

Kyoto University Overseas Research
 Reports of New World Monkeys (1983): 1-11
 Kyoto University Primate Research Institute

La Dentadura Superior de *Stirtonia* (Ceboidea, Primates) del Mioceno de Colombia y del Origen de la Cúspide Postero-interna de los Molares Superiores en los monos ahulladores (*Alouatta*)

Takeshi Setoguchi,
 Tsuyoshi Watanabe,
Primate Research Institute Kyoto University
 Nobuo Shigehara,
Dokkyo University School of Medicine
 Toshio Mouri
Primate Research Institute Kyoto University
 and Alberto Cadena
Universidad Nacional De Colombia

INTRODUCCIÓN

Durante el viaje de campo de 1979, se encontró los molares y premolares superiores de *Stirtonia tatacoensis* en la región de las tierras semidesérticas de La Venta (Huila) Mioceno superior de Colombia. Los molares son descritos mas abajo. El trabajo geológico del area no se ha completado, el cual se publicará posteriormente. El descubrimiento fué hecho en la misma area en general, donde se hicieron los trabajos de campo de la Universidad de California dirigidos por el Dr. A. Stirton, quienes trabajaron durante los años cuarentas (Stirton, 1951).

El propósito del presente trabajo es doble: primero describir la dentición superior de *Stirtonia*, la cual no ha sido descrita previamente y segundo, presentar criterios que puedan ser usados para seguir la historia filogenética de la cúspide postero-interna de los molares superiores de los monos ahulladores vivientes (*Alouatta*). Basándose en la similaridad en general, entre la configuración de los molares superiores de *Notharctus* del Eoceno de Norte América y los vivientes *Alouatta* de Sur América, Gregory (1920) escribió que la cúspide postero-interna de los molares superiores de *Alouatta* es aparentemente un pseudohipocono como en *Notharctus*, porque en *Alouatta* la cúspide postero-interna está conectada con el protocono por una cresta. Se discute mas abajo a *Stirtonia* como un ancestro directo de *Alouatta*. Se observó que en *Stirtonia* no hay conexión entre la cúspide postero-interna y el protocono. En su lugar, la postprotocrista corre postero-bucalmente del protocono hacia el lado posterior del metacono y el entoflejo que separa la cúspide postero-interna del protocono es profundo y transversalmente largo. No se encuentra el pliegue *Nannopithec* en *Stirtonia*. La cúspide postero-interna está conectada posteriormente con el cíngulo posterior. Entonces la cúspide postero-interna de *Stirtonia* es un hipocono o euhipocono (Remane, 1960), no un pseudohipocono o seudipocono (Setehlin, 1916).

Se han usado las siguientes abreviaciones: IGM, Instituto Nacional de Investigaciones Geológico-Mineras y KU, Kyoto University Primate Research Institute.

SE PUEDEN IDENTIFICAR LOS DIENTES SUPERIORES ENCONTRADOS COMO DE *STIRTONIA TATACOENSIS*?

No se ha descrito la dentadura superior de *Stirtonia*. Se descubrieron en las tierras semi-

desérticas de La Venta (Huila), dientes aislados, los P², P³, P⁴, M¹ y M² derechos y el M¹ izquierdo, también un fragmento sin dientes del ramus del maxilar superior de un mono ceboide. Estos especímenes fueron colectados en la superficie erosionada de tierra de la formación Honda en un solo sitio (50 cm²).

El ramo sin dientes del maxilar derecho tiene tres alveolos para los premolares, en los cuales se encuentra las raíces rotas de los premolares en todos los alveolos. Las fracturas de las raíces son recientes. Las raíces de los dientes P², P³ y P⁴ descubiertos están rotas pero sus fracturas también son recientes. Estos premolares y el fragmento maxilar fueron cuidadosamente reconstruidos y todas las piezas rotas fueron unidas. Esto significa que al P², P³, y P⁴ encontrados aisladamente y el fragmento del maxilar, pertenecen a un solo individuo.

El M₁ es morfológicamente exactamente idéntico al diente correspondiente al Holótipo de *Stirtonia tatacoensis*. El tamaño del M¹ y del M² es casi el mismo que el del M₁ y la anchura del P⁴ es también la misma que la del M¹. Todos los dientes encontrados están casi sin desgaste, esto significa que todos tienen el mismo grado de desgaste. Debido a estas evidencias, junto con el hecho que todas las piezas fueron encontradas en un solo sitio, es seguro concluir que todas las piezas pertenecen a un solo individuo, y que todas las piezas superiores colectadas se identifican como *Stirtonia tatacoensis*.

RECUESTO SISTEMATICO

Clase Mammalia
Orden Primates
Superfamilia Ceboidea
Familia Cebidae Bonaparte, 1831
Genero *Stirtonia* Hershkovitz, 1970
Stirtonia tatacoensis (Stirton, 1951)
(Figs. 2, 3, 4 y 5)

Material: P², P³, P⁴, M¹, M² y M₁-IGM-KU-III-1

Localidad: Cerca del Rio Tatacoa, Noreste de Villa Vieja, Departamento del Huila, Colombia.

