

Relacion Entre la Morfologia y la Funcion de la Dentadura en el Linaje *Stirtonia*—*Alouatta* (Ceboidea)

Takeshi Setoguchi
Primate Research Institute, Universidad de Kyoto
 y Alberto Cadena
Universidad Nacional de Colombia

RESUMEN

Se describen por primera vez los premolares superiores y los molares de *Stirtonia* del Mioceno medio; estos fueron encontrados en las tierras áridas de La Venta, Colombia, Sur América. La morfología general de estos dientes es similar a la de los monos vivientes aulladores, *Alouatta*. Se concluye que *Stirtonia* es un ancestro directo de *Alouatta*. Los premolares de *Stirtonia* son claramente más anchos transversalmente que los de *Alouatta*; esto garantiza la separación de *Stirtonia* de *Alouatta* a un nivel genérico. En los molares superiores de *Stirtonia* no se observa una conexión directa entre la cúspide postero-interna y el protocono. La postprotocresta se extiende postero-bucalmente desde el protocono hacia el lado posterior del metacono y el entoflejo que separa la cúspide postero interna del protocono es profundo y está alargado transversalmente. La cúspide postero-interna se conecta posteriormente con el cíngulo posterior; así, la cúspide postero-interna de *Stirtonia* es un hipocono y no un pseudohipocono. El entoflejo ocluye con el entocónido y su mayor función es la de moler o triturar material alimenticio. En el *Alouatta* existente, la postprotocresta cambia su posición lingoposteriormente y se conecta con la prehipocresta formando una sola estructura. En la oclusión, la postprotocresta-prehipocresta se alterna con la fase bucal de los entocónidos y así esta alternancia o corte es la mayor función entre ellos. La función cortante está más enfatizada en *Alouatta* que en *Stirtonia*; La especialización en la dieta de *Alouatta* a solo comedores de hojas puede estar estrechamente relacionada a la adaptación funcional de su dentadura.

INTRODUCCION

En 1979, una expedición paleontológica conjunta de la Universidad de Kyoto, Japón y del Instituto Nacional de Investigaciones Geológico-Mineras de Colombia descubrieron los premolares superiores y los molares de *Stirtonia tatacoensis* en las tierras áridas del Mioceno en La Venta, Colombia, Sur América. Como el trabajo geológico no está aún terminado, un informe sobre la geología del área será publicado más tarde. El descubrimiento fué hecho en la misma área general en que trabajaron los investigadores de la Universidad de California durante 1940 (Stirton, 1951). La fauna de los vertebrados de las tierras áridas de La Venta está correlacionada con la fauna de Edad Friasiana en Argentina (Hirschfeld & Marshall, 1976) y por lo tanto se ha datado como del Mioceno medio aproximadamente (Marshall et al., 1977).

Los investigadores de campo de la Universidad de California descubrieron la mandíbula

de un primate (UCMP-38989) de la "Unidad de Primates" en las tierras áridas de La Venta. El material fué descrito originalmente como *Homunculus tatacoensis* por Stirton (1951) y redescrito como un nuevo género, *Stirtonia tatacoensis* por Hershkovitz (1970). *S. tatacoensis* se conoce desde hace mucho tiempo solo por su dentadura inferior. Durante el trabajo de campo en 1979, la expedición conjunta entre Japón y Colombia tuvo éxito en descubrir una dentadura superior (P^{2-4} , M^{1-2}) la cual no había sido previamente descrita; esta se describe más abajo. Stirton (1951) también describió otro espécimen (M_1 , UCMP-39206) de *Homunculus* encontrado en la "Capa de Peces" que superpone a la "Unidad de Primates" Stirton consideró que probablemente representaba una especie diferente a *Stirtonia tatacoensis*. Hershkovitz (1970, p. 16) sin embargo, creyó que las diferencias morfológicas entre el espécimen y el holotipo de *S. tatacoensis* probablemente estaban dentro de los límites de la variación individual. Comparándolo con el holotipo, el nuevo material tratado aquí y varios especímenes no descritos obtenidos durante el trabajo de campo de 1982, es ahora claro que el molar inferior de Stirton de la "Capa de Peces" no pertenece a *S. tatacoensis* aunque muestra una estrecha relación con esta especie.

