

ISSN 0376-4638

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA - FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

Revista del Museo de La Plata

2013

Sección Zoología, 20 (176): 20-39

## Sistemática, evolución y paleobiogeografía de los primates Platyrrhini

Marcelo F. Tejedor

Centro Nacional Patagónico - CONICET. Boulevard Alte. Brown 2915, (9120) Puerto Madryn, Provincia de Chubut, Argentina.

tejedor@cenpat.edu.ar

**RESUMEN.** Estudios recientes acerca de las relaciones filogenéticas entre los primates platirrininos, basados en datos morfológicos y moleculares, concuerdan en una división en tres familias: Atelidae, Pitheciidae y Cebidae, con la única excepción de *Aotus*, que dependiendo de enfoques moleculares o morfológicos, lo relacionan con cébidos o pitécidos, respectivamente. El registro fósil de los platirrininos procede de regiones distantes entre sí, siendo los más antiguos los que proceden del Oligoceno tardío de Bolivia (26 Ma). Estratos del Mioceno medio de La Venta, Colombia, y del Mioceno temprano a medio de Patagonia y Chile, se cuentan entre los yacimientos con mayor abundancia de platirrininos fósiles, representados por 11 géneros en La Venta, ocho en Argentina y uno en Chile, en un rango temporal desde aproximadamente 12 a 20 Ma, siendo más antiguos los de Patagonia y Chile. Los de La Venta son los más relacionados con formas actuales. Se recuperaron, además, dos géneros del Pleistoceno del este de Brasil, al menos tres taxones del Mioceno tardío de Río Acre, Brasil, y cuatro géneros del Pleistoceno y Holoceno de las Antillas. Estimaciones recientes sobre tiempos de divergencia en la filogenia de primates, sugieren una antigüedad para el *crown group* Platyrrhini que permite incluir a los primates patagónicos. Otro escenario que apoya una continuidad evolutiva entre las formas australes y las de estirpe amazónica, es un posible corredor paleobiogeográfico occidental sudamericano, considerando que para esos tiempos la cordillera de los Andes no representó una barrera significativa para la dispersión de los primates.

**Palabras clave:** *primates, Platyrrhini, sistemática, evolución, paleobiogeografía.*

**ABSTRACT.** Recent studies on the phylogenetic relationships among the platyrrhine primates based on morphological and molecular data, agree in a taxonomic arrangement of three families: Atelidae, Pitheciidae, and Cebidae, with the only exception of *Aotus*, alternatively related to cebids or pitheciids depending on molecular or morphological approaches, respectively. The platyrrhine fossil record comes from widespread regions, being the oldest the late Oligocene fossils from Bolivia (26 Ma). Fossiliferous strata ranging from the middle Miocene of La Venta, Colombia, to the early and middle Miocene from Patagonia and Chile are among the richest in producing fossil platyrrhines, represented by 11 genera from La Venta, 8 genera from Argentina, and one genus from Chile. These records come from a temporal span between approximately 12-20 Ma, being the oldest those from Patagonia and Chile. La Venta primates are closest to the extant forms. Two additional genera from the Pleistocene of Brazil have been also recovered, as well as three taxa from the late Miocene of Río Acre, Brazil, and four from the Pleistocene and Holocene of the Greater Antilles. Recent estimations on divergence times of the primate phylogeny suggest an age for the crown group Platyrrhini that allows the inclusion of the Patagonian fossil primates. Another scenario supporting the evolutionary continuity between the Patagonian and Amazonian lineages is a possible paleobiogeographic corridor throughout western South America, considering that by that time the Andean cordillera did not represent a significant geographic barrier to avoid the primate dispersal.

**Keywords:** *Primates, Platyrrhini, Systematics, Evolution, Paleobiogeography.*

## Introducción

Los Platyrrhini son un grupo de primates muy diversificados, cuya distribución geográfica en la actualidad se centra en la Región Neotropical, de acuerdo con la reciente revisión en reinos (ver Morrone, 2006, y referencias allí citadas), donde la Región Neotropical integra el Reino Holotropical. Ocupan los diversos nichos desde el sur de México hasta el norte y nordeste de Argentina, habiendo desarrollado adaptaciones a diversos ambientes y climas, aunque en su totalidad presentan hábitos arborícolas, situación que suele anteponerse a cualquier inferencia sobre comportamiento locomotor en el pasado evolutivo. Como resultado de las distintas adaptaciones ecomorfológicas, sus tamaños corporales son muy variables.

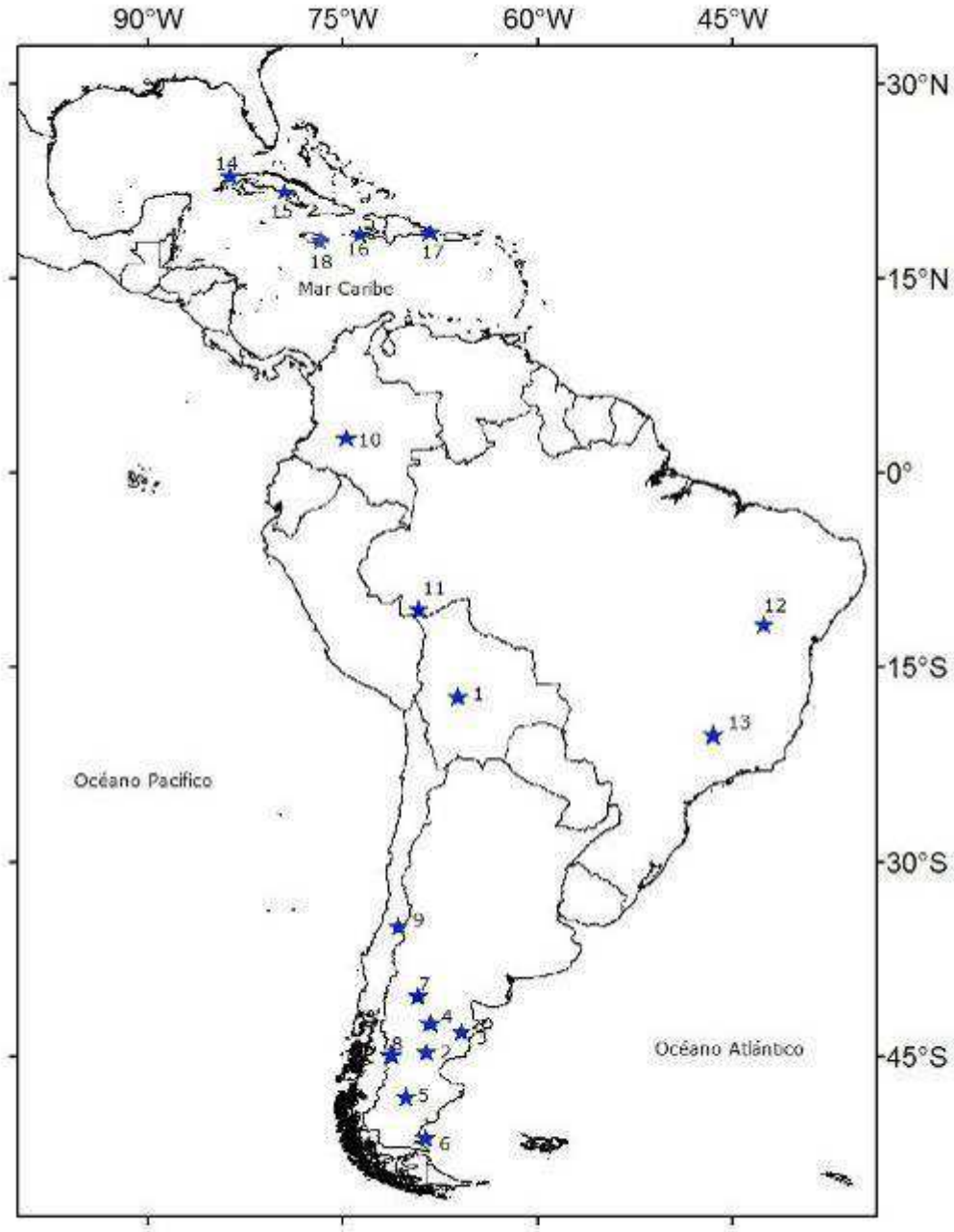
No obstante haber transcurrido un largo tiempo donde la clasificación de los Platyrrhini se sintetizaba en dos familias (Atelidae y Cebidae), luego de múltiples debates en torno a la taxonomía y filogenia del grupo, se arribó a un consenso acerca del reconocimiento de tres familias cuyas relaciones filogenéticas se consensuaron en su mayor parte, y lo positivo es la congruencia casi total entre los enfoques morfológicos y moleculares: Atelidae (Atelinae: *Ateles*, *Lagothrix*, *Brachyteles*; Alouattinae: *Alouatta*), Pitheciidae (Pitheciinae: *Pithecia*, *Chiropotes*, *Cacajao*; Homunculinae: *Callicebus*; Aotinae: *Aotus*) y Cebidae (Cebinae: *Cebus*, *Saimiri*; Callitrichinae: *Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus*, *Callimico*, *Saguinus*). A nivel genérico, solamente la posición de *Aotus* continúa siendo controvertida y será tratada más adelante en el presente trabajo, donde se propondrá una clasificación que también integra a los taxones extintos.

Más allá de su distribución actual, los platirrininos tienen un registro fósil relativamente diverso, aunque escaso en número de especímenes, y fueron recolectados en lugares tan dispares como la Patagonia y las Antillas Mayores, en el Caribe, además de yacimientos en regiones más coincidentes con su distribución actual, como Bolivia, Colombia y Brasil (Fig. 1). Los registros más antiguos proceden de Bolivia (26 Ma), en tanto le siguen cronológicamente aquéllos procedentes de Patagonia (entre 20 y 15,7 Ma), y es entre estos últimos taxones extintos donde encontramos una distribución fuera del Neotrópico, ya que la Patagonia forma parte de la Región Andina del Reino Austral, como Subregión Patagónica (Morrone, 2006). Desde una óptica paleontológica, el estudio de las faunas de mamíferos cenozoicos y sus respuestas adaptativas en relación con la existencia de ambos reinos y sus regiones en el continente sudamericano, aún no ha arrojado información relevante e integral como para comprender la interacción entre esas regiones bióticas en el pasado. Sin embargo, cabe resaltar que las respuestas de las faunas nativas de mamíferos sudamericanos sí pudieron coevolucionar en esa interacción biótica, en tanto los primates, como grupo inmigrante hacia mediados del Terciario (¿Oligoceno temprano?), quizás tuvieron una respuesta diferencial, aunque por el momento esta aseveración entra en la órbita mayormente especulativa. La respuesta a esa interacción entre ambos reinos es de suma importancia desde el punto de vista filogenético, porque se han formulado al menos dos hipótesis acerca de la radiación de los primates patagónicos que serán tratadas en este trabajo, e involucran a ambos reinos presentes en América del Sur.

