Estudios Geol., 54: 249-271 (1998)

ORIGEN Y EVOLUCION DE LOS PLATYRRHINI (PRIMATES, ANTHROPOIDEA), CON ESPECIAL REFERENCIA A LOS REGISTROS DE ARGENTINA

M. F. Tejedor *

RESUMEN

Las recientes evidencias sobre el origen del suborden Anthropoidea proceden principalmente del Viejo Mundo, en especial de Africa y Asia, y podría afirmarse que dicho suborden constituye un grupo monofilético que incluye a catarrinos y platirrinos. Existen ciertas relaciones entre algunos primitivos Anthropoidea del Oligoceno egipcio del Fayum y los platirrinos, simplesiomorfías retenidas desde un origen común de ambos grupos, y demuestran que los platirrinos son más conservadores de caracteres primitivos respecto de los catarrinos. En consecuencia, es razonable considerar un origen africano para el Infraorden Platyrrhini, aunque sus ancestros más cercanos sean aún desconocidos.

Desde su arribo a Sudamérica, estos primates se diversificaron de modo que sólo parte de los grupos vivientes pueden reconocer sus orígenes en el registro fósil, especialmente aquellos especímenes de La Venta, Colombia, y sólo unos pocos de Patagonia. Las localidades fosilíferas se distribuyen en varias regiones de Sudamérica e islas del Caribe, destacándose las de Patagonia y La Venta; muchas de las especies registradas demuestran la existencia de una extraordinaria radiación adaptativa, con ciertas tendencias no evidenciadas en los platirrinos actuales. Por lo tanto, la sistemática del infraorden es aún compleja, existiendo dificultades en la asignación de categorías taxonómicas superiores a ciertos géneros vivientes.

Palabras clave: *Primates, Platyrrhini, origen, evolución, sistemática.*

ABSTRACT

The are new light about the platyrrhine origin provided by the fossil record of the Old World, which demonstrates that catarrhines and platyrrhines are certainly a monophyletic group. Although the exact provenance of the Platyrrhini is uncertain at this time, some characters of the latter are shared with primitive anthropoid primates from the Fayum Depression, in the Egyptian late Eocene-early Oligocene, and then we can accept an African origin for platyrrhines. Symplesiomorphies exhibited by these two groups imply that the New World monkeys could be recognized morphologically more conservative.

The evolutionary history of the Infraorder Platyrrhini has been a source of discussion, especially in recent years when the fossil record has increased dramatically. These advances contributed to a better understanding of their diversity and, on the other hand, the fossil diversity demonstrates that the living platyrrhines are a result of several evolutionary trends since the late Oligocene of South America. Fossil evidences come from several localities of South America and the Caribbean islands. The Patagonian fossil record includes specimens that show many particular characters not found among other fossil or living platyrrhines. Some living groups demonstrate close affinities with fossil relatives, such as those from La Venta, Colombia, and with a few specimens of Patagonia, while others are considered as part of a broad range of adaptive diversity whose extinct relatives are still unknown.

Key words: *Primates, Platyrrhini, origin, evolution, systematics.*

* Facultad de Ciencias Naturales, Sede Esquel. Universidad Nacional de la Patagonia «San Juan Bosco». Sarmiento 849 (9200), Esquel, Provincia de Chubut (Argentina).

Introducción

La historia evolutiva del Orden Primates tiene aspectos muy controvertidos en torno al origen y relaciones filogenéticas de algunos grupos, más aun considerando la limitada información que proveen los fósiles en tales circunstancias. El registro fósil es aún bastante incompleto, aunque los hallazgos se incrementaron notablemente durante los últimos años. El mencionado orden incluye dos subórdenes con formas actuales y fósiles: Prosimii y Anthropoidea (=Simiiformes) (Fleagle, 1988). Este último es finalmente el que interesa para los propósitos de este trabajo, y se subdivide a su vez en los infraórdenes Catarrhini y Platyrrhini, monos del Viejo Mundo y Nuevo Mundo, respectivamente. Los platirrinos del Nuevo Mundo constituyen un grupo bastante particular, aunque relacionado al antiguo linaje que también originaría a los catarrinos, o al menos así lo indican ciertas similitudes anatómicas que fundamentan la monofilia de estos dos infraórdenes. El relativamente reciente aumento en la investigación de todos los aspectos inherentes a los platirrinos ha arrojado luz en los intrincados problemas sistemáticos existentes que, sin embargo, carecen hasta el momento de una solución definitiva en lo que concierne a grupos de dudosas afinidades.

No obstante los estudios neontológicos, debe quedar claro que los fundamentos de toda construcción taxonómica se hallarán en la filogenia del grupo en cuestión, es decir que la taxonomía debe construirse sobre bases filogenéticas. Por tal motivo, el esclarecimiento de las relaciones entre los fósiles nos proporcionaría mejores perspectivas para tales fines taxonómicos. En el caso particular de los primates platirrinos, las afinidades de los grupos actuales y fósiles son en muchos aspectos confusas, y requieren intensivos y extensivos estudios comparativos.

Estas cuestiones dependen, en primera instancia, del origen que se le asigne al Infraorden Platyrrhini, lo cual implica una revisión de la evidencia fósil de los primates africanos y euroasiáticos previos al registro más antiguo de monos del Nuevo Mundo, y considerar a los prosimios fósiles norteamericanos. A su vez, esto conlleva a especular sobre el modo en que estos primitivos platirrinos ingresaron a Sudamérica, en tiempos en que este continente se hallaba aislado tanto de Africa como de Norteamérica, las dos regiones alternativas desde donde pudieron inmigrar (Ciochon y Chiarelli, 1980a).

La importancia del presente trabajo radica en el intento de integración de diversas hipótesis filogenéticas acerca del origen y evolución de los platirrinos, las implicancias biogeográficas y el esclarecimiento de numerosas controversias en torno a la diversidad de platirrinos fósiles en la Patagonia.

Material y métodos

La colección de material fósil de platirrinos de la Patagonia, que constituye la parte fundamental de este trabajo, procede del Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires). Asimismo, los platirrinos actuales empleados en los estudios comparativos se hallan depositados en el Museo de La Plata, Museo Argentino de Ciencias Naturales y National Museum of Natural History (Smithsonian Institution, Washington, D.C.). Se incluye, además, la revisión de originales y calcos de primates fósiles tanto de otras regiones de Sudamérica como del Viejo Mundo.

La metodología empleada apunta a la evaluación de similitudes y diferencias, en base a estudios comparativos, a fin de establecer las homologías determinando forma y función, que incluye inferencias acerca de los roles biológicos de los caracteres. Se toma en cuenta la existencia de posibles homoplasias, analizando los patrones estructurales semejantes, y reconociendo las diferencias que predominan en niveles secundarios (por ej. función, diferencias adaptativas, etc.).

En ciertos párrafos se emplearon las siguientes abreviaturas para las piezas dentarias: i, c, p, m, se refieren a los incisivos, caninos, premolares y molares inferiores, seguido por el correspondiente número de pieza; I, C, P, M, indican incisivos, caninos, premolares y molares superiores.

En el presente trabajo la clasificación de los platirrinos utilizada es la expuesta en Tejedor (1996b).

Orígenes

Evidencias paleontológicas

En un intento por construir la filogenia de los platirrinos, deberíamos buscar no sólo el origen de éstos, sino la posibilidad de que el Suborden Anthropoidea sea un grupo monofilético. Podemos hallar primitivos Anthropoidea principalmente en Africa, y especialmente en la depresión del Fayum, Egipto. Desde principios de este siglo se realizan investigaciones en esta región (Osborn, 1908; Schlosser, 1910; 1911) que arrojaron la más diversa fauna de primates fósiles del Eoceno tardío y Oligoceno temprano, posiblemente previos a la divergencia de catarrinos y platirrinos, aunque indudablemente pertenecientes al Suborden Anthropoidea, y que pueden agruparse tentativamente en las superfamilias Hominoidea (Subfamilia Propliopithecinae: *Propliopithecus, Aegyptopithecus;* Subfamilia Oligopithecinae: *Oligopithecus, Catopithecus, Proteopithecus*) y Parapithecoidea (Familia Parapithecidae: *Parapithecus, Apidium, Qatrania)* (Simons y Rasmussen, 1991), la última de las cuales aparentemente representa un grupo terminal, cuyas adquisiciones derivadas demuestran ser un caso inusual entre los restantes Anthropoidea, fósiles y vivientes (Fleagle y Kay, 1987; Simons y Kay, 1983; 1988). Entre los oligopitecinos podrían haber existido tipos ancestrales a partir de los cuales derivarían los posteriores catarrinos (Simons y Rasmussen, 1991); los predecesores de los platirrinos no están incluidos entre estos debido a una sencilla razón: todos pre-

sentan dos premolares en la serie dentaria de cada hemimandíbula y maxilar, en tanto los platirrinos poseen tres. Se suman a estos hallazgos algunos especímenes de dudosas afinidades con las subfamilias mencionadas (Simons, 1989; 1992), adaptativamente divergentes o muy generalizados dificultando la definición de su exacta posición taxonómica (Simons y Rasmussen, 1994; Simons, 1995).

Existen otros registros fósiles relevantes para comprender el origen de los Anthropoidea. En Africa misma, pero también en Omán, China y Tailandia, se recuperaron especímenes que cambian notoriamente las concepciones acerca de este origen. Anteriores hipótesis sólo presentaban a los extintos prosimios norteamericanos o euroasiáticos de las familias Adapidae u Omomyidae como potenciales ancestros de los Anthropoidea (Gingerich, 1977; 1980; Rosenberger y Szalay, 1980), pero en la actualidad se ven cuestionadas de acuerdo a las evidencias fósiles (Godinot y Mahboubi, 1994), aunque algunas vinculaciones entre los Anthropoidea y los adápidos Cercamoniinae fueron sugeridas (Simons y Rasmussen, 1994; Simons *et al.*, 1994).

Altiatlasius es un primitivo primate del Paleoceno de Marruecos, representado por escasos dientes aislados y considerado como un primitivo Omomyidae cercano al origen de los Anthropoidea (Sigé *et al.*, 1990). Es prematuro atribuirlo a algún grupo de primates en particular, como fuera señalado por Gingerich (1990), aunque de hecho constituye un valioso aporte.

La localidad de Chambi, en Túnez (Hartenberger *et al.*, 1985), es quizás la más antigua del Eoceno de Africa, y en base a correlaciones faunísticas parecería ser aún más antigua que las localidades de Argelia y Egipto (Simons y Rasmussen, 1994). Se han recuperado allí restos de un primate denominado *Djebelemur martinezi* (Hartenberger y Marandat., 1992) cuya importancia radica en la posibilidad de que se halle próximo a la transición Prosimii-Anthropoidea, y ha sido incluido tentativamente en la Subfamilia Cercamoniinae, probables ancestros de los Anthropoidea según opinión de ciertos autores (Simons y Rasmussen, 1994; Rasmussen, 1994; Simons *et al.*, 1996).

Otros primates, posiblemente Anthropoidea, procedentes de Glib Zegdou, Eoceno inferior y medio de Argelia, guardan ciertas relaciones con *Djebelemur;* se trata de *Algeripithecus* y *Tabelia* (Godinot y Mahboubi, 1992; 1994). Godinot y Mahboubi (1994) proponen una estrecha afinidad entre *Algeripithecus* y los parapitécidos de El Fayum, basados en la marcada bunodoncia de los molares y la presencia de una gran hipocono. Lo que es importante destacar es que los mencionados autores creen que estos primates son primitivos Anthropoidea y, por ende, la gran diversidad posterior de las especies de El Fayum tendría origen no sólo en los especímenes de Argelia y Túnez, sino también en aquellos procedentes de Omán (ver más abajo). Las diferencias en el grado de evolución de los caracteres sugieren que los primates de Glib Zegdou son algo más antiguos que los de Chambi (Godinot y Mahboubi, 1994), contrario a la opinión de Simons y Rasmussen (1994). Aparentemente, *Djebelemur* es morfológicamente más semejante a los oligopitecinos de Egipto en base a las crestas de los molares más marcadas que en *Algeripithecus* y *Tabelia* (Godinot y Mahboubi, 1994). Podemos hallar dos grupos adaptativamente distintos entre todos estos primates, y uno de ellos está representado por una marcada bunodoncia en los molares.

Existen dos sitios en Omán que contienen restos de primates; se trata de Thaytiniti y Taqah. En el primero se recuperaron dos dientes aislados atribuidos a la extinta Familia Omomyidae (Prosimii) (Thomas *et al.*, 1988; 1989), y en Taqah hay registros de *Oligopithecus* (Subfamilia Oligopithecinae) (Thomas *et al.*, 1988), *«Moeripithecus» (= Propliopithecus) markgrafi* (Thomas *et al.*, 1991), y los nuevos géneros *Omanodon* y *Shizarodon* (Gheerbrant *et al.*, 1993). Simons y Rasmussen (1994) establecen una correlación entre las canteras E y V del Fayum y la localidad de Taqah, y precisamente *Oligopithecus* y *Propliopithecus* también aparecen en estas canteras del Fayum. Estudios paleomagnéticos confirman que estos niveles corresponden a la parte más inferior del Cron 13r, asignado al Oligoceno más temprano (Kappelman *et al.*, 1992). *Omanodon* y *Shizarodon,* de la localidad de Taqah, han sido considerados los primeros adapiformes de la península arábiga (Gheerbrant *et al.*, 1993); consisten en varios dientes aislados y, para el caso de *Shizarodon,* un solo molar inferior. Sin embargo, existe la hipótesis de que puedan corresponder a primitivos Anthropoidea (Godinot, 1994; Godinot y Mahboubi, 1994), basada en el alargamiento anterior de la paracrístida de m1 en ambos géneros, así como un reducido metacónido evidente sólo en *Omanodon;* estos caracteres son inusuales en adápidos, y particularmente en los Anchomomyini, dentro de los que fueron incluidos tentativamente (Gheerbrant *et al.*, 1993).

En la localidad de Shanghuang, Eoceno medio de China, se han recuperado restos fósiles de adapiformes y omómidos, además de unos controvertidos especímenes consistentes en el primer tarsiforme del Eoceno y fósiles interpretados como Anthropoidea basales (Beard *et al.*, 1994; Beard *et al.*, 1996). Estos últimos corresponderían a la nueva Familia Eosimiidae, que incluye al nuevo género *Eosimias,* con dos especies, y al menos a otros tres especíme-

nes. Pese a sus retenciones primitivas como el pequeño tamaño, la presencia de un gran paracónido y sínfisis no fusionada, *Eosimias* fue considerado simiforme debido a caracteres tales como fórmula dentaria 2.1.3.3, p2 con raíz única, m1-2 con grandes protocónidos bien separados de los metacónidos y presencia de premetacrístida, entre otros (Beard *et al.,* 1994). Ha surgido, no obstante, la problemática de que estas supuestas sinapomorfías de los Anthropoidea no son exclusivas de este suborden (Simons, 1995). Se suma a este cuestionado status simiforme de *Eosimias* la similitud existente entre el m1 de este género y el de *Tarsius eocaena,* de la misma localidad de Shanghuang (Godinot y Mahboubi, 1994), por lo cual no se descartan posibles afinidades con los tarsiformes.

Recientemente, se describió un nuevo primate en la localidad de Krabi, Eoceno superior de Tailandia (Ducrocq *et al.,* 1995) y nuevamente se proponen relaciones con *Oligopithecus,* aunque este género, denominado *Wailekia,* conserva el p2 y la sínfisis no está fusionada, contrario a la ausencia de p2 y fusión de sínfisis en *Oligopithecus.* Consecuentemente, Ducrocq *et al.* (1995) estiman que *Wailekia* representaría un importante enlace, un taxón intermedio en la evolución de los Anthropoidea, y de esta manera podría indicar una transición entre un ancestro asiático y los oligopitecinos africanos; más aún, el sur de Asia constituiría este probable origen.