Con el descubrimiento de la dentadura superior de *Stirtonia* se presenta un criterio que puede ser usado para trazar la historia filogenética de la cúspide postero-interna de los molares superiores de los monos aulladores existentes hoy en día (*Alouatta*). En una discusión posterior *Stirtonia* es considerada como un ancestro directo de *Alouatta*. Basados en la similitud general vista en la configuración de los molares superiores entre *Notharctus* del Eoceno de Norte América y el *Alouatta* viviente de Sur América, Gregory (1920) escribió que la cúspide postero-interna de los molares superiores de *Alouatta* es aparentemente un pseudohipocono como en *Notharctus*, debido a que en *Alouatta* esta cúspide está conectada con el protocono por una cresta. En los molares superiores recientemente descubiertos de *Stirtonia* no se observa una conexión directa entre las cúspides postero-internas y el protocono; en su lugar, la postprotocresta corre postero-bucalmente a partir del protocono hacia el lado posterior del metacono y el entoflejo que separa la cúspide postero-interna del protocono es profundo y transversalmente largo. La cúspide postero-interna se conecta posteriormente con el cíngulo posterior; así, la cúspide postero-interna de *Stirtonia* es un hipocono o un euhipocono (Remane, 1960) y no un pseudohipocono o un pseudipocono (Stehlin, 1916).

Las diferencias estructurales en los molares de *Stirtonia* y de *Alouatta* resultan de las diferencias funcionales de los molares entre esos dos taxa; esto se discute posteriormente.

Se han usado las siguientes abreviaturas: IGM = Instituto Nacional de Investigaciones Geológico-Mineras, Colombia. KU = Universidad de Kyoto, Primate Research Institute, Japón y UCMP = Museo de Paleontología de la Universidad de California, Berkeley, USA.

RECUESTO SISTEMATICO

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

Material: P^2 , P^3 , P^4 , M^1 , M^2 y M_1 —IGM-KU-III-I. Estos especímenes pertenecen todos a un solo individuo.