La Patagonia argentina cuenta con el considerable registro de ocho géneros descritos y uno adicional en proceso de descripción, de un total de 28 géneros extintos registrados en Sudamérica y el Caribe, más dos especies extintas de un género aún viviente. El resto de los géneros fósiles se halla mayormente en Colombia (11 hasta el momento), donde ya se verifican patrones morfológicos más modernos, en muchos casos precursores de la anatomía y adaptaciones de los clados vivientes, de modo que en algunos de ellos pueden reconocerse similitudes que los hacen prácticamente indistinguibles de las formas actuales.

Este trabajo tiene por objetivo realizar una actualización de los datos disponibles acerca de los platirrininos fósiles, destacando ciertas hipótesis a considerar en futuras investigaciones, y aplicando un

enfoque ecofilogenético (ver Rosenberger *et al.*, 2009). Especialmente, se intentará correlacionar las formas patagónicas con aquéllas de Colombia, enfrentando el desafío de la falta de registro de primates fósiles en regiones geográficamente intermedias, más allá de la existencia de otras faunas de mamíferos que darían cuenta de potenciales asociaciones paleoecológicas con primates.



**Figura 1.** Mapa indicando la totalidad de los yacimientos fosilíferos con presencia de primates platrinos. 1: Salla, Bolivia (*Branisella*, *Szalatavus*); 2: Gran Barranca, Chubut, Argentina (*Mazzonicebus*); 3: Gaiman, Chubut, Argentina (*Dolichocebus*); 4: Pampa de Sacanana, Chubut, Argentina (*Tremacebus*); 5: Formación Pinturas (*Soriacebus*, *Carlocebus*, *Gen. et sp. nov.*); 6: Yacimientos costeros de la Formación Santa Cruz (Killik Aike Norte, Monte Observación, Estancia La Costa; *Killikaike*, *Homunculus*), Santa Cruz, Argentina; 7: Cañadón del Tordillo, Neuquén, Argentina (*Proteropithecina*); 8: Alto Río Cisnes, Chile; 9: Formación Abanico, Chile (*Chilecebus*); 10: La Venta, Colombia (*Cebupithecina*, *Stirtonia*, *Neosaimiri*, *Laventiana*, *Nuciraptor*, *Miocallicebus*, *Micodon*, *Lagonimico*, *Mohanamico*, *Patasola*, *Aotus dindensis*); 11: Río Acre, Brasil (*Acrecebus*, *Solimoea*); 12: Toca de Boa Vista, Bahía, Brasil (*Protopithecus*, *Caipora*, *Alouatta mauroi*); 13: Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil; 14: Pinar del Río, Cuba; 15: Domo de Zaza, Cuba; 16: Trouing Jérémie, Haití (*Insulacebus*); 17: Cueva de Berna y Parque Nacional Padre Nuestro, República Dominicana (*Antillothrix*); 18: Long Mile Cave y Jackson's Bay Caves, Jamaica (*Xenothrix*).

## El registro fósil de los platirrininos

### Bolivia

Los registros más antiguos de platirrininos proceden de Bolivia, de la localidad de Salla, y fueron datados en unos 26 Ma (Oligoceno tardío, Edad-Mamífero Deseadense) (Kay *et al.*, 1998); se trata de los géneros *Branisella* y *Szalatavus* (Hoffstetter, 1969; Rosenberger *et al.*, 1991a; Takai *et al.*, 2000). Pese a que son restos bien conocidos en cuanto a piezas dentarias y mandibulares, sus relaciones son aún escasamente comprendidas, a excepción de ciertos caracteres que los acercan a los Callitrichinae (i.e., premolares y molares superiores de perímetro subtriangular, morfología de p2). Considerando su situación geográfica, cabe esperar que hayan tenido un importante papel en la radiación antigua de los platirrininos, pero su aislamiento geográfico y temporal respecto de los primates patagónicos, además de sus sustanciales diferencias morfológicas, no permiten hoy establecer vínculos con los últimos, y mucho menos con los posteriores registros del Mioceno medio de Colombia. Se ha postulado la posibilidad de que *Branisella* tuviera hábitos terrestres basado en la elevación de sus coronas molares, así como el notable desgaste de los mismos, lo cual llevó a hacer analogías con catarrinos del viejo mundo con hábitos terrestres (Kay *et al.*, 2002). Por otra parte, los paleoambientes inferidos para Salla coinciden con ambientes abiertos y pastizales, con una fauna de mamíferos que presenta molares predominantemente de coronas elevadas (MacFadden, 1990). Estas conclusiones presentadas por Kay *et al.* (2002) continúan siendo controvertidas pero no hacen más que reafirmar las peculiares características de *Branisella*. De esta manera, los primates extintos de Salla se hallan en un enclave de suma importancia, pero que hoy no contribuye significativamente a comprender los estadios iniciales de la radiación de los platirrininos.

### Sudamérica austral: Patagonia argentina y Chile central

La Patagonia argentina ha ofrecido interesantes restos fósiles de primates desde los tiempos de Ameghino, ya con la descripción del más antiguo registrado en Argentina, *Homunculus patagonicus* (Ameghino, 1891) (Fig. 2 b, d), un primate que se popularizó en su momento por ser vinculado por Ameghino con la línea evolutiva humana. Hoy en día sabemos que *Homunculus* es uno de los primates fósiles mejor representados, y entre lo recuperado se cuentan materiales craneales, dentarios y postcraneales que contribuyen a esclarecer sus probables relaciones con el actual género *Callicebus* (ver Tejedor, 2000; Tejedor y Rosenberger, 2008). Fueron recolectados en la región sudoriental de la Provincia de Santa Cruz, en sedimentos datados en unos 16,5 Ma (Mioceno inferior-tardío, Edad-Mamífero Santacrucense; Fleagle *et al.*, 1995; Tejedor *et al.*, 2006), especialmente en las localidades de Monte Observación y Estancia La Costa. Los restos más sugestivamente similares a *Callicebus* son los molares, que presentan el mismo aspecto cuadrangular, de cúspides prominentes e hipocono bien desarrollado, además de incisivos relativamente reducidos y procumbentes a la manera de *Callicebus*. No obstante, su morfología mandibular es muy semejante a la del actual *Aotus*, y está representada por el neotipo (Tejedor, 2000; Tejedor y Rosenberger, 2008) y por un espécimen recientemente descrito (Perry *et al.*, 2010). Estas semejanzas morfológicas con *Aotus* y *Callicebus* permiten extenderse para justificar las relaciones filogenéticas propuestas para ambos géneros dentro de los Pitheciidae.

No obstante ser históricamente el registro más antiguo, *Homunculus* no es el primate patagónico de mayor antigüedad conocido hasta el momento. Es en la Provincia de Chubut donde hallamos tres géneros que datan de aproximadamente 20 Ma (Mioceno inferior, Edad-Mamífero Colhuehuapense). En primer lugar, *Tremacebus harringtoni* (Rusconi, 1935; Hershkovitz, 1974), que se conoce por un cráneo sin mandíbula y con la dentición muy deteriorada, procedente de la localidad de Sacanana,

centro-norte de Chubut, y presenta ciertas afinidades con el actual *Aotus* (Fleagle & Rosenberger, 1983). Las órbitas algo más grandes sugieren primitivas adaptaciones a la nocturnidad, aunque es difícil establecerlo con certeza. Por otra parte, un trabajo reciente (Kay *et al.*, 2004) rechaza la posibilidad de que *Tremacebus* haya sido nocturno y, por ende, relacionado al actual *Aotus*. En este punto es importante advertir que en las relaciones filogenéticas respecto de *Aotus*, no necesariamente estaría implicada la nocturnidad o caracteres ligados a esa adaptación. Cabe destacar que *Aotus* es el único representante del suborden Anthropeida (Catarrhini y Platyrrhini) de hábitos nocturnos, algo que anatómicamente se ve reflejado en el considerable tamaño de sus órbitas y en el gran volumen relativo del bulbo olfatorio en proporción al tamaño del cerebro. Kay *et al.* (2004), mediante un CT scan del holotipo de *Tremacebus*, verificaron que el tamaño de su bulbo olfatorio era más reducido que en *Aotus*, y cercano al promedio de los actuales Anthropeida diurnos, concluyendo que no podría haber relación filogenética entre ambos géneros con esa condición anatómica diferencial. No obstante, y considerando la antigüedad de *Tremacebus*, es esperable que la nocturnidad haya evolucionado más tarde en el linaje de *Aotus*, y en consecuencia el mayor tamaño del bulbo olfatorio, de ahí que no sea una comparación estrictamente basada en la nocturnidad la que nos interese para establecer estas relaciones; no sorprende que en los primates patagónicos se hallen numerosos caracteres primitivos e inusuales. Entonces, cabe suponer que *Aotus* evolucionó secundariamente hacia la nocturnidad a partir de ancestros diurnos. Pero observando las características craneales de *Tremacebus*, se pueden hallar algunas que lo acercan a *Aotus*, como sus órbitas relativamente amplias y expandidas lateralmente, con una marcada constricción postorbital. Descartar la posible relación filogenética entre *Aotus* y *Tremacebus* principalmente sobre la base de las diferencias en el desarrollo del bulbo olfatorio, no tiene fundamentos sólidos desde el punto de vista adaptativo.