Edad: Mioceno tardío.

DESCRIPCION: El P² es un poco mas ancho transversalmente. Como el P³ y el P⁴, en el P² el paracono es la única cúspide prominente. El metacono no se ha formado. El paracono es cónico pero un poquito comprimido transversalmente. El paracono está situado un poco anteriormente al punto medio longitudinal del diente. Dos crestas agudas corren desde la punta del paracono: una corre anteriormente pero un poco bucal y la otra posteriormente pero un poco lingual. La pared bucal del paracono es muy empinada pero sobresale bucalmente. La base bucal del paracono es posteriormente truncada, de tal manera que la esquina anterior de la base bucal sobresale mucho mas bucalmente. Una cresta ancha desciende antero-lingualmente desde la punta del paracono. La pared lingual del paracono, posterior a la cresta ancha, es un poco concava. El cíngulo lingual es muy ancho y ocupa las dos terceras partes de la parte lingual del diente. El borde del cíngulo lingual forma una cresta aguda cinguida. No se forma ninguna cúspide pequeña en el cíngulo lingual. La mitad anterior de la cresta del cíngulo lingual corre casi horizontal rodeando la base antero-lingual del paracono. La mitad posterior de la cresta desciende postero-bucalmente desde la esquina lingual del cíngulo. La

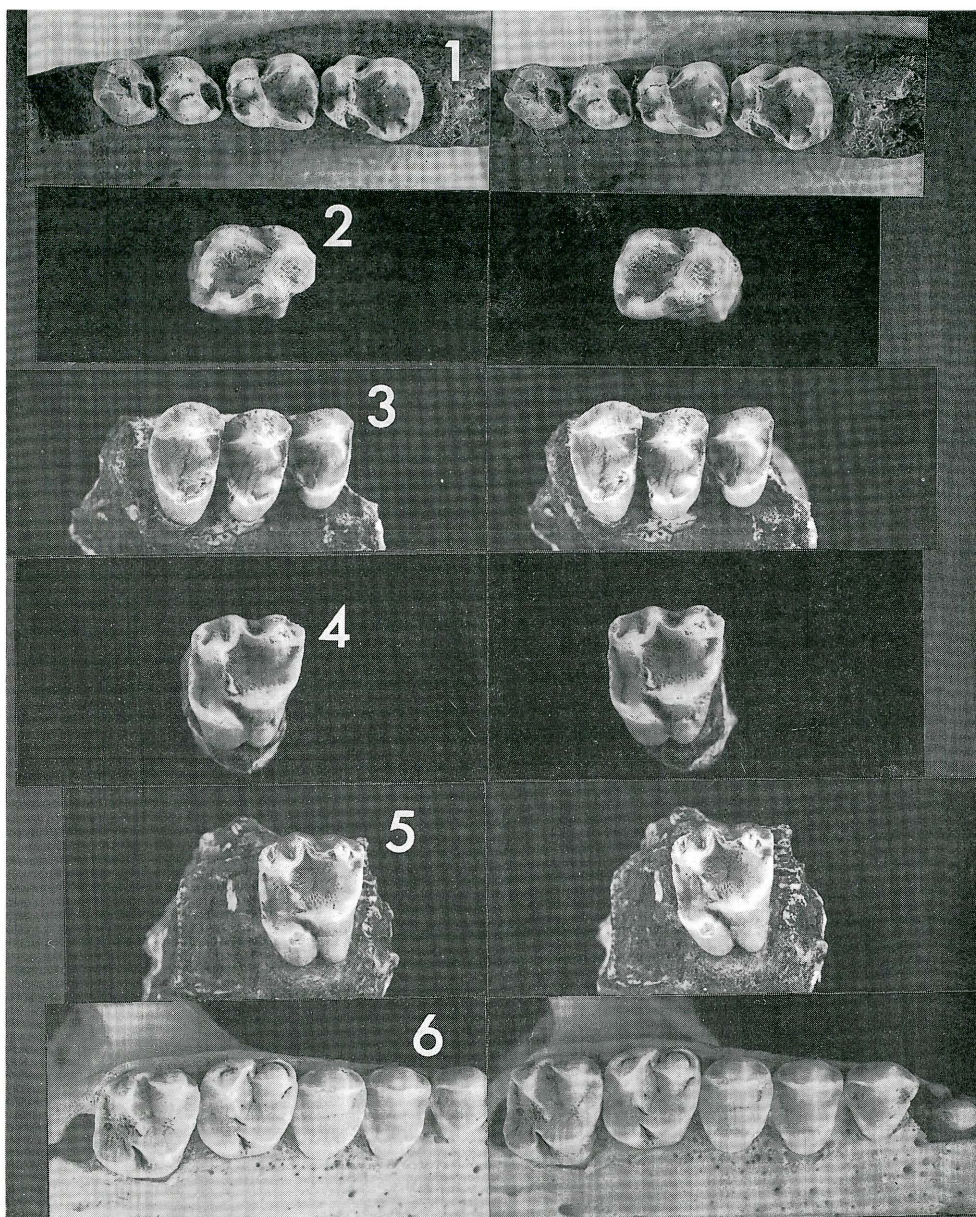


Fig. 1. Cast of the holotype of *Stirtonia tatacoensis*. UCMP No. 38989. Right 3_4 , $M1_2$. $\times 2$.
 Figs. 2-5. *Stirtonia tatacoensis* found in the Honda Formation in Colombia. Fig. 2: Left $M1$, Fig. 3: Right $P2_3$, Fig. 4: Right $M1$, Fig. 5: Right $M2$. IGM-KU-III-1. $\times 2$.
 Fig. 6. *Alouatta semiculus*. Right $P2_4$, $M1_2$. $\times 2$