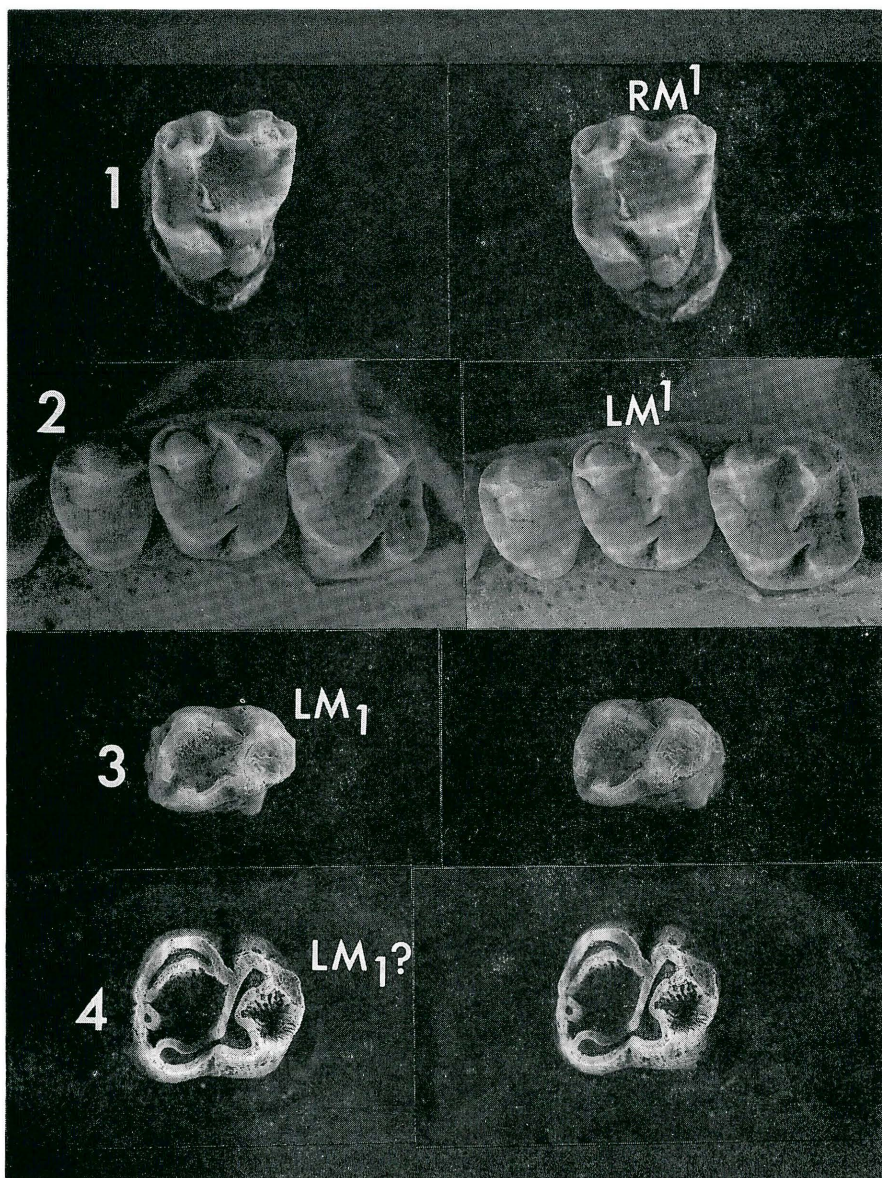


Fig. 1. *Stirtonia tatacoensis*, IGM-KU-III-1, RM^1 = Molar superior primero, derecha, $\times 3$.
 Fig. 2. *Alouatta seniculus*, LM^1 = Molar superior primero, izquierda, $\times 3$.
 Fig. 3. *Stirtonia tatacoensis*, IGM-KU-III-1, LM_1 = Molar inferior primero, izquierda, $\times 3$.
 Fig. 4. ?*Stirtonia*, UCMP 39206, $LM_1?$ = Molar inferior, primero?, izquierda, $\times 3$.

Localidad: Cerca al río Tatacoa, Noreste de Villa Vieja, Departamento del Huila, Colombia.
Edad: Mioceno Medio.

Descripción: El P^2 es un poco más ancho transversalmente. Como en el P^3 y en el P^4 , en el P^2 el paracono es la única cúspide prominente; el metacono no está formado; el paracono es cónico pero un poco comprimido transversalmente; el paracono está situado un poco anterior al punto medio longitudinal del diente; dos crestas agudas corren de la punta del paracono: una corre anteriormente pero un poco bucalmente y la otra posteriormente pero un poco lingualmente; una cresta ancha desciende antero-lingualmente de la punta del paracono. El cíngulo lingual es muy ancho y ocupa lingualmente las dos terceras partes del diente; el borde del cíngulo lingual forma una cresta aguda continua; no se forma ninguna pequeña cúspide o cónulo en el ángulo lingual. La mitad anterior de la cresta del cíngulo lingual corre casi horizontalmente rodeando la base antero-lingual del paracono; la mitad posterior de la cresta desciende postero-bucalmente desde el rincón lingual del cíngulo; la cresta continúa corriendo horizontalmente y sube de nuevo para unirse con la cresta posterior aguda de la punta del paracono.

La morfología del P^3 es casi idéntica a la del P^2 ; el P^3 es más ancho transversalmente y más grueso que el P^2 ; la base del paracono en el P^3 es más ancha que en el P^2 ; el paracono en el P^3 está situado un poco más anterior que en el P^2 el borde anterior del paracono desciende antero-bucalmente y termina bucalmente en el final posterior de la cresta posterior del paracono del P^2 ; el borde posterior del paracono corre casi posteriormente; el cíngulo lingual ocupa las dos terceras partes del diente lingualmente como en el P^2 . La cresta que forma el borde del cíngulo es más gruesa que en el P^2 ; en el rincón lingual del cíngulo se forma un cónulo pequeño y bajo (tentativamente a este cónulo se le ha llamado cónulo B); una cresta algo más ancha se extiende desde el cónulo B y se conecta con la base lingual de un cónulo conspicuo (tentativamente llamado cónulo A); el cónulo A está situado justo anteriormente a la punta del paracono y se alarga bucolingualmente en el cíngulo lingual; la punta del cónulo A es claramente más alta que la del cónulo B y mucho más baja que la del paracono. Bucalmente al cónulo A el ángulo lingual corre horizontalmente; posterior al cónulo B el cíngulo lingual desciende un poco hacia la parte postero-bucal formando el borde postero-lingual del cíngulo lingual.

El P^4 es ancho y un poco más delgado transversalmente que el P^3 . El paracono es cónico y está situado justo en el punto medio longitudinal del diente. La cresta antero lingual del paracono no es prominente mientras que en el P^2 y el P^3 esta cresta ancha es conspicua haciendo la configuración lingual del paracono asimétrica; debido a que el diente está aparentemente alargado transversalmente en el lado lingual, el cíngulo lingual ocupa casi las tres cuartas partes del diente. Exactamente posterior al rincón lingual del cíngulo lingual se forma un pequeño pero conspicuo cónulo B; este cónulo es más grande en el P^4 que en el P^3 . Anterior al cónulo B la estructura del diente es casi idéntica a la del P^3 y posterior a este el cíngulo lingual corre lingualmente y un poco posteriormente; el borde desciende solo un poco haciendo que esta parte del diente tenga una corona más alta que en el P^2 y en el P^3 . No hay ninguna señal del hipocono.

