



CULTURA
SECRETARÍA DE CULTURA



ESCUELA NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA

*Integración morfológica de la región facial (visual y olfativa) en el
Orden Primates: Catarrhini y Platyrrhini*

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE
Licenciada en Antropología Física

PRESENTA

Anaid Areli Salazar Rodríguez

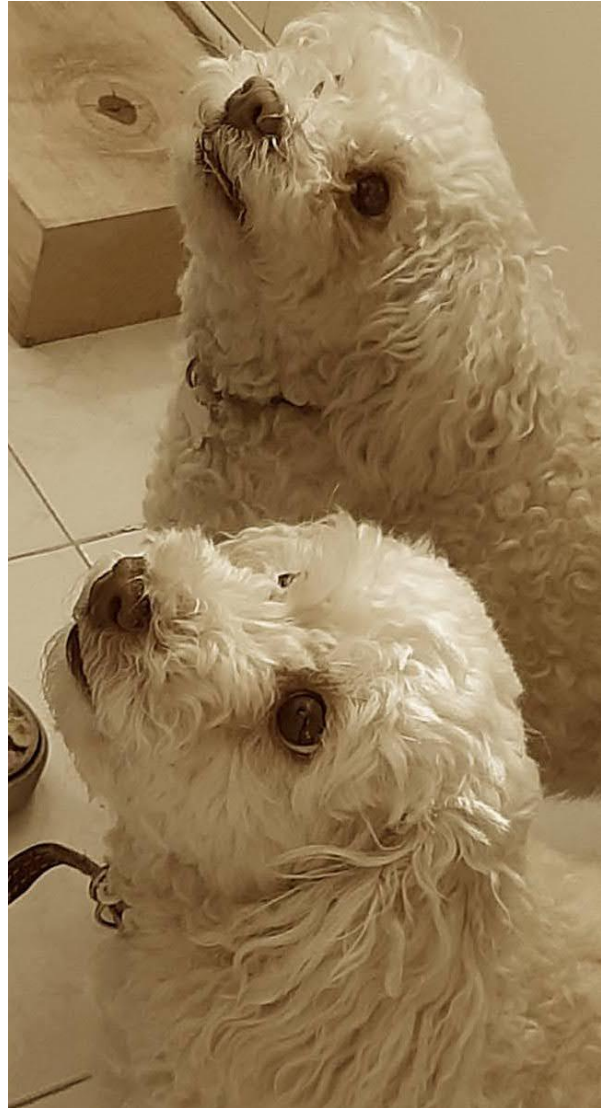
DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Alejandro Terrazas Mata

ASESOR DE TESIS:
M. Blanca Lilia Martínez de León Mármol

Ciudad de México

2023

Para Ángel, Ruth y Lucero, gracias por su amor, apoyo y comprensión; y para Chiquis y Kika, quienes me acompañaron incondicionalmente durante todos estos años.



Agradecimientos

Agradezco a mis padres, Ángel y Ruth, por alentar mi desarrollo profesional y apoyarme en todo momento, sobre todo, durante los últimos años, que estuvieron plagados de cambios en todos los sentidos, pero la constante en mi vida siempre fue el respaldo y cariño de mi familia. Gracias por haber sido, no sólo el soporte económico de este proyecto, sino también les agradezco por prestar oídos a mis sueños y frustraciones. Siguiendo esta línea, quisiera agradecer a mi hermana por su compañía, sus comentarios e intercambio de ideas. A Dan, mi pareja, cuyo apoyo incondicional y crítica constructiva fue crucial en todo momento, gracias por ser y estar.

Particularmente quisiera agradecer al Dr. Terrazas, por acoger mi proyecto con entusiasmo desde el primer momento, y siempre mostrarse dispuesto a apostar por el alumnado. Gracias por la confianza y por su constante y valiosa guía, y consejo. Así mismo, me gustaría agradecerle a la M. Blanca, cuya exigencia, crítica y dedicación fueron indispensables a lo largo de las diferentes etapas por las que atravesó esta tesis, pero, sobre todo, gracias por la paciencia y apoyo durante el análisis de datos

Igualmente agradezco a mis profesores, quienes me formaron y sembraron, cada uno a su manera, las interrogantes que me permitieron la realización de este proyecto. En especial le agradezco a Mónica Franco por su labor y apoyo; y al Dr. Lauro González Quintero, por haber compartido sus conocimientos y recomendaciones.

A todos los primatólogos y a los morfometristas, que comparten desinteresadamente sus fotografías y conocimiento, siempre en aras del crecimiento e intercambio interdisciplinar.

Por último, a mis amigos en especial a Yalli, Ale, Jess, Deni, Kari, Helen, Zeta y Oz, gracias por su presencia, por las infinitas pláticas y por los muchos aprendizajes.

Tabla de contenido

Introducción	1
Justificación	3
Preguntas de investigación	3
Hipótesis	4
Objetivo principal	4
Objetivos específicos	4
1 Capítulo I. Orden <i>Primates</i>	5
1.1 <i>Historia natural del Infraorden Catarrhini</i>	8
1.1.1 Subfamilia <i>Cercopithecinae</i>	9
1.1.2 Subfamilia <i>Colobinae</i>	14
1.2 <i>Historia natural del Infraorden Platyrrhini</i>	18
1.2.1 Superfamilia <i>Pitheciidae</i>	20
1.2.2 Superfamilia <i>Atelidae</i>	24
1.2.3 Superfamilia <i>Cebidae</i>	30
2 Capítulo II. Características ecológico-comportamentales de <i>Anthropoidea</i>	41
2.1 <i>Hábitat y uso de Hábitat</i>	41
2.2 <i>Bosque Tropical</i>	42
2.3 <i>Sabana</i>	47
2.4 <i>Patrones de actividad</i>	50
2.5 <i>Locomoción y comportamiento posicional</i>	52
2.6 <i>Sistemas de organización</i>	58
2.7 <i>Dieta</i>	63
2.8 <i>Visión Tricromática</i>	64
3 Capítulo III. Morfología craneal	67
3.1 <i>Hipótesis de la Matriz Funcional</i>	71
3.2 <i>Integración y Modularidad</i>	72
3.2.1 Integración	73
3.2.2 Modularidad	74
4 Capítulo IV. Materiales y Métodos	78
4.1 <i>Morfometría geométrica</i>	78
4.2 <i>Descripción de la Muestra</i>	80

4.3	<i>Edad y sexo</i>	82
4.4	<i>Digitalización</i>	82
5	Capítulo V.Resultados	90
5.1	<i>Superimposición Procrustes</i>	90
5.2	<i>Valores atípicos</i>	90
5.3	<i>Hipótesis de modularidad y Coeficiente RV</i>	92
5.4	<i>Análisis de Componentes principales</i>	96
5.4.1	PCA del módulo visual de la norma frontal.....	96
5.4.2	PCA del módulo nasal de la norma frontal	102
5.4.3	PCA del módulo visual de la norma basal	108
5.4.4	PCA del módulo nasal de la norma basal	114
5.5	<i>Mínimos cuadrados parciales, PLS</i>	120
5.5.1	PLS del módulo visual de la norma frontal	120
5.5.2	PLS del módulo nasal de la norma frontal	126
5.5.3	PLS del módulo visual de la norma basal	133
5.5.4	Norma Basal-Módulo nasal-PLS	140
5.6	<i>Integración del Esplacnocráneo y la base craneal</i>	146
6	Capítulo VI. Discusión de resultados	152
6.1	<i>Modularidad y correlación funcional</i>	152
6.2	<i>Base del cráneo</i>	153
6.3	<i>Esplacnocráneo</i>	156
6.4	<i>Integración</i>	161
7	Capítulo VII. Conclusiones	164
8	VIII Bibliografía	167
	Anexo I Clasificadores de etiqueta	183
	Anexo II Base de datos	185
	ANEXO III Análisis preliminares	194

Índice de Figuras

Figura 1. Esquema evolutivo del Orden <i>Primates</i> .	5
Figura 2. Filogenia molecular del Orden <i>Primates</i> .	6
Figura 3. Ejemplo de la tribu <i>Papionini</i> , género, <i>Mandrillus</i>	11
Figura 4. Ejemplo de la tribu <i>Papionini</i> , género, <i>Theropithecus</i>	11
Figura 5. Ejemplo de la tribu <i>Cercopithecini</i> , género <i>Erythrocebus</i> .	13
Figura 6. Ejemplo de la tribu <i>Cercopithecini</i> , género <i>Cercocebus</i> .	13
Figura 7. Ejemplo de la tribu <i>Colobini</i> , género <i>Colobus</i> .	16
Figura 8. Ejemplo de la tribu <i>Colobini</i> , género <i>Piliocolobus</i> .	16
Figura 9. Ejemplo de la tribu <i>Presbytini</i> , género <i>Pygathrix</i> .	17
Figura 10. Ejemplo de la tribu <i>Presbytini</i> , género <i>Rhinopithecus</i> .	17
Figura 11. Ejemplo del género <i>Pithecia</i> .	23
Figura 12. Ejemplo del género <i>Cacajao</i> .	23
Figura 13. Ejemplo del género <i>Callicebinae</i> .	24
Figura 14. Ejemplo del género <i>Alouatta</i> .	26
Figura 15. Ejemplo del género <i>Ateles</i> .	30
Figura 18. Ejemplo del género <i>Aotus</i> .	37
Figura 19. Ejemplo del género <i>Callithrix</i> .	40
Figura 20. Distribución actual de los primates no humanos.	42
Figura 21. Niveles del bosque tropical.	45
Figura 22. Tipos de bosque tropical.	50
Figura 23. Ejemplo de cuadrupedalismo arborícola, género <i>Allouata</i> .	53
Figura 25. Ejemplo de Semi-braquiación, género <i>Ateles</i> .	55
Figura 27. Ejemplo de Alpinismo, género <i>Callithrix</i> .	57
Figura 29. Características dentales y craneales de <i>Anthropoidea</i> .	69
Figura 31. Ejemplo de landmarks del módulo visual del esplanocráneo.	87
Figura 32. Ejemplo de landmarks del módulo nasal del esplanocráneo.	87
Figura 33. Configuración total de landmarks colocados en la norma basal.	88
Figura 34. Ejemplo de landmarks colocados en el módulo visual, norma basal.	88
Figura 35. Ejemplo de landmarks colocados en el módulo nasal, norma basal.	89
Figura 39. Gradilla de deformación del componente principal 2, para el módulo visual de la norma frontal.	99
Figura 40. Gradilla de deformación del componente principal 1 para el módulo nasal de la norma frontal: "Amplitud de de región superior de la nariz primate"	104
Figura 41. Gradilla de deformación de componente principal 2 para el módulo nasal de la norma frontal: "Amplitud de la apertura nasal anterior"	105
Figura 42. Gradilla de deformación del componente principal 1 para el módulo visual de la norma basal: "Posición del foramen magnum y de los óseos de región media-posterior"	109
Figura 43. Gradilla de deformación del componente principal 2 para el módulo visual de la norma basal: "Posición de los forámenes carotideo y yugular"	111
Figura 44. Gradilla de deformación de componente principal 1 para el módulo nasal de la norma basal: "Tamaño y forma de la apertura nasal interna"	115
Figura 46. Covariación del primer bloque del PLS1: forma del módulo visual de la norma frontal de los 175 individuos analizados para el primer par de ejes singulares.	126
Figura 47. Covariación del primer bloque del PLS1: forma del módulo nasal de la norma frontal de los 175 individuos analizados para el primer par de ejes singulares.	133
Figura 48. Covariación del primer bloque del PLS1: forma del módulo visual de la norma basal de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares.	139
Figura 48. Covariación del primer bloque del PLS1: forma del módulo visual de la norma basal de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares.	145
Figura 49. Covariación del primer bloque, PLS1: forma de la base craneal, de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares	149

Figura 50. Covariación del segundo bloque, PLS1: forma del esplanocráneo de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares. 150

Índice de Tablas

<i>Tabla 1. Clasificación de los principales tipos de organización social</i>	60
<i>Tabla 2. Tipos de células en la retina</i>	65
<i>Tabla 3. Módulos funcionales propuestos</i>	79
<i>Tabla 4. Colecciones Osteológicas</i>	81
<i>Tabla 5. Total de landmarks en ambas normas</i>	84
<i>Tabla 6. Total de landmarks de acuerdo a los módulos funcionales propuestos</i>	85
<i>Tabla 7. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, del módulo visual de la norma frontal.</i>	97
<i>Tabla 8. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, del módulo nasal de la norma frontal.</i>	103
<i>Tabla 9. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, del módulo nasal de la norma basal.</i>	108
<i>Tabla 10. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, del módulo nasal de la norma basal.</i>	114
<i>Tabla 11. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primeros puntajes PLS entre la forma del módulo visual de la norma frontal y las covariables ecológico-comportamentales.</i>	122
<i>Tabla 12. Coeficientes del segundo bloque PLS (Covariables ecológicas-comportamentales).</i>	122
<i>Tabla 13. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primeros puntajes PLS entre la forma del módulo nasal de la norma frontal y las covariables ecológico-comportamentales.</i>	128
<i>Tabla 14. Coeficientes del segundo bloque PLS (Covariables ecológicas-comportamentales).</i>	128
<i>Tabla 15. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primeros puntajes PLS entre la forma del módulo visual de la norma basal y las covariables ecológico-comportamentales.</i>	134
<i>Tabla 16. Coeficientes del segundo bloque PLS (Covariables ecológicas-comportamentales).</i>	135
<i>Tabla 17. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primeros puntajes PLS entre la forma del módulo nasal de la norma basal y las covariables ecológico-comportamentales.</i>	141
<i>Tabla 18. Coeficientes del segundo bloque PLS (Covariables ecológicas-comportamentales).</i>	141
<i>Tabla 19. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primeros puntajes PLS entre la forma de la base del cráneo y el esplanocráneo</i>	147

Índice de gráficos

Gráfico 1. Distancias Mahalanobis de la norma frontal. Eje X: "Distancia Mahalanobis (al cuadrado)", eje Y "Frecuencia acumulativa."	91
Gráfico 2. Distancias Mahalanobis de la norma basal. Eje X: "Distancia Mahalanobis (al cuadrado)", eje Y "Frecuencia acumulativa".	92
Gráfico 3. Morfoespacio por Infraorden de los CP1 "Posición de la sutura cigomático-maxilar y la región inferior de la órbita " vs. CP2 "Margen lateral del esplanocráneo."	101
Gráfico 4. Morfoespacio por Infraorden de los CP1 "Amplitud de de región superior de la nariz primate" vs. CP2 "Amplitud de la apertura nasal anterior."	107
Gráfico 5. Morfoespacio del CP1 "Posición del foramen magnum y de los elementos óseos de región media-posterior" vs. CP2 "Posición de los forámenes carotideo y yugular."	112
Gráfico 6. Morfoespacio por subfamilia de los CP1: "Tamaño y forma de la apertura nasal interna" contra componente principal dos CP2: "Deformación posterior de la apertura nasal interna" del módulo nasal de la norma basal.	118
Gráfico 7. Puntajes PLS1 de los 175 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: forma del módulo visual de la norma frontal y las covariables ecológico-comportamentales.	125
Gráfico 8. Puntajes PLS1 de los 175 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: forma del módulo nasal de la norma frontal y las covariables ecológico-comportamentales.	129
Gráfico 9. Puntajes PLS1 de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: forma del módulo visual de la norma basal y las covariables ecológico-comportamentales.	136
Gráfico 10. Puntajes PLS1 de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: forma del módulo nasal de la norma basal y las covariables ecológico-comportamentales.	142
Gráfico 11. Puntajes PLS1 de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: Integración craneal entre base craneal y esplanocráneo.	151

Índice de Histogramas

<i>Histograma 1. Coeficiente RV de la norma Frontal.</i>	94
<i>Histograma 2 Coeficiente RV de la norma Basal.</i>	94
<i>Histograma 3. Acumulación de los 10 componentes principales.</i>	97
<i>Histograma 4. Acumulación de los 12 componentes principales.</i>	103
<i>Histograma 5. Acumulación de los 16 componentes principales.</i>	109
<i>Histograma 6. Acumulación de los 12 componentes principales.</i>	114
<i>Histograma 7. Acumulación de de la covarianza acumulada del módulo visual de la norma frontal.</i>	121
<i>Histograma 8. Acumulación de de la covarianza acumulada del módulo nasal de la norma frontal.</i>	127
<i>Histograma 9. Acumulación de de la covarianza acumulada del módulo visual de la norma basal.</i>	134
<i>Histograma 10. Acumulación de de la covarianza acumulada del módulo nasal de la norma basal.</i>	140
<i>Histograma 11. Acumulación de la covarianza de los dos bloques de forma: base cránea y esplanocráneo.</i>	146

Introducción

El estudio del cráneo ha sido un tema recurrente dentro de la *Antropología Física*, y su importancia radica en que ésta estructura alberga y protege el cerebro, participa en diferentes funciones vitales y es la entrada de casi toda información sensorial que percibimos del mundo. Reconocer la complejidad funcional del cráneo de los primates no humanos, fue el eje central de éste trabajo de investigación.

La incorporación de nuevos conocimientos, provenientes de disciplinas como la Biología, nos ha permitido comprender a los organismos desde una perspectiva modular e integrada. Es decir, los organismos están formados por unidades discretas y parcialmente independientes denominados módulos. Mientras que la integración, se refiere a la coordinación de dichos módulos dentro de un sistema. Ésta, se manifiesta desde el punto de vista funcional, cuando interactúan varios elementos morfológicos sin comprometer su rendimiento combinado; y desde el punto de vista del desarrollo, cuando los elementos morfológicos interactúan durante su formación [Cheverud, 1982]. En otras palabras, la integración se hace evidente en las paredes y espacios compartidos dentro del cráneo primate.

Por consiguiente, toda característica indispensable para la supervivencia debería de ser invariable en su forma y función; y dado que los cráneos realizan tareas imprescindibles, cabría esperar que conserven formas constantes e inmutables. Entonces, ¿cómo es posible que las estructuras óseas que conforman el cráneo primate varíen tan ampliamente? Existe una considerable diversidad de formas craneales en las 500 especies de primates vivos [Rylands y Mittermeier, 2009]. Al examinar los cráneos del orden *Primates*, tanto en las especies vivientes, como en las fósiles; se pueden cuantificar aspectos de su anatomía así como de su alometría. Si bien existen similitudes craneales comunes en todas las especies; las variaciones en la forma probablemente reflejen directa o indirectamente el tamaño y el tipo de arreglo espacial [Ankel-Simons, 2007].

Sabiendo que todas las paredes óseas que conforman el cráneo interactúan con más de un tejido o espacio funcional, se tomaron las regiones visual y nasal, en las normas frontal y basal para: 1) poner a prueba una hipótesis de modularidad e integración funcional en 10 subfamilias de monos, pertenecientes a los infraórdenes *Catarrhini* y *Platyrrhini*. 2) Estudiar la variabilidad de forma de ambos módulos propuestos para cada norma e identificar las características morfológicas específicas de cada subfamilia. 3) Asociar cada módulo con diferentes características ecológicas y comportamentales.

La modularidad e integración suelen cuantificarse estadísticamente en términos de patrones de correlación y covariación. La metodología empleada en éste trabajo, se basó en análisis multivariados, mediante el uso de Morfometría geométrica. Éste método permite el estudio de la covariación de la forma con factores geométricos subyacentes, y se utilizó para determinar la “forma pura” (Forma) de las estructuras óseas antes mencionadas, a partir de puntos de referencia (landmarks o LM) [Zelditch *et al.*, 2012]. Se posicionaron un total de 16 landmarks para la norma frontal, subdivididos en dos conjuntos, correspondientes a un módulo visual y a un módulo nasal. Mientras que para la norma basal, se optó por 18 LM, subdivididos dos conjuntos, correspondientes a un módulo visual y otro nasal.

Ésta tesis se divide seis capítulos, el primero de ellos se trata de una descripción del Orden *Primates*, dividido en los infraórdenes *Catarrhini* y *Platyrrhini*, abarcando sus aspectos característicos, su origen y las relaciones filogenéticas de cada uno. El segundo capítulo aborda las características ecológico-comportamentales de los primates vivos.

El tercer capítulo presenta una descripción del cráneo primate, mencionando el número de huesos que lo conforman, y distinguiendo las relaciones que existen entre ellos. En éste mismo apartado se abordan las bases teóricas para el estudio del cráneo, partiendo de la hipótesis de la Matriz funcional de van der Klaauw [Moss e Young, 1960; Chevereud, 1982]; y la hipótesis de modularidad e integración

[Klingenberg, 2008, Klingenberg 2011]. Finalmente, en los últimos capítulos se presenta a profundidad la metodología empleada, así como los criterios de selección de los ejemplares utilizados, los resultados obtenidos, la discusión sobre estos y las conclusiones a las que se llegan.

Justificación

Para la *Antropología Física* es importante conocer cómo se diferencian morfológicamente las estructuras que conforman los cráneos de los primates humanos y no humanos. Para ello se debe considerar cómo funciona el cráneo. El cráneo primate se conforma por estructuras que cambian en la manera en la que un órgano o región crece, lo que produce efectos en el cerebro como en otras estructuras craneofaciales. Por ejemplo, el tamaño del cerebro altera el crecimiento del neurocráneo y del esplanocráneo. Los cerebros grandes influyen sobre el equilibrio del cráneo en su conjunto, afectan el rango de frecuencias de sonido que un organismo escucha e influyen sobre la biomecánica de la masticación y otras características funcionales.

Comprobar las hipótesis sobre tales transformaciones requiere saber si éstas varían dentro del Orden *Primates*. Por lo tanto, el propósito de esta tesis es comparar mediante un enfoque modular y de integración, la región visual y nasal de las subfamilias de monos; ecología y el tipo de comportamientos de los especímenes estudiados. Así mismo, se analizaron las razones por las cuales los monos tienen la diversidad y distribución biológica más amplia actualmente del orden *Primates*.

Preguntas de investigación

¿Existen diferencias morfológicas en las estructuras óseas que conforman la región nasal y visual en los cráneos de las subfamilias de primates no humanos?

¿Cuáles de estas características se relacionan con el ambiente y el comportamiento de las subfamilias primate?

Hipótesis

- 1) La forma de las estructuras de la región nasal y visual del cráneo de las subfamilias de primates no humanos, están relacionadas con las características ecológicas y comportamentales de cada subfamilia, por lo que se esperan cambios en su morfología funcional.

Objetivo principal

Estudiar desde los conceptos de modularidad funcional e integración craneal, la variación de forma en la región nasal y visual del cráneo primate entre las subfamilias de monos: *Cercopithecinae*, *Colobinae*, *Pitheciinae*, *Callicebinae*, *Allouatinae*, *Atelinae*, *Cebinae*, *Saimirinae*, *Aotinae*, *Callithrichinae*.

Objetivos específicos

- 1) Identificar en las subfamilias primate, las estructuras anatómicas que conforman los módulos funcionales: nasal y visual, en el esplanocráneo (norma frontal) y en la base del cráneo (norma basal).
- 2) Identificar la morfología específica de cada módulo funcional entre subfamilias
- 3) Asociar cada módulo funcional con las siguientes covariables ecológico-comportamentales: patrón de actividad, tipo de organización social, dieta, tipo de hábitat, tipo de locomoción y tipo de visión.
- 4) Evaluar el nivel de covariación de los módulos nasal y visual entre ambas normas para conocer su nivel de integración.

1 Capítulo I. Orden *Primates*

La historia evolutiva del Orden *Primates* presenta aspectos poco característicos en cuanto a su origen y las relaciones filogenéticas de los grupos actuales. Además, de que se tiene un registro fósil limitado. El orden, incluye dos subórdenes: *Prosimii* y *Anthropoidea*. *Anthropoidea* (también conocidos como antropoides) incluye a los monos, simios y humanos; y a su vez, se subdivide en los infraórdenes: *Catarrhini* (Monos del Viejo Mundo o catarrinos) y *Platyrrhini* (Monos del Nuevo Mundo o platirrininos) [Tejedor, 2013] (ver figuras 1 y 2).

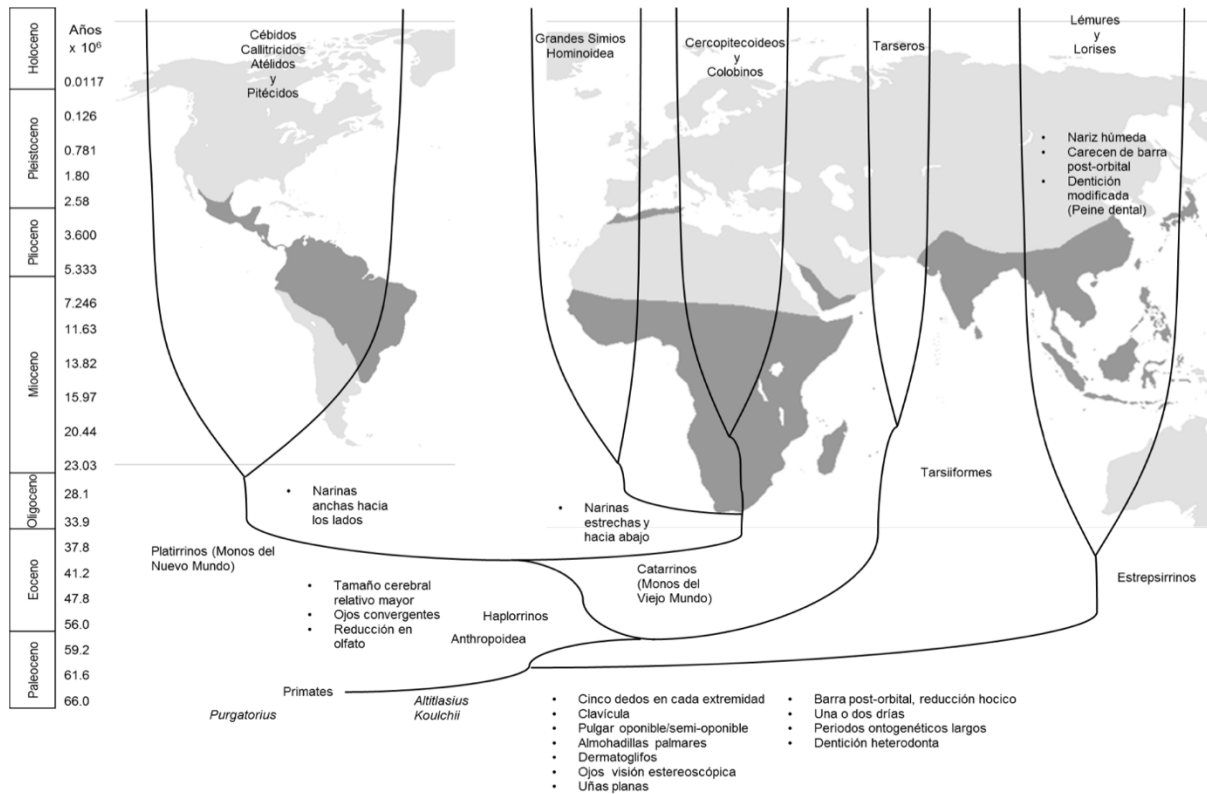


Figura 1. Esquema evolutivo del Orden *Primates*. Fuente: Herbert-Mainero, 2018.

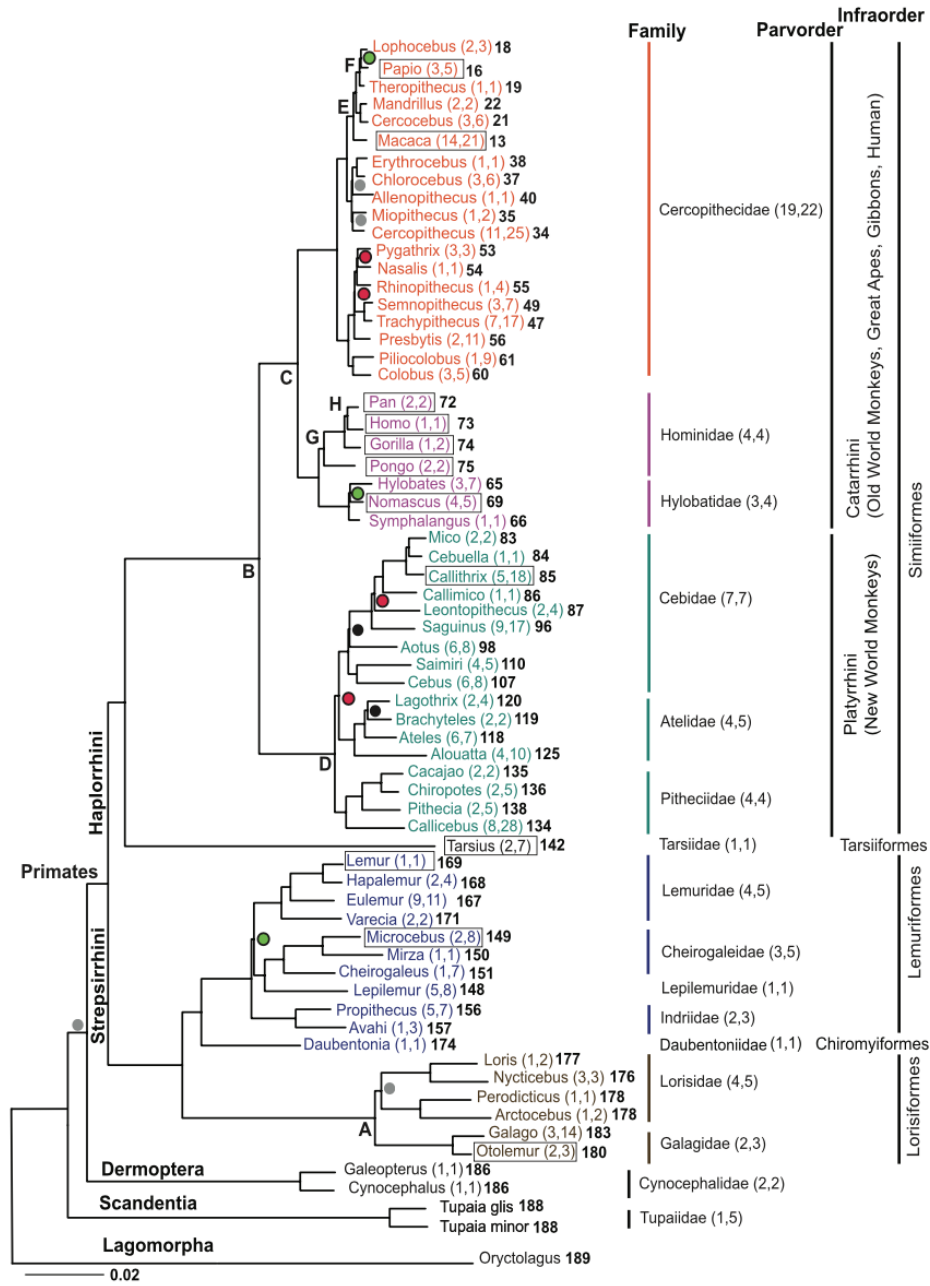


Figura 2. Filogenia molecular del Orden *Primates*. Fuente: Perelman et al., 2011.

Todos los primates poseen una cavidad ocular rodeada por hueso. [Cartmill, 1992]. En el caso del suborden *Prosimii*, esta cavidad toma la forma de una barra post-orbital abierta, mientras que en *Anthropoidea* se forma una barra post-orbital cerrada. Estas características óseas funcionan como estabilizadores de los ojos, aislándolos de los movimientos masticatorios adyacentes a la órbita [Cartmill, 1992; Heesy *et al.*, 2005; Heesy, 2008]. Los ojos de todas las especies primate, se orientan hacia el frente, produciendo una visión binocular, desarrollada con la finalidad de disponer de percepción respecto a la profundidad ambiental [Cartmill, 1980]. Para *Anthropoidea*, esto le significó grandes áreas en la corteza cerebral para procesar información visual, privilegiando la vista sobre el oído y el olfato [Allman, 1999; Kaas, 2008].

