

PRIMATES: FILOGENIA E HISTORIA BIOGEOGRAFICA

ROBERT HOFFSTETTER*

L'ambition ultime de la science entière est d'élucider
les relations de l'homme à l'univers.

JACQUES MONOD: *Le hasard et la nécessité*,

RESUMEN.—Numerosos trabajos recientes (paleontología, anatomía, bioquímica, paleobiogeografía) permiten bosquejar la historia de los Primates y discutir su origen, delimitación, filogenia y clasificación.

Los límites del orden han sido precisados; tan sólo queda el problema de los Microsyopidae, del cual depende todavía la formulación de una diagnosis del grupo.

Según CLEMENS, *Purgatorius* es un auténtico Primate, emparentado con los Paromomyidae y probablemente derivado de los Erinaceomorpha. Pero sería temerario colocarlo en el origen de todos los Primates y situar la cuna de éstos en Norteamérica. De hecho, es el precursor y quizás el antecesor de los Plesiadapiformes, los cuales han realizado una radiación adaptativa notable, pero limitada en el tiempo (Cretáceo superior-Eoceno) y en el espacio (Norteamérica-Europa: pero *Azibius*, del Eoceno del Sahara, podría sugerir una penetración en Africa).

Los demás Primates se dividen precozmente en Strepsirhini y Haplorhini, dicotomía confirmada por GOODMAN (bioquímica) y LUCKETT (placentación), pero negada por GINGERICH (cuya filogenia se basa esencialmente en caracteres dentarios).

Los Strepsirhini (=Lemuriformes s.l.), bien delimitados, plantearon problemas filogenéticos, hoy clarificados. Probablemente oriundos de Africa (pero no se conocen allí fósiles antiguos, por falta de yacimientos adecuados), invadieron Laurasia en el Eoceno: éstos son los Adapoidea, que se extendieron ampliamente, pero se extinguieron temprano en el Oligoceno, por lo menos en Norteamérica y Europa. Otra migración alcanzó Madagascar (Eoceno?), donde dio origen a una radiación notable: Lemuroidea (a los que conviene restituir los Cheirogaleidae) y Daubentonioidea (precozmente divergentes, a pesar de algunas opiniones contrarias). En Africa, los Lorisioidea (más próximos a los Lemuroidea de lo que se ha creído) no están atestiguados antes del Mioceno, y se extienden luego a Asia meridional.

* Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

y/o: Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, 4, Place Jussieu, T. 25, 75230 Paris Cedex 05.

Los Haplorhini se parten en dos grupos, Tarsiiformes y Simiiformes, diferenciados por segregación geográfica al Norte y al Sur de la Tetis.

Los Tarsiiformes, exclusivamente laurasiáticos, conocieron un éxito notable en el Paleógeno, pero los fósiles neógenos (que deberían existir en Asia) son prácticamente desconocidos. El Tarsio actual, probablemente refugiado en las islas del Sud-Este asiático a consecuencia de la invasión de Primates africanos, queda muy aislado.

Los Simiiformes, inicialmente confinados en tierras australes, se originaron probablemente en Africa, donde los Monos oligocenos del Fayum han debido tener antecesores (desconocidos por falta de yacimientos). Una rama precoz logró cruzar el Atlántico para colonizar a Sudamérica a partir del Oligoceno: se trata de los Platirrhini, cuyo origen africano está siempre mejor argumentado (mientras las otras hipótesis quedan frágiles); alcanzaron luego las Antillas (por mar) y más tarde América Central (por Panamá). En Africa, los Catarrhini se diferenciaron en seis familias (una efímera); algunos lograron vivir fuera de la selva; a partir del Mioceno, una comunicación terrestre restablecida permitió a las cinco familias restantes (incluso Homínidae), penetrar en Eurasia, algunas muy ampliamente.

Los Primates proporcionan datos paleogeográficos: conexión Norteamérica-Europa hasta el Eoceno inferior; luego aislamiento (endemismo) de Europa occidental hasta la "Grande Coupure"; conexión Africa-Eurasia antes del Eoceno y después del Oligoceno. Pero lograron franquear barreras marinas: colonización de Madagascar y Sudamérica a partir de Africa. La segregación geográfica desempeñó un papel esencial en su diferenciación: Plesiadapiformes en Norteamérica; Adapinae y Microchoerinae en Europa; Lemuroidea y Daubentonioidae en Madagascar; Tarsiiformes en Laurasia; Catarrhini en Africa y Platyrrhini en Sudamérica. Obviamente, tal como para otros grupos, su evolución hizo intervenir factores no sólo genéticos y ecológicos, sino también geográficos.

RESUME.—De nombreux travaux récents (paléontologie, anatomie, biochimie, paléobiogéographie) permettent d'esquisser l'histoire des Primates et d'en discuter l'origine, la compréhension, la phylogénie et la classification.

Les limites de l'ordre ont été précisées; seul demeure le problème des Microsyopidae, dont dépend en définitive la formulation d'une diagnose du groupe.

Selon CLEMENS, *Purgatorius* est bien un Primate, apparenté aux Paromomyidae, et probablement dérivé des Erinaceomorpha. Mais il serait téméraire de le placer à l'origine de tous les Primates et de situer le berceau de ceux-ci en Amérique du Nord. C'est en fait le précurseur et peut-être l'ancêtre des Plesiadapiformes, qui ont subi une radiation adaptative notable, mais limitée dans le temps (Crétacé supérieur-Eocène) et dans l'espace (Amérique du Nord et Europe: mais *Azibius*, de l'Eocène du Sahara, pourrait suggérer une pénétration en Afrique).

Le reste des Primates se divise précocement en Strepsirhini et Haplorhini, dichotomie confirmée par GOODMAN (biochimie) et LUCKETT (placentation), mais niée par GINGERICH (autre phylogénie, basée essentiellement sur des caractères dentaires).

Les Strepsirhini (=Lemuriformes s.l.), bien délimités, ont posé des pro-

blèmes de phylogénie, aujourd'hui clarifiés. Probablement nés en Afrique (mais on n'y connaît pas de fossiles anciens, faute de gisements adéquats), ils envahissent la Laurasie à l'Eocène, avec les Adapoidea qui s'étendent largement mais s'éteignent au début de l'Oligocène, au moins en Amérique du Nord et en Europe. Une autre migration atteint Madagascar (à l'Eocène?), où elle donne naissance à une radiation remarquable: Lemuroidea (auxquels il convient de restituer les Cheirogaleidae) et Daubentonioidea (précocement divergents, malgré quelques opinions contraires). En Afrique, les Lorisoidea, plus proches des Lemuroidea qu'on ne l'a cru, ne sont attestés qu'à partir du Miocène, et s'étendent alors en Asie du Sud.

Les Haplorhini se scindent en deux groupes, Tarsiiformes et Simiiformes, différenciés par ségrégation géographique au Nord et au Sud de la Tethys.

Les Tarsiiformes, exclusivement laurasiatiques, ont connu un succès notable au Paléogène, mais les fossiles néogènes (qu'on devrait trouver en Asie) sont pratiquement inconnus: le Tarsier actuel, probablement refoulé dans les îles du Sud-Est Asiatique par l'invasion des Primates africains, reste très isolé.

Les Simiiformes, initialement confinés dans des terres australes, sont probablement originaires d'Afrique, où les Singes oligocènes du Fayoum ont dû avoir des ancêtres (inconnus par manque de gisements). Une branche précoce a dû franchir l'Atlantique pour coloniser l'Amérique du Sud dès l'Oligocène: ce sont les Platyrrhini, dont l'origine africaine est de mieux en mieux argumentée (tandis que les autres hypothèses restent fragiles); ils ont atteint ensuite les Antilles (par mer) et plus tardivement l'Amérique Centrale (par Panama). En Afrique les Catarrhini se sont différenciés en six familles, dont une éphémère; certains ont réussi à vivre hors de la forêt; à partir du Miocène, le rétablissement d'une communication terrestre a permis aux cinq familles restantes (dont les Hominidae) de pénétrer en Eurasie, certaines très largement.

Les Primates nous apportent des indications paléogéographiques: liaison Amérique du Nord-Europe jusqu'à l'Eocène inférieur; ensuite isolement (endémisme) de l'Europe occidentale jusqu'à la "Grande Coupure"; liaison Afrique-Eurasie avant l'Eocène et après l'Oligocène. Mais ils ont réussi à franchir des mers: colonisation de Madagascar et de l'Amérique du Sud à partir de l'Afrique. La ségrégation géographique a joué un rôle essentiel dans leur différenciation: Plésiadapiformes en Amérique du Nord; Adapinae et Microchoerinae en Europe; Lemuroidea et Daubentonioidea à Madagascar; Tarsiiformes en Laurasie; Catarrhini en Afrique et Platyrrhini en Amérique du Sud. Manifestement, comme pour beaucoup d'autres groupes, leur évolution a fait intervenir des facteurs non seulement génétiques et écologiques, mais aussi géographiques.

SUMMARY.—Numerous recent works (paleontology, anatomy, biochemistry, paleobiogeography) allow to give a sketch of the history of the Primates, and to discuss their origin, comprehension, phylogeny and classification.

The limits of the orden have been made more precise; the only remaining problem is that of the Microsyopidae, to which is linked ultimately the possibility of a diagnosis of the group.

According to CLEMENS, *Purgatorius* is indeed a Primate, related to the

Paromomyidae, and probably derived from the Erinaceomorpha. But it would be rash to place it at the origin of all Primates and to locate their cradle in North America. It is the forerunner and perhaps the ancestor of the Plesiadapiformes, which enjoyed a noticeable adaptive radiation, limited however in time (late Cretaceous-Eocene) and space (North America and Europe: but *Azibius*, from the Eocene of the Sahara, might suggest an extension to Africa).

Other Primates split at an early date into Strepsirhini and Haplorhini, a dichotomy confirmed by GOODMAN (biochemistry) and LUCKETT (placentation), but rejected by GINGERICH (whose phylogeny is based essentially on dental characters).

The well delineated Strepsirhini (=Lemuriformes s.l.) have raised phylogenetic problems which are now somewhat clearer. Originating probably in Africa (although no early fossils are known there, for lack of suitable fossiliferous localities), they invaded Laurasia at the beginning of the Eocene, with the Adapoidea, which spread widely, but became extinct early in the Oligocene, at least in North America and Europe. Another migration reached Madagascar (during the Eocene?), where it gave rise to a remarkable radiation: Lemuroidea (to which the Cheirogaleidae should be restored) and Daubentonioidea (which have split off early, despite contrary opinions). In Africa, the Lorisioidea (closer to the Lemuroidea than was believed) are unknown before the Miocene, and then reach Southern Asia.

The Haplorhini split into two groups, Tarsiiformes and Simiiformes, which have differentiated through geographical segregation North and South of the Tethys.

The exclusively Laurasian Tarsiiformes have enjoyed considerable success in the Paleogene, but Neogene fossils (expectable in Asia) are all but unknown. The recent *Tarsius*, probably driven into the islands of South-East Asia by the invasion of the African Primates, is still much isolated.

The Simiiformes, initially restricted to southern lands, probably originated in Africa where the Oligocene monkeys from the Fayum must have their ancestors (unknown, however, for lack of fossiliferous localities). The Atlantic must have been crossed by an early offshoot, the Platyrrhini, whose African origin is increasingly well supported (while other hypotheses remain fragile); they colonized South America as early as the Oligocene, and have then reached the West Indies (by sea), and still later Central America (through Panama). In Africa, the Catarrhini have differentiated into six families (one of which short-lived); some of them have succeeded in living outside the forest; from the Miocene onward, a reestablished land connection has allowed the five then living families (among which the Hominidae) to enter Eurasia, some of them spreading out widely there.

The Primates provide us with paleogeographical data: a connection between North America and Europe until the early Eocene; then isolation (endemism) of Western Europe until the "Grande Coupure"; a connection between Africa and Eurasia before the Eocene and after the Oligocene. But they were able to cross some seas: colonization of Madagascar and South America from Africa. Geographical segregation has played an essential part in their differentiation: Plesiadapiformes in North America; Adapinae and Microchoerinae in Europe; Lemuroidea and Daubentonioidea in Madagascar;

Tarsiiformes in Laurasia; Catarrhini in Africa and Platyrrhini in South America. Obviously, as for many other groups, their evolution has involved not only genetic and ecological factors, but also geographical ones.

INTRODUCCION

Los Primates han sido objeto de múltiples investigaciones, y la producción bibliográfica correspondiente, enorme, va creciendo cada año. De hecho, el interés preferencial del Hombre para la historia de sus antecesores y de sus colaterales es legítimo, con tal que los hechos y sus interpretaciones no sean deformados por una posición antropocéntrica, la cual llevaría fatalmente a concepciones finalistas.

Sin embargo, nuestra documentación paleontológica queda muy fragmentaria, tratándose de un grupo fundamentalmente ligado a la selva tropical, o sea un medio ambiente no favorable a la fosilización.

De esto resulta un serio handicap para restituir la filogenia del orden. Felizmente otras ciencias, tales como anatomía comparada, cariólogía, bioquímica (incluso inmunología), ecología y etología, aportan su valiosa ayuda a la paleontología. Merced a investigaciones multidisciplinarias, progresos sustanciales han sido realizados en este campo, durante los últimos años.

La paleobiogeografía tropieza con dificultades mayores, siendo imprescindibles los fósiles para conocer los Primates extinguidos y su distribución en el tiempo y en el espacio. En verdad, tenemos una documentación satisfactoria sobre América del Norte. Pero nuestra información al respecto de los demás continentes presenta enormes vacíos. Así América Central no ha librado todavía ningún Primate fósil. En la zona intertropical de Sudamérica, el único representante conocido antes del Mioceno medio es un Mono del Oligoceno inferior de Bolivia (*Branisella*). En Europa, no tenemos ninguna información sobre los Primates anteriores al Paleoceno superior. En Asia, las pocas formas pre-miocenas provienen del Eoceno superior de Birmania y de China; para algunas, su atribución a los Primates ha sido negada (*Lantianius*, restituido a los Artiodáctilos por GINGERICH, 1976a) o puesta en duda (*Pondaungia*, p. ej.); para otras, la posición infraordinal o aún subordinal, queda muy insegura. En Africa, antes del Mioceno, los únicos yacimientos productivos corresponden al Oligoceno del Fayum (Egipto: Monos variados) y al Eoceno del Sahara occidental (Argelia: *Azibius*, de posición dudosa), o sea únicamente en el Norte del continente. En Madagascar, todos los fósiles recolectados pertenecen al Holoceno y se sitúan entre 1000 y 3000 años A.P. (TATTERSALL, 1973). Huelga mencionar aquí Australia, Nueva Guinea

y Nueva Zelanda, todas tierras que los Primates (con excepción del Hombre) no parecen haber alcanzado nunca.

Conviene notar, sin embargo, que los fósiles ya recolectados aportan una información irreemplazable. Pero las lagunas deben llenarse por especulaciones, las cuales dependen estrechamente de nuestros conocimientos sobre la paleogeografía. Vale decir que la reciente resurrección, en este campo, de los conceptos movelistas (deriva de los continentes, teoría de las placas) obliga a reconsiderar los problemas de migraciones y colonizaciones, sugiriendo respuestas a cuestiones que parecían insolubles. Pero las síntesis son todavía difíciles y se vuelven rápidamente caducas. Así mi reciente ensayo (HOFFSTETTER, 1974b) ya requiere varias modificaciones, a la luz de los trabajos en curso.

DELIMITACION Y CLASIFICACION DE LOS PRIMATES

Los Primates actuales constituyen un conjunto bien delimitado, aunque dos pequeños grupos, Dermoptera (=Galeopitecos) y sobre todo Tupaiidae, ahora excluidos del orden, hayan provocado discusiones. En verdad, estos dos grupos presentan con los Primates un parentesco, sugerido por la anatomía comparada y confirmado por estudios bioquímicos (véase Fig. 6, según GOODMAN, 1975). A tal punto que MCKENNA (1975) revalida el taxón Archonta Gregory, 1910 (superorden o "granorder"), reuniendo los tres grupos mencionados y también los Murciélagos.

Volviendo a los Primates, hay acuerdo general para incluir en ellos los Simiiformes¹ (=Anthropoidea = Monos y Hombres), los Tarsiiformes (el Tarsio), los Lemuriformes (Primates de Madagascar) y los Lorisiformes (Lorises asiáticos, Gálagos y Potos africanos). Estos grupos se reconocen generalmente como infraórdenes. Sin embargo, los estudios modernos revelan, entre los dos últimos, un parentesco más estrecho de lo que se creía, de modo que hay una tendencia para reunirlos en un mismo infraorden, Lemuriformes s.l.

Muchos fósiles, sobre todo a partir del Oligoceno, entran sin dificultad en los tres infraórdenes citados, aunque algunos representan familias extinguidas. Pero todos los Primates conocidos en el Cretáceo y en el Paleoceno, y también unos pocos del Eoceno, constituyen un infraorden distinto (Plesiadapiformes = Paromomyiformes)², que incluye el primer representante del orden: *Purgatorius*.

¹ Nombre propuesto (R. HOFFSTETTER, 1974a, 1974b) para reemplazar a Anthropoidea, que se presta a confusión.

