVM. O método de validação usado foi AUC.

#### Conservação filogenética de nicho

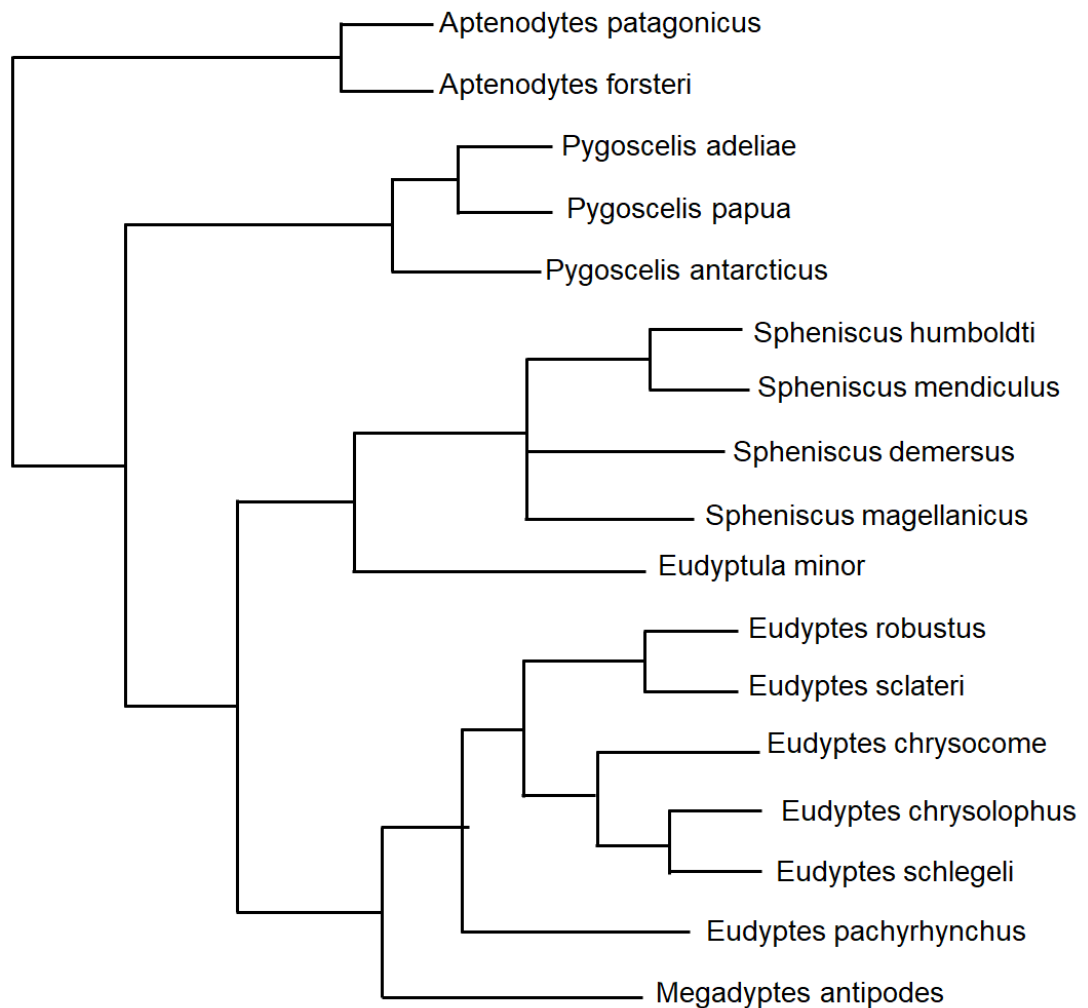
Para testar se há conservação filogenética de nicho, realizamos um teste de sinal filogenético e uma otimização do nicho modelado das espécies em árvores filogenéticas. Usamos duas hipóteses filogenéticas, uma baseada em genomas completos de pinguins (Pan et al., 2019; Fig. 2a) e outra de dados morfológicos e moleculares considerando a escala de tempo (Clarke et al., 2007; Fig. 2b). Ambas as árvores têm nós datados. As figuras das árvores retiradas da literatura foram convertidas para arquivos parentéticos usando o TreeSnatcher Plus (Laubach, von Haeseler, & Lercher, 2012). Primeiro, fizemos a modelagem do nicho das espécies. Na modelagem, usamos os pontos de presença e ausência como descrito acima e o resultado da PCA das variáveis com projeção para o hemisfério sul. Como queríamos analisar a similaridade dos nichos reais e não há pinguins no hemisfério norte, poderíamos economizar tempo de processamento. Optamos por um espectro diferente de algoritmos que têm metodologias distintas, mas com a premissa de não sobreajustar as variáveis, então foram usados os algoritmos: SVM, MARS, Random Forest, Maxent e GLM. Novamente, o método de validação usado foi AUC.

Figura 1 – Representação das árvores utilizadas no teste de conservação filogenética de nicho.  
(a) Pan et al., 2019; (b) Clarke et al., 2007.

**a**



b



A próxima etapa, Otimização, usa os mapas de adequabilidade (o consenso do resultado da modelagem) e desenha pontos no mapa, sendo gerados mais pontos para lugares que têm maior valor de adequabilidade. Em seguida, os valores dos eixos das PCAs são extraídos e, então, é estimado como o ambiente evoluiu nos grupos, estimando o estado ancestral. Há uma tendência forçada a existir conservação de nicho, então, se o resultado for nenhuma conservação, pode ser considerado confiável.

Além das árvores com o nicho ancestral estimado e a comparação do nicho das espécies vivas, um valor de K e P são gerados. O valor de K varia de 0 a 1, onde valores mais próximos de 0 indicam um sinal filogenético fraco e valores mais próximos de 1 indicam um sinal filogenético forte. Assim, ao testar o sinal filogenético, ele é usado para testar a hipótese de conservação filogenética de nicho, já que um sinal filogenético forte é esperado no caso de existência de conservação de nicho. Os valores de P indicam o quanto os resultados de K diferem do aleatório.

### Análise de similaridade climática

Para fazer uma comparação com a análise de adequabilidade dos hemisférios, fizemos outro processo, que é interessante porque serviu como um teste independente, independentemente dos pontos das espécies. Fizemos uma classificação não supervisionada para identificar as regiões mais semelhantes entre si, climaticamente, e para identificar os agrupamentos climáticos. Usamos o mapa da PCA total feito apenas com as variáveis do MERRAClim e uma ferramenta de classificação feita no Biodinâmica (Classificação não supervisionada) com o algoritmo CLARA, que é um bom classificador e lida bem com grandes conjuntos de dados, e estamos lidando com uma quantidade considerável de pixels. Consideramos de 5 a 14 regiões para observar as diferenças e semelhanças dos dois hemisférios.

## RESULTADOS

### Teste de adequabilidade

Como esperado, os dados com os dois grupos de variáveis limitaram ainda mais os resultados de adequabilidade. Os mapas gerados com MERRA + produtividade marinha limitaram bastante a adequabilidade dentro dos continentes e, no caso de projeções para o mundo inteiro, a adição de produtividade marinha limitou a adequabilidade na região tropical (Figs 4b–19b). No entanto, para esta análise, usamos os resultados de MERRA + produtividade marinha e apenas MERRA. A variável de produtividade marinha não apresenta informações de um certo ponto na região antártica e também no hemisfério norte quando se aproxima da região polar. Portanto, como estamos comparando os dois hemisférios, usamos ambos os tipos de dados para uma observação mais completa das semelhanças e diferenças.

Observando os resultados de validação dos três algoritmos que usamos para os dois modelos, o que teve o melhor resultado médio foi o Maxent, seguido por SVM e GLM (Tabelas 2, 3). Para analisar ambos os hemisférios, usamos o consenso de todos os algoritmos porque podemos minimizar problemas individuais dos algoritmos.

Tabela 2 – Performance de algoritmos usando AUC para variáveis somente do MERRA-clim

Species	SVM	Maxent	GLM
<i>Aptenodyes forsteri</i>	0,8582	0,9153	0,8229
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	0,9641	0,9096	0,7508
<i>Eudyptes chrysocome</i>	0,8818	0,9203	0,75
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	0,9724	0,8771	0,8403

<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	0,8350	0,8333	0,6871
<i>Eudyptes robustus</i>	0,8970	0,9318	0,9018
<i>Eudyptes schlegeli</i>	0,8314	0,8293	0,6757
<i>Eudyptes sclateri</i>	0,8301	0,8581	0,6963
<i>Eudyptula minor</i>	0,8269	0,9427	0,8316
<i>Megadyptes antipodes</i>	0,8464	0,9162	0,7878
<i>Pygoscelis adeliae</i>	0,8768	0,9752	0,9771
<i>Pygoscelis antarcticus</i>	0,9409	0,9098	0,8943
<i>Pygoscelis papua</i>	0,9406	0,9414	0,8416
<i>Spheniscus demersus</i>	0,9415	0,9336	0,7314
<i>Spheniscus humboldti</i>	0,7658	0,8992	0,7539
<i>Spheniscus magellanicus</i>	0,8578	0,9385	0,7122
<i>Spheniscus mendiculus</i>	0,8029	0,8540	0,7188
Average	0,8746	0,9050	0,7866

Tabela 3- Performance de algoritmos usando AUC para variáveis do MERRA-clim e de produtividade marinha

Species	SVM	Maxent	GLM
<i>Aptenodytes forsteri</i>	0,8739	0,8839	0,7477
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	0,8258	0,8968	0,7449
<i>Eudyptes chrysocome</i>	0,8225	0,8540	0,6773
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	0,8797	0,9099	0,8972
<i>Eudyptes pachyrhynchus</i>	0,9214	0,8486	0,8129
<i>Eudyptes robustus</i>	0,8349	0,8934	0,7643
<i>Eudyptes schlegeli</i>	0,8744	0,8479	0,7643
<i>Eudyptes sclateri</i>	0,9017	0,8687	0,7519
<i>Eudyptula minor</i>	0,9155	0,9475	0,6594
<i>Megadyptes antipodes</i>	0,9329	0,9454	0,8784
<i>Pygoscelis adeliae</i>	0,9362	0,9689	0,9304
<i>Pygoscelis antarcticus</i>	0,9347	0,9255	0,8455
<i>Pygoscelis papua</i>	0,9093	0,8865	0,8587
<i>Spheniscus demersus</i>	0,8704	0,8272	0,7391

<i>Spheniscus humboldti</i>	0,8715	0,8698	0,6967
<i>Spheniscus magellanicus</i>	0,8831	0,9093	0,6838
<i>Spheniscus mendiculus</i>	0,8979	0,9054	0,5915
Average	0,8335	0,8929	0,7686

Encontramos uma frequência maior de maior adequabilidade no hemisfério sul para todas as espécies ao analisar os dois grupos de variáveis (Figs 3–19). Em geral, a faixa de valor que apresentou a maior frequência no hemisfério sul foi entre 0,60 e 0,69, enquanto para o hemisfério norte foi entre 0,10 e 0,19. A partir do valor de adequabilidade de 0,5, a frequência é sempre maior no hemisfério sul. Algumas espécies têm regiões contínuas no hemisfério norte com adequabilidade a partir de 0,8 nas análises com MERRA-clim, e a maioria dessas regiões está localizada a leste da Groenlândia. As espécies que seguem esse modelo são *Aptenodytes forsteri*, *Aptenodytes patagonicus*, *Eudyptes chrysocome*, *Eudyptes chrysolophus*, *Eudyptes robustus*, *Pygoscelis antarcticus* e *Pygoscelis papua*. Duas espécies, *Eudyptes robustus* e *Spheniscus demersus*, mostraram alta adequabilidade na costa da Califórnia. A região tropical do hemisfério norte não mostrou valores altos de adequabilidade, exceto para a espécie *Spheniscus humboldti*, que apresenta uma faixa contínua de adequabilidade acima de 0,54 para a região tropical do hemisfério norte com os dois grupos de variáveis.