El M^1 es de forma cuadrada. El paracono es más grande y alto que el metacono y está situado muy cerca al borde anterior del diente así que el parastilo no está bien definido; además está alargado antero-posteriormente; de la punta posterior del paracono desciende una cresta aguda un poco bucalmente y continúa corriendo postero-bucalmente; esta cresta

se conecta con la esquina antero-lingual del mesostilo que está algo comprimido antero-posteriormente. El mesostilo está situado posterior al punto medio longitudinal del diente. La plataforma estilar entre el paracono y el mesostilo es bucalmente cóncava. El metacono es en forma de V con un ápice dirigido lingualmente; las paredes antero-linguales y postero-linguales del metacono son también verticales. Desde el ápice del metacono corren dos crestas agudas: una desciende antero-bucalmente y corre horizontalmente conectándose con la esquina postero-lingual del mesostilo; así, el mesostilo se conecta tanto con el paracono como con el metacono como se observa en la dentición dilambdodonta; el mesostilo es claramente más bajo que estas dos cúspides; la otra cresta del metacono desciende postero-bucalmente y se conecta con la esquina postero-lingual del metastilo elongado oblicuamente; este último forma la esquina postero-bucal del diente y está alargado antero-bucalmente de tal manera que hace que la plataforma cóncava estilar entre el metastilo y el mesostilo se vuelva mucho más angosta bucalmente. El protocono está situado lingualmente en el punto medio entre el paracono y el mesostilo y es algo más alargado antero-posteriormente, con el ápice dirigido hacia arriba; además es tan alto como el metacono. La preprotocresta desciende poco a poco antero-bucalmente desde el ápice del protocono y así asciende gradualmente casi bucalmente hasta conectarse con la extremidad anterior del paracono. La pared bucal del protocono forma un plano casi liso. Posterior al protocono, desciende del lado postero-bucal una cresta y corre en línea recta postero-bucalmente y desaparece en el punto entre el metacono y la cúspide postero-interna; la cresta está completamente separada de la última cúspide por un entoflejo profundo alargado transversalmente; así no se ve una conexión directa entre el protocono y la cúspide postero-interna. El pliegue *Nannopithec* no está presente en este espécimen. La cresta que se describió es identificada como la postprotocresta; un remanente de una pequeña cresta corre transversalmente antero-bucalmente al punto donde la postprotocresta desaparece, y su extremidad bucal se conecta con la base lingual del metacono; sin embargo, la extremidad lingual de esta cresta separada de la postprotocresta por un pequeño valle; esta pequeña cresta está situada muy abajo en comparación con el metacono; la homología de esta estructura es incierta; en este punto no es posible decidir si esta estructura puede ser identificada como el metacónulo o como un remanente de la mitad bucal de la postprotocresta; de una forma tentativa, esta cresta es llamada la cresta medial posterior transversa. La cúspide postero-interna está situada posteriormente y un poco más lingual hacia el protocono; la cúspide anterior es claramente más baja que la posterior; entre estas dos cúspides corre oblicuamente postero-bucalmente el entoflejo en forma de V. Desde la punta de la cúspide postero-interna una cresta ancha desciende hacia la esquina postero-lingual del metastilo; esta cresta ancha forma el cóngulo posterior. La prehipocresta no está presente. Como el cóngulo posterior y la cúspide postero-interna forman una sola estructura contigua y como el pliegue *Nannopithec* no está presente, la cúspide postero-interna puede ser identificada como el hipocono, no como un pseudohipocono que se desarrolló del pliegue *Nannopithec* o el formado por la separación del protocono.

La morfología del M² concuerda de manera estrecha con la del M¹. El lado bucal del paracono y la mitad bucal del mesostilo están más desarrollados que en el M¹. La pequeña cresta entre la posplotocresta y el metacono está más desarrollada y mejor definida que en el M¹: en el medio de esta cresta hay una pequeña cúspide. El entoflejo es más delgado que en el M¹ y forma un valle agudo en forma de V. La base de la corona lingual del protocono y del hipocono se extiende lingualmente formando un borde en W; esta estructura está más desarrollada en el M² que en el M¹.

La morfología del M_1 en esta muestra es casi idéntica a la del diente correspondiente en el holotipo de *Stirtonia tatacoensis*; la única diferencia obvia entre ellos es la morfología de la esquina postero-lingual del diente. En el espécimen presente, el entocónido está claramente separado del hipoconúlido por una muesca pequeña pero distintiva, mientras que en el holotipo, estas dos cúspides están unidas por una cresta baja. El resto de la morfología es idéntica en ambos especímenes.