Dos enigmáticos primates del Eoceno tardío de Birmania, *Amphipithecus* y *Pondaungia,* fueron considerados reiteradamente como primitivos Anthropoidea (Colbert, 1937; Simons, 1971) o posibles adápidos (Szalay, 1970; 1972). Ciochon *et al.* (1985) propusieron, en base a escasos restos mandibulares y dentarios, que son adaptativamente Anthropoidea basales, aunque preservan ciertos caracteres primitivos tales como dientes marcadamente bunodontes y robustas y profundas mandíbulas. Las aludidas vinculaciones con los Adapidae llevaron a Gingerich (1980) a concluir que *Amphipithecus* y *Pondaungia* representan una transición entre Adapidae y Anthropoidea, reafirmando su hipótesis de que este último suborden se origina a partir de la mencionada familia de prosimios extintos.

No existen primates fósiles en Norteamérica asignables al Suborden Anthropoidea o que al menos sean representativos de la radiación que lo originó, pero se ha sugerido que el género *Mahgarita,* un adápido cercamonino registrado para el Eoceno superior de Texas, demuestra similitudes compartidas únicamente con los Anthropoidea, y de hecho varios cercamoninos europeos sólo conocidos por restos dentarios, podrían corresponder a Anthropoidea si se comprueban más detalles de la anatomía craneal (Rasmussen, 1990). De todos modos, y hasta el momento, las evidencias paleontológicas apuntan a la existencia de Anthropoidea basales sólo en Africa y Asia.

Procedencia geográfica

La separación entre Sudamérica y Africa se caracterizó por distintas actividades volcánicas que afectaron desigualmente a las áreas del contacto. Siguiendo a Tarling (1980), las actuales elevaciones submarinas de Walvis y Río Grande, contiguas a las zonas continentales de Namibia, en Africa, y Uruguay y sur de Brasil, en Sudamérica, respectivamente, son el resultado de actividades geológicas durante el inicio de esta separación en el Triásico. En el Atlántico ecuatorial, algo similar se evidencia por las elevaciones submarinas de Ceará y Sierra Leona, en torno a las áreas continentales del noreste de Brasil y Nigeria, respectivamente en Sudamérica y Africa; aquí comenzó a esbozarse la conexión continua entre el Atlántico norte y sur hace unos 90 Ma. Es muy probable que existieran cadenas de islas originadas a partir de estas elevaciones, así como la dorsal atlántica fuera posiblemente subaérea; de este modo, las rutas de migración faunística entre Africa y Sudamérica pudieron ser más accesibles. Esta emergencia aparentemente ocurrió hacia el límite Eoceno-Oligoceno, a pesar de que no puede precisarse con certeza el tiempo de aparición y duración.

Continuando con Tarling (1980), la conexión en el Mar Caribe entre Norteamérica y Sudamérica fue diferente, habiendo ocurrido la separación en el Jurásico o Cretácico temprano; el restablecimiento de dicha conexión no tuvo lugar hasta el Plioceno. La distancia marina de separación entre Centroamérica y lo que actualmente es Colombia habría sido de unos 500 km para el límite Eoceno-Oligoceno, aunque vastas zonas de estas tierras continentales estaban sumergidas y, por lo tanto, la distancia pudo extenderse quizás a unos 1.200 km. El vulcanismo en esta región no es demasiado claro, aunque probablemente originó islas que distaban alrededor de 1.000 km de las tierras expuestas en el centro de Colombia. Por otra parte, se supone que existió una conexión entre la actual Cuba y lo que hoy representa el norte de Venezuela, a través de una porción de tierra emergida durante el más tardío Eoceno u Oligoceno más temprano, o al menos una cadena de islas muy cercanas entre sí que pudieron permitir la migración de fauna sudamericana y antillana (Mac Phee e Iturralde-Vinent, 1994). El astrágalo de un primate del Mioceno temprano hallado en Cuba (Mac Phee e Iturralde-Vinent, 1995), estimado en 17 Ma. de antiguedad, podría ser un indicio de esta

probable migración, y las implicancias biogeográficas serían muy importantes.

Un factor para considerar es la dirección de las paleocorrientes del Atlántico, que al norte de Sudamérica tenían sentido este-oeste imposibilitando la migración desde Centroamérica por cualquier medio pasivo. En tanto, estas paleocorrientes predominaron en el Atlántico ecuatorial, permitiendo eventualmente una migración desde Africa hacia Sudamérica. En principio, es necesario tener en cuenta que para el Eoceno Sudamérica era equidistante tanto de Norteamérica como de Africa (Lavocat, 1977; Tarling, 1980).

Consecuentemente, se distinguen dos regiones alternativas desde donde pudieron ingresar los platirrinos: Norteamérica y Africa. Tradicionalmente, el origen geográfico de los ancestros platirrinos fue Norteamérica, y Simpson (1945) fue el primero en proponer este modelo por el cual se creía que el ingreso debió producirse a través de las cadenas de islas que existían en el Caribe para la época en cuestión. En vista de las evidencias geológicas aparece como la más improbable hipótesis de migración. La mayoría de los que sustentaron este origen norteamericano proponen que ciertos Omomyidae holárticos fueron los ancestros de platirrinos y catarrinos (Orlosky y Swindler, 1975; Szalay y Delson, 1979; Delson y Rosenberger, 1980). La continuidad entre las masas continentales de Norteamérica y Europa antes del Eoceno medio, habría permitido que las poblaciones de estos prosimios extintos se dispersaran en ambos continentes y, tras la separación de éstos con la consecuente formación del Atlántico Norte, evolucionaran independientemente dando origen por separado a los infraórdenes Platyrrhini y Catarrhini.

Una hipótesis adicional también propone el ingreso de los ancestros platirrinos desde Norteamérica aunque procedentes de Asia, vía el estrecho de Bering, que por entonces se hallaba sobre el nivel del mar. Gingerich (1977; 1980) fue el primero en esbozar esta propuesta basada en su supuesto de que el Suborden Anthropoidea deriva de ciertos Adapidae del Eoceno; su postura se ve respaldada por la sugerencia de que los arriba mencionados *Amphipithecus* y *Pondaungia*, del Eoceno de Birmania, sean primates transicionales con caracteres de ambos grupos. Por otra parte, existen similitudes entre la fauna del Eoceno superior de Asia y Norteamérica, y la sorpresiva presencia del cercamonino *Mahgarita*, en el Eoceno superior de Texas, similar a los euroasiáticos.

Si los platirrinos ancestrales inmigraron desde Africa se habrían visto favorecidos por las condiciones geológicas expuestas, siendo las paleocorrientes con dirección este-oeste el factor determinante para salvar las distancias marinas entre islas. Este escenario dio lugar a un mayor respaldo para los investigadores que proponen la hipótesis de origen africano (Hoffstetter, 1980; Fleagle y Kay, 1987; Simons, 1995). De todas las maneras, la migración debió realizarse en forma pasiva, vale decir, mediante algún tipo de objeto flotante que actuara a modo de balsa natural. En las costas occidentales de Africa seguramente se dieron condiciones para la formación de balsas naturales o pequeñas islas flotantes originadas en la desembocadura de ríos o lagos hacia el mar, lo que sería complementado por el accionar de las paleocorrientes, permitiendo que dichas balsas fueran transportadas entre las cadenas de islas o directamente hacia Sudamérica (Ciochon y Chiarelli, 1980b). Sin embargo, existen ciertas objeciones al considerar el potencial traslado de animales sobre este tipo de balsas flotantes. Simons (1976) advierte de los inconvenientes fisiológicos que podrían sufrir los primates durante una prolongada estadía en aislamiento, que incluyen la deshidratación como el principal obstáculo imposible de superar en tales circunstancias, sumado a los ambientes salinos y exposiciones solares intensas, escasez de alimentos y otros factores que los primates no tolerarían más allá de 4-6 días. Las dificultades son numerosas, y esto sólo por mencionar algunas. Este autor también supone una colonización no demasiado exitosa, estimando que pocos individuos habrían migrado con organización social de pequeños grupos y baja tasa de nacimientos, acarreando serios problemas al enfrentarse a nuevos depredadores en ambientes totalmente desconocidos.

Otra alternativa la propuso Hershkovitz (1972; 1977), especulando que los platirrinos y catarrinos serían formas vicariantes a partir de la divergencia de un stock de prosimios cretácicos que se dispersaron hacia Sudamérica y Africa, respectivamente, después de la separación inicial de ambos continentes. Aunque algunos investigadores de la biogeografía de la vicarianza arribaron a similares conclusiones para explicar la distribución disyunta de ciertas faunas de Africa y Sudamérica (Croizat, 1979; Nelson, 1974), existen importantes objeciones para el caso particular de los primates. La separación definitiva entre ambos continentes se produjo hace unos 90 Ma. (Tarling, 1980), y recién hallamos un probable primate basal en el Paleoceno inferior de Montana, hace alrededor de 65 Ma.; se trata de *Purgatorius* (Van Valen y Sloan, 1965; Clemens, 1974), que bien podría ser un primate, o al menos existió seguramente en tiempos de la radiación basal de este orden. Ha sido propuesto que platirrinos y catarrinos compartieron un período de ancestralidad común antes de la divergencia, por lo cual, las desigualdades temporales entre la separación de Suda-

Fig. 1.—Ubicación geográfica de las localidades de platirrinos fósiles.

mérica y Africa, la aparición de *Purgatorius* (cuando ambos continentes estaban separados) y la divergencia de catarrinos y platirrinos (probablemente en el Eoceno tardío u Oligoceno temprano), demuestran la escasa probabilidad de que la vicarianza explique el origen de estos últimos infraórdenes (Ciochon y Chiarelli, 1980b). Por lo demás, no hay registros fósiles de primates cretácicos en Africa o Sudamérica.

Los registros fósiles sudamericanos

En la figura 1 se detallan las localidades donde se han recuperado platirrinos fósiles, así como en la tabla 1 se provee el esquema taxonómico que incluye todas las especies fósiles y actuales conocidas. Los registros más antiguos de platirrinos en Sudamérica proceden, hasta el momento, de Salla Luribay, Bolivia, con especímenes asignados a dos especies, *Branisella boliviana* y *Szalatavus attricuspis* (Hoffstetter, 1969; Wolf, 1984; Rosenberger, 1981a; Rosenberger *et al.*, 1991a); la antigüedad de estos sedimentos es de unos 26 Ma. (Mac Fadden, 1985; 1990); similar antigüedad fue estimada recientemente mediante nuevas dataciones 40Ar/39Ar (Kay *et al.*, 1995), lo cual confirma la pertenencia de estos sedimentos al Oligoceno tardío (Edad-Mamífero Deseadense). Las comparaciones con especies actuales o fósiles nunca fueron definitivas; si reconociéramos la real existencia de dos géneros, ambos corresponden a formas muy particulares y de difícil homologación. Las similitudes más confiables los acercan a los Callitrichinae, en base a la forma triangular de los molares superiores y la forma del p2, que recuerda al patrón hallado en esta subfamilia actual. La ausencia o reducción del hipocono en ambos géneros fósiles es considerada por ciertos autores (Rosenberger *et al.*, 1990; Rosenberger *et al.*, 1991a), según dos instancias totalmente opuestas, pudiendo tratarse de un estadio inicial de pérdida o de aparición de dicha cúspide; no obstante, la más probable hipótesis señala al gran desarrollo del hipocono como el carácter primitivo. El material fósil es escaso y consiste en dientes aislados y fragmentos maxilares y mandibulares. Recientemente, se describieron nuevos restos procedentes de la misma localidad (Takai y Anaya, 1996), que arrojaron datos previamente desconocidos, entre los que se cuentan un p2 que según los autores presenta ciertas afinidades con los Callitrichinae; por otra parte, ellos suponen que *Szalatavus* es sinónimo de *Branisella*, con la consecuente existencia de un único género para el Oligoceno tardío sudamericano.

En el occidente de la cordillera de Los Andes, al sur de Santiago de Chile, los sedimentos de la Formación Abanico arrojaron un interesante cráneo de platirrino fósil, denominado *Chilecebus carrascoensis* (Flynn *et al.*, 1995), con una antigüedad estimada en 20 Ma. La importancia de este espécimen radica en la particularidad de caracteres tales como una bóveda craneana baja y reducida capacidad encefálica, algo similar a la condición presente en *Aegyptopithecus* del Fayum. Se destaca además cierta procumbencia en la implantación de los incisivos superiores, que recuerda a *Soriacebus* de la Patagonia argentina; los molares superiores carecen de algunos rasgos primitivos como la presencia de paracónulo y metacónulo (Flynn *et al.*, 1995).

Siguiendo un orden de antigüedad, algo más tardíos son los fósiles de la Patagonia, procedentes de varios sitios de las provincias de Santa Cruz, Chubut y Neuquén, en la República Argentina, representando una gran diversidad de formas (Tejedor, 1995a). Para los depósitos de edad Colhuehuapense (Mioceno inferior) de Gaiman y Sacanana, provincia de Chubut, se describieron las especies *Dolichocebus gaimanensis* (fig. 2) y *Tremacebus harringtoni* (Rusconi, 1935; Bordas, 1942; Kraglievich, 1951; Hershkovitz, 1974; Fleagle y Bown, 1983), que constan de dos cráneos parciales y varios dientes aislados; un fragmento mandibular fue asignado provisoriamente a *Tremacebus* (Fleagle y Bown, 1983), aunque posteriormente Fleagle (1990) lo relacionó con *Soriacebus*, de la Formación Pinturas. No obstante, cabe la posibilidad de que corresponda

Tabla 1.—**Clasificación de los Platyrrhini siguiendo el esquema propuesto por Tejedor (1996b), incluyendo para el presente trabajo los géneros extintos y actuales conocidos**

Infraorden Platyrrhini E. Geoffroy, 1812

Familia Atelidae Gray, 1825 (Tejedor, 1996)

Subfamilia Pitheciinae Gray, 1849 (Mivart 1865)
Pithecia Desmarest, 1820
Chiropotes Lesson, 1840
Cacajao Lesson, 1840
† *Cebupithecia* Stirton y Savage, 1951
† *Soriacebus* Fleagle *et al.*, 1987
† *Nuciruptor* Meldrum y Kay, 1997
Subfamilia Homunculinae Ameghino, 1894 (nueva jerarquía)*
Callicebus Thomas, 1903
† *Homunculus* Ameghino, 1891
† *Carlocebus* Fleagle, 1990
Subfamilia Aotinae Poche, 1908 (Cabrera, 1958)
Aotus Illiger, 1811
† *Tremacebus* Hershkovitz, 1974
† *Aotus dindensis* Setoguchi y Rosenberger, 1987
Subfamilia Cebinae Bonaparte, 1831 (Mivart, 1865)
Cebus Erxleben, 1777
Subfamilia Saimiriinae Miller, 1912 (Hershkovitz, 1977)
Saimiri Voigt, 1831
† *Neosaimiri* Stirton, 1951
† *Dolichocebus* Kraglievich, 1951
† *Laventiana* Rosenberger *et al.*, 1991
Subfamilia Callitrichinae Thomas, 1903 (Cabrera, 1958)
Callithrix Erxleben, 1777
Cebuella Gray, 1886
Saguinus Hoffmannsegg, 1807
Leontopithecus Lesson, 1840
Callimico Thomas, 1913
† *Branisella* Hoffstetter, 1969
† *Szalatavus* Rosenberger *et al.*, 1991
† *Micodon* Setoguchi y Rosenberger, 1985
† *Lagonimico* Kay, 1994
† *Patasola* Kay y Meldrum, 1997
† *Mohanamico* Luchterhand *et al.*, 1986
Subfamilia Atelinae Gray, 1825 (Poccock, 1925)
Ateles E. Geoffroy, 1806
Lagothrix E. Geoffroy, 1812
Brachyteles Spix, 1831
† *Protopithecus* Lund, 1838
† *Caipora* Cartelle y Hartwig, 1996
† *Ateles anthropomorphus* Ameghino, 1910 (Arredondo y Varona, 1983)
Subfamilia Alouattinae Trouessart, 1897 (Hershkovitz, 1977)
Alouatta Lacépède, 1799
† *Stirtonia* Hershkovitz, 1970
Subfamilia *incertae sedis*
† *Xenothrix* Williams y Koopman, 1952
Subfamilia *incertae sedis*
† *Antillothrix* Rímoli, 1977 (Mac Phee *et al.*, 1995)
Subfamilia *incertae sedis*
† *Chilecebus* Flynn *et al.*, 1995

† Género extinto.
* Esta nueva jearquía otorga prioridad como nombre subfamiliar al que está basado en el género *Homunculus* Ameghino, 1891, el cual fue considerado dentro de una categoría supragenérica por el mismo autor en 1894.