*Dolichocebus gaimanensis* fue registrado también en Chubut, pero en las proximidades de Gaiman (Bordas, 1942; Kraglievich, 1951), y consiste en un cráneo sin mandíbula y algo deformado, además de varios restos dentarios que fueron atribuidos al mismo género (Kay *et al.*, 2008). *Dolichocebus* fue vinculado con el actual *Saimiri* (Rosenberger, 1979; Fleagle y Rosenberger, 1983; Tejedor, 2000) y, por ende, integrante de los Cebinae, debido a la dolicocefalia verificada en su cráneo (algo discutido por Kay *et al.*, 2008), así como la forma de sus órbitas elongadas verticalmente, y la estrechez del espacio interorbitario, caracteres muy evidentes en *Saimiri*. La presencia en *Dolichocebus* de una fenestra interorbitaria, carácter distintivo de *Saimiri*, ha sido discutida reiteradamente debido a la posibilidad de que pueda ser resultado de una rotura durante la preparación del material, originalmente cubierto de matriz sedimentaria (Rosenberger, 1979; Kay *et al.*, 2008). Por características de los dientes aislados, hace más de dos décadas se propusieron posibles afinidades con *Saimiri* o calitriquinos (Fleagle y Kay, 1989), pero recientemente los mismos autores lo situaron como grupo *stem* de los platirrininos (Kay *et al.*, 2008). Existen similitudes importantes entre los molares superiores de *Dolichocebus* y *Killikaike*, otro posible cebino (ver más abajo), en tanto los molares inferiores de *Dolichocebus* tienen semejanzas indiscutibles con los de *Neosaimiri*, un cebino de La Venta, Colombia (Stirton, 1951; Takai, 1994).

Continuando con los registros más antiguos de Patagonia, en la localidad de Gran Barranca hallamos a *Mazzonicebus almendrae*, descrito recientemente (Kay, 2010). *Mazzonicebus* ha sido vinculado por su autor con el más moderno *Soriacebus* (de la Formación Pinturas, en la Provincia de Santa Cruz, datada en alrededor de 17 Ma; Mioceno inferior, Edad "Pintureense"; Fleagle *et al.*, 1995), de la subfamilia Soriacebinae, aunque como parte de ese gran grupo *stem* de primates patagónicos que, según el autor, nada habrían tenido que ver con la posterior radiación de los anatómicamente más modernos primates del Mioceno medio de Colombia. Estas afirmaciones acerca de la casi nula influencia de los platirrininos patagónicos en la subsecuente radiación septentrional, fueron vertidas en distintas publicaciones recientes (Kay *et al.*, 2008; Kay, 2010; Kay y Fleagle, 2010). *Mazzonicebus* se

caracteriza por poseer incisivos procumbentes y comprimidos lateralmente, por los premolares anteriores grandes y los molares inferiores relativamente cuadrangulares, y por los molares superiores con un reducido hipocono. Estos caracteres, casi en su totalidad, se asemejan a aquéllos que presenta *Soriacebus*, a excepción de los molares inferiores, ya que el motivo de la controversia generada por *Soriacebus* desde su descripción original (Fleagle *et al.*, 1987; Fleagle, 1990) se centró en torno a los molares inferiores elongados, de amplio trigónido y estrecho talónido. Si no se consideraran estos últimos caracteres, *Soriacebus* sería, del mismo modo que *Mazzonicebus*, con certeza y sin controversias, un primitivo Pitheciinae (Tejedor, 2005) con las adaptaciones dentarias y mandibulares que anuncian a los extintos *Cebupithecia* y *Nuciruptor*, del Mioceno medio de Colombia, y a los actuales *Pithecia*, *Chiropotes* y *Cacajao*. Las discusiones se sucedieron, aunque la explicación más plausible indica que los pitecinos se caracterizan por un poderoso aparato masticatorio de molares cuadrangulares y escaso relieve oclusal, y especialmente por un complejo dentario anterior formado por incisivos procumbentes y estiliformes, grandes caninos proyectados y grandes premolares anteriores, caracteres todos que derivan de su dieta a base de frutos duros y semillas, siendo los frugívoros más especializados entre los platirrinos. El hallazgo de *Mazzonicebus* ayuda a justificar la hipótesis de que, conjuntamente con *Soriacebus*, representan primitivos Pitheciinae de la Patagonia, sobre la base del complejo dentario anterior que sin dudas prelude a estos primates.

También en la Formación Pinturas se registró *Carlocebus*, con dos especies, *C. carmenensis* y *C. intermedius* (Fleagle, 1990), esta última pobremente representada. *Carlocebus* se asemeja a *Homunculus* en muchas de sus características dentarias, al extremo de que Fleagle *et al.* (1987) originalmente describieron los dos especímenes mandibulares conocidos de *C. intermedius* como *Homunculus sp.*, reconociendo posteriormente su estatus genérico (Fleagle, 1990). *Carlocebus* podría diferenciarse de *Homunculus* por su mayor tamaño y sus molares más bunodontes, con cúspides redondeadas y crestas menos marcadas que en *Homunculus*. En términos generales, ambos podrían incluirse en un mismo clado monofilético, conjuntamente con *Callicebus*.

Adicionalmente, de la Formación Pinturas procede un nuevo género aún no publicado (Tejedor, Rosenberger y Novo, en preparación), pero que tiene también afinidades con *Carlocebus* y *Homunculus*, aunque de mayor tamaño y bunodontia.

El primate fósil más austral descubierto hasta el momento es *Killikaike blakei*, de la margen norte del estuario del río Gallegos, Estancia Killik Aike Norte, Provincia de Santa Cruz (Tejedor *et al.*, 2006) (Fig. 2 a, c). Consiste en un cráneo parcial de excelente preservación, que consta del rostro completo y el frontal, incluyendo el molde endocraneano del cerebro anterior, así como la dentición superior bastante completa y bien conservada (Fig. 1); adicionalmente, se halló un fragmento de maxilar con tres molares superiores de morfología idéntica a los molares del holotipo. El rostro de *Killikaike* muestra semejanzas con los cebinos, especialmente *Saimiri*, por la morfología de las órbitas que, del mismo modo que ocurre en *Dolichocebus*, son elongadas verticalmente y su tabique interorbitario es estrecho. El molde endocraneano de *Killikaike* se ha preservado intacto, inclusive la totalidad del hueso frontal, que es considerablemente elevado, lo cual nos ha permitido estimar el volumen del cerebro anterior, que se correlaciona perfectamente con el tamaño total del cerebro (Jerison, 2006). El cerebro de *Killikaike* registra una capacidad de los lóbulos frontales (1,6 ml) que lo acerca al promedio del actual *Saimiri* (1,8 ml) y contrasta, por ejemplo, con el menor promedio para *Callicebus* (1,0 ml), un platirrino de similar tamaño corporal. Esto tiene implicancias evolutivas relevantes, ya que *Killikaike*, con unos 16,5 Ma de antigüedad, se posiciona como el primate que más antiguamente ha tenido un incremento dramático del tamaño del cerebro, inclusive varios millones de años antes que nuestros ancestros homínidos. Es sabido que los actuales *Saimiri* y *Cebus* presentan un cerebro mayor que otros primates, proporcionalmente al tamaño corporal, y esta situación sólo se verifica convergentemente en los homínidos. No obstante, el rostro de *Killikaike* es bastante prognato,

como ocurre en todos los platirrininos fósiles de Patagonia de los que se conservan restos craneales. Esta morfología ha sido interpretada como una característica que define al grupo patagónico como *stem* de los restantes Platyrrhini (Kay *et al.*, 2008; Kay y Fleagle, 2010); sin embargo, no se ha considerado la posibilidad de que sean, en realidad, características primitivas retenidas de potenciales ancestros del Viejo Mundo, ya que aquéllos conservan el mismo prognatismo típico de los primates primitivos, previos a la divergencia entre platirrininos y catarrinos. En este sentido, es esperable que el rostro prognato de *Killikaike* difiera del actual *Saimiri* y también de *Cebus*, y por otra parte ambos son portadores del rostro más reducido entre los primates del Nuevo Mundo. Esta característica acompaña la estrechez interorbitaria extrema (de modo que en *Saimiri* se forma también una fenestra en la pared interorbitaria) y el enorme desarrollo del cerebro anterior. Los molares superiores de *Killikaike* conservan similitudes con *Dolichocebus*, con crestas algo más marcadas que en *Homunculus* e hipocono bien desarrollado, pero que no igualan a *Saimiri* en su morfología general. Vale decir que las mayores similitudes con *Saimiri* se hallaron a partir de comparaciones de las órbitas y el hueso frontal sumado al endocráneo.



**Figura 2.** Comparación entre MPM-PV 5000, holotipo de *Killikaike blakei* (a, c), y MACN-A 5968, cráneo parcial de *Homunculus patagonicus* (b, d), en vista frontal y lateral. Son dos formas representativas del registro fósil patagónico, demostrando las diferencias morfológicas fundamentales entre cebinos y homunculinos primitivos mencionadas en el texto.

Completa el registro de pitecinos en la Patagonia *Proteropithecina neuquenensis*, con escasos restos dentarios y un astrágalo recolectados en Cañadón del Tordillo, Provincia de Neuquén, con una edad absoluta de 15,7 Ma (Kay *et al.*, 1998). Los incisivos inferiores de este primate muestran las características típicas de *Soriacebus* o *Mazzonicebus*, elongados y estiliformes, aunque sus molares poseen rasgos más avanzados en dirección a los pitecinos actuales, con coronas bajas y relieve oclusal no tan marcado.

Como parte de esta radiación austral, es destacable el hallazgo de *Chilecebus carrascoensis*, que si bien se registró en la Formación Abanico, Chile central (Flynn *et al.*, 1995), temporal y geográficamente es probable que se integrara con los platirrininos patagónicos, demostrando de esta



manera que la cordillera de los Andes no significó una barrera de importancia para la dispersión de los primates durante el Mioceno inferior. *Chilecebus* está datado en unos 20 Ma, antigüedad equivalente a los registros colhuehuapenses de Chubut, Argentina. Es inusual, no obstante, la morfología de *Chilecebus*, consistente en un cráneo sin mandíbula que preserva la totalidad de los dientes *in situ* y con relativamente buena conservación. El tamaño del cráneo es muy pequeño, mientras que los molares son proporcionalmente enormes e incluso el paladar es reducido. Ese tamaño proporcional es inusual y no visto en ningún platirrino actual o extinto. Los molares superiores tienen una morfología también inusual, aunque conservan caracteres primitivos, como el gran tamaño del hipocono, que se desplaza distolingualmente y está emplazado en un fuerte cíngulo lingual completo, aunque también cabe notar que existe un cíngulo labial en molares superiores; la presencia simultánea de ambos cíngulos bien desarrollados, labial y lingual, da cuenta de su estado primitivo. Los P3-4 son elongados transversalmente con un ancho equiparable al M1, situación que los relacionaría con los cebinos, únicos entre los platirrininos que desarrollaron esa estructura para los premolares superiores. No obstante, el P2 es pequeño y subtriangular, característica también primitiva; en este sentido, *Chilecebus* se asemeja a *Branisella*, quien también posee un pequeño P2 proporcionalmente a P3-4, aunque estos dos últimos dientes difieren sustancialmente de la estructura vista en *Chilecebus*, y se acercan más a los Callitrichinae. En suma, y más allá de las particularidades de *Chilecebus*, es probable que se trate de un primitivo cebino, de los que ya hay registros para ese momento en Patagonia, con el género *Dolichocebus*, o al menos un cébido en sentido más amplio.