Outro ponto interessante é a concentração de valores consideráveis de adequabilidade em locais específicos no hemisfério norte. Todas as espécies exibem adequabilidade desde o Mar do Labrador, passando pelos arredores da Groenlândia e pela costa da Califórnia. A maioria das espécies também tem adequabilidade no Oceano Pacífico Norte, da região do Canadá até a Rússia, abaixo do Mar de Bering.

Figuras de 3 à 19 – Resultado do consenso da modelagem (a) Somente MERRA-clim e valores de frequência de adequabilidade para os hemisférios sul e norte e (b) MERRA-clim + produtividade marinha e valores de frequência de adequabilidade para os hemisférios sul e norte.

Figura 3 – *Aptenodytes forsteri*

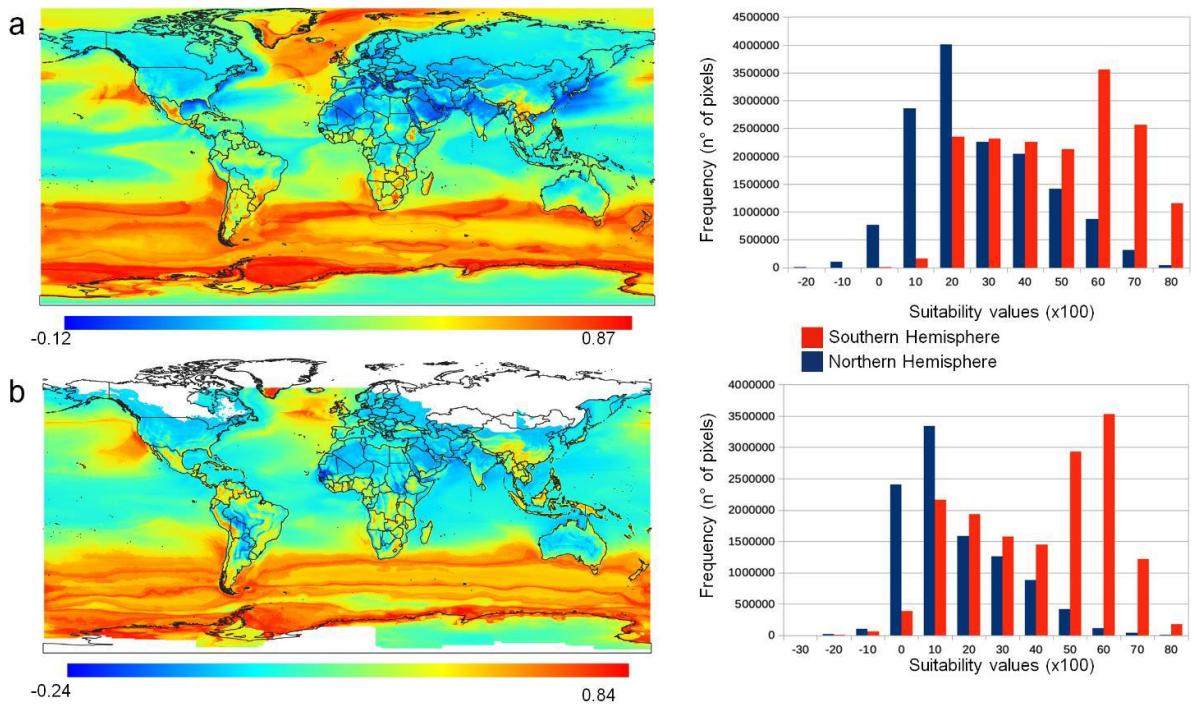


Figura 4 – *Aptenodytes patagonicus*

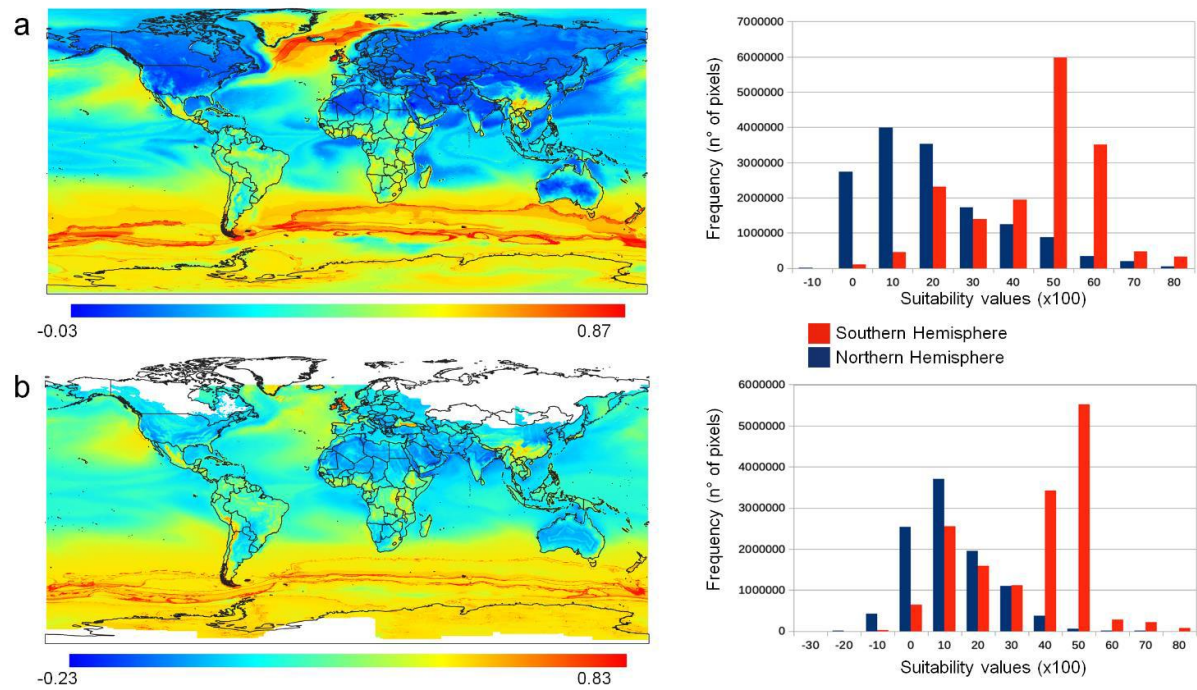


Figura 5 – *Eudyptes chrysocome*

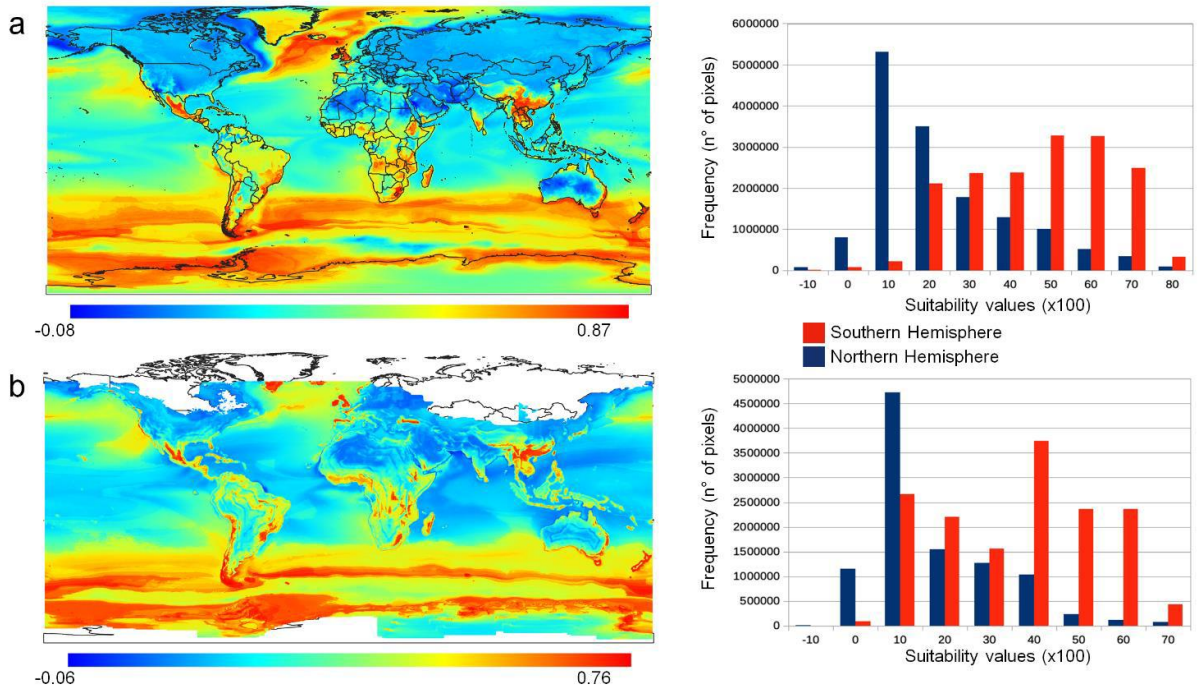


Figura 6 – *Eudyptes chrysolophus*