² El infraorden Plesiadapiformes SIMONS & PILBEAM (*in* SIMONS, 1972) y el suborden Paromomyiformes SZALAY, 1973, han sido propuestos con la misma significación, pero con rango taxonómico distinto. Usaremos el primero de estos dos sinónimos.

En cambio ciertas familias extinguidas (Anagalidae y Apatemyidae), que varios autores incluían en los Primates, están actualmente excluidas del orden. Unas dudas subsisten al respecto de los Microsyopidae, que tienen todavía sus defensores (BOWN & GINGERICH, 1973; BOWN & ROSE, 1976; véase más adelante): es un problema importante, que concierne los límites del orden y por consiguiente su diagnóstico.

La clasificación subordinal de los Primates, o sea el agrupamiento de los varios infraórdenes reconocidos, se presta a discusión. Algunos autores siguen todavía los antiguos conceptos, oponiendo los Primates superiores o Simios (=Simiiformes = Anthropeidea) a los inferiores, o Prosimios (Plesiadapiiformes, Lemuriformes s.l. y Tarsiiformes). Se trata claramente de una clasificación tipológica u "horizontal", basada sobre un cierto nivel (o grado) evolutivo, y no en las relaciones filogenéticas. Pero, al respecto de estas relaciones, dos hipótesis principales se oponen (Fig. 1).

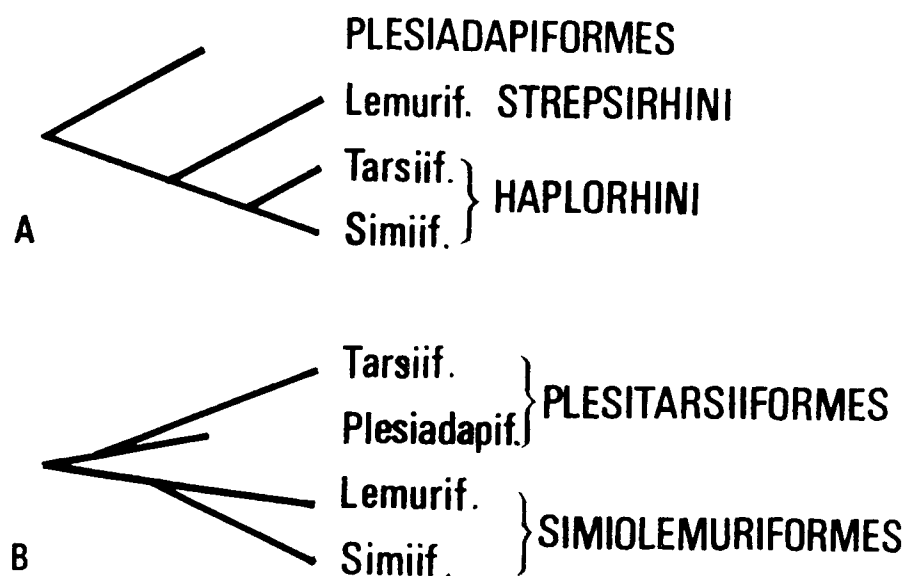


FIG. 1

Filogenia de los Primates y clasificación correspondiente

A) según la mayoría de los autores modernos;

B) según GINGERICH

Según la primera (Fig. 1A), una dicotomía precoz separa los Plesiadapiiformes de los demás Primates. Estos a su vez se dividen en dos subórdenes: Strepsirhini (Lemuriformes s.l.) y Haplorhini (Tarsiiformes y Simiiformes, resultando éstos de una tercera bifurcación). Esta filogenia se apoya sobre varias bases, tanto anatómicas (incluso órganos blandos; véase Fig. 5, según

LUCKETT), como bioquímicas (véase Fig. 6, según GOODMAN), y aún paleobiogeográficas. Por eso la misma tiene un amplio consenso entre los autores modernos.

En cambio GINGERICH (1973-1976) defiende una posición distinta. Según él (Fig. 1 B), los Tarsiiformes derivarían de los Plesiadapiformes, mientras los Simiiformes se injertarían en los Lemuriformes. De donde una división en dos subórdenes, Plesitarsiiformes y Simiolemuriformes. El autor se basa esencialmente en caracteres dentarios, con observaciones muy agudas e interpretaciones originales. Pero es posible que ciertas semejanzas resulten de convergencias y, de todos modos, otros criterios sugieren relaciones filogenéticas diferentes (véase Figs. 5 y 6) que se oponen a las concepciones de GINGERICH³.

Finalmente, adoptaremos la clasificación siguiente (véase también Fig. 2 para la distribución espacial y temporal).

CLASIFICACION ADOPTADA

S.O. e I.O. † PLESIADAPIFORMES = PAROMOMYIFORMES

- † *Paromomyoidea*: † Paromomyidae (incl. † Purgatorinae);
† Picrodontidae⁴.
- † *Plesiadapoidea*: † Plesiadapidae (incl. † Saxonellinae);
† Carpolestidae.

S.O. STREPSIRHINI

I.O. LEMURIFORMES s.l. (incl. LORISIFORMES)

- † *Adapoidea*: † Adapidae (incl. † Notharctinae).
- Lemuroidea*: Lemuridae; † Megaladapidae; Cheirogaleidae;
Indriidae (incl. † Archaeolemurinae y
† Palaeopropithecinae).
- Daubentonioidea*: Daubentoniidae.
- Lorisoidea*: Lorisidae (incl. Galaginae y Perodicticinae).

³ Repetidamente, en este artículo, expreso mi desacuerdo con ciertas opiniones de mi excelente colega, Dr. Ph. GINGERICH. Que no se vea en esto una oposición sistemática. Aprecio como lo merecen los valiosos trabajos de Ph. GINGERICH y su independencia de espíritu. Pero lamento no poder aceptar sin más argumentos algunas interpretaciones y conclusiones, a veces algo atrevidas.

⁴ Los Paromomyoidea incluirían también a los † Microsyopidae, en el concepto de BOWN, GINGERICH y ROSE.

S.O. HAPLORHINI

I.O. Tarsiiformes

Tarsioidae: † Omomyidae (incl. † Anaptomorphinae);
Tarsiidae (incl. † Microchoerinae?).

I.O. Simiiformes (=Simii = Anthropoidea)

Platyrrhini

Ceboidea: Cebidae (incl. † Xenothricinae);
Callithricidae (incl. Callimiconinae)⁵.

Catarrhini

Cercopithecoidea: † Parapithecidae? ⁶; Cercopithecidae.
Hominoidea: Hylobatidae; Pongidae; Hominidae; † Oreopithecidae?

Purgatorius y el origen de los primates

VAN VALEN & SLOAN (1965) describieron los más antiguos Primates conocidos hasta ahora, cuyos restos fueron recolectados en Montana (EE.UU.). Se trata del género *Purgatorius* (de Purgatory hill), con dos especies: *P. unio*, del Paleoceno inferior, y *P. ceratops* del Lanciense (Cretáceo sup.). De la última, no se conoce sino un diente único (M_2 inf.: Fig. 3A). Pero la primera está ahora ilustrada, además del tipo (Fig. 3B), por varios centenares de dientes, algunos asociados sobre fragmentos óseos, lo que permitió a CLEMENS (1974) ordenar los dientes y restituir la serie inferior (Fig. 3C). Dicho autor pudo así confirmar la pertenencia del fósil a los Primates y establecer su compatibilidad con la familia Paromomyidae. Parece legítimo interpretarlo como un posible antecesor de los Paromomyidae y aún del conjunto de los Plesiadapiformes. Hasta ahora, es el único Primate anterior al Paleoceno medio, y no se lo conoce fuera de Norteamérica. Pero sería temerario considerarlo como la cepa de todos los Primates, y América del Norte como la cuna del orden. CLEMENS opina que *Purgatorius* no se coloca en la ascendencia de los

⁵ Los Ceboidea incluyen *Branisella*, de posición incierta: ¿Cévido primitivo? ¿Familia o subfamilia propia?

⁶ Es posible que los Parapithecidae africanos pertenezcan en realidad a los Platyrrhini s.l.: véase Addendum: p. 250.

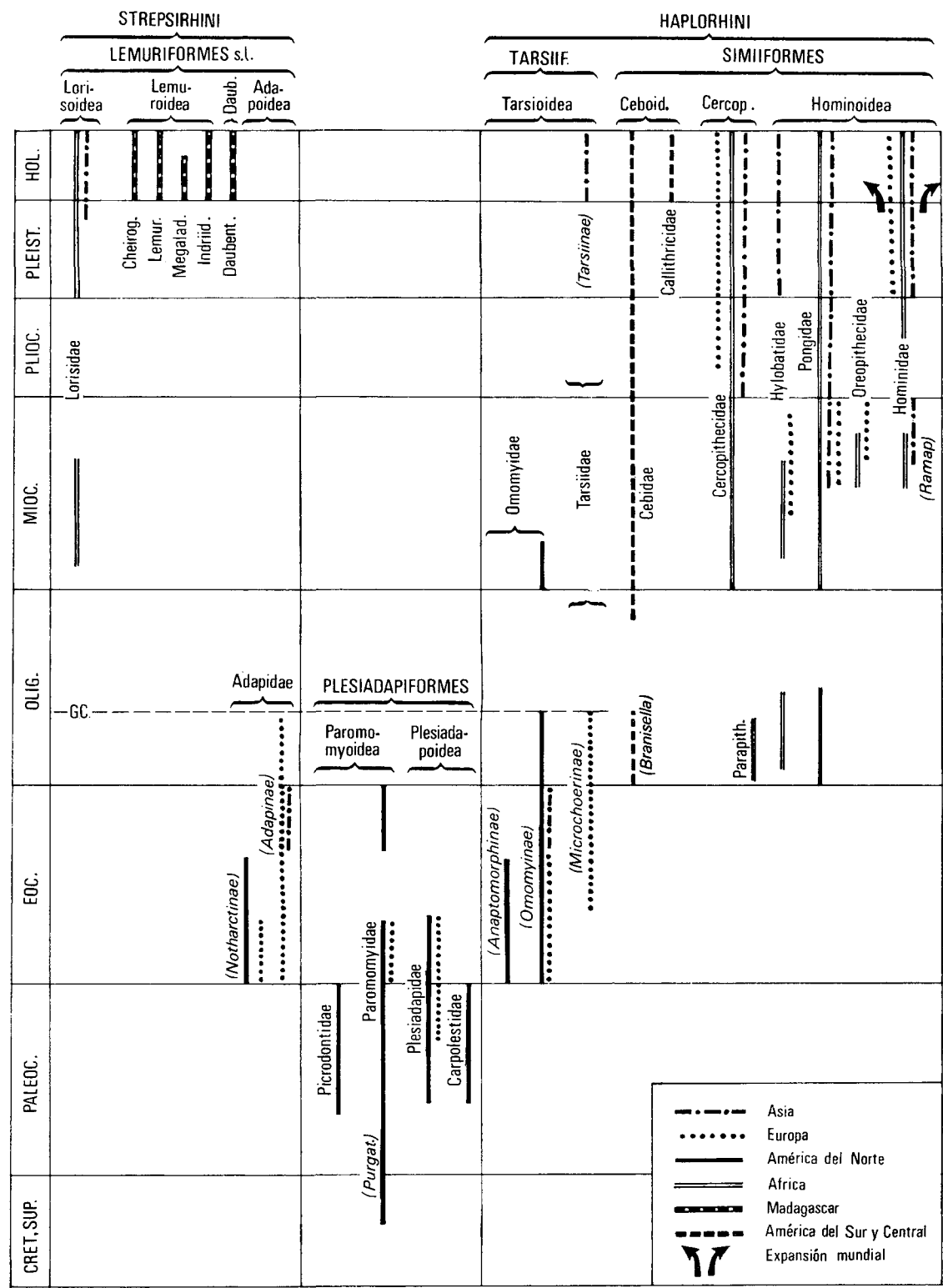


FIG. 2

Distribución de los Primates en el tiempo y en el espacio

G.C. = "Grande coupure de STEHLIN" (cambio fáunico en Europa occidental) que ciertos autores (tesis CAVELIER) proponen adoptar como límite superior del Eoceno

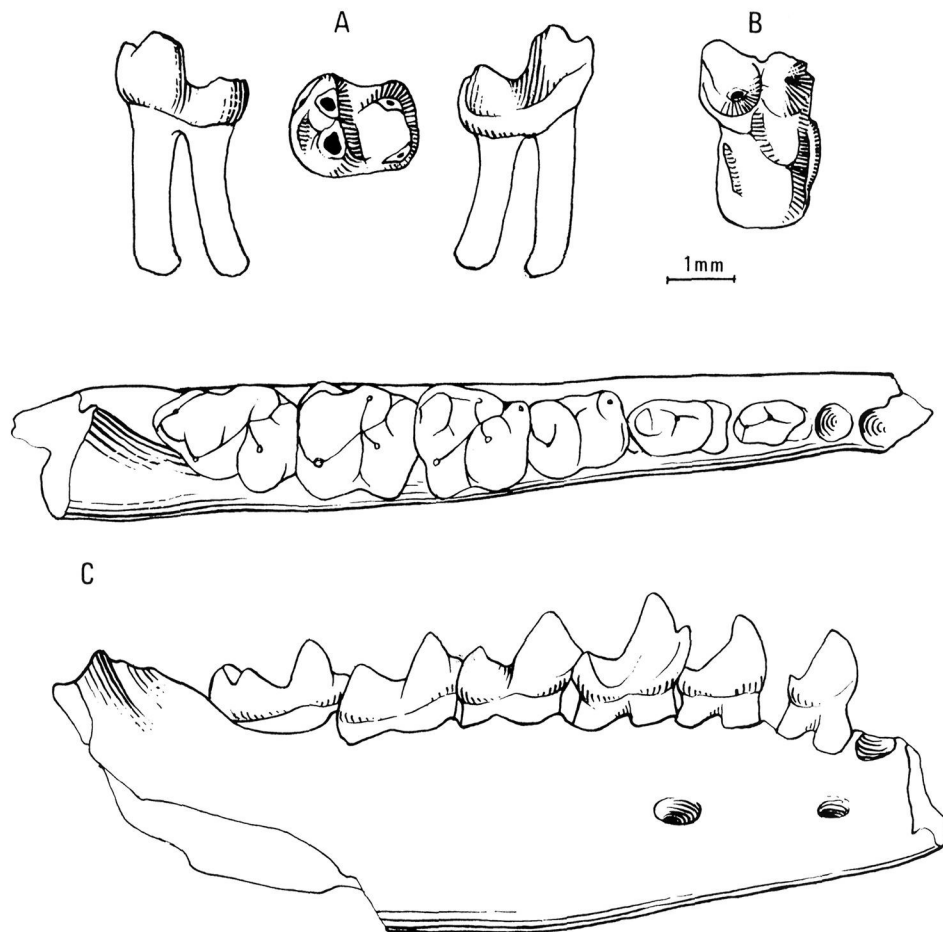


FIG. 3

Los más antiguos Primates: género Purgatorius, de Montana (EE.UU.)

A) *P. ceratops*, del Cretáceo superior, tipo y única pieza conocida (M_2), según VAN VALEN & SLOAN (1965).

B) *P. unio*, del Paleoceno inferior, tipo (M^2), según VAN VALEN & SLOAN (1965).

C) *P. unio*, rama mandibular, según CLEMENS (1974).

Omomyidae (Tarsiiformes). Por otra parte, los Lemuriformes norteamericanos aparentemente son inmigrantes procedentes de Europa (y quizás originarios de Africa); de modo que es muy improbable que puedan arraigarse en Norteamérica. En verdad no conocemos nada del antecesor común de los Plesiadapiformes, Strepsirhini y Haplorhini. Antes de poder especular sobre su posible lugar de origen, hay que esperar descubrimientos en el Cretáceo superior de los varios continentes.

Con todo, respecto del grupo de donde pueden derivar los Primates, el estudio de *Purgatorius* nos trae una información valiosa. Según CLEMENS, no

puede tratarse de los Leptictidae ni de los Palaeoryctidae, que ciertos autores han encarado como posibles cepas. En cambio, *Purgatorius* (y quizás el conjunto de los Primates) podría derivar de los Insectívoros erinaceomorfos, de los cuales un representante ha sido descubierto (Fox, 1970) en el Campaniense (Cretáceo superior) de Alberta (Canadá).

LOS PLESIADAPIFORMES:

UNA RADIACION PRECOZ DE LOS PRIMATES

Resultando de la primera dicotomía de los Primates, los Plesiadapiformes constituyen, en nuestro concepto, el grupo hermano del conjunto Strepsirhini + Haplorhini. Presentaron una radiación precoz, limitada a la vez en el tiempo (Cretáceo terminal — Eoceno) y en el espacio (América del Norte y Europa). El grupo parece originario de Norteamérica, donde tuvo su mayor diversificación (cuatro familias) en el Paleoceno superior. De allí, dos de estas familias se extendieron a Europa, donde se conocen 6 géneros, de los cuales 3 están también presentes en Norteamérica. Tenemos aquí una prueba más de la existencia, entre los dos continentes, de una comunicación terrestre, que se rompió durante el Eoceno (terminación de la apertura del Atlántico Norte). Los Plesiadapiformes no parecen haber alcanzado los continentes australes, a menos que el enigmático *Azibius* (Eoceno del Sahara occidental), sea un miembro de ellos, como lo supuso SUDRE (1975) (pero GINGERICH, 1976b, piensa ahora que podría tratarse mejor de un Lemuriforme). La ausencia de los Plesiadapiformes en Asia es más curiosa: se sabe que este continente fue separado de Europa por un brazo de mar al Este del Ural (estrecho de Turgai) hasta dentro del Oligoceno; en cambio el “puente” de Bering facilitaba el pasaje de ciertos Mamíferos, pero no el de los Primates, aparentemente detenidos por la latitud elevada del istmo.