DISCUSION

Debido a la presencia de un hipocono conspicuo, *Stirtonia* no está relacionada filogenéticamente con los Callithricidae ni tampoco con *Callimico*. Los molares superiores de *Stirtonia* se caracteriza por una prominencia del mesostilo. La mayoría de los Cebidae carecen de un mesostilo conspicuo excepto en *Brachyteles* y en *Alouatta*; en *Brachyteles*, el paracono y el metacono están alargados antero-posteriormente y situados más juntos que en *Stirtonia*. La parte antero-lingual del M^1 en el primero está truncada de tal manera que los molares no son cuadrados como en el último. Filogenéticamente *Stirtonia* no tiene ninguna relación directa con *Brachyteles*; solo los molares de *Alouatta* comparten caracteres morfológicos similares con *Stirtonia*. En efecto, basados en las características morfológicas de *Stirtonia* descritas anteriormente, no hay razones persuasivas significativas para separar este fósil del Mioceno del *Alouatta* existente hoy en día.

Las diferencias obvias en la morfología dental entre *Stirtonia* y *Alouatta* se ven en: (1) la estructura premolar, (2) el grado de robustez las cúspides más prominentes, y (3) la relación entre el protocono y el hipocono. Los dos últimos puntos se discuten más tarde.

Los premolares de *Stirtonia* son más delgados y claramente más anchos transversalmente que aquellos de cualquier especie de *Alouatta* y especialmente en *A. seniculus*, *A. caraja* y *A. palliata*. En *Stirtonia*, el P^2 es claramente más ancho que largo y en el P^4 la anchura es casi el doble de la longitud. La diferencia en la estructura premolar garantiza la separación de *Stirtonia* de *Alouatta* a un nivel genérico. El grado de desarrollo de los cónulos A y B en el cíngulo lingual varía entre las especies de *Alouatta*; el cónulo A es usualmente más prominente y está situado un poco más lingualmente que en *Stirtonia*. La mayoría de las especies de *Alouatta* tienen un cónulo pequeño pero distintivo aún en el P^2 ; *A. seniculus*, *A. caraja* y *A. palliata* carecen de cónulo B o poseen uno muy pequeño; en *A. palliata* el cónulo A está situado cerca al borde lingual del diente y está separado del cíngulo posterior por una muesca distintiva; en *A. guariba* este cónulo es grueso pero el cónulo B es bajo y alargado antero-posteriormente; estos dos cónulos están separados por una pequeña muesca. Comparada con la estructura molar esta clase de desarrollo del cónulo B y del cíngulo posterior de los premolares nos dan la impresión de un desarrollo incipiente de la cresta hipoconal; si este es el caso, el cónulo A de *Stirtonia* debe ser visto como un protocono incipiente.

En el holotipo de *Homunculus patagonicus*, el genotipo de *Homunculus* tiene un M^1 y un M^2 muy gastados en el fragmento de la mandíbula inferior. Juzgando por el delineamiento de la base de la corona de los molares inferiores, el ancho del trigónido es casi el mismo que el del talónido en ambos dientes. En "*Homunculus*" *tatacoensis*, el talónido es mucho más ancho transversalmente que el trigónido y esto garantiza la separación de "*Homunculus*" *tatacoensis* de *Homunculus* a un nivel genérico como fué postulado por Herkovitz.

El UCMP 39206 (Fig. 7) es un molar inferior encontrado en la "Capa de Peces" que se superpone a la "Unidad de Primates". Aunque el diente está moderadamente gastado los

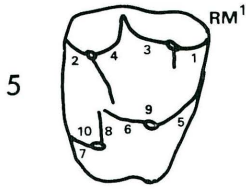


Fig. 5. *Stirtonia*, RM¹ = Molar superior primero, derecha.

