



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



La diversificación de los Primates Platorinos a lo largo de su historia evolutiva : Un análisis empleando morfometría geométrica y métodos comparativos

Arístide, Leandro

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Pérez, S. Iván

Co-dirección: Tejedor, Marcelo F.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2016

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20170420001515>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

La diversificación de los primates platirrininos a lo largo de su historia evolutiva:

Un análisis empleando morfometría geométrica y métodos comparativos

Lic. Leandro Arístide



Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

La diversificación de los Primates Platirrinos a lo largo de su historia evolutiva:

**Un análisis empleando morfometría geométrica
y métodos comparativos**

Lic. Leandro Arístide

2016

Tesis presentada para optar por el título de Doctor en
Ciencias Naturales

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad de La Plata

Directores: Dr. S. Ivan Perez y Dr. Marcelo F. Tejedor

A mis viejos, Silvia y Carlos

A mis hermanos Carli, Pablo y Tomás

A Luz

Y a los que buscan

Agradecimientos

A Ivan Perez, por ser un referente, por guiarme en el laberinto de las ideas, por perderse conmigo innumerables veces. Por la ayuda, el impulso y las respuestas. Por sobre todo, por darme la oportunidad.

A mis viejos, por traerme, por bancarme siempre, por mostrarme el camino, por enseñarme. A mis hermanos, por compartir el camino juntos, por la música, por la inspiración, por el aguante. A Vani, por la garra. Y a la gran familia Arístide-Aristimuño, por todo.

A los amigos y amigas, por la risa infinita, por la compañía, por nunca entender bien qué es lo que hago y aun así, seguir escuchándome.

A los chicos del labo y alrededores: Nati, Lucas, Guido, Vir, Fede, Mema, Lumi y Nahuel. Por hacerle un lugar a este porteño y biólogo, por la amistad, las charlas, los delirios, las consultas, la ayuda, los mates y la compañía todos estos años. También a Paula González, Valeria Bernal y Florencia Gordon por el lugar, las charlas, opiniones, por remarla y abrir camino para los que seguimos.

A Sergio dos Reis. Por facilitar las muestras, por las discusiones, sus reflexiones y por su aporte indispensable para que este trabajo pueda existir.

A Ricardo Lopes, Inaya Lima y Alessandra Machado, por las horas invertidas en tomografiar cientos de cráneos. Sin su aporte esta Tesis no hubiese sido posible.

A David Flores (MACN), Mario de Vivo (MZUSP) y Joao de Oliveira (MNRJ), por facilitar el acceso a las colecciones de cráneos a su cuidado. A Marcelo Tejedor, por aceptar codirigir esta tesis y por mostrarme el material fósil.

A Diego Verzi. Por su ayuda, su aliento y las charlas sobre ratones.

A Alfred Rosenberger. Por su humildad y sus ganas de trabajar. Por siempre estar dispuesto a aportar su mirada. Por compartir material y por sus contribuciones a este trabajo.

A la División Antropología del Museo de La Plata y a la gente que allí trabaja. A la FCNyM y a la UNLP.

A la educación pública y al CONICET. Por todos estos años de formación. Y a los que lucharon y luchan para que se sostengan.

A toda la gente que forma parte del sistema científico y de universidades, que hace posible hacer ciencia en Argentina.

A toda la gente que conocí en este camino de cursos, congresos y viajes, todos contribuyeron de una u otra manera.

A Luz, mi compañera de vida. Por ser mi sostén cuando me pierdo. Por la ayuda con la tesis. Por lo que viene.

Resumen

Uno de los problemas más fundamentales de la biología es comprender cómo se origina y mantiene la diversidad biológica. Esta se caracteriza, a escala macroevolutiva, por dos dimensiones principales: la diversidad de especies y la disparidad fenotípica. El estudio de los factores involucrados en la generación de estos dos componentes se ha abordado, en general, en el marco de las llamadas radiaciones evolutivas, donde la expectativa nula es que los cambios en la diversidad sean producto únicamente de procesos aleatorios. Alternativamente, un tipo particular de radiación evolutiva que ha recibido una gran atención en biología es la radiación adaptativa, donde el rol de la selección y la adaptación se encuentran amplificadas. En las últimas décadas, con el desarrollo de herramientas conceptuales y metodológicas novedosas, el interés por comprender los procesos de diversificación a escala macroevolutiva se ha renovado, llevando a un rápido crecimiento en el número de grupos biológicos estudiados. Estos estudios indican que aún estamos lejos de tener un conocimiento profundo sobre las características de estos procesos, particularmente sobre la influencia relativa de los factores bióticos y abióticos en la diversificación.

Los primates Platyrrhini o platirrinos, constituyen un ejemplo notable de diversificación macroevolutiva a escala continental en mamíferos, presentando una amplia diversidad ecomorfológica y de especies, y atribuida por algunos autores a una “radiación adaptativa” antigua. Sin embargo, la diversificación de este clado no ha sido estudiada empleando métodos cuantitativos y modelos estadísticos que permitan conocer en profundidad las características de su radiación evolutiva. El objetivo de este trabajo de Tesis es, por un lado, contribuir a la comprensión de los procesos que generan biodiversidad a escala macroevolutiva, y por otro, aportar nuevos elementos que permitan profundizar en el conocimiento de las características particulares de la diversificación de especies y fenotípica en los platirrinos.

Para esto, se utilizó una aproximación, basada en métodos comparativos filogenéticos y técnicas de la morfometría geométrica, que permitió considerar en simultaneo las dimensiones fenotípica, ecológica y filogenética de la diversificación. En primer lugar se obtuvo una estimación de la filogenia del grupo y de los tiempos de divergencia utilizando datos moleculares y métodos Bayesianos. En segundo lugar, utilizando este árbol filogenético como base, se analizó la dinámica de acumulación de linajes en el clado calculando el ajuste relativo de modelos alternativos de especiación-extinción, y se incorporó información del registro fósil de manera de complementar esta aproximación. En tercer lugar, se analizó el proceso de diversificación en varios rasgos fenotípicos de importancia ecológica: el tamaño corporal, la morfología craneana, y la morfología cerebral. Respecto al tamaño corporal, se analizó su patrón de variación filogenético a través del tiempo y el ajuste relativo de modelos matemáticos de evolución fenotípica neutral (Movimiento Browniano) o deterministas (OU) representando diversas hipótesis sobre factores ecológicos estructurando el paisaje macroevolutivo. A su vez, se

comparó estos resultados con la información del registro fósil. Para analizar la morfología craneana y cerebral, se utilizó una aproximación desde la antropología virtual, obteniéndose coordenadas tridimensionales de *landmarks* y *semilandmarks* a partir de modelos digitales derivados de tomografías computadas. Esta información fue analizada con métodos de la morfometría geométrica y posteriormente con métodos comparativos filogenéticos, particularmente, al igual que para el tamaño corporal, calculando el ajuste de modelos evolutivos neutrales y deterministas. A su vez, se analizó el rol de los cambios alométricos en la diversificación de la forma craneana mediante regresiones filogenéticas.

Los resultados obtenidos indican, por un lado, que si bien los linajes mayores surgen en un corto lapso temporal durante el inicio de la radiación, no existe una caída posterior en la tasa de diversificación, como podría esperarse de acuerdo al modelo clásico de radiación adaptativa. Por el contrario, se encontró una dinámica macroevolutiva compleja dominada por procesos clado-específicos, donde algunos clados muestran una elevada tasa de recambio de especies, producto de la extinción, y otros presentan tasas constantes y elevadas de especiación, con baja extinción. Por otro lado, el análisis de rasgos fenotípicos indicó la existencia de un patrón común de diversificación temprana seguida de estasis, patrón que se ajusta a las expectativas tanto del modelo de radiación adaptativa como a hipótesis previas sobre la dinámica evolutiva del clado. Sin embargo, el ajuste de modelos evolutivos mostró que, a pesar de este patrón general, cada rasgo fenotípico posee una dinámica propia y en algunos casos compleja. La evolución del tamaño corporal se ajustó a un modelo ecomorfológico determinista basado en una hipótesis ecológica multifactorial, en contraste con una hipótesis únicamente dietaria. A pesar de la relevancia evolutiva del tamaño corporal, y en contraste con trabajos previos, los resultados indicaron que la diversificación de la forma craneana no responde únicamente a cambios alométricos. En este sentido, se encontró que la forma craneana no muestra una asociación con variables ecológicas particulares, donde cada región (cara y neurocráneo) exhibe una dinámica de diversificación propia que podría responder a combinaciones específicas de factores ecológicos y del desarrollo. Finalmente, los resultados indicaron que la forma cerebral se habría diversificado en etapas, inicialmente de acuerdo a la diferenciación ecomorfológica basal del clado y luego en respuesta a factores ecológicos asociados con la socialidad, resultando en el surgimiento de fenotipos convergentes a escala macroevolutiva.

En conjunto, los resultados aquí obtenidos con base en una aproximación cuantitativa no empleada previamente, resaltan el carácter excepcional y la notable complejidad del proceso de diversificación de los primates platirrinos, a la vez que presentan una imagen ampliada y novedosa de su radiación evolutiva, que permitirá en el futuro abordar nuevas preguntas. Por otro lado, este trabajo aporta elementos que contribuirán a ampliar nuestro conocimiento sobre las radiaciones evolutivas y los factores que impulsan o limitan la diversificación a escala macroevolutiva.

Abstract

Understanding how diversity arises and is maintained is one of the most fundamental problems in biology. At macroevolutionary scales, biological diversity is characterized by two main dimensions: species diversity and phenotypic disparity. The study of the factors involved in generating these two components has been generally framed in the so-called evolutionary radiations, where the null expectation is that changes in diversity are the product of random processes. Alternatively, adaptive radiation, a special type of evolutionary radiation that has received great attention in biology, is characterized by the strong role of natural selection and adaptation in driving diversification. In the last decades, the development of novel conceptual and methodological tools has renewed the interest in understanding macroevolutionary diversification processes, leading to a fast growth in the number of studied biological groups. These new studies indicate that we are still far from having a deep knowledge of the main features of these processes, especially with respect to the relative influence that biotic and abiotic factors have in diversification.

Platyrrhine primates constitute a remarkable case of macroevolutionary diversification at a continental scale in mammals, exhibiting a large ecomorphological and species diversity that some authors claim are the result of an ancient “adaptive radiation”. However, the diversification of this clade has not been studied employing quantitative methods and statistical models that allow to investigate deeply into the features of their evolutionary radiation. The objective of this Thesis are, first, to contribute to the understanding of the processes that generate biodiversity at a macroevolutionary scale and, second, to add new elements that allow to achieve a deeper understanding of the defining features of species and phenotypic diversification in platyrrhines.

For this purpose, I implemented an approach based on phylogenetic comparative methods and geometric morphometrics techniques that allowed to simultaneously consider the phylogenetic, ecological and phenotypic dimensions of diversification. First, I obtained an estimation of phylogenetic relationships among species and their divergence times by using molecular sequence data and Bayesian methods. Second, I used this phylogenetic tree to analyze lineage diversification dynamics in the clade by calculating the relative support of alternative models of speciation-extinction. I complemented this approach by incorporating information from the fossil record. Third, I analyzed the process of diversification of several ecologically relevant phenotypic traits: body size, cranial morphology, and cerebral morphology. Regarding body size, I analyzed the phylogenetic pattern of diversification through time, and then calculated the relative support of neutral (Brownian motion) versus several deterministic (OU) mathematical models of phenotypic diversification. OU models represented alternative hypotheses about ecological factors structuring the macroevolutionary landscape. Additionally, I compared these results with body size data from the fossil record. To

analyze cranial and brain morphology, I used an approach based on virtual anthropology tools, digitizing 3D coordinates of landmarks and semilandmarks from digital reconstructions obtained from computer tomography data. This data was analyzed first with geometric morphometric methods and, following, with phylogenetic comparative methods as for body size. Also, I studied the role of allometry in cranial shape evolution using phylogenetic regressions.

Results indicate, first, that although the main platyrrhine lineages arise in a relatively short period of time at the beginning of the radiation, there is no evidence of decelerating diversification rates through time, as may be expected from the classic model of adaptive radiation. Conversely, results suggest a complex macroevolutionary dynamic dominated by clade-specific processes, where some clades exhibit high species turnover, product of extinction, and others show constant and high speciation rates, with low extinction. Second, phenotypic analysis revealed a common pattern of early diversification followed by evolutionary stasis for all traits. This pattern is in agreement both with the expectations of the classic model of adaptive radiation and with previous hypotheses regarding the evolutionary dynamics of the clade. However, the fit of evolutionary models showed that, despite this common pattern, each trait exhibits its own macroevolutionary dynamic that in some cases can be complex. Body size evolution was best explained by a deterministic ecomorphological model based on a multidimensional ecological hypothesis, particularly over more simplistic explanations based only in diet. Despite the evolutionary relevance of body size, results showed that allometric changes alone do not account for cranial shape diversification in platyrrhines. In this sense, no single ecological variable is associated with cranial shape, and, moreover, each cranial region (face and neurocranium) shows a particular diversification dynamic that may respond to specific combinations of ecological and developmental factors. Finally, results indicated that brain shape probably diversified in stages, initially according to the basal ecomorphological differentiation of the clade and later in response to ecological factors associated with sociality, resulting in the evolution of convergent phenotypes at a macroevolutionary scale.

Together, these results, obtained through a quantitative approach not employed before in the clade, highlight the exceptional and highly complex nature of the diversification process of platyrrhine primates, while presenting a broadened and novel picture of their evolutionary radiation that will allow in the future to pose new questions. Additionally, this work contributes elements that can help to broaden our knowledge about evolutionary radiations and the factors driving or limiting macroevolutionary diversification.

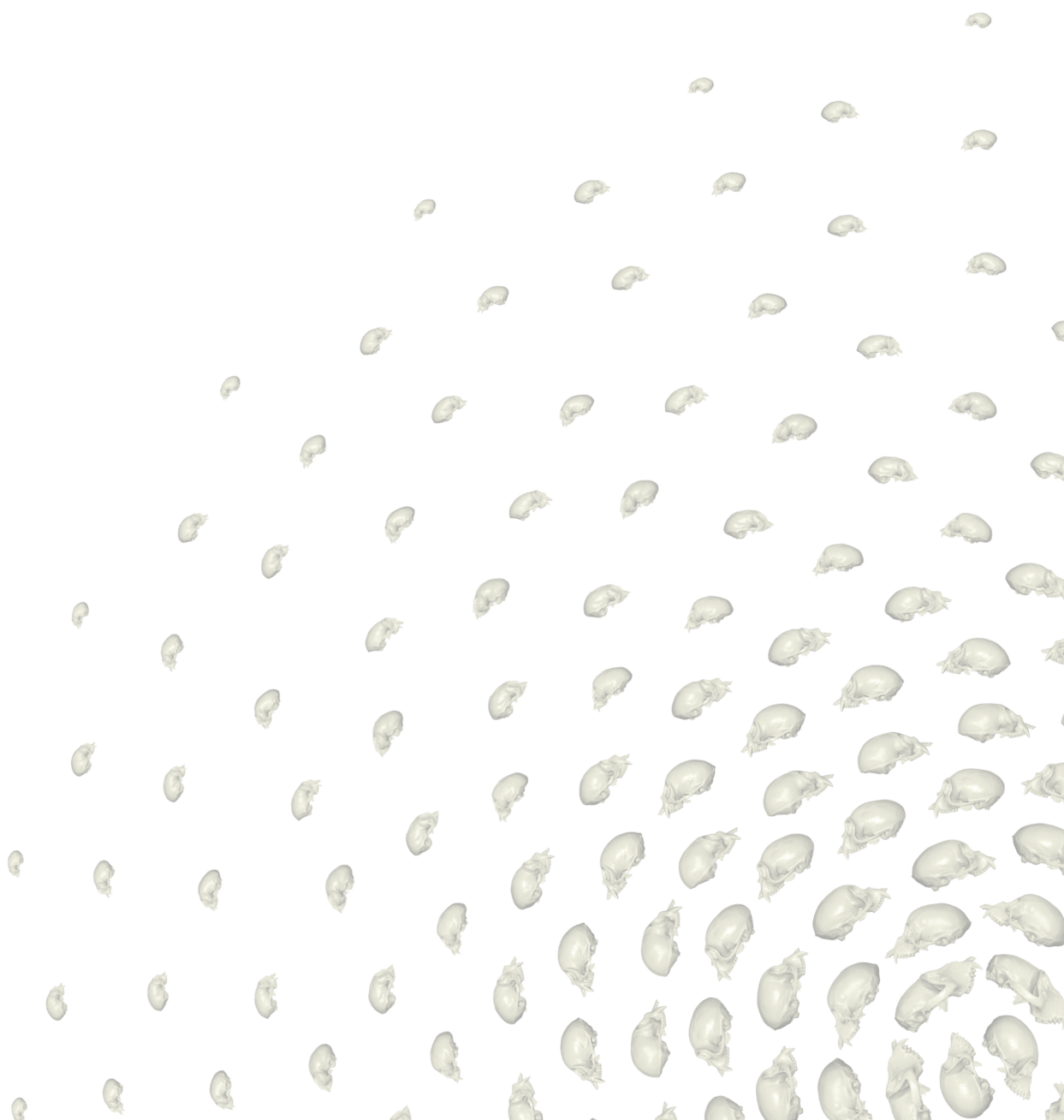
Índice

Agradecimientos	I
Resumen	II
Abstract	IV
1. Introducción	1
2. Marco Conceptual y Antecedentes	5
2.1. Diversificación evolutiva, radiaciones evolutivas y adaptativas.....	6
2.2 Los primates del Nuevo Mundo.....	9
2.2.1 <i>Introducción</i>	9
2.2.2 <i>Evolución de los Platingos</i>	10
3. Objetivos	16
3.1 Objetivo general.....	17
3.2 Objetivos específicos.....	17
4. Material y Métodos	18
4.1 Análisis morfométrico.....	19
4.1.1 <i>Muestra</i>	20
4.1.2 <i>Estructuras internas</i>	23
4.1.3 <i>Reparación</i>	25
4.1.4 <i>Cuantificación morfológica por medio de landmarks y semilandmarks</i>	27
4.1.5 <i>Visualización de las diferencias en forma</i>	32
4.2 Reconstrucción filogenética.....	32
4.3 Análisis comparativos filogenéticos.....	35
4.3.1 <i>Modelado de la evolución fenotípica y de linajes</i>	36
4.3.2 <i>Otros métodos comparativos filogenéticos empleados</i>	46
5. Diversificación de linajes	52
5.1 Introducción.....	53
5.2 Diversificación de linajes en la radiación de los platingos.....	54

5.3 Discusión.....	61
6. Diversificación fenotípica I: Tamaño corporal.....	65
6.1 Introducción.....	66
6.2 Evolución del tamaño corporal en los platirrinos.....	67
6.3 Discusión.....	74
7. Diversificación fenotípica II: Morfología craneana.....	77
7.1 Introducción.....	78
7.2 Evolución de la forma craneana.....	80
7.3 Evolución de la forma facial.....	90
7.4 Evolución de la forma del neurocráneo.....	96
7.5 Discusión.....	101
8. Diversificación fenotípica III: Morfología cerebral.....	106
8.1 Introducción.....	107
8.2 Evolución de la forma cerebral.....	108
8.3 Discusión.....	120
9. Consideraciones finales.....	123
Anexo.....	127
Bibliografía.....	138

[1]

Introducción



Entender cómo se origina y mantiene la diversidad biológica en la tierra constituye uno de los problemas más fundamentales y generales de la biología. Particularmente, el estudio de los procesos responsables de esta diversidad ha sido central para la biología evolutiva y la ecología modernas (Darwin, 1859; Simpson, 1953; Gould, 2002; Losos *et al.*, 2013) y, en las últimas décadas, este interés se ha visto renovado con el desarrollo de herramientas conceptuales y metodológicas que han permitido abordar el análisis de un número creciente de grupos biológicos. En este contexto, los procesos de diversificación a escala macroevolutiva han sido estudiados empleando, en general, el marco de las radiaciones adaptativas, definidas como la diversificación adaptativa excepcional de miembros de un único linaje filogenético en una variedad de nichos ecológicos (Futuyma, 1998; Gavrilets y Losos, 2009; Losos y Mahler, 2010). Según el modelo clásico de radiación adaptativa, el acceso de un linaje a una zona ecológica no explotada dispara la evolución adaptativa de los rasgos asociados con la utilización de los nuevos recursos (*rasgos fenotípicos ecológicamente relevantes*), en asociación con la proliferación rápida del número de linajes, es decir, por el proceso de especiación (Gavrilets y Losos, 2009).

Aunque algunos ejemplos de radiaciones adaptativas han sido estudiados en profundidad (*e.g.* peces cíclidos africanos, lagartos *Anolis* del Caribe o pinzones de las Islas Galápagos), aún estamos lejos de tener un conocimiento profundo sobre la importancia de los factores ecológicos en la generación de la diversidad biológica a escala macroevolutiva. En este sentido, trabajos recientes han señalado que este modelo de radiación adaptativa no logra abarcar la multiplicidad de factores bióticos como abióticos probablemente involucrados en los procesos de diversificación a escala macroevolutiva, sugiriendo que este modelo sólo representa un caso particular dentro del espectro más general de las llamadas “radiaciones evolutivas”, un continuo donde la relación entre diversificación fenotípica, adaptación y especiación es variable y que incluye fenómenos como las llamadas radiaciones no adaptativas, las radiaciones geográficas, y las “pseudoradiaciones”, entre otras (Olson y Arroyo-Santos, 2009; Simões *et al.*, 2016). Por estas razones, resulta necesario estudiar más casos de diversificación macroevolutiva de manera de poder establecer principios generales (Gavrilets y Losos, 2009; Glor, 2010) y entender el efecto que factores clado-específicos podrían tener sobre la diversificación de las especies (Rundell y Price, 2009; Lieberman, 2012; Simões *et al.*, 2016). Particularmente, radiaciones ocurriendo en áreas geográficas extensas (*e.g.* continentes) y/o durante periodos de tiempo relativamente prolongados (*e.g.* decenas a cientos de millones de años), a diferencia de los casos mencionados más arriba, podrían mostrar historias más complejas que se alejan de las expectativas del modelo clásico de radiación adaptativa (Derryberry *et al.*, 2011; López-Fernández *et al.*, 2013).

Los monos del Nuevo Mundo o platirrinos (Parvorden Platyrrhini), unos de los tres principales clados monofiléticos vivientes del Orden Primates, constituyen un ejemplo notable de diversificación en mamíferos, que ocurrió de forma aislada en Centro y Sudamérica a lo largo de al menos 25-35 millones de años (Ma; Perez *et al.*, 2013; Bond

et al., 2015), y resultó en una amplia diversidad ecomorfológica y de linajes (Fleagle, 2013). Con unas 120 especies reconocidas en 17 géneros, los platirrinos presentan una extensa variación en la composición y calidad de sus dietas, organización social, comportamiento locomotor, tamaño corporal y en la morfología craneana y dental, entre otros. Estas características hacen de los platirrinos un excelente modelo para estudiar procesos evolutivos en una escala temporal y geográfica extensa, y en relación a diversos factores ecológicos. Asimismo, estudios previos han sugerido que la diversidad observada en el clado es producto de una “radiación adaptativa” antigua afectando rasgos fenotípicos como la masa corporal y la morfología craneana y dentaria (Rosenberger, 1980, 1992; Marroig y Cheverud, 2001, 2005; Rosenberger *et al.*, 2009), mientras que otros autores han propuesto escenarios de diversificación evolutiva que difieren de este modelo de radiación (Hershkovitz, 1977; Kay *et al.*, 2008; Hodgson *et al.*, 2009). Sin embargo, la diversificación de los platirrinos no ha sido estudiada empleando métodos cuantitativos y modelos estadísticos formales que permitan conocer las características de la radiación evolutiva del clado y, particularmente, diferenciar entre los escenarios previamente propuestos.

En esta Tesis, a partir del estudio de la evolución de los platirrinos se busca contribuir a la comprensión de los procesos que generan biodiversidad a escala macroevolutiva y, particularmente, a partir de la exploración de diferentes modelos de diversificación evolutiva, aportar nuevos elementos que permitan profundizar el conocimiento sobre este grupo de primates. Este objetivo general será abordado combinando métodos de morfometría geométrica y comparativos filogenéticos, una aproximación promisoriosa (Monteiro, 2013) pero que ha sido, a la fecha, poco utilizada para estudiar radiaciones evolutivas a esta escala temporal y espacial.

En el Capítulo 2 se desarrolla el contexto teórico y conceptual en el que se enmarca esta Tesis. Primero, se brinda una breve revisión del estado actual del conocimiento respecto a los procesos que generan diversidad a escala macroevolutiva. Finalmente, se introduce a los platirrinos, sujeto de estudio de esta Tesis, se repasa su origen dentro de los primates, se describen sus características generales y por último se presentan los principales escenarios planteados para su evolución, con referencia a las actuales controversias respecto al registro fósil y la dinámica macroevolutiva del clado.

En el Capítulo 3 se presenta el objetivo general de esta Tesis así como también una serie de objetivos particulares.

En el Capítulo 4 se explicita el abordaje metodológico empleado y el material considerado para su estudio. En primer lugar se introduce al lector a los métodos de la morfometría geométrica y de la Antropología Virtual empleados para el análisis de la forma biológica, y se describe la muestra de ejemplares craneanos utilizada. En segundo lugar, se presentan los materiales y métodos utilizados para la reconstrucción de un árbol filogenético de los platirrinos. Finalmente, se presentan los métodos comparativos filogenéticos empleados para el estudio del proceso de diversificación, así como también

la metodología y materiales empleados para la construcción de un marco ecológico para los análisis.

Los Capítulos 5 a 8 presentan los resultados de los análisis efectuados. En el Capítulo 5 se estudia el proceso de diversificación de linajes, mientras que en los Capítulos 6 a 8 se estudia la diversificación de una serie de caracteres fenotípicos ecológicamente relevantes: la masa corporal, la morfología craneana y la morfología cerebral externa. En cada caso, junto con los resultados, se presenta una breve introducción al problema abordado, una serie de expectativas o hipótesis y finalmente una discusión particular de los resultados obtenidos.

Finalmente, en el Capítulo 9, se exponen una serie de consideraciones finales integrando los resultados de cada capítulo y los antecedentes presentados. A su vez, se indican una serie de perspectivas a futuro surgidas a partir de este trabajo.



[2]

Marco Conceptual y Antecedentes

2.1. - 2.2 - 2.2.1- 2.2.2

2.1 Diversificación evolutiva, radiaciones evolutivas y adaptativas

A escala macroevolutiva, dos dimensiones principales caracterizan la diversidad biológica de un clado: el número de especies y la diversidad o disparidad fenotípica. Aunque pueden estar interrelacionadas, cada dimensión puede interpretarse como el resultado de procesos fundamentalmente diferentes, ya que mientras el número de especies depende del balance entre la especiación y la extinción, la disparidad fenotípica depende de procesos evolutivos (deriva, selección, etcétera), ecológicos y del desarrollo, entre otros.

La comprensión de los factores involucrados en la producción de los dos componentes de la diversidad a escala macroevolutiva ha sido abordada en el marco de las radiaciones evolutivas (Losos y Mahler, 2010; Solimões *et al.*, 2016). En este marco, la expectativa macroevolutiva es que en ausencia de factores externos (es decir, la expectativa nula), todos los cambios en la diversidad resulten producto únicamente de procesos aleatorios (Felsenstein, 1985; Nee *et al.*, 1994). Contrariamente, en la radiación adaptativa, un tipo de radiación evolutiva que ha recibido tradicionalmente una atención especial en biología evolutiva, el rol de la selección natural y de la adaptación en la generación de la diversidad se encuentran notablemente amplificadas (Losos, 2010). Definida de manera general como la *diversificación excepcional* de un linaje filogenético en un conjunto de formas adaptativas que ocupan una serie de nichos ecológicos (Simpson, 1953; Futuyma, 1998; Losos y Mahler, 2010), algunos autores consideran que las radiaciones adaptativas son responsables de gran parte de la diversidad en la tierra (Simpson, 1953; Schluter, 2000; Benton, 2015). Entre algunos ejemplos de clados considerados como típicas radiaciones adaptativas pueden mencionarse los pinzones de las Islas Galápagos, lagartos *Anolis* de las islas del Caribe o peces Cíclidos de lagos africanos.

El modelo clásico de radiación adaptativa considera que estas diversificaciones excepcionales de un linaje (Simpson, 1953; Schluter, 2000; Losos, 2010) se producen por la existencia de una oportunidad ecológica, en la forma de recursos accesibles evolutivamente pero subutilizados (Schluter, 2000), como prerrequisito para que el proceso pueda iniciarse. Esta oportunidad ecológica podría surgir, por ejemplo, a través de la colonización de una nueva área, la extinción de un competidor ecológico, o la evolución de un rasgo novedoso (una “innovación clave” o “*key innovation*” en inglés) que permita la utilización de recursos previamente no disponibles (Simpson, 1953; Losos, 2010). Frente a la disponibilidad de estos recursos, un clado se diversifica produciendo un conjunto de especies cada una adaptada a utilizar una porción de los mismos (Losos, 2010). Así, la radiación adaptativa constituiría uno de los procesos más importantes vinculando la ecología con la evolución a escala macroevolutiva (Givinish, 1997). De acuerdo a este modelo ecológico de la radiación adaptativa, la oportunidad ecológica no solo es necesaria para iniciar el proceso de diversificación si no que es también el principal factor regulando su ritmo: inicialmente, frente a la disponibilidad de nichos vacantes se

produce una rápida acumulación de diversidad tanto de especies como fenotípica en caracteres ecológicamente relevantes, seguida de una disminución en las tasas de diversificación a medida que el *ecoespacio* disponible es ocupado, la competencia entre especies aumenta y la oportunidad ecológica decrece (Simpson, 1953; Schluter, 2000).

Con la transición desde una tradición “narrativa” en los estudios macroevolutivos al uso creciente de métodos cuantitativos sofisticados, particularmente filogenéticos, que facilitan el análisis de la dinámica evolutiva de los clados (Cleland, 2002; Gavrilets y Losos, 2009; Glor, 2010; Morlon, 2014; Pennel y Harmon, 2013), sobre todo aquellos sin registro fósil extenso, la hipótesis de que la oportunidad ecológica modera el ritmo de la diversificación comenzó a ser testada extensivamente. Por ejemplo, numerosos estudios basados en filogenias moleculares han encontrado un patrón de declive en la tasa de diversificación de especies a través del tiempo (*e.g.* Harmon *et al.*, 2003; McPeck, 2008; Rabosky y Lovette, 2008; Burbrink *et al.*, 2012), patrón interpretado en general como producto de la existencia de límites ecológicos a la diversidad y de la disminución en la oportunidad ecológica (Moen y Morlon, 2014). Además, muchos clados muestran un patrón de diversificación fenotípica rápida al inicio de la radiación (*e.g.* Harmon *et al.*, 2003; Mahler *et al.*, 2010; Uyeda *et al.*, 2011; Jönsson *et al.*, 2012; Weir y Mursleen, 2013). A su vez, el modelado matemático de la especiación en un contexto ecológico muestra la emergencia del mismo patrón (Gavrilets y Losos, 2009; Gavrilets, 2014).

Sin embargo, a pesar de que muchos clados muestran patrones concordantes con las expectativas de la radiación adaptativa, un número creciente de estudios sugieren que gran parte de las radiaciones no se ajustan a estas expectativas (Simões *et al.*, 2016). Así, la afirmación de que este modelo clásico permite explicar buena parte de la diversidad en la tierra ha ido dando recientemente lugar a dudas y controversias acerca de qué es realmente una “radiación adaptativa” y cómo reconocer su ocurrencia en la naturaleza (Olson y Arroyo-Santos, 2009; Glor, 2010; Soulebeau *et al.*, 2015; Stroud y Losos, 2016). Por ejemplo, para Olson y Arroyo-Santos (2009) incluir el requisito de “diversificación excepcional” en la definición de radiación adaptativa implica dividir arbitrariamente un “continuo” de variación biológica en las tasas de diversificación, limitando nuestra capacidad de interpretar los procesos evolutivos, mientras que, por el contrario, para Losos y Mahler (2010) no incluir la idea de excepcionalidad llevaría a generar un término de aplicación tan amplia que su uso perdería sentido. Esta falta de una definición precisa ha llevado a afirmar que el término “radiación adaptativa”, análogamente al término “gen”, no es más que una metáfora que fue útil en el pasado pero que actualmente, dados los avances en el conocimiento, debe dejar de utilizarse ya que no representaría ningún fenómeno particular de la naturaleza (Olson y Arroyo-Santos, 2009). A pesar de estos debates, el concepto de radiación adaptativa continua vigente y sigue siendo utilizado, pero, como se mencionó anteriormente, con el reconocimiento de que los fenómenos de diversificación a escala macroevolutiva (englobándose bajo el término más general de “radiaciones evolutivas”; Simões *et al.*, 2016) resultan más complejos que lo que se creía

hace algunos años. Particularmente, la relación precisa entre especiación, diversificación fenotípica, adaptación y oportunidad ecológica resulta controversial, donde el rol de esta última como disparador de una radiación y como factor regulador de su dinámica temporal ha sido puesto en duda (Rundell y Price, 2009; Moen y Morlon, 2014).

Por ejemplo, Harmon *et al.* (2010), a través de un meta-análisis, mostraron que solo una fracción mínima de todos los clados estudiados presentan un patrón de diversificación fenotípica inicial rápida seguida de estasis, sugiriendo que la oportunidad ecológica no fue un factor importante en la dinámica evolutiva de estas radiaciones. Por otro lado, nuevos estudios de clados que se consideraban ejemplos de radiaciones adaptativas no han encontrado evidencia de diversificación rápida de especies en el origen de la radiación (*e.g.* en Cetáceos, Slater *et al.*, 2010; o en peces lábridos, Alfaro *et al.*, 2009). A su vez, muchos trabajos han señalado que factores geográficos podrían producir radiaciones con un gran número de especies pero con escasa diversidad morfológica (“radiaciones geográficas”, Simões *et al.*, 2016; o “radiaciones no adaptativas”, Rundell y Price, 2009) que incluso podrían mostrar tasas declinantes de cladogénesis a través del tiempo por razones no relacionadas con la oportunidad ecológica (Kozak *et al.*, 2006; Moen y Morlon, 2014). En estas radiaciones el modo de especiación preponderante sería el alopátrico, en contraste con la “especiación ecológica” del modelo clásico de radiación adaptativa, donde especiación y diferenciación ecomorfológica están acopladas (Schluter, 2009). No obstante, Rundell y Price (2009) sugieren que una diversificación adaptativa excepcional puede producirse también a través de la especiación alopátrica, donde la diferenciación ecomorfológica ocurriría posteriormente a la formación de las especies cuando estas entran en contacto secundario, impulsada por el desplazamiento ecológico de caracteres en simpatria (Adams y Rohlf, 2000). Estudios recientes indican que radiaciones consideradas adaptativas en el sentido clásico podrían haber sido impulsadas por este tipo de procesos (*e.g.* Cíclidos africanos, Seehausen, 2015).

Por otra parte, la naturaleza jerárquica del proceso de diversificación evolutiva dificulta el estudio de los estadios iniciales de una radiación, ya que la información del tiempo profundo podría ser “borrada” por eventos de ocurrencia más reciente (Glor, 2010). En este sentido, radiaciones antiguas, aunque inicialmente hayan sido producto de radiaciones adaptativas, podrían mostrar dinámicas complejas debido a procesos de diversificación subsecuentes (*e.g.* López-Fernández *et al.*, 2013). Similarmente, radiaciones ocurriendo a escalas espaciales grandes (*e.g.* continentes) pueden mostrar historias más complejas que las radiaciones ocurriendo en islas o lagos (como los ejemplos clásicos de radiación adaptativa) debido a la acción tanto de factores climáticos (“radiaciones climáticas”, Simões *et al.*, 2016) como geológicos, que pueden llevar a un desacople entre la diversificación fenotípica y la de especies. Por ejemplo, el surgimiento de los Andes y del sistema fluvial amazónico podría haber ido creado, de forma relativamente continua, nuevas oportunidades para la especiación alopátrica en la radiación de los Furnáridos (Aves, Derryberry *et al.*, 2011) y de los loros neotropicales (Tribu Arini, Schweizer *et al.*, 2014), llevando a una dinámica de acumulación de linajes constante a través del tiempo.

En definitiva, la profundización en el conocimiento de los procesos que generan diversidad a escala macroevolutiva alcanzado en estos últimos años ha llevado a repensar el modelo de radiación adaptativa y su importancia como explicación del origen de la diversidad. A la vez, la imagen de complejidad que ha ido emergiendo respecto a los procesos de diversificación, obliga a analizar y cuantificar exhaustivamente la dinámica macroevolutiva del clado bajo estudio antes de poder extraer conclusiones sobre los factores bióticos y abióticos involucrados en el origen y mantenimiento de su diversidad.

2.2 Los primates del Nuevo Mundo

2.2.1 Introducción

El Orden Primates se divide en dos grandes clados vivientes: Strepsirrhini (abarcando a lémures, galáguidos y lorísidos); y Haplorrhini (társidos y antropoides). Dentro de los antropoides pueden reconocerse a su vez tres grandes radiaciones monofiléticas: hominoideos (humanos y grandes simios), monos del Viejo Mundo dentro del Parvorden Catarrhini, y monos del Nuevo Mundo (Parvorden Platyrrhini; Fleagle, 2013). Actualmente, los Platyrrhini o platirrinos se distribuyen desde el sur de México hasta el norte de Argentina, sin embargo el registro fósil indica un rango aún más amplio en el pasado, abarcando a las islas del Caribe y extendiéndose hasta el sur de la Patagonia (Rosenberger *et al.*, 2009; Fleagle, 2013). Aunque aún debatido, el escenario más aceptado para el origen de los platirrinos plantea que estos divergieron de un grupo africano ancestral de primates antropoides hace al menos 37-43 millones de años (Ma; Seiffert, 2006; Perelman *et al.*, 2011) y que se dispersaron al entonces continente-isla de Sudamérica cruzando el océano Atlántico en balsas de vegetación (Fleagle, 2013). Si bien se desconoce el momento exacto de su llegada, la evidencia fósil más antigua descubierta hasta el momento indica la presencia de al menos dos géneros de platirrinos ancestrales en Sudamérica desde el Eoceno Tardío (cerca de 40 Ma, aunque no existen dataciones precisas para estos fósiles; Bond *et al.*, 2015), lo que sugiere que su arribo podría haber sido anterior a esta edad e incluso concomitante con la de los roedores caviomorfos (al menos 41 Ma; Antoine *et al.*, 2011), de origen también africano.

Habiendo evolucionado aisladamente de otros grupos de primates, los platirrinos presentan actualmente una notable diversidad, constituida por al menos 16-17 géneros y unas 120-140 especies (Groves, 2001; Groves *et al.*, 2005; Rylands y Mittermeier, 2009) agrupadas en tres familias (Atelidae, Pitheciidae y Cebidae), que habitan no solo los bosques tropicales amazónicos y otras zonas boscosas como la mata atlántica si no que, aun siendo completamente arborícolas, prosperan también en regiones más áridas y menos densamente arboladas como el Cerrado y el Chaco (Rosenberger *et al.*, 2009). Esta diversidad de especies y de hábitats es acompañada por una gran variación en la dieta, el uso del hábitat, los sistemas sociales, la morfología, etcétera (Fleagle, 2013), haciendo de los platirrinos uno de los grupos de primates y de mamíferos más diversos del mundo.

Específicamente, sus dietas varían marcadamente en su composición (incluyendo distinta proporción de frutas, hojas, exudados, insectos, semillas, etcétera; Kinzey, 1997; Norconk *et al.*, 2009), en su calidad (e.g. dietas de baja calidad basadas principalmente en hojas o de alta calidad incluyendo materia animal; Norconk *et al.*, 2009; Allen y Kay, 2012), y en sus propiedades mecánicas (e.g. textura y dureza; Rosenberger, 1992; Norconk *et al.*, 2009), además de presentar algunas especies una marcada variación estacional en su alimentación (Norconk *et al.*, 2009; Rosenberger, 2013). Por ejemplo, los pitecinos (*Pithecia*, *Cacajao* y *Chiropotes*) se caracterizan por estar altamente especializados en el consumo de semillas y frutas duras que resultan inaccesibles para otros platirrininos, mientras que los calitriquininos (*Callithrix*, *Mico*, *Cebuella*, *Leontopithecus*, *Saguinus* y *Callimico*), aunque con cierta variación, se especializan en insectos y exudados.

Por otro lado, el espectro de comportamientos sociales y reproductivos en los platirrininos es notablemente más amplio que en otros grupos de primates (Fleagle, 2013), existiendo especies viviendo en grupos sociales monógamos, multimacho o multihembra, con un número de individuos por grupo variando entre 2 y 50, y con sistemas reproductivos poligínicos, poliándricos o monógamos, entre otros. Si bien los platirrininos no evolucionaron formas terrestres (aunque el género basal *Branisella* podría ser una excepción; Takai *et al.*, 2000), el repertorio locomotor y postural resulta no obstante también diverso (Youlatos y Meldrum, 2011), con formas cuadrúpedas y saltadoras (e.g. *Saimiri*), suspensorias y braquiadoras (e.g. *Brachyteles*), o que se aferran verticalmente al tronco de los árboles mediante uñas similares a garras (e.g. *Cebuella*). Además, existe una marcada diversidad en el tamaño corporal (de 0,1 a 10 Kg.; Ford y Davis, 1992) y en la morfología craneana y dental (Rosenberger, 1992; Marroig y Cheverud, 2001; Perez *et al.*, 2011), entre otros aspectos. Finalmente, puede mencionarse incluso la existencia de un género nocturno o crepuscular (*Aotus*), resaltando aún más la diversidad alcanzada en la radiación de los platirrininos, que permite, en algunos sitios, la coexistencia en simpatria de hasta 13 especies diferentes (Fleagle, 2013). En el Capítulo Materiales y Métodos pueden encontrarse más detalles sobre la ecología dietaria y locomotora de los platirrininos.

2.2.2 Evolución de los Platirrininos

Dos escenarios contrapuestos

Uno de los temas más controversiales en el estudio de la evolución de los platirrininos es la edad del ancestro común más reciente (ACMR) de las especies vivientes, es decir, la edad del *crown* platirrinino. Más allá de la dificultad y los debates en torno a la datación precisa de un evento en el pasado remoto, la estimación de los tiempos de divergencia en los platirrininos resulta relevante ya que estas estimaciones han sido utilizadas para apoyar o refutar hipótesis alternativas sobre el patrón macroevolutivo de la diversificación en el clado (ver adelante; Hodgson *et al.*, 2009; Perez *et al.*, 2013; Schrago *et al.*, 2013). Aunque las primeras evidencias de primates fósiles en Sudamérica datan

probablemente del Eoceno medio o tardío (*Perupithecus*; Bond *et al.*, 2015), la mayoría de los análisis filogenéticos moleculares sugieren un tiempo de divergencia inicial para la radiación actual de los platirrininos considerablemente menor. Entre los trabajos más recientes, Hodgson *et al.* (2009) estimaron una edad de 19.5 Ma para el ACMR (con un intervalo de confianza del 95% entre 16.8-23.4 Ma); Chatterjee *et al.* (2009) 26.6 Ma (23.5 – 30 Ma); Perelman *et al.* (2011) 24.8 Ma (20.6 - 29.3 Ma); Perez *et al.* (2013) 29 Ma (27 – 31 Ma) o Schrago *et al.* (2013, 2014) 20.6-22.9 Ma (17.3 - 31.3 Ma). A pesar de las diferencias, las evidencias moleculares apuntan a que el ACMR de los platirrininos habría existido entre el Oligoceno medio y el Mioceno temprano, aunque el descubrimiento de fósiles del Eoceno, posterior a estos trabajos, podría forzar una reinterpretación de estas estimaciones, a la vez que apunta a una complejidad inesperada en la historia evolutiva temprana de los primates en Sudamérica (Bond *et al.*, 2015).

En líneas generales, existen dos visiones relativamente contrapuestas respecto a la dinámica macroevolutiva de los platirrininos. Por un lado, la llamada “Hipótesis de los Linajes Largos” (LLH, del inglés *Long Lineage Hypothesis*; Rosenberger *et al.*, 2009), atravesada por la idea de radiación adaptativa, sostiene que la diversificación de los platirrininos está caracterizada por la existencia de una serie de géneros, o linajes genéricos, de origen filogenético profundo cuyos nichos ecológicos, junto a las adaptaciones para su ocupación, se habrían diferenciado temprano en la radiación, caracterizándose los estadios posteriores por una marcada estasis evolutiva (Rosenberger, 1979, 1980, 1992, 2002, 2010; Delson y Rosenberger, 1984; Rosenberger *et al.*, 2009; Rosenberger y Tejedor, 2013; Tejedor, 2013; Perez *et al.*, 2013). Esta hipótesis se basa principalmente en una interpretación del registro fósil que considera a gran parte de los taxa extintos conocidos, particularmente los más antiguos de la Patagonia, como pertenecientes al *crown* platirrinino, donde las afinidades morfológicas permitirían asignarlos incluso a subfamilias o géneros actuales (*e.g.* Rosenberger, 1979, 2002; Setoguchi y Rosenberger, 1987; Tejedor *et al.*, 2006; Bloch *et al.*, 2016). Apoyando este escenario de diversificación profunda se ha presentado, además, evidencia tanto desde una perspectiva ecomorfológica de las especies actuales (Rosenberger, 1980, 1992; Marroig y Cheverud, 2001, 2005; Perez *et al.*, 2011) como filogenética molecular, donde buena parte de los estudios moleculares recientes presentan estimaciones de tiempos de divergencia para el ACMR y para los subclados actuales de platirrininos que resultan concordantes con la LLH (ver arriba).

Por otro lado, contraponiéndose a la LLH, algunos investigadores han planteado un escenario alternativo. La llamada Hipótesis de las Radiaciones Sucesivas (SRH, del inglés *Successive Radiations Hypothesis*; Hodgson *et al.*, 2009) propone una historia evolutiva más compleja para el clado: no existió un único evento de radiación, representando buena parte de los platirrininos fósiles, particularmente los más antiguos de la Patagonia, y los del Caribe, radiaciones extintas y paralelas a la actual (es decir, son taxa *stem*; Kay, 1990, 2015; Kay *et al.*, 2008; Kay y Fleagle, 2010). Las similitudes morfológicas entre algunos fósiles y especies actuales son explicadas como producto de

la convergencia en las estrategias adaptativas, mientras que otros fósiles habrían ocupado nichos no representados actualmente (Kay y Fleagle, 2010). La evidencia en favor de la SRH independiente de la interpretación morfológica de especímenes fósiles es relativamente escasa, aunque algunos estudios moleculares han señalado que los tiempos de divergencia estimados para las especies actuales serían incompatibles con el argumento de que los fósiles patagónicos (con edades de 16 a 21 Ma) son miembros del *crown* platirrino (Hodgson *et al.*, 2009; Schrago *et al.*, 2013, 2014).

Por otra parte, la mayor parte del registro fósil de los platirrinos proviene de regiones extra amazónicas, por fuera de donde se encuentra la mayor diversidad de platirrinos hoy en día (Fleagle, 2013) y de la probable región de origen de la radiación actual (Jameson Kiesling *et al.*, 2015), lo que ha complicado el estudio directo del origen de los clados modernos. Particularmente, entre los aproximadamente 36 géneros fósiles de platirrinos conocidos, existe un único registro amazónico con la antigüedad suficiente (*Canaanimico*, 26.5 Ma; Marivaux *et al.*, 2016a) como para potencialmente representar los estadios iniciales de la radiación del *crown*. Los resultados del análisis morfológico de este fósil han sido utilizados para apoyar la existencia de una radiación paralela y anterior a la radiación actual que se habría extendido hasta la Patagonia, lo que resulta concordante con la SRH (Kay, 2015; Marivaux *et al.*, 2016a). Sin embargo, el hallazgo reciente de un miembro indiscutido del linaje de los cebinos en Panamá, con una antigüedad de 20.9 Ma (Bloch *et al.*, 2016) brinda evidencia sólida en favor de la existencia de linajes largos de diferenciación temprana, como sugiere la LLH. Este fósil resulta particularmente significativo dado que la identificación del género patagónico *Dolichocebus* (20 Ma) como un cebino (Rosenberger, 1979), uno de los principales argumentos en favor de la LLH, ha sido cuestionada previamente en base a que su edad sería demasiado antigua como para ser miembro de ese linaje (Hodgson *et al.*, 2009).

Aunque las evidencias existentes hasta el momento no permiten descartar con seguridad ninguno de los dos escenarios propuestos para la evolución del *grupo total* de los platirrinos, es necesario mencionar que la SRH es una hipótesis que trata más sobre las relaciones filogenéticas entre fósiles antiguos y clados modernos que sobre la dinámica macroevolutiva de la diversificación del *crown* platirrino (Kay y Fleagle, 2010). En este sentido, el modo evolutivo propuesto por la LLH podría sostenerse independientemente de si los fósiles patagónicos u otros más antiguos son parte, o no, de la radiación actual, ya que para ser refutada debería mostrarse, por un lado, un origen reciente de los linajes actuales y por otro, la existencia de un elevado recambio ecomorfológico y de especies *dentro* de la radiación moderna. Por el contrario, las evidencias surgidas de estudios neontológicos y de fósiles de afinidad indiscutida con linajes actuales (*e.g.* el ensamble de La Venta; Hartwig y Meldrum, 2002) apoyarían el escenario de la LLH, aunque la discusión continúa hoy en día abierta.

Diversificación adaptativa de los platirrinos actuales

A pesar de los debates sobre la dinámica macroevolutiva del clado desde su llegada a Sudamérica, la mayoría de los investigadores consideran que el origen profundo de la diversidad que presentan los platirrinos *actuales* es, independientemente de las afinidades de las especies fósiles y de la antigüedad del clado, producto de una única “radiación adaptativa” probablemente amazónica (e.g. Rosenberger, 1980, 1992; Fleagle y Reed, 1999; Marroig y Cheverud, 2005; Rosenberger *et al.*, 2009; Perez *et al.*, 2011; Youlatos y Meldrum, 2011; Schrago *et al.*, 2014; Jameson Kiesling *et al.*, 2015; pero ver Kay *et al.*, 2008). Sin embargo, existe una sorprendente escasez de estudios que hayan investigado en profundidad las características del proceso de diversificación de los platirrinos modernos y los posibles factores impulsando el mismo.

HersHKovitz (1977) fue uno de los primeros autores en presentar una hipótesis evolutiva general para los platirrinos, aunque esta se basó en un pensamiento “gradístico” y pre-sistemático filogenético (Rosenberger, 1980). Según su visión, la evolución del clado está determinada por un aumento de la masa corporal desde los pequeños calitriquinos (que representarían un clado basal al resto de los platirrinos y de condición fenotípica ancestral) hasta los atélidos, que serían el grupo más derivado fenotípicamente. Esta evolución en la masa corporal habría tenido, además, consecuencias sobre la dieta y la forma de locomoción de las especies.

Posteriormente, con la acumulación de evidencia señalando que los calitriquinos son en realidad un grupo especializado y altamente derivado, y con el advenimiento del pensamiento filogenético, Rosenberger (1980, 1992) postuló un modelo “ecofilogenético” en donde la radiación estaría caracterizada por la divergencia basal de dos grandes clados monofiléticos, “cébidos” (calitriquinos + *Cebus* y *Saimiri*) y “atélidos” (Atelidae + Pitheciidae + *Aotus*), en “zonas adaptativas” exclusivas definidas por la dieta: la zona frugívora-insectívora y la zona frugívora-folívora, respectivamente. Esta separación basal, según este autor, se ve reflejada principalmente en la morfología del aparato masticatorio, con un sistema robusto adaptado al procesamiento extensivo del alimento en los frugívoros-folívoros, y un sistema más grácil en los frugívoros-insectívoros (Rosenberger, 1980, 1992). Dentro de cada una de estas zonas, se habría producido una partición más fina de los nichos a través de cambios en, entre otros, la masa corporal y los modos de locomoción y posturales, y de especializaciones morfológicas particularmente a nivel de la dentición. Esto permitiría reconocer, siguiendo la clasificación propuesta por Rosenberger, cuatro o cinco ecomorfos monofiléticos diferenciados a lo largo de tres principales dimensiones ecológicas (dieta, tamaño y locomoción, Rosenberger, 2011) y caracterizados por una relativa estasis evolutiva (ver LLH, arriba): Cebinos (*Cebus* y *Saimiri*), Calitriquinos (*Saguinus*, *Leontopithecus*, *Cebuella*, *Callimico*, *Mico* y *Callithrix*), “Atelinos” (*Alouatta*, *Brachyteles*, *Ateles* y *Lagothrix*) y “Pitecinos” (*Cacajao*, *Chiropotes*, *Pithecia* + *Callicebus* y *Aotus*).

Si bien los estudios filogenéticos moleculares han llegado a un relativo consenso respecto a gran parte de las relaciones entre clados (Schneider y Sampaio, 2015) y han confirmado, en parte, que los ecomorfos planteados por Rosenberger son a su vez grupos monofiléticos, aún persisten algunos puntos problemáticos. Por un lado, la mayoría de estudios moleculares indican que *Aotus* pertenecería al clado de los cébidos (e.g. Wildman *et al.*, 2009; Osterholz *et al.*, 2009; Perelman *et al.*, 2011; pero ver Perez *et al.*, 2012 y Perez y Rosenberger, 2014), contrariamente a lo propuesto por el modelo ecofilogenético que lo considera grupo hermano de *Callicebus* (Rosenberger *et al.*, 2009, Rosenberger y Tejedor, 2013). Por otro lado, la relación entre los 3 grandes clados (atélidos, pitécidos y cébidos) ha resultado también difícil de resolver, aunque la evidencia actual apunta a que los pitécidos serían el grupo hermano de cébidos y atélidos (Schneider y Sampaio, 2015), discrepando con la divergencia basal propuesta por Rosenberger. Además, aunque en general los estudios filogenéticos y morfológicos recientes han mostrado una buena concordancia con el modelo ecofilogenético (Rosenberger, 2011), se ha acumulado cierta evidencia que apunta a la existencia de dinámicas evolutivas más complejas. Por ejemplo, tanto la morfología de los molares (Cooke, 2011; Nova Delgado *et al.*, 2016) como del astrágalo (que refleja el comportamiento locomotor; Youlatos y Meldrum, 2011) muestran algunos patrones de convergencia y divergencia que se desvían de la expectativa del modelo ecofilogenético. En este sentido, Kay *et al.* (2008) sugirieron, acorde a la SRH, que la diversidad ecomorfológica actual de los platirrininos no se originó en un único evento remoto si no que es reflejo de un proceso secuencial y estratificado de especializaciones.

Por otro lado, Marroig y Cheverud (2001, 2004, 2005) investigaron los patrones de variación en la morfología craneana de los platirrininos en un contexto filogenético. Acorde a sus resultados, los autores postularon un escenario más simple que el de Rosenberger y reminiscente de las ideas de Hershkovitz, en el que la “radiación adaptativa” de los platirrininos estaría caracterizada principalmente por la evolución del tamaño corporal, donde las transiciones entre categorías de tamaño fueron impulsadas por la invasión de nuevas zonas dietarias. La morfología craneana reflejaría este proceso y su diversificación sería producto simplemente de efectos alométricos. Sin embargo, Marroig y Cheverud solo investigaron la diversificación del tamaño craneano, dejando de lado su *forma*, un aspecto probablemente más relevante desde el punto de vista funcional. En este sentido, Perez *et al.* (2011) mostraron que el tamaño no es una dimensión significativa para entender la diversificación en la forma craneana, sugiriendo que la estructura filogenética podría ser un factor más importante, y apoyando un escenario evolutivo de diversificación temprana seguida de estasis.

Más recientemente, Jameson Kiesling *et al.* (2015), utilizando métodos filogenéticos, propusieron que la diversificación inicial de los linajes de platirrininos actuales ocurrió en la región amazónica desde hace unos 15 Ma, concomitantemente con el surgimiento del bosque tropical e impulsada por la oportunidad ecológica creada por la aparición de este ambiente novedoso, donde la especiación simpátrica habría sido más

relevante que la generada por aislamiento geográfico. Asimismo, gran parte de los estudios filogenéticos moleculares indican que la diversificación inicial de los linajes habría sido un evento secuencial relativamente rápido (*e.g.* Opazo *et al.*, 2006; Perez *et al.*, 2012; Schrago *et al.*, 2014).