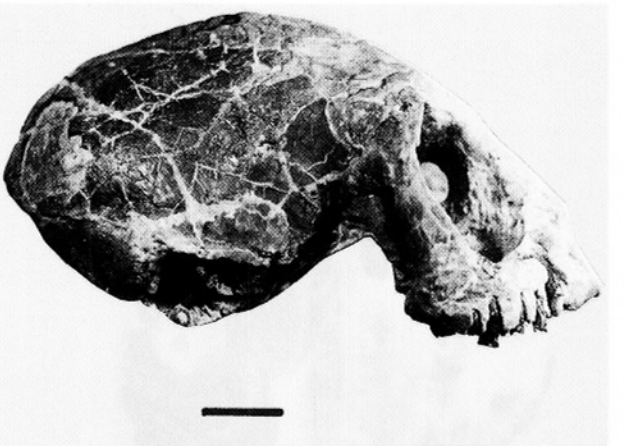

Fig. 2.—Holotipo de *Dolichocebus gaimanensis*.

a otro taxón. *Dolichocebus* y *Tremacebus* fueron relacionados con los actuales *Saimiri* y *Aotus* (Rosenberger y Fleagle, 1981), respectivamente; lo cierto es que la dolicocefalia y el foramen interorbitario presentes en *Dolichocebus* son compartidos solamente por *Saimiri*, quien debido a la estrecha separación interorbitaria posee perforada esta pared (Rosenberger, 1979). En tanto, las grandes órbitas de *Tremacebus* sólo son comparables a las aún mayores presentes en *Aotus*, y que constituye una indudable sinapomorfia para ambos géneros.

En sedimentos colhuehuapenses de Gran Barranca, provincia de Chubut, se recuperó un fragmento de mandíbula con el p4 *in situ*, que Hershkovitz (1984) asignó a *Homunculus* sp. Fleagle (1990) entendió que tiene más afinidad con *Soriacebus*, de la Formación Pinturas. Aparentemente, se trata de un primate con características particulares que lo diferencian de *Homunculus* y *Soriacebus*, así como de los restantes platirrinos fósiles patagónicos, tales como un cuerpo mandibular más robusto y esmalte bucal muy espeso en p4; restan análisis y comparaciones detalladas para comprender si la distinción respecto de los restantes fósiles patagónicos es genérica o específica, pero fundamentalmente el material es escaso para tales inferencias.

La Formación Pinturas, en el noroeste de la Provincia de Santa Cruz (Bown y Larriestra, 1990) constituye un escenario de suma importancia para la comprensión de la evolución de los primitivos platirrinos. Anteriores investigadores evidenciaron diferencias esenciales entre la fauna de Pinturas y aquella del Colhuehuapense de Chubut y Santacrucense (Mioceno inferior-tardío) de la costa atlántica de Santa Cruz (Ameghino, 1906; Frengüelli 1931; de Barrio *et al.*, 1984). Actualmente, las dataciones de Pinturas establecen una antigüedad cercana a los 17 Ma. (Fleagle *et al.*, 1995), y representa un más

Fig. 3.—Vista oclusal de MACN-SC 2, holotipo de *Soriacebus ameghinorum*.

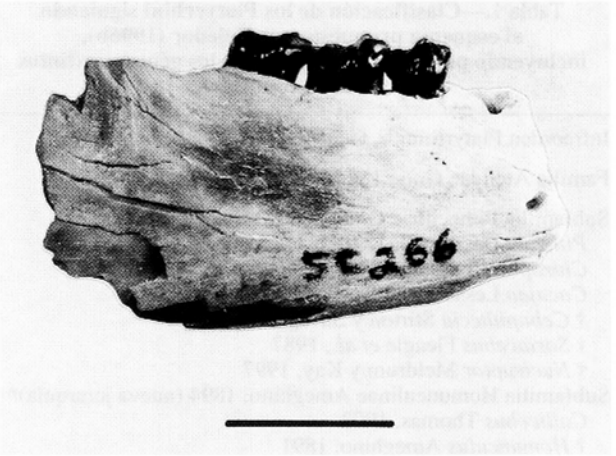

Fig. 4.—Vista bucal de MACN-SC 266, holotipo de *Carlocebus carmenensis*.

temprano Santacrucense, respecto de aquel de la costa atlántica. Aquí se registraron especímenes de extrema particularidad, siempre que se comparen con los actuales grupos naturales de platirrinos. Tal es el ejemplo de *Soriacebus* con sus dos especies, *S. ameghinorum* (fig. 3) y *S. adrianae*, cuyas características pueden hallarse en varias especies posteriores, como una arcada mandibular con marcada forma de «V», sínfisis estrecha, incisivos dispuestos de manera «escalonada», siendo los centrales más anteriores, mientras que ciertos autores opinan que los molares poseen alguna relación con los Callitrichinae (Fleagle *et al.*, 1987; Fleagle, 1990); fueron sugeridas también vinculaciones con los Pitheciinae (Rosenberger *et al.*, 1990), o la alternativa de que representen el grupo hermano de los restantes platirrinos (Kay, 1990). Se han hallado varios dientes aislados y fragmentos de maxilares y mandíbulas, así como elementos postcraneales también asignados a *Soriacebus* (Meldrum, 1993). Otro género presente en Pinturas es *Carlocebus*, con las especies *C. carmenensis* (fig. 4) y *C. intermedius*, que al igual que ambas especies de *Soriacebus* difieren fundamentalmente en tamaño, siendo la menor *C. intermedius*. *Carlocebus* tiene dientes marcadamente bunodontes con cúspides bajas y redondeadas, que guardan semejanzas interesantes con *Homunculus*, de la costa atlántica de la misma provincia (Fleagle, 1990; Tejedor, 1996a). Los elementos postcraneales, tanto de *Carlocebus* como de *Soriacebus*, indicarían un patrón de locomoción bastante generalizado, con ciertas tendencias a hábitos trepadores complemento de un cuadrupedalismo arborícola (Anapol y Fleagle, 1988; Meldrum, 1993).

Históricamente, el primer registro de platirrinos fósiles es *Homunculus patagonicus* (fig. 5), de los

Fig. 5.—Mandíbula parcial izquierda (MACN 5757), asignada a *Homunculus patagonicus*, en vista lateral.

sedimentos santacrucenses en la costa atlántica de la provincia de Santa Cruz, a lo cual se sucedió una importante colección (Ameghino, 1891; Rusconi 1935; Hershkovitz, 1981; 1984; Fleagle *et al.*, 1988; Tauber, 1991; Tejedor, 1995b) que consta de dos cráneos parciales, dientes aislados y mandíbulas, así como restos postcraneales. Las similitudes con formas actuales son más cercanas a los géneros *Aotus* y especialmente *Callicebus*, aunque con ciertas reservas de acuerdo a algunos caracteres particulares no necesariamente relacionados a estos últimos. También *Homunculus* habría tenido una mandíbula estrecha en la sínfisis, con incisivos reducidos, caninos moderados y dientes yugales con cúspides relativamente elevadas, presencia de un gran hipocono y cíngulo lingual en los molares superiores, caracteres que pueden observarse también en los dos mencionados géneros actuales, pero más aún en *Callicebus*.

En sedimentos de la Formación Collón Curá, provincia de Neuquén, se registraron dientes aislados (Pardiñas, 1991), cuyas afinidades no habían sido establecidas, aunque su importancia radica en tratarse de las primeras formas recuperadas para el Colloncurense de Patagonia, significando un posible desplazamiento de los monos hacia el norte, debido a un enfriamiento considerable del clima a partir de la fase distrófica Quechua (Bown y Larriestra, 1990). Nuevos especímenes dentarios fueron comunicados recientemente (Kay y Johnson, 1996), y según los autores reflejan caracteres compartidos con otras formas patagónicas que demostrarían una cercana relación entre varias especies de la región.

Geográficamente distantes de la Patagonia, los primates fósiles de La Venta, Colombia, constituyen las formas más relacionadas con los grupos actuales, de modo que pueden delinearse por ejemplo, los linajes de *Aotus*, *Saimiri*, *Alouatta*, y formas relacionadas a las subfamilias Pitheciinae y Callitrichinae. Los sedimentos de La Venta se dataron reiteradamente entre 12 y 14 Ma. (Hayashida, 1984; Setoguchi y Rosenberger, 1985), antigüedad comparable al Friasense de Patagonia. Existe una gran diversidad de especies fósiles que también se incrementaron durante los últimos años.

Entre el material descrito procedente de La Venta, *Stirtonia tatacoensis* y *S. victoriae* se hallan estrechamente vinculados con *Alouatta* (Hershkovitz, 1981; Kay *et al.*, 1989; Stirton, 1951; Szalay y Delson, 1979), aunque difieren en el menor tamaño de los incisivos de *Stirtonia*. Cabe destacar que *Alouatta* posee premolares y molares con crestas bien marcadas, cuencas amplias y cúspides elevadas, además de grandes caninos y, en contraste, incisivos muy reducidos, morfología notablemente similar a la descrita para *Stirtonia*.

Neosaimiri fieldsi es un primate menor que *Stirtonia*, y muy relacionado con *Saimiri* (Stirton, 1951; Takai, 1994). Se conoce a partir de una mandíbula con la dentición relativamente completa y dientes aislados, guardando tantas similitudes con *Saimiri* que fue cuestionada la diferencia genérica, y a partir de un estudio comparativo del cuerpo mandibular y p4-m3, elementos presumiblemente menos afectados por el dimorfismo sexual, se lo asignó al género *Saimiri* (Rosenberger *et al.*, 1991b). Takai (1994) contrariamente sostiene la validez de *Neosaimiri*.

Cebupithecia sarmientoi está indudablemente vinculado a *Pithecia* en base a semejanzas dentarias y esqueletarias, especialmente en los grandes caninos y procumbentes y elevados incisivos (Stirton, 1951; Stirton y Savage, 1951; Kay, 1990), sumado a caracteres de los molares compartidos con los pitecinos vivientes y el extinto *Soriacebus* (ver más abajo); las adaptaciones locomotoras inferidas a partir del esqueleto postcraneal indican un patrón saltador (Meldrum y Kay, 1990). Algunos elementos postcraneales asignados a *Cebupithecia* poseen diferencias esenciales con los especímenes dentarios, indicando que posiblemente se trate de otro primate (Ford, 1980; 1986).

Más recientemente se describió un nuevo género relacionado con *Saimiri* y *Neosaimiri*; se trata de *Laventiana annectens* (Rosenberger *et al.*, 1991c) consistente en una mandíbula con gran parte de la dentición preservada, y la interesante particularidad de poseer una muesca posterior al entocónido, inusual entre los platirrinos. Aparentemente, representaría una forma de gran importancia para demostrar las estrechas relaciones entre *Saimiri* y los Callitrichinae (Rosenberger *et al.*, 1991c). También se ha sugerido que *Laventiana* sería una especie diferente de *Neosaimiri*, *N. annectens* (Kay, 1994), aunque las implicancias filogenéticas no difieren significativamente.

Mohanamico hershkovitzi (Luchterhand *et al.*, 1986) y *Aotus dindensis* (Setoguchi y Rosenberger, 1987) son dos géneros vinculados con pitecinos o *Callimico*, y *Aotus*, respectivamente. Kay (1990) propone que se trata de dos especímenes asignables a la única especie *Mohanamico hershkovitzi*, que a su vez podría significar un primitivo pitecino, aunque *Callimico* tendría un importante significado en la filogenia de este género; las comparaciones con los Pitheciinae están basadas en la elongación y procumbencia de las raíces de los incisivos laterales inferiores preservadas en el holotipo, la cresta cortante del canino inferior y un protocónido en p2 proyectado sobre el plano oclusal, advirtiendo que la elongación de los incisivos y la proyección de p2 son también compartidas por *Callicebus* y los Callitrichinae como adquisiciones paralelas. Rosenberger *et al.* (1990) argumentan que *Mohanamico* es cercano a los Callitrichinae, y particularmente a *Callimico*, en tanto sostienen la existencia de la especie *Aotus dindensis*. En la reciente descripción de *Nuciruptor rubricae* (Meldrum y Kay, 1997), un espécimen mandibular que exhibe semejanzas y relaciones filogenéticas con el extinto *Cebupithecia* y los actuales Pitheciinae *(Callicebus, Pithecia, Chiropotes, Cacajao, sensu* Meldrum y Kay, 1997), los autores dan cuenta de los enigmáticos caracteres de *Mohanamico*, el cual probablemente no sea un pitecino.

Micodon kiotensis está representado solamente por tres dientes aislados (Rosenberger *et al.*, 1990), por lo cual sus afinidades son inciertas, aunque no se descarta una relación con los Callitrichinae.

Patasola magdalenae ha sido descrito recientemente (Kay y Meldrum, 1997) y provee importante información respecto de las relaciones filogenéticas entre los Callitrichinae y el clado que integra a *Neosaimiri* y *Saimiri*, dado que *Patasola* demuestra caracteres compartidos con ambos grupos. Se han hallado el holotipo consistente en una mandíbula parcial con dp2-m3 *in situ*, y especímenes dentarios aislados provisoriamente asignados al mismo género.

Por último y también entre los hallazgos de La Venta, *Lagonimico conclucatus* (Kay, 1994) consiste en un cráneo algo deteriorado que representaría el taxón hermano de los Callitrichinae, siendo *Callimico* el siguiente grupo externo; finalmente todo este clado estaría relacionado con *Saimiri*, demostrando una estrecha vinculación filogenética entre los Callitrichinae y *Saimiri*, como fuera señalado por Rosenberger (1981b) y Meldrum *et al.* (1993). El tamaño corporal de *Lagonimico* fue aproximadamente el de *Aotus* o *Callicebus*, aunque presenta ciertos caracteres que anteriormente se consideraban asociados a la reducción de tamaño corporal, tales como la pérdida del hipocono y la reducción del tercer molar (Kay, 1994). La justificación de estas adquisiciones en un primate de moderado tamaño corporal como es *Lagonimico* estaría ligada a la inclusión de resinas en la alimentación, acarreando una simplificación y reducción de las mencionadas piezas dentarias (Sussman y Kinzey, 1984).

