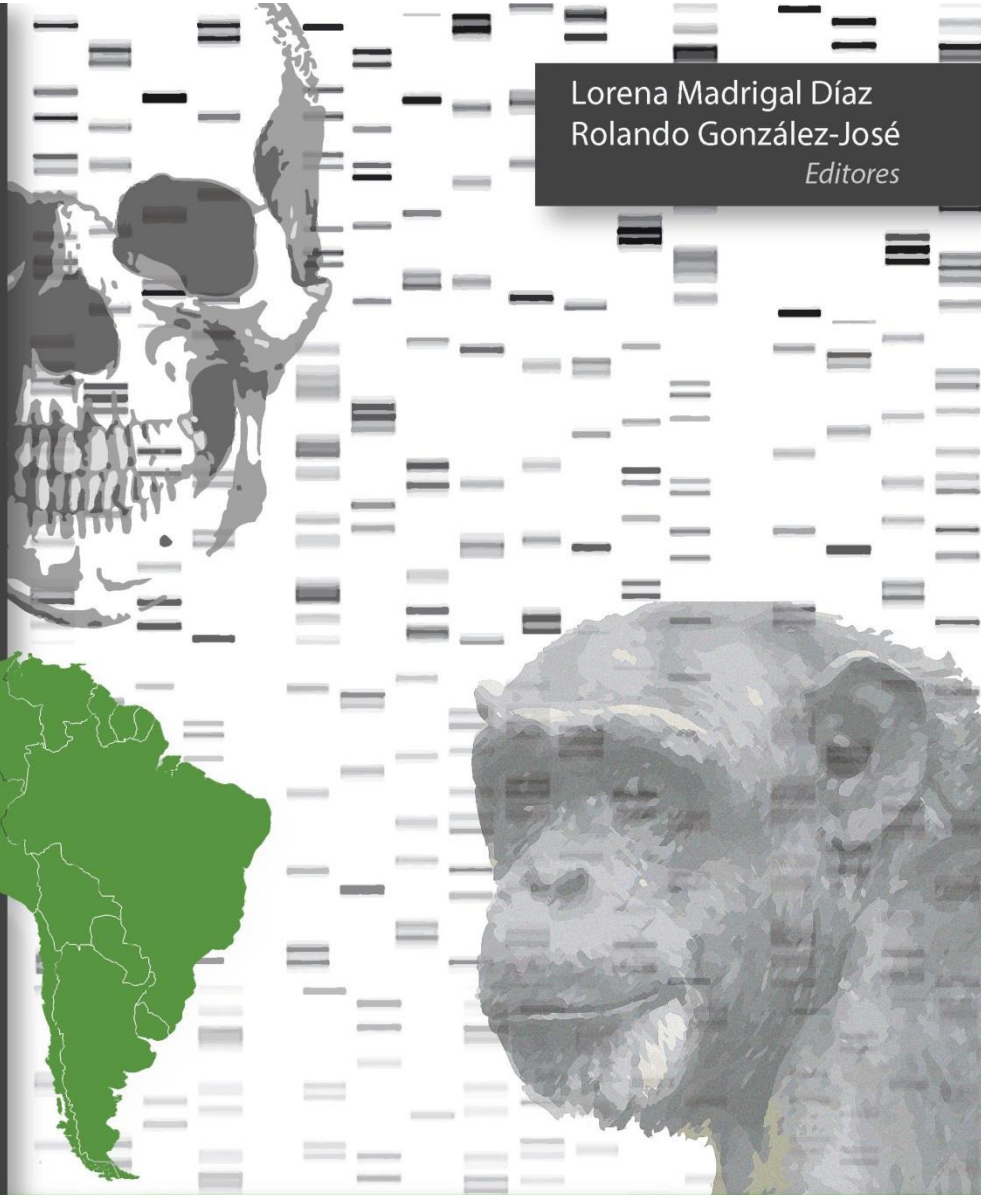




Lorena Madrigal Díaz  
Rolando González-José  
*Editores*



Introducción a la

# Antropología Biológica



---

# CAPÍTULO 13. EVOLUCIÓN DE LOS PRIMATES: DESDE SU ORÍGEN HASTA LOS PRIMEROS REGISTROS DE HOMININOS.

MARCELO F. TEJEDOR <sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> Centro Nacional Patagónico- CONICET. Argentina. tejedor@cenpat-conicet.gob.ar

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias Naturales, Sede Trelew. Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco".

## 1. INTRODUCCIÓN.

Las hipótesis acerca del origen del Orden Primates han sido diversas aunque esencialmente giran en torno al momento de la diversificación de las angiospermas, de modo que ambos eventos evolutivos pudieron haber tenido estrecha relación. En principio, estableciendo analogías con las formas actuales de primates, vemos que las adaptaciones a la vida arbórea prevalecen en todos los grupos del orden y, dadas las evidencias paleontológicas, podemos suponer que el pasaje de la terrenalidad hacia la vida en los árboles debió ser trascendental en el origen de los primates. Esto pudo ocurrir en algún momento durante el Cretácico tardío y afianzarse como las adaptaciones más exitosas durante el Paleógeno (Figura 1), el momento de mayor diversificación de los primeros grupos de primates. Cabe destacar que durante el Cretácico los primitivos primates debieron competir con numerosos grupos de mamíferos que ya existían con notable diversidad desde el Mesozoico temprano, y eso pudo conllevar a la competencia por los recursos, que se vería favorecido por la mencionada diversificación de las angiospermas. No obstante, tal diversidad aún presenta cuestiones inciertas acerca de qué es un primate en el origen. La existencia de formas fósiles como los Plesiadapiformes durante el Paleoceno y Eoceno temprano de lo que hoy es Norteamérica, Europa y Asia (como parte del desmembramiento del continente del norte, Laurasia), una fauna sumamente

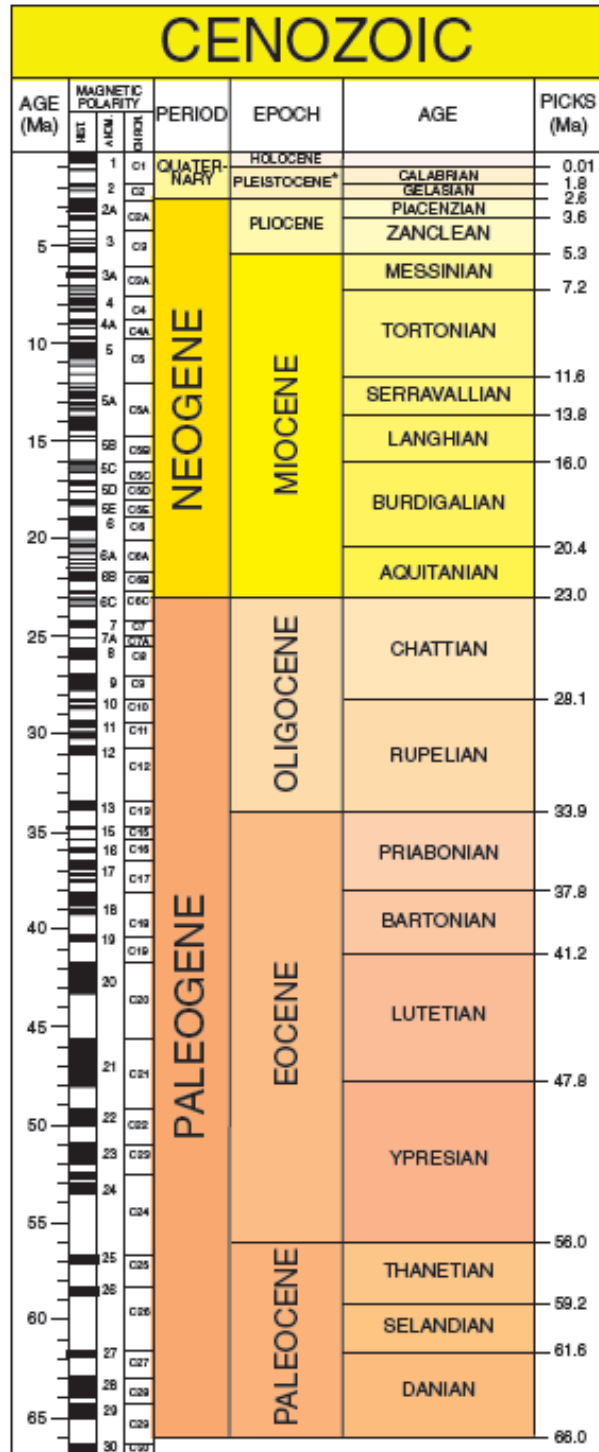
abundante en relación con otros mamíferos, con adaptaciones morfológicas y funcionales primatoideas en su anatomía dentaria especialmente, condujo a pensar que podrían constituir un suborden de los Primates. No obstante, la aparición de formas anatómicamente modernas ya en el Eoceno, los Euprimates, que involucraban a una gran diversidad en los continentes del norte, motivó la tendencia a separar a los Plesiadapiformes de los “verdaderos Primates”. A partir de entonces, la radiación se centraría en dos grandes agrupamientos, o subórdenes, Haplorhini y Strepsirrhini (Figura 2), cuyas afinidades con las formas extintas del Paleógeno aún continúan debatiéndose. Lo cierto es que el linaje que conduce a los humanos está indudablemente ligado a los Haplorhini, dentro de los cuales nos involucra la evolución de los Catarrhini, o primates del Viejo Mundo.

## 2. LAS FORMAS PRIMITIVAS

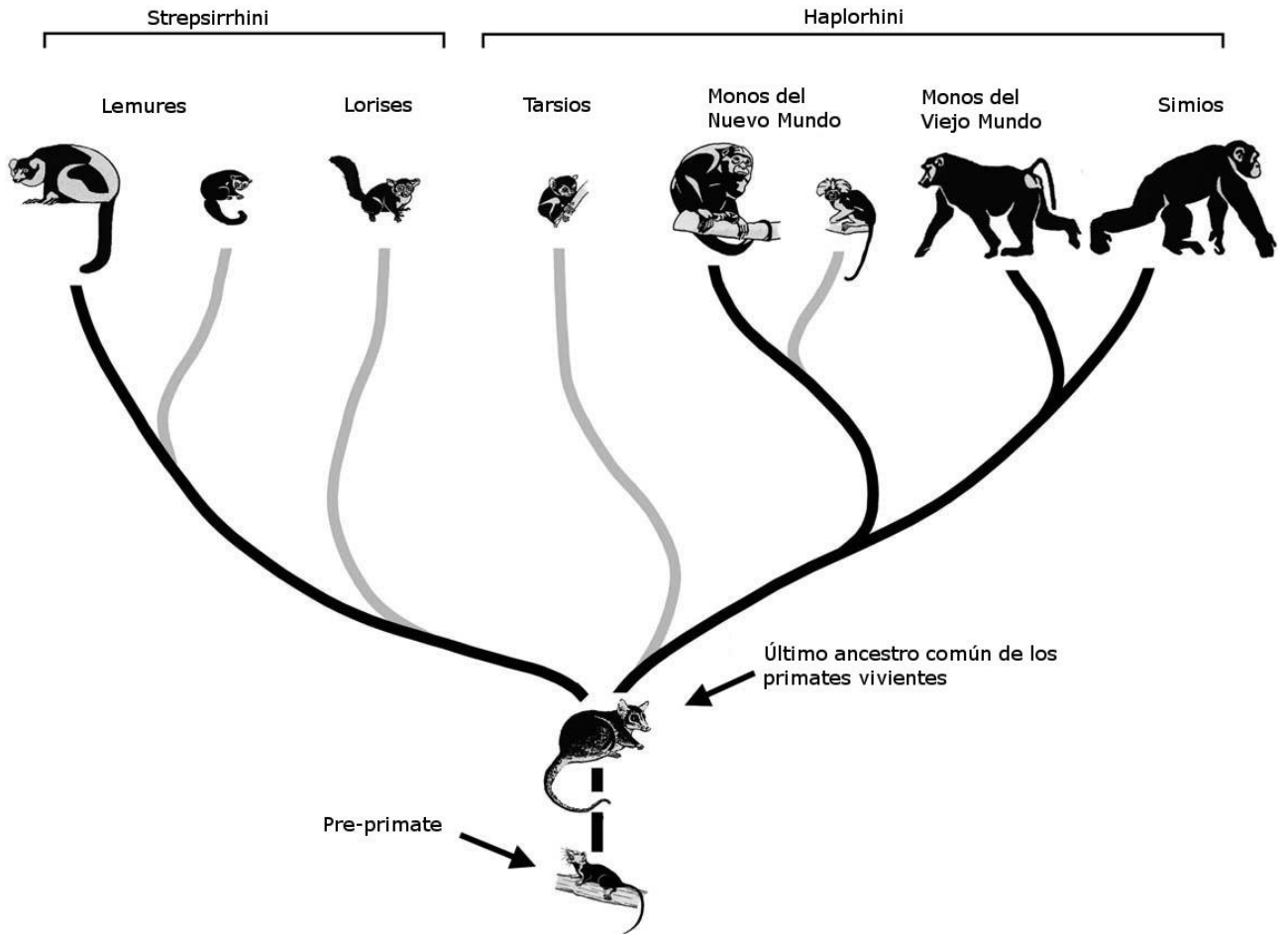
### a. HACIA EL ORIGEN DE LOS PRIMATES

Las hipótesis en torno a la aparición del orden podrían considerarse interrelacionadas, y el momento del origen se presentó muy probablemente hacia el Cretácico tardío (Soligo & Martin, 2006; Sussman et al., 2013). Los acontecimientos que acompañaron la aparición de nuestro orden tienen aparente relación, como se mencionó arriba, con la diversificación de las angiospermas durante el mismo periodo, lo cual propició un escenario paleoecológico apropiado para que ciertos eventos adaptativos tuvieran lugar. En este marco se deben explorar las posibles relaciones con otros grupos basales para estimar su divergencia. En tiempos recientes se ha insistido en la hipótesis de una categoría supraordinal para agrupar a los Primates con sus grupos más cercanamente relacionados, y así la propuesta del Superorden Archonta engloba a los Primates juntamente con los Dermoptera (colugos o zorros voladores), Scandentia (musarañas arbóreas) y Chiroptera (murciélagos) (ver Silcox et al., 2005, y referencias allí citadas). No obstante, los estudios moleculares no respaldan fácilmente la existencia de este agrupamiento, ya que los murciélagos se aproximarían más, en términos moleculares, a los carnívoros y ungulados. De todos modos, existe mejor soporte a la hipótesis de monofilia de Primates, Scandentia y Dermoptera, que fueran nominados como Euarchonta (Waddell et al., 1999). Cabe destacar que los tiempos iniciales en la radiación de los primates no cuenta con un registro fósil que lo respalde, y la evidencia más antigua de un posible primate es *Purgatorius*, del Paleoceno más temprano de Montana, en Estados Unidos. Aunque se lo ha ligado desde hace más de cuatro décadas con los primates (Clemens, 2004), el caso es que *Purgatorius* se considera un Plesiadapiforme basal, y por ende un posible primate. Durante décadas, los Plesiadapiformes han sido