[3]

Objetivos

3.1. - 3.2

3.1 Objetivo general

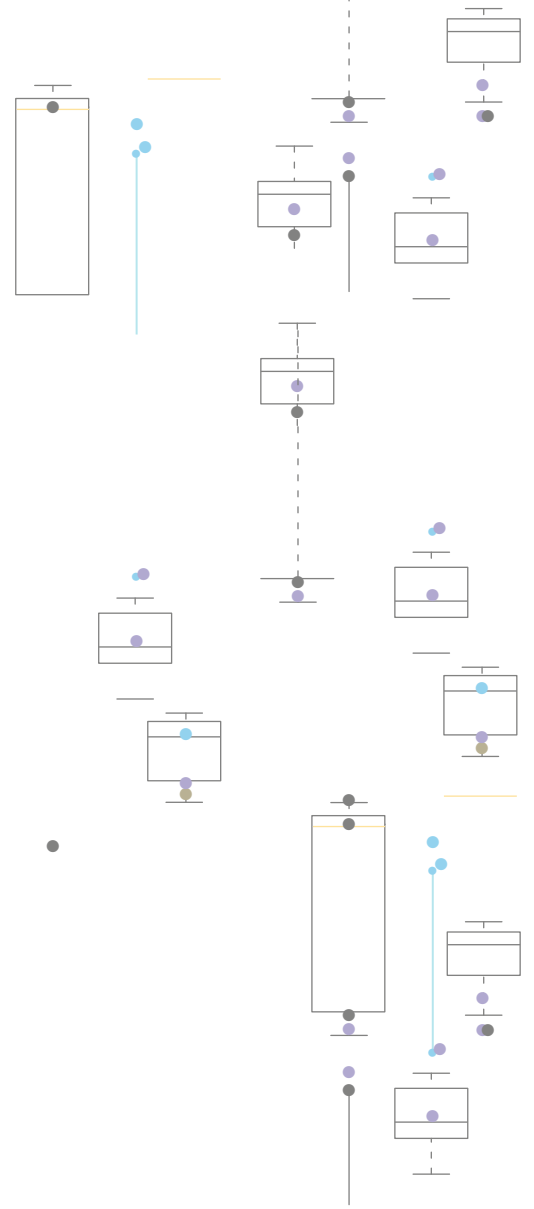
El objetivo general de esta Tesis es contribuir a la comprensión del proceso de diversificación evolutiva de los primates platirrinos, analizando el mismo a lo largo de algunas de sus múltiples dimensiones y en relación a posibles factores bióticos y abióticos influenciando su dinámica. Dada la complejidad de los procesos que originan la biodiversidad, resultado de la interacción principalmente entre factores ecológicos, genéticos, del desarrollo, y de manera importante, históricos, su estudio requiere de una aproximación metodológica que considere simultáneamente las dimensiones fenotípicas, ecológicas y filogenéticas de la diversificación. En este sentido, en esta Tesis se abordará el estudio de la diversificación de los platirrinos a través de una combinación de técnicas de estimación filogenética, métodos filogenéticos comparativos, incluyendo el modelado matemático, y técnicas de la morfometría geométrica para la cuantificación de la variación fenotípica.

3.2 Objetivos específicos

- 1- Cuantificar el patrón de diversificación de linajes a lo largo de la radiación de los platirrinos.
- 2- Cuantificar el patrón de variación interespecífico en el tamaño corporal, en el tamaño y la forma del cráneo y sus diferentes regiones, y en el tamaño y forma del cerebro.
- 3- Modelar matemáticamente los procesos evolutivos de diversificación de linajes y fenotípica a través del tiempo.
- 4- Relacionar estos patrones y procesos entre sí y con factores ecológicos.
- 5- Discutir los resultados en términos de los posibles mecanismos responsables del origen y mantenimiento de la diversidad a escala macroevolutiva en la radiación de los platirrinos.

[4]

Material y Métodos



Para alcanzar los objetivos anteriormente enumerados, en esta Tesis se desarrolló una aproximación que combina el uso de técnicas de la morfometría geométrica con métodos comparativos filogenéticos. A continuación se describen, primero, los métodos morfométricos utilizados para cuantificar la morfología craneana y cerebral de una muestra de especies actuales. Segundo, se describe el protocolo empleado para obtener un árbol filogenético molecular de los platirrinos actuales, el cual constituye el marco para los análisis comparativos, que se describen en tercer lugar. A su vez, dentro de este último apartado se describen la aproximación y los datos utilizados para explorar el rol de factores ecológicos sobre la diversificación fenotípica. Además, cuando fue posible, se estudió también información del registro fósil, la cual se detalla en los capítulos pertinentes.

4.1 Análisis morfométrico

La morfometría es el estudio y descripción cuantitativa, empleando análisis estadísticos, de la variación morfológica de los organismos y su covariación con otras variables (Bookstein, 1991; Adams *et al.*, 2004). Desde sus inicios a mediados del siglo 20 hasta principios de los años 90, los estudios morfométricos se basaron en la aplicación de análisis estadísticos uni y multivariados principalmente a conjuntos de medidas de distancias lineales como ancho y largo de las estructuras. Sin embargo esta aproximación, conocida actualmente como “morfometría tradicional”, presenta una serie de limitaciones.

Por un lado y de manera importante, los métodos basados en distancias en general no preservan la información geométrica de la estructura medida, es decir, a partir de un conjunto de medidas lineales no es posible recuperar la forma original de la estructura. Visto de otro modo, dos formas distintas podrían producir el mismo conjunto de distancias (Rohlf y Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004). Además, dado que esta información geométrica no es utilizada durante los análisis estadísticos posteriores, la potencia del método para distinguir formas distintas se ve reducida. También, y por esta misma razón, los métodos tradicionales no permiten generar representaciones gráficas de los cambios morfológicos en términos de las estructuras estudiadas, por lo que la interpretación de los resultados resulta limitada (Rohlf y Marcus, 1993; Bookstein *et al.*, 2004). Por otro lado, dada la alta correlación entre las medidas de distancia y el tamaño, es necesario en general aplicar alguna corrección de las distancias lineales por el tamaño de la estructura, ya que lo que se busca es obtener, para poder realizar comparaciones, variables morfológicas libres de escala (es decir, variables de *forma*). Sin embargo, la inexistencia de una manera única y consensuada de obtener estas variables corregidas, donde distintos métodos conducen a distintos resultados, constituye una desventaja de las aproximaciones tradicionales frente a las geométricas, descritas a continuación (Adams *et al.*, 2004).

Por todo esto, desde fines de los años 80 y principios de los 90, la morfometría tradicional fue dando paso al conjunto de métodos denominado Morfometría Geométrica (Rohlf y Marcus, 1993). A diferencia de la morfometría tradicional, esta aproximación busca capturar la geometría de la estructura de interés y utilizar esta información a lo largo de todo el análisis. Si bien se desarrollaron varias técnicas para generar esta información, actualmente la más utilizada se basa en el registro de coordenadas cartesianas en dos o tres dimensiones de *landmarks*, o puntos anatómicos, definidos en las estructuras de interés. Posteriormente al registro de las coordenadas, se procede a eliminar la información respecto al tamaño, traslación y rotación de las mismas, obteniéndose variables de *forma* (del inglés *shape*; ver adelante) que pueden ser utilizadas en análisis estadísticos subsiguientes (Adams *et al.*, 2004). Desarrollos posteriores en el campo de la morfometría geométrica y el análisis y obtención de imágenes permitieron ampliar los estudios morfológicos a estructuras internas de difícil o imposible acceso sin afectar el material, regiones sin *landmarks* identificables como curvas y superficies e incluso estructuras dañadas, deformadas o ausentes, recurriendo extensivamente a herramientas digitales. Estos avances llevaron a acuñar el término Antropología Virtual para referirse a este enfoque multidisciplinario que combina, entre otras, a la antropología, primatología, paleontología, estadística, matemática y ciencias de la computación en el estudio de la morfología humana y de sus ancestros y parientes más cercanos (Weber y Bookstein, 2011; Weber, 2015). En este sentido, Weber (2015) plantea seis áreas operacionales de la antropología virtual: la digitalización de los especímenes (como aspecto central), la exposición de estructuras internas, la reconstrucción en caso de daños al material, la comparación por medio de la cuantificación, la materialización de los objetos digitales (por ejemplo con impresoras 3D), y por último el compartir los datos con el resto de la comunidad científica. En esta Tesis se implementó un abordaje desde los primeros cuatro de estos aspectos de la antropología virtual, utilizando particularmente métodos de la morfometría geométrica para la cuantificación de la morfología, por lo que estos tópicos serán desarrollados con más detalle en las siguientes secciones de este Capítulo.

4.1.1 Muestra

Debido a que los objetivos de esta Tesis se enmarcan en una escala macroevolutiva, en los análisis se buscó maximizar, a partir de la muestra tomográfica (ver adelante), el número de especies incluidas por sobre el de individuos. Asimismo, y en este sentido, se buscó representar la diversidad filogenética del grupo. De esta forma, en los análisis se incluyeron especies pertenecientes a todos los clados y a los 17 géneros de platirrinos reconocidos en las propuestas taxonómicas más utilizadas en la actualidad (Anexo, Tabla A1). Por otro lado, las especies que presentaron tamaños muestrales más bajos se corresponden principalmente con aquellas escasas en colecciones de museos,

reflejo por lo general de su baja abundancia en la naturaleza (e.g. *Cebuella pygmaea* o *Callimico goeldii*).

De la muestra inicial, fueron descartados los ejemplares juveniles y subadultos, definido el estado adulto por la presencia de una dentición completamente erupcionada. También fueron descartados aquellos ejemplares sin localidad de procedencia, localidad ambigua o asignación taxonómica dudosa. En este sentido, se reevaluó la taxonomía de todos los ejemplares analizados (Anexo, Tabla A1) de acuerdo a su procedencia geográfica, siguiendo los mapas de distribución publicados en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2016).

La composición final de la muestra en relación a los individuos incluidos varía levemente entre los capítulos de este trabajo, respondiendo al estado del material, ya que individuos que presentaban estructuras dañadas sin posibilidad de subsanar el daño de manera confiable fueron también descartados (ver sección Reparación). Sin embargo, el muestreo a nivel de especies se mantuvo relativamente constante en todos los análisis (47-50 especies; Anexo, Tabla A1).

Obtención y procesamiento de las imágenes 3D

Para la realización de este trabajo de Tesis se utilizaron tomografías y microtomografías computadas (CT y μ CT) de una muestra de 404 cráneos obtenidas a partir de las colecciones depositadas en el Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu de Zoologia da Universidade de Sao Paulo (MZUSP), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Smithsonian National Museum of Natural History (USNM) y del repositorio digital de acceso público Digital Morphology Museum de la Universidad de Kyoto, Japón (KUPRI; <http://dmm3.pri.kyoto-u.ac.jp/dmm/WebGallery/index.html>). Para el caso de los ejemplares microtomografiados (MNRJ y MZUSP), el tamaño de pixel y el espesor de los cortes varió entre 45 a 67 μ m. Para los ejemplares tomografiados con escáner médico (MACN y USNM), el tamaño de pixel varió de 140 a 280 μ m y el espesor de los cortes de 330 a 450 μ m. Por último, los ejemplares descargados del repositorio del KUPRI presentaron un tamaño de pixel entre 100 y 210 μ m y un espesor de cortes de 500 μ m. Aunque esta diferencia en la resolución entre las distintas fuentes no es lo suficientemente grande como para afectar los resultados, sólo los géneros de mayor tamaño fueron analizados con las resoluciones más bajas.

Cada ejemplar tomografiado consiste en una colección de imágenes bidimensionales o “cortes”. Combinando la información de estos cortes, y basándose en las diferencias en densidad entre el hueso y el aire, se generó con el *software* Avizo 8.0 un modelo tridimensional representando al espécimen (Figura 4.1). Una vez obtenido el modelo, este fue guardado en el formato PLY. A partir de estos modelos en formato PLY se obtuvieron los datos morfométricos para todos los ejemplares. Este formato básicamente se trata de un archivo de texto en el que se encuentran almacenadas las

coordenadas de los, usualmente, miles de puntos que conforman la estructura básica del modelo. Para generar una superficie a partir de esta nube de puntos es necesario conectarlos de alguna manera. Para ello se utilizan triángulos (también llamados caras) cuyos vértices son tres puntos adyacentes del modelo. Conectando con estos triángulos todos los puntos del modelo se logra la reconstrucción de la superficie. Esta información se encuentra almacenada también en el archivo PLY, y es generada automáticamente por el *software*. El uso del formato PLY resulta práctico ya que su tamaño es mucho menor que el de las tomografías en crudo, y además puede manipularse fácilmente con herramientas del modelado 3D.

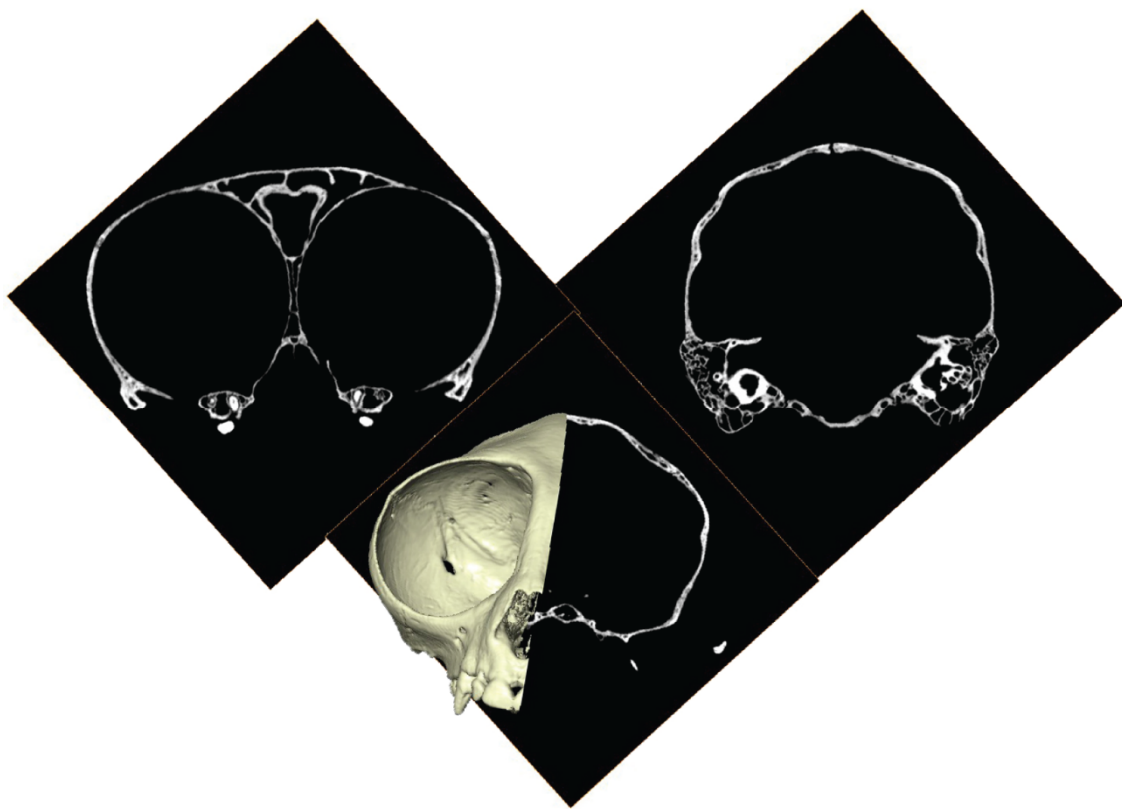


Figura 4.1 – Obtención de un modelo 3D a partir de datos tomográficos. Se muestran distintos “cortes” de una tomografía (imágenes 2D representando la densidad del material) y la reconstrucción de un cráneo a partir de éstos.

4.1.2 Estructuras internas

Una de las ventajas de la utilización de imágenes digitales obtenidas mediante tomografía computada de los especímenes es que las estructuras internas (e.g. endocráneo, oído interno) pueden ser estudiadas sin dañar los originales. Particularmente, en esta Tesis se utilizaron dos técnicas para acceder a las regiones internas del neurocráneo. La primera consistió en simplemente “cortar” digitalmente la calota craneana a partir de los archivos PLY obtenidos previamente, de manera de exponer la región de interés y facilitar la colocación de los *landmarks* y *semilandmarks* (Figura 4.2a). La segunda técnica se denomina *segmentación* y consiste en asignar cada uno de los *voxels* de una imagen a estructuras particulares (Weber, 2015), de manera de individualizar regiones de interés para su análisis posterior. En una imagen tomográfica la densidad del material en un determinado punto es representada por un valor de gris proporcional a ésta. Así, el hueso presenta valores más cercanos al blanco mientras que el aire presenta valores cercanos al negro. Aprovechando estas diferencias, se realizó una segmentación semiautomática en Avizo 8.0 basada en umbrales (*threshold*) para separar la cavidad endocraneana del resto del cráneo. Básicamente, se estableció un valor de gris que claramente separase el hueso del aire y, utilizando este valor umbral, se seleccionó en cada corte el espacio correspondiente a la cavidad endocraneana (Figura 4.2b; Neubauer *et al.*, 2009). Para evitar seleccionar regiones por fuera del endocráneo, los forámenes fueron cerrados manualmente en cada corte (Figura 4.2b). Una vez segmentado el volumen a partir de las imágenes correspondientes, se generó un modelo 3D de superficie correspondiente a la cavidad endocraneana, o *virtual endocast* (Figura 4.2b; Neubauer *et al.*, 2009). El volumen endocraneano (VEC) de cada ejemplar fue obtenido a partir de medir el volumen encerrado por la superficie 3D de cada modelo con el software MeshLab.

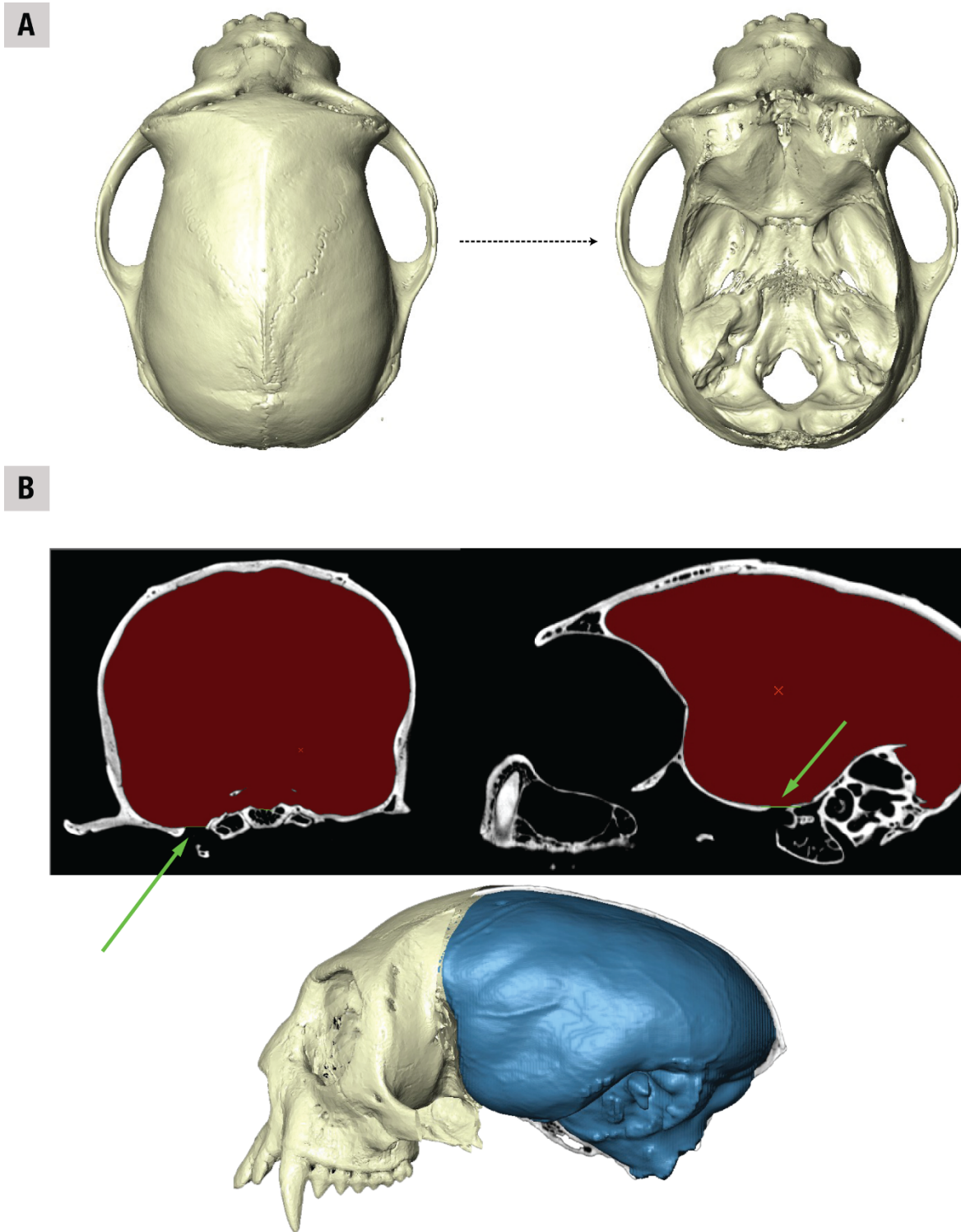


Figura 4.2 – Se muestran dos técnicas utilizadas para acceder a las estructuras internas del cráneo. La primera consistió en remover digitalmente parte del hueso en el modelo 3D para acceder a la región del endocráneo (a). La segunda se basó en la “segmentación” de cortes tomográficos (b). En rojo se muestra la selección de la región interna del neurocráneo basada en la diferencia de densidad entre el hueso y el aire. Las flechas verdes indican forámenes que fueron cerrados manualmente en el programa para delimitar la región a segmentar. Finalmente, se obtiene un modelo 3D del endocráneo (b, abajo).

4.1.3 Reparación

Una limitación de los métodos de la morfometría geométrica es que estos requieren que todos los *landmarks* se encuentren presentes en todos los especímenes incluidos en un análisis. Esto implica que especímenes incompletos deben ser excluidos o los *landmarks* faltantes deben ser eliminados de un conjunto de datos (Adams *et al.*, 2013). Una alternativa, sin embargo, es utilizar métodos para la estimación de estos “datos perdidos”. Particularmente, la digitalización de especímenes permite en ciertos casos reparar virtualmente estructuras dañadas o ausentes de manera que los *landmarks* puedan ser medidos, evitando descartar especímenes que pueden ser valiosos (Weber, 2015). En el caso de la muestra empleada en esta Tesis, muchos ejemplares presentaban pequeñas roturas (por ejemplo, agujeros en la calota) o incluso daños más significativos, por ejemplo, arcos zigomáticos ausentes (Figura 4.3). Para poder incluir estos ejemplares en los análisis, se siguieron dos estrategias. En el caso de daños pequeños, se reparó virtualmente los especímenes utilizando un método manual de segmentación en Avizo 8.0, tal como se muestra en la Figura 4.3a. La estrategia consiste básicamente en generar, utilizando como guía las estructuras no dañadas, el fragmento de hueso ausente en forma de un volumen 3D. Por otro lado, cuando el daño implicó la ausencia de arcos zigomáticos o incluso fragmentos de maxilar, se recurrió a la estrategia de aprovechar la simetría bilateral de los individuos para reflejar la estructura correspondiente no dañada (Gunz *et al.*, 2009; Figura 4.3b), empleando los *software* Avizo 8.0 y MeshLab 1.3. Utilizando un modelo 3D en formato PLY, se seleccionó en el lado conservado aproximadamente la región a reconstruir y esta selección fue duplicada y reflejada siguiendo el plano de simetría. Este fragmento fue luego ajustado, a modo de un rompecabezas virtual, rotándolo y desplazándolo en la medida de lo necesario, en la región ausente correspondiente (Figura 4.3b). Este método se utilizó siempre y cuando el daño fuese limitado y la reconstrucción pudiese hacerse de manera certera. Los ejemplares que presentaron daños cuya reparación no fuese posible de manera no ambigua fueron excluidos de la muestra analizada.

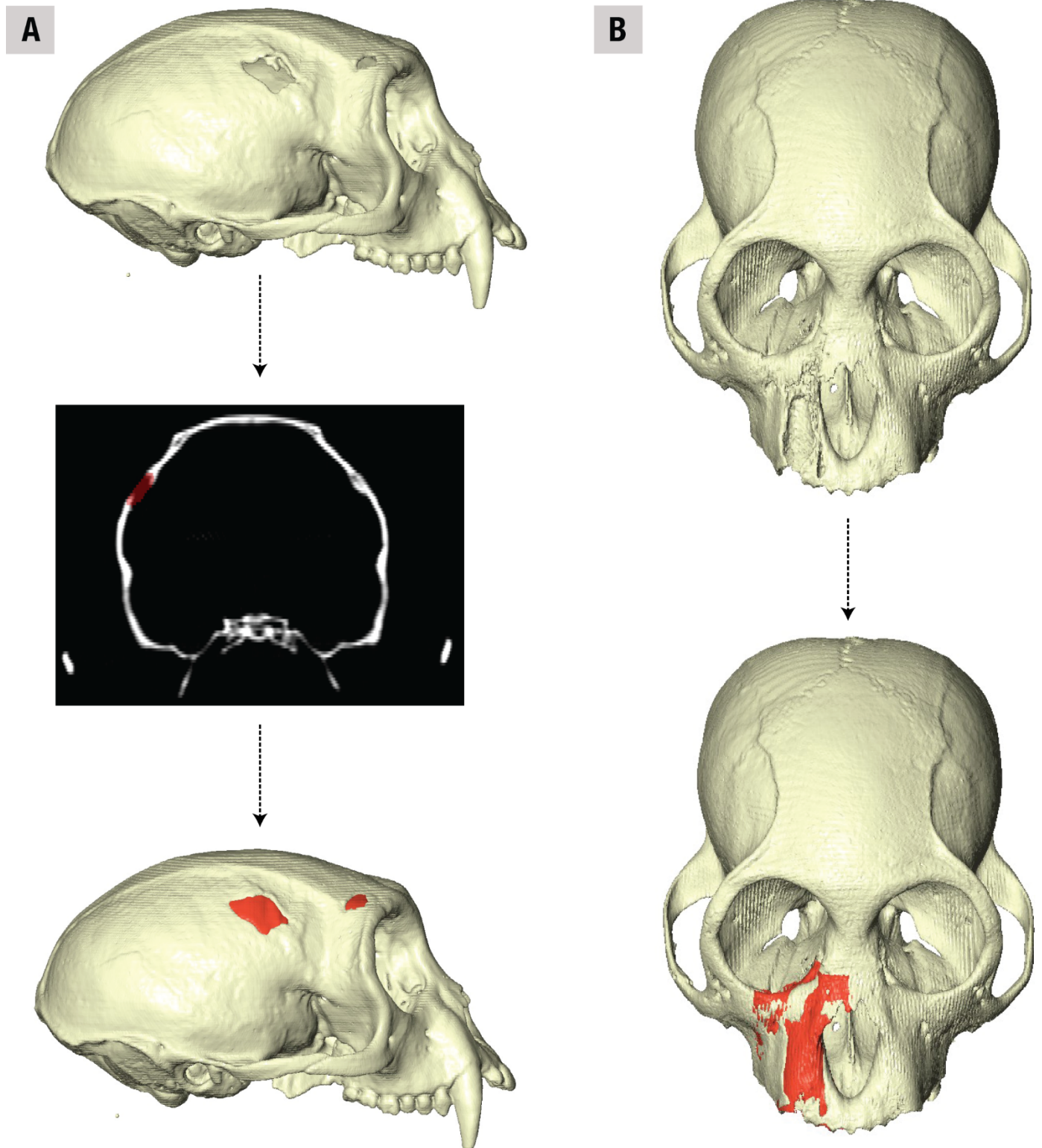


Figura 4.3 – Dos estrategias seguidas para reparar virtualmente material dañado. En caso de daño menor, se utilizó la segmentación para completar la región faltante (a). En caso de daño mayor, se aprovechó la simetría bilateral para reflejar la región sana en la parte dañada del cráneo (b).

4.1.4 Cuantificación morfológica por medio de landmarks y semilandmarks

Como ya se mencionó, en el marco de la morfometría geométrica la cuantificación de la variación morfológica se basa en el estudio de coordenadas cartesianas de puntos anatómicos. Un requerimiento *teórico* fundamental del método es que estos puntos presenten algún tipo de equivalencia, relevante para los objetivos del análisis, entre los especímenes estudiados. Particularmente, en el caso de estudios evolutivos como esta Tesis, esta equivalencia debería estar determinada por un criterio de homología biológica, es decir, por el reconocimiento de estructuras comunes derivadas de ancestros comunes (Oxnard y O'Higgins, 2009). Sin embargo, aunque el tipo de equivalencia a considerar se haya establecido desde el punto de vista teórico, en la práctica el reconocimiento de la localización precisa de los puntos puede resultar dificultoso. Por esta razón, se distinguen dos tipos de puntos, *landmarks* y *semilandmarks* (Bookstein, 1991), basándose tanto en la forma en que su localización es reconocida como en el tratamiento matemático requerido posteriormente para su análisis (ver sección *Sliding semilandmarks*). Los *landmarks* son aquellos puntos en los que la homología puede determinarse sin ambigüedad de manera discreta, o sea, la estructura homóloga es el punto en sí mismo: intersecciones de suturas, puntos de máxima curvatura, etcétera. Por el contrario, en el caso de los *semilandmarks* la homología no está determinada punto a punto, si no que se considera homóloga a toda la estructura o región bajo estudio (Gunz *et al.*, 2005; Oxnard y O'Higgins, 2009; Gunz y Mitteroecker, 2013). De esta manera, los *semilandmarks* no pueden ser analizados de manera individual sino en relación unos con otros y con los *landmarks*. Este tipo de puntos resulta útil para poder cuantificar estructuras que no tienen *landmarks* fácilmente identificables como por ejemplo la superficie de la calota craneana o regiones curvas como las órbitas de los ojos. Además, en el contexto de la antropología virtual, el uso de *semilandmarks* permite incorporar información sobre gran parte de las estructuras bajo análisis y no sólo de algunos puntos, aprovechando de esta manera el potencial brindado por la digitalización completa de los especímenes. Por estas razones, en esta Tesis se emplearon tanto *landmarks* como *semilandmarks* en contornos y superficies, registrados directamente sobre los modelos 3D obtenidos previamente. En el caso de *landmarks* y *semilandmarks* en curvas el registro se realizó de manera manual en Avizo 8.0, colocando puntos aproximadamente equidistantes en este último caso. Para registrar los *semilandmarks* en superficies se siguió un protocolo semiautomático, detallado a continuación. El conjunto de puntos utilizado para cada región del cráneo y su definición se detalla en los capítulos correspondientes de esta Tesis.

Registro de semilandmarks de superficie

El registro de *semilandmarks* en superficies presenta dos complejidades. Primero, el número de *semilandmarks* a colocar en una superficie (decenas a cientos) resulta por lo

general demasiado elevado como para que sea práctico realizar el procedimiento manualmente. Segundo, si bien se considera como homóloga la superficie en sí misma y no la posición de cada *semilandmark* en particular, estos deben ser registrados en posiciones *aproximadamente* homólogas, manteniendo principalmente las posiciones relativas entre ellos. Esto puede resultar extremadamente complicado e impráctico para hacerse manualmente. Por estas razones, se han desarrollado algoritmos que permiten el registro semiautomático de *semilandmarks* en superficies (Gunz y Mitteroecker, 2013). La aproximación seguida en esta Tesis consistió en generar primero un *mesh* o malla de puntos sobre un espécimen molde y luego proyectar esta malla sobre el resto de los ejemplares (Gunz y Mitteroecker, 2013). Para esto, primero se generó mediante un algoritmo automático una malla de puntos aproximadamente equidistantes sobre el modelo 3D del ejemplar molde, siendo éste el más cercano a la forma media de la muestra (determinada mediante los *landmarks* y *semilandmarks* de curvas tomados en primer lugar). Luego, el molde y el ejemplar blanco son alineados mediante una superposición Procrustes (ver adelante) considerando los *landmarks*, y *semilandmarks* de curvas. Finalmente, la malla de puntos es proyectada hacia la superficie blanco utilizando la función de interpolación TPS que minimiza la *bending energy* entre las configuraciones (ver adelante). Este procedimiento fue realizado utilizando los paquetes geomorph (Adams y Otárola-Castillo, 2012) y Morpho (Schlager, 2013) para el entorno R (R Core Team, 2016). Para determinar el número de *semilandmarks* a utilizar se consideró en primer lugar la complejidad de la superficie, empleando una mayor densidad de puntos en aquellas regiones más complejas (por ejemplo, el rostro). En segundo lugar, si bien utilizar una densidad elevada de puntos es probablemente redundante en términos de información, resulta por otro lado en una mejor visualización de los cambios en forma (Gunz y Mitteroecker, 2013; ver adelante), por lo que se tendió a utilizar una cantidad de puntos mayor a la necesaria en términos estadísticos.

Obtención de variables de forma

Superposición Procrustes

La utilización de coordenadas cartesianas de *landmarks* y *semilandmarks* (o puntos anatómicos correspondientes) en morfometría presenta la particularidad de que estas retienen, dada su naturaleza, además de información geométrica, información respecto a la orientación, escala y posición del objeto medido. Consecuentemente, su análisis directo resulta inapropiado para la mayoría de las aplicaciones biológicas (Adams *et al.*, 2004). Se impone por lo tanto realizar algún procedimiento previo para poder obtener así variables libres de escala, orientación y posición, es decir, variables de forma (Slice, 2005). Para lograr esto, se utilizan por lo general métodos de superposición, en los que los puntos correspondientes de un organismo son superpuestos a los de otro de manera de lograr un alineamiento óptimo de acuerdo a algún criterio (Rohlf y Slice, 1990). Las

diferencias en forma resultan entonces de las diferencias así obtenidas en la posición de puntos correspondientes. En morfometría geométrica el método más empleado actualmente es el Análisis de Procrustes, que utiliza como criterio de superposición óptima la minimización de la suma de distancias al cuadrado entre todos los puntos correspondientes o homólogos (Rohlf, 1990).

Para el caso de dos objetos, representados como matrices X_1 y X_2 de p puntos \times k dimensiones, los pasos seguidos en un Análisis de Procrustes son los siguientes (Rohlf, 1990):

1. Centrar ambos objetos en un origen de coordenadas en común (eliminar posición)

Esto se logra restando a cada coordenada del objeto X_i el valor medio del eje k correspondiente, obteniéndose matrices X_1' y X_2' expresadas como desviaciones de las respectivas medias.

2. Llevar ambos objetos a un tamaño común (eliminar escala)

Para esto, cada matriz centrada X_1' y X_2' es dividida por el llamado Tamaño Centroide (TC). El TC de un objeto se calcula como la raíz cuadrada de la suma de distancias al cuadrado de cada punto al centroide de la configuración (su media multivariada). Al aplicar este procedimiento a los objetos centrados, se obtiene un valor de TC común e igual a 1. Por otro lado, el TC original de cada objeto es almacenado de manera de poder ser utilizado en análisis posteriores como variable de tamaño. El empleo del TC como variable de tamaño de una estructura tiene como principal ventaja, respecto a otras aproximaciones, que este no presenta correlación con variaciones en forma producidas por desplazamientos aleatorios y pequeños en puntos individuales (Bookstein, 1991).

3. Rotar uno de los objetos de manera minimizar la suma de distancias al cuadrado entre cada par de puntos correspondientes (eliminar orientación).

Se trata del paso fundamental y el que determina en última instancia el valor de las variables de forma. Implica obtener $X_1^* = X_1' H$, donde H es una matriz de rotación de la forma (para dos dimensiones)

$$H = \begin{bmatrix} \cos \theta & -\sin \theta \\ \sin \theta & -\cos \theta \end{bmatrix}$$

y $H = V S U^t$, que puede calcularse a partir de la descomposición en valores singulares de la matriz $X_1'^t X_2' = U \Sigma V^t$. S es una matriz diagonal con elementos ± 1 . Las coordenadas obtenidas luego de este último paso se denominan *coordenadas Procrustes* y constituyen las variables de forma utilizadas en el marco de la morfometría geométrica.

El Análisis de Procrustes Generalizado (GPA, por sus siglas en inglés; Gower, 1975) es una extensión para múltiples objetos del método descripto previamente. Por lo general, consiste en calcular una configuración consenso inicial sobre la cual los objetos

son superpuestos, para luego actualizar este consenso y volver a superponer los objetos contra este nuevo consenso. Este proceso se repite iterativamente hasta que el cambio en la suma de cuadrados residual entre todos los objetos es menor que algún valor umbral (Rohlf, 1990).

En esta Tesis la superposición Procrustes se realizó con el paquete geomorph para R.

Sliding semilandmarks

Debido a que en el caso de los *semilandmarks* la homología entre puntos no está dada por la localización precisa de cada punto sino por la localización de toda la estructura bajo análisis, estos requieren de un tratamiento matemático particular para poder ser luego analizados en conjunto con los *landmarks* tradicionales (Gunz *et al.*, 2005; Gunz y Mitteroecker, 2013). Particularmente, desde el punto de vista matemático, el problema consiste en que la posición de homología de los *semilandmarks* no está definida en todas las dimensiones. Para el caso de *semilandmarks* en curvas, estos se encuentran apropiadamente definidos únicamente en las direcciones perpendiculares a la curva (si trabajamos en tres dimensiones), mientras que en el caso de *semilandmarks* en superficies, dos de las tres direcciones no están apropiadamente definidas. La estrategia consiste entonces en intentar eliminar la variación que no es de forma introducida en estas coordenadas “deficientes” de los *semilandmarks* (Gunz *et al.*, 2005). Para lograr esto, en esta Tesis los *semilandmarks* fueron tratados con el método de *sliding semilandmarks* (Gunz *et al.*, 2005), consistente en deslizar los puntos a lo largo de rectas tangentes a las curvas, o planos tangentes en el caso de superficies, de manera de minimizar algún tipo de medida de la diferencia en las coordenadas deficientes de los especímenes con respecto a una forma consenso. En general, dos medidas pueden ser utilizadas: distancia Procrustes (basada en el concepto de cuadrados mínimos) y *bending energy* (BE), derivada del método de interpolación utilizado en ingeniería para el cálculo de deformaciones locales llamado *Thin-plate Spline* (TPS; Rohlf y Marcus, 1993). La BE resulta de acuerdo a algunos autores preferible por sobre la distancia Procrustes ya que resulta un criterio algo más conservador, produciendo diferencias en forma en general más suaves (Gunz *et al.*, 2005). A su vez, al realizar el *sliding* por BE, todos los *semilandmarks* deslizan juntos y son influenciados a su vez por los *landmarks*, a diferencia del criterio Procrustes, donde los *semilandmarks* deslizan individualmente y a su vez independientemente de la posición de los *landmarks*, implicando distintos criterios de homología (Gunz y Mitteroecker, 2013). Al igual que el GPA, el algoritmo de *sliding* es iterativo: primero los *semilandmarks* de cada espécimen son deslizados minimizando la BE respecto a un espécimen de referencia arbitrario. Luego se realiza una superposición Procrustes de estas coordenadas deslizadas y se calcula una configuración consenso. Posteriormente los *semilandmarks* son deslizados nuevamente respecto al consenso, que

es recalculado. Esto se repite hasta que el cambio en la BE no supera una cantidad umbral (Gunz *et al.*, 2005). Es importante mencionar que la BE es invariante a las transformaciones (rotación, traslación y escalamiento) introducidas por la superposición Procrustes, por lo que su cálculo es independiente y a su vez no interfiere directamente con el resultado de un GPA (Gunz *et al.*, 2005). Después de este procedimiento de *sliding*, las coordenadas de los *semilandmarks* pueden ser tratadas de la misma forma y conjuntamente con las coordenadas de *landmarks*. El método de *sliding semilandmarks* fue aplicado con el paquete geomorph para R.

Componentes principales

Una de las características principales de los *datasets* generados con herramientas de la morfometría geométrica es su alta dimensionalidad. Por ejemplo, estudios en tres dimensiones que utilicen *semilandmarks* pueden implicar el análisis estadístico de varias miles de variables simultáneamente, superando ampliamente el número de observaciones. Esto presenta una serie de inconvenientes tanto desde el punto de vista estadístico como de su interpretación. Desde el punto de vista estadístico, la gran mayoría de los métodos multivariados paramétricos, como también los filogenéticos comparativos (ver adelante), requieren que el número de observaciones supere al de variables. Desde la interpretación, reconocer tendencias, diferencias y patrones morfológicos a “simple vista” en espacios multidimensionales resulta prácticamente imposible. Es entonces necesario recurrir a técnicas que permitan reducir la dimensionalidad sin perder, en la medida de lo posible, información biológicamente relevante. Una de las técnicas de uso más extendido en morfometría geométrica es el Análisis de Componentes Principales (ACP). El ACP genera, a partir de la descomposición en autovalores de la matriz de covarianza de las coordenadas Procrustes, nuevas variables (componentes principales; CPs) que son combinaciones lineales de estas variables originales. Los CPs presentan varias propiedades que los hacen apropiados en el contexto del análisis de la forma. En primer lugar, dado que su cómputo implica una rotación rígida del espacio, la distancia entre las observaciones es preservada (Mitteroecker y Gunz, 2009). Esto garantiza, fundamentalmente, que los componentes puedan ser interpretados directamente como cambios en forma sin necesidad de procedimientos adicionales. Segundo, son ortogonales entre sí, lo cual admite su interpretación independiente, a diferencia de las coordenadas Procrustes, que están altamente correlacionadas. Por último, cada componente da cuenta de una proporción decreciente de la variación total de la muestra, permitiendo resumir en los primeros CPs (es decir, en un espacio de baja dimensionalidad) una gran parte de la información total. Por estas razones, en esta Tesis se recurrió, generalmente, al estudio de los CPs en lugar de las coordenadas Procrustes de forma directa. El ACP se realizó mediante los paquetes geomorph y base para R.

4.1.5 Visualización de las diferencias en forma

Como se mencionó previamente, una de las ventajas de la morfometría geométrica es que dado que la información de forma es retenida durante los análisis, los resultados pueden ser interpretados y visualizados directamente en términos morfológicos y no solo como un resultado estadístico (Rohlf y Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004). Tomando ventaja además de la digitalización de los especímenes y el muestreo denso de *semilandmarks*, pueden generarse visualizaciones tridimensionales altamente precisas de la variación morfológica (Gunz y Mitteroecker, 2013). En esta Tesis, se obtuvieron representaciones de la variación en forma derivada de los análisis morfométricos mediante el *warping* o deformación, utilizando la interpolación TPS, de un modelo de superficie 3D a lo largo de los primeros ejes del ACP. Particularmente, para cada eje se obtuvieron dos modelos 3D representando cada uno la forma correspondiente a los valores máximo y mínimo, respectivamente, de dicho eje. Este procedimiento se realizó utilizando los paquetes geomorph y Morpho para R.

4.2 Reconstrucción filogenética

Actualmente los árboles filogenéticos son utilizados en casi todas las ramas de la biología evolutiva (Yang y Rannala, 2012). En particular, en estudios comparativos y macroevolutivos las filogenias son de fundamental importancia para realizar análisis estadísticos de manera apropiada (ver sección *Análisis Comparativos Filogenéticos*), distinguir caracteres derivados de ancestrales e interpretar apropiadamente los patrones de diversificación (Wiens, 2009; Losos, 2011). En este sentido, el problema de la estimación de la filogenia de los primates platirrininos no es en sí mismo un problema de interés directo para este trabajo de Tesis, sino que contar con una reconstrucción de las relaciones evolutivas entre los linajes constituye un primer paso fundamental tanto para el análisis de los datos como para la interpretación de los resultados obtenidos.

Por otro lado, el uso de distintos conceptos o definiciones (por ejemplo el biológico versus el filogenético) para el reconocimiento de las especies en la sistemática de los platirrininos ha llevado a una taxonomía inestable. Esto se vio reflejado en un aumento considerable en los últimos años del número de especies reconocidas (*e.g.* Groves, 2004; Rylands *et al.*, 2012), llevando a algunos autores a alertar sobre una posible “hiperinflación taxonómica” (Rosenberger, 2012) en el clado, es decir, que el número de especies propuesto en las últimas revisiones sería mucho mayor que el realmente existente. Sin embargo, dado que los eventos de especiación no son instantáneos ni discretos en el tiempo, la decisión sobre cuán finamente distinguir los linajes es en última instancia relativamente arbitraria (Ricklefs, 2007). Aunque en años recientes se han publicado numerosas hipótesis filogenéticas para los platirrininos, incluyendo en ellas un número variable de especies (por ejemplo, Chatterjee *et al.* (2009) incluyeron 58 especies (45% del total), Perelman *et al.* (2011) 64 especies (49%) o Fabre *et al.* (2009) 73 especies

(56 %), considerando las alrededor de 130 especies reconocidas por Groves (2005)), en general los métodos filogenéticos comparativos asumen que el árbol utilizado incluye a todas, o al menos a gran parte de las especies o linajes del clado bajo estudio, por lo que el muestreo debe ser lo más amplio posible para evitar sesgos (Pybus y Harvery, 2000; Ricklefs, 2007; Cusimano *et al.*, 2012). Por todos estos motivos, en este trabajo se decidió obtener una reconstrucción filogenética propia para los platirrinos que incluya a la mayor cantidad posible de especies (según la disponibilidad de datos) pero a su vez estableciendo un criterio reproducible para el reconocimiento de las mismas basado en un umbral mínimo de divergencia genética.

Un total de 108 taxa (tanto especies como subespecies) de platirrinos fueron inicialmente considerados para su análisis basándose en la disponibilidad de datos moleculares en la base de datos GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank; Anexo, Tabla A2). Para determinar la inclusión definitiva de cada uno de estos taxa en el análisis filogenético, se calculó la distancia genética de a pares dentro de cada género con el programa Mega 5 (Tamura *et al.*, 2011). Esto se hizo en base a secuencias del gen mitocondrial Citocromo B (CytB), disponibles para 92 de los 108 taxa, ya que muestra tasas de sustitución apropiadas para el análisis a nivel específico. De aquellos conjuntos de taxa que no superasen un umbral de divergencia genética del 3% en el CytB, se seleccionó un solo representante (aquel con mayor disponibilidad de datos) y se descartó el resto (26 taxa), considerando que probablemente se trate de variantes geográficas y no de especies “plenas” (Anexo, Tabla A2). Este umbral de 3% admite cierto grado de divergencia intraespecífica mientras que permite también reconocer especies de surgimiento relativamente reciente (Fouquet *et al.*, 2007). Por ejemplo, en las especies más emparentadas del género *Callicebus* la distancia genética media para el CytB se encuentra en el rango del 2-4% (Hoyos *et al.*, 2016).

Por otra lado, 14 de los 16 taxa sin disponibilidad de secuencias para CytB fueron incluidos igualmente en el análisis dado que su categoría de especies plenas es ampliamente reconocida, mientras que los dos restantes fueron finalmente excluidos debido a la alta cantidad de datos faltantes (Anexo, Tabla A2). Por la misma razón, otros dos taxa que sí superaron el umbral de distancia fueron también excluidos. De esta manera, 78 taxa o especies fueron incluidas en la reconstrucción filogenética, lo que constituye entre un 80% y un 95% de la probable diversidad de los platirrinos según diferentes autores (Groves, 2005; Rosenberger, 2012).

A partir de esta selección inicial de especies, se construyó una “supermatriz” (de Queiroz y Gatesy, 2007) de 25361 bases de ADN para las 78 especies de platirrinos y 3 *outgroups* (*Homo sapiens*, *Pan troglodytes* y *Macaca mulatta*). Se incluyeron 3 genes nucleares (IRBP, RAG-1 y ϵ -Globin) y 4 genes mitocondriales (COxII, CytB, 12s y 16s) a partir de datos de GenBank. Además, se incorporaron 11 secuencias nucleares no codificantes publicadas en Wildman *et al.* (2009) y una selección de 15 genes nucleares de Perelman *et al.* (2011) con baja cantidad de datos faltantes (Anexo, Tabla A2). De esta manera, el *dataset* representa una muestra diversa del genoma tanto nuclear como

mitocondrial de los platirrinos. Las secuencias para cada gen fueron alineadas independientemente con el algoritmo Clustal W, revisadas y finalmente concatenadas en BioEdit 7 (Hall, 2004). Se utilizó un modelo de sustitución óptimo para cada uno de los genes (Anexo, Tabla A3), determinado con el programa jModelTest 0.1 (Posada, 2008) siguiendo el Criterio de Información de Akaike corregido por tamaño muestral (AICc, ver sección *Selección de modelos*).

Finalmente, sobre esta supermatriz de datos alineados y concatenados se realizó el análisis para estimar un árbol cronofilogenético (con tiempo de divergencia) para los platirrinos utilizando el método Bayesiano implementado en el programa BEAST 1.6.1 (Drummond y Rambaut, 2007). Este análisis se realizó bajo un modelo de reloj molecular relajado, el cual permite que las tasas de sustitución varíen entre las ramas del árbol de forma no correlacionada y de acuerdo a una distribución *log-normal* (Drummond *et al.*, 2006). La distribución de probabilidad *a priori* para la topología del árbol con largos de rama (requerida por el método para la estimación de los tiempos de divergencia) fue generada mediante un proceso de Yule (ver sección *Modelos de especiación-extinción de linajes*). Para la búsqueda de la topología y tiempos de divergencia, se corrieron simultáneamente dos cadenas de Markov (MCMC) por 200.000.000 de generaciones con una frecuencia de muestreo de 1 cada 20.000. Se utilizó el programa Tracer 1.5 (Rambaut y Drummond, 2007) para determinar la convergencia de las cadenas, y se descartaron los primeros 1250 árboles muestreados como *burn-in*. Para incorporar tiempos absolutos de divergencia, se utilizaron seis puntos de calibración basados en el registro fósil. En todos los casos, la distribución de estos *prior* se estableció como *log-normal*, con una probabilidad de que el tiempo estimado caiga por fuera del máximo y mínimo especificados baja pero mayor a cero (es decir, límites “blandos”; dos Reis *et al.*, 2012). Las calibraciones para el nodo *Homo-Pan* (tiempo mínimo (Min): 5.7 Ma, tiempo máximo (Max): 10.0 Ma; parámetros de la distribución: *offset*: 5.7, media: 0.5, desvío estándar (ds): 0.5) y Antropoidea (Min: 33.7 Ma, Max: 65.8 Ma; *offset*: 33.7, media: 2.4, ds: 0.55) se obtuvieron de Benton *et al.* (2009). Los tiempos mínimos de divergencia para los clados Alouattinae, Cebinae y Aotinae se establecieron en 12.5 Ma, basados en los fósiles *Stirtonia*, *Neosaimiri* y *Aotus dindensis* de La Venta (Colombia), atribuidos a cada una de estas subfamilias, respectivamente (Kay *et al.*, 2008; Tejedor, 2008). El tiempo máximo se estableció en 26 Ma, basado en la ausencia de miembros claros del *crown* platirrino antes de la formación Salla de Bolivia y otras formaciones de la misma edad. Los parámetros de la distribución fueron: *offset*: 12.5, media: 1.8, ds: 0.4. Para el clado Pitheciidae la calibración se basó en el Pitécido fósil *Proteropithecina neuquenensis* (Kay *et al.*, 1998; Min: 15.7 Ma, Max: 26 Ma; *offset*: 15.7, media: 1.5 y ds: 0.5).

A partir de la distribución posterior de árboles obtenida de este análisis, se utilizó el programa TreeAnnotator 1.7 (Drummond y Rambaut, 2007) para seleccionar, como hipótesis filogenética para los análisis posteriores, el árbol que maximizó el producto de probabilidades *a posteriori* de cada nodo (árbol de Máxima Credibilidad de Clado, MCC).

Para los análisis de la diversificación fenotípica, a partir de este árbol de MCC se podaron aquellas especies para las cuales no se contaba con datos, generando una concordancia perfecta entre el árbol filogenético y el conjunto de datos fenotípicos de acuerdo al muestreo propio del rasgo estudiado en cada capítulo.

4.3 Análisis comparativos filogenéticos

Una dificultad que enfrenta todo estudio macroevolutivo que busque dar cuenta de los patrones observados es que las causas de estos patrones se encuentran en general en el pasado remoto (miles a millones de años), resultando inobservables de manera directa. A su vez, la escala temporal en que operan los procesos evolutivos y su complejidad implican que estas causas no pueden ser replicadas, generalmente, en experimentos de laboratorio, haciendo de los estudios macroevolutivos estudios fundamentalmente históricos (Cleland, 2001). Como tales, lo que se busca en general es postular diferentes hipótesis o explicaciones alternativas sobre sucesos del pasado que puedan dar cuenta de las observaciones actuales, buscando rastros o evidencias que permitan elegir una de ellas como la más plausible (Cleland, 2001). En este sentido, la comparación de fenotipos entre poblaciones o especies resulta una aproximación fundamental y quizás la más utilizada cuando se intenta dilucidar procesos y patrones evolutivos a gran escala (Nunn, 2011). Este enfoque comparativo permite poner en contexto la variabilidad observada, así como la generación y puesta a prueba de hipótesis evolutivas sobre el origen de la diversidad. Sin embargo, si bien desde tiempos de Darwin se conoce que las especies presentan relaciones jerárquicas de ancestralidad común, no fue hasta la década de 1980, con el advenimiento de métodos rigurosos para estimar relaciones filogenéticas, que esta información comenzó a ser tomada en cuenta en los estudios comparativos. Estos primeros métodos comparativos filogenéticos fueron concebidos con el objetivo de lidiar con la falta de independencia estadística de los datos que emerge de la naturaleza jerárquica del proceso de especiación (*e.g.* Felsenstein, 1985; Grafen, 1989). Desarrollos posteriores llevaron a dejar de considerar a la filogenia simplemente como un factor a eliminar de los análisis para comenzar a utilizar a los árboles filogenéticos como el marco histórico sobre el cual modelar directamente los procesos evolutivos que generan el cambio fenotípico (Pagel, 1999; O'Meara, 2012; Pennel y Harmon, 2013). De esta manera, los estudios macroevolutivos adquirieron rigurosidad metodológica para la puesta a prueba de hipótesis de carácter histórico, maximizando a la vez la información que puede obtenerse a partir de un conjunto dado de datos. En las siguientes secciones se describirán con algún detalle los métodos comparativos filogenéticos utilizados en esta Tesis.

4.3.1 Modelado de la evolución fenotípica y de linajes

Como se mencionó anteriormente, una aproximación a los estudios de naturaleza histórica consiste en generar hipótesis alternativas que puedan dar cuenta de un fenómeno determinado y luego seleccionar aquella que resulte más plausible, siguiendo algún tipo de criterio. En esta Tesis se utilizó un enfoque basado en el uso de modelos evolutivos explícitos del cambio fenotípico y de la diversificación de linajes, en la que varios de estos modelos alternativos son contrastados simultáneamente con los datos de manera de identificar aquel que presente el mejor ajuste en un sentido estadístico (ver adelante; Johnson y Omland, 2003; Burnham y Anderson, 2004). Los métodos comparativos filogenéticos que utilizan modelos evolutivos explícitos han demostrado, por un lado, tener un mayor poder estadístico por sobre métodos no basados en modelos (Freckleton, 2011). Por otro lado, si bien algunos modelos puedan resultar puramente fenomenológicos (Pennell y Harmon, 2013; Pennell, 2015) o simplificaciones extremas de la realidad, en general su uso nos permite generar un mejor entendimiento de los procesos evolutivos actuantes (Felsenstein, 1988; Jonson y Omland, 2003).

Modelos de Evolución fenotípica

Movimiento Browniano

El modelo de evolución por Movimiento Browniano (MB) se encuentra en el corazón de gran parte de los métodos filogenéticos comparativos para caracteres continuos. Se trata de un modelo de evolución estocástica o “*random walk*” en donde el cambio esperado en un rasgo X después de un tiempo t sigue una distribución normal con media igual a cero y varianza proporcional a t (Felsenstein, 1985):

$$dX(t) = \sigma^2 dB(t)$$

Donde $B(t)$ es un término de ruido aleatorio con distribución normal. La constante de proporcionalidad, σ^2 , es la *tasa de evolución browniana* y junto con el estado del rasgo en la raíz de la filogenia, a_0 , constituyen los dos parámetros a estimar del modelo. Bajo este modelo, cuando un rasgo evoluciona en una filogenia la varianza entre dos especies se acumula de manera proporcional al tiempo de divergencia entre ellas y la distribución de valores del rasgo en las puntas del árbol será normal multivariada. De la misma forma, la covarianza esperada entre dos especies será proporcional al tiempo de evolución compartido entre ellas. De esta manera, conociendo la filogenia con sus largos de rama, puede construirse una expectativa de la estructura de los datos de acuerdo a este modelo en forma de una matriz de varianzas y covarianzas (C , Figura 4.4).

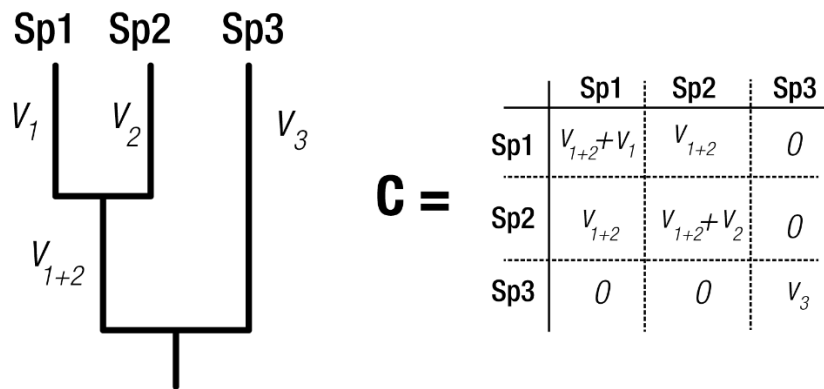


Figura 4.4 – Construcción de una matriz de varianzas y covarianzas (C) a partir de un árbol filogenético y sus largos de rama. Bajo el modelo de evolución por Movimiento Browniano, las covarianzas esperadas entre especies son proporcionales al tiempo de evolución compartido entre ellas (v).

Desde el punto de vista de los procesos evolutivos, este modelo constituye una buena aproximación a escala macroevolutiva del proceso microevolutivo de deriva génica (Felsenstein, 1988), por lo que es utilizado en general como expectativa nula del cambio macroevolutivo. Sin embargo, si un rasgo evoluciona en dirección a un pico adaptativo que a su vez se mueve de acuerdo a MB, o si las especies cambian aleatoriamente de pico adaptativo, puede esperarse también que la variación se ajuste al MB, por lo que la interpretación del proceso detrás del MB no siempre es directa (Felsenstein, 1988; Hansen y Martins, 1996).