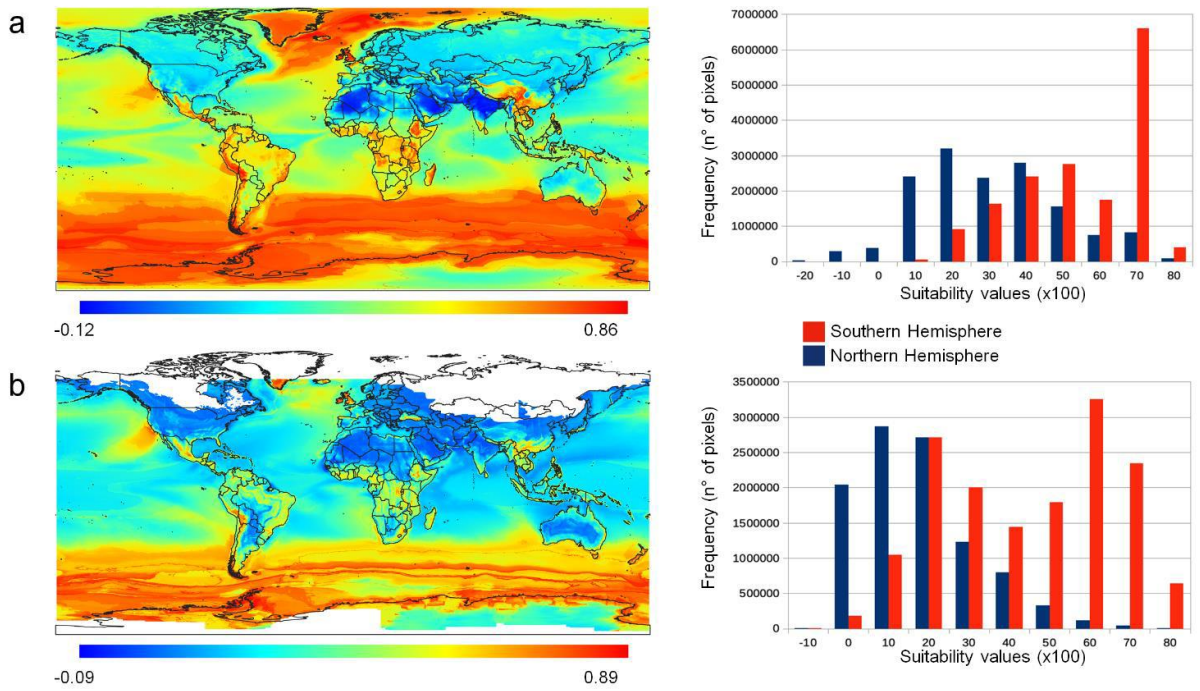


Figura 7 – *Eudyptes pachyrhynchus*

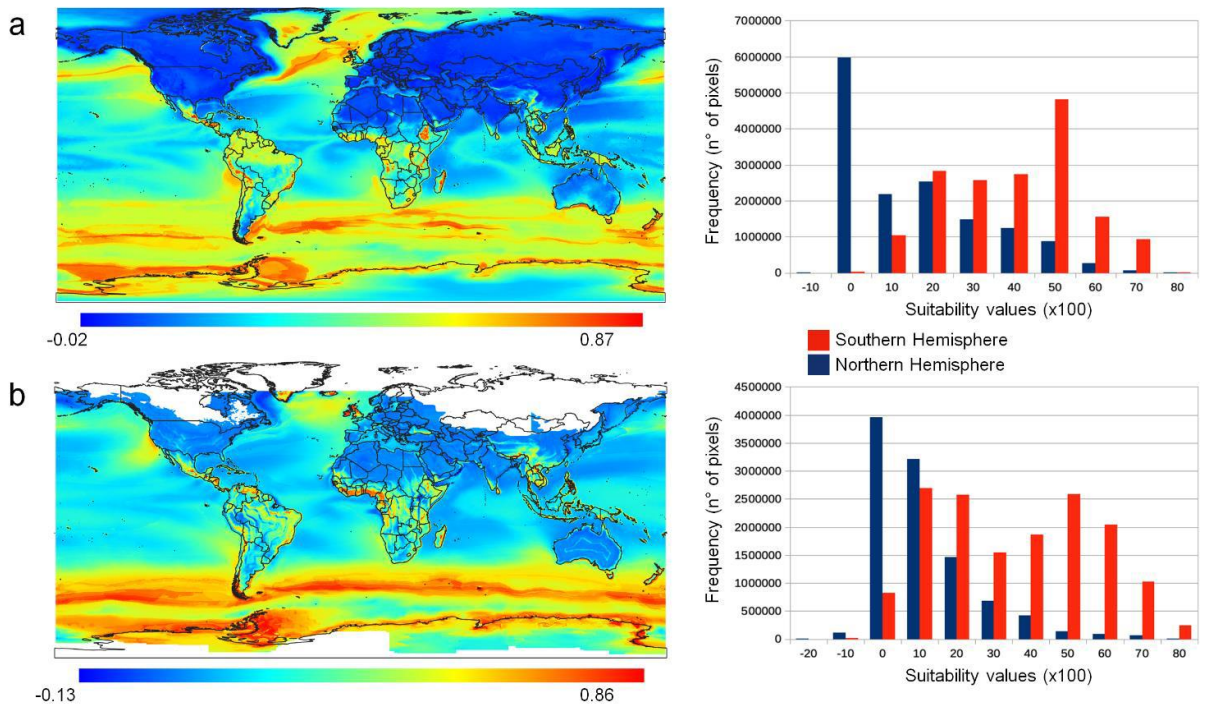


Figura 8 – *Eudyptes robustus*

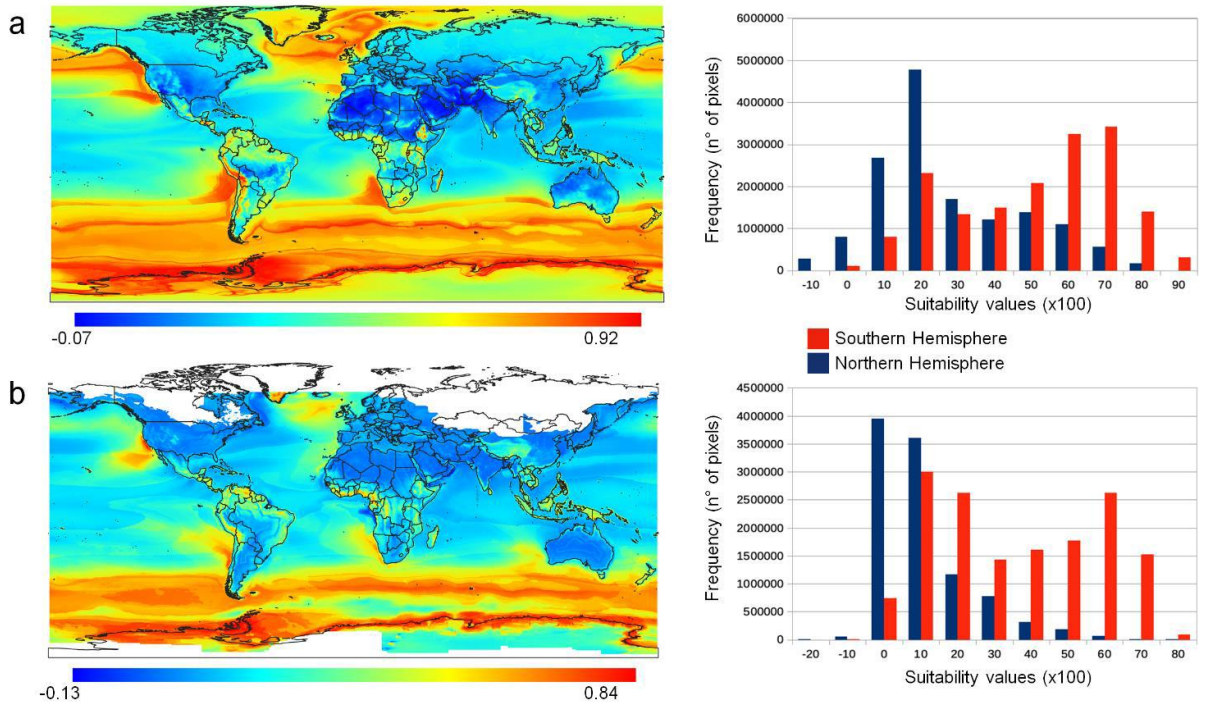


Figura 9 – *Eudyptes schlegeli*

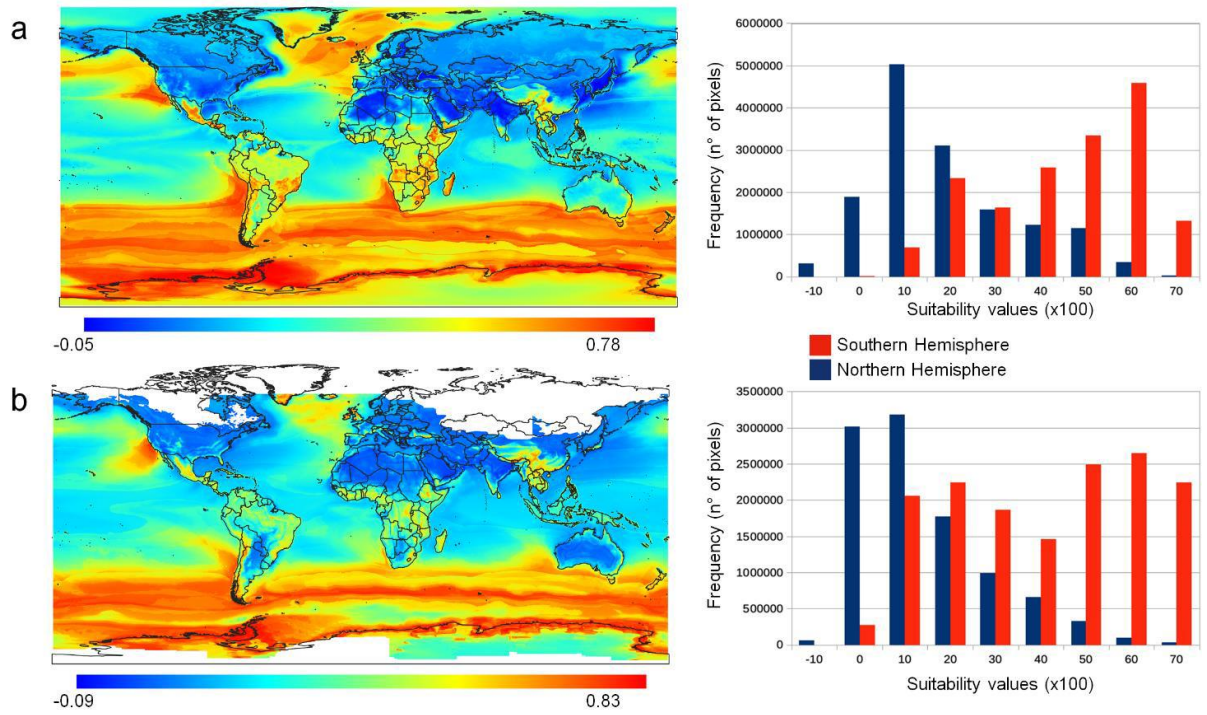


Figura 10 – *Eudyptes sclateri*

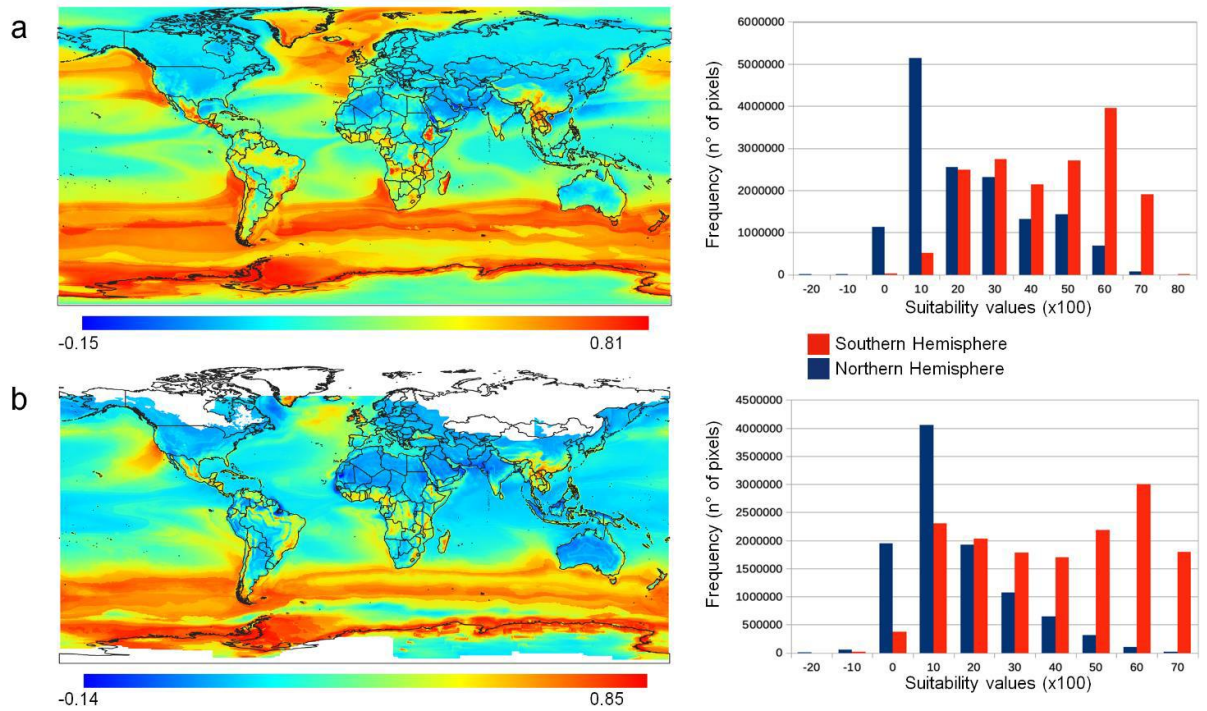


Figura 11 – *Eudyptula minor*

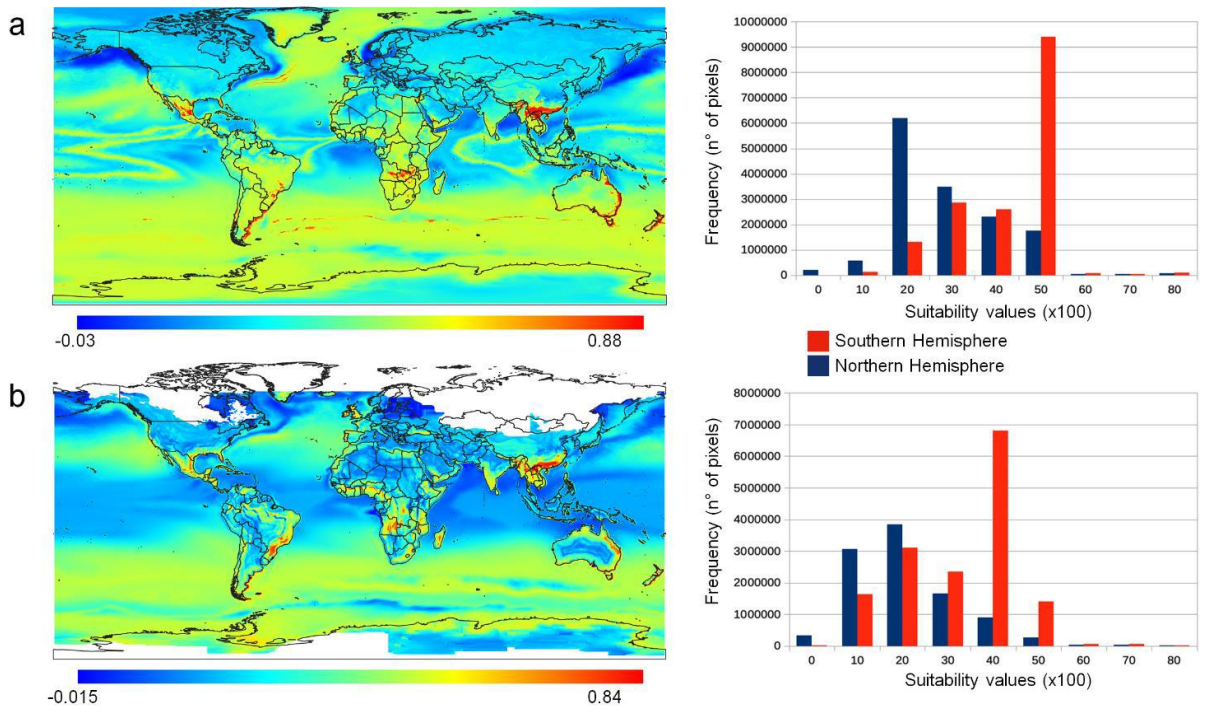


Figura 12 – *Megadyptes antipodes*

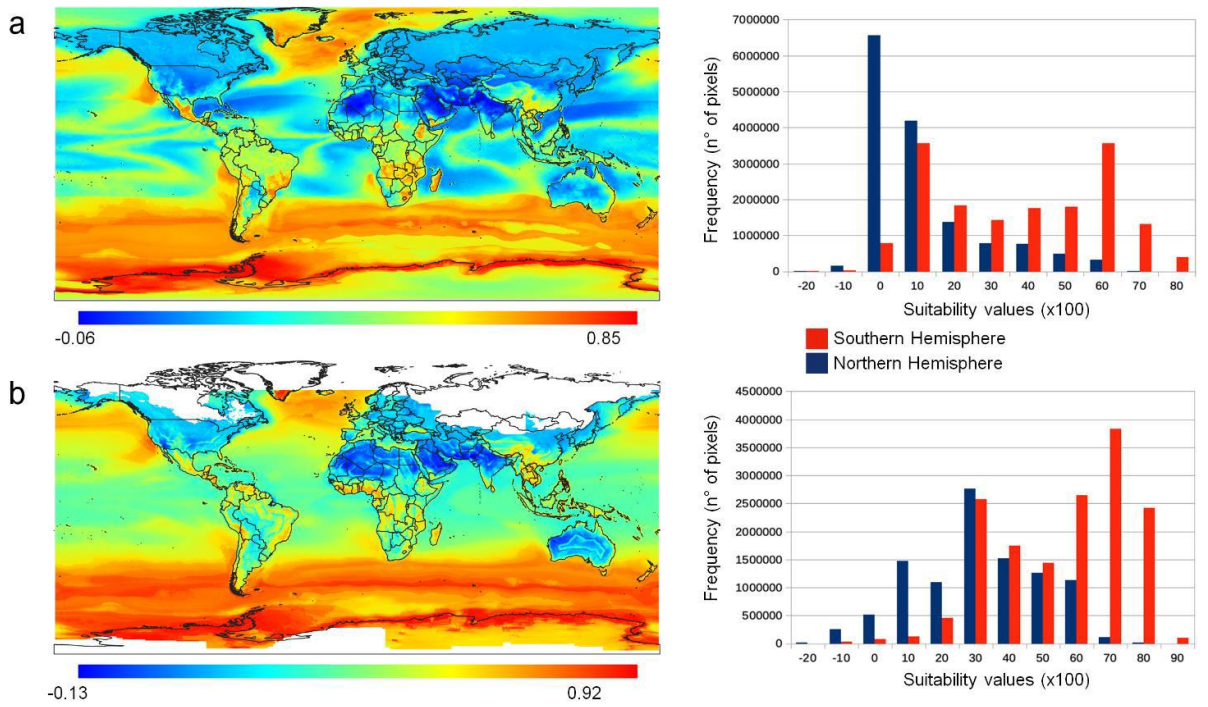


Figura 13 – *Pygoscelis adeliae*

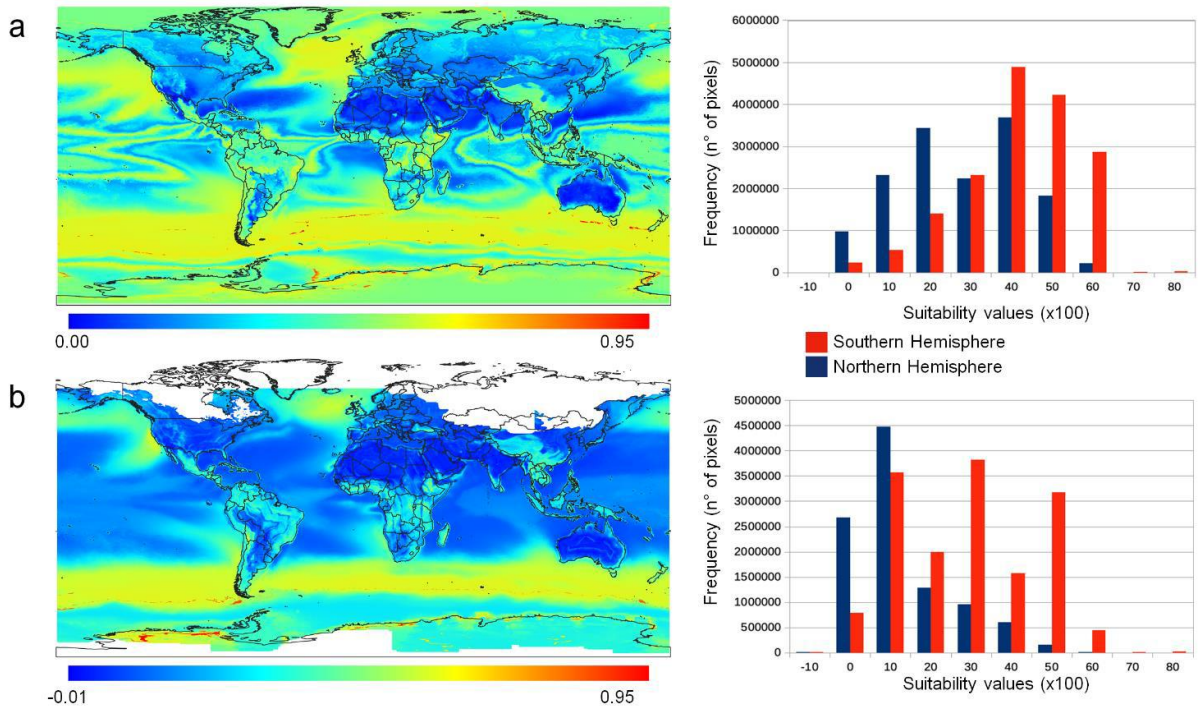


Figura 14 – *Pygoscelis antarcticus*

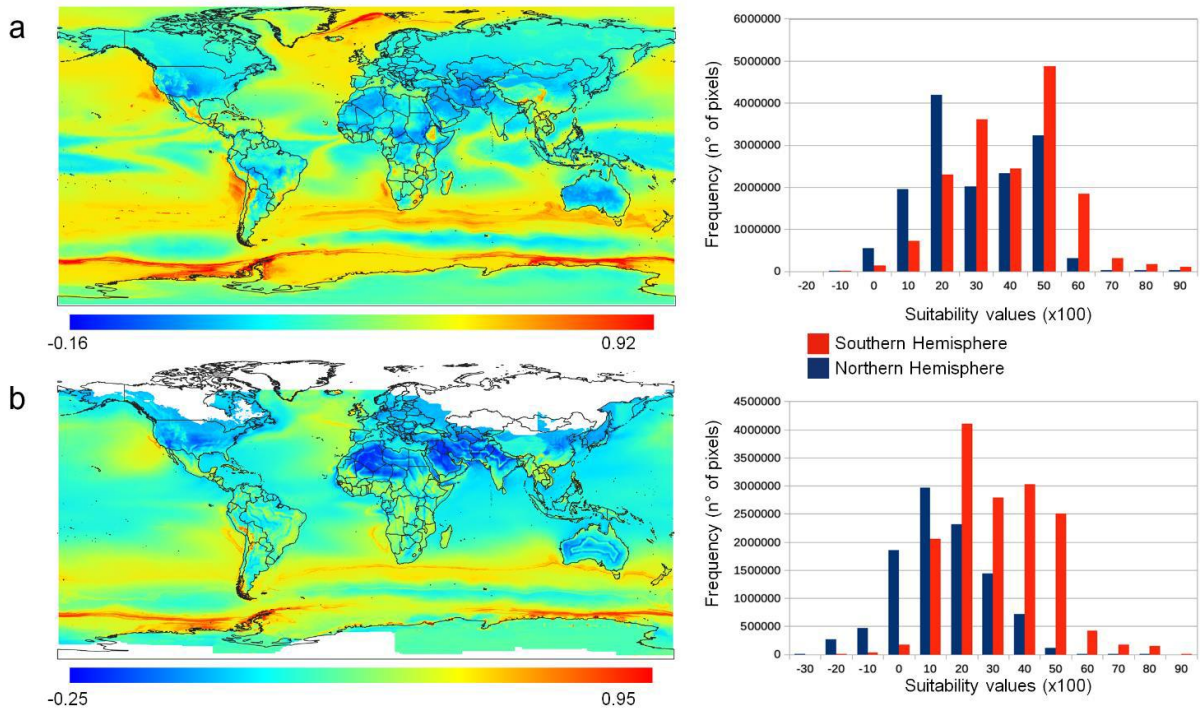


Figura 15 – *Pygoscelis papua*

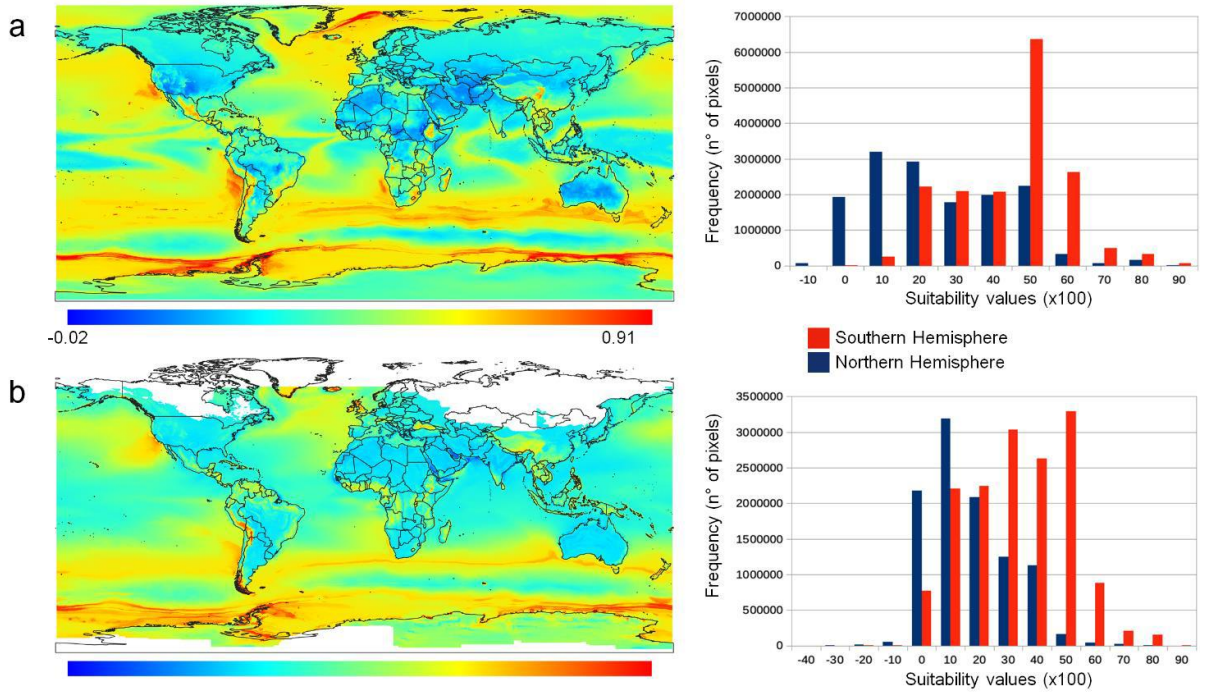


Figura 16 – *Spheniscus demersus*

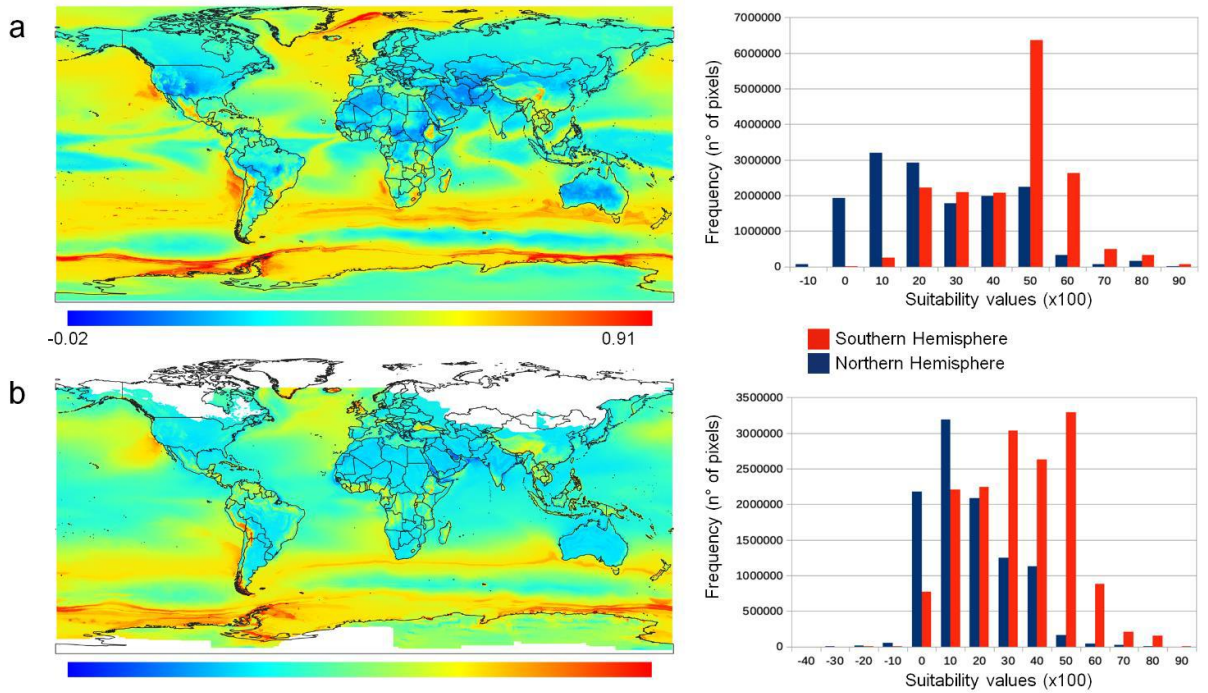


Figura 17 – *Spheniscus humboldti*

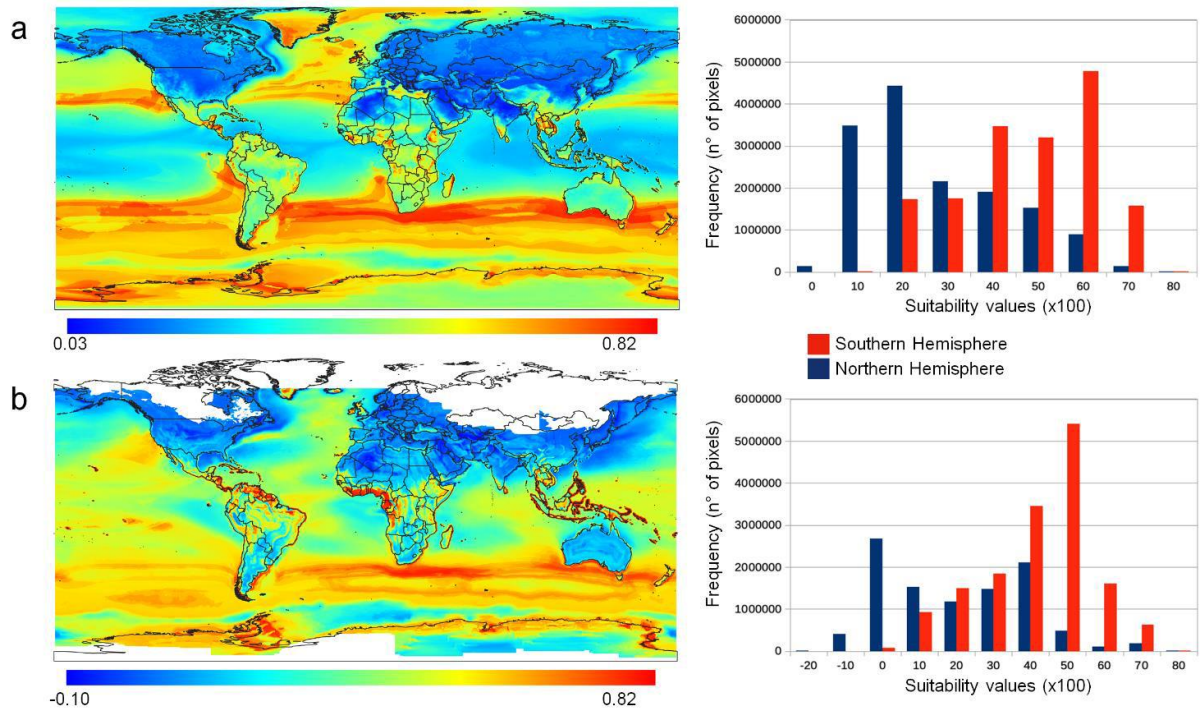