tratados como primitivos primates debido principalmente a sus adaptaciones dentarias, aunque no guardaban ciertas similitudes craneales con los Euprimates. Entonces cabe la pregunta: ¿qué es un primate? Y aquí tendremos ciertas características generales que solamente engloban a los simios y monos, lorises y lemures, así como a los tarsios, y brevemente se puede resumir en la posición convergente, anterior de las órbitas, manos y pies adaptados a la vida arbórea, prehensión, pulgares oponibles y presencia de uñas planas en la mayoría de sus dígitos. Y estando el registro fósil de primates mayormente integrado por material dentario, es de destacar que adquirieron una dieta más frugívora que motivó adaptaciones dentarias particulares, entre ellas las coronas más bajas, cuencas de masticación más amplias y cúspides más bajas en relación a un patrón morfológico más insectívoro, como lo representarían los dientes más estrictamente cortantes de posibles ancestros insectívoros.



**Figura 1:** Escala de tiempo geológico centrada en el Cenozoico (extraída parcialmente de Gradstein, F.M, Ogg, J.G., Schmitz, M.D., et al., 2012, The Geologic Time Scale 2012: Boston, USA, Elsevier, DOI: 10.1016/B978-0-444-59425-9.00004-4.)



**Figura 2:** Filogenia de los primates modernos (modificada de Soligo y Martin, 2006).

Los Plesiadapiformes incorporan una serie de características que podrían ser comunes con los primates, aunque también poseen especializaciones que no serían precursoras de la aparición de los Euprimates. Décadas después de los primeros descubrimientos, la discusión en torno a la inclusión o no de los Plesiadapiformes dentro del Orden Primates, así como el status de *Purgatorius* como el primate más antiguo conocido, aún continúa.

### 3. LOS EUPRIMATES

Durante el Eoceno temprano, los “verdaderos primates”, o primates de aspecto moderno, hacen su aparición y difieren en características esenciales respecto de sus predecesores Plesiadapiformes. Desarrollan una anatomía moderna con ciertas características morfológicas distintivas y vinculadas en ciertos aspectos a los estrepsirrinos modernos, informalmente llamados “prosimios”. Entre ellas, se cuentan el acortamiento del rostro, la formación de una barra postorbital que separa las cavidades orbitarias de las fosas temporales, adquieren mayor tamaño cerebral dándole a la bóveda craneana un aspecto más redondeado; presentan uñas planas en lugar de garras, y sus habilidades locomotoras incluyen un repertorio de movimientos más allá del cuadrupedalismo estricto, tales como adaptaciones al salto en los miembros posteriores, o miembros anteriores más gráciles y propensos a hábitos trepadores (Dagosto, 2007). Este compendio de adaptaciones les habría permitido poseer hábitos más variados y colonizar espacios dentro del nuevo espectro paleoecológico del Eoceno. Sus órbitas más frontalizadas y mayor complejidad del sistema nervioso les facilitó modos de vida sustancialmente diferentes de los anteriores Plesiadapiformes, y respecto de otros mamíferos. Así surgen los diferentes linajes evolutivos de los primitivos Euprimates, generalmente Strepsirrhini y Tarsiiformes (ver más abajo) que se distribuyeron en regiones muy amplias abarcando desde Norteamérica y Europa, junto a ciertas regiones de Asia y África. No obstante, hasta el momento no se registraron esas formas en América del Sur ni Central. La dispersión por los continentes del norte -Norteamérica, Europa y Asia- se vio facilitada por un fenómeno paleoclimático conocido como el Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (Katz et al., 1999; Zachos et al., 2001), donde las temperaturas mundiales tuvieron las medias más elevadas de todo el Cenozoico, con la consecuente diversidad paleoflorística y heterogeneidad de ambientes terrestres que propiciaron las radiaciones adaptativas de grupos de mamíferos a nivel global; los primates se favorecieron de modo que fue en esos momentos, y especialmente a partir del Eoceno más temprano, cuando ocurre la radiación más antigua de los Euprimates. No obstante, no es claro dónde se originaron ni cuáles fueron los posibles ancestros, y así evolucionaron para convertirse en grupos muy abundantes entre los ensambles de mamíferos fósiles del Eoceno temprano, del mismo modo que ocurriera con los anteriores Plesiadapiformes. Se reconocen dos géneros primitivos como los representantes más antiguos de los Primates, *Altiatlasius*, del Paleoceno tardío de Marruecos, y *Altanius*, del Eoceno temprano de Mongolia, con un reducido tamaño corporal que oscilaba entre 50-100 grs. para el primero, y apenas 10 grs. para el segundo (Fleagle, 2013). *Altiatlasius* apenas se

conoce por escasos dientes aislados, en tanto *Altanius* es ampliamente conocido en prácticamente toda su serie dentaria. Ha sido muy complejo elucidar sus relaciones filogenéticas, más allá de que sus estructuras dentarias demuestran caracteres netamente primitivos. Hoy se estima que podrían corresponder a la radiación basal previa a los dos grandes grupos que caracterizarán al Eoceno, los que se detallan a continuación.

Los primitivos Euprimates pueden dividirse en dos grandes superfamilias: Adapoidea (generalmente afines a los prosimios Strepsirrhini que radiaron posteriormente) y Omomyoidea (vinculados a los Haplorhini, incluyendo Tarsiiformes y Anthroipoidea). Durante el Eoceno temprano, los géneros más primitivos de ambas superfamilias tuvieron características dentarias similares, recordando que los dientes constituyen los registros más abundantes. No obstante, las características craneales en especímenes posteriores demuestran morfologías derivadas y distintivas para ambos grupos. Podemos distinguir brevemente a los Omomyoidea respecto de los Adapoidea por poseer rostros más cortos, bóvedas craneales más elevadas, órbitas más grandes, y muchas especies con dientes de coronas más planas, indicando probablemente hábitos más frugívoros (Fleagle, 2013). En este sentido, los adapoideos constituirían los patrones morfológicos más primitivos entre los primates, y algunos de sus géneros representativos serían *Adapis*, *Cantius* y *Notharctus*, con registros fósiles abundantes en Norteamérica, habiendo demostrado evolución gradual de sus caracteres a través del Eoceno inferior a medio, como fuera demostrado para Norteamérica (Gingerich, 1986). Uno de los más populares géneros de adapoideos descritos ha sido *Darwinius* (Franzen et al., 2009), probablemente el más completo registro de un primate fósil, consistente en el esqueleto de una hembra juvenil que también conservó impresiones de la piel y contenido estomacal; es uno de los extraordinarios especímenes preservados de las canteras de Messel, en Alemania, datado para el Eoceno medio (Figura 3).

Los omomyoideos, más similares a los tarsios, han desarrollado una exitosa radiación distribuidos ampliamente por Norteamérica, Europa y Asia, aunque probablemente también en África. Aparentemente, los Microchoeridae europeos han tenido una radiación distinta respecto de los norteamericanos Omomyidae (Hooker, 2007), aunque se ha sugerido que ambos grupos derivan del linaje de *Teilhardina*, el género de omomyoideo más antiguo registrado y portador de primitivos caracteres que podrían convertirlo en precursor de los restantes (Fleagle, 2013). Es evidente que los omomyoideos pudieron originar al linaje que conduce a *Tarsius*, e incluso la Familia Tarsiidae y el propio



género *Tarsius* podría tener sus representantes más primitivos en el Eoceno de Asia, bajo la especie *Tarsius eocaenus*, del Eoceno medio de China (Beard et al., 1994).

#### 4. ORIGEN Y RADIACIÓN DE LOS ANTHROPOIDEA

Uno de los temas más controversiales en la evolución de los primates gira en torno al origen de los Anthropoidea. Es el infraorden que incluye a los catarrinos (Monos del Viejo Mundo, incluido el linaje humano) y los platirrininos (Monos del Nuevo Mundo), como parte del suborden Haplorhini, que también incluye a los Tarsiiformes, el grupo hermano de los Anthropoidea. Las características que definen a los antropoideos son usualmente discutidas, y los registros más primitivos de aparentes antropoideos han sido algunas veces cuestionados.

Los registros asiáticos de posibles Anthropoidea han sido de relevancia durante las últimas dos décadas, particularmente desde el descubrimiento de los Eosimiidae (Beard et al., 1994, 1996) en los rellenos de fisuras de Shanghuang, en la provincia de Jiangsu, Eoceno medio de China. Los géneros descritos son *Eosimias* y *Phenacopithecus*, con tres especies para el primero y dos para el segundo. En desmedro de algunos caracteres primitivos evidentemente relacionados a tarsiformes, los autores enumeran ciertas características dentarias derivadas que los acercan al morfotipo esperado para los antropoideos basales, de ahí que se consideren mayormente como grupo stem de los Anthropoidea. Entre esos caracteres se cuentan los incisivos de forma más espatulada e implantados más verticalmente en los alvéolos, caninos más desarrollados y molares inferiores con amplias cuencas masticatorias. Estas afirmaciones tuvieron severas críticas inicialmente, aunque el estatus antropoideo de los eosímidos fue tomando aceptación más generalizada.



**Figura 3:** *Darwinius massillae*, holotipo (modificado de Franzen et al., 2009).

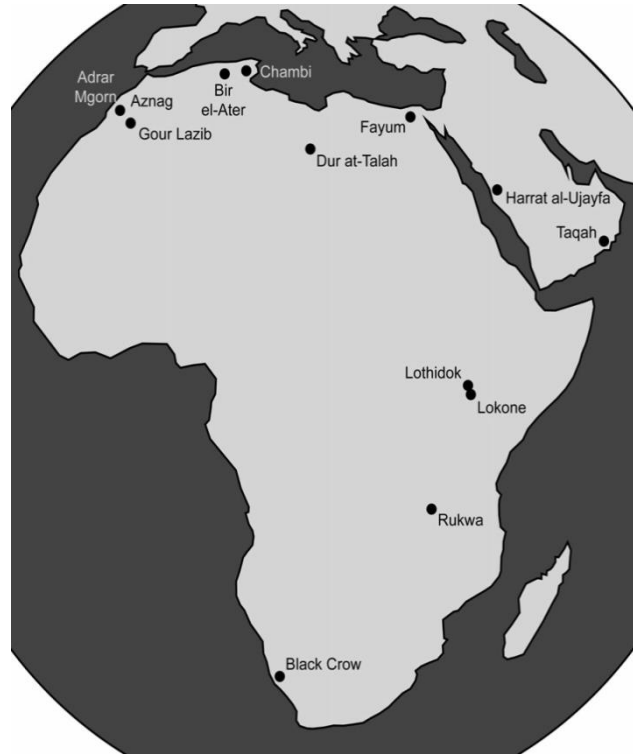
Otros géneros atribuidos a los Eosimiidae se hallaron fuera de China. *Bahinia* se recuperó en Myanmar, en niveles del Eoceno medio de la Formación Poundang, conocido por restos de denticiones superiores e inferiores parciales; tiene mayor tamaño que *Eosimias* aunque su morfología dentaria es similar (Jaeger et al., 1999). *Anthrasimias* procede del Eoceno temprano de India (Bajpai et al., 2008), en tanto *Phileosimias* se halló en niveles más modernos correspondientes al Oligoceno de Pakistán. Ambos han sido cuestionados posteriormente por su supuesta pertenencia a los Eosimiidae (Gunnell et al., 2008; Seiffert et al., 2009), y las controversias aún perduran.