Ornstein-Uhlenbeck

El modelo de Ornstein-Uhlenbeck (OU) constituye otro de los modelos más utilizados actualmente en estudios macroevolutivos. Se trata de una extensión del modelo MB y constituye la expresión matemática más simple de un modelo evolutivo con selección (Butler y King, 2004) u otro factor determinístico. Se compone de dos partes, una estocástica basada en MB, y una determinista representando la acción de un *constraint* que limita cuánto puede alejarse un rasgo de un valor óptimo dado, es decir, la fuerza de atracción hacia ese óptimo. El cambio instantáneo en un rasgo X a lo largo del tiempo en una rama de la filogenia puede modelarse entonces como:

$$dX(t) = \alpha[\theta - X(t)] dt + \sigma^2 dB(t)$$

Donde el segundo término representa el cambio aleatorio siguiendo el modelo MB, y el primero el cambio determinista, siendo el parámetro α la intensidad del *constraint* (o selección; Butler y King, 2004) o atracción hacia el valor óptimo del rasgo (θ). Puede verse que cuando la intensidad del *constraint* es nula ($\alpha = 0$), el modelo colapsa hacia el MB. Por otro lado, cuando el rasgo X toma valores alejados del óptimo θ , el término determinista crece, modelando una fuerza de atracción más intensa hacia el óptimo, a

modo, por ejemplo, de selección estabilizadora (Butler y King, 2004). Este modelo puede extenderse de manera de generar una expectativa para todo el árbol filogenético (en forma de una matriz de varianzas y covarianzas), e incluso asignar distintos óptimos a diferentes clados y ramas del árbol, creando modelos, por ejemplo, de selección divergente o direccional con múltiples regímenes que pueden interpretarse como selectivos. Así, cada régimen podría representar en un modelo a factores hipotéticos (ecológicos, ambientales, etcétera) que moldearían el paisaje macroevolutivo que determina la diversidad fenotípica observada (ver adelante; Butler y King, 2004; Cressler *et al.*, 2015). Por otro lado, el modelo OU resulta atractivo en macroevolución ya que podría interpretarse, al igual que el MB, en términos de procesos microevolutivos (Pennell y Harmon, 2013). Por ejemplo, existiría una buena correspondencia entre el modelo OU y el modelo genético-cuantitativo de Lande (1976) de deriva y selección estabilizadora en un paisaje adaptativo estático. Sin embargo, Hansen (1997), dadas algunas inconsistencias que presentaba esta interpretación, consideró más apropiado pensar en el modelo OU como una representación de la dinámica cambiante de los paisajes adaptativos a escala macroevolutiva. De todas maneras, el modelo OU se considera un modelo consistente con las expectativas a escala macroevolutiva de la acción de la selección, aunque también consistente con la existencia de diversos tipos de *constraints*.

Construcción de modelos OU

Para evaluar si la evolución adaptativa puede ser invocada para explicar la diversificación de rasgos fenotípicos en los platirrininos, se construyeron distintos modelos OU en donde cada uno representa hipótesis biológicas alternativas sobre factores que podrían estructurar el paisaje adaptativo macroevolutivo en el clado. Particularmente, se consideraron 4 modelos principales a través de esta Tesis, dos basados en la dieta (OU DC y OU DQ), uno en la locomoción (OU Loc) y finalmente uno basado en la hipótesis ecomorfológica de Rosenberger (1992), donde cada linaje ocupa una zona adaptativa con base en su “estrategia alimentaria” (OU MD, Figura 4.5). Dado que la “dieta” puede caracterizarse de distintas maneras (Rosenberger, 1992), para construir los modelos representando este factor se utilizaron datos de dos variables dietarias que podrían ser de relevancia: la composición y la calidad. Los datos de composición se obtuvieron de Norconk *et al.* 2009 y se muestran en la Tabla 4.1; mientras que los datos de calidad se obtuvieron de Allen y Kay (2012) y se muestran en la Tabla 4.2. Por otra parte, para construir el modelo OU basado en la locomoción se utilizaron datos de Youlatos y Meldrum (2011), que se muestran en la Tabla 4.3.

Tabla 4.1 – Datos de composición dietaria (proporción de cada ítem) a nivel genérico obtenidos de Norconk et al. (2009). Para las especies de Mico, previamente consideradas como Callithrix, se utilizaron los datos de este género.

Género	Ítem									
	Exudados	Arilos	Hongos	Pulpa de fruta	Flores	Semillas	Frutas enteras	Hojas jóvenes	Hojas maduras	Insectos
<i>Cebuella</i>	60	0	0	8	0	0	0	0	0	30
<i>Callithrix / Mico</i>	45	0	0	16	0	0	0	0	0	39
<i>Leontopithecus</i>	9	0	0	53	7	0	0	0	0	25
<i>Saguinus</i>	10	0	0	35	0	0	0	3	0	45
<i>Callimico</i>	1	0	29	29	0	0	0	0	0	41
<i>Saimiri</i>	0	0	0	25	5	0	0	10	0	60
<i>Cebus</i>	0	0	0	47	0	8	0	8	0	33
<i>Aotus</i>	0	0	0	45	14	0	0	41	0	0
<i>Callicebus</i>	0	0	0	59	4	27	0	6	0	4
<i>Pithecia</i>	0	2	0	16	2	61	11	5	0	3
<i>Cacajao</i>	0	0	0	18	6	67	0	0	0	0
<i>Chiropotes</i>	0	0	0	42	1	51	0	0	0	4
<i>Alouatta</i>	0	0	0	34	9	0	0	38	16	0
<i>Lagothrix</i>	0	0	0	64	4	1	8	6	0	9
<i>Brachyteles</i>	0	0	0	27	11	5	0	42	9	0
<i>Ateles</i>	0	0	0	86	3	0	0	11	0	0

Tabla 4.2 – Índice de calidad dietaria (DQ, media por género) obtenido a partir Allen y Kay (2012). Categorías: Baja (105-159); Media (160-214); Alta (215-270).

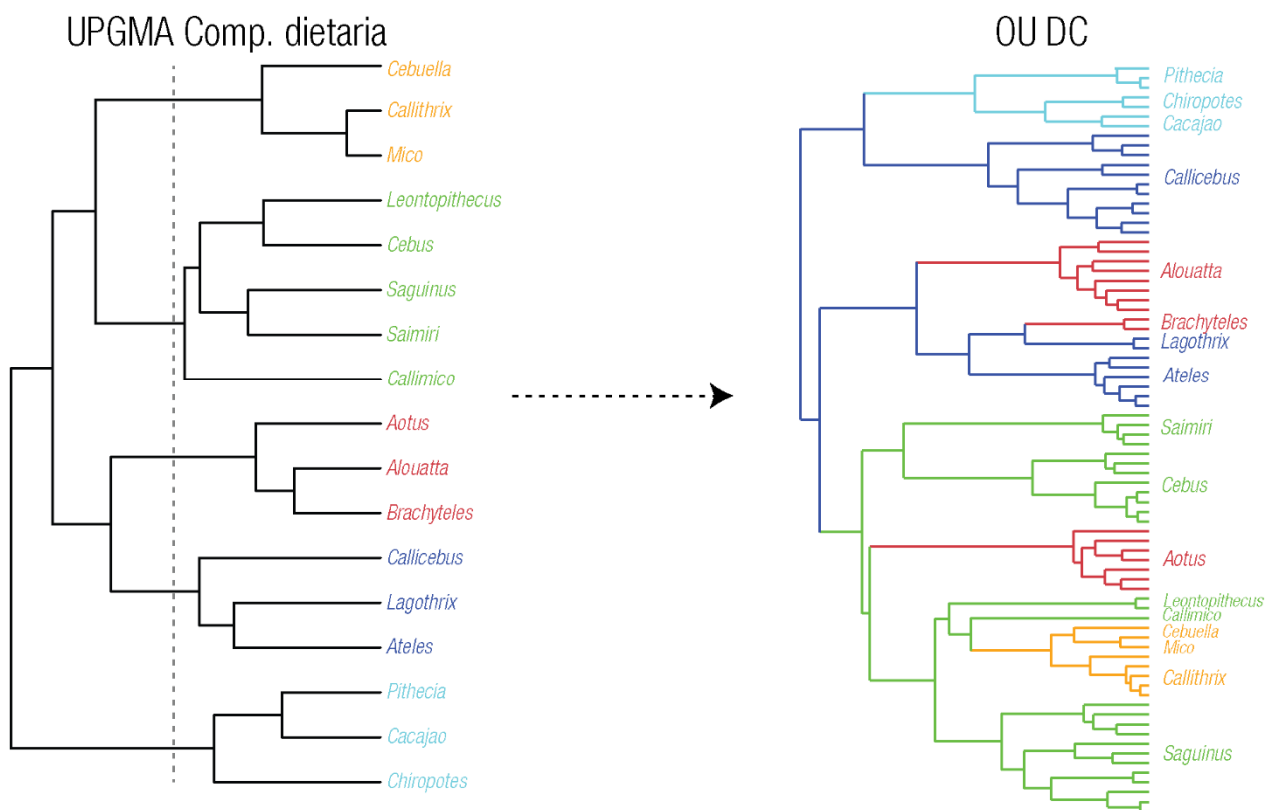
Género	DQ	Categoría (esta Tesis)
<i>Alouatta</i>	137	Baja
<i>Aotus</i>	178	Media
<i>Ateles</i>	180	Media
<i>Brachyteles</i>	142	Baja
<i>Cacajao</i>	200	Media
<i>Callicebus</i>	188	Media
<i>Callimico</i>	208	Media
<i>Callithrix / Mico</i>	234	Alta
<i>Cebuella</i>	217	Alta
<i>Cebus</i>	236	Alta
<i>Chiropotes</i>	188	Media
<i>Lagothrix</i>	194	Media
<i>Leontopithecus</i>	217	Alta
<i>Pithecia</i>	181	Media
<i>Saguinus</i>	231	Alta
<i>Saimiri</i>	270	Alta

Tabla 4.3 – Modos locomotores (porcentajes promedio por género) obtenidos a partir de Youlatos y Meldrum (2011). QWR: caminata cuadrúpeda arborícola; CL: escalada vertical; L: saltos; S: locomoción suspensoria; CC: locomoción usando las “garras”.

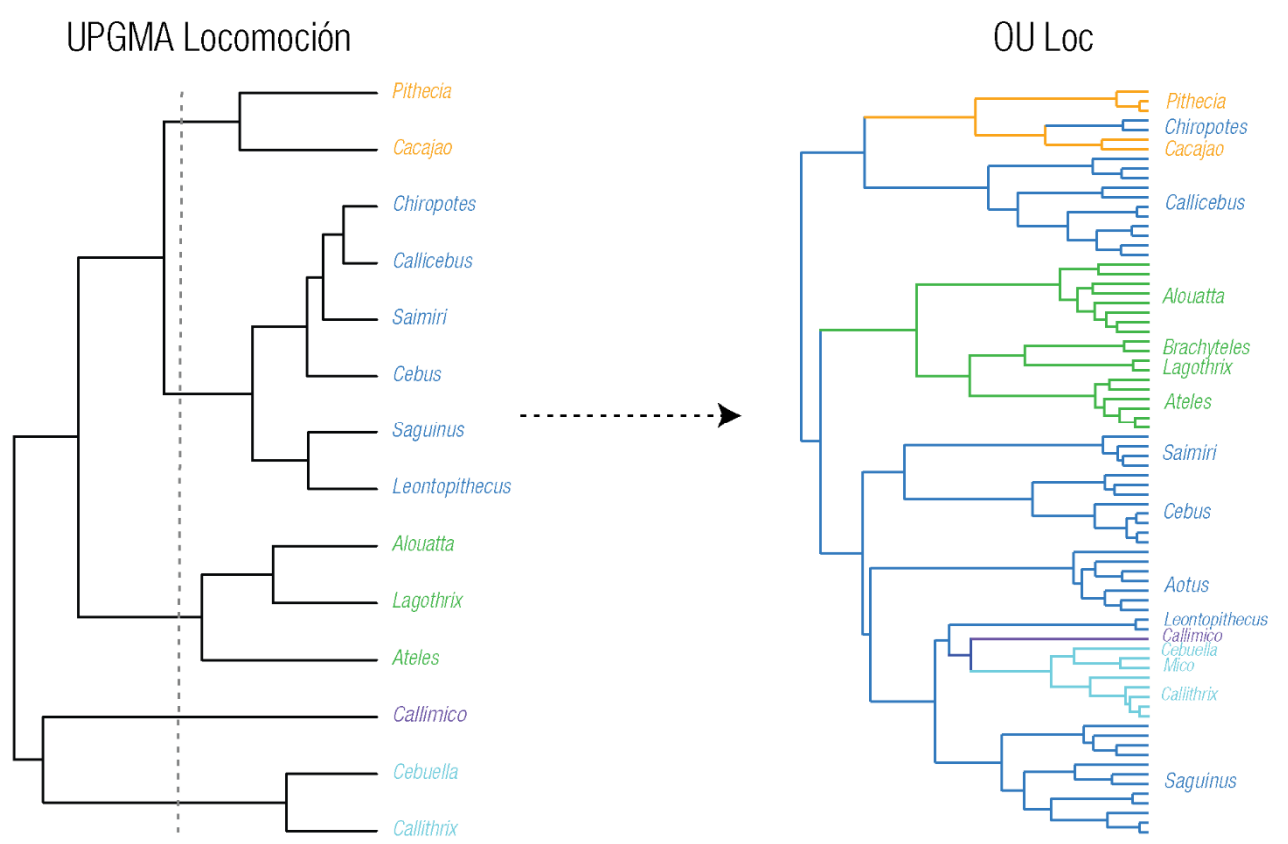
Género	Modo locomotor				
	QWR	CL	L	S	CC
<i>Pithecia</i>	32,5	16,6	50,3	0,6	0
<i>Chiropotes</i>	60,6	11,2	27,1	1,1	0
<i>Cacajao</i>	39,9	25,2	33,8	1,1	0
<i>Callicebus</i>	56,8	16,1	26,6	0,4	0
<i>Saimiri</i>	65,3	9,2	23,7	2,8	0
<i>Cebus</i>	55,1	17,2	21,3	6,4	0
<i>Saguinus</i>	48,9	10,2	32,4	0	8,2
<i>Leontopithecus</i>	51,8	5,8	26,0	0	15,3
<i>Callimico</i>	18,0	4,0	62,0	0	16,0
<i>Cebuella</i>	27,1	5,8	24,4	0	42,7
<i>Callithrix/Mico</i>	32,0	13,0	23,0	0	32,0
<i>Alouatta</i>	52,0	32,8	4,8	10,5	0
<i>Ateles</i>	31,9	22,1	7,5	32,7	0
<i>Lagothrix</i>	40,3	41,7	7,4	15,7	0

En el caso de los modelos OU DC y OU Loc, para asignar cada linaje en la filogenia a un régimen adaptativo particular, a partir de los datos ecológicos respectivos se realizaron análisis de agrupamiento mediante el algoritmo UPGMA utilizando el paquete Cluster (Maechler *et al.*, 2016) para R. Este procedimiento permitió obtener árboles de similitud ecológica entre los linajes para las variables consideradas (Figura 4.5a-b). A partir de estos, se generaron categorías ecológicas discretas que se hipotetiza corresponden a los distintos óptimos adaptativos (Figura 4.5a-b). En el caso del modelo OU DQ (Figura 4.5c), dado que la calidad dietaria está cuantificada por un índice continuo y univariado (DQ; Allen y Kay, 2012), se establecieron tres categorías (Calidad Alta, Media y Baja) a partir de dividir el rango de este índice en tres partes iguales (esta Tesis; Tabla 4.2). Para asignar los regímenes a los nodos internos de la filogenia en cada modelo, se utilizó un método de reconstrucción de estados ancestrales por máxima verosimilitud, implementado en el paquete APE (Paradis *et al.*, 2004) para R.

A



B



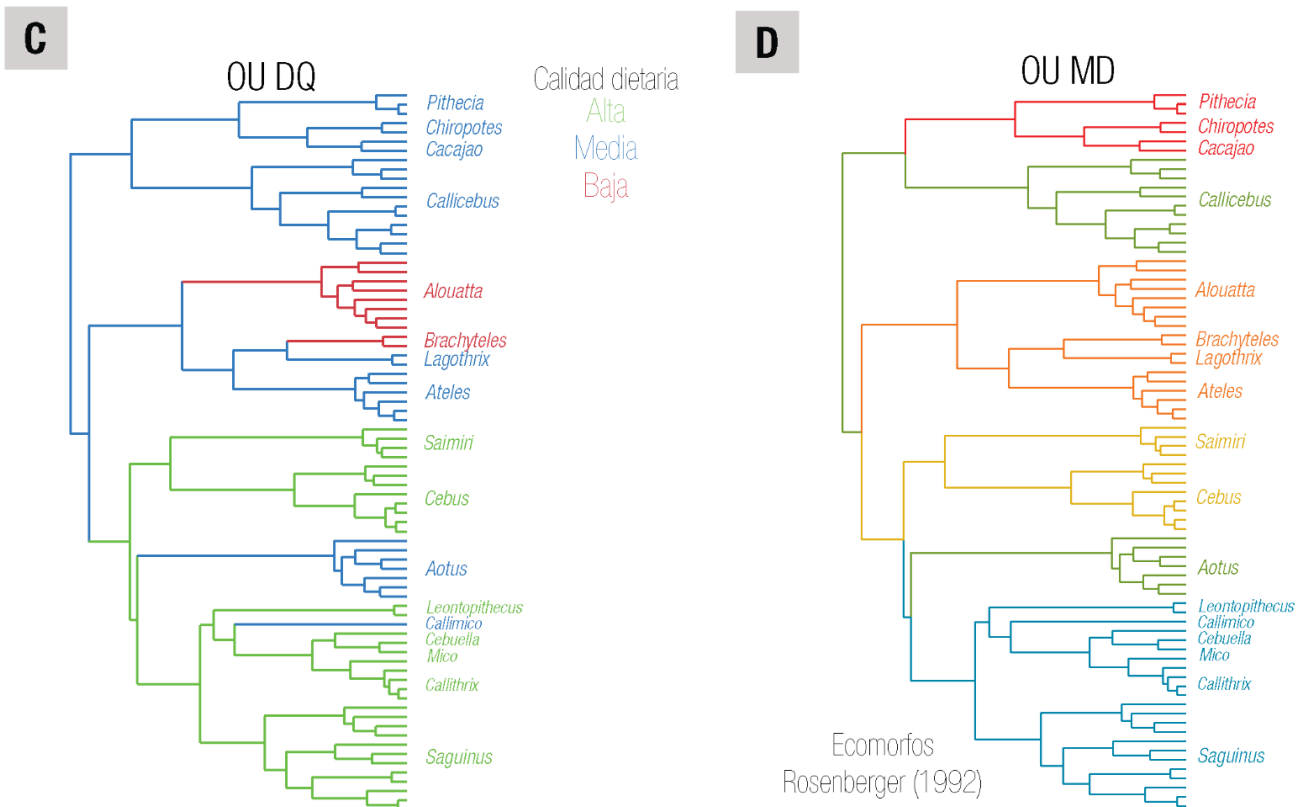


Figura 4.5 (continúa de la página anterior) – Modelos OU basados en hipótesis biológicas utilizados en esta tesis. Cada uno representa la acción de distintos factores ecológicos que se hipotetizan estructuran el paisaje macroevolutivo en los platirrinos. En cada árbol, los distintos colores representan diferentes óptimos o regímenes selectivos. La elección de los colores es arbitraria y estos deben interpretarse independientemente en cada modelo. **a)** modelo OU DC basado en la composición dietaria; **b)** modelo OU Loc basado en las formas de locomoción y posturales; **c)** modelo OU DQ basado en la calidad de la dieta; **d)** modelo OU MD basado en la hipótesis ecomorfológica de Rosenberg (1992).

Por último, dado que estos modelos OU explicitados *a priori* constituyen solo un conjunto limitado de modelos dentro de todas las posibles alternativas, podría ser que ninguno de ellos represente, en realidad, una descripción apropiada del paisaje macroevolutivo de la diversificación fenotípica en los platirrinos. Es decir, se podría estar eligiendo solo la mejor de un conjunto de malas hipótesis (ver adelante sección Selección de modelos). Como posible solución a este problema, se utilizó el método SURFACE (Ingram y Mahler, 2013), el cual, mediante un algoritmo que procede escalonadamente, permite encontrar modelos OU con alto soporte estadístico absoluto de manera automática, localizando cambios de régimen adaptativo en la filogenia sin recurrir a la asignación *a priori* de estos regímenes. Inicialmente, el método procede agregando secuencialmente en el árbol cambios de régimen en donde estos aumenten el ajuste del modelo, hasta que ningún nuevo régimen produce una mejora sustancial

respecto al modelo inmediatamente anterior (es decir, cuando $\Delta AICc < 2$; ver adelante). Posteriormente, el método evalúa si al colapsar regímenes en ramas diferentes al mismo óptimo o pico adaptativo, implicando convergencia en el paisaje macroevolutivo, se produce una nueva mejora en el modelo. De esta manera, SURFACE puede explorar cientos de modelos OU distintos (aunque no todas las combinaciones posibles), encontrando un modelo con un alto soporte estadístico absoluto y no solo relativo. Si bien este modelo es puramente “estadístico” y podría carecer de poder heurístico o de significado biológico, si resulta marcadamente distinto al mejor modelo OU biológico esto podría ser indicativo de que el modelo biológico hipotetizado no constituye en realidad una buena descripción del paisaje macroevolutivo para el rasgo analizado, mientras que por el contrario, si resultan similares, es un fuerte indicio de que el modelo biológico tiene un alto poder explicativo. El método SURFACE se encuentra implementado en el paquete que lleva el mismo nombre para R (Ingram y Mahler, 2013).

Early-burst

El modelo *Early-burst* (EB, Harmon *et al.*, 2010) es un modelo de evolución fenotípica que se diferencia de los descriptos anteriormente en que no tiene un correlato microevolutivo directo si no que intenta modelar un patrón macroevolutivo derivado del modelo (en un sentido no estadístico) clásico de radiación adaptativa. Según Simpson (1953), cuando un linaje se diversifica la evolución fenotípica sería inicialmente rápida debido a la ocupación adaptativa de nuevos nichos ecológicos por parte de los linajes recién originados. Seguidamente, a medida que los nichos disponibles son ocupados, se produciría una disminución en la tasa de evolución fenotípica. El modelo EB intenta capturar este fenómeno modelando el cambio fenotípico como un MB cuya tasa (σ^2) decae exponencialmente con el tiempo:

$$\sigma = \sigma_0^2 * e^{(a*t)}$$

donde σ_0^2 es la tasa inicial, t el tiempo y a es un parámetro de cambio en la tasa que toma valores negativos. De esta manera, este modelo puede ser utilizado como un test de esta idea clásica de radiación evolutiva.

Para estimar el ajuste de los distintos modelos de evolución fenotípica anteriormente descriptos se utilizó el paquete mvMORPH (Clavel *et al.*, 2014) para R. Este paquete permite además el ajuste de modelos multivariados (es decir, que consideran la correlación evolutiva entre variables) en los casos en que se consideran dos o más variables fenotípicas simultáneamente (*e.g.* Componentes Principales derivados del análisis morfogeométrico). Por esta razón, los modelos OU encontrados por SURFACE, el cual no tiene capacidad multivariada, fueron re-ajustados en mvMORPH.

Modelos de especiación-extinción de linajes

Otro tipo de modelos, conceptualmente diferentes a los anteriores, utilizados en esta Tesis son los modelos de especiación-extinción de linajes, también conocidos como modelos de Nacimiento-Muerte (BD; Nee, 2006). Estos modelos resultan útiles para comprender la dinámica temporal de la diversidad de especies, una dimensión importante de las radiaciones a escala macroevolutiva. Utilizando como información un árbol filogenético, permiten abordar preguntas, por ejemplo, sobre las diferencias en los patrones de diversidad entre clados, calcular tasas de especiación a lo largo de una radiación o analizar asociaciones entre rasgos fenotípicos y tasas de diversificación, entre otras (Nee, 2006; Ricklefs, 2007; Stadler, 2011a).

El modelo más sencillo de este tipo, utilizado en general como expectativa nula, es el modelo de Puro Nacimiento (PB). Este asume un proceso estocástico (conocido como proceso de Yule) en el que las especies se originan con una *tasa de especiación* constante b (equivalente a la probabilidad instantánea de que un linaje produzca dos descendientes) y en el que no hay extinción. De esta manera, el número esperado (la media) de especies, N , después de un tiempo t es

$$N(t) = N_0 * e^{(b*t)}$$

donde N_0 es el número inicial de especies en el clado. De acuerdo a este modelo, se espera que el logaritmo del número de especies crezca de manera lineal con el tiempo, donde b es la pendiente de esta relación (Nee, 2006). El modelo PB puede complejizarse permitiendo que haya también extinción, dando lugar al modelo de Nacimiento-Muerte (BD). Según este modelo, las especies o linajes se originan con una tasa b , y desaparecen con una *tasa de extinción*, o probabilidad, d , por lo que el número esperado de especies en el tiempo es ahora

$$N(t) = N_0 * e^{(b-d)*t}$$

La cantidad $b-d$ es la *tasa neta de diversificación* (Nee, 2006). Bajo este modelo, la relación entre el logaritmo del número de linajes y el tiempo ya no es lineal, si no que toma una forma más curva cuanto más similares sean b y d (Ricklefs, 2007). Notablemente, asumiendo este modelo es posible estimar la tasa de extinción en un clado a partir de una filogenia reconstruida solo de especies actuales, sin tener información directa sobre los linajes extintos (Nee, 2006). Por otro lado, de estos modelos se deriva no solo el número esperado de especies después de una determinada cantidad de tiempo, sino también una distribución probabilística de los tiempos de especiación en la filogenia. Esto permite que los tiempos de divergencia en años calendario estimados en una

filogenia empírica sean utilizados también en el ajuste de estos modelos (Nee *et al.*, 1994; Ricklefs, 2007; Stadler 2013).

Además de los modelos PB y BD, existen modelos de diversificación más complejos, aunque siempre basados en los modelos BD (siendo el PB un caso particular donde $d = 0$). En esta Tesis se utilizaron, principalmente, modelos que asumen límites a la diversificación (suponiendo la existencia de límites ecológicos o de otro tipo al número de especies) donde b y/o d decaen (lineal o exponencialmente) con el número de linajes existente o a través del tiempo (Rabosky y Lovette, 2008; Ettiene *et al.*, 2011, Morlon *et al.*, 2011), y modelos que permiten cambios discretos en la tasa neta de diversificación a través del tiempo (Stadler, 2011b).

El ajuste de modelos de diversificación de linajes se realizó con los paquetes Laser (Rabosky, 2006), TreePar (Stadler, 2011b) y RPANDA (Morlon *et al.*, 2016) para R. Si bien el muestreo incompleto de especies en la filogenia puede afectar estos análisis (Cusimano *et al.*, 2012), los métodos más recientes, tal como los aquí utilizados, permiten incorporar la fracción de muestreo (basándose en la información taxonómica) en la estimación del *likelihood* de los modelos, de manera de paliar este potencial problema.

Selección de modelos

Para seleccionar entre los distintos modelos aquel que mejor se ajusta a los datos, se utilizó una aproximación que considerase tanto la bondad de ajuste como la complejidad del modelo, ya que modelos más complejos (con más parámetros) tienden a resultar en general en mejores explicaciones de los datos que modelos menos parametrizados, corriendo el riesgo del “sobreajuste” y violando el criterio de parsimonia (Jonson y Omland, 2003; Burnham y Anderson, 2004). Primero, utilizando el método de máxima verosimilitud (o *maximum likelihood*) se obtuvieron los valores de los parámetros de cada modelo que maximizaron el ajuste (*likelihood*) del respectivo modelo a los datos. Luego, a partir del *likelihood* de cada modelo, se calculó el Criterio de Información de Akaike (*AIC*, por sus siglas en inglés), que es una medida de la cantidad de información que se pierde al aproximar la realidad (o una expectativa estadística de esta) con el modelo (Burnham y Anderson, 2004). El uso del *AIC* para comparar modelos tiene la ventaja, por sobre el uso del *likelihood* directamente, que el *AIC* combina en una sola cantidad derivaciones tanto de la Teoría del *Likelihood* como de la Teoría de la Información, resultando en una medida robusta del ajuste que penaliza, particularmente, aquellos modelos excesivamente complejos (Burnham y Anderson, 2004).

El *AIC* se calcula como:

$$AIC = -2 \log (\text{likelihood}) + 2 k$$

Donde k es el número de parámetros del modelo. Cuando $n/k < 40$ (siendo n el tamaño muestral), corresponde utilizar el AIC corregido por tamaño de muestra pequeño ($AICc$), también llamado AIC de segundo orden:

$$AICc = AIC + 2k(k + 1)/(n - k - 1)$$

Una vez calculado los $AICc$ para cada modelo candidato, estos pueden ordenarse y compararse de manera de elegir aquel o aquellos que presenten un mejor ajuste (menor $AICc$). Es conveniente re-escalar los valores de cada modelo i para facilitar su interpretación, haciendo que el mejor modelo ($AICc\ min$) tenga un valor igual a cero y el resto un valor relativo a este. Para esto se calcula el $\Delta AICc$ como:

$$\Delta AICci = AICci - AICc\ min$$

Se considera en general que si dos modelos presentan una diferencia en el $\Delta AIC < 2$, estos son indistinguibles estadísticamente (Burnham y Anderson, 2004). Los valores de $\Delta AICc$ pueden transformarse en *pesos* de Akaike ($wAICc$), que resultan interpretables directamente como probabilidades ya que toman valores entre 0 y 1. Para esto se calcula

$$e^{(-0.5 * \Delta AICci)}$$

para cada modelo y se lo divide por la sumatoria de todos estos valores.

4.3.2 Otros métodos comparativos filogenéticos empleados

Señal filogenética

La señal filogenética es la tendencia de las especies emparentadas a parecerse más entre ellas que con respecto a especies más lejanas (Blomberg y Garland, 2002; Blomberg *et al.*, 2003). Es decir, es una medida del grado de asociación de los fenotipos (o rasgos ecológicos) de las especies con su estructura filogenética. Obtener una medida cuantitativa de este patrón resulta importante ya que, como se mencionó anteriormente, se espera que la historia jerárquica del proceso de especiación conduzca a la similitud de especies cercanamente emparentadas (o en un sentido estadístico, a la falta de independencia entre ellas). Por lo tanto, reconocer desviaciones de este patrón esperado puede ser informativo sobre los procesos evolutivos que moldean la diversidad tanto fenotípica como ecológica. Por ejemplo, la detección de que dos o más taxa presentan características ecológicas más similares que las esperadas de acuerdo a la filogenia (Conservatismo de Nicho; Losos, 2008, Wiens *et al.*, 2010) podría sugerir la existencia de límites o *constraints* a la diversificación ecológica de un clado, lo que a la vez podrían dar cuenta de, por ejemplo, los patrones de distribución geográfica observados.

Si bien existen numerosas medidas de la señal filogenética, en esta Tesis se utilizó una aproximación cuantitativa basada en modelos evolutivos, el estadístico K de Blomberg (Blomberg *et al.*, 2003). Este estadístico se basa, convenientemente, en que bajo el modelo estocástico de MB se espera (a modo de expectativa *nula*) que exista una correspondencia entre la distancia fenotípica y la filogenética. Puesto de otro modo, la covarianza esperada entre los valores en las puntas del árbol es directamente proporcional al tiempo de evolución compartida entre estos (Figura 4.4; Revell *et al.*, 2008). K puede tomar valores entre $(0, +\infty)$ y se calcula como el *ratio* entre el cociente de dos errores cuadráticos medios (ECM; Blomberg *et al.*, 2003):

$$K = (ECM_0 / ECM) \text{ observado} / (ECM_0 / ECM) \text{ esperado}$$

El numerador se obtiene del cociente entre la varianza de los datos observados (X) para las n especies respecto a la media filogenética a_0 (equivalente al valor estimado por MB del rasgo en la raíz):

$$ECM_0 = (X - a_0)t(X - a_0)/(n - 1)$$

y la varianza de los datos considerando además la estructura del árbol:

$$ECM = (U - a_0)t(U - a_0)/(n - 1)$$

donde $U = XD$, siendo D la matriz que cumple $D C D^t = I$. I es la matriz identidad y C la matriz de varianzas/covarianzas obtenida del árbol según MB. Esta operación deriva de la transformación de un modelo de GLS (ver adelante) en una regresión lineal estándar, es decir, transforma C en un modelo no filogenético (sin covarianzas evolutivas; Garland e Ives, 2000). Cuanto mejor el árbol de cuenta de la estructura de los datos (mayor señal filogenética), la varianza residual (ECM) será menor, llevando a un valor alto de $(ECM_0 / ECM) \text{ observado}$, y viceversa. Dado que el valor de este cociente no es comparable entre distintos árboles y conjuntos de datos, es conveniente estandarizarlo por una expectativa que considere tanto el tamaño como la *forma* del árbol (Blomberg *et al.*, 2003):

$$(ECM_0 / ECM) \text{ esperado} = (1/n - 1)(tr(C) - n/\sum \sum C - 1)$$

que corresponde al valor esperado por MB. Por lo tanto, valores de $K = 1$ indican un ajuste perfecto a la expectativa Browniana, mientras que valores mayores que 1 indican que las especies se parecen más que lo esperado. Valores cercanos a cero indican ausencia de señal filogenética. La significancia de los valores de K (tomando como hipótesis nula $K = 1$) fueron calculados mediante un test de aleatorización, en donde los datos de las especies son permutados un número de veces entre las puntas de los árboles

(destruyendo cualquier posible señal filogenética) y calculando el K para cada permutación, obteniendo una distribución contra la cual se contrasta el valor observado.

La inferencia directa de procesos evolutivos a partir de los valores de señal filogenética resulta algo problemática, ya que distintos procesos pueden conducir a valores similares de señal filogenética, mientras que procesos similares pueden resultar en valores muy distintos (Revell *et al.*, 2008). Sin embargo, como se mencionó al comienzo, los tests de señal filogenética pueden igual revelar patrones sugerentes. Por ejemplo, valores elevados de K indicarían una diversificación temprana seguida por una relativa estasis evolutiva. Si bien esta última puede deberse, por ejemplo, tanto a una disminución en la tasa de evolución debido a *constraints* como a la acción de selección estabilizadora, el patrón resulta consistente con la idea de la ocupación rápida y adaptativa de nichos ecológicos durante una radiación (Revell *et al.*, 2008) y compatible también con el Conservatismo de Nicho (Losos, 2008). Por estas razones, cuantificar la señal filogenética puede ser de utilidad cuando se trabaja a escalas macroevolutivas, particularmente cuando se combina estas estimaciones con otras aproximaciones, por ejemplo con el ajuste de modelos evolutivos explícitos, como se describió anteriormente.

Los análisis de señal filogenética (K y su extensión multivariada K_{mult} ; Adams, 2014) fueron realizados con los paquetes phytools (Revell, 2012) y geomorph para R.

Gráficos de Disparidad a través del Tiempo (DTT-plots)

Analizar la relación entre el patrón de cladogénesis y el patrón de acumulación de disparidad morfológica resulta de interés para el estudio de la diversificación a escala macroevolutiva. Particularmente, distintos modelos de radiación evolutiva predicen relaciones alternativas entre estos patrones (Simoes *et al.*, 2016; ver modelo EB arriba).

Los gráficos de disparidad a través del tiempo (DTT, Harmon *et al.*, 2003) utilizados en esta Tesis son una herramienta que permite analizar el patrón temporal de acumulación de la disparidad morfológica en relación a la estructura filogenética, comparando el patrón observado con una expectativa nula basada en el modelo de MB. Se diferencia de otras aproximaciones, por ejemplo al ajuste de modelos, en que los DTT brindan una representación gráfica del patrón de evolución fenotípica, cuyas particularidades pueden asociarse directamente a eventos de cladogénesis en la filogenia. El gráfico se construye calculando, para cada punto en el tiempo, un valor de disparidad relativa como el promedio de las disparidades (distancias Euclidianas) de los subclados existentes en ese momento sobre la disparidad total del árbol. La disparidad total es calculada, a su vez, como el promedio de las distancias Euclidianas entre todos los pares de especies. De esta manera, valores bajos de disparidad relativa indican que la variación está particionada mayormente entre subclados (con poca variación dentro de cada subclado), mientras que valores altos indican que la variación se encuentra principalmente dentro de cada subclado (Harmon *et al.*, 2003). Un patrón de disminución temprana de la disparidad relativa indicaría que los subclados evolucionaron ocupando

rápida­mente regiones separadas del morfoespacio. Esto se ajustaría, por ejemplo, a la expectativa del modelo clásico de radiación adaptativa. Para generar una expectativa nula del cambio de la disparidad en el tiempo contra la cual comparar los valores observados, se graficó, junto con la disparidad relativa observada, la disparidad obtenida a partir de un número de simulaciones de la evolución fenotípica sobre el árbol filogenético bajo el modelo MB.

El análisis de DTT y los respectivos gráficos se realizaron con el paquete *geiger* (Harmon *et al.*, 2008) para R.

Evolución correlacionada de rasgos

Como se mencionó previamente, el objetivo de los primeros métodos filogenéticos comparativos fue tratar con la falta de independencia estadística de los datos, lo cual dificulta utilizar métodos estadísticos estándar. Este problema es particularmente notorio cuando se busca estudiar la correlación evolutiva entre dos o más rasgos (por ejemplo, si cambios evolutivos en la forma craneana responden a cambios evolutivos en la masa corporal), ya que estos podrían inferirse como correlacionados cuando en realidad evolucionaron independientemente (Felsenstein, 1985). Aunque existen diversos métodos que tratan con el problema de la no independencia para el estudio de este tipo de preguntas (Rohlf, 2001), en esta Tesis se utilizó el método de regresión por Cuadrados Mínimos Generalizados Filogenéticos (PGLS; Grafen, 1989; Martins y Hansen, 1997) dada su flexibilidad y facilidad de interpretación.

Sean x_i e y_i dos variables de interés (independiente y dependiente, respectivamente) medidas en la especie i . Según el modelo de regresión lineal simple ordinaria:

$$y_i = b_1 * x_i + b_0 + \varepsilon_i$$

donde b_1 y b_0 son los coeficientes de regresión (pendiente y ordenada al origen) y ε_i es un término representando el error o residuo, con expectativa o media igual a cero.

Generalizando para i especies (Martins y Hansen, 1997)

$$Y = B X + \varepsilon$$

donde Y es el vector de $n \times 1$ observaciones de y_i , B el vector $[b_1, b_0]^t$ de coeficientes de regresión, X una matriz de $n \times 2$ con unos en la primer columna y los valores x_i en la segunda, y ε es una matriz diagonal de unos (la matriz identidad). Utilizar esta matriz como término del error equivale a asumir que los residuos toman valores aleatorios con distribución normal de varianza σ^2 y media igual a cero (Rohlf, 2001). Esta expectativa no se cumple cuando se trabaja con datos comparativos, ya que se espera que el proceso

evolutivo introduzca correlaciones entre las observaciones y por lo tanto entre los valores residuales. Sin embargo, si se asume un modelo explícito de evolución y se conoce la estructura filogenética, se puede derivar una expectativa de la covariación entre los datos (Figura 4.4). El método PGLS toma ventaja de esto para modelar directamente la estructura de covariación esperada en los residuos e introducirla en los análisis de regresión (Grafen, 1989, Martins y Hansen, 1997). Si se asume MB, ε sigue una distribución normal multivariada con media cero y covarianzas derivadas de la estructura filogenética (C , Figura 4.4; Garland e Ives, 2000). De esta manera, las relaciones filogenéticas entre las especies se introducen directamente en el análisis y el método de regresión lineal puede utilizarse para datos comparativos. Asimismo, la variación residual ε puede modelarse de acuerdo a distintos modelos evolutivos según la expectativa o pregunta que se tenga (Hansen y Martins, 1996; Martins y Hansen, 1997). Sin embargo, debe distinguirse entre el modelo evolutivo que mejor ajusta a los datos y aquel que mejor ajusta a los residuos. Son estos últimos los que se asumen independientes en el método de GLS y no necesariamente “evolucionan” de la misma manera que los datos (Revell, 2010). Por lo general, ε es modelado de acuerdo a la covariación esperada por MB, el modelo evolutivo más simple, aunque esta expectativa puede ser relajada fácilmente utilizando el método λ (Pagel, 1999). Este consiste sencillamente en multiplicar por una constante λ , que toma valores entre cero y uno, los elementos no diagonales de C . De esta manera, cuando $\lambda = 1$, C es la matriz estimada según MB. Por el contrario, cuando $\lambda = 0$, C colapsa a un modelo no filogenético (Freckleton *et al.*, 2002). Valores intermedios indican una asociación más débil de los residuos con la filogenia que la esperada según MB. El valor de λ es calculado por *maximum likelihood* e incorporado al análisis de PGLS (Freckleton *et al.*, 2002).

Los análisis de PGLS fueron realizados con el paquete CAPER para R.

Estudio de la Alometría

Para analizar la relación evolutiva entre los cambios en tamaño y la forma de las estructuras craneanas analizadas (alometría evolutiva) se siguió la siguiente aproximación. Como medida de tamaño se utilizó, en vez de la masa corporal, el Tamaño Centroide (TC) de las estructuras bajo análisis. Esto presenta la principal ventaja de que la variable de tamaño proviene directamente de los ejemplares siendo medidos y no de datos de la literatura, lo que permite tener una mejor correspondencia entre tamaño y forma, mejorando la estimación de los efectos alométricos. Si bien el tamaño de las estructuras craneanas y la masa corporal podrían variar de manera independiente, estas presentan sin embargo una alta correlación (Tabla 4.4). Por otro lado, para tener una estimación del Volumen Endocraneano Relativo (rVEC) o encefalización, se utilizó el TC de la base craneana como medida de tamaño. Esto permitió además de tener una medida basada exclusivamente en los ejemplares bajo estudio, como se mencionó previamente,

obtener una estimación de la encefalización más estructural (similarmente a Gould, 1977; Ross y Ravosa, 1993; ver Capítulo 8) que al utilizar la masa corporal.

Tabla 4.4 – Regresiones filogenéticas (PGLS) entre log (Masa Corporal) y log TC de las respectivas estructuras craneanas.

Estructura	λ	Coef. de correlación	p
Cráneo entero	0,90	0,98	< 0,01
Esqueleto Facial	0,94	0,88	< 0,01
Neurocraneo	1,00	0,88	< 0,01



[5]

Diversificación de linajes

5.1 - 5.2 - 5.3

5.1 Introducción

Una de las dimensiones principales de la diversidad biológica de un clado es el número de especies o linajes que este posee. En los platirrinos, esta diversidad de especies ha sido explicada como el producto de una “radiación adaptativa” (Rosenberger, 1992; Rosenberger *et al.*, 2009), donde la oportunidad ecológica impulsa una diversificación a tasas elevadas durante los estadios iniciales de la radiación, seguida luego por una caída en la tasa de cladogénesis debido a la ocupación de los nichos vacantes (Gavrilets y Losos, 2009). Sin embargo, radiaciones geográfica y temporalmente extensas como la de los platirrinos presentan probablemente patrones más complejos que el predicho por este modelo, el cual se ha corroborado con relativo éxito particularmente en radiaciones ocurriendo en ambientes geográficamente limitados, como islas o lagos (por ejemplo: lagartos del género *Anolis* (Harmon *et al.*, 2003), o peces Ciclideos (Seehausen, 2006). Entre varias alternativas, factores abióticos como el surgimiento de barreras geográficas o cambios climáticos podrían ser importantes en la dinámica de especiación y extinción a estas escalas, generando patrones de diversificación que difieren entre subclados, y por lo tanto surgiendo patrones distintos a los esperados si una única radiación adaptativa fue la responsable de toda la diversidad observada en un clado (*e.g.* Derryberry *et al.*, 2011; López-Fernández *et al.*, 2013).

Estudiar y cuantificar los patrones temporales de diversificación de especies en el clado permitiría obtener información sobre los procesos responsables de generar la diversidad observada. Si bien el registro fósil constituye la única evidencia directa sobre la dinámica temporal del proceso de diversificación, su naturaleza incompleta ha limitado los análisis a clados con registros excepcionalmente detallados (Foote, 2000; Hopkings y Smith, 2015). En el caso de los platirrinos, cuyo registro fósil es relativamente escaso, recurrir a herramientas que permitan estudiar su dinámica macroevolutiva sin apelar a la evidencia fósil resulta fundamental para entender los procesos que dan cuenta de su diversidad actual. En este sentido, la aplicación de métodos basados en filogenias moleculares de especies actuales, y su complementación con la limitada evidencia fósil disponible, resulta una aproximación promisoriosa (Morlon, 2014; Slater y Harmon, 2013).

En este capítulo se analiza el patrón temporal de diversificación de especies en los platirrinos con el objetivo de comprender mejor los procesos evolutivos que moldearon la diversidad de linajes en este clado. Se espera que si la radiación de los platirrinos concuerda con el modelo clásico de radiación adaptativa, un modelo matemático de diversificación donde las tasas decaigan con el tiempo o con el número de linajes (diversidad-dependiente), representando la disminución en la oportunidad ecológica, ajuste mejor a la filogenia que un modelo neutral de tasas constantes o de diversidad creciente (*e.g.* Puro Nacimiento). Para esto, a partir de la información provista por una filogenia molecular con tiempo de divergencia, se explora el ajuste de diversos modelos matemáticos de especiación-extinción, comparando finalmente estos resultados

con la información disponible en el registro fósil. Asimismo, se exploró la ocurrencia de procesos clado-específicos que podrían haber actuado posteriormente a la diversificación inicial del grupo. Dada la extensión geográfica y la profundidad temporal de la radiación, junto con la disparidad de adaptaciones ecológicas presentes, se espera encontrar heterogeneidad en las tasas de diversificación a través del árbol de los platirrinos.

5.2 Diversificación de linajes en la radiación de los platirrinos

El análisis mediante BEAST de la matriz molecular concatenada de 25.361 pares de bases para 78 especies de platirrinos dio como resultado un árbol cronofilogenético de Máxima Credibilidad de Clado (MCC, Figura 5.1) que muestra relaciones, en general, concordantes con otras estimaciones recientes y, particularmente, de acuerdo al consenso actual que reconoce tres familias monofiléticas: Pitheciidae, Atelidae y Cebidae (Schneider y Sampaio, 2015). Respecto a las principales controversias que persisten actualmente en cuanto a la filogenia de los platirrinos (las relaciones entre las familias, por un lado, y la posición de *Aotus* por otro, Perez *et al.*, 2012; Perez y Rosenberger, 2014; Schneider y Sampaio, 2015), el análisis recuperó a Pitheciidae como el grupo más basal dentro de la radiación (Ray *et al.*, 2005; Osterholz *et al.*, 2009; Wildman *et al.*, 2009; Perelman *et al.*, 2011), mientras que *Aotus* aparece dentro de Cebidae como grupo hermano de Callithrichinae (Wildman *et al.*, 2009; Perelman *et al.*, 2011), aunque con un soporte relativamente bajo (probabilidad posterior = 0,71; Figura 5.1). Por otro lado, y de acuerdo también a otros análisis moleculares, los resultados muestran que las ramas conectando tanto a las familias entre sí como a los clados principales dentro de Cebidae son relativamente cortas, sugiriendo una diversificación secuencial rápida de estos linajes (Opazo, 2006; Wildman *et al.*, 2009; Perez *et al.*, 2012).

Los tiempos de divergencia obtenidos junto con el árbol de MCC asumiendo un modelo de reloj molecular relajado sugieren que el ancestro común más reciente de los platirrinos existió hace alrededor de 25 Ma (intervalo de confianza del 95% 22,5-29 Ma, Figura 5.1) durante fines del Oligoceno a principios del Mioceno. A nivel de las familias, los resultados evidencian linajes notoriamente largos para varios géneros. Por ejemplo, *Callicebus* y *Aotus* se habrían originado hace más de 20 Ma, mientras que los linajes de *Alouatta*, *Cebus*, *Saimiri* y *Saguinus* habrían surgido durante el Mioceno temprano a medio (entre 16 y 18 Ma). Por otro lado, el tiempo de divergencia medio entre las especies dentro de cada género (sin considerar los géneros monoespecíficos *Cebuella* y *Callimico*) resultó de 2,51 Ma, con un mínimo de 0,63 Ma (divergencia entre *P. irrorata* y *P. monachus*).

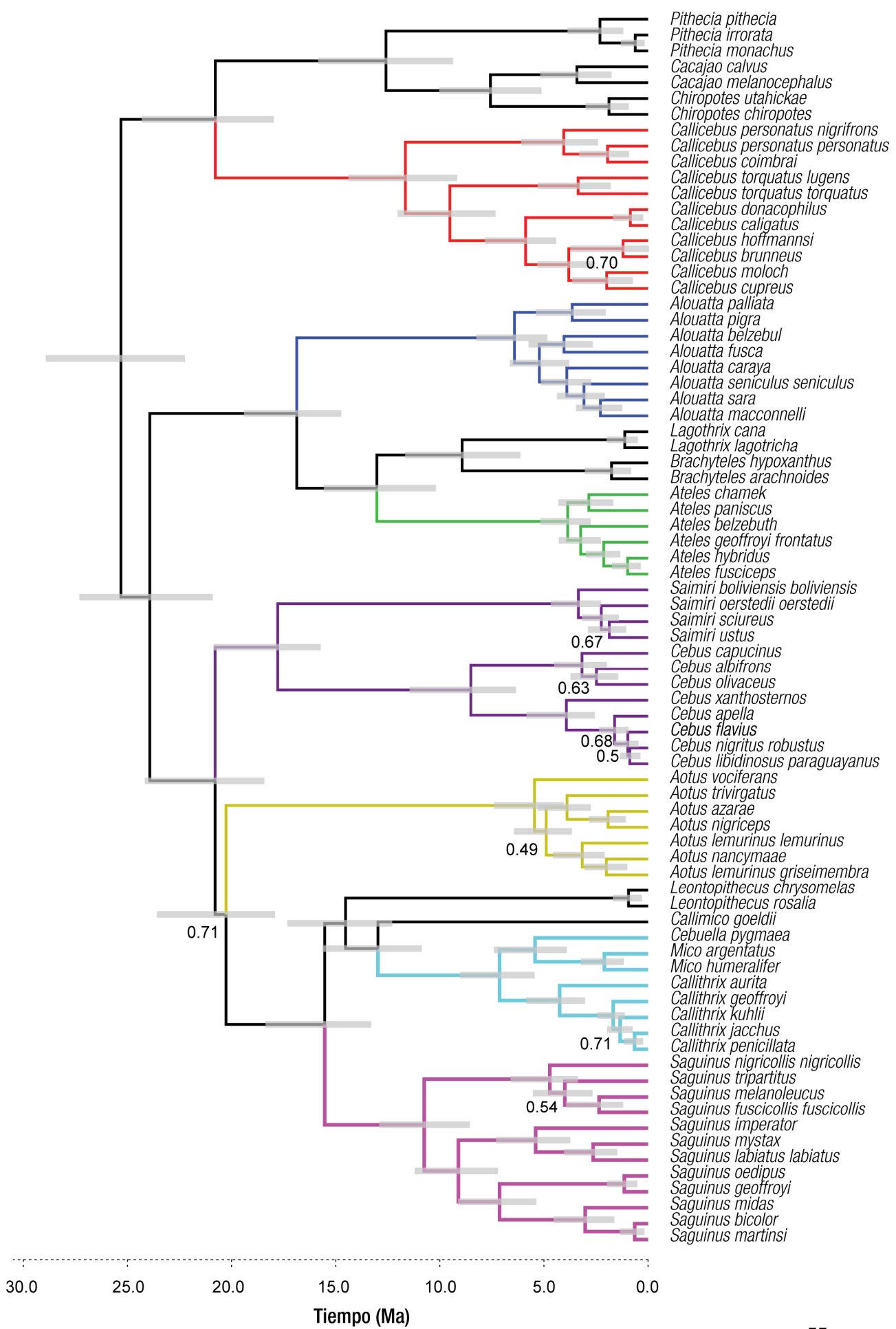


Figura 5.1 (página anterior) – Árbol cronofilogenético de Máxima Credibilidad de Clado (MCC) obtenido del análisis mediante BEAST para 78 especies de platirrininos. Las barras grises indican el intervalo de confianza del 95% para la edad estimada de cada nodo. Se muestra el soporte para los nodos con probabilidad posterior Bayesiana menor a 0,8. Los colores indican los clados extraídos para ser analizados de manera independiente (ver adelante). En negro el clado formado por los linajes menos especiosos (“resto”).

Para estudiar la dinámica macroevolutiva de diversificación de linajes en el clado se ajustaron distintos modelos de diversificación de linajes a la filogenia. Particularmente, se incluyeron modelos donde las tasas son constantes a lo largo del tiempo y homogéneas entre clados (Puro Nacimiento y Nacimiento-Muerte [PB y BD, por sus siglas en inglés]), modelos PB y BD que permiten además cambios discretos en las tasas en determinado momento (PBS y BDS), y modelos diversidad-dependientes (PB donde b , la tasa de especiación, decae exponencial [DDX] o linealmente [DDL y DDD+E si además permite extinción, es decir $d > 0$] con el número de linajes). Estos últimos permiten analizar la existencia de límites ecológicos o de otro tipo a la diversidad de especies.

Los resultados de estos análisis muestran que el modelo con mayor soporte estadístico es uno de Puro Nacimiento con una caída abrupta en la tasa de especiación en tiempos recientes (Tabla 5.1).

Tabla 5.1 – Soporte ($wAICc$) y estimación de los parámetros para cada uno de los modelos ajustados a la filogenia de los platirrininos considerada como un todo. X: Tasa de caída en b ; K: “capacidad de carga”, número teórico máximo de linajes posibles en el clado.

Modelo	Cambios de tasa	Tiempos de cambio de tasa (Ma)	Tasa de especiación (b)	Tasa de extinción (d)	Otros parámetros	$wAIC$
PBS	1	0,42	0,17 / 0,04	-	-	0,52
BDS	1	0,42	0,21 / 0,04	0,09 / 0,01	-	0,27
PB	-	-	0,16	-	-	0,09
BD	-	-	0,18	0,04	-	0,04
DDX	-	-	0,12	-	X = -0,09	0,04
DDL	-	-	0,16	-	K = 1.344.803	0,03
DDD+E	-	-	0,78	0,27	K = 117	0,00

Estos resultados indicarían que los platirrininos, considerados en conjunto, se habrían diversificado a una tasa constante durante prácticamente toda su historia evolutiva. Sin embargo, un modelo PB (donde no hay extinción) no estaría de acuerdo con el registro fósil de los platirrininos, el cual evidencia la existencia de numerosos linajes fósiles. En este sentido, la dificultad en recuperar un modelo en el cual la extinción juegue un papel significativo en la dinámica macroevolutiva de los platirrininos podría

deberse a la existencia de heterogeneidad en las tasas de diversificación entre distintos subclados, lo que viola los supuestos de los modelos ajustados anteriormente.

Para explorar más en detalle esta posibilidad, siguiendo las sugerencias de Morlon *et al.* (2011), se subdividió el árbol de los platirrinos (Figura 5.1) en aquellos subclados monofiléticos más especiosos (Cebinae, *Ateles*, *Alouatta*, *Callithrix* + *Mico* y *Cebuella*, *Saguinus*, *Aotus* y *Callicebus*), por un lado, y el resto de los subclados juntos, por otro (*Lagothrix* y *Brachyteles* + Pitheciinae + *Callimico* y *Leontopithecus*). Para cada uno de estos subclados se ajustaron modelos PB y BD, con tasas constantes o que varían exponencialmente a través del tiempo (tanto positiva como negativamente). Estos modelos permiten incluso detectar periodos de declive en la diversidad (d mayor que b), a diferencia de los modelos anteriores.

Los resultados muestran que para los subclados más especiosos, el modelo PB es el que mejor ajusta a la filogenia en todos los casos (Tabla 5.2).

Tabla 5.2 – Soporte ($wAICc$) para los distintos modelos de diversificación ajustados a la filogenia de los platirrinos considerando subclados independientemente. PB: Puro Nacimiento; BD: Nacimiento-Muerte. Var: Tasa variable; Cte: Tasa constante. En **negrita** el modelo con mayor soporte para cada subclado.

Modelo	Cebinae	Callicebus	Ateles	Alouatta	Callithrix	Saguinus	Aotus	Resto
PB	0,54	0,64	0,91	0,82	0,69	0,74	0,80	0,29
BD ctes.	0,33	0,20	0,09	0,13	0,24	0,17	0,16	0,48
B var. D cte.	0,07	0,04	0,00	0,01	0,02	0,03	0,01	0,11
B cte. D var.	0,06	0,11	0,00	0,04	0,05	0,06	0,03	0,11
BD variables	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01

Particularmente, el clado compuesto por los géneros *Callithrix*, *Mico* y *Cebuella* es el que presenta la mayor tasa de especiación, alrededor de un 50% más elevada que la del resto de los subclados, que a su vez presentan tasas similares (aproximadamente 0.20 eventos de especiación por linaje y por millón de años, Tabla 5.3). Por el contrario, para el clado compuesto por el resto de los platirrinos, el mejor ajuste estuvo dado por un modelo BD en el cual la tasa de extinción resulta notablemente alta respecto a la especiación (Tabla 5.3), lo que indicaría un rápido recambio de especies en estos linajes a lo largo de la historia.

Tabla 5.3 – Estimación de Máxima Verosimilitud de los parámetros del modelo con mejor ajuste a cada subclado (Tabla 5.2). En unidades de eventos por linaje/millón de años. b : tasa de especiación; d : tasa de extinción.

Parámetro/Clado	Cebinae	Callicebus	Ateles	Alouatta	Callithrix	Saguinus	Aotus	Resto
b	0,18	0,19	0,21	0,18	0,30	0,19	0,20	0,29
d	-	-	-	-	-	-	-	0,27

A partir del modelo que mejor ajustó a cada subclado (Tabla 5.2), se graficaron curvas de diversidad esperada a través del tiempo, y se las comparó con las curvas observadas a partir de la filogenia (Figura 5.2). Puede verse que para los subclados más especiosos (Figura 5.2a-g) las curvas de diversidad esperada según los modelos ajustan relativamente bien al patrón observado. Por el contrario, para el resto de los platirrinos (Figura 5.2h), la diversidad histórica inferida a partir del modelo resulta mayor que la observada en la filogenia reconstruida, debido a la alta tasa de extinción que presentarían estos linajes.