### Los platirrininos anatómicamente más modernos

En el norte del Neotrópico encontramos la fauna de mamíferos de La Venta, en Colombia, con una buena representatividad de primates fósiles, hasta el momento los más diversos del registro sudamericano. Estos sedimentos datan del Mioceno medio, entre aproximadamente 11,6 y 13,5 Ma (Flynn *et al.*, 1997), y podrían considerarse como portadores de una fauna de primates que anuncia la morfología de varios de los clados actuales, en algunos casos tan avanzados que han sido considerados dentro de géneros aún vivientes, o se intentaron sinonimizar debido a las extraordinarias semejanzas. Fue desde mediados del siglo XX que comenzaron los trabajos en La Venta, con la iniciativa de Robert Stirton de la Universidad de California, en Berkeley. Algunos de los primeros primates registrados en Colombia son los más relacionados a los actuales, como *Neosaimiri fieldsi*, *Stirtonia tatacoensis* y *S. victoriae*, y *Cebupithecia sarmientoi*, vinculados a los linajes de los actuales *Saimiri*, *Alouatta* y Pitheciinae, respectivamente (Stirton, 1951; Hershkovitz, 1970; Kay *et al.*, 1987; Takai, 1994). En el caso de *Neosaimiri fieldsi*, se registraron abundantes dientes aislados y restos mandibulares, siendo la morfología extraordinariamente similar a *Saimiri*. También fue descrito *Laventiana annectens*, sobre la base de una mandíbula bien conservada con la dentición bastante completa, por lo cual esta especie fuera relacionada cercanamente a *Neosaimiri* (Rosenberger *et al.*, 1991b). Sin embargo, algunos autores consideran a *Laventiana* como sinónimo de *Neosaimiri* (e.g., Takai, 1994; Meldrum y Kay, 1997), debido a la variabilidad en la presencia de una foseta distolingual en los molares inferiores, un carácter que distingue a *Laventiana*, pero también se presenta con desarrollo variable en molares aislados asignados a *Neosaimiri* (Takai, 1994). En definitiva, y más allá de la validez o no de *Laventiana*, los cebinos están representados indudablemente en La Venta con una morfología casi indistinguible de *Saimiri*, con caracteres tales como una mandíbula baja y robusta, premolares superiores elongados transversalmente, molares inferiores con cíngulo labial remanente y crestas marcadas, del mismo modo que en los molares superiores, y estos últimos también con un mesostilo labial.

Respecto a *Stirtonia*, con sus dos especies, *S. tatacoensis* (Stirton, 1951; Hershkovitz, 1970) y *S.*



*victoriae* (Kay *et al.*, 1987), es tan cercano al actual *Alouatta* que su estatus genérico podría cuestionarse. Está representado por algunos dientes y fragmentos de maxilares y mandíbula, con una preservación que permite identificar ya las adaptaciones dentarias conducentes a *Alouatta* en estas formas del Mioceno medio, entre algunas, las muy marcadas crestas cortantes en premolares y molares, el desarrollado cíngulo labial en los molares superiores, y los amplios talónidos y reducidos trigónidos en los molares inferiores, todos caracteres exclusivos y compartidos con *Alouatta*.

Y como corolario de tipos adaptativos modernos, en La Venta también hallamos a *Cebupithecia sarmiento*, un incuestionable pitecino cercanamente relacionado al actual *Pithecia*, tanto que presenta las mismas adaptaciones dentarias con algunos rasgos más primitivos en los molares, aunque ya preludiando la estructura relativamente plana de sus coronas, con un bajo relieve oclusal que se acentúa en los actuales pitecinos, incluyendo en estos últimos la crenulación típica en la superficie de oclusión. Pero es el complejo de la dentición anterior lo que demuestra fehacientemente las fuertes afinidades entre *Cebupithecia* y pitecinos, desarrollando unos incisivos procumbentes y caninos grandes y proyectados, esta vez emplazados en una sínfisis mandibular que se aproxima a la forma de “U”, a diferencia de la forma de “V” que muestran las especies patagónicas. *Cebupithecia* exhibe un marcado diastema entre caninos e incisivos superiores, pero aún no tan desarrollado entre caninos e incisivos inferiores, recordando que esta última es una adaptación netamente pitecina, ya que escapa a las relaciones funcionales esperadas para los diastemas en primates, es decir, para la oclusión con caninos muy desarrollados. En este último caso, el espacio provisto por ambos diastemas facilita la sujeción de los ítems alimentarios durante la poderosa incisión (Rosenberger, 1992). Otro pitecino reconocido para La Venta es *Nuciraptor rubricae* (Meldrum & Kay, 1997), con adaptaciones similares a *Cebupithecia*, representado por una mandíbula con la presencia de incisivos bien preservados y procumbentes, comprimidos, aunque los caninos inferiores son más pequeños de lo esperado; asimismo, los premolares inferiores son cortos ántero-posteriormente, otro carácter que también comparte con *Cebupithecia* y distingue a ambos de los alargados p3-4 de los actuales pitecinos. No obstante estas diferencias, es incuestionable la atribución de *Nuciraptor*, así como de *Cebupithecia*, a los Pitheciinae (Meldrum & Kay, 1997), demostrando que ciertas morfologías inusuales aparecen en taxones cuyo estatus subfamiliar no ha sido cuestionado.

En tiempos más recientes se halló en La Venta una especie relacionada al linaje del actual género *Callicebus*, *Miocallicebus villaviejai*, que si bien está pobremente representada por un fragmento de maxilar con la raíz de M1, un M2 desgastado y un M3 roto, exhibe una morfología general que la asemeja notablemente a *Callicebus*, aunque su tamaño es mayor (Takai *et al.*, 2001).

Existen algunas controversias en torno a las relaciones filogenéticas de ciertos taxones de La Venta, que no se asemejan a los antes mencionados, y que contradicen la hipótesis de que los primates de La Venta serían representantes de formas modernas. Tal es el caso de *Lagonimico conclucatus*, un cráneo aplastado que conserva la mandíbula e incluye importante información de la anatomía craneal y dentaria, y que fuera descrito originalmente como un calitriquino gigante (Kay, 1994). Posteriormente, Rosenberger (2002) lo vinculó a los pitecinos en razón de su morfología mandibular. Lejos de parecer una contradicción, los caracteres de *Lagonimico* realmente contradicen los patrones dentario y mandibular, ya que por su morfología dentaria, especialmente de los dientes superiores, sería lógico vincularlo con los calitriquinos, dado que presenta molares superiores triangulares, con hipocono ausente y un muy reducido M3. Más inquietante aun es la morfología de los premolares superiores, de forma “arriñonada”, es decir, con sus lados mesial y distal cóncavos, del mismo modo que ocurre en los Callitrichinae. La mandíbula de *Lagonimico* escapa al patrón calitriquino por presentar un cuerpo profundo posteriormente y una rama ascendente alta y estrecha antero-posteriormente, caracteres que Rosenberger (2002) relacionó coherentemente con los pitecinos. Para correlacionar ambos patrones, mandibular y dentario, habría que pensar en alternativas filogenéticas

más allá de las planteadas para calitriquinos y pitecinos, ya que *Lagonimico* es del tamaño de un *Callicebus* actual, algo mayor que los más grandes calitriquinos conocidos. *Lagonimico* tiene mandíbula muy semejante a *Callicebus* con dientes más típicos de calitriquinos, y la realidad es que ambos taxones comparados no presentan ninguna cercanía filogenética, y los caracteres de *Lagonimico* no son intermedios, de modo que para dilucidar su posición filogenética deberá aguardarse por hallazgos futuros. No existen en La Venta otros primates que puedan arrojar luz sobre este intrincado problema.

*Mohanamico hershkovitzi* (Luchterhand *et al.*, 1986) fue durante mucho tiempo motivo de debate, ya que luego de la descripción de *Aotus dindensis* (Setoguchi y Rosenberger, 1987), se originaron polémicas en torno a su posible sinonimia (ver Meldrum y Kay, 1997). Se argumentó que *Mohanamico* y *Aotus dindensis* procedían del mismo sitio y nivel estratigráfico, y que poseen similar tamaño y morfología (Meldrum y Kay, 1997), pero nuevos especímenes asignados a *A. dindensis* (Takai *et al.*, 2009) refuerzan la identidad de ese taxón. Una revisión del material de ambas especies permite observar diferencias sustanciales, ya que los premolares y molares de *A. dindensis* difieren de *Mohanamico* en su mayor talónido proporcionalmente al tamaño del trigónido. *Mohanamico* presenta una estructura que podría asimilarse a los calitriquinos (ver también Rosenberger *et al.*, 1990; Meldrum y Kay, 1997) por el desarrollo del trigónido y la mayor elongación de los molares, en oposición a *A. dindensis*, además de poseer trigónido y talónido de similar altura. Estos caracteres recuerdan a ciertos calitriquinos con mayor probabilidad, pero de ningún modo son similares a los de *A. dindensis*.

Entre otros posibles calitriquinos se encuentra *Patasola magdalenae*, que inicialmente se describió como una forma intermedia entre los Callitrichinae y *Saimiri* (Kay y Meldrum, 1997), y en verdad comparte ciertos caracteres con ambos, o al menos se incluye entre los Cebidae. Es posible que esta frecuencia de caracteres compatibles con un patrón calitriquino se deba a una amplia radiación previa del grupo, que hasta hoy es prácticamente desconocido para toda América del Sur. Entre los muy escasos restos de Callitrichinae recuperados se encuentra *Micodon kiotensis*, de muy pequeño tamaño, aunque se conoce limitada información a partir de un molar superior aislado, un incisivo y un premolar inferior (Setoguchi y Rosenberger, 1985); este pobre registro impide esbozar posibles afinidades, más allá de su pequeño tamaño y reducido hipocono y cíngulo lingual, que lo vincularían con los calitriquinos casi indudablemente.