Otra característica de los primates son sus manos y pies prensiles, cuyas falanges son alargadas [Lemelin, 1995; Kirk, 2013]. El área plantar y palmar carecen de pelaje, permitiendo una mejor adherencia a las superficies [Napier, 1980]. Los dedos poseen almohadillas apicales sin pelo que cuentan con crestas de fricción inervadas con mecanorreceptores [Cartmill, 1974; Hoffmann *et al.*, 2004]. Por su parte, los dedos de las manos tienen uñas aplanadas en lugar de garras [Cartmill, 1974].

Los primates son animales sociales, cuyos cerebros grandes muestran un ritmo de maduración física y psicológicamente tardío. Los periodos de gestación son largos y el número de crías por nacimiento se reduce a uno o dos; en comparación con el tiempo extendido de dependencia infantil, por lo que existe un extenso periodo entre el nacimiento y la edad adulta [Barrickman *et al.*, 2008].

1.1 Historia natural del Infraorden Catarrhini

Las evidencias sitúan el origen del suborden *Anthropoidea* en África y en Asia, por lo que se afirma que éste constituye un grupo monofilético que incluye a *Catarrhini* y *Platyrrhini*. La divergencia entre *Catarrhini* y *Platyrrhini* se sitúa durante el Eoceno medio y el Eoceno tardío, aproximadamente hace 47 Ma [Tejedor, 2013]. Por motivos de esta tesis, se excluirá a los grandes simios y se enfocará exclusivamente en los monos del Viejo y Nuevo mundo.

Los monos del Viejo Mundo tuvieron diferentes radiaciones adaptativas en África, divergiendo de los homínidos aproximadamente hace 35-25 Ma. Actualmente, *Catarrhini* está constituido por las superfamilias *Hominoidea* y *Cercopithecidae*. La superfamilia *Cercopithecidae* se divide en dos subfamilias: *Cercopithecinae*, comúnmente llamados cercopitécidos; y *Colobinae*, también conocidos como colobinos. A su vez, *Cercopithecinae* y *Colobinae*, se dividen en dos tribus cada una [Zinner *et al.*, 2012; Frost, 2017].

Cercopithecinae se divide en la tribu *Papionini* y en la tribu *Cercophitecini*; mientras que *Colobinae* se divide en la tribu *Colobini* (colobinos o colobos africanos) y en la tribu *Presbytini* (colobinos asiáticos o langures) [Zinner *et al.*, 2013].

A pesar de la diversidad existente en la superfamilia *Cercopithecidae*, sus miembros comparten características y adaptaciones morfológicas comunes, entre ellas se encuentran [Ankel-Simon, 2007; Zinner *et al.*, 2013; Fleagle, 2013]:

- 1) Fórmula dental: I 2/2, C 1/1, P 2/2, M 3/3 (x2) = 32.
- 2) Caninos en forma de pala

- 3) Molares cuyas dos cúspides anteriores y posteriores se alinean. Esta posición simétrica de las cúspides y su conexión a través del diente, forman un patrón “bilofodonte”
- 4) Tanto los machos como en las hembras presentan caninos afilados.
- 5) Aberturas nasales estrechas; la mayoría carecen de senos maxilares.
- 6) En la superficie externa de la pared lateral del cráneo, el hueso frontal entra en contacto con el hueso esfenoides
- 7) En la región auditiva, el hueso timpánico se extiende lateralmente para formar un meato auditivo tubular externo
- 8) Visión tricromática
- 9) Las extremidades anteriores se caracterizan por una articulación del codo estrecha, con un epicóndilo medial reducido y una apófisis de olécranon alargada en el cúbito.
- 10) Presencia de tuberosidades isquiáticas expandidas
- 11) Presencia de extremidad caudal alargada y no prensil

Muchas de las diferencias entre las dos subfamilias se relacionan con el tipo de dieta de cada una, teniendo *Cercopithecinae* una dieta especializada en frutas (frugívora); mientras que la dieta de *Colobinae* se especializa en el consumo de hojas (folívora) [Fleagle, 2013].

1.1.1 Subfamilia *Cercopithecinae*

Los miembros de la subfamilia *Cercopithecinae* exhiben las siguientes características: presencia abazones (bolsas en las mejillas), dientes incisivos anchos, molares con coronas altas y cúspides bajas, pulgares largos y dedos más cortos en comparación con los colobinos; las extremidades anteriores y posteriores tienden a ser del mismo tamaño y poseen una intensa comunicación vocal. Su tamaño corporal varía desde el género *Miopithecus*, con un peso corporal promedio de 1 kg, hasta el género *Madrillus* cuyos machos alcanzan un peso de 50 kg. Otras

particularidades incluyen altas tasas de simpatría e hibridación; gran diversidad entre los patrones de pelaje, la más amplia variabilidad genética en primates respecto al número de cromosomas; y una extensa variabilidad en lo que se refiere organización social [Fleagle, 2013].

La subfamilia comprende 81 especies en 13 géneros, distribuidos principalmente en África y algunos territorios asiáticos. Debido a la anatomía, morfología, comportamiento y genética, *Cercopithecinae* se divide en dos tribus: *Papionini*, y *Cercopithecini*. La divergencia de estas tribus se sitúa hace 10-12 millones de años [Zinner *et al*, 2013].

La tribu *Papionini* incluye a los géneros: *Macaca* (macacos), *Cercocebus* (mangabeys de boina roja) *Mandrillus* (mandriles), *Lophocebus* (mangabeys de cresta negra), *Rungwecebus* (kipunjis), *Papio* (babuinos) y *Theropithecus* (geladas), (ver figuras 3 y 4). Mientras que la tribu *Cercopithecini* está compuesta por los géneros *Allenopithecus* (mono de Allen), *Miopithecus* (mono enano o talapoin), *Erythrocebus* (mono patas), *Chlorocebus* (mono verde), *Allochrocebus* (guenon terrestre) y *Cercopithecus* (guenon arbóreo), (ver figuras 5 y 6). [Zinner *et al*, 2013; Fleagle, 2013].

El género *Macaca*, es el único género *Cercopithecinae* que habita en el continente asiático, siendo de entre los primates no humanos, el de mayor distribución geográfica.

La tribu *Papionini* tiende a ser más terrestre y de constitución más robusta; con rostro y pelaje menos coloridos, en comparación a la tribu *Cercopithecini*; y poseen una extremidad caudal variante en cuanto a tamaño. Genéticamente, su número de cromosomas diploides siempre es de 42. La organización social de *Papionini* tiende a ser *multi-macho*, sin embargo, algunos géneros como *Theropithecus*, *Mandrillus* y *Papio* forman grupos uni-macho, como unidades sociales basales. Estas unidades están asociadas a un sistema jerárquico de bandas y tropas temporales, que funge

como estrategia para mantener flexibilidad frente a condiciones ecológicas adversas; negociando de esta manera los recursos compartidos como abrevaderos y sitios de descanso (acantilados). En el género *Theropithecus*, las asociaciones temporales entre estos grupos alcanzan a ser hasta de 1200 individuos. Otro ejemplo es el género *Mandrillus*, que exhibe tipo de organización social único, denominado “hordas”, estas carecen de machos adultos fuera de la temporada de reproducción y tienen en promedio 620 individuos. En contraste, los grupos de los géneros *Cercopithecus* y *Lophocebus* (multi-macho o uni-macho) rara vez se fusionan en “supergrupos.” [Abernethy *et al.* 2002; Swedell *et al.*, 2011].



Figura 3. Ejemplo de la tribu Papionini, género, *Mandrillus*

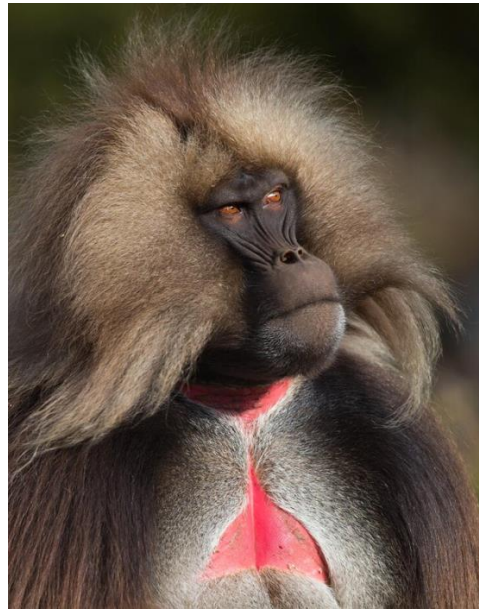


Figura 4. Ejemplo de la tribu Papionini, género, *Theropithecus*

Fuente: <http://www.mogenstrolle.com/primates>. Consulta 16/06/2022.

Por su parte los miembros de la tribu *Cercophitecini*, tienden a ser esbeltos y arborícolas (existen pocas especies terrestres), y presentan una extremidad caudal

alargada y no prensil (ver figuras 5 y 6). Genéticamente, el número de cromosomas diploides que poseen es mayor a 42 [Struhsaker 2010; Sineo 2012; Zinner *et al*, 2013].

La organización social de *Cercopithecini* tiende a ser uni-macho, durante la mayor parte del año; a excepción de la temporada reproductiva en la que machos solitarios amenazan la dominancia del macho del grupo [Lawrence y Cords, 2012]. .

En cuanto al ámbito hogareño, los miembros de la subfamilia *Cercopithecinae* viajan grandes distancias debido a la escasez de alimento (frutas). Igualmente pasan menos tiempo descansando y más tiempo socializando, siendo el acicalamiento un tipo de intercambio social. Es importante señalar que las relaciones entre los machos de la subfamilia son típicamente agonísticas y el acicalamiento es poco frecuente entre ellos. No obstante, los machos de algunos géneros forman coaliciones para mejorar el éxito competitivo; y afianzan el vínculo mediante el acicalamiento entre ellos. Al no existir un sesgo de parentesco, dado que los machos son quienes migran del grupo, las coaliciones reflejan un intercambio recíproco [Lawrence y Cords, 2012]. Por ende, son las hembras quienes permanecen toda la vida en su grupo natal, formando jerarquías estables y semipermanentes, basadas en el parentesco. El género *Erythrocebus* es el único que forma jerarquías temporales.



Figura 5. Ejemplo de la tribu Cercopithecini, género *Erythrocebus*.. Fuente: <https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43462-Erythrocebus-patas>. Consulta 16/06/2022.



Figura 6. Ejemplo de la tribu Cercopithecini, género *Cercocebus* .Fuente: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/6479094>. Consulta 16/06/2022.

1.1.2 Subfamilia *Colobinae*

La subfamilia *Colobinae* se distribuye geográficamente en África y en Asia; teniendo mayor diversidad en Asia; se diferencia de *Cercopithecinae* al tener una dieta principalmente folívora y un modo de locomoción más arborícola (cuadripedalismo, alpinismo y saltos). Socialmente, los colobinos viven en grupos de un solo macho, pero en algunas especies los grupos pueden ser muy grandes; respecto a los infantes estos están al cuidado de todas las hembras del grupo y comúnmente la coloración de su pelaje difiere del de los adultos. *Colobinae* se distingue por tener incisivos estrechos, molares con crestas afiladas y cúspides altas, rostro vertical y por ende, tienen un hocico corto, no tienen abazones, sus aberturas nasales son estrechas y el área interorbital es amplia (longitud entre *glabella* y *prosthion*). Es importante señalar que la posición de la fosa lagrimal dentro del hueso lagrimal varía, siendo este un rasgo polimórfico (incluso en otros *Catarrhini*); mientras que el margen inferior de la cavidad ocular se ubica por debajo de la abertura piriforme nasal; en cuanto a las mandíbulas, estas son profundas [Oates *et al.*, 1990; Ankel-Simon, 2007; Wang *et al.*, 2012].

Una particularidad de la subfamilia es la presencia de un aparato digestivo en cuyo tracto existe un tipo de micro-flora capaz de fermentar los materiales vegetales indigeribles (parecido al aparato digestivo de los rumiantes) al mismo tiempo que tienen un surco reticular; ambas características son producto de adaptaciones para una alta ingesta de hojas [Chivers y Hladik, 1980; Ting *et al.*, 2008]. Otra característica es la presencia de un pulgar corto o inexistente, una extremidad caudal larga y no prensil; y en todos los géneros se observan que las extremidades posteriores son más largas que las extremidades anteriores [Oates *et al.*, 1990; Fleagle, 2013].

Colobinae comprende 78 especies y nueve géneros divididos en dos tribus: la tribu *Colobini* (ver figura 7 y 8) y la tribu *Presbytini* (ver figura 9 y 10), la divergencia entre ambas tribus se ubica hace 10.6 Ma [Rauum *et al.* 2005; Wang *et al.* 2012]. La tribu

Colobini (colobinos o colobos africanos) está conformada por los géneros *Colobus* (guereza abisinio o colobo oriental negro y blanco), *Ptilocolobus* (colobo rojo) y *Procolobus* (mono colobo verde oliva); y la tribu *Presbytini* (colobinos asiáticos o langures) incluye a los géneros *Presbytis* (surili o langur de capuchón), *Pygathrix* (langur jaspeado, duc de canillas rojas, duc de botas rojas o mono disfrazado), *Rhinopithecus* (langur de nariz chata), *Nasalis* (mono o langur narigudo), *Simias* (langur cola de cerdo), *Semnopithecus* (langur indio) y *Trachypithecus* (lutung o langur plateado) [Zinner *et al.*, 2013; Wang *et al.* 2012]. En cuanto al tamaño corporal, éste varía desde los 4 kg en el género *Procolobus* hasta 20 kg en los machos adultos del género *Nasalis* [Oates *et al.*, 1990].

El género *Semnopithecus* es el más terrestre de todos los colobinos, éste habita en Asia occidental, en bosques húmedos, bosques de matorrales y bosques primarios, jardines y templos. Los géneros *Presbytis* y *Trachypithecus*, también son cuadrúpedos terrestres y llegan habitar en plantaciones de caucho en Indonesia y en Malasia. No obstante, *Trachypithecus* se extiende hasta China e India, viviendo sobre piedras calizas, durmiendo en cuevas y trepando acantilados [Lawrence y Cords, 2012].

Los tamaños de las áreas de distribución de muchos colobinos varían estacionalmente, siguiendo la proporción de los diferentes componentes de su dieta. En general, el ámbito hogareño de *Colobinae* es pequeño (<1 km²); esto es reflejo de la abundancia de alimento (hojas). Incluso aquellos géneros con un ámbito hogareño de mayor tamaño sólo viajan <1 km/día [Lawrence y Cords, 2012]. *Semnopithecus* y *Rhinopithecus* habitan en grandes áreas montañosas, por lo que su ámbito hogareño es de (>10 km²), viajando constantemente debido a la falta de hojas en zonas elevadas [Kirkpatrick, 2010].



Figura 7. Ejemplo de la tribu Colobini, género *Colobus*. Fuente: <https://inaturalist.mma.gob.cl/observations/8655682>. Consulta 16/06/2022.



Figura 8. Ejemplo de la tribu Colobini, género *Piliocolobus*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/502997-Piliocolobutephrosceles/browse_photos. Consulta 16/06/2022.



Figura 9. Ejemplo de la tribu Presbytini, género *Pygathrix*. Fuente: <http://www.mogenstrolle.com/primates>. Consulta 16/06/2022.



Figura 10. Ejemplo de la tribu Presbytini, género *Rhinopithecus*.. Fuente: <http://www.mogenstrolle.com/primates>. Consulta 16/06/2022.

1.2 Historia natural del Infraorden *Platyrrhini*

El infraorden *Platyrrhini*, también conocido como platirrinos o primates neotropicales, son un grupo monofilético. Se ha sugerido que las formas ancestrales de *Platyrrhini* migraron de África a América de manera pasiva en balsas de vegetación o islas flotantes formadas en la desembocadura de ríos o lagos hacia el mar. Las balsas entraron en contacto con paleo-corrientes marinas, lo que las transportó entre cadenas de islas o directamente hacia Sudamérica [Tejedor y Saba-Muñoz, 2013]

La historia evolutiva de *Platyrrhini* se remonta a hace 30 millones de años, evolucionando en América de manera aislada y en ausencia de otros primates [Fleagle, 2013]. La llegada de los primeros *Platyrrhini* a Sudamérica se ve oscurecida por la inexistencia de registros fósiles procedentes de sedimentos asignables al límite entre el Eoceno y Oligoceno; no obstante; con el registro fósil existente es complicado evaluar su radiación inicial; los hallazgos se limitan a áreas actualmente inhabitadas por primates, desde la Patagonia, Chile y las Antillas Mayores en el Caribe. En estas regiones se encuentran documentados 12 géneros extintos cuyas afinidades con la fauna actual son inciertas. Aun así, se infieren algunas relaciones morfológicas con probables raíces filogenéticas [Tejedor y Saba-Muñoz, 2013].

Los platirrinos actuales exhiben una gran diversidad morfológica, comportamental y ecológica; lo que los divide en tres superfamilias: *Pitheciidae*, *Cebidae*, y *Atelidae*. A diferencia de *Catarrhini*, todos los platirrinos son arborícolas y diurnos, a excepción del género *Aotus*, que es el único género de primate americano nocturno [Mittermeier *et al.* 2013; Fleagle, 2013].

El tamaño corporal del infraorden varía desde los 100 g, hasta los 15 kg y se distinguen anatómicamente por poseer las siguientes características [Fleagle, 2013]:

- 1) Fórmula dental: I 2/2, C 1/1, P 3/3, M 3/3 (x2)
- 2) Los primeros dos molares inferiores carecen de hipoconútilos
- 3) Anillo timpánico fusionado lateralmente con la bulla auditiva
- 4) En la pared lateral del cráneo (*pterion*) los huesos parietal y cigomático entran en contacto y separan el hueso frontal del esfenoides
- 5) La capa meníngea que separa el cerebelo del cerebro está osificada
- 6) Las suturas craneales se fusionan tardíamente
- 7) Cráneos largos y estrechos
- 8) Las proporciones de las extremidades son conservadoras, con índices intermembrales entre 70 y 100. En general, los índices intermembrales son bajos.
- 9) Ulna y radio cortos
- 10) Carencia de pulgar oponible
- 11) Todas las familias presentan extremidad caudal; sin embargo, *Atelidae* y *Cebidae*, poseen una extremidad caudal prensil que funge como quinta extremidad.

Rosenberger, interpreta la distribución actual de *Platyrrhini* como una serie de modalidades o patrones adaptativos, que evolucionaron dentro de áreas geográficas canalizadas de acuerdo con los linajes de los distintos taxa. Es decir que, en la medida en la que los diferentes taxa dividieron sus nichos ancestrales, se desarrollaron nuevas formas de aprovechamiento de recursos para reducir la competencia [Rosenberger, 1992; Rosenberger y Tejedor, 2011].

Los nichos ecológicos que caracterizan los patrones adaptativos de cada familia incluyen: el tamaño corporal, la dieta, el modo de locomoción y las estrategias de forrajeo.

Actualmente, el Infraorden se distribuye en tres comunidades biogeográficas [Alfaro *et al.* 2012]:

- 1) El sur de México, América Central; y el centro y norte de Colombia y Venezuela.
- 2) La cuenca del Amazonas, incluyendo las Guayanas y las laderas orientales de los Andes.
- 3) La sabana tropical no amazónica (Cerrado), los bosques secos del noreste del Brasil (Catinga), el sur de Bolivia y el Paraguay; el Chaco y los bosques bajos, montañosos, del Atlántico en el Brasil, Paraguay y la Argentina.

1.2.1 Superfamilia *Pitheciidae*

La superfamilia *Pitheciidae*, también llamados pitécidos, son platirrinos que se caracterizan por tener un tamaño corporal que varía de pequeño a mediano (750 a 3000 g); y por una dieta basada principalmente de frutos duros y semillas [Alfaro *et al.* 2012]

Se dividen en dos subfamilias: *Pitheciinae*, compuesta por los géneros *Pithecia*, *Chiropotes* y *Cacajao*; y la subfamilia *Callicebinae*, conformada por el género *Callicebus* [Alfaro *et al.* 2012; Fleagle, 2013]

1.2.1.1 Subfamilia *Pitheciinae*

La subfamilia *Pitheciinae* está conformada por tres géneros de primates: *Pithecia*, *Chiropotes* y *Cacajao*. Los últimos presentan un mayor parentesco entre sí, en comparación con *Pithecia*. En cuanto a las características de la subfamilia se encuentran las especializaciones dentales para la masticación de frutas y semillas blandas recubiertas por exteriores duros [Alfaro *et al.* 2012]. La dieta de *Pitheciinae* es principalmente frugívora/semillera; se fundamenta en frutos duros e inmaduros, y semillas de cáscara dura, que abren con sus caninos; ocasionalmente se alimentan de insectos como hormigas soldado, arañas y otros artrópodos [Buchanan *et al.* 1981; Marsh, 2014]. *Pitheciinae* presenta especialidades dentales

que incluyen incisivos grandes y procumbentes, caninos robustos; premolares y molares pequeños, cuadrados y de cúspides bajas. Otras características faciales son prognatismo, paladar en forma de “U” y huesos nasales grandes [Fleagle, 2013].

Los pitecinos habitan el bosque tropical y la sabana de montaña, los bosques inundados y los bosques de lianas, extendiéndose por toda la Amazonia y partes de las Guayanas [Fleagle, 2013]: todos los géneros son cuadrúpedos-saltadores arborícolas. Sin embargo, existen particularidades entre cada uno. Los géneros *Chiropotes* y *Cacajao* habitan el dosel medio y superior del bosque Neotropical y su principal modo de locomoción es el cuadrupedalismo arbóreo, combinado con saltos en cuyos aterrizajes se utilizan las cuatro extremidades. Una particularidad de ambos géneros, es la suspensión con las extremidades posteriores para alimentarse [Fleagle, 2013].

El género *Chiropotes*, también conocido como saki barbudo, tiene un peso corporal que oscila entre 2 y 4 kg, y tiene una altura entre 32-51 cm, posee una extremidad caudal alargada y cubierta de pelo; se distinguen por tener una pronunciada barba, compuesta por un mechón de pelo que se extiende desde la mandíbula hasta la parte superior del pecho (en los machos es aún más prominente), también poseen un cráneo y una mandíbula robusta en comparación con *Pithecia*, y sus extremidades tienen la misma longitud [Barnetti *et al.* 2012]. Existe poco dimorfismo sexual, las hembras tienden a ser de menor tamaño [van Roosmalen *et al.* 2002]. El número de individuos por periodo gestante es uno, son primates diurnos y su rango hogareño es mayor a 200 ha [Gregory y Bowler, 2012; Fleagle, 2013].

Cacajao o *uakaris* (ver figura 12), son el género pitecino de mayor tamaño, tienen una altura de 40-45 cm, y poseen una extremidad caudal corta. Sus cuerpos están cubiertos de pelo largo y suelto, pero sus cabezas son calvas, no tienen grasa subcutánea. También poseen incisivos inferiores salientes. Estos monos tienen la piel facial roja más llamativa de todos los primates. Las hembras eligen a sus parejas

basándose en la coloración del rostro del macho, lo que sugiere que el color refleja la salud del primate (ver figura 12) [Corso *et al.*, 2016]. En cuanto a la organización social, *Chiropotes* y *Cacajao* viven en grupos grandes, multi-macho-multi-hembra, y las proporciones grupales entre machos y hembras adultos se acercan a la paridad. Presentan un alto grado de dinámica de fisión-fusión, cooperación y afiliación, en particular entre los machos [Barnetti *et al.* 2012].

El género *Pithecia*, también conocido como mono saki, es el género pitecino de menor tamaño, los adultos pesan entre 1.5 y 4 kg, y poseen una altura entre 25-98 cm; la longitud de su extremidad caudal varía entre 25.5-54.5 cm, siendo del mismo tamaño que el resto del cuerpo, tanto en machos como en hembras. Respecto al dimorfismo sexual, las hembras tienden a ser de menor tamaño (ver figura 11) [Mittermeier y van Roosmalen, 1981; Alfaro *et al.* 2012; Marsh, 2014]. *Pithecia* se caracteriza por su pelaje largo, grueso y esponjoso, el cual se piloerecta fácilmente, lo que crea la ilusión de un mayor tamaño corporal. Por su parte, el pelaje coronal se superpone en la región facial; algunos machos tienen una melena o pliegues de alrededor del cuello; mientras otros sólo poseen piel desnuda [Setz y Gaspar, 1997; Marsh, 2014]. *Pithecia* habita el dosel inferior del Neotrópico y se diferencia por utilizar el alpinismo y el salto vertical, aterrizando sobre sus extremidades posteriores; habita en bosques primarios y secundarios [Alfaro *et al.* , 2012; Fleagle, 2013]. La estructura social de *Pithecia* son grupos familiares monógamos, que tienden a separarse mientras se alimentan [Norconk , 2011].



Figura 11. Ejemplo del género *Pithecia*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/846203Pitheciinae/browse_photos. Consulta 16/06/2022.

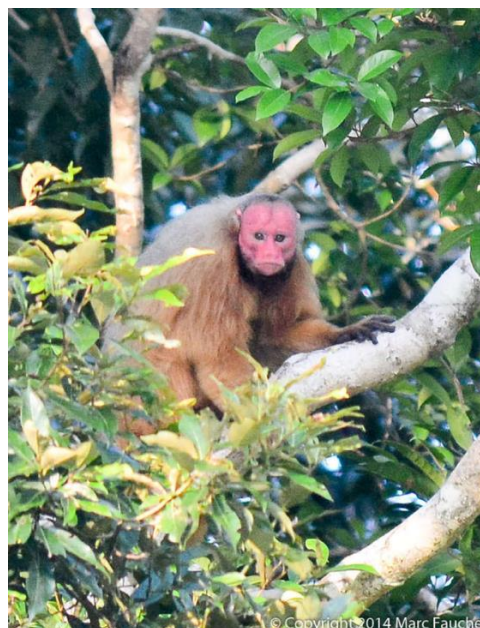


Figura 12. Ejemplo del género *Cacajao*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/846203Pitheciinae/browse_photos. Consulta 16/06/2022.

1.2.1.2 Subfamilia *Callicebinae*

La subfamilia *Callicebinae* está representada por el género *Callicebus* (figura 13). Los *Callicebus* o monos titi, son un diverso grupo de platirrininos que habitan los bosques tropicales de las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco, desde las estribaciones de los Andes en Colombia, Ecuador y Perú; extendiéndose hasta la región del bosque atlántico de Brasil, y los bosques secos del Paraguay y Bolivia, pasando por los ríos Pilcomayo y Paraguay [van Roosmalen *et al.*, 2002; Fleagle, 2013].

Su tamaño corporal varía de pequeño a mediano, con un peso de 1 a 2 kg y una altura de cabeza a cuerpo de 27 a 45 cm. *Callicebus* se caracteriza por tener hocicos cortos, cráneos alargados, y extremidades posteriores y caudales largas. Respecto a su dentición, en comparación con otros platirrininos, poseen caninos cortos con poco dimorfismo sexual; y molares simples [Hershkovitz, 1990]. Son saltadores cuadrúpedos diurnos, que habitan el sotobosque, cuya dieta es principalmente frugívora y folívora; ocasionalmente se alimentan de insectos. En cuanto a su

organización social, viven en grupos familiares monógamos. Una peculiaridad de los titis, son sus vocalizaciones a dueto al amanecer. Tienen partos únicos, y las crías son cargadas por el macho después de su primera semana de vida [Alfaro *et al.*, 2012; Fleagle, 2013].

La subfamilia se divide en 30 especies, clasificadas en cinco grupos. Los grupos se dividen de acuerdo al número de cromosomas, tipo de coloración del pelaje y tamaño corporal [van Roosmalen *et al.*, 2002]. Las especies dentro de estos grupos son alopátricos, separados por ríos; no obstante; los miembros de los diferentes grupos de especies viven en simpatria y entre los grupos se observa preferencia de hábitat [Fleagle, 2013].



Figura 13. Ejemplo del género *Callicebinae*. Fuente: <https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/738189-Plecturocebus-moloch> Consulta: 16/06/2022.

1.2.2 Superfamilia *Atelidae*

La familia *Atelidae*, comúnmente conocidos como atélidos, son los platirinos más grandes del Nuevo Mundo, su peso oscila entre 5 y 15 kg, y son los primates no humanos con mayor distribución en el continente. Su locomoción es cuadrúpeda arborícola o semi-braquiadora; tienen una dieta folívora-frugívora y cuentan con una cola prensil que tiene un dermatoglifo en la superficie anterior de su último tercio

distal [Ankel-Simmons, 2007]. El rasgo morfológico que define a la familia es la utilización de su cola para apoyar el cuerpo durante la alimentación y la locomoción.

Los atélidos se dividen en dos subfamilias, *Alouattinae* y *Atelinae*. *Alouattinae*, comprende exclusivamente al género *Alouatta*, mientras que *Atelinae* incluye a los géneros *Ateles*, *Brachyteles* y *Lagothrix* [Grooves, 2017].

1.2.2.1 Subfamilia *Alouattinae*

La subfamilia *Alouattinae*, está compuesta por el género *Alouatta*, comunmente conocidos como monos aulladores; distribuyen desde el sureste de México hasta el norte de Argentina (ver figura 14). Se caracterizan primeramente por un modo locomoción cuadrúpedo arborícola y una dieta principalmente folívora; minimizado su gasto energético a través de una marcha lenta y deliberada sobre las ramas, combinada con bajos niveles de actividad. Raramente saltan en la canopia o bajan al suelo. Durante el forrajeo, emplean posturas sentadas y de suspensión con la cola, esta última funge como quinta extremidad [Youlatos, 2008; Youlatos *et al.*, 2015]. También durante la marcha, utilizan su cola para suspenderse de los soportes. Su altura es de 95-145 cm; mientras que su peso oscila entre 6 y 10 kg. Presentan altos niveles de dimorfismo sexual en cuanto al tamaño y dentición, también existe dicromatismo sexual [Fleagle, 2013; Dunn *et al.*, 2015].

El cráneo de *Alouatta* se distingue por una capacidad craneal pequeña y por la falta de flexión en la base. Cuentan con una mandíbula grande y profunda; y un hueso hioides expandido, que forma una caja de resonancia que amplifica los llamados territoriales [Mittermeier *et al.*, 2013; Dunn *et al.*, 2015].

Este género habita en bosques perenes húmedos, bosques de galería, bosques deciduos secos, tanto continuos como fragmentados. *Alouatta* vive en grupos pequeños, con uno o pocos machos adultos, varias hembras adultas (multi macho-multi hembra) y sus crías, pero la composición normal del grupo parece variar según la especie, la riqueza del hábitat y en función de la edad de la tropa [Di

Fiore y Campbell 2001]. No obstante, ninguno de los dos sexos permanece en su tropa natal. Los aulladores tienen nacimientos únicos y las crías son cuidados por las hembras del grupo. Su ámbito hogareño varía alrededor de ocho a 60 ha, esto debido a su habilidad de subsistir a base de hojas y lianas [Hershkovitz, 1977].



Figura 14. Ejemplo del género *Alouatta*. Fuente: <https://www.asoprimatologicacolombiana.org/aprendiendo-sobre-primates/los-aulladores-menos-conocidos-de-colombia>. Consulta 16/06/2022.

1.2.2.2 Subfamilia *Atelinae*

La subfamilia *Atelinae* es un grupo monofilético de primates neotropicales que incluye tres géneros existentes: *Ateles* o monos araña, *Brachyteles* o muriquis y *Lagothrix* o monos lanudos.

El género *Ateles* se distribuye desde el sureste de México, a lo largo de Centro América y hasta el norte de Bolivia (ver figura 15). Los machos y las hembras del género tienen poco dimorfismo sexual en lo que respecta al tamaño, alcanzando una altura aproximada de 50-60 cm, sin incluir la cola; pesan entre 8 y 10 kg [Aureli *et al.*, 2008]. Estos monos prefieren el bosque primario y el dosel superior de los

árboles en bosques deciduos y húmedos [Di Fiore y Campbell, 2001]. Se caracterizan por un modo de locomoción cuadrúpedo arborícola, combinado con semi-braquiación, alpinismo y saltos. Durante el forrajeo y la alimentación, emplean posturas de suspensión con la cola, que funge como quinta extremidad [Milton, 1980]. Tienen la cola prensil más desarrollada de cualquier primate, y tienen un pulgar reducido. Estas adaptaciones mejoran el acrobático y ágil modo de locomoción de los monos araña [Aureli *et al.*, 2008].

