

NOTA PALEONTOLOGICA

Nueva especie de *Alouatta* (Primates, Atelinae) del Pleistoceno Tardío de Bahía, Brasil

Marcelo F. TEJEDOR^{1,2}, Alfred L. ROSENBERGER³ y Cástor CARTELLE⁴

Introducción

Los monos aulladores vivos, género *Alouatta* Lacépède, 1799, tienen una amplia distribución geográfica desde el sur de México al norte de Argentina. Entre los primates neotropicales, las especies de *Alouatta* están entre las de mayor tamaño corporal, luego de *Brachyteles arachnoides* Spix, 1823, y poseen un marcado dimorfismo sexual y variaciones en la coloración del pelaje. Además, exhiben ciertas características particulares, como la reducida capacidad craneana y el notable desarrollo del hueso hioides, que se expande en una cámara y les permite emitir sonoros aullidos.

Hay un escaso registro fósil de especies pertenecientes a la Tribu Alouattini Trouessart, 1897 [(Subfamilia Atelinae Gray, 1825 (Pocock, 1925)], procedentes del Laventense (Mioceno medio) de La Venta, Colombia. Se trata del género *Stirtonia* Hershkovitz, 1970, con sus dos especies, *S. tatacoensis* Stirton, 1951 (Hershkovitz, 1970) y *S. victoriae* Kay *et al.*, 1987. Ambas especies tienen marcadas similitudes con *Alouatta*, y entre ellas la más cercana morfológicamente es *S. victoriae*. Ya en el Laventense se pueden verificar las adaptaciones que condujeron a la particular morfología dentaria que presenta *Alouatta*. Hay una mención de probables alouatinos en el Santacrucesense (Mioceno inferior) de la Patagonia, basada en el registro de caninos aislados (Tejedor, 2002). En sedimentos más recientes de edad Huayqueriense (Mioceno superior) de Río Acre, fueron reportados un molar inferior asignado tentativa-

mente a *Stirtonia* sp. (Kay y Frailey, 1993) y un astrágalo de ciertas similitudes con el actual *Alouatta* (Bergqvist *et al.*, 1998), lo cual demostraría también la ocurrencia de alouatinos en esos niveles que no han arrojado primates fósiles en otras regiones de América del Sur.

Lund (1838) y Winge (1895-6) mencionan el hallazgo de fósiles de *Alouatta* del Pleistoceno tardío brasileño en grutas de Lagoa Santa (Minas Gerais). Se amplía el registro fósil con el reporte de una nueva especie aquí descrita. Este espécimen fue descubierto en el estado de Bahía, Brasil, en el año 1984, y se encuentra actualmente depositado en la colección de Paleontología del Museu de Ciências Naturais, de la Pontificia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil.

Se llevó a cabo un estudio comparativo con las especies vivientes del género *Alouatta*, dada la posibilidad de que, debido a la escasa antigüedad, perteneciera a alguna de éstas. La taxonomía del mencionado género ha sido reiteradamente revisada. Pueden mencionarse algunas revisiones relevantes, como la de Hill (1962), quien divide a *Alouatta* en seis especies alopátricas: *A. seniculus* (Linnaeus, 1766), *A. belzebul* (Linnaeus, 1766), *A. fusca* (E. Geoffroy, 1812), *A. palliata* (Gray, 1849), *A. caraya* (Humboldt, 1812), y *A. villosa* (Gray, 1845). Posteriormente, *A. villosa* y una subespecie de *A. palliata* fueron incluidos en la especie *A. pigra* Lawrence, 1933 (Horwich y Johnson, 1986; James y Horwich, 1993; Smith, 1970). *A. coibensis* (Thomas, 1902), está basada en otra subespecie de *A. palliata*, en razón de diferencias dermatoglíficas (Froehlich y Froehlich, 1987). En base a evidencias genéticas, *A. sara* (Elliot, 1910) y *A. arctoidea* (Cabrera, 1940) fueron confirmados en la categoría específica a partir de dos subespecies de *A. seniculus*, así como *A. nigerrima* (Lönnberg, 1941), obtuvo su *status* específico de una subespecie de *A. belzebul* (véase Rylands *et al.*, 1995). Estudios cromosómicos indican que *A. nigerrima* es más cercano a *A. seniculus* que a *A. belzebul*, reafirmando así su carácter específico (Correa de Oliveira, 1996). Bonvicino *et al.* (1995) elevaron también a la categoría específica a *A. macconelli* (Elliot, 1910) y *A. straminea* (Humboldt, 1812), a partir de dos

¹Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad, Facultad de Ciencias Naturales, Sede Esquel. Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco". Sarmiento 849, 9200 Esquel, Argentina. mtejedor@infovia.com.ar

²CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas).