Figura 18 – *Spheniscus magellanicus*

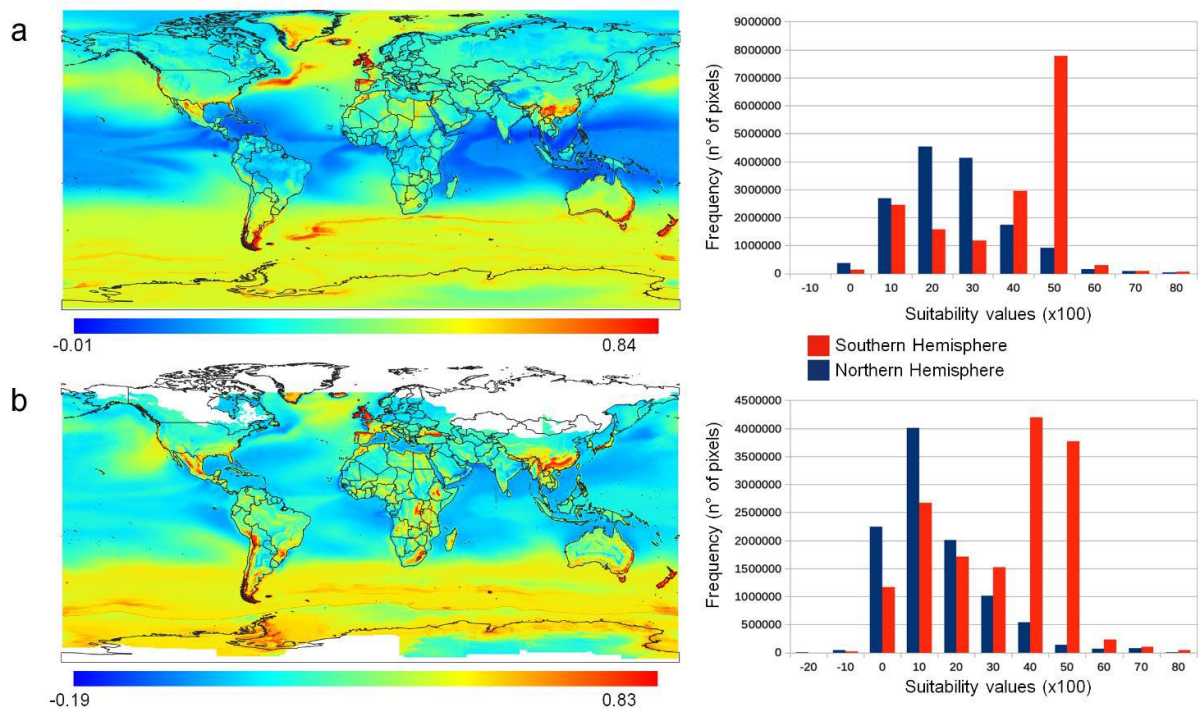
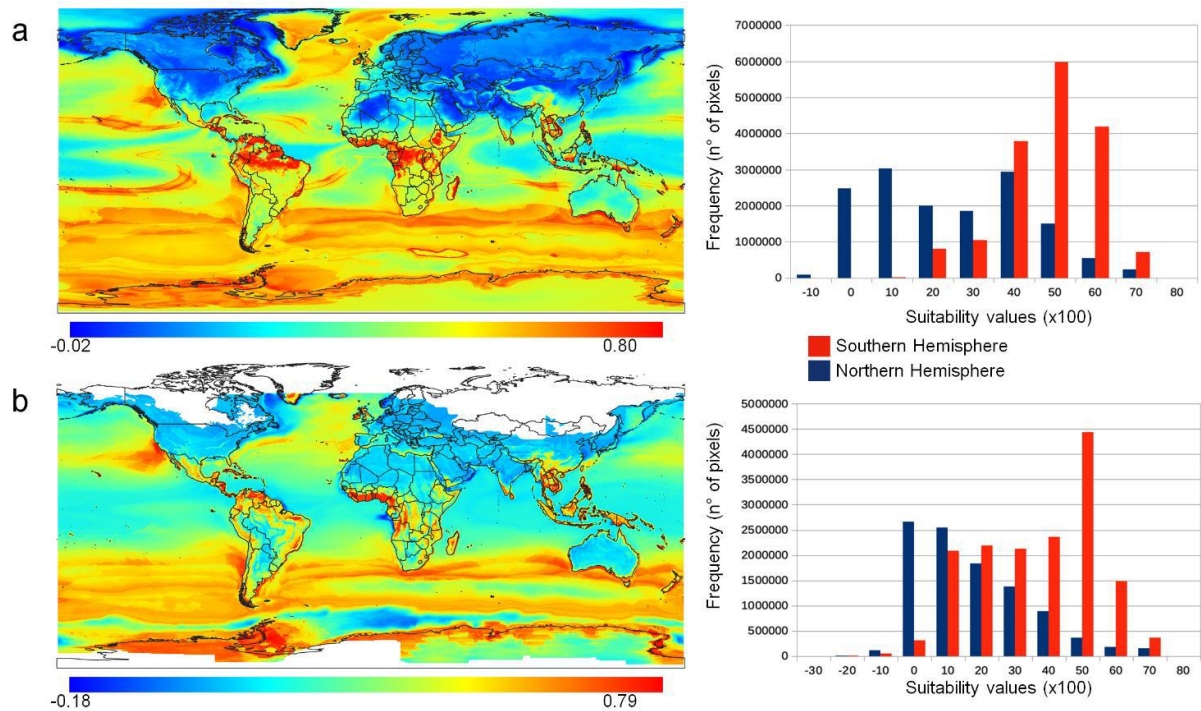


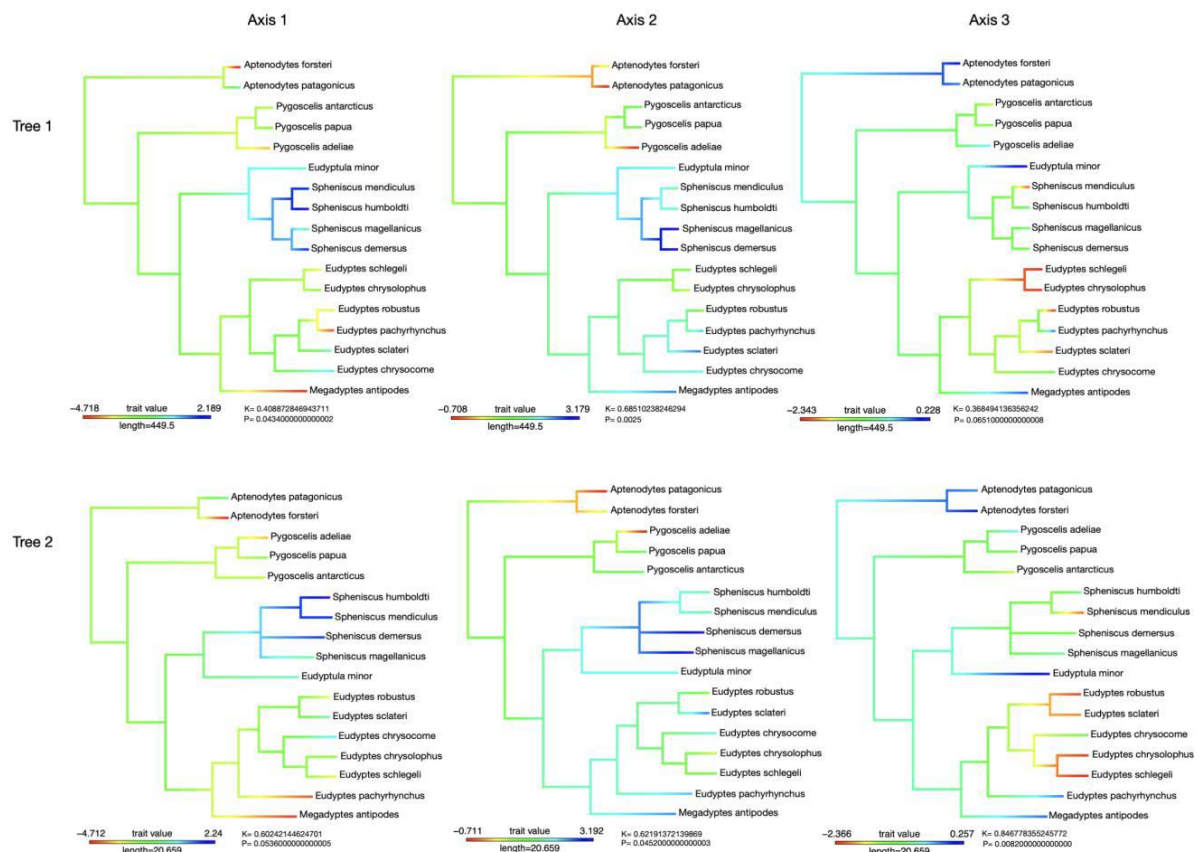
Figura 19 – *Spheniscus mendiculus*



### Conservação filogenética de nicho

Para esta análise, usamos o consenso de todos os algoritmos. A análise indicou um sinal filogenético intermediário ( $K$  médio = 0,58), mostrando que os pinguins geralmente não exibem uma forte conservação filogenética de nicho, então analisamos clado por clado (Fig. 20). O clado *Aptenodytes*, assim como *Pygoscelis*, mostrou diferença de nicho em todas as análises. O clado *Spheniscus* mostra uma maior similaridade entre os terminais. Os eixos nas duas árvores mostram resultados semelhantes: o primeiro eixo mostra similaridade de nicho entre *S. humboldti*, *S. mendiculus* e *S. demersus*; o segundo eixo, a similaridade ocorre entre *S. magellanicus* e *S. demersus* e *S. humboldti* e *S. mendiculus*. Finalmente, no terceiro eixo, *S. magellanicus* e *S. humboldti* mostram similaridade de nicho. No caso de *Megadyptes* + *Eudyptes*, o primeiro eixo das duas árvores mostrou similaridade de nicho entre *E. robustus* e *E. schlegeli*. O segundo eixo das duas árvores mostrou similaridade de nicho entre as duas espécies anteriores e *M. antipodes*. No terceiro eixo da primeira árvore, há similaridade de nicho entre *E. schlegeli* e *M. antipodes*, enquanto no mesmo eixo da segunda árvore, a similaridade é entre *E. chrysolophus*, *E. schlegeli* e *M. antipodes*. É importante notar que o terceiro eixo das duas PCAs é o eixo que contém menos informação quando comparado aos dois primeiros.

Figura 20 – Resultado do teste de conservação filogenética de nicho com as árvores, valores de  $K$  e  $P$ .



## Análise de similaridade climática

Analisando o resultado da imagem da PCA das variáveis de temperatura do MERRAClim (Fig. 21), notamos que os hemisférios norte e sul não são regiões correspondentes. As características de temperatura das áreas habitadas por pinguins no hemisfério sul praticamente não existem no hemisfério norte, exceto na região da Groenlândia e da Califórnia e suas adjacências.

A classificação usando cinco classes mostrou um resultado concordante com os anteriores (Fig. 22). A região em vermelho no hemisfério sul tem a maior quantidade de pontos de presença e a maior riqueza de espécies de pinguins. No hemisfério norte, ela está reduzida em comparação com o sul, mas é lá que a maioria dos altos resultados de adequabilidade foi encontrada. A parte azul que representa a região antártica, no hemisfério norte, também tem uma correspondência que é a Groenlândia e apresenta altos valores de adequabilidade.

Figura 21 – Resultado do PCA total com apenas variáveis MERRA-clim.