La dentición de los monos araña se caracteriza por tener incisivos grandes y anchos, y molares pequeños, con cúspides bajas y redondeadas. Cranealmente, las órbitas oculares son de gran tamaño, y poseen una mandíbula poco profunda. [Fleagle, 2013].

Su dieta es principalmente frugívora, pero estacionalmente consumen grandes cantidades de hojas. No obstante, su metabolismo es acelerado debido a la alta ingesta de frutos maduros; por lo que su patrón de actividad que requiere de un alto gasto calórico ya que su rango de territorio promedio es de 278 ha [Rosenberger y Tejedor, 2011] La organización social de los monos araña es fisión-fusión. Los machos generalmente permanecen en su grupo natal, mientras que las hembras migran a otras tropas. Estos monos tienen partos únicos y las crías son cuidadas por la madre [Aureli *et al.*, 2008; Fleagle, 2013].

Por su parte el género *Brachyteles*, también conocido como mono araña lanudo o muriqui, es el atélido más grande, su peso oscila entre 9.6 y 15 kg, y posee una altura promedio de 49 cm [Rosenberger y Strier, 1989; Cawthon-Lang, 2006; Iurk et al., 2013]. Su tamaño, junto con sus características dentales y su sistema digestivo, se han asociado con adaptaciones a una dieta predominantemente folívora-frugívora, exhibiendo molares con crestas de esquila, similares a los de *Alouatta* [Fleagle, 2013]. Actualmente son reconocidas dos especies: muriqui del sur (*Brachyteles arachnoides*) y muriqui del norte (*B. hypoxanthus*). Ambas especies, presentan poco dimorfismo sexual [Di Fiore y Campbell 2001]. Otra

particularidad del género es un pelaje denso que oscila entre los colores gris, marrón y amarillo; el cual cubre todo su cuerpo a excepción del rostro [Cawthon-Lang, 2006].

Cabe mencionar que, *Ateles* y *Brachyteles* comparten las mayores adaptaciones asociadas con el comportamiento suspensorio como la semi-braquiación con ayuda de la cola, columpiarse con extremidades anteriores, metacarpos largos y curvados, y la presencia de un pulgar vestigial; el principal modo de locomoción de los muriquí es el alpinismo suspensivo y semi-braquialización [Rosenberger y Strier 1989; Cawthon-Lang, 2006]. Sin embargo, los muriquí presentan un patrón de actividad intermedio al resto de los atélidos, con un rango de territorio promedio de 154 ha [Di Fiore y Campbell, 2001].

Brachyteles habita los bosques primarios o secundarios del bosque Atlántico brasileño; y presentan una gran flexibilidad ecológica para sobrevivir en sitios deforestados [Cawthon-Lang, 2006]. Su organización social se asemeja a la de los monos araña en la especie del sur, en contraste con una organización social más cohesiva en la especie del norte, en cuanto al apareamiento, las hembras copulan con varios machos sucesivamente. Los machos tienen testículos grandes, lo que sugiere que la competencia entre los machos es en gran medida por la competencia de esperma más que por la agresión interpersonal. Los muriquí machos permanecen en su grupo natal, mientras que las hembras se dispersan [Cawthon-Lang, 2006; Fleagle, 2013].

Por su parte el género *Lagothrix*, comúnmente conocido como mono lanudo debido a su espeso pelaje; habitan las regiones occidentales de las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco, y en las zonas montañosas y submontañosas de la cordillera oriental de los Andes. Su hábitat incluye bosques primarios y secundarios, bosques de niebla y pantanales [Fleagle, 2013]. Cuenta con dos especies y cuatro subespecies. En general, las especies de monos lanudos se distinguen entre sí por la coloración y el aspecto de su pelaje. Como género, los tienen una altura en

promedio de 49,8 cm; en cuanto al peso, este oscila entre 7 y 9 kg [Gron, 2010; Fleagle, 2013; Di Fiore *et al.*, 2015]. Son principalmente cuadrúpedos arborícolas; sin embargo, presenta un pulgar pseudo-oponible y locomoción suspendida, pero en menor frecuencia que *Brachyteles* y *Ateles* [Defler, 1999; Fleagle, 2013]. Existe dimorfismo sexual en cuanto al peso, los machos son pesados [Gron, 2010]. *Lagothrix*, vive en grupos grandes cohesivos, de 20 a 50 individuos, dependiendo de la riqueza del hábitat y la distribución de los alimentos [Fleagle, 2013]. Al igual que los monos araña, son los atélidos más frugívoros, ya que comen una amplia gama de frutas maduras, complementando su dieta con flores, hojas e insectos. Por lo que ocupan grandes extensiones de terreno, 358 ha [Rosenberger y Strier, 1989; Di Fiore y Campbell, 2001].



Figura 15. Ejemplo del género *Ateles*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/846195-Atelinae/browse_photos. Consulta 16/06/2022.

1.2.3 Superfamilia *Cebidae*

Cebidae es una familia heterogénea de monos de tamaño pequeño a mediano, divididos en cuatro subfamilias distintas: *Cebinae*, formada por los monos capuchinos, *Saimiriinae* o monos ardilla; *Aotinae*, formada por los micos nocturnos, martejas, mucuareos o mirikináes; y *Callitrichinae*, que incluye a los titíes, tamarinos y Callimico [Fleagle y Seiffert, 2017]

1.2.3.1 Subfamilia *Cebinae*

La subfamilia *Cebinae* se divide en dos géneros, *Cebus*, también conocidos como capuchinos gráciles, mono carablanca, maicero, cariblanco, tanque, machín, caurara o carita blanca (figura 16); y el género *Sapajus*, comúnmente conocidos como monos capuchinos robustos o capuchinos copetudos, capuchino de cabeza dura, mono silbador o mono caí [Lynch-Alfaro *et al.*, 2012]. Ambos géneros son cuadrúpedos arborícolas-saltadores, que utilizan el bipedalismo facultativo a nivel suelo. Son primates omnívoros, su dieta se fundamenta principalmente de frutas, vertebrados, invertebrados; complementándola con hojas, flores, semillas, médula, tejido leñoso, celulosa, caña de azúcar, artrópodos, moluscos y otros primates. Habitan los bosques neotropicales América Central y América del Sur hasta el norte de la Argentina, viven en simpatria y ocupan principalmente en el dosel superior, pero descienden frecuentemente al sotobosque o al suelo durante sus viajes y durante el forrajeo [Fragaszy *et al.*, 2004; Fleagle y Seiffert, 2017].

Cebinae forma un grupo monofilético, que se estima se separó de los monos ardilla (*Saimiri*) hace 15.5 millones de años (Ma) [Lynch-Alfaro *et al.*, 2012]. Morfológicamente la subfamilia se caracteriza por tener una cola semi-prensil, corta, y cubierta de pelo, y extremidades con la misma misma longitud. Su altura oscila entre 30 a 56 cm y pesan entre 1.4 y 4 kg. Poseen dedos cortos y pulgar oponible. Posee una gama de coloración de pelaje que incluye negros, grises, marrones y blancos. [Fragaszy *et al.*, 2004; Fleagle, 2013].

Cognitivamente *Cebinae* exhibe un alto coeficiente de encefalización, acompañado por el desarrollo de destreza manual; lo que originó habilidades para procesamiento de ciertos alimentos (nueces), una historia de vida retardada, con largos períodos de lactancia, grandes intervalos entre nacimientos y una longevidad significativa, viviendo más de 40 años en cautiverio y 25 años en vida silvestre. [Fragaszy *et al.*, 2004; Fleagle, 2013].

El género *Sapajus* se distingue por ser más robusto en cuanto a sus características craneales y dentales, lo que le permite explotar alimentos duros y resistentes [Wright *et al.*, 2009]. El dimorfismo sexual en los caracteres craneales de *Sapajus* es pronunciado, ya que los machos poseen una cresta sagital inexistente en *Cebus* [Silva, 2001]. La cresta es una adaptación que facilita la fijación del músculo *temporalis* para morder y masticar alimentos duros. *Sapajus* muestra un mayor dimorfismo sexual en cuanto a tamaño, y una jerarquía de dominio más obvia [Fleagle, 2013]. Los capuchinos robustos también presentan mandíbulas cortas con ramas amplias, un arco cigomático grande, que proporciona una mayor área de sujeción para el músculo masetero, lo que implica la capacidad de resistir una mayor carga; y una fosa temporal significativamente pronunciada [Fragaszy *et al.*, 2004; Silva, 2001]. En cuanto a la longitud de los caninos, *Cebus* posee caninos largos y delgados, mientras *Sapajus* tiene caninos relativamente más cortos y robustos [Silva, 2001].

Una diferencia comportamental entre ambos géneros se relaciona con el forrajeo, y el uso de herramientas de piedra en la naturaleza. El cual está presente en las poblaciones de capuchinos robustos en hábitats secos, y puede ocurrir incluso en zonas boscosas, pero no se ha registrado en condiciones de selva tropical, lo que puede explicarse porque la llanura aluvial de inundación de la Amazonia central no tiene piedras disponibles para el uso de herramientas [Izawa, 1979; Ottoni e Izar, 2008]. Sin embargo, nunca se ha reportado el uso de herramientas de piedra en la naturaleza por parte de *Cebus*, incluso en hábitats de sabana donde *Cebus* viaja a nivel suelo y trata de abrir frutos, ignorando las piedras disponibles en su entorno [Defler, 1979].

Todos los capuchinos viven en grupos de ocho a 30 individuos; en sociedades multi-macho-multi-hembra. Las hembras permanecen en su grupo natal, mientras que los machos se dispersan. Tienen nacimientos únicos y son primates diurnos, con grandes ámbitos hogareños [Fleagle, 2013].



Figura 16. Ejemplo del género *Cebus*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43429-Cebus/browse_photos
Consulta 16/06/2022.

1.2.3.2 Subfamilia *Saimiriinae*

La subfamilia *Saimiriinae*, está conforma por el género *Saimiri*, comúnmente conocido como mono ardilla (figura 17). Este género se distribuye en los bosques neotrópicales de América del Sur (exceptuando los bosques costeros del sureste brasileño), así como en parches de bosque en América Central. Habitan bosques húmedos y secos; continuos, secundarios, y fragmentados (caracterizándose por una gran flexibilidad para adaptarse a hábitats perturbados). Son primates omnívoros; se alimentan de insectos, frutas, flores, huevos y vertebrados pequeños. Cabe señalar que la mayoría de las poblaciones *Saimiri* tienen ámbitos hogareños parapátricos o alopátricos entre sí o con el género *Sapajus*, el tamaño estimado del ámbito hogareño es de 200 ha. Su principal modo de locomoción es el cuadrupedalismo arborícola, acompañado de saltos. Son animales diurnos y exhiben un marcado dimorfismo sexual respecto a su tamaño y dentición

[Thorington, 1985; Costello *et al*, 1993, Rhines 2000, Fleagle, 2013]. *Saimiri* tiene una altura que oscila 25 y 35 centímetros, con una cola que mide entre 35 y 42 centímetros; su peso promedio varía de acuerdo al sexo, los machos pesan entre 750 y 1.100 gramos, mientras que las hembras pesan de 500 a 750 gramos [Thorington, 1985; Defler, 2003]. La morfología craneal se caracteriza por tener una región occipital alargada y un *foramen magnum* ubicado debajo de la base del cráneo. Las órbitas oculares están demasiado cercanas entre sí, lo que origina una perforación en el tabique interorbital (fenestra). Dentalmente, cuentan con incisivos espatulados, caninos grandes y premolares con cúspides afiladas [Maier, 1983; Berkovitz y Shellis, 2018]. El esqueleto postcraneal posee un tronco alargado, con extremidades posteriores igualmente largas; una cola prensil únicamente durante la lactancia y manos con dedos cortos, y un pulgar corto, no oponible. Importante señalar que existe una fusión entre la tibia y el peroné, que restringe el movimiento de la articulación tibioastragalina [Costello *et al*, 1993; Fleagle, 2013].

Físicamente se distinguen debido a las gama de colores que presenta su pelaje en la región dorsal (de gris a amarillo, dependiendo de la especie), en contraste la región ventral tiene pelaje blanco, mientras que el último tercio de su cola permanece desnudo [Rhines, 2000]. Respecto a su estructura social, se agrupan en sociedades multi-macho/multi-hembra, de 20 a 50 individuos; llegando a ser hasta de 300 individuos. Los grupos tienen una serie vocalizaciones, incluyendo sonidos de advertencia para proteger al grupo de depredadores. El tamaño del grupo depende del tipo de hábitat; sin embargo, está sujeto a un modelo de segregación sexual estacional, en la que los machos del grupo permanecen en la periferia durante la temporada no reproductiva. Por lo que, las interacciones sociales entre los sexos suceden durante la temporada de cópula, existiendo altos niveles de competencia sexual entre machos. Por su parte, las hembras tienen nacimientos únicos, siendo el producto relativamente grande; los monos ardilla son precoces en cuanto a su desarrollo, con un gran crecimiento cerebral prenatal y un desarrollo motor

temprano. Las crías son cuidadas por las hembras del grupo [Thorington, 1985; Hartwig, 1995; Williams y Glasgow 2000]



Figura 17. Ejemplo del género *Saimiri*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43423-Saimiri/browse_photos
Consulta 16/06/2022.

1.2.3.3 Subfamilia *Aotinae*

La subfamilia *Aotinae*, se compone únicamente por el género *Aotus*, también conocido como mono nocturno. El nombre del género se deriva de la combinación de las palabras latinas *a*, que significa sin, y *otis*, que significa oreja, haciendo referencia a los discretos lóbulos de sus orejas que suelen estar ocultos por un denso pelaje. Son los únicos antropoides que exhiben actividad nocturna, teniendo picos de actividad al amanecer y al atardecer. Durante el día, los monos nocturnos duermen en los huecos “nidos”, en los árboles (ver figura 18) [Camargo-Acosta,

2009; Fernandez-Duque, 2012]. Se distribuyen en gran parte de Sudamérica, desde Panamá hasta el norte de Argentina; sin embargo, están ausentes en las Guyanas y el sudeste de Brasil. Se encuentran en una variedad de hábitats forestales, y no hay indicios preferencia por un nivel del bosque en particular [Fernandez-Duque, 2012]. En ésta amplia gama de territorios, existen muchas especies alopátricas, difiriéndose entre sí por el tamaño de su dentadura, coloración de pelaje en cuello y cola, y a menudo, por su cariotipo. Todas poseen una altura promedio entre 24 y 47 cm, una cola con una longitud que varía entre 22 a 41.8 cm, y un peso entre 700 y 1100 g. No existe dimorfismo marcado [Defler 2003]. Son predominantemente cuadrúpedo-saltadores [Fleagle, 2013]. Su dieta es omnívora, alimentándose de frutas, hojas, insectos, néctar, mamíferos y aves pequeñas; las frutas que consumen las obtienen de árboles uniformemente dispersos, que producen frutos de manera regular [Fernandez-Duque, 2012]. El rasgo más distintivo de su anatomía craneal, es el tamaño de las órbitas oculares; no obstante, la morfología intrínseca del globo ocular sugiere que su patrón de actividad nocturno deriva de un ancestro diurno, ya que no tienen *tapetum lucidum*, y en su lugar, tienen un *tapetum fibrosum*; mientras que en su retina cuentan con un solo tipo de *cono*, por lo que carecen de visión cromática. [Wright, 1989; Ankel-Simmons, 2007]. Dentalmente se distinguen por poseer incisivos superiores grandes y molares pequeños [Fleagle, 2013]. Su tasa metabólica basal es inferior a la de otros platirrininos, una característica común entre los mamíferos nocturnos [Wright, 1989]. Su cuerpo está cubierto por un pelaje corto y denso. El color varía de gris-plateado a gris-oscuro en la región dorsal, en la región anterior el color del pelo es marrón. La cola también está recubierta éste, no es prensil. Las extremidades anteriores son cortas en relación con las posteriores, teniendo un índice intermembral en promedio de 74. También cuentan con almohadillas digitales en manos y pies, para un mejor agarre; un pulgar ligeramente oponible, y una uña comprimida en forma de garra en el segundo dígito de cada pie [Ankel-Simmons, 2007; Fleagle, 2013]. Viven en grupos monógamos, teniendo un sola pareja a lo largo de su vida. Los grupos se integran por dos o cuatro individuos (macho, hembra y crías.). Su ámbito hogareño es pequeño, de 6 a 10 ha, suelen

tener partos únicos; las crías son cuidadas por los machos del grupo; y el único contacto con la madre ocurre exclusivamente durante la alimentación. Aunado a ello, vocalizan utilizando una importante variedad de llamadas. La vocalización está correlacionada tanto con la territorialidad como con sus hábitos nocturnos [Ankel-Simmons, 2007].



Figura 18. Ejemplo del género *Aotus*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43412-Aotus/browse_photos Consulta 16/06/2022.

1.2.3.4 Subfamilia *Callitrichinae*

La subfamilia está conformada por tres grupos de primates morfológicamente distintos entre sí:

- 1) Tamarinos, compuesto por los géneros *Saguinus* y *Leontopithecus*.
- 2) Marmosetas, formado por los géneros *Callithrix*, *Mico*, *Callibella* y *Cebuella* (ver figura 19).
- 3) *Callimico* o mono Goeldi

Los primates de la subfamilia *Callitrichinae* o callitrichidos, son los antropoides de menor tamaño que existe; su peso varía entre 100 y 750 g, su pelaje presenta una amplia gama de colores, a la vez que que muestran poco dimorfismo sexual; en contraste con otras especies primate, las hembras son ligeramente más pesadas

que los machos [Fleagle, 2013]. Se distribuyen desde Panamá, el norte de Colombia, este de la Amazonía, norte de Bolivia y Paraguay; hasta los bosques costeros atlánticos de Brasil. Habitan una gran variedad de hábitats, desde el bosque primario, secundario, bosque de manglares, bosque de matorrales xerofíticos y la sabana. Todos los miembros de la subfamilia son primates arborícolas-saldores y alpinistas verticales. [Hershkovitz, 1977; Sussman y Kinzey, 1984; Garber, 1992; Rylands, 1989]. Su dieta se especializa en el consumo de insectos, frutas, savia o goma de los árboles; ocasionalmente comen vertebrados pequeños. Ecológicamente se caracterizan por la capacidad de explotar hábitats marginales [Garber, 1992]. Sin embargo, las marmosetas son considerados principalmente exudativoros; ya que tienen adaptaciones dentales que les permite roer agujeros en la corteza de los árboles. [Harrison y Tardif, 1994].

Existen ciertas características morfológicas y comportamentales, comunes entre los géneros tamarinos y marmosetas, no obstante están ausentes en *Callimico*, se enlistan a continuación [Garber, 1992]:

- 1) Fórmula dental 2.1.3.2
- 2) Tamaño corporal reducido
- 3) Pérdida o reducción del tercer molar superior e inferior
- 4) Gestación doble (gemelos)
- 5) Relación entre el peso fetal y el peso de la madre

Por su parte, las marmosetas y el género *Callimico* poseen tégulas en todos los dedos (uñas cóncavas parecidas a garras), exceptuando el *Hallux*. Rosenberger sugiere que esta adaptación les permite aferrarse verticalmente a los troncos para poder alimentarse de la goma, savia e insectos [Rosenberger y Strier, 1989]. Sin embargo, Garber propone que la presencia de tégulas es una adaptación que les permite aprovechar los soportes verticales de mayor diámetro [Garber *et al.*, 1996]. Respecto a la organización social de *Callitrichinae*, exhibe una amplia variedad de sociedades y patrones de apareamiento. Estos incluyen la monogamia, la poligamia

y la poliandria. En general, las agrupaciones tienden a ser de familias extendidas, conformadas por la suma de una sola hembra reproductiva y varios machos adultos reproductivos; o grupos conformados por varios machos adultos reproductivos y no reproductivos, hembras adultas y crías de varias edades. Cualquiera que sea el caso, ambos sexos se dispersan normalmente de su grupo natal, pero hay una considerable variabilidad en el momento y la frecuencia de la dispersión [Garber *et al.*, 1996].

Callitrichinae se divide en dos grupos funcionales basados en la morfología de los incisivos inferiores y sus caninos: los incisivos de los tamarinos son de menor tamaño que los caninos. Por su parte, las marmosetas poseen incisivos grandes, similares en altura a sus caninos; los incisivos cuentan con una fina capa de esmalte en la superficie lingual, que se desgasta rápidamente y hace que los dientes asuman una forma de “cincel” similar a los incisivos de los roedores. Este “cincel” permite roer agujeros en los árboles, para obtener un flujo de goma, savia y resina [Sussman y Kinzey, 1984; Garber, 1992; Garber y Estrada, 2009].

El género *Callimico* o monos de Goeldi, son platirrinos pequeños (21 a 23 cm de altura) que poseen un denso pelaje negro, tégulas y colas largas (25-32 cm) [Fleagle, 2013]. Habitan en zonas de los bosques neotropicales de sur de Colombia, el este de Ecuador y Perú, el oeste de Brasil y el norte de Bolivia. Habitan bosques primarios y secundarios, bosques de matorrales y el sotobosque del bosque de bambú [Rylands *et al.*, 2009].

Sus características principales son [Porter, 2001; Porter *et al.*, 2007; Rylands *et al.*, 2009]

- 1) Presencia de terceros molares
- 2) Tienen nacimientos únicos
- 3) Los machos asumen un cuidado distante, respecto al cuidado de las crías
- 4) Poseen un ámbito hogareño grande, 30-80 ha

- 5) Son los únicos primates conocidos fundamentan su alimentación en hongos (estacionalmente). También consumen invertebrados y frutas; raramente se alimentan de exudados.
- 6) Su organización social es poligámica

Su principal modo de locomoción es el alpinismo vertical, acompañado de saltos horizontales que alcanzan una distancia de cuatro metros [Rylands *et al.*, 2009].



Figura 19. Ejemplo del género *Callithrix*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43369-Callithrix/browse_photos. Consulta 16/06/2022.

2 Capítulo II. Características ecológico-comportamentales de *Anthropoidea*

2.1 Hábitat y uso de Hábitat

En la actualidad, la distribución geográfica de los primates no humanos en vida silvestre se localiza en África, Asia y América. La mayoría de los géneros habita el bosque tropical, con la excepción de las especies adaptadas de manera secundaria a las grandes sabanas africanas y sudamericanas; o a territorios de clima frío como Nepal y Japón. El infraorden *Catarrhini* habita en África y en Asia; mientras que *Platyrrhini* habita en el sureste de México, Centro y Sudamérica (ver figura 20) [Fleagle, 2013].

Los primates no humanos deben desplazarse por su hábitat en busca de alimento, al tiempo que se reproducen y sobreviven al día; igualmente, la posibilidad de ser depredados compromete los tiempos y zonas de desplazamiento. La distancia recorrida cada día se mide en términos de rangos de días o longitudes de rutas diarias y el área total utilizada se denomina área de residencia. Tanto las longitudes de las rutas diarias, como el tamaño de las áreas de campeo, también se ven afectados por la distribución de los alimentos en el tiempo y el espacio [Strier, 2011]. En cuanto al uso del hábitat, es más variable en las subfamilias de primates arborícolas, dependiendo del nivel y el tipo de vegetación en el que pasan la mayor parte del tiempo, por lo que el bosque tropical ofrece un mosaico tridimensional de diferentes tipos de vegetación [Strier, 2011].

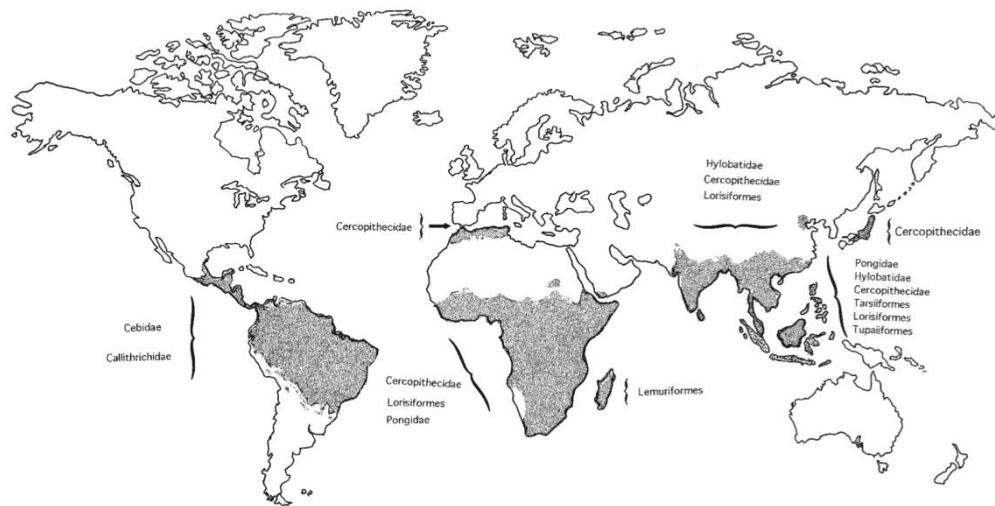


Figura 20. Distribución actual de los primates no humanos. Fuente: Ankel-Simmons, 2007

2.2 Bosque Tropical

El bosque tropical es el ecosistema terrestre con la mayor biodiversidad de plantas y animales del planeta, cubriendo el 7% de la superficie de la Tierra (2,1 millones de hectáreas); se localiza geográficamente dentro del “*cinturón ecuatorial*” o “*zona ecuatorial*”, entre el Trópico de Cáncer a una latitud de 23° 26' 14", al norte de la línea del ecuador (paralelo 0°) y el Trópico de Capricornio situado a una latitud de 23° 26' 17" al sur del ecuador [Holzman 2008; Fleagle, 2013]. El área entre estas latitudes recibe el nombre de “Trópico” y se ubica a una altura inferior a los 1000 msnm, las altas temperaturas causadas por la intensa radiación solar y la gran cantidad de lluvia son características universales del área. Los bosques tropicales se localizan en tres regiones: Centroamérica y Sudamérica también llamado Neotrópico (con 45 % de la superficie global de masa forestal total); África occidental, central también llamado Paleotrópico; y la región nororiental de la isla de Madagascar (con el 30% del bosque tropical); y en el Pacífico asiático, Asia

sudoriental, Nueva Guinea y el noroeste de Australia (25% de la superficie forestal). Aunado a estas cifras, el bosque tropical produce el 40% del oxígeno de la Tierra [Michael, 2001]. La designación de bosque tropical incluye dos tipos de biomas, de acuerdo a su estacionalidad [Stralher y Stralher, 1997]:

- 1) El *Bosque Tropical de Hoja Perenne*, también llamado *Bosque Tropical Húmedo* o *Bosque Ecuatorial*, se localiza en el área inmediata al “cinturón ecuatorial”. Su temperatura media anual oscila entre los 26 y 27°C. Las temperaturas cambian 4,5° C en algunas zonas, dependiendo de la cobertura de las nubes y la cantidad de precipitación. [Köppen, 1900].
- 2) El *Bosque Tropical Estacional*, también conocido como *Bosque Tropical Monzónico*; se ubica al norte y al sur de la zona ecuatorial, en los márgenes del Trópico, son bosques de hoja caducifolia, se encuentran tanto en regiones cálidas durante todo el año, como en regiones fuertemente limitadas de agua durante varios meses. [Köppen, 1900].

Con lo anterior, el bosque tropical se divide en cuatro niveles de vegetación (figura 21) [Michael, 2001]:

- 1) *Dosel de coronas emergentes*: compuesto por árboles emergentes, separados entre sí, que miden entre 30 y 70 m de altura; sus copas tienden a tener forma de “sombrija”, la cual crece por encima del resto del bosque. Debido a que los árboles emergentes están expuestos a vientos secos, sus hojas son pequeñas y puntiagudas. En los bosques estacionales, algunas especies pierden sus hojas durante la breve temporada de sequía. Estos árboles gigantes tienen troncos rectos y lisos con un diámetro de 4.8 m; tienen poco ramaje; y tienen un sistema de raíces poco profundo, por lo que sostienen su tamaño por medio de contrafuertes que se extienden hasta 9 m.

- 2) **Dosel superior:** compuesto por árboles que miden entre 18 a 40 m de alto, la luz solar está disponible a lo largo de este nivel, pero reduce la cantidad de luz que entra a los niveles inferiores. Este nivel está compuesto por soportes horizontales, los cuales crean corredores de vegetación continua, aprovechada por la fauna; por lo que la mayoría de los animales viven y se alimentan en este nivel. Las plantas poseen un sistema de escurrimiento que evita la formación de moho.

- 3) *Sotobosque, dosel inferior, o capa de inclusión:* consiste en árboles de 18 m de alto. Esta capa está formada por los troncos de los árboles del dosel superior, arbustos, plantas y otros árboles pequeños. Hay poca circulación de aire, lo que origina la acumulación de humedad. Siempre está a la sombra.

- 4) *Suelo del bosque:* suele estar completamente a la sombra, excepto cuando un árbol cae y crea una abertura. La mayoría de las áreas del suelo reciben luz, por lo que pocos arbustos o hierbas crecen en él; no obstante, recibe los desechos de los niveles superiores. La materia orgánica es absorbida rápidamente por las raíces superficiales de los árboles. Los pocos soportes que aquí se encuentran son verticales. Abundan los depredadores.

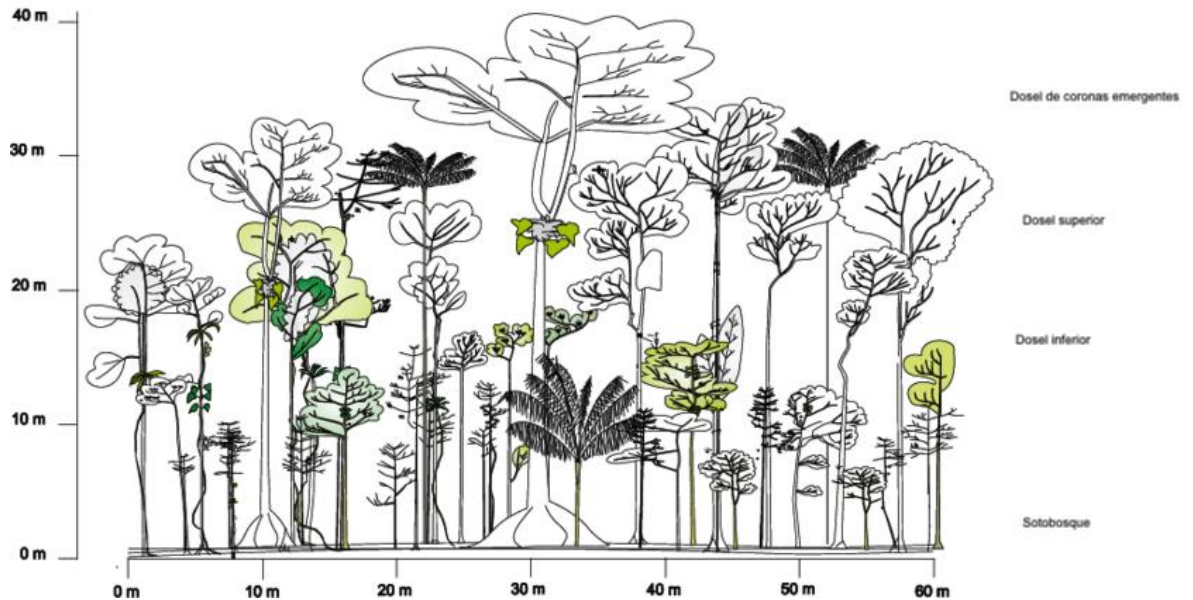


Figura 21. Niveles del bosque tropical. Fuente: Imagen modificada de Penuela, 2010.