³Department of Anthropology and Archaeology, 2208 Old Ingersoll Hall, Brooklyn College, City University of New York. 2900 Bedford Ave., Brooklyn, NY 11210, USA. alfredr@brooklyn.cuny.edu

⁴Museu de Ciências Naturais. Pontificia Universidade Católica. Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. cartelle@pucminas.br

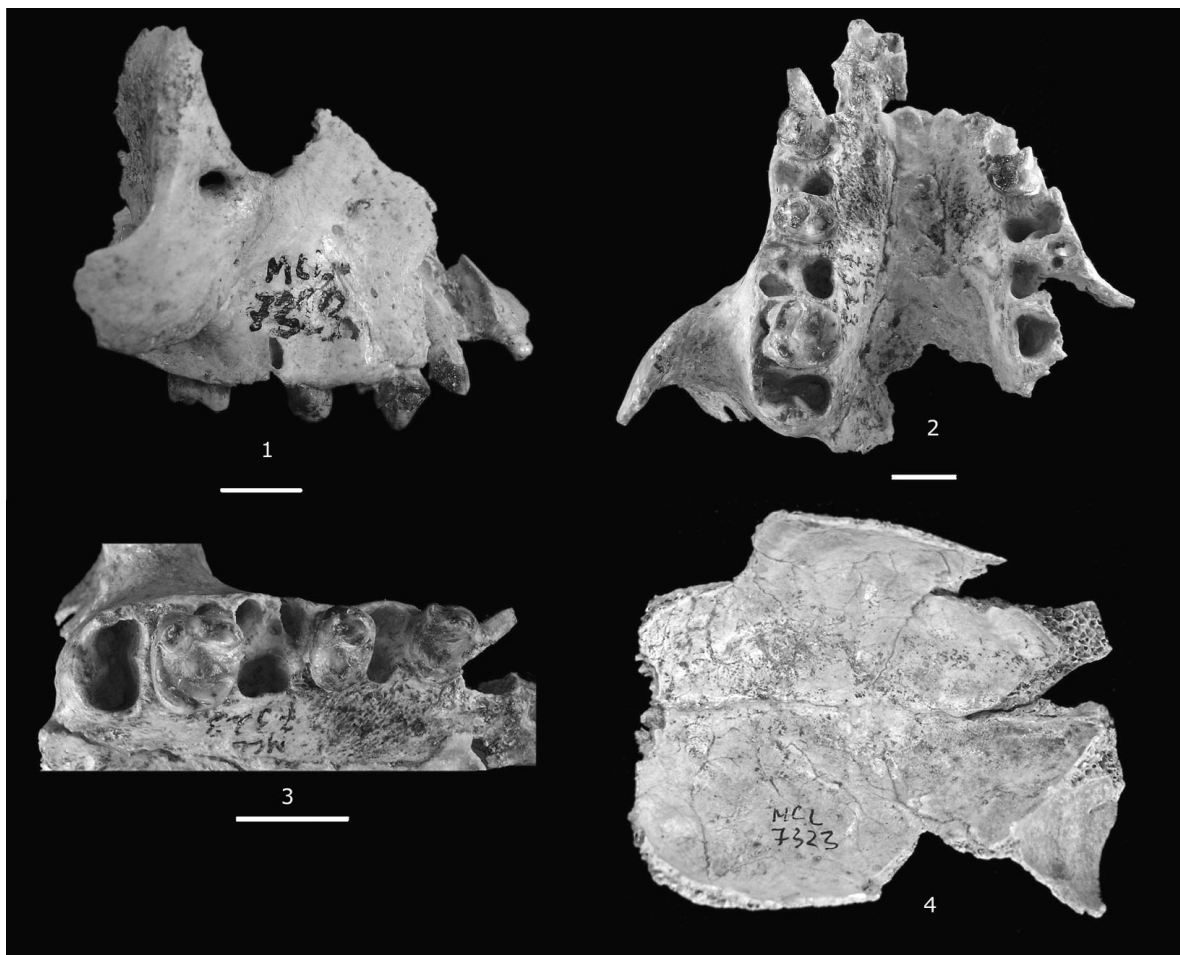


Figura 1. *Alouatta mauroi* sp. nov., MCL 7323 en vista lateral (1), ventral (2), detalle de C-P2 (3) y vista interna de la calota craneada asociada (4) / *Alouatta mauroi* sp. nov., MCL 7323 in lateral (1) and ventral view (2); C-P2 in occlusal view (3); internal view of the cranial vault (4). Escala= 1 cm / scale bar= 1 cm.

subespecies de *A. seniculus*. Rylands *et al.* (2000) clasificaron a *Alouatta* en nueve especies: *Alouatta seniculus*, *A. sara*, *A. nigerrima*, *A. belzebul*, *A. guariba* (Humboldt, 1812), *A. palliata*, *A. coibensis*, *A. caraya*, and *A. pigra*, en tanto Groves (2001) consideró diez especies, al igual que Cortés-Ortíz *et al.* (2003), adicionando *A. macconelli* a la lista de Rylands *et al.* (2000).

Abreviaturas. MCL, colección de mamíferos fósiles del Museu de Ciências Naturais de la Pontificia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil. I, C, P, M indican incisivos, caninos premolares y molares superiores, respectivamente, seguido por el número de pieza dentaria correspondiente.

Paleontología sistemática

Orden PRIMATES Linnaeus, 1758
 Suborden ANTHROPOIDEA Mivart, 1864
 Superfamilia ATELOIDEA Gray, 1825
 Familia ATELIDAE Gray, 1825
 Subfamilia ATELINAE Gray, 1825

AMEGHINIANA 45 (1), 2008

Género *Alouatta* Lacépède, 1799

Alouatta mauroi, sp. nov.

Figura 1

Holotipo. MCL 7323. Rostro parcial que preserva la mitad inferior de la órbita derecha, la raíz anterior del arco zigomático derecho, paladar con raíz del I2, raíz del canino derecho parcialmente rota, P2, P4 y M2 derechos bien conservados, y alvéolos de I1, P3, M1 y M3 derechos, y alvéolos rotos de C-M2 izquierdos. Calota craneana asociada conservando frontal y parietales (figura 1).

Hipodigma. El holotipo solamente.

Etimología. En homenaje a Mauro Agostinho C. Ferreira, vice curador de la colección de Paleontología de Vertebrados en el Museu de Ciências Naturais. Pontificia Universidade Católica. Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

Localidad tipo y edad. Gruta dos Brejões, município de Morro do Chapéu, Bahía, Brasil. Pleistoceno tardío.

Diagnosis. *Alouatta mauroi* difiere de las restantes especies de *Alouatta* vivientes principalmente por las grandes dimensiones del P2, aproximadamente 1/3 más grande que la media de *A. palliata* y *A. pigra*, las