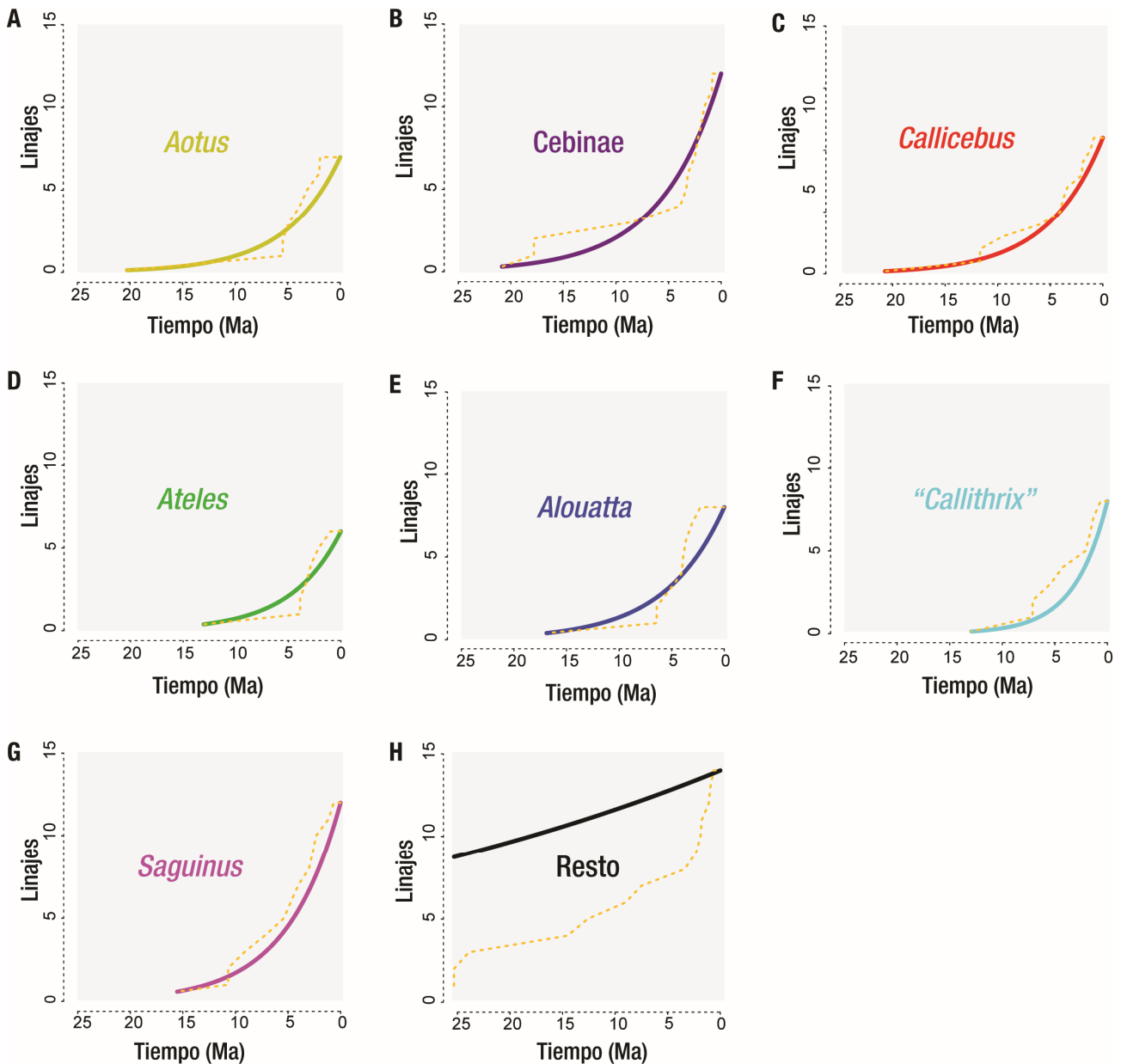


Figura 5.2 – Trayectorias de diversidad a través del tiempo inferidas (líneas sólidas de color) con los modelos indicados en la Tabla 5.2 para cada subclado analizado (ver Figura 5.1), junto con el número de linajes a través del tiempo observado en la filogenia molecular para dichos subclados (línea punteada naranja).

En la Figura 5.3 se muestra el patrón observado de acumulación de linajes para la filogenia de los platirrinos considerada como un todo en comparación con la diversidad inferida a partir del modelo que mejor ajusta a la filogenia completa (PB) y con la diversidad inferida a partir de sumar las curvas de diversidad individuales inferidas para cada subclado. Puede verse que el modelo PB para todo el árbol ajusta relativamente bien a la curva empírica en el tiempo profundo de la filogenia y en tiempos recientes, indicando una diversidad mayor a la observada entre 12-3 Ma. Por otro lado, la curva obtenida a partir de las trayectorias individuales para cada clado indica una diversidad inferida mayor a la mostrada por la filogenia de especies actuales desde el tiempo profundo y hasta hace unos 4 Ma, donde la curva empírica y el modelo se acoplan, evidenciando los efectos de la extinción sobre la filogenia de especies actuales.

Finalmente, para comparar las inferencias basadas en la filogenia reconstruida a partir de especies actuales con la información del registro fósil, se graficó la diversidad estimada de géneros fósiles a través del tiempo (Tabla 5.4 y Figura 5.3). Para esto, se asumió que cada género o linaje fósil persiste como tal durante 5 millones de años (Curnoe *et al.*, 2006) y que la edad de ocurrencia de cada fósil representa el punto medio de este tiempo. A su vez, se excluyeron los fósiles cuya pertenencia al *crown* platirrino está discutida: *Perupithecus* (Bond *et al.*, 2015), *Canaanimico* (Marivaux *et al.*, 2016a), *Branisella* y los fósiles patagónicos con la excepción de *Proteropithecina* (Kay *et al.*, 2008).

Tabla 5.4 – Géneros o linajes fósiles considerados para la construcción de la curva de diversidad a nivel genérico basada en el registro, y su edad estimada. Los fósiles con edades menores a 2,5 Ma se indican como “Recientes”.

Fósil	Edad aproximada (Ma)	Referencia
<i>Panamacebus</i>	20,9	Bloch <i>et al.</i> , 2016
<i>Chilecebus</i>	20	Sears <i>et al.</i> , 2008
“Cebinae”	17	Marivaux <i>et al.</i> , 2012
<i>Paralouatta mariane</i>	17	MacPhee <i>et al.</i> , 2003
<i>Proteropithecina</i>	15,7	Kay <i>et al.</i> , 1998
<i>Patasola</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
<i>Lagonimico</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
<i>Micodon</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
“ <i>Aotus</i> ” <i>dindensis</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
<i>Miocallicebus</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
<i>Nuciruptur</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
<i>Cebupithecina</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
<i>Laventiana</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
<i>Neosaimiri</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
<i>Stirtonia</i>	12	Hartwig y Meldrum, 2002
<i>Cebuella</i>	11	Marivaux <i>et al.</i> , 2016b
<i>Cebus</i>	11	Marivaux <i>et al.</i> , 2016b
<i>Solimoa</i>	8	Kay y Cozzuol, 2006
<i>Acrecebus</i>	8	Kay y Cozzuol, 2006

Tabla 5.4 – Continuación.

Fósil	Edad aproximada (Ma)	Referencia
<i>Paralouatta varonai</i>	2,5	MacPhee <i>et al.</i> , 2003
<i>Antillothrix</i>	Reciente	Rosenberger, 2002
<i>Xenothrix</i>	Reciente	Rosenberger, 2002
<i>Insulacebus</i>	Reciente	Rosenberger, 2002
<i>Alouatta mauroi</i>	Reciente	Tejedor <i>et al.</i> , 2008
<i>Caipora</i>	Reciente	Cartelle y Hartwig, 1996
<i>Protopithecus</i>	Reciente	Hartwig y Cartelle, 1996
<i>Cartelles</i>	Reciente	Cartelle y Hartwig, 1996

La curva fósil de diversidad genérica mínima obtenida (Figura 5.3) muestra un crecimiento relativamente constante desde sus orígenes hasta alrededor de los 12-14 Ma, para luego descender paulatinamente hacia la actualidad. Este patrón está en contraste tanto con la curva observada a partir de la filogenia reconstruida como con la inferida a partir de los modelos de diversificación (Figura 5.3).

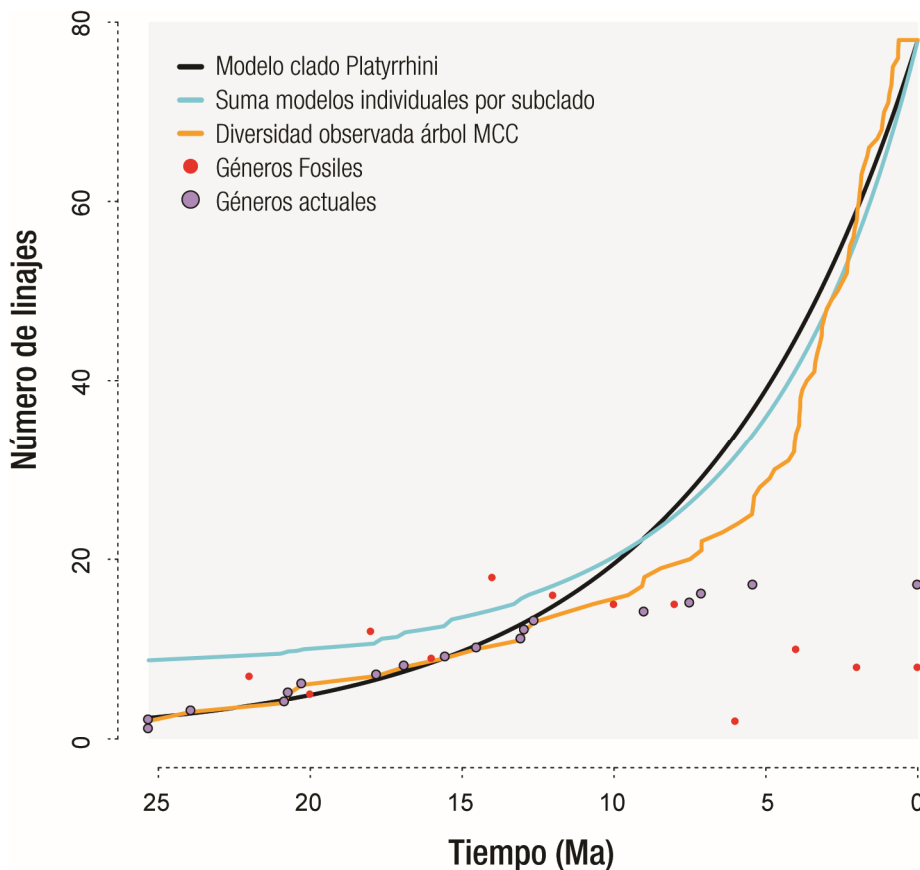


Figura 5.3 – Trayectorias de diversidad a través del tiempo inferidas con un modelo único para todo el árbol de los platirrinos (en negro); sumando las trayectorias inferidas a partir de los modelos individuales para cada subclado (en celeste, Figura 5.2); linajes observados a partir de la filogenia molecular para la filogenia completa (en naranja) y para la filogenia a nivel de géneros (en violeta); y número de géneros fósiles a través del tiempo (puntos rojos). Se excluyó a los fósiles cuya pertenencia al crown platirrino es discutida (ver Tabla 5.4).

Sin embargo, el número total de linajes inferidos al sumar la trayectoria individual de cada subclado (Figura 5.2) se aproxima relativamente bien a la diversidad fósil observada en el registro durante los estadios iniciales de la radiación (Figura 5.3), la cual es mayor que la evidenciada por la curva empírica basada en la filogenia de especies actuales. Por otro lado, la caída observada en los últimos 6 Ma en la curva fósil representa indudablemente un sesgo de muestreo, ya que la diversidad genérica de la filogenia actual (Figura 5.3) resulta mayor que la fósil. Dado que puede asumirse con seguridad que los géneros fósiles más recientes corresponden a linajes distintos a los géneros actuales, sumando para este último segmento ambas curvas genéricas se recuperaría una tendencia creciente a la diversidad, concordante con los modelos ajustados.

5.3 Discusión

Los análisis filogenéticos moleculares recientes indican que los principales linajes actuales de platirrinos (*e.g.* familias) se habrían originado durante un periodo de tiempo relativamente corto (unos pocos millones de años; Opazo *et al.*, 2006; Wildman *et al.*, 2009; Perez *et al.*, 2012), resultado confirmado por la filogenia obtenida en este trabajo. Esta aparente diversificación inicial rápida de linajes podría relacionarse con la propuesta de que la evolución de los platirrinos estaría caracterizada por la ocupación adaptativa de varios nichos ecológicos fundamentales que seguirían existiendo hasta el día de hoy, es decir, una idea acorde al modelo de radiación adaptativa clásico (Rosenberger, 1992; Rosenberger *et al.*, 2009). Sin embargo, los resultados obtenidos aquí muestran que un modelo de originación de linajes de diversidad creciente, no puede ser rechazado. Esto indica que la radiación de los platirrinos, considerada como un todo, no seguiría el modelo de radiación adaptativa clásico respecto a la diversificación en el número de especies. Esto difiere de otros clados considerados también como ejemplos de radiaciones adaptativas en los cuales sí se han detectado tasas de diversificación declinantes (*e.g.* En aves del género *Dendroica* -Rabosky y Lovette, 2008- o en mariposas del género *Heliconius* -Ettiene *et al.*, 2011).

Por otro lado, el resultado que muestra una caída en la tasa de especiación en 0,42 Ma para los platirrinos podría ser un artefacto que surge a partir de no incorporar a la filogenia a los linajes de más reciente formación (*e.g.* subespecies o niveles inferiores; Stadler, 2011a). Esta interpretación es apoyada también por Springer *et al.* (2012), quienes obtuvieron un resultado similar al analizar la filogenia del Orden Primates en su conjunto, lo que podría indicar que los criterios taxonómicos actuales podrían no ser suficientes para detectar todos los linajes evolutivamente relevantes. A su vez, el valor de 0,63 Ma encontrado aquí para las especies de divergencia más reciente incluidas en el árbol apoyaría esta visión. Sin embargo, la documentada extinción reciente de especies que no pueden ser consideradas como ancestros de los linajes actuales (*e.g.* especies del

Caribe, atélidos gigantes, etcétera; Fleagle, 2013) podría dar cuenta también de este patrón.

Aunque varios autores han alertado sobre la dificultad de detectar declives en la tasa de diversificación y en la estimación de las tasas de extinción sin considerar la evidencia fósil (Bokma, 2009; Rabosky, 2010; Quental y Marshal, 2010), esta dificultad emergería principalmente como consecuencia de violar uno de los supuestos de los modelos: la homogeneidad de tasas entre clados (Rabosky, 2010; Morlon *et al.*, 2011). En este sentido, el resultado obtenido aquí que indica una diversificación en los platirrininos sin límite superior, o que se encuentra lejos de este (contrariamente a lo esperado en una radiación adaptativa donde la falta de oportunidad ecológica limitaría la diversificación), es robusto. Al considerar separadamente distintos clados, permitiendo heterogeneidad en las tasas, modelos de crecimiento constante mostraron igualmente mejor ajuste que modelos de tasas declinantes. De estos análisis se desprenden una serie de resultados importantes. En primer lugar, los subclados más especiosos muestran tasas de especiación notablemente similares, con la excepción de aquel conformado por *Callithrix*, *Mico* y *Cebuella*. Este último presenta una aceleración en la tasa de especiación de alrededor del 50% respecto a los otros subclados, resultado consistente con un trabajo previo que muestra un cambio en la tasa de diversificación en este subclado (Fabre *et al.*, 2009). En segundo lugar, al separar los subclados más especiosos, los resultados muestran que el resto del árbol de los platirrininos estaría caracterizado por una alta tasa de recambio de especies, debido a una tasa de extinción notablemente elevada. Un resultado similar se obtuvo en cetáceos al considerar separadamente los clados más diversos (Morlon *et al.*, 2011). En tercer lugar, tomados en conjunto, estos resultados resaltan la naturaleza compleja del proceso de diversificación en los platirrininos, en el que las dinámicas macroevolutivas serían clado-específicas.

Las razones que llevarían a algunos linajes a diversificarse más rápidamente que otros, o a presentar tasas de extinción más elevadas, no quedan aún del todo claras. Trabajos previos han analizado posibles correlaciones entre características ecológicas o fenotípicas y tasas de especiación-extinción en primates. Por ejemplo, Gómez y Verdú (2012) encontraron que los primates que muestran relaciones mutualistas con plantas (*e.g.* como dispersores de semillas) presentan tasas de diversificación más elevadas que aquellos con relaciones antagonistas (*e.g.* predadores de semillas). Esto se debería a que los primates mutualistas tienen en general rangos geográficos más extensos, facilitando la especiación alopátrica (Gómez y Verdú, 2012). En otro estudio se analizó el efecto de la masa corporal sobre la tasa de diversificación, no encontrándose relación (Matthews *et al.*, 2010), mientras que Magnuson-Ford y Otto (2012) encontraron que tanto la monogamia como el comportamiento solitario estarían asociados a una menor tasa de especiación. En este sentido, considerando cualitativamente la distribución de estas características en el árbol de los platirrininos, ni la elevada tasa de especiación observada en el clado de *Callithrix* ni la alta extinción observada para parte de los platirrininos se correspondería con alguna de estas hipótesis. Por otra parte, el hecho de que los

miembros del clado de *Callithrix* den a luz sistemáticamente a gemelos, característica única entre los primates, podría ser un factor que explique su alta tasa de diversificación. Sin embargo, se requerirán análisis más detallados para individualizar los posibles factores que determinan las tasas de diversificación en platirrininos.

Incorporar información del registro fósil a la información provista por la filogenia molecular y los modelos matemáticos permitió construir una imagen más amplia del proceso de radiación de los platirrininos. Primero, considerando la diversidad mínima inferida a partir del registro fósil, se observa que la filogenia de especies actuales subestima la diversidad existente al inicio de la radiación (Figura 5.3), producto de la presencia de linajes sin descendientes en la actualidad (extintos). Sin embargo, al considerar una dinámica macroevolutiva más compleja, permitiendo procesos clado-específicos, los modelos matemáticos logran recuperar una curva de diversidad histórica que parecería ajustarse relativamente bien a lo observado en el registro para los estadios iniciales de la radiación (Figura 5.3), como se vio para otros grupos (Morlon *et al.*, 2011). Segundo, la aparente caída en la diversidad observada en la curva fósil hacia el presente puede atribuirse a un sesgo de muestreo, ya que formaciones de mayor antigüedad son por lo general estudiadas más intensivamente que formaciones más recientes. A su vez, factores tafonómicos explican la escases de fósiles amazónicos, región de mayor diversidad en la actualidad y en tiempo recientes. Esto pone de manifiesto la naturaleza incompleta y probablemente sesgada temporal y espacialmente del registro fósil, reafirmando la utilidad de las aproximaciones presentadas en este capítulo y a lo largo de esta Tesis. Tercero, considerando estos sesgos, la curva de diversidad fósil no muestra una dinámica diversidad-dependiente, o de radiación inicial rápida. Cuarto, el análisis reveló que ciertos linajes presentan elevadas tasas de extinción, entre ellos atélidos y pitécidos. El registro fósil, a pesar de sus posibles sesgos, sería consistente con este resultado. Por ejemplo, una gran proporción de los fósiles descritos corresponderían a pitécidos (Fleagle, 2013), incluidos los numerosos platirrininos fósiles del Caribe (Rosenberger *et al.*, 2015; Tallman y Cooke, 2016), mientras que existen al menos seis géneros fósiles atribuibles a atélidos (Fleagle, 2013), lo que contrasta, por ejemplo, con la escases de fósiles atribuibles a calitriquininos, aunque se trate del clado con linajes de diversificación más rápida. A su vez, gran parte de los fósiles de atélidos y pitécidos presentan características que indicarían que se trata de linajes con adaptaciones particulares, apoyando la idea de una elevada tasa de recambio de especies en estos clados. Por el contrario, fósiles antiguos de otros clados resultan muy similares a la formas actuales, por ejemplo *Neosaimiri* (Cebinae) o *Aotus dindensis*, del ensamble de La Venta (aproximadamente 13 Ma). Por otro lado, la desaparición de las especies de las islas del Caribe podría apuntar a un rol importante de ciertos factores abióticos (*e.g.* cambio climático durante la última glaciación) en la dinámica de la diversificación de linajes en el *crown* de los platirrininos. En este sentido, resultados indicando que la elevación de los Andes y el establecimiento del sistema fluvial del río Amazonas habrían influido sobre la dinámica de especiación en algunos clados de aves neotropicales

(Derryberry *et al.*, 2011; Schweizer *et al.*, 2014), podrían ser indicativos de procesos similares actuando en la radiación de los platirinos. Nuevos descubrimientos permitirán un mejor contraste entre el registro fósil y los resultados aquí presentados.

En este capítulo se analizó la diversificación de linajes durante la evolución de los platirinos, considerados como un ejemplo de radiación adaptativa clásica. Si bien la reconstrucción filogenética sugiere la existencia de una diversificación inicial rápida acorde a esta idea, los modelos matemáticos muestran que, considerada como un todo, la radiación de los platirinos no se ajustaría a este modelo. Aunque estos resultados parecen en principio contradictorios, la antigüedad y la extensión geográfica de la radiación permiten pensar en una dinámica compleja en donde los estadios iniciales podrían estar caracterizados por una diversificación rápida asociada a factores ecológicos, seguido de la ocurrencia de procesos clado-específicos vinculados probablemente a una combinación de factores tanto bióticos como abióticos. El registro fósil, a pesar de su naturaleza fragmentaria, parece apoyar esta interpretación.



[6]

Diversificación fenotípica I: Tamaño corporal



6.1. - 6.2 - 6.3

6.1 Introducción

El tamaño de un animal, medido como su masa corporal, es considerado como un rasgo fenotípico de fundamental importancia ecológica y evolutiva debido a los amplios efectos que este atributo tiene sobre la biología del organismo, particularmente sobre aspectos fisiológicos y biomecánicos (LaBarbera, 1989). En los primates, en particular, la variación en la masa corporal ha sido asociada con características de alta importancia ecológica como la dieta (*e.g.* insectivoría en primates pequeños versus folivoría en grandes) o la forma de locomoción (*e.g.* mayor comportamiento saltador que suspensorio en primates pequeños versus grandes; Ford y Davis, 1992; Fleagle, 2013), resaltando la significancia evolutiva de la diversificación de este aspecto morfológico en este grupo de mamíferos.

Los platirrininos presentan una notable variación en la masa corporal que abarca dos órdenes de magnitud, desde los poco más de 0.1 Kg. de *Cebuella pygmaea*, uno de los primates más pequeños, hasta los casi 10 Kg. de algunos atélidos (Fleagle, 2013). Distintos escenarios evolutivos han sido propuestos para explicar el origen de esta diversidad. Por ejemplo, Hershkovitz (1977), cuando aún se distaba de tener una hipótesis filogenética sólida para los platirrininos, consideró que los pequeños calitriquininos representaban la morfología ancestral del clado y que la masa corporal habría aumentado progresivamente a lo largo de la evolución, con consecuencias dietarias y locomotoras. Más recientemente, Marroig y Cheverud (2001; 2005) señalaron a la dieta como la principal dimensión ecológica por detrás de la diversificación del tamaño corporal, mientras que otros autores han resaltado también la importancia de la postura y la locomoción (Youlatos y Meldrum, 2011). Por otra parte, Rosenberger (1980; 1992), de acuerdo a la idea de radiación adaptativa, propuso un escenario más complejo donde la evolución de la masa corporal estaría impulsada por la ocupación temprana de nichos ecológicos definidos por una serie de “estrategias alimentarias” (caracterizadas no solo por la dieta sino también por adaptaciones locomotoras, morfológicas y comportamentales), y fuertemente constreñidos por la historia filogenética (ver también Perez *et al.*, 2011). De manera similar Ford y Davis (1992) destacaron la complejidad de la asociación entre el tamaño corporal, la filogenia y diversos factores ecológicos, abogando por un enfoque evolutivo integrador para entender la diversificación del rasgo. A pesar de estos antecedentes, la evolución del tamaño corporal en los platirrininos no ha sido investigada de manera rigurosa, particularmente utilizando el modelado estadístico explícito de los procesos de diversificación en un marco filogenético y de manera de poder testear escenarios evolutivos alternativos.

En este capítulo se investiga el patrón de diversificación de la masa corporal en la radiación de los platirrininos con el objetivo de comprender mejor los procesos evolutivos responsables del origen de la variación observada, e identificar posibles factores ecológicos asociados a estos. Dada su relevancia ecológica, se espera que la masa corporal muestre un patrón de variación que se aleje de la expectativa generada por un

modelo neutral de evolución (es decir, Movimiento Browniano, MB). Además, de acuerdo al modelo de radiación adaptativa, se espera que la mayor diferenciación fenotípica esté asociada a la diversificación temprana de los linajes. Para poner esto a prueba, se analizó la relación entre la variación fenotípica y la estructura filogenética, y se ajustaron una serie de modelos evolutivos explícitos tanto neutrales (MB) como deterministas (OU), asociados estos últimos a diversas dimensiones ecológicas (dieta, locomoción, o una combinación de factores) que podrían estructurar el paisaje adaptativo de la diversificación de la masa corporal en los platirrininos. Finalmente, se compararon los resultados obtenidos a partir de estos análisis con la información provista por el registro fósil.

6.2 Evolución del tamaño corporal en los platirrininos

La Figura 6.1 muestra el árbol filogenético de los platirrininos junto con los valores de masa corporal media para cada especie actual obtenidos de la literatura (Tabla 6.1). Se observa que existe una fuerte estructuración por clados en la variación fenotípica, presentando los calitriquininos tamaños relativamente pequeños, los atélidos tamaños grandes y los pitécidos y cebinos tamaños intermedios, observándose también que no existen clados actuales que ocupen el rango de los 4 a 6 Kg. aproximadamente.

Tabla 6.1 – Datos de masa corporal media para las 78 especies incluidas en la filogenia. Se utilizaron datos de Smith y Jungers (1997) y de IUCN (2016). Para los casos que no se contaba con datos de la literatura, se utilizó la media del género (en **negrita**).

Especie	Masa (Kg)	Especie	Masa (Kg)
<i>Alouatta belzebul</i>	6,40	<i>Callithrix jacchus</i>	0,32
<i>Alouatta caraya</i>	5,37	<i>Callithrix kuhlii</i>	0,38
<i>Alouatta fusca</i>	5,54	<i>Callithrix penicillata</i>	0,33
<i>Alouatta macconnelli</i>	5,35	<i>Cebuella pygmaea</i>	0,12
<i>Alouatta palliata</i>	6,25	<i>Cebus albifrons</i>	2,74
<i>Alouatta pigra</i>	8,92	<i>Cebus apella</i>	3,09
<i>Alouatta sara</i>	6,00	<i>Cebus capucinus</i>	3,11
<i>Alouatta seniculus seniculus</i>	5,95	<i>Cebus flavius</i>	2,55
<i>Aotus azarae</i>	1,21	<i>Cebus libidinosus paraguayanus</i>	2,72
<i>Aotus lemurinus griseimembra</i>	0,96	<i>Cebus nigrurus robustus</i>	2,83
<i>Aotus lemurinus lemurinus</i>	0,90	<i>Cebus olivaceus</i>	2,91
<i>Aotus nancymae</i>	0,79	<i>Cebus xanthosternus</i>	2,70
<i>Aotus nigriceps</i>	0,96	<i>Chiropotes chiropotes</i>	2,74
<i>Aotus trivirgatus</i>	0,79	<i>Chiropotes utahickae</i>	3,00
<i>Aotus vociferans</i>	0,70	<i>Lagothrix cana</i>	8,57
<i>Ateles belzebuth</i>	8,07	<i>Lagothrix lagotricha</i>	7,15
<i>Ateles chamek</i>	9,37	<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	0,58
<i>Ateles fusciceps</i>	9,03	<i>Leontopithecus rosalia</i>	0,61
<i>Ateles geoffroyi frontatus</i>	7,54	<i>Mico argentatus</i>	0,35
<i>Ateles hybridus</i>	8,68	<i>Mico humeralifer</i>	0,47

Tabla 6.1 – Continuación.

Especie	Masa (Kg)	Especie	Masa (Kg)
<i>Ateles paniscus</i>	8,98	<i>Pithecia irrorata</i>	2,16
<i>Brachyteles arachnoides</i>	8,84	<i>Pithecia monachus</i>	2,36
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	8,87	<i>Pithecia pithecia</i>	1,76
<i>Cacajao calvus</i>	3,17	<i>Saguinus bicolor</i>	0,43
<i>Cacajao melanocephalus</i>	2,94	<i>Saguinus fuscicollis fuscicollis</i>	0,35
<i>Callicebus brunneus</i>	0,83	<i>Saguinus geoffroyi</i>	0,49
<i>Callicebus caligatus</i>	0,88	<i>Saguinus imperator</i>	0,48
<i>Callicebus coimbrai</i>	1,20	<i>Saguinus labiatus labiatus</i>	0,51
<i>Callicebus cupreus</i>	1,07	<i>Saguinus martinsi</i>	0,45
<i>Callicebus donacophilus</i>	0,95	<i>Saguinus melanoleucus</i>	0,45
<i>Callicebus hoffmannsi</i>	1,06	<i>Saguinus midas</i>	0,55
<i>Callicebus moloch</i>	0,99	<i>Saguinus mystax</i>	0,53
<i>Callicebus personatus nigrifrons</i>	1,30	<i>Saguinus nigricollis nigricollis</i>	0,48
<i>Callicebus personatus personatus</i>	1,33	<i>Saguinus oedipus</i>	0,41
<i>Callicebus torquatus lugens</i>	1,33	<i>Saguinus tripartitus</i>	0,45
<i>Callicebus torquatus torquatus</i>	1,25	<i>Saimiri boliviensis boliviensis</i>	0,81
<i>Callimico goeldii</i>	0,48	<i>Saimiri oerstedii oerstedii</i>	0,79
<i>Callithrix aurita</i>	0,43	<i>Saimiri sciureus</i>	0,72
<i>Callithrix geoffroyi</i>	0,36	<i>Saimiri ustus</i>	0,86

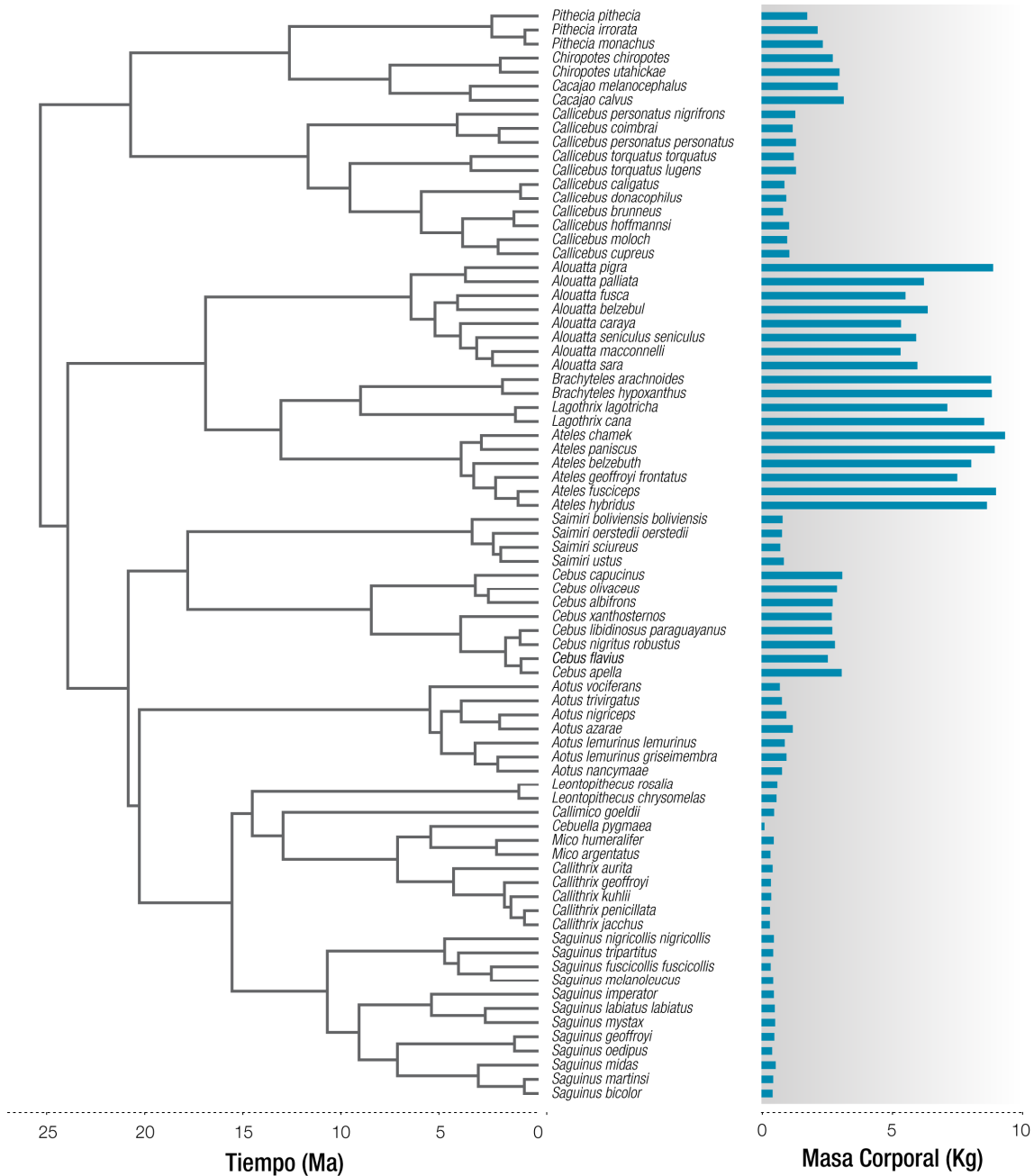


Figura 6.1 – Filogenia de los platirrinios y valores de masa corporal media para cada especie.

Para estudiar la dinámica de la diversificación evolutiva del tamaño corporal en los platirrinios, se realizaron una serie de análisis sobre el logaritmo natural de la masa. Primero, para examinar la relación entre el patrón de variación fenotípica en el rasgo y la filogenia, se estimó la señal filogenética con el estadístico K. Los resultados mostraron un valor de K muy por encima de la expectativa Browniana ($K = 4,25$; $p = 0,001$), indicando que las especies tienden a parecerse mucho más que lo esperado de acuerdo a la estructura filogenética.

Segundo, para estudiar el patrón temporal de diversificación se construyó un gráfico de disparidad a través del tiempo (DTT, Figura 6.2), comparando la disparidad observada con la esperada bajo MB utilizando 1000 simulaciones de la masa corporal a lo largo de la filogenia. Consistente con el análisis de señal filogenética, el DTT muestra un patrón marcadamente alejado de la expectativa Browniana. Notablemente, la disparidad relativa cae a valores cercanos a cero desde la divergencia temprana de los platirrininos, mostrando luego poca variación. Este fuerte patrón evolutivo, en donde la mayor parte de la variación ocurre entre los clados mayores, los cuales a su vez tienden a ocupar regiones del morfoespacio relativamente independientes, resulta consistente con la expectativa de una divergencia morfológica temprana asociada a la ocupación adaptativa de nichos ecológicos.

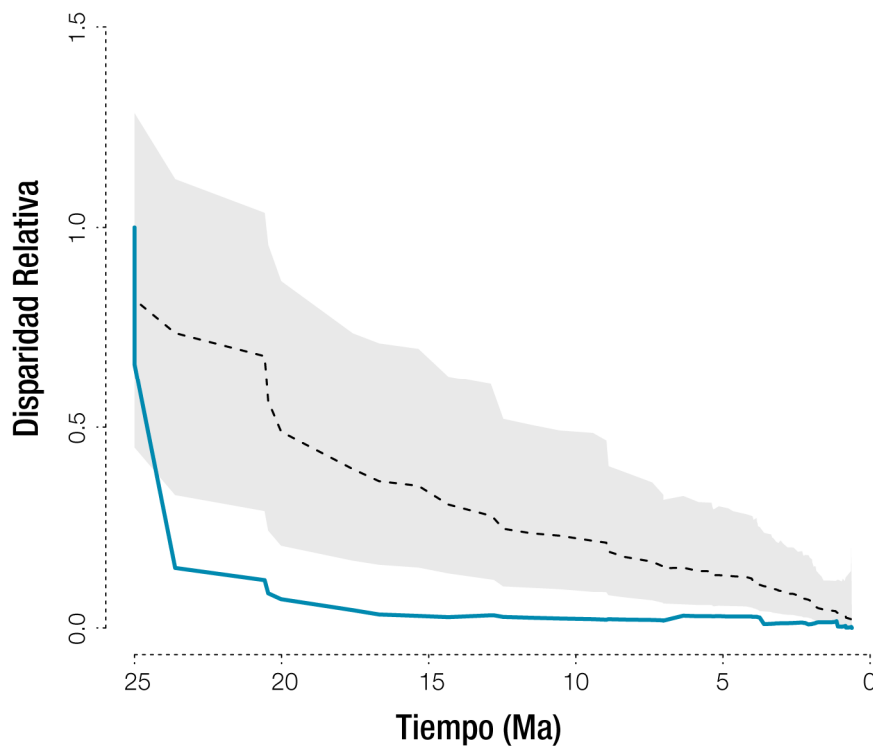


Figura 6.2 – Disparidad relativa a través del tiempo en la masa corporal observada para las 78 especies de platirrininos consideradas en este estudio (línea sólida). La línea punteada muestra la mediana de la disparidad relativa esperada bajo la hipótesis nula de evolución aleatoria del tamaño corporal (MB), obtenida mediante 1000 simulaciones del rasgo a lo largo de la filogenia. El área sombreada muestra el rango para el 95% de estas simulaciones.

Tercero, para explorar si el patrón de variación fenotípico puede explicarse por un proceso de diversificación adaptativa en los platirrininos, tal como sugieren los análisis anteriores e hipótesis previas, se comparó el ajuste relativo de una serie de modelos alternativos de evolución. Los modelos empleados fueron: MB (a modo de expectativa nula), EB (*Early Burst*; modelando un escenario de desaceleración en la tasa de

diversificación fenotípica a través del tiempo), un modelo OU de 1 pico o régimen (OU1; en donde el rasgo tiende mantenerse alrededor de un valor óptimo) y una serie de modelos OU representando diversas hipótesis sobre los posibles factores ecológicos impulsando la evolución adaptativa de la masa corporal (ver Material y Métodos). Los resultados (Tabla 6.2) muestran que un modelo de diversificación adaptativa de la masa corporal en un paisaje macroevolutivo en donde existirían cinco óptimos definidos por una hipótesis ecológica multidimensional (OU MD), es el que presenta el mayor soporte entre los modelos ajustados, con un valor de $wAICc$ muy por encima del resto, particularmente respecto al modelo nulo de MB. A su vez, el modelo EB de tasas de diversificación declinantes recibe un soporte relativo considerable respecto a los otros modelos.

Tabla 6.2 – Soporte absoluto ($AICc$) y relativo ($wAICc$) y parámetros estimados para los distintos modelos de evolución de la masa corporal en platirrinos. σ^2 : Tasa de evolución; α : intensidad del constraint o selección; a : cambio en la tasa de evolución.

Modelo	$AICc$	$wAICc$	σ^2	α	a
OU MD	-3,53	0,96	0,009	0,030	-
EB	3,23	0,03	0,123	-	-0,12
OU Loc	6,21	0,01	0,009	0,004	-
OU DQ	19,64	0,00	0,011	0,001	-
MB	22,87	0,00	0,012	-	-
OU DC	24,93	0,00	0,010	0,002	-
OU 1 pico	30,65	0,00	0,013	0,001	-
OU SURF	-73,77	-	0,008	0,200	-

Para excluir la posibilidad de estar seleccionando un modelo que simplemente es el mejor entre un conjunto de malas hipótesis, se utilizó el método SURFACE para obtener el modelo OU con el mayor soporte absoluto en términos estadísticos y compararlo con el modelo biológico seleccionado. Este análisis (Figura 6.3, Tabla 6.2) resultó en un modelo (OU SURF) que muestra algunas diferencias al modelo biológico seleccionado previamente (OU MD; ver Materiales y Métodos), pero que posee, en líneas generales, una estructura similar. Particularmente, la asignación de regímenes independientes para los atélidos, calitriquinos, pitecinos y *Callicebus* resulta congruente. Entre las diferencias importantes se observa la asignación de un régimen común para *Aotus* y *Saimiri*. A pesar de estas diferencias, las similitudes indican que el modelo biológico tendría una alta plausibilidad en términos absolutos comparado con las otras hipótesis exploradas.

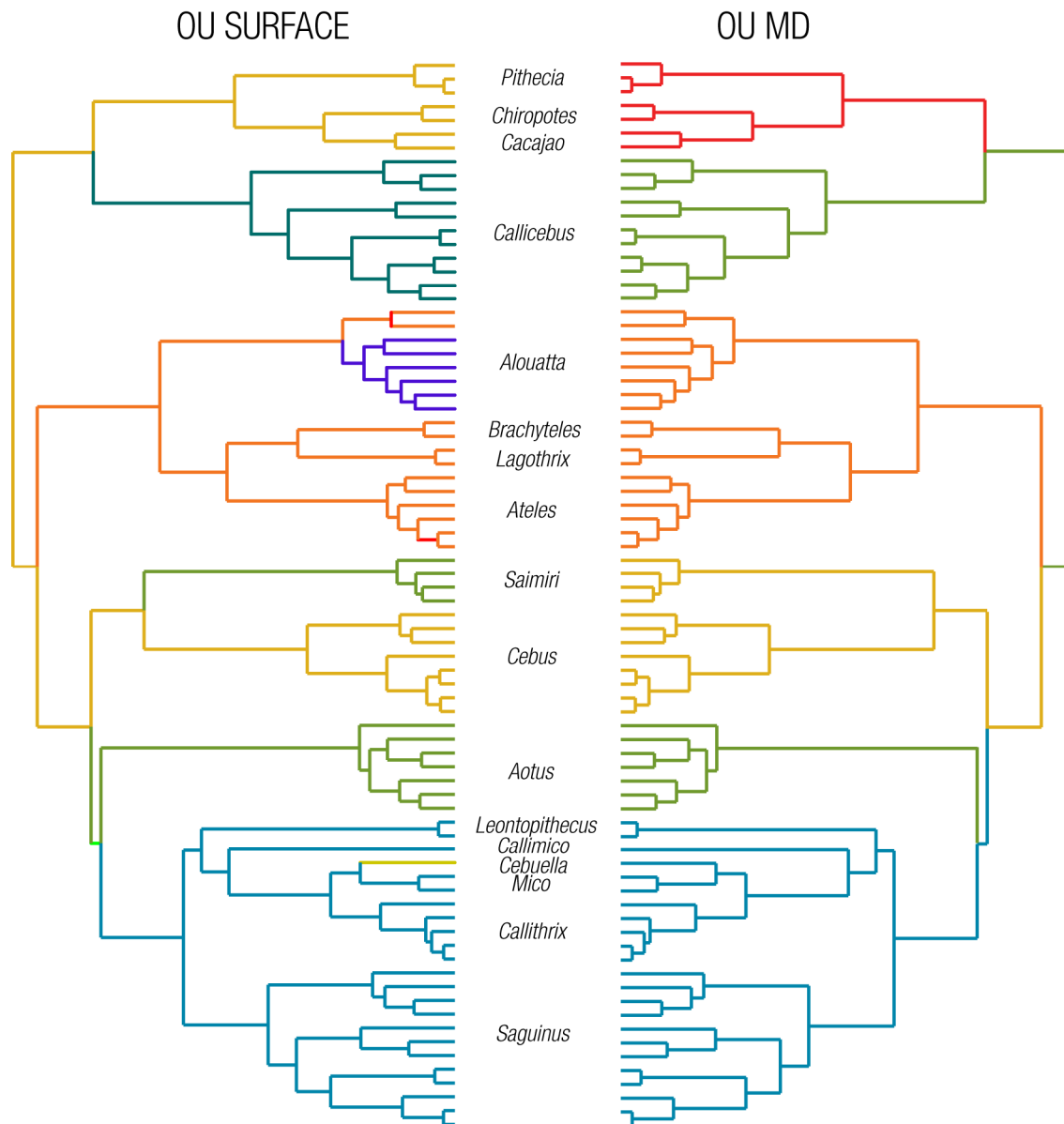


Figura 6.3 – Regímenes del modelo OU con mayor soporte estadístico encontrado mediante el método SURFACE (izquierda) y del modelo OU MD (derecha).

Finalmente, se exploró la variación observada en el registro fósil en relación al modelo evolutivo basado en una hipótesis biológica con mayor soporte (OU MD) de manera de contrastar esta información empírica con las expectativas derivadas del modelo. Para esto, se recopilaron de la literatura estimaciones de masa corporal y edad para 24 géneros o linajes fósiles de posición filogenética relativamente consensuada (Tabla 6.3), excluyéndose los fósiles más antiguos (e.g. *Branisella*) y la mayoría de fósiles patagónicos debido a que su afinidad es discutida.

Tabla 6.3 – Géneros o linajes fósiles y sus respectivas estimaciones de masa corporal, antigüedad, posición filogenética y origen de los datos.

Fósil	Masa (Kg)	Edad (Ma)	Posición filogenética	Referencia
"Cebinae"	0,25-0,5	17	Cebinae	Marivaux <i>et al.</i> , 2012
<i>Cebuella sp.</i>	0,34	11	Callithrichinae	Marivaux <i>et al.</i> , 2016b
<i>Cebus sp.</i>	3,085	11	Cebinae	Marivaux <i>et al.</i> , 2016b
<i>Panamacebus</i>	2,7	20,9	Cebinae	Bloch <i>et al.</i> , 2016
<i>Insulacebus</i>	4,8	0,001	Pitheciidae/Callicebinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Antillothrix</i>	1,5-4,7	1,35	Pitheciidae/Callicebinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Xenothrix</i>	2	0,001	Pitheciidae/Callicebinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Paralouatta</i>	8	17-0?	Atelidae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Caipora</i>	24	0,01	Atelidae	Fleagle, 2013
<i>Protopithecus</i>	23,5	0,02	Atelidae	Halenar, 2011
<i>Solimoa</i>	5,5	7-9	Atelidae	Kay y Cozzuol, 2006
<i>Acrecebus</i>	15	7-9	Cebinae	Kay y Cozzuol, 2006
<i>Patasola</i>	0,4	12-15	Callithrichinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Lagonimico</i>	0,95	12-15	Callithrichinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Aotus dindensis</i>	1	12-15	Aotinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Miocallicebus</i>	1,5	12-15	Callicebinae	Fleagle, 2013
<i>Nuciruptur</i>	1,95	12-15	Pitheciinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Cebupithecia</i>	1,6	12-15	Pitheciinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Laurentiana</i>	0,56	12-15	Cebinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Neosaimiri</i>	0,73	12-15	Cebinae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Stirtonia</i>	5,9	12-15	Atelidae	Cooke <i>et al.</i> , 2011
<i>Chilecebus</i>	0,8	20	Cebinae	Sears <i>et al.</i> , 2008
<i>Proteropithecia</i>	1,6	15,7	Pitheciinae	Fleagle, 2013
<i>Cartelles</i>	26,5	0.02	Atelidae	Halenar y Rosenberger, 2013

En el gráfico de la Figura 6.4 puede verse que, en general, los fósiles muestran un patrón de variación en la masa corporal similar al observado para cada una de las categorías ecomorfológicas derivadas del modelo, particularmente los fósiles de mayor antigüedad (incluidos los de La Venta). Notablemente, las excepciones se corresponden en su mayoría con fósiles de edad reciente.

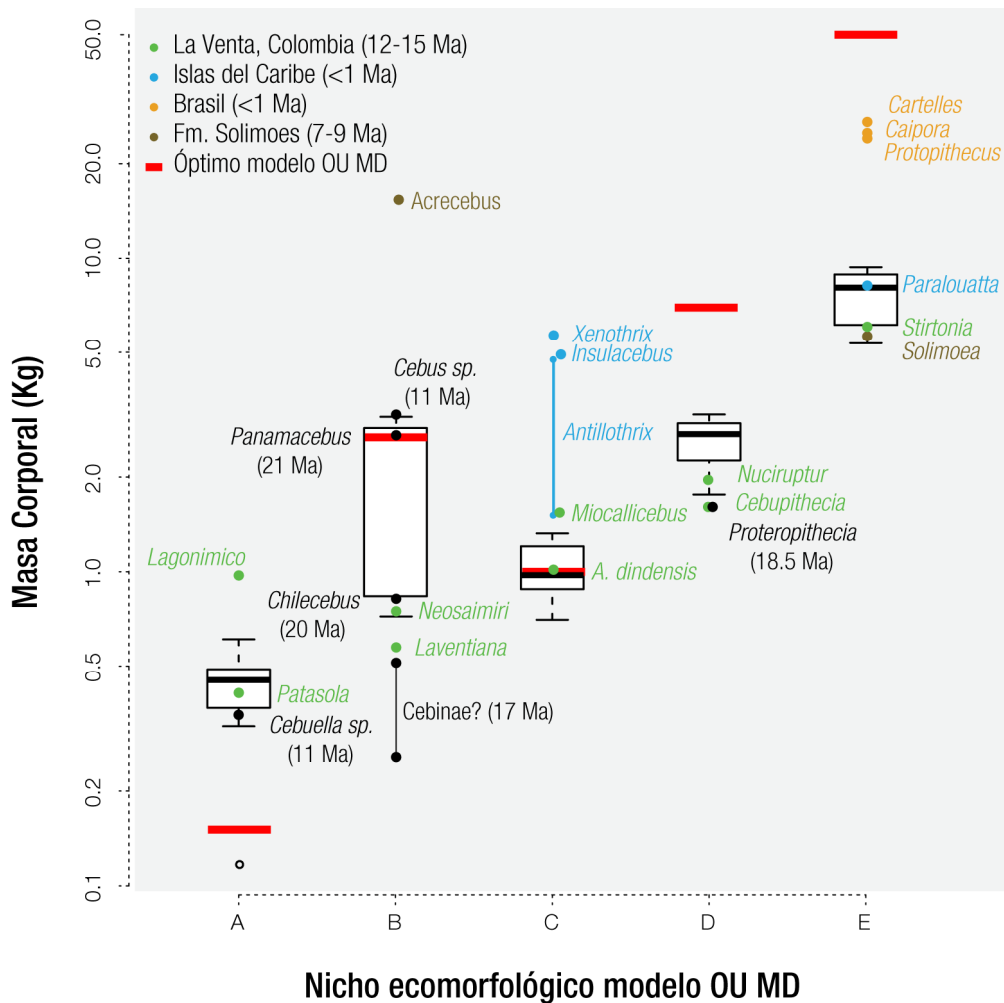


Figura 6.4 – Masa corporal de platirrinós fósiles en relación a la variación observada en la actualidad y a los regímenes derivados del modelo OU biológico con mayor soporte (OU MD).

6.3 Discusión

Los resultados descriptos en este capítulo mostraron que la masa corporal presenta un patrón de diversificación temprana en la historia filogenética del clado seguida de una caída en la acumulación de la variación intraclado en tiempos posteriores. Por un lado, la magnitud de esta caída inicial en la disparidad relativa entre subclados (Figura 6.2) resulta marcadamente alta en comparación con lo observado en otros estudios recientes de radiaciones evolutivas que analizaron rasgos fenotípicos ecológicamente relevantes, entre ellos el tamaño corporal (*e.g.* Harmon *et al.*, 2003; Slater *et al.*, 2010; Derryberry *et al.*, 2011; Weir y Mursleen, 2013), lo que resalta la peculiaridad de la radiación de los platirrinós respecto a otros clados (Delson y Rosenberger, 1984; Fleagle, 2013). Por otro lado, este patrón resulta notablemente consistente con la expectativa derivada del modelo de radiación adaptativa, y podría haber sido impulsado

por cambios en las condiciones ecológicas al inicio de la radiación, particularmente con el surgimiento de la oportunidad ecológica (Harmon *et al.*, 2003).

En este sentido, el análisis de selección de modelos utilizado para explorar procesos evolutivos alternativos que podrían dar cuenta del patrón de diversidad observado, mostró una fuerte evidencia en contra de un modo de evolución puramente estocástico (representado por el modelo MB) de la masa corporal, y en favor de procesos deterministas. Específicamente, un modelo de diversificación fenotípica asociada a la originación de los principales linajes (familias o subfamilias) en un paisaje adaptativo definido por nichos ecológicos multidimensionales (modelo OU MD; Rosenberger, 1992; Rosenberger *et al.*, 2009) mostró el mayor soporte relativo entre los modelos testeados, y marcadamente por encima de otros modelos deterministas representando paisajes adaptativos asociados exclusivamente a variables dietarias (OU DC y OU DQ) o locomotoras (OU Loc). Esto sugiere un escenario evolutivo que difiere fuertemente de trabajos previos donde se propuso que la diversificación del tamaño corporal en los platirrininos se encuentra asociada fundamentalmente a la dieta (Marroig y Cheverud, 2001, 2005). Contrariamente, los resultados aquí presentados muestran que esta dimensión ecológica no es suficiente, por sí sola, para explicar la diversificación de la masa corporal en el clado, apoyando un escenario más complejo (Rosenberger, 1980, 1992).

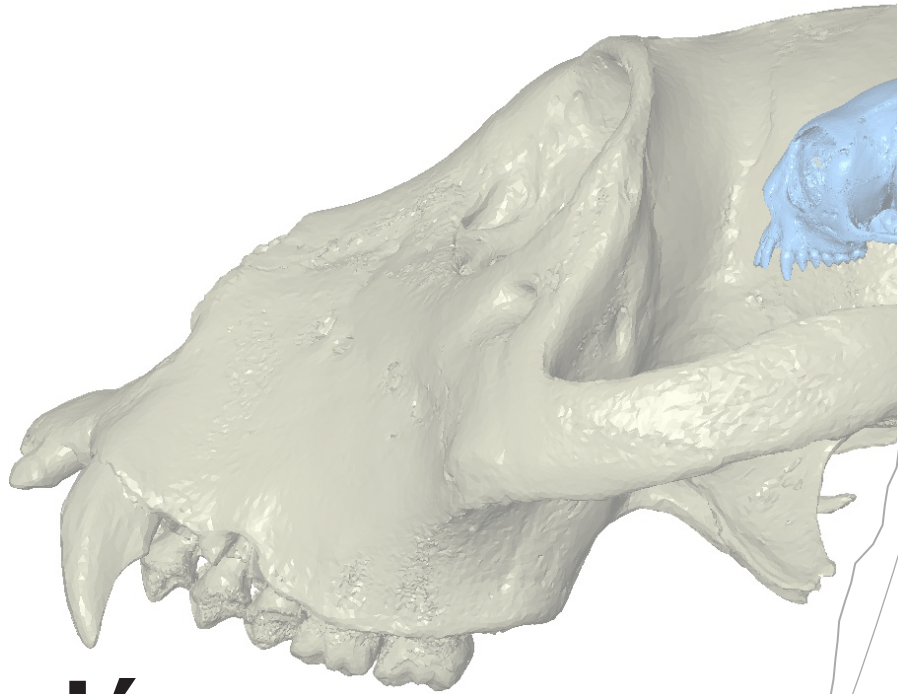
Por otra parte, la variación en tamaño corporal en las especies fósiles muestra un patrón similar al observado en las especies actuales y en relación al modelo mejor soportado (Figura 6.4). Esta concordancia resulta particularmente notoria en el ensamble fósil de La Venta, región netamente amazónica en el pasado (Kay *et al.*, 1997) y que se considera forma un continuo temporal y ecológico con la fauna moderna de platirrininos (Hartwig y Meldrum, 2002; Rosenberger *et al.*, 2009). Similarmente, los fósiles más antiguos de asignación taxonómica consensuada muestran también un patrón concordante con la partición ecomorfológica esperada según el modelo. Esto apoyaría la idea de una ocupación temprana de los nichos ecológicos en la radiación de los platirrininos (Rosenberger, 1980, 1992), donde la partición de la variación en la masa corporal observada en la actualidad resulta ya reconocible en linajes antiguos. No obstante, los resultados muestran una serie de excepciones a este patrón, particularmente los fósiles del Caribe y algunos fósiles de atélidos de Brasil. Respecto a los primeros, puede verse que, exceptuando *Paralouatta*, ocupan un rango de tamaño corporal (entre los 4 y 5 Kg) que excede el esperado de acuerdo a su posición filogenética, y a su vez, que no se encuentra entre los platirrininos actuales (Cooke *et al.*, 2011). Esto podría ser producto de su evolución en un contexto insular, donde podrían haber existido presiones selectivas particulares llevando a un aumento de tamaño (gigantismo de isla; Ford, 1990) o a la liberación de interacciones competitivas con otros primates del continente (*e.g.* atélidos) que podrían haber impedido la ocupación de ese rango de tamaños corporales. Por otro lado, con la excepción de *Acrecebus*, un cebino gigante del Mioceno tardío, los géneros que muestran tamaños que exceden lo esperado tienen

edades relativamente recientes (menos de 1 Ma), lo que sugiere la existencia de procesos particulares que podrían estar asociados a los cambios climáticos del Pleistoceno, siendo posteriores a la radiación temprana de los platirrininos y al establecimiento de los nichos ecológicos ancestrales. Llamativamente, en el caso del nicho ocupado por los atélidos, el valor de masa corporal óptimo estimado por el modelo resulta marcadamente superior al rango de las especies actuales, pero que sin embargo abarca a las especies fósiles “gigantes” (nicho E; Figura 6.4), lo que podría sugerir una tendencia al aumento de la masa corporal en el clado, quizás truncada por la extinción.