A su interior, el bosque tropical se divide en *bosque primario*, *bosque secundario* y *bosque de galería* [White, 1983, Fleagle, 2013]:

- 1) *Bosques primarios*: se caracterizan por tener árboles hasta de 80 m de alto, también cuentan con un dosel continuo, lo que genera competencia entre las especies de árboles por el acceso a la luz. Los oscuros sotobosques primarios suelen ser abiertos y se conforman por troncos y enredaderas. Las copas de estos bosques tropicales están salpicadas de árboles emergentes ocasionales que se alzan por encima del resto.
- 2) *Bosques secundarios*: se caracterizan por una vegetación densa y continúa debido a la disponibilidad de luz. La estructura de las copas de los árboles es menos distintiva y se caracteriza a menudo por la abundancia de enredaderas y árboles cortos. Debido a los altos niveles de luz de los bosques secundarios, las hojas y los frutos son abundantes.

- 3) *Bosque de galería*: formado por grandes concentraciones de masas forestales alrededor de ríos, contrastando con las áreas adyacentes, en cuanto a la fauna que en él habita.

Cabe señalar que, dentro de las masas forestales existen micro-hábitats, dependiendo de la diversidad del parche forestal, entre estos están: los bosques lluviosos de tierras altas y los bosques lluviosos de tierras bajas, bosques pantanosos, manglares, bosques de montaña y bosques de bambú. En cada uno de estos micro-hábitats, los primates no humanos deben enfrentarse a los retos que presenta su parche de bosque, por lo que muchas de las diferencias comportamentales entre las poblaciones, reflejan adaptaciones a esta diversidad [White, 1983].

Las plantas del bioma no son elementos pasivos. La selección natural en las plantas ha llevado a la evolución de mecanismos para la obtención de recursos tales como la luz solar, nutrientes del suelo, la atracción de polinizadores y dispersión de semillas [Fleagle, 2013]. Las principales plantas del bosque tropical son los árboles y bejucos (plantas trepadoras: lianas y enredaderas). La abundancia de los bejucos en los bosques tropicales produjo presiones selectivas que derivaron en adaptaciones como el planear o el desarrollo de la prensilidad [Emmons y Gentry, 1983]. Los mamíferos arborícolas del bosque tropical americano (Neotrópico) son generalmente de menor tamaño que los que se encuentran en África, por lo que se propone que existe una relación entre la estructura de la vegetación y la evolución de los mamíferos arborícolas [Lambert y Halsey, 2015]. Las características geográficas y climáticas de los ecosistemas tropicales deben ser consideradas al estudiar la evolución del orden *Primates*, debido a que estos aspectos influyen en los procesos de especiación [Schneider *et al.*, 2015]. Los primates no humanos se especializan en diferentes tipos de árboles, estos pueden tener estructuras características o bien producen algún alimento en particular. Así pues, las

adaptaciones dietéticas y de búsqueda de alimento han evolucionado de la mano con las características de la vegetación. Si bien existe una amplia gama de nichos ecológicos aprovechados por los primates, también existe competencia entre las diferentes especies y poblaciones por el acceso a los alimentos del bosque [Fleagle, 2013]. En contraste, los primates son depredados por otros mamíferos, tales como grandes félidos, aves de rapiña y serpientes [Isbell, 2009]. La presencia de depredadores, también ha ejercido una influencia en la evolución de la ecología y el comportamiento de los primates. Ante ello, las especies han desarrollado estrategias para explotar la estructura del bosque. La captura de insectos voladores requiere ojos agudos y manos rápidas, y la localización de insectos que viven bajo la corteza de los árboles o en la hojarasca requiere un agudo sentido del olfato o del oído. Algunas presas sólo se alcanzan royendo la corteza con dientes y garras especializadas [Fleagle, 2013].

Mención aparte, merece el *bosque africano*, formado por árboles más cortos de hoja caducifolia. Entre los árboles hay crecimientos continuos de pastos, hierbas y arbustos bajos. A medida que los árboles se vuelven más escasos, los bosques dan paso a los matorrales, matorrales xerófilos y sabanas (figura 22) [White, 1983].

2.3 Sabana

Las sabanas son ecosistemas tropicales dominados por una cubierta herbácea compuesta principalmente por gramíneas y juncias de más de 30 cm de altura en el momento de máxima actividad; muestran una clara estacionalidad en su desarrollo, con un período de baja actividad relacionado con el estrés hídrico. La sabana puede incluir especies leñosas (arbustos, árboles, palmeras), pero estos no forman una cubierta continua, paralela a la herbácea [Sarmiento, 1984]. Las principales características del clima de la sabana son las diferencias de temperatura entre el mes más cálido y el más frío del año, y la cantidad de precipitación y la duración de

la estación seca [Cole, 1986]. Estos ecosistemas se localizan en todos los continentes; particularmente en América, África y Australia.

Las sabanas varían desde formaciones de pastizales abiertos, hasta regiones boscosas conformadas por árboles de 10 a 20 m de altura. El estrato leñoso puede estar formado por un dosel casi cerrado de árboles erguidos como en el “Miombo” en África. Igualmente, se pueden encontrar pastizales casi puros en regiones con un nivel de precipitación alto y una elevada capa freática [Solbrig , 1993].

Las temperaturas dependen de la ubicación latitudinal y de la altura sobre el nivel del mar. En las sabanas localizadas en los márgenes del Trópico, así como en algunas más cercanas a la línea del Ecuador, pero situadas a mayores elevaciones, las temperaturas extremadamente bajas pueden acercarse a la marca de congelación y las diferencias entre las temperaturas medias de enero y julio pueden ser superiores a 10° C. La posición latitudinal de la sabana también determina la duración del día y la distribución de la radiación solar [Sarmiento 1984; Solbrig 1993]. En cuanto a las precipitaciones, varían entre 500 mm y más de 1500 mm cúbicos al año.

La composición florística, varía de acuerdo al continente; sin embargo, en el estrato herbáceo dominan dos tipos de vegetación: las gramíneas y las ciperáceas. Los géneros de pastos más abundantes son: *Andropogoneae* (regiones centrales), *Paniceae* (ambientes en extremo secos) y *Chlorideae* [Johnson y Tothill 1985]. Las leguminosas herbáceas son el tercer componente más importante de la vegetación [Medina y Huber 1994].

Las sabanas se encuentran en superficies erosionadas, resultado de la historia geológica. En las regiones con altas precipitaciones, el paisaje está dominado por planicies elevadas, extensas y uniformes, rodeadas de colinas residuales. Estas planicies terminan en escarpaduras abruptas que a dan paso a planicies más bajas. En la zona de los escarpes es donde prevalece la mayor diversidad de formas

geomorfológicas y faunísticas, habitando *Papio*, *Theropithecus*, *Chlorocebus* y *Erythrocebus*, gran parte de estos rios en África [Cole,1986].

Los primates que habitan las sabanas africanas se mueven a través de pastizales, matorrales de acacia y otras zonas abiertas; pero también lo hacen en bosques de galería y algunos entornos de selva tropical. Se alimentan y se desplazan principalmente por el suelo, subiendo a los árboles o a los acantilados rocosos para dormir o descansar [Fleagle, 2013; Turner, 2017].

Debido a la visibilidad de las poblaciones, los géneros *Papio*, *Chlorocebus*, *Erythrocebus* y *Theropithecus*, tanto en la sabana como en los bosques fluviales en los bordes de esta, han sido sumamente estudiados [Kummer,1971].

La distribución *Chlorocebus* y *Erythrocebus* es paralela a la de *Papio*; al igual que los últimos, duermen principalmente en árboles cerca de masas de agua, pero se diferencian en su tendencia a permanecer más cerca de los árboles durante el día, sin adentrarse en terrenos de sabana abierta [Turner, 2017].

El género *Theropithecus* o geladas, habita en las tierras altas de Etiopía, en gran parte desarboladas, donde forrajean en el suelo todo el día y duermen en acantilados rocosos por la noche. Son los primates no humanos más terrestres [Fleagle, 2013].

Respecto al continente americano, sólo algunas poblaciones de la familia *Cebinae* habitan los márgenes de la sabana y el bosque de galería, utilizando el bipedalismo facultativo a nivel del suelo [Fragaszy *et al.*, 2004; Fleagle, 2013].

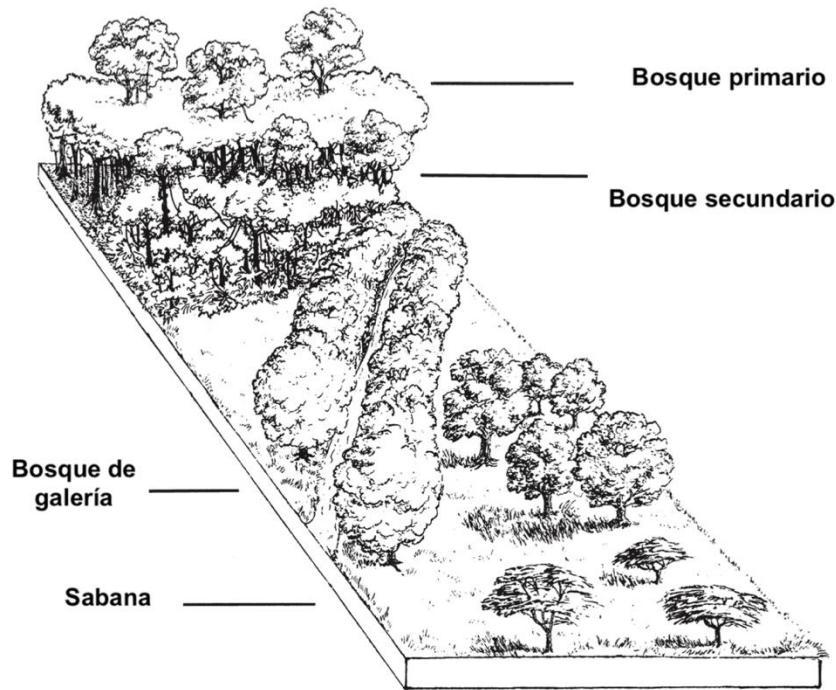


Figura 22 Tipos de bosque tropical. Fuente: Imagen modificada de Fleagle, 2011.

2.4 Patrones de actividad

La rotación de la Tierra juega un papel importante en la ecología y el comportamiento de los primates no humanos, ya que determina sus patrones de actividad a lo largo de un ciclo de 24 horas. Por lo que, la vida hace frente a estos cambios cíclicos mediante la partición y la explotación del tiempo como un recurso ecológico [Kronfeld-Schor y Dayan, 2003].

La mayoría de los mamíferos son nocturnos, y desarrollan patrones de actividad durante la noche y duermen a lo largo del día [Fleagle,2013]. Fuera de esta dicotomía, los primates no humanos distribuyen su actividad en tres patrones: diurno, nocturno y una minoría son considerados catemerales [Curtis y Rasmussen 2006]. La *catemeralidad*, indica un patrón flexible con brotes significativos de actividad tanto en la fase diurna como en la nocturna [Tattersall 1987]. Este patrón puede variar a lo largo del año y en diferentes lugares. En *Anthropoidea*, en un género *Platyrrhini* (*Aotus*) [Santini *et. al*, 2015].

El patrón de actividad está relacionado con la disponibilidad de recursos, la presión de la depredación, la estructura social, el sistema de apareamiento y la dieta. Los primates nocturnos tienden a ser solitarios o viven en pequeños grupos monógamos, suelen ser insectívoros o frugívoros, y son arborícolas. En cambio, las especies diurnas, suelen vivir en grupos más grandes con sistemas sociales más complejos, son arborícolas y terrestres; con una dieta prominentemente frugívora [Heesy *et al.* 2005].

Al tratarse de entornos sensoriales opuestos, los primates han desarrollado adaptaciones visuales específicas que se distinguen de las de otros mamíferos.

El grado de especialización del sistema visual les impide cambiar su actividad entre la fase diurna y la fase nocturna [Heesy y Ross 2001]. Sin embargo, los ojos de las especies catemerales muestran una mezcla de rasgos diurnos y nocturnos que les permiten operar en las diferentes condiciones de luz. Por otra parte,

un sentido del olfato fino y una buena percepción auditiva son características de los animales nocturnos [Kirk 2006].

Cada patrón de actividad tiene ventajas y desventajas. Las ventajas de las especies diurnas son: mejor direccionalidad gracias a su visión y observación detallada de la disponibilidad de alimento, parejas potenciales, competidores y depredadores; entre sus desventajas está una mayor exposición visual ante los depredadores.

En contraste, las ventajas de las especies nocturnas son: menor exposición visual ante depredadores (a excepción de los búhos), menor número de competidores directos (primates o aves), no presentan estrés producido por la luz solar, y la comunicación vocal y olfativa mejora con el aire nocturno húmedo. [Wright, 1989; Fleagle, 2013].

Las especies catemerales quienes aprovechan las ventajas tanto de la diurnidad como de la nocturnidad, en conjunción con los cambios de temperatura y la disponibilidad de alimentos [Fleagle, 2013].

2.5 Locomoción y comportamiento posicional

El movimiento es un rasgo compartido entre todas las especies animales, incluye actividades como la optimización de rutas migratorias, el forrajeo, posturas comportamentales, explotación de parches de bosque, expansión de territorio, etc. [Madden *et al.*, 2015]. La especies animales poseen patrones de movimientos voluntarios a través de la coordinación de las diferentes partes de su cuerpo (extremidades y el tronco) esto les permite trasladarse de un punto a otro, este patrón de movimientos recibe el nombre de locomoción. [Hershkovitz, 1977].

Los patrones de locomoción observados en *Anthropoidea* pueden dividirse discretamente en seis categorías o modos de locomoción, cada una de ellas caracterizada por diferentes patrones de uso de extremidades: cuadrupedalismo arbóreo, cuadrupedalismo terrestre, alpinismo, salto, braquiación/semi-braquiación y bipedalismo. Estos movimientos facilitan el acceso y tránsito a las diferentes estructuras forestales o terrestres [Fleagle, 2013].

Sin embargo, todos los primates no humanos caminan de forma cuadrúpeda en una progresión horizontal y lenta, ya sea en el suelo o en los árboles, aunque para varias especies el caminar cuadrúpedo es el modo de locomoción predominante, lo combinan con otros [Bustillos-García y Sánchez Simón, 2020]. Los modos de locomoción especializados tienen un componente filogenético que se refleja en adaptaciones morfológicas de la anatomía de pies, muñecas u hombros [Schmidt, 2011]. Se tomaron cinco de los seis modos de locomoción mencionados arriba, para la categorización del tipo de desplazamiento de los primates no humanos, en el presente trabajo:

- 1) Cuadrupedalismo arborícola:** es un tipo de desplazamiento sobre las extremidades anteriores y posteriores, se utilizan como soportes los corredores del dosel; puede ser lento y deliberado; o rápido y acrobático; combinado con saltos y alpinismo (figura 23) [Schmidt, 2011]. El índice

intermembral de las extremidades anteriores y posteriores es similar. En el caso de los primates de mayor tamaño, los principales problemas funcionales que plantea un entorno arbóreo son el equilibrio y el tamaño de los soportes. Por consiguiente, guardan el equilibrio al bajar su centro de gravedad, el cual permanece paralelo al estrato; las extremidades son flexionadas y abducidas; mientras que la extremidad caudal sirve como contrapeso [Fleagle y Lieberman, 2015].



Figura 23. Ejemplo de cuadrupedalismo arborícola, género *Allouata*.
Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43434Alouatta/browse_photos. Consulta 16/06/2022.

2) Cuadrupedismo terrestre: en los primates más terrestres el problema del equilibrio y la consiguiente necesidad de soporte no representan dificultades, ya que el torso se mueve en paralelo al estrato, esto se refleja en algunos aspectos de su anatomía como la reducción o pérdida de la extremidad cauda (figura 24). El índice intermembral permanece similar entre las extremidades inferiores y superiores [Fleagle y Lieberman, 2015]. Algunas especies cuadrúpedas, ya sean arborícolas o cuadrúpedas terrestres, exhiben un fenómeno denominado *bipedalismo facultativo*, que es una marcha temporal donde el tronco es sostenido por las extremidades posteriores; mientras que las extremidades anteriores están ocupadas cargando alimento o a las crías. [Schmidt, 2011].



Figura 24. Ejemplo de cuadrupedalismo terrestre, género *Theropithecus*.
Fuente: <https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43530-Theropithecus-gelada>. Consulta 16/06/2022.

3) Braquiación o semi-braquiación :

Es una progresión bi-manual que involucra la rotación extrema de brazos y tronco acercándose a los 180° entre asideros. [Bustillos-García y Sánchez Simón, 2020]. Las extremidades se mantienen extendidas y en constante tensión, lo que permite mantener una postura semi-erguida mientras se balancea a través del dosel. La extensión de las extremidades, reduce el esfuerzo muscular requerido durante la flexión de las articulaciones. Las extremidades anteriores se extienden sobre la cabeza. Se considera un modo de locomoción y un comportamiento posicional (dependiendo de la distancia recorrida) Se subdivide en [Schmidt, 2011; Fleagle, 2013]:

a) Pronograda: aquella que permite al cuerpo mantener una posición semi-paralela al soporte. Se trata de una caminata o carrera cuadrúpeda invertida con las extremidades extendidas, acompañada del uso de la cola prensil (ver figura 25).

b) Ortograda: permite al cuerpo mantener una postura erguida, alternando continuamente las extremidades anteriores; asistida por una extremidad caudal prensil, en caso de existir.

Las adaptaciones anatómicas de los braquiadores son manos en forma de gancho con un pulgar reducido o inexistente. En términos de proporciones corporales, los braquiadores, tienen las extremidades anteriores más largas, con un índice intermembranal mayor a 100. [Fleagle, 2013].



Figura 25. Ejemplo de Semi-braquiación, género *Ateles*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43405-Ateles/browse_photos. Consulta 16/06/2022.

4) Salto: Se utiliza para cubrir discontinuidades forestales o para cambiar de ubicación en situaciones de peligro. Es una propulsión rápida de extensión de extremidades. El aterrizaje varía, algunas especies aterrizan utilizando las cuatro extremidades, mientras que otros sólo utilizan dos, ya sea las extremidades anteriores o posteriores (figura 26) [Bustillos-García y Sánchez Simón, 2020].



Figura 26. Ejemplo de salto, género *Trachypithecus*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43489-Trachypithecus/browse_photo. Consulta 16/06/2022.

5) Alpinismo: Permite a los individuos ascender y descender de las estructuras forestales, incluso en ambientes discontinuos; requiere coordinación ojo-mano. Las extremidades proporcionan sujeciones estables tanto al subir como al bajar del soporte vertical. Al ascender las extremidades anteriores rodean el soporte, mientras que las extremidades posteriores se flexionan. La extremidad caudal, si está presente, se utiliza como un soporte prensil adicional (figura 27) [Schmidt, 2011].



Figura 27. Ejemplo de Alpinismo, género *Callithrix*. Fuente: https://inaturalist.mma.gob.cl/taxa/43369-Callithrix/browse_photos. Consulta 16/06/2022.

Cabe señalar que el aparato locomotor es también un aparato posicional, es decir que las posturas corporales con movimientos y desplazamientos mínimos también son importantes; ya que *Anthropoidea* responde a las diferencias locales, en cuanto a la abundancia de recursos y a las características estructurales del ecosistema; las disparidades en él suponen variantes tanto en su modo de locomoción como en su comportamiento posicional. La estructura del ecosistema determina el tipo de movimientos ejecutados por las especies [Prost, 1965; Madden *et al.*, 2015].

Por el contrario, algunos factores han permanecido constantes a lo largo de la historia evolutiva del sistema de movimiento de *Anthropoidea*, entre ellos el estrecho vínculo retenido con la vida arborícola. Incluso las especies terrestres pasan horas sobre los árboles, siendo *Homo sapiens* la única desvinculada por completo del medio arbóreo [Schmidt, 2011]. Igualmente, *Anthropoidea* ha mantenido una gran flexibilidad y adaptabilidad en sus respuestas comportamentales bajo condiciones ambientales cambiantes, ya que tienen un sistema músculo-esquelético poco

especializado, es decir que ha retenido características ancestrales presentes en otros mamíferos. Lo anterior supone que su sistema de movimiento es producto de sutiles cambios en la forma y proporción de elementos homólogos, en lugar de ajustes particulares de adquisición y pérdida de elementos corporales [Fleagle y Mittermeier, 1980; Schmidt ,2011].

2.6 Sistemas de organización

De acuerdo con Silk y Kappeler (2017) los sistemas sociales de *Anthropoidea*, se definen y abarcan tres componentes interrelacionados, pero distintos entre sí: 1) organización social; 2) sistema de apareamiento; y 3) estructura social.

La organización social responde a la pregunta de *quién vive con quién* y se define como el tamaño, composición, cohesión y estructura genética de la unidad social. Se pueden distinguir tres tipos fundamentales de organización social.

- 1) Solitaria: los primates adultos no coordinan sus actividades con sus congéneres y pasan la mayor parte del tiempo solos (o con crías dependientes).
- 2) En pareja: Los adultos se asocian y coordinan sus actividades con un miembro del sexo opuesto por largos períodos de tiempo.
- 3) Vida en grupo, no emparejado: Los adultos se asocian y coordinan sus actividades con al menos otros dos congéneres y forman grupos que pueden clasificarse en función de su tamaño y composición (por ejemplo, grupos de un solo macho o de varios machos).

El sistema de apareamiento se refiere a *quién se aparea con quién* y con *qué frecuencia*. Dado que no existe una correspondencia estricta entre quién vive con quién y quién se aparea con quién, los análisis genéticos desempeñan un papel importante en el análisis de los sistemas de apareamiento.

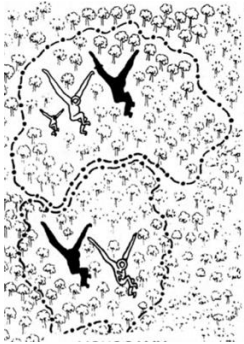

Las principales categorías de los sistemas de apareamiento son: monogamia, poliginia, poliandria, poliginandria. La terminología de estos, no debe utilizarse para caracterizar diferentes tipos de organización social ya que muchas veces no hay congruencia entre ellos; por ejemplo, los individuos que viven en parejas (un tipo de organización social) pueden tener un sistema de apareamiento monógamo o participar en apareamientos fuera de la pareja,

La estructura social se define como el conjunto de todas las relaciones sociales diádicas (excepto el apareamiento) entre los miembros del grupo, y constituye una propiedad emergente del grupo. Hinde (1976), propone que las relaciones sociales representan el resultado de una serie de interacciones sociales contingentes entre dos individuos. El patrón y la frecuencia de las interacciones dentro de una díada estarán influenciados por los rasgos de cada uno (edad, sexo y condición física), y por las propiedades de la díada, como el grado de parentesco. Por lo que, el patrón de relaciones entre todos los individuos del grupo conforma la estructura social.

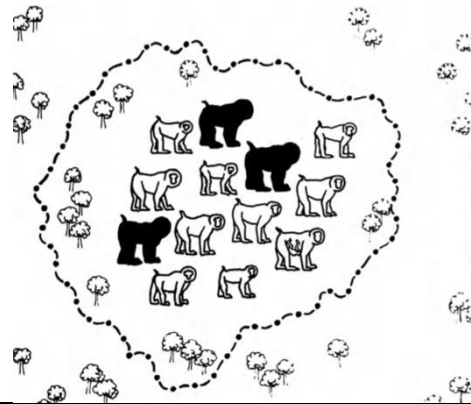
El análisis de redes sociales proporciona un conjunto de herramientas para visualizar y cuantificar las propiedades de la estructura social a nivel de grupo [Sueur, *et al.*, 2011]. Por ejemplo, es posible evaluar la densidad de las conexiones directas e indirectas entre individuos dentro de los grupos, así como el grado de subdivisión.

Con lo anterior mencionado, utilizaré el componente *organización social* para hacer la clasificación de las familias que utilizaré en el estudio. A continuación se presentan las categorías.

Tabla 1. Clasificación de los principales tipos de organización social

Tipo de organización social	Descripción
<p data-bbox="373 440 940 475">1. Monogamia o sociedad en parejas</p> 	<p data-bbox="1087 532 1927 618">Consiste en una hembra y un macho adulto; más su descendencia.</p>
<p data-bbox="247 891 909 927">2. Uni macho (también llamado poligamia).</p> 	<p data-bbox="1087 984 1927 1341">Sociedad formada por un macho adulto y múltiples hembras; más sus crías. Comúnmente se basan en sistemas matrilineales. En algunas especies, los machos adultos que no pertenecen a un grupo con hembras, se unen y forman una sociedad conformado únicamente por machos. No obstante, hay especies en las que estos machos viven en solitario.</p>

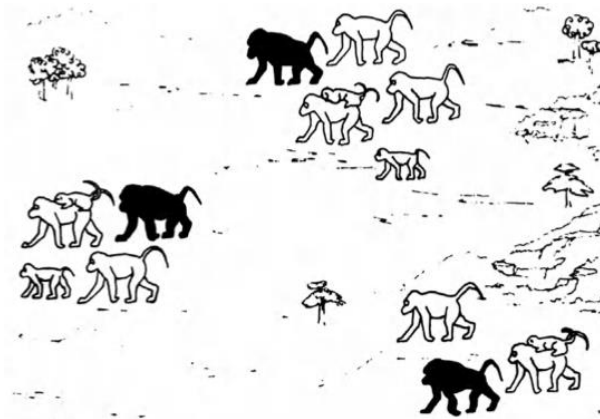
3. Multimacho-multiembra (también conocido como poligiandria)



Estas sociedades están conformadas por varios machos y hembras adultos; más sus crías. Es decir que, un grupo de machos comparten sexualmente a un grupo de hembras. Es un método cooperativo de crianza, por lo que ambos sexos colaboran. Una ventaja para las hembras es la protección que reciben.

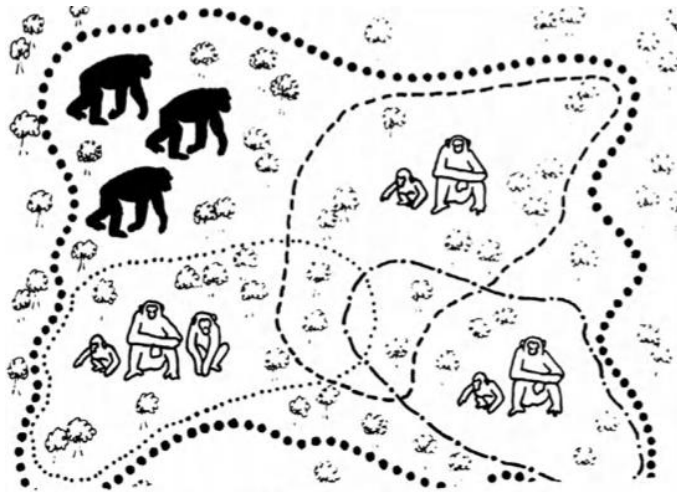
4. Hordas (o sociedades multi-nivel)

5.



Son sociedades que forrajean en pequeños grupos unimachos, no obstante; cada noche, docenas de estos pequeños grupos se congregan en un único acantilado para dormir, y a veces, viajan como una unidad de una zona a otra.

6. **Fusión-fisión**



Son comunidades con unidades sociales fluidas, ya que se crean subgrupos cuyo tamaño y composición varían de un día para otro, dependiendo de la disponibilidad de recursos y de las relaciones individuales. Sin embargo, estos subgrupos se unen con frecuencia para alimentarse de una fuente de comida, pero son las hembras quienes cargan y viajan con las crías, mientras que los machos viajan todos juntos.

Realizado a partir de Fleagle, 2013; Grueter *et al.*, 2012; Aureli *et al.*, 2008; Anaya-Huertas, 2007. Las figuras negras representan a los machos adultos.

2.7 Dieta

Todos los primates consumen una gran variedad de alimentos para obtener los carbohidratos, grasas y proteínas que necesitan. Las necesidades de energía y nutrientes varían según el tamaño del cuerpo y el metabolismo y; por tanto, difieren entre especies e individuos [Sussman, 1978].

Por consiguiente, la alimentación es un parámetro que subyace a muchas de las diferencias de *Anthropoidea*; es decir que desempeñó un papel significativo en la dispersión y radiación adaptativa de *Catarrhini* y *Platyrrhini*; por lo que cada infraorden muestra una amplia gama de adaptaciones morfológicas (dentales y óseas) fisiológicas (sistema digestivo); ecológicas (tipo de locomoción) y comportamentales (tipo de organización social; tamaño, composición y cohesión de grupos; y las relaciones sociales al interior de los mismos). No obstante, el uso de las manos es un factor unificador de los hábitos alimenticios del orden [Fleagle, 1985; Strier, 2009; Fleagle, 2013].

Las dietas se clasifican en función de lo que las familias consumen con mayor frecuencia; las que comen en su mayoría insectos se denominan insectívoros, los que consumen invertebrados no insectívoros se denominan faunívoros (huevos, incluye ranas, lagartos pequeños, liebres, antílopes pequeños u otros primates) los frugívoros se alimentan de frutas y los que dependen en gran medida de las partes no reproductivas de las plantas, como hojas, tallos, brotes, médula y corteza se denominan folívoros [Strier, 2009; Fleagle, 2013]. Sin embargo, las dietas de los primates están fuertemente influenciadas por las fluctuaciones estacionales [Rosenberger y Strier, 1989].

En general, todos los primates consumen fruta como fuente primaria de energía; mientras que las hojas y los insectos o vertebrados, representan la fuente proteínica. Otros complementos de alimenticios son la goma que excretan algunas especies de árboles, flores y productos florales como el polen y el néctar, corteza, bambú e

incluso tierra. Algunos catarrinos cuadrúpedos terrestres, incluyen grandes cantidades semillas de hierba o de vegetación herbácea [Strier, 2009].

Para propósitos de este trabajo, utilizará la clasificación alimenticia propuesta por Strier (2007), agregando omnívoro y hervívoro, dados los datos recabados, por lo que las covariables en la muestra serán: dieta frugívora, insectívora, folívora, omnívora (comen huevo, carne, hojas, pasto, etc) y herbívora (pastos).

2.8 Visión Tricromática

La retina del ojo de los vertebrados posee células sensibles a las diferencias en el espectro luminoso ambiental, estas células se conocen como foto-receptores. Existen dos tipos de foto-receptores, los conos y los bastones. Los conos son células sensibles al color y se estimulan en entornos con mayor iluminación; mientras que los bastones se activan en condiciones de baja luminosidad. Dentro de los foto-receptores hay moléculas foto-sensibles que absorben el espectro, éstas reciben el nombre de foto-pigmentos. Un foto-pigmento está formado por una fracción de la proteína opsina (proteínas sensibles a la luz) y un cromóforo ya sea retinal 11-cis o 3,4- retinal11-cis (vitamina A1 o A2 aldehído, respectivamente). [Nathans, 1987; Ankel-Simmons, 2007; Kawamura *et al.*, 2012].

La visión a color se basa en la habilidad de los foto-pigmentos para discriminar la luz a través de las diferencias de longitud de onda del espectro visible. Existen tres tipos de longitud de onda: corta (S) mediana (M) y longitud de onda larga (L) [Vorobyev *et al.*, 2004; Yamashita *et al.*, 2005]. Por su parte, las opsinas visuales de los vertebrados se clasifican en cinco tipos filogenéticos [Yokoyama, 2000]:

Tabla 2. Tipos de células en la retina

Rodopsinas u opsinas de bastón	
-RH1	
Opsinas de cono	
-RH2: similar a la rodopsina, o verde	-SWS1: sensible a la longitud de onda corta tipo 1, o azul ultravioleta.
M/LWS: sensible a la longitud de onda media y larga, o rojo-verde.	-SWS2: sensible a la longitud de onda corta tipo 2, o azul.

Realizado a partir de Nathans, 1987; Ankel-Simmons, 2007; Kawamura *et al.*, 2012

Estos cinco tipos de opsinas, estaban presentes en el ancestro común de todos los vertebrados, incluidos los peces sin mandíbula [Yokoyama, 2000]. Por lo que los primeros vertebrados podrían haber tenido una visión tetracromática. Actualmente, muchas especies de aves y reptiles conservan uno de los cuatro tipos de opsinas de cono (y una opsina de bastón), siendo tetracromáticos. En contraste los mamíferos perdieron la opsina RH2 y el gen de la opsina SWS2, por lo que los mamíferos placentarios actuales son dicromáticos con sólo SWS1 y M/LWS como opsinas de cono, más de una opsina de bastón [Kawamura *et al.*, 2012].