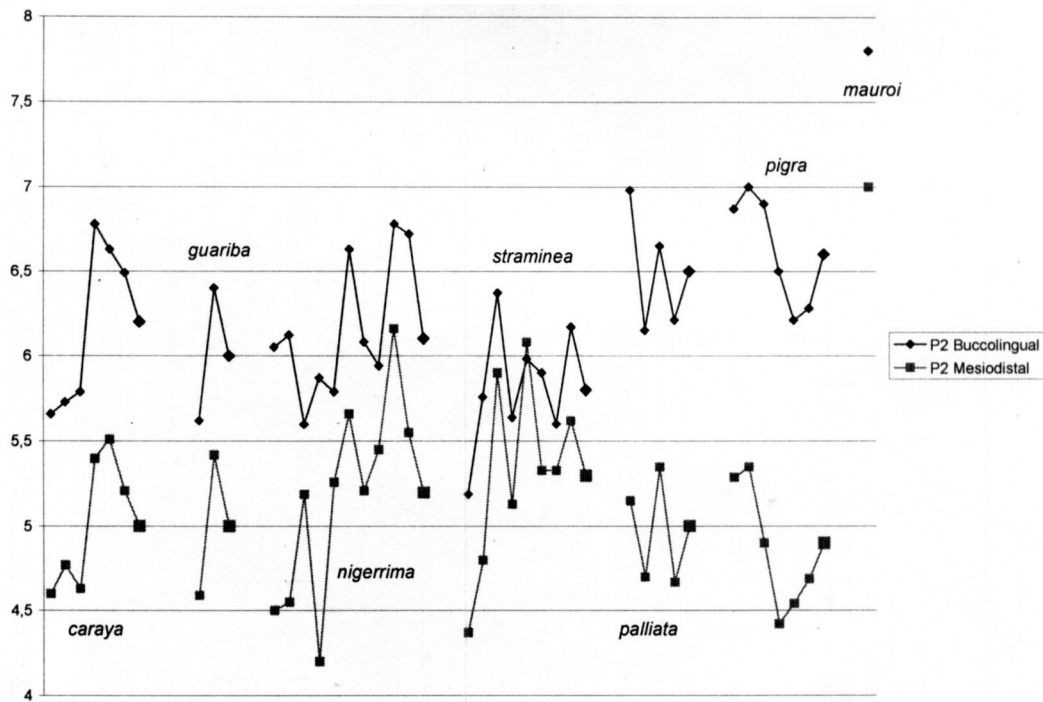


Figura 2. Esquema bivariado de las dimensiones bucolingual y mesodistal del P2 de *Alouatta mauroi* y otras especies de *Alouatta* vivientes seleccionadas / Bivariate plot of buccolingual and mesiodistal dimensions of the P2 of *Alouatta mauroi* and other selected living species of *Alouatta*.

especies de mayor tamaño corporal, y por el considerablemente mayor tamaño del P2 respecto de los otros premolares superiores, así como por el ancho máximo del alvéolo del canino superior, que supera a todas las especies vivientes en aproximadamente 1/3 del tamaño. El ancho y largo del P4 y M2 supera al promedio de las especies vivientes de *Alouatta*. Es la especie de *Alouatta* con mayor tamaño proporcional de los dientes respecto al cráneo.

Descripción. El rostro y huesos craneales no difieren en morfología y rango de tamaño de las otras especies de *Alouatta*. Puede observarse la procumbencia de la parte anterior del rostro, elevándose anteriormente el paladar y otorgándole al rostro una inclinación y proyección anterior respecto de las órbitas. El tamaño del canino superior derecho, a juzgar por la profundidad y amplitud de la raíz y el ancho máximo del alvéolo, es un carácter notorio respecto de los restantes integrantes del género. El P2 es de contorno subtriangular, tiene dimensiones considerablemente mayores que el P4 y la raíz del P3 -un caso inusual también para el resto de las especies de *Alouatta*; presenta un gran paracono y un escasamente desarrollado protocono, cíngulos labial y lingual presentes, y la parte distal del diente se expande considerablemente. El P4 es de contorno elíptico, también con un gran paracono y un pequeño protocono, cíngulo lingual presente y cíngulo labial más moderado que en el P2. El M2 posee un marcado cíngulo labial, carac-

terístico de todas las especies del género, así como un hipocono bien desarrollado sobre el cíngulo lingual, amplia cuenca del trígono y expandido talón. Las cúspides, en general, son elevadas pero no amplias en la base, unidas por crestas cortantes de las cuales están menos desarrolladas la pre y postprotocrista. El ancho del paladar es comparable al rango de tamaños visto en otras especies de *Alouatta* vivientes (tabla 2). No es posible estimar las medidas del rostro con fines comparativos debido a que las órbitas están rotas.

Discusión. Este nuevo taxón adiciona mayor diversidad al género *Alouatta*, y cabe destacar la plasticidad adaptativa del género, que lo coloca entre uno de los dos primates de mayor distribución neotropical y que ocupa nichos ecológicos diversos, conjuntamente con *Cebus* Erxleben, 1777. En el siglo XIX, Lund (1838; 1840a; 1840b) ya había mencionado otros primates registrados en las grutas pleistocénicas de Brasil. Juntamente con la especie extinta *Protopithecus brasiliensis* Lund, 1838, reportó también especies de *Cebus*, *Callicebus* Thomas, 1903, y *Callithrix* Erxleben, 1777.

