

mates.

Aldo Mario Giudice, Grupo de Investigación en Biología Evolutiva (GIBE), Laboratorio No. 46, Departamento de Biología, 4o. Piso, Pabellón II, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA), Ciudad Universitaria, (1428) Buenos Aires, Argentina.

Referencias

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.

Baldwin, J. D. y Baldwin, J. I. 1981. The squirrel monkeys, genus *Saimiri*. En: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 1*, A. F. Coimbra-Filho y R. A. Mittermeier (eds.), pp.277-330. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Calegario-Marques, C. 1992. Comportamento social de um grupo de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae) em Alegrete, RS, Brasil. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.

Calegario-Marques, C. y Bicca-Marques, J. C. 1993. Allomaternal care in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). *Folia Primatol.* 61: 104-109.

Calegario-Marques, C. y Bicca-Marques, J. C. 1996. Emigration in a black howler monkey group. *Int. J. Primatol.* 17(2): 229-237.

Clarke, M. R. 1990. Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatol.* 54: 1-15.

Crockett, C. M. 1984. Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition. En: *Female Primates: Studies by Women Primatologists*, M. Small (ed.), pp.159-173. Alan R. Liss, New York.

Crockett, C. M. y Eisenberg, J. F. 1987. Howlers: Variations in group size and demography. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.54-68. University of Chicago Press, Chicago.

Giudice, A. M. 1993. Relaciones sociales en grupo en cautiverio de monos aulladores negros (*Alouatta caraya*). *Bol. Primatol. Lat.* 4(1): 19-23

Glander, K. E. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 53: 25-36.

Gouzoules, S. y Gouzoules, H. 1987. Kinship. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.299-305. University of Chicago Press, Chicago.

Jones, C. B. 1980. The functions of status in the mantled howler monkey *Alouatta palliata* Gray: Intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. *Primates* 21: 389-405.

Jones, C. B. 1983. Social organization of captive black howler monkeys *Alouatta caraya*: Social competition and the use of non-damaging behavior. *Primates* 24(1): 25-39.

Lehner, P. N. 1979. *Handbook of Ethological Methods*. Garland STPM Press, New York.

Neville, M.; Glander, K. E.; Braza, F. y Rylands, A. B.

1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*. En: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 2*, R. A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. F. Coimbra-Filho y G. A. B. da Fonseca (eds.) pp.349-453. World Wildlife Fund, Washington, D. C.

O'Brien, T. G. 1991. Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. *Anim. Behav.* 41: 555-567.

Pusey, A. E. y Packer, C. 1987. Dispersal and philopatry. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.250-266. University of Chicago Press, Chicago.

Robinson, J.G. y Janson, C.H. 1987. Capuchins, squirrel monkeys, and atelines: socioecological convergence with Old World Primates. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.69-82. University of Chicago Press, Chicago.

Rumiz, D. I. 1990. *Alouatta caraya*: Population density and demography in northern Argentina. *Am. J. Primatol.* 21: 279-294.

Valderrama, X., Srikosamatara, S. y Robinson, J. G. 1990. Infanticide of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivaceus*. *Folia Primatol.* 54: 171-176.

Walters, J. R. y Seyfarth, R. M. Conflict and cooperation. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.306-317. University of Chicago Press, Chicago.

Welker, C., Hohmann, H. y Schafer-Witt, C. 1990. Significance of kin relations and individual preferences in the social behaviour of *Cebus apella*. *Folia Primatol.* 54: 166-170.

Zunino, G. 1986. Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en hábitats fragmentados. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

LA DENTICIÓN DE *CALLICEBUS* Y EL MORFOTIPO ANCESTRAL DE LOS PLATIRRINOS

En distintos esquemas taxonómicos el género *Callicebus* fue incluido entre los Pitheciinae (Rosenberger, 1981), con *Aotus* en la subfamilia Aotinae (Cabrera, 1958; Fleagle, 1988), o en la propia subfamilia monotípica Callicebinae (Hershkovitz, 1977; Thorington y Anderson, 1984; Tejedor, 1996a); esta disparidad denota una posición taxonómica incierta, producto de una historia evolutiva compleja y escasamente interpretada. Como propuesta alternativa se infiere que, a partir del análisis de la dentición, *Callicebus* posee numerosos caracteres primitivos retenidos desde formas ancestrales previas a la radiación que posteriormente diferenciara los grupos actuales. Es entonces cuando hallamos una solución a los problemas taxonómicos mencionados: la morfología primitiva de *Callicebus* es la causa de las dificultades de interpretación, ya que son los caracteres derivados los que indican relaciones filogenéticas; es oportuno aceptar que