Los mamíferos placentarios sólo utilizan el retinal 11-cis como cromóforo, y todas las variaciones espectrales de sus pigmentos visuales son causadas por las opsinas. El orden Primate es la excepción entre los mamíferos placentarios, al poseer una visión tricromática mediante la diversificación del gen de la opsina M/LWS, a través de dos estrategias evolutivas diferentes, la duplicación del gen o la diversificación alélica [Jacobs, 1999].

La variación en el número y las propiedades espectrales de las opsinas M/LWS y SWS1, origina una variación en la visión del color. En el infraorden *Catarrhini* y en el género *Alouatta*, la tricromía se origina a partir de una duplicación del gen de la

opsina M/LWS en el cromosoma X; y por la diferenciación espectral de las opsinas L y M. Esta estrategia evolutiva es conocida como “tricromía rutinaria”. [Jacobs, 1999; Kawamura *et al.*, 2012]

En *Platyrrhini*, existe una visión tricromática polimórfica, es decir que existen poblaciones mixtas de dicromáticos y tricromáticos, producto de la variación alélica de las opsinas M/LWS ligadas al cromosoma X [Jacobs, 1999; SurrIDGE *et al.*, 2003]. Dado que la visión tricromática está ligada al cromosoma X, las hembras heterocigotas son tricromáticas; mientras que las hembras y los machos homocigotos son dicromáticos (ciegos a los colores rojo y verde). Este tipo de tricromía es denominada “tricromía alélica” [Regan, *et al.*, 2001 y SurrIDGE *et al.*, 2003].

3 Capítulo III. Morfología craneal

La importancia del cráneo radica en que es una estructura que se encarga de cubrir y proteger el encéfalo (el conjunto de órganos y estructuras que se incluyen en el sistema nervioso, el cerebro, el cerebelo y el bulbo raquídeo); no obstante, también alberga y protege a los órganos del gusto, el olfato, la vista, el oído y el equilibrio; y aunado a ello cuenta con inserciones musculares que facilitan la masticación y el movimiento mandibular, de cabeza y cuello [Frost, 2003; Lieberman, 2011]. Los elementos óseos que constituyen el cráneo se funden en una sola unidad. En contraste con el resto del cráneo, la mandíbula y los tres huesos del oído medio son elementos móviles [Fleagle, 2013].

Existe una considerable diversidad de formas craneales en las 500 especies de primates vivos [Rylands y Mittermeier, 2014]. Al examinar los cráneos del orden *Primates*, tanto en las especies vivientes, como en las fósiles; se pueden cuantificar aspectos de su anatomía así como de su alometría. Si bien existen similitudes craneales comunes en todas las especies; son las diferencias morfológicas exhibidas las que permiten clasificar su afinidad filogenética, ecológica, comportamental y el tipo de relaciones inter e intra-poblacionales existentes. Las variaciones en la forma del cráneo probablemente reflejen directa o indirectamente el tamaño y el tipo de arreglo espacial de distintas adaptaciones mecánicas y sensitivas, así como los requerimientos dentro de la unidad morfológica craneal [Ankel-Simons, 2007].

Anatómicamente el cráneo *Anthropoidea* posee las siguientes características (ver figuras 28 y 29) [Ankel-Simons, 2007; Fleagle, 2013]:

- 1) El frontal, cigomático y esfenoides forman una copa ósea que rodea el globo ocular y lo separa de la fosa temporal por detrás, esta condición es comúnmente llamada “cierre” o “barra” post-orbital.

- 2) Las órbitas de los antropoides están orientadas hacia delante, lo que origina una visión estereoscópica bien desarrollada,
- 3) Presencia de dos dientes incisivos en cada cuadrante. Aunque estos pueden ser procumbentes como en los pitecinos.
- 4) El canino siempre es de mayor tamaño, suele ser más alto que los incisivos y si bien, existe una considerable diversidad en su forma (inter e intra-específica), nunca está ausente, ni reducido, ni es marcadamente procumbente.
- 5) Si bien *Catarrhini* tiene tres y *Platyrrhini* tiene dos premolares, la morfología del primer premolar suele ser simple, con una cara bucal ancha que afila el canino superior, mientras que el último premolar es semi-molariforme con un trigónido de dos cúspides sublinguales y un talónido, completamente diferenciado.
- 6) Todas las especies *Anthropoidea* tienen tres molares, excepto los titíes y los tamarinos, que tienen dos. Los molares superiores suelen tener un hipocono de tamaño moderado, formando un diente semi-cuadrado; mientras que, los molares inferiores son anchos, con trigónidos reducidos (sin paracónido) y con cuenca talonídea expandida.
- 7) Mandíbula fusionada, esta condición está funcionalmente asociada al desarrollo de los incisivos inferiores, orientados verticalmente. En la mayoría de los mamíferos la mandíbula está dividida en dos mitades, unidas anteriormente por una sínfisis móvil que permite cierto grado de movimiento independiente de las dos durante la masticación.
- 8) Hocico corto
- 9) El lagrimal se encuentra dentro de la órbita
- 10) El anillo timpánico está fusionado con la pared lateral de la bulla auditiva
- 11) Alargamiento de la bóveda craneal
- 12) Sutura metópica fusionada

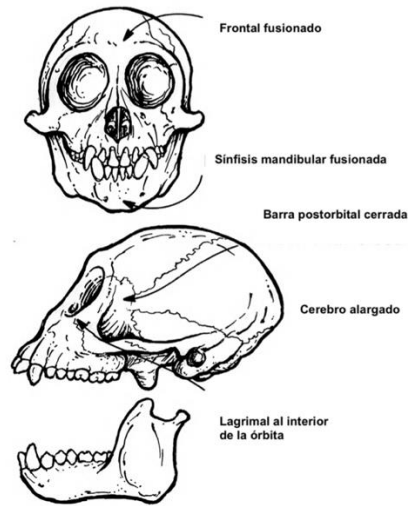


Figura 28. Características anatómicas del cráneo de *Anthropoidea*. Fuente: Imágenes modificadas de Fleagle, 2011.

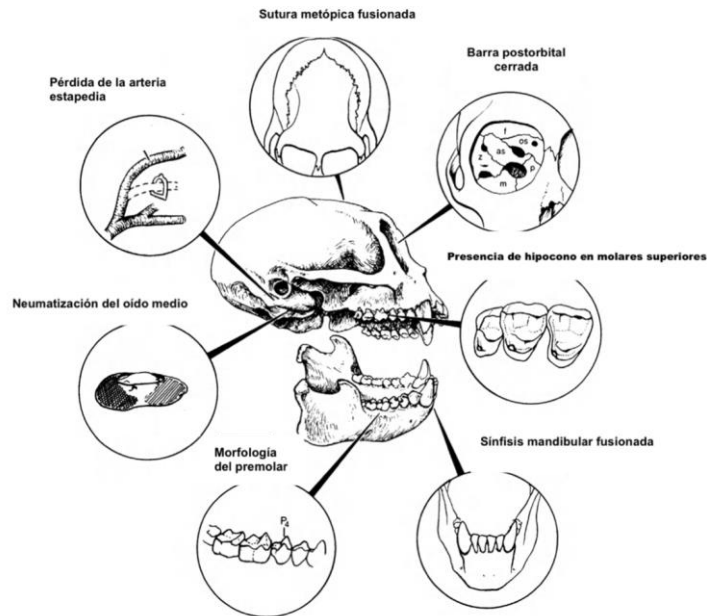


Figura 29. Características dentales y craneales de *Anthropoidea*. Fuente: Imágenes modificadas de Fleagle, 2011.

Tradicionalmente para estudiar el cráneo adulto de los antropoides, este se divide en dos unidades primarias: el neurocráneo y el esplacnocráneo [Singh, 2009; Fleagle, 2013].

El neurocráneo se compone por la bóveda craneal y por la base del cráneo; no obstante la base del cráneo posee características propias que merecen ser estudiadas aparte. El neurocráneo se asemeja a un armazón osificado que protege y sostiene el encéfalo. En su región superior y lateral, se compone de tres huesos planos: frontal, parietal y temporal. Las superficies posterior e inferior están conformadas por el *occipital*, mientras que en la superficie anterior al encéfalo se ubica el *esfenoides*, que articula con la región facial y por tanto es uno de los huesos que forman el esplacnocráneo [Whitehead *et al.*, 2005; Fleagle, 2013].

La particularidad de la base del cráneo radica en que actúa físicamente como un elemento óseo *integrador*, ya que se encuentra en el centro de la cabeza, entre el encéfalo y el esplacnocráneo. Tanto el encéfalo como el esplacnocráneo, interactúan directamente con la base craneal, e indirectamente entre sí a través de ella. Arquitectónicamente, constituye la plataforma sobre la que crece el encéfalo y alrededor de la cual se desarrolla el esplacnocráneo. Además, conecta el cráneo con el resto del cuerpo: se articula con la columna vertebral y la mandíbula, proporciona conductos para todas las conexiones neuronales y circulatorias vitales entre el encéfalo, esplacnocráneo y cuello; alberga y conecta los órganos de los sentidos y forma el techo de la nasofaringe. La forma de la base craneal es, por tanto, un producto multifactorial de numerosas interacciones filogenéticas, de desarrollo y funcionales. Los cuatro huesos que forman la base del cráneo son: el occipital, el temporal, el esfenoides y el etmoides. [Lieberman *et al.*, 2000; Lieberman, 2011].

El esplacnocráneo, está compuesto por los huesos maxilares y pre-maxilares que contienen los dientes superiores; el hueso cigomático que forma la pared lateral de

las órbitas oculares; los huesos nasales que forman el puente nasal; y los huesos pequeños que componen la órbita y la región nasal interna; y por último, la mandíbula que contiene los dientes inferiores [Lieberman *et al.*, 2000; Fleagle *et al.*, 2010; Fleagle, 2013].

Si bien todos los cráneos *Anthropoidea* están formados por los mismos elementos óseos, su apariencia difiere dependiendo del tamaño y la forma relativa de cada hueso de manera individual. Gran parte de la diversidad de formas del cráneo refleja la necesidad de que la estructura, en conjunto, cumpla con las numerosas funciones que sus componentes ejecutan. [Leakey *et al.*, 2011; Fleagle *et al.*, 2016].

3.1 Hipótesis de la Matriz Funcional

La teoría craneo-funcional proporciona el marco para estudiar las relaciones funcionales y del desarrollo del cráneo, esta retoma a van der Klaauw (1948-1952) quien consideró al cráneo como *un complejo de componentes funcionales unidos en un conjunto morfológico*, estos componentes poseen cierto grado de independencia en cuanto a tamaño absoluto y relativo, posición y agrupamiento. Con ello, van der Klaaw distinguió componentes de forma y tamaño individual, componentes cuyo tamaño y forma muestran el efecto del ambiente y componentes desprovistos de cualquier tamaño y forma específicos. Por tanto, la forma del cráneo se relaciona con sus funciones primarias de sostén y protección del tejido blando, cavidades y órganos, siendo el crecimiento óseo resultado no exclusivamente de la regulación genética, sino que también una respuesta a las demandas epigenéticas primarias de los tejidos blandos, órganos y espacios funcionales [Moss e Young, 1960; Chevereud, 1982].

Dentro del cráneo cada función desde la respiración, la visión, la masticación, la vocalización, la deglución, hasta el almacenamiento y procesamiento de información (sistema nervioso central); es llevado a cabo por un componente funcional. Cada componente funcional se conforma por dos elementos: 1) la *matriz*

funcional, que comprende los tejidos, órganos, glándulas y espacios que ejecutan una función; y 2) la *unidad esquelética*, es decir, los tejidos que aseguran la protección biomecánica y el soporte de la matriz funcional (huesos, tendones y cartílago) [Moss, 1973; Cheverud, 1982; Sardi, 2008; Sardi, 2017].

Por lo que, la unidad esquelética que encierra cada matriz funcional deriva su forma principalmente de la estructura y las funciones del tejido blando y los espacios que encierra. En otras palabras, aunque los huesos sean rígidos y aparentemente inmóviles, sus formas y posiciones están determinadas por tejidos blandos como el cerebro y los globos oculares o por espacios como la faringe [Moss e Young, 1960; Lieberman, 2011].

Siguiendo esta hipótesis, los huesos integran la cabeza acomodando las formas en múltiples unidades modulares o módulos. En consecuencia, para cambiar una cabeza, ya sea durante la ontogenia o a lo largo del tiempo evolutivo, hay que alterar principalmente los espacios y órganos alrededor de los cuales se forman los huesos, y no a la inversa [Lieberman, 2011].

3.2 Integración y Modularidad

Los organismos están formados por estructuras reconocibles que son “coherentes” con su ontogenia, anatomía y función. El reconocer estas estructuras como unidades separadas, refleja su individualidad y cierto grado de independencia entre ellas. No obstante, esta independencia dista de ser completa ya que las partes de los organismos están cohesionadas entre sí, como resultado de las interacciones entre los distintos procesos biológicos que generan el fenotipo en estudio. Esta tensión entre cohesión e independencia delimita los conceptos de *integración* y *modularidad* [Klingerberg 2009].

3.2.1 Integración

La *integración* o *integración morfológica*, es la coordinación entre los rasgos de los procesos biológicos (genéticos, funcionales, cascadas de desarrollo en común, funciones biomecánicas coordinadas, pleiotropías, etc) que producen las estructuras fenotípicas (forma) [Klingenberg, 2008]. Cada nivel de integración morfológica hace referencia a la covariación entre las partes o rasgos, pero el origen de esta variación, así como el contexto teórico y el enfoque de la investigación difieren de un nivel a otro [Klingenberg, 2009; Villalobos y Benítez, 2020].

La integración se produce a nivel organismo de dos maneras: la integración funcional, que describe las interacciones entre los componentes que afectan al rendimiento de un organismo; y la integración del desarrollo, que describe las interacciones entre los componentes durante el crecimiento y el desarrollo [Cheverud, 1996].

La integración del desarrollo se produce a través de dos mecanismos: el mecanismo genético y el epigenético. La integración genética ocurre a través de la *Pleiotropía*, es decir cuando un alelo o un gen único, afectan o condicionan a varios fenotipos diferentes (tejidos); o a través de la vinculación de un gen con otros, dentro de un mismo cromosoma, lo que originará que, una vez seleccionado un gen se lleve consigo los efectos del resto [Cheverud, 1982 y 1996; Klingenberg, 2008].

Por su parte, la integración epigenética es el resultado de las interacciones físicas mediadas por factores de crecimiento durante la ontogenia y a través de las respuestas conjuntas hacia ambientes similares [Cheverud, 1982 y 1996; West-Eberhard, 2003].

Cabe señalar que los genes varían inter e intra poblacionalmente, por lo que la integración genética se evidencia en este nivel; lo que conduce a la integración

evolutiva, es decir, la evolución coordinada de los rasgos morfológicos [Cheverud, 1996].

La integración morfológica es estudiada estadísticamente y se manifiesta al cuantificar patrones de correlación, covariación y escala. La fuerza de integración está relacionada con la distribución de la variación en las dimensiones de la forma, las dimensiones de la forma se delimitan mediante la utilización landmarks, los cuales varían de acuerdo con la investigación. Si toda la variación se concentra en una sola dimensión, indica una correlación perfecta de todas las medidas y significa que la fuerza de integración es fuerte. Por el contrario, si la variación se distribuye uniformemente en todas las dimensiones disponibles, no existe fuerza de integración. Siguiendo esta lógica, se han desarrollado índices de integración aplicables a la Morfometría geométrica; éstos establecen patrones de integración en una estructura mediante el análisis de componentes principales (PCA), mientras que la covariación entre diferentes partes de una estructura suele estudiarse con métodos como el análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS) [Klingenberg, 2008; Klingenberg, 2009 y Villalobos y Benítez, 2020].

3.2.2 Modularidad

La modularidad se refiere a los grados de conectividad de los sistemas y se encuentra presente en todos los niveles jerárquicos de organización de las especies, desde el genotipo (pares de bases, genes y cromosomas); hasta el fenotipo (células, tejidos, sistemas, órganos y regiones) [Mitteroecker y Bookstein, 2008].

En otras palabras, la *modularidad* refleja las diferencias en el grado de integración de las partes dentro de los conjuntos de rasgos y entre ellos [Klingenberg, 2008; Lieberman, 2011]. Por lo tanto, los módulos son unidades discretas y autónomas entre sí que se coordinan e integran dando forma a los individuos. En consecuencia,

un módulo es una unidad estrechamente integrada internamente, pero independiente de otros módulos similares. [Mitteroecker y Bookstein, 2008]. Y al igual que la integración, la modularidad es una propiedad y un proceso complejo, divisible de manera experimental y teórica

En el contexto de la biología evolutiva, los módulos son interpretados como un conjunto de caracteres morfológicos que colectivamente desempeñan un papel funcional, están conformados por fuertes efectos pleitrópicos de la variación genética y son relativamente independientes entre sí [Mitteroecker y Bookstein, 2008].

Para poder aplicar la teoría modular a problemas biológicos, la modularidad requiere un contexto que defina la naturaleza de las interacciones, a su vez, esta especificidad impone condiciones o limitaciones a las partes que pertenecen a un módulo [Klingenberg, 2008].

Dependiendo del contexto de estudio, las interacciones que establecen los módulos se basan en diferentes mecanismos; en algunos contextos, la información sobre la red de interacciones está fácilmente disponible, por lo que los análisis de modularidad pueden utilizar directamente las conexiones entre las partes para identificar a los módulos. En otros contextos, las interacciones entre las partes no son fáciles de identificar, sino que deben inferirse a partir de los patrones de covariación entre las variables medidas. En el caso de los datos morfológicos, las interacciones evolutivas o de desarrollo deben inferirse a partir de la covariación de los rasgos morfológicos en los análisis experimentales o comparativos [Klingenberg, 2008; Mitteroecker y Bookstein, 2008].

Los módulos pueden relacionarse directamente con otros conceptos biológicos tradicionalmente utilizados; en este sentido los módulos morfológicos suelen corresponder a órganos reconocidos en la anatomía comparada. Igualmente, en el caso de los datos morfológicos, la modularidad puede estudiarse en una variedad

de contextos y entornos experimentales. Los datos morfológicos han sido utilizados para caracterizar los módulos del desarrollo, genéticos, funcionales y evolutivos. Cabe señalar que los módulos pueden o no ser congruentes en diferentes contextos, por ejemplo, si los módulos genéticos o los módulos del desarrollo coinciden con la subdivisión de un organismo o estructura en módulos funcionales; la coincidencia o la falta de esta, proporciona información respecto al origen de la modularidad. A continuación se resumen los módulos mencionados [Klingenberg, 2008]:

- I. Módulos del desarrollo, se definen por las interacciones del desarrollo (o interacciones epigenéticas) entre los precursores implicados en formar las estructuras finales durante la ontogenia. Estas interacciones abarcan una amplia gama de procesos, como los interruptores del desarrollo que conducen a bifurcaciones de las vías de desarrollo o la señalización entre tejidos a través de diversos mecanismos moleculares. Son el medio por el que los procesos de desarrollo pueden influirse mutuamente; logrando un desarrollo coordinado de tejidos, los órganos y el organismo como un conjunto. Estas interacciones median en la expresión de la variación genética y ambiental transmitiendo sus efectos a través de diferentes rasgos.

- II. Módulos genéticos, se refiere a los patrones de efectos conjuntos de los genes sobre los rasgos, y pueden representarse como una red de relaciones pleiotrópicas entre los mismos. Debido a que los procesos de desarrollo median la expresión de la variación genética en el fenotipo, la modularidad del desarrollo y la modularidad genética están íntimamente relacionadas; empero, dicha relación no es una congruencia perfecta, ya que la expresión de la variación genética, también está influenciada por el ambiente.

- III. Módulos funcionales, se refiere a las interacciones de los rasgos en la realización de una o varias funciones; y está influenciada por la modularidad del desarrollo. En el cráneo, estas interacciones incluyen las fuerzas mecánicas directas producidas durante la masticación y las compensaciones de diseño entre contextos funcionales como la captura y el procesamiento de presas, la respiración y la vocalización.

- IV. Modularidad evolutiva, se refiere a las asociaciones estructuradas entre la divergencia evolutiva de diferentes rasgos. Está influenciada por la modularidad genética, debido a que la variación genética es factor determinante para el cambio evolutivo ya sea por selección y deriva; y la modularidad funcional ya que proporciona un vínculo entre la estructura modular de los rasgos morfológicos y la selección del rendimiento en las funciones del organismo.

Con lo anterior, se puede afirmar que el cráneo es una estructura modular, divisible en tres módulos primarios: el neurocráneo, esplanocráneo y la base del cráneo; cada una de estas unidades puede subdividirse en otros módulos. Se sabe que las primeras tres unidades son parcialmente independientes, debido a sus distintos orígenes embrionarios, a sus diferentes procesos de desarrollo y a sus papeles funcionales. No obstante y a pesar de su independencia, estas tres regiones interactúan considerablemente durante el desarrollo a través de múltiples procesos, generando a lo largo del ciclo de vida, un conjunto anatómico, altamente integrado [Lieberman, 2011].

4 Capítulo IV. Materiales y Métodos

4.1 Morfometría geométrica

La Morfometría geométrica (Mg) es un método que permite el estudio de la covariación de la forma con factores geométricos subyacentes, y se utiliza para determinar la “forma pura” (Forma) en un individuo o estructura, mediante puntos de referencia (landmarks) [Zelditch *et al.*, 2004]. Este tipo de análisis no se ve afectado por el tamaño del individuo, así como tampoco por su rotación ni escala, por lo que la forma del objeto en estudio no se describe en términos de sus dimensiones, sino de la relación espacial entre sus partes [Toro-Ibacache *et al.*, 2010; Zelditch *et al.*, 2012]. Por lo que la forma se define técnicamente como todas las características geométricas de un objeto, a excepción de su tamaño, posición y orientación [Klingenberg, 2013].

La Mg facilita la adquisición, el procesamiento y el análisis de variables de forma de cualquier organismo; esta información es contenida en datos computacionales basados en las coordenadas cartesianas de los distintos landmarks colocados a lo largo de un espécimen a examinar [Slice, 2007]; lo que produce una descripción precisa de las formas biológicas, además de permitir una adecuada visualización, interpretación y comunicación de los resultados [Zelditch *et al.*, 2012]; poniendo a prueba diferentes hipótesis estadísticas sustentadas en una base matemática [Benítez y Püschel, 2014].

La integración morfológica se estudia estimando la covariación de los rasgos, pudiendo existir diferentes grados en la fuerza de covariación entre caracteres. Lo anterior indicaría el grado de vinculación en que se encuentran los caracteres, el uno con el otro, por lo que los patrones de covariación se enfocarían en los cómo cambios específicos de los caracteres ocurren coordinadamente [Benítez y Püschel, 2014]. En Mg, la fuerza de integración de caracteres se basa en la distribución o variación de estos cambios sobre las dimensiones en el espacio fenotípico

[Chevreud, 1982; Klingenberg, 2009; Lieberman, 2011]. Por su parte, las interacciones modulares se manifiestan como una fuerte covariación de los componentes dentro de un módulo, y una débil covariación entre distintos módulos [Klingenberg, 2009].

Para analizar la modularidad y la fuerza de integración de los rasgos, la variación morfológica consistirá en movimientos coordinados de las partes del cráneo primate en su totalidad. Éste trabajo de investigación analizó los patrones de coordinación que existen al interior y entre los los infraórdenes *Catarrhini* y *Platyrrhini*, mediante un estudio de Mg.

Tabla 3. Módulos funcionales propuestos

Norma Frontal (figura 30)		
Módulo	Función	Estructuras anatómicas
I	Visión	<ul style="list-style-type: none"> ● Frontal (arco superciliar) ● Cigomático derecho (proceso cigomático, proceso frontal del hueso cigomático, sutura cigomático-maxilar) ● Foramen infraorbitario
II	Respiración	<ul style="list-style-type: none"> ● Maxilar derecho ● Nasaes ● Apertura nasal anterior ● Glabela ● Proceso frontal del maxilar
Norma Basal		
Módulo	Función	Estructura anatómica
III	Visión	<ul style="list-style-type: none"> ● Occipital ● Foramen magnum ● Agujeros yugulares ● Agujeros carotídeos ● Porción basilar del occipital
VI	Respiración	<ul style="list-style-type: none"> ● Apertura nasal interna ● Espina nasal interna ● Fosa incisiva ● Lámina horizontal ● Vómer

4.2 Descripción de la Muestra

La muestra del estudio está constituida por 175 cráneos, de los cuales se utilizaron 175 esplacnocráneos y 171 bases craneales, pertenecientes a los infraórdenes *Catarrhini* y *Platyrrhini*, por lo que en total se examinaron 10 subfamilias primate, dos subfamilias *Catarrhini* y ocho subfamilias *Platyrrhini*, presentes en los repositorios virtuales: Digital Morphology Museum (KUPRI) del Primate Research Institute, de la Universidad de Kyoto; Mammalian Crania Photographic Archive, segunda edición, de Dokkyo Medical University (MCPA); y al Museo Nacional de Historia Natural de EEUU, de la fundación Smithsonian (USNM) (revisar anexos). La disparidad en cuanto al número de esplacnocráneos y bases craneales, se debe a que algunas bases se encontraban dañadas o les faltaban elementos óseos.

El criterio de selección se estableció a través de la diversidad filogenética, ecológica y morfológica de los primates pertenecientes a ambos infraórdenes. Otro punto a considerar fue que, debido a la naturaleza del estudio sólo se utilizarán cráneos completos.

Respecto a la diversidad al interior de *Catarrhini*, existen varias irregularidades dentro de la taxonomía original del grupo. Inicialmente este fue subdividido en dos subfamilias. Las principales sinapomorfias que caracterizan a cada una ya fueron mencionados. Aunado a esto, el extenso registro fósil, ha permitido el desarrollo de una clasificación taxonómica a nivel subfamilia [Gilbert *et al.*, 2018]. No obstante, ambas subfamilias están divididas en dos tribus filogenéticas, esto debido a que el estudio de la filogenia de este clado a nivel tanto de especie como de género permanece aún incierto. Ante esto, en el presente trabajo, estas tribus fueron utilizadas exclusivamente para la identificación de los ejemplares de la muestra, ya que esta particularidad sólo ocurre en los primates del Viejo Mundo.

Tabla 4. Colecciones Osteológicas

Clave	Nombre	Institución
KUPRI	Digital Morphology Museum, KUPRI	Institute, Universidad de Kyoto
MCPA	Mammalian Crania Photographic Archive Second Edition (MCPA2)	Dokkyo Medical University
USNM	Museo Nacional de Historia Natural EEUU	Institución Smithsoniana

4.3 Edad y sexo

Todos los individuos estudiados en esta tesis fueron adultos y el grupo de edad se determinó evaluando: 1) la erupción dental, erupción de caninos y terceros molares, y 2) la fusión de las suturas craneales. Todos los especímenes pertenecen a colecciones de distintas universidades y fundaciones, por lo que se desconoce su procedencia.

El sexo de los cráneos ya estaba determinado de acuerdo al repositorio virtual al que pertenecen. En todas las colecciones, la clasificación está dividida en las siguientes categorías: macho, hembra e indeterminado. Por lo que sólo se utilizaron aquellos individuos con sexo definido entre macho y hembra. Sin embargo, se corroboró el sexo de acuerdo a la bibliografía, así como a la observación detallada de las características craneales tales como: torus supraorbital, tamaño de la apófisis mastoides, inserciones musculares, presencia de cresta sagital, etc. [Buikstra y Ubelaker, 1994; White *et al.*, 2012].

4.4 Digitalización

Las imágenes estudiadas fueron tomografías computarizadas, resonancias magnéticas, fotografías y mallas tridimensionales. Las tomografías se renderizaron en el programa para Mac®, OsiriX® 10.0, mientras que las mallas tridimensionales se renderizaron en el programa MeshLab® 2021.05. Por su parte, las fotografías fueron descargadas en su tamaño original (3060x2036). Todas imágenes se colocaron en plano alveolar, procurando una misma orientación. Respecto a las tomografías, se utilizó el porcentaje de densidad ósea predeterminado, observando la totalidad del hueso [Butillos-García y Sanchez-Simón, 2020]. Para evitar la pérdida de información de volumen se hizo uso de los valores predeterminados del threshold, el cual marca el valor de escala de grises. Sin embargo, en algunas imágenes, también se realizó un ajuste de niveles de imagen, mediante las

herramientas WL/WW (intensidad y contraste) y CLUT (tablas de búsqueda y ajuste de color), con el fin de obtener la mejor claridad de las estructuras anatómicas. Respecto a la densidad ósea, se utilizó el porcentaje predeterminado, con el fin de la visualización total del hueso. Una vez modificadas las imágenes, fueron convertidas a formato JPG.

Posteriormente, mediante los programas tps Utility© y tps Digitizing© 2.30 [Rohlf 1996; Rohlf 1999; Rohlf 2017] fue posible compilar los archivos de imagen para realizar la digitalización de landmarks (LM) en dos dimensiones. Se optó por utilizar *landmarks de tipo I* [Bookstein,1991].

El criterio de selección de LM utilizado en este trabajo cumplió con las características propuestas por Zetditch (2004) : Los LM deben de ubicarse en 1) lugares anatómicos homólogos, que 2) no alteraron su posición topológica con respecto a otros LM (consistencia en la posición relativa), 3) proporcionando una cobertura adecuada de la morfología, 4) encontrándose de manera repetida y fiable en toda la muestra (repetibilidad), y 5) localizándose dentro del mismo plano (coplanaridad)

Algunos LM correspondientes al módulo nasal tanto del esplacnocráneo como de la base craneal, fueron basados en el estudio previo realizado por Noback *et al.*(2011), quienes estudiaron los cráneos de diferentes poblaciones indígenas de *Homo sapiens*, expuestas a diferentes tipos de estrés climático. Mientras que los LM correspondientes al módulo visual de ambas normas, se basaron en los puntos craneométricos expuestos en *Human Osteology* [White *et al.*, 2012]. Se posicionaron un total de 16 Landmarks para la norma frontal, subdivididos en dos conjuntos, correspondientes a los módulos propuestos. Mientras que para la norma basal, se optó por 18 LM, subdivididos dos conjuntos, correspondientes a los módulos propuestos. Los LM del módulo visual del esplacnocráneo, fueron colocados en las estructuras óseas del lado derecho del viscerocráneo.

Las selección de los landmarks correspondientes al módulo visual de la base del cráneo, se basó en los agujeros carotideos donde comienza el triángulo carótido-oftálmico, que es un espacio a través del cual discurre la arteria oftálmica desde la arteria carótida interna hasta el puntal óptico. El techo del triángulo es el nervio óptico, la pared medial es el cuerpo del hueso esfenoides, la pared lateral es el proceso clinioide antero-proximal, mientras que el piso es la arteria carótida interna junto con el anillo dural distal. De igual manera es el origen del nervio oculomotor, encargado de inervar a los músculos que mueven el ojo o sus componentes. [Bugge, 1980; Fleagle, 2013]. Por lo que la zona se asocia con los centros de procesamiento del sistema visual de la percepción.