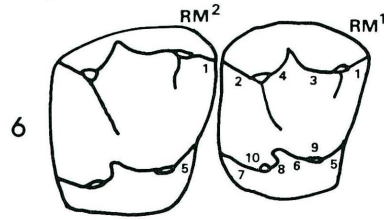


Fig. 6. *Alouatta*, RM¹ = Molar superior primero, derecha, RM² = Molar superior segundo, derecha.

lófidos o crestas pueden verse claramente. El delineamiento basal de la corona está caracterizado por una forma cuadrada, mientras que el delineamiento de los molares inferiores de *Stirtonia* es mucho más alargado antero-posteriormente con un talónido más ancho transversalmente. En el molar de la “Capa de Peces” el metastílido que conecta el metacónido con el entocónido es más corto y la cresta oblicua que corre del hipocónido hacia la base posterior del protocónido se extiende más transversalmente que en *Stirtonia*. Consecuentemente, el entocónido y el hipocónido están situados más cerca al metacónido y al protocónido respectivamente que en *Stirtonia*. En el margen posterior del diente, el hipoconúlido se tiende postero-bucalmente hacia el entocónido haciendo que la base del talónido sea mucho más ancha que en *Stirtonia*. En el molar de la “Capa de Peces” el hipoconúlido aparece en el lado bucal del entocónido de tal manera que la base del talónido es comprimida antero-posteriormente. El molar inferior de la “Capa de Peces” está caracterizado por su talónido acortado y esto no puede ser producido únicamente por atrición como HersHKovitz (1970) lo creyó. La cortedad del talónido no puede ser considerada como estando dentro de los límites de la variación individual de *Stirtonia tatacoensis*. El presente molar seguramente representa una especie diferente, pero es inadmisibles que se proponga un nuevo nombre con base en un sólo espécimen desgastado.

RELACIONES PROTOCONO-HIPOCONO.

En *Stirtonia* no se observa una conexión directa entre el protocono y el hipocono; el entoflejo profundo y largo los separa. En contraste, en *Alouatta* una cresta conspicua conecta el protocono con el hipocono y el pequeño entoflejo está confinado al lado lingual de esta cresta.

El concepto de un pseudohipocono para la cúspide postero-interna de los molares superiores que representa una erupción posterior del protocono, fué introducido por Stehlin (1916) quien originalmente lo designó como un pseudohipocono. Este concepto fué aplicado en el linaje *Pelycodus-Notharctus* del Eoceno norteamericano y su validez fué establecida para este linaje. Debido a la semejanza general morfológica entre *Notharctus* y los platirrinos suramericanos existentes, Gregory (1920) creyó que la cúspide postero-interna de los molares superiores de los platirrinos era “aparentemente un pseudohipocono”. Así, la pregunta de si los Ceboïdes platirrinos tienen o no un pseudohipocono en sus molares superiores fué introducida por Gregory; de acuerdo con él, los argumentos en pro o en contra de esta opinión se han basado solo en material viviente puesto que se carece de especímenes paleontológicos.

Hasta la fecha no se conocía la dentadura ancestral superior de los *Alouatta* existentes; ahora, sin embargo, se pueden obtener las primeras evidencias paleontológicas aplicadas a

esta controversia; en *Stirtonia*, una de las crestas se extiende posteriormente desde el protocono y continúa entre el metacono y la cúspide postero-interna, está claramente separada de esta cúspide por un entoflejo profundo y la última cúspide se desarrolló en el ángulo posterior. Así, la cresta puede ser identificada como la postprotocresta. El pliegue *Nannopithec* no está presente en los molares superiores de *Stirtonia*; la cúspide postero-interna no está elevada en el pliegue *Nannopithec* sino en el cingulo posterior así que la cúspide en *Stirtonia* no se clasifica como un pseudohipocono sino como un hipocono o un euhipocono.

En *Alouatta*, la cresta se extiende posteriormente desde al protocono como en *Stirtonia*; esta cresta corre postero-bucalmente y cambia agudamente su dirección en el lado lingual formando una cresta aguda en forma de V con el ápice dirigido bucalmente; esta cresta rodea bucalmente al entoflejo remanente. Sin embargo en *Alouatta*, la porción posterior de la cresta posterior al ápice puede ser vista como la prehipocresta; la porción anterior de la cresta anterior al ápice es la postprotocresta. En *Stirtonia*, la postprotocresta corre hacia la base posterior del matacono. Durante el transcurso de la evolución desde el *Stirtonia* del Mioceno medio hasta el *Alouatta* reciente, la postprotocresta pudo haber migrado lingualmente, y al mismo tiempo la prehipocresta, que no está desarrollada en *Stirtonia*, pudo empezar a desarrollarse bucalmente para formar el hipocono; finalmente, estas dos crestas se unieron formando una estructura única continua. Así la conexión entre el protocono y el hipocono en *Alouatta* es seguramente secundaria y los caracteres de los molares de *Alouatta*, parecidos a los de *Notharctus* se desarrollaron por evolución homoplástica.

FUNCION DENTAL EN EL LINAJE *STIRTONIA-ALOUATTA*.