Otros posibles antropoideos asiáticos conforman la familia Amphipithecidae, conocida desde principios del siglo XX, aunque los más recientes trabajos en el sudeste asiático aumentaron el registro y las discusiones en torno a sus afinidades. *Amphipithecus* y *Poundangia* proceden del Eoceno medio de la misma Formación Poundang que contiene a *Bahinia*, en Myanmar, y son precisamente los restos más antiguos conocidos para los Amphipithecidae (ver Beard, 2002). Tienen un considerable tamaño corporal, posiblemente mayores a 5 kg, con molares de coronas bajas y mandíbulas robustas y profundas, con la sínfisis no fusionada (una característica que los alejaría del patrón esperado para los Anthrooidea).

Una alternativa propuesta sobre las relaciones entre los Anthrooidea asiáticos y africanos tiene fundamentos en el género *Afrasia*, procedente de niveles del Eoceno medio-tardío, también de la Formación Poundang, en Myanmar, y descrito muy recientemente (Chaimanee et al., 2012). Las similitudes entre los molares superiores de *Afrasia* y *Afrotarsius lybicus*, procedente de la localidad Dur At-Talah, también del Eoceno medio-tardío de Libia (Jaeger et al., 2010), han llevado a Chaimanee et al. (2012) a proponer una dispersión de los antropoideos primitivos desde Asia a África durante el Eoceno medio, conformando *Afrasia* y *Afrotarsius* el nuevo infraorden propuesto por los autores, Eosimiiformes, que agrupa a los Eosimiidae mencionados más arriba, juntamente con los Afrotarsidae, conformados por *Afrasia* y *Afrotarsius*; en el primer agrupamiento, se integran las formas exclusivamente asiáticas, en tanto los Afrotarsidae constituirían un taxón de estirpe afro-asiática. De todos modos, los autores sugieren que no habría relación especial entre los eosimiiformes y el grupo *crown* de los Anthrooidea, quedando claramente explicitado que los Eosimiiformes constituyen un grupo *stem* dentro del clado de los Anthrooidea. Como aporte novedoso, el reciente hallazgo de un molar superior de un primate del Eoceno medio-tardío de Túnez, nominado *Amamria*, da cuenta de la posible morfología intermedia entre eosimiiformes y simiiformes, según lo sostienen Marivaux et al. (2014).

Ya en el continente africano y su conexión con la Península Arábiga, encontramos sitios de gran interés paleoprimatológico (Figura 4) que pudieron desempeñar un papel importante en la radiación de los Anthrooidea. Uno de esos yacimientos es de renombre y larga historia de hallazgos de primitivos antropoideos, algunos de ellos previos a la divergencia Catarrhini-Platyrrhini. Se trata de la depresión del Fayum, en Egipto, donde se han recolectado numerosos géneros de antropoideos que datan desde el Eoceno tardío al Oligoceno temprano (ver Seiffert, 2012, y referencias allí citadas), siendo los niveles más basales de una antigüedad de 37 Ma. Sumado a estos hallazgos, podría decirse que el Fayum constituye el mejor registro de la evolución de mamíferos en el continente africano (Fleagle y Gilbert, 2006).

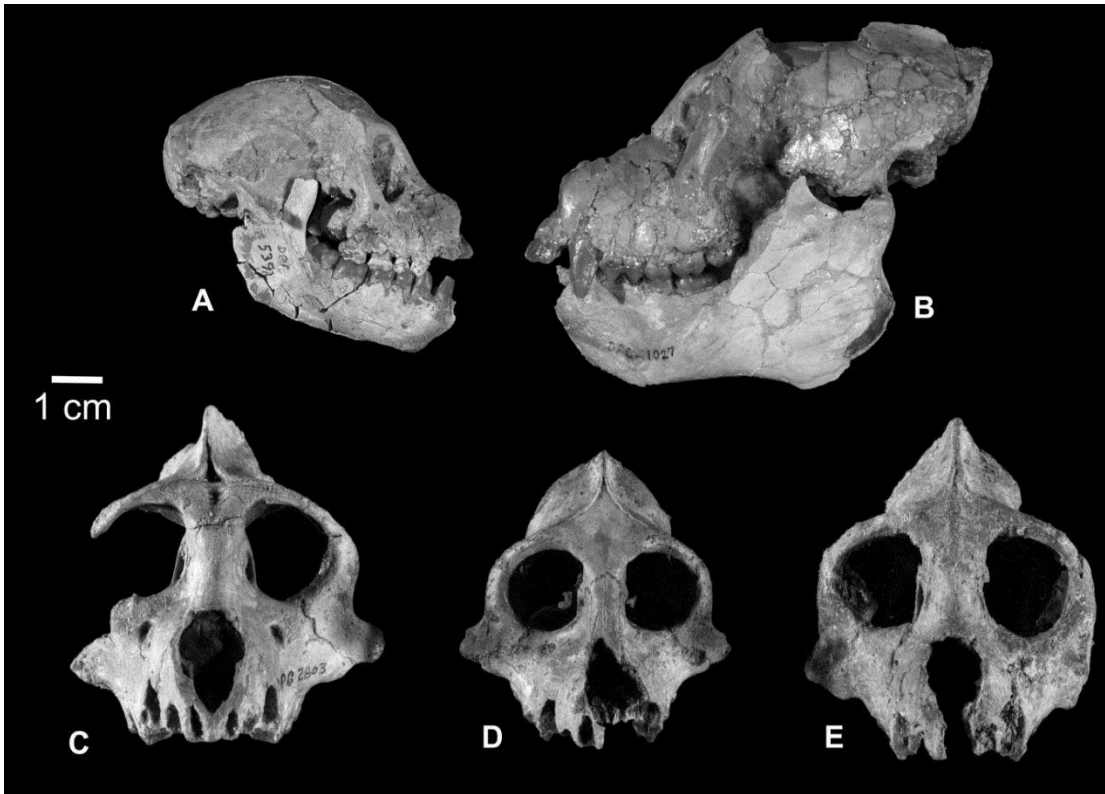
En estos sedimentos egipcios, uno de los grupos destacados por sus características es la superfamilia Parapithecoidea. Estos primates incluyen diversos géneros conocidos por sus rasgos peculiares que muchas veces se han ligado a los platirinos del Nuevo Mundo, entre ellos el contacto entre los huesos zigomático y temporal, típicamente platirino. No obstante, es prudente afirmar que los parapitecoideos reúnen caracteres primitivos como grupo temprano. Se conocen por restos craneales, dentarios y postcraneales. Los géneros mejor representados son *Parapithecus* y *Apidium*, aunque su forma más temprana es *Biretia*, un diminuto primate que también tiene distribución en el Eoceno tardío de Libia y Argelia, además de Egipto. Una de las especies de *Biretia* se registra en los niveles más bajos del Fayum, la Formación Birket Qarum (BQ) (Seiffert, 2012). De la afamada localidad L-41, suprayacente a BQ, proceden también molares aislados del género *Abuqatrania*, que denotan características más primitivas que el resto de los parapitecoideos (Simons et al., 2001). Pero no sólo de Egipto procede esta superfamilia. Se han mencionado un húmero de parapitecoideo del Paleógeno de Tanzania (Stevens et al., 2005), y el nuevo género *Lokonepithecus*, del Oligoceno de la cuenca de Turkana, en Kenia (Ducrocq et al., 2011), con posibles adaptaciones a la frugivoría extrema.



**Figura 4:** Sitios paleoprimatológicos paleógenos de la región Afro-Arábica.

Los Proteopithecidae constituyen una familia peculiar, integrada por los géneros *Proteopithecus* y *Serapia*, procedentes de L-41 del Fayum. *Proteopithecus* es conocido por restos craneales, abundantes restos dentarios, y elementos del esqueleto postcraneal (Miller y Simons, 1997; Simons y Seiffert, 1999). Sus caracteres dentarios, con coronas moderadamente bunodontes, indicarían una dieta frugívora e insectívora (Fleagle, 2013). Cabe destacar que poseen tres premolares superiores e inferiores, una característica que conservan los platirinos del Nuevo Mundo, en tanto en los catarrinos se reducen a dos.

Se han propuesto similitudes entre *Proteopithecus* y los platirinos más antiguos registrados hasta el momento, el género *Branisella* (Oligoceno temprano, unos 26 Ma) (ver Miller y Simons, 1997; Takai et al., 2000), siendo probable que exista algún vínculo filogenético entre los proteopitécidos y los primitivos platirinos.



**Figura 5:** Cráneos de *Aegyptopithecus zeuxis*, propliopitécido registrado en el Oligoceno temprano del Fayum, Egipto, demostrando dimorfismo sexual. A) hembra (CGM 85785), B) macho (CGM 40237); C) DPC 2803, D) DPC 3161, y E) CGM 42842. (Modificado de Seiffert et al., 2010).

La superfamilia Propliopithecoidea está integrada por las familias Propliopithecidae y Oligopithecidae. Los Propliopithecidae se conocen desde hace varias décadas, y están representados por numerosos restos dentarios, craneales y postcraneales, que los convierten en el grupo mejor conocido para el Fayum (Figura 5). En términos generales, puede decirse que tienen similitudes fenéticas más cercanas a los simios que a los monos, y se reflejan en la estructura dentaria principalmente. No obstante, en ciertos caracteres demuestran estados primitivos y de más compleja homologación. Se describieron tres géneros: *Propliopithecus*, *Aegyptopithecus* y *Moeripithecus*, este último apenas conocido por sólo un espécimen con dos dientes inferiores, en tanto los dos primeros son ampliamente conocidos. Una de las características interesantes es que demuestran dimorfismo sexual, evidenciado por la diferencia de tamaño entre los caninos y los premolares anteriores inferiores, en tanto los molares presentan un aspecto muy similar al de los simios, con cúspides amplias y redondeadas, claramente distinguibles de los molares bilofodontes de los monos cercopitecoideos (ver más abajo).

Los Oligopithecidae constituyen otro grupo cuyas afinidades han sido debatidas durante mucho tiempo, y aún hoy continúan. En principio, poseen dos premolares del mismo modo que la condición vista en catarrinos, aunque otros caracteres dentarios y craneales indican características primitivas. *Oligopithecus* es conocido desde hace varias décadas para la Formación Jebel Qatrani, en Fayum, y luego se describió una especie en Omán, en la Península Arábiga (Gheerbrant et al., 1995); *Oligopithecus* tiene particularidades en la estructura de los molares, tales como la primitiva conformación del trigónido, elevado respecto a la cuenca del talónido, exhibiendo un paracónido en su parte anterior; asimismo, tiene un reborde anterior cortante en el premolar anterior, al modo de los antropoideos, especialmente catarrinos. *Catopithecus* es un género mejor conocido a partir de restos dentarios y craneomandibulares, así como restos poscraneales (Simons, 1989; Simons et al., 1999) que otorgan información importante acerca de su estatus antropoideo. Presenta amplios incisivos, dimorfismo sexual evidenciado por el tamaño de los caninos y reborde cortante del premolar anterior, entre las características destacadas, en tanto el cráneo tiene aspecto primitivo pero más similar a los platirrininos por poseer un anillo ectotimpánico fusionado a la bulla auditiva (Simons, 1995).

*Talahpithecus* es el tercer género atribuido tentativamente a los Oligopithecidae, pero procedente de la localidad de Dur At-Talah, Eoceno tardío de Libia (Jaeger et al., 2010). Está representado por un molar superior completo, y dos fragmentos de un premolar superior y molar inferior. No obstante la atribución de los autores a los oligopitécidos, recientes hallazgos de primates primitivos del Eoceno del Amazonas peruano, dan cuenta de estrechas relaciones con los primates sudamericanos más antiguos registrados (ver más abajo) (Bond et al., 2015).

Recientemente, Seiffert et al. (2010) describieron un extraño primate de los niveles más inferiores de Fayum, la cantera BQ2 que fuera asignada el Eoceno tardío. Se trata de *Nosmips*, constituido por numerosos dientes de confusas relaciones, algunas de las cuales podrían atribuirse a estrepisirrininos y otras a haplorrininos, por lo cual su estatus filogenético es incierto.

Del mismo modo, *Altiasius*, un género procedente del Paleoceno tardío de Marruecos (Sigé et al., 1990; Godinot, 2007), con unos 57 millones de años de antigüedad, permanece como *incertae sedis* debido a su peculiar morfología dentaria, aunque se trataría del más antiguo Euprimate registrado hasta el momento. Son apenas 10 dientes aislados que se han atribuido a grupos tan dispares como antropoideos, estrepisirrininos, tarsiformes, pero cuyas afinidades permanecen irresueltas.

A modo de sumario sobre los registros fósiles de antropoideos típicos y antropoideos basales (i.e., Eosimiiformes), es innegable que la diversidad morfológica y dificultades para definir posibles morfotipos ancestrales torna el panorama confuso. Es importante no sólo comprender el origen del crown Anthrooidea, sino también los posibles predecesores de los dos grandes agrupamientos que se derivan de estos: Catarrhini y Platyrrhini. Los Catarrhini están integrados por los Cercopithecoidea, o “monos del Viejo Mundo”, y Hominoidea, vulgarmente llamados simios. Los cercopitecoideos incluyen a los monos que divergen del grupo que integrará nuestros ancestros homininos.

## 5. CATARRINOS

De acuerdo a lo planteado arriba, surge la hipótesis de que los Propliopithecoidea del Fayum podrían considerarse como grupo stem Catarrhini y, de este modo, el registro más antiguo hasta el momento. No obstante, unos de los registros recientes más novedosos lo constituye el género *Saadanius*, del Oligoceno medio de Arabia Saudita, datado en aproximadamente 29-28 Ma (Zalmout et al., 2010). Se trata de un espécimen craneal que conserva parte del rostro y la dentición superior, y su aspecto es definitivamente más avanzado que los primates del Fayum, habiéndose sugerido la posibilidad de que se halle cercano a la divergencia entre cercopitecoideos y hominoideos.