Tabla 5. Total de landmarks en ambas normas

Norma frontal: Esplacnocráneo (figura 30)	Norma basal: Base craneal (figura 33)
1. Orbital derecho	1. Basion
2. Ectoconchion derecho	2. Opisthion
3. Sutura orbital derecho	3. Foramen yugular anterior derecho
4. Orbital lateral derecho	4. Foramen yugular posterior derecho
5. Agujero supraorbital derecho	5. Foramen yugular anterior izquierdo
6. Jugale derecho	6. Foramen yugular posterior izquierdo
7. Sutura cigomático-maxilar derechoz	7. Canal carotideo derecho
8. Glabella	8. Canal carotideo izquierdo
9. Dacryon derecho	9. Sincondrosis esfeno-occipital
10. Dacryon izquierdo	10. Tubérculo faríngeo
11. Nasion	11. Alveolon
12. Rhinion	12. Staphylion
13. Nasoespinal,	13. Oral
14. Alare derecho	14. Esquina superior-lateral de la concha nasal derecha
15. Alare izquierdo	15. Esquina superior-lateral de la concha izquierda

-
- 16. Región inferior de la concha nasal derecha
 - 17. Región inferior de la concha nasal izquierda
 - 18. Horninion
-

Tabla 6. Total de landmarks de acuerdo a los módulos funcionales propuestos

Norma Frontal o esplanocráneo		
Módulo	Función	Landmarks
I	Visión (figura 31)	1. Orbital 2. Orbital infero-lateral 3. Sutura orbital 4. Orbital lateral 5. Agujero supraorbital 6. Jugale 7. Sutura cigomático-maxilar
		Supraorbital: sobre el agujero supraorbital
II	Respiración (figura 32)	8. Glabela 9. Dacryon derecho 10. Dacryon izquierdo 11. Nasion 12. Rhinion 13. Nasoespinal, 14. Alare derecho 15. Alare izquierdo
Norma Basal o Base craneal		
Módulo	Función	Landmarks
III	Visión (figura 34)	1. Basion 2. Opistion 3. Foramen yugular anterior derecho 4. Foramen yugular posterior derecho 5. Foramen yugular anterior izquierdo 6. Foramen yugular posterior izquierdo 7. Canal carotideo derecho 8. Canal carotideo izquierdo 9. Sincondrosis esfeno-occipital 10. Tubérculo faríngeo

VI	Respiración (figura 35)	11. Alveolon 12. Staphylion 13. Oral 14. Esquina superior-lateral de la concha nasal derecha 15. Esquina superior-lateral de la concha nasal izquierda 16. Esquina inferior-lateral de la concha nasal derecha 17. Esquina inferior-lateral de la concha nasal izquierda 18. Horminion
-----------	-------------------------	---

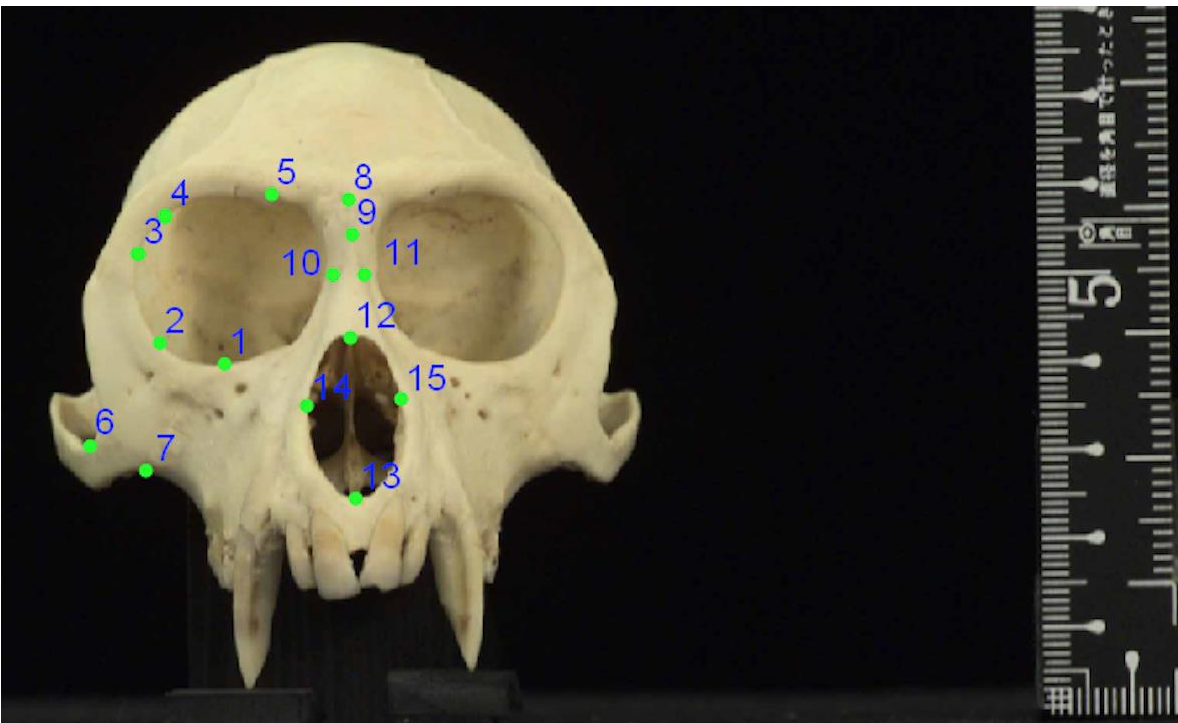


Figura 30. Configuración total de landmarks colocados en el esplanocráneo. Fuente: Colección USNM, Infraorden *Catarrhini*, superfamilia *Cercopithecoidea*, subfamilia *Cercopithecinae*, Tribu *Cercopithecini*.

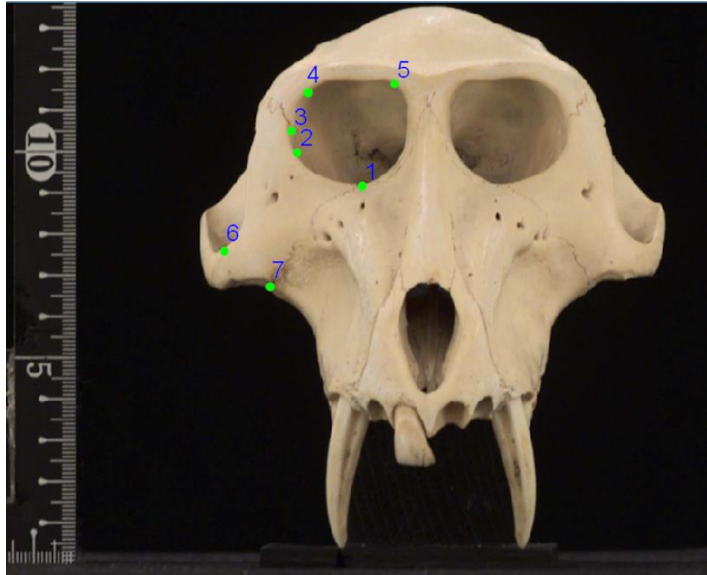


Figura 31 Ejemplo de landmarks del módulo visual del esplanocráneo. Fuente: Colección USNM, Infraorden Catarrhini, superfamilia Cercopithecoidea, subfamilia Cercopithecinae, Tribu Papionini

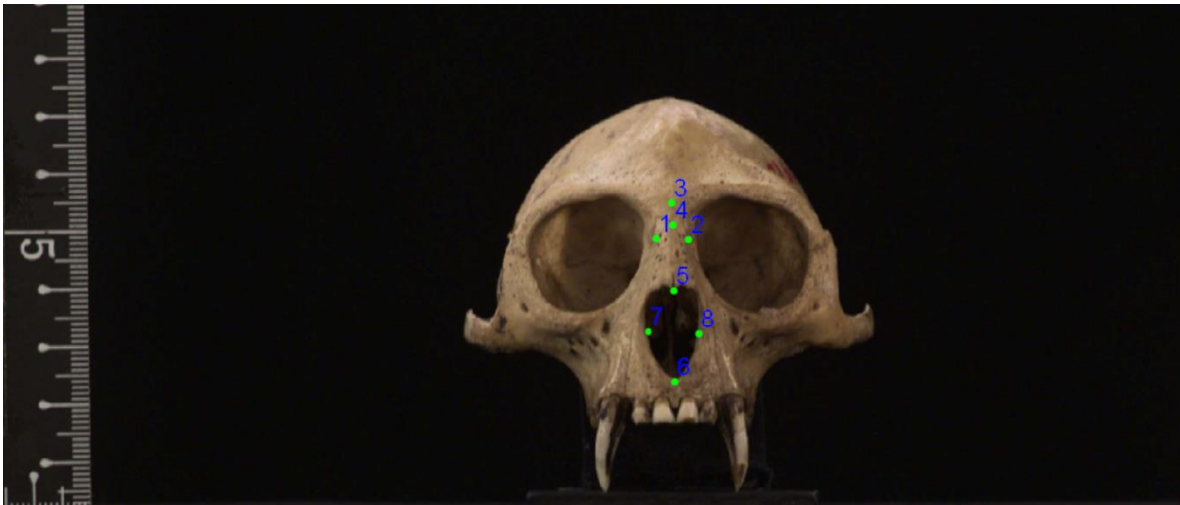


Figura 32. Ejemplo de landmarks del módulo nasal del esplanocráneo. Fuente: Colección USNM, Infraorden Catarrhini, superfamilia Cercopithecoidea, subfamilia Colobinae, Tribu Colobini.

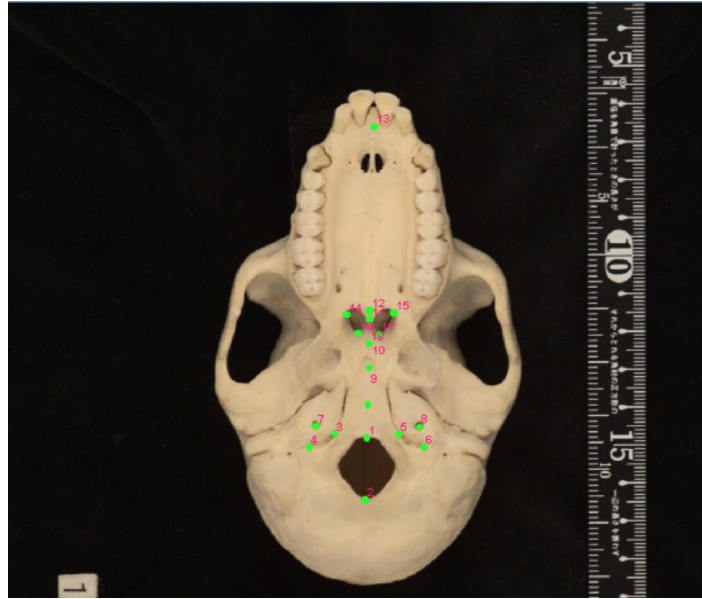


Figura 33. Configuración total de landmarks colocados en la norma basal. Fuente: Colección USNM, Infraorden *Catarrhini*, superfamilia *Cercopithecoidea*, subfamilia *Cercopithecinae*, Tribu *Papionini*

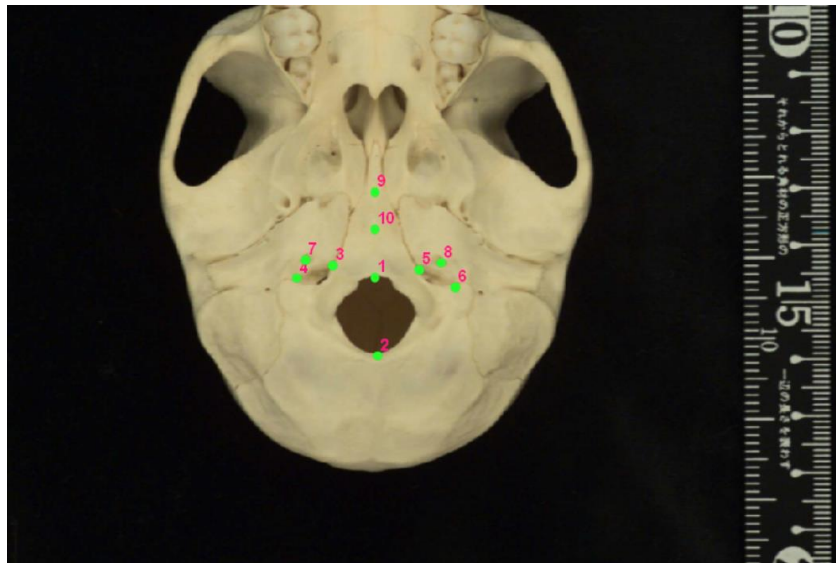


Figura 34. Ejemplo de landmarks colocados en el módulo visual, norma basal. Fuente: Colección USNM, Infraorden *Catarrhini*, superfamilia *Cercopithecoidea*, subfamilia *Cercopithecinae*, Tribu *Papionini*.

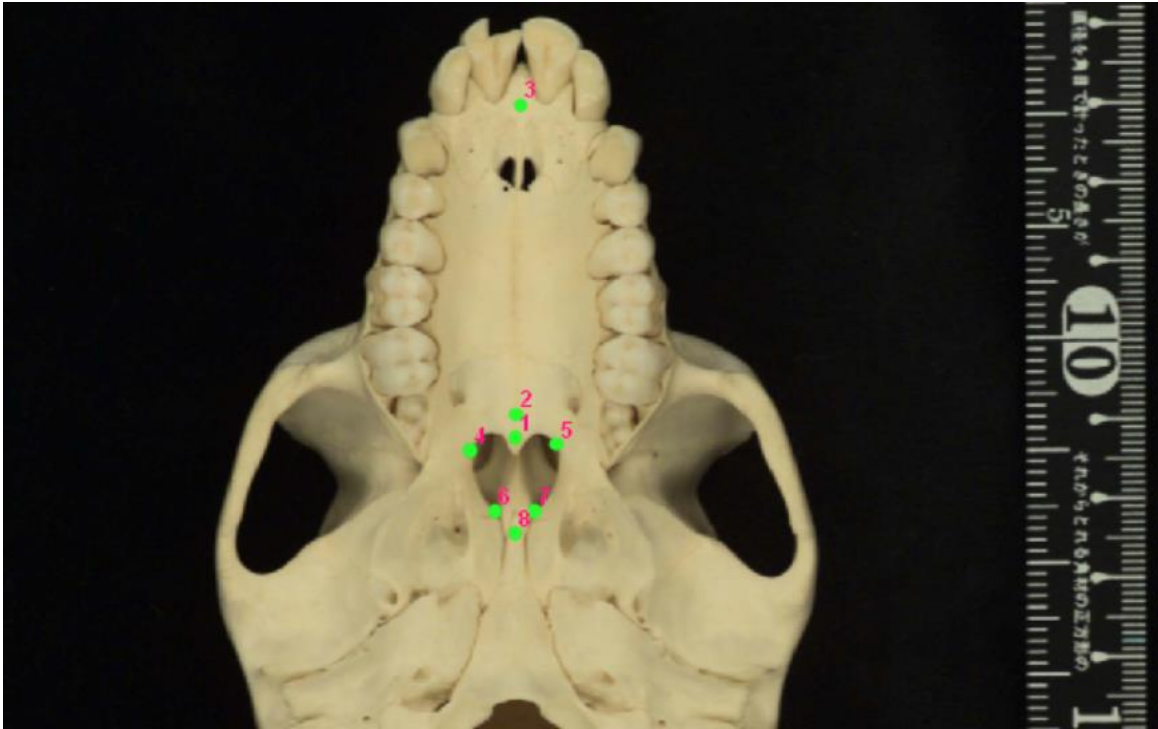


Figura 35. Ejemplo de landmarks colocados en el módulo nasal, norma basal. Fuente: Colección USNM, Infraorden Catarrhini, superfamilia Cercopithecoidea, subfamilia Cercopithecinae, Tribu Papionini.

5 Capítulo V.Resultados

5.1 Superimposición Procrustes

Para el análisis de los datos computacionales se utilizó el *software* MorphoJ (versión 1.07a), una vez importados los datos y con el propósito de obtener la máxima información de la forma, se realizó un análisis de superposición de Procrustes para cada una de las normas de la muestra, previo a comprobar la hipótesis de modularidad previamente mencionadas.

MorphoJ implementa un análisis de superimposición Procrustes completo, en conjunto con una proyección en el espacio tangente al espacio de forma lo que produce un nuevo conjunto de variables de forma que fueron utilizados en análisis posteriores. La información sobre el tamaño de la configuración de los landmarks de cada norma se conservó en el conjunto de datos [Klingenberg, 2009].

5.2 Valores atípicos

Después de extraer la información sobre la forma y con el fin de corregir los errores asociados a la digitalización y edición de landmarks (localización u omisión), se realizó un análisis para encontrar los valores atípicos de la muestra (aquellos individuos que se ubican fuera del rango de la distribución normal muestral), para ello MorphoJ dispone de una interfaz específica que calcula la distancia de la forma a la media de cada uno de los individuos. Igualmente el programa calculó la Distancia al cuadrado Malahanobis, esta describe la distancia entre cada individuo y el centro de la muestra. Cuando un individuo se encuentra en el centro de la muestra, la distancia de Mahalanobis es cero y cuando un individuo se encuentra distante del centro muestral la distancia es mayor a cero. Por lo tanto, los datos que se encuentran lejos del centro muestral se consideran valores atípicos o outliers [Muñoz-García y Amón-Urbe, 2013]. Los valores atípicos se calcularon para cada una de las dos normas (ver gráficos 1 y 2). La distancia Malahanobis es un indicador

que identifica que tan inusual es un individuo respecto al resto de la muestra [Klingenberg, 2009].

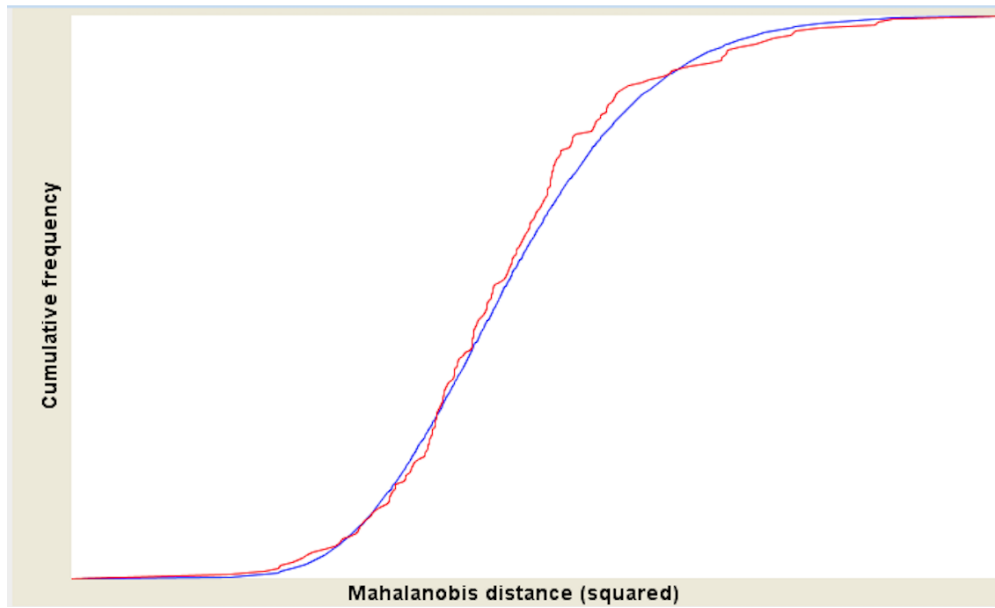


Gráfico 1. Distancias Mahalanobis de la norma frontal. Eje X: "Distancia Mahalanobis (al cuadrado)", eje Y "Frecuencia acumulativa." La curva roja se desplaza hacia la región superior derecha del diagrama indicando que hay pocos casos atípicos.

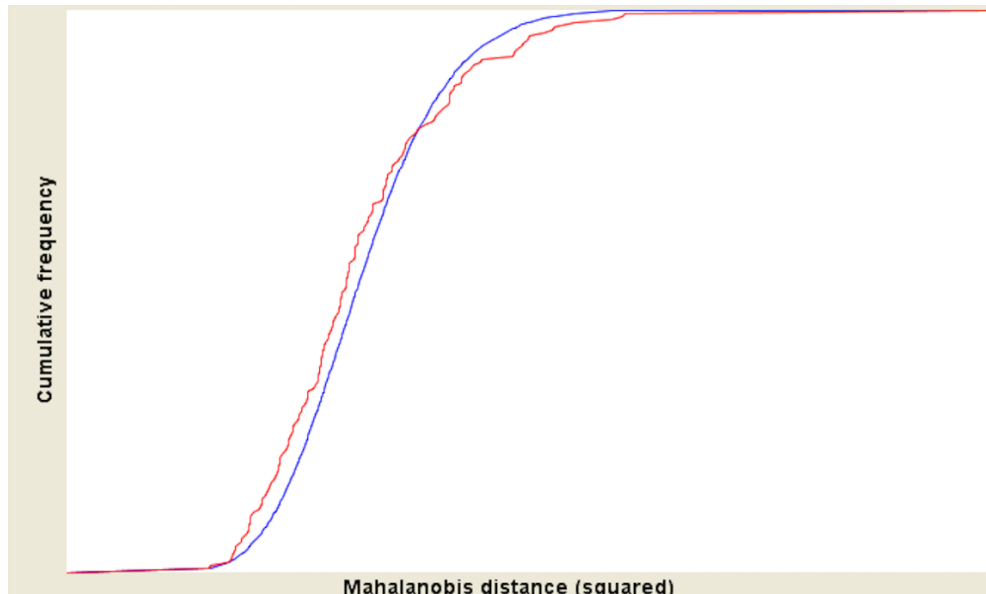


Gráfico 2. Distancias Mahalanobis de la norma basal. . Eje X: “Distancia Mahalanobis (al cuadrado)”, eje Y “Frecuencia acumulativa.” La curva roja se desplaza hacia la región superior derecha del diagrama indicando que hay pocos casos atípicos.

5.3 Hipótesis de modularidad y Coeficiente RV

Una vez realizado el análisis Procrustes, se obtuvo la matriz de covarianción, para evaluar la hipótesis de modularidad funcional, se especificó la partición de la configuración de los landmarks en dos sub-conjuntos que correspondieron a los módulos hipotéticos de cada norma craneal: frontal (figura 36) y basal (figura 37). Posteriormente se comparó la fuerza de la covariación entre los módulos contra un número de posibles particiones alternativas con igual número de landmarks que los módulos hipotéticos, mediante el cálculo del coeficiente RV [Klingenberg, 2009]. Este coeficiente fue calculado entre los dos módulos hipotéticos, y entre el conjunto de particiones alternativas generando una distribución de sus valores.

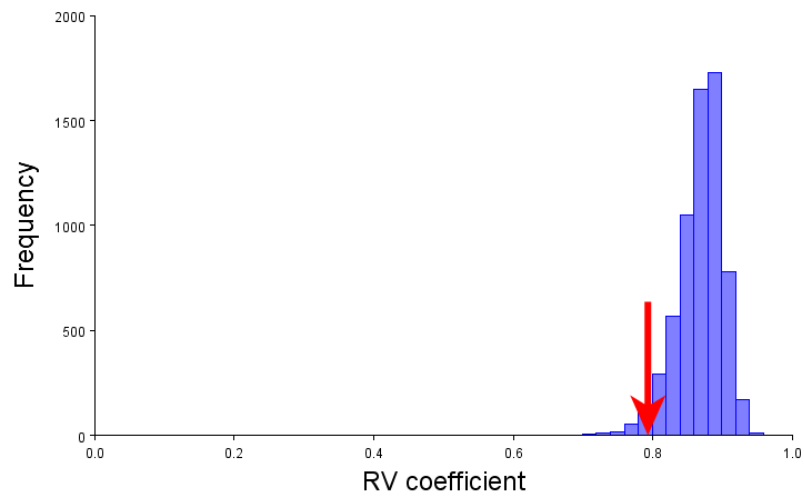
En los siguientes histogramas, se describe la distribución de los coeficientes RV. La flecha indica el valor del coeficiente RV calculado para cada módulo propuesto. La hipótesis modular se encuentra en el extremo izquierdo de la distribución. Por lo

que se acepta la hipótesis, encontrándose dos módulos funcionales en cada norma: el módulo de la visión y el módulo de la respiración.

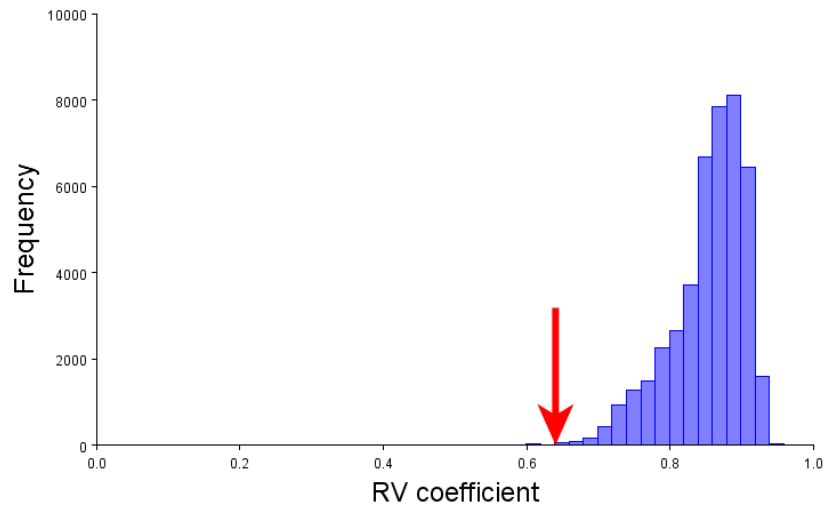
El primer histograma describe la distribución de los 6435 coeficientes RV calculados a partir de módulos generados aleatoriamente y con igual número de landmarks que los módulos hipotetizados para la norma frontal. La configuración modular propuesta, al compararla con la configuración al azar presenta un coeficiente $RV=0.793121$.

Por su parte, el coeficiente calculado para la norma basal es el que menor fuerza de covariación presenta, siendo un $RV=0.640324$; por lo que la base del cráneo guarda el sentido de modularidad más alto del presente trabajo.

Con lo anterior, estadísticamente se cumple con la hipótesis modular; no obstante se debe tomar en cuenta que la integración craneal en primates no humanos adultos es alta, al contrario de los primates humanos que guardamos el sentido de modularidad, la modularidad en nuestro estado adulto sigue guardándose en el cráneo, pero en otros animales la modularidad es mayor en etapas previas del desarrollo. Con lo anterior se acepta con cautela el coeficiente RV.



Histograma 1. Coeficiente RV de la norma Frontal.



Histograma 2 Coeficiente RV de la norma Basal.

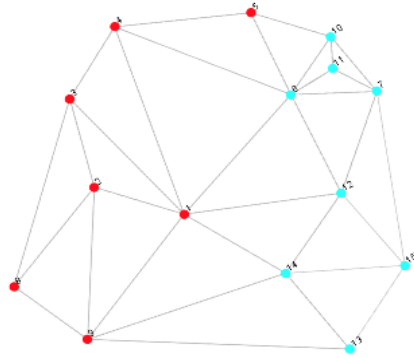


Figura 36. Hipótesis de modularidad propuesta para la norma frontal. Los landmarks rojos representan al módulo visual, mientras que los landmarks azules representan el módulo nasal.

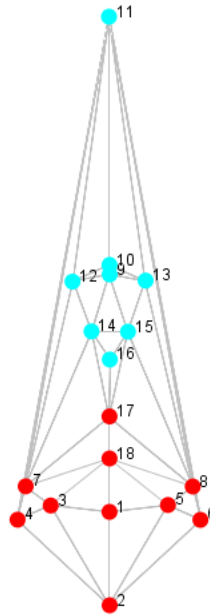


Figura 37. Hipótesis de modularidad propuesta para la norma basal. Los landmarks rojos representan al módulo visual, mientras que los landmarks azules representan el módulo nasal.

5.4 Análisis de Componentes principales

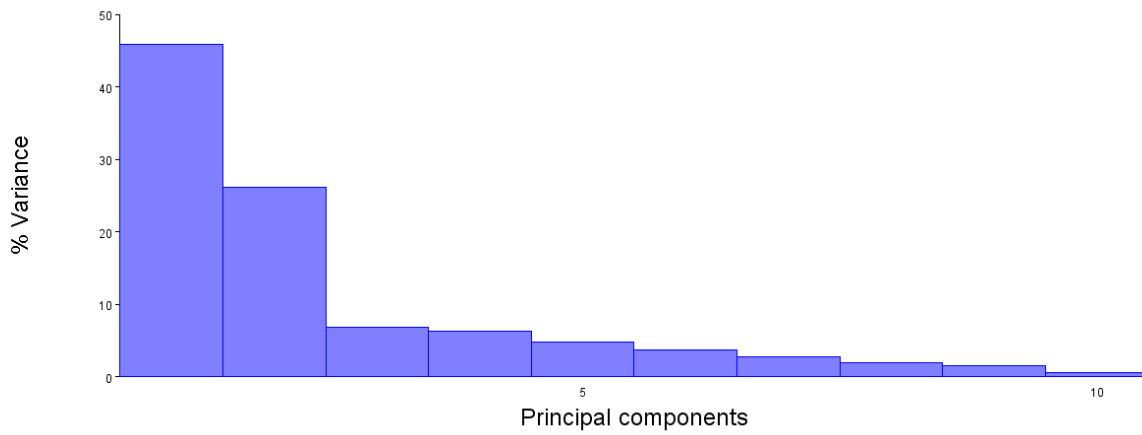
Una vez identificados los valares atípicos para cada norma y tras haber extraído la información de la forma mediante un ajuste Procrustes, junto con una matriz de covarianza se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para cada módulo.

5.4.1 PCA del módulo visual de la norma frontal

El análisis de componentes principales del módulo visual de la norma frontal, indicó un total de 10 componentes principales. Los primeros dos PC de este módulo explican el 71.898% de la varianza total acumulada.

Tabla 7. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, del módulo visual de la norma frontal.

Componente	Eigenvalue	% de Varianza	%Varianza acumulada
1	0.01117650	45.835	45.835
2	0.00635526	26.063	71.898



Histograma 3. Acumulación de los 10 componentes principales.

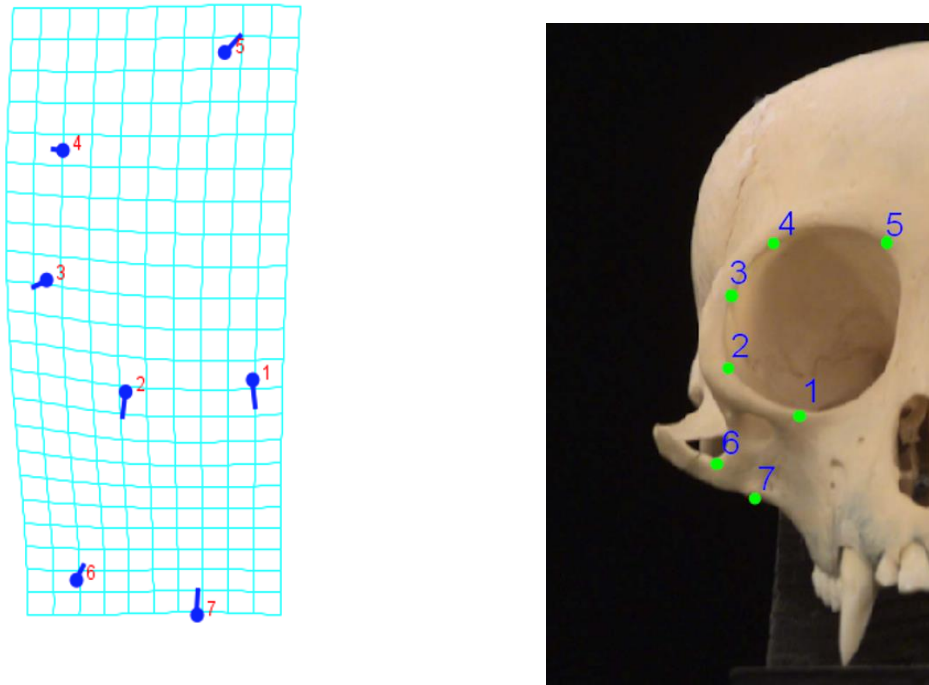


Figura 38. Gradilla de deformación del componente principal 1 para el módulo visual de la norma frontal: "Posición de la sutura cigomático-maxilar y la región inferior de la órbita "

El primer componente principal explica 45.835% de la varianza total de la muestra. Este componente agrupa cambios relacionados con la región inferior de la órbita y parte de la órbita lateral del cráneo primate; es preciso señalar que existe un movimiento generalizado en la gradilla, sin ningún landmark estático. Los puntos con mayor variación son el número 1 que corresponde a *Orbital*, el número 7 que corresponde a la sutura cigomático-maxilar, el número 2 identificado como *Ectoconchion* y el número 5 que corresponde al agujero supraorbital.