La diferencia obvia en la morfología dental entre *Stirtonia* y *Alouatta* también es vista en el grado de robustez de las cúspides principales. En *Alouatta*, estas cúspides son más robustas que en *Stirtonia*; las cúspides principales de los molares superiores e inferiores de *Alouatta* son más altas y tienen una base más ancha que en *Stirtonia*.

En *Stirtonia*, el hipocono es cónico y la prehipocresta no está formada así que el entoflejo es profundo y amplio; las paredes anteriores y posteriores del entoflejo tienen un grado de desgaste de 6 y 8 respectivamente donde ellas se desgastaron contra el entocónido el cual es una cúspide delgada con una base angosta. En la oclusión, su función principal es la de moler y triturar parcialmente la comida porque no hay cuchillas cortantes formadas excepto por el metastílido débil que se ocluye con la fase lingual del protocono; por el contrario, en *Alouatta*, debido a que la prehipocresta está bien desarrollada y el punto de conexión con la postprotocresta está un poco más bajo del nivel de la punta del hipocono, la prehipocresta y la postprotocresta forman una pared alta sobre el entoflejo. Con relación a esto, el hipocono está alargado antero-posteriormente hasta formar un borde relativamente plano orientándose lingualmente. El entocónico tiene una base ancha y es más alta con una punta más aguda que la que se encuentra en *Stirtonia*. El metastílido que tiene un desgaste de fase 6 y la postcrístida que corre postero-bucalmente desde el entocónido y tiene un desgaste de fase 8, forman un borde afilado y se ocluyen con la postprotocresta y la prehipocresta respectivamente. Estas crestas forman una cuchilla cortante afilada así que la principal función en su oclusión es la de cortar el material alimenticio. Debido a que la punta del entocónido se ocluye dentro de la zona desgastada entre el protocono y el hipocono y por lo tanto con el entoflejo pequeño, la función de moler se mantiene aún, aunque como una parte menos importante de la función.

Las diferencias estructurales entre el protocono y el hipocono entre *Stirtonia* y *Alouatta* se enfatizaron en el párrafo anterior. Las diferencias en los molares dan como resultado una transformación funcional para moler o triturar el alimento en *Stirtonia* y para cortar en *Alouatta*. La misma clase de relación entre la estructura y la función se ve en otras partes de los molares en este linaje.

En la parte lingual del diente, el metacónido es cónico y más alto que el protocónido, pero el protolófidio que conecta estas dos cúspides no está bien desarrollado y bordea el margen posterior del trigónido en *Stirtonia*. En *Alouatta*, el metacónido es más grueso y más alto y con una punta aguda. La base de esta cúspide es también ancha soportando bucalmente al protolófidio y posteriormente al metastilido. El protolófidio tiene un desgaste de fase 5 y es un borde cortante. Debido a que el trigónido está elevado arriba del talónido, el protolófidio forma una cuchilla aguda cortante. En la oclusión, el metacónido mismo se ocluye posteriormente dentro de la concavidad entre el protocono posteriormente y el hipocono o el cíngulo posterior del diente precedido anteriormente. La fase antero-lingual de la preprotocresta corre antero-bucal, desde el protocono y la fase posterior del protolófidio alternando su función como cuchillas cortantes. Aquí también la función cortante está más exagerada en *Alouatta* que en *Stirtonia*.

En la parte bucal del diente, el aumento exagerado de la función cortante en *Alouatta* se observa claramente; en *Stirtonia*, el paracono es más bajo que el metacono; ambas cúspides son cónicas pero delgadas, y no son tan altas como en las cúspides de *Alouatta*. La postparacresta, que tiene un desgaste de faceta 3, y la premetacresta, con uno de faceta 4 son bajas y débiles. En los molares inferiores la cresta oblicua que tiene un desgaste de faceta 3 es también baja y la postcresta que corre postero-lingualmente desde el hipocono y que tiene un desgaste de faceta 4 es de nuevo baja y no afilada. Al comienzo del desgaste, ellos pueden funcionar como cuchillas cortantes pero con el desgaste estas crestas se aplanan pronto de tal manera que el corte no es una función importante en la función dental aquí. Debido a que la base del trigono es ancha y baja, y se ocluye con el hipoconido ancho entonces debe haber una mayor función de moler o triturar en *Stirtonia*. En *Alouatta* el paracono tiene una base ancha el cuál soporta una postparacresta posteriormente. El metacono es una cúspide muy grande que tiene una base ancha y triangular. Anterobucalmente desde la cúspide se extiende una premetacresta aguda hacia el mesostilo que tiene un desgaste de faceta 4. Estas crestas se desgastan contra la cresta oblicua y la posteristida, respectivamente. Aquí también se enfatiza una función cortante en *Alouatta*.