Para Africa se reporta al género *Kamoyapithecus*, del Oligoceno más tardío del norte de Kenia (Leakey et al., 1995), aunque la escasez del material no permite determinar si pertenece a un cercopitecoideo u hominoideo.

Contrariamente al escaso registro de cercopitecoideos para estos momentos del Cenozoico, a partir del Oligoceno más tardío y hasta el Mioceno medio (aproximadamente entre 25 y 15 Ma), se desarrolló una importante radiación de primitivos catarrinos que se ubican en la superfamilia Proconsuloidea (Fleagle, 2013), aunque su status es aún dudoso, ya que se registran algunos especímenes con características más modernas respecto a los Propliopithecoidea del Fayum, pero no se define su relación con los hominoideos, pudiendo tratarse de un grupo *stem* de éstos. Entre los taxones más conocidos se hallan varias especies del género *Proconsul*. Los rangos de tamaño estimados van desde los 3,5 kg (*Micropithecus*) hasta los 50 kg o aún más (*Afropithecus*, *Samburupithecus*, *Proconsul major*) (Fleagle, 2013), todos procedentes de Kenia y Uganda.

Ciertos géneros más modernos del este africano podrían tener una más cercana relación con los hominoideos recientes, tal el caso de *Kenyapithecus* y *Chororapithecus*, habiendo sido este último



directamente relacionado con el linaje que conduce al gorila actual (Suwa et al., 2007); de todos modos, su relación con los simios vivientes ha sido cuestionada (Harrison, 2010).

En Europa y Asia se han registrado numerosos géneros de catarrinos desde el Mioceno inferior, hace aproximadamente 17 Ma (Andrews et al., 1996), que pueden dividirse en dos grupos: los Pliopithecoidea, más primitivos y relacionados probablemente con los Propliopithecoidea del Fayum, y los Hominoidea, estos últimos presentando discrepancias acerca de sus afinidades con los grupos actuales (Fleagle, 2013). Entre los taxones de mayores afinidades con grupos actuales, *Sivapithecus*, que habitó el norte de India hace entre aproximadamente 12 y 8 millones de años, tiene enormes similitudes fenotípicas con el actual orangután en sus características craneodentarias (Kelley, 2005). En tanto, un taxón considerado cercano filogenéticamente a *Sivapithecus*, ha alcanzado el mayor tamaño corporal en lo que se conoce de la evolución de los primates; se trata del género *Gigantopithecus* (von Koenigswald, 1983; Ciochon et al., 1990), sólo conocido por una considerable cantidad de dientes y mandíbulas, con una especie menor, *G. giganteus*, del Mioceno superior de India y Pakistán y unos 150 kg de peso corporal (equivalente a un gorila), en tanto la especie mayor, *G. blacki*, del Pleistoceno de China y Vietnam, se estima que alcanzó los 300 kg de peso. En términos generales, algunos hominoideos asiáticos podrían tener vinculación sólo con el linaje del actual orangután.

El registro fósil de los cercopitecoideos demuestra su presencia desde comienzos del Mioceno, tal como ocurrió con la radiación de los hominoideos. No obstante, se han diversificado notablemente desde el Mioceno tardío y Pleistoceno -momentos de mayor éxito en su radiación- hasta tiempos recientes en regiones de África, Asia y Europa. Los más tempranos cercopitecoideos, procedentes del Mioceno temprano a medio del norte y este de África, se incluyen en la familia Victoriapithecidae, con características netamente más primitivas respecto a los Colobidae y Cercopithecidae. Mayormente representados por dientes, los victoriapitécidos demuestran algunas características que anuncian la morfología bilofodonte de los molares de los cercopitecoideos, esto es, dos cúspides anteriores y dos posteriores alineadas transversalmente y unidas por una cresta; de todos modos, en ciertos especímenes se observa ausencia de la cresta, e incluso la presencia de una cresta oblicua en los molares superiores (uniendo metacono y protocono), denotando la primitiva estructura del trígono (Miller et al., 2009). De los cuatro géneros reconocidos hasta el momento, cabe destacar que *Victoriapithecus* se conoce también por un cráneo que ofrece caracteres algo más

primitivos, y una capacidad craneana menor si se compara con los cercopitecoideos modernos (Miller et al., 2009, y referencias allí citadas).

Los cercopitécidos fósiles ya aparecen en el Mioceno tardío africano, donde pueden diferenciarse las dos subfamilias modernas, cercopitecinos y colobinos, que luego se diversifican y expanden hacia Eurasia. Dado que las principales diferencias entre ambas subfamilias se deben a características de los tejidos blandos [tales como estómagos saculados en los colobinos, o bolsas en las mejillas (*cheek pouches*) en los cercopitecinos], es riesgosa la atribución de especímenes fósiles a una u otra subfamilia, más allá de que los cercopitecinos conservan generalmente molares con más largos trigónidos, coronas más elevadas y cúspides más bajas, así como cráneos con hocico más alargado y estrecho espacio entre las órbitas (Fleagle, 2013).

Los cercopitecinos pueden dividirse en tres grupos claramente reconocidos: macacos; babuinos, mangabeys y mandriles; y guenons, algunos de ellos conocidos para el registro fósil y la actualidad, tales como los géneros *Macaca*, *Papio*, *Theropithecus* y *Cercopithecus*.

Muchos colobinos extintos, en cambio, conservaron una morfología diversa y diferente de los taxones vivientes, incluyendo también una mayor distribución geográfica (Fleagle, 2013).

Estableciendo un parámetro comparativo entre la radiación miocena de los simios hominoideos y los monos cercopitecoideos, existe una clara diferencia respecto al intervalo temporal y las etapas actuales de su evolución. Mientras los simios se diversificaron y expandieron su distribución geográfica durante el Mioceno temprano a medio, los cercopitecoideos radiaron notablemente desde el Mioceno tardío hasta tiempos recientes, y la escasa diversidad actual de hominoideos contrasta con la destacable diversidad de cercopitecoideos. Estas diferencias en diversidad temporal se han atribuido a diversas causas, especialmente a un posible reemplazo de las faunas de simios por las de cercopitecoideos, o posiblemente a cambios climáticos que afectaron diferencialmente a África y Europa durante el Mioceno (Harrison, 2010; Fleagle, 2013).

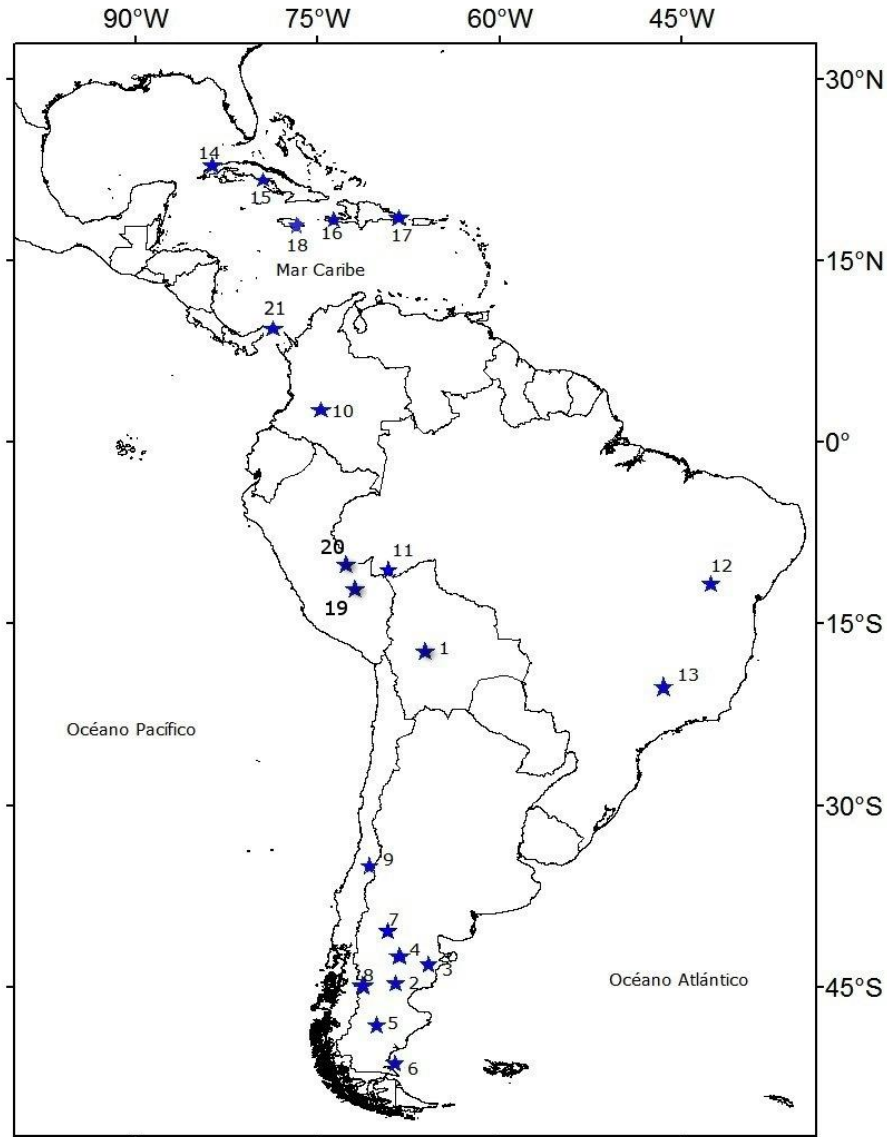
## 6. PLATIRRINOS

Los Platyrrhini conforman un grupo diverso con una distribución geográfica de los grupos actuales en la Región Neotropical, de acuerdo con la reciente revisión de las regiones biogeográficas (ver Morrone, 2006), donde la Región Neotropical integra el Reino Holotropical. Habitan desde el sur de México hasta el norte y nordeste de Argentina, habiendo desarrollado múltiples adaptaciones a ambientes diversos. Los platirrininos tienen un registro fósil también diverso, aunque escaso en número

de especímenes recuperados. Proceden de regiones distantes como la Patagonia y las Antillas Mayores, y algunos yacimientos en regiones coincidentes con su distribución actual, como Perú, Bolivia, Colombia y Brasil (Figura 6).

Los registros más antiguos hasta el momento proceden del Eoceno ¿tardío? de la Amazonia peruana, seguidos por los de Bolivia (26 Ma), y subsecuentemente aquéllos de Patagonia (entre 20 y 15,7 Ma), extendiéndose hasta el Pleistoceno tardío de Brasil y Caribe.

La Patagonia argentina cuenta con un registro de 8 géneros fósiles descritos, sobre un total de 29 géneros y 31 especies registrados en Sudamérica y el Caribe, todos extintos, más dos especies extintas correspondientes a dos géneros aún vivientes. El resto de los géneros fósiles se halla mayormente en Colombia (11 hasta el momento), donde ya se verifican patrones morfológicos más modernos y precursores de la anatomía y adaptaciones de los clados vivientes.



**Figura 6:** Mapa de distribución geográfica de los platirrinos fósiles. 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 (*Proteropithecía*); 8: Alto Río Cisnes, Chile; 9: Formación Abanico, Chile (*Cebupithecía*); 10: La Venta, Colombia (*Cebupithecía*, *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 cartelles*, *Alouatta mauroi*); 13: Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil; 14: Pinar del Río, Cuba; 15: Domo de Zaza, Cuba; 16: Trouing Jérémie, Haití (*Insulacebus toussaintiana*); 17: Cueva de Berna y Parque Nacional Padre Nuestro, República Dominicana (*Antillothrix*); 18: Long Mile Cave y Jackson's Bay Caves, Jamaica (*Xenothrix*); 19: Atalaya, Cuzco, Perú; 20: Santa Rosa, Perú (*Perupithecus*); 21: Canal de Panamá.

## a. REGISTRO FÓSIL DE LOS PLATIRRINOS

### i. PERÚ

Nuevos y sorprendentes descubrimientos en la fauna local de Santa Rosa, oriente de Perú, dan cuenta de los más antiguos primates sudamericanos registrados hasta el momento, con una edad que sugiere ser del Eoceno tardío (Bond et al., 2015), mucho más antiguo que lo que anteriormente se pensaba. El material consta de un molar superior completo, el nuevo género *Perupithecus* (Figura 7A), así como dos molares superiores incompletos pertenecientes a otro taxón, y un molar inferior aislado. Pese a lo fragmentario del registro, los molares exhiben una morfología primitiva con algunos caracteres que recuerdan a los actuales calitriquinos, incluyendo el pequeño tamaño comparable a *Callimico*. Pero lo destacable de este registro es que la morfología de *Perupithecus* se asemeja notablemente al extinto *Talahpithecus* (Figura 7B), del Eoceno tardío de Libia (Jaeger et al., 2010). En consecuencia, estos hallazgos no sólo expanden el rango temporal en que existieron los primates del Nuevo Mundo al menos unos 10 millones de años, sino que además refuerzan la hipótesis de un origen africano, algo que muchos investigadores venían sosteniendo aunque sin pruebas contundentes. El análisis filogenético realizado en Bond et al. (2015) ubicó a *Perupithecus* y *Talahpithecus* como taxones hermanos, basal y divergente de los platirrinos.