De las cuatro familias que forman el suborden, los Paromomyidae (Fig. 4B), que incluyen *Purgatorius*, son los más primitivos; sin embargo, algunas formas terminales, como *Phenacolemur*, presentan diferenciaciones marcadas. Los Picrodontidae, localizados en el Paleoceno norteamericano, representan una rama lateral, con molares muy peculiares, adaptados a un régimen frugívoro (véase SZALAY, 1968). Otra familia, Plesiadapidae (Fig. 4A), se orienta hacia tipos “rodentiformes”. Por fin ciertas formas (revisadas por ROSE, 1975) imitan curiosamente a los Multituberculata y a ciertos Marsupiales, en particular por la especialización de un premolar (P_4 de los Carpolestidae norteamericanos; P_3 de los Saxonellinae europeos) agrandado y cortante (Fig. 4C, D).

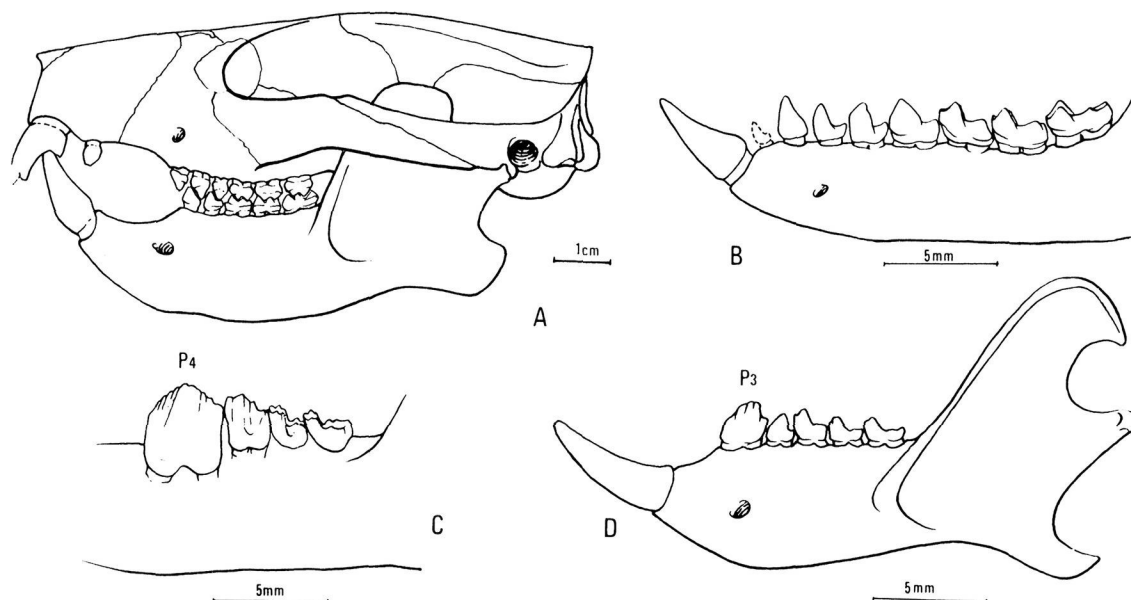


FIG. 4

Algunos Plesiadapiformes, del Paleoceno

- A) *Plesiadapis*, según SZALAY: Europa y Norteamérica.
- B) *Plesiolestes*, según GINGERICH (género primitivo atribuido a los *Microsyopidae* por BOWN & ROSE, 1976): Norteamérica.
- C) *Carpolestes*, según ROSE: Norteamérica.
- D) *Saxonella* (género europeo), según SZALAY.

BOWN & GINGERICH (1973) mantienen en los Plesiadapiformes una quinta familia norteamericana, los *Microsyopidae*, esencialmente a base de la morfología dentaria. También SZALAY (1969) había propuesto esta inclusión. Pero luego la rechazó y finalmente (SZALAY, 1975a, p. 100) aporta nuevos argumentos en contra, apoyándose en la anatomía craneana basal, y discutiendo el significado de ciertos caracteres dentarios que podrían resultar de convergencias. BOWN & ROSE (1976) vuelven a defender la inclusión, dando una nueva definición de los *Microsyopidae* e incluyendo en ellos varios géneros anteriormente atribuidos a los *Paromomyidae*. Sería prematuro tomar posición sobre este problema que, en realidad, es el del límite del orden Primates. Provisionalmente, mantengo en mis cuadros la concepción clásica de los *Paromomyidae*, y dejo a un lado los *Microsyopidae* (s.s.), sin prejuzgar el porvenir.

De todos modos, los Plesiadapiformes se extinguen en el Eoceno, pero podrían haber dado origen a otro grupo. Varios autores supusieron que los Tarsiiformes (y especialmente los *Omomyidae*) derivan de ellos, y GINGERICH (1976b, p. 96) considera que "the linking is relatively well documented", opinión esta que la mayoría de los otros especialistas no comparten.

DICOTOMIA STREPSIRHINI - HAPLORHINI:

VIDA NOCTURNA Y DIURNA

Bruscamente, al principio del Eoceno, dos nuevos infraórdenes aparecen, a la vez en Norteamérica y en Europa. Se trata de los Lemuriformes (fam. Adapidae) y de los Tarsiiformes (fam. Omomyidae). No se conoce con seguridad su lugar de origen. Pero la información paleontológica sugiere que los Adápidos, llegados primero a Europa, pasaron luego a Norteamérica; los Omomyidae siguieron el camino inverso. De todos modos, estos dos grupos resultan de una dicotomía pre-eocena.

De los Simiiformes existen testimonios más tardíos a partir del Oligoceno inferior. Aparecen a la vez en Africa y en Sudamérica. Un problema se plantea al respecto de sus relaciones filogenéticas con los dos grupos anteriores.

Hay ahora casi unanimidad para reconocer un parentesco más cercano entre Simiiformes y Tarsiiformes que entre Simiiformes y Lemuriformes (véase Fig. 1A). HUBRECHT fue el primero en observar, desde el final del siglo XIX, que el Tarsio, por los caracteres de su placenta (discoidal y decidual), se asemeja a los Simiiformes, y que el conjunto se opone a los Lemuriformes (con placenta difusa, no decidual).

Más tarde, POCOCK (1918) mostró que los Strepsirhini (=Lemuriformes) poseen un rinario (rhinarium) cuya piel húmeda, sin pelos, alcanza el labio superior, y cuyas ventanas tienen un borde hendido (caracteres primitivos = plesiomorfos, heredados de los Insectívoros). En cambio, la nariz de *Tarsius*, con piel indiferenciada, peluda, y con ventanas no hendidas (caracteres derivados = apomorfos) concuerda con los Monos. En consecuencia, POCOCK reunió Monos y Tarsio bajo el nombre de Haplorhini (nariz simple), opuesto a Strepsirhini (=Lemuriformes s.l.).

Esta proposición cayó casi en el olvido, pero recientemente fue reforzada y adoptada por muchos autores. Ya desde 1970, consideraciones paleobiogeográficas me condujeron (HOFFSTETTER, 1972-1974) a considerar Tarsiiformes y Simiiformes como dos "grupos hermanos", diferenciados respectivamente al Norte y al Sur de la Tetis. LUCKETT (1975 y antes) amplió y profundizó las observaciones de HUBRECHT, llegando a un esquema muy demostrativo (Fig. 5): siguiendo los principios de HENNIG, estableció que, en lo que respecta a la placentación y anexos fetales, los Tarsiiformes y Simiiformes comparten seis caracteres derivados (sinapomorfías) mientras los caracteres homólogos de los Lemuriformes quedan al estado primitivo (plesiomorfo); esto prueba que Tarsiiformes y Simiiformes (Haplorhini) tienen un antecesor común posterior a la separación de los Lemuriformes (Strepsirhini).

Por su parte, los bioquímicos, a base de inmunodifusión (GOODMAN y

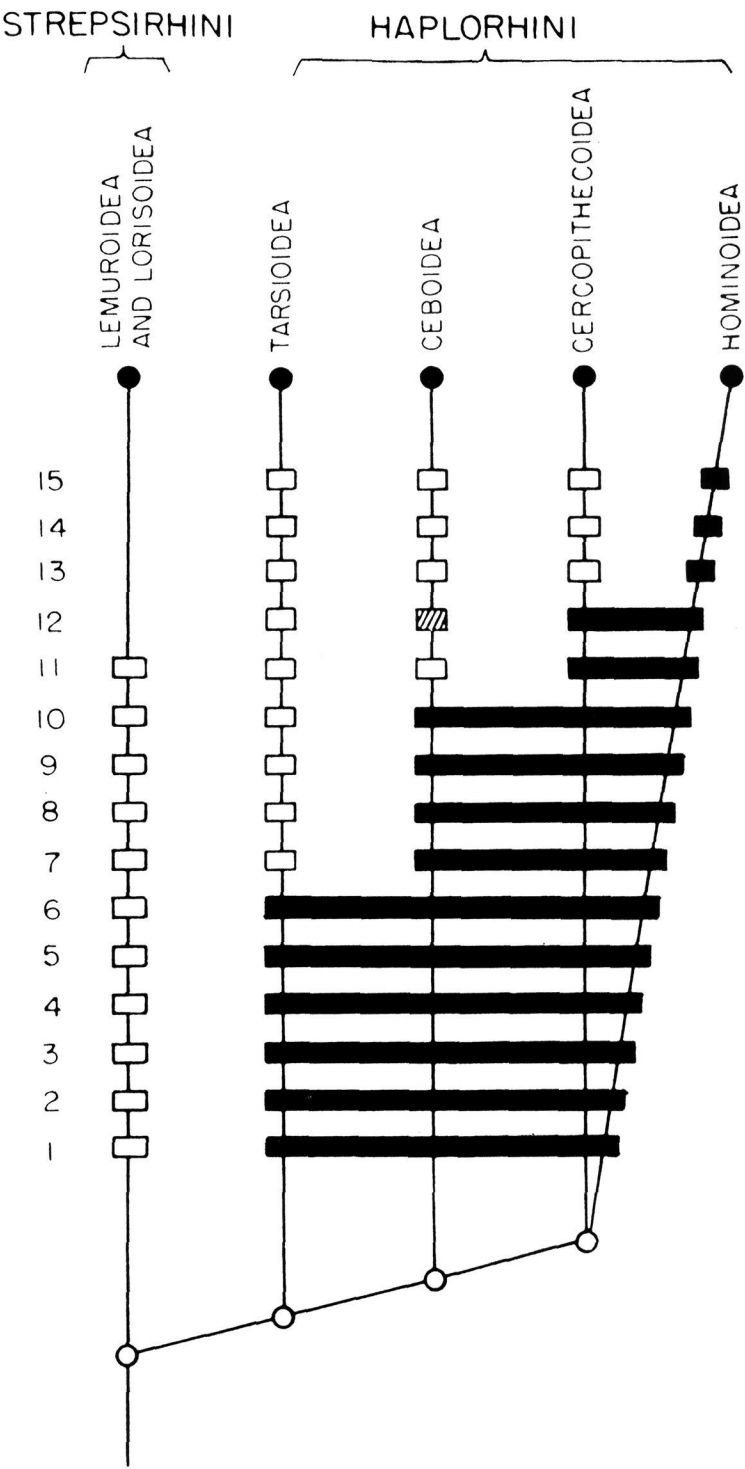


FIG. 5

Cladograma de los Primates establecido por LUCKETT (1975) a base de 15 caracteres de la placenta y de las membranas fetales. La barras negras indican sinapomorfías (caracteres derivados compartidos por varios taxones); las blancas corresponden al estado plesiomorfo (primitivo) del mismo carácter. La presentación y argumentación son las que proconiza HENNIG

otros) y del estudio molecular de los pigmentos sanguíneos (trabajos de BARNICOT, BOYER y otros), demostraron también que la dicotomía Tarsiiformes - Simiiformes es posterior a la que dio origen a los Lemuriformes (véase Fig. 6).

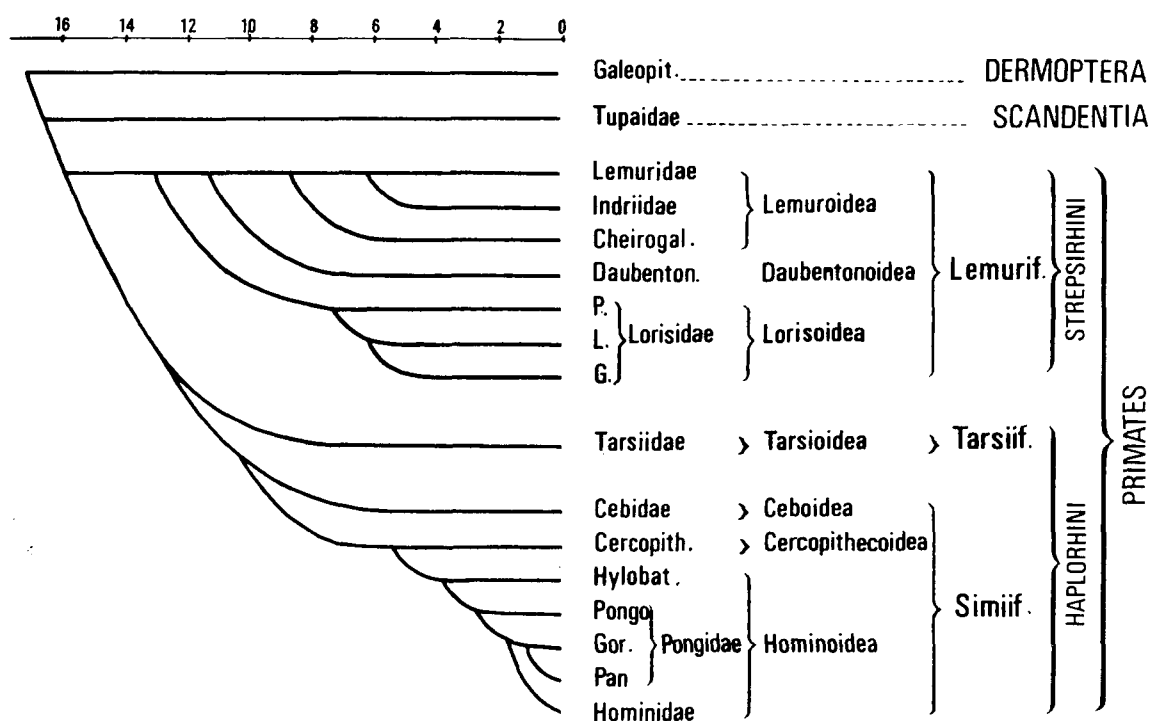


FIG. 6

Filogenia de los Archonta (Primates y grupos emparentados), establecida por GOODMAN (1975) a base de inmunodifusión. La escala indica las "distancias" o sea la antigüedad relativa de cada dicotomía.

La clasificación indicada corresponde a la adoptada en el presente texto. Difiere de aquella de GOODMAN, quien usó Hominidae en un sentido amplio, incluyendo dos subfamilias: Ponginae (Pongo) y Homininae (Gorilla, Pan, Homo). El autor traduce así fielmente su cladograma, y es verosímil que su clasificación se imponga rápidamente (véase el texto, p. 240). Otra diferencia, menos importante, consiste en dividir los Lorisoidea en tres familias, aquí adoptadas como meras subfamilias.

Es probable que esta dicotomía corresponde a una divergencia de los grupos resultantes hacia dos ritmos de vida: nocturno para los Strepsirhini, diurno para los Haplorhini (trabajos de CHARLES-DOMINIQUE y de R. D. MARTIN). En efecto la mayoría de los Strepsirhini actuales son nocturnos; tan sólo unos Lemuridae (*Lemur*, *Hap Alemur*, *Varecia*) e Indriidae (*Indri*, *Propithecus*), todos de Madagascar, son total o parcialmente diurnos, pero conservan en su ojo el tapetum lucidum característico de la visión nocturna. En cambio los Haplorhini son diurnos, con la excepción del Mono *Aotus* (Cebidae) y de *Tarsius* (Tarsiidae); pero la retina de éstos, si bien ha perdido

los conos (visión de los colores), conserva la fovea centralis (evidentemente heredada de antecesores diurnos) y no ha adquirido tapetum lucidum (el cual se desarrolla habitualmente con la visión nocturna, tanto en las Aves como en los Mamíferos).

Este conjunto coherente de observaciones, aporta bases sólidas al esquema de la Fig. 1A, a tal punto que, más o menos expresivamente, todos los participantes del Simposio de la Wenner Gren Foundation en Burg Wartenstein sobre "Phylogeny of the Primates" (1974, publ. 1975) lo adoptaron.