Una predicción central del modelo de radiación adaptativa es que los rasgos fenotípicos ecológicamente relevantes se diversifican temprano en el proceso de divergencia filogenética y en conexión con dimensiones ecológicas (Schluter, 2000; Losos y Mahler, 2010). Los resultados presentados en este Capítulo indican que la oportunidad ecológica presente durante la historia profunda de los platirrininos en Sudamérica podría haber sido un factor determinante promoviendo los cambios en la masa corporal entre los principales linajes en la radiación de los platirrininos. Particularmente, los análisis apoyan la hipótesis de que la diversificación del tamaño en los platirrininos estaría caracterizada por una temprana y profunda diferenciación asociada a un paisaje adaptativo definido por la ocupación de nichos multidimensionales (Rosenberger, 1992) y al origen de los principales linajes. Luego de este proceso de rápida y marcada diversificación, estos linajes probablemente mantuvieron clases de tamaño relativamente estables (estasis evolutiva), vinculadas a la ocupación de sus nichos ecológicos. Sin embargo, la existencia de fósiles recientes que se alejan de este patrón sugiere la acción de procesos evolutivos subsecuentes a los procesos iniciales que dieron forma a la radiación del clado. Por otra parte, aunque la disminución en la oportunidad ecológica posterior a la ocupación de estos nichos ancestrales podría determinar el surgimiento de este patrón de estasis, otros factores podrían limitar también la diversificación, entre ellos la existencia de *constraints* genéticos, del desarrollo o funcionales, entre otros (Wiens *et al.*, 2010; Losos, 2011).

[7]

Diversificación fenotípica II: Morfología craneana



7.1.-7.2.-7.3.-7.4.-7.5

7.1 Introducción

La morfología craneana de los primates resulta de particular interés para comprender su historia evolutiva. Por un lado, la mayor parte de los rasgos fenotípicos tradicionalmente utilizados para inferir relaciones filogenéticas entre especies son, conjuntamente con los dentarios, rasgos craneanos, a la vez que el registro fósil de los primates se limita en buena medida a restos de esta región anatómica (Fleagle, 2013). Por otro lado, el cráneo es un sistema complejo involucrado en diversas funciones de manera directa, como la obtención y el procesamiento del alimento; y de manera indirecta, albergando órganos y funciones sensoriales importantes como los ojos, oídos y el olfato, como así también protegiendo el cerebro y otras partes del sistema nervioso central. Además, brinda soporte físico durante el desarrollo y para la inserción de los músculos de la masticación y el movimiento de la cabeza. Estas características hacen del cráneo una estructura sometida a numerosas presiones selectivas asociadas a diversos factores ecológicos actuando a lo largo de la divergencia filogenética de un clado (Fleagle, 2013).

Estudios embriológicos y del desarrollo han señalado que el cráneo estaría formado por dos grandes regiones o módulos: la cara y el neurocráneo. Aunque estas regiones se encuentran conectadas, ejerciendo influencias recíprocas, podrían variar en cierta medida de manera independiente en respuesta a factores específicos (Cheverud, 1982; Ackermann y Cheverud, 2004; Hallgrimson *et al.*, 2004). El neurocráneo, constituido por la bóveda, la base y la región orbital, da principalmente soporte y protección al cerebro, aunque también alberga a los ojos y áreas de inserción muscular. Sin embargo, la morfología neurocraneana se encuentra principalmente asociada al crecimiento cerebral (Lieberman, 2011). El esqueleto facial, por otro lado, da soporte a órganos de función respiratoria y olfativa (región nasal), aunque principalmente sostiene a los dientes (región oral) y áreas de inserción de músculos masticatorios (región zigomática), estando funcionalmente fuertemente asociado a la alimentación (Moss y Young, 1960; Lieberman, 2011).

Trabajos previos han sugerido que la diversificación de la morfología craneana en los platirrinos podría entenderse como una respuesta correlacionada a cambios evolutivos en el tamaño corporal (es decir, efectos alométricos; Marroig y Cheverud, 2001, 2005) o, alternativamente, por una asociación de la diversificación fenotípica con la filogenética, con poca influencia del tamaño y otros factores ecológicos (Perez *et al.*, 2011). A su vez, no existen evidencias claras que vinculen el proceso de diversificación en la forma del cráneo de los platirrinos con los roles funcionales característicos de cada uno de sus módulos. Por ejemplo, la asociación de la dieta con la variación morfológica se limita principalmente a los dientes (*e.g.* Kay, 1975; Anapol y Lee, 1994; Cooke, 2011) y en menor medida a la forma de la articulación temporo-mandibular (Terhune, 2011), mientras que otros estudios no han encontrado asociación de la dieta con la morfología a nivel de la forma general del cráneo o del aparato masticatorio (*e.g.* Perez *et al.*, 2011; Norconk *et al.*, 2009). Sin embargo, en general los estudios previos no han explorado la

diversificación de la morfología craneana en los platirrininos utilizando métodos rigurosos de descripción de la forma en un marco filogenético comparativo que permita considerar, simultáneamente, los múltiples factores probablemente involucrados en el proceso de evolución de esta estructura anatómica a escala macroevolutiva.

En este capítulo se estudiará la variación en la forma del cráneo de los platirrininos y su patrón de diversificación, con el objetivo de comprender mejor los procesos evolutivos responsables del origen de la variación observada. Por un lado, debido a su importancia funcional, se espera que la forma craneana muestre un patrón de variación que se aleje de la expectativa neutral (definida por un modelo de MB). A su vez, dada la relevancia evolutiva de la diversificación del tamaño corporal en los platirrininos, y tal como sugieren trabajos previos, se espera que esta variable sea la más importante para predecir la variación en la forma craneana. Alternativamente, se espera que la forma craneana muestre un patrón de evolución distintivo, asociado a un paisaje adaptativo propio de la estructura. Por otro lado, si la variación en distintas regiones craneanas está determinada, debido a sus características funcionales, por la influencia de factores ecológicos y evolutivos particulares, se espera que regiones separadas (*e.g.* el neurocráneo y la cara) muestren patrones de evolución diferenciados.

Para poner esto a prueba, se analizó la relación de la variación en la forma craneana total y de subregiones con la estructura filogenética y con el tamaño; y se ajustaron una serie de modelos evolutivos explícitos tanto neutrales (MB) como deterministas (OU), asociados estos últimos a diversas dimensiones ecológicas que podrían estructurar el paisaje adaptativo de la diversificación de la forma craneana en los platirrininos. Particularmente, como en el capítulo anterior, se utilizaron modelos basados en variables dietarias (composición y calidad), locomotoras, o en una hipótesis ecomorfológica (Rosenberger, 1992). Se incluyó también un modelo OU con un pico representando la acción de *constraints* a la diversificación morfológica, y un modelo EB representando una disminución en la tasa de evolución a través del tiempo asociada a la disminución en la oportunidad ecológica.

7.2 - Evolución de la forma craneana

Para estudiar el patrón de variación morfológica en el cráneo de los platirrininos se registraron en 185 ejemplares pertenecientes a 48 especies (Tabla 7.2.1) un total de 260 puntos (Figura 7.2.1 y Tabla 7.2.2) correspondientes a 64 *landmarks* y 196 *semilandmarks* (90 en curvas y 106 en superficies) que describen las distintas regiones craneanas (cara y neurocráneo). A partir de la superposición Procrustes de estas coordenadas se calculó la forma media para cada especie, agrupando ambos sexos. Si bien existe cierto grado de dimorfismo sexual en el cráneo de algunas especies de platirrininos (Fleagle, 2013), la proporción de individuos de cada sexo está en general balanceada y no se espera que estas diferencias afecten los patrones macroevolutivos en el clado.

Tabla 7.2.1 – Especies y número de ejemplares estudiados. H: Hembras; M: Machos; I: Sexo indeterminado.

Especie	Número de ejemplares			Total
	H	M	I	
<i>Alouatta belzebul</i>	1	3	-	4
<i>Alouatta caraya</i>	2	2	-	4
<i>Alouatta guariba</i>	1	2	-	3
<i>Alouatta macconnelli</i>	1	2	-	3
<i>Alouatta palliata</i>	-	4	-	4
<i>Alouatta pigra</i>	1	1	-	2
<i>Alouatta seniculus</i>	1	2	-	3
<i>Aotus azarae</i>	1	2	1	4
<i>Aotus nigriceps</i>	3	1	1	7
<i>Ateles chamek</i>	-	2	-	2
<i>Ateles geoffroyi</i>	2	2	-	4
<i>Ateles marginatus</i>	-	3	1	4
<i>Ateles paniscus</i>	2	1	1	4
<i>Brachyteles arachnoides</i>	-	3	3	6
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	-	-	2	2
<i>Cacajao calvus</i>	2	1	-	3
<i>Cacajao melanocephalus</i>	1	2	1	4
<i>Callicebus brunneus</i>	2	1	-	3
<i>Callicebus donacophilus</i>	1	3	-	4
<i>Callicebus moloch</i>	2	2	1	5
<i>Callicebus personatus</i>	3	2	-	5
<i>Callimico goeldii</i>	-	-	1	1
<i>Callithrix aurita</i>	2	-	-	2
<i>Callithrix jacchus</i>	3	2	-	5
<i>Callithrix kuhlii</i>	1	3	-	4
<i>Callithrix penicillata</i>	1	3	1	5
<i>Cebuella pygmaea</i>	-	-	1	1
<i>Cebus apella</i>	2	1	-	3

Tabla 7.2.1 – Continuación.

Especie	Número de ejemplares			Total
	H	M	I	
<i>Cebus albifrons</i>	2	2	-	4
<i>Cebus capucinus</i>	2	2	-	4
<i>Cebus robustus</i>	2	2	-	4
<i>Chiropotes chiropotes</i>	1	2	-	3
<i>Chiropotes satanas</i>	1	1	1	3
<i>Lagothrix lagothricha</i>	3	2	-	5
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	1	1	3	5
<i>Leontopithecus rosalia</i>	2	2	1	5
<i>Mico argentatus</i>	1	3	-	4
<i>Mico chrysoleucus</i>	2	2	-	4
<i>Mico humeralifer</i>	-	1	-	1
<i>Pithecia irrorata</i>	2	1	2	5
<i>Pithecia monachus</i>	-	1	3	4
<i>Pithecia pithecia</i>	1	3	-	4
<i>Saguinus bicolor</i>	-	-	3	3
<i>Saguinus fuscicollis</i>	2	3	-	5
<i>Saguinus midas</i>	3	2	-	5
<i>Saguinus mystax</i>	2	3	-	5
<i>Saimiri boliviensis</i>	1	1	1	3
<i>Saimiri sciureus</i>	3	5	-	8
TOTAL	71	86	28	185



Figura 7.2.1 – Landmarks y semilandmarks empleados en este estudio. Esferas rojas: landmarks; esferas verdes: semilandmarks en curvas y contornos; esferas celestes: semilandmarks de superficie. Ver Tabla 7.2.2 para una definición de cada punto o curva indicados en la figura. Los semilandmarks de superficie fueron colocados de manera automática (ver Material y Métodos).

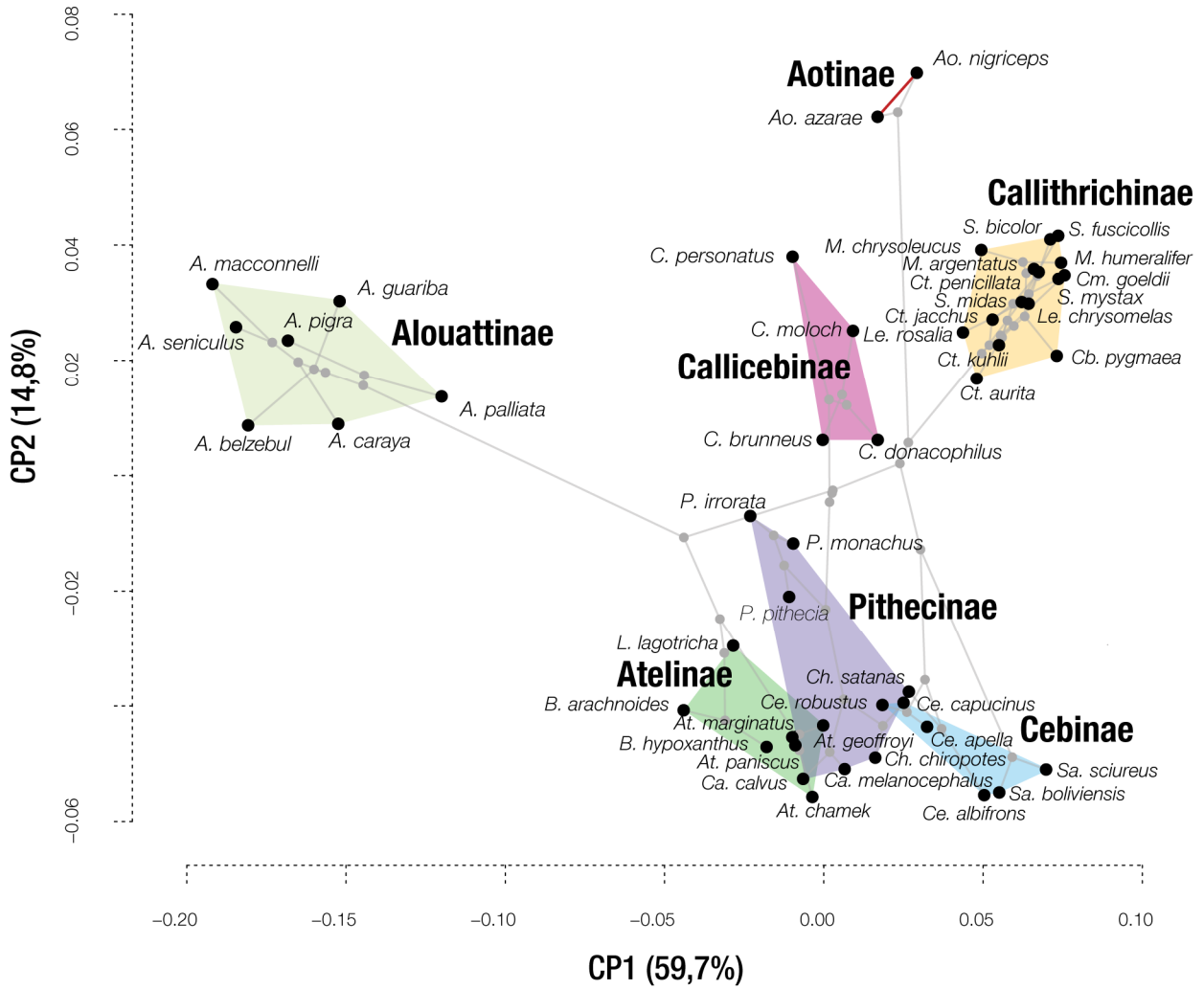
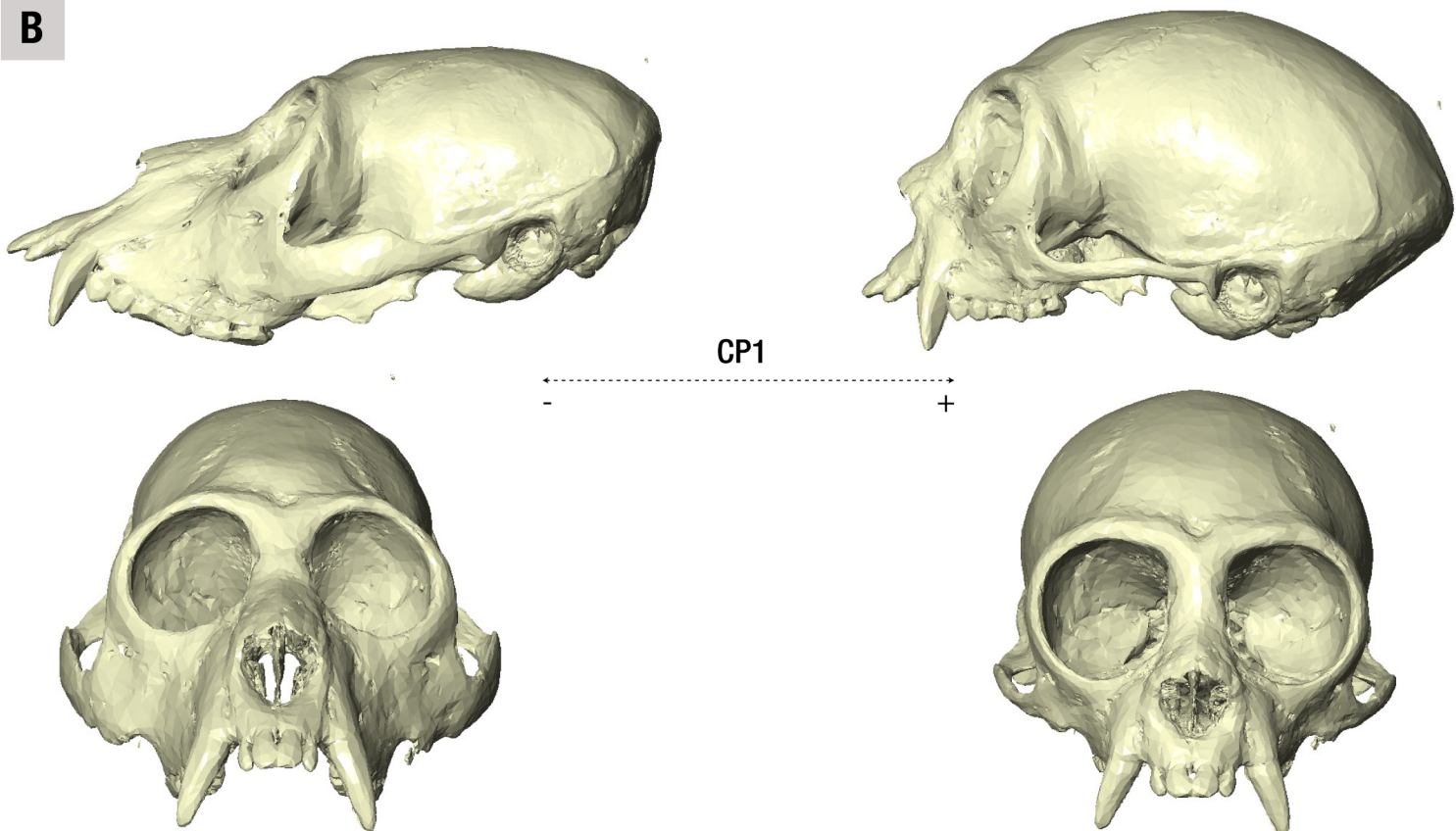
Tabla 7.2.2 – Landmarks y semilandmarks craneanos registrados y su definición empleada en esta Tesis.

	Denominación y/o Definición	Posición
<i>Landmarks</i>		
1	Glabella. Punto más anterior del hueso frontal, por encima de la sutura frontonasal, y entre los arcos superciliares.	Línea media
2	Nasion. Punto sobre la sutura frontonasal	Línea media
3	Punto más inferior de la apertura nasal	Línea media
4	Prostion. Punto más inferior sobre el borde alveolar labial, entre los incisivos centrales.	Línea media
5	Punto más lateral de la apertura nasal.	Bilateral
6	Dacrión. Punto de intersección de la sutura maxilolagrimal y el hueso frontal.	Bilateral
7	Punto más lateral del foramen óptico.	Bilateral
8	Sutura frontocigomática, sobre el margen de la órbita.	Bilateral
9	Sutura cigomaxilar, en su intersección con el margen orbital.	Bilateral
10	Sutura premaxilar, siguiendo el margen alveolar labial.	Bilateral
11	Sutura frontocigomática, punto más lateral en el borde superior del cigomático.	Bilateral
12	Yugal. Punto en el vértice del ángulo formado por la unión de los bordes posterior y superior del hueso cigomático.	Bilateral
13	Sutura cigomaxilar, en el punto más inferior.	Bilateral
14	Postcanino. Punto sobre el borde alveolar labial, entre el canino y el primer premolar.	Bilateral
15	Punto sobre el borde alveolar labial, entre el último premolar y el primer molar.	Bilateral
16	Punto más posterior sobre el borde alveolar labial. Al final de la hilera de dientes.	Bilateral
17	Punto más superior de la sutura cigotemporal.	Bilateral
18	Punto más posterior del arco cigomático, sobre el temporal.	Bilateral
19	Punto más inferior de la sutura cigotemporal.	Bilateral
20	Abertura timpánica, punto más superior.	Bilateral
21	Abertura timpánica, punto más anterior.	Bilateral
22	Abertura timpánica, punto más posterior.	Bilateral
23	Abertura timpánica, punto más inferior.	Bilateral
24	Asterion. Punto donde se encuentran los huesos parietal, temporal y occipital.	Bilateral
25	Bregma. Punto de encuentro entre las suturas coronal y sagital.	Línea media
26	Lambda. Punto de encuentro entre las suturas lamboidal y sagital.	Línea media
27	Punto más inferior sobre el borde alveolar lingual, entre los incisivos centrales.	Línea media
28	Sutura premaxilar, siguiendo el margen alveolar lingual.	Bilateral
29	Punto sobre el borde alveolar lingual, entre el canino y el primer premolar.	Bilateral

Tabla 7.2.2 – Continuación.

	Denominación y/o Definición	Posición
<i>Landmarks</i>		
30	Punto sobre el borde alveolar lingual, entre el último premolar y el primer molar.	Bilateral
31	Punto más posterior sobre el borde alveolar lingual. Al final de la hilera de dientes.	Bilateral
32	Punto en el margen posterior del palatino, sobre la línea media, donde comienza la espina nasal posterior.	Línea media
33	Punto en el ápice de la parte petrosa del temporal en la base craneana, donde se contacta con la región basilar del occipital.	Bilateral
34	Foramen yugular. Punto más medial.	Bilateral
35	Basion. Punto más anterior del borde del foramen magnum.	Línea media
36	Punto adyacente al extremo posterior del cóndilo occipital, sobre el borde del foramen magnum.	Bilateral
37	Opistion. Punto más posterior del borde del foramen magnum.	Línea media
Curvas		
A	<i>Semilandmarks</i> (15) sobre el margen orbital.	Bilateral
B	<i>Semilandmarks</i> (5) a lo largo del borde posterior del hueso cigomático, desde el punto Yugal hasta la sutura con el hueso frontal.	Bilateral
C	<i>Semilandmarks</i> (5) en el borde superior del arco cigomático.	Bilateral
D	<i>Semilandmarks</i> (5) en el borde inferior del arco cigomático.	Bilateral
E	<i>Semilandmarks</i> (5) en la línea media del paladar.	Línea media
F	<i>Semilandmarks</i> (5) en el hueso occipital, entre el Opistion y el Lambda.	Línea media

En la Figura 7.2.2a se muestran las principales tendencias en la variación de la forma craneana, representadas por los dos primeros ejes (CPs) derivados del Análisis de Componentes Principales (ACP) de la coordenadas Procrustes, que en conjunto explican el 74,5 % de la variación, junto a una proyección de la filogenia en el morfoespacio. Se observa un patrón de variación marcadamente asociado a la estructura filogenética, particularmente al nivel de las subfamilias, las cuales ocupan regiones del morfoespacio relativamente separadas (aunque existe cierto solapamiento entre algunos atelinos, pitecinos y cebinos) y con relativamente baja diversidad intraclado. La variación en forma asociada con el CP1 (que explica el 59,7 % de la variación) se corresponde principalmente con cambios en el tamaño relativo del esqueleto facial, particularmente de la región maxilar y la arcada dentaria, respecto al neurocráneo (Figura 7.2.2b). Extremos en este eje se ubican *Alouatta*, con un maxilar fuertemente prognático y de gran tamaño, con un neurocráneo poco abovedado y un plano nugal recto, por un lado, y los calitriquinos en general junto a *Saimiri*, por el otro, con rostros pequeños en términos relativos y neurocráneos de forma más globular. Además, hacia *scores* negativos se observa un aumento de la robustez y el tamaño relativo de los arcos zigomáticos, particularmente en sentido dorso-ventral, junto con cambios en la orientación de las órbitas, las cuales se disponen con un ángulo más elevado respecto al plano transversal (Figura 7.2.2b). El CP2 (14,8 % de la variación) se relaciona principalmente, hacia *scores* positivos, con un aumento en el tamaño relativo de las órbitas asociado a un ensanchamiento de la región interorbitaria y a un hueso frontal menos elevado que a su vez redundaba en una menor globularidad del neurocráneo, siendo *Aotus* por un lado, y *Ateles*, *Cacajao* y *Cebus* y *Saimiri*, por otro, opuestos en estas tendencias (Figura 7.2.2b).

A**B**

B cont.

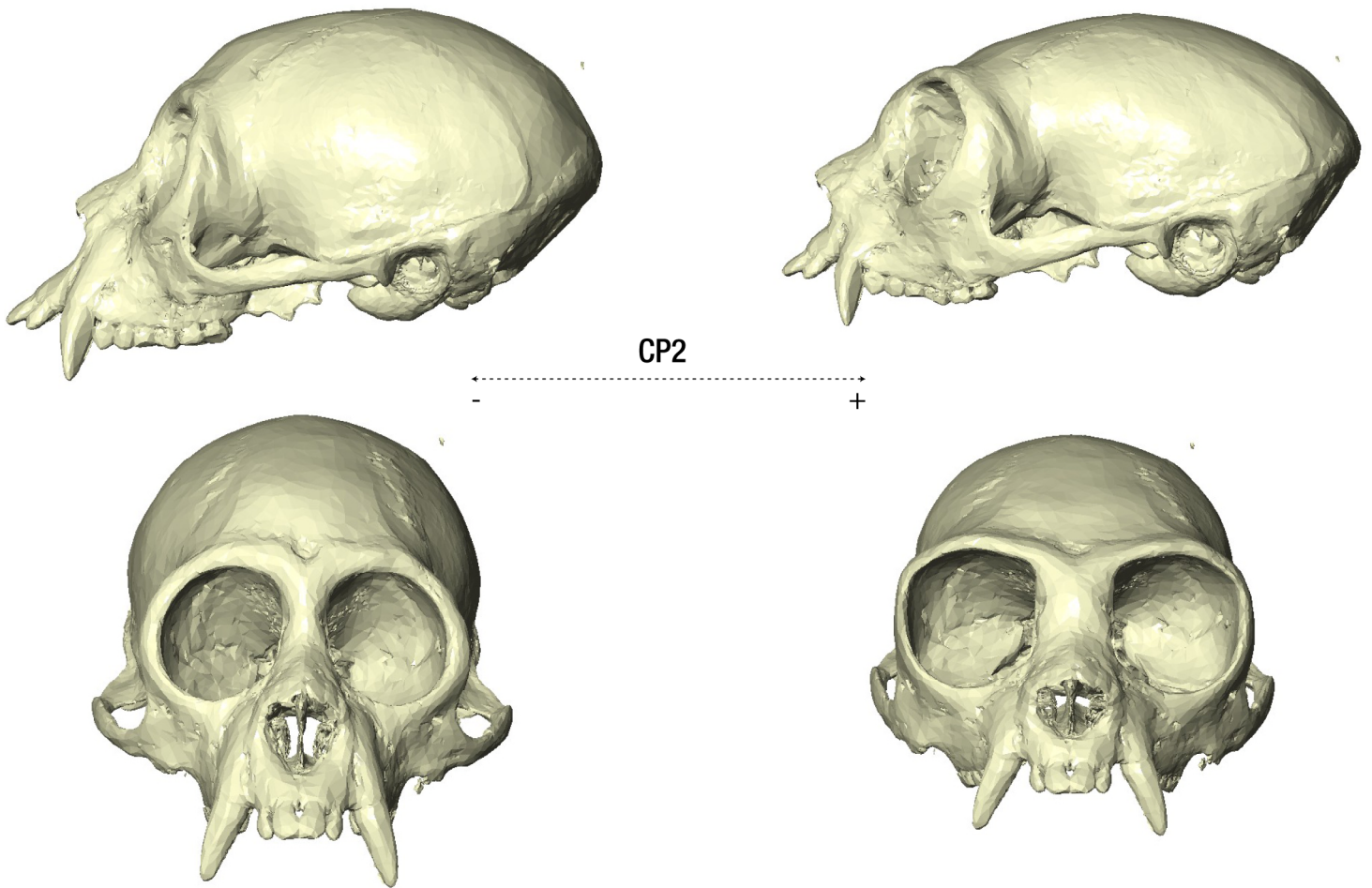


Figura 7.2.2 – a) Ordenamiento de las especies de platirrininos estudiadas en el morfoespacio definido por los dos primeros Componentes Principales (CPs) de la variación en la forma craneana total, que explican en conjunto el 74,5 % de la varianza. Proyectada sobre el mismo se muestra la filogenia del grupo, y se indican además los principales clados. **b)** Cambios en la forma craneana asociados con los principales ejes de variación. Los modelos se obtuvieron deformando una superficie 3D de la forma media de la muestra hacia los extremos de los CPs.

El análisis de señal filogenética mostró, además de la existencia de una fuerte estructura filogenética en la forma craneana ($K_{mult} = 1,05$; $p = 0,001$), que tanto para el CP1 ($K = 2,96$; $p = 0,001$) como para el CP2 ($K = 1,98$; $p = 0,001$), las especies cercanas tienden a parecerse más que lo esperado por la filogenia. Este resultado se complementa con lo observado en los gráficos de disparidad a través del tiempo (DTT; Figura 7.2.3), donde ambos CPs muestran una disminución temprana en la disparidad hasta alrededor de los 15-20 Ma, para luego estabilizarse en niveles cercanos a cero, evidenciando muy baja diversidad intraclado posteriormente a los 15 Ma.

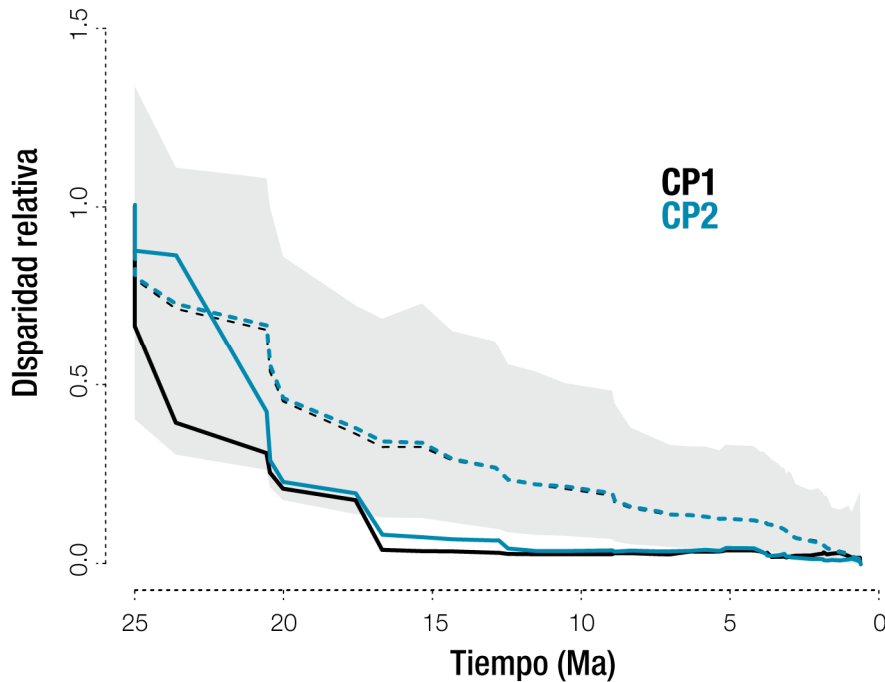


Figura 7.2.3 – Disparidad relativa a través del tiempo observada para los CPs 1 y 2 de la variación en la forma craneana total (líneas sólidas). Las líneas punteadas muestran la mediana de la disparidad relativa esperada para cada rasgo (CPs 1 y 2) bajo la hipótesis nula de evolución aleatoria (MB) de la forma craneana, obtenida mediante 1000 simulaciones de la evolución a lo largo de la filogenia. El área sombreada muestra el rango para el 95% de estas simulaciones.

Por otra parte, los resultados del análisis mediante regresiones filogenéticas (PGLS) indicaron que si bien existe una asociación significativa entre el tamaño y la forma craneana, la varianza explicada es baja (CPs 1 a 6, 17%), por lo que los cambios en forma a nivel del cráneo completo no pueden atribuirse meramente a efectos alométricos (Tabla 7.2.3). Sin embargo, el tamaño explica una proporción de la varianza mayor en el CP1 y en los CP1 y CP2 en conjunto (25% y 41% respectivamente), indicando la existencia de efectos alométricos, si bien moderados, en estos aspectos de la variación en la forma craneana (Tabla 7.2.3).

Tabla 7.2.3 – Análisis de regresión filogenética (PGLS) de la forma craneana sobre el log (TC). Los CPs 1 a 6 explican el 90% de la variación.

Variables	λ	R ²	p
CP1	0,99	0,25	< 0,01
CP2	1,00	0,06	0,10
CP1+CP2	0,95	0,41	< 0,01
CP1-6	0,92	0,17	< 0,01

Finalmente, el modelado de la evolución de la forma craneana indicó que el modelo EB es el que presenta un mayor soporte estadístico entre los modelos explorados, con un ajuste muy superior tanto a los modelos OU (incluso al modelo detectado por SURFACE) como a un modelo neutral (MB; Tabla 7.2.4).

Tabla 7.2.4 - Soporte absoluto (AICc) y relativo (wAICc), y número de parámetros (k) para los modelos explorados de evolución de la forma craneana en platirrinos (CPs 1 y 2), en orden de mayor a menor ajuste.

Modelo	AICc	wAICc	k
EB	-471,63	0,99	6
MB	-462,51	0,01	5
OU DQ	-455,08	0,00	16
OU MD	-454,71	0,00	16
OU 1 pico	-449,72	0,00	8
OU SURFACE	-449,72	0,00	8
OU DC	-445,52	0,00	16
OU Loc	-442,01	0,00	16

7.3 - Evolución de la forma facial

Para estudiar la morfología del esqueleto facial, se seleccionaron, a partir del conjunto de datos morfométricos descrito en el apartado anterior, un total de 37 *landmarks* y 81 *semilandmarks* (45 en curvas y 36 en superficies) abarcando las regiones oral, nasal y zigomática (Figura 7.3.1).

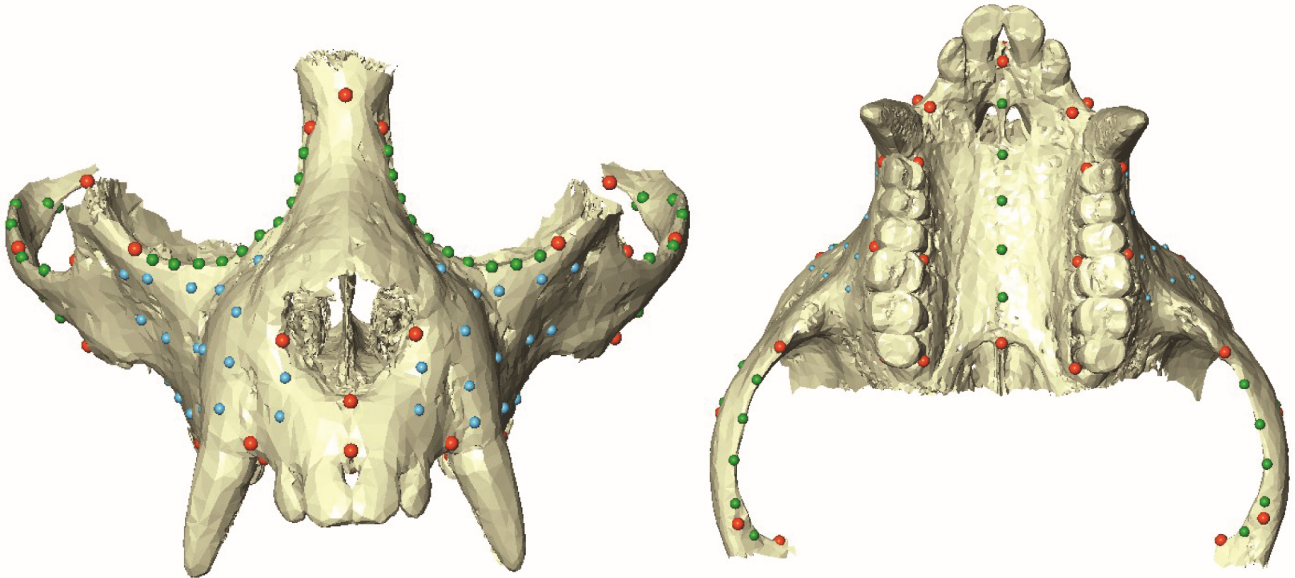
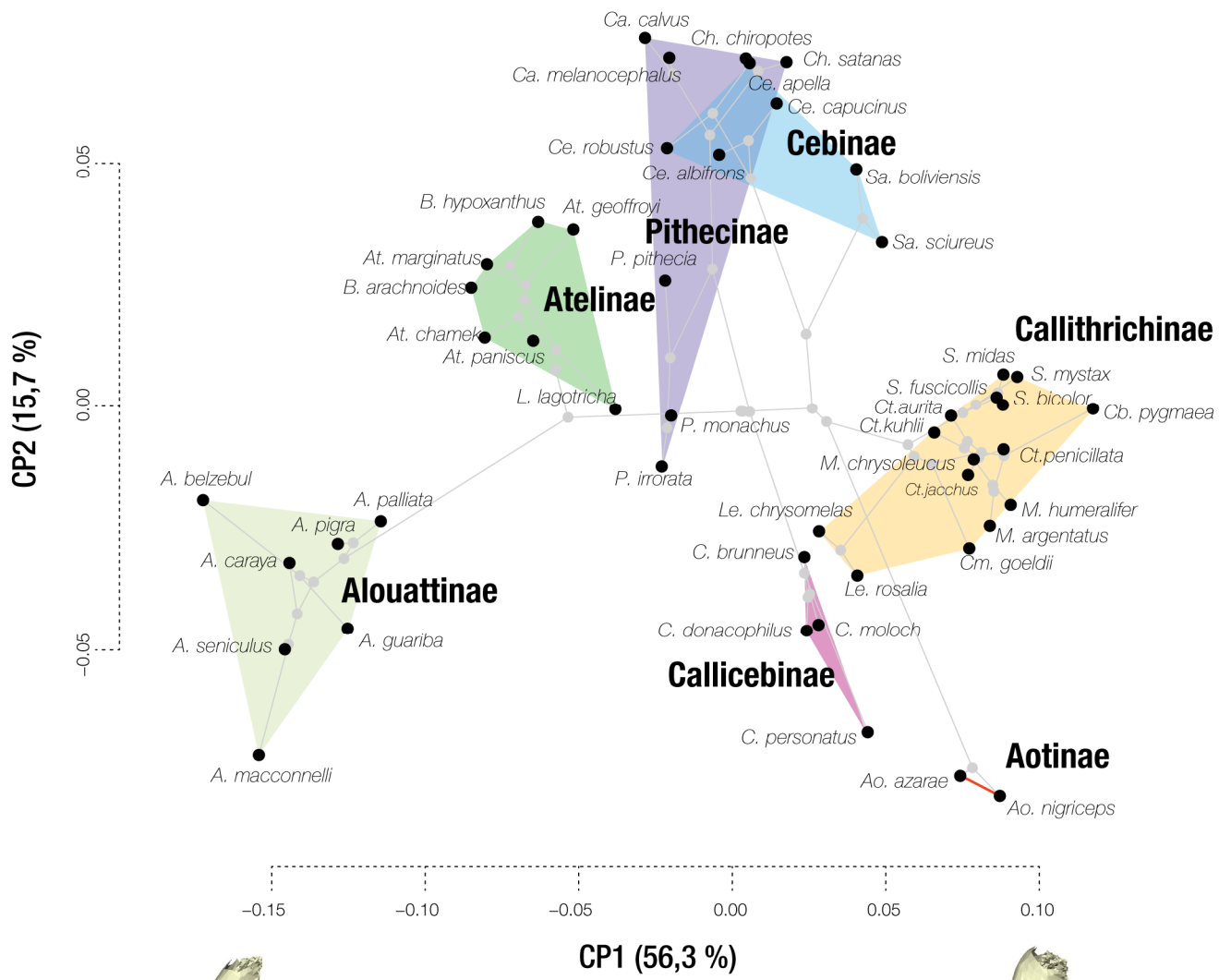
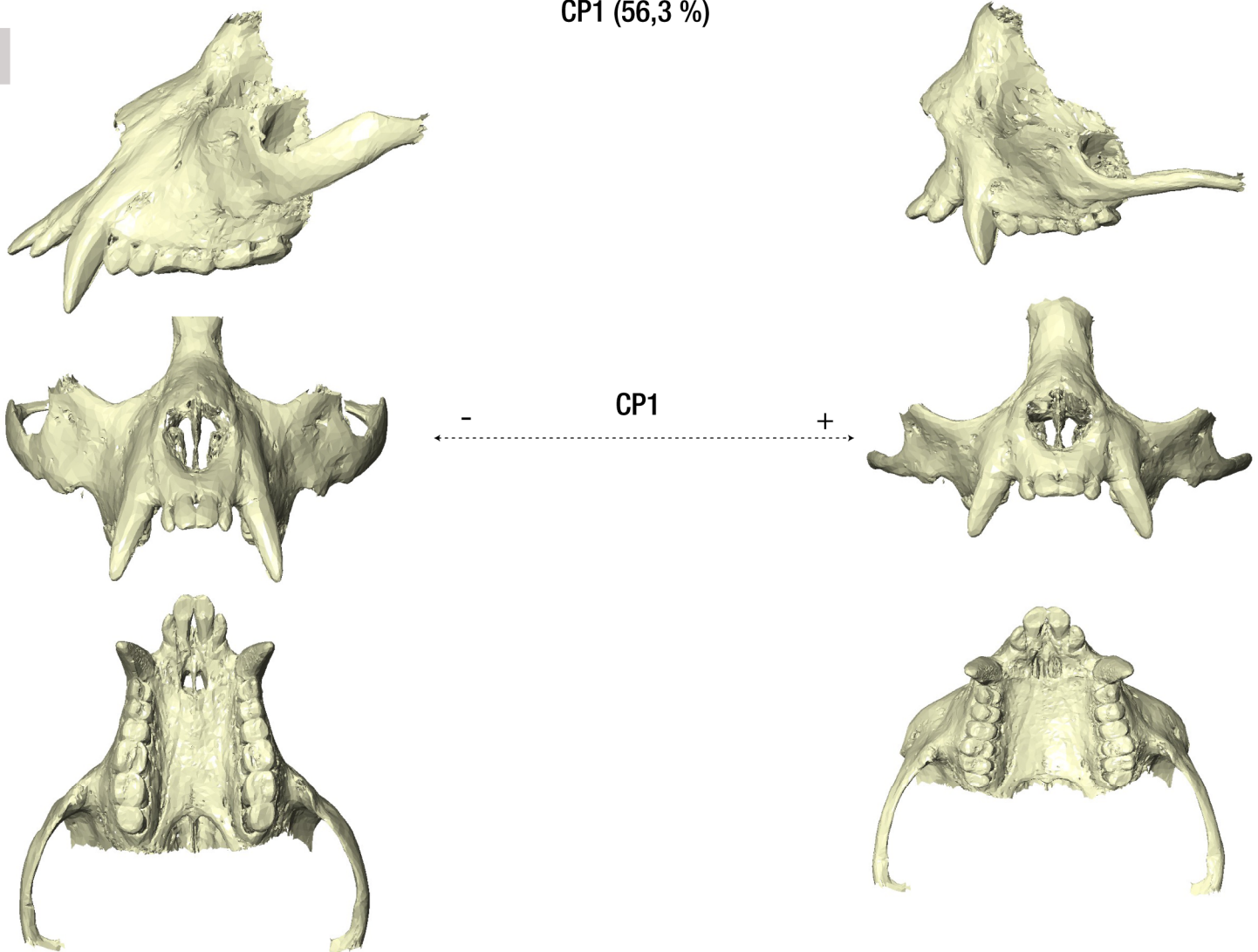


Figura 7.3.1 – Subconjunto de landmarks y semilandmarks describiendo la forma del esqueleto facial, obtenidos a partir de los datos descritos en el apartado 7.2. Esferas rojas: landmarks; esferas verdes: semilandmarks en curvas y contornos; esferas celestes: semilandmarks de superficie.

Los dos primeros ejes del ACP de la coordenadas Procrustes derivadas de estos *landmarks* y *semilandmarks* (72 % de la variación; Figura 7.3.2a) muestran un patrón de variación similar al cráneo entero, con una fuerte estructuración filogenética al nivel de subfamilias y una diversidad intraclado relativamente limitada. Sin embargo, a diferencia de lo observado para el cráneo en su conjunto, los atelinos presentan una morfología distintiva respecto a cebinos y pitecinos, mientras que *Leontopithecus* exhibe cierto grado de similitud con algunas especies de *Callicebus*. El CP1 (que explica el 56,3% de la variación, con *Alouatta* y *Cebuella* en los extremos) se asocia principalmente hacia *scores* negativos, con una región zigomática más robusta, una mayor proyección maxilar y un rostro más alargado. Además, se relaciona con una arcada dentaria que se posiciona menos ventralmente respecto a las órbitas, y que presenta una mayor longitud relativa, junto con una mayor longitud mesio-distal de la región de los dientes post-caninos, particularmente de los molares (Figura 7.3.2b). El CP2 (15,7 % de la variación) representa cambios principalmente a nivel de la arcada dentaria, que adquiere una forma más en “V” y arqueada dorso-ventralmente hacia *scores* negativos (*Aotus* y algunas especies de *Callicebus* y *Alouatta*), junto con arcos zigomáticos menos expandidos lateralmente, una abertura nasal más estrecha y huesos zigomáticos de mayor tamaño relativo (Figura 7.3.2b). A su vez, hacia *scores* positivos, se observa un mayor desarrollo relativo de la región anterior de la maxila.

A**B**

B cont.

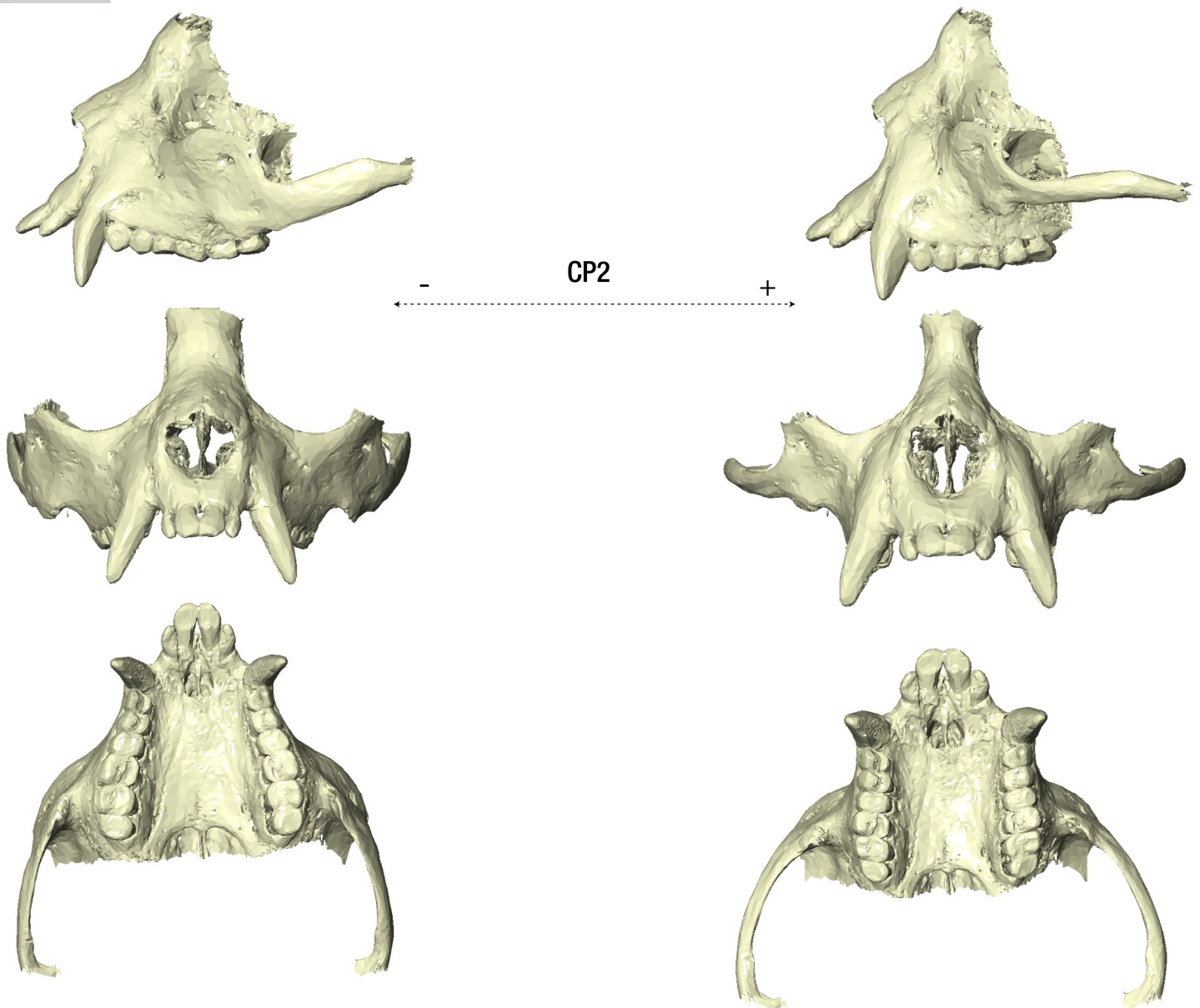


Figura 7.3.2 - a) Ordenamiento de las especies de platirrinos estudiadas en el morfoespacio definido por los dos primeros Componentes Principales (CPs) de la variación en la forma del esqueleto facial, que explican en conjunto el 72,0 % de la varianza. Proyectada sobre el mismo se muestra la filogenia del grupo, y se indican además los principales clados. **b)** Cambios en la forma facial asociados con los principales ejes de variación. Los modelos se obtuvieron deformando una superficie 3D de la forma media de la muestra hacia los extremos de los CPs.

El análisis de señal filogenética mostró, al igual que para el cráneo completo, una fuerte asociación de la forma facial con la filogenia ($K_{mult} = 0,93$; $p = 0,001$). Sin embargo, se encontraron resultados disímiles para los dos primeros CPs, donde el CP1 ($K = 3,48$; $p = 0,001$) muestra un fuerte patrón donde las especies cercanas se parecen más que lo esperado por la filogenia, mientras que el CP2 ($K = 1,39$; $p = 0,001$) se encuentra más cercano a la expectativa Browniana. Los gráficos de DTT reflejan también este resultado

(Figura 7.3.3). Para el CP1 se observa una fuerte caída temprana en la disparidad relativa (durante los primeros 5 Ma de la radiación) que puede asociarse a la divergencia a nivel de familias (Figura 7.3.2a). Por otro lado, para la variación en forma representada por el CP2 se observa un patrón opuesto, dónde la diversidad intraclado es mayor que la esperada al principio de la radiación, seguida por una acumulación abrupta de disparidad entre clados asociada al inicio de la diversificación a nivel subfamilias (15-20 Ma; Figura 7.3.2a) y acompañando luego, de manera aproximada, la expectativa Browniana (Figura 7.3.3).

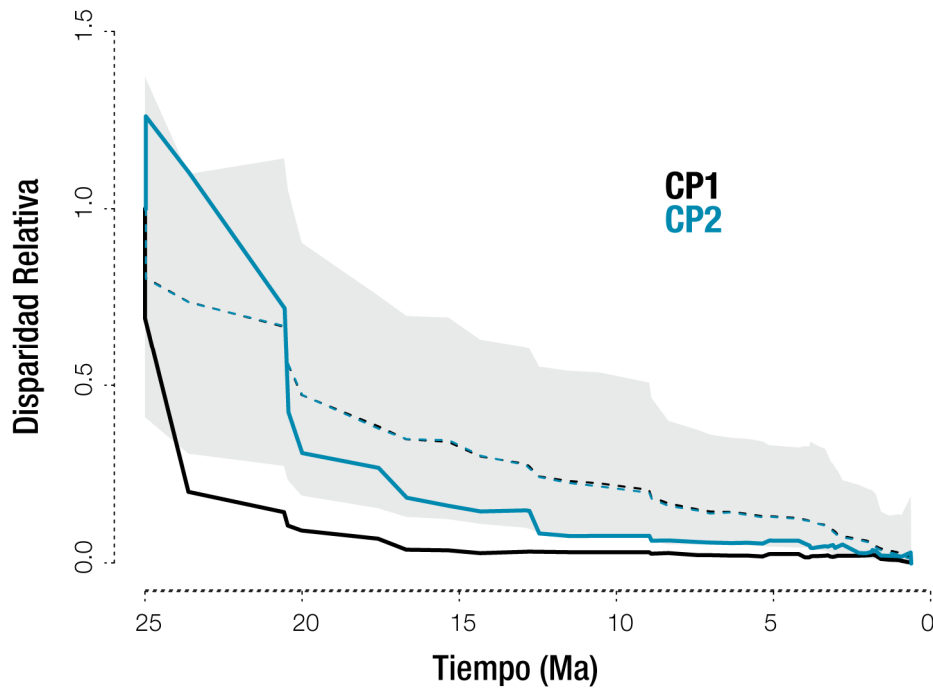


Figura 7.3.3 - Disparidad relativa a través del tiempo observada para los CPs 1 y 2 de la variación en la forma facial (líneas sólidas). Las líneas punteadas muestran la mediana de la disparidad relativa esperada para cada rasgo (CPs 1 y 2) bajo la hipótesis nula de evolución aleatoria (MB) de la forma facial, obtenida mediante 1000 simulaciones de la evolución a lo largo de la filogenia. El área sombreada muestra el rango para el 95% de estas simulaciones.

Por otra parte, los análisis de la influencia de los cambios evolutivos en el tamaño sobre la morfología facial revelaron una asociación fuerte (54% de la varianza explicada) con el principal eje de variación (CP1), aunque tanto para el CP2 como para los CPs 1 a 7 la varianza explicada resulta nula o relativamente baja (26%), respectivamente, indicando que, si bien resultan importantes, por sí solos los cambios alométricos no pueden dar cuenta de gran parte de la diversidad facial observada (Tabla 7.3.1).

Tabla 7.3.1 – Análisis de regresión filogenética (PGLS) de la forma facial sobre el log (TC). Los CPs 1 a 7 explican el 90% de la variación.

Variabes	λ	R ²	p
CP1	1,00	0,54	< 0,01
CP2	1,00	0,00	0,74
CP1+CP2	1,00	0,29	< 0,01
CP1-7	0,93	0,26	< 0,01

Por último, el modelado de la evolución de la forma del esqueleto facial indicó que, entre los modelos explorados, el modelo EB es el que presenta mayor soporte (Tabla 7.3.2), muy por encima de los otros modelos analizados. Por otro lado, el modelo OU encontrado por SURFACE presentó un ajuste superior a estos modelos, aunque resultó notablemente más complejo (22 parámetros). En este modelo cada subfamilia habría evolucionado bajo un régimen adaptativo particular, con algunas excepciones: *Leontopithecus* compartiría un óptimo convergente con *Callicebus*, mientras que *Chiropotes* y *Cacajao* junto a *Cebus* ocuparían un óptimo ancestral, del cual *Pithecia* y *Saimiri* habrían divergido bajo regímenes propios (Figura 7.3.4).

Tabla 7.3.2 - Soporte absoluto (AICc) y relativo (wAICc), y número de parámetros (k) para los modelos explorados de evolución de la forma facial en platirrinos (CPs 1 y 2), en orden de mayor a menor ajuste.

Modelo	AICc	wAICc	k
EB	-446,404	0,98	6
MB	-438,851	0,02	5
OU 1 pico	-430,557	0,00	8
OU MD	-429,175	0,00	16
OU DQ	-426,269	0,00	16
OU Loc	-425,8	0,00	16
OU DC	-419,876	0,00	16
OU SURFACE	-465,983	-	22

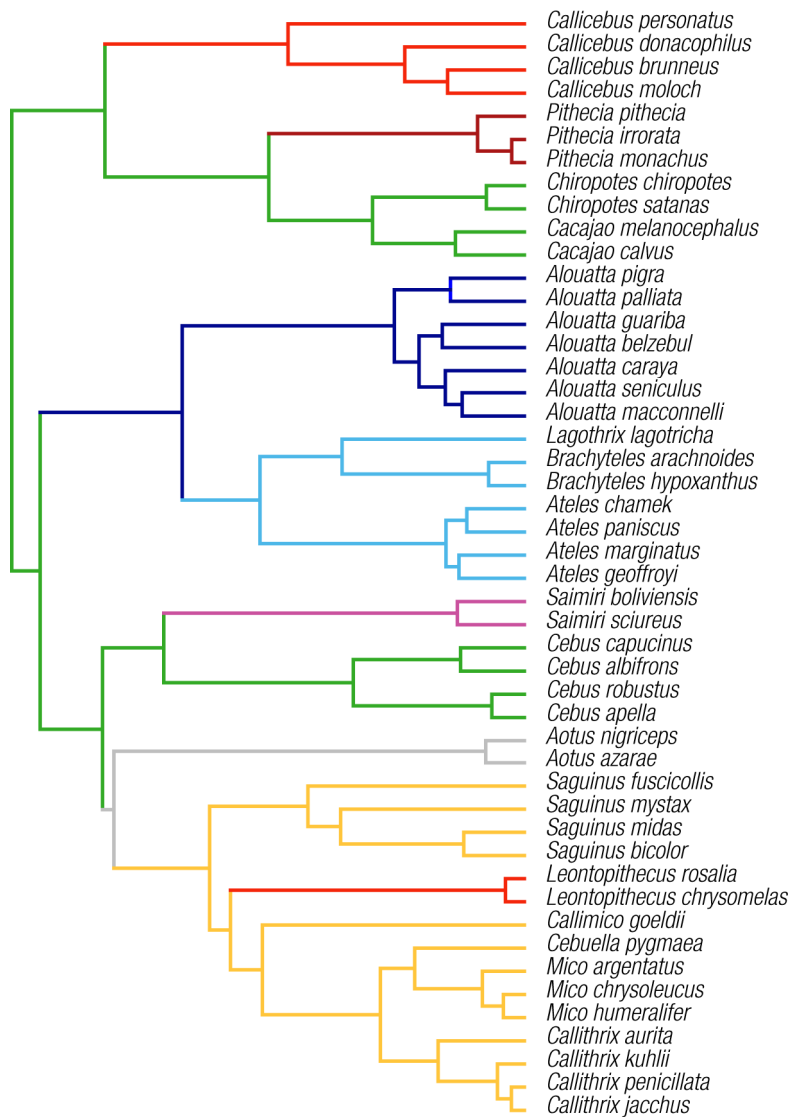


Figura 7.3.4 – Modelo OU para la evolución de la forma facial con mayor soporte estadístico, encontrado por el método SURFACE. Los colores mapeados sobre el árbol filogenético de las especies estudiadas indican los distintos regímenes adaptativos del modelo.