En la Formación Solimões (Frailey, 1986; Frailey *et al.*, 1988), más precisamente en sedimentos de la zona limítrofe entre el Departamento Madre de Dios, en Perú, y Brasil, se registraron tres molares aislados que fueron asignados provisoriamente a *Stirtonia* y a un espécimen de dimensiones notables, mayores aún que el actual *Brachyteles*, y que aparentemente muestra relaciones con *Cebus* (Kay y Frailey, 1993). La gran importancia que poseen estos especímenes, a pesar de ser fragmentarios y sumamente escasos, es que corresponden a la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío), recientemente confirmada (Campbell y Frailey, 1995), en el cual no se han registrado otros primates fósiles en Sudamérica o Antillas.

En Cuba, Jamaica, Haití y República Dominicana se han hallado restos fósiles asignados a géneros de dudosas relaciones con los grupos actuales. *Xenothrix macgregori* (Williams y Koopman, 1952; Rosenberger, 1977; Mac Phee y Fleagle, 1991), de depósitos del Pleistoceno tardío de Jamaica, posee molares amplios con cúspides bajas y prominentes y carece del tercer molar inferior, por lo cual se había inferido una relación con los Callitrichinae; no obstante esto, las semejanzas más consistentes son compartidas con *Callicebus* y *Cebus* (Rosenberger, 1977). En base a un análisis cladístico preliminar sobre nuevos fragmentos craneales recientemente comunicados (Horovitz *et al.*, 1997), se indica que *Xenothrix* sería el taxón hermano de *Paralouatta* y *Antillothrix*, siendo *Callicebus* el más cercano entre los platirrinos vivientes.

Un primate registrado también en sedimentos del Pleistoceno tardío de República Dominicana y Haití, anteriormente conocido como *«Saimiri» bernensis*, fue relacionado con el actual *Saimiri* (Rimoli, 1977), pero las comparaciones demostraron afinidades con *Cebus* (Rosenberger, 1978; Mac Phee y Woods, 1982). Recientemente, fue elevado a la categoría genérica después de prolongadas discusiones por causa de sus dudosas similitudes con *Saimiri*, tras lo cual se lo denominó *Antillothrix bernensis* (Mac Phee *et al.*, 1995). Según este estudio, *Antillothrix* estaría relacionado con *Paralouatta*, del Pleistoceno de Cuba, en base a un análisis cladístico de 32 caracteres craneodentarios; *Callicebus* representaría aquí el taxón hermano de *Antillothrix* y *Paralouatta*, y a su vez este clado sería el grupo

hermano de los Atelidae (*sensu* Fleagle, 1988) y *Stirtonia* (Mac Phee *et al.*, 1995).

Existen dos elementos postcraneales, una tibia y un fémur, procedentes de la República Dominicana y Jamaica, respectivamente, que ocasionaron algunas controversias. La tibia se vincularía con los Callitrichinae (Ford, 1980; 1986), aunque Rosenberger (1978) la relaciona con los platirrinos de gran tamaño corporal. El fémur de Jamaica está datado en 38.000 años, lo que lo convierte en uno de los platirrinos fósiles de mayor antigüedad de las Antillas, si exceptuamos el astrágalo de Cuba (Mac Phee e Iturralde-Vinent, 1995), y exhibe importantes afinidades con los Callitrichinae (Ford y Morgan, 1984).

Paralouatta varonai (Rivero y Arredondo, 1991) está representado por un cráneo parcial semejante al actual *Alouatta,* hallado en cavernas pleistocénicas de Cuba. Una mandíbula atribuida al mismo género fue descrita por Mac Phee (1993), demostrando también afinidades con *Alouatta,* aunque con ciertas particularidades; fueron expuestas además las probables relaciones filogenéticas con *Antillothrix* (Mac Phee *et al.*, 1995).

También para Cuba, Ameghino (1910) describió preliminarmente una dentición inferior perteneciente a un primate fósil denominado *Montaneia anthropomorpha.* Luego se demostró que las similitudes con *Ateles* eran tan estrechas que no justificaba la separación genérica, por lo cual fue renombrado *Ateles anthropomorphus* (Arredondo y Varona, 1983), y más recientemente, en base a nuevas dataciones se concluyó que este platirrino fue introducido en Cuba en épocas posteriores a la colonización (Mac Phee *et al.*, 1995).

Mac Phee e Iturralde-Vinent (1995) describieron un astrágalo procedente del Mioceno inferior de Cuba, cuya gran importancia radica en la antigüedad estimada, que lo aleja notablemente de los restantes primates fósiles de las Antillas. Posee interesantes semejanzas con *Saimiri,* reafirmando el carácter primitivo de ciertas adaptaciones de este último género viviente.

En sedimentos pleistocénicos del estado de Minas Gerais, Brasil, se registraron restos fósiles asignados a *Protopithecus brasiliensis* (Lund, 1840), que al parecer estaría relacionado morfológicamente con los platirrinos de gran tamaño corporal, más precisamente *Ateles* y *Brachyteles* (Hartwig, 1995). Recientemente, se hallaron dos esqueletos en la localidad de Toca do Boa Vista, en el estado brasileño de Bahía, que corresponden a dos especies diferentes con indudables adaptaciones a hábitos suspensores, del mismo modo que los actuales atelinos *Ateles* y *Brachyteles.* Uno de los ejemplares fue atribuido a *Protopithecus brasiliensis* (Hartwig y Cartelle, 1996) y conserva similitudes craneales con *Alouatta,* en tanto el otro ejemplar, denominado *Caipora bambuiorum* (Cartelle y Hartwig, 1996), es un subadulto similar a *Ateles* y posee un neurocráneo mayor que cualquier platirrino; ambos especímenes tienen un tamaño corporal 25% mayor que los restantes platirrinos. Si bien todos estos especímenes están asociados a faunas pleistocénicas, aún faltan dataciones precisas de su antiguedad exacta.

En la tabla 2 se sintetiza la información acerca de la distribución geográfica y antigüedad de las especies fósiles arriba descritas, cuyas relaciones filogenéticas se expresan en la figura 6.

Discusión

Acerca del origen

Existen ciertos caracteres en varios de los primates del Fayum, tanto dentarios como postcraneales, que se asemejan notablemente a la morfología hallada en los platirrinos (Fleagle y Bown, 1983; Fleagle y Kay, 1987; Fleagle y Simons, 1995). No obstante, podrían significar retenciones primitivas de los ancestros de todos estos grupos, debido a la presencia simultánea en primates notablemente divergentes. Esta ocurrencia de caracteres compartidos por dos grupos en apariencia divergentes, conduce muchas veces a conclusiones erróneas acerca de su filogenia, cuando en realidad significan justamente retenciones primitivas de los ancestros inmediatos. Habíamos observado más arriba que la presencia de dos premolares en los Propliopithecidae alejaba a éstos de la filogenia de los platirrinos; conjuntamente, los Parapithecidae son altamente especializados para considerarlos ancestros de los monos del Nuevo Mundo (Fleagle y Kay, 1987), a pesar de poseer tres premolares. Dentro del Suborden Anthropoidea cabe esperar este tipo de ocurrencia, lo cual ha sido parcialmente demostrado con las interpretaciones de registros fósiles de sitios del Eoceno de Africa y Asia, considerados muchos de ellos formas ancestrales de los catarrinos y platirrinos, o más exactamente, ancestros de los más primitivos Anthropoidea de El Fayum; estos últimos quizás formaron parte de la primitiva radiación simiforme que originó a los posteriores catarrinos y platirrinos. Los numerosos caracteres compartidos entre los platirrinos y algunas especies de El Fayum, nos conducen a pensar que los primeros divergieron mucho antes de que se delineara la Superfamilia Cercopithecoidea, o monos del Viejo Mundo. Esto, en cierto modo, despeja las evidencias en favor del origen de los platirrinos a partir de ciertas formas quizás procedentes de El Fayum,

Tabla 2.—**Distribución geográfica y temporal de las especies de platirrinos fósiles mencionadas en el texto**

Especie	Localidad	Antigüedad
Branisella boliviana	Salla Luribay, Bolivia	Deseadense (Oligoceno tardío)
Szalatavus attricuspis	Salla Luribay, Bolivia	Deseadense (Oligoceno tardío)
Chilecebus carrascoensis	Río Las Leñas, Chile	Deseadense tardío-Colhuehuapense (Mioceno inferior)
Tremacebus harringtoni	Sacanana, Argentina	Colhuehuapense (Mioceno inferior)
Dolichocebus gaimanensis	Gaiman, Argentina	Colhuehuapense (Mioceno inferior)
Soriacebus ameghinorum y *Soriacebus adrianae*	Río Pinturas, Argentina	Santacrucense (Mioceno inferior-tardío)
Carlocebus carmenensis y *Carlocebus intermedius*	Río Pinturas, Argentina	Santacrucense (Mioceno inferior-tardío)
Homunculus patogonicus	Formación Santa Cruz (varias localidades), Argentina	Santacrucense (Mioceno inferior-tardío)
Cebupithecia sarmientoi	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Nuciruptor rubricae	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Mohanamico hershkovitzi	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Aotus dindensis	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Micodon kiotensis	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Lagonimico conclucatus	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Patasola magdalenae	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Neosaimiri fieldsi	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Laventiana annectens	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Stirtonia tatacoensis y *Stirtonia victoriae*	La Venta, Colombia	Laventense (Mioceno medio)
Protopithecus brasiliensis	Toca da Boa Vista, Brasil	Pleistoceno
Caipora bambuiorum	Toca da Boa Vista, Brasil	Pleistoceno
Xenothrix macgregori	Long Mile Cave, Jamaica	Pleistoceno
Antillothrix bernensis	Cueva de Berne, República Dominicana. Caverne Sawo, Haití	Holoceno
Paralouatta varonai	Pinar del Río, Cuba	Pleistoceno
Ateles anthropomorphus	Boca del Purial, Cuba	Reciente

«pre-catarrinos» y «pre-platirrinos», como correctamente deberían considerarse.

Varios fósiles de sitios del Eoceno de Africa y Asia, descritos más arriba, propician comparaciones con los primates de El Fayum, y en verdad algunos especímenes estarían realmente relacionados; tal el caso de la presencia de *Oligopithecus* y *Propliopithecus* en la península arábiga (Thomas *et al.*, 1991), o de las afinidades entre *Wailekia*, del Eoceno de Tailandia, y *Oligopithecus*, de El Fayum (Ducqroc *et al.*, 1995), ambos especímenes separados por una considerable distancia geográfica y temporal. No es precisamente el objetivo de este trabajo hallar evidencias del origen del Suborden Anthropoidea, pero es indispensable considerarlo para hallar respuestas sobre la posibilidad de que platirrinos y catarrinos sean un grupo monofilético. Entonces debemos concluir que dicho origen podría hallarse en el Eoceno tardío, o quizás en el Eoceno medio, y que no antes de este período se produjo la divergencia entre los Catarrhini, Platyrrhini y Paraptithecidae, estos últimos agrupados en un particular grupo terminal (Simons *et al.*, 1994) que fueron considerados alguna vez antecesores de los platirrinos. Más exactamente, Hoffstetter (1977) creyó que ciertos primitivos Parapithecidae fueron ancestrales de los Platyrrhini, aunque las formas conocidas de los primeros son especializadas en muchos aspectos, y por lo tanto difícilmente pudieran originar algún grupo simiforme posterior (Fleagle y Kay, 1987). Entre los caracteres que definen a esta particular familia de El Fayum podemos hallar indicadores de una más estrecha vinculación con los Platyrrhini que con los Catarrhini, tales como la presencia de tres

premolares, el contacto entre frontal y aliesfenoides (Fleagle y Kay, 1987), a diferencia de los Catarrhini que poseen estos huesos separados por un contacto entre parietal y yugal, y finalmente la presencia de tres raíces en el segundo premolar superior, que es compartida por *Soriacebus*, del Santacrucense de Patagonia (Fleagle *et al.*, 1987).

El único posible enlace entre los prosimios fósiles de Norteamérica y el origen de los Anthropoidea consistiría en la presencia de adápidos Cercamoniinae, tanto en Europa como en Norteamérica, que ciertos autores consideran Anthropoidea ancestrales (Simons y Rasmussen, 1994). De hecho, se sospecha que *Djebelemur, Omanodon* y *Shizarodon* podrían corresponder a esta subfamilia de adápidos y de ahí sus caracteres transicionales comparables a los Anthropoidea (Simons y Rasmussen, 1994). Nuevamente es necesario mencionar las dificultades que se presentan al tratar de identificar grupos ancestrales, en este caso de los Anthropoidea, porque dichos ancestros reunirían no sólo los caracteres derivados que se espera hallar, sino también estadios primitivos presentes en el grupo ancestral inmediato, y cuanto más antiguos sean los fósiles, más probable es hallar estos «mosaicos» de caracteres. En respuesta a esta problemática, surgió una propuesta de Simons y Rasmussen (1994), quienes opinan que el origen del suborden debe buscarse en todas estas conflictivas formas africanas y asiáticas que tuvieron una evolución significativamente gradual, y que consecuentemente dificultó las interpretaciones.

Toda esta información surgida abruptamente del registro fósil en los últimos años, necesariamente tenía que respaldar alguna hipótesis sobre el origen geográfico y filogenético de los platirrinos. Al parecer, las evidencias indican un origen principalmente del Viejo Mundo, y en especial desde Africa. Primeramente, es necesario presentar una explicación sencilla para refutar las hipótesis de origen Norteamericano en sus dos versiones, desde Norteamérica, o a partir de Asia ingresando por Norteamérica. La inexistencia de primitivos Anthropoidea en Norteamérica, de por sí descartaría esta probabilidad; al suponer que los platirrinos derivan de prosimios fósiles norteamericanos, independientemente de los catarrinos, negaríamos un origen monofilético de ambos grupos, y entonces estaríamos aceptando una importante cantidad de homoplasias que no se condicen con una historia evolutiva apropiada. Los Anthropoidea exhiben una serie de sinapomorfías de gran peso en la filogenia de los Primates (Kay y Williams, 1994). Por otra parte, las evidencias geológicas debieron tornar difícil todo intento de migración desde Norteamérica. La posibilidad de que los ancestros platirrinos hubieran ingresado desde Africa está dada no sólo por la evidencia geológica, sino también por la evidencia paleontológica. Existen caracteres que demuestran la monofilia de platirrinos y catarrinos, pero la aparición de nuevos y novedosos fósiles de Africa y Asia, que representarían estadios iniciales en la diferenciación del Suborden Anthropoidea, significa el refuerzo que esta hipótesis necesitaba. De todas maneras, queda aún por descartar la probabilidad de que estos hubieran migrado desde Asia, vía Bering, dado que en realidad ningún indicio geológico ni paleontológico puede negar que los primitivos Anthropoidea hayan ingresado por Bering hacia Norteamérica. Cierto es también que existe una insistente posibilidad de que se originaran en el sudeste asiático, fundamentada en el registro de controvertidos primates como *Pondaungia, Amphipithecus*, y más recientemente *Wailekia*. Pero se ha dicho que en Norteamérica no se han recuperado primates fósiles que puedan ser considerados tentativamente primitivos Anthropoidea, y esto se contrapone a la posible migración a través de Bering.