cresta continua corriendo horizontalmente y hacia arriba para luego juntarse con el borde agudo posterior que viene de la punta del paracono. El punto donde estas dos crestas se unen es un poco mas alto que la esquina lingual del cíngulo lingual. Entre la mitad posterior del cíngulo lingual y el paracono se forma un valle pando y oblicuamente alargado. Pero el valle esta confinado a la parte posterior de la esquina lingual del cíngulo lingual.

La morfología del P³ es casi idéntica a la del P². El P³ es mas ancho transversalmente y mas fuertemente construido que el P². La base del paracono en el P³ es mas achó que en el P². El paracono de P³ esta situado un poco mas anteriormente que en P². La cresta anterior descien- de desde el paracono antero-bucalmente y termina en la parte bucal donde termina la cresta posterior del paracono del P². La cresta posterior del paracono corre casi posteriormente. La pared bucal del paracono es también empinada pero un poco menos que en P². El truncamiento de la mitad posterior de la base bucal del paracono no es tan prominente como en el P². En su lugar, la base bucal es mas redondeada bucalmente. La cresta antero-lingual del paracono es mas prominente que en P² y la pared postero-lingual del paracono forma una pared empi- nada y no es concava como en P². El cíngulo lingual ocupa también las dos terceras partes del diente como en el P². La cresta que forma el borde del cíngulo es mas prominente que en el P². En la esquina lingual del cíngulo, se forma una pequeña y baja cúspide. Basándose en la ana- logía de la estructura molar, esta pequeña cúspide puede ser un protocono incipiente. Una cresta mas bien ancha corre anteriormente desde el protocono incipiente y la cresta se conec- ta en la base lingual con un cónulo conspicuo. Este cónulo esta situado un poquito anterior al paracono y se alarga buco-lingualmente en el cíngulo lingual. La analogía del cónulo con cualquier otra estructura molar es incierta. La base posterior del cónulo es ancha buco-lingual- mente. La punta del cónulo es claramente mas alta que el protocono y mucho mas bajo que el paracono. Bucal al cónulo el cíngulo lingual corre casi horizontalmente. Posterior al protocono, el cíngulo lingual descien- de un poquito postero-bucalmente formando un borde postero-lingual del cíngulo lingual. Esta parte del cíngulo lingual no es tan baja en posición como en el P². El valle entre esta parte del cíngulo y la pared postero-lingual del paracono es un poco mas panda y ancha que en el P², y continua corriendo anteriormente hacia el pro- tocono y lingualmente hacia la parte posterior del cónulo mencionado antes. El valle cerca del protocono es muy pando, especialmente bucal y anterior al protocono. La porción mas pro- funda del valle se ve lingualmente desde el borde posterior del paracono.

El P¹ es mas ancho y delgado transversalmente que el P³. El paracono es cónico y esta colo- cado exactamente en el punto medio longitudinal del diente. La cresta anterior del paracono corre casi anteriormente y termina bucal al final posterior de la cresta posterior del paracono del P³. La pared bucal del paracono es un poco mas empinada que en el P³. La base bucal del paracono es simetricamente redonda. La cresta antero-lingual del paracono no es promi- nente, mientras que en el P² y el P³ esta cresta amplia es conspicua, haciendo la configuración lingual del paracono asimétrica. Debido a que aparentemente el diente es transversalmente alargado lingualmente, el cíngulo lingual ocupa casi las tres cuartas partes de la parte lingual del diente. Exactamente posterior al borde lingual del cíngulo lingual, se forma un pequeño pero conspicuo protocono. El protocono del P¹ es mas grande que el del P³. Anterior al pro- tocono, la estructura del diente es casi idéntica que en el P³, aunque el cónulo del P¹ se ha roto. Posterior al protocono, el cíngulo lingual corre lingualmente y un poco posterior. La cresta descien- de solo un poco, haciendo que esta parte del diente tenga una corona mas elevada que en el P² o en el P³. El valle entre la parte postero-lingual y el cíngulo lingual y el paracono

Table 1. Dimensiones de los dientes de *Stirtonia tatacoensis* (en mm.)

	P ²	P ³	P ⁴	M ¹	M ²	M ₁
Largo	4.1	4.5	4.5	6.3	6.6	6.9
Ancho	6.0	6.8	7.2	7.2	8.4	4.0 (trigónico) 4.9 (talonado)

es mas elevado que en el P³, de tal manera que la profundidad del valle es esencialmente la misma a lo largo del curso de todo el valle. El valle se interrumpe lingualmente por el cingulo lingual con una pared alta y el protocono se define mejor que en el P³.