7.4 - Evolución de la forma del neurocráneo

Finalmente, se estudió la morfología del neurocráneo (bóveda y base) a partir de un subconjunto de 24 *landmarks* y 73 *semilandmarks* (5 en curvas y 68 en superficies) derivado del conjunto de datos del apartado 7.2 (Figura 7.4.1).

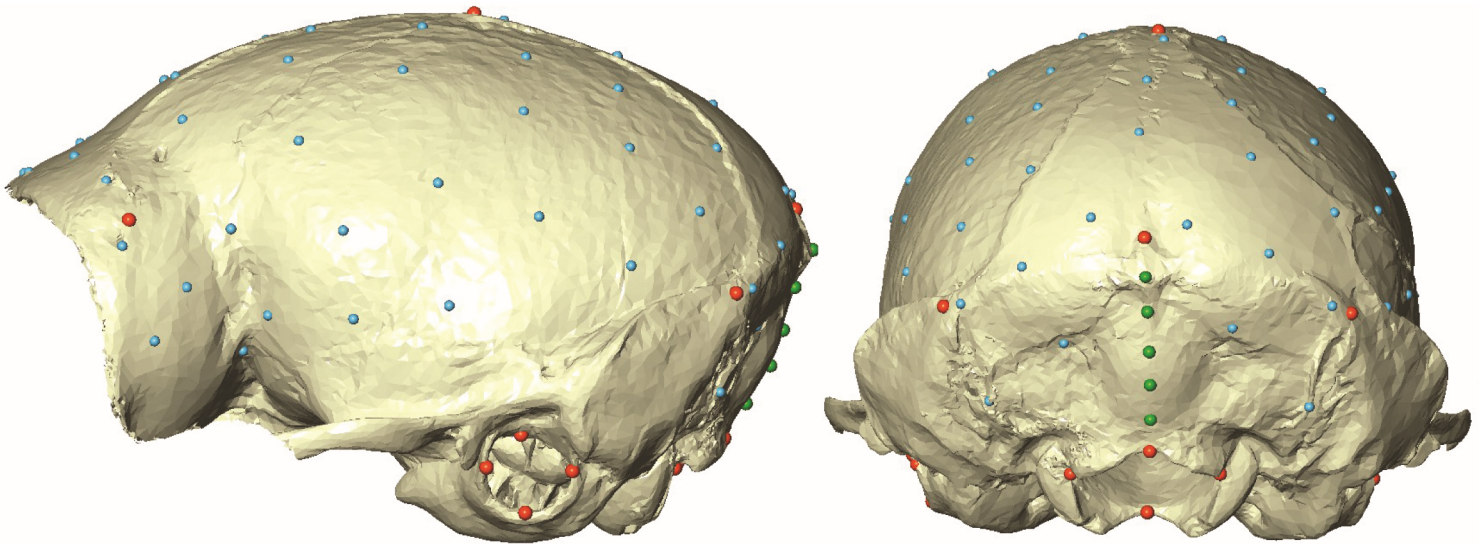
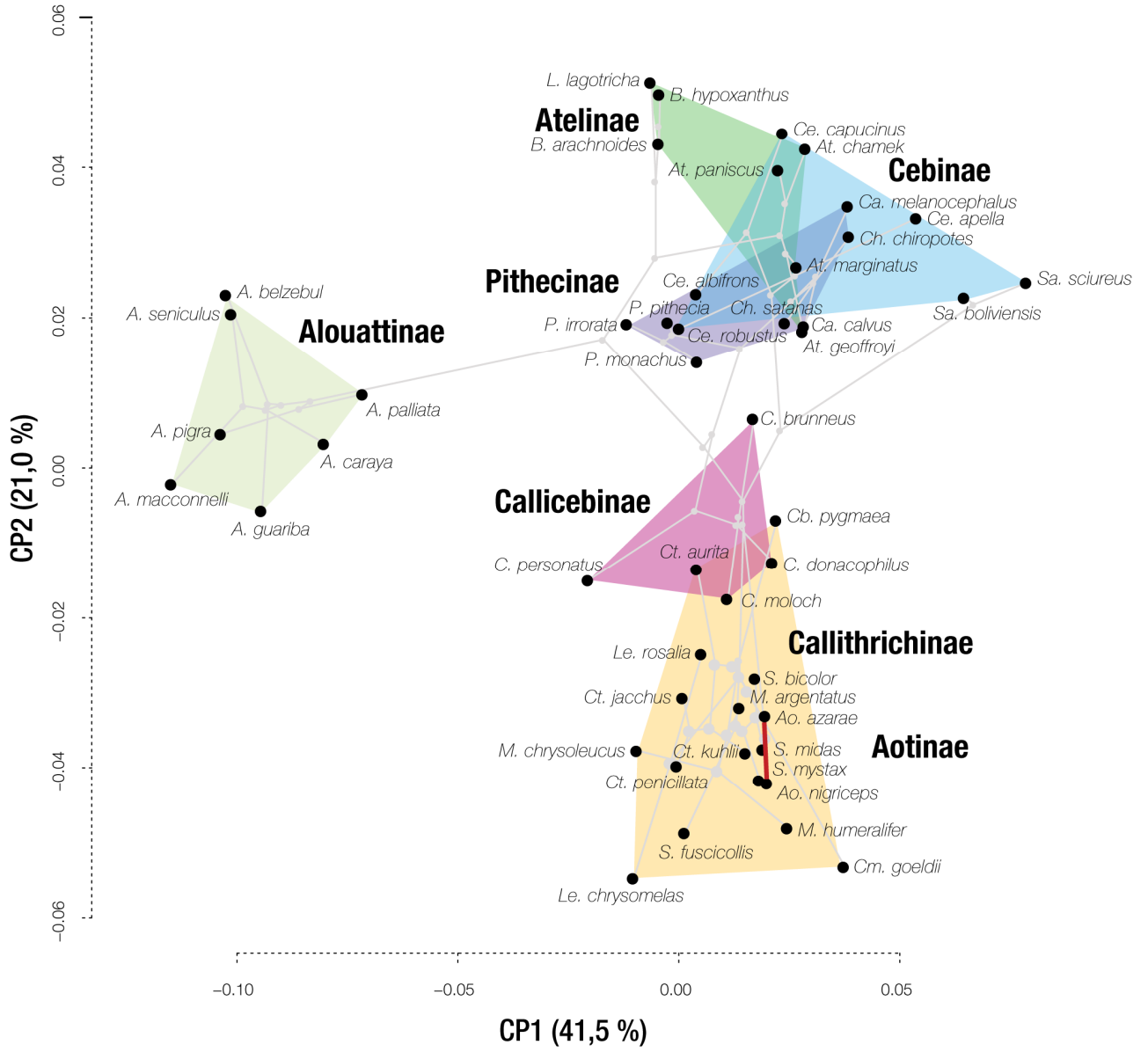
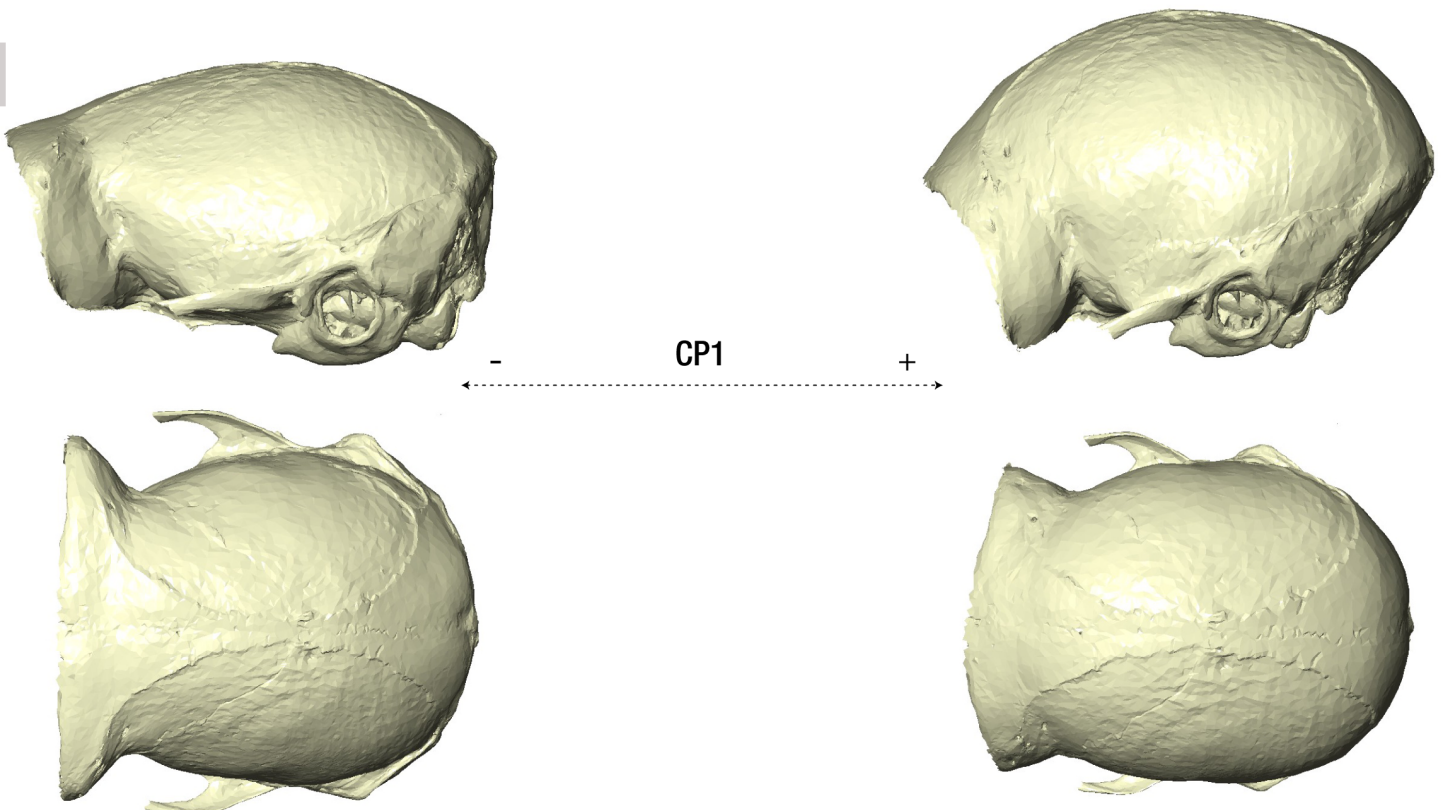


Figura 7.4.1 - Subconjunto de landmarks y semilandmarks describiendo la forma del neurocráneo, obtenidos a partir de los datos descritos en el apartado 7.2. Esferas rojas: landmarks; esferas verdes: semilandmarks en curvas y contornos; esferas celestes: semilandmarks de superficies.

Los dos primeros ejes (62,5% de la variación) del ACP de las coordenadas Procrustes de estos 97 puntos muestran una estructuración filogenética de la variación menos marcada, observándose una fuerte superposición de atelinos, pitecinos y cebinos (Figura 7.4.2a). Además, mientras que *Alouatta* ocupa una región distintiva del morfoespacio, los calitriquinos se solapan notoriamente con *Aotus*, y en menor medida con *Callicebus*. El CP1 (41,5 % de la variación) muestra cambios en forma determinados principalmente, hacia *scores* positivos, por una mayor globularidad general y un aspecto menos elongado de la bóveda, con una región frontal elevada y un plano nucal más inclinado que se ubica, al igual que el foramen *magnum*, más ventralmente. A la vez, se observa una reducción del tamaño relativo de la región auditiva, siendo *Saimiri* extremo en estas características, en contraste con *Alouatta* (Figura 7.4.2b). Los cambios en forma asociados al CP2 (21,0 % de la variación), que contrastan algunos atelinos con calitriquinos y *Aotus*, se relacionan principalmente, hacia *scores* negativos, con un aumento en el diámetro relativo de la abertura timpánica junto a una retracción antero-posterior de la placa post-orbital, una base más inclinada y una región nucal menos redondeada (Figura 7.4.2b).

A**B**

B cont.

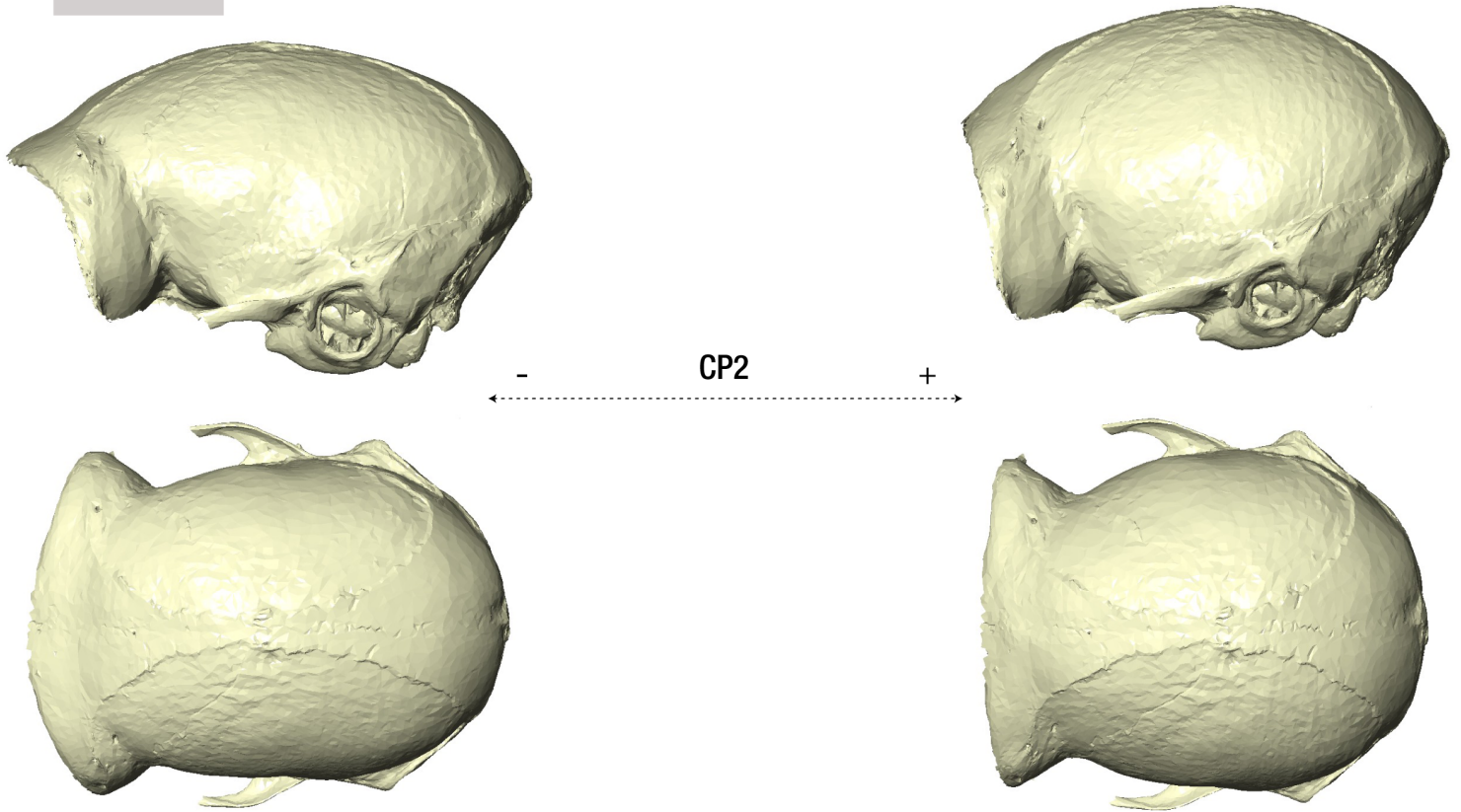


Figura 7.4.2 - a) Ordenamiento de las especies de platirrininos estudiadas en el morfoespacio definido por los dos primeros Componentes Principales (CPs) de la variación en la forma del neurocráneo, que explican en conjunto el 62,5 % de la varianza. Proyectada sobre el mismo se muestra la filogenia del grupo, y se indican además los principales clados. **b)** Cambios en la forma neurocraneana asociados con los principales ejes de variación. Los modelos se obtuvieron deformando una superficie 3D de la forma media de la muestra hacia los extremos de los CPs.

El análisis de señal filogenética mostró una asociación de la forma neurocraneana con la estructura filogenética algo menor que la expectativa Browniana ($K_{\text{mult}} = 0,64$; $p = 0,001$). A su vez, para el CP1 ($K = 1,21$; $p = 0,001$) se obtuvo un resultado indicando una mayor similitud entre especies cercanas que la esperada por la filogenia (aunque la magnitud de este patrón es débil), mientras que para el CP2 ($K = 1,09$; $p = 0,001$) el resultado indica un patrón de variación que prácticamente sigue a la estructura filogenética. El gráfico de DTT para el CP1 (Figura 7.4.3) muestra un patrón de disparidad que sigue la expectativa Browniana hasta aproximadamente los 17 Ma. Allí se observa una caída en la disparidad que puede asociarse con la divergencia de algunos géneros (*e.g.* *Alouatta*; *Cebus* y *Saimiri*; ver Capítulo 5), indicando mayor varianza entre los clados que dentro de los clados, patrón que se mantiene aproximadamente hasta el presente, con un aumento reciente, aunque moderado, de la disparidad relativa asociada a la divergencia intragenérica. Para el CP2 se observa un patrón algo alejado de la

expectativa Browniana desde el inicio de la radiación hasta los 7 Ma aproximadamente, donde se acopla a lo esperado (Figura 7.4.3).

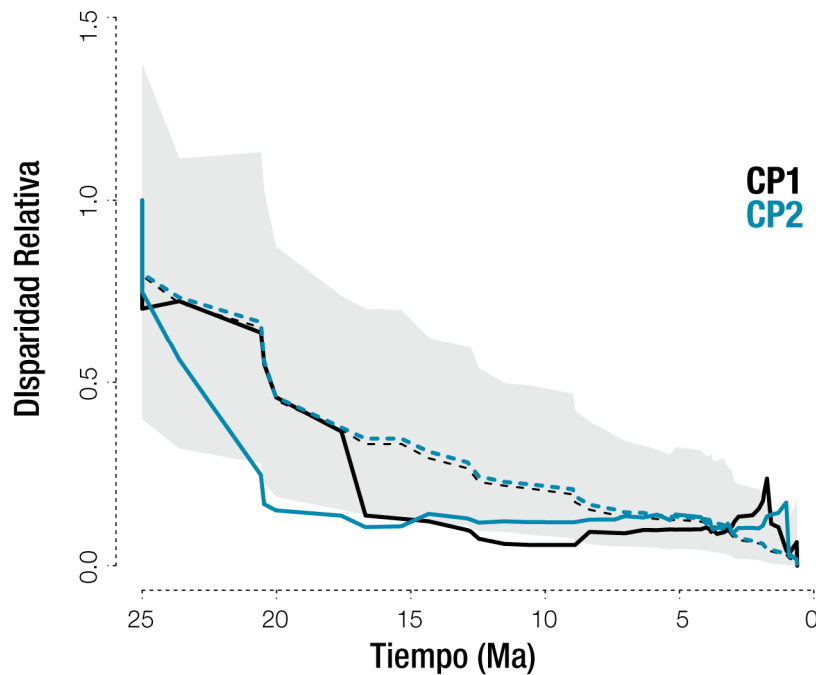


Figura 7.4.3 - Disparidad relativa a través del tiempo observada para los CPs 1 y 2 de la variación en la forma del neurocráneo (líneas sólidas). Las líneas punteadas muestran la mediana de la disparidad relativa esperada para cada rasgo (CPs 1 y 2) bajo la hipótesis nula de evolución aleatoria (MB) de la forma neurocraneana, obtenida mediante 1000 simulaciones de la evolución a lo largo de la filogenia. El área sombreada muestra el rango para el 95% de estas simulaciones.

Por otra parte, los análisis indicaron una asociación no significativa de la variación de la forma neurocranena con el tamaño, con excepción del CP2 que muestra valores significativos aunque de escasa magnitud (22% de la varianza explicada), por lo que los cambios alométricos no jugarían un papel relevante en la evolución de la forma del neurocráneo (Tabla 7.4.1).

Tabla 7.4.1 – Análisis de regresión filogenética (PGLS) de la forma del neurocráneo sobre el log (TC). Los CPs 1 a 7 explican el 90% de la variación.

Variabes	λ	R ²	p
CP1	0,93	0,01	0,67
CP2	0,75	0,22	< 0,01
CP1+CP2	0,91	0,02	0,35
CP1-7	0,83	0,01	0,76

Finalmente, el análisis mediante el ajuste de modelos indicó que un modelo neutral de evolución por MB presenta el mayor soporte relativo, aunque el modelo EB presenta también un soporte considerable (Tabla 7.4.2). Por otra parte, el análisis SURFACE detectó un modelo OU complejo (con un número de parámetros mayor que los otros modelos analizados) con un alto soporte estadístico absoluto. De acuerdo a este modelo, existiría un óptimo ancestral del cual los calitriquinos con *Aotus*; *Alouatta*, *Saimiri*, *Pithecia*, *Callicebus*; y *Lagothrix* con *Brachyteles* habrían divergido ocupando cada uno de estos clados un régimen particular (Figura 7.4.4). Este modelo no muestra similitudes claras con los modelos basados en hipótesis biológicas analizados (ver Material y Métodos, sección *Construcción de modelos OU*), aunque sí con el modelo SURFACE para el esqueleto facial (Figura 7.3.4).

Tabla 7.4.2 - Soporte absoluto (AICc) y relativo (wAICc), y número de parámetros (k) para los modelos explorados de evolución de la forma del neurocráneo en platirinos (CPs 1 y 2), en orden de mayor a menor ajuste.

Modelo	AICc	wAICc	k
MB	-460,752	0,72	5
EB	-458,182	0,20	6
OU MD	-455,673	0,06	16
OU 1 pico	-453,44	0,00	8
OU DQ	-445,466	0,00	16
OU Loc	-439,225	0,00	16
OU DC	-433,161	0,00	16
OU SURFACE	-519,683	-	20

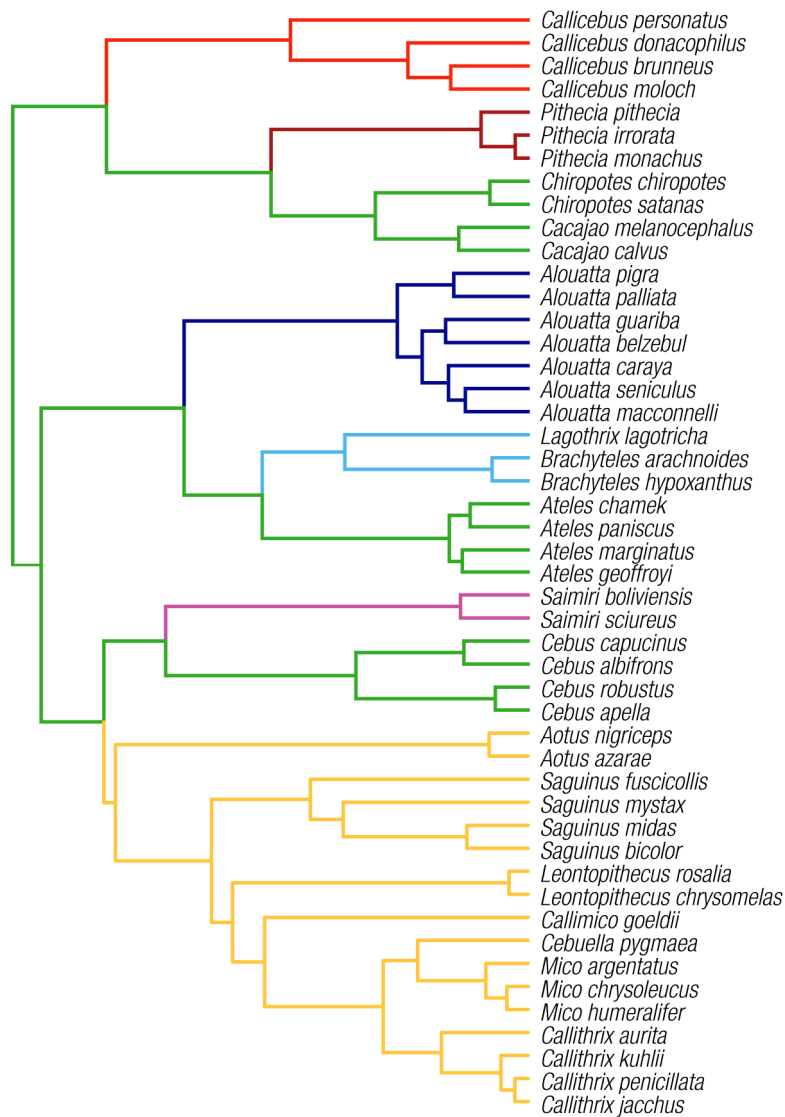


Figura 7.4.4 - Modelo OU para la evolución de la forma del neurocráneo con mayor soporte estadístico, encontrado por el método SURFACE. Los colores mapeados sobre el árbol filogenético de las especies estudiadas indican los distintos regímenes adaptativos del modelo.

7.5 Discusión

Los análisis presentados en este Capítulo muestran una serie de resultados destacables. En primer lugar, de manera similar a lo sugerido en un trabajo previo (Perez *et al.*, 2011), los resultados indicaron que el proceso de divergencia filogenética del clado constituye una dimensión fundamental para comprender la diversificación de la forma craneana total en los platirrinos. Particularmente, la principal diferenciación se da entre subfamilias, con una variación limitada dentro de cada una de éstas, con los géneros ocupando regiones del morfoespacio relativamente independientes (Figura 7.2.2). Dentro de este patrón general resalta, por un lado, el género *Alouatta*, que presenta una forma craneana particularmente divergente respecto de los otros atélidos y de los

platirrinos en general, y por otro lado el clado calitriquino, que presenta una limitada variación morfológica a pesar de ser un grupo diverso compuesto por al menos 5 géneros distintos.

En segundo lugar, el ajuste de modelos evolutivos alternativos mostró que un modelo *Early Burst* (EB), donde las tasas de diversificación son inicialmente altas y declinan a través del tiempo, presenta un ajuste superior tanto a un modelo puramente neutral (MB) como a modelos deterministas de diversificación en un paisaje adaptativo (OU MD, OU DQ, etcétera) o a un modelo de *constraints* limitando la ocupación del morfoespacio (OU 1 pico). Este resultado es notorio dado que, de acuerdo a Harmon *et al.* (2010), muy pocos clados muestran patrones concordantes con este modelo. Específicamente, de 244 clados analizados por estos autores (incluyendo mamíferos, aves, insectos y anfibios, entre otros) sólo 6 mostraron soporte por un modelo EB por sobre otros modelos de diversificación morfológica, lo que resalta las características peculiares de la radiación de los platirrinos.

Este patrón de diversificación temprana encontrado para la forma craneana total y su ajuste a un modelo EB resulta consistente con la expectativa derivada del modelo clásico de radiación adaptativa (Harmon *et al.*, 2003; Mahler *et al.*, 2010). Al igual que lo observado para la masa corporal en el capítulo anterior, este patrón podría haber sido impulsado por la presencia de una marcada oportunidad ecológica en los estadios iniciales de la radiación, generando la diversificación adaptativa rápida de la forma craneana. Alternativamente, este patrón podría deberse a cambios correlacionados de este rasgo fenotípico con el tamaño corporal. Apoyando esta última posibilidad, Marroig y Cheverud (2001, 2005) propusieron que la diversificación de la morfología craneana en los platirrinos está dada por una respuesta alométrica a cambios adaptativos en el tamaño corporal asociados con la ocupación de nichos dietarios. Contrariamente a este interpretación, los resultados aquí presentados indican que, si bien parte de la variación en la forma craneana total responde a cambios alométricos, estos tienen poca importancia para explicar la diversificación evolutiva de este rasgo en los platirrinos (17% de la varianza explicada en los CPs 1 a 6). Si bien los dos primeros CPs de la variación muestran una influencia mayor del tamaño que la forma total, estos no representan simplemente un eje alométrico. Como ejemplo de esto puede verse la forma craneana distintiva que presenta el género *Alouatta* respecto a otros atélidos a pesar de tener un tamaño similar, o la similitud de estos últimos con pitecinos y cebinos, a pesar de las diferencias en tamaño.

Esta fuerte discrepancia entre los resultados aquí presentados y la hipótesis alométrica de Marroig y Cheverud podría estar dada, en parte, por la aproximación metodológica empleada por estos autores, quienes utilizaron principalmente distancias lineales sin corregir por el tamaño de la estructura para la cuantificación de la morfología craneana (ver sección Análisis Morfométrico de Material y Métodos), quedando la variación en la *forma* craneana enmascarada por la gran variación en tamaño craneano y corporal que exhiben los platirrinos (ver Capítulo anterior). En este sentido, los métodos

geométricos se consideran más efectivos que los tradicionales en la descripción de la variación en forma de una estructura (Adams *et al.*, 2004), y como indican los análisis aquí presentados, pueden llevar a otro tipo de resultados.

Por otra parte, si bien los resultados de este Capítulo indican que la diversificación temprana de la forma craneana en los platirrinos podría estar impulsada por factores ecológicos, los modelos aquí explorados de evolución en un paisaje adaptativo definido por variables dietarias (OU DC, OU DQ), locomotoras (OU Loc) o en base a una hipótesis ecomorfológica (OU MD; Rosenberger, 1992) no resultaron explicaciones satisfactorias de este proceso. En este sentido, trabajos previos han mostrado que la forma craneana tanto en los platirrinos (*e.g.* Perez *et al.*, 2011; Terhune *et al.*, 2015) como en los primates en general (Fleagle, 2013), no exhibe una correlación evidente con variables ecológicas particulares, con la excepción de estructuras morfológicas específicas (*e.g.* dientes o ciertas regiones de la mandíbula) involucradas directamente en el procesamiento del alimento, las cuales muestran una asociación con los hábitos dietarios (*e.g.* Kay, 1975; Rosenberger y Kinzey, 1996; Anapol y Lee, 1994; Cooke, 2011; Terhune *et al.*, 2011). Como ejemplo particular de la ausencia de una correlación evidente entre forma craneana y dieta en los platirrinos pueden mencionarse las marcadas diferencias entre *Brachyteles* y *Alouatta* (Figura 7.2.2), dos géneros de atélidos fuertemente folívoros que habrían evolucionado ese hábito de manera independiente (Rosenberger *et al.*, 2011). Esta falta de correlación resalta aún más por la existencia de convergencia en la morfología dentaria entre estos géneros (Rosenberger, 1992; Cooke, 2011), lo que apunta a la acción de procesos evolutivos determinísticos (*e.g.* selección) asociados a la dieta sobre este rasgo fenotípico (Losos, 2011), a la vez que sugiere que dichos procesos no influyen en la diversificación de la forma craneana.

La ausencia de una asociación clara entre factores ecológicos específicos y la evolución de la forma craneana en los primates en general y en los platirrinos en particular, a diferencia de otros clados donde la morfología craneana muestra una clara señal ecológica, sobre todo dietaria (*e.g.* murciélagos filostómidos, Monteiro y Nogueira, 2011; o carnívoros, Christiansen y Wroe, 2007), podría surgir por diversas razones. Por un lado, la complejidad comportamental y la capacidad manipulativa que presentan estos animales podría haber liberado al cráneo de las presiones selectivas asociadas a la necesidad de obtener y procesar extensivamente los alimentos antes de su ingestión a través de esta estructura. Por otro lado, el cráneo se asocia a numerosas funciones importantes, incluso conflictivas, que podrían generar patrones de diversificación complejos (Fleagle, 2013; Perez *et al.*, 2011). En este sentido, el análisis separado de la dos principales regiones craneanas (esqueleto facial y neurocráneo; Hallgrimson *et al.*, 2004), mostró resultados que reflejan esta complejidad.

Por un lado, el esqueleto facial muestra un patrón de diversificación evolutiva temprana mucho más marcado que aquel del cráneo entero o del neurocráneo. Además, esta región anatómica presenta una ocupación del morfoespacio más delimitada entre subfamilias (Figura 7.3.2), con escasa superposición entre las mismas. Contrariamente,

el neurocráneo exhibe una menor estructura filogenética, con una fuerte superposición entre subfamilias, resultado de un patrón de diversificación temprana, si bien presente, que no se aleja excesivamente de la expectativa Browniana (Figura 7.4.3).

Por otro lado, de manera similar a lo observado para el cráneo entero, y en contraste con hipótesis previas (Marroig y Cheverud, 2001, 2005), los efectos alométricos no resultan el factor de mayor importancia para explicar la diversificación de estas estructuras craneanas, particularmente en el caso de la forma neurocraneana, donde la alometría resultó prácticamente nula. Sin embargo, el esqueleto facial muestra un patrón particular, donde el eje principal de diversificación (CP1) se encuentra asociado fuertemente con el tamaño, aunque, nuevamente, este factor explica sólo una fracción de la variación en este eje (54%). En conjunto, estos resultados indican que la evolución correlacionada con el tamaño es responsable solo parcialmente de la diversificación craneana de los platirrininos, limitándose esta asociación a aspectos restringidos de la morfología, particularmente aquellos representados por el CP1 de la variación en la forma facial. Específicamente, estos son el grado de proyección maxilar, la robustez de los arcos zigomáticos y el tamaño relativo de la región de la arcada ocupada por los molares (Figura 7.3.3b).

El ajuste de modelos evolutivos indicó un mayor soporte para el modelo MB en la diversificación del neurocráneo, aunque el modelo EB mostró también un ajuste considerable. Dado que la morfología del neurocráneo depende en buena medida del desarrollo cerebral (Lieberman, 2011), el patrón de diversificación observado en esta estructura podría depender fuertemente de procesos evolutivos y factores ecológicos afectando la diversificación cerebral (ver Capítulo siguiente), y no de los factores aquí explorados (*e.g.* dieta o locomoción). Respecto al esqueleto facial, este mostró un marcado soporte por el modelo EB, en detrimento de otros modelos. Como se discutió anteriormente para la forma craneana completa, este resultado podría indicar que la diversificación de la forma facial fue impulsada por la presencia de una oportunidad ecológica al inicio de la radiación. Acorde a los resultados, en estos estadios iniciales los cambios alométricos podrían haber jugado un rol, aunque no preponderante, en la ocupación de regiones del morfoespacio que podrían asociarse con factores ecológicos particulares. Sin embargo, los modelos deterministas (OU) representando el efecto de factores dietarios (probablemente más relacionados con la morfología facial que otros factores), no resultaron en explicaciones aceptables de la diversificación facial.

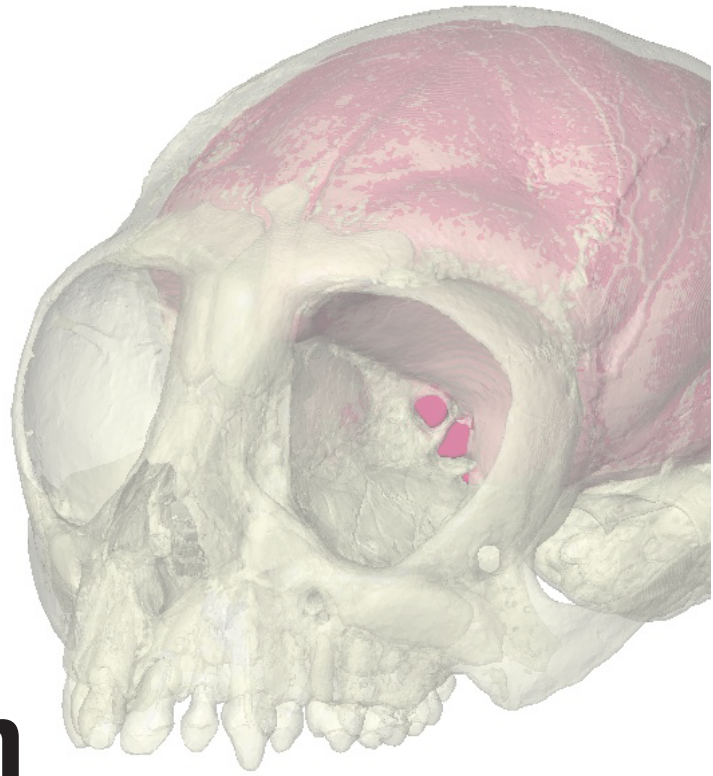
En este sentido, el análisis SURFACE recuperó, tanto para esta estructura como para el neurocráneo, modelos OU con un mayor soporte que los modelos OU ecológicos hipotetizados *a priori*. Estos modelos OU derivados del análisis SURFACE representan paisajes macroevolutivos complejos con una multiplicidad de picos adaptativos, diferentes para cada estructura aunque con ciertas similitudes, que no se correlacionan, al menos de manera evidente, con factores ecológicos particulares (Figuras 7.3.4 y 7.4.4). Esto podría estar indicando que la diversificación de estas estructuras se dio bajo la influencia de una multiplicidad de factores ecológicos y/o de otro tipo y sin

preponderancia de ninguno de ellos en particular. Por otro lado, las similitudes entre los paisajes adaptativos inferidos para cada estructura, a pesar de sus diferentes roles funcionales, podría apuntar al potencial efecto de la integración morfológica evolutiva como un factor influyendo la dinámica de diversificación craneofacial (Monteiro *et al.*, 2005; Goswami *et al.*, 2014).

En conjunto, los resultados presentados en este Capítulo resaltan la evidente complejidad del proceso de diversificación de la forma craneana a escala macroevolutiva en los platirrinos, donde ningún factor específico, ya sea ecológico, del desarrollo, alométrico o de otro tipo resultaría suficiente por sí solo como explicación de los patrones de diversidad observados en el clado.

[8]

Diversificación fenotípica III: Morfología cerebral



—
8.1. - 8.2 - 8.3

8.1 Introducción

El cerebro tiene una importancia ecológica y adaptativa substancial puesto que este órgano subyace al comportamiento que le permite a un animal interactuar exitosamente con su entorno. La evolución de la morfología cerebral es quizás una de las características más notables de la radiación de los primates (Barton, 2006) y, dado que estos exhiben en general comportamientos sociales y de forrajeo complejos (Fleagle, 2013), la adquisición de mayores capacidades cognitivas asociadas a la evolución de cerebros más grandes y/o complejos podría constituir uno de los principales ejes de su diversificación ecológica y adaptativa. Por ejemplo, puede considerarse que el rasgo fenotípico evolutivamente más relevante del *Homo sapiens* es su cerebro comparativamente grande. En este sentido, trabajos previos han señalado que el aumento evolutivo del tamaño cerebral podría ser importante ecológicamente en el marco de la evolución de los primates debido a que estaría relacionado con la adquisición de las habilidades cognitivas necesarias para poder sostener interacciones sociales complejas, una característica comportamental probablemente involucrada en el origen y mantenimiento del éxito evolutivo del clado (la llamada “Hipótesis del Cerebro Social”; Dunbar, 1998).

Sin embargo, aunque el rasgo cerebral tradicionalmente utilizado en estudios evolutivos ha sido su tamaño (absoluto o relativo), los cerebros no son estructuras uniformes sino que están constituidos por varios sistemas funcionales, o módulos, anatómicamente distintivos (e.g. neocortex, cerebelo, entre otros). Trabajos previos han mostrado que estos módulos varían en su tamaño relativo entre especies de algunos clados de mamíferos, incluyendo a los primates (Barton y Harvey, 2000; de Winter y Oxnard, 2001; Smaers y Soligo, 2013), e incluso que estos cambios en “mosaico” pueden explicar mejor la diversidad neural en primates que los cambios de tamaño (absoluto o relativo) cerebral total (Smaers y Soligo, 2013). Asimismo, en varios clados de vertebrados, parte de esta variación modular ha sido asociada a capacidades comportamentales particulares (e.g. en peces cíclidos, Huber *et al.*, 1997; en aves, Iwaniuk y Wylie, 2007; o en primates, Dunbar y Shultz, 2007). Por lo tanto, la diversificación del cerebro es probablemente un proceso complejo involucrando varias dimensiones fenotípicas de cambio durante la divergencia filogenética de las especies y a lo largo de múltiples ejes ecológicos. Además, como en radiaciones adaptativas estudiadas previamente donde la *forma* constituye el rasgo fenotípico más relevante ecológicamente - e.g. el tamaño relativo de las extremidades en *Anolis* (Losos, 2009), la forma del pico en pinzones de Darwin (Soons *et al.*, 2015), o la forma del cuerpo en cíclidos (Muschick *et al.*, 2012) -, la forma del cerebro (es decir, el tamaño y la posición relativa de los módulos que lo componen) es probablemente un aspecto evolutivo más importante que su tamaño total, relativo o absoluto. Sin embargo, a pesar de su potencial relevancia ecológica, la forma del cerebro ha sido menos estudiada a nivel macroevolutivo en primates (Smaers y Soligo, 2013).

Particularmente, trabajos previos han propuesto la existencia de varios procesos evolutivamente independientes de aumento y disminución del tamaño cerebral relativo en la radiación de los platirrinos (Hartwig *et al.*, 2011; Allen y Kay, 2012), indicando una marcada diversificación de la morfología cerebral en el clado. Sin embargo, se desconoce cómo la forma cerebral ha evolucionado en este contexto.

En este capítulo se investiga el proceso de diversificación de la forma cerebral de los platirrinos durante su radiación evolutiva y en relación a diferentes dimensiones ecológicas. Para esto, se cuantificó la variación en la forma y el tamaño cerebral a partir de moldes endocraneanos, empleando métodos de la morfometría geométrica, y luego se exploraron posibles procesos evolutivos subyacentes a este patrón de variación mediante métodos comparativos filogenéticos. Se espera que si la forma cerebral constituye un rasgo ecológicamente relevante para los platirrinos, el patrón de variación se aleje de lo esperado de acuerdo a un modelo neutral de evolución. Para poner esto a prueba, se analizó la relación entre la variación fenotípica y la estructura filogenética basándose en el modelo de movimiento Browniano (MB). Luego, se investigó si un modelo determinista (OU) implicando cambios de pico adaptativo en un paisaje macroevolutivo para la forma cerebral se ajusta mejor a la variación observada que un modelo neutral. Además, se espera que si existen factores ecológicos estructurando la diversidad en la forma y el tamaño relativo del cerebro, la evolución independiente de fenotipos similares (es decir, convergencia morfológica) pueda explicarse por la acción determinista de alguno de estos factores. Particularmente, basándose en hipótesis previas (Dunbar, 1998), se explora el rol del tamaño del grupo social como factor ecológico impulsando la diversificación y convergencia de la forma cerebral en los platirrinos.

8.2 Evolución de la forma cerebral

Para estudiar el patrón de variación en la forma del cerebro en los platirrinos, se registraron, sobre moldes endocraneanos virtuales correspondientes a 179 individuos pertenecientes a 49 especies (Tabla 8.1), las coordenadas de un total de 399 puntos (Tabla 8.2 y Figura 8.1) correspondientes a 26 *landmarks* y 373 *semilandmarks* (105 en curvas y 268 en superficies). Estos puntos abarcan y describen todas las regiones de la morfología cerebral externa.

Tabla 8.1 – Especies y número de ejemplares estudiados. H: Hembras; M: Machos; I: Sexo indeterminado. VEC: Volumen Endocraneano medio medido (esta Tesis, ver adelante); TG: Tamaño medio del Grupo Social (datos de Santana et al., 2012 y referencias allí citadas). Para las especies sin datos disponibles se utilizó la media del género (asteriscos). Para las especies de Chiropotes se utilizó el tamaño de grupo de *C. albinasus*.

Especie	Número de ejemplares				VEC (cm3)	TG
	H	M	I	Total		
<i>Alouatta belzebul</i>	1	2	-	3	58,54	7
<i>Alouatta caraya</i>	2	1	-	3	49,27	8,29
<i>Alouatta guariba</i>	2	1	-	3	56,46	7
<i>Alouatta macconnelli</i>	1	2	-	3	51,78	9,01
<i>Alouatta palliata</i>	3	2	-	5	47,37	14,4
<i>Alouatta pigra</i>	1	1	-	2	56,73	6,13
<i>Alouatta seniculus</i>	1	2	-	3	55,09	8,99
<i>Aotus azarae</i>	2	-	2	3	16,32	3,27
<i>Aotus nigriceps</i>	2	2	1	5	16,67	4,1
<i>Aotus vociferans</i>	1	-	-	1	15,32	3,3
<i>Ateles chamek</i>	-	1	2	3	111,18	38,5
<i>Ateles geoffroyi</i>	2	2	-	4	102,79	42,9
<i>Ateles marginatus</i>	-	3	1	4	122,25	33,13*
<i>Ateles paniscus</i>	2	1	1	4	115,63	18
<i>Brachyteles arachnoides</i>	-	3	3	6	108,03	36,5
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	-	-	2	2	115,00	36,5*
<i>Cacajao calvus</i>	3	1	-	4	69,61	21,7
<i>Cacajao melanocephalus</i>	1	2	-	3	68,20	30
<i>Callicebus brunneus</i>	2	1	-	3	15,46	2,5
<i>Callicebus donacophilus</i>	1	3	-	4	13,80	4*
<i>Callicebus moloch</i>	2	2	1	5	16,97	3,5
<i>Callicebus personatus</i>	3	2	-	5	20,54	6
<i>Callimico goeldii</i>	-	-	1	1	10,89	6,31
<i>Callithrix aurita</i>	1	-	-	1	7,50	3,1
<i>Callithrix jacchus</i>	3	2	-	5	8,11	8,5
<i>Callithrix kuhlii</i>	1	3	-	4	8,21	5
<i>Callithrix penicillata</i>	1	3	1	5	7,19	13
<i>Cebuella pygmaea</i>	-	1	1	2	4,20	5,36
<i>Cebus apella</i>	2	1	-	3	68,84	16
<i>Cebus albifrons</i>	2	2	-	4	70,24	19,8
<i>Cebus capucinus</i>	2	2	-	4	72,42	17,2
<i>Cebus robustus</i>	2	2	-	4	59,76	3,3
<i>Chiropotes chiropotes</i>	1	2	-	3	56,06	22,5
<i>Chiropotes satanas</i>	-	1	-	2	51,51	22,5
<i>Lagothrix lagothricha</i>	2	2	-	4	93,28	34,18
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	1	1	2	4	12,55	5
<i>Leontopithecus rosalia</i>	3	1	1	5	12,31	5,43
<i>Mico argentatus</i>	1	3	-	4	8,07	7,8

Tabla 8.1 – Continuación.

Especie	Número de ejemplares				VEC (cm3)	TG
	H	M	I	Total		
<i>Mico chrysoleucus</i>	2	1	-	3	8,04	7,15*
<i>Mico humeralifer</i>	-	1	-	1	8,42	6,5
<i>Pithecia irrorata</i>	2	1	2	5	34,33	2,58
<i>Pithecia monachus</i>	-	1	3	4	33,02	4
<i>Pithecia pithecia</i>	1	3	-	4	31,14	4,02
<i>Saguinus bicolor</i>	-	-	3	3	10,18	5
<i>Saguinus fuscicollis</i>	2	3	-	5	7,82	6,07
<i>Saguinus midas</i>	3	2	-	5	10,95	5,8
<i>Saguinus mystax</i>	2	2	-	4	11,07	5,06
<i>Saimiri boliviensis</i>	1	1	2	4	24,12	37,5
<i>Saimiri sciureus</i>	3	5	-	8	21,55	33,5
TOTAL	70	80	29	179		

Tabla 8.2 – Landmarks y semilandmarks registrados y su definición (esta Tesis). Los puntos en la base craneana corresponden a su lado interno.

Denominación y/o Definición		Posición
<i>Landmarks</i>		
1	Basion. Punto más anterior del borde del foramen magnum.	Línea media
2	Opistion. Punto más posterior del borde del foramen magnum.	Línea media
3	Sutura esfeno-occipital.	Línea media
4	<i>Dorsum sellae</i> . Borde anterior.	Línea media
5	Esfenoidal. Punto más posterior y superior del plano esfenoideo.	Línea media
6	Fosa olfatoria. Borde posterior.	Línea media
7	Fosa olfatoria. Borde anterior.	Línea media
8	Protuberancia occipital interna. Punto en el borde superior del seno transverso.	Línea media
9	Foramen <i>magnum</i> . Punto más lateral, por encima del canal hipoglosal.	Bilateral
10	Fisura orbital superior. Punto sobre el vértice lateral.	Bilateral
11	Foramen oval. Punto más posterior y lateral.	Bilateral
12	Foramen <i>rotundum</i> . Punto sobre el vértice lateral.	Bilateral
13	Foramen yugular. Punto más anterior y medial.	Bilateral
14	Sutura esfeno-occipital. Punto más lateral.	Bilateral
15	Sutura esfenoparietal. Punto más anterior.	Bilateral
16	Petro-occipital. Punto de máxima curvatura, en la unión.	Bilateral
17	Petroso. Punto en el ápice.	Bilateral
<i>Curvas</i>		
A	<i>Semilandmarks</i> (5) desde el basion hasta la sincondrosis esfeno-occipital.	Línea media
B	<i>Semilandmarks</i> (5) a lo largo de la fosa craneana anterior.	Línea media
C	<i>Semilandmarks</i> (5) del foramen yugular a la sutura esfeno-occipital. Delimitando el tallo encefálico.	Bilateral

Tabla 8.2 – Continuación.

	Denominación y/o Definición	Posición
<i>Curvas</i>		
D	<i>Semilandmarks</i> (5) desde la fisura orbital superior a la unión esfenoparietal. Delimitando la fosa craneana anterior de la media.	Bilateral
E	<i>Semilandmarks</i> (10) sobre el petroso. Delimitando las fosas craneanas media y posterior.	Bilateral
F	<i>Semilandmarks</i> (5) a lo largo del seno transversal. Delimitando la bóveda de la fosa craneana posterior.	Bilateral
G	<i>Semilandmarks</i> (5) de la fosa olfatoria a la unión esfenoparietal. Delimitando el lóbulo frontal y las regiones dorsal y ventral de la fosa craneana anterior.	Bilateral
H	<i>Semilandmarks</i> (20) en el plano sagital, desde el punto más anterior de la fosa olfatoria a la protuberancia occipital interna, delimitando los hemisferios izquierdo y derecho.	Línea media
I	<i>Semilandmarks</i> (5) desde la protuberancia occipital interna al opistion.	Línea media

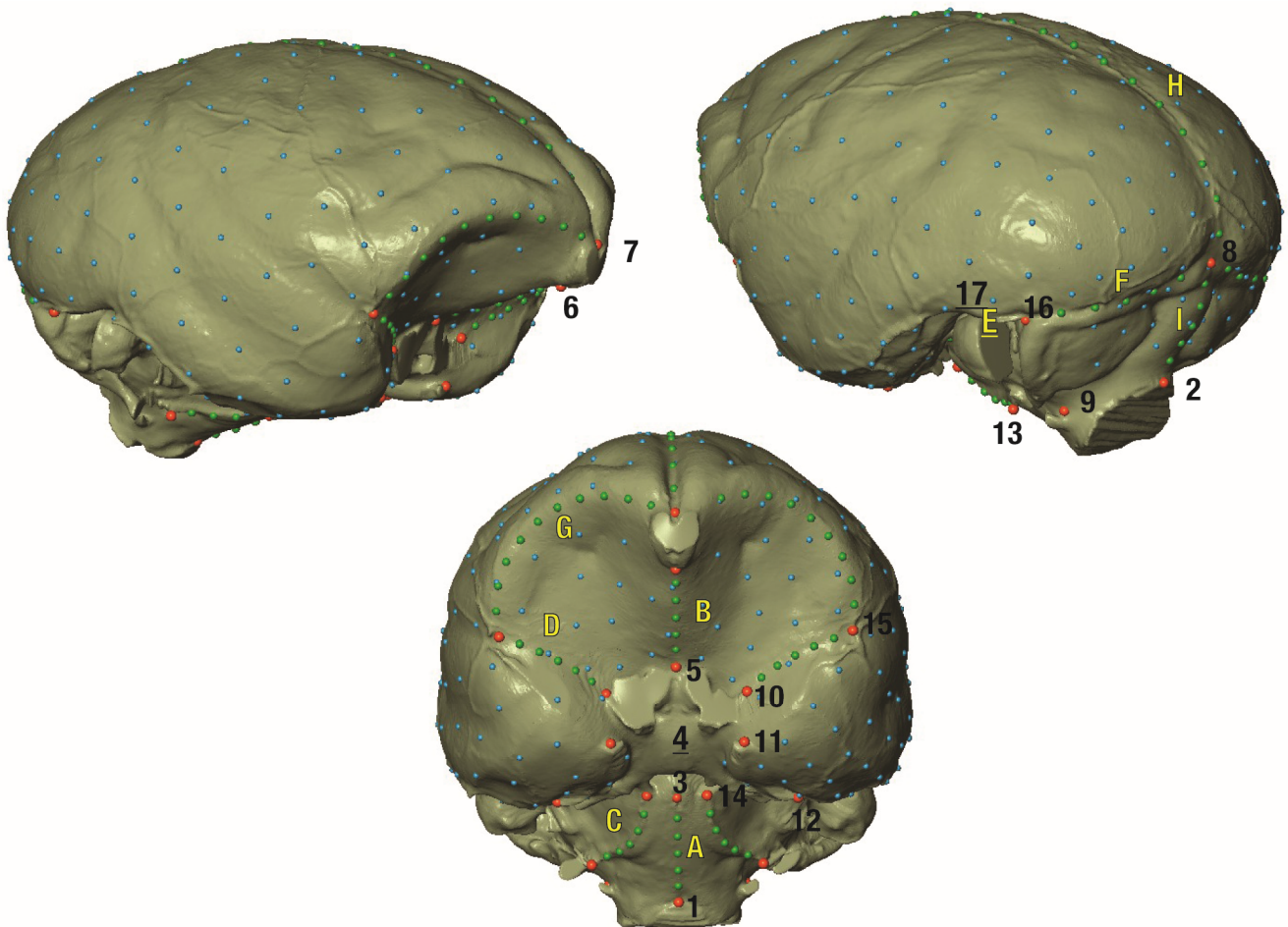


Figura 8.1 - Landmarks y semilandmarks empleados en este estudio. Esferas rojas: landmarks; esferas verdes: semilandmarks en curvas y contornos; esferas celestes: semilandmarks de superficie. Ver Tabla 8.2 para una definición de cada punto o curva indicados en la figura. Los semilandmarks de superficie fueron colocados de manera automática (ver Material y Métodos). Los puntos 4 y 17, y la curva E no son visibles en los modelos.

A partir de la superposición Procrustes de las coordenadas, se calculó la forma media para cada especie, sobre las cuales se realizaron los análisis subsiguientes. Por otra parte, a partir de los residuos de una regresión filogenética (Figura 8.2) del logaritmo natural Volumen Endocraneano (log VEC; Tabla 8.1, ver Materiales y Métodos) sobre el logaritmo natural del Tamaño Centroide (log TC) de la base del cerebro (*landmarks* 1, 3 a 6 y 9 a 14; Figura 8.1), se obtuvieron valores de Volumen Endocraneano Relativo (rVEC o encefalización; Figura 8.3). Esta aproximación permitió obtener una estimación de la encefalización más estructural (similarmente a Gould, 1977; Ross y Ravosa, 1993) y basada exclusivamente en los ejemplares bajo estudio, evitando el uso de la masa corporal (a diferencia de otros trabajos previos; Hartwig *et al.*, 2011; Allen y Kay, 2012), la cual podría estar sometida a presiones selectivas diferentes a las del cerebro, afectando las interpretaciones evolutivas (Smaers *et al.*, 2012).