### **El Caribe y el Cenozoico tardío de América del Sur**

Ha sido tan diversa y variada la evolución de los platirrinos, que encontramos registros fósiles en las Antillas Mayores (Cuba, Jamaica, Haití y República Dominicana), donde hoy no habitan primates nativos neotropicales, además de tratarse de regiones insulares separadas del continente hace millones de años (ver más abajo). Es probable que la gran antigüedad de divergencia sea responsable de la morfología inusual que exhiben los platirrinos del Caribe. *Xenothrix macgregori* fue descubierto en sedimentos del Pleistoceno de Jamaica (Williams y Koopman, 1952; Rosenberger, 1977; MacPhee y Horovitz, 2004), contándose varios especímenes dentarios, mandibulares y maxilares con una inusual dentición, y ha sido relacionado principalmente con los pitécidos, como *Aotus* (Rosenberger, 2002) y *Callicebus* (MacPhee y Horovitz, 2004), aunque dada su particular morfología dentaria -única entre los platirrinos- las afinidades son aún más inciertas. *Antillothrix bernensis* fue originalmente descrito para el Holoceno de la República Dominicana (Rímoli, 1977; MacPhee *et al.*, 1995). Se suman a este taxón, los recientes descubrimientos de dos cráneos y material postcranial (Kay *et al.*, 2011; Rosenberger *et al.*, 2011) con algunas similitudes fenéticas con los cebinos, aunque algunas características particulares los alejan de ese grupo. En Haití se ha descrito un género y especie

nuevos que incrementan la distinción de esta radiación caribeña; se trata de *Insulacebus toussaintiana*, del Cuaternario tardío y con ciertas características dentarias primitivas que lo asemejan a algunos primates patagónicos (Cooke *et al.*, 2011). Los autores sugieren una relación entre *Insulacebus* y *Xenothrix*, y que quizás la hipótesis de relaciones filogenéticas con *Callicebus* sean factibles, como lo señalaran MacPhee y Horovitz (2004), además de una eventual radiación interantillana. Finalmente, en Cuba se registraron dos especies de *Paralouatta*, *P. varonai*, posiblemente del Pleistoceno temprano (Rivero y Arredondo, 1991; Horovitz y MacPhee, 1999) y *P. marianae*, representado por un astrágalo procedente de sedimentos del Mioceno temprano (MacPhee *et al.*, 2003), es el primate más antiguo registrado para las islas del Caribe. *Paralouatta varonai* consiste en un cráneo algo deteriorado, con dientes gastados, pero muy informativo, además de restos mandibulares y dentarios aislados, y fue relacionado originalmente con *Alouatta* (Rivero y Arredondo, 1991), aunque Horovitz y MacPhee (1999) lo integran conjuntamente con *Antillothrix*, *Callicebu* y *Xenothrix* en un clado interantillano, a su vez vinculado con los pitécidos continentales a través de la relación con *Callicebus*. Recientemente, se mencionaron varias características que refuerzan la hipótesis de relación filogenética entre *P. varonai* y los alouattinos, siendo la morfología craneal la más clara evidencia (Cooke *et al.*, 2007; Rosenberger *et al.*, en prensa).

Continuando con los registros de primates en regiones de importancia biogeográfica, hallamos unos escasos restos aislados en la región del Río Acre, en el oeste amazónico, que no obstante aportan información en un lapso temporal donde no contamos con ningún registro fósil dentro de Sudamérica o el Caribe. De la Formación Solimões (Mioceno tardío) proceden al menos tres especies de primates de las cuales sólo se conservan dientes aislados. Se reportó un molar inferior aislado asignable a *Stirtonia*, y por ende considerado un alouattino que persistiría desde el Mioceno medio de Colombia hasta el final de esa época en Acre, un molar inferior adicional más un P3-4 de la nueva especie *Solimoea acensis*, vinculado a los atelinos, y un molar superior que se asigna al nuevo género *Acrecebus fraileyi*, con claras similitudes con el actual *Cebus*, aunque de un tamaño notablemente mayor (Kay y Cozzuol, 2006, y referencias allí citadas). Como se desprende de la escasez de estos especímenes, no es posible especular cómo ha sido la radiación de los platirrininos para estos momentos, aunque se distingue claramente que los alouattinos estuvieron presentes desde el Mioceno medio, continuando al Mioceno tardío con ciertos caracteres conservadores y que son asignables a *Stirtonia*, aunque resta analizar las relaciones de *Solimoea*, que los autores refieren a una única especie de atelino, aunque la apariencia de ambos especímenes permite observar que corresponderían a dos taxones distintos, siendo el molar inferior posiblemente de un alouattino.

En tanto, *Acrecebus* se convierte en la única evidencia clara del linaje de *Cebus* antes del Holoceno. Es un M2 que posee todas las características destacadas en *Cebus*, e incluso la inusual bunodoncia de este género viviente, no comparable con la de ningún otro platirrinino.

También en Brasil, pero hacia las regiones orientales en los estados de Bahía y Minas Gerais, encontramos las especies extintas del Pleistoceno, *Protopithecus brasiliensis* (Lund, 1840; Hartwig y Cartelle, 1996) y *Caipora bambuorum* (Cartelle y Hartwig, 1996), representadas por cráneos y numerosos elementos postcraneales que las relacionan indudablemente a los atélidos, siendo *Protopithecus* probablemente un alouattino y *Caipora* un atelino con claros vínculos con el actual *Ateles*. No obstante, *Protopithecus* genera ciertas dudas por las particularidades de su anatomía craneal, que lo acercan a *Alouatta* aunque con caracteres también presentes en *Lagothrix*, mientras que su postcráneo exhibe caracteres más adaptados a la braquiación, contrario a la marcha cuadrúpeda y arborícola estricta que posee el actual *Alouatta*.

Una especie extinta del actual mono aullador fue también descrita para el Pleistoceno de Bahía, en Brasil. Se trata de *Alouatta mauroi*, que guarda unas proporciones dentarias inusuales en canino y P2 superior, no encontradas en las especies vivientes del género (Tejedor *et al.*, 2008).

## Trazando la historia evolutiva de los platirrinos

Como consecuencia de las distancias temporales y geográficas de los yacimientos con presencia de platirrinos fósiles, sumado a la escasez del registro, no es posible arribar a un conocimiento integrado en torno a sus relaciones evolutivas y a la radiación del grupo. Entre los mamíferos cenozoicos, los platirrinos se caracterizan precisamente por esa falta de registro que conecte las diversas regiones donde pudieron tener oportunidades ecológicas para su diversificación. Una de las mayores especulaciones es sostener que la principal diversificación del grupo se produjo en la cuenca amazónica, cuando en realidad no contamos con el registro que lo respalde, y dadas las condiciones ambientales actuales en esa región, no parecería muy factible obtener datos que contribuyan a esclarecer esa radiación. Pero es obvio, no obstante, que entre los centros de mayor diversificación habría estado presente la cuenca amazónica. Estudiar la radiación de los platirrinos desde las periferias amazónicas es la única herramienta válida en lo inmediato, y afortunadamente contamos con registros de faunas de mamíferos cenozoicos extintos a ambos lados de toda la cordillera de los Andes y de la estepa patagónica.

Por supuesto que también debemos considerar los platirrinos extintos del Caribe, que conformaron una radiación peculiar y de difícil interpretación. Ya ha sido investigada la paleogeografía del Caribe con interesantes resultados que proponen una conexión terrestre entre las Antillas Mayores y el noroeste de América del Sur, conexión que habría sido posible mediante un puente de tierras emergidas denominado GAARlandia (*Greater Antilles and Aves Ridge*, Cresta de las Antillas Mayores y de Aves) (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999) (ver Figura 3). Hacia el Oligoceno temprano, hace unos 32 millones de años, se interrumpió esta conexión terrestre, pero la problemática consiste en la doble posibilidad de dispersión de la fauna hacia o desde el continente a las islas. Tampoco sería improbable la migración posterior por medios pasivos a través del mar y no por conexión terrestre, pero definitivamente y como señalan los autores, para el Mioceno inferior ya existían linajes de mamíferos en el Caribe, incluidos los primates. Han sido señaladas algunas similitudes dentarias entre ciertos primates del Caribe y aquéllos de Patagonia (Rosenberger *et al.*, 2011), aunque en estos casos es muy probable que se trate de retenciones de características primitivas. Un dato interesante es que en Cuba hay un resto de primate con una antigüedad cercana a los 17 millones de años (MacPhee *et al.*, 2003), que es justamente la antigüedad estimada para la Formación Pinturas, en Santa Cruz. Esto revela que las similitudes dan cuenta de una antigua radiación que posiblemente tuvo una amplia distribución regional en el continente sudamericano e islas del Caribe, alcanzando latitudes tan altas como las de Patagonia. No obstante, los restos dentarios del Caribe son mucho más modernos, y aún subrecientes, siendo la mayoría del Pleistoceno-Holoceno (ver MacPhee y Horovitz, 2002, y referencias allí citadas). Esto significaría que conservan caracteres reminiscentes de antiguas diferenciaciones. Considerando estas similitudes primitivas, es aceptable sospechar la existencia de una interconexión entre Patagonia y el Caribe con anterioridad al Mioceno, con ancestros que posiblemente se vieron favorecidos por el puente de GAARlandia. Esto implica, a la vez, que en el resto del continente sudamericano la radiación fue diversa mucho antes de los más modernos primates de La Venta, en Colombia.