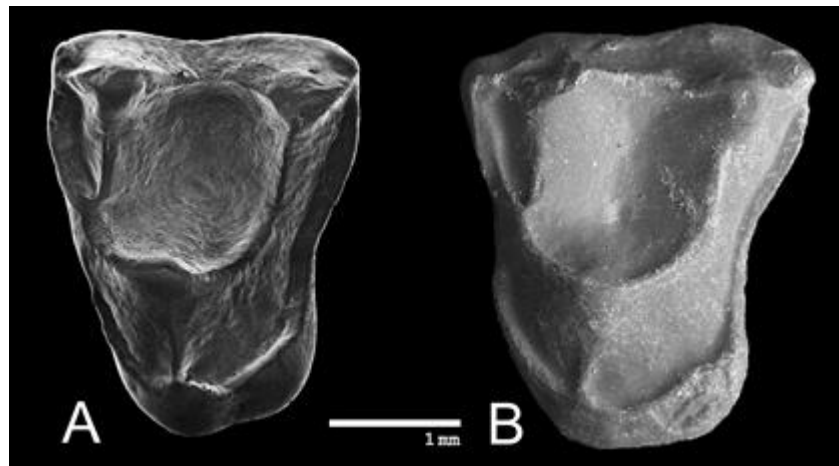
### ii. BOLIVIA

En la localidad de Salla, Bolivia, se registraron los únicos platirrinos del Oligoceno sudamericano, que fueron datados en unos 26 Ma (Oligoceno tardío, Edad-Mamífero Deseadense) (Kay et al., 1998); se trata de los géneros *Branisella* y *Szalotavus* (Hoffstetter, 1969; Rosenberger et al., 1991a; Takai et al., 2000). Pese a que son restos bien conocidos por piezas dentarias y mandibulares, no se registran otras partes esqueléticas, y sus relaciones son aún escasamente comprendidas, a excepción de ciertos caracteres que los acercan a los pequeños Callitrichinae. Considerando su situación geográfica, cabe esperar que hayan tenido un importante papel en la radiación antigua de los platirrinos y su eventual relación con la antigua radiación de primates del Eoceno de Perú [constituyen parte del grupo stem Platyrrhini según Bond et al. (2015)], 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 (ver más abajo).

iii. SUDAMÉRICA AUSTRAL: PATAGONIA ARGENTINA Y CHILE CENTRAL

La Patagonia argentina ha ofrecido interesantes restos fósiles de primates desde los tiempos de los hermanos Ameghino, con la descripción del más antiguo registrado en Argentina, *Homunculus patagonicus* (Ameghino, 1891) (Figura 8B, D). 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 los actuales géneros *Callicebus* y *Aotus* (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; Fleagle *et al.*, 1995; Tejedor *et al.*, 2006). Estas semejanzas morfológicas con *Aotus* y *Callicebus* permiten respaldar las posibles relaciones filogenéticas 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). *Tremacebus harringtoni* (Rusconi, 1935; Hershkovitz, 1974), procedente del centro-norte de Chubut, es un cráneo sin mandíbula presentando ciertas afinidades con el actual *Aotus* (Fleagle & Rosenberger, 1983). Las órbitas algo más grandes sugieren primitivas adaptaciones a la nocturnidad, al menos en sus etapas iniciales, aunque es difícil establecerlo con certeza.



**Figura 7:** Comparación entre A) *Perupithecus*, el más antiguo registro de primates sudamericanos, y B) *Talahpithecus*, del Eoceno tardío de Libia (modificado de Rond *et al.* 2015)



**Figura 8:** Comparación entre el holotipo de *Killikaike blakei* y un cráneo parcial de la colección Ameghino atribuido a *Homunculus patagonicus*.

*Dolichocebus gaimanensis* fue registrado también en Chubut, en las proximidades de Gaiman (Bordas, 1942; Kraglievich, 1951), y consiste en un cráneo sin mandíbula y algo deformado, sumando restos dentarios y mandibulares aislados que fueron atribuidos al mismo género (Kay *et al.*, 2008). *Dolichocebus* fue vinculado con el actual mono ardilla, *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*. 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 platirrinos (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 *Laventiana* y *Neosaimiri*, dos cebinos de La Venta, Colombia (ver abajo), demostrando de este modo una amplia radiación de la subfamilia.

Continuando con los registros más antiguos de Patagonia, en la localidad de Gran Barranca hallamos a *Mazzonicebus almendrae* (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; Fleagle *et al.*, 1995), 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. *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 aquellos que presenta *Soriacebus*, a excepción de los molares inferiores, ya que el motivo de la controversia generada por *Soriacebus* (Fleagle *et al.*, 1987; Fleagle, 1990) se centró en torno a los molares inferiores elongados que no son coincidentes con las tendencias de los pitecinos más modernos. Si no se consideraran estos últimos caracteres, *Soriacebus* sería, del mismo modo que *Mazzonicebus*, 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*. La explicación más probable señala 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 estrechos, 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.

También en la Formación Pinturas se registró *Carlocebus*, con dos especies, *C. carmenensis* y *C. intermedius* (Fleagle, 1990). *Carlocebus* se asemeja a *Homunculus* en sus características dentarias, aunque podría diferenciarse por su mayor tamaño y sus molares con cúspides redondeadas y crestas menos marcadas que en *Homunculus*. En términos generales, ambos podrían incluirse en un mismo clado monofilético, conjuntamente con *Callicebus*.

El primate fósil más austral descubierto hasta el momento es *Killikaike blakei*, al sudeste de la Provincia de Santa Cruz (Tejedor *et al.*, 2006). 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; adicionalmente, se halló un fragmento de maxilar con tres molares superiores. 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 anterior de *Killikaike* se ha preservado intacto, con un hueso frontal elevado, lo cual nos ha permitido estimar el volumen del cerebro anterior, que se correlaciona perfectamente con el tamaño total del cerebro. El cerebro de *Killikaike* registra una capacidad de los lóbulos frontales que lo acerca al promedio del actual *Saimiri*.

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.

En relación a estas características particulares, *Killikaike* se diferencia claramente de *Homunculus*, que también fue registrado en las cercanas zonas costeras de la Provincia de Santa Cruz, y que ciertos autores intentan sinonimizar a *Killikaike* genérica o específicamente (ver Kay et al., 2008 y subsiguientes). No obstante, las diferencias morfológicas se verifican acentuadamente en los especímenes de la Figura 8, consistentes en el holotipo de *Killikaike* y el cráneo parcial de *Homunculus* de la colección Ameghino del Museo Argentino de Ciencias Naturales, este último no considerado en los estudios de Kay y colaboradores.

*Proteropithecia neuquenensis* completa el registro de pitecinos en la Patagonia, 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 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, se destaca el hallazgo de *Chilecebus carrascoensis* en sedimentos del Mioceno inferior de Chile central (Flynn et al., 1995), demostrando que la cordillera de los Andes no significó una barrera para la dispersión de los primates durante el Mioceno inferior. *Chilecebus* está datado en unos 20 Ma, equivalente a los registros de Chubut, en Argentina. La morfología de *Chilecebus* es inusual, y el género consiste en un cráneo sin mandíbula con la totalidad de los dientes superiores. El tamaño del cráneo es muy pequeño, aunque 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 peculiar, aunque conservan caracteres primitivos como la presencia de cíngulos lingual y labial en los molares superiores. Los premolares superiores 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.

#### iv. LOS PLATIRRINOS ANATÓMICAMENTE MODERNOS

En el norte del Neotrópico encontramos la fauna de mamíferos de La Venta, Colombia, hasta el momento con la mayor diversidad de primates fósiles en el registro sudamericano. Estos sedimentos datan del Mioceno medio, entre aproximadamente 11,6 y 13,5 Ma (Flynn *et al.*, 1997), y sus primates podrían anunciar la morfología de varios de los clados actuales. 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 sarmiento*, vinculados a los linajes de los actuales *Saimiri*, *Alouatta* y Pitheciinae, respectivamente (Stirton, 1951; Hershkovitz, 1970; Kay *et al.*, 1987; Takai, 1994). También fue descrito *Laventiana annectens*, taxón vinculado cercanamente a *Neosaimiri* (Rosenberger *et al.*, 1991b). En suma, los cebinos están representados indudablemente en La Venta con una morfología dentaria y mandibular casi indistinguible de *Saimiri*.

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 a nivel genérico podría tratarse de sinónimos (Rosenberger, com. pers.; ver también Szalay y Delson, 1979).

*Cebupithecia sarmiento* es 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. La dentición anterior demuestra las fuertes afinidades entre *Cebupithecia* y pitecinos, con incisivos procumbentes y caninos grandes y proyectados. Otro pitecino reconocido para La Venta es *Nuciruptor rubricae* (Meldrum & Kay, 1997), con adaptaciones similares a *Cebupithecia*, representado por una mandíbula con la presencia de incisivos procumbentes, comprimidos, aunque los caninos inferiores son más pequeños de lo esperado.

En tiempos más recientes, se halló en La Venta una especie relacionada al linaje del actual género *Callicebus*, *Miocallicebus villaviejai*, pobremente representada pero con una morfología que la asemeja a *Callicebus*, aunque su tamaño es mayor (Takai *et al.*, 2001).

Algunos taxones de La Venta poseen relaciones más inciertas; 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. Los caracteres de *Lagonimico*, ya que sería lógico vincularlo con los calitriquinos dado que presenta molares superiores triangulares con un muy reducido M3. Más inquietante aún 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 ántero-posteriormente, caracteres que Rosenberger (2002) relacionó coherentemente con los pitecinos. 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 en los de *A. dindensis*.

Entre otros posibles calitriquinos se encuentra *Patasola magdalena*, 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 afinidades más precisas.

#### b. EL CARIBE Y EL CENOZOICO TARDÍO DE AMÉRICA DEL SUR

Ha sido tan diversa y variada la evolución de los platirinos, 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 platirinos 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 platirinos- 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 postcraneal (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 nuevo que incrementa la distinción de esta radiación caribeña; se trata de *Insulacebus toussaintiana*, del Cuaternario tardío y con ciertas características dentarias primitivas que recuerdan 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*, *Callicebus* 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 (Cook *et al.*, 2007; Rosenberger *et al.*, en prensa).

Continuando con los registros de primates sudamericanos 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 alouatino que persistiría desde el Mioceno medio de Colombia hasta el final de esa época en Acre, un molar inferior adicional más dos premolares superiores de la nueva especie *Solimoea acrensis*, 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 platirinos para estos momentos, aunque se distingue claramente que los alouatinos estuvieron presentes desde el Mioceno medio, continuando al Mioceno tardío con ciertos caracteres conservadores y que son asignables a *Stirtonia*.

En tanto, *Acrecebus* se convierte en la única evidencia clara del linaje de *Cebus* antes del Holoceno. Es un molar superior que posee todas las características destacadas en *Cebus*.

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 alouatino y *Caipora* un atelino con claros vínculos con el actual *Ateles*. No obstante, los restos de *Protopithecus* procedentes del estado de Bahía, han sido recientemente reasignados al nuevo género *Cartelles* (Halénar y Rosenberger, 2013), y 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, género *Alouatta*, fue también descrita para el Pleistoceno de Bahía, en Brasil. Se trata de *Alouatta mauroi*, que guarda unas proporciones dentarias inusuales no encontradas en las especies vivientes del género (Tejedor *et al.*, 2008).

## 7. TRAZANDO LA HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS PLATIRRINOS

A consecuencia de las distancias temporales y geográficas de los yacimientos con presencia de platirrininos fósiles, y sumado a la escasez del registro, no existe un conocimiento integrado en torno a sus relaciones filogenéticas y a la radiación del grupo. Se ha sostenido que la principal diversificación del grupo se produjo en la cuenca amazónica, y con los nuevos registros más antiguos de Perú, la hipótesis es factible. Estudiar la radiación de los platirrininos desde las periferias amazónicas es altamente valioso, y además contamos con registros de faunas de mamíferos cenozoicos extintos a ambos lados de toda la cordillera de los Andes y de la estepa patagónica, que esclarecen su paleoecología.

La manera en que los linajes patagónicos -los más australes del mundo- pudieron integrarse con los grupos del norte es aún incierta. 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, al otro lado de la cordillera de los Andes y a menores latitudes que en Patagonia, lo cual puede significar un nexo para la hipótesis de la probable existencia de un corredor, aquí denominado Corredor Paleobiogeográfico Occidental Sudamericano (CPOS) (Tejedor, 2013; Tejedor y Muñoz-Saba, 2013). 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). Se propone entonces que los ambientes occidentales de América del Sur pudieron propiciar una vía de dispersión para los primates platirrininos, o también pudo tratarse de una retracción hacia el norte luego del cambio paleoambiental de Patagonia debido a la tectónica andina a mediados del Mioceno; la fuerte elevación de la cordillera produjo el cambio climático-ambiental patagónico que

habría originado la desaparición de los primates en esa región. Son diversas las faunas de mamíferos registradas para el Mioceno a lo largo de esta faja occidental de Argentina, Chile, Bolivia, Perú, Ecuador y Colombia, y las oportunidades paleoecológicas para los platirrinos debieron haber sido importantes y continuas a ambos lados de la ascendente cordillera de los Andes.