El M¹ es cuadrado. El paracono es mas grande y alto que el metacono. El paracono esta situado muy cerca al borde anterior de el diente de tal manera que el paratilo no se define bien. El paracono es elongado antero-posteriormente y la pared lingual del paracono forma una placa casi plana. La pared bucal del paracono emerge bucalmente. Una cresta aguda desciende de la punta del paracono posteriormente pero un poquito bucalmente y continua corriendo postero-bucalmente. La cresta se conecta con la esquina antero-lingual del mesostilo, el cual esta un poco antero-posteriormente comprimido. El mesostilo esta situado posterior al punto medio logitudinal del diente. La lámina estilar entre el paracono y el mesostilo es concava bucalmente. El metacono es en forma de V con el vértice dirigido lingualmente. Las paredes antero y postero-linguales del metacono permanecen casi verticales. Dos crestas agudas corren desde el vértice del metacono: una desciende antero-bucalmente hacia la conexión bucal de la esquina postero-lingual del mesostilo. Así, el mesostilo se conecta tanto con el paracono como con el metacono. El mesostilo es claramente mas bajo que cualquiera de estas dos cúspides. La otra cresta desciende postero-bucalmente y se conecta con la esquina postero-lingual del metastilo el cual esta oblicuamente elongado. El metastilo forma la esquina postero-bucal del diente. El metastilo es alargado en la dirección antero-bucal de tal manera que la lámina estilar concava entre el metastilo y el mesostilo se adelgaza bucalmente. El protocono esta situado lingualmente en el punto medio entre el paracono y el mesostilo. El protocono es un poco alargado antero-posteriormente con el vértice mirando hacia arriba. El protocono es tan alto como el metacono. La preprotocresta desciende gradualmente antero-bucalmente del vértice del protocono y luego esta cresta asciende gradualmente casi bucalmente para conectarse con la parte extrema anterior del paracono. La pared bucal del protocono forma una placa casi plana. Posterior al protocono, la única cresta desciende postero-bucalmente. Esta cresta corre directamente hacia la superficie de la corona y desaparece exactamente entre el metacono y la cúspide postero-interna. La cresta esta completamente separada de la anterior cúspide por un profundo y largo entoflejo. Así, no se ve ninguna conexión directa entre el protocono y la cúspide postero-interna. En el ejemplar axaminado no se encuentra el pliege *Nannopithex*. La cresta acabada de mencionar se debe identificar como la postprotocresta. Antero-bucal al punto donde desaparece la postprotocresta, corre transversalmente un remanente de una pequeña cresta y su extremidad bucal se conecta con la base lingual del metacono. Pero la extremidad lingual de esta cresta esta separada de la postprotocresta por un valle pequeño. Esta pequeña cresta esta situada mas baje en comparación con el metacono. La homología de esta estructura no esta bien definida; en el estado actual no es posible decidir si esta estructura pueda ser identificada como un metacónulo o como un remanente de la mitad bucal de la postprotocresta. La cúspide postero-interna esta situada posteriormente y un poco lingual al protocono. La cúspide mencionada antes esta claramente mas baja que la mencionada ultimamente. Entre estas dos cúspides corre un entoflejo en forma de V postero-bucalmente oblicuo. Del vértice de la cúspide postero-interna, desciende una cresta ancha hacia la esquina postero-lingual del metastilo. Esta cresta ancha forma el cingulo posterior. Puesto que el cingulo posterior y la cúspide postero-interna son una sola estructura contigua, junto con el hecho que no esta presente el pliege *Nannopithex*, la cúspide postero-interna debe ser identificada como el hipocono y no como un sendohipocono, en el cual se desarrolla el pliege *Nannopithex* o se forma por el desdoblamiento del protocono.

La morfología del M^2 casi concuerda con la del M^1 . El M^2 es un poco mas alargado transversalmente que el M^1 . El lado bucal del paracono y la mitad del mesostilo estan mas desarrollados que en el M^1 . La pequeña creste entre la postprotocresta y el metacono esta mejor desarrollado y mejor definido que en el M^1 . En la mitad de esta cresta, se desarrolla una pequeña cúspide. El entoflejo es mas angosto que en M^1 y forma un valle en forma de V muy agudo. La base lingual de la corona del protocono y del hipocono se extiende lingualmente formando un borde en forma de W. Esta estructura esta mejor desarrollada en M^2 que en M^1 .

La morfología del M_1 es casi idéntica con el correspondiente del holotipo de *Stirtonia tatacoensis*. La única y obvia diferencia entre estos dos dientes esta en la morfología de la esquina postero-lingual del diente. En el M_1 el entoconido esta claramente separado del hipoconulido por una pequeña pero distinguible hendidura, mientras que el holotipo estas dos cúspides estan unidas por una cresta. El resto de la morfología es idéntica uno al otro.