En cambio, GINGERICH (1973-1976) mantiene su posición, haciendo derivar los Simiiformes de los Lemuriformes, más precisamente de los Notharctinae, pero sus argumentos son discutibles. La posición "intermedia" atribuida por él a ciertos fósiles, no es demostrativa: para mí, *Apidium* es un auténtico Mono y la estructura de su oído no aporta ninguna prueba de parentesco con los Lemuriformes⁷; *Cercamoni* (descrito por GINGERICH, 1975b) es un Adárido y la separación de los alvéolos de su P₃ (el diente queda desconocido) no demuestra una relación filética con los Monos; *Amphipithecus* es posiblemente (y hasta probablemente) un Primate, de posición subordinal incierta, pero nuestra incertidumbre resulta de la insuficiencia del material y no de la posición "intermedia" del fósil entre Lemuriformes y Simiiformes⁸. Por fin, repetimos que la interpretación de GINGERICH está contradicha por varios estudios bioquímicos (GOODMAN) y anatómicos (LUCKETT, etc.), a los cuales GINGERICH no se refiere.

LOS STREPSIRHINI (=LEMURIFORMES s.l.): PROBLEMAS DE FILOGENIA

Todos los autores están de acuerdo en considerar legítimo el agrupamiento de los Adapoidea, Lemuroidea, Daubentonioidea y Lorisioidea, que constituyen el suborden Strepsirhini (=Lemuriformes s.l.). Pero los representantes actuales y fósiles forman tres grupos separados en el tiempo y en el espacio:

1) Un primer conjunto, Lemuroidea + Daubentonioidea, localizado en Madagascar, incluye todos los Primates de esta isla, actuales y subfósiles. No se conocen sus antecesores terciarios, ni aún pleistocenos.

⁷ GINGERICH no discutió ni refutó hasta ahora las objeciones formuladas contra su posición (HOFFSTETTER, 1974a, 1974b; HERSHKOVITZ, 1974b; SZALAY, 1975a).

⁸ El razonamiento de GINGERICH, aplicado a otros fósiles estudiados por él, conduciría a decir que *Lantianius* sugiere un parentesco entre Primates y Artiodactyla; *Azibius*, entre Plesiadapiformes y Lemuriformes; *Hoanghoni*, entre Tarsiiformes y Lemuriformes; etc.

2) Los Lorisoidea comprenden los Lorises asiáticos, así como los Potos y Gálagos africanos. Clásicamente, se admite una sola familia, Lorisidae, para el conjunto. Pero RADINSKY (1974) subraya las importantes diferencias presentadas por los encéfalos de los Lorises y Gálagos. GOODMAN (1975), sobre bases bioquímicas, va más lejos y distingue tres familias: Lorisidae, Galagidae y Perodicticidae. Aceptaremos estas subdivisiones, pero con rango de subfamilia. Algunos fósiles se recolectaron en el Mioceno de Africa. Pero casi nada se conoce en cuanto a fósiles asiáticos (según TATTERSALL, *Indraloris*, del Mioceno de la India, no sería un Lorísido).

3) Los Adapoidea (una familia: Adapidae), exclusivamente fósiles, constituyen un grupo esencialmente laurasiático. Su mayor radiación sucedió en Europa, con dos subfamilias, Adapinae (10 géneros) y Notharctinae (2 géneros), localizados en el Eoceno y Oligoceno inferior⁹. En Norteamérica, penetraron solamente los Notharctinae¹⁰, aparentemente procedentes de Europa, con 4 géneros repartidos en el Eoceno inferior y medio. En Asia, unos géneros del Eoceno han sido atribuidos con reserva a los Adapidae: *Hoanghoni* y *Lushius* de China (a veces interpretados como Tarsiiformes), *Amphipithecus* de Birmania (a veces atribuido a los Simiiformes o aún a los Condylarthra). Cabe notar que GINGERICH (1976b, p. 95) incluye con reserva *Indraloris* (Mioceno superior de la India) en su lista de los Adapinae, sin comentarios: sería un caso extraordinario de sobrevivencia, que necesita argumentos. Por fin *Azibius*, del Eoceno del Sahara occidental, está también interpretado ahora por GINGERICH (1976b) como un posible Lemuriforme.

Sin duda, los Adapidae representan el grupo más primitivo de los Strepsirhini (fórmula y morfología dentaria, anatomía craneana, etc.). Pero aparecen en Laurasia sin que se conozcan cepas locales. Es probable que su cuna se sitúe en Africa; y que de allí, alimentaron migraciones hacia Laurasia y Madagascar. Pero GINGERICH (1975a) encara un origen asiático y una colonización de Madagascar desde la India (hipótesis improbable: desde por lo menos el Eoceno, la India estaba ya unida al continente asiático y por tanto muy alejada de Madagascar).

Las relaciones filéticas entre los varios grupos plantean problemas, debido a la insuficiente documentación paleontológica, y también a las dificultades

⁹ Estos términos se usan aquí en su sentido clásico; pero varios autores modernos (CAVELIER, POMEROL) proponen un límite Eoceno-Oligoceno más tardío, coincidiendo con la "Grande Coupure" de STEHLIN. En este nuevo concepto, todos los Adápidos europeos se situarían en el Eoceno s.l.

¹⁰ Sin embargo, WILSON & SZALAY (1976) acaban de describir *Margarita*, un Adápido nuevo del Eoceno superior de Texas que, según ellos, no tendría afinidades estrechas con los Notharctinae, sino mejor con *Europolemur*, un Adapino del Eoceno medio del Geiseltal (Alemania).

que presenta la determinación del sentido de la evolución: es decir, para un carácter dado, cuál es el estado primitivo (plesiomorfo) y cuál el derivado (apomorfo). También es a veces difícil saber si un carácter presente en dos grupos, fue heredado a partir de un antecesor común (sinapomorfía) o adquirido independientemente (convergencia). Tan sólo una sinapomorfía permite sacar conclusiones filogenéticas precisas (trabajos de HENNIG).

A diferencia de los Adapoidea, los Lorisioidea y Lemuroidea presentan un “peine” dentario formado por los incisivos y caninos inferiores, mientras el primer premolar se vuelve caniniforme. La semejanza es tan estrecha que difícilmente puede resultar de una convergencia: por consiguiente la posesión de esta misma especialización (sinapomorfía) indica un parentesco bastante estrecho entre los dos grupos.

Las ramificaciones de la carótida en el oído medio proporcionan otro criterio importante en la discusión de las afinidades. Los Lorisidae afro-asiáticos y los Cheirogaleidae malgaches se singularizan por la presencia de una “carótida anterior” (CA, Fig. 7B, C), que suministra sangre al cerebro, y por la

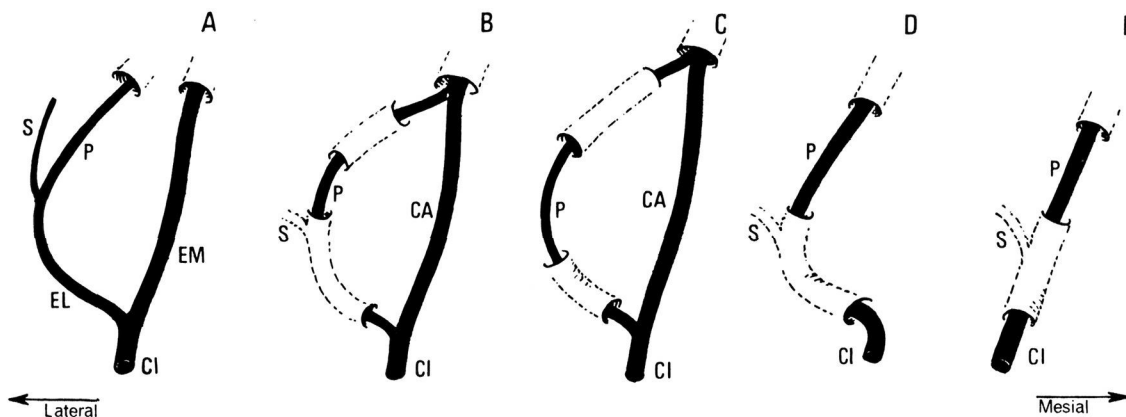


FIG. 7

Circulación carotidiana en el oído medio, muy esquematizado

A, en los Placentarios primitivos; B, en los Cheirogaleidae; C, en los Lorisidae; D, en Lepilemur; E, en Lemur

CI = carótida interna; EL = entocarótida lateral; EM = entocarótida mesial;
P = arteria del promontorio; S = arteria estapedial

reducción de la arteria del promontorio (P, Fig. 7), que desempeña el mismo papel en los demás Primates. Dicha CA se parece mucho, por su trayecto y relaciones, a la entocarótida mesial (EM, Fig. 7A) de los Placentarios primitivos. Pero SZALAY & KATZ (1973) desarrollaron argumentos conduciendo a interpretar esta CA como una adquisición *de novo*. De ser así, y dada la im-

probabilidad de adquirir por convergencia una misma arteria nueva, los autores llegaron a la conclusión de que existe un parentesco estrecho entre Cheirogaleidae y Lorisidae, lo que justificaría su reunión en una misma superfamilia, Lorisioidea s.l. He tratado (HOFFSTETTER, 1974b) de sacar las consecuencias de esta interpretación sobre la reconstitución de la historia biogeográfica de los Strepsirhini, advirtiendo sin embargo que no se podía descartar la posible homología entre CA y EM. De existir esta homología, la retención de una arteria presente en la cepa de los Placentarios (simplesiomorfía) no justificaría la reunión de las dos familias. Para poder concluir, anhelaba que se extendiesen los estudios bioquímicos (incluso inmunológicos) a los Cheirogaleidae y Galaginae, para aclarar sus relaciones filogenéticas.

Precisamente GOODMAN (1975) hizo este estudio, concluyendo que existe una relación estrecha de los Cheirogaleidae con los Lemuroidea (y no con los Lorisioidea)¹¹. Esto conduce evidentemente a interpretar la presencia de la CA, ya sea como una convergencia (adquisición independiente, muy improbable), o como una simplesiomorfía (retención de una arteria preexistente en la cepa de los Strepsirhini).

En verdad, es fácil imaginar, por lo menos teóricamente, el pasaje del esquema primitivo (Fig. 7A) al de los Lorisidae y Cheirogaleidae (Fig. 7B, C). Necesita simplemente la confluencia de la arteria del promontorio (P) con la entocarótida mesial (EM = CA), y también la reunión de sus respectivos forámenes de entrada en la caja craneana.

Esta interpretación parecía satisfactoria, pero CARTMILL (1975) vuelve a discutir la homología de la CA; después de un excelente estudio anatómico, concluye que este vaso es homólogo, no de la EM, sino de la arteria faríngea ascendente del Hombre. La argumentación es sólida y convincente. En verdad, la presencia de la faríngea ascendente no ha sido demostrada (y quizás no es demostrable) en los primeros Placentarios, pero es muy probable; en efecto se la reconoció en varios órdenes, ya sea en estadios juveniles, pero también en adultos (Carnívoros, puerco, etc.). De todos modos, en el problema considerado, lo importante es saber si la CA es una adquisición *de novo*, o si corresponde a una arteria preexistente en los antecesores de los Strepsirhini: nuestra información actual apoya la última interpretación.

No hay dificultad para suponer que esta arteria ancestral, conservada por los Lorisidae y Cheirogaleidae, haya desaparecido independientemente en los Adapidae, los Daubentoniidae y en el conjunto Lemuridae-Indriidae-Megaladapidae. Al respecto, *Lepilemur* (Fig. 7D) representa un intermedio morfo-

¹¹ En cambio, en un trabajo en prensa del cual he podido ver las pruebas, SARICH & CRONIN (1976, fig. 4) representan un stock inicial, de donde derivarían paralelamente los Lorisidae, los Daubentoniidae, los Cheirogaleidae y el tronco común de los Lemuridae-Indriidae.

lógico: una curvatura de la CI y la posición mesial de su foramen de entrada, indican el punto de donde se desprendía la CA, recientemente perdida por este género.

Del mismo modo, la arteria estapedial (S Fig. 7) ha podido atrofiarse y hasta desaparecer varias veces, en los Lorisidae, en los Megaladapidae, y en ciertos Cheirogaleidae (*Phaner*): esto no prueba un parentesco estrecho entre las tres familias.

Las relaciones del anillo timpánico (=ectotimpánico) con la bula auditiva, dan también indicaciones sobre la clasificación y filogenia de los Strepsirhini. En los Adapoidea, Lemuroidea (incl. Cheirogaleidae) y Daubentonioidea, dicho anillo está colgado dentro de la bula. Es legítimo suponer que se trata de la disposición ancestral en los Strepsirhini (tanto más que GINGERICH, 1976b, evidenció una disposición semejante en el Insectívoro *Leptictis*). En cambio, los Lorisioidea presentan un anillo exterior a la bula, y en este aspecto, parecen más primitivos que los demás Strepsirhini. Sin embargo (HOFFSTETTER, 1974b) se puede suponer que un bloqueo del desarrollo de la bula haya producido en los Lorisioidea un retroceso a un estadio aparentemente más primitivo, ontogenética y tal vez filogenéticamente. Los estudios de CARTMILL (1975) permiten comprender cómo pudo efectuarse esta "evolución regresiva" (o, mejor, reversión).

En lo que respecta a la bula misma, los Lorisioidea se caracterizan por la hinchazón de su parte petromastoidea, hinchazón ya notable en los fósiles como *Komba* (Mioceno inferior de Africa), general pero variablemente desarrollada en las formas actuales.

Entre los Strepsirhini malgaches, *Daubentonia* (el Aye Aye) es muy peculiar (Fig. 8). Conserva numerosos rasgos arcaicos (cerebro primitivo, garras, etc.) acompañados por especializaciones marcadas (enorme desarrollo de los incisivos, diastema, adaptación de la arquitectura craneana y de la mano para poder extraer larvas e insectos de los troncos). La ausencia de fósiles terciarios hace difícil su clasificación. TATTERSALL & SCHWARTZ (1974) han propuesto agruparlo con los Indriidae, para formar una superfamilia, Indrioidea¹², opuesta al conjunto Lemuroidea + Lorisioidea. Apoyándose en los trabajos de J. W. OSBORN (1973), tratan de explicar los desiguales desarrollos de los premolares de leche por fenómenos de inhibición, debidos en los Indriidae a una segunda ola de invasión de células de la cresta neural, en

¹² La proposición de TATTERSALL & SCHWARTZ, aquí discutida, plantea también un problema de nomenclatura. El grupo-familia fundado sobre el género *Daubentonia* = *Cheiromys* es válido con fecha de 1821 (creación por GRAY de los Cheiromyidae), mientras que los Indriidae fueron propuestos por BURNETT tan sólo en 1828. De tal modo que, en caso de reunir ambos taxa en una misma superfamilia, el nombre Daubentonioidea, 1821, tendría prioridad sobre Indrioidea, 1828 (art. 40 del Código internacional de Nomenclatura zoológica, 1964).

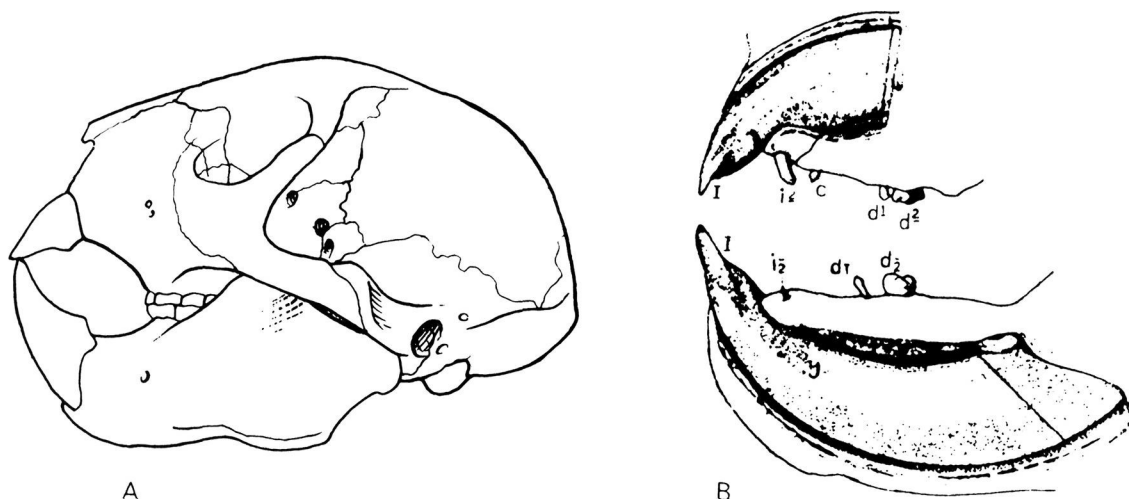


FIG. 8

Daubentonia madagascariensis, el Aye Aye actual

- A) el cráneo, imitado de BLAINVILLE.
 B) dentición en curso de reemplazo. Mayúsculas: dientes definitivos; minúsculas: dientes de leche. Según W. PETERS, Abh. Kön. Akad. Wiss. Berlin (1865) 1866, Taf. 2, Fig. 8.

los Daubentoniidae por el enorme desarrollo del “canino” (para mí un incisivo¹³). La interpretación está bien argumentada, pero, siendo diferentes los factores de inhibición, los dos casos no son idénticos y pueden corresponder a una convergencia. Tanto más que los demás caracteres de *Daubentonia* indican un grupo bastante aislado en el conjunto de los Primates malgaches. Al respecto, los estudios inmunológicos de GOODMAN (1975) son muy significativos; según él (véase Fig. 6) las “distancias antigénicas” en relación con los Lemuridae (es decir, la antigüedad del último antecesor común) van creciendo en la serie siguiente: Indriidae-Cheirogaleidae-Daubentoniidae-Lorisidae, lo que se opone formalmente a la filogenia propuesta por TATTERSALL & SCHWARTZ¹⁴. El esquema de GOODMAN conduce a interpretar los Daubentoniidae como el grupo hermano del conjunto Lemuridae + Indriidae + Cheirogaleidae, lo que justifica la distinción de dos superfamilias, Daubentoniioidea y Lemuroidea, resultado de esta dicotomía.