## 8. LA APARICIÓN DE LOS HOMININOS EN EL REGISTRO FÓSIL

Conjuntamente con la amplia radiación de los cercopitecoideos en distintas regiones de África y Eurasia, durante el Plioceno africano se diversificaron los homínidos. En este punto cabe destacar la clasificación que actualmente se utiliza para referirse a nuestros ancestros, ya que el término “homínidos”, que antiguamente se utilizaba, hoy engloba también a otros géneros no bípedos. De esta manera, los ancestros directos de nuestro linaje dentro de la familia Hominidae, así como las formas estrechamente vinculadas que demostraron marcha bípeda, se reúnen en la Tribu Hominini, vulgarmente conocidos como homínidos.

Entre las grandes controversias a través de décadas en la investigación paleoantropológica, surgen las evidencias de los más antiguos representantes del linaje que condujo a los humanos. Las diversas hipótesis que se sucedieron han encontrado severos cuestionamientos que proceden, especialmente, del registro fósil. Durante las últimas cuatro décadas han visto la luz numerosos hallazgos de especímenes fósiles que delatan historias evolutivas complejas y, lejos de arribar a consensos generalizados, el incremento del registro acumuló extraordinarias evidencias que tienden a clarificar apenas algunos aspectos en torno al origen de los primeros homínidos.

En la búsqueda de características que hicieron a los más antiguos ancestros humanos, podemos contar algunas que tradicionalmente se consideraron, tales como el aumento del volumen cerebral y la reducción del dimorfismo sexual. No obstante, los más antiguos homínidos registrados aún conservan un volumen cerebral que no difiere notoriamente de los actuales homínidos como el gorila o chimpancé. Lo mismo ocurre con el dimorfismo sexual, ya que los homínidos que entonces caminaban erguidos aún poseían un fuerte dimorfismo en el tamaño corporal entre machos y hembras, tales como los australopitecos robustos.

Durante el Mioceno (período que abarca desde los 23 a los 5,5 Ma), proliferaron en África primero, y luego dispersándose a Asia y Europa, numerosas especies de hominoideos de primitivas características morfológicas, entre los que se hallarían los ancestros de los actuales gorila, chimpancé

y orangután, así como de los gibones y siamangs, y por otro lado los posibles ancestros de los homínidos. Las adaptaciones fueron muy diversas y podríamos decir que, a partir del Mioceno medio, alrededor de los 17 millones de años, encontramos ya formas avanzadas y con características morfológicas comparables a los homínidos en sentido amplio (Fleagle, 2013). Por mencionar algunos, *Afropithecus*, procedente de sedimentos del norte de Kenya, se destaca por ser uno de los géneros más completos de simios del Mioceno, consistente en un rostro completo con mandíbula asociada, demostrando fuertes similitudes fenotípicas con el gorila actual, aunque con caracteres dentarios que lo vinculan a una dieta de alimentos duros que requería de sus grandes molares con esmalte espeso, contrariamente a la alimentación estrictamente vegetariana de los gorilas. Otro género, *Kenyanthropus*, ostentó durante un tiempo el rol de posible ancestro del linaje humano, especialmente antes de los años '80, y esto se debió a sus dientes de coronas bajas con espeso esmalte dentario, reducidos dientes anteriores y tamaño de caninos, y el aparente acortamiento del rostro. No obstante, como es sabido de acuerdo a los abundantes registros posteriores, el espesor del esmalte dentario denotando coronas con cúspides redondeadas y bajas, fue una característica muy expandida entre los simios miocenos. Faltan aún evidencias para relacionar varias de las especies más representativas tales como los mencionados, y así también otros taxones de Kenya como *Equatorius*, *Turkanapithecus*, o el caso aislado de *Otaviapithecus*, de Namibia, único simio fósil de esa antigüedad hallado fuera de África oriental. Estas formas poseen características que aún hoy resultan controversiales.

Cabe destacar que estos taxones probablemente fueron parcialmente terrestres, al menos al modo de los gorilas o chimpancés de hoy. Adicionalmente, los paleoambientes de estos depósitos indican ecosistemas de bosques abiertos, con lo cual el desplazamiento terrestre, sobre todo para ciertas especies de mayor porte, debió representar un tipo de locomoción habitual.

Hasta aquí todos los registros de simios procedían de África, y es de destacar que el continente africano permaneció separado de Europa y Asia por medio del mar de Tethys, del cual el Mediterráneo hoy es un relicto. El mar de Tethys, incluso, separaba la Península Arábiga unida a África respecto al resto de Asia. De modo que los simios se dispersaron hacia Eurasia con posterioridad al Mioceno medio. No obstante, del registro de hominoideos ampliamente distribuidos por África y Eurasia, hallamos que los más antiguos y primitivos homínidos proceden de África, lo cual conduce a pensar en un origen africano.



Conjuntamente con la amplia radiación de los cercopitecoideos en distintas regiones de África y Eurasia, durante el Plioceno africano se diversificaron los homíninos, verificado a partir del registro de *Sahelanthropus* (Figura 9), datado en unos 6 a 7 millones de años. *Sahelanthropus* es considerado como el más antiguo registro de un representante de nuestro linaje. Fue hallado en Chad, y consiste en un cráneo algo deformado aunque bastante completo adicionándose otros restos fragmentarios (Brunet et al., 2002). Este hallazgo renovó las expectativas de descubrir representantes tempranos de homíninos en otras áreas, pese a que los mayores esfuerzos se concentraron siempre en el este de África, sobre las regiones afectadas por la tectónica del valle del Rift. Pese al mosaico de características primitivas y avanzadas, *Sahelanthropus* no sólo se consideró el más antiguo miembro del linaje homínino, sino que también extiende el tiempo de divergencia entre homíninos y chimpancés más antiguamente en el Mioceno tardío, algo que ciertos estudios moleculares corroborarían posteriormente (Wilkinson et al., 2011).

El género *Orrorin* procede de una de las zonas que ha sido prometedoras para el hallazgo de antiguos homíninos, las montañas Tugen, en el centro de Kenia, datado en unos 6 Ma, o Mioceno tardío (Senut et al., 2001). Más allá de pertenecer a un intervalo temporal sumamente importante para el registro de antiguos homíninos, este género está pobremente representado por restos dentarios, mandibulares y maxilares, y postcráneo parcial pertenecientes a unos cinco individuos, aunque el dato interesante del registro es que precede por aproximadamente 1,5 Ma al género *Ardipithecus* (ver abajo). El resto de un fémur proximal sugiere una marcha bípeda, debido especialmente a su similitud con los posteriores *Australopithecus* (Richmond & Jungers, 2008). Los molares son relativamente pequeños y de esmalte espeso, contrario a lo esperable para los simios africanos y acorde a lo esperado para el linaje de los homíninos. No obstante, el canino superior proyectado demuestra una muesca anterior que es típica de los simios, por lo cual aún se evidencian características claramente primitivas y diferentes de las que evidencia *Sahelanthropus* y los homíninos posteriores.



**Figura 9:** Holotipo de *Sahelanthropus tchadensis*, el más antiguo registro de homínidos (modificado de Brunet et al., 2002).

Ya en sedimentos algo más modernos, aparecen en Etiopía los restos de dos especies del género *Ardipithecus*: *A. kadabba* (Mioceno tardío, entre 5,2-5,8 Ma) y *A. ramidus* (4,4 Ma). *A. kadabba* (Haile-Selassie, 2001; Haile-Selassie et al., 2012) presenta características primitivas en su dentición, como el canino superior conformando una faceta de desgaste con el premolar inferior, a la manera de los simios, así como un hueso del pie con caracteres ambiguos, ya que es algo curvo como en simios, pero su base se asemeja más a los homínidos (Fleagle, 2013). En tanto, *A. ramidus* es bien conocido por más de 100 especímenes representando a más de 30 individuos diferentes (White et al., 1994; White et al., 2009) y, a diferencia de *A. kadabba*, no presenta la faceta de oclusión entre el canino superior y el premolar anterior inferior, lo cual indicaría una clara afinidad con los posteriores homínidos. El pie de *A. ramidus* posee un dedo pulgar divergente, como ocurre en los simios, en tanto la pelvis tiene una combinación de características, dado que la parte superior es amplia y similar a los homínidos, en tanto la parte inferior es estrecha como en los simios. Lo mismo ocurre con los miembros, ya que las piernas son cortas en proporción a los brazos, caracteres presentes en los simios, aunque los huesos de los miembros se muestran robustos y cortos, a diferencia de los simios y homínidos, convirtiéndolos en características peculiares del género. De este modo, y pese a que los rasgos simioscos de ambas especies de *Ardipithecus* podrían tratarse de primitivas retenciones, se han cuestionado las posibles adaptaciones al bipedismo y su vinculación con el linaje de homínidos (Sarmiento, 2010).

En este contexto de la evolución de los homínidos, comienzan a vislumbrarse características morfológicas que anteceden a los más avanzados géneros Plio-Pleistocenos que originarán separadamente a los australopitecinos gráciles y robustos, y al linaje de *Homo*.

## 9. DISCUSIÓN

La historia evolutiva de los primates y sus formas afines, como los Plesiadapiformes, tuvieron lugar a lo largo de todo el Cenozoico, y podría atribuirse a la explosiva radiación de los mamíferos luego de la gran extinción masiva del Cretácico final, hace unos 65 millones de años. No obstante, es claro que la mayor diversificación ocurre bien entrado el Paleógeno, especialmente en momentos del óptimo climático del Eoceno inferior, con la gran proliferación de adapiformes y omomyiformes, previos al origen del clado de los Anthrooidea. Una vez diferenciados estos últimos, surge la controversia acerca de su probable origen, aunque los vínculos con las formas del Eoceno temprano sean aún difíciles de establecer, sumado al hecho de que dos de los más antiguos euprimates, *Altiatlasius* y *Altanius*, del Paleoceno tardío y Eoceno temprano, respectivamente, demuestran afinidades inciertas.

Pero las controversias continúan en la divergencia de los Anthrooidea, ya que el origen de los monos del Nuevo y Viejo Mundo, Platyrrhini y Catarrhini, está lejos de ser develado. Más aún considerando los recientes hallazgos sudamericanos del Eoceno de Perú, probablemente tardío, y sus estrechas relaciones con formas norteafricanas. De este modo, la divergencia de los catarrinos parecería ser posterior a partir de un tronco ancestral también norteafricano.

En tiempos posteriores aparecen formas primitivas que pueden relacionarse a hominoideos y cercopitecoideos, pero nuevamente la diversidad durante el Cenozoico medio evade las respuestas más confiables acerca de las relaciones filogenéticas. Tal es también el caso de los homínidos primitivos, nuestros ancestros africanos más lejanos conocidos, cuyas controversias en torno al origen permanecen abiertas.

Asistimos a un dramático incremento del registro fósil de primates particularmente desde la década de 1990, lo cual permitió aumentar notablemente el conocimiento y, visto desde una óptica positiva, aumentaron también los interrogantes. Como corolario de muchos trabajos paleontológicos, suele decirse que un incremento del registro fósil determinará la solución a numerosas cuestiones; no obstante, se abrirán nuevos debates que requerirán de renovados hallazgos futuros.

## AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento especial a los editores del presente libro, Rolando González-José y Lorena Madrigal Díaz, por la aceptación de la propuesta de este capítulo.

El financiamiento de mis trabajos de investigación sobre el origen y evolución de los primates platirrinos procedió de diversas fuentes nacionales e internacionales: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, Argentina), The L.S.B. Leakey Foundation (San Francisco, U.S.A.), The Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research (New York, U.S.A.), The New York Consortium in Evolutionary Primatology (NYCEP), Fondo Nacional para la Ciencia y la Tecnología (FONCyT, Argentina), Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco".