La radiación de los platirrinos

El arribo de los primeros platirrinos a Sudamérica se ve oscurecido por la inexistencia de registros fósiles de dichos primates que procedan de sedimentos asignables a esa época, supuesta no antes del límite Eoceno-Oligoceno. Si por otra parte consideráramos que ingresaron en torno a las contiguas áreas continentales del nordeste de Brasil y sudeste de Africa, cabe esperar que aquellos primates se diversificaran en la región que hoy ocupa la cuenca del Amazonas (Fleagle, 1988); es difícil suponer la posibilidad de hallazgo de fósiles con esa antigüedad en la región amazónica, por obvios problemas de preservación. Es exactamente en los márgenes de esta gran área selvática, así como también en Patagonia y las Antillas, donde podrían hallarse tales restos, pero la dificultad es que las dataciones más antiguas, procedentes de Bolivia, corresponden al Deseadense (Oligoceno tardío), varios millones de años después de lo esperado. Esta es la razón más importante que impide una mejor aproximación al conocimiento del origen geográfico y filogenético de los platirrinos, lo que implica haber perdido el rastro de gran parte de las tendencias evolutivas que lo diferenciaron; hay que recordar que al parecer el Suborden Anthropoidea siguió una evolución lenta antes de lograr la total diferenciación respecto de los prosimios ancestrales, presentando mosaicos de caracteres primitivos y derivados que dificultan actualmente la mejor comprensión de los procesos evolutivos. Si las tendencias que siguieron los pri-

mitivos Anthropoidea se sucedieron en platirrinos y también en catarrinos es una cuestión difícil de evaluar, por el simple hecho de que son diversas las adaptaciones de ambos infraórdenes en la actualidad, y no es fácil la tarea de reconstruir su historia lo suficientemente completa. Podemos reunir a los platirrinos fósiles en grupos reconocidos para regiones geográficas bien diferenciadas: Salla Luribay, en Bolivia; Patagonia, juntamente con el registro del sur de Chile; La Venta, en Colombia; Río Acre y Minas Gerais, en Brasil; y los primates de las Antillas (Cuba, Jamaica, República Dominicana y Haití). Se ha expuesto la dificultad de relacionar a los especímenes de Salla Luribay con los restantes platirrinos actuales o extintos, a excepción de ciertas similitudes que podrían implicar relaciones filogenéticas con los Callitrichinae (Takai y Anaya, 1996).

Fácilmente reconocemos en los primates de La Venta a los más relacionados con las formas actuales, incluso éstos podrían indicarnos el origen de algunas categorías superiores, como por ejemplo los Callitrichinae y Pitheciinae. Es también evidente la estrecha relación entre *Stirtonia* y *Alouatta,* y entre *Neosaimiri* y el actual *Saimiri*; este último género ha demostrado estar vinculado a primitivas etapas de la evolución de los platirrinos, y no es extraño hallar formas relacionadas en sedimentos del Mioceno medio como estos de La Venta, o más antiguos aún, en sedimentos colhuehuapenses de Patagonia donde hallamos a *Dolichocebus*, que posee importantes afinidades con *Saimiri.* Aunque cuestionada, se registró la presencia del género *Aotus* en La Venta, bajo la especie *A. dindensis* (Setoguchi y Rosenberger, 1987). Al igual que *Saimiri,* tampoco resultaría inesperado hallar fósiles semejantes a *Aotus* en los sedimentos del Mioceno temprano o medio, ya que este primate conserva ciertas retenciones primitivas en comparación con otros platirrinos actuales. *Tremacebus harringtoni* (Rusconi, 1935; Hershkovitz, 1974), del Colhuehuapense de Sacanana, demuestra interesantes afinidades con *Aotus* que ya han sido mencionadas, especialmente la presencia de grandes órbitas sólo comparables a aquellas de *Aotus,* lo que indicaría similares hábitos nocturnos o al menos crepusculares (Rosenberger y Fleagle, 1981). Siendo *Aotus* el único representante nocturno del Suborden Anthropoidea, cabe esperar que la presencia de grandes órbitas en ambos géneros signifique una sinapomorfia, y por lo tanto es difícil rechazar la hipótesis de que integren un mismo clado. La precisa atribución del fragmento mandibular de Sacanana, asignado en principio a *Tremacebus* (Fleagle y Bown, 1983), y posteriormente relacionado a *Soriacebus* (Fleagle, 1990), requiere nuevos hallazgos y realizar comparaciones más intensivas; un análisis preliminar indicaría que esta mandíbula podría no pertenecer a *Tremacebus* o *Soriacebus*, aunque las mayores semejanzas las comparte con *Soriacebus;* es de suponer que existió un clado con caracteres similares a este último, algo que puede ser sustentado por las aludidas comparaciones del fragmento mandibular aislado de Gran Barranca, que fuera mencionado más arriba.

Es interesante destacar que *Dolichocebus gaimanensis,* del Colhuehuapense de Gaiman, se asemeja notablemente al actual *Saimiri;* el foramen interorbitario que presentan es solamente compartido por estos dos géneros, además del cráneo dolicocéfalo (Rosenberger, 1979; Rosenberger y Fleagle, 1981). Podemos agregar también semejanzas en la dentición, a partir del hallazgo de restos los dentarios aislados en Gaiman que coinciden aceptablemente con el cráneo tipo (Fleagle y Bown, 1983). Análisis dentarios basados en estudios cladísticos sugieren tres diferentes alternativas para *Dolichocebus:* 1) podría ser el taxón hermano de los Callitrichinae (incluido *Callimico);* 2) el taxón hermano de los restantes platirrinos; 3) el taxón hermano de los Callitrichinae y *Saimiri* (Fleagle y Kay, 1989). El significado posible de estas alternativas no es en realidad muy diferente, ya que frecuentes estudios anatómicos y moleculares evidenciaron una estrecha relación filogenética entre *Saimiri* y los Callitrichinae (Rosenberger, 1981b; Rosenberger *et al.,* 1991c; Meldrum *et al.,* 1993; Kay, 1994; Tejedor, 1996b), lo cual demuestra una vez más que podría tratarse de grupos íntimamente ligados en la filogenia de los monos del Nuevo Mundo. De todas formas, es importante destacar que entre los numerosos dientes aislados colectados en Gaiman se podría identificar más de un taxón, uno de los cuales correspondería a *Dolichocebus* (Fleagle, com. pers.).

Más al sur, en la provincia de Santa Cruz, los fósiles santacrucenses asignados a *Homunculus patagonicus* poseen importantes afinidades con *Aotus* y *Callicebus* que tampoco deben descartarse (Fleagle *et al.,* 1988; Tejedor, 1996a; Tejedor, 1998). No obstante, dos cráneos parciales registrados de *Homunculus* no poseen las órbitas tan grandes como *Tremacebus.* En base a la morfología dentaria, *Homunculus* se aleja de todos los pitecinos actuales, ya que estos últimos presentan molares con escaso relieve oclusal y coronas bajas, con cúspides poco elevadas y marginales, contrario al importante desarrollo de crestas y cúspides prominentes de *Homunculus.* La dentición anterior de los pitecinos posee características notablemente particulares, con incisivos muy procumbentes implantados en una amplia sínfisis, y grandes caninos proyectados bucalmente y por encima del plano oclusal, separados de los incisivos laterales por un gran

distema; en tanto, *Homunculus* tiene incisivos superiores de sección más redondeada y levemente procumbentes, e incisivos inferiores relativamente elevados y estrechos, siendo los caninos moderados y no proyectados, con ausencia de diastema entre éstos y los incisivos. Por otra parte, los molares de *Homunculus* con cúspides bien notorias, cuencas profundas y relieve oclusal completo, complementan las evidencias que lo alejan de los Pitheciinae, aunque Rosenberger (1981b) lo incluye dentro de esta subfamilia, integrando la Tribu Homunculini, juntamente con *Aotus, Tremacebus, Callicebus* y *Xenothrix*, este último del Pleistoceno de Jamaica; del mismo modo, Tauber (1991) en base a caracteres craneales tentativamente incluyó a *Homunculus* entre los pitecinos, más cercano a *Pithecia*. En referencia a los caninos, cabe esperar que los platirrinos ancestrales no los hayan tenido grandes y robustos y por ende la diferenciación de las especies sexualmente más dimórficas habría ocurrido más tardíamente durante el Mioceno. Esto también tendría excepciones, tal el caso de *Soriacebus,* de la Formación Pinturas en Patagonia, donde aparentemente y a juzgar por el tamaño de la raíz en el canino inferior del holotipo, este diente tuvo un desarrollo importante. Rosenberger *et al.* (1990) observaron este carácter como una condición más primitiva respecto de los grandes caninos que poseen los pitecinos más derivados, aunque la inesperada morfología y emplazamiento de los incisivos inferiores de *Soriacebus* no se halla bien esclarecida. No se correspondería con la estructura hallada en los Callitrichinae, más precisamente *Callithrix* y *Cebuella,* por el recurvamiento anterior que los incisivos presentan en estos últimos dos géneros (Rosenberger *et al.,* 1990). Sin embargo, no puede asegurarse que tal recurvamiento no se presentaba en *Soriacebus,* debido a que, aunque en vista lateral parece no existir, el holotipo posee las coronas fracturadas en gran parte. Pese a las conocidas dificultades para relacionar a *Soriacebus* con los pitecinos, aceptando la condición primitiva para ciertos caracteres del primero es prudente incluirlos en dicha subfamilia, en especial si extendemos las comparaciones a *Cebupithecia,* indudable pitecino de La Venta. Este último comparte con *Soriacebus,* además de la procumbencia y elevación de los incisivos y los caninos robustos y proyectados (aunque en *Soriacebus* no se observa la cresta lingual de los inferiores), la muy similar morfología de los molares superiores. Ha sido expuesto que tal vez los primitivos platirrinos tuvieron una arcada dentaria en forma de «V» (Rosenberger *et al.,* 1990), como se observa en cierto grado en *Homunculus* y más aún en *Soriacebus.* La propuesta de Kay (1990) apunta a considerar a *Soriacebus* como poseedor de una particular morfología dentaria propia de un grupo hermano de los restantes platirrinos, y por ende sin rastros en su evolución ulterior; en este caso, las semejanzas observadas con distintos grupos son convergencias adaptativas. Posteriormente, Kay y Johnson (1996) opinaron que los platirrinos patagónicos podrían integrar un grupo monofilético. Vale mencionar que la mandíbula en «V» que poseen *Callithrix* y *Cebuella* no puede compararse totalmente a *Soriacebus,* puesto que estos dos géneros vivientes complementan esta morfología con una sínfisis poco robusta y una mandíbula cuya profundidad es escasa y decrece posteriormente; contrario a esto, *Soriacebus* presenta una robusta y profunda sínfisis, y el cuerpo mandibular aumenta en profundidad considerablemente en su parte posterior. En este último aspecto hay también estrecha relación entre *Soriacebus* y los pitecinos actuales. Fleagle *et al.* (1987) llaman la atención sobre el mayor tamaño de las raíces de los incisivos centrales inferiores de *Soriacebus* respecto de los laterales, condición única entre los platirrinos, incluso contradictoria para la condición esperada en el Suborden Anthropoidea (Rosenberger *et al.,* 1985; Simons, 1995). Agregan una comparación entre los molares inferiores de *Soriacebus* y el primer molar de los Callitrichinae, en la elevación del trigónido con una pared distal oblicua, en contraste con un más bajo talónido. *Soriacebus* es, a juzgar por las posiciones opuestas de diversos autores, el género extinto que más confusiones creó en la filogenia de los monos del Nuevo Mundo, advirtiendo de las inesperadas tendencias evolutivas a partir de su radiación más temprana.

El caso de *Carlocebus,* que procede de la misma Formación Pinturas, es totalmente diferente. Puede afirmarse que guarda estrechas relaciones con *Homunculus* en base a la morfología dentaria (Fleagle, 1990; Tejedor, 1996a), y probablemente se trate de taxones hermanos relacionados en parte con los actuales *Aotus* y *Callicebus* (Tejedor, 1996b). *Carlocebus* preserva un bien desarrollado hipocono en P3-4, un carácter compartido sólo por *Soriacebus* y, en menor grado, *Callicebus* (Fleagle, 1990), especialmente en P4. Kay (1990) propone que la evolución de este carácter se verifica a partir de su presencia en *Apidium* y *Aegyptopithecus* del Fayum, en tanto *Callicebus* lo ha retenido; entre los actuales pitecinos, *Pithecia* preservaría la condición primitiva para la subfamilia, es decir ausencia de hipocono o metacono en P4, mientras que en ciertos especímenes de *Chiropotes* y *Cacajao*, existe la condición derivada de la presencia de una cúspide bucal accesoria, posiblemente un metacono, pero no de un hipocono. En este sentido, *Carlocebus* posee este carácter primitivo y compartido con aquellos prima-

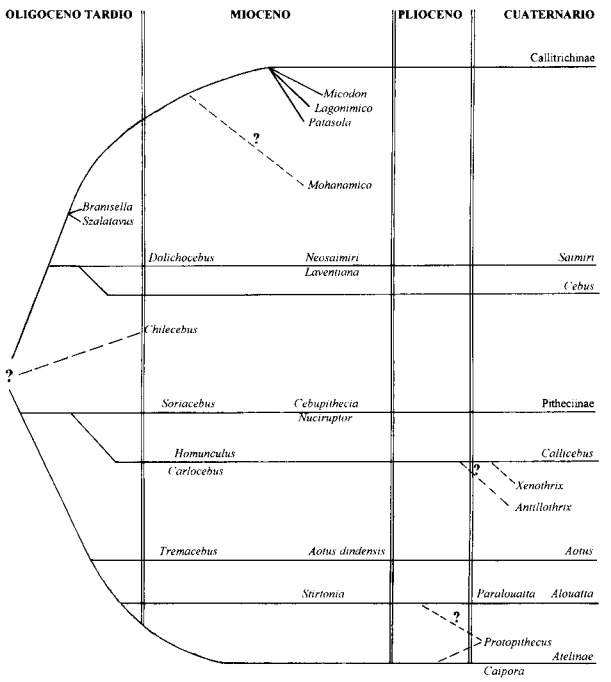

Fig. 6.—Esquema que representa las relaciones filogenéticas de las especies de platirrinos fósiles descritas. Se excluye la especie *Ateles anthropomorphus* dada la posibilidad de que corresponda a una especie viviente del género *Ateles* (ver Mac Phee *et al.*, 1995).

tes fósiles del Fayum, aunque se trataría ciertamente de una simplesiomorfia, y el origen de este rasgo debería buscarse en ancestros más primitivos del Viejo Mundo, puesto que *Apidium* y *Aegyptopithecus* son formas no relacionadas con el origen de los platirrinos. Por los restantes caracteres, tanto *Carlocebus* como *Homunculus* pueden considerarse morfológicamente generalizados, presentando molares con cúspides moderadamente elevadas, trigónido con cresta distal oblicua y más elevado que el talónido, caninos reducidos, incisivos reducidos y de corona moderadamente elevada, presencia de un hipocono prominente. De esto caracteres primitivos se desprenden las dificultades de relacionarlos confiablemente con algún grupo viviente.

Se han discutido las afinidades de los primates de La Venta, y más especialmente de Patagonia, que nos proporcionan una gran diversidad no comparable a las otras regiones mencionadas. De estas restantes regiones, podemos decir que los primates hallados son escasos, y esta escasez conlleva a dificultar los análisis, ya que se trata en muchos casos de formas bien distintivas. *Chilecebus,* a pesar de haberse recuperado a una distancia moderada respecto de los platirrinos fósiles de Argentina, tanto geográfica como temporal, no responde a muchos de los caracteres presentes en las formas de Chubut o en las de Santa Cruz. Esto podría indicar que la cercanía geográfica y temporal no implicó demasiados contactos entre las poblaciones de primates al este y al oeste de Los Andes, recordando que hace unos 20 Ma. (antigüedad estimada para *Chilecebus*) esta cordillera no se elevaba de modo que interrumpiera las influencias climáticas del Pacífico, como ocurrió posteriormente durante la fase Quechua, que significó el inicio de una etapa más árida y fría causante del desplazamiento de los platirrinos hacia el norte (Bown y Larriestra, 1990). La comprensión de este desplazamiento es de fundamental importancia en la evolución posterior de los platirrinos de Patagonia, especialmente si es que esta restricción del hábitat los condujo a la extinción sin descendencia, es decir, si las condiciones áridas presentes hacia el centro y este de Argentina después del Colloncurense, afectaron las poblaciones de monos a tal punto de limitar sus posibilidades adaptativas. Es probable que tales poblaciones, o al menos las que hayan subsistido, se localizaran finalmente en regiones más septentrionales, posiblemente en la mesopotamia y nordeste de lo que hoy es Argentina; aquí estaríamos en presencia de ambientes adecuados aún hoy para la supervivencia de los primates. Más hacia el norte es razonable suponer que los platirrinos tuvieron una diversificación importante, donde seguramente existieron las poblaciones ancestrales en torno a la cuenca amazónica; es una probabilidad que estas primitivas poblaciones tuvieran un éxito tal que desplazaran a las escasas especies que eventualmente hayan sobrevivido al enfriamiento de Patagonia.