LOS GRADOS DE DESGASTE DE LOS DIENTES: Los P^2 , P^3 , y P^4 estan casi sin desgaste. El ápice del paracono de P^4 comienza a desgastarse. En M^1 , las cuatro principales cúspides comienzan a desgastarse y los ápices de estas cúspides estan un poco desgastadas. El M^2 esta sin desgaste. En el M_1 , el trigonido esta gastado; en el holotipo de *Stirtonia tatacoensis* esta sin desgaste, el protoconido esta claramente mas alto del piso de la base del trigonido, mientras que en el espécimen examinado, el protoconido desgastado se aproxima al nivel del piso de la base del trigonido. El metaconido se mantiene sin desgaste. En el talonido del M_1 , la cristida oblicua y la entocristida estan un poco gastadas, pero el hipoconido y el entoconido estan casi sin desgaste.

En lo concerniente al patrón oclusal la mitad anterior del M^1 ocluye con la mitad posterior del M_1 . Especificamente el protocono ocluye con la entocristida y el paracono ocluye con la cristida oblicua. En los especímenes examinados el grado de desgaste del protocono y del paracono del M^1 es casi idéntico con el grado de desgaste de la entocristida y de la cristida oblicua del M_1 . Este hecho no es antagónico con la conclusión que todos especímenes colectados pertenecen al mismo individuo.

En los individuos adultos, el protoconido del M_1 ocluye con el paracono especialmente el borde posterior del paracono del P^4 . Pero hay una discrepancia conspicua en el grado de desgaste entre el M_1 y P^4 en los especímenes colectados: El protoconido de M_1 esta bien gastado mientras que el borde posterior del paracono de P^4 esta casi sin desgaste. Sera que estos dos dientes no pertenecen al mismo individuo? Se deduce que la erupción del M_1 presede la erupción del P^4 , de tal manera que el M_1 ocluye con el P^4 decidual al comienzo y empieza a gastarse, y un poco antes de la muerte del animal el P^4 hizo erupción para ocluir con el protoconido del M_1 . Debido a la diferencia de tiempo de erupción del M_1 y del P^4 , la diferencia en el grado de desgaste de estos dos dientes se clarifica. La diferencia en el grado de desgaste no es antagónico con la conclusión de que estos dos dientes deben pertenecer al mismo individuo.

La parte postero-lingual del P^4 tiene una fuerte depresión. El metaconido del M_1 encaja en esta depresión del P^4 de tal manera que cuando hay oclusión, el metaconido no ocluye con ninguna estructura del P^4 . Debido a este tipo de relación estructura-oclusión el metaconido del M_1 se mantiene sin desgaste.

DISCUSION: Los molares de *Stirtonia tatacoensis* se caracterizan por los siguientes rasgos: (1) El M^1 y el M^2 son cuadrados, (2) cada cúspide principal de los dientes superiores es distinta, (3) un mesostilo conspicuo se encuentra entre el paracono y el metacono y estas dos cúspides estan ampliamente separadas una de la otra, (4) el hipocono se distingue bien pero es

ta colocado mas bajo que el protocono, (5) el pliege *Nannopithec* no esta presente y la post-protocresta no esta conectada con el hipocono, y (6) el trigonido es mas alto que el talonido pero no tan alto como por ejemplo en *Saimiri*.

Los monos de Sur América (Ceboidea) usualmente estan divididos en dos familias: Callithricidae y Cebidae (incluyendo *Callimico*). En Callithricidae junto con *Callimico* el hipocono esta fuertemente reducido o ausente. *Stirtonia* no es un miembro de este grupo. En alguno de los cébidos, p.e. *Cebus*, *Pithecia*, *Cacajao* y *Chiropotes*, cada cúspide de los molares superiores so chatas y no bien claras, y la diferencia en la altura entre el talonido y el trigonido no es clara. La mayoría de los otros miembros de los cébidos carecen de un mesostilo conspicuo excepto en *Brachyteles* y *Alouatta*. En *Brachyteles*, el paracono y el metacono son alargados antero-posteriormente y estan situados juntos. Existe un pequeño mesostilo entre ellos. La parte antero-lingual del M¹ es truncada de tal manera que el molar no es cuadrado. Filogeneticamente, *Stirtonia* no tiene ninguna relación con *Brachyteles*. Solo *Alouatta* comparte la morfología similar de los caracteres de los molares con *Stirtonia*.