Lo destacable de *Alouatta mauroi*, y que definitivamente justifica su status específico, es el gran tamaño proporcional de la dentición y las notables dimensiones del P2 en comparación con los P2 de las restantes especies de *Alouatta* (figura 2). Este carácter no tiene una explicación clara, ya que la dentición posterior

Tabla 1. Medidas dentarias de *Alouatta mauroi* y otras especies de *Alouatta* vivientes seleccionadas. BL= bucolingual; MD= mesodistal / dental measurements of *Alouatta mauroi* and other selected living species of *Alouatta*. BL= bucolingual; MD= mesiodistal.

	C (alvéolo)		P2		P4		M2	
	BL	MD	BL	MD	BL	MD	BL	MD
<i>Alouatta caraya</i> (N= 6)	5,9	7,6	6,2	5	7,2	4,7	8,4	7,1
<i>Alouatta guariba</i> (N= 3)	5,4	6,7	6	5	7,1	4,8	8,5	7,5
<i>Alouatta nigerrima</i> (N= 10)	6,1	7,7	6,1	5,2	7,4	5,2	8,3	7,5
<i>Alouatta straminea</i> (N= 8)	6,1	7,8	5,8	5,3	7,5	5,3	8,4	7,5
<i>Alouatta pigra</i> (N= 4)	6,6	8,2	6,5	5	7,6	4,9	8	6,9
<i>Alouatta palliata</i> (N= 6)	6,2	7,6	6,6	4,9	7,7	5,1	8,9	7,2
<i>Alouatta mauroi</i>	---	11	7,8	>6,7	8,1	5,5	9,5	8

de *A. mauroi* y el resto de las especies aquí comparadas no difieren significativamente. No obstante, el también enorme tamaño del canino de *A. mauroi* es otro carácter relevante, inclusive si este espécimen se tratara de un macho, y quizás esté correlacionado con el tamaño del P2.

En el área circundante a la localidad tipo de *Alouatta mauroi* se distribuye actualmente *A. guariba*, que se extiende al sur y sudeste, y en regiones cercanas se agrega la distribución alopatrica de *A. caraya*, al oeste y sudoeste, y *A. belzebul* al noroeste. Más allá de los antiguos registros fósiles de indudables Alouattini mencionados más arriba, las evidencias moleculares indican que la diversificación inicial del género *Alouatta* en América del Sur parece haber ocurrido hace entre 4,8 y 5,1 Ma, en tanto la divergencia de las especies distribuidas al oeste y al este de Los Andes, incluyendo aquellos que darán origen a los *Alouatta* de Mesoamérica, se ubica en torno a los 6,6-6,8 Ma (Cortés-Ortíz *et al.*, 2003). De hecho, *A. palliata* parece haber sido el taxón basal del género (Bonvicino *et al.*, 2001; Villalobos *et al.*, 2004). Siguiendo con las evidencias moleculares, la separación más temprana entre las especies vivientes al sur del Amazonas pudo ocurrir entre *A. guariba* y *A. belzebul*, hace aproximadamente 4 Ma (Cortés Ortíz *et al.*, 2003), posiblemente debido a la separación de los

paleoambientes selváticos del sur del Amazonas y la Selva Atlántica, con la consecuente formación de las zonas áridas del nordeste de Brasil, incluyendo la Caatinga (Bigarella y Andrade-Lima, 1982). *Alouatta mauroi* pudo formar parte de esta divergencia y quizás su relación filogenética más cercana fuera con el actual *A. guariba*, ampliamente distribuido a lo largo de la Selva Atlántica y sur de Brasil.

La presencia de *Alouatta mauroi* en el Pleistoceno tardío de Bahía arroja la posibilidad de que haya coexistido con los más grandes platirinos conocidos hasta el presente, el mencionado *Protopithecus* y además *Caipora* Cartelle y Hartwig, 1996. Estos primates exceden en aproximadamente el 20% el tamaño corporal de los platirinos de mayor tamaño hasta ahora conocido, tales como los actuales *Brachyteles* y *Alouatta*. *Protopithecus* y *Caipora* han sido incluidos dentro de los Atelinae (Cartelle y Hartwig, 1996; Hartwig y Cartelle, 1996), aunque su morfología dentaria no refleja adaptaciones folívoras como se evidencia en *Alouatta mauroi*.