Restan dos enclaves en Sudamérica que arrojaron monos fósiles. Por una parte, los tres dientes de la mencionada Formación Solimões, en Río Acre (Kay y Frailey, 1993), son evidencia muy escasa para ofrecer un panorama de la diversidad de primates del Huayqueriense en aquella región. Por otra parte, los importantes esqueletos hallados en Bahía y Minas Gerais, si bien algo más tardíos que los de Río Acre, nos demuestran que en dicha diversificación hallamos formas realmente gigantescas, como lo han sido especies pleistocénicas en otras partes del mundo. Además, estos últimos estarían ligados a los actuales Atelinae y *Alouatta,* que son los de mayor tamaño corporal (Cartelle y Hartwig, 1996; Hartwig y Cartelle, 1996). Por su parte, el gran diente de Río Acre exhibe las mismas tendencias al gigantismo, aunque esta vez relacionado con *Cebus* (Kay y Frailey, 1993).

Los fósiles de las islas Antillas, si bien no tan diversos, son otro claro ejemplo de las particularidades que tuvo la evolución del Infraorden Platyrrhini. Dos especies de Cuba, *Ateles anthropomorphus* y *Paralouatta varonai,* pueden incluirse en los linajes

de *Ateles* y *Alouatta*, respectivamente, pese a que el vínculo entre *Alouatta* y *Paralouatta* ha sido seriamente cuestionado (Mac Phee *et al.*, 1995). Los restantes fósiles poseen dudosas afinidades, aunque no se descartan también relaciones entre *Xenothrix* y *Callicebus*; ciertamente, Rosenberger *et al.* (1990) incluyen a ambos géneros en la Subtribu Callicebina. Por otra parte, el astrálago de Cuba demostró semejanzas con *Saimiri* (Mac Phee e Iturralde-Vinent, 1995), aunque no es propicio especular demasiado acerca de las implicancias de esta comparación, debido a que es el único resto fósil de primate del Mioceno de las Antillas y, por consiguiente, si bien es tentador sumar esta evidencia en favor de la relativa independencia evolutiva del linaje que condujo a *Saimiri*, se requieren materiales más completos. El origen de estos primates del Caribe no puede precisarse con certeza; anteriormente se creía que podrían haber sido introducidos por pobladores prehispánicos, o a través de balsas naturales, o la alternativa de que fueran formas vicariantes (Ford, 1990). Pero el esclarecimiento de las faunas del Mioceno de Antillas (Mac Phee e Iturralde-Vinent, 1994), así como el descubrimiento del astrálago de Cuba apuntan a otras perspectivas biogeográficas.

Diversidad actual

Más allá de los problemas sistemáticos en las especies actuales, y como fuera señalado más arriba, es importante considerar que la taxonomía se construye sobre bases de la historia evolutiva del grupo en cuestión. Por lo tanto, debe observarse cómo se sucedieron los distintos acontecimientos en la evolución de los platirrinos que habrían originado los grupos actuales; es allí donde hallaríamos las probables divergencias ocurridas durante la radiación inicial. Sin embargo, es prudente admitir que el registro fósil, si bien sumamente diverso, no es todavía lo suficientemente consistente para que esclarezca estas divergencias; más aún, ciertos especímenes, debido a sus extraordinarias particularidades, dificultan las construcciones filogenéticas de modo que las eventuales relaciones entre las formas actuales no pueden ser resueltas con total certeza. Cuanto más incurrimos en el pasado de los platirrinos hallamos una gran diversidad que no se presumía. Vale entonces repasar los últimos acontecimientos que en materia sistemática ofrecieron los platirrinos vivientes, para hallar eventuales respuestas.

En torno a la clasificación taxonómica de los monos del Nuevo Mundo se sucedieron incontables reordenamientos desde el siglo XIX, aunque se logró cierto consenso al separarlos en las familias Callitrichidae *(Cebuella, Leontopithecus, Callithrix, Saguinus)* y Cebidae, esta última agrupando a todos los géneros restantes (Simpson, 1945; Cabrera, 1957; Simons, 1972); esto se transformó en la clasificación tradicional que se sigue empleando frecuentemente con el fin de distinguir a los «Callitrichidae» de pequeño tamaño corporal, poseedores de garras en lugar de uñas planas, que han perdido el tercer molar y que dan a luz dos crías. La realidad es que estos caracteres se observan como adquisiciones derivadas (Ford, 1980) en contraste con la hipótesis de que son simplesiomorfías retenidas desde los platirrinos ancestrales (Hershkovitz, 1977), y por otra parte, obviamente la gran diversidad del Infraorden Platyrrhini va más allá de esta dicotomía familiar.

Rosenberger (1981a) expresó que los Cebidae agrupan sólo a *Cebus* y *Saimiri* (Subfamilia Cebinae) con *Callithrix, Cebuella, Leontopithecus, Saguinus* y *Callimico* (Subfamilia Callitrichinae), mientras que los restantes se agrupan en la Familia Atelidae, subdividida en Atelinae *(Ateles, Lagothrix, Brachyteles* y *Alouatta)* y Pitheciinae *(Pithecia, Chiropotes, Cacajao,* y *Callicebus* y *Aotus* como taxones hermanos más distantes); este autor complementa su esquema introduciendo subdivisiones en tribus y subtribus, además de incluir especies fósiles. La clasificación de Ford (1986) excluye a *Callicebus* y *Aotus* fuera de los Pitheciinae, y los reúne con *Cebus* y *Saimiri* en la Familia Cebidae, con el sólo propósito de preservar el tradicional uso de «Cebidae» y la contraposición histórica con los «Callitrichidae» *(Callithrix, Cebuella, Leontopithecus, Saguinus* y *Callimico, sensu* Ford). Acertadamente, Ford aclara la escasa sustentación de su Familia «Cebidae», y destaca la controvertida posición de *Cebus* en relación a los restantes platirrinos. Kay (1990) establece que *Aotus* constituye el taxón hermano de los Atelinae *(Ateles, Brachyteles, Lagothrix* y *Alouatta)*, en tanto *Saimiri* se relacionaría con los Callitrichinae; *Cebus*, al igual que *Callicebus*, es considerado aquí una forma más primitiva que divergió antiguamente de los restantes grupos.

Es oportuno señalar que el nombre familiar Atelidae tiene prioridad sobre Cebidae, respetando las reglas de nomenclatura zoológica, basándonos en Atelina Gray, 1825, previo a Cebina Bonaparte 1831 (Delson, comunicación personal; ver también Rosenberger *et al.*, 1990; Tejedor, 1996b), ambos nombres indicando categorías supragenéricas a partir de los géneros *Ateles* y *Cebus*. También cabe destacar que en las condiciones actuales del conocimiento en sistemática de los platirrinos, la separación en subfamilias parecería más pertinente en contraposición al uso de familias, iniciativa tomada ya por Simpson (1969) y Thorington y Anderson

(1984), aunque estos últimos autores agrupan a todos los monos del Nuevo Mundo en la Familia Cebidae; como recientemente se ha expuesto, la prioridad es Atelidae, y en este trabajo se reconoce básicamente el mismo agrupamiento realizado por Thorington y Anderson (1984), con la salvedad de la inclusión de *Callimico* entre los Callitrichinae (Tejedor, 1996b) (ver tabla 1).

Pese a estos variados esquemas, se ha mencionado que pueden reconocerse verdaderos grupos naturales entre los platirrinos (Thorington, 1976), que por sus particulares adquisiciones compartidas y más allá de toda construcción taxonómica, pueden agruparse en subfamilias. Los Pitheciinae incluyen a *Pithecia, Chiropotes* y *Cacajao,* que comparten, entre otros caracteres, incisivos procumbentes y grandes caninos que se contraponen a los más reducidos molares, de coronas muy bajas y con escaso desarrollo de crestas, de contorno rectangular y cúspides marginales; presencia de grandes y profundas mandíbulas; y marcadas adaptaciones al salto, especialmente en *Pithecia.* Los Atelinae agrupan a *Lagothrix, Ateles* y *Brachyteles,* que comparten caninos relativamente reducidos, amplios y espatulados incisivos *(Ateles, Lagothrix),* molares con cúspides prominentes y bien desarrolladas, reducción o pérdida del pólex, poderosas colas prensiles, adaptaciones en los miembros anteriores para la braquiación (especialmente *Ateles* y *Brachyteles),* y constituyen el grupo de mayor tamaño corporal entre los Platyrrhini. La Subfamilia Callitrichinae integra a *Callithrix, Cebuella, Saguinus, Leontopithecus* y *Callimico* (reiterando que el esquema de Thorington excluye a *Callimico*), con una notable reducción del tamaño corporal, presencia de garras en lugar de uñas planas, excepto en el hálux, las hembras dan a luz gemelos, en contraposición al resto de los platirrinos, que tienen sólo una cría, y la pérdida o gran reducción (en *Callimico*) del tercer molar; la presencia de garras sería una adquisición secundaria a partir de uñas planas, por lo cual se le considera un carácter derivado. Los molares superiores de los Callitrichinae comparten una forma triangular, por pérdida o extrema reducción del hipocono, presencia de crestas marcadas, los molares inferiores con notable desarrollo del trigónido en desmedro de una tendencia a la reducción del talónido conjuntamente con el hipocónido y, más aún, el entocónido. La mandíbula de los cinco géneros posee escasa profundidad del cuerpo, y un marcado proceso angular. Estos caracteres derivados de los Callitrichinae, parecerían corresponder a distintas adaptaciones en respuesta a la reducción del tamaño corporal (Ford, 1980), aunque el hallazgo de *Lagonimico,* del Mioceno de Colombia, relacionado a los Callitrichinae, se contrapone a esta hipótesis debido a que no posee hipocono en los molares superiores y el tercer molar superior es reducido, a pesar del considerable tamaño corporal mayor que los titíes *(Callithrix, Cebuella),* y tamarinos actuales *(Saguinus, Leontopithecus, Callimico)* (Kay, 1994). Dichos caracteres representaban, según la anterior hipótesis (Ford, 1980), una consecuencia de la reducción del tamaño, pero la ocurrencia en este género extinto requiere de inferencias más acordes con el tamaño corporal, aproximadamente el de *Cebus* (Kay, 1994). Ya se ha señalado más arriba su probable relación con el tipo de alimento que ingería.

Los caracteres distintivos de los géneros *Cebus, Saimiri, Callicebus* y *Aotus,* podrían evidenciar una larga independencia evolutiva, hipótesis reforzada por los registros fósiles con la excepción de *Cebus.* No obstante, las afinidades de *Cebus* y *Saimiri* se cuestionaron por otras evidencias (Ford, 1986; Meldrum *et al.,* 1993), pese a que guardan semejanzas importantes, especialmente craneodentarias (Rosenberger, 1981b), a partir de las cuales pueden inferirse estadios relativamente primitivos que aún hoy exhiben, seguidos de una evolución independiente pero en muchos aspectos conservadora y vinculada a los Callitrichinae. El espeso esmalte de los dientes de *Cebus* es una adquisición única entre los platirrinos, y prácticamente inexistente en los catarrinos, a excepción de ciertos hominoideos fósiles y actuales, incluyendo los homínidos; difícilmente este carácter tenga valor por sí solo para establecer relaciones filogenéticas entre *Cebus* y algunos de los grupos naturales de platirrinos vivientes. Las relaciones entre *Saimiri* y los Callitrichinae parece confiable, y está siendo ampliamente demostrada por las evidencias fósiles y moleculares; por parte de la dentición podemos observar que comparten una extrema reducción del tercer molar (también compartido por *Cebus),* así como el desarrollo de fuertes crestas uniendo las cúspides, marcado cíngulo lingual en los molares superiores y largos caninos. *Aotus* y *Callicebus* son algo más difíciles de evaluar, aunque su status «primitivo», conservador de estados ancestrales, parece ineludible. *Callicebus* reúne muchas condiciones para considerarlo poseedor del morfotipo ancestral de los monos del Nuevo Mundo, entre los caracteres de la dentición especialmente, y sus similitudes con *Homunculus* y *Carlocebus* (Tejedor, 1996a; Tejedor, 1998) del Santacrucense de Patagonia, sostienen aún más esta hipótesis. El patrón estructural de la mandíbula de *Callicebus,* con una gran profundidad posterior y sínfisis procumbente, se acerca notablemente a los Pitheciinae, paradójicamente un grupo muy derivado. Es probable que los Pitheciinae tuvieran una evolución independiente de sus caracteres dentarios

respecto de la mandíbula, aunque desde la morfología funcional no es apropiado «independizar» los caracteres dentarios y mandibulares. Pero el alto dimorfismo de los caninos, el escaso relieve oclusal de los molares y la extrema procumbencia de los incisivos son acordes funcionalmente con un cuerpo mandibular profundo, por cuanto la dentición anterior debe realizar una importante acción mecánica sustentada por un gran músculo masetero. Rosenberger (1981b, y subsiguientes) consideró a *Callicebus* y *Aotus* como pitecinos generalizados respecto de los más derivados *Pithecia, Chiropotes* y *Cacajao,* reteniendo varios caracteres ancestrales tanto en la dentición anterior como en los dientes postcaninos. No es fácil determinar si esta gran profundidad del cuerpo mandibular es una condición primitiva o derivada; para el primer caso está respaldada por fósiles que poseen una profunda mandíbula (por ej., *Soriacebus, Lagonimico),* o al menos que dicha profundidad posterior no decrece como ocurre en *Cebus, Saimiri, Callithrix* y *Cebuella,* sino que aumenta levemente (por ej., *Homunculus, Carlocebus).* Los molares de *Homunculus* y *Carlocebus* son muy similares a los de *Callicebus* en la prominencia de las cúspides, especialmente un gran hipocono, el notable desarrollo de cíngulo lingual en los molares superiores, menos evidente en *Aotus;* la similar morfología del trigónido, más elevado que el talónido y con la cresta distal del ml oblicua, y la característica de poseer bien desarrolladas las cúspides principales, y no reducidas como ocurre en otros géneros donde el entocónido tiende a ser incipiente o escasamente desarrollado; sumado a esto, el tercer molar de los tres géneros presenta el relieve oclusal bastante completo, como no se observa en otros platirrinos, con la notable excepción de *Alouatta.* En términos generales, y por las razones aquí expuestas, podría hablarse de una estrecha relación entre *Aotus* y *Callicebus,* pero la morfología de los incisivos de *Aotus* difiere considerablemente respecto de *Callicebus,* dado que el primero exhibe incisivos espatulados, siendo los superiores extremedamente heteromórficos, un carácter marcadamente derivado, en tanto *Callicebus* presenta los superiores mucho más reducidos y de sección redondeada, además de que los incisivos inferiores son más procumbentes y de corona moderadamente elevada y estrecha. La problemática radica en que todas estas similitudes compartidas por *Aotus, Callicebus, Homunculus* y *Carlocebus,* son indudablemente caracteres primitivos y, por lo tanto, no indican relaciones filogenéticas. Lo único que puede concluirse es que desde su divergencia han conservado un morfotipo muy semejante al que habrían tenido los platirrinos ancestrales.