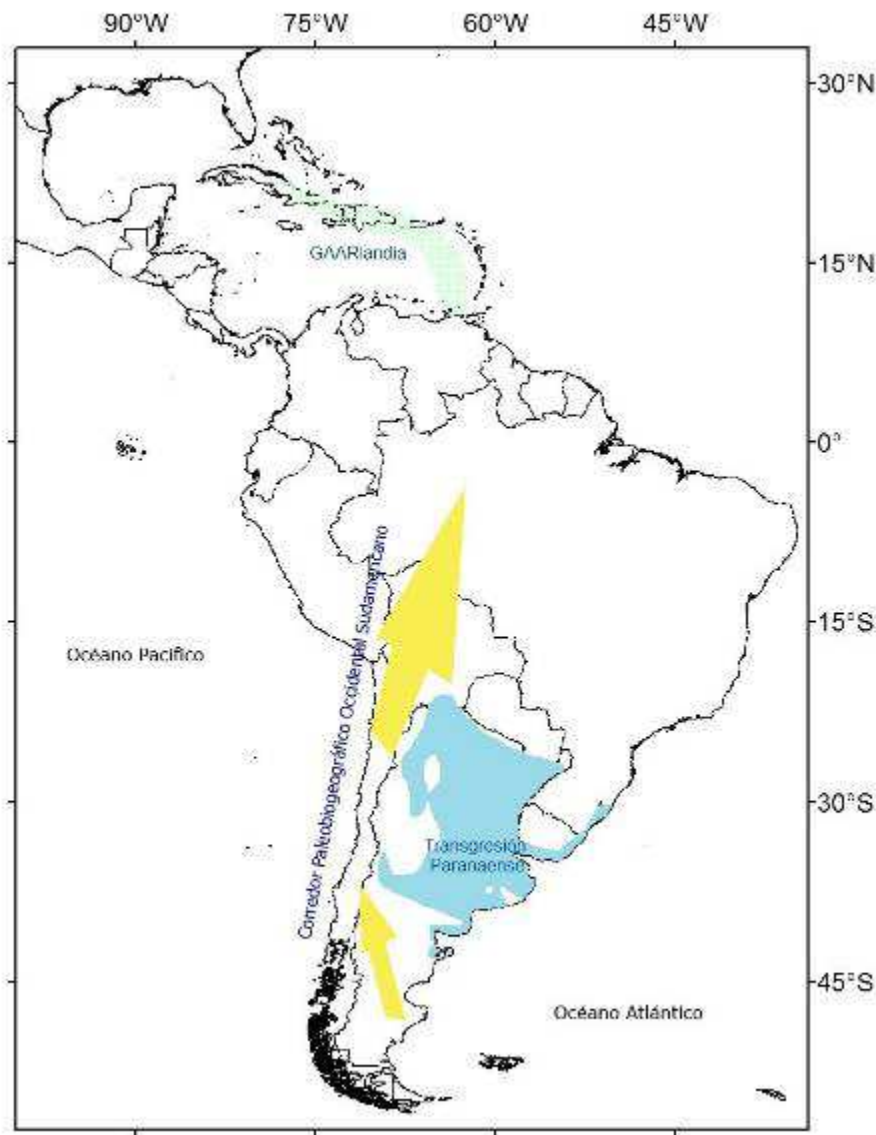
Pero la posible conexión entre los primates de Patagonia y Caribe, no explica por sí sola la integración filogenética entre los platirrinos actuales y estos taxones fósiles de regiones y latitudes muy distantes; es necesario recurrir a contrastaciones basadas en evidencias morfológicas, y también en inferencias paleoecológicas que refuercen dicha integración. Como se manifiesta en la literatura reciente, algunos autores que opinan que los taxones patagónicos constituyen un *stem group* dentro de los Platyrrhini, agregando que los ancestros más inmediatos del *crown group* se encontrarían entre los géneros extintos de Colombia (Kay *et al.*, 2008; Kay y Fleagle, 2010). Estas opiniones contradicen

otras que plantean que los primates de Patagonia incluyen linajes muy diferenciados que pueden vincularse a clados actuales y, en consecuencia, a las formas de Colombia, con las cuales tendrían una continuidad evolutiva (Rosenberger *et al.*, 1990; Tejedor, 2000, 2008; Rosenberger, 2010). Recientemente, Kay (2010) propuso una familia Homunculidae (que ya fuera mencionada como taxón de categoría superior por Ameghino en 1894) para incluir a la nueva subfamilia Soriacebinae, y el recientemente descrito género *Mazzonicebus* conjuntamente con *Soriacebus*. No obstante la falta de una diagnosis familiar, Kay (2010) estaría refiriendo a todos los primates patagónicos a esa familia Homunculidae (a excepción de *Proteropithecina*) que, como se mencionó, dicho autor considera un grupo *stem* de los Platyrrhini. Cabe destacar que Homunculidae se contrapone en su significado taxonómico y filogenético a la subfamilia Homunculinae aquí propuesta (ver más abajo), ya que en el presente trabajo los Homunculinae se integran a la familia Pitheciidae como parte de una misma radiación. Es llamativo que Kay (2010) excluya a *Proteropithecina* del propuesto *stem group* de los platirrininos, considerándolo de este modo como el único taxón patagónico vinculado a los actuales pitecinos y, por ende, como parte del *crown group* que lo reúne con los posteriores primates de La Venta. En el trabajo mencionado previamente, así como en otros recientes (Kay *et al.*, 2008; Kay y Fleagle, 2010), no se ofrecen explicaciones acerca de la separación de *Proteropithecina* respecto del supuesto *stem group*, o dicho en otras palabras, no se explica cómo un grupo conformado por diversos géneros extintos como los patagónicos, con diferentes adaptaciones, no se integra a *Proteropithecina*, que comparte adaptaciones dentarias con *Soriacebus* y *Mazzonicebus*. La dentición de los pitecinos es altamente derivada y compartida por *Proteropithecina*, *Soriacebus* y *Mazzonicebus*. Los tres géneros presentan molares inferiores diferentes entre sí (los molares superiores de *Soriacebus* y *Mazzonicebus* son, no obstante, muy semejantes), siendo *Proteropithecina* el que tiene caracteres más derivados y similares a los de los pitecinos más modernos, y menor antigüedad (aproximadamente entre 1 y 4 millones de años menos que *Soriacebus* y *Mazzonicebus*, respectivamente). La justificación de integrarlos en un mismo clado monofilético está dada por las características de la dentición anterior, y desde una óptica filogenética es menos factible que se deba a convergencias adaptativas entre ellos y con los posteriores pitecinos de Colombia, así como con los actuales. Vale decir que los Pitheciinae pudieron tener antiguos representantes en Patagonia, ya como incipientes predadores de frutos duros y semillas.

Hablar de linajes “largos” (= de divergencia temprana en la evolución del grupo) en Patagonia implica entonces considerar que allí había Pitheciinae (*Soriacebus*, *Mazzonicebus*, *Proteropithecina*), Cebinae (*Dolichocebus*, *Killikaike*), Aotinae (*Tremacebus*) y Homunculinae (*Homunculus*, *Carlocebus*). Esto significa que dos de las tres familias de platirrininos, al menos Pitheciidae y Cebidae, ya estaban presentes en Patagonia para el Mioceno temprano. En este punto cabe aclarar un aspecto relativo a la posición filogenética de *Aotus*, taxón que en este trabajo se considera parte de los Pitheciidae. Las filogenias moleculares de platirrininos vinculan a *Aotus* con los Cebinae, aunque esta relación está escasamente sustentada en los análisis cladísticos. Esto se debería a un fenómeno evolutivo de “atracción de ramas largas”, donde los linajes de *Aotus* y cebinos, separados antiguamente y de manera rápida, habrían convergido a nivel molecular luego de una larga historia evolutiva (ver Rosenberger & Tejedor, 2013). *Aotus* y *Saimiri* (ambos con formas relacionadas en Patagonia, *Tremacebus* por un lado, y *Dolichocebus* y *Killikaike*, por el otro, respectivamente) se atraerían mutuamente debido a esas convergencias a nivel molecular, a pesar de su divergencia al menos desde el Mioceno temprano, o quizás antes. Contrariamente a lo que sugiere la evidencia molecular, las relaciones filogenéticas entre *Aotus* y los Pitheciidae tienen un fuerte sustento morfológico, siendo por el momento objetable un posible vínculo con los Cebidae.

La manera en que los linajes patagónicos pudieron haberse integrado con los grupos del norte es aún incierta, y entra en el plano parcialmente especulativo. Esto se debe principalmente a la falta de

registro paleontológico de primates que conecten localidades entre Patagonia y La Venta (Colombia), o al menos el área de Río Acre. En estos momentos, contamos únicamente con el registro de *Chilecebus* como representante más septentrional de la radiación austral. Haberse hallado en Chile, al otro lado de la cordillera de los Andes y a menores latitudes que en Patagonia, puede significar un importante nexo para la hipótesis de la probable existencia de un corredor, aquí denominado Corredor Paleobiogeográfico Occidental Sudamericano (CPOS) (ver también Tejedor *et al.*, 2011; Tejedor y Muñoz-Saba, MS enviado). La cordillera no representó una barrera importante en la dispersión de los platirrininos hacia y desde el oeste de dicha cadena montañosa, ya que *Chilecebus*, con unos 20 Ma de antigüedad, fue relativamente contemporáneo con los más antiguos primates patagónicos. Más aún si consideramos regiones más australes de Patagonia, donde también se verificó la presencia de un primate fósil en tierras chilenas (Tejedor, 2003). Por esto se propone que los ambientes occidentales de América del Sur pudieron propiciar una vía de dispersión para los platirrininos o, en última instancia, de retracción hacia el norte cuando los paleoambientes patagónicos ya no fueron adecuados para su supervivencia, debido a la actividad tectónica durante la orogenia andina a mediados del Mioceno, lo cual produjo el cambio climático-ambiental patagónico que habría definido la desaparición de los primates en esa región.



**Figura 3.** Mapa que exhibe la conexión terrestre entre las Antillas Mayores y el noroeste de América del Sur (GAARlandia) (modificado de Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999), así como la barrera geográfica del “Mar Paranaense” (modificado de Cione *et al.*, 2011). Las flechas amarillas indican la vía de dispersión-retracción del Corredor Paleobiogeográfico Occidental Sudamericano (CPOS) propuesto en el presente trabajo.

La hipótesis de retracción de los primates patagónicos a través del occidente, y no en regiones del centro-este argentino, se ve reforzada por una importante barrera geográfica que habría limitado efectivamente el paso de la fauna por el centro o bien por el este de Argentina, y es la transgresión marina que ocupó gran parte del territorio a partir del Mioceno medio, aproximadamente desde hace unos 15 millones de años (ver Aceñolaza, 2004; Cione *et al.*, 2011). Este engolfamiento, al que se ha denominado “Mar Paranaense” (Fig. 3), ocuparía la región pampeana y mesopotámica extendiéndose en Argentina hasta las Sierras Pampeanas al occidente, así como hasta el Chaco paraguayo y sur de Bolivia por el norte. Considerando la duración de esta transgresión hasta aproximadamente el Mioceno tardío-Plioceno, el limitado territorio que demarcaba el CPOS serviría, no obstante, como una posible vía de continuidad evolutiva para los primates patagónicos en relación con las formas diversificadas en el norte, particularmente las de la cuenca amazónica.

Son diversas las faunas registradas para el Mioceno a lo largo de esta faja occidental entre Argentina, Chile, Bolivia, Perú, Ecuador y Colombia, de modo que las oportunidades paleoecológicas para los platirrininos fueron numerosas y continuas a ambos lados de la ascendente cordillera de los Andes.