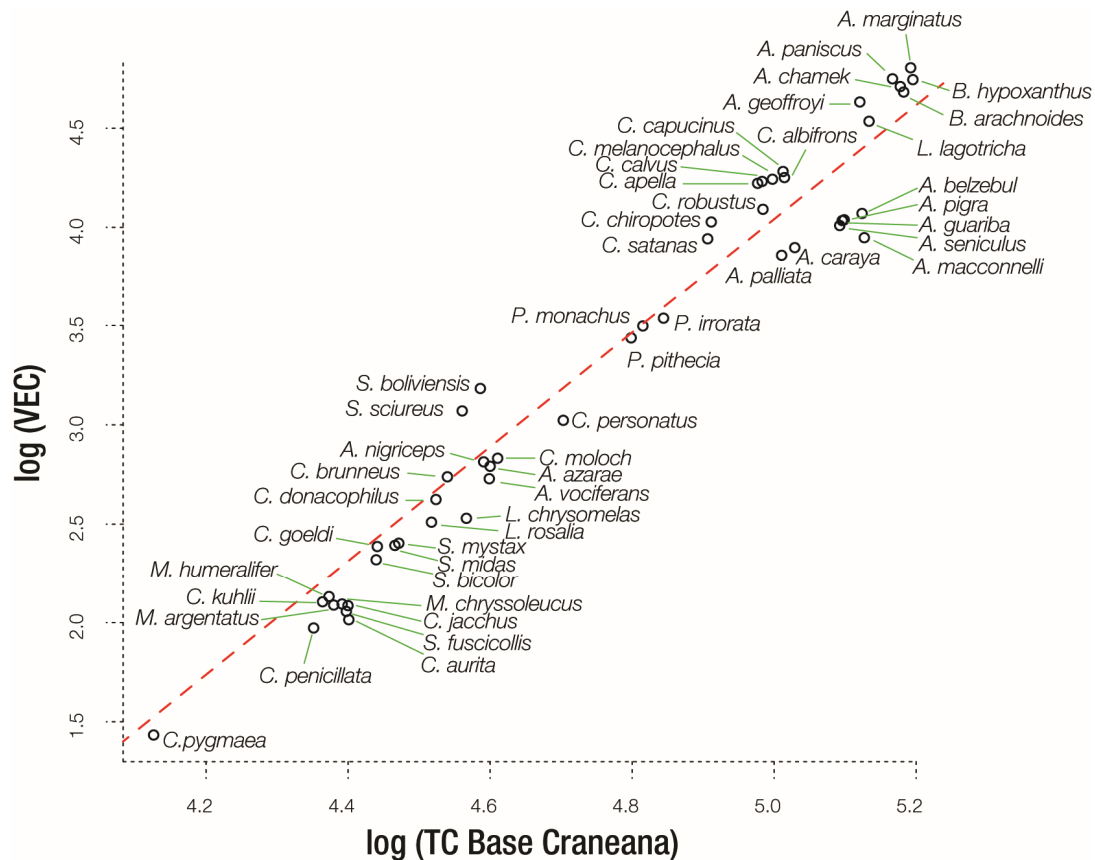


Figura 8.2 – Regresión filogenética (PGLS) del log (Tamaño Centroide) de la base craneana sobre el log (Volumen Endocraneano) ($\lambda = 0,96$; $R^2 = 0,88$; $p < 0,01$). Los residuos de esta regresión fueron utilizados como medida de VEC relativo (rVEC o encefalización, Figura 8.3).

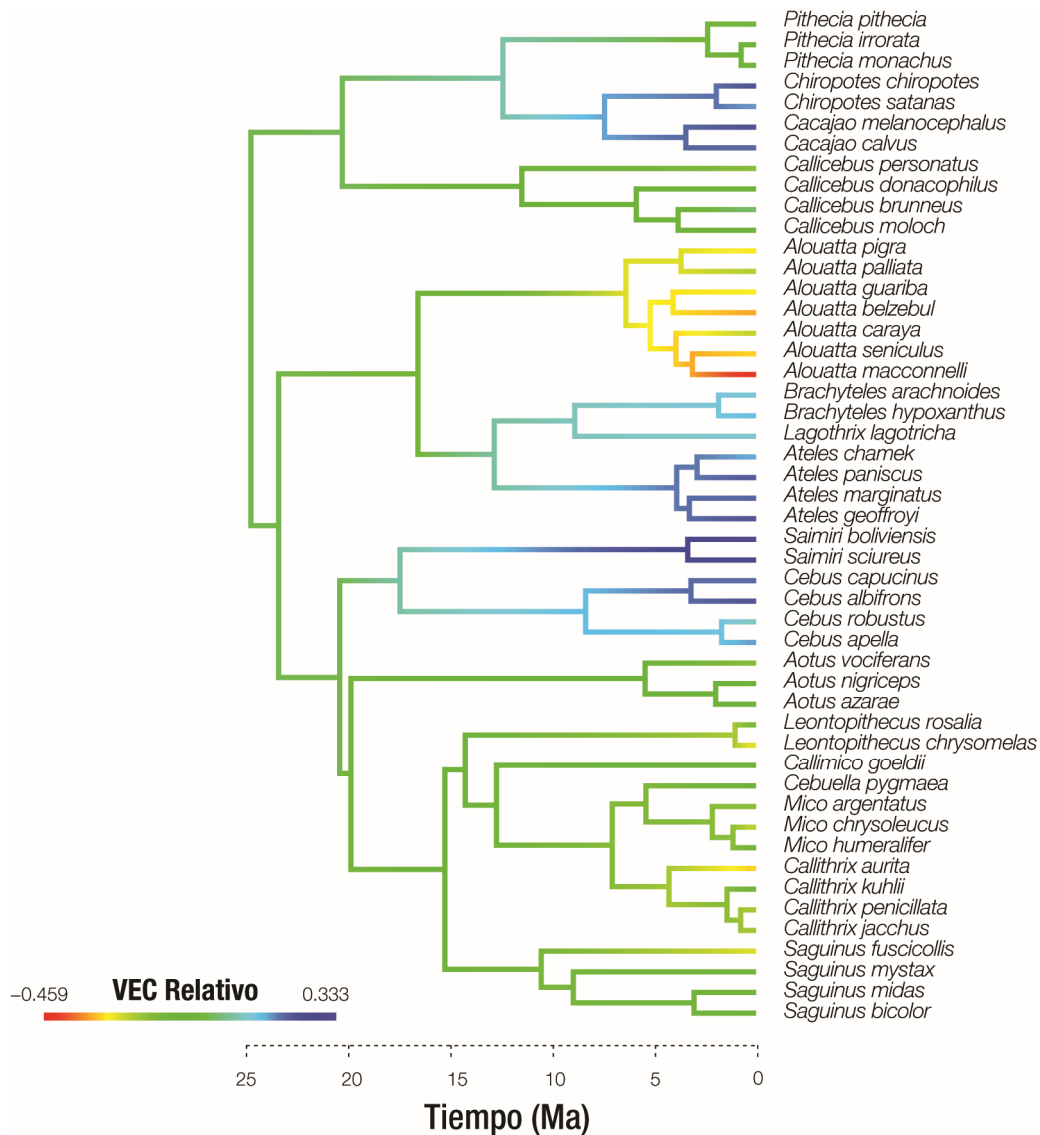


Figura 8.3 – Valores de encefalización calculados para cada especie mapeados sobre la filogenia. Los valores en los nodos y ramas del árbol fueron reconstruidos utilizando un método de estimación de estados ancestrales por máxima verosimilitud y asumiendo un modelo de evolución estocástico (MB; Revell, 2013). Aunque estas estimaciones pueden tener una alta incerteza, esta herramienta resulta útil para visualizar las tendencias generales en la evolución del carácter.

En la Figura 8.4a se muestran las principales tendencias en la variación de la forma cerebral, representadas por los dos primeros ejes (CPs) derivados del Análisis de Componentes Principales (ACP) de las coordenadas Procrustes, que en conjunto explican el 60,8 % de la variación, junto a una proyección de la filogenia en el morfoespacio y la encefalización para cada especie.

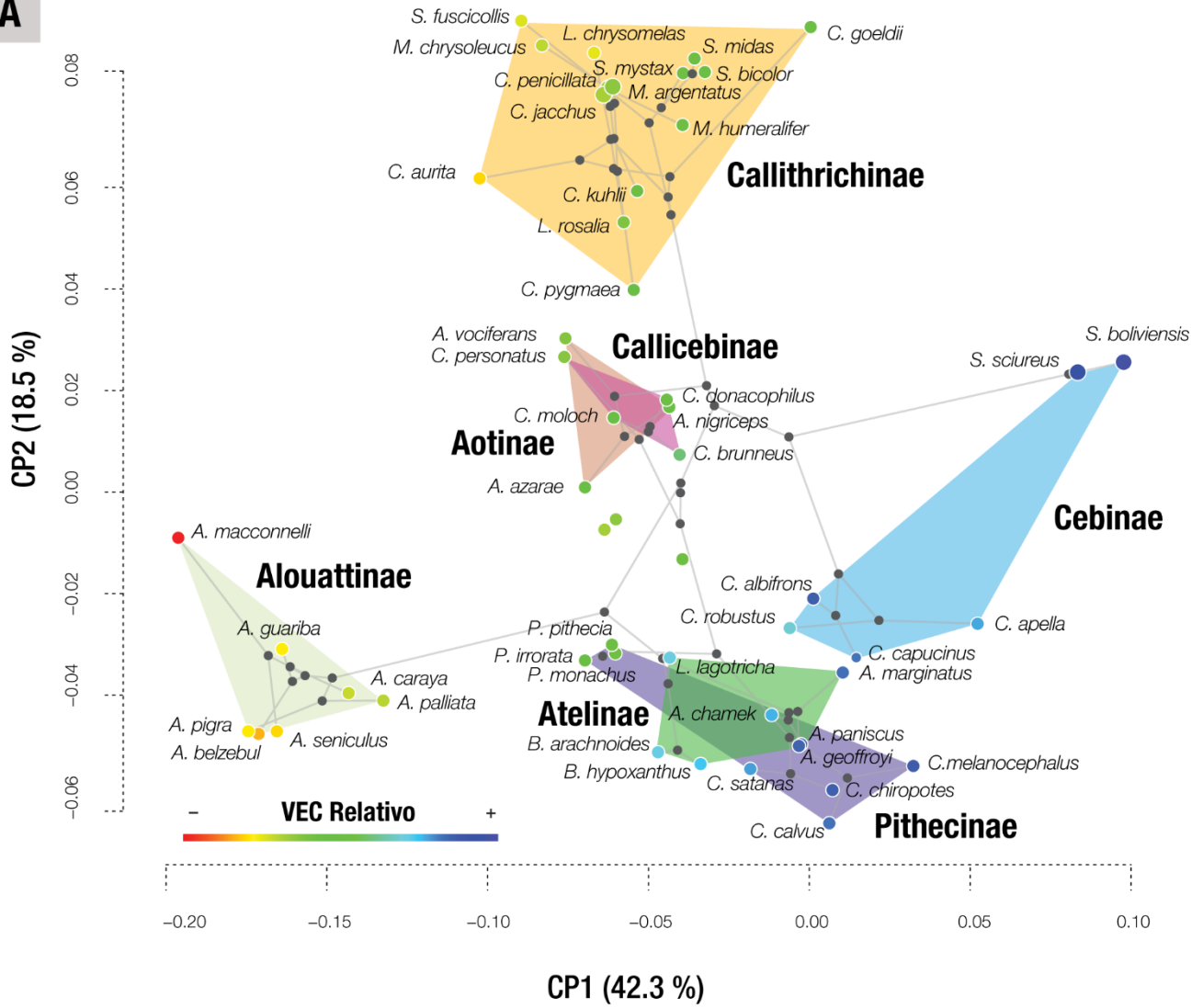
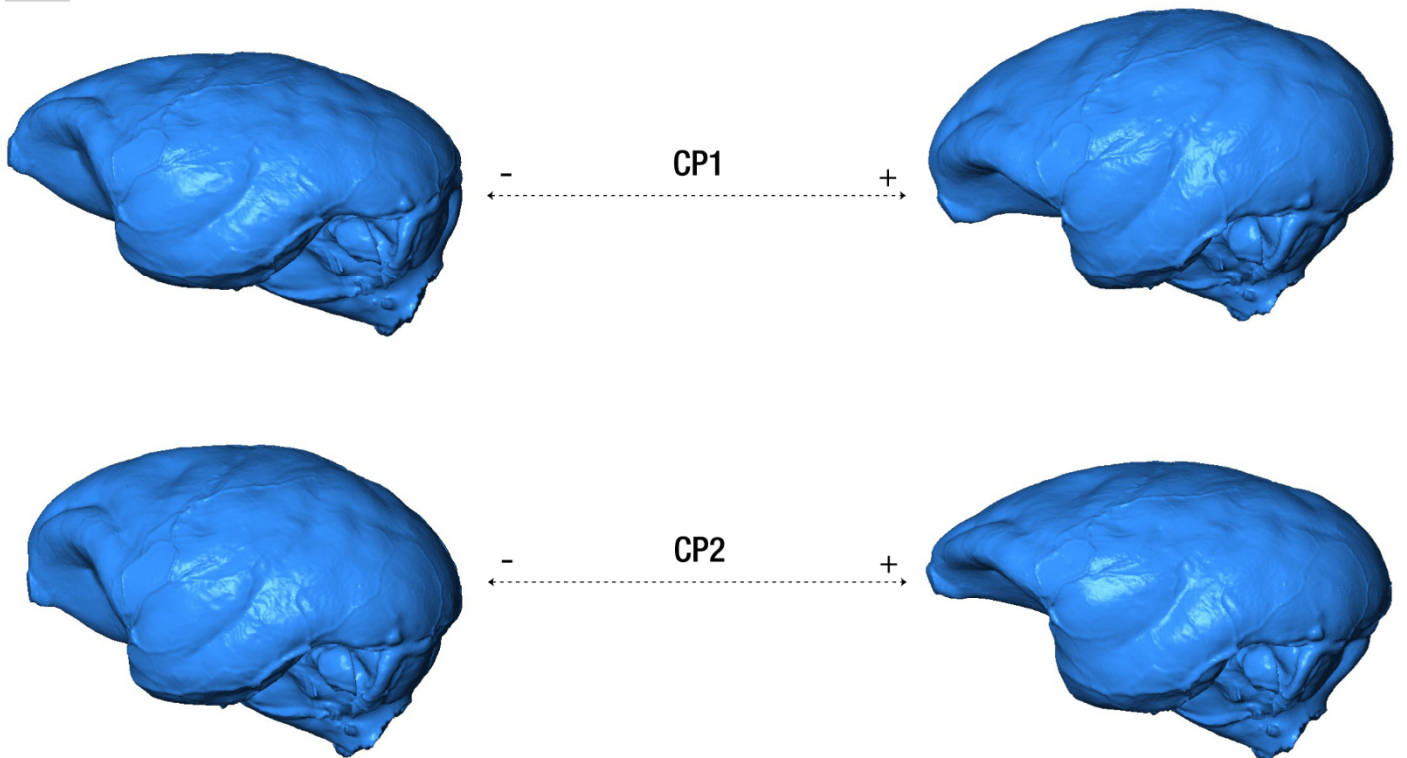
A**B**

Figura 8.4 (página anterior) - a) Ordenamiento de las especies de platirrinos estudiadas en el morfoespacio definido por los dos primeros Componentes Principales (CPs) de la variación en la forma cerebral, que explican en conjunto el 60,8 % de la varianza. Proyectada sobre el mismo se muestra la filogenia del grupo, y se indican además los principales clados. El color de cada punto indica además el valor de encefalización para cada especie. **b)** Cambios en la forma cerebral asociados con los principales ejes de variación. Los modelos se obtuvieron deformando una superficie 3D de la forma media de la muestra hacia los extremos de los CPs.

Se observa una estructuración filogenética fuerte, con una separación general entre subfamilias, aunque con una marcada cercanía entre los atelinos, pitecinos y cebinos que muestran valores altos y similares de encefalización (*Ateles*, *Brachyteles* y *Lagothrix*; *Cacajao* y *Chiropotes*; y *Cebus*, respectivamente; Figura 8.4a), lo que sugiere la existencia de convergencia en la forma cerebral entre estas especies. Los cambios en forma representados por el CP1 (que explica el 42,3 % de la variación) se corresponden principalmente, hacia *scores* positivos, con un mayor tamaño relativo de la región del neocortex con respecto a las áreas del cerebelo y el tallo encefálico, el cual a su vez se posiciona más ventralmente en *Saimiri* respecto a la posición más posterior en *Alouatta* (Figura 8.4b). Los cambios en la región del neocortex se concentran particularmente en los lóbulos frontal, parietal y occipital, siendo este último el que presenta mayor variación, expandiéndose posteriormente y en una dirección dorso-ventral. Estos cambios contribuyen a una forma general del cerebro más globular, que se asocia además a una mayor flexión dorso-ventral de la base (Figura 8.4b). El CP2 (18,5 % de la variación) se relaciona principalmente a cambios de forma en el área prefrontal, que se muestra, hacia *scores* positivos, menos expandida, particularmente en la línea media de la base cerebral, y con una mayor globularidad de la zona hacia *scores* negativos (Figura 8.4b).

Por otra parte, *Alouatta* y *Saimiri*, extremos en la escala de encefalización, aparecen también como extremos en el morfoespacio, lo que podría sugerir que la forma y el tamaño cerebral relativo (encefalización) describen la misma propiedad morfológica del cerebro. Sin embargo, aunque los resultados indican que el CP1 está fuertemente asociado a la encefalización (77 %; Figura 8.5 y Tabla 8.3), solo una fracción de la variación total en la forma cerebral es explicada por estos cambios (11 %; Tabla 8.3).

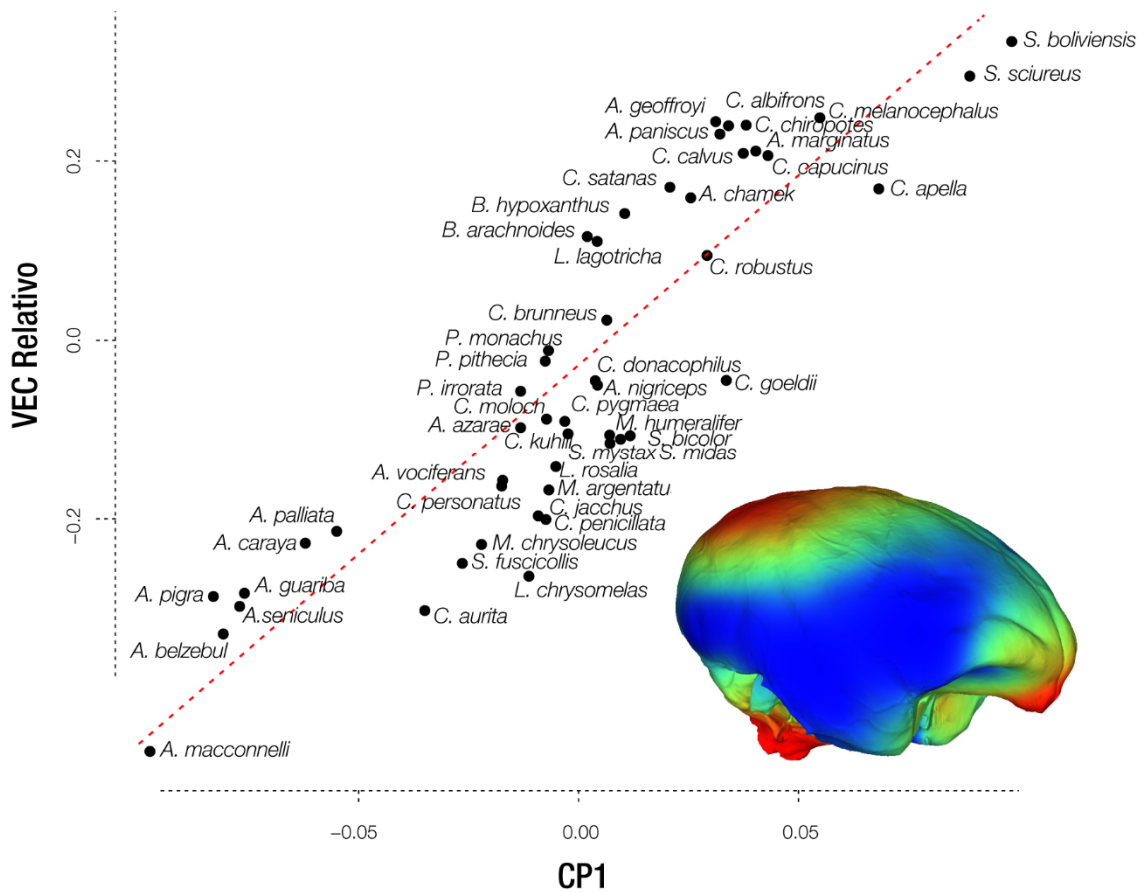


Figura 8.5 – Regresión filogenética (PGLS) de la encefalización sobre el principal eje de variación (CP1) en la forma cerebral (Tabla 8.3). Los colores en el modelo 3D indican las regiones en donde concentra el cambio en la forma cerebral en relación al VEC relativo (rojo más cambio, azul menos).

Por otro lado, los resultados indican que si bien existe una asociación significativa entre los cambios evolutivos en el tamaño y la forma cerebral (representada por los primeros 9 CPs), la varianza explicada es baja (15 %), indicando que los cambios alométricos no pueden dar cuenta de la mayor parte de la diversidad cerebral observada (Tabla 8.3).

Tabla 8.3 – Análisis de regresión filogenética (PGLS) de la forma cerebral sobre el log (TC cerebro). Los CPs 1 a 9 explican el 90% de la variación.

Variables	λ	R ²	p
CP1-9 vs. rVEC	0,74	0,11	< 0,01
CP1 vs. rVEC	0,87	0,77	< 0,01
CP1-9 vs. log TC	0,69	0,15	< 0,03
CP2 vs. log TC	0,92	0,25	< 0,01

El análisis de señal filogenética indicó una asociación de la forma cerebral con la estructura filogenética algo menor que la expectativa Browniana ($K_{mult} = 0,63$; $p = 0,001$), aunque tanto para el CP1 ($K = 1,30$; $p = 0,001$) como para el CP2 ($K = 2,32$; $p = 0,001$), los resultados indicaron, aunque en distinta medida, un patrón de variación donde existe mayor similitud que la esperada entre especies cercanas, acorde a una diversificación temprana de la forma cerebral. Congruente con estos resultados, el gráfico de DTT (Figura 8.6) muestra una caída temprana de la disparidad relativa en los aspectos morfológicos asociados al CP2, mientras que para el CP1 se observa que la disparidad sigue la expectativa Browniana hasta los 17 Ma aproximadamente, donde se produce una caída que puede asociarse al origen de las subfamilias, seguida, hasta el presente, por un patrón de alta varianza entre clados respecto a la varianza intraclado. Estos resultados sugieren la existencia de distintos pulsos de evolución de la forma cerebral durante la radiación de los platirrininos, asociado cada uno con distintos aspectos de su morfología.

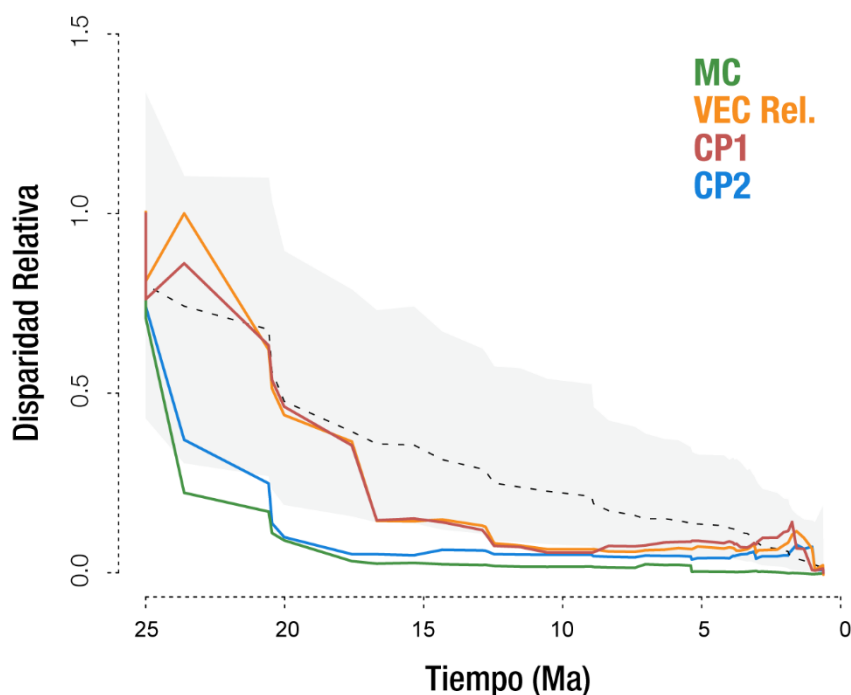


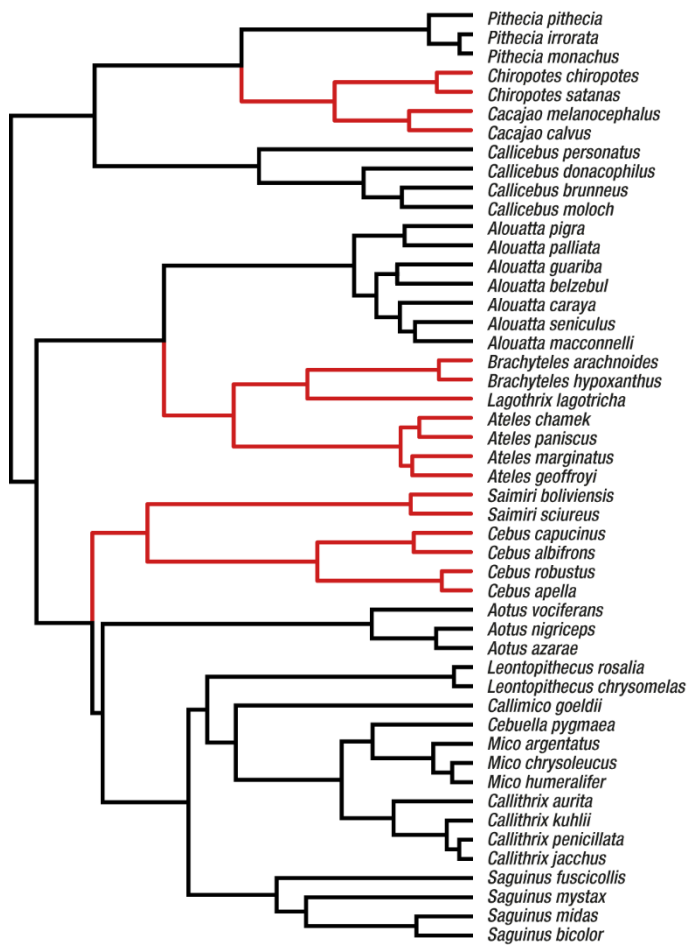
Figura 8.6 - Disparidad relativa a través del tiempo observada para los CPs 1 y 2 de la variación en la forma facial, la encefalización (VEC Rel.) y la masa corporal (MC) (líneas sólidas). La línea punteada muestra la mediana de la disparidad relativa esperada bajo la hipótesis nula de evolución aleatoria (MB) de un rasgo, obtenida mediante 1000 simulaciones de la evolución a lo largo de la filogenia. El área sombreada muestra el rango para el 95% de estas simulaciones.

Finalmente, el ajuste de modelos evolutivos mostró que un modelo adaptativo (OU MD+TG; Figura 8.7) basado en la hipótesis ecomorfológica del nicho multidimensional (ver Materiales y Métodos, modelo OU MD; Rosenberger, 1992) pero en el cual el tamaño del grupo social sería una dimensión adicional estructurando el paisaje adaptativo (de acuerdo a la “Hipótesis del Cerebro Social”; Dunbar, 1998) y generando convergencia fenotípica en los platirrininos que viven en grupos sociales grandes (es decir, con 15 o más individuos, Tabla 8.1), muestra el mayor soporte relativo entre los modelos ajustados, particularmente respecto a un modelo neutral (MB; Tabla 8.4) y a uno donde el tamaño de grupo es la única variable estructurando el paisaje adaptativo (OU TG, Figura 8.7). A su vez, el modelo OU con mayor soporte estadístico absoluto encontrado por SURFACE resulta ampliamente similar a este modelo OU basado en hipótesis biológicas seleccionado previamente (Figura 8.7). Entre las diferencias, el régimen que se hipotetiza convergente en el modelo biológico es considerado como ancestral en el modelo SURFACE. Esto no estaría de acuerdo con el registro fósil de los platirrininos, que muestra que los representantes más antiguos del clado tenían probablemente un tamaño cerebral pequeño y lóbulos frontales reducidos (Kay *et al.*, 2012). Por otra parte, *L. rosalia* es asignado a este mismo régimen, lo que tiene escaso sentido biológico dadas las amplias similitudes que esta especie presenta con su especie hermana, tanto morfológica como ecológicamente. Finalmente, el modelo SURFACE asigna a *Saimiri* un régimen propio, lo cual no resulta sorprendente dados los resultados morfométricos (Figura 8.4a). Por esta razón, se incorporó este régimen adicional al modelo OU MD+TG, respecto al modelo OU MD empleado en los capítulos previos.

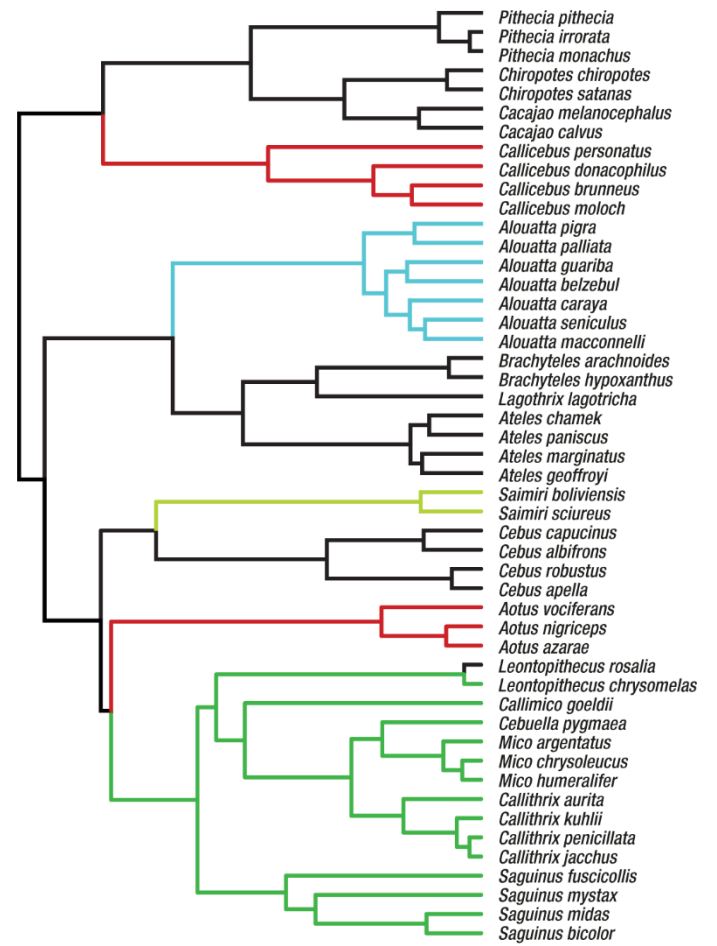
Tabla 8.4 - Soporte absoluto (AICc) y relativo (wAICc), y número de parámetros (k) para los modelos explorados de evolución de la forma cerebral en platirrininos (CPs 1 y 2), en orden de mayor a menor ajuste.

Modelo	AICc	wAICc	k
OU MD+TG	-571,64	0,99	18
OU TG	-542,33	0,01	10
OU MD	-532,41	0,00	16
BM	-528,81	0,00	5
EB	-528,17	0,00	6
OU1	-521,84	0,00	8
SURFACE	-572,82	-	16

OU TG



OU SURFACE



OU MD+TG

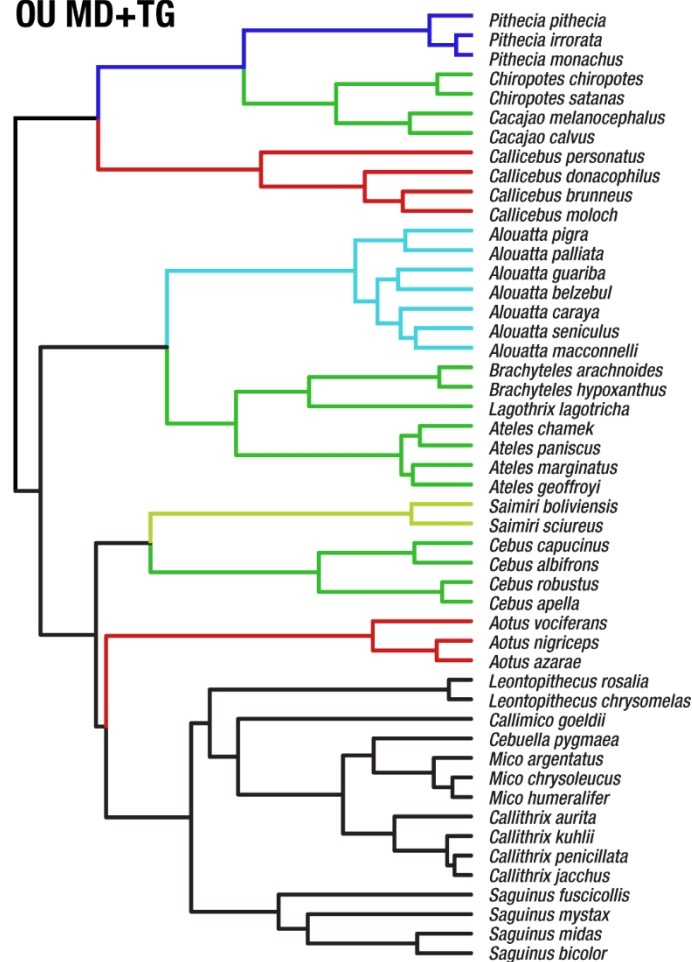


Figura 8.7 (página anterior) – Modelos OU alternativos para la evolución de la forma cerebral en los platirrininos. Los árboles representan diferentes hipótesis sobre los factores estructurando el paisaje macroevolutivo: OU TG, el tamaño de grupo (grande vs. chico) es la única variable relevante; OU MD+TG, el tamaño de grupo determina nuevos picos adaptativos de surgimiento posterior a la divergencia ecomorfológica basal (Rosenberger, 1992). El modelo OU recuperado por el análisis SURFACE con alto soporte estadístico absoluto resulta marcadamente similar al modelo biológico OU MD+TG. Los colores de los regímenes son arbitrarios y deben interpretarse independientemente en cada árbol. La asignación de Saimiri a un régimen propio en el modelo OU MD+TG se hizo en base al resultado del análisis SURFACE.

8.3 Discusión

La evolución de cerebros relativamente grandes y complejos es quizás uno de los principales determinantes del éxito evolutivo de los primates. A pesar de esto y aunque varios clados actuales y extintos de primates son considerados como el fruto de radiaciones adaptativas (Fleagle, 2013), donde un resultado esperado del proceso es la marcada diversificación adaptativa de rasgos fenotípicos ecológicamente relevantes, la morfología cerebral ha recibido relativamente poca atención en el estudio de estas radiaciones. Por otro lado, la mayoría de los estudios comparativos previos de la evolución cerebral en primates se han limitado a explorar principalmente la diversificación del tamaño relativo del cerebro, dejando de lado la variación en su forma (el tamaño y posición relativos de los distintos módulos cerebrales), rasgo de probable importancia evolutiva y ecológica.

Los resultados presentados en este capítulo muestran que los platirrininos presentan una amplia variación en la forma cerebral y que, de manera importante, solo una fracción de esta variación está relacionada con el tamaño absoluto o relativo del cerebro. Esto indica, en concordancia con lo señalado en trabajos previos (*e.g.* Healy y Rowe, 2007), que una cantidad significativa de información respecto a la evolución cerebral no logra ser capturada por estas medidas. Específicamente, los cambios en el tamaño cerebral relativo están principalmente asociados al crecimiento del neocortex, con la mayor parte del cambio en forma localizado en las áreas frontal y occipital. Además, en las especies que muestran este crecimiento relativo del neocortex, el tallo encefálico cambia su posición hacia una orientación más ventral (Figura 8.4b). Por lo tanto, aunque la aproximación aquí utilizada (basada en moldes endocraneanos virtuales y métodos morfogeométricos) solo permitió la cuantificación de la morfología cerebral externa, los resultados muestran que ésta puede aportar información valiosa que de otra manera podría ser ignorada, ya que cambios correlacionados en el tamaño y posición relativa de las estructuras cerebrales, como los descritos anteriormente, no pueden ser cuantificados con facilidad apelando solo a mediciones de tamaño o volumen (relativo o absoluto).

Los resultados revelaron también que, si bien existe una marcada estructuración filogenética en la variación de la forma cerebral, varios clados de platirrininos presentan

morfologías cerebrales convergentes, sugiriendo la existencia de factores ecológicos o de procesos no neutrales estructurando esta variación (Losos, 2011). Además, los resultados de la selección de modelos indicaron que más allá de esta clara estructuración filogenética, la diversificación de la forma cerebral en platirrininos puede ser explicada mediante un modelo de cambios de pico adaptativo en un paisaje macroevolutivo a óptimos únicos y compartidos, definidos principalmente por una hipótesis ecológica multifactorial. Particularmente, los resultados indicaron que la diversificación fenotípica de los platirrininos podría haber ocurrido en al menos dos etapas: una diferenciación temprana (*e.g.* entre familias) en un paisaje adaptativo definido principalmente por la estrategia alimentaria (asociada a adaptaciones dietarias, comportamentales y morfológicas; Rosenberger, 1992), seguida por varios cambios, a nivel de subfamilias, a picos adaptativos compartidos definidos por el tamaño del grupo social, generando convergencia en la forma cerebral. El primer estadio podría asociarse en parte a los cambios en forma representados por el CP2, que muestra un fuerte patrón de diversificación temprana similar, por ejemplo, al de la masa corporal (Figura 8.6; ver también Capítulo 6). La aparente asociación entre esta parte de la variación en la morfología cerebral y la ocupación de nichos ecológicos podría deberse a la acción directa de la selección sobre el rasgo o, alternativamente, a la existencia de *constraints* del desarrollo, por ejemplo asociaciones alométricas. Sin embargo, solo se encontró un efecto limitado de los cambios en tamaño sobre el CP2 (25 % de varianza explicada; Tabla 8.3), por lo que los *constraints* podrían no jugar un papel significativo. No obstante, no se puede descartar la existencia de otros cambios correlacionados afectando la forma cerebral. Por ejemplo, la integración con la morfología del esqueleto facial, la cual podría reflejar la acción de factores ecológicos (ver Capítulo anterior), podría ser responsable de la señal ecológica observada en parte de la forma cerebral.

Como se mencionó, los resultados sugieren que, luego de la divergencia inicial, el cambio hacia picos adaptativos compartidos por parte de algunos clados al nivel de subfamilias, generando convergencia fenotípica en ciertos aspectos de la forma cerebral (*e.g.* la expansión del neocortex y el incremento correlacionado en el tamaño cerebral relativo; Figura 8.5), podría ser una de las principales características de la evolución de la forma cerebral en platirrininos. Particularmente, un modelo que incorporó explícitamente la convergencia fenotípica en relación a los múltiples factores ecológicos probablemente representados por el tamaño de grupo (*e.g.* la complejidad social; Dunbar y Schultz, 2007) fue favorecido fuertemente por sobre otros modelos no convergentes. En este sentido, trabajos recientes han sugerido que la convergencia fenotípica podría ser frecuente en radiaciones macroevolutivas (Mahler *et al.*, 2013; Moen *et al.*, 2013; Grundler y Rabosky, 2014), aunque este fenómeno se observaría típicamente en radiaciones donde las especies convergentes han evolucionado aisladas geográficamente unas de otras. Aunque algunos modelos teóricos (Scheffer y van Nes, 2006) y ejemplos empíricos (Muschick *et al.*, 2012) describen la evolución de fenotipos convergentes en la

misma área geográfica, esto se produciría en general en comunidades donde el número de especies excede ampliamente el número de nichos ecológicos disponibles.

Alternativamente, los resultados aquí presentados sugieren que la convergencia en la forma del cerebro se produjo probablemente en un estadio tardío de la radiación (como se describió anteriormente), solo después de haberse producido divergencia en otras dimensiones del espacio ecológico. Este escenario podría estar de acuerdo con ciertos ejemplos y modelos generales de radiación adaptativa en vertebrados (Losos, 2010; Streelman y Danley, 2003), en donde la diversificación de los clados se produciría por etapas, primero divergiendo, por ejemplo, en rasgos que facilitan la explotación diferencial del macrohábitat (*e.g.* la masa corporal en el caso de los platirrinos; ver Capítulo 6), y luego dándose una partición secuencial más fina de las dimensiones del nicho (*e.g.* el microhábitat, especializaciones dietarias, comportamentales, etcétera). En el caso de los platirrinos, los resultados sugieren que una de estas dimensiones de divergencia tardía podría estar representada por la complejidad de las interacciones sociales, es decir, una dimensión cognitiva del nicho. En relación a esto, los fenotipos convergentes muestran (aunque no exclusivamente) cambios en la forma cerebral que se relacionan con un mayor grado de encefalización, particularmente un fuerte aumento del tamaño relativo del neocortex. Dado que en los primates el tamaño cerebral aumenta isométricamente con el número de células (Herculano-Houzel *et al.*, 2007), las estructuras del cerebro que presentan un mayor tamaño relativo tendrían una mayor capacidad computacional relativa (Smaers y Soligo, 2013), lo que indicaría un incremento en las capacidades cognitivas asociadas al crecimiento del neocortex en las especies convergentes. En este sentido, los resultados sugieren que la “Hipótesis del Cerebro Social”, que sostiene que el neocortex grande de los primates evolucionó en respuesta a las demandas cognitivas emanadas de vivir en grupos sociales complejos (Dunbar, 1992; Dunbar y Schultz, 2007), puede ser de importancia para comprender, en un contexto macroevolutivo y ecológico, el surgimiento de fenotipos altamente encefalizados, así como también los factores que generan convergencia en la forma cerebral entre especies de primates. Por otra parte, en el caso de *Saimiri*, que resulta el género más encefalizado y que los resultados muestran que ocupa un pico adaptativo particular, factores adicionales a los considerados anteriormente podrían estar impulsando su evolución.

Resumiendo, en este capítulo se analizó el proceso de diversificación de la morfología cerebral en los platirrinos. Los resultados mostraron que la forma cerebral probablemente constituye un rasgo fenotípico ecológicamente relevante en la radiación adaptativa de este grupo de primates, y particularmente, que la evolución de aspectos específicos de la morfología cerebral probablemente permitieron la explotación de dimensiones adicionales del espacio ecológico del clado. En conjunto, los resultados aquí presentados indican que la evolución de la forma cerebral podría ser de relevancia para comprender otras radiaciones evolutivas tanto en primates como en vertebrados en general.

[9]

Consideraciones finales



El objetivo general de estas tesis fue investigar el proceso de diversificación evolutiva de los primates platirrinos, una radiación antigua ocurriendo durante los últimos 25-35 Ma de manera aislada en Centro y Sudamérica y que dio origen a una notable diversidad biológica. Trabajos previos han sugerido que este proceso de diversificación puede atribuirse a una “radiación adaptativa” ocurriendo en el tiempo profundo, donde la principal diferenciación ecomorfológica del clado se habría originado rápidamente al inicio de la radiación, caracterizándose los estadios posteriores por una marcada estasis evolutiva (la Hipótesis de los Linajes Largos, Rosenberger *et al.*, 2009). Sin embargo, hasta la fecha la radiación evolutiva de los platirrinos no fue investigada de forma exhaustiva utilizando métodos cuantitativos que permitan caracterizar la dinámica macroevolutiva del clado, particularmente en relación a las dos dimensiones principales de la diversidad biológica: la diversidad de especies y la disparidad fenotípica.

De acuerdo al modelo clásico de radiación adaptativa, se espera una acumulación rápida de especies al inicio de la radiación, seguida de una caída en las tasas de originación de linajes. Trabajos previos sugirieron que los platirrinos se ajustan a esta expectativa. Sin embargo, los resultados presentados en esta Tesis a partir de una aproximación basada en el modelado matemático del proceso de acumulación de linajes y en el análisis del registro fósil muestran que los platirrinos no presentan un patrón de diversificación de especies inicialmente rápida. Contrariamente, se encontró una dinámica macroevolutiva compleja caracterizada por procesos clado-específicos, donde algunos linajes presentan elevadas tasas de extinción y de recambio de especies. Si bien se obtuvo una filogenia molecular que muestra la existencia de ramas cortas dando origen a los principales linajes (familias y subfamilias), similarmente a otros trabajos y sugiriendo una invasión rápida de los nichos vacíos, los resultados apuntan a que tanto la extensión temporal como geográfica de la radiación podrían ser factores moldeando el patrón complejo observado. Esto sugiere que la diversificación del clado en cuanto al número de linajes no puede ser entendida como resultado de un único evento o proceso ocurriendo en el pasado remoto, si no como resultado de una combinación de procesos temporal y filogenéticamente variados.

Por otra parte, el modelo de radiación adaptativa predice la diversificación temprana de caracteres fenotípicos ecológicamente relevantes asociados a la ocupación de nichos ecológicos novedosos. En esta Tesis se analizaron una serie de rasgos que tienen una potencial relevancia ecológica en los primates: la masa corporal, la morfología craneana y la morfología cerebral. Los resultados aquí presentados muestran, de manera general, un patrón común para estos rasgos caracterizado por una marcada diversificación rápida al inicio de la radiación, seguida de estasis. Este patrón se ajusta notoriamente a la expectativa del modelo de radiación adaptativa y al escenario de estasis ecomorfológica prolongada planteada por algunos autores (*e.g.* Rosenberger, 1992). Particularmente, la masa corporal muestra un patrón de diversificación temprana muy fuerte, y que el análisis de modelos evolutivos mostró que podría asociarse, de

acuerdo al modelo ecomorfológico y filogenético de Rosenberger, a la ocupación de nichos ecológicos asociados a diversas “estrategias alimentarias”, donde la dieta (su composición) y la locomoción serían, entre otras, las principales variables definiendo estos nichos. Este resultado se contrapone con otras hipótesis que sugirieron que la dieta es el principal factor ecológico impulsando la diversificación adaptativa de la masa corporal de los platirrinos (Marroig y Cheverud, 2001, 2005).

Estos autores plantearon a su vez que estos cambios en la masa corporal asociados a la dieta habrían impulsado la diversificación alométrica de la morfología craneana. En este sentido, los resultados de esta Tesis contradicen fuertemente esta interpretación, ya que muestran que el patrón de diversificación temprana de la forma craneana no se asocia a variables ecológicas particulares (especialmente la dieta), ni tampoco puede ser explicado exclusivamente por cambios alométricos, los cuales juegan un rol menor. Particularmente, se mostró que la forma craneana presenta un patrón de diversificación complejo, donde sus distintas regiones (*e.g.* cara y neurocráneo) presentan dinámicas propias que podrían responder a combinaciones específicas de factores tanto ecológicos como del desarrollo (*e.g.* *constraints*, alometría, etcétera). A su vez, la forma cerebral, rasgo que influye sobre la morfología neurocraneana, muestra también una dinámica propia. Notablemente, los resultados de esta Tesis sugieren que este rasgo se habría diversificado en etapas, primero de forma acoplada a la diversificación ecomorfológica inicial del clado y posteriormente respondiendo a factores ecológicos específicos (*e.g.* la socialidad) generando convergencia morfológica.

En conjunto, los resultados de esta Tesis indican que los rasgos fenotípicos aquí estudiados presentan un patrón común de diversificación temprana, probablemente impulsada por la presencia de una oportunidad ecológica al inicio de la radiación. Sin embargo, se muestra también que existen dinámicas propias para cada rasgo, donde una multiplicidad de factores parecen haber interactuado a lo largo del tiempo para dar forma a la diversidad observada hoy en día. Particularmente, a diferencia de algunos trabajos previos, se muestra que no existe un factor único o preponderante que pueda dar cuenta de la diversificación fenotípica en el clado (*e.g.* la dieta o factores alométricos).

Este trabajo es el primero en abordar, en un mismo marco y de manera integradora, el estudio simultáneo de numerosas características del proceso de diversificación de los platirrinos. Específicamente, a través de una aproximación cuantitativa basada en métodos comparativos filogenéticos y de la morfometría geométrica, se obtuvieron resultados que resaltan la notable complejidad de este proceso. Tomando los resultados en conjunto, esta Tesis presenta una imagen ampliada y novedosa de la diversificación evolutiva de los platirrinos respecto al conocimiento existente previamente. Particularmente, mientras que se observa un patrón de elevado recambio de linajes junto a una acumulación constante de diversidad específica, la diversificación fenotípica se caracteriza por un patrón de evolución inicialmente rápida seguida de estasis, indicando que la divergencia ecomorfológica y de especies se

encuentran desacopladas en los platirrininos. Además, como se mencionó anteriormente, cada rasgo fenotípico analizado muestra particularidades de una dinámica propia.

Los resultados presentados en este trabajo de Tesis además de resaltar las características excepcionales de la evolución de los platirrininos, apuntan a una serie de perspectivas futuras para el estudio del origen y mantenimiento de la diversidad en el clado. Por un lado, la dinámica compleja y clado-específica en la originación de linajes encontrada en este trabajo señala posibles nuevas direcciones de investigación en donde se evalúe el rol que diversos factores tanto bióticos como abióticos podrían tener en el proceso de especiación-extinción del clado. Por ejemplo, ciertas características comportamentales podrían impactar en la tasa de especiación de determinados linajes, mientras que el grado de especialización ecológica podría aumentar la susceptibilidad a la extinción en otros. Además, factores abióticos como la dinámica de formación de ríos en la cuenca amazónica o el cambio climático podrían afectar diferencialmente las tasas de diversificación. Nuevos desarrollos conceptuales y metodológicos prometen abrir una nueva era de estudios en este sentido.

Por otro lado, las diferentes historias evolutivas descritas para cada rasgo fenotípico analizado apuntan a la necesidad de profundizar en el estudio de los factores impulsando o limitando la diversificación de rasgos morfológicos a escala macroevolutiva. En este sentido, la integración evolutiva entre rasgos fenotípicos es un aspecto que no fue abordado en profundidad en este trabajo pero que podría tener impacto en la diversificación fenotípica. Futuros estudios permitirán caracterizar y evaluar el rol que la integración morfológica podría tener sobre este proceso. A la vez, el desarrollo de modelos evolutivos más sofisticados permitirá en futuros estudios un análisis más detallado de la asociación entre diversificación fenotípica y factores ecológicos.

[]

Anexo

—

Tabla A1 – Lista de ejemplares craneanos incluidos en los capítulos 7 y 8 de esta Tesis. Se indica la colección de proveniencia, el número de individuo, la asignación taxonómica, el sexo y la estructura medida.

Museo	Ejemplar	Especie	Sexo	Cráneo	Endocráneo
MNRJ	2695	<i>Aotus nigriceps</i>	F	x	x
MNRJ	2697	<i>Aotus nigriceps</i>	M	x	x
MNRJ	30181	<i>Callicebus personatus</i>	M	x	x
MNRJ	21051	<i>Callicebus personatus</i>	F	x	x
MNRJ	5764	<i>Callithrix jacchus</i>	F	x	x
MNRJ	5692	<i>Callithrix jacchus</i>	M	x	x
MNRJ	30219	<i>Leontopithecus rosalia</i>	ND	x	x
MNRJ	30220	<i>Leontopithecus rosalia</i>	F	x	x
MNRJ	5937	<i>Saguinus fuscicollis</i>	M	x	x
MNRJ	5934	<i>Saguinus fuscicollis</i>	F	x	x
MNRJ	20563	<i>Saimiri sciureus</i>	M	x	x
MNRJ	20592	<i>Saimiri sciureus</i>	M	x	x
MNRJ	24104	<i>Brachyteles hypoxantus</i>	ND	x	x
MNRJ	30188	<i>Brachyteles arachnoides</i>	M	x	x
MNRJ	2445	<i>Cacajao calvus</i>	M	x	x
MNRJ	2444	<i>Cacajao calvus</i>	F	x	x
MNRJ	23108	<i>Chiropotes satanas</i>	ND	x	x
MNRJ	5974	<i>Pithecia pithecia</i>	M	x	x
MNRJ	2699	<i>Aotus vociferans</i>	F	x	x
MNRJ	2698	<i>Aotus nigriceps</i>	M	x	x
MNRJ	2479	<i>Callicebus personatus</i>	M	x	x
MNRJ	5694	<i>Callithrix jacchus</i>	M	x	x
MNRJ	10195	<i>Callithrix aurita</i>	F	x	x
MNRJ	3963	<i>Leontopithecus rosalia</i>	M	x	x
MNRJ	188	<i>Leontopithecus rosalia</i>	F	x	x
MNRJ	24797	<i>Saguinus fuscicollis</i>	F	x	x
MNRJ	5939	<i>Saguinus fuscicollis</i>	M	x	x
MNRJ	20564	<i>Saimiri sciureus</i>	M	x	x
MNRJ	20562	<i>Saimiri sciureus</i>	F	x	x
MNRJ	30189	<i>Brachyteles arachnoides</i>	M	x	x
MNRJ	24115	<i>Brachyteles arachnoides</i>	M	x	x
MNRJ	2447	<i>Cacajao calvus calvus</i>	F	x	x
MNRJ	2441	<i>Cacajao calvus calvus</i>	F		x
MNRJ	21509	<i>Chiropotes chiropotes</i>	M	x	x
MNRJ	2909	<i>Chiropotes chiropotes</i>	M	x	x
MNRJ	20573	<i>Pithecia pithecia</i>	M	x	x
MNRJ	3310	<i>Pithecia pithecia</i>	F	x	x
MNRJ	2696	<i>Aotus nigriceps</i>	F	x	x
MNRJ	21052	<i>Callicebus personatus</i>	F	x	x
MNRJ	21054	<i>Callicebus personatus</i>	F	x	x
MNRJ	10202	<i>Callithrix jacchus</i>	F	x	x
MNRJ	5760	<i>Callithrix jacchus</i>	F	x	x

Tabla A1 cont. – Lista de ejemplares craneanos incluidos en los capítulos 7 y 8 de esta Tesis. Se indica la colección de proveniencia, el número de individuo, la asignación taxonómica, el sexo y la estructura medida.

Museo	Ejemplar	Especie	Sexo	Cráneo	Endocráneo
MNRJ	3965	<i>Leontopithecus rosalia</i>	F	x	x
MNRJ	5940	<i>Saguinus fuscicollis</i>	M	x	x
MNRJ	23729	<i>Brachyteles hypoxanthus</i>	ND	x	x
MNRJ	30191	<i>Brachyteles arachnoides</i>	ND	x	x
MNRJ	5975	<i>Pithecia pithecia</i>	M	x	x
MNRJ	33607	<i>Ateles marginatus</i>	M	x	x
MNRJ	33606	<i>Ateles marginatus</i>	M	x	x
MNRJ	33608	<i>Ateles marginatus</i>	ND	x	x
MNRJ	11593	<i>Callicebus moloch</i>	M	x	x
MNRJ	133718	<i>Callicebus moloch</i>	ND	x	x
MNRJ	2437	<i>Cacajao melanocephalus</i>	M	x	x
MNRJ	2946	<i>Cacajao melanocephalus</i>	F	x	x
MNRJ	3324	<i>Pithecia irrorata</i>	ND	x	x
MNRJ	31192	<i>Pithecia irrorata</i>	F	x	x
MNRJ	23722	<i>Ateles marginatus</i>	M	x	x
MNRJ	21063	<i>Callicebus moloch</i>	F	x	x
MNRJ	21062	<i>Callicebus moloch</i>	M	x	x
MNRJ	8589	<i>Callithrix kuhlii</i>	F	x	x
MNRJ	8581	<i>Callithrix kuhlii</i>	M	x	x
MNRJ	4260	<i>Callithrix penicillata</i>	F	x	x
MNRJ	4265	<i>Callithrix penicillata</i>	M	x	x
MNRJ	8518	<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	M	x	x
MNRJ	24573	<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	F	x	x
MNRJ	23859	<i>Saguinus bicolor</i>	ND	x	x
MNRJ	23862	<i>Saguinus bicolor</i>	ND	x	x
MNRJ	20554	<i>Saguinus midas</i>	F	x	x
MNRJ	2843	<i>Saguinus midas</i>	M	x	x
MNRJ	23727	<i>Ateles paniscus</i>	F	x	x
MNRJ	23726	<i>Ateles paniscus</i>	F	x	x
MNRJ	23213	<i>Alouatta belzebul</i>	F	x	x
MNRJ	59684	<i>Cacajao melanocephalus</i>	ND	x	
MNRJ	2438	<i>Cacajao melanocephalus</i>	M	x	x
MNRJ	3314	<i>Pithecia irrorata</i>	F	x	x
MNRJ	23867	<i>Callicebus moloch</i>	F	x	x
MNRJ	8575	<i>Callithrix kuhlii</i>	M	x	x
MNRJ	8584	<i>Callithrix kuhlii</i>	M	x	x
MNRJ	4264	<i>Callithrix penicillata</i>	M	x	x
MNRJ	4266	<i>Callithrix penicillata</i>	M	x	x
MNRJ	311	<i>Callithrix penicillata</i>	ND	x	x
MNRJ	24572	<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	ND	x	
MNRJ	24576	<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	ND	x	x
MNRJ	24575	<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	ND	x	x

Tabla A1 cont. – Lista de ejemplares craneanos incluidos en los capítulos 7 y 8 de esta Tesis. Se indica la colección de proveniencia, el número de individuo, la asignación taxonómica, el sexo y la estructura medida.

Museo	Ejemplar	Especie	Sexo	Cráneo	Endocráneo
MNRJ	2864	<i>Saguinus bicolor</i>	ND	x	x
MNRJ	20552	<i>Saguinus midas</i>	F	x	x
MNRJ	20547	<i>Saguinus midas</i>	M	x	x
MNRJ	20544	<i>Saguinus midas</i>	F	x	x
MNRJ	2715	<i>Ateles paniscus</i>	M	x	x
MNRJ	33616	<i>Ateles chamek</i>	M	x	x
MNRJ	31325	<i>Alouatta belzebul</i>	M	x	x
MNRJ	23136	<i>Alouatta belzebul</i>	M	x	x
MNRJ	23137	<i>Alouatta belzebul</i>	M	x	
MNRJ	3329	<i>Pithecia irrorata</i>	ND	x	x
MNRJ	3318	<i>Pithecia irrorata</i>	M	x	x
MNRJ	2839	<i>Mico humeralifer</i>	M	x	x
MNRJ	2845	<i>Mico argentatus</i>	F	x	x
MNRJ	5537	<i>Callicebus donacophilus</i>	M	x	x
MNRJ	5948	<i>Mico chrysoleucus</i>	M	x	
MNRJ	5949	<i>Mico chrysoleucus</i>	M	x	x
MNRJ	5950	<i>Mico chrysoleucus</i>	F	x	x
MNRJ	5952	<i>Mico chrysoleucus</i>	F	x	x
MNRJ	11574	<i>Mico argentatus</i>	M	x	x
MNRJ	11577	<i>Mico argentatus</i>	M	x	x
MNRJ	11910	<i>Cebuella pygmaea</i>	M		x
MNRJ	21059	<i>Callicebus donacophilus</i>	M	x	x
MNRJ	21060	<i>Callicebus donacophilus</i>	F	x	x
MNRJ	21206	<i>Cebus robustus</i>	F	x	x
MNRJ	21207	<i>Cebus robustus</i>	M	x	x
MNRJ	23826	<i>Mico argentatus</i>	M	x	x
MNRJ	23846	<i>Saguinus mystax</i>	F	x	x
MNRJ	23853	<i>Saguinus mystax</i>	F	x	x
MNRJ	23854	<i>Saguinus mystax</i>	M	x	x
MNRJ	2732	<i>Alouatta caraya</i>	M	x	x
MNRJ	2762	<i>Alouatta caraya</i>	F	x	x
MNRJ	2783	<i>Cebuella pygmaea</i>	ND	x	x
MNRJ	2947	<i>Alouatta macconelli</i>	M	x	x
MNRJ	3010	<i>Saimiri ustus</i>	ND		x
MNRJ	5550	<i>Callicebus donacophilus</i>	M	x	x
MNRJ	5935	<i>Saguinus mystax</i>	M	x	x
MNRJ	5941	<i>Saguinus mystax</i>	M	x	
MNRJ	6040	<i>Alouatta seniculus</i>	M	x	x
MNRJ	7650	<i>Aotus nigriceps</i>	ND	x	x
MNRJ	11918	<i>Aotus nigriceps</i>	F	x	
MNRJ	21046	<i>Aotus azarae</i>	F	x	x
MNRJ	21209	<i>Cebus robustus</i>	F	x	x

Tabla A1 cont. – Lista de ejemplares craneanos incluidos en los capítulos 7 y 8 de esta Tesis. Se indica la colección de proveniencia, el número de individuo, la asignación taxonómica, el sexo y la estructura medida.