De los cuatro géneros más controvertidos, *Aotus, Callicebus, Cebus* y *Saimiri,* lo primero que podría argumentarse es que se trataría de linajes que evolucionaron con relativa independencia desde la radiación temprana de los Platyrrhini. Otra tentativa sería relacionarlos entre sí y con los restantes grupos actuales, tarea que puede resultar difícil si aceptamos la gran antigüedad en que se habrían diferenciado estos cuatro géneros, sumado a ciertos caracteres de dudosa homologación. Algunos han agrupado a *Callicebus* y *Aotus* en la Subfamilia Aotinae, y *Cebus* y *Saimiri* en Cebinae (Cabrera, 1957; Fleagle, 1988), esquema adoptado por varios autores. Sin embargo, existe la alternativa totalmente diferente de Kay (1990), donde *Callicebus* aparece como el taxón hermano de los restantes platirrinos, y *Aotus* sería el taxón hermano de los Atelinae y *Alouatta.* En el presente trabajo (ver tabla 1) se propone el uso de Cebinae, Aotinae, Saimiriinae y Callicebinae, como las cuatro subfamilias monotípicas que incluyen a los géneros respectivos (Tejedor, 1996b).

El género *Alouatta* debería ser objeto de más detallados análisis, por cuanto su morfología, especialmente craneodentaria, exhibe numerosos caracteres cuya polaridad es dudosa. Ford (1986) ha manifestado que *Alouatta* posee numerosas autapomorfías, respecto de los Atelinae. Si bien tentativamente se le ha incluido entre los Atelinae, parece apropiado conservarlo en la subfamilia monotípica Alouattinae (Thorington y Anderson, 1984; Tejedor, 1996b).

Los Platyrrhini son primates «conservadores» en cuanto a la evolución de los caracteres dentarios a partir de los primitivos Anthropoidea, demostrando plesiomorfías que muchas veces dificultan las construcciones filogenéticas, y por lo tanto es probable hallar inconvenientes en las respuestas a ciertos problemas sistemáticos. Es indudable que la gran diversidad genérica actual, y más aún específica, es el resultado de una prolongada historia evolutiva que incluyó formas adaptativamente diferentes de las actuales, cuya participación en la diferenciación de los linajes vivientes se ha comprendido sólo parcialmente. Es altamente probable que el avance de las investigaciones de esta extraordinaria radiación adaptativa, demuestre la existencia de grupos extintos que no se hallan representados en la actualidad.

AGRADECIMIENTOS

En especial a los Drs. L. J. M. De Santis (Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata), J. F. Bonaparte (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires) y J. G. Fleagle (State University of New York, Stony Brook) por sus constantes aportes en el desarrollo de estas investigaciones. Al Dr. Alfred L. Rosenberger (National Zoological Park, Smithsonian Institution, Washington, D. C.) por valiosas discusiones acerca de la filogenia de los platirrinos. El autor es único responsable

de los contenidos específicos de este trabajo. Al Dr. J. F. Bonaparte por permitirme acceder a los platirrinos fósiles a su cargo, depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires); a los Drs. M. Piantanida (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires), H. López (Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata), y Richard W. Thorington, Jr. (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C.), a cargo del material de platirrinos actuales estudiado, y al Dr. Jaime Powell (Instituto «Miguel Lillo», Universidad Nacional de Tucumán) por permitir la revisión del holotipo de *Tremacebus*.

Referencias

Ameghino, F. (1891). Los monos fósiles del Eoceno de la República Argentina. *Rev. Arg. de Hist. Nat. (Buenos Aires)*, 1, 383-397.

Ameghino, F. (1906). Les formacions sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiare de Patagonie avec un paralèlle entre leur faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Ann. Mus. Nac. Hist. Nat., Buenos Aires*, ser. III, 15, 1-568.

Ameghino, F. (1910). *Montaneia anthropomorpha*. Un género de monos hoy extinguido de la isla de Cuba. Nota preliminar. *Ann. Mus. Nac. Hist. Nat., Buenos Aires*, ser. III, 3, 317-318.

Anapol, F. y Fleagle, J. G. (1988). Fossil platyrrhine forelimb bones from the early Miocene of Argentina. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 76, 417-428.

Arredondo, O. y Varona, L. S. (1983). Sobre la validez de *Montaneia anthropomorpha* Ameghino 1910 (Primates: Cebidae). *Poeyana, Instituto de Zoología, Acad. de Cienc. de Cuba*, 255, 1-21.

Beard, K. C.; Tao Qui; Dawson, M. R.; Banyue Wang; Chuankuei Li (1994). A diverse new primate fauna from middle Eocene fissure-fillings in Southeastern China. *Nature*, 368, 604-609.

Bordas, A. F. (1942). Anotaciones sobre un «Cebidae» fósil de Patagonia. *Physis*, 19, 265-269.

Bown, T. M. y Larriestra, C. N. (1990). Sedimentary paleonevironments of fossil platyrrhine localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz Province, Argentina. *J. Hum. Evol.*, 19, 87-119.

Cabrera, A. (1957). Catálogo de los mamíferos de América del Sur, I *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. «Bernardino Rivadavia»*, 4, 1-307.

Campbell, K. E. y Frailey, C. D. (1995). A New date for the beginning of the great American faunal interchange. *J. Vert. Paleont.*, 15, 21A.

Cartelle, C. y Hartwig, W. C. (1996). A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 93, 6405-6409.

Ciochon, R. L., Savage, D. E., Thaw Tint y Ba Maw (1985). Anthropoid origins in Asia? New discovery of *Amphipithecus* from the Eocene of Burma. *Science*, 229, 756-759.

Ciochon, R. L. y Chiarelli, A. B. (edit.) (1980a). *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. Plenum Press, New York.

Ciochon, R. L. y Chiarelli, A. B. (1980b). Paleobiogeographic Perspectives on the Origin of the Platyrrhini. In: *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift* (R. L. Ciochon y A. B. Chiarelly, edit.). Plenum Press, New York, 459-493.

Clemens, W. A. (1974). *Purgatorius*, an early paromomyid primate (Mammalia). *Science*, 184: 903-905.

Colbert, E. H. (1937). A new primate from the upper Eocene Pondaung Formation of Burma. *Am. Mus. Novitates*, 951, 1-18.

Croizat, L. (1979). Review of Biogeographie: Fauna und Flora der Erde und ihre geschichtlichle Entwicklung (P. Banarescu and N. Boscaiu). *Syst. Zool.*, 28, 250-252.

De Barrio, R., Scillato-Yané, G. y Bond, M. (1984). La formación Santa Cruz en el borde occidental del Macizo del Deseado (Provincia de Santa Cruz) y su contenido paleontológico. *Actas IX Cong. Geol. Argentino, S. C. de Bariloche*, 4, 539-556.

Delson, E. y Rosenberger, A. L. (1980). Phyletic Perspectives on Platyrrhine Origins and Anthropoid Relationships. In: *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift* (R. L. Ciochon y A. B. Chiarrelli, edit.). Plenum Press, New York, 445-458.

Ducrocq, S., Jaeger, J.-J., Chaimanee, Y. y Suteethorn, V. (1995). New primate from the Paleogene of Thailand, and the biogeographical origin of anthropoids. *J. Hum. Evol.*, 28, 477-485.

Fleagle, J. G. (1988). *Primate Adaptation and Evolution*. Academic Press, San Diego.

Fleagle, J. G. (1990). New fossil platyrrhines from the Pinturas Formation, Southern Argentina. *J. Hum. Evol.*, 19, 61-85.

Fleagle, J. G. y Bown, T. M. (1983). New primate fossils from late Oligocene (Colhuehuapian) localities of Chubut Province, Argentina. *Folia Primatol.*, 41, 240-266.

Fleagle, J. G. y Kay, R. F. (1987). The phyletic position of the Parapithecidae. *J. Hum. Evol.*, 16, 483-532.

Fleagle, J. G. y Kay, R. F. (1989). The dental morphology of *Dolichocebus gaimanensis*, a fossil monkey from Argentina. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 78, 221.

Fleagle, J. G., Powers, D. W., Conroy, G. C. y Watters, J. P. (1987). New fossil platyrrhines from Santa Cruz Province, Argentina. *Folia Primatol.* 48, 65-77.

Fleagle, J. G., Buckley, G. A. y Schloeder, M. E. (1988). New Primate Fossils from Monte Observación, Santa Cruz Formation (Lower Miocene), Santa Cruz Province, Argentina. *J. Vert. Paleont.* 8, 14A.

Fleagle, J. G., Bown, T. M., Swisher, C. y Buckley, G. (1995). Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. *Actas VI Cong. Arg. de Paleontol. y Bioestrat.* Trelew, pp. 129-135.

Fleagle, J. G. y Simons, E. L. (1995). Limb skeleton and locomotor adaptations of *Apidium phiomense*, an Oligocene anthropoid from Egypt. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 97, 235-289.

Flynn, J. J., Wyss, A. R., Charrier, R. y Swisher, C. C. (1995). An Early Miocene anthropoid skull from the Chilean Andes. *Nature*, 373, 603-607.

Ford, S. M. (1980). Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the Callitrichidae in Platyrrhini. *Primates*, 21, 31-43.

Ford, S. M. (1986). Systematics of the New World monkeys. In: *Comparative Primate Biology, Vol. I: Systematics, Evolution and Anatomy* (D. Swindler y J. Erwin, edit.). Alan R. Liss, New York, 71-135.

Ford, S. M. (1990). Platyrrhine evolution in the West Indies. *J. Hum. Evol.*, 19, 237-254.

Ford, S. M. y Morgan, G. S. (1984). A new ceboid femur from the Late Pleistocene of Jamaica. *J. Vert. Paleont.*, 6, 281-289.

Frailey, C. D. (1986). Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of Rio Acre región, western Amazonia. *Contrib. Science, Los Angeles County Mus.*, 374, 1-46.

Frailey, C. D., Lavina, E. L., Rancy, A. y Pereira de Souza Filho, J. (1988). A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon Basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica*, 18, 119-143.

Frengüelli, J. (1931). Nomenclatura estratigráfica patagónica. *An. Soc. de las Cienc. de Santa Fe*, 3, 1-115.

Gheerbrant, E., Thomas, H., Roger, J., Sen, S. y Al-Sulaimani, Z. (1993). Deux nouveaux primates dans l'Oligocène inférieur de Taqah (Sultanat d'Oman): Premiers Adapiformes (Anchomomyini?) de la Peninsule Arabique? *Paleovertebrata*, 22, 141-196.

Gingerich, P. D. (1977). Radiations of Eocene Adapidae in Europe. *Geobios*, Mem. Spec., 1, 165-187.

Gingerich, P. D. (1980). Eocene Adapidae, paleobiogeography, and the Origin of South American Platyrrhini. In: *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift* (R. L. Ciochon y A. B. Chiarelli, edit.). Plenum Press, New York, 123-138.

Godinot, M. (1994). Early North African primates and their significance for the origin of Simiiformes (=Anthropoidea). En: *Anthropoid Origins* (J. G. Fleagle y R. F. Kay, edit.). Plenum Press, New York, 235-295.

Godinot, M. y Mahboubi, M. (1992). Earliest know simian primate found in Algeria. *Nature*, 357, 324-326.

Godinot, M. y Mahboubi, M. (1994). Les petits primates simiiformes de Glib Zegdou (Eocène inférieur à moyen d'Algerie). *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. II, 319, 357-364.

Hartenberger, J.-L., Martínez, C. y Ben Said, A. (1985). Découverte de mammifères d'âge Eocène inférieur in Tunisie centrale. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. II, 301: 649-652.

Hartenberger, J.-L. y Marandat, B. (1992). A new genus and species of an Early Eocene primate from North Africa. *Hum. Evol.*, 7, 9-16.

Hartwig, W. C. (1995). A giant New World monkey from the Pleistocene of Brazil. *J. Hum. Evol.*, 28, 189-195.

Hartwig, W. C. y Cartelle, C. (1996). A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature*, 381, 307-311.

Hayashida, A. (1984). Paleomagnetic study of the Miocene continental deposits in La Venta badlands, Colombia. *Kyoto Univ. Overseas Res. Rep. New World Monkeys*, 4, 77-83.

Hershkovitz, P. (1972). The recent mammals of the Neotropical region: A zoogeographic and ecological review: In: *Evolution, Mammals and Southern Continents* (A. Keast; F. C. Erk y B. Glass, edit.). State Univ. of New York Press, Albany, 311-431.

Hershkovitz, P. (1974). A new genus of Late Oligocene monkey (Cebidae, Platyrrhini) with notes on postorbital closure and platyrrhine evolution. *Folia Primatol.* 21: 1-35.

Hershkovitz, P. (1977). *Living New World Monkeys (Platyrrhini), with an introduction to Primates, Vol. I.* Chicago University Press, Chicago.

Hershkovitz, P. (1981). Comparative anatomy of platyrrhine mandibular cheek teeth dpm4, pm4, ml, with particular reference to those of *Homunculus* (Cebidae), and comments on platyrrhine origins. *Folia Primatol.*, 35, 179-217.

Hershkovitz, P. (1984). More on *Homunculus* dpm4 and Ml, and comparisons with *Alouatta* and *Stirtonia* (Primates, Platyrrhini, Cebidae). *Am J. Primatol.*, 7, 261-283.

Hoffstetter, R. (1969). Un primate de l'Oligocene inférieur sudamericain: *Branisella boliviana* gen. et sp. nov. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. D., 69, 434-437.

Hoffstetter, R. (1977). Phylogenie des primates. *Bull. Mém. Soc. Anthropol., (Paris)*, 4 (sér. 13), 327-352.

Hoffstetter, R. (1980). Origin and deployment of New World monkeys emphasizing the southern continents route. In: *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift* (R. L. Ciochon. y A. B. Chiarelly, eds.). Plenum Press, New York, 103-122.

Horovitz, I., Mac Phee, R. D. E., Flemming, C. y McFarlane, D. A. (1997). Cranial remains of *Xenothrix* and their bearing on the question of Antillean monkeys origins. J. Vert. Paleont., 17, 54A.

Kappelman, J., Simons, E. L. y Swisher, C. C. (1992). New age determination for the Eocene-Oligocene boundary sediments in the Fayum depression, northern Egypt. *J. Geol.*, 100, 647-667.

Kay, R. F. (1990). The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae (Platyrrhini, Anthropoidea). *J. Hum. Evol.*, 19, 175-208.

Kay, R. F. (1994). «Giant» Tamarin from the Miocene of Colombia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 95, 333-353.

Kay, R. F. y Frailey, C. D. (1993). Large fossil platyrrhines form the Rio Acre local fauna, late Miocene, western Amazonia. *J. Hum. Evol.*, 25, 319-327.

Kay, R. F. y Johnson, D. (1996). New platyrrhines from the Miocene of Argentina. *Am. J. Phys. Anthropol.*, suppl. 22, 136-137.

Kay, R. F. y Meldrum, D. J. (1997). A new small platyrrhine and the phyletic position of Callitrichinae. In: *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia.* (R. F. Kay; R. H. Madden, R. L. Cifelli y J. J. Flynn, edit.). Smithsonian Institution Press, Washington, 435-458.

Kay, R. F., Madden, R. H. y Guerrero Díaz, J. (1989). Nuevos hallazgos de monos en el Mioceno de Colombia. *Ameghiniana*, 25, 203-212.