Además de los caracteres anatómicos, ciertos autores, especialmente MAR-

¹³ A mi modo de ver, el enorme diente anterior de *Daubentonia* es un incisivo, no un canino, por lo menos arriba. Dicho diente sale del premaxilar, delante de un locus ocupado por un incisivo de leche; más atrás se observa el canino de leche insertado en el maxilar: véase W. PETERS, Abh. Kön. Akad. Wiss. Berlin (1865) 1866, Taf. 2, y aquí Fig. 8B.

¹⁴ El trabajo en prensa de SARICH & CRONIN (1976, fig. 4) da una filogenia diferente, manteniendo una separación precoz de los Cheirogaleidae (sin apoyar su reunión con los Lorisidae). Pero el mismo confirma el parentesco estrecho de los Indriidae con los Lemuridae (aún *Lepilemur* sería más divergente), mientras los Daubentoniidae aparecen separados muy precozmente.

TIN (1972, 1975) subrayan el interés de los rasgos ecológicos y etológicos. La importancia de tales estudios es innegable, pero su utilización en problemas de filogenia es a veces delicada; en efecto la distinción entre caracteres plesiomorfos y apomorfos se vuelve aún más difícil que en anatomía. Sin embargo, es interesante recordar que para CHARLES-DOMINIQUE & MARTIN (1970) los hábitos de los Cheirogaleidae, extraordinariamente parecidos a aquellos de los pequeños Galaginae, corresponden al modo de vida inicial de los Strepsirhini. En otras palabras, se trataría de simplesiomorfías, que no prueban un parentesco cercano; de manera que no contradicen el mantenimiento de los Cheirogaleidae en los Lemuroidea.

Las observaciones e interpretaciones anteriores permiten reconstruir la filogenia y la historia biogeográfica de los Strepsirhini, conforme a la Fig. 9.

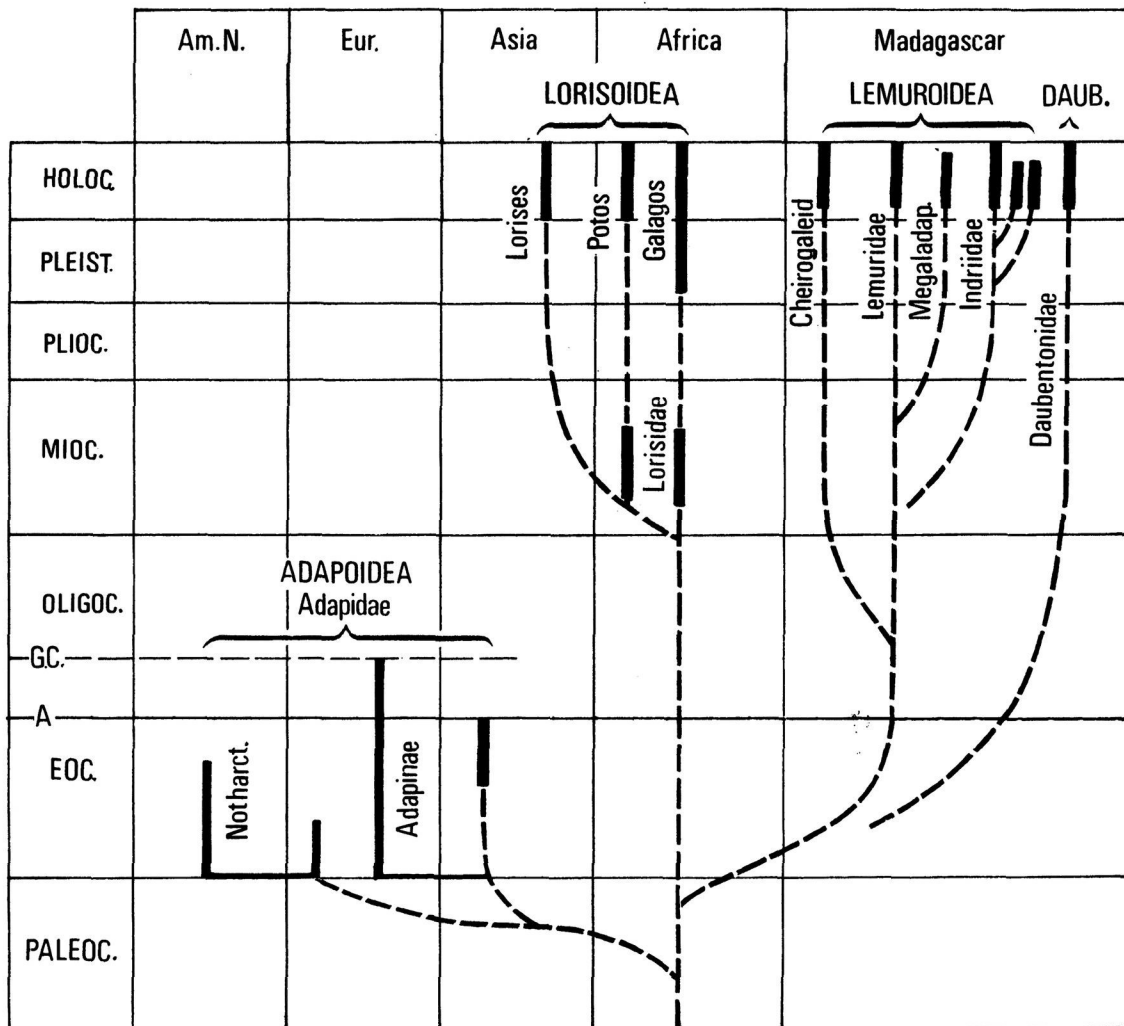


FIG. 9

Distribución de los Strepsirhini (= Lemuriformes s.l.) en el tiempo y en el espacio, y probables relaciones filogenéticas

Quedan sin embargo algunos puntos discutibles. Recordemos que los *Strepsirhini* no se conocen en Africa antes del Mioceno; es probable que sus primeros representantes vivieron en las selvas centro y este-africanas, de donde no se conocen yacimientos fosilíferos antes del Mioceno. Por otra parte, es seguro que Madagascar estaba ya separada del continente africano cuando llegaron, probablemente gracias a balsas naturales, los fundadores de sus Primates. Esta migración a través del canal de Mozambique ha debido suceder hacia el Eoceno.

LOS TARSIIFORMES:

UN GRUPO LAURASIATICO

De los Tarsiiformes, subsiste hoy día un solo género, *Tarsius*, localizado en las islas del Sudeste asiático (Sumatra, Célebes, Borneo y Filipinas). Es un pequeño animal, nocturno y arborícola, que conserva muchos rasgos arcaicos (cerebro liso, morfología dentaria sencilla, útero bífido...), lo que explica que los antiguos autores lo hayan colocado en los Prosimios. Pero el Tarsio posee los caracteres apomorfos (=derivados) diagnósticos de los Haplorhini (nariz, placentación), y además especializaciones propias, en relación con su modo de vida.

De hecho, los Tarsiiformes aparecen como el grupo hermano de los Simiiformes. Los fósiles (revisados por SZALAY, 1976) no se conocen sino en Laurasia, especialmente en Norteamérica. En este último continente, vivieron unos 20 géneros, repartidos en dos subfamilias, *Omomyinae* y *Anaptomorphinae*, de la familia *Omomyidae*; aparecen en el Eoceno, donde presentan su apogeo; dos se conocen en el Oligoceno inferior (*Microtarsius*, *Rooneyia*) y uno solo en el Mioceno inferior (*Ekgmowechashala*): es probable que, a partir del Oligoceno, los Tarsiiformes retrocedieron hacia el Sur, en América Central, y que el mejoramiento climático del Mioceno inferior permitió a *Ekgmowechashala* extenderse hacia el Sud-Dakota. En Europa, un *Omomyino* (*Teilhardina*, del Eoceno inferior) es aparentemente un inmigrante oriundo de Norteamérica (donde BOWN, 1976, acaba de descubrir un representante del mismo género); en el Eoceno medio, aparecen los *Microchoerinae*, posiblemente derivados de *Teilhardina*; no se conocen sino en Europa, donde forman parte de la fauna endémica desarrollada gracias a un aislamiento geográfico; su extinción coincide precisamente con la "Grande Coupure" de STEHLIN; se los considera clásicamente como una subfamilia de los *Tarsiidae*, pero no hay filiación directa hacia el Tarsio, y SZALAY (1976) propone incluir la subfamilia europea en los *Omomyidae*; es difícil tomar posi-

ción al respecto antes de conocer mejor los fósiles asiáticos. Efectivamente en Asia, algunos fósiles (*Hoanghoni*, *Lushius*) fueron atribuidos tentativamente a los Tarsiiformes, pero finalmente rechazados por los especialistas. Tal ausencia es muy extraña, tanto más que forzosamente Asia tuvo que albergar los antecesores directos del Tarsio actual. Este aparece como un sobreviviente secundariamente nocturno, relegado en las islas, probablemente a consecuencia de la llegada en Asia, desde Africa, de los Monos y Lorises.

El origen de los Tarsiiformes es todavía enigmático. GINGERICH (1976b) los hace derivar de los Plesiadapiformes, lo que no parece demostrado. Recordemos que CLEMENS (1974) excluye *Purgatorius* de la posible ascendencia de los Omomyidae. Ciertos géneros paleocenos como *Navajovius* de Norteamérica y *Berruvius* de Francia, han sido considerados como intermedios entre Paromomyidae y Omomyidae, pero SZALAY se muestra más y más reticente¹⁵. Si se comprobara que el grupo no se arraiga en Norteamérica, habría que rebuscar la cuna hacia el Oeste, o sea en Asia, probablemente en la parte austral, donde no conocemos todavía yacimientos adecuados anteriores al Eoceno.

LOS SIMIIFORMES:

EL EXITO MAYOR DE LOS PRIMATES

De todos los Primates, los Simiiformes representan el infraorden que más éxito ha tenido. Incluyen hoy día 3 superfamilias, 6 familias y 36 géneros. Los Monos ocupan casi toda la zona intertropical (con excepción de Madagascar, Australia, Melanesia y otras islas de Oceanía); se extienden hoy hasta el Japón (40°N) y algunas formas extinguidas han llegado más allá del paralelo 50°, tanto en el Norte (Eurasia) como en el Sur (Sudamérica). Algunos de ellos han dejado la selva para vivir en la sabana o aún en ambiente semi-desértico. Finalmente el Hombre representa el caso único de una especie animal que conquistó todo el Mundo y aún logró expediciones extraterrestres.

Más o menos expresivamente, la unidad del grupo ha sido puesta en duda. Por razones paleogeográficas (hoy abandonadas), algunos rebuscaron, para los Monos del Viejo Mundo (Catarrhini) y los del Nuevo (Platirrhini), un origen independiente a partir de cepas "prosimias" laurasiáticas. En otras palabras, los Simiiformes fueron considerados como un conjunto difilético, cuya unidad taxonómica no sería aceptable desde un punto de vista filogenético.

¹⁵ Ambos géneros están ahora incluidos en los Paromomyidae (con reservas) por SZALAY (1976), en los Microsyopidae (s.l.) por GINGERICH (1976b) y por BOWN & ROSE (1976).

Pero, como lo veremos, los trabajos modernos muestran que los datos paleogeográficos, anatómicos o paleontológicos, no imponen este difiletismo. Al contrario, un origen de los Platiirinos a partir de Monos africanos se revela mucho más probable, lo que conduce a revalidar el taxón Simiiformes, reuniendo todos los Monos y los Hombres.

Antes del Mioceno, no se conoce ningún Mono comprobado al Norte de la Tetis. En verdad, algunos autores encararon la posible interpretación de *Amphipithecus* (Eoceno de Birmania) como un Mono primitivo, pero el material no da ninguna seguridad; según SZALAY, el fósil sería más probablemente un Lemuriforme. La ausencia de Simiiformes en toda Laurasia parece real, tratándose del supercontinente más explorado por los paleontólogos. Teniendo en cuenta que, anatómica y bioquímicamente, los Tarsiiformes son el taxón más cercano, y que ellos son exclusivamente laurasiáticos, es legítimo suponer que los dos infraórdenes son grupos hermanos, diferenciados por segregación geográfica, respectivamente al Norte y al Sur de la Tetis, durante el Paleógeno. Luego, cambios geográficos permitieron a los Simiiformes alcanzar los continentes nórdicos, mientras el último sobreviviente de los Tarsiiformes se refugiaba en las islas del Sudeste asiático. Es pues en las tierras australes donde estamos conducidos a rebuscar el origen de los Simiiformes. Desgraciadamente, se conocen solamente a partir del Oligoceno inferior. Aparecen bruscamente en Africa (Fayum) con dos superfamilias y tres familias (Parapithecidae, Pongidae, Hylobatidae) y en Sudamérica (Bolivia) con el único género *Branisella*.

En Sudamérica, ningún Primate se conoce antes del Oligoceno. Esta ausencia parece significativa, especialmente en el yacimiento de Itaborai (Paleoceno del Brasil) situado en la zona intertropical y cuya rica fauna de Mamíferos (incluso numerosas formas pequeñas) sugiere un ambiente forestal. No hay, pues, cepas locales para los Monos platiirinos; éstos (como los Roedores caviomorfos) son seguramente inmigrantes llegados al principio del Oligoceno o poco antes. En aquel momento, Sudamérica estaba completamente aislada por barreras marinas, que los Monos y Roedores tuvieron que atravesar, cualquiera que sea su origen (Africa o Norteamérica).

En cambio, los primeros Monos africanos aparecen bastante diversificados desde sus primeros testigos. Descienden casi seguramente de antecesores locales que quedan por descubrir, por falta de yacimientos adecuados anteriores al Oligoceno, especialmente en la zona intertropical. Aún la fauna del Fayum, debido a su situación marginal (nórdica), da un cuadro muy incompleto de los Primates africanos del Oligoceno.

Los zoólogos siempre han reunido los Monos neotropicales y los del Antiguo Mundo en un solo conjunto, que recibió el mismo nombre popular en las varias lenguas (monos, monkeys, singes, Affen...). Desde el punto de vista

taxonómico, el agrupamiento parece ser legítimo, considerando que Platiirrinos y Catarrinos presentan numerosos caracteres comunes, algunos complejos, que los distinguen de los demás Primates. Pero un problema se plantea al tratar de precisar sus relaciones filogenéticas y su historia biogeográfica.

La ausencia de Monos ante-miocenos en Laurasia impide suponer que los Simiiformes hubieran podido diferenciarse allí para luego colonizar paralelamente Africa y América del Sur. Dos hipótesis quedan posibles: o la presencia de Monos en ambos continentes australes se explica por un intercambio directo entre Africa y Sudamérica a través del Atlántico; o los Platiirrinos y los Catarrinos derivan independientemente de cepas "prosimias" laurasiáticas, lo que obligaría a admitir un difiletismo de los Monos y a interpretar sus múltiples semejanzas como resultando de convergencias o paralelismos. La primera hipótesis apareció inverosímil en el marco de una paleogeografía fijista, de modo que, hasta hace poco, casi todos los autores, a veces reticentemente, adoptaron la segunda. Gracias a la resurrección de conceptos movelistas en paleogeografía, se ha podido volver a considerar el problema.