Museo	Ejemplar	Especie	Sexo	Cráneo	Endocráneo
MNRJ	23215	<i>Cebus robustus</i>	M	x	x
MNRJ	23719	<i>Saimiri boliviensis</i>	ND	x	x
MNRJ	28487	<i>Callicebus brunneus</i>	F	x	x
MNRJ	28488	<i>Callicebus brunneus</i>	F	x	x
MNRJ	28489	<i>Callicebus brunneus</i>	M	x	x
MNRJ	11943	<i>Saimiri sciureus</i>	M	x	x
MNRJ	11944	<i>Saimiri sciureus</i>	M	x	x
MNRJ	11948	<i>Saimiri sciureus</i>	F	x	x
MNRJ	11949	<i>Saimiri sciureus</i>	F	x	x
MNRJ	23720	<i>Saimiri boliviensis</i>	F		x
MNRJ	28491	<i>Saimiri ustus</i>	M		x
MZUSP	5506	<i>Saimiri boliviensis</i>	F	x	
MZUSP	8912	<i>Chiropotes satanas</i>	F	x	
MZUSP	11518	<i>Aotus azarae</i>	M	x	
MZUSP	11523	<i>Aotus azarae</i>	M	x	
MZUSP	1867	<i>Callithrix aurita</i>	F	x	
MZUSP	5280	<i>Ateles chamek</i>	M	x	
MZUSP	11355	<i>Callimico goeldii</i>	ND	x	x
USNM	79400	<i>Alouatta palliata</i>	F	x	x
USNM	177545	<i>Alouatta pigra</i>	M	x	x
USNM	240407	<i>Alouatta palliata</i>	M		x
USNM	257404	<i>Alouatta palliata</i>	F	x	x
USNM	281665	<i>Alouatta seniculus</i>	M	x	x
USNM	281667	<i>Alouatta seniculus</i>	F	x	x
USNM	290565	<i>Alouatta palliata</i>	F	x	x
USNM	292172	<i>Alouatta pigra</i>	F	x	x
USNM	518252	<i>Alouatta guariba</i>	F	x	x
USNM	518256	<i>Alouatta guariba</i>	M	x	x
USNM	546243	<i>Alouatta macconnelli</i>	F	x	x
USNM	546248	<i>Alouatta macconnelli</i>	M	x	x
USNM	281571	<i>Cebus albifrons</i>	M	x	x
USNM	338956	<i>Cebus apella</i>	F	x	x
USNM	338957	<i>Cebus apella</i>	F	x	x
USNM	338958	<i>Cebus apella</i>	M	x	x
USNM	291064	<i>Ateles geofroyii</i>	F	x	x
USNM	337702	<i>Ateles geofroyii</i>	M	x	x
USNM	406593	<i>Chiropotes chiropotes</i>	F	x	x
USNM	518225	<i>Chiropotes satanas</i>	M	x	x
USNM	461931	<i>Lagothrix lagotricha</i>	F	x	x
USNM	545880	<i>Lagothrix lagotricha</i>	M	x	x
USNM	284940	<i>Cebus capucinus</i>	F	x	x
USNM	291224	<i>Cebus capucinus</i>	M	x	x

Tabla A1 cont. – Lista de ejemplares craneanos incluidos en los capítulos 7 y 8 de esta Tesis. Se indica la colección de proveniencia, el número de colección, la asignación taxonómica, el sexo y la estructura medida.

Museo	Ejemplar	Especie	Sexo	Cráneo	Endocráneo
USNM	291227	<i>Cebus capucinus</i>	F	x	x
USNM	291228	<i>Cebus capucinus</i>	M	x	x
KUPRI	7127	<i>Ateles geoffroyi</i>	M	x	
KUPRI	1500	<i>Pithecia monachus</i>	M	x	x
KUPRI	681	<i>Lagothrix lagotricha</i>	M	x	x
KUPRI	982	<i>Pithecia monachus</i>	ND	x	x
KUPRI	4646	<i>Pithecia monachus</i>	ND	x	x
KUPRI	8145	<i>Ateles geoffroyi</i>	F	x	x
KUPRI	683	<i>Lagothrix lagotricha</i>	F	x	
KUPRI	4690	<i>Brachyteles arachnoides</i>	ND	x	x
KUPRI	1712	<i>Ateles paniscus</i>	ND	x	x
KUPRI	1766	<i>Ateles geoffroyi</i>	M		x
KUPRI	4689	<i>Brachyteles arachnoides</i>	ND	x	x
KUPRI	690	<i>Alouatta palliata</i>	F	x	x
KUPRI	640	<i>Alouatta caraya</i>	F	x	x
KUPRI	4733	<i>Alouatta guariba</i>	M	x	x
KUPRI	2579	<i>Alouatta caraya</i>	M	x	
KUPRI	686	<i>Lagothrix lagotricha</i>	F	x	x
KUPRI	673	<i>Cebus albifrons</i>	F	x	x
KUPRI	674	<i>Cebus albifrons</i>	M	x	x
KUPRI	8196	<i>Cebus albifrons</i>	F	x	x
KUPRI	688	<i>Pithecia monachus</i>	ND	x	x
MACN	25.205	<i>Aotus azarae</i>	ND	x	x
MACN	45.24	<i>Aotus azarae</i>	ND		x
MACN	50.167	<i>Ateles chamek</i>	ND		x
MACN	50.163	<i>Ateles chamek</i>	ND		x
MACN	13.228	<i>Saimiri boliviensis</i>	ND		x
MACN	14210	<i>Saimiri boliviensis</i>	M	x	x

Tabla A2 – Lista de taxa considerados como potenciales especies para incluirlas en el análisis filogenético y las claves de acceso a Genbank para cada secuencia utilizada en el mismo. También se indican los taxa para los que se usaron datos de Perelman et al., (2011) y Wildman et al., (2009). Subrayadas se indican los 26 taxa excluidos del análisis debido a la baja distancia molecular en CytB que presentaban. Se retuvo un solo representante por cada grupo de taxa que presentó bajas distancias moleculares intragenéricas. Otro cuatro taxa fueron excluidos por la gran cantidad de datos faltantes (en **negrita**).

Taxa	CytB	12s	16s	COxII	IRBP	RAG1	E-Globin	Perelman et al., 2011	Wildman et al., 2009
<i>Alouatta belzebul</i>	AY374354.2				U18602.1	HM759097.1	L25370.1	x	
<i>Alouatta caraya</i>	DQ350636.1			AF181086.1		HM759098.1		x	x
<i>Alouatta fusca</i>	AF289987.1							x	
<i>Alouatta palliata aequatorialis</i>	AY065883.1	AF069964.1		L22774.1					<i>A. palliata</i>
<u><i>Alouatta palliata coibensis</i></u>	AY065881.1					AY065910.1			
<u><i>Alouatta palliata palliata</i></u>	AY065880.1		U38997.1			HM759099.1			
<u><i>Alouatta palliata trabeata</i></u>	AY065882.1								
<i>Alouatta pigra</i>	AY065885.1					AY065909.1			
<i>Alouatta sara</i>	AY065887.1					HM759100.1		x	
<i>Alouatta macconnelli</i>	AJ489759.1								
<i>Alouatta seniculus seniculus</i>	AF289982.1	AF069975.1		AF054299.1		AY065911.1	L25367.1		
<i>Aotus azarae</i>	DQ098863.1	AF420045.1	AF420045.1	DQ321670.1	U18601.1	HM759102.1	L25371.1	x	
<i>Aotus azarae boliviensis</i>						HM759103.1		x	
<u><i>Aotus azarae infulatus</i></u>	HQ005494.1			DQ321668.1		HM759101.1		x	
<i>Aotus griseimembra</i>	DQ098872.1			DQ321661.1		HM759104.1		x	
<i>Aotus lemurinus</i>	HQ005506.1		FJ785421.1						x
<i>Aotus nancymae</i>	AJ489745.1			AF352254.1	U18604.1	HM759105.1		x	
<i>Aotus nigriceps</i>	HQ005498.1			AF352258.1					
<i>Aotus trivirgatus</i>	HQ005499.1	AF069977.1	AB107211.1	HQ005480.1		HM759106.1		x	
<i>Aotus vociferans</i>	HQ005502.1			AF352259.1					
<i>Ateles belzebuth</i>	FJ785422.1		FJ785422.1		U18603.1	HM759107.1	L25369.1	x	x
<i>Ateles geoffroyi frontatus</i>	HM222708.1		AB116026.1	AF216234.1			L25368.1	x	
<u><i>Ateles geoffroyi ornatus</i></u>	AY065903.1			AF216233.1		AY065917.1			
<u><i>Ateles geoffroyi vellerosus</i></u>	AY065900.1					AY065918.1			
<i>Ateles hybridus</i>						HM759111.1		x	

Tabla A2 – Continuación.

Taxa	CytB	12s	16s	COxII	IRBP	RAG1	E-Globin	Perelman <i>et al.,</i> 2011	Wildman <i>et al.,</i> 2009
<i>Ateles fusciceps</i>		AY012132.1	AY011164.1	AF216232.1	JN414808.1	JN414940.1		x	
<i>Ateles chamek</i>				AF216242.1		HM759108.1		x	
<i>Ateles paniscus</i>				AF216250.1	AJ313474.1	HM759112.1		x	
<i>Brachyteles arachnoides</i>	AF289989.1	AF069979.1	DQ078115.1		U18605.1	HM759083.1	L25366.1	x	x
<i>Brachyteles hypoxanthus</i>				DQ118291.2		HM759084.1		x	
<i>Cacajao ayresi</i>	EU560410.1								
<i>Cacajao calvus calvus</i>	FJ531658.1				U19748.1	HM759113.1	L25365.1	x	<i>C. calvus</i> <i>rubicundus</i>
<i>Cacajao calvus</i> <i>novaesi</i>	FJ531666.1								
<i>Cacajao calvus</i> <i>rubicundus</i>	FJ531653.1								
<i>Cacajao calvus</i> <i>ucayalii</i>	FJ531662.1								
<i>Cacajao hosomi</i>	EU560412.1								
<i>Cacajao melanocephalus</i>	FJ531649.1					HM759114.1		x	
<i>Callicebus donacophilus</i>	FJ785423.1		FJ785423.1	JN161056.1		HM759135.1		x	
<i>Callicebus hoffmannsi</i>	AF524885.1								
<i>Callicebus moloch</i>	AF524887.1	AF069980.1	U38999.1		U18609.1	HM759136.1	L25362.1	x	
<i>Callicebus personatus</i> <i>nigrifrons</i>	AF524884.1					HM759137.1		x	
<i>Callicebus personatus</i> <i>personatus</i>	AF289988.1					HM759138.1		x	x
<i>Callicebus torquatus</i> <i>lugens</i>	DQ337712.1								
<i>Callicebus torquatus</i> <i>torquatus</i>	AF524890.2				U18613.1		L25359.1		x
<i>Callicebus brunneus</i>						HM759132.1		x	
<i>Callicebus caligatus</i>						HM759133.1		x	
<i>Callicebus cupreus</i>								x	
<i>Callicebus coimbrai</i>						HM759134.1		x	
<i>Callimico goeldii</i>	AF245089.1	AF069981.1	FJ769144.1	AY118175.1	U19749.1	HM759087.1	L25364.1	x	x
<i>Callithrix geoffroyi</i>	HM368005.1			AY118192.1	U70996.1	HM759089.1	U97029.1	x	
<i>Callithrix penicillata</i>	AF245047.1			AY118195.1		HM759092.1		x	
<i>Callithrix jacchus</i>	AF295586.1	AF069982.1	AB107213.1	AY434078.1	U18606.1	HM759090.1	L25363.1	x	
<i>Callithrix kuhlii</i>	AF245048.1			AY118193.1		HM759091.1		x	
<i>Callithrix aurita</i>	AF245049.1			AY118188.1				x	
<i>Mico argentatus</i>	AF245050.1			AY118179.1	U70995.1	HM759088.1	U97025.1	x	

Tabla A2 – Continuación.

Taxa	CytB	12s	16s	COxII	IRBP	RAG1	E-Globin	Perelman <i>et al.,</i> 2011	Wildman <i>et al.,</i> 2009
<i>Mico mauesi</i>	AF245051.1		FJ769147.1	AY118187.1			U97024.1		
<i>Mico humeralifer</i>	AF245052.1		FJ769147.2	AY118184.1	U70997.1	HM759096.1	U97024.1	x	
<i>Cebuella pygmaea</i>	AF245081.1	AF069983.1	U39002.1	AY118176.1	U19750.1	HM759093.1	L25361.1	x	
<i>Cebus apella</i>	FJ529104.1	JN400566.1	JN380205.1		AJ313473.1	HM759116.1		x	x
<i>Cebus libidinosus</i>									
<i>paraguayanus</i>	FJ529064.1			AF181089.1					
<i>Cebus flavius</i>	JN835286.1								
<i>Cebus nigrinus nigrinus</i>	JN409334.1	JN400578.1							
<i>Cebus nigrinus robustus</i>	JN409301.1	JN400584.1		AF181088.1		HM759118.1		x	
<i>Cebus olivaceus</i>	FJ529107.1	JN400580.1			U18611.1	HM759117.1	U18610.1	x	
<i>Cebus xanthosternos</i>	FJ460174.1					HM759119.1		x	
<i>Cebus capucinus</i>	JN409307.1	JN400568.1		JF735256.1				x	
<i>Cebus albifrons</i>	FJ529108.1	JN400561.1	NC_002763.1	EF999919.1	JN414809.1		M81409.1	x	
<i>Cebus libidinosus</i>	JN409300.1	JN400574.1							
<i>Cebus apella</i>									
<i>macrocephalus</i>	FJ529103.1								
<i>Chiropotes utahickae</i>	AY226185.1								
<i>Chiropotes chiropotes</i>	FJ531667.1					HM759121.1		x	
<i>Chiropotes satanas</i>		AF069966.1			U18612.1		L25360.1		x
<i>Chiropotes israelita</i>	AY226189.1					HM759120.1		x	
<i>Lagothrix lagotricha</i>	AY671799.1	AF069968.1	AF420049.1	AF216251.1	U18614.1	HM759086.1	L25358.1	x	x
<i>Lagothrix cana</i>				HM057593.1		HM759085.1		x	
<i>Leontopithecus rosalia</i>	AF245084.1	AF069969.1	U39006.1		AF362380.1	HM759095.1	L25357.1	x	
<i>Leontopithecus chrysomelas</i>					AF362379.1	HM759094.1		x	x
<i>Pithecia monachus</i>	FJ531668.1								
<i>Pithecia irrorata</i>	AY226183.1				U18615.1	HM759139.1	L25356.1	x	x
<i>Pithecia pithecia</i>		AF069971.1	U39007.1	JN161058.1		HM759140.1		x	
<i>Saguinus midas</i>	EU232712.1		EU497273.1		U19752.1	HM759126.1	L25355.1	x	x
<i>Saguinus labiatus</i>	HM367998.1		EU497289.1			HM759125.1		x	
<i>Saguinus oedipus</i>	HM368007.1	AF069973.1	FJ785424.1			HM759128.1		x	
<i>Saguinus imperator</i>	HM368020.1		EU497288.1						
<i>subgriseus</i>									<i>S. imperator</i>
<i>Saguinus graellsii</i>	HM368035.1								
<i>Saguinus weddelli</i>	HM368065.1								
<i>Saguinus fuscicollis</i>	HM368072.1		EU497285.1			HM759123.1		x	
<i>fuscicollis</i>									
<i>Saguinus fuscicollis</i>	HM368058.1								
<i>leucogenys</i>									
<i>Saguinus fuscicollis</i>	HM368008.1								
<i>nigrifrons</i>									

Tabla A2 – Continuación.

Taxa	CytB	12s	16s	COxII	IRBP	RAG1	E-Globin	Perelman <i>et al.</i> , 2011	Wildman <i>et al.</i> , 2009
<i>Saguinus fuscicollis</i> <i>illigeri</i>	HM368004.1								
<i>Saguinus fuscicollis</i> <i>lagonotus</i>	HM368049.1								
<i>Saguinus mystax</i> <i>mystax</i>	HM368073.1		EU497295.1			HM759127.1		x	
<i>Saguinus nigricollis</i> <i>nigricollis</i>	HM368075.1								
<i>Saguinus melanoleucus</i>	HM368078.1								
<i>Saguinus tripartitus</i>	HM368077.1			EF999917.1					
<i>Saguinus geoffroyi</i>	AF001931.1	AF069972.1	U39008.1			HM759124.1		x	
<i>Saguinus bicolor</i>			EU497280.1		U19753.1	HM759122.1		x	
<i>Saguinus martinsi</i>			EU497277.1					x	
<i>Saimiri boliviensis</i> <i>boliviensis</i>	HQ644339.1	JN400589.1	HQ644339.1	AF181090.1	U18617.1	HM759129.1	U18616.1	x	
<i>Saimiri boliviensis</i> <i>peruviensis</i>	EU232697.1								
<i>Saimiri oerstedii</i> <i>oerstedii</i>	HQ644337.1	JN400591.1	HQ644337.1			HM759130.1		x	
<i>Saimiri oerstedii</i> <i>citrinellus</i>	HQ644336.1								
<i>Saimiri ustus</i>	EU232708.1							x	
<i>Saimiri sciureus</i> <i>collinsi</i>	EU232710.1								
<i>Saimiri sciureus</i> <i>cassiquiarensis</i>	EU232694.1								
<i>Saimiri sciureus</i> <i>albigena</i>	EU232700.1								
<i>Saimiri sciureus</i> <i>macrodon</i>	EU232699.1								
<i>Saimiri sciureus</i>	HQ005510.1	JN400592.1	HQ644334.1	JN161061.1	U18619.1		U18618.1	x	x
<i>Pan troglodytes</i> <i>verus</i>	JF727217.3	JF727217.4	JF727217.5	JF727217.6		HM759079.1	M81361.1	x	<i>P.</i> <i>troglodytes</i>
<i>Homo sapiens</i>	GQ398489.2	GQ398489.3	GQ398489.4	GQ398489.5	J05253.1	HM759069.1	V00508.1	x	x
<i>Macaca mulatta</i>	JQ821843.1	JQ821843.2	JQ821843.3	JQ821843.4	AF057441.1	HM759037.1	M81364.1	x	x

Tabla A3 – Modelo de sustitución para cada secuencia utilizada en el análisis filogenético mediante BEAST.

Secuencias no codificantes de Wildman <i>et al.</i> (2009)	Modelo de sustitución
Xq221	GTR+G
1p311	GTR
10q231	HKY
8q231	GTR+G
6p223	GTR+G
2p223	HKY+I+G
5p15	HKY+G
10p12	HKY
3q22	HKY+G
3p13	GTR+G
1q313	GTR+G
Genes nucleares	Modelo de sustitución
IRBP	GTR+G+I
E-Globin	HKY+G
Genes mitocondriales	Modelo de sustitución
CytB	HKY+G+I
COxII	HKY+G
12s	GTR+G
16s	GTR+G
Genes seleccionados de Perelman <i>et al.</i> (2011)	Modelo de sustitución
AFF2	GTR+G
CNR1	HKY+I+G
FOXP1	GTR+G
MAPKAP1	GTR+G
NEGR1	GTR+G
NPAS3	GTR+G
NPAS3.2	GTR+G
RAG2	GTR+G
RPGRIP1	HKY+I+G
SGMS1	HKY+G
SIM1	HKY+G
ZIC3	HKY
DCTN2	GTR+G
POLA1	GTR+G
RAB6IP1	HKY+I+G

[]

Bibliografía

- A**ckermann RR, Cheverud JM (2004) Morphological integration in primate evolution. En *The Evolutionary Biology of Complex Phenotypes*, eds. Pigliucci M, Preston K (Oxford University Press, Oxford).
- Adams DC (2014) A generalized K statistic for estimating phylogenetic signal from shape and other high-dimensional multivariate data. *Syst Biol* 63(5):685–697.
- Adams DC, Otarola-Castillo E (2013) geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Meth Ecol Evol* 4:393–399.
- Adams DC, Rohlf FJ (2000) Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proc Natl Acad Sci USA* 97(8):4106–4111.
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE (2004) Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Ital J Zool* 71:5–16.
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE (2013) A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix* 24(1):7–14.
- Alfaro ME, Brock CD, Banbury BL, Wainwright PC (2009) Does evolutionary innovation in pharyngeal jaws lead to rapid lineage diversification in labrid fishes? *BMC Evol Biol* 9(1):1.
- Allen KL, Kay RF (2012) Dietary quality and encephalization in platyrrhine primates. *Proc R Soc B Biol Sci* 279(1729):715–721.
- Anapol F, Lee S (1994) Morphological adaptation to diet in platyrrhine primates. *Am J Phys Anthropol* 94(2):239–261.
- Antoine PO, Marivaux L, Croft DA, Billet G, Ganerød M *et al.* (2011) Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proc R Soc B Biol Sci* rspb20111732.
- B**arton RA (2006) Primate brain evolution: Integrating comparative, neurophysiological and ethological data. *Evol Anthropol* 15(6):224–236.
- Barton RA, Harvey PH (2000) Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature* 405(6790):1055–1058.
- Benton MJ (2015) Exploring macroevolution using modern and fossil data. *Proc R Soc B Biol Sci* 282(1810):20150569.

- Benton MJ, Donoghue PCJ, Asher RJ (2009) Calibrating and constraining molecular clocks. En *The Timetree of Life*, eds. Hedges SB, Kumar S (Oxford University Press, Oxford) p. 35–86.
- Bloch JJ, Woodruff ED, Wood AR, Rincon AF, Harrington AR *et al.* (2016) First North American fossil monkey and early Miocene tropical biotic interchange. *Nature* 533(7602):243–246.
- Blomberg SP, Garland T Jr. (2002) Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *J Evol Biol* 15:899–910.
- Blomberg SP, Garland T Jr., Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution* 57(4):717–745.
- Bokma F (2009) Problems detecting density–dependent diversification on phylogenies. *Proc R Soc B Biol Sci* 276(1659):993–994.
- Bond M, Tejedor MF, Campbell Jr KE, Chornogubsky L, Novo N *et al.* (2015) Eocene primates of South America and the African origins of New World monkeys. *Nature* 520(7548):538–541.
- Bookstein FL (1991) *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. (Cambridge University Press, Cambridge).
- Bookstein FL, Slice DE, Gunz P, Mitteroecker P (2004) Anthropology takes control of morphometrics. *Coll Antropologicum* 28(2):121–132.
- Burbrink FT, Chen X, Myers EA, Brandley MC, Pyron RA (2012) Evidence for determinism in species diversification and contingency in phenotypic evolution during adaptive radiation. *Proc R Soc B Biol Sci* 279(1748):4817–4826.
- Burnham, KP, Anderson DR (2004) Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol Meth Res* 33(2):261–304.
- Butler MA, King AA (2004) Phylogenetic comparative analysis: A modeling approach for adaptive evolution. *Am Nat* 164:683–695.
- C**artelle C, Hartwig WC (1996) A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proc Natl Acad Sci USA* 93(13):6405–6409.
- Chatterjee HJ, Ho SYW, Barnes I, Groves C (2009) Estimating the phylogeny and divergence times of primates using a supermatrix approach. *BMC Evol Biol* 9:259.

- Cheverud JM (1982) Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 499–516.
- Christiansen P, Wroe S (2007) Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology* 88(2):347–358.
- Clavel J, Escarguel G, Merceron G (2015) mvMORPH: An R package for fitting multivariate evolutionary models to morphometric data. *Meth Ecol Evol* 6(11):1311–1319.
- Cleland CE (2001) Historical science, experimental science, and the scientific method. *Geology* 29(11): 987–990.
- Cleland CE (2002) Methodological and epistemic differences between historical science and experimental science. *Philos Sci* 69(3):447–451.
- Cooke SB (2011) Paleodiet of extinct platyrrhines with emphasis on the Caribbean forms: three-dimensional geometric morphometrics of mandibular second molars. *Anat Rec* 294(12):2073–2091.
- Cooke SB, Rosenberger AL, Turvey S (2011) An extinct monkey from Haiti and the origins of the Greater Antillean primates. *Proc Natl Acad Sci USA* 108(7):2699–2704.
- Cressler CE, Butler MA, King AA (2015) Detecting adaptive evolution in phylogenetic comparative analysis using the Ornstein–Uhlenbeck model. *Syst Biol* 64(6):953–968.
- Curnoe D, Thorne A, Coate JA (2006) Timing and tempo of primate speciation. *J Evol Biol* 19(1):59–65.
- Cusimano N, Stadler T, Renner SS (2012) A new method for handling missing species in diversification analysis applicable to randomly or nonrandomly sampled phylogenies. *Syst Biol* 61:785–792.
- D**arwin C (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. (J. Murray, London).
- de Queiroz A, Gatesy J (2007) The supermatrix approach to systematics. *Trends Ecol Evol* 22(1): 34–41.
- de Winter W, Oxnard CE (2001) Evolutionary radiations and convergences in the structural organization of mammalian brains. *Nature* 409(6821):710–714.

Delson E, Rosenberger AL (1984) Are there any anthropoid primate living fossils?. En *Living fossils* p. 50–61 (Springer, New York).

Derryberry EP, Claramunt S, Derryberry G, Chesser RT, Cracraft J *et al.* (2011) Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution* 65(10):2973–2986.

dos Reis M, Inoue J, Hasegawa M, Asher RJ, Donoghue PCJ *et al.* (2012) Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. *Proc R Soc B Biol Sci* 279(1742):3491–3500.

Drummond AJ, Ho SYW, Phillips MJ, Rambaut A (2006) Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol* 4:e88.

Drummond AJ, Rambaut A (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evol Biol* 7:214.

Dunbar RIM (1992) Neocortex size as a constraint on group size in primates. *J Hum Evol* 22(6):469–493.

Dunbar RIM (1998) The social brain hypothesis. *Evol Anthropol* 6(5):178–190.

Dunbar RIM, Shultz S (2007) Evolution in the social brain. *Science* 317(5843):1344–1347.

Etienne RS, Haegeman B, Stadler T, Aze T, Pearson PN *et al.* (2011) Diversity–dependence brings molecular phylogenies closer to agreement with the fossil record. *Proc R Soc B Biol Sci* 279:1300–1309.

Fabre P–H, Rodrigues A, Douzery EJP (2009) Patterns of macroevolution among Primates inferred from a supermatrix of mitochondrial and nuclear DNA. *Mol Phylogenet Evol* 53(3):808–825.

Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *Am Nat* 125:1–15.

Felsenstein J (1988) Phylogenies and quantitative characters. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 445–471.

Fleagle JG (2013) *Primate adaptation and evolution* (Academic Press, Massachusetts).

Fleagle JG, Reed KE (1999) Phylogenetic and temporal perspectives on primate ecology. En *Primate Communities*, eds. Fleagle JG, Janson C, Reed K (Cambridge University Press, Cambridge).

- Foote M (2000) Origination and extinction components of taxonomic diversity: general problems. *Paleobiology* 26:74–102.
- Ford SM (1990) Locomotor adaptations of fossil platyrrhines. *J Hum Evol* 19(1–2):141–173.
- Ford SM, Davis LC (1992) Systematics and body size: implications for feeding adaptations in New World monkeys. *Am J Phys Anthropol* 88(4):415–468.
- Fouquet A, Gilles A, Vences M, Marty C, Blanc M *et al.* (2007) Underestimation of species richness in neotropical frogs revealed by mtDNA analyses. *PLoS ONE* 2(10):e1109.
- Freckleton RP, Cooper N, Jetz W (2011) Comparative methods as a statistical fix: the dangers of ignoring an evolutionary model. *Am Nat* 178(1):E10–E17.
- Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *Am Nat* 160(6):712–726.
- Futuyma DJ (1998) *Evolutionary Biology* (Sinauer Associates, Massachusetts).
- G**arland T Jr, Ives AR (2000) Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *Am Nat* 155(3):346–364.
- Gavrilets S (2014) Models of speciation: where are we now?. *J Hered* 105(S1):743–755.
- Gavrilets S, Losos JB (2009) Adaptive radiation: Contrasting theory with data. *Science* 323(5915):732–737.
- Givnish TJ (1997) Adaptive radiation and molecular systematics: Issues and approaches. En *Molecular evolution and adaptive radiation*. Eds. Givnish TJ, Sytsma KJ (Cambridge University Press, Cambridge). p. 1–54.
- Glor RE (2010) Phylogenetic insights on adaptive radiation. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41(1):251–70
- Gómez JM, Verdú M (2012) Mutualism with plants drives primate diversification. *Syst Biol* 61(4): 567–577.
- Goswami A, Smaers JB, Soligo C, Polly PD (2014) The macroevolutionary consequences of phenotypic integration: from development to deep time. *Phil Trans R Soc B* 369(1649):20130254.

- Gould SJ (1977) *Ontogeny and phylogeny* (Harvard University Press, Cambridge, MA).
- Gould SJ (2002) *The structure of evolutionary theory* (Harvard University Press, Cambridge, MA).
- Gower JC (1975) Generalized procrustes analysis. *Psychometrika* 40(1):33–51.
- Grafen A (1989) The phylogenetic regression. *Philos Trans R Soc Lond B* 326(1233):119–157.
- Groves C (2004) The what, why and how of primate taxonomy. *Int J Primat* 25(5):1105–1126.
- Groves C, Wilson DE, Reeder DM (2005). Order Primates. En *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Eds. Wilson DE, Reeder DM (JHU Press, Maryland).
- Groves CP (2001) *Primate taxonomy* (Smithsonian Institution Press, Washington).
- Grundler MC, Rabosky DL (2014) Trophic divergence despite morphological convergence in a continental radiation of snakes. *Proc R Soc B Biol Sci* 281(1787):20140413.
- Gunz P, Mitteroecker P (2013) Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix* 24:103e109.
- Gunz P, Mitteroecker P, Bookstein FL (2005) Semilandmarks in three dimensions. En *Modern morphometrics in physical anthropology*. Ed. Slice DE (Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York), p. 73–98.
- Gunz P, Mitteroecker P, Neubauer S, Weber GW, Bookstein FL (2009) Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *J Hum Evol* 57(1):48–62.
- H**alenar LB (2011) Reconstructing the locomotor repertoire of *Protopithecus brasiliensis*. I. Body size. *Anat Rec* 294(12):2024–2047.
- Halenar LB, Rosenberger AL (2013) A closer look at the “*Protopithecus*” fossil assemblages: new genus and species from Bahia, Brazil. *J Hum Evol* 65(4):374–390.
- Hall T (2004) BioEdit v.7.0.0. www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html.
- Hallgrímsson B, Willmore K, Dorval C, Cooper DM (2004) Craniofacial variability and modularity in macaques and mice. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 302(3):207–225.

- Hansen TF (1997) Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution* 51:1341–1351.
- Hansen TF, Martins EP (1996) Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: the correlation structure of interspecific data. *Evolution* 50:1404–1417.
- Harmon LJ, Losos JB, Davies JT, Gillespie RG, Gittleman JL *et al.* (2010) Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data. *Evolution* 64(8):2385–2396.
- Harmon LJ, Schulte JA, Larson A, Losos JB (2003) Tempo and mode of evolutionary radiation in iguanian lizards. *Science* 301(5635):961–964.
- Harmon LJ, Weir JT, Brock CD, Glor RE, Challenger W (2008) GEIGER: Investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24(1):129–131.
- Hartwig W, Meldrum DJ (2002) Miocene platyrrhines of the northern Neotropics. En *The primate fossil record*. Ed. Hartwig WC (Cambridge University Press, Cambridge)
- Hartwig W, Rosenberger AL, Norconk MA, Owl MY (2011) Relative brain size, gut size, and evolution in New World monkeys. *Anat Rec* 294(12):2207–2221.
- Hartwig WC, Cartelle C (1996) A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature* 381:307 – 311.
- Healy SD, Rowe C (2007) A critique of comparative studies of brain size. *Proc R Soc B Biol Sci* 274(1609):453–464.
- Herculano-Houzel S, Collins CE, Wong P, Kaas JH (2007) Cellular scaling rules for primate brains. *Proc Natl Acad Sci USA* 104(9):3562–3567.
- Hershkovitz P (1977) *Living New World monkeys (Platyrrhini): with an introduction to Primates* (University of Chicago Press, Chicago).
- Hodgson JA, Sterner KN, Matthews LJ, Burrell A, Jani RA *et al.* (2009) Successive radiations, not stasis, in the South American primate fauna. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:5534–5539.
- Hopkins MJ, Smith AB (2015) Dynamic evolutionary change in post-Paleozoic echinoids and the importance of scale when interpreting changes in rates of evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 112(12):3758–3763.

- Hoyos M, Bloor P, Defler T, Vermeer J, Röhe F *et al.* (2016) Phylogenetic relationships within the *Callicebus cupreus* species Group (Pitheciidae: Primates): Biogeographic and taxonomic implications. *Mol Phyl Evol* (en prensa).
- Huber R, Van Staaden MJ, Kaufman LS, Liem KF (1997) Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in African cichlids. *Brain Behav Evol* 50(3):167–182.
- I**ngram T, Mahler DL (2013) SURFACE: Detecting convergent evolution from comparative data by fitting Ornstein–Uhlenbeck models with stepwise Akaike information criterion. *Meth Ecol Evol* 4(5):416–425.
- International Union for Conservation of Nature (2016) IUCN Red List of Threatened Species, Version 2015.2. Disponible en www.iucnredlist.org. Accedido Octubre 2016.
- Iwaniuk AN, Wylie DRW (2007) Neural specialization for hovering in hummingbirds: hypertrophy of the pretectal nucleus lentiformis mesencephali. *J Comp Neurol* 500:211–221.
- J**ameson Kiesling NM, Soojin VY, Xu K, Sperone FG, Wildman DE (2015) The tempo and mode of New World monkey evolution and biogeography in the context of phylogenomic analysis. *Mol Phyl Evol* 82:386–399.
- Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19(2):101–108.
- Jönsson KA, Fabre PH, Fritz SA, Etienne RS, Ricklefs RE *et al.* (2012) Ecological and evolutionary determinants for the adaptive radiation of the Madagascan vangas. *Proc Natl Acad Sci USA* 109(17):6620–6625.
- K**ay RF (1975) The functional adaptations of primate molar teeth. *Am J Phys Anthropol* 43(2):195–215.
- Kay RF (1990) The phyletic relationships of extant and fossil Pitheciinae (Platyrrhini, Anthropeidea). *J Hum Evol* 19(1–2):175–208.
- Kay RF (2015) Biogeography in deep time – What do phylogenetics, geology, and paleoclimate tell us about early platyrrhine evolution?. *Mol Phyl Evol* 82:358–374.

- Kay RF, Cozzuol MA (2006) New platyrrhine monkeys from the Solimões Formation (late Miocene, Acre State, Brazil). *J Hum Evol* 50(6):673–686.
- Kay RF, Fleagle JG (2010) Stem taxa, homoplasy, long lineages, and the phylogenetic position of *Dolichocebus*. *J Hum Evol* 59(2):218–222.
- Kay RF, Fleagle JG, Mitchell TRT, Colbert M, Bown T *et al.* (2008) The anatomy of *Dolichocebus gaimanensis*, a stem platyrrhine monkey from Argentina. *J Hum Evol* 54:323–382.
- Kay RF, Johnson D, Meldrum DJ (1998) A new pitheciine primate from the Middle Miocene of Argentina. *Am J Primatol* 45:317–336.
- Kay RF, Madden RH, Cifelli RL, Flynn JJ (1997) *Vertebrate paleontology in the neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia* (Smithsonian Institution Press, Washington).
- Kay RF, Perry JM, Malinzak MD, Allen KL, Kirk EC *et al.* (2012) Paleobiology of Santacrucian primates. En *Early Miocene paleobiology in Patagonia: High-latitude paleocommunities of the Santa Cruz formation*. Eds. Vizcaíno S, Kay RF, Bargo M (Cambridge University Press, Cambridge).
- Kinzey WG (1997) *New World Primates: Ecology, evolution, and behavior* (Aldine de Gruyter, New York).
- LaBarbera M (1989) Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 97–117.
- Lande R (1976) Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30:314–334.
- Lieberman BS (2012) Adaptive radiations in the context of macroevolutionary theory: a paleontological perspective. *Evol Biol* 39(2):181–191.
- Lieberman DE (2011) Epigenetic integration, complexity, and evolvability of the head. En *Epigenetics: linking genotype and phenotype in development and evolution*. Eds. Hallgrímsson B, Hall BK (University of California Press, California).
- López-Fernández H, Arbour JH, Winemiller K, Honeycutt RL (2013) Testing for ancient adaptive radiations in neotropical cichlid fishes. *Evolution* 67(5):1321–1337.
- Losos JB (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters* 11(10):995–1003.

Losos JB (2009) *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles* (University of California Press, California).

Losos JB (2010) Adaptive radiation, ecological opportunity, and evolutionary determinism. *Am Nat* 175(6):623–639.

Losos JB (2011) Convergence, adaptation, and constraint. *Evolution* 65(7):1827–1840.

Losos JB (2013) *The Princeton guide to evolution*. Eds. Baum DA, Futuyma DJ, Hoekstra HE, Lenski RE, Moore AJ *et al.* (Princeton University Press, New Jersey).

Losos JB, Mahler DL (2010) Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. *Evolution since Darwin: the first 150*, 381–420.

MacPhee RDE, Iturralde-Vinent M, Gaffney E (2003) Domo de Zaza, an early Miocene vertebrate locality in South-Central Cuba, with notes on the tectonic evolution of Puerto Rico and the Mona Passage. *Am Mus Novit* 3394:1–42.

Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K (2016) cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.0.4.

Magnuson-Ford K, Otto SP (2012) Linking the investigations of character evolution and species diversification. *Am Nat* 180(2):225–245.

Mahler DL, Ingram T, Revell LJ, Losos JB (2013) Exceptional convergence on the macroevolutionary landscape in island lizard radiations. *Science* 341(6143):292–295.

Mahler DL, Revell LJ, Glor RE, Losos JB (2010) Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. *Evolution* 64(9):2731–2745.

Marivaux L, Adnet S, Altamirano-Sierra AJ, Boivin M, Pujos F *et al.* (2016a) Neotropics provide insights into the emergence of New World monkeys: New dental evidence from the late Oligocene of Peruvian Amazonia. *J Hum Evol* 97:159–175.

Marivaux L, Adnet S, Altamirano-Sierra AJ, Pujos F, Ramdarshan A *et al.* (2016b) Dental remains of cebid platyrrhines from the earliest late Miocene of Western Amazonia, Peru: Macroevolutionary implications on the extant capuchin and marmoset lineages. *Am J Phys Anthropol* 161(3):478–493.

- Marivaux L, Salas-Gismondi R, Tejada J, Billet G, Louterbach M *et al.* (2012) A platyrrhine talus from the early Miocene of Peru (Amazonian Madre de Dios Sub-Andean zone). *J Hum Evol* 63(5):696–703.
- Marroig G, Cheverud JM (2001) A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution* 55:2576–2600.
- Marroig G, Cheverud JM (2004) Did natural selection or genetic drift produce the cranial diversification of neotropical monkeys?. *Am Nat* 163(3):417–428.
- Marroig G, Cheverud JM (2005) Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in new world monkeys. *Evolution* 59:1128–1142.
- Martins EP, Hansen TF (1997) Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *Am Nat* 646–667.
- Matthews LJ, Arnold C, Machanda Z, Nunn CL (2010) Primate extinction risk and historical patterns of speciation and extinction in relation to body mass. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 278(1709):1256–1263
- McPeck MA (2008) The ecological dynamics of clade diversification and community assembly. *Am Nat* 172(6):E270–E284.
- Mitteroecker P, Gunz P (2009) Advances in geometric morphometrics. *Evol Biol* 36:235–247.
- Moen D, Morlon H (2014) Why does diversification slow down?. *Trends Ecol Evol* 29(4):190–197.
- Moen DS, Irschick DJ, Wiens JJ (2013) Evolutionary conservatism and convergence both lead to striking similarity in ecology, morphology and performance across continents in frogs. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 280(1773):20132156.
- Monteiro LR (2013) Morphometrics and the comparative method: studying the evolution of biological shape. *Hystrix* 24(1):25–32.
- Monteiro LR, Bonato V, dos Reis SF (2005) Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evol Dev* 7(5):429–439.

- Monteiro LR, Nogueira MR (2011) Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. *BMC Evol Biol* 11(1):1.
- Morlon H (2014) Phylogenetic approaches for studying diversification. *Ecol Lett* 17(4):508–525.
- Morlon H, Lewitus E, Condamine FL, Manceau M, Clavel J *et al.* (2016) RPANDA: an R package for macroevolutionary analyses on phylogenetic trees. *Meth Ecol Evol* 7:589–597.
- Morlon H, Parsons TL, Plotkin JB (2011) Reconciling molecular phylogenies with the fossil record. *Proc Natl Acad Sci USA* 108(39):16327–16332.
- Moss ML, Young RW (1960) A functional approach to craniology. *Am J Phys Anthropol* 18(4):281–292.
- Muschick M, Indermaur A, Salzburger W (2012) Convergent evolution within an adaptive radiation of cichlid fishes. *Curr Biol* 22(24):2362–2368.
- N**ee S (2006) Birth–death models in macroevolution. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 1–17.
- Nee S, May RM, Harvey PH (1994) The reconstructed evolutionary process. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 344(1309):305–311.
- Neubauer S, Gunz P, Hublin J–J (2009) The pattern of endocranial ontogenetic shape changes in humans. *J Anat* 215(3):240–255.
- Norconk MA, Wright BW, Conklin–Brittain NL, Vinyard CJ (2009) Mechanical and nutritional properties of food as factors in platyrrhine dietary adaptations. En *South American Primates*. Eds. Garber PA, Estrada A, Bicca–Marques JC, Heymann EW, Strier KB (Springer, New York).
- Nova Delgado M, Galbany J, Pérez–Pérez A (2016) Molar shape variability in platyrrhine primates. *J Hum Evol* 99:79–92.
- Nunn CL (2011) *The comparative approach in evolutionary anthropology and biology*. (University of Chicago Press, Chicago).
- O**lson ME, Arroyo–Santos A (2009) Thinking in continua: Beyond the “adaptive radiation” metaphor. *BioEssays* 31:1337–1346.
- O’Meara BC (2012) Evolutionary inferences from phylogenies: a review of methods. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 43:267–285.

- Opazo JC, Wildman DE, Prychitko T, Johnson RM, Goodman M (2006) Phylogenetic relationships and divergence times among New World monkeys (Platyrrhini, Primates). *Mol Phylogenet Evol* 40:274–280.
- Orme D, Freckleton R, Thomas G, Petzoldt T, Fritz S *et al.* (2013) caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R package version 0.5.2. <https://CRAN.R-project.org/package=caper>
- Osterholz M, Walter L, Roos C (2009) Retropositional events consolidate the branching order among New World monkey genera. *Mol Phylogenet Evol* 50(3):507–513.
- Oxnard C, O’Higgins P (2009) Biology clearly needs morphometrics. Does morphometrics need biology?. *Biol Theor* 4(1):84–97.
- P**agel M. (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401:877–884.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20:289–290.
- Pennell MW (2015) Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice.—edited by László Zolt Garamszegi. *Syst Biol* 64(1):161–163.
- Pennell MW, Harmon LJ (2013) An integrative view of phylogenetic comparative methods: connections to population genetics, community ecology, and paleobiology. *Ann New York Acad Sci* 1289(1):90–105.
- Perelman P, Johnson WE, Roos C, Seuanez HN, Horvath JE *et al.* (2011) A molecular phylogeny of living Primates. *PLoS Genetics* 7:e1001342.
- Perez SI, Klaczko J, dos Reis SF (2012) Species tree estimation for a deep phylogenetic divergence in the New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *Mol Phylogenet Evol* 65:621–630.
- Perez SI, Klaczko J, Rocatti G, dos Reis SF (2011) Patterns of cranial shape diversification during the phylogenetic branching process of New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *J Evol Biol* 24:1826–1835.
- Perez SI, Rosenberger AL (2014) The status of platyrrhine phylogeny: A meta-analysis and quantitative appraisal of topological hypotheses. *J Hum Evol* 76:177–187.

- Perez SI, Tejedor MF, Novo NM, Aristide L (2013) Divergence times and the evolutionary radiation of New World monkeys (Platyrrhini, Primates): an analysis of fossil and molecular data. *PLoS ONE* 8:68029.
- Posada D (2008) jModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol Biol Evol* 25:1253–1256.
- Pybus OG, Harvey PH (2000) Testing macro-evolutionary models using incomplete molecular phylogenies. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267(1459): 2267–2272.
- Q**uental TB, Marshall CR (2010) Diversity dynamics: molecular phylogenies need the fossil record. *Trends Ecol Evol* 25(8):434–441.
- R** Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rabosky D (2006) Laser: a maximum likelihood toolkit for detecting temporal shifts in diversification rates from molecular phylogenies. *Evol Bioinform* 2:247–250.
- Rabosky DL (2010) Extinction rates should not be estimated from molecular phylogenies. *Evolution* 64(6):1816–1824.
- Rabosky DL, Lovette IJ (2008) Density-dependent diversification in North American wood warblers. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 275(1649):2363–2371.
- Rambaut A, Drummond AJ (2007) Tracer v1.4. En: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Ray DA, Xing J, Hedges DJ, Hall MA, Laborde ME *et al.* (2005) Alu insertion loci and platyrrhine primate phylogeny. *Mol Phylogenet Evol* 35(1):117–126.
- Revell LJ (2010) Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Meth Ecol Evol* 1(4):319–329.
- Revell LJ (2012) phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Meth Ecol Evol* 3:217–223.
- Revell LJ (2013) Two new graphical methods for mapping trait evolution on phylogenies. *Meth Ecol Evol* 4:754–759.
- Revell LJ, Harmon LJ, Collar DC (2008) Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Syst Biol* 57(4):591–601.
- Ricklefs RE (2007) Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends Ecol Evol* 22:601–610.

- Rohlf FJ (1990) Rotational fit (Procrustes) methods. En *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop 2*:227–236 (University of Michigan Museums, Ann Arbor).
- Rohlf FJ (2001) Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* 55(11):2143–2160.
- Rohlf FJ, Marcus LF (1993) A revolution morphometrics. *Trends Ecol Evol* 8(4):129–132.
- Rohlf FJ, Slice D (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Biol* 39(1):40–59.
- Rosenberger AL (1979) Cranial anatomy and implications of *Dolichocebus*, a late Oligocene ceboid primate. *Nature* 279:416–418.
- Rosenberger AL (1980) Gradistic views and adaptive radiation of platyrrhine primates. *Z Morphol Anthropol* 157–163.
- Rosenberger AL (1992) Evolution of feeding niches in new world monkeys. *Am J Phys Anthropol* 88(4):525–562.
- Rosenberger AL (2002) Platyrrhine paleontology and systematics: The paradigm shifts. En *The Primate fossil record*. Ed. Hartwig WC (Cambridge University Press, Cambridge)
- Rosenberger AL (2010) Platyrrhines, PAUP, parallelism, and the Long Lineage Hypothesis: a reply to Kay *et al.* (2008). *J Hum Evol* 59:214–217.
- Rosenberger AL (2011) Evolutionary morphology, platyrrhine evolution, and systematics. *Anat Rec* 294(12):1955–1974.
- Rosenberger AL (2012) New World monkey nightmares: science, art, use, and abuse (?) in Platyrrhine taxonomic nomenclature. *Am J Primatol* 74:692–695.
- Rosenberger AL (2013) Fallback foods, preferred foods, adaptive zones, and primate origins. *Am J Phys Anthropol* 75(9):883–890.
- Rosenberger AL, Pickering R, Green H, Cooke SB, Tallman M *et al.* (2015). 1.32±0.11 Ma age for underwater remains constrain antiquity and longevity of the Dominican primate *Antillothrix bernensis*. *J Hum Evol* 88:85–96.
- Rosenberger AL, Tejedor MF (2013) The misbegotten: long lineages, long branches and the interrelationships of *Aotus*, *Callicebus* and the saki–uacaris. En *Evolutionary biology and conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Ed. Veiga LM (Cambridge University Press, Cambridge).

- Rosenberger AL, Tejedor MF, Cooke SB, Halenar L, Pekkar S (2009) Platyrrhine ecophylogenetics, past and present. En *South American Primates*. Eds. Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB (Springer, New York).
- Ross CF, Ravosa MJ (1993) Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *Am J Phys Anthropol* 91(3):305–324.
- Rundell RJ, Price TD (2009) Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends Ecol Evol* 24:394–399.
- Rylands AB, Mittermeier RA (2009) The diversity of the New World primates (Platyrrhini): an annotated taxonomy. En *South American Primates*. Eds. Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB (Springer, New York).
- Rylands AB, Mittermeier RA, Silva JS (2012) Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. *Int Zoo Yearb* 46(1):11–24.
- S**antana SE, Alfaro JL, Alfaro ME (2012) Adaptive evolution of facial colour patterns in Neotropical primates. *Proc R Soc B Biol Sci* 279(1736):2204–2211.
- Scheffer M, van Nes EH (2006) Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proc Natl Acad Sci USA* 103(16):6230–6235.
- Schlager S (2013) Soft-tissue reconstruction of the human nose: population differences and sexual dimorphism. Tesis doctoral, Universitätsbibliothek Freiburg.
- Schluter D (2000) *The ecology of adaptive radiation* (Oxford University Press, Oxford).
- Schluter D (2009) Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* 323:737–741.
- Schneider H, Sampaio I (2015) The systematics and evolution of New World primates – A review. *Mol Phylogenet Evol* 82:348–357.
- Schrago CG, Mello B, Soares AER (2013) Combining fossil and molecular data to date the diversification of New World Primates. *J Evol Biol* 26(11):2438–2446.
- Schrago CG, Menezes AN, Furtado C, Bonvicino CR, Seuanez HN (2014) Multispecies coalescent analysis of the early diversification of neotropical primates: phylogenetic inference under strong gene trees/species tree conflict. *Genome Biol Evol* 6(11):3105–3114.

- Schweizer M, Hertwig ST, Seehausen O (2014) Diversity versus disparity and the role of ecological opportunity in a continental bird radiation. *J Biogeogr* 41(7):1301–1312.
- Sears KE, Finarelli JA, Flynn JJ, Wyss AR (2008) Estimating body mass in New World “monkeys” (Platyrrhini, Primates) from craniodental measurements, with a consideration of the Miocene platyrrhine, *Chilecebus carrascoensis*. *Am Mus Nov* 3617:1–29.
- Seehausen O (2006) African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research. *Proc R Soc B Biol Sci* 273(1597):1987–1998.
- Seehausen O (2015) Process and pattern in cichlid radiations – inferences for understanding unusually high rates of evolutionary diversification. *New Phytol* 207(2):304–312.
- Seiffert ER (2006) Revised age estimates for the later Paleogene mammal faunas of Egypt and Oman. *Proc Natl Acad Sci USA* 103(13):5000–5005.
- Setoguchi T, Rosenberger AL (1987) A fossil owl monkey from La Venta, Colombia. *Kyoto Univ. Overseas Res. Rep. New World Monkeys* 6:1–6.
- Simões M, Breitkreuz L, Alvarado M, Baca S, Cooper JC *et al.* (2016) The evolving theory of evolutionary radiations. *Trends Ecol Evol* 31(1):27–34.
- Simpson GG (1953) *Major features of evolution* (Columbia University Press, New York).
- Slater GJ, Harmon LJ (2013) Unifying fossils and phylogenies for comparative analyses of diversification and trait evolution. *Meth Ecol Evol* 4(8):699–702.
- Slater GJ, Price SA, Santini F, Alfaro ME (2010) Diversity versus disparity and the radiation of modern cetaceans. *Proc R Soc B Biol Sci* 277:3097–3104.
- Slice DE (2005) Modern morphometrics. En *Modern morphometrics in physical anthropology* p. 1–45 (Springer, New York).
- Smaers JB, Dechmann DK, Goswami A, Soligo C, Safi K (2012) Comparative analyses of evolutionary rates reveal different pathways to encephalization in bats, carnivorans, and primates. *Proc Natl Acad Sci USA* 109(44):18006–18011.
- Smaers JB, Soligo C (2013) Brain reorganization, not relative brain size, primarily characterizes anthropoid brain evolution. *Proc R Soc B Biol Sci* 280(1759):20130269.

- Smith RJ, Jungers WL (1997) Body mass in comparative primatology. *J Hum Evol* 32(6):523–559.
- Soons J, Genbrugge A, Podos J, Adriaens D, Aerts P *et al.* (2015) Is beak morphology in Darwin's finches tuned to loading demands? *PLoS ONE* 10(6):e0129479.
- Soulebeau A, Aubriot X, Gaudeul M, Rouhan G, Hennequin S *et al.* (2015). The hypothesis of adaptive radiation in evolutionary biology: hard facts about a hazy concept. *Org Divers Evol* 15(4):747–761.
- Springer MS, Meredith RW, Gatesy J, Emerling CA, Park J *et al.* (2012) Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PLoS ONE* 7(11):e49521.
- Stadler T (2011a) Inferring speciation and extinction processes from extant species data. *Proc Natl Acad Sci USA* 108(39):16145–16146.
- Stadler T (2011b) Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *Proc Natl Acad Sci USA* 108(15):6187–6192.
- Stadler T (2013) Recovering speciation and extinction dynamics based on phylogenies. *J Evol Biol* 26(6):1203–1219.
- Streelman JT, Danley PD (2003) The stages of vertebrate evolutionary radiation. *Trends Ecol Evol* 18:126–131.
- Stroud JT, Losos JB (2016) Ecological opportunity and adaptive radiation. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 47(1).
- T**akai M, Anaya F, Shigehara N, Setoguchi T (2000) New fossil materials of the earliest New World monkey, *Branisella boliviana*, and the problem of platyrrhine origins. *Am J Phys Anthropol* 111(2):263.
- Tallman M, Cooke SB (2016) New endemic platyrrhine humerus from Haiti and the evolution of the Greater Antillean platyrrhines. *J Hum Evol* 91:144–166.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M *et al.* (2011) MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol Biol Evol* 28:2731–2739.
- Tejedor MF (2008) The origin and evolution of Neotropical Primates. *Arq Mus Nac* 66: 251–269.

- Tejedor MF (2013) Sistemática, evolución y paleobiogeografía de los primates Platyrrhini. *Revista del Museo de La Plata: Sección Antropología*, 20(176):20-39.
- Tejedor MF, Rosenberger AL, Cartelle C (2008) Nueva especie de *Alouatta* (Primates, Atelinae) del Pleistoceno Tardío de Bahía, Brasil. *Ameghiniana*, 45:247-251.
- Tejedor MF, Tauber AA, Rosenberger AL, Swisher CC, Palacios ME (2006) New primate genus from the Miocene of Argentina. *Proc Natl Acad Sci USA* 103(14):5437-5441.
- Terhune CE (2011) Dietary correlates of temporomandibular joint morphology in New World primates. *J Hum Evol* 61(5):583-596.
- Terhune CE, Cooke SB, Otárola-Castillo E (2015) Form and function in the Platyrrhine skull: A three-dimensional analysis of dental and TMJ morphology. *Anat Rec* 298(1):29-47.
- U**yeda JC, Hansen TF, Arnold SJ, Pienaar J (2011) The million-year wait for macroevolutionary bursts. *Proc Natl Acad Sci USA* 108(38):15908-15913.
- W**eber GW (2015) Virtual anthropology. *Am J Phys Anthropol* 156(S59):22-42.
- Weber GW, Bookstein FL (2011) *Virtual anthropology: a guide to a new interdisciplinary field* (Springer, New York).
- Weir JT, Mursleen S (2013) Diversity-dependent cladogenesis and trait evolution in the adaptive radiation of the auks (Aves: Alcidae). *Evolution* 67(2):403-416.
- Wiens JJ (2009) Estimating rates and patterns of morphological evolution from phylogenies: lessons in limb lability from Australian *Lerista* lizards. *J Biol* 8(2):1.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB *et al.* (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol Lett* 13(10):1310-1324.
- Wildman DE, Jameson NM, Opazo JC, Yi SV (2009) A fully resolved genus level phylogeny of neotropical primates (Platyrrhini). *Mol Phylogenet Evol* 53:694-702.
- Y**ang Z, Rannala B (2012) Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nat Rev Genet* 13(5):303-314.

Youlatos D, Meldrum J (2011) Locomotor diversification in New World Monkeys: Running, climbing, or clawing along evolutionary branches. *Anat Rec* 294:1991–2012.