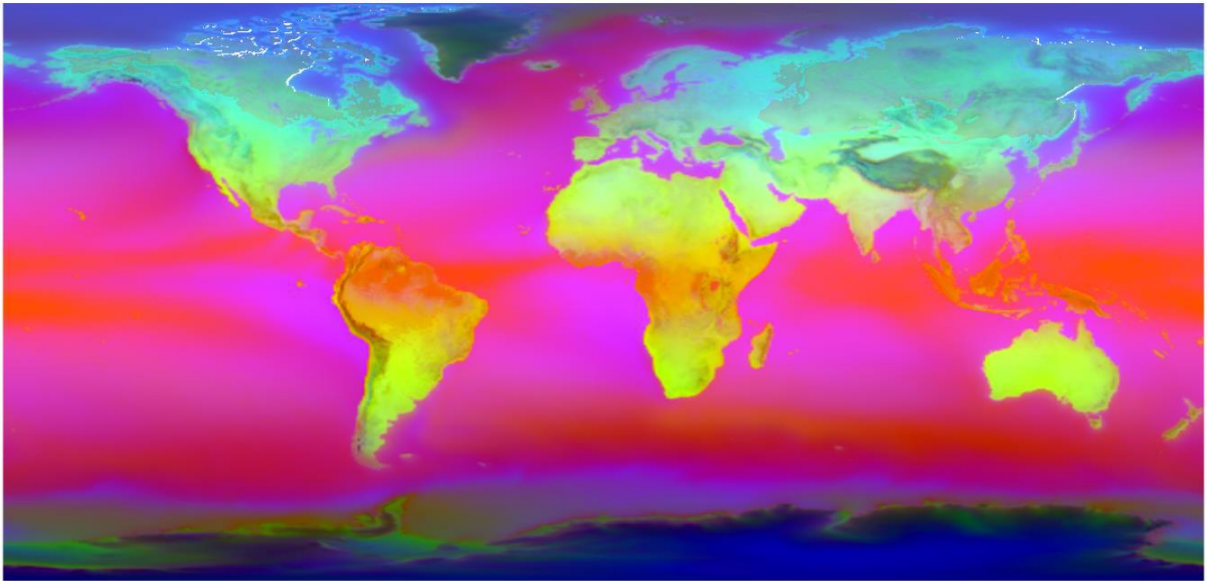


Figura 22 – Resultado do teste de classificação com algoritmo CLARA usando 5 classes.



## DISCUSSÃO

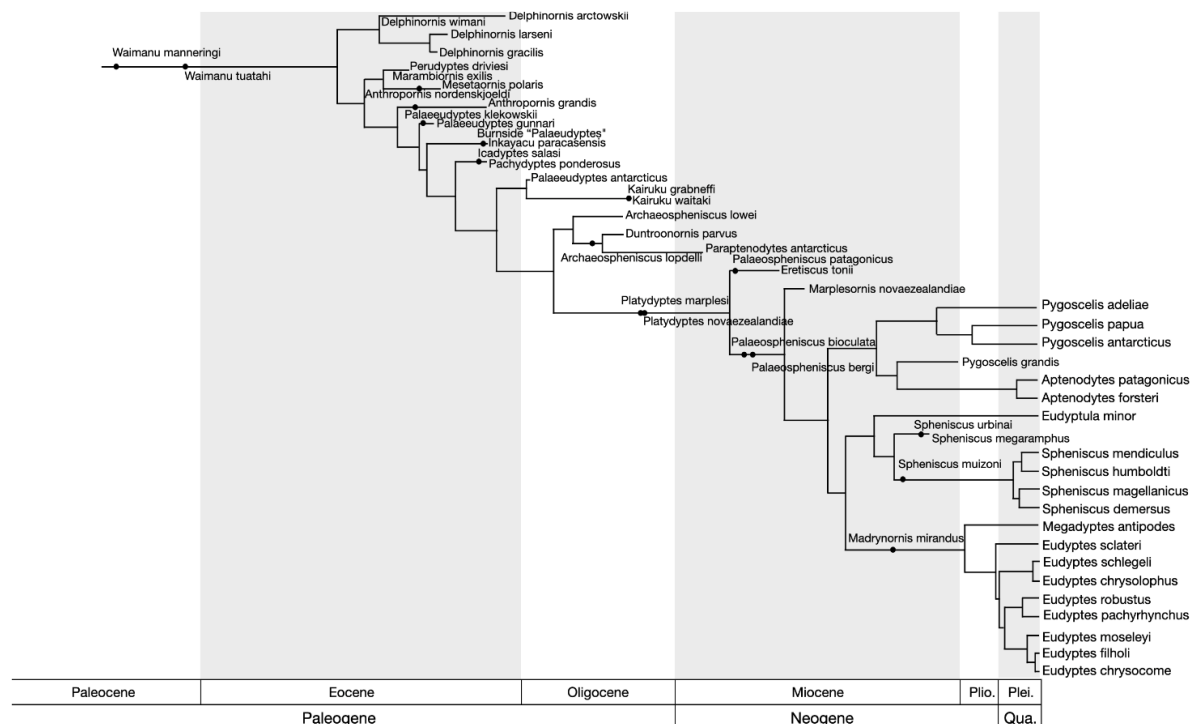
Nossos resultados mostram que o hemisfério sul, no qual as espécies de pinguins sempre estiveram restritas, é mais ambientalmente adequado para elas. Embora existam áreas adequadas no hemisfério norte, elas são pequenas e isoladas, então, ao contrário do que se pensava sobre as correspondências de temperatura e produtividade marinha, o norte não é tão adequado para os pinguins. Além disso, há uma grande barreira climática e áreas inadequadas entre as áreas apropriadas dos hemisférios, embora existam espécies de pinguins em regiões muito quentes, como perto do Equador. Os locais de reprodução dos pinguins estão relacionados a correntes marinhas frias, como a Corrente Circumpolar Antártica (Baker, Pereira, Haddrath,

& Edge, 2006), a Corrente de Humboldt (Hays, 1984), a Corrente de Cromwell (Boersma, 1976), a Corrente de Benguela (Crawford, Goya, Roux, & Zavalaga, 2006) e a Corrente da Austrália Ocidental (Cannell, 2001). Esse mesmo padrão é seguido pelos resultados de adequabilidade no hemisfério norte; as correntes oceânicas frias relacionadas às áreas mais propícias à sobrevivência são a Corrente da Califórnia, a Corrente de Oyashio e a Corrente do Labrador. As correntes frias são importantes para manter a temperatura mais baixa em lugares onde a média latitudinal é mais alta (ex.: Humboldt e Califórnia; refs) e para o acúmulo de nutrientes que sustentam a produtividade primária (Huyer, 1983; Montecino & Lange, 2009). Outro resultado muito importante do teste de adequabilidade é a falta de características favoráveis para os pinguins na região tropical. Um fator interessante que pode justificar isso é, novamente, as correntes marinhas, mas agora elas faltam na região equatorial. As correntes marinhas desempenharam um papel importante na história biogeográfica dos pinguins. Sua existência no hemisfério sul é fundamental para a linhagem atual de distribuição dos pinguins. Por exemplo, as espécies extintas mais relacionadas de *Spheniscus* e *Eudyptula* foram divididas em uma população na Nova Zelândia que deu origem a *Eudyptula* e uma população na América do Sul que deu origem a *Spheniscus* (Ksepka, Bertelli, & Giannini, 2007). Esse evento é consistente com a corrente circumpolar antártica (Bertelli & Giannini, 2005). Uma população ancestral de *Spheniscus* alcançou o Pacífico Sul e se separou em *Spheniscus humboldti* (Chile/Peru) e *Spheniscus mendiculus* (Galápagos), sendo esse evento consistente com a presença da corrente de Humboldt. Além disso, corroborando a separação de *Spheniscus magellanicus* (Argentina) e *Spheniscus demersus* (África), há a corrente de Benguela (Ksepka et al., 2006; Ksepka et al., 2007).

Nossas análises de conservação de nicho resultaram em um valor intermediário de K, o que significa que os nichos dos pinguins sofreram mudanças ao longo do tempo, embora não tão drásticas. Como foi observada baixa adequabilidade em ambientes tropicais e em grande parte do hemisfério norte, o grau de conservação de nicho mostrado pode ter sido suficiente para impedir que as espécies cruzassem o Equador. Esse resultado pode estar relacionado à história biogeográfica dos pinguins. A história dos Sphenisciformes, como a conhecemos hoje, começa no final do Cretáceo (Slack et al., 2006) (Fig. 23). Naquela época, na Nova Zelândia, onde *Waimanu manneringi* foi encontrado, o clima era temperado frio ou temperado frio, mas certamente não polar (Mildenhall, 1980; Molnar, 1991). A Antártica começou seu processo de resfriamento no Mioceno médio, depois que os pinguins já haviam alcançado vários lugares, como a América do Sul, a Austrália e até a própria Antártica (Simpson, 1946; Clarke et al.,

2007; Jadwiszczak, 2006; Passchier et al., 2013). Ksepka et al (2006) afirmam que nenhum dos fósseis antigos de pinguins ocupou regiões de clima polar. Os pinguins só tiveram contato com o clima polar que vemos hoje na última grande diversificação que deu origem às espécies vivas, que começou por volta de 12 mya e coincide com a consolidação do clima polar na Antártica (Gavryushkina et al., 2017; Ksepka et al., 2006; Passchier et al., 2013). Se os pinguins no passado viviam em lugares temperados, hoje temos a representação mais diversificada de nichos já habitados por essas aves, variando de climas polares, passando por temperados e chegando aos tropicais. Portanto, o contato recente com ambientes extremos como a Antártica e as Ilhas Galápagos pode estar indicando uma evolução de nicho dentro dos pinguins. Uma possível razão para encontrar esse índice intermediário de evolução de nicho pode ser a chegada recente dos pinguins na região tropical, fazendo com que essas aves não tenham tido tempo suficiente para uma possível evolução de nicho em direção ao clima equatorial. Mesmo assim, uma análise com todas as espécies de pinguins, fósseis e vivas, seria interessante para um resultado mais robusto.

Figura 23 - Representação da árvore por Ksepka *et. al*, 2019.



Algumas características comportamentais do pinguim mais próximo do Equador, o pinguim-das-galápagos (*Spheniscus mendiculus*), podem nos ajudar a entender melhor esse estado intermediário de conservação de nicho. Esse animal mostra que, apesar de viver sob altas temperaturas, não está totalmente preparado para enfrentar apenas esse tipo de clima. Os

pinguins-das-galápagos já têm algumas adaptações para climas mais quentes. Essa espécie é menor (De Roy, 2005), tem menos penas e acumula menos gordura, comparada aos pinguins que vivem em climas mais frios (Dee Boersma, 1974). Mesmo com essas adaptações ao calor, os pinguins-das-galápagos ainda exibem comportamentos que mostram que não estão totalmente prontos para enfrentar apenas esse tipo de clima. Para evitar o clima quente, eles nidificam em tubos de lava ou sob grandes rochas que podem oferecer um clima temperado fresco. Eles estão sempre procurando lugares sombreados para abrir as asas e deixar o ar fresco entrar em contato para perder calor, e têm o hábito de sair para forragear durante o dia e retornar à colônia à noite (De Roy 2009; Boersma, 1975).

Embora o hemisfério norte não tenha se mostrado uma área muito adequada para os pinguins, ele tem características que, como no hemisfério sul, poderiam ser habitadas por eles se conseguissem cruzar a faixa tropical que agora se comporta como uma barreira. Um fato que desempenhou um papel importante nos eventos de dispersão-vicariância nos pinguins foi a presença de ilhas, que são decisivas para a distribuição atual (Ksepka et al., 2006). A divisão antártica-subantártica deu origem a *Aptenodytes antarcticus* (Antártica) e *Aptenodytes patagonicus* (Subantártica). A reconstrução de *Eudyptes* indica um clado ancestral do Oceano Índico + Austrália/Nova Zelândia que fez uma rota trans-índia e foi contra a direção circumpolar. Isso foi possível devido à presença de várias ilhas no Oceano Índico Sul e no Atlântico.