Los trabajos recientes aportan nuevos argumentos en favor del carácter natural del taxón Simiiformes. En primer lugar, los estudios biométricos multidimensionales, permiten afinar las observaciones morfológicas: así un análisis factorial de correspondencias, interesando 12 parámetros del cráneo, muestra que los Platiirrinos no se apartan del conjunto de los Catarrinos (LESSERTISSEUR, NAKACHE & PETIT-MAIRE, 1972). LUCKETT, en su diagrama ya citado (Fig. 5) sobre placentación y membranas fetales, evidencia cuatro sinapomorfías (caracteres derivados heredados de un antecesor común) entre ambos grupos de Monos, lo que permite agruparlos en un conjunto distinto de los demás Primates. Por otra parte, la filogenia establecida por GOODMAN sobre bases inmunológicas (Fig. 6) hace aparecer los Platiirrinos y Catarrinos como dos grupos hermanos, resultando de una dicotomía. Por fin SARICH (1970), y SARICH & CRONIN (1976), también a base de estudios inmunológicos (sobre albúminas y transferinas), fijan en 35-40 millones de años A.P. la bifurcación Platyrrhini - Catarrhini, habiendo calibrado sus dataciones a partir de 65-70 millones de años para la radiación inicial de los Primates. Esto implica un largo tronco común para los Simiiformes, y luego una dicotomía que se situaría hacia el límite Eoceno-Oligoceno. Tal fecha coincide prácticamente con la aparición de los Monos, en Sudamérica y también en Africa; la misma sugiere una migración directa de un continente a otro. En efecto un origen independiente de los Monos africanos y sudamericanos a partir de cepas "prosimias" laurasiáticas, implicaría una antigüedad mucho más remota del antecesor común. Pero está claro que dichas observaciones inmunológicas, si bien hablan en favor de una migración transatlántica hacia el final del Eoceno, no nos informan sobre el sentido (W-E o E-W) de esta migración. Eso nos

conduce a examinar la reciente hipótesis formulada por SZALAY (1975b, 1976) quien supone la siguiente filiación: cepa norte o centro-americana → Platiirinos sudamericanos → Catarrinos africanos, lo que implica una travesía Norte-Sur de una América a otra, y luego un cruce del Atlántico de Oeste a Este. Notemos primero que este esquema no rinde cuenta de la diversificación inicial de los Catarrinos del Fayum y excluye la posible existencia de antecesores africanos. Por otra parte, una migración transatlántica por balsas naturales es mucho más probable en el sentido Este-Oeste y en la zona ecuatorial: ésta corresponde (hoy y en el pasado) a la parte más estrecha del Atlántico Sur; además la corriente ecuatorial y los vientos alisios (ambos orientados hacia el Oeste porque ligados a la rotación de la Tierra) favorecen el transporte de balsas naturales. En cambio, la contra-corriente Oeste-Este, mucho más austral (véase BERGGREN & HOLLISTER, 1974, fig. 17, p. 171, y también FRANKS & KEMP, 1972) era muy desfavorable (clima frío, trayecto enorme) para una migración de Primates. Volveremos a considerar estos problemas a propósito del origen de los Platiirinos.

Desde ahora, podemos decir que Africa representa, con mayor probabilidad, la cuna de los Simiiformes. Pero, en ausencia de fósiles ante-oligocenos, ignoramos todo de las primeras fases de la historia del grupo. Aún es imposible saber, por el momento, si la cepa común de los Haplorhini (Tarsiiformes + Simiiformes) era austral (Africa) o nórdica (Laurasia). A menos que se llegue a comprobar que los Tarsiiformes nacieron en Norteamérica, a partir de Plesiadapiformes. En este caso, podríamos suponer que una rama precoz de Haplorhini (tipológicamente parecida a los Omomyinae) hubiera alcanzado Africa para diferenciarse en Simiiformes. Sabemos en efecto que, al principio del Terciario, Africa recibió de Eurasia varios inmigrantes: Creodontes, Suiformes, y casi seguramente antecesores desconocidos de sus grupos endémicos (Proboscídeos, Embrítópodos, Hyracóideos...).

BREVE HISTORIA DE LOS CATARRHINI

Por incompleta que sea, nuestra documentación sobre los Catarrinos muestra que las seis familias del grupo están o estuvieron presentes en Africa, y que casi seguramente todas son originarias de este continente. Una, Parapithecidae, es propia de Africa y localizada en el Oligoceno. Las otras cinco tienen allí sus primeros representantes conocidos: *Aegyptopithecus* y *Oligopithecus* (Oligoceno inferior) para los Pongidae; *Aeolopithecus* (Oligoceno) para los Hylobatidae¹⁶; *Victoriapithecus* (Mioceno inferior) para los

¹⁶ Según SIMONS (1972). Véase GROVES (1974) y DELSON & ANDREWS (1975) para opiniones diferentes sobre la posición sistemática de los géneros del Fayum.

Cercopithecidae; *Mabokopithecus* y *Oreopithecus* (Mioceno) para los Oreopithecidae; *Ramapithecus* (Mioceno) para los Hominidae (o *Australopithecus*, del Plio-Pleistoceno, si no se acepta *Ramapithecus* como Homínido)¹⁷. Esto confirma el origen africano de los Simiiformes, o, en todo caso, de los Catarrinos.

En uno de los primeros Monos africanos (*Apidium*), GINGERICH (1973) observó que el escuamosal tiene una faceta articular destinada al brazo anterior del ectotimpánico; basándose en esta ausencia de fusión entre ambos huesos, concluyó que *Apidium* poseía un anillo timpánico (todavía desconocido) colgado dentro de la bula auditiva (destruida en el fósil) como en los Lemuriformes, y que esto probaría la descendencia de los Monos a partir del último grupo. Tales conclusiones son temerarias (HOFFSTETTER, 1974a, b). En realidad, según HERSHKOVITZ (1974b), dicha ausencia de fusión no es correlativa de una disposición lemuriforme; se la conoce también en Platiirinos (*Callicebus*, p. ej.), y probablemente en Tarsiiformes primitivos, ya que el Tarsio actual tiene completamente separados el ectotimpánico y el escuamosal.

Pero es interesante observar en ciertos Monos del Fayum caracteres primitivos que los Platiirinos conservan hasta hoy: tres premolares; anillo timpánico no desarrollado en tubo óseo; además el petrosal de *Apidium* (figurado por GINGERICH, 1973) tiene un parecido notable con el de los Platiirinos (HOFFSTETTER, 1974a, b, argumentado y confirmado por SZALAY, 1976, p. 418 y fig. 147 D). Estas observaciones apoyan la hipótesis según la cual, poco antes del Oligoceno, los Simiiformes africanos hubieran colonizado Sudamérica, gracias a una migración transatlántica (véase más adelante).

A partir del Mioceno, la placa africana entra en colisión con Eurasia, y restablece una comunicación terrestre, por lo menos intermitente. De eso resulta un importante intercambio fáunico, en el cual están implicados los Catarrhini. Su expansión aparece algo atrasada, comparada con la de otros grupos, pero la misma alcanza España hacia el Oeste, Indonesia y Japón hacia el Este (Fig. 13). Con todo, sus exigencias climáticas no permitieron a los Monos usar el "puente" de Bering ni, por consiguiente, penetrar en Norteamérica desde Asia.

Al parecer, los Cercopithecidae participaron bastante tarde en la migración: no se los conoce en Eurasia antes del Turoliense (Mioceno superior).

¹⁷ Al respecto, los autores quedan todavía divididos. Pero los trabajos de SIMONS 1972-1976, etc., refuerzan cada vez más la posición ancestral de *Ramapithecus* en relación con los Hominidae y la relativa antigüedad de la dicotomía Pongidae-Hominidae. Esto se opone a las conclusiones de los bioquímicos, que admiten un antecesor común muy reciente (3 a 5 millones de años) para el Chimpancé y el Hombre; la discrepancia resulta seguramente de que los bioquímicos no tienen suficientemente en cuenta los posibles cambios de velocidad en los ritmos evolutivos.

Los Oreopithecidae (que evidencian una curiosa asociación de caracteres de Hominidae y de Pongidae) hacen una breve incursión a fines del Mioceno (hace unos 8 millones de años) en Toscana, con *Oreopithecus*; puede ser que hayan llegado directamente de Africa, gracias a islas del Mediterráneo.

Según la opinión clásica, el primer representante eurasiático de los Hylobatidae sería *Pliopithecus*, del Mioceno medio de Europa, y en verdad su cráneo recuerda en algo al de los Gibones. Pero según GROVES (1974), varios de sus caracteres lo aislan o aún lo excluyen de los Hominoidea: ectotímpanico no desarrollado en tubo óseo, carpio sin el menor indicio de la especialización característica de la superfamilia (según C. J. LEWIS); presencia posible de una cola (según ANKEL). A lo más sería un Hominoideo muy primitivo, sobreviviente del stock oligoceno del Fayum. Los indiscutibles Hylobatidae aparecen tan sólo en Asia, a partir del Pleistoceno.

Los Pongidae se extienden a Europa y Asia, con *Dryopithecus* (Mioceno superior), al que suceden los géneros asiáticos *Pongo* (el Orangután) y *Gigantopithecus*.

Ramapithecus (probable Homínido, pero bastante primitivo) se conoce, fuera de Africa, en el Mioceno superior de Asia (India) y Europa (Hungría y Grecia); aún es posible que el fósil de los Siwaliks (*R. punjabicus*, cuya edad radiométrica se desconoce) sea tan antiguo como el de Fort Ternan, Africa (14 millones de años A.P.). En lo que respecta a *Australopithecus*, las industrias conocidas sugieren una penetración en Eurasia (trabajos en curso de Cl. THIBAULT, especialmente en España y en Irán): pero sería conveniente que estas indicaciones fuesen confirmadas por material óseo. En cuanto al propio género *Homo* (cuya delimitación varía mucho según los autores: problema de *H. habilis*), su origen parece relativamente remoto, quizás no lejos de dos millones de años; las opiniones discrepan también al respecto de su cuna, Africa o Asia, sin que haya argumentos decisivos para descartar una u otra hipótesis: véase CAMPBELL & BERNOR (1976) y BENVENISTE & TODARO (1976).

Un problema se plantea, en cuanto a la delimitación y relaciones filogenéticas de Pongidae y Hominidae. Todos los estudios bioquímicos concuerdan con el cladograma de GOODMAN (véase Fig. 6), según el cual *Pongo* se separó antes de la bifurcación conduciendo a *Homo* por una parte, al grupo *Pan-Gorilla* por otra. La clasificación adoptada por GOODMAN traduce perfectamente esta filogenia, agrupando todos los géneros citados en una misma familia, Hominidae s.l., dividida en dos subfamilias: Ponginae (*Pongo*) y Homininae (*Pan*, *Gorilla*, *Homo*). En cambio la mayoría de los autores siguen usando la división clásica en Pongidae (*Oligopithecus*, *Aegyptopithecus*, *Propliopithecus*, *Dryopithecus*, *Gigantopithecus*, *Pongo*, *Gorilla*, *Pan*) y Hominidae (*Ramapithecus*, *Australopithecus*, *Homo*); por mi parte, la uso también aquí, hasta

que una confrontación interdisciplinaria llegue a un consenso amplio. Al respecto, GROVES (1974) aporta serios argumentos anatómicos en favor del cladograma de los bioquímicos: se trata en particular del desarrollo de la especialización del carpo, propia de los Hominoidea (estudios de C. J. LEWIS). Pero la dentadura plantea problemas: el complejo canino superior / P_3 alargado y cortante, aparece como una especialización de los Pongidae s.l. (y también de los Cercopithecidae), que los Hombres no poseen. Esto condujo a varios autores a rebuscar una separación muy remota de la rama humana. En cambio, la filogenia de la Fig. 6 implicaría la pérdida de dicha especialización en la línea *Australopithecus-Homo*. Sería un regreso evolutivo (reversión), a primera vista poco probable, pero los argumentos parecen ya pesar en su favor (véase al respecto SIMONS, 1976).

ORIGEN Y EXPANSION DE LOS PLATYRRHINI (=CEBOIDEA)

Los Monos neotropicales constituyen una superfamilia (Ceboidea) que consta hoy de dos familias, Cebidae con once géneros y Callithricidae con cinco. Viven en selvas tropicales, entre los paralelos 25° N y 30° S. Se los designa frecuentemente como Platyrrhini, por la anchura de su internarium (no del septum nasi) y HOFER (1976) ha mostrado que los géneros que aparentemente hacen excepción (*Aotus*, *Alouatta*) poseen en realidad una estructura nasal de tipo platirrino. En lo que atañe al esqueleto, se distinguen de los Catarrhini *actuales* por la retención de ciertos rasgos primitivos (Fig. 10): tres premolares (en vez de dos); bula auditiva bastante hinchada; ectotímpanico en forma de anillo, no prolongado en un tubo auditivo osificado; ventana órbito-temporal relativamente grande.

Los fósiles son pocos. Fuera de algunos representantes poco o nada distintos de los actuales (Cuaternario del Brasil), no comprenden sino ocho géneros extinguidos, procedentes del Deseadense = Oligoceno inferior de Bolivia (*Branisella* Hoffstetter, 1969), del Colhuehuapiense = Oligoceno terminal de Patagonia (*Dolichocebus* Kraglievich, 1951; *Tremacebus* Hershkovitz, 1974), del Santacrucense = Mioceno inferior de Patagonia (*Homunculus* Ameghino, 1891), del Mioceno medio de Colombia (*Cebupithecia* Stirton, 1951; *Neosaimiri* Stirton, 1951; *Stirtonia* Hershkovitz, 1970), y del Subreciente de Jamaica (*Xenothrix* Williams & Koopman, 1952). Estos documentos demuestran la extensión temporaria del grupo hasta los 50° Lat. S., y también la colonización de por lo menos una de las Grandes Antillas. En cambio ningún Mono fósil ha sido descubierto en América Central y el grupo queda desconocido, tanto actual como fósil, al Norte de México.

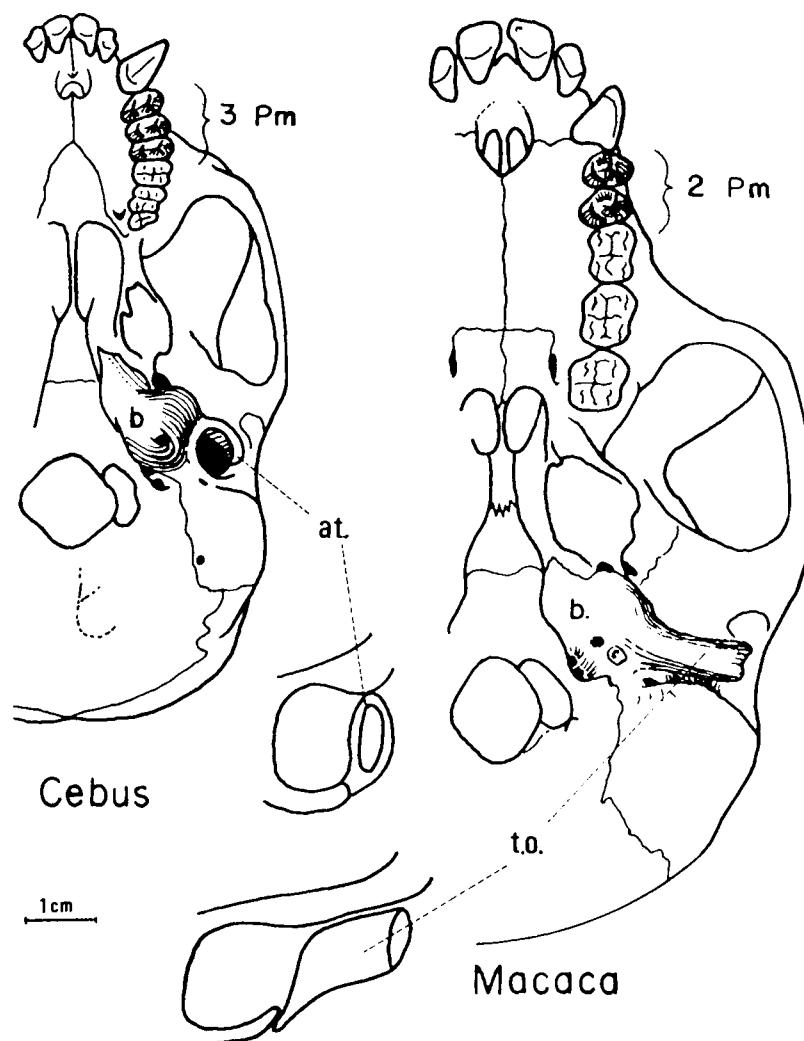


FIG. 10

Aspecto basal del cráneo en dos Monos modernos: Cebus (Platirrino) y Macaca (Catarrino). En la fauna actual, los Catarrinos se distinguen de los Platirrinos por la pérdida de un premolar, por el aplastamiento de la bula auditiva (b) y por el desarrollo del anillo timpánico (a. t.) en un tubo óseo (t. o.)

Repetimos que la ausencia de Primates sudamericanos antes del Oligoceno parece significativa, de manera que los Platirrinos representan un grupo inmigrante, llegado hacia el límite Eoceno-Oligoceno, o poco antes, gracias a balsas naturales.