En el espacio existente entre las figuras 1, 2, 6 y 7, se observa la mayor distorsión de la gradilla. Si bien el landmark 6 (*Jugale*) presenta un desplazamiento mínimo,

se encuentra en la zona de mayor cambio. El landmark 1 (*Orbital*) se desplaza hacia la región media-distal del esplacnocráneo, mientras que el landmark número 2 (*Ectoconchion*) se desplaza en dirección distal. Los landmarks 7 (sutura cigomático-maxilar) y 6 (*Jugale*) se desplazan hacia la región superior del cráneo.

Por su parte el landmark número 5, el agujero supraorbital, se desplaza hacia la zona medio-superior del gráfico. Mientras que las figuras número 3 (sutura orbital) y 4 (orbital superior) que corresponden al margen lateral de la órbital y presentan un desplazamiento mínimo en este componente.

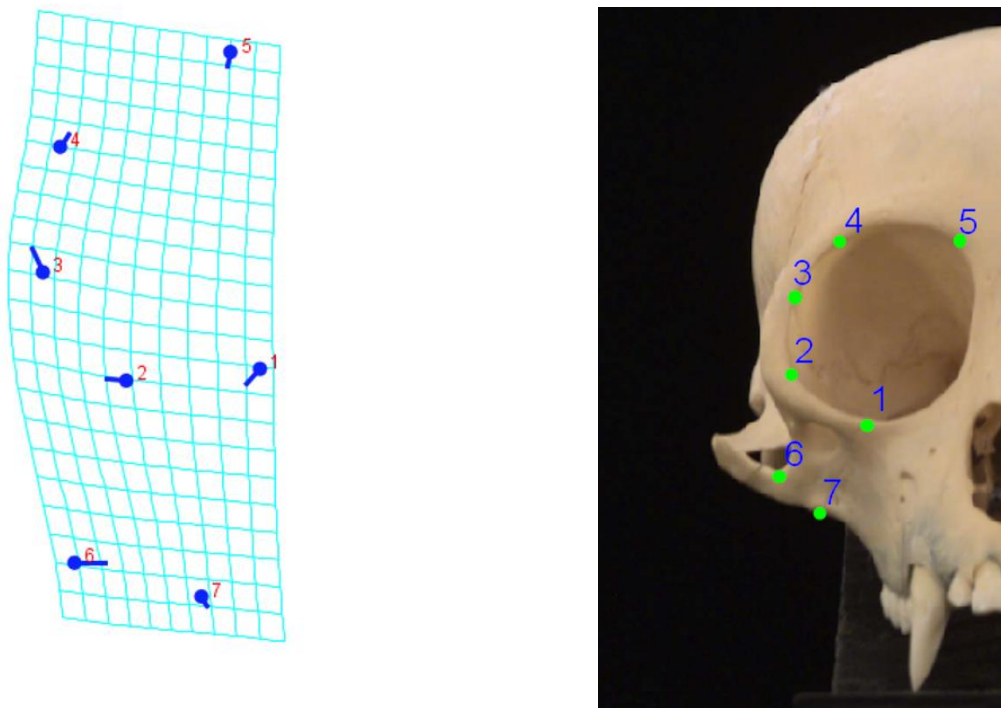


Figura 39 .Gradilla de deformación del componente principal 2, para el módulo visual de la norma frontal: "Margen lateral del esplacnocráneo"

El segundo componente principal, explica 26.063% de la variación total de la muestra. Los cambios relacionados con este componente se pueden observar en los LM (*Orbital*), 3 (sutura orbital), 2 (*Ectoconchion*), y 4 (orbital superior), donde observa la mayor variación de la forma, estas variaciones se concentran en la

porción lateral de la órbita y corresponden al área donde hay mayor variación en cuanto grosor del margen. Al mismo tiempo es el punto de articulación entre el frontal y el cigomático; esta zona está rodeada de los músculos orbiculares de los párpados que circundan los ojos y están localizados justo debajo de la piel. Partes de estos músculos actúan para abrir y cerrar los párpados y son músculos que interfieren en la expresión facial.

No obstante, el landmark número 6, *Jugale*, presentó la mayor variabilidad del segundo componente; desplazándose en dirección medial de la gradilla, Jugale al ser el punto de mayor profundidad de la escotadura entre las apófisis temporal y el proceso frontal del cigomático, está profundamente relacionada con el aparato masticatorio.

Por su parte los landmark 7 (sutura cigomático-maxilar) y el landmark número 5 (agujero supraorbital) presentan la menor movilidad del componente.

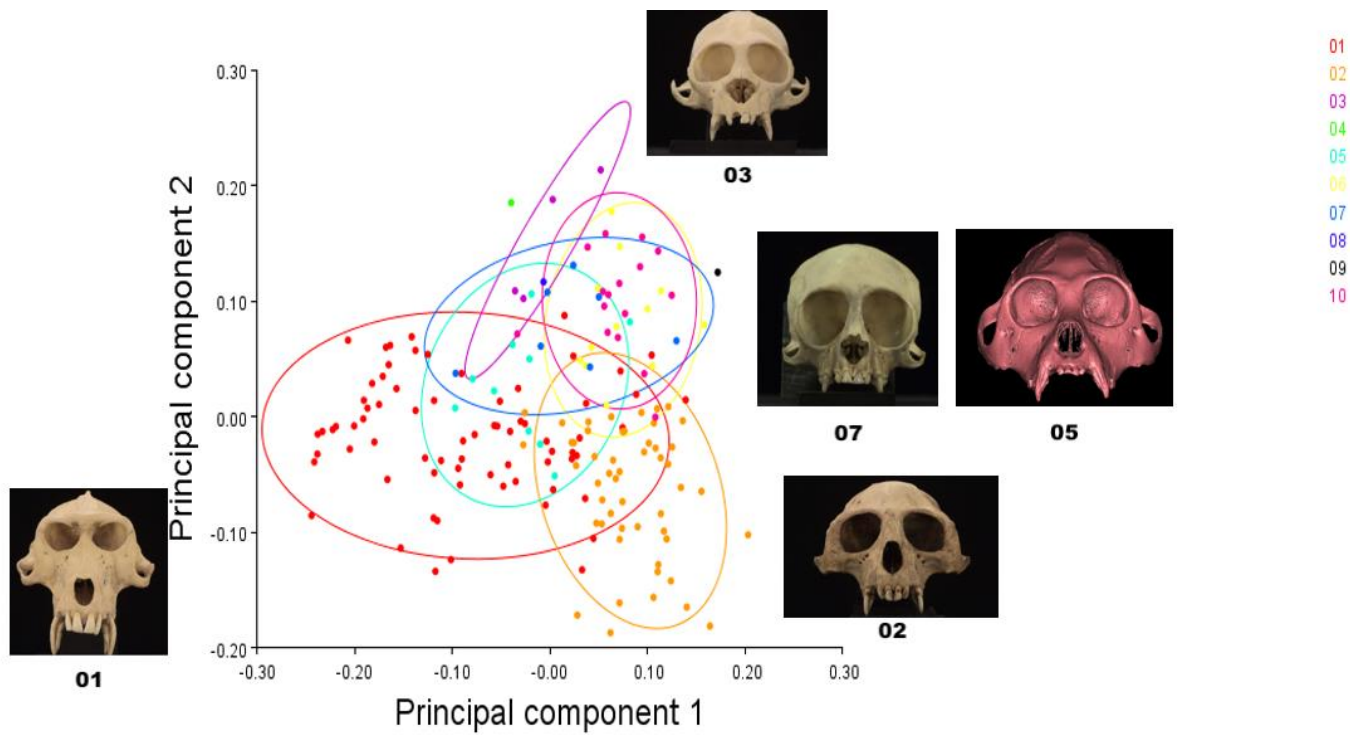


Gráfico 3. Morfoespacio por Infraorden de los CP1 "Posición de la sutura cigomático-maxilar y la región inferior de la órbita" vs. CP2 "Margen lateral del esplanocráneo." En éste gráfico Se utilizó como clasificador la subfamilia a la que pertenecen los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: 01 Cercopithecinae, 02 Colobinae, 03 Pitheciinae, 04 Callicebinae, 05. Allouatinae, 06 Atelinae, 07 Cebinae, 08 Saimirinae, 09 Aotinae, 10 Callithrichinae.

En el morfoespacio que comprende al CP1 vs. CP2 (gráfico 3), se puede observar que los individuos de la subfamilia *Cercopithecinae* (01) se distribuyen principalmente en la región negativa del CP2, que corresponde al margen lateral de la cavidad orbitaria. No obstante, algunos individuos se superimponen al centro del gráfico, con las elipses correspondientes a las subfamilias *Colobinae* (02) y *Allouatinae* (05). Cabe destacar que todas las elipses se superimponen en los ejes centrales X y Y, con la excepción de *Callicebinae* (04) y *Aotinae* (09).

Por su parte *Colobinae* (02), a pesar de superimponerse al centro del gráfico, teniendo mayor proximidad con *Cercopithecinae* (01) y *Allouatinae* (05); difiere de ambas debido a que se distribuye en el CP1. En contraste, *Allouatinae* (05) tiene el mayor número de individuos localizados en el centro de ambos ejes.

En el caso de la subfamilia *Cebinae* (07), también superimpone con *Alloautinae* (05), sobre los dos ejes centrales; pero con la mayor concentración de puntos ubicados en la zonas positivas de ambos componentes. No obstante, también superimpone su elipse con las subfamilias *Callithrichinae* (10) y *Atelinae* (06) que se ubican en el CP1. *Pitheciinae* (03) por su parte, se mantiene en el eje central, con sus individuos localizados en ambas regiones positivas de ambos componentes.

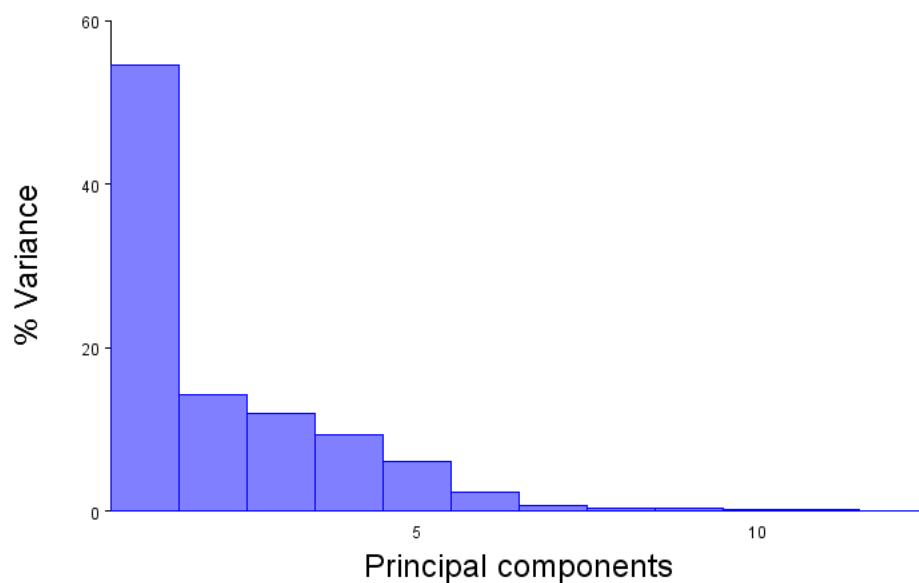
Las subfamilias *Callicebinae* (04) y *Aotinae* (09) se encuentran fuera de todas las elipses; sin embargo, la primera tiene mayor proximidad con *Pitheciinae* (03) y *Cebinae* (07); y se ubica en el CP2. Mientras que *Aotinae* (09) se distribuye en el CP1, próxima a las elipses pertenecientes a *Atelinae* (06) y *Callithrichinae* (10).

5.4.2 PCA del módulo nasal de la norma frontal

El análisis de componentes principales del módulo visual de la norma frontal, indicó un total de 12 componentes principales. Los primeros dos PC de este módulo explican el 68.735% de la varianza total acumulada.

Tabla 8. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, del módulo nasal de la norma frontal.

Componente	Eigenvalue	% de Varianza	%Varianza acumulada
1	0.01320136	54.488	54.488
2	0.00345180	14.247	68.735



Histograma 4. Acumulación de los 12 componentes principales.

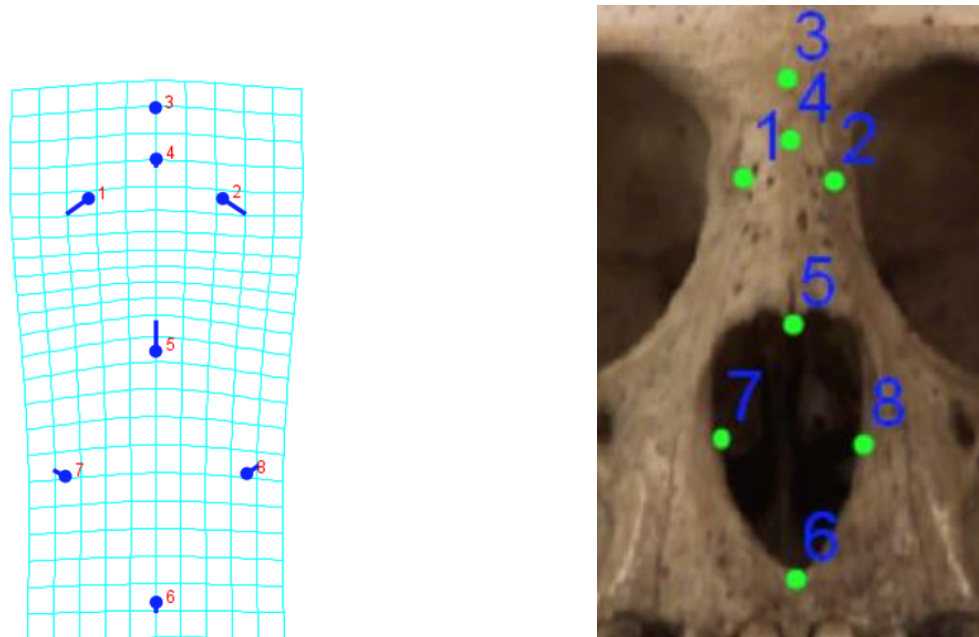


Figura 40. Gradilla de deformación de componente principal 1 para el módulo nasal de la norma frontal: "Amplitud de de región superior de la nariz primate"

El primer componente principal explica el 54.488% de la varianza total presente en el módulo nasal de la norma frontal. La gradilla representa la región media del esplacráneo y la mayor parte de la variabilidad se concentra en las estructuras óseas superiores de la nariz. En la figura número 5 (*Rhinion*) es donde se aprecia la mayor distorsión de la rejilla, este se ubica en la región inferior de la línea media de la sutura nasal anterior, y es el punto central de la gradilla, experimentando un desplazamiento hacia las región superior del esplacnocráneo. Otra zona donde se experimenta un marcado cambio, es el espacio entre los landmarks 1 (*Dacryon derecho*) y 2 (*Dacryon izquierdo*) que representan la amplitud que existe entre cada una de las suturas maxilo-lacrimales; cuya variación ocurre en dirección media-lateral.

Por su parte la apertura nasal anterior está conformada por los landmarks 5 (*Rhinion*), 6 (*Nasoespinal*), 7 (*Alare derecho*) y 8 (*Alare izquierdo*). Los últimos tres

puntos experimentan una variación mínima, a la par que el landmark número 4 (*Nasion*); en contraste con el punto número 3 (*Glabella*), que no sufre ningún tipo de desplazamiento.

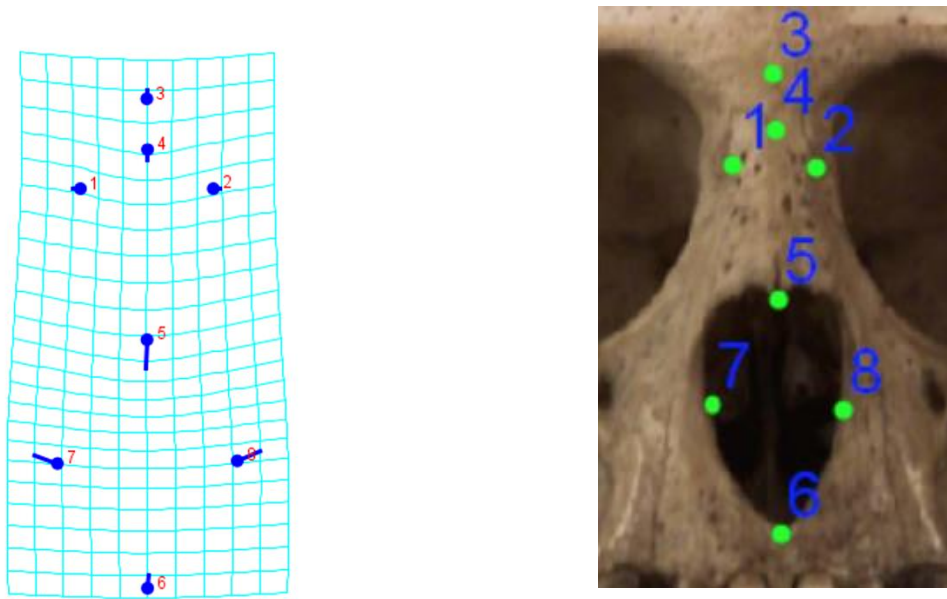


Figura 41. Gradilla de deformación de componente principal 2 para el módulo nasal de la norma frontal: “Amplitud de la apertura nasal anterior”

El segundo componente principal, explica 14.247% de la variación total de la muestra. Los cambios relacionados con este componente se pueden observar en las figuras 5 (*Rhinion*), 6 (*Nasoespinal*), 7 (*Alare derecho*) y 8 (*Alare izquierdo*), estas variaciones se concentran en la apertura nasal anterior. Los landmarks 5 (*Rhinion*) y 6 (*Nasoespinal*) se sitúan sobre el eje sagital del esplacnocráneo, dividiendo la apertura nasal en dos conductos (localizados a ambos lados del vómer), que conectan los espacios entre la apertura nasal externa y la apertura nasal interna. Nuevamente *Rhinion* sufre el mayor desplazamiento sobre la gradilla, pero esta vez

lo hace en dirección superior. *Rhinion* representa la línea media en el extremo inferior de los huesos nasales, por lo que el landmark se asocia a las diferentes longitudes de los mismos.

En contraste *Nasoespinal*, experimenta una deformación infero-superior. Mientras que las figuras 7 (*Alare derecho*) y 8 (*Alare izquierdo*) que representan el punto más amplio del margen lateral nasal, se desplazan hacia la región interna de la rejilla. Lo que implica que la modificación se centra en la forma y tamaño de la apertura nasal.

Por su parte, el set de landmarks localizados en la región superior de la rejilla, sufren un desplazamiento mínimo, siendo *Nasion* (4) el que presenta el mayor movimiento. Mientras que, en el primer componente, *Glabella* (3) sufre un ligero desplazamiento.

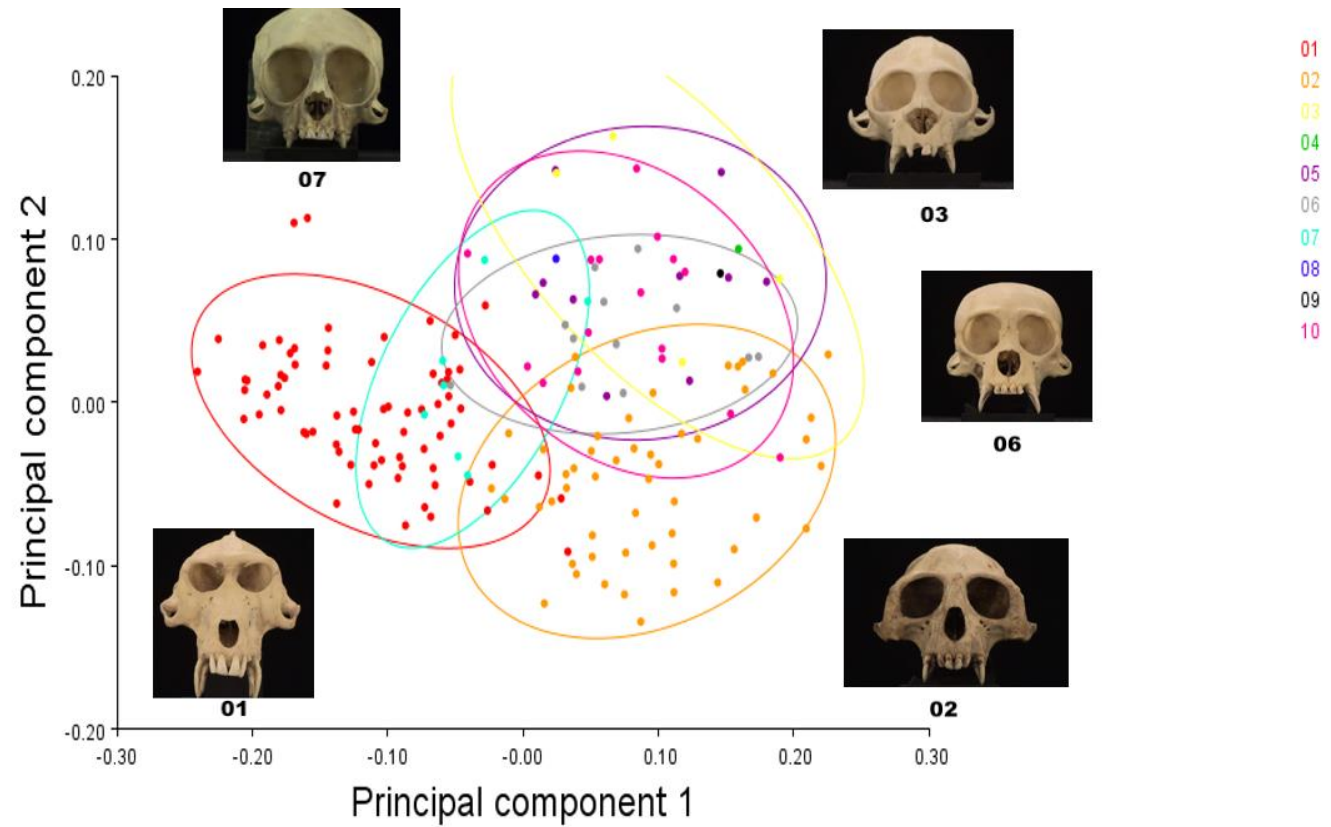


Gráfico 4. Morfoespacio por Infraorden de los CP1 “Amplitud de de región superior de la nariz primate” vs. CP2 “Amplitud de la apertura nasal anterior.” En éste gráfico Se utilizó como clasificador la subfamilia a la que pertenecen los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: 01 *Cercopithecinae*, 02 *Colobinae*, 03 *Pitheciinae*, 04 *Callicebinae*, 05 *Allouatinae*, 06 *Atelinae*, 07 *Cebinae*, 08 *Saimirinae*, 09 *Aotinae*, 10 *Callithrichine*.

En el morfoespacio que comprende al CP1 vs. CP2 (gráfico 4), se puede observar que la en subfamilia *Cercopithecinae* (01) la mayoría de los individuos distribuidos en la región negativa del CP2, que corresponde a la amplitud de la apertura nasal anterior. No obstante, algunos individuos se superimponen al centro de ambos ejes del gráfico, con las elipses correspondientes a las subfamilias *Colobinae* (02) y *Cebinae* (07), esta última tiene el mayor número de individuos superimpuestos con *Cercopithecinae* (01) en el CP2. Cabe destacar que existen dos casos atípicos *Cercopithecinae* (02), ambos en la región positiva del CP2. Por su parte *Colobinae* (02), a pesar de superimponerse al centro del gráfico, teniendo mayor proximidad con *Cercopithecinae* (01) y *Cebinae* (07); difiere de ambas debido ya que se distribuye en el CP1.

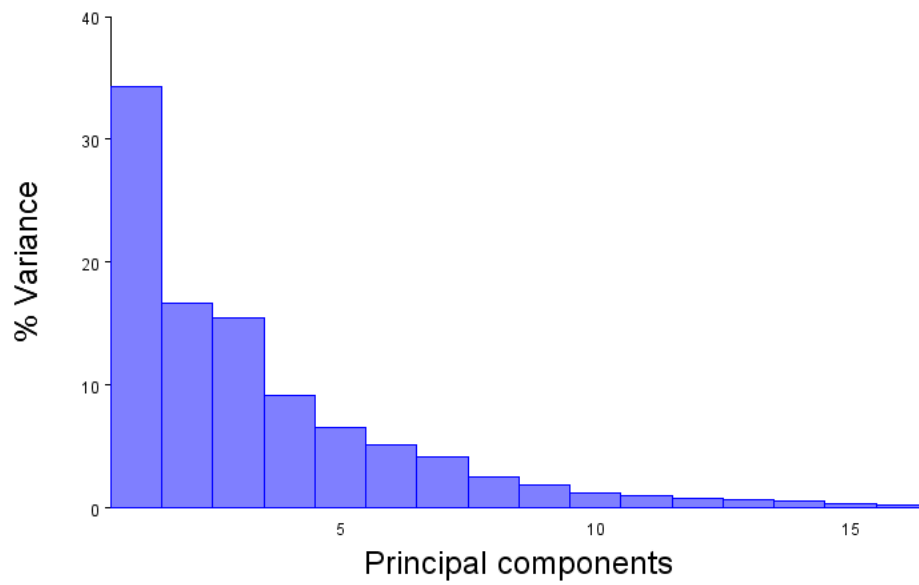
En el caso de la subfamilia *Atelinae* (06), también superimpone con *Cebinae* (07), sobre los dos ejes centrales; pero con la mayor variabilidad exhibida en el CP1. En esta elipse se agrupan los individuos pertenecientes a las subfamilias *Saimirinae* (08) y *Aotinae* (09). No obstante, también superimponen sus elipses con las subfamilias *Pitheciinae* (03), *Allouatinae* (05) y *Callitrichinae* (10) que se ubican en el CP1. La subfamilia *Callicebinae* se encuentra en la elipse de la subfamilia *Callitrichinae* (10).

5.4.3 PCA del módulo visual de la norma basal

El análisis de componentes principales del módulo nasal de la norma basal, indicó un total de 16 componentes principales. Los primeros dos PC de éste módulo explican el 50.888% de la varianza total acumulada.

Tabla 9. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, del módulo nasal de la norma basal.

Componente	Eigenvalue	% de Varianza	%Varianza acumulada
1	0.00418173	34.271	34.271
2	0.00202765	16.617	50.888



Histograma 5. Acumulación de los 16 componentes principales.

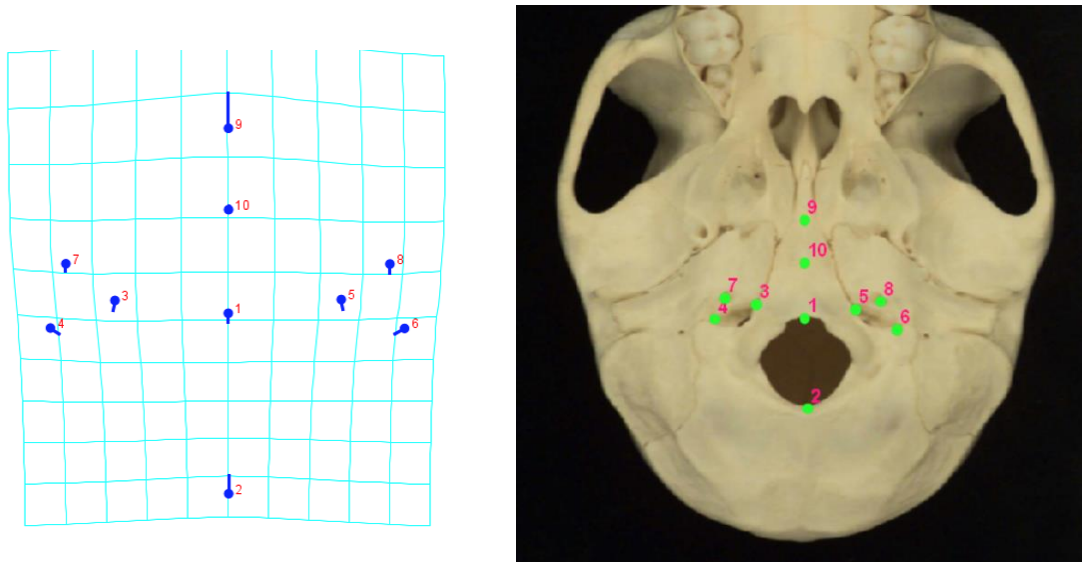


Figura 42. Gradilla de deformación del componente principal 1 para el módulo visual de la norma basal: "Posición del foramen magnum y de los óseos de región media-posterior"

El primer componente principal explica el 34.271% de la varianza total presente en el módulo visual de la norma basal. El componente agrupa cambios en la región media-posterior de la base del cráneo; mientras que los landmarks que mayor variación presentan son el landmark número 9 que corresponde a la sincondrosis esfeno-occipital y el landmark número 2 que corresponde a *Opistion*. Ambos landmarks muestran distorsión en dirección postero-anterior de la forma de la base del cráneo y se ubican en el eje medial de la base. No obstante, es el landmark número 9 (sincondrosis esfeno-occipital) en el que se observa que la distorsión más marcada de la forma se concentra en el extremo anterior de la región media de la base del cráneo. Por su parte *Opistion* es el punto medio en el margen posterior del foramen magnum. En *Anthropoidea* el foramen magnum se ubica en dirección antero-medial, no obstante aquí existe una distorsión en esta zona.

Los LM 3 y 4 corresponden a los ápices del foramen yugular derecho (anterior y posterior respectivamente). De igual manera los landmarks 5 y 6 representan los ápices del foramen yugular izquierdo (anterior y posterior respectivamente). Todos estos landmarks presentan una alteración hacia la región media-posterior de la gradilla.

Si bien existe un movimiento generalizado en la gradilla, el LM número 1 (*Basion*) presenta un desplazamiento mínimo; mientras que el LM número 10 ubicada en el tubérculo faríngeo, no presenta distorsiones de ningún tipo, lo que indica que cuenta con una señal filogenética fuerte. Este punto craneométrico es la inserción basal del músculo constrictor superior de la faringe que marca la región posterior a la cavidad nasal basal.

Esta zona del módulo visual se encuentra cercana al sistema respiratorio superior, en su región posterior. La posición del sistema respiratorio, también restringe la porción supralaríngea de la faringe, encargada de modificar el sonido.

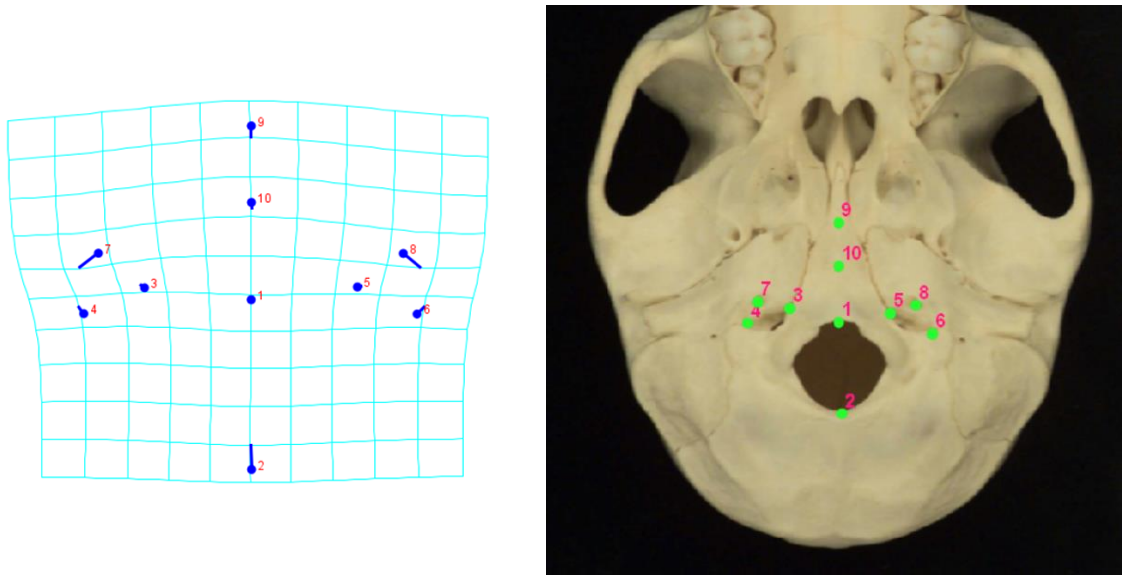


Figura 43. Gradilla de deformación del componente principal 2 para el módulo visual de la norma basal: "Posición de los forámenes carotideo y yugular"

El segundo componente principal explica el 16.617% de la varianza total presente en el módulo visual de la norma basal. Los cambios relacionados con este componente se concentran en la región media de la base del cráneo, donde hay mayor presencia de orificios y canales para la inserción de venas, nervios y arterias. La mayor alteración de la forma se nota en los landmarks 7 (canal carotideo derecho), 8 (canal carotideo izquierdo), estos se desplazan de manera latero-posterior. Ambos representan el principal suministro de sangre en el cráneo primate que procede de la rama interna de la arteria carótida que irriga el cerebro y el ojo, y tiene un curso postero-anterior [Acosta-Izquierdo *et al.* 2016].