En *Alouatta* el M¹ y el M² son cuadrados y cada cúspide de los molares superiores son claramente distinguibles como en *Stirtonia*. Debido a que los rasgos en general son morfológicamente similares, es seguro concluir *Stirtonia* del Mioceno tardío dió origen a los *Alouatta* existentes. La morfología de los molares superiores de *Alouatta* son diferentes de *Stirtonia* en los siguientes rasgos; el mesostio esta situado mas posteriormente, cercano al metacono: el paracono es mas alargado transversalmente, especialmente hacia el lado lingual: la post-protocresta corre mas en linea directa hacia el lado antero-bucal: una cresta lingual del metacono en M¹ es bien clara formando un metaconulo: y el mas importante, hay una conexión entre el protocono y el hipocono (se discutirá en mas detalle esta información). Hay obvias diferencias entre *Stirtonia* y *Alouatta* a nivel de los premolares. Los premolares de *Stirtonia* son claramente mas anchos transversalmente que cualquiera de las especies de *Alouatta*, especialmente de *A. seniculus* y *A. caraja*. En las dos últimas especies los premolares son mas comprimidos transversalmente, y especialmente el P² es mas largo que ancho. Aun en el P⁴ la anchura es la misma de la longitud. En *Stirtonia*, el P² es claramente mas ancho que largo y en el P⁴ la anchura es casi el doble de la longitud. La estructura premolar de *Alouatta guariba* es mas similar a *Stirtonia* que a los de *A. seniculus* o *A. caraya* pero aun los premolares de esa especie son mas comprimidos que los de *Stirtonia*. Las diferencias de las estructuras premolares garantiza a nivel generico la separación de *Stirtonia* de *Alouatta*. Entre las especies de *Alouatta*, *A. guariba* mantiene rasgos mas primitivos, vistos en su antecedente *Stirtonia*, que las otras especies de *Alouatta*.

Stirtonia tatacoensis fue originalmente descrito por Stirton (1951) con el nombre de *Homunculus tatacoensis*. Mas tarde, Hershkovitz (1970) lo separó del genero *Homunculus* y basado en las especies estableció un nuevo genero *Stirtonia*. Stirton (*op. cit.*) creyó que la especie debía pertenecer al genero *Homunculus*. El holotipo de *H. patagonicus*, el genotipo de *Homunculus*, consiste de un fragmento de mandíbula con los I₂, C, P₂, P₃, P₄ y unos M₁ y M₂ muy gastados. Es muy difícil imaginarse el patrón de la corona dental exactamente, pero juzgando por la silueta de la base de la corona del M₁ y del M₂ la anchura del trigonido es casi la misma que la del talonido en ambos dientes. Esta condición se encuentra en la mayoría de los cébidos, tanto en Callithricidae como en Cebidae, por lo tanto esta condición es primitiva en los primates de Sur América. En "*Homunculus*" *tatacoensis* el talonido es mas ancho transversalmente que el trigonido, esto garantiza la separación de "*Homunculus*" *tatacoensis* de *Homunculus* a un nivel generico así lo cree Hershkovitz.

El holotipo de "*Pitheculus australis*" consiste de un fragmento de mandíbula con un M₂ sin

degaste. El tamaño del M_2 es un poquito mas grande que el del *Aotus* viviente. En “*Pitheculus australis*” se encuentra un hipoconlido bien claro en el M_2 , con excepción de esta pequeña cúspide, la morfología en general del M_2 de esta forma es exactamente la misma que la del M_2 de *Aotus*. *Pitheculus* fué reconocido como un genero distinto por posser una cúspide media bucal prominente en la inflección entre el protoconido y el hipoconido. Pero como Stirton (*op. cit.*, p. 331) lo enunció esta rasgo puede ser debido a variación individual. Debido a que el holotipo de *Pitheculus patagonicus* tiene los dientes gastados, no es facil saber la relación filogenética de este con *Phiteculus australis*. Como ellos son contemporaneos, el tamaño de los molares es el mismo y la silueta de la corona es casi idéntica, por lo tanto ellos deben ser muy relacionados el uno con el otro si no se que son coespecificos. Si este es el caso, entonces, *Homunculus* debe relacionarse filogeneticamente con el *Aotus* vivite.

EL HIPOCONO O SEUDOHIPCONO DE LA CUSPIDE POSTERO-INTERNA DE LOS MOLARES SUPERIORES

El concepto de pseudohipocono para la cúspide postero-interna de los molares superiores, la cual esta representada por un botonamiento posterior de la cúspide antero-interna or protocono, fue introducido por Stehlin (1916) quien fué quien originalmente lo designo como pseudypocono. El concepto fué aplicado al lineage de *Pelycodus-Notharctus* del Eoceno de Norte América y se ha establecido su validez para este lineage. Debido a las similitudes morfológicas en general entre *Notharctus* y los Platyrrhinos vivientes de Sur América, Gregory (1920) creyó que la cúspide postero-interna de los molares superiores de los Platyrrhinos era “aparentemente un pseudohipocono”. *Notharctus* posee an mesostilo conspicuo en sus molares superiores como en *Alouatta*, el cual es el único miembro de los cébidos que posee un mesostilo en los molares superiores con la excepción de *Brachyteles* que ocasionalmente lo tiene. Gregory (1920: p. 220) lo describe asi, “*Notharctus* también muestra cierta importante semejanza especial con los Platyrrhini en la forma de los incisivos, y en la formula dental de los dientes permanentes y deciduales en la evolución de los premolares: esta semejanza es especialmente sorprendente si se compara los premolares inferiores de *Nothartus pugnax* y los de *Alouatta*. Si las cúspides posterointernas de los molares superiores de los Platyrrhini fueran pseudohipoconos, como lo indican aparentemente las condiciones en *Callithrix* debería ser registrada otra semejanza mas importante.”