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a los dos revisores que han realizado valiosos aportes para mejorar este manuscrito. ALR agradece los siguientes financiamientos: Tow Faculty Travel Fellowship, del Brooklyn College (City University of New York) y PSC CUNY Research Award Program.

Bibliografía

- Bergqvist, L.P., Ribeiro, A.M. y Bocquentin-Villanueva, J. 1998. Primata, Roedores e Litopternas do Mio/Plioceno da Amazônia Sul-Occidental (Formação Solimões, Bacia do Acre), Brasil. *Geología Colombiana* 23: 19-29.
- Bigarella, J.J., Andrade-Lima, D. de. 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. En: G.T. Prance (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*, Columbia University Press, New York, pp. 27-40.
- Bonvicino, C.R., Fernandes, M.E.B. y Seuanez, H.N. 1995. Morphological analysis of *Alouatta seniculus* species group (Primates, Cebidae). A comparison with biochemical and karological data. *Human Evolution* 10: 169-176.

Tabla 2. Medidas del paladar de *Alouatta mauroi* y otras especies de *Alouatta* vivientes seleccionadas. Las medidas son en milímetros y fueron tomadas entre los bordes externos del alvéolo del M1 / Measurements of the palate of *Alouatta mauroi* and other selected living species of *Alouatta*. Measurements are in millimeters and were taken between the external edges of the alveolus of M1.

	Ancho del paladar
<i>Alouatta caraya</i> (N= 6)	37.6
<i>Alouatta guariba</i> (N= 3)	34.1
<i>Alouatta nigerrima</i> (N= 6)	39.8
<i>Alouatta straminea</i> (N= 6)	39.8
<i>Alouatta pigra</i> (N= 4)	35.9
<i>Alouatta palliata</i> (N= 6)	35.9
<i>Alouatta mauroi</i>	~38