Branisella (HOFFSTETTER, 1969), el más antiguo de los Primates sudamericanos, es conocido por una porción de maxilar superior, con dientes y raíces o alvéolos indicando la fórmula (2I)—1C—3P—3M (Fig. 11). Los dientes presentan evidentes caracteres de Monos, asociados con rasgos arcaicos. Estos últimos (P^2 uniradiculado, no ensenchado transversalmente; estilos cons-

pícuos en los molares, y aún más en los premolares; molares subtrapezoidales, con hipocono desplazado lingualmente en relación con el protocono) se conocen en los Tarsiiformes omomyidos. Pero su presencia no sorprende en un Mono antiguo, tanto en la hipótesis que encara una derivación directa a partir de Tarsiiformes, como en aquélla que interpreta a los Simiiformes y Tarsiiformes como dos grupos hermanos resultando de una dicotomía. Pero los molares de *Branisella*, menos braquiodontos que aquéllos de los Omomyidae eocenos, desprovistos de cíngulo externo, con cúspides menos cónicas, más bulbosas, con metaconulo reducido y paraconulo desvanecido, evocan a un Mono mucho más que a un Tarsiiforme. Pienso que se trata de un Ceboideo, pero no me parece posible decidir, por el momento, si es un Cévido

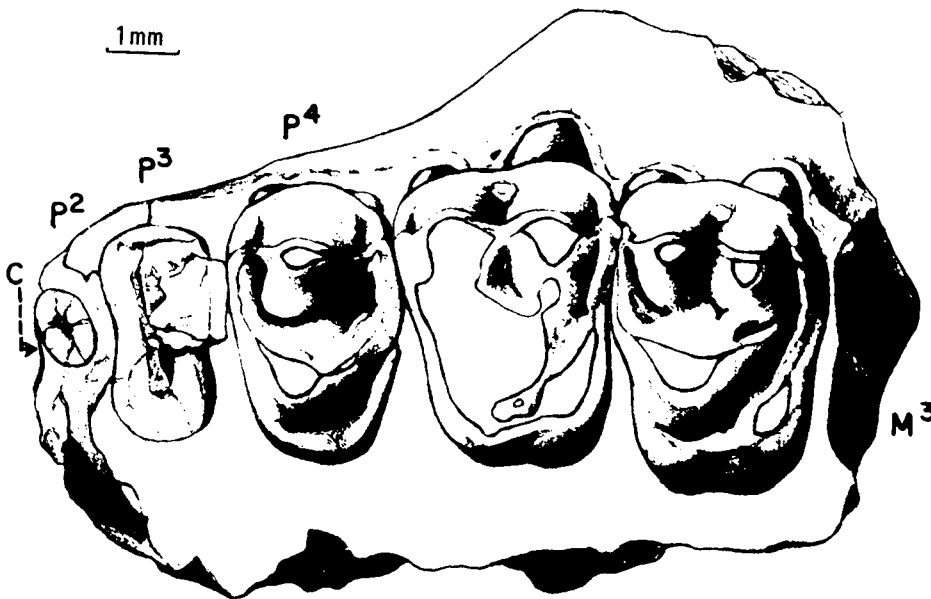


FIG. 11

El más antiguo Primate sudamericano, Branisella, del Deseadense (Oligoceno inferior) de Bolivia; tipo y única pieza conocida (HOFFSTETTER, 1969)

primitivo, o si sus caracteres particulares justifican una familia o subfamilia propia¹⁸.

El origen de los Platyrrinos ha sido rebuscado en Norteamérica, aunque los únicos Haplorhini conocidos allí en el Terciario son Omomyidae. En ver-

¹⁸ Esta interpretación es muy distinta de la de HERSHKOVITZ (1974a, p. 25). Según él, "its quadrangular molars and *disappearing* premolar... demonstrate that *Branisella*... was neither platyrrhine nor ancestral to platyrrhines". En realidad, la presencia de un hipocono y la pequeñez de P² son caracteres plesiomorfos (primitivos), compartidos con los Omomyidae.

dad, el tipo dentario de *Washakius*, p. ej. (Eoceno medio de Wyoming) podría representar un modelo ancestral aceptable para *Branisella* (y también para la mayoría de los Simiiformes). Pero el hiato es bastante grande y no se conoce intermedio alguno, que permita argumentar una filiación directa. Al contrario, las formas norteamericanas más tardías (*Ourayia* del Eoceno superior, *Rooneyia* del Oligoceno inferior, *Ekgmowechashala* del Mioceno inferior) están encarrilladas en vías evolutivas muy distintas de las que conducen a los Monos.

McKENNA (1967) ha sugerido que, a partir de Omomyidae norteamericanos, hubieran podido diferenciarse Monos en América Central nuclear (entonces península de Norteamérica), para luego colonizar a Sudamérica, gracias a balsas naturales. Así se explicaría la ausencia de datos al respecto de los necesarios intermedios entre Omomyidae norteamericanos y Ceboidea sudamericanos. Esta hipótesis es efectivamente plausible, pero no se apoya en datos concretos. Aún más, la aparición de *Ekgmowechashala* en el Mioceno inferior de Dakota del Sur constituye una indicación negativa; como ya hemos dicho, se trata aparentemente de un Tarsiiforme llegado del Sur gracias a un mejoramiento climático temporáneo; debemos pues suponer que fue una colonia de Tarsiiformes (no de Monos) la que se estableció en aquel tiempo en América Central. Conviene comparar con Sudamérica, donde, gracias al mismo cambio climático, unos Monos alcanzaron la Patagonia.

En su nueva hipótesis, GINGERICH (1973-1976) encara una derivación de los Platiirinos a partir de Notharctinae, únicos Lemuriformes conocidos en Norteamérica. Lejos de simplificar el problema, esta filogenia obligaría a admitir otras convergencias (pérdida de la disposición lemuriforme de la bula auditiva y del ectotimpánico, y sobre todo adquisición de molares con hipoconos a partir de tipos con pseudohipoconos), además de aquéllas exigidas por las numerosas similitudes observadas entre Platiirinos y Catarrinos. De hecho, el hiato entre Monos neotropicales y su supuesta cepa sería mucho mayor, sin que se conozca intermedio alguno.

Queda por considerar la posibilidad de un origen africano. De hecho, África es el único continente que albergaba Monos cuando éstos alcanzaron a Sudamérica. Como hemos visto, no se conocen en África antes del principio del Oligoceno, pero casi seguramente descienden de antecesores africanos todavía desconocidos. Además sus primeros representantes presentan caracteres que los hacen compatibles con los Platiirinos (tres premolares, ectotimpánico no desarrollado en un tubo óseo). De manera que ya no se puede invocar tales criterios para rechazar a priori la posibilidad de una cepa africana para los Platiirinos. También conviene recordar la sorprendente similitud del petrosal de *Apidium* con el de los Monos platiirinos. Notemos, sin embargo, que *Branisella*, por el grado de regresión de sus cónulos, es bastante evolu-

cionado, más que *Apidium*, p. ej.; en cambio, por la morfología de su P², el primero es más primitivo que todos los Monos conocidos. Eso conduce a remontar antes del Oligoceno para rebuscar un antecesor común a Platirrinos y Catarrinos, probablemente un Mono africano desconocido del Eoceno (¿quizás un Parapitécido primitivo?)¹⁹.

En resumen, según la documentación actual, el origen africano de los Platirrinos, es, con mucho, el más probable. El obstáculo mayor es el cruce del Atlántico. Pero ya hemos notado que, de todos modos, los fundadores de los Platirrinos tuvieron que franquear una barrera marina (por balsas naturales) para llegar a Sudamérica. En el Eoceno, el Atlántico era más estrecho que el actual, pero tenía, sin embargo, una anchura notable. Aún pienso, a

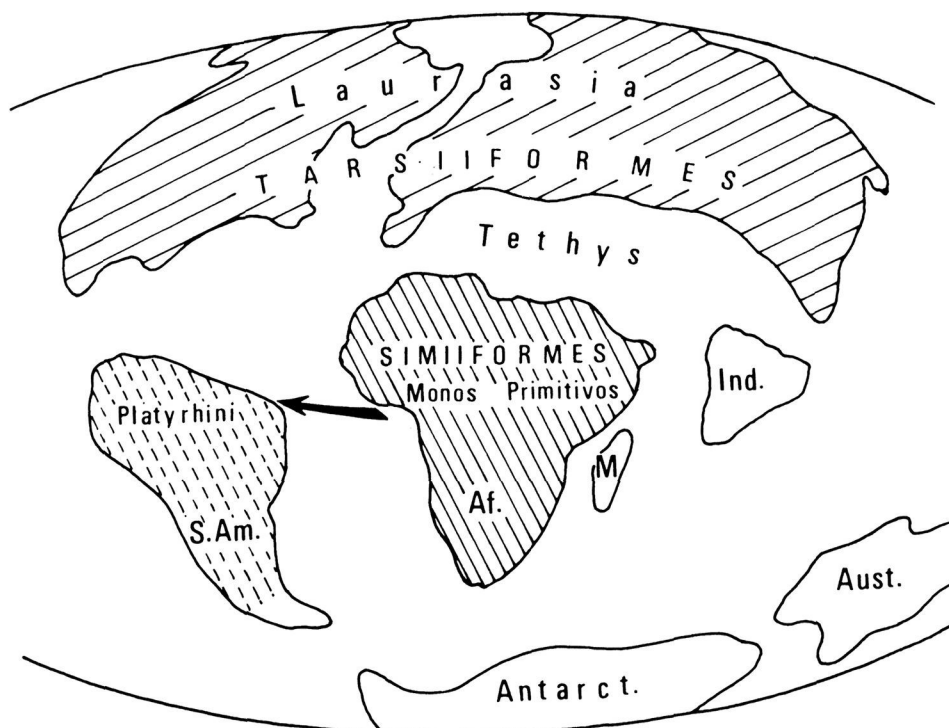


FIG. 12

Segregación geográfica de los Haplorhini en el Terciario inferior. Los Tarsiiformes se diferencian en Laurasia, los Simiiformes en África y luego en Sudamérica (migración transatlántica). El esquema geográfico corresponde al Eoceno superior

diferencia de FRANKS & KEMP (1972), que la barrera atlántica era más importante que la que separaba entonces las dos Américas. Pero el éxito de una travesía por balsa depende no solamente de la distancia, sino también de

¹⁹ Véase Addendum, p. 250.

las corrientes marinas y de los vientos dominantes. Ahora bien, en la época considerada, la corriente ecuatorial barría de Este a Oeste el brazo de mar centro-americano y constituía un obstáculo para una travesía Norte-Sur. En cambio la misma corriente y los vientos alisios llevaban naturalmente las balsas de África a Sudamérica.

Esto no significa que el transporte haya sido fácil. La mayoría de los intentos han debido fracasar. Pero un solo éxito era suficiente para que una población de Monos africanos hubiera podido colonizar a Sudamérica. Las dificultades crecieron con la expansión del Atlántico, a tal punto que, en los últimos 40 millones de años, ningún Mamífero ha logrado cruzar esta gigantesca barrera.

La explicación anterior parece la más verosímil. Pero el origen norteamericano de los Platirrinos tiene todavía sus defensores, a los cuales acaban de asociarse, con versiones originales, GINGERICH (1973-1976: Platirrinos y Catarrinos diferenciados paralelamente, a partir de Lemuriformes laurasiáticos) y SZALAY (1975b, 1976: a partir de Tarsiiformes norteamericanos, los Monos hubieran colonizado Sudamérica y luego África, atravesando el Atlántico de Oeste a Este). Ambas hipótesis tropiezan con obstáculos que ya hemos analizado.

En favor de nuestro concepto, cabe subrayar la analogía (casi identidad) entre la historia biogeográfica de los Monos y aquella de los Roedores histricognatos (véase trabajos de R. LAVOCAT y R. HOFFSTETTER, desde 1970). Seguramente, ambas requieren una misma explicación. De modo que se puede comprobar la probabilidad de una hipótesis edificada a partir de un grupo, controlando su compatibilidad con el otro grupo.

La radiación y la expansión de los Platirrinos fueron mucho menos amplias que aquellas de los Catarrinos. A partir de la zona intertropical sudamericana, que fue aparentemente su "habitat" inicial, los Monos neotropicales se extendieron hacia el Sur gracias a una expansión de la zona cálida en el Oligoceno terminal y Mioceno inferior. Alcanzaron Jamaica, probablemente en balsas naturales, durante el Neógeno, pero se extinguieron allí recientemente. Su extensión en América Central hasta las tierras cálidas de México, parece haber sido más tardía, pero no se conocen fósiles, de manera que no sabemos si la migración precedió o siguió la emersión completa del istmo de Panamá (finales del Plioceno).

De todos modos, a diferencia de los Catarrinos, los Platirrinos quedan estrechamente ligados al ambiente forestal.

Dos familias se diferenciaron, ambas pudiendo haber derivado de *Bransella*, por lo menos según los caracteres dentarios. En los Cebidae, que conservan la fórmula inicial (2133/2133), el hipocono se alineó detrás del protocono, de modo que los molares superiores tienden hacia un contorno cua-

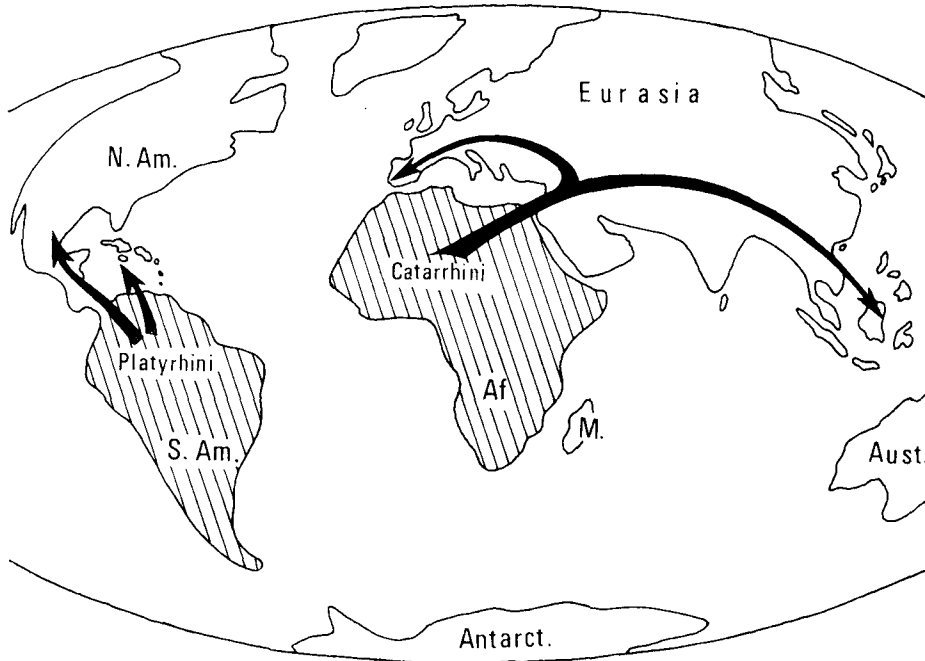


FIG. 13

Migraciones tardías de los Monos. A partir del Mioceno, los Catarrinos africanos invaden Eurasia. Los Platyrrinos, originariamente sudamericanos, alcanzan Jamaica en el Neógeno (?) y penetran en América Central después o poco antes de la emersión del istmo de Panamá

drangular. Los Callithricidae, cuya evolución parece dominada por una tendencia hacia el nanismo, demuestran una simplificación: pérdida de M3 y desaparición del hipocono, de donde resulta una forma triangular para los molares superiores. Esta es, por lo menos, la hipótesis filogenética más sencilla que se pueda encarar por ahora.

Los estudios bioquímicos (especialmente inmunológicos: véase publicaciones de GOODMAN, SARICH y colaboradores) refuerzan la idea de que los Callithricidae (Titíes) son formas relativamente recientes, o sea separadas tardíamente del tronco común de los Ceboidea. La mayoría de sus caracteres aparentemente "primitivos" resultarían en realidad de reversiones. Este es el caso de sus molares triangulares (véase arriba) que traducen una adaptación insectívora. Hasta sus garras (presentes en todos los dedos menos el hallux) tienen una estructura intermedia entre las verdaderas garras y las uñas (trabajo de Le Gros CLARK, 1936): podría ser que resultasen también de una reversión que permite a los Titíes desplazarse en los árboles a manera de ardillas.

Algunos fósiles plantean todavía problemas. Así *Dolichocebus* fue colocado por KRAGLIEVICH en los Callithricidae, basándose en la aparente ausencia

de M3, pero HERSHKOVITZ y SIMONS opinan que sus caracteres craneanos lo relacionan mejor con los Cebidae. El género *Xenothrix*, conocido por una mandíbula del Holoceno de Jamaica, tiene 2132 como fórmula dentaria, pero su tamaño y su morfología dentaria condujeron a HERSHKOVITZ en 1970 a crear para él una familia propia; aparentemente, se trata de una rama particular, diferenciada en un "habitat" insular, pero podría representar una simple subfamilia, dentro de los Cebidae.

Aunque limitada a la selva tropical, la radiación de los Ceboidea es notable. Su régimen alimenticio, más o menos exclusivo o ecléctico según los casos, puede incluir insectos, larvas, huevos, pequeños Vertebrados, frutas, semillas y hasta hojas. El grupo ha realizado tipos biológicos originales, como los Titíes, ya considerados, que no tienen equivalentes en el Viejo Mundo. También conviene notar que sólo los Cebidae han dado origen a Monos nocturnos (*Aotus* en la fauna actual y quizás *Tremacebus* entre los fósiles), probablemente porque la ausencia de Strepsirhini en Sudamérica dejó un nicho ecológico vacío (del mismo modo ciertos Lemuroidea malgaches, en ausencia de Monos locales, han sabido adaptarse a la vida diurna). Recordemos también que los Cebidae son los únicos Monos que incluyen tipos con cola prehensil (*Cebus*, *Lagothrix*, *Brachyteles*, *Alouatta*, *Ateles*), lo que representa una evidente ventaja para la vida arborícola. En cambio —conviene repetirlo— los Monos neotropicales no han podido salir del ambiente forestal, como lo hicieron en el Antiguo Mundo los Babuinos y los Homínidos.