Asi, el concepto de que los Ceboides platirrinios puedan o no tener pseudohipoconos en los molares superiores fué introducido por Gregory. También el escribió (*op. cit.* p. 229) ...a pesar del amplio hiato estructural y paleontológico entre el *Notharctus* del Eoceno medio por un lado, y de los primates del Mioceno y recientes del Nuevo mundo por otro lado, podemos estar confidentemente razonables que aunque *Notharctus* no pueda ser el descendiente directo del último grupo, es en general su sncentro estructural, *Notharctus* posee un pseudohipocono, “Desafortunadamente no se ha establecido ninguna relación filogenética directa entre ellos”. Gregory (*op. cit.*) alguna vez creyó en su relación filogenética, pero mas tarde se volvió esceptico del asunto. El (1922, pp. 220–221) confesó, “En lugar de postular una desviación directa de los *Alouatta* modernos de *Notharctus crassus* del Eoceno, parece mas seguro ver los caracteres parecidos a *Notharctus* de los molares de *Alouatta* como parcialmente homoplasticos y secundarios, ...nosotros no podemos asegurar que los Notharctidae son los ancestros directos como también los ancestros estructurales remotos de los Platyrrhinae.”

En el lineage de *Pelycodus-Notharctus*, el pliege *Nannopithex* corre claramente desde el

protocono hasta el pseudohipocono. Así, se va la conexión entre estas dos cúspides. En los ceboides, demuestran un amplio rango de variación en la conexión entre ellos y la conexión entre la cúspide postero-interna y el cíngulo posterior. Gregory (1922, p. 220) reconoció este fenómeno y escribió, "...*Callicebus* parece ser de todos el más primitivo.... Los hipoconos están conectados con las laderas de los protoconos y son aparentemente pseudohipoconos como aquellos en los Notharctidae.... En *Aotus* por otro lado, los hipoconos son bien prominentes y parecen estar conectados con el cíngulo. En *Alouatta* ellos están conectados tanto con el cíngulo como con la cresta del protocono; En muchos o quizás en todos los Cebidae restantes, los hipoconos están ampliamente conectados con el cíngulo y están bien separados del protocono por una profunda hendidura. Así los géneros más primitivos se aproximan a las condiciones de los Notharctidae, mientras que los más avanzados los han perdido."

El último enunciado de Gregory debe ser probado con evidencias fósiles. Desafortunadamente no se conocen las formas ancestrales de *Callicebus*, *Aotus* y *Alouatta*. Desde la época de Gregory, las controversias en favor o en contra de las opiniones de Gregory estuvieron basadas solamente en material viviente por la carencia de registros paleontológicos. Entre ellos, vale la pena discutir aquí, las críticas de Hürzeler (1948). Él introdujo el concepto del pliegue de *Nannopithec* para los primates del Terciario. En los molares superiores de *Nannopithec* del Eoceno, corren dos crestas del protocono posteriormente: una cresta se extiende hacia la base del metacono de tal manera que es identificada como la postprotocresta, y la otra cresta corre postero-bucalmente entre la postprotocresta y la cúspide postero-interna. La cúspide postero-interna se desarrolla en el cíngulo posterior, y no existe ninguna conexión entre la cúspide y el protocono. Hürzeler llama la cresta del protocono el pliegue *Nannopithec* y no a la postprotocresta.

Hürzeler reconoce que hay una amplia variación en el pliegue del *Nannopithec* en los molares superiores de *Necrolemur* cf. *Zittli*; en la mayoría de los especímenes el pliegue *Nannopithec* no se conecta con la cúspide postero-interna tanto en el M^1 como en el M^2 , en algunos el pliegue se conecta con la cúspide en el M^1 pero no en el M^2 , y en algunos especímenes el pliegue *Nannopithec* se conecta con la cúspide postero-interna tanto en el M^1 como en el M^2 . Por estas evidencias, Hürzeler decidió que el pliegue *Nannopithec* no se conecta a la cúspide postero-interna en las formas primitivas y en algunas formas avanzadas el pliegue migra lingualmente para conectarse con esa cúspide, de tal manera, que la conexión entre la cúspide y el protocono puede ser secundaria. La conexión secundaria entre estas dos cúspides da la impresión de que la cúspide postero-interna puede formarse por el desdoblamiento del protocono. Así, Hürzeler negó la validez del concepto de un pseudohipocono, en sí mismo y concluyó que la cúspide postero-interna de todos los primates se desarrolla sobre el cíngulo posterior y por lo tanto la cúspide es un hipocono.

Más tarde Hürzeler reconoció similares variaciones morfológicas en los *Alouatta seniculus* (monos ahulladores rojos) vivientes como en los *Necrolemur* mencionados anteriormente. De acuerdo con él, en la mayoría de especímenes de *A. seniculus* la conexión entre la cúspide postero-interna y el protocono, se encuentra presente tanto en el M^1 como en el M^2 . Pero en un espécimen (Mus. Basel, No. 69422) mientras que la conexión entre estas dos cúspides se encuentra presente en el M^1 , la conexión no aparece en el M^2 . En el M^2 de este espécimen, una hendidura delgada pero profunda separa la cúspide postero-interna de la cresta que corre del protocono. Basado en la condición análoga que aparece en *Necrolemur*, Hürzeler decidió que la conexión entre estas dos cúspides en *Alouatta seniculus* puede ser secundaria

y que la cúspide postero-interna es indudablemente una derivación del cíngulo posterior. Así, la cúspide postero-interna de *Alouatta* es un hipocono y no un pseudohipocono.