la dentición del mencionado género representaría al morfotipo ancestral de los platirrinos. Los incisivos de *Callicebus* requieren especial atención debido a que son estos dientes los que mayor diversidad demuestran entre los platirrinos, y en consecuencia sus afinidades resultaron ser confusas. Los incisivos superiores son moderadamente heteromórficos, siendo los centrales mayores que los laterales, con sección transversal redondeada y corona más espatulada en comparación con los laterales cónicos. Los incisivos inferiores presentan la corona estrecha en sentido mesodistal, y son algo elevadas e implantadas de modo relativamente procumbente. Los caninos son reducidos, el dimorfismo sexual no es significativo, la corona de los inferiores es sensiblemente espatulada en la porción apical y la cara lingual es redondeada; los superiores son algo más robustos y levemente proyectados sobre el plano oclusal. Los premolares y molares muestran cúspides prominentes, redondeadas, unidas por crestas bajas aunque bien distintivas; los molares superiores poseen un marcado cíngulo lingual y un gran hipocono, el tercer molar es bastante completo en cuanto a la presencia de cúspides que en otros géneros tienden a reducirse o perderse, especialmente el metacono, hipocono y las cúspides del talónido. El trigónido de los molares inferiores, más aún el del primero, es más elevado en relación al talónido, un carácter indudablemente primitivo. Estos caracteres mencionados son compartidos en gran parte por *Homunculus* y *Carlocebus*, géneros extintos asignados a la Edad Santacrucense (Mioceno medio) de La Patagonia (Tejedor, 1996b), cuyas notables similitudes con *Callicebus* llevan a pensar en un stock ancestral común y lo suficientemente antiguo para considerarlo cercano a la primitiva radiación de los platirrinos. Cabe recordar que, luego de los registros aislados de platirrinos fósiles en el Deseadense (Oligoceno superior) de Bolivia, las diversas formas de Patagonia y un único registro en Chile conforman el grupo más antiguo. Una morfología dentaria como la de *Callicebus* es apropiada para que de ésta se deriven las tendencias que se verifican en los restantes monos sudamericanos; el hecho de que los incisivos inferiores presenten corona moderadamente elevada, estrecha y procumbente, así como en los superiores no se observa un heteromorfismo muy significativo, permite inferir que la gran diversidad hallada en otros grupos actuales tenga origen en un morfotipo semejante a *Callicebus*, ofreciendo las más diversas posibilidades de evolucionar hacia tipos extremos. De la misma manera, es más sencillo aceptar que los caninos reducidos, no proyectados y no dimórficos, son estructuras ancestrales de los grandes y dimórficos caninos que corresponden a especies con hábitos alimenticios especializados y estructuras sociales complejas. *Callicebus* hace uso del más amplio espectro de posibilidades alimentarias entre los platirrinos, además de constituir estructuras sociales monógamas (Kinzey, 1981). Como se ha mencionado, los premolares y molares de *Callicebus* son completos en cuanto a la morfología oclusal; ciertas tendencias tales como reducción de cíngulos, reducción de hipocono y entocónido, y reducción o pérdida del ter-

cer molar, entre otras, corresponden a indudables caracteres derivados, nuevamente a partir de un morfotipo ancestral similar a *Callicebus*. La gran semejanza entre *Callicebus* y los extintos *Homunculus* y *Carlocebus*, sugiere la más que interesante alternativa de representar cercanamente al morfotipo ancestral del infraorden, respaldando las similitudes fenotípicas con sólidas bases filogenéticas. Las notables afinidades entre estos tres géneros y la dificultad de relacionar a *Callicebus* con otros grupos o géneros de platirrinos, actuales o fósiles, nos induce a retroceder en su historia evolutiva para hallar su origen entre las formas generalizadas que diferenciaron al infraorden. Es esta una posición especulativa aunque adecuadamente sostenida desde los abundantes datos que nos confiere la morfología dentaria, en especial si consideramos que los fósiles se hallan representados mayormente por restos dentarios; pero al momento de contrastar con otras hipótesis observamos que los grupos alternativos son marcadamente derivados hacia otras tendencias, como se detalla abajo.