A única espécie que atualmente tem uma adequabilidade favorável na região tropical quando usamos os dois grupos de variáveis, aquelas de temperatura da superfície e produtividade marinha, é *Spheniscus humboldti* (Fig.17). Essa espécie habita colônias no Chile e no sul do Peru. Os lugares que têm alta adequabilidade na região tropical passam por ilhas que podem oferecer um caminho que vai do Chile, passando por essas ilhas e chegando ao Havaí e até a Califórnia. Alternativamente, como eles têm adequabilidade suficiente, poderiam ser estabelecidos ao longo do caminho. Claro, aqui temos uma visão limitada porque estamos apenas olhando para a temperatura e a produtividade, e há outros fatores, até mesmo morfológicos e comportamentais, que podem contribuir negativamente para a adequabilidade em tais lugares.

## CONCLUSÃO

De acordo com nossos resultados, o hemisfério mais adequado para os pinguins é o sul, embora o hemisfério norte tenha locais adequados para as espécies de pinguins. A relação entre as

correntes oceânicas frias vai além da importância do caminho de dispersão ao longo do tempo e parece estar relacionada à manutenção das espécies vivas.

Outro fator que se mostrou importante para determinar a distribuição atual dos pinguins é o valor intermediário de conservação filogenética de nicho que encontramos; isso pode ser uma das razões que restringem a maioria dos nichos dos pinguins a lugares com temperaturas mais amenas, já que as linhagens extintas viviam com esse tipo de clima.

## BIBLIOGRAFIA

- BAKER, A. J.; PEREIRA, S. L.; HADDRATH, O. P.; EDGE, K. A. Multiple gene evidence for expansion of extant penguins out of Antarctica due to global cooling. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 273, n. 1582, p. 11-17, 2006. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3260>.
- BERTELLI, S.; GIANNINI, N. P. A phylogeny of extant penguins (Aves: Sphenisciformes) combining morphology and mitochondrial sequences. **Cladistics**, v. 21, n. 3, p. 209-239, 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2005.00065.x>.
- BOERSMA, P. **The Galapagos Penguin: A Study of Adaptations for Life in an Unpredictable Environment**. Columbus: Ohio State University, 1974. Tese (Doutorado).
- BOERSMA, P. D. Adaptation of Galápagos Penguins for Life in Two Different Environments. **The Biology of Penguins**, p. 101-114, 1975. [https://doi.org/10.1007/978-1-349-02270-0\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-349-02270-0_6).
- BOERSMA, P. D. An Ecological and Behavioral Study of the Galapagos Penguin. **Living Bird**, v. 15, p. 43-93, 1976.
- BOERSMA, P. D. Population Trends of the Galápagos Penguin: Impacts of El Niño and La Niña. **The Condor**, v. 100, n. 2, p. 245-253, 1998. <https://doi.org/10.2307/1370265>.
- BORBOROGLU, P.; BOERSMA, P. D. **Penguins: Natural History and Conservation**. Seattle: University of Washington Press, 2013. ISBN: 978-0-2959990-6.
- CANNELL, B. Status of little penguins in Western Australia: A management review. **Report: MMS/LNE/SIS-40/2001**. Fremantle: Marine Conservation Branch, Department of Conservation and Land Management, 2001. Relatório não publicado.
- CLARKE, J. A.; KSEPKA, D. T.; STUCCHI, M.; URBINA, M.; GIANNINI, N.; BERTELLI, S.; BOYD, C. A. Paleogene equatorial penguins challenge the proposed relationship between biogeography, diversity, and Cenozoic climate change. **National Academy of Sciences**, v. 104, n. 28, p. 11545-11550, 2007. <https://doi.org/10.1073/pnas.0611099104>.
- CRAWFORD, R. J. M.; GOYA, E.; ROUX, J. P.; ZAVALAGA, C. B. Comparison of assemblages and some life-history traits of seabirds in the Humboldt and Benguela systems. **African Journal of Marine Science**, v. 28, n. 3-4, p. 553-560, 2006. <https://doi.org/10.2989/18142320609504205>.
- DAVIS, L. **Penguin: A Season in the Life of the Adélie Penguin**. Orlando: Harcourt Children Books, 1994. ISBN - 13: 978-0152000707.
- DAVIS, L.; RENNER, M. **Penguins**. London: T&A D Poyser, 2003. ISBN: 978-1-4081-2820-6.
- FROST, P. G. H.; SIEGFRIED, W. R.; BURGER, A. E. Behavioural adaptations of the Jackass penguin, *Spheniscus demersus* to a hot, arid environment. **Journal of Zoology**, v. 179, n. 2, p. 165-187, 1976. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1976.tb02289.x>.
- GAVRYUSHKINA, A.; HEATH, T. A.; KSEPKA, D. T.; STADLER, T.; WELCH, D.; DRUMMOND, A. J. Bayesian total-evidence dating reveals the recent crown radiation of penguins. **Systematic Biology**, v. 66, n. 1, p. 57-73, 2017. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw060>.

- HARVEY, P. H.; PURVIS, A. Comparative methods for explaining adaptations. **Nature**, v. 351, n. 6328, p. 619-624, 1991. <https://doi.org/10.1038/351619a0>.
- HAYS, C. The Humboldt penguin in Peru. **Oryx**, v. 18, n. 2, p. 92-95, 1984. <https://doi.org/10.1017/S0030605300018767>.
- HILLEBRAND, H. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. **The American Naturalist**, v. 163, n. 2, p. 192-211, 2004. <https://doi.org/10.1086/381004>.
- HUYER, A. Coastal upwelling in the California current system. **Progress in Oceanography**, v. 12, n. 3, p. 259-284, 1983. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(83\)90010-1](https://doi.org/10.1016/0079-6611(83)90010-1).
- JADWISZCZAK, P. Eocene penguins of Seymour Island, Antarctica: The earliest record, taxonomic problems and some evolutionary considerations. **Polish Polar Research**, v. 27, n. 4, p. 287-302, 2006.
- KLOMP, N. I.; WOOLLER, R. D. Patterns of arrival and departure by breeding little Penguins at Penguin Island, Western Australia. **Emu**, v. 91, n. 1, p. 32-35, 1991. <https://doi.org/10.1071/MU9910032>.
- KSEPKA, D. T.; BERTELLI, S.; GIANNINI, N. P. A phylogeny of extant penguins (Aves: Sphenisciformes) combining morphology and mitochondrial sequences. **Cladistics**, v. 21, n. 3, p. 209-239, 2005. <http://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2005.00065.x>.
- KSEPKA, D. T.; BERTELLI, S.; GIANNINI, N. P. The phylogeny of the living and fossil Sphenisciformes (penguins). **Cladistics**, v. 22, n. 5, p. 412-441, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00116.x>.
- LAUBACH, T.; VON HAESLER, A.; LERCHER, M. J. TreeSnatcher plus: Capturing phylogenetic trees from images. **BMC Bioinformatics**, v. 13, n. 1, p. 110, 2012. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-13-110>.
- MONTECINO, V.; LANGE, C. B. The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. **Progress in Oceanography**, v. 83, n. 1-4, p. 65-79, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.041>.
- MORINIERE, J.; VAN DAM, M. H.; HAWLITSCHKE, O.; BERGSTEN, J.; MICHAT, M. C.; HENDRICH, L.; BALKE, M. Phylogenetic niche conservatism explains an inverse latitudinal diversity gradient in freshwater arthropods. **Scientific Reports**, v. 6, p. 1-12, 2016. <https://doi.org/10.1038/srep26340>.
- OLIVEIRA, U.; SOARES-FILHO, B.; LEITAO, R. F. M.; RODRIGUES, H. O. BioDinamica: a toolkit for analyses of biodiversity and biogeography on the Dinamica-EGO modelling platform. **PeerJ**, v. 7, p. e7213, 2019. <https://doi.org/10.7717/peerj.7213>.
- PAN, H.; COLE, T. L.; BI, X.; FANG, M.; ZHOU, C.; YANG, Z.; ZHANG, G. High-coverage genomes to elucidate the evolution of penguins. **GigaScience**, v. 8, n. 9, p. 1-17, 2019. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giz117>.
- PASSCHIER, S.; BOHATY, S. M.; JIMENEZ-ESPEJO, F.; PROSS, J.; ROHL, U.; VAN DE FLIERDT, T.; BRINKHUIS, H. Early eocene to middle miocene cooling and aridification of east antarctica. **Geochemistry, Geophysics, Geosystems**, v. 14, n. 5, p. 1399-1410, 2013. <https://doi.org/10.1002/ggge.20106>.
- PINET, P. **Fundamentos de Oceanografia**. Rio de Janeiro: LTC, 2017. ISBN: 9788521633976.

- PUTZ, K.; REY, A. R.; SCHIAVINI, A.; CLAUSEN, A. P.; LUTHI, B. H. Winter migration of rockhopper penguins (*Eudyptes c. chrysocome*) breeding in the Southwest Atlantic: Is utilisation of different foraging areas reflected in opposing population trends?. **Polar Biology**, v. 29, n. 9, p. 735-744, 2006. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0110-0>.
- PUTZ, K.; SCHIAVINI, A.; REY, A. R.; LUTHI, B. H. Winter migration of magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) from the southernmost distributional range. **Marine Biology**, v. 152, n. 6, p. 1227-1235, 2007. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0770-5>.
- RODRIGUES, H. O.; SOARES-FILHO, B. S.; COSTA, W. L. D. S. Dinamica EGO, uma plataforma para modelagem de sistemas ambientais. **XIII Simposio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**, p. 3089-3096, 2007.
- ROY, Tui De. **Penguins on the Equator. Galapagos: Preserving Darwin's Legacy**. London: Bloomsbury Natural History, 2009. ISBN - 13: 978-1472928697.
- SLACK, K. E.; JONES, C. M.; ANDO, T.; HARRISON, G. L.; FORDYCE, R. E.; ARNASON, U.; PENNY, D. Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. **Molecular Biology and Evolution**, v. 23, n. 6, p. 1144-1155, 2006. <https://doi.org/10.1093/molbev/msj124>.
- STOBEL, C.; GALES, R. **Little Penguin: Fairy Penguins in Australia**. Sydney: University of New South Wales Press, 1987. ISBN - 13: 978-0868402901.
- STOKES, D. L.; BOERSMA, P. D.; DAVIS, L. S.; CONDOR, S. T.; MAY, N. Satellite Tracking of Magellanic Penguin Migration. **The Condor**, v. 100, n. 2, p. 376-381, 2015. <http://doi.org/10.2307/1370280>.
- STONEHOUSE, B. The General Biology and Thermal Balances of Penguins. **Advances in Ecological Research**, v. 4, p. 131-196, 1967. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60321-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60321-9).
- VEGA, G. C.; PERTIERRA, L. R.; OLALLA-TARRAGA, M. A. Erratum: MERRAclim, a high-resolution global dataset of remotely sensed bioclimatic variables for ecological modelling. **Scientific Data**, v. 5, n. 1, p. 180070, 2018. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.70>.
- VIANNA, J. A.; CORTES, M.; RAMOS, B.; SALLABERRY-PINCHEIRA, N.; GONZALEZ-ACUNA, D.; DANTAS, G. P. M.; MORGANTE, J.; SIMEONE, A.; LUNA-JORQUERA, G. Changes in abundance and distribution of Humboldt Penguin *Spheniscus humboldti*. **Marine Ornithology**, v. 42, n. 2, p. 153-159, 2014.