En los molares superiores de *Alouatta* solo una cresta corre posteriormente del protocono. En la mayoría de los especímenes de *Alouatta* esta cresta se conecta con la cúspide postero-interna tanto en el M¹ como en el M². Hürzeler identificó la cresta que corre del protocono como el pliegue *Nannopithec* y en su discusión no menciona sobre la presencia o ausencia de la postprotocresta. Si la cresta debe ser el pliegue *Nannopithec* como Hürzeler lo creyó, donde entonces está la postprotocresta? Esta tan reducida la postprotocresta en *Alouatta* que desaparece completamente? Es inevitable la identificación cuidadosa de la cresta que corre posteriormente del protocono y la discusión de la homología de la cúspide postero-interna basado en la analogía de la condición de *Alouatta* con aquella encontrada en *Necrolemur* no es una manera lógica, porque la mitad lingual de los dientes superiores en *Alouatta* tienen una estructura diferente a la de *Necrolemur*.

La determinación de la homología de la cresta mencionada arriba debe basarse en evidencias fósiles. Hasta ahora no se conoce ninguna dentadura superior ancestral de los *Alouatta* vivientes. Pero ahora, se ha obtenido el primer registro paleontológico que va en favor o en contra de la discusión anterior. Como se enunció arriba, en *Stirtonia*, el cual debe pensarse como la rama ancestral de *Alouatta*, la única cresta que corre posteriormente del protocono y una cresta se extiende entre el metacono y la cúspide postero-interna tanto en M¹ como en M². Esta cresta está claramente separada de la cúspide postero-interna por un profundo entoflejo y la cúspide mencionada se desarrolla en el cíngulo posterior. Por lo tanto la cresta debe ser identificada como la postprotocresta, el pliegue *Nannopithec* no se encuentra en los molares superiores de *Stirtonia*. La cúspide postero-interna no se eleva en el pliegue *Nannopithec* sino en el cíngulo posterior de tal manera que la cúspide no debe reconocerse como un pseudohipocono sino como un hipocono o euhipocono (Remane, 1960).

En *Alouatta*, solo una cresta corre posteriormente del protocono tanto en M¹ como en M² como en *Stirtonia*. *Stirtonia* dió origen a *Alouatta* como se discutió arriba, de tal manera que la cresta en los molares superiores de *Alouatta* que une el protocono y la cúspide postero-interna es homóloga con la cresta posterior del protocono en *Stirtonia* y por lo tanto la cresta debe reconocerse como la postprotocresta, y no como el pliegue *Nannopithec*, como Hürzeler creyó. Además, la cúspide postero-interna de los molares superiores de *Alouatta* no es un pseudohipocono sino un hipocono.

En *Stirtonia* la postprotocresta corre bucal al hipocono y no se conecta con la cúspide. A lo largo de la evolución de *Stirtonia* del Mioceno tardío hasta el *Alouatta* reciente, la postprotocresta ha migrado más lingual y finalmente se conecta con el hipocono. Así, la conexión entre el protocono y el hipocono en *Alouatta* es seguramente secundaria y los caracteres parecidos a *Notharctus* en los molares de *Alouatta* se reconocen como una evolución homoplástica.

REFERENCES

- Gregory, W. K., 1920. "On the Structure and Relations of *Notharctus*, an American Eocene Primate." *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, (N.S.), Vol. 3, pp. 49-243.
- , 1922. *The Origin and Evolution of the Human Dentition*, Williams & Wilkins, Baltimore.
- Hershkovitz, P., 1970. "Notes on Tertiary Platyrrhine Monkeys and Description of a New Genus from the Late Miocene of Colombia." *Folia Primat.*, Vol. 12, pp. 1-37.
- Hürzeler, J., 1948. "Zur Stammesgeschichte der *Necrolemuriden*." *Abh. schweiz. paläont. Ges.*, Vol. 66, pp. 1-46.

- Remane, A., 1960. "Zähne und Gebiss." in Hofer, H., A. H. Schultz & D. Starck (Ed.). *Primatologia*, Vol. 3, Karger, Basel, pp. 637–846.
- Stehlin, H. G., 1916. "Die Säugetiere des schweizerischen Eozäns, 7. Teil, 2. Hälfte. *Caenopithecus-Necrolemur-Microchoerus-Nannopithecus-Anchomomys-Periconodon-Amphiomys-Heterochiromys*-Nachträge zu *Adapis*. Schlussbetrachtungen zu den Primaten." *Abh. schweiz. paläont. Ges.*, Vol. 38, pp. 1165–1298.
- Stirton, R. A., 1951. "Ceboid Monkeys from the Miocene of Colombia." *Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.*, Vol. 28, pp. 315–356.