Cabe entonces mencionar los grupos más derivados entre las formas vivientes, tal es el caso de la subfamilia Callitrichinae (*Callithrix*, *Cebuella*, *Leontopithecus*, *Saguinus* y *Callimico*) que poseen una dentición en muchos aspectos distintiva. Estos pequeños primates han perdido el tercer molar (a excepción de *Callimico*, que lo posee extremadamente reducido), en tanto el segundo molar se ha reducido notablemente, otorgando a los premolares una importante función en la mecánica masticatoria (Rosenberger, 1992). Los premolares y molares exhiben crestas cortantes y elevadas cúspides que denotan hábitos predominantemente frugívoros-insectívoros (Garber, 1980; Rylands 1989), aunque la incorporación de resinas es destacable especialmente para *Cebuella* y *Callithrix* (Soini, 1982; Rylands, 1989). Es importante mencionar la gran reducción o pérdida del hipocono en los molares superiores, que le confiere a los mismos una forma triangular. Los incisivos y caninos de los Callitrichinae presentan algunas variaciones intergenéricas, ya que la morfología más derivada la poseen *Callithrix* y *Cebuella*, con incisivos inferiores de corona elevada e interdigitada, estrechos e implantados de manera procumbente, y caninos de aspecto incisiforme ubicados por detrás de los incisivos, reforzando la acción mecánica de los últimos en procura de resinas de árboles. Los caninos superiores son alargados y proyectados sobre el plano oclusal, sin diferir significativamente de los caninos superiores de los otros integrantes de la subfamilia. *Saguinus*, *Callimico* y *Leontopithecus* presentan incisivos inferiores de corona espatulada e implantación relativamente vertical, delatando sus hábitos más frugívoros, mientras que los caninos inferiores son, al igual que los superiores, largos y proyectados. En todos los Callitrichinae, los incisivos superiores son moderadamente heteromórficos, siendo los centrales mayores que los laterales, una condición que caracteriza en mayor o menor grado a todos los platirrinos.

Los Pitheciinae (*Pithecia*, *Chiropotes*, *Cacajao*) poseen la morfología dentaria también extremadamente derivada,

aunque en cierto modo opuesto a lo visto en los Callitrichinae. Los premolares y molares muestran un escaso relieve oclusal, cúspides marginales, crestas poco insinuadas y forma subcuadrangular; no obstante, el segundo premolar inferior se halla muy desarrollado y la corona es elevada. Los incisivos exhiben corona muy elevada, estrecha y procumbente, estando los laterales separados de los caninos superiores e inferiores por un amplio diastema. Los caninos son muy robustos y se proyectan considerablemente sobre el plano oclusal, teniendo la característica de una sección transversal triangular con crestas linguales cortantes. El complejo funcional formado entre incisivos y caninos representa, en los Pitheciinae, una adaptación mecánica para el consumo de frutas endocarpo leñoso, donde debe actuar una poderosa incisión (ver Rosenberger, 1992 y referencias allí citadas).

La subfamilia Atelinae (*Ateles*, *Lagothrix*, *Brachyteles*) comparte ciertos caracteres dentarios, aunque las mayores similitudes las hallamos entre *Lagothrix* y *Ateles*, géneros más frugívoros que consecuentemente poseen molares con coronas relativamente bajas y cúspides redondeadas unidas por crestas poco elevadas, cíngulos escasamente marcados, caninos moderados, incisivos de corona ancha y espatulada, implantados de manera relativamente vertical, siendo los superiores centrales muy desarrollados; *Brachyteles* tiene la dentición característica de hábitos más folívoros, con molares de crestas marcadas y cúspides más elevadas que en *Lagothrix* y *Ateles*, incisivos reducidos en relación a la dentición posterior, y caninos también reducidos, cuya homología con los pequeños caninos como aquellos de *Callicebus* y *Aotus* es dudosa.