CONCLUSIONES

Indudablemente, en la historia de los Primates, los factores geográficos desempeñaron un importante papel. Algunos grupos aparecen exclusivamente nórdicos (o, mejor, laurasiáticos): Plesiadapiformes, Adapoidea, Tarsiiformes. Otros son esencial o inicialmente australes ("gondwánicos"): Lemuroidea, Daubentonioidea, Lorisoidea, Simiiformes. Claramente, la segregación geográfica fue una de las causas mayores de su diferenciación.

Los Primates participaron en intercambios fáunicos entre continentes y proporcionan al respecto datos concordantes con los conceptos paleogeográficos modernos.

En la antigua Laurasia, tales intercambios sucedieron entre Norteamérica y Europa al principio del Terciario, principalmente en el Eoceno inferior (Plesiadapiformes, Adapoidea, Omomyidae); luego cesaron cuando se finalizó la apertura del Atlántico hacia el Norte. Al mismo tiempo, Europa estaba separada de Asia por el estrecho de Turgai (al Este del Ural) y tam-

bién por inundaciones de la plataforma rusa, pero una comunicación se restableció al principio del Oligoceno ("Grande Coupure" de STEHLIN): así se explica el carácter endémico de la fauna de Europa occidental en el Eoceno medio y superior (Microchoerinae, Adapinae). Entre Asia y Norteamérica, el "puente" de Bering fue usado por varios Mamíferos, pero no por los Primates, cuyas exigencias climáticas no les permitían alcanzar latitudes elevadas.

Entre los continentes australes, los intercambios fueron más difíciles, debido a la presencia de importantes barreras oceánicas desde el Cretáceo. Pero el canal de Mozambique fue franqueado por los Strepsirhini, temprano en el Terciario (colonización de Madagascar). No tenemos documentos sobre los Primates que pudieron vivir en la India, antes o poco después de su colisión con Asia. En cambio es muy probable que los Monos atravesaron el Atlántico del Este al Oeste para colonizar la América del Sur, hacia el final del Eoceno.

También hubo intercambios entre tierras nórdicas y australes. La distribución de los Strepsirhini y de los Haplorhini obliga a suponer migraciones entre Eurasia y Africa al principio de Terciario. Luego Africa quedó aislada, probablemente ya en el Eoceno, y seguramente durante el Oligoceno, lo que permitió el desarrollo de grupos endémicos. Al principio del Mioceno, la colisión Africa-Eurasia (orogénesis alpina) restableció conexiones, gracias a las cuales los Lorisidae y la mayoría de las familias de Catarrinos (incluso los Hominidae) penetraron en Eurasia en fechas variadas. Desde Sudamérica, los Platyrrinos alcanzaron las Antillas, en el Neogeno, por balsas naturales; el mismo grupo invadió América Central después (o poco antes) de la emergencia del istmo de Panamá.

Cabe notar que las tierras australes sufrieron un aislamiento, más o menos largo y eficaz. En verdad, Africa desempeñó un papel fundamental en la historia de los Primates (origen probable de los Lemuriformes y de los Simiiformes). Pero Sudamérica recibió solamente Platyrrinos, Madagascar únicamente Lemuriformes y la región australiano-papúa quedó fuera del área de extensión del orden.

No se debe ver en eso una simple sucesión de distribuciones geográficas de los Primates. Parece evidente que, en la evolución del grupo, como en la de otros, intervinieron no sólo factores genéticos y ecológicos, sino también geográficos.

Cada especie, cada grupo, tiene potencialidades evolutivas, pero no todas se realizan. Para que un grupo pueda efectuar una radiación importante, llegando a un taxón de rango superior, es necesario que encuentre condiciones ambientales (medio físico y biológico) adecuadas en el momento conveniente. Frecuentemente tales oportunidades se presentan gracias a la penetración

en un territorio nuevo, o simplemente por fragmentación del habitat anterior (segregación geográfica). Así los Lemuriformes encontraron en Madagascar el lugar apropiado y protegido que les permitió realizar su mayor radiación: otra "experiencia" similar, en otra isla, o en otra fecha, hubiera seguramente dado una radiación diferente. Del mismo modo, fue aparentemente en Africa donde los Haplorhini tuvieron la posibilidad de diferenciarse en Simiiformes. En cambio los Tarsiiformes laurasiáticos (que, aparentemente, constituyen el grupo hermano) no dieron nacimiento a Monos. Tampoco los Lemuriformes (que GINGERICH considera como el grupo de origen) lograron engendrar Monos en Madagascar, a pesar de haber realizado algunos "ensayos" en esta dirección.

Esto significa que, en cada dicotomía, los grupos derivados sufren modificaciones (por pérdidas y adquisiciones) de sus potencialidades evolutivas. De tal modo que uno pierde definitivamente la posibilidad de imitar totalmente un tipo biológico realizado por el grupo hermano. Es obvio que existen evoluciones paralelas o convergentes, pero nunca los resultados son idénticos o, mejor dicho, siempre presentan alguna diferencia básica, heredada o adquirida. Por eso, no puedo imaginar que los Monos neotropicales y los africanos resulten de una evolución independiente a partir de "Prosimios" laurasiáticos. Del mismo modo, los Platyrrhinos han tenido originariamente, por su antecesor común, las mismas potencialidades evolutivas que los Catarrhinos; es posible que algún día una rama de los primeros adquiera tal o cual carácter de una u otra familia del Viejo Mundo, pero sería totalmente inverosímil que el grupo americano diera origen a un descendiente reuniendo todos los rasgos de los Póngidos, o de los Homínidos.

ADDENDUM

En una nota (R. HOFFSTETTER, 1977, C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D, 284: 2095-2098), publicada durante la impresión del presente artículo, he tratado de precisar los caracteres ancestrales y las primeras dicotomías de los Simiiformes. Este análisis me condujo a argumentar en favor del agrupamiento de los Parapithecidae africanos con los Ceboidea neotropicales en un mismo taxón, Platyrrhini s.l. En este concepto, los Platyrrhini s.l. incluyen todos los Monos provistos de tres premolares, mientras la desaparición de P^2 y P_2 viene a ser el carácter diagnóstico de los Catarrhini s.s.

BIBLIOGRAFIA

- BENVENISTE, R. E. & TODARO, G. J. (1976): *Evolution of type C viral genes: evidence for an Asian origin of man*. Nature, 261: 101-108, 3 figs.; London.

- BERGGREN, W. A. & HOLLISTER, C. D. (1974): *Paleogeography, paleobiogeography and the history of circulation in the Atlantic Ocean*. In W. W. HAY ed.: "Studies in paleo-oceanography", Soc. Econ. Paleontologists and Mineralogists, Spec. Publ. n.º 20, p. 126-186; 22 figs.; Tulsa.
- BOWN, T. M. (1976): *Affinities of Teilhardina (Primates, Omomyidae) with description of a new species from North America*. Folia Primat., 25 (1): 62-72; 1 fig.; Basel.
- BOWN, T. M. & GINGERICH, P. D. (1973): *The Paleocene primate Plesiolestes and the origin of the Microsyopidae*. Folia Primat., 19 (1): 1-8; 4 figs.; Basel.
- BOWN, T. M. & ROSE, K. D. (1976): *New Early Tertiary Primates and a reappraisal of some Plesiadapiformes*. Folia Primat., 26 (2): 109-138; 7 figs.; Basel.
- CAMPBELL, B. G. & BERNOR, R. L. (1976): *The origin of the Hominidae, Africa or Asia?* J. Human Evol., 5 (5): 441-454; 4 figs.; London, New York, San Francisco.
- CARTMILL, M. (1975): *Strepsirhini basicranial structure and the affinities of the Cheirogaleidae*. In W. P. LUCKETT & F. S. SZALAY ed.: "Phylogeny of the Primates", p. 313-354; 14 figs.; Plenum Press, New York.
- CLARK, W. E. Le Gros (1936): *The problem of the claw in Primates*. Proc. Zool. Soc., 1936: 1-24; London.
- CLEMENS, W. A. (1974): *Purgatorius, an early paramomyid primate (Mammalia)*. Science, 184: 903-905; 2 figs.; Washington.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1975): *Nocturnality and diurnality*. In W. P. LUCKETT & F. S. SZALAY, ed. "Phylogeny of the Primates", p. 69-88; 12 figs.; Plenum Press, New York.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. & MARTIN, R. D. (1970): *Evolution of Lorises and Lemurs*. Nature, 227 (5255): 257-260; 2 figs.; London.
- DELSON, E. & ANDREWS, P. (1975): *Evolution and interrelationships of the Catarrhine Primates*. In W. P. LUCKETT & F. S. SZALAY, ed.: "Phylogeny of the Primates", p. 405-446; 5 figs.; Plenum Press, New York.
- FOX, R. C. (1970): *Eutherian mammal from the early Campanian (Late Cretaceous) of Alberta, Canada*. Nature, 227 (5258): 630-631; 1 fig.; London.
- FRAKES, L. A. & KEMP, E. M. (1972): *Influences of the continental positions on Early Tertiary climates*. Nature, 240: 97-100; 2 figs.; London.
- GINGERICH, P. D. (1973): *Anatomy of the temporal bone in the Oligocene Anthropoid Apidium and the origin of the Anthroproidea*. Folia Primat., 19 (5): 329-337; 2 figs.; Basel.
- (1975a): *Dentition of Adapis parisiensis and the evolution of Lemuriform Primates*. In I. TATTERSALL & R. W. SUSSMAN, ed.: "Lemur biology", p. 65-80; 8 figs.; Plenum Press, New York.
- (1975b): *A new genus of Adapidae (Mammalia, Primates) from the Late Eocene of Southern France, and its significance for the origin of higher Primates*. Contrib. Mus. Paleont. Univ. Michigan, 24 (15): 163-170; 3 figs.; Ann Arbor.
- (1976a): *Systematic position of the alleged primate Lantianius xichuensis CHOW 1964, from the Eocene of China*. J. Mamm., 57 (1): 194-198; 1 fig.; Ann Arbor.
- (1976b): *Cranial anatomy and evolution of Early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates)*. Contrib. Mus. Paleont. Univ. Michigan, Papers Paleont. (15): 1-142; 42 figs.; 12 pl.; Ann Arbor.
- GOODMAN, M. (1975): *Protein sequence and immunological specificity*. In W. P. LUCKETT & F. S. SZALAY: "Phylogeny of the Primates", p. 219-248; 8 figs.; Plenum Press, New York.

- GROVES, C. P. (1974): *New evidence on the evolution of the apes and Man*. Věstník ústředního ústavu geologického, 49: 53-56; 1 fig.; Praha.
- HERSHKOVITZ, P. (1974a): *A new genus of Late Oligocene monkey (Cebidae, Platyrrhini) with notes on postorbital closure and platyrrhine evolution*. Folia Primat., 21 (1): 1-38; 14 figs.; 2 pls.; Basel.
- (1974b): *The ectotympanic bone and origin of higher primates*. Folia Primat., 22 (4): 237-242; 5 figs.; Basel.
- HOFER, H. O. (1976): *Preliminary study of the comparative anatomy of the external nose of South American monkeys*. Folia Primat., 25 (2-3): 193-214; 9 figs.; Basel.
- HOFFSTETTER, R. (1969): *Un primate dans l'Oligocène inférieur sud-américain: Branisella boliviana gen. et sp. nov.* C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D; 269: 434-437; 1 fig.; 1 pl.; Paris.
- (1971): *Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents austraux comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens*. An Acad. Brasil. Cienc., 43 (supl.); 1.º Simp. Brasil. Paleont., p. 125-144; 1 fig.; Rio de Janeiro.
- (1972): *Relationships, origins and history of the ceboid monkeys and caviomorph rodents: a modern reinterpretation*. Evol. Biol., 6: 323-347; Lancaster.
- (1973): *Origine, compréhension et signification des taxons de rang supérieur: quelques enseignements tirés de l'histoire des Mammifères*. Ann. Paléont. (Vertébrés), 39 (2): 135-169; 5 figs.; Paris.
- (1974a): *Apidium et l'origine des Simiiformes (=Anthropoidea)*. C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D, 278: 1715-1717; Paris.
- (1974b): *Phylogeny and geographical deployment of the Primates*. J. Human. Evol., 3 (4): 327-350; 3 figs.; 1 pl.; London, New York, San Francisco.
- LESSERTISSEUR, J.; NAKACHE, J. P. & PETIT-MAIRE, N. (1972): *Etude des caractères cranio-faciaux dans l'ordre des Primates*. Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris, XII (9): 269-291; 6 figs.; Paris.
- LUCKETT, W. P. (1975): *Ontogeny of the fetal membranes and placenta*. In W. P. LUCKETT & F. S. SZALAY: "Phylogeny of the Primates", p. 157-182; 13 figs.; Plenum Press, New York.
- MCKENNA, M. C. (1967): *Classification, range and deployment of the prosimian Primates*. Coll. Intern. C.N.R.S. n.º 163 (Paris 1966); 603-610; 1 fig.; Paris.
- (1975): *Toward a phylogenetic classification of Mammalia*. In W. P. LUCKETT & F. S. SZALAY, ed.: "Phylogeny of the Primates", p. 21-46; 3 figs.; Plenum Press, New York.
- MARTIN, R. D. (1972): *Adaptive radiation and behaviour of the Malagasy lemurs*. Phil. Trans. Roy. Soc., Biol. Sc., 264: 295-552; 11 figs.; pl. 34-38; London.
- (1975): *The bearing of reproduction behaviour and ontogeny on Strepsirhini phylogeny*. In W. P. LUCKETT & F. S. SZALAY, ed.: "Phylogeny of the Primates", p. 265-297; 6 figs.; Plenum Press, New York.
- OSBORN, J. W. (1973): *The evolution of dentitions*. Amer. Sci., 61: 548-559; 10 figs.; New Haven.
- POCOCK, R. I. (1918): *On the external characters of the lemurs and of Tarsius*. Proc. Zool. Soc., 19-53; 16 figs.; London.
- RADINSKY, L. (1974): *Prosimian brain morphology: functional and phylogenetic implications*. In R. D. MARTIN, G. A. DOYLE & A. C. WALKER, ed.: "Prosimian Biology", p. 781-798; 7 figs.; London.

- ROSE, K. D. (1975): *The Carpolestidae, Early Tertiary Primates from North America*. Mus. Comp. Zool. Harvard, Bull., 147: 1-74; 41 figs.; Cambridge.
- SARICH, V. M. (1970): *Primate systematics with special reference to Old World monkeys. A protein perspective*. In NAPIER, ed.: "Old World Monkeys", p. 177-226; 4 figs.; Academic Press, London & New York.
- SARICH, V. M. & CRONIN, J. E. (1976): *Molecular systematics of the Primates*. In M. GOODMAN, ed.: "Molecular Anthropology", p. 139-157; 10 figs.; Plenum Press, New York (en prensa).
- SIMONS, E. L. (1972): *Primate Evolution*, 1 vol., xii+322 p.; 112 figs.; Macmillan, New York.
- (1976): *The nature of the transition in the dental mechanism from Pongids to Hominids*. J. Human. Evol., 5 (5): 511-528; 5 pls.; London, New York, San Francisco.
- SUDRE, J. (1975): *Un Prosimien du Paléogène ancien du Sahara nord-occidental: Azibius trerki n. gen., n. sp.* C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D, 280: 1539-1542, 1 fig.
- SZALAY, F. S. (1968): *The Picrodontidae a family of early primates*. Am. Mus. Novit. (2320); 1-55; 34 figs.; New York.
- (1969): *Mixodectidae, Microsyopidae and the Insectivore-Primate transition*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 140: 193-330; 28 figs.; New York.
- (1975a): *Phylogeny of Primate higher taxa; the basicranial evidence*. In W. P. LUCKETT & F. S. SZALAY, ed.: "Phylogeny of the Primates". New York & London, Plenum Press; art. 5; p. 91-125; 19 figs.
- (1975b): *Phylogeny, adaptation and dispersal of the tarsiiiform Primates*. Ibid., art. 13; p. 357-404; 18 figs.
- (1976): *Systematics of the Omomyidae (Tarsiiformes, Primates) taxonomy, phylogeny and adaptation*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 156 (8): 157-450; 178 figs.; New York.
- SZALAY, F. S. & KATZ, C. C. (1973): *Phylogeny of the lemurs, galagos and lorises*. Folia Primat., 19 (2-3): 88-103; 4 figs.; Basel.
- TATTERSALL, I. (1973): *A note on the age of the subfossil site of Ampasambazimba. Miarinarivo province, Malagassy Republic*. Amer. Novit. (2520); 1-6; 2 figs.; New York.
- TATTERSALL, I. & SCHWARTZ, J. H. (1974): *Craniodental morphology and the systematics of the Malagassy lemurs (Primates, Prosimii)*. Anthrop. Papers; Amer. Mus. Nat. Hist., 52 (3): 139-192; 24 figs.; New York.
- VAN VALEN, L. & SLOAN, R. E. (1965): *The earliest primates*. Science, 150 (3697): 743-745; 1 fig.; Washington.
- WILSON, J. A. & SZALAY, F. S. (1976): *New adapid primate of European affinities from Texas*. Folia Primat., 25 (4): 294-312; 9 figs.; Basel.