Otra notable diferencia estructural entre *Stirtonia* y *Alouatta* se observa en el lado lingual del metacono. En *Stirtonia* la cresta transversa posterior que es pequeña y corta inicialmente corre lingualmente desde la punta del metacono. En *Alouatta*, esta cresta está bien desarrollada y forma una cresta aguda en el lado lingual ancho del metacono. Evidentemente la fase posterior de la cresta transversa posterior media tiene otra fase de desgaste (Una parte de la 2a. de Kay, 1977: Fig. 2). Esta cresta se desgasta contra el paralófidio que corre antero-lingualmente desde el protocónido de los molares superiores que le siguen. En oclusión, la fase posterior de la cresta transversa en los molares superiores se alterna con la fase antero-bucal de el paralófidio de los molares inferiores en *Alouatta*. La función seguramente es la de cortar y su función se ha mantenido a través del curso de la evolución de *Stirtonia* a *Alouatta*, porque la alternación de estos dientes no aparece en *Stirtonia*.

Para resumir, en los molares de *Alouatta*, hay un desgaste en las facetas 3, 4 y parte de la 2a. en el lado bucal, y en las facetas 5, 6, 8 y 7 en el lado lingual y son más exagerados que en

Stirtonia. Estas partes de la morfología de la dentadura de *Alouatta* funcionan para cortar más material herbáceo. La especialización de la dieta de *Alouatta* como comedores exclusivos de hojas está estrechamente relacionado con la adaptación funcional de su dentadura.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fué mantenido por un Grant-in-Aid para Overseas Scientific Survey del Ministerio de Educación, Ciencia y Cultura del Japón., Números 404135 y 504331. Estoy muy agradecido a las siguientes personas quienes gentilmente me ayudaron de diferentes maneras: Dr. Shiro Kondó, Profesor Emérito y líder de nuestra expedición, Dr. Tsuyoshi Watanabe y Mr. Toshio Mouri de el Primate Research Institute, Universidad de Kyoto, Japón; al Dr. Michell Hermelin, antiguo director y al Dr. Alfonso López Director, al Dr. Francisco Zambrano, y al Dr. Hernan Duque de el Instituto Nacional de Investigaciones Geológico-Mineras, y al Dr. Alberto Cadena de la Universidad Nacional de Colombia; Dr. José F. Bonaparte del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", y a Mr. Jaime E. Powell de la Fundación Miguel Lillo, Argentina.

REFERENCES

- Gregory, W. K., 1920. "On the Structure and Relations of *Notharctus*, an American Eocene Primate." *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, (N. S.), Vol. Vol. 3, pp. 49-243.
- 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.
- Kay, R. F., 1977. "The Evolution of Molar Occlusion in the Cercopithecidae and Early Catarrhines." *Amer. Journ. Phys. Anthro.*, Vol. 46, pp. 327-352.
- Remane, A., 1960. "Zähne und Gebiss." in: Hofer, H. A., A. H. Schultz & D. Starck (Ed.), *Primatologia*, Vol. 3, Karger, Basel, pp. 637-846.
- Setoguchi, T., T. Watanabe & T. Mouri, 1981. "The Upper Dentition of *Stirtonia* (Ceboidea, Primates) from the Miocene of Colombia, South America and the Origin of the Postero-internal Cusp of Upper Molars of Howler Monkeys (*Alouatta*)." *Kyoto Univ. Overseas Res. Rep. of New World Monkeys*, Vol. 2, pp. 51-60.
- , T. Watanabe, N. Shigehara, T. Mouri & A. Cadena, 1983. "La Dentadura Superior de *Stirtonia* (Ceboidea, Primates) del Mioceno de Colombia y del Origen de la Cuspide Postero-interna de los Molares Supiores en los monos ahulladores (*Alouatta*)." *Ibid.*, Vol. 3, pp. 1-11.
- Stehlin, H. G., 1916. "Die Säugetiere des schweizerischen Eozäns, 7. Teil, 2. Hälfte. *Caenopithecus-Necrolemur-Microchoerus-Nannopithecus-Anchomomys-Periconodon-Amphiomyds-Heterochimys-Heterochiromys-Nachträge zu Adapis*. Schlussnetrachtungen zu den Primaten." *Abh. Schweiz. paläont. Ges.*, Vol. 38, pp. 1165-1298.
- Stirton, R. A., 1951. "Cebooid Monkeys from the Miocene of Colombia." *Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.*, Vol. 28, pp. 315-356.