Alouatta demuestra similar morfología que *Brachyteles* en cuanto a la existencia de cúspides elevadas y crestas cortantes, pero los caninos son largos, robustos y sexualmente dimórficos en *Alouatta*, el segundo premolar inferior está muy desarrollado en relación al tercero y cuarto (en *Brachyteles* el de mayor tamaño es el cuarto), el segundo molar es mayor que el primero, y el tercer molar inferior presenta una notable expansión distal del talónido. Tanto los reducidos incisivos de *Alouatta* y *Brachyteles*, como los amplios y espatulados de *Ateles* y *Lagothrix* corresponden a estructuras derivadas, así como lo es la morfología oclusal de *Ateles* y *Lagothrix*, sin cúspides y crestas prominentes. No obstante el aparente status derivado de los incisivos, premolares y molares de *Brachyteles* y *Alouatta*, se reservan mejores análisis para comprender las exactas homologías, razón por la cual no se los incluye en la misma subfamilia.

Frecuentemente se han mencionado las afinidades entre *Cebus* y *Saimiri*, y a su vez con los Callitrichinae (Rosenberger, 1981; Schneider *et al.*, 1995; Tejedor, 1996a). *Cebus* y *Saimiri* comparten similar estructura de incisivos y caninos, siendo los primeros espatulados e implantados verticalmente, aunque los superiores de *Cebus* son particularmente más procumbentes y considerablemente heteromórficos. Los caninos son

robustos y alargados, en tanto los premolares y molares poseen similar morfología oclusal, con la salvedad de que en *Cebus* hallamos una espesa capa de esmalte no comparable a ningún otro platirrino actual o fósil, lo cual, aunque es una indudable autapomorfia, no facilita la interpretación correcta de la relación filogenética con otros géneros, a excepción de *Saimiri*, con quien comparte un muy reducido tercer molar y premolares superiores elongados bucolingualmente. *Cebus* se caracteriza, además del espeso esmalte, por la presencia de un notable segundo premolar inferior, y *Saimiri*, por otra parte, preserva en mayor o menor grado un cíngulo bucal en los molares inferiores, lo cual permite en parte diferenciar ambos géneros y considerar una independencia evolutiva prolongada y comprobada, en el caso de *Saimiri*, por la evidencia fósil, dado que comparte numerosas sinapomorfias con el género *Dolichocebus*, del Colhuehuapense (Mioceno inferior) de Patagonia (Kraglievich, 1951; Rosenberger, 1979).

Aotus es otro de los géneros que ha originado dificultades en la interpretación filogenética, y es, después de *Callicebus*, el que preserva mayor número de caracteres primitivos, a excepción de la presencia de grandes incisivos centrales superiores que determinan una superficie de oclusión también amplia en los incisivos inferiores, caracteres asociados e indudablemente derivados. El resto de la dentición concuerda con una morfología generalizada, con caninos reducidos y premolares y molares de corona relativamente completa y cúspides bien desarrolladas, con moderados cíngulos linguales en los superiores. Se evidencia una notable similitud con la morfología de premolares y molares de *Callicebus*, exceptuando la marcada diferencia en la estructura de los incisivos. Estas características conducen a pensar en una relativa cercanía entre estos dos géneros, en lo que refiere al tiempo de divergencia de ambos linajes, considerando que también el linaje de *Aotus* tiene un representante en el Colhuehuapense de Patagonia (Rusconi, 1935; Hershkovitz, 1974). Consecuentemente, siendo *Aotus* otro de los controvertidos géneros actuales, se pueden explicar sus particularidades demostrando la pertenencia a otro antiguo linaje independiente.

Todos los géneros arriba mencionados demuestran varias tendencias en la evolución de los caracteres dentarios, que apuntan a extremar la diferenciación morfológica relacionada a una mecánica masticatoria particular en los distintos clados de platirrininos vivos. Algunas veces estos clados integran géneros en subfamilias (Pitheciinae, Callitrichinae, Atelinae) y en otros casos ciertos géneros son asignados a una subfamilia monotípica (*Aotus*, *Saimiri*, *Alouatta*, *Cebus*, *Callicebus*) (Tejedor, 1996a), cuya monofilia únicamente podría comprobarse en formas fósiles aún no conocidas, cercanas a la radiación más antigua del Infraorden Platyrrhini. Hasta el momento, son éstas las evidencias que más sencillamente concuerdan con la realidad de una sistemática compleja, y será solamente por medio del registro fósil, afortunadamente cada día más diverso, que podrá lograrse una mejor

aproximación al conocimiento de la historia evolutiva de los platirrininos.