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Ameghino F. 1891. Los monos fósiles del Eoceno de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural* (Buenos Aires) 1: 383-397.
- Andrews P, Harrison T, Delson E, Bernor R, Martin L. 1996. Distribution and biochronology of European and Southwest Asian Miocene Catarrhines. En: Bernor R, Fahlbusch V, eds. *Evolution of Neogene Continental Biotypes in Central Europe and the Eastern Mediterranean*. New York: Columbia University Press.
- Bajpai S, Kay RF, Williams BA, Das DP, Kapur VV, Tiwari BN. 2008. The oldest Asian record of Anthropoidea. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 11093–11098.
- Beard KC. 2002. Basal anthropoids. En: Hartwig WC Ed. *The Primate Fossil Record*. Cambridge: Cambridge University Press. P.133-149.
- Beard KC, Qi T, Dawson MR, Wang B, Li C. 1994. A diverse new primate fauna from middle Eocene fissure-fillings in southeastern China. *Nature* 368: 604-609.
- Beard KC, Tong Y, Dawson MR, Wang J, Huang X. 1996. Earliest complete dentition of an anthropoid primate from the late middle Eocene of Shanxi Province, China. *Science* 272: 82-85.
- Bond M, Tejedor MF, Campbell K, Chornogubsky L, Novo NM, Goin FJ. 2015. Eocene primates of South America and the African origin of New World Monkeys. *Nature* 520: 538-541. <http://doi:10.1038/nature14120>.
- Bordas A. 1942. Anotaciones sobre un “Cebidae” fósil de Patagonia. *Physis* 19: 265-269.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, et al. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418: 145–151.
- Cartelle C, Hartwig WC. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahía, Brazil. *Proc Natl Acad Sci USA* 93: 6405-6409.
- Ciochon RL, Piperno DR, Thompson RR. 1990. Opal phytoliths found on the teeth of the extinct ape, *Gigantopithecus blacki*: implications for paleodietary studies. *Proc Natl Acad Sci USA* 87: 8120–8124.
- Clemens WA. 2004. *Purgatorius* (Plesiadapiformes, Primates? Mammalia), a Paleocene immigrant into northeastern Montana: stratigraphic occurrences and incisor proportions. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 36: 3–13.
- Cooke S, Rosenberger, AL, Turvey S. 2011. An extinct monkey from Haiti and the origins of Greater Antillean primates. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 2699-2704.
- Chaimanee Y, Chavasseau O, Beard KC, et al. 2012. A new Middle Eocene primate from Myanmar and the initial anthropoid colonization of Africa. *Proc Natl Acad Sci USA* 109: 10293–10297.
- Dagosto M. 2007. The postcranial morphotype of primates. En: Ravosa MJ, Dagosto M, eds. *Primate Origins: Adaptations and Evolution*. New York: Springer, p. 489–534.
- Ducrocq S, Manthi FK, Lihoreau F. 2011. First record of a parapithecoid primate from the Oligocene of Kenya. *J Hum Evol* 61: 327–331.
- Fleagle JG. 1990. New fossil platyrrhines from the Pinturas Formation, Southern Argentina. *J Hum*

- Evol 19: 61-85.
- Fleagle JG. 2013. Primate Adaptation and Evolution. 3<sup>rd</sup> Edition. New York, Academic Press.
- Fleagle JG, Rosenberger AL. 1983. Cranial morphology of the earliest anthropoids. En: Sakka, M. (ed.): Morphologie Evolutive, Morphogenese du Crane et Anthropogenese, Paris: CNRS, p. 141-153.
- Fleagle JG, Kay RF. 1989. The dental morphology of *Dolichocebus gaimanensis*, a fossil monkey from Argentina. Am J of Phys Anthropol 78: 221.
- Fleagle JG, Gilbert CC. 2006. Biogeography and the primate fossil record: the role of tectonics, climate, and chance. En: Lehman S, Fleagle JG, eds. Primate Biogeography. New York: Springer, p. 375-418.
- Fleagle JG, Powers DW, Conroy GC, Watters JP. 1987. New fossil platyrrhines from Santa Cruz Province, Argentina. Folia Primatol 48: 65-77.
- Fleagle JG, Bown TM, Swisher III CC, Buckley G. 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. Actas VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, p. 129-135. Trelew, Argentina.
- Flynn JJ, Wyss AR, Swisher CC. 1995. An Early Miocene anthropoid skull from the Chilean Andes. Nature 373: 603-607.
- Flynn JJ, Guerrero J, Swisher III CC. 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. Washington DC: Smithsonian Institution Press, p. 44-59.
- Gheerbrant E, Thomas H, Sen S, Al-Sulaimani Z. 1995. Nouveau primate Oligopithecinae (Simiiformes) de l'Oligocene inferieur de Taqah, Sultanat d'Oman. C R Acad Sci Paris 321: 425-432.
- Godinot M. 2007. Primate origins: a reappraisal of historical data favoring tupaiid affinities. En: Ravosa MJ, Dagosto M, eds. Primate Origins: Adaptations and Evolution. New York: Springer, p 83-142.
- Gunnell GF, Gingerich PD, Ul-Haq M, Bloch JL, Khan IH, Clyde WC. 2008. New primates (Mammalia) from the Early and Middle Eocene of Pakistan and their paleobiogeographical implications. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan 32(1):1-14.
- Haile-Selassie Y. 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. Nature. 412: 178-181.
- Haile-Selassie Y, Saylor BZ, Deino A, Levin NE, Alene M, Latimer BM. 2012. A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. Nature 483: 565-569.
- Halenar LB, Rosenberger AL. 2013. A closer look at the "*Protopithecus*" fossil assemblages: new genus and species from Bahia, Brazil. J Hum Evol 65: 374-90.
- Harrison T. 2010. Apes among the tangled branches of human origins. Science 327: 532-534.
- Hartwig WC, Cartelle CC. 1996. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. Nature 381: 307-311.
- Hershkovitz P. 1970. Notes of Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus from the late Miocene of Colombia. Folia Primatol 12: 1-37.

- Herskovitz 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 Acad Sci, Paris, sér. D* 69: 434-437.
- Hooker JJ. 2007. A new microchoerine omomyid (Primates, Mammalia) from the English Early Eocene and its paleobiogeographical implications. *Paleontology* 50:739–756.
- Horovitz I, MacPhee RDE. 1999. The Quaternary Cuban platyrrhine *Paralouatta varonai* and the origin of Antillean monkeys. *J Hum Evol* 36: 33-68.
- Jaeger J-J, Thein T, Benammi M, et al. 1999. A new primate from the Middle Eocene of Myanmar and the Asian early origin of anthropoids. *Science* 285: 528–530.
- Katz M. 1999. «The Source and Fate of Massive Carbon Input During the Late Paleocene Thermal Maximum». *Science* 286: 1531-1533.
- Kay RF. 2010. A new primate from the early Miocene of Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: Paleocological implications. En: Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG, Kay RF, eds.): *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. New York: Cambridge University Press, p 220-240.
- Kay RF, Madden RH, Plavcan JM, Cifelli RL, Guerrero-Díaz J. 1987. *Stirtonia victoriae*, a new species of Miocene Colombian primate. *J Hum Evol* 16: 73-196.
- Kay RF, Johnson D, Meldrum DJ. 1998. A new pitheciine primate from the Middle Miocene of Argentina. *Am J Primatol* 45: 317-336.
- Kay RF, Cozzuol MA. 2006. New platyrrhine monkeys from the Solimoes Formation (late Miocene, Acre State, Brazil). *J Hum Evol* 50: 673-686.
- Kay RF, Fleagle JG, Mitchell TRT, Colbert M, Bown T, Powers DW. 2008. The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. *J Hum Evol* 54: 323-382.
- Kay RF, Hunt KD, Beeker CD, Conrad GW, Johnson CC, 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. *J Hum Evol* 60: 124-128.
- Kelley J. 2005. Twenty-five years contemplating Sivapithecus taxonomy. *Interpreting the past: essays on human, primate, and mammal evolution in honor of David Pilbeam*. Boston: Brill Academic. P, 123-143.
- Kraglievich JL. 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.
- Leakey MG, Ungar PS, Walker A. 1995. A new genus of large primate from the Late Oligocene of Lothidok, Turkana District, Kenya. *J Hum Evol* 28: 519–531.
- Luchterhand K, Kay RF, Madden RH. 1986. *Mohanamico herskovitzi*, gen. et sp. nov., un primate du Miocène moyen d'Amérique du Sud. *Comptes Rendus l'Acad Sci, Paris, sér. II* 303:1753-1758.
- Lund P. 1840. Nouvelles recherches sur la faune fossile du Bresil. *Ann Sci Naturelles (Paris)* 13: 310-319.

- MacPhee RDE, Horovitz I. 2004. New craniodental remains of the Quaternary Jamaican monkey *Xenothrix mcgregori* (Xenotrichini, Callicebinae, Pitheciidae), with a reconsideration of the *Aotus* hypothesis. *Am Mus Novitates* 3434: 1-51
- MacPhee RDE, 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. *Am Mus Novitates* 3394: 1-42.
- Marivaux L, Essid EM, Marzougui W, Ammar HK, Adnet S, Marandat B, Merzeraud G, Ramdahan A, Tabuce R, Vianey-Liaud M, Yans J. 2014. A morphological intermediate between eosimiiform and simiiform primates from the late middle Eocene of Tunisia: Macroevolutionary and paleobiogeographic implication of early anthropoids. *Am J Phys Anthropol* 154: 387-401.
- Meldrum DJ, Kay RF. 1997. *Nuciraptor rubricae*, a new pitheciid seed predator from the Miocene of Colombia. *Am J Phys Anthropol* 102: 407-427.
- Miller ER, Simons EL. 1997. Dentition of *Proteopithecus sylviae*, an archaic anthropoid from the Fayum, Egypt. *Proc Natl Acad Sci USA* 94: 13760-13764.
- Miller ER, Benefit BR, McCrossin ML, et al. 2009. Systematics of Early and Middle Miocene Old World monkeys. *J Hum Evol* 57: 195-334.
- Morrone JJ. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Ann Rev Entomology* 51: 467-494.
- Rivero M, Arredondo O. 1991. *Paralouatta varonai*, a new Quaternary platyrrhine from Cuba. *J Hum Evol* 21: 1-11.
- Rosenberger AL. 1977. *Xenothrix* and ceboid phylogeny. *J Hum Evol* 6: 461-481.
- Rosenberger AL. 1979. Cranial anatomy and implications of *Dolichocebus* a late Oligocene ceboid primate. *Nature* 279: 416-418.
- Rosenberger AL. 2002. Platyrrhine paleontology and systematics: The paradigm shifts. En: Hartwig WC, ed. *The Primate Fossil Record*. Cambridge: Cambridge University Press. p.151-159.
- Rosenberger AL, Setoguchi T, Shigehara N. 1990. The fossil record of callitrichine primates. *J Hum Evol* 19: 209-236.
- Rosenberger AL, Hartwig WC, Wolff RG. 1991a. *Szalatavus attricuspis*, an early platyrrhine primate. *Folia Primatol* 56: 225-233.
- Rosenberger AL, Setoguchi T, Hartwig WC. 1991b. *Laventiana annectens*, new genus and species: fossil evidence for the origin of callitrichine monkeys. *Proc Natl Acad Sci USA* 88: 2137-2140.
- Rosenberger AL, Cooke S, Rímoli R, Xijun Ni, Cardoso L. 2011. First skull of *Antillothrix bernensis*, an extinct relict monkey from the Dominican Republic. *Proc Royal Soc B* 278: 67-74.
- Rusconi C. 1935. Las especies de primates del Oligoceno de Patagonia (género *Homunculus*). "Ameghinia", *Revista Argentina de Paleontología y Antropología* 1: 39-125.
- Sarmiento EE. 2010. Comment on the paleobiology and classification of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 328: 1105-b.



- Setoguchi T, Rosenberger AL. 1985. Miocene marmosets: first evidence. *Intl J Primatol* 6: 615-625.
- Seiffert ER. 2012. Early primate evolution in Afro-Arabia. *Evol Anthropol* 21: 239–253.
- Seiffert ER, Perry JM, Simons EL, Boyer DM. 2009. Convergent evolution of anthropoid-like adaptations in Eocene adapiform primates. *Nature* 461: 1118–1121.
- Senut B, Pickford M, Gommery D, Mein P, Cheboi K, Coppens Y. 2001. First hominoid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *C R Acad Sci* 332: 137–144.
- Sigé B, Jaeger J-J, Sudre J et al. 1990. *Altiatlasius koulchii* n. gen. et sp., primate omomyidé du Paléocène supérieur du Maroc, et les origines des Euprimates. *Paleontographica A* 214:31–56.
- Simons EL. 1995. Egyptian Oligocene primates: a review. *Yearb Phys Anthropol* 38: 119–238.
- Simons EL, Seiffert ER. 1999. A partial skeleton of *Proteopithecus sylviae* (Primates, Anthropoidea): first associated dental and postcranial remains of an Eocene anthropoidean. *C R Acad Sci Ser IIA* 329: 921–927.
- Simons EL, Seiffert ER, Chatrath P, Attai Y. 2001. Earliest record of a parapihtheid anthropoid from the Jebel Qatrani Formation, northern Egypt. *Folia Primatol* 72:316–331.
- Stevens NJ, O'Connor PM, Gotfried MD, Roberts EM, Ngasala S. 2005. An anthropoid primate humerus from the Rukwa Rift Basin, Paleogene of southwestern Tanzania. *J Vert Paleontol* 25:986–989.
- Stirton, R.A. 1951. Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences 28: 315-356.
- Soligo C, Martin RD. 2006. Adaptive origins of primates revisited. *J Hum Evol* 50: 414–430.
- Sussman R, Rasmussen T, Raven PH. 2013. Rethinking primate origins again. *Am J Primatol* 75: 95–106.
- Suwa G, Kono RT, Kato S, Asfaw B, Beyene Y. 2007. A new species of great ape from the Late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 448: 921–924.
- Szalay FS, Delson E. 1979. *Evolutionary History of the Primates*. New York: Academic Press.
- Takai M. 1994. New specimens of *Neosaimiri fieldsi* from La Venta, Colombia: a middle Miocene ancestor of the living squirrel monkeys. *J Hum Evol* 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. *Am J Phys Anthropol* 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: 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 KW, eds. *Comparative Dental Morphology*. Front Oral Biology, Basel: Karger. 13: 55-59.