De este modo, la integración de los platirrininos a nivel familiar y subfamiliar permitiría considerar a las formas patagónicas como parte del *crown* Platyrrhini. Recientes estudios combinando datos paleontológicos y moleculares (Wilkinson *et al.*, 2011), permitieron estimar los tiempos de divergencia en primates, considerando la divergencia del *crown* Platyrrhini con una antigüedad que podría coincidir con la de *Branisella boliviana*, el platirrinino más antiguo registrado hasta el momento, de unos 26 Ma. Esto coloca a todos los primates patagónicos dentro del rango temporal para la separación del *crown group*, entre 20 y 15,7 Ma, aproximadamente.

Como corolario, y de acuerdo a lo expuesto, los platirrininos fósiles de Patagonia se suman a la diversidad actual y pasada del Parvorden Platyrrhini, y la siguiente clasificación aquí propuesta refleja las relaciones filogenéticas mencionadas en el texto. Esta clasificación contempla la hipótesis de los “linajes largos”, integrando a los primates fósiles patagónicos, los clados representados actualmente, más los restantes géneros extintos registrados para América del Sur y el Caribe.

Parvorden Platyrrhini E. Geoffroy, 1812

Superfamilia Ateloidea Gray, 1825 (Rosenberger, Setoguchi y Shigehara, 1990)

Familia Atelidae Gray, 1825

Subfamilia Atelinae Gray, 1825 (Pocock, 1925)

*Ateles* E. Geoffroy, 1806

*Lagothrix* E. Geoffroy, 1812

*Brachyteles* Spix, 1831

†*Caipora* Cartelle y Hartwig, 1996

Subfamilia Alouattinae Trouessart, 1897 (Szalay y Delson, 1979)

*Alouatta* Lacépède, 1799

†*Stirtonia* Hershkovitz, 1970

†*Alouatta mauroi* Tejedor, Rosenberger y Cartelle, 2008

†*Protopithecus* Lund, 1838

†*Paralouatta* Rivero y Arredondo, 1991

Familia Pitheciidae Gray, 1849 (Mivart, 1865)

Subfamilia Pitheciinae Gray, 1849

*Pithecia* Desmarest, 1820

*Chiropotes* Lesson, 1840

*Cacajao* Lesson, 1840



- †*Cebupithecia* Stirton y Savage, 1951
- †*Soriacebus* Fleagle, Powers, Conroy y Watters, 1987
- †*Nuciruptor* Meldrum y Kay, 1997
- †*Proteropithecia* Kay, Johnson y Meldrum, 1998
- †*Mazzonicebus* Kay, 2010
- Subfamilia Homunculinae Ameghino, 1894 (Rosenberger, Setoguchi y Shigehara, 1990)
  - Callicebus* Thomas, 1903
  - †*Homunculus* Ameghino, 1891
  - †*Carlocebus* Fleagle, 1990
  - †*Miocallicebus* Takai, Anaya, Suzuki, Shigehara y Setoguchi, 2001
- Subfamilia Aotinae Poche, 1908
  - Aotus* Illiger, 1811
  - †*Tremacebus* Hershkovitz, 1974
  - †*Aotus dindensis* Setoguchi y Rosenberger, 1987
- Subfamilia *incertae sedis*
  - †*Xenothrix* Williams y Koopman, 1952
- Subfamilia *incertae sedis*
  - †*Lagonimico* Kay, 1994
- Familia Cebidae Bonaparte, 1831
  - Subfamilia Callitrichinae Thomas, 1903 (Cabrera, 1958)
    - Callithrix* Erxleben, 1777
    - Cebuella* Gray, 1886
    - Saguinus* Hoffmannsegg, 1807
    - Leontopithecus* Lesson, 1840
    - Callimico* Thomas, 1913
    - †*Micodon* Setoguchi y Rosenberger, 1985
    - †*Patasola* Kay y Meldrum, 1997
    - †*Mohanamico* Luchterhand, Kay y Madden, 1986
  - Subfamilia Cebinae Bonaparte, 1831 (Mivart, 1865)
    - Cebus* Erxleben, 1777
    - Saimiri* Voigt, 1831
    - †*Dolichocebus* Kraglievich, 1951
    - †*Laventiana* Rosenberger, Setoguchi y Hartwig, 1991
    - †*Neosaimiri* Stirton, 1951
    - †*Killikaike* Tejedor, Tauber, Rosenberger, Swisher y Palacios, 2006
  - Subfamilia *incertae sedis*
    - †*Branisella* Hoffstetter, 1969
    - †*Szalatavus* Rosenberger, Hartwig y Wolff, 1991
  - Subfamilia *incertae sedis*
    - †*Chilecebus* Flynn, Wyss, Charrier y Swisher III, 1995
- Familia *incertae sedis*
  - †*Antillothrix* Rímoli, 1977 (MacPhee, Horovitz, Arredondo y Jiménez-Vásquez, 1995)
  - †*Insulacebus* Cooke, Rosenberger y Turvey, 2010

## Agradecimientos

A las Doctoras Estela Lopretto, Gabriela Morgante y Analía Lanteri por haberme invitado a contribuir en el “Ciclo de Conferencias en el marco de la celebración del Bicentenario del nacimiento de Charles Darwin”, durante el año 2009, así como para ser considerado en esta publicación. A Gabriela Blanco, por facilitarme el mapa base de las figuras 1 y 3.

## Referencias

- Aceñolaza, F.G. 2004. Paleogeografía de la Región Mesopotámica. *INSUGEO, Miscelánea* 12: 25-30.
- Ameghino, F. 1891. Los monos fósiles del Eoceno de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural (Buenos Aires)* 1: 383-397.
- Bordas, A. 1942. Anotaciones sobre un “Cebidae” fósil de Patagonia. *Physis* 19: 265-269.
- Cartelle, C. & Hartwig, W.C. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahía, Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93: 6405-6409.
- Cione, A.L., Cozzuol, M., Acosta-Hospitaleche, C. & Dozo, M.T. 2011. Marine vertebrate assemblages in the South West Atlantic during the Miocene. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 423-440.
- Cooke, S., Rosenberger, A.L. & Turvey, S. 2001. An extinct monkey from Haiti and the origins of Greater Antillean primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108: 2699-2704.
- Fleagle, J.G. 1990. New fossil platyrrhines from the Pinturas Formation, Southern Argentina. *Journal of Human Evolution* 19: 61-85.
- Fleagle, J.G., Bown, T.M., Swisher III, C.C. & Buckley, G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. *Actas VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, pp. 129-135. Trelew, Argentina.
- Fleagle, J.G. & Kay, R.F. 1989. The dental morphology of *Dolichocebus gaimanensis*, a fossil monkey from Argentina. *American Journal of Physical Anthropology* 78: 221.
- Fleagle, J.G., Powers, D.W., Conroy, G.C. & Watters, J.P. 1987. New fossil platyrrhines from Santa Cruz Province, Argentina. *Folia Primatologica* 48: 65-77.
- Fleagle, J.G. & Rosenberger, A.L. 1983. Cranial morphology of the earliest anthropoids. En: Sakka, M. (ed.): *Morphologie Evolutive, Morphogenese du Crane et Anthropogenese*, pp. 141-153. CNRS, Paris.
- Flynn, J.J., Guerrero, J. & Swisher III, C.C. 1997. Geochronology of the Honda Group. En: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.): *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia*, pp. 44-59. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Hartwig, W.C. & Cartelle, C.C. 1996. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature* 381: 307-311.
- Hershkovitz, P. 1970. Notes on Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus from the late Miocene of Colombia. *Folia Primatologica* 12: 1-37.
- Hershkovitz, P. 1974. A new genus of Late Oligocene monkey (Cebidae, Platyrrhini) with notes on postorbital closure and platyrrhine evolution. *Folia Primatologica* 21: 1-35.
- Hoffstetter, R. 1969. Un primate de l'Oligocene inférieur sudaméricain: *Branisella boliviana* gen. et sp. nov. *Comptes Rendus Academie des Sciences, Paris, sér. D* 69: 434-437.
- Horowitz, I. & MacPhee, R.D.E. 1999. The Quaternary Cuban platyrrhine *Paralouatta varonai* and the origin of Antillean

- monkeys. *Journal of Human Evolution* 36: 33-68.
- Iturralde-Vinent, M.A. & MacPhee, R.D.E. 1999. Paleogeography of the Caribbean Region: implications for Cenozoic Biogeography. *Bulletin American Museum of Natural History* 238: 1-95.
- Jerison, H.J. 2006. Evolution of the frontal lobes. En: Miller, B.L. & Cummings, J.L. (eds.): *The Human Frontal Lobes, Second Edition: Functions and Disorders*, pp. 107-118. Guilford, New York.
- Kay, R.F. 2010. A new primate from the early Miocene of Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: Paleoecological implications. En: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G. & Kay, R.F. (eds.): *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, pp. 220-240. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kay, R.F., Campbell, V.M., Rossie, J.B., Colbert, M.W. & Rowe, T.B. 2004. Olfactory fossa of *Tremacebus harringtoni* (Platyrrhini, early Miocene, Sacanana, Argentina): Implications for activity pattern. *Anatomical Record* 281A: 1157-1172.
- Kay, R.F. & Cozzuol, M.A. 2006. New platyrrhine monkeys from the Solimoes Formation (late Miocene, Acre State, Brazil). *Journal of Human Evolution* 50: 673-686.
- Kay, R.F. & Fleagle, J.G. 2010. Stem taxa, homoplasy, long lineages, and the phylogenetic position of *Dolichocebus*. *Journal of Human Evolution* 59: 218-222.
- Kay, R.F., Fleagle, J.G., Mitchell, T.R.T., Colbert, M., Bown, T. & Powers, D.W. 2008. The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. *Journal of Human Evolution* 54: 323-382.
- Kay, R.F., Hunt, K.D., Beeker, C.D., Conrad, G.W., Johnson, C.C. & Heller, J. 2011. Preliminary notes of a newly discovered skull of the extinct monkey *Antillothrix* from Hispaniola and the origin of the Greater Antillean monkeys. *Journal of Human Evolution* 60: 124-128.
- Kay, R.F., Johnson, D. & Meldrum, D.J. 1998. A new pitheciine primate from the Middle Miocene of Argentina. *American Journal of Primatology* 45: 317-336.
- Kay, R.F., Madden, R.H., Plavcan, J.M., Cifelli, R.L. & Guerrero-Díaz, J. 1987. *Stirtonia victoriae*, a new species of Miocene Colombian primate. *Journal of Human Evolution* 16: 73-196.
- Kay, R.F. & Meldrum, D.J. 1997. A new small platyrrhine and the phyletic position of Callitrichinae. En: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. & Flynn, J.J. (eds.): *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia*, pp. 520-550. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Kay, R.F., Williams, B. & Anaya, F. 2002. The paleobiology of *Branisella boliviana*, the earliest South American monkey. En: Plavcan, J.M., Kay, R.F., Jungers, W.L. & van Schaik, C.P. (eds.): *Reconstructing behavior in the primate fossil record*, pp. 339-370. Kluwer Academics/Plenum Publishers, New York.
- Kraglievich, J.L. 1951. Contribuciones al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. I. Diagnósis previa de un nuevo primate fósil del Oligoceno superior (Colhuehuapiano) de Gaiman, Chubut. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 2: 57-82.
- Luchterhand, K., Kay, R.F. & Madden, R.H. 1986. *Mohanamico herskovitzi*, gen. et sp. nov., un primate du Miocène moyen d'Amérique du Sud. *Comptes Rendus l'Academie des Sciences, Paris, sér. II* 303: 1753-1758.
- Lund, P. 1840. Nouvelles recherches sur la faune fossile du Bresil. *Annales des Sciences Naturelles (Paris)* 13: 310-319.
- MacPhee, R.D.E. & Horovitz, I. 2002. Extinct Quaternary platyrrhines of the Greater Antilles and Brazil. En: Hartwig, W.C. (ed.): *The Primate Fossil Record*, pp. 189-200. Cambridge University Press, Cambridge.
- MacPhee, R.D.E. & Horovitz, I. 2004. New craniodental remains of the Quaternary Jamaican monkey *Xenothrix mcgregori* (Xenotrichini, Callicebinae, Pitheciidae), with a reconsideration of the *Aotus* hypothesis. *American Museum Novitates* 3434: 1-51.