Marcelo F. Tejedor, Cátedra de Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque, 1900 La Plata, Argentina.

Literatura Citada

Cabrera, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur, I. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia"* 4(1):1-307.

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

Garber, P. A. 1980. Locomotor behavior and feeding ecology of the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi* (Callitrichidae, Primates). *Int. J. Primatol.* 1:185-201.

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. 1*. Chicago University Press, Chicago.

Kinzey, W. G. 1981. The titi monkey, genus *Callicebus*. En: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. A. F. Coimbra-Filho y R. A. Mittermeier (eds.), pp.241-277. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

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

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

Rosenberger, A.L. 1981. Systematics: the higher taxa. En: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, A. F. Coimbra-Filho y R. A. Mittermeier (eds.), pp.9-27. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Rosenberger, A. L. 1992. Evolution of feeding niches in New World Monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 88:525-562.

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

Rylands, A. B. 1989. Sympatric Brazilian callitrichids: The black tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhli*, and golden-headed lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*. *J. Hum. Evol.* 18:679-695.

Schneider, H., Schneider, P. P. C., Sampaio, I., Harada, M. L., Barroso, C. M. S., Czelusniak, J. y Goodman, M. 1995. DNA evidence on platyrrhine phylogeny from two unlinked nuclear genes. *Am. J. Phys. Anthropol.* suppl. 20:191.

Soini, P. 1982. Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatol.* 39:1-21.

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., (eds.), pp.187-217. Wiley and Sons, New York.

Tejedor, M. F. 1996a. Sistemática de los platirrininos: una perspectiva filogenética. *Neotropical Primates* 4(2):44-46.

Tejedor, M. F. 1996b. The affinities of *Homunculus* and *Carlocebus* (Primates, Platyrrhini), early Miocene platyrrhines from southern Argentina. *Am. J. Phys. Anthropol.* suppl. 22: 227-228.

SUBSPECIFIC DIFFERENCES IN VULVA SIZE BETWEEN *ALOUATTA PALLIATA PALLIATA* AND *A. P. MEXICANA*: IMPLICATIONS FOR ASSESSMENT OF FEMALE RECEPTIVITY

During a six-month study of sexual behavior in the mantled howler monkey (*A. p. mexicana*) at Catemaco, Veracruz, Mexico, investigators attempted to employ the system of Jones (1985; see also Glander, 1980) for the identification of stages of female receptivity - possibly correlating with stages of estrus - devised for *A. p. palliata* in Costa Rica. This system uses visual inspection of the vulva, in particular vulval color and morphology (swelling), to classify a female's reproductive state for three stages of "estrus" and one stage of "post-estrus", where stage E3 is presumed to be "peak estrus" and the period of heightened fertility. Jones (1985) found that most copulations by high-ranking males occurred during stage E3.

The classification system proved unreliable at Catemaco (L. Cortés-Ortiz, pers. comm.; G. M. Palacios, pers. comm.). In an attempt to evaluate the problem, I traveled to Catemaco in January, 1997 to observe females of the population on Agaltepec Island in Catemaco Lake (see Cortés-Ortiz *et al.* 1994). Observations determined that vulvas of female *A. p. mexicana* are more similar to the relatively inconspicuous vulvas of *A. caraya* than to those of *A. p. palliata* in which vulvas may exhibit genital hypertrophy (Jones, 1995). Whereas *A. caraya* were observed under captive conditions where slight changes in color and morphology were detected (Jones, 1983), the field conditions of *A. p. mexicana* on Agaltepec Island are challenging, making confident external identification of "estrus" stages, if they exist, difficult. While vulvas in *A. p. mexicana* and *A. p. palliata* were variable, the largest *A. p. mexicana* vulva did not appear to be as large as the smallest *A. p. palliata* vulva. Discrete measurements of immobilized females are necessary to test this impression.

What factors may explain these subspecific differences in vulval size? First, if a prominent vulva in *A. p. palliata* is a derived trait, what characteristics of the selective regime throughout the range of *A. p. palliata* differ from those of *A. p. mexicana*? Because of the historical significance of topological features (for example, volcanoes), river patterns, and the tropical dry deciduous forest throughout Central America, the environment of *A. p. palliata* may