- Bonvicino, C.R., Lemos, B. y Seuanez, H.N. 2001. Molecular phylogenetics of howler monkeys *Alouatta* (Platyrrhini). A comparison with karyotypic data. *Chromosoma* 110: 241-246.
- Cabrera, A. 1940. Los nombres científicos de algunos monos americanos. *Ciencia México* 1: 402-405.
- Cartelle, C. y Hartwig, W.C. 1996. A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahía, Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: 6405-6409.
- Correa de Oliveira, E.H. 1996. Cytogenetic and phylogenetic studies of *Alouatta* from Brasil and Argentina. *Neotropical Primates* 4: 156-157.
- Cortés-Ortiz, L., Bermingham, E., Rico, C., Rodríguez-Luna, E., Sampaio, I. y Ruiz-García, M. 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 64-81.
- Elliot, D.G. 1910. Descriptions of new species of monkeys of the genera *Galago*, *Cebus*, *Alouatta*, and *Cercopithecus*. *Annals and Magazine of Natural History* 5: 77-83.
- Erxleben, J.C.P. 1777. *Systema regni animalis*, classis I, Mammalia. Lipsiae.
- Frohlich, J.W. y Frohlich, P.H. 1987. The status of Panama's endemic howling monkeys. *Primate Conservation* 8: 58-62.
- Geoffroy Saint-Hilaire, É. 1812. Tableau des Quadrumanes ou des animaux composant le premier ordre de la classe des mammifères. *Annales Museum d'Histoire Naturelle Paris* 19: 85-122.
- Gray, T. 1825. An outline of an attempt at the disposition of Mammalia into tribes and families, with a list of the genera apparently appertaining to each tribe. *Annals of Philosophy*, n.s. 10: 337-344.
- Gray, T. 1845. On the howling monkeys (*Mycetes Illiger*). *Annals and Magazine of Natural History* 16: 217-221.
- Gray, T. 1849. On some new or little known species of monkeys. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1848: 138.
- Groves, C.P. 2001. *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- Hartwig, W.C. y Cartelle, C. 1996. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature* 381: 307-311.
- Hershkovitz, P. 1970. Notes on Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus from the late Miocene of Colombia. *Folia Primatologica* 12: 1-37.
- Hill, W.C.O. 1962. *Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy V. Cebidae Part B*. Edinburgh University Press. Edinburgh.
- Horwich, R.H. y Johnson, R.D. 1986. Geographical distribution of black howler (*Alouatta pigra*) in Central America. *Primates* 27: 53-62.
- Humboldt, A. von. 1812. En: A. von Humboldt y A. Bonpland (eds.) *Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparée, faites dans l'océan atlantique dans l'intérieur du nouveau continent et dans la mer du sud pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803*. Paris. Pt 2, Vol. 1.
- James, R.A. y Horwich, R.H. 1993. Phylogeny and conservation genetics of howler monkeys. *American Association of Zoological Parks and Aquariums Regional Proceedings*, pp. 692-698.
- Kay, R.F., Madden, R.H., Plavcan, J.M., Cifelli, R.L. y Guerrero Díaz, J. 1987. *Stirtonia victoriae*, a new species of Miocene Colombian primate. *Journal of Human Evolution* 16: 173-196.
- Kay, R.F. y Frailey, C.D. 1993. Large fossil platyrrhines from the Río Acre local fauna, late Miocene, western Patagonia. *Journal of Human Evolution* 25: 319-327.