- MacPhee, R.D.E., Horovitz, I., Arredondo, O. & Jiménez-Vásquez, O. 1995. A new genus for the extinct Hispaniolan monkey *Saimiri bernensis* (Rímoli, 1977), with notes on its systematic position. *American Museum Novitates* 3134: 1-21.
- MacPhee, R.D.E., Iturralde-Vinent, M. & Gaffney, E. 2003. Domo de Zaza, an Early Miocene Vertebrate Locality in South-Central Cuba, with Notes on the Tectonic Evolution of Puerto Rico and the Mona Passage. *American Museum Novitates* 3394: 1-42.
- Meldrum, D.J. & Kay, R.F. 1997. *Nuciruptor rubricae*, a new pitheciin seed predator from the Miocene of Colombia. *American Journal of Physical Anthropology* 102: 407-427.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494.
- Perry, J.M.G., Kay, R.F., Vizcaino, S.F. & Bargo, M.S. 2010. Tooth root size, chewing muscle leverage, and the biology of *Homunculus patagonicus* (Primates) from the late early Miocene of Patagonia. *Ameghiniana* 47(3): 355-371.
- Rímoli, R. 1977. Una nueva especie de mono (Cebidae: Saimirinae: *Saimiri*) de la Hispaniola. *Cuadernos del CENDIA, Universidad Autónoma de Santo Domingo* 242: 5-14.
- Rivero, M. & Arredondo, O. 1991. *Paralouatta varonai*, a new Quaternary platyrrhine from Cuba. *Journal of Human Evolution* 21: 1-11.
- Rosenberger, A.L. 1977. *Xenothrix* and ceboid phylogeny. *Journal of Human Evolution* 6: 461-481.
- Rosenberger, A.L. 1979. Cranial anatomy and implications of *Dolichocebus* a late Oligocene ceboid primate. *Nature* 279: 416-418.
- Rosenberger, A.L. 1992. Evolution of feeding niches in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 88: 525-562.
- Rosenberger, A.L. 2002. Platyrrhine paleontology and systematics: The paradigm shifts. En: Hartwig, W.C. (ed.): *The Primate Fossil Record*, pp. 151-159. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosenberger, A.L. 2010. Platyrrhines, PAUP, parallelism, and the Long Lineage Hypothesis: A replay to Kay et al. (2008). *Journal of Human Evolution* 59: 214-217.
- Rosenberger, A.L., Cooke, S., Rímoli, R., Xijun Ni & Cardoso, L. 2011. First skull of *Antillothrix bernensis*, an extinct relict monkey from the Dominican Republic. *Proceedings of the Royal Society B* 278(1702): 67-74.
- Rosenberger, A.L., Hartwig, W.C. & Wolff, R.G. 1991a. *Szalatavus attricuspis*, an early platyrrhine primate. *Folia Primatologica* 56: 225-233.
- Rosenberger, A.L., Setoguchi, T. & Hartwig, W.C. 1991b. *Laurentiana annectens*, new genus and species: fossil evidence for the origin of callitrichine monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 88: 2137-2140.
- Rosenberger, A.L., Setoguchi, T. & Shigehara, N. 1990. The fossil record of callitrichine primates. *Journal of Human Evolution* 19: 209-236.
- Rosenberger, A.L. & Tejedor, M.F. 2013. The misbegotten: long lineages, long branches, and the interrelationships of *Aotus*, *Callicebus*, and the saki-uakaris. En: Barnett, A.A., Veiga, L.M., Ferrari, S.M. & Norconk, M.A. (eds.): *Evolutionary Biology and Conservation of titis, sakis and uakaris*, pp. 13-22, Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosenberger, A. L., Tejedor, M.F., Cooke, S. & Pekar, S. 2009. Platyrrhine Ecophylogenetics in Space and Time. En: Garber, P., Estrada, A., Bicca-Marquez, J. & Strier, K. (eds.): *South American Primates: Testing new theories in the study of primate behavior, ecology, and conservation*, pp. 69-113. Developments in Primatology: Progress and Prospects (Series Editor: Russell H. Tuttle). Springer Press.
- Rosenberger, A.L., Halenar, L., Cooke, S., Tejedor, M.F., Hartwig, W.C., Novo, N.M. & Muñoz-Saba, Y. (en prensa). Fossil alouattines and the origin of *Alouatta*: craniodental diversity and interrelationships. En: M. Kowalewski, P. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani & D. Youlatos (eds.): *Howler Monkeys: Examining the Evolution, Physiology, Behavior,*

- Ecology, and Conservation of the Most Widely Distributed Neotropical Primate*. Book Series Developments in Primatology: Progress and Prospects (Series editor: Russell H. Tuttle). Springer Press.
- Rusconi, C. 1935. Las especies de primates del Oligoceno de Patagonia (género *Homunculus*). "Ameghinia", *Revista Argentina de Paleontología y Antropología* 1: 39-125.
- Setoguchi, T. & Rosenberger, A.L. 1985. Miocene marmosets: first evidence. *International Journal of Primatology* 6: 615-625.
- Setoguchi, T. & Rosenberger, A.L. 1987. A fossil owl monkey from La Venta, Colombia. *Nature* 326: 692-694.
- Stirton, R.A. 1951. Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences* 28(11): 315-356.
- Takai, M. 1994. New specimens of *Neosaimiri fieldsi* from La Venta, Colombia: a middle Miocene ancestor of the living squirrel monkeys. *Journal of Human Evolution* 27: 329-360.
- Takai, M., Anaya, F., Shigehara, N. & Setoguchi, T. 2000. New fossil materials of the earliest New World monkey, *Branisella boliviana*, and the problem of platyrrhine origins. *American Journal of Physical Anthropology* 111: 263-281.
- Takai, M., Anaya, F., Suzuki, H., Shigehara, N. & Setoguchi, T. 2001. A new platyrrhine from the Middle Miocene of La Venta, Colombia, and the phyletic position of Callicebinae. *Anthropological Sciences* 109(4): 289-307.
- Takai, M., Nishimura, T., Shigehara, N. & Setoguchi, T. 2009. Meaning of the canine sexual dimorphism in fossil owl monkey *Aotus dindensis*, from the middle Miocene of La Venta, Colombia. En: Koppe, T., Meyer, G. & Alt, K.W. (eds.): *Comparative Dental Morphology*. Front Oral Biology, Karger, Basel 13: 55-59.
- Tejedor, M.F. 2000. Los Platyrrhini fósiles de la Patagonia (Primates, Anthrozoidea). Sistemática, filogenia e inferencias paleoambientales. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de la Plata, Argentina. 251 pp. (Inédita).
- Tejedor, M.F. 2003. New fossil primate from Chile. *Journal of Human Evolution* 44: 515-520.
- Tejedor, M.F. 2005. New fossil platyrrhine from Argentina. *Folia Primatologica* 76: 146-150.
- Tejedor, M.F. 2008. The origin and evolution of Neotropical Primates. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro 66(1): 251-269.
- Tejedor, M.F., Novo, N.M. & Muñoz-Saba, Y. 2011. Evolución de los primates en la Patagonia: ¿linajes largos o radiaciones sucesivas? En: Simposio: Novedades y perspectivas en la paleontología patagónica. *Resúmenes, II Jornadas de Ciencias Naturales en la Patagonia*, Esquel, Chubut, Argentina.
- Tejedor, M.F. & Rosenberger, A.L. 2008. A neotype for *Homunculus patagonicus* Ameghino, 1891, and a new interpretation of the taxon. *PaleoAnthropology* 2008: 68-82.
- Tejedor, M.F., Rosenberger, A.L. & Cartelle, C. 2008. Nueva especie de *Alouatta* (Primates, Atelinae) del Pleistoceno Tardío de Bahía, Brasil. *Ameghiniana* 45(1): 247-251.
- Tejedor, M.F., Tauber, A.A., Rosenberger, A.L., Swisher III, C.C. & Palacios, M.E. 2006. New primate genus from the Miocene of Argentina. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 5437-5441.
- Wilkinson, R.D., Steiper, M.E., Soligo, C., Martin, R.D., Yang, Z. & Tavaré, S. 2011. Dating primate divergences through an integrated analysis of palaeontological and molecular data. *Systematic Biology* 60: 16-31.
- Williams, E.E. & Koopman, K.F. 1952. West Indian fossil monkeys. *American Museum Novitates* 1546: 1-16.

**Recibido: ago 2011**

**Aceptado: oct 2011**