Kay, R. F. y Williams, B. A. (1994). Dental Evidence for Anthropoid Origins. In: *Anthropoid Origins* (J. G. Fleagle y R. F. Kay, edit.). Plenum press, New York, 361-445.

Kay, R. F., Mac Fadden, B. J., Madden, R. H., Anaya, F. y Farrar, E. (1995). New radiometric dated confirm late Oligocene age of Deseadan Salla beds, Bolivia, and the oldest known South American primate. *J. Vert. Paleont.*, 15, 38A.

Kraglievich, J. L. (1951). Contribuciones al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. I. Diagnosis previa de un nuevo primate fósil del Oligoceno superior (Colhuehuapiano) de Gaiman, Chubut. *Rev. Mus. Arg. de Cienc. Nat. «Bernardino Rivadavia»*, 2, 57-82.

Lavocat, R. (1977). Sur l'origin des faunes sud-américaines de Mammifères du Mésozoïque terminal et du Cénozoïque ancien. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, 285, 1423-1426.

Luchterhand, K., Kay, R. F. y Madden, R. H. (1986). *Mohanamico hershkovitzi*, gen. et sp. nov., un primate

du Miocène moyen d'Amérique du Sud. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. II, 303, 1753-1758.

Lund, P. (1840). Nouvelles recherches sur la faune fossile du Bresil. *Ann. Sci. Nat.* (Paris), 13, 310-319.

Mac Fadden, B. J. (1985). Drifting continents, mammals and time scales: current developments in South America. *J. Vert. Paleont.*, 5, 169-174.

Mac Fadden, B. J. (1990). Chronology of Cenozoic primate localities in South America. *J. Hum. Evol.*, 19, 7-22.

Mac Phee, R. D. E. (1993). From Cuba: A mandible of *Paralouatta. Evol. Anthropol.*, 2, 42.

Mac Phee, R. D. E. y Fleagle, J. G. (1991). Postcranial remains of *Xenothrix mcgregori* (Primates, Xenothrichidae) and other late Quaernary mammals from Long Mile Cave, Jamaica. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 206, 287-321.

Mac Phee, R. D. E., Korovitz, I., Arredondo, O. y Jiménez Vasquez, O. (1995). A New Genus for the Extinct Hispaniolan Monkey *Saimiri bernensis* Rímoli 1977, with Notes on its Systematic Position. *Am. Mus. Novitates*, 3134, 1-21.

Mac Phee, R. D. E. e Iturralde-Vinent, M. A. (1994). First Tertiary land mammal from Greater Antilles: an early Miocene sloth (Xenarthra, Megalonychidae) from Cuba. *Am. Mus. Novitates*, 3094, 1-13.

Mac Phee, R. D. E. e Iturralde-Vinent, M. A. (1995). Earliest monkey from Greater Antilles. *J. Hum. Evol.*, 28, 197-200.

Mac Phee, R. D. E. y Woods, C. A. (1982). A new fossil cebine from Hispaniola. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 58, 419-436.

Meldrum, D. J. (1993). Postcranial Adaptations and positional Behavior in Fossil Platyrrhines. In: *Postcranial Adaptations in Nonhuman Primates* (D. L. Gebo, edit.). Northern Illinois University Press, De Kalb. Illinois, 235-251).

Meldrum, D. J. y Kay, R. F. (1990). A new partial skeleton of *Cebupithecia sarmientoi* from the Miocene of Colombia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 81, 267.

Meldrum, D. J., Kay, R. F. y Chiu, C.-H. (1993). Phylogenetic relationships of *Cebus* and *Saimiri* inferred from mitochondrial DNA sequences and dental anatomy. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 16, 144-145.

Meldrum, D. J. y Kay, R. F. (1997). *Nuciruptor rubricae*, a new pitheciin seed predator from the Miocene of Colombia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 102, 407-427.

Nelson, G. (1974). Historical Biogeography: An alternative formalization. *Syst. Zool.*, 23, 555-558.

Orlosky, F. J. y Swindler, D. R. (1975). Origins of New World monkeys. *J. Hum. Evol.*, 4, 77-83.

Osborn, H. F. (1908). New fossil mammals from the Fayum Oligocene, Egypt. *Bull Am. Mus. Nat. His.*, 24, 265-272.

Pardiñas, U. F. J. (1991). Primer registro de primates y otros vertebrados para la Formación Collón Curá (Mioceno medio) del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28, 197-199.

Rasmussen, D. T. (1990). The phylogenetic position of *Mahgarita stevensi:* protoanthropoid or lemuroid? *Int. J. Primatol.*, 11, 437-467.

Rasmussen, D. T. (1994). The different meaning of a tarsioid-anthropoid clade and a new model of anthropoid origins. In: *Anthropoid Origins* (J. G. Fleagle y R. F. Kay, eds.). Plenum Press, New York, 335-336.

Rimoli, R. (1977). Una nueva especie de monos (Cebidae, Saimiriinae: *Saimiri*) de la Hispaniola. *Cuadernos del CENDIA*, Univ. Autónoma de Sto. Domingo, 242, 1-14.

Rivero de la Calle, M. & Arredondo, O. (1991). *Paralouatta varonai*, a new Quaternary platyrrhine from Cuba. *J. Hum. Evol.*, 21, 1-11.

Rosenberger, A. L. (1977). Xenothrix and ceboid phylogeny. *J. Hum. Evol.*, 6, 461-481.

Rosenberger, A. L. (1978). New species of Hispaniolan primate: a comment. *Annuario Cient. Univ. Central del Este*, 3, 248-251.

Rosenberger, A. L. (1979). Cranial anatomy and implications of *Dolichocebus*, a late Oligocene ceboid primate. *Nature*, 279, 416-418.

Rosenberg, A. L. (1981a). A mandible of *Branisella boliviana* (Platyrrhini, Primates) from the Oligocene of South America. *Int. J. Primatol.*, 2, 1-7.

Rosenberger, A. L. (1981b). Systematics: the higher taxa. In: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 1.* (A. F. Coimbra-Filho y R. A. Mittermeier, edit.). Río de Janeiro: Academia Brasileira de Ciencias, 9-27.

Rosenberger, A. L. y Fleagle, J. G. (1981). Cráneos de platirrinos fósiles. *Ann. II Cong. Latino-Amer. de Paleont.*, Porto Alegre, 537-551.

Rosenberger, A. L., Strasser, E. y Delson, E. (1985). Anterior dentition of *Notharctus* and the Adapid-Anthropoid hypothesis. *Folia Primatol.*, 44, 15-39.

Rosenberger, A. L., Setoguchi, T. y Shigehara, N. (1990). The fossil record of callitrichine primates. *J. Hum. Evol.*, 19, 209-236.

Rosenberger, A. L., Hartwig, W. C. y Wolff, R. G. (1991a). *Szalatavus attricuspis*, an early platyrrhine primate. *Folia Primatol.*, 56, 225-233.

Rosenberger, A. L., Hartwig, W. C., Takai, M., Setoguchi y T. Shigehara, N. (1991b). Dental variability in *Saimiri* and the taxonomic status of *Neosaimiri fieldsi*, an early squirrel monkey from La Venta, Colombia. *Int. J. Primatol.*, 12, 291-302.

Rosenberger, A. L. Setoguchi, T. y Hartwig, W. C. (1991c). *Laventiana annectens*, new genus and species: new fossil evidence for the origin of callitrichine New World monkeys. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, U.S.A., 88, 2137-2140.

Rosenberger, A. L. y Szalay, F. S. (1980). On the Tarsiiform origins of Anthropoidea. In: *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift* (R. L. Ciochon y A. B. Chiarelli, edit.). Plenum Press, New York, 139-157.

Rusconi, C. (1935). Las especies de primates del Oligoceno de Patagonia (género *Homunculus*). *«Ameghinia», Rev. Arg. de Paleont. y Antropol.*, I, 39-125, figs. 1-41.

Schlosser, M. (1910). Über einige fossile Saugetiere aus dem Oligocan von Aegypten. *Zool. Anz.*, 34, 500-508.

Schlosser, M. (1911). Beiträge zur kenntnis dër Oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum, Äegypten. *Beitr. Paläontol. Oesterreich-Ungarns Orients*, 24, 51-67.

Setoguchi, T. & Rosenberger, A. L. (1985). Some new ceboid primates from the La Venta, Miocene of Colombia. *Mem. VI Cong. Latinoamer. de Geol.* (Bogotá, Colombia), 1, 287-298.

Setoguchi, T. & Rosenberger, A. L. (1987). A fossil owl monkey from La Venta, Colombia. *Nature*, 326, 692-694.

Sigé, B., Jaeger, J.-J., Sudre, J. y Vianney Liaud, M. (1990). *Altiatlasius koulchii*, n. gen. et sp., primate

omomyidé du Paléocène supérieur du Maroc, et les origines des euprimates. *Paleontographica*, 214, 31-56.
Simons, E. L. (1971). Relationships of *Amphipithecus* and *Oligopithecus*. *Nature*, 232, 489-491.
Simons, E. L. (1972). *Primate Evolution*. Macmillan, New York.
Simons, E. L. (1976). The fossil record of primate phyogeny. In: *Molecular Anthropology* (M. Goodman y R. E. Tashian, edit.). Plenum Press, New York, 35-62.
Simons, E. L. (1989). Description of two genera and species of late Eocene Anthropoidea from Egypt. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, U.S.A., 86, 9956-9960.
Simons, E. L. (1992). Diversity in the early Tertiary anthropoidean radiation in Africa. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, U.S.A., 89, 10743-10747.
Simons, E. L. (1995). Skulls and anterior teeth of *Catopithecus* (Primates: Anthropoidea) from the Eocene and anthropoid origins. *Science*, 268, 1885-1888.
Simons, E. L. y Kay, R. F. (1983). *Qatrania*, new basal anthropoid primate from the Fayum, Oligocene of Egypt. *Nature*, 304, 624-626.
Simons, E. L. y Kay, R. F. (1998). New material of *Qatrania* from Egypt with comments on the phylogenetic position of the Parapihecidae (Primates, Anthropoidea). *Am. J. Primatol.*, 15, 337-347.
Simons, E. L. y Rasmussen, D. T. (1991). The generic classification of Fayum Anthropoidea. *Int. J. Primatol.*, 12, 163-178.
Simons, E. L. y Rasmussen, D. T. (1994). A Whole New World of Ancestors: Eocene Anthropoideans from Africa. *Evol. Anthropol.*, 3, 128-139.
Simons, E. L., Rasmussen, D. T., Bown, T. M. y Chatrath, P. S. (1994). The Eocene origin of anthropoid primates: adaptation, evolution and diversity. In: *Anthropoid Origins* (J. G. Fleagle y R. F. Kay, edit.). Plenum Press, New York, 179-201.
Simons, E. L., Rasmussen, D. T. y Gingerich, P. (1996). New cercamoniine adapid from Fayum, Egypt, *J. Hum. Evol.*, 29, 577-589.
Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of the mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 85, 1-350.
Simpson, G. G. (1969). South American Mammals. In: *Biogeography and Ecology*. (E. J. Fittkau, J. Ilhes, H. Klinge, G. H. Schwabe y H. Siolo, edit.). Mouton, The Hague, 879-909.
Stirton, R. A. (1951). Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. *Univ. Cal. Publ., Bull. of the Dept. of Geological Sciences*, 28, 315-356.
Stirton, R. A. y Savage, D. E. (1951). A new monkeys from the La Venta Miocene of Colombia. *Ministerio de Minas y Petróleos, Serv. Geol. Nac., Comp. de Est. Geol. Ofic. en Colombia*, 8, 345-356.
Sussman, R. W. & Kinzey, W. G. (1984). The ecological role of the Callitrichidae: A review. *Am. J. Phys. Anthropol.* 64, 419-449.
Szalay, F. S. (1970). Late Eocene *Amphipithecus* and the origins of catarrhine primates. *Nature*, 227, 355-357.
Szalay, F. S. (1972). *Amphipithecus* revisited. *Nature* 236, 170-180.
Szalay, F. S. y Delson, E. (1979). *Evolutionary History of the Primates*. Academic Press, New York.
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. y Anaya, F. (1996). New specimens of the oldest fossil platyrrhine *Branisella boliviana*, from Salla, Bolivia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 99, 301-317.
Tarling, D. H. (1980). The geologic evolution of South America with special reference to the last 200 million years: In: *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift* (R. L. Ciochon y A. B. Chiarrelli, eds). New York: Plenum, 1-41.
Tauber, A. (1991). *Homunculus patagonicus* Ameghino 1891 (Primates, Ceboidea), Mioceno temprano de la costa atlántica austral, Provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Acad. Nac. de Cienc.*, Córdoba, 82, 1-32.
Tejedor, M. F. (1995a). La diversidad de platirrinos fósiles en la Patagonia. *Neotropical Primates*, 3, 1-4.
Tejedor, M. F. (1995b). Descripción de nuevos restos dentarios asignados a *Homunculus patagonicus* (Primates, Platyrrhini), procedentes de la localidad de Monte Observación (Santacrucense), Provincia de Santa Cruz, *Resúmenes XI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, Tucumán, Mayo de 1995.
Tejedor, M. F. (1996a). The affinities of *Homunculus* and *Carlocebus* (Primates, Plathyrrhini) early Miocene platyrrhines from southern Argentina. *Am. J. Phys. Anthropol.*, suppl. 22, 227-228.
Tejedor, M. F. (1996b). Sistemática de los platirrinos: una perspectiva filogenética. *Neotropical Primates. Neotropical Primates*, 4, 44-46.
Tejedor, M. F. (1998). La posición de *Aotus* y *Callicebus* en la filogenia de los primates platirrinos. *Boletín Primatológico Latinoamericano*, 7, 13-29.
Thomas, H., Roger, J., Sen, S. y Al-Sulaimani, Z. (1988). Découverte des plus ancient «Anthropoïdes» du continent arabo-africain et d'un primate tarsiiforme dans l'Oligocène du Sultanat d'Oman. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. II, 306, 823-829.
Thomas, H., Roger, J., Sen, S. y Al-Sulaimani, Z. (1989). Découverte de vertébrés fossiles dans l'Oligocène inférieur du Dhofar (Sultanat d'Oman). *Geobios*, 22, 101-120.
Thomas, H., Sen, S., Roger, J. y Al-Sulaimani, Z. (1991). The discovery of *Moeripithecus markgrafi* Schlosser (Propliopithecidae, Anthropoidea, Primates), in the Ashawq Formation (Early Oligocene of Dhofar Province, Sultanate of Oman). *J. Hum. Evol.*, 20, 33-49.
Thorington, R. W., Jr. (1976). The systematics of the New World monkeys. In: *First Inter-American Conference on the Utilization of American Nonhuman Primates in Biomedical Research*. Pan American Health Organization, Washington, 8-18.
Thorington, R. W., Jr. y Anderson, S. (1984). Primates. En: *Orders and Families of Recent Mammals of the World* (S. Anderson y J. Knox Jones, Jr., edit.). John Wiley & Sons, New York, 187-217.
Van Valen, L. y Sloan, R. E. (1965). The earliest primates. *Science*, 150, 743-745.
Williams, E. E. y Koopman, K. F. (1952). West indian fossil monkeys. *Am. Mus. Novitates*, 1546, 1-16.
Winge, H. (1941). *The interrelationships of the Mammalian genera. 2, Rodentia Carnivora, Primates*. Copenhagen, C. A. Reitzel, 1895, trans. 1941.
Wolff, R. G. (1984). New specimens of the primate *Branisella boliviana* from the early Oligocene of Salla, Bolivia. *J. Vert. Paleont.*, 4, 570-574.

Recibido el 1 de septiembre de 1998.
Aceptado el 30 de diciembre de 1998.