- Tejedor MF. 2000. Los Platyrrhini fósiles de la Patagonia (Primates, Anthroidea). Sistemática, filogenia e inferencias paleoambientales. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de la Plata, Argentina.
- Tejedor MF. 2003. New fossil primate from Chile. *J Hum Evol* 44: 515-520.
- Tejedor MF. 2005a. New fossil platyrrhine from Argentina. *Folia Primatol* 76: 146-150.
- Tejedor MF. 2005b. New specimens of *Soriacebus adrianae*, with comments on pitheciin primates from the Miocene of Patagonia. *Ameghiniana* 42: 249-251.
- Tejedor MF. 2013. Sistemática, evolución y paleobiogeografía de los primates Platyrrhini. *Revista del Museo de La Plata* 20 (176): 20-39.
- Tejedor MF, Rosenberger AL. 2008. A neotype for *Homunculus patagonicus* Ameghino, 1891, and a new interpretation of the taxon. *PaleoAnthropology* 2008: 68-82.
- Tejedor MF, Muñoz-Saba Y. 2013. La sistemática de los platirrinos y el registro fósil. En: Defler, T.R., Stevenson, P.R., Bueno, M.L. and Guzmán Caro, D.C., eds. *Primates colombianos en peligro de extinción*. Bogotá: Asociación Primatológica Colombiana. p. 68-86.
- Tejedor MF, Tauber AA, Rosenberger AL, Swisher III CC, Palacios ME. 2006. New primate genus from the Miocene of Argentina. *Proc Natl Acad Sci USA* 103: 5437-5441.
- Tejedor MF, Rosenberger AL, Cartelle C. 2008. Nueva especie de *Alouatta* (Primates, Atelinae) del Pleistoceno Tardío de Bahía, Brasil. *Ameghiniana* 45(1): 247-251.
- von Koenigswald GHR. 1983. The significance of hitherto undescribed Miocene hominoids from the Siwaliks of Pakistan in the Senckenberg Museum, Frankfurt. En: Ciochon RL, Corruccini RS, eds. *New Interpretations of Ape and Human Ancestry*. New York: Plenum Press. p. 517-526.
- Waddell PJ, Okada N, Hasegawa M. 1999. Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Syst. Biol.* 48: 1-5.
- White TD, Suwa G, Asfaw B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371: 306-333.
- White TD, Asfaw B, Beyene Y, et al. 2009. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science* 326: 75-86.
- Wilkinson RD, Steiper ME, Soligo C, Martin RD, Yang Z, et al. 2011. Dating primate divergences through an integrated analysis of palaeontological and molecular data. *Syst Biol* 60: 16-31.
- Williams EE, Koopman KF. 1952. West Indian fossil monkeys. *Am Mus Novitates* 1546: 1-16.
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.
- Zalmout IS, Sanders WJ, MacLatchy L, et al. 2010. New Oligocene primate from Saudi Arabia and the divergence of apes and Old World monkeys. *Nature* 466: 360-364.

## APÉNDICE

Clasificación de los primates, incluyendo formas actuales (**resaltado en negrita**) y fósiles. Modificado de Fleagle (2013).

ORDEN Primates

SUBORDEN Strepsirrhini

INFRAORDEN Lemuriformes

SUPERFAMILIA Lemuroidea

FAMILIA Lemuridae

**Lemur**

**Hapalemur**

**Prolemur**

**Eulemur**

**Varecia**

*Pachylemur*

FAMILIA Megaladapidae

*Megaladapis*

FAMILIA Indriidae

SUBFAMILIA Indriinae

**Avahi**

**Propithecus**

**Indri**

SUBFAMILIA Archaeolemurinae

*Archaeolemur*

*Hadropithecus*

SUBFAMILIA Palaeopropithecinae

*Mesopropithecus*

*Babakotia*

*Palaeopropithecus*

*Archaeoindris*

FAMILIA Cheirogaleidae

***Microcebus***

***Cheirogaleus***

***Mirza***

***Allocebus***

***Phaner***

FAMILIA Lepilemuridae

***Lepilemur***

SUPERFAMILIA Daubentoniioidea

FAMILIA Daubentoniidae

***Daubentonia***

INFRAORDEN Lorisiformes

SUPERFAMILIA Lorisioidea

FAMILIA Lorisidae

***Arctocebus***

***Perodicticus***

*Mioeuoticus*

***Loris***

***Nycticebus***

*Nycticeboides*

*Microloris*

FAMILIA Galagidae

***Galago***

***Otolemur***

***Galagoides***

***Sciurocheirus***

***Euoticus****Komba**Progalago**Wadilemur**Saharagalago*

FAMILIA Incertae sedis

*Karanisia*SUPERFAMILIA *Incertae sedis*

FAMILIA Azibiidae

*Azibius**Algeripithecus*

FAMILIA Djebelemuridae

*Djebelemur**“Anchomomys”**Omanodon**Shizarodon**Namaia*

FAMILIA Plesiopithecidae

*Plesiopithecus*

SUBORDEN Adapiformes

SUPERFAMILIA Adapoidea

FAMILIA Notharctidae

*Cantius**Copelemur**Notharctus**Pelycodus**Smilodectes**Hesperolemur*

## FAMILIA Cercamoniidae

*Donrussellia**Panobius**Protoadapis**Barnesia**Periconodon**Buxella**Agerinia**Anchomomys**Mazaterodon**Pronycticebus*

## FAMILIA Adapidae

*Adapis**Cryptadapis**Microadapis**Leptadapis**Palaeolemur**Magnadapis**Paradapis*

## FAMILIA Caenopithecidae

*Caenopithecus**Europolemur**Godinotia**Darwinius**Mahgarita**Mescalerolemur**Afradapis**Aframoni*

*Adapoides*

FAMILIA Asiadapidae

*Asiadapis*

*Marcgodinotius*

FAMILIA Sivaladapidae

SUBFAMILIA Sivaladapinae

*Sivaladapis*

*Indraloris*

*Sinoadapis*

SUBFAMILIA Hoanghoniinae

*Hoanghonius*

*Rencunius*

*Wailekia*

*Lushius*

SUBFAMILIA *Incertae sedis*

*Paukkaungia*

*Kyitchaungia*

*Guangxilemur*

FAMILIA *Incertae sedis*

*Bugtilemur*

*Muangthanhinius*

*Sulaimanius*

SUBORDEN Haplorhini

INFRAORDEN Anthropeidea

PARVORDEN Platyrrhini

SUPERFAMILIA Pithecoidea

## FAMILIA Pitheciidae

## SUBFAMILIA Pitheciinae

***Pithecia******Chiropotes******Cacajao****Proteropithecia**Nuciruptor**Cebupithecia**Soriacebus**Mazzonicebus*

## SUBFAMILIA Homunculinae

***Callicebus****Miocallicebus**Homunculus**Carlocebus*

## SUBFAMILIA Aotinae

***Aotus****Tremacebus*

## SUPERFAMILIA Ateloidea

## FAMILIA Cebidae

## SUBFAMILIA Cebinae

***Cebus******Sapajus****Acrecebus****Saimiri****Neosaimiri**Laurentiana*



*Insulacebus*

*Killikaike*

SUBFAMILIA Callitrichinae

***Callithrix***

***Mico***

***Cebuella***

***Callibella***

***Callimico***

***Saguinus***

***Leontopithecus***

*Micodon*

*Patasola*

*Lagonimico*

FAMILIA Atelidae

SUBFAMILIA Atelinae

***Ateles***

*Caipora*

*Solimoea*

***Lagothrix***

***Brachyteles***

SUBFAMILIA Alouattinae

***Alouatta***

*Paralouatta*

*Stirtonia*

*Protopithecus*

SUPERFAMILIA *Incertae sedis*

FAMILIA *Incertae sedis*

*Perupithecus*

*Branisella*

*Szalatavus*

*Mohanimico*

*Xenothrix*

*Antillothrix*

#### INFRAORDEN Catarrhini

#### SUPERFAMILIA Cercopithecoidea

#### FAMILIA Cercopithecidae

#### SUBFAMILIA Cercopithecinae

#### **Macaca**

*Procynocephalus*

*Paradolichopithecus*

#### **Cercocebus**

#### **Mandrillus**

*Procercoccebus*

#### **Lophocebus**

#### **Rungwecebus**

#### **Papio**

*Parapapio*

*Pliopapio*

*Dinopithecus*

*Gorgopithecus*

#### **Theropithecus**

#### **Erythrocebus**

#### **Chlorocebus**

#### **Allochrocebus**

***Miopithecus***

***Allenopithecus***

***Cercopithecus***

SUBFAMILIA Colobinae

***Colobus***

***Piliocolobus***

*Procolobus*

*Microcolobus*

*Libypithecus*

*Kuseracolobus*

*Cercopithecoides*

*Paracolobus*

*Rhinocolobus*

*Mesopithecus*

*Dolichopithecus*

***Semnopithecus***

***Trachypithecus***

***Presbytis***

***Nasalis***

***Simias***

***Pygathrix***

***Rhinopithecus***

*Parapresbytis*

FAMILIA Victoriapithecidae

*Victoriapithecus*

*Prohylobates*

*Zaltanpithecus*

*Noropithecus*

## SUPERFAMILIA Hominoidea

## FAMILIA Hylobatidae

***Hylobates******Hoolock******Nomascus******Symphalangus****Yuanmoupithecus*

## FAMILIA Hominidae

## SUBFAMILIA Ponginae

***Pongo****Ankarapithecus**Sivapithecus**Gigantopithecus**Khoratpithecus*

## SUBFAMILIA Homininae

***Pan******Gorilla******Homo****Australopithecus**Paranthropus**Kenyanthropus**Ardipithecus**Orrorin**Sahelanthropus*

## SUBFAMILIA Dryopithecinae

*Dryopithecus**Pierolapithecus**Anoiapithecus*

*Hispanopithecus*

*Rudapithecus*

*Ouranopithecus*

*Graecopithecus*

*Oreopithecus*

*Lufengpithecus*

SUBFAMILIA *Incertae sedis*

*Kenyapithecus*

*Griphopithecus*

*Nakalipithecus*

*Samburupithecus*

*Chororapithecus*

SUPERFAMILIA Proconsuloidea

FAMILIA Proconsulidae

SUBFAMILIA Proconsulinae

*Proconsul*

SUBFAMILIA Afropithecinae

*Afropithecus*

*Heliopithecus*

*Morotopithecus*

*Nacholapithecus*

*Equatorius*

*Otavipithecus*

SUBFAMILIA Nyanzapithecinae

*Nyanzapithecus*

*Rangwapithecus*

*Turkanapithecus*

*Xenopithecus*

FAMILIA Dendropithecidae

*Dendropithecus*

*Simiolus*

*Micropithecus*

FAMILIA *Incertae sedis*

*Limnopithecus*

*Kalepithecus*

*Kogolepithecus*

*Lomorupithecus*

*Iripithecus*

*Karamojapithecus*

SUPERFAMILIA Propliopithecoidae

FAMILIA Propliopithecidae

*Propliopithecus*

*Moeripithecus*

*Aegyptopithecus*

FAMILIA Oligopithecidae

*Oligopithecus*

*Catopithecus*

SUPERFAMILIA Pliopithecoidea

FAMILIA Pliopithecidae

SUBFAMILIA Dionysopithecinae

*Dionysopithecus*

*Platydontopithecus*

SUBFAMILIA Pliopithecinae

*Pliopithecus*

*Epipliopithecus*

*Egarapithecus*

SUBFAMILIA Crouzeliinae

*Plesiopliopithecus*

*Anapithecus*

*Barberapithecus*

*Laccopithecus*

SUPERFAMILIA *Incertae sedis*

*Saadanius*

*Kamoyapithecus*

INFRAORDEN Parapithecoidea

SUPERFAMILIA Parapithecoidea

FAMILIA Parapithecidae

*Abuqatrania*

*Qatrania*

*Apidium*

*Parapithecus*

*Lokonepithecus*

FAMILIA *Incertae sedis*

*Biretia*

*Arsinoea*

SUPERFAMILIA Proteopithecoidea

FAMILIA Proteopithecidae

*Proteopithecus*

*Serapia*

INFRAORDEN *Incertae sedis*

## FAMILIA Eosimiidae

*Eosimias**Phenacopithecus**Bahinia*

## FAMILIA Amphipithecidae

*Amphipithecus**Pondaungia**Ganlea**Myanmarpithecus**Siamopithecus**Bugtipithecus*

## SUBORDEN Tarsiiformes

## INFRAORDEN Tarsiiformes

## SUPERFAMILIA Tarsioidea

## FAMILIA Tarsiidae

***Tarsius******Cephalopachus******Carlito****Xanthorhysis**Afrotarsius**Afrasia*

## SUBORDEN Omomyiformes

## SUPERFAMILIA Omomyoidea

## FAMILIA Omomyidae



## SUBFAMILIA Anaptomorphinae

*Teilhardina**Baataromomys**Anaptomorphus**Gazinius**Tetonoides**Pseudotetonius**Absarokius**Tatmanius**Strigorhysis**Acrossia**Trogolemur**Sphacorhysis**Anemorhysis**Arapahovius**Chlororhysis**Artimonius*

## SUBFAMILIA Omomyinae

*Omomys**Chumashius**Steinius**Uintanius**Jemezium**Macrotarsius**Hemiacodon**Yaquius**Ourayia**Wyomomys*

*Ageitodendron*

*Utahia*

*Stockia*

*Asiomomys*

*Chipetaia*

*Washakius*

*Tarka*

*Tarkadectes*

*Tarkops*

*Shoshonius*

*Dyseolemur*

*Loveina*

*Ekgmowechashala*

FAMILIA *Microchoeridae*

*Nannopithec*

*Pseudoloris*

*Necrolemur*

*Microchoerus*

*Vectipithec*

*Melaneremia*

*Indusomys*

FAMILIA *Incertae sedis*

*Rooneyia*

*Kohatius*

*Vastomys*

SUBORDEN *Incertae sedis*

*Altiasius*

*Altanius*

*Phileosimias*

*Nosmips*