- Lönnberg, E. 1941. Nos on members of the genera *Alouatta* and *Aotus*. *Arkiv foer Zoologi* 33A: 1-44.
- Lacépède, B.G.E. de la V. 1799. *Tableau des divisions, sous-divisions, ordres et genres des Mammifères*. Plassan. Paris.
- Lawrence, B. 1933. Howler monkeys of the palliata group. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard* 75: 314-354.
- Linnaeus, C. 1766. *Systema naturae*, ed. 12, vol. I, *Regnum Animale, Holmiae*.
- Lund, P.W. 1838. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Forest Afhandling: Indledning. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger* 8: 61-144.
- Lund, P. 1840a. View of the fauna of Brazil, previous to the last geological revolution. *Charlesworth's Magazine of Natural History* 4: 1-8; 49-57; 105-112; 153-161; 207-213; 251-259; 307-317; 373-389.
- Lund, P.W. 1840b. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Tredie Afhandling: Forsaetelse af Pattedyrene Forest Afhandling: Inledning. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger* 8: 25-57.
- Pocock, F. 1925. Additional notes on the external characters of some platyrrhine monkeys. *Proceedings of the Zoological Society of London* 27: 47.
- Rylands, A.B., Mittermeier, R.A. y Rodríguez-Luna, E. 1995. A species list for the New World Primates (Platyrrhini): Distribution by country, endemism, and conservation status according to the Mace-Lande system. *Neotropical Primates* 3: 113-164.
- Rylands, A.B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R.A. y Groves, C.P. 2000. An assessment of the diversity of New World Primates. *Neotropical Primates* 8: 61-93.
- Setoguchi, T., Watanabe, T. y Mouri, T. 1981. The upper dentition of *Stirtonia* (Ceboidea, Primates) from the Miocene of Colombia, South America, and the origin of the posterointernal cusp of upper molars of howler monkeys (*Alouatta*). *Kyoto University Overseas Research Rep. New World Monkeys* 3: 51-60.
- Smith, J.D. 1970. The systematic status of the black howler monkey, *Alouatta pigra* Lawrence. *Journal of Mammalogy* 51: 358-369.
- Spix, J.B. de. 1823. *Simiarum et vespertilionum brasiliensium species novae*. F.S. Hübschmann. Monaco.
- Stirton, R.A. 1951. Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. *University of California Publications in the Geological Sciences* 28: 315-356.
- Tejedor, M.F. 2002. Primate canines from the early Miocene Pinturas Formation, southern Argentina. *Journal of Human Evolution* 47: 127-141.
- Thomas, O. 1902. On some mammals of Coiba Island, off the west coast of Panama. *Novitates Zoologicae* 9: 135-137.
- Thomas, O. 1903. Notes on South American monkeys, bats, carnivores and rodents with descriptions of new species. *Annals and Magazine of Natural History* 12: 455-464.
- Trouessart, E.L. 1897. *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium*. Friedlander. Berlin.
- Villalobos, F., Valerio, A. A. y Retana, A. P. 2004. A phylogeny of howler monkeys (Cebidae: *Alouatta*) based on mitochondrial, chromosomal and morphological data. *Revista de Biología Tropical* 52: 665-675.
- Winge, H. 1895-96. Jorfundne of nulevende *Asber* (Primates) *Rodvyr* (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii* 2: 1-187.

Recibido: 25 de octubre de 2005.

Aceptado: 7 de marzo de 2008.