No obstante, los LM 2 (*Opistion*) y 9 (sincondrosis esfeno-occipital) vuelven a presentar una variación en dirección postero-anterior en el eje medial de la base craneal. En este componente hay movilidad en todas las direcciones de la gradilla, excepto en los landmarks número 1 (*Basion*) y número 5 (foramen yugular anterior izquierdo) que no presenta desplazamiento, mientras que la figura número 10 (tubérculo faríngeo) presenta un desplazamiento mínimo, en contraste con su posición en el CP1.

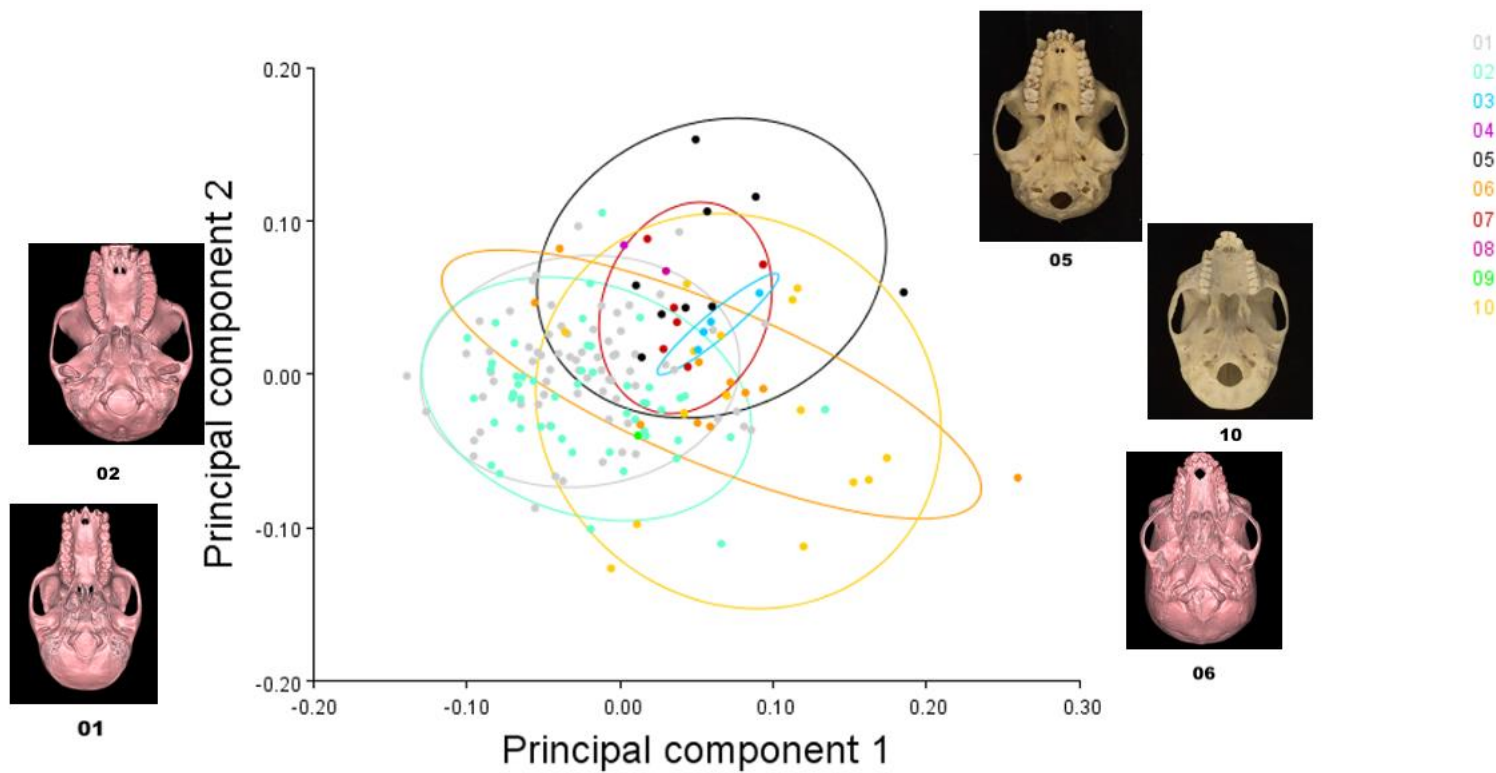


Gráfico 5. Morfoespacio del CP1 "Posición del foramen magnum y de los elementos óseos de región media-posterior" vs. CP2 "Posición de los forámenes carotideo y yugular." En este gráfico Se utilizó como clasificador la subfamilia a la que pertenecen los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: 01 *Cercopithecinae*, 02 *Colobinae*, 03 *Pitheciinae*, 04 *Callicebinae*, 05 *Allouatinae*, 06 *Atelinae*, 07. *Cebinae*, 08 *Saimirinae*, 09 *Aotinae*, 10 *Callithrichinae*.

En el morfoespacio de los CP1 vs. CP2 (gráfico 5), respecto al módulo visual de la norma basal, se observa que el menor número de puntos se agrupa en la región positiva del gráfico. Las subfamilias *Cercopithecinae* (01) y *Colobinae* (02) tienden a agruparse en los centros de ambos ejes, con una predominancia numérica en los valores negativos del CP2. Sin embargo, las elipses de ambas subfamilias se superimponen y se diferencian del resto. Adicionalmente *Aotinae* (09) también se encuentra agrupado en las elipses correspondientes a las subfamilias ya mencionadas. Los cambios relacionados con este componente se concentran en la región media de la base del cráneo, donde se encuentran los orificios craneales correspondientes a los forámenes carotídeos y yugulares. Por su parte, *Cercopithecinae* (01) cuenta con dos casos atípicos sobre el eje Y.

Respecto a las subfamilias que presentan mayor variabilidad respecto a la posición del foramen magnum y de los elementos óseos de la región media-posterior, tenemos a *Atelinae* (06) que exhibe una marcada variabilidad distribuida en ambos centros del eje con un rango de dispersión de sus puntos principalmente en la región positiva del eje X. Esta subfamilia presenta un caso atípico. Mientras que en *Callitrichinae* (10) se observa una conglomeración en la región positiva del CP1, con una amplia distribución sobre el mismo, con un caso atípico al centro de ambos componentes. Los individuos pertenecientes a la subfamilia *Callicibinae* (04) y *Saimirinae* (08) se agrupan en las elipses pertenecientes a la subfamilia *Cebinae* (07) en la región positiva de ambos componentes, distribuyéndose igualmente sobre el CP1. Esto resulta importante ya que en el PC2 del módulo nasal, las tres subfamilias presentan superimposiciones similares.

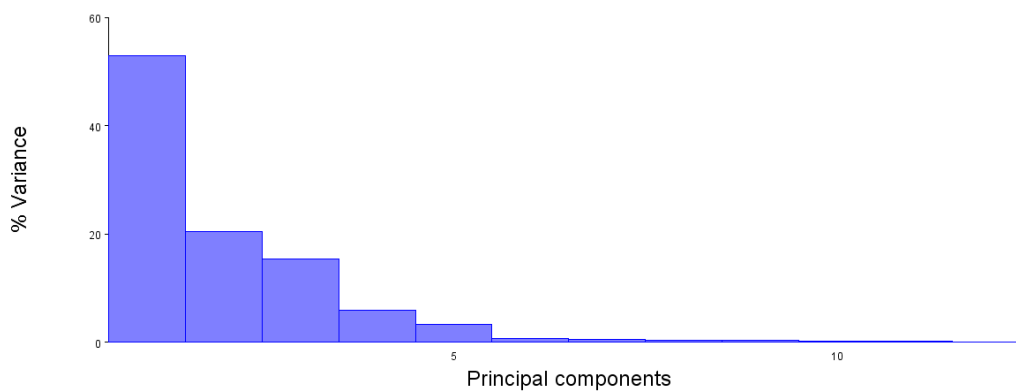
Por su parte *Pitheciinae* (03), se distribuye en el primer componente. Mientras que *Alouattinae* (05) se distribuye en la región positiva de ambos componentes, esparciéndose de manera general en el CP1, contando incluso con un caso atípico. Cabe señalar que en la subfamilia *Alouattinae* (05), el foramen magnum se localiza en dirección postero-medial, en contraste con el resto de las subfamilias en el presente estudio donde el foramen magnum se localiza en posición antero-medial.

5.4.4 PCA del módulo nasal de la norma basal

El análisis de componentes principales del módulo nasal de la norma basal, indicó un total de 12 componentes principales. Los primeros dos PC de éste módulo explican el 73.253% de la varianza total acumulada.

Tabla 10. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, del módulo nasal de la norma basal.

Componente	Eigenvalue	% de Varianza	%Varianza acumulada
1	0.00626589	52.824	52.824
2	0.00242319	20.429	73.253



Histograma 6. Acumulación de los 12 componentes principales.

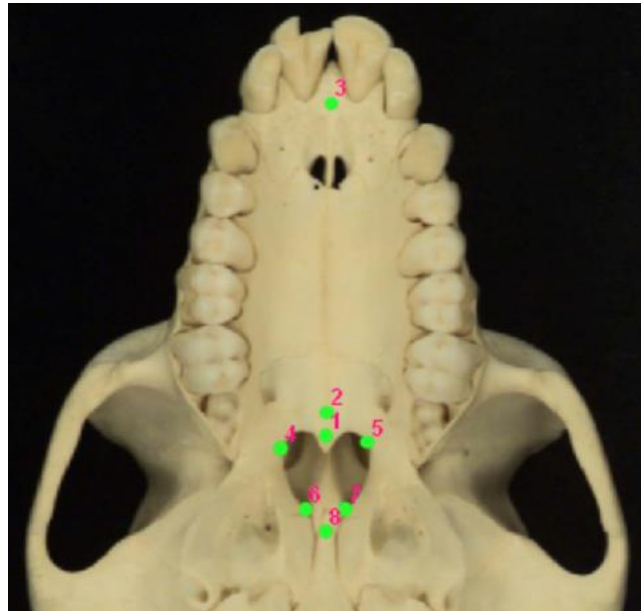
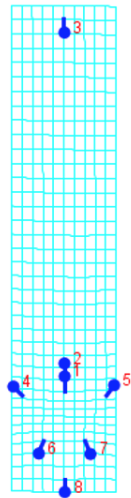


Figura 44. Gradilla de deformación de componente principal 1 para el módulo nasal de la norma basal: “Tamaño y forma de la apertura nasal interna”

El primer componente principal explica el 52.824% de la varianza total presente en el módulo nasal de la norma basal. La gradilla representa la región anterio-medial de la base del cráneo y la mayor parte de la variabilidad se concentra en la apertura nasal interna. La apertura está conformada por los landmarks 1 (*Alveolon*), el landmark 4 (esquina superior-lateral de la concha nasal derecha), 5 (esquina superior-lateral de la concha nasal izquierda), 6 (esquina inferior-lateral de la concha nasal derecha), 7 (esquina inferior-lateral de la concha nasal izquierda) y 8 (*Horminion*). Estos landmarks representan los conductos localizados a ambos lados del vómer, siendo el landmark número 8 (*Horminion*) el punto medio-posterior del mismo; y en su conjunto, éstos conductos conectan los espacios entre la apertura nasal externa y la apertura nasal interna (nasofaringe), terminando en la laringofaringe.

El landmark número 3 (*Orale*), continúa desplazándose hacia la región anterior de la rejilla. Este landmark es una intersección sobre la línea media del paladar duro; se trata del cruce de una línea perpendicular a los márgenes posteriores de los alvéolos de los incisivos centrales, anterior al vómer y está relacionado con la

longitud del paladar y su variabilidad en todas las subfamilias. Por su parte, *Staphylion* (2) es el que menos variabilidad presenta de todo el módulo.



Figura 45. Gradilla de deformación de componente principal 2 para el módulo nasal de la norma basal: "Deformación posterior de la apertura nasal interna"

El segundo componente principal explica el 20.429% de la varianza total presente en el módulo nasal de la norma basal. La gradilla representa la región antero-medial de la base del cráneo y la mayor parte de la variabilidad se concentra en la región posterior de la apertura nasal interna. Los landmarks que más desplazamiento sufrieron son los landmarks *Horminion* (8) cuyo movimiento se direcciona hacia la región anterior de la apertura nasal interna; mientras que los landmark 6 (esquina inferior-lateral de la concha nasal derecha) y 7 (esquina inferior-lateral de la concha nasal izquierda) se desplazan hacia la región posterior de la misma. *Alveolon* (1),

Staphylion (2) y *Orale* (3) no presentan desplazamiento alguno. El segundo componente, también muestra alteraciones en la línea media de la base del cráneo y su proximidad con la sincondrosis esfeno-occipital (la deformación observada en los landmarks 6, 7 y 8) es decir que existe una modificación en la forma de la región posterior de la apertura nasal interna.

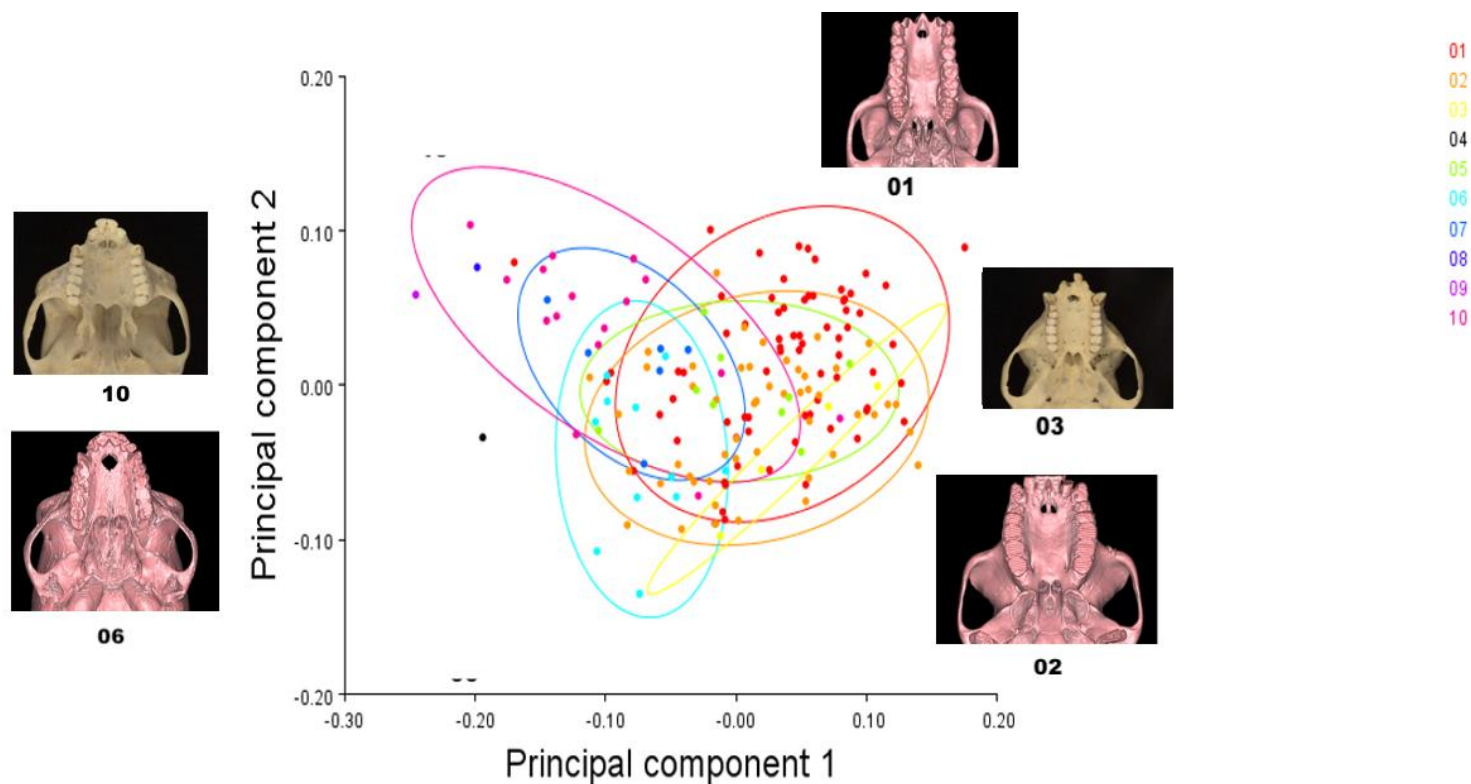


Gráfico 6. Morfoespacio por subfamilia de los CP1: "Tamaño y forma de la apertura nasal interna" contra componente principal dos CP2: "Deformación posterior de la apertura nasal interna" del módulo nasal de la norma basal. En éste gráfico se utilizó como clasificador la subfamilia de los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: 01 Cercopitheciinae, 02 Colobinae, 03 Pitheciinae, 04 Callicebinae, 05 Alouatinae, 06 Atelinae, 07 Cebinae, 08 Saimirinae, 09 Aotinae, 10 Callithrichinae.

Al analizar el morfoespacio de los CP1 vs. CP2 (gráfico 6), se observa que la mayor concentración de puntos se agrupa en la región positiva del gráfico, que corresponden a las subfamilias *Cercopithecinae* (1) y *Colobinae* (02). El morfoespacio también muestra que la elipse de la subfamilia *Alouattinae* (05) se superimpone a las elipses de *Cercopithecinae* (01) y *Colobinae* (02), a pesar de que se distribuye sobre el eje central de ambos componentes, con un mayor número de puntos concentrados predominantemente en la región positiva del CP1, lo que indica que la mayor diferencia de las tres subfamilias, radica en el tamaño y forma de la apertura nasal interna.

La subfamilia *Pitheciinae* (03) se agrupa en el CP1, lo que indica que su variabilidad también recae sobre el tamaño y forma de la apertura nasal interna, sin embargo su rango de distribución es acotado, a diferencia de las subfamilias antes mencionadas.

En contraste, la subfamilia *Atelinae* (06) presenta el mayor número de individuos concentrados en la región negativa del CP2. Por su parte, las subfamilias *Callithrichinae* (10) y *Cebinae* (07) se superimponen, cabe señalar que la subfamilia *Saimirinae* (08) se agrupa con la subfamilia *Callithrichinae* (10); no obstante, las tres se localizan predominantemente en la región positiva del CP2, lo que supone que su mayor variabilidad recae sobre la deformación posterior de la apertura nasal interna.

En cuanto a los casos atípicos, tenemos dos outliers sobre el eje Y, pertenecientes a las subfamilias *Callicebinae* (04) y *Aotinae* (09), ambas evidenciando variabilidad en la región posterior de la apertura nasal interna.

Por otro lado, existen dos outliers pertenecientes a las subfamilias *Cercopithecinae* (1) y *Colobinae* (2), estos muestran variabilidad en cuanto al “Tamaño y forma de la apertura nasal interna.”

5.5 Mínimos cuadrados parciales, *PLS*

El método de mínimos cuadrados parciales o *PLS*, por sus siglas en inglés; se utiliza para estudiar los patrones de covariación entre dos o más conjuntos de variables. Su utilidad en morfometría geométrica radica en que al menos uno de estos dos o más conjuntos de variables contienen componentes de la forma [Klingenberg, 2011].

El análisis de *PLS* de dos bloques se basa en el método de descomposición del valor único de la matriz de covarianza entre los dos sets de variables (SVD). El análisis encontrará pares correlacionados de combinaciones lineales (vectores singulares) entre dos sets (bloques) buscando la máxima covariación posible entre los bloques de variables originales [Rohlf y Corti, 2000]. Para este trabajo se aplicó un análisis de dos bloques (2B-*PLS*) con el fin de explorar el patrón de covariación entre dos conjuntos de variables: un bloque de variables morfológicas (coordenadas Procrustes de cada módulo) y un segundo bloque con las siguientes variables ecológicas-comportamentales del orden *Primates*:

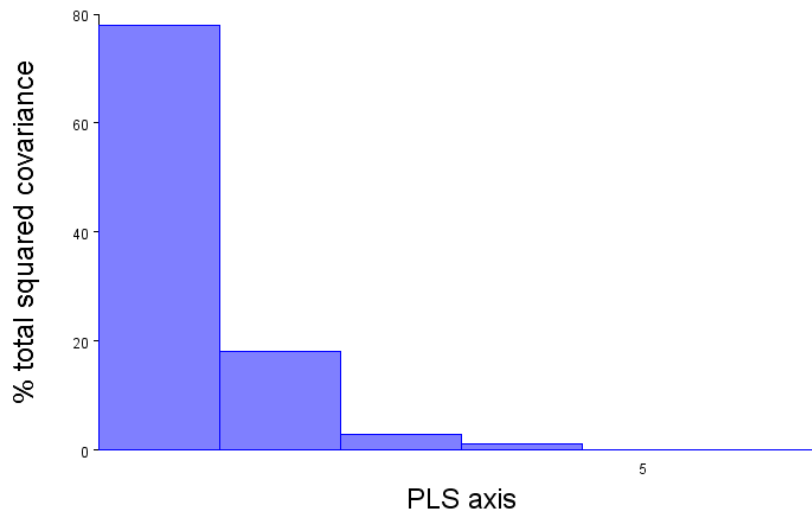
- 1) Patrón de actividad: diurno o nocturno
- 2) Tipo de dieta: frugívoro, insectívoro, folívoro, omnívoro, herbívoro
- 3) Tipo de hábitat: bosque tropical, sabana, bosque de galería
- 4) Tipo de locomoción: cuadrupedalismo arborícola, cuadrupedalismo terrestre, saltos, alpinismo, semibraquiador
- 5) Tipo de visión: tricromía rutinaria, tricromía alélica, monocromática
- 6) Tipo de organización social: Parejas, unimacho, multimacho-multihembra, hordas, fusión-fisión

5.5.1 *PLS* del módulo visual de la norma frontal

Una vez establecidos los bloques de varianza (el primer bloque corresponde a las de variables morfológicas o coordenadas Procrustes del módulo visual de la norma

frontal; y un segundo bloque correspondiente a la variables ecológicas-comportamentales, antes mencionadas ; se calculó la covarianza en el interfaz de MorphoJ, ésta agrupó el 100% de la covarianza del módulo visual en seis ejes singulares.

El análisis se realizó utilizando la categoría subfamilia y el primer par de ejes singulares explicó el 77.826% de la covarianza acumulada y evidencia una correlación significativa de 0.65899 unidades entre los dos bloques de variables. La mayor covariación entre el bloque de forma del módulo visual y el bloque ecológico-comportamental, se encuentra en las covariables: *tipo hábitat* y *tipo de locomoción*.



Histograma 7. Acumulación de de la covarianza acumulada del módulo visual de la norma frontal.

Tabla 11. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primeros puntajes PLS entre la forma del módulo visual de la norma frontal y las covariables ecológico-comportamentales. *Valores significativos (<.0001), tras 1000 rondas de permutación.

PLS	Valor singular	% de Covariación acumulativo	Correlación
1	*0.07971973	77.826	0.65899
2	* 0.03844385	18.099	0.45448

Tabla 12. Coeficientes del segundo bloque PLS (Covariables ecológicas-comportamentales).

Covariable PLS1	
<i>Patrón de actividad</i>	0.01539585
<i>Tido de dieta</i>	-0.40911606
<i>Tipo de hábitat</i>	-0.60381750
<i>Tipo de locomoción</i>	0.46973817
<i>Tipo de visión</i>	0.30664509
<i>Tipo de organización social</i>	-0.39128798

El PLS1 muestra que las covariables ecológicas que más se correlacionan con la forma del módulo visual son: *tipo de locomoción* y el *tipo de hábitat*. Con un porcentaje de covariación acumulado de 77.826% % y una correlación significativa del 0.65899 unidades.

La figura 45, indica que la mayor covariación entre la forma y las variables ecológico-comportamentales, la encontramos en la superficie ósea conformada por los 1, 2, 6 y 7. El landmark 1 (*Orbital*) se desplaza hacia la región media-distal del esplanocráneo, mientras que el landmark número 2 (*Ectoconchion*) se desplaza en dirección distal. Los landmarks 7 (sutura cigomático-maxilar) y 6 (*Jugale*) se desplazan hacia la región superior del cráneo.

El gráfico indica que *Aotinae* (09) es un caso extremo en la región superior del gráfico. En la región positiva sobre el eje X. Esta subfamilia habita el bosque tropical, y no hay indicios de preferencia por un nivel del bosque en particular [Fernandez-Duque, 2012]. En esta amplia gama de territorios, existen muchas especies alopátridas, mientras que su tipo de locomoción es predominantemente cuadrúpedo arborícola.

El gráfico 7, indica que los patrones de la covariación de la subfamilia *Cercopithecinae* (01) presentan un caso extremo en la línea inferior. La base de datos arroja que esta línea pertenece a la tribu *Papionini*, cuyo tipo de locomoción es el cuadrupedalismo terrestre, mientras que su constitución más robusta. Por su parte el hábitat está conformado por la sabana africana (incluyendo los acantilados etíopes) y el bosque de galería. En la zona de los escarpes es donde prevalece la mayor diversidad de la tribu, quienes se mueven a través de pastizales, matorrales y otras zonas abiertas.

Las órbitas del orden *Primates* están completamente separadas de la ventana temporal, están rodeadas por hueso, son convergentes y están frontalizadas [Joosten *et al.*, 2018]. Trabajos anteriores han correlacionado las características anteriores con el tipo de patrón de actividad, no obstante, los resultados aquí presentados evidencian que son el tipo de hábitat, tipo de locomoción, y el tipo de diente, las covariables que más se relacionan con la forma de la región visual en el orden *Primates* [Ravosa *et al.*, 2000; Ross, 1995]. Los resultados también sugieren que las hipótesis existentes sobre la evolución de la forma de la región orbital en los primates, debe contemplar la importancia de otras variables ecológicas distintas del patrón de actividad como principal modificador de la región.

Ahora bien, las órbitas son estructuras óseas compuestas por siete huesos y son el resultado de la evolución, el desarrollo y las reacomodaciones estructurales de las

matrices funcionales del cráneo y esplacocráneo. En el caso de *Papionini*, los resultados arrojan que las órbitas son más pequeñas, están más próximas entre sí y si bien, se orientan verticalmente, no es tan evidente como en *Aotinae*, igualmente poseen menor grado de convergencia. *Aotinae* tiene una orientación completamente vertical, mientras que su apertura orbital es más amplia y su convergencia es mayor. Respecto al espacio inferior a la órbita, se trata la región supero-lateral del maxilar. Funcionalmente esta zona sostiene el suelo orbital, por lo que las órbitas de mayor tamaño, aumentan el tamaño del maxilar. *Papionini* muestra un suelo orbital reducido, que se puede asociar al prognatismo exhibido en el maxilar superior de la tribu; en contraste con *Aotinae*, cuyo suelo orbital se amplía considerablemente, contando con un maxilar superior amplio.

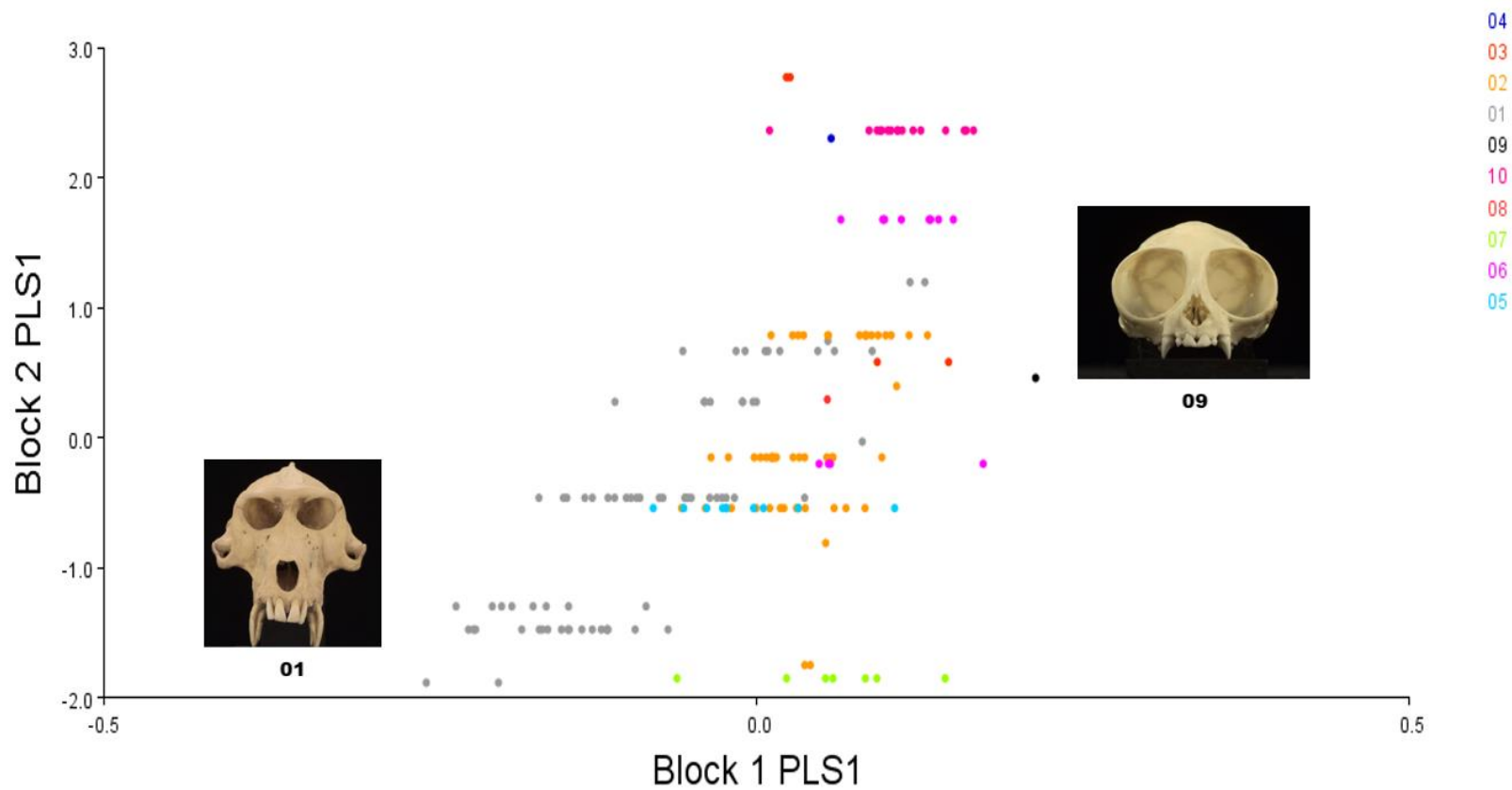


Gráfico 7. Puntajes PLS1 de los 175 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: forma del módulo visual de la norma frontal y las covariables ecológico-comportamentales: patrón de actividad, tipo de dieta, tipo de hábitat, tipo de locomoción, tipo de visión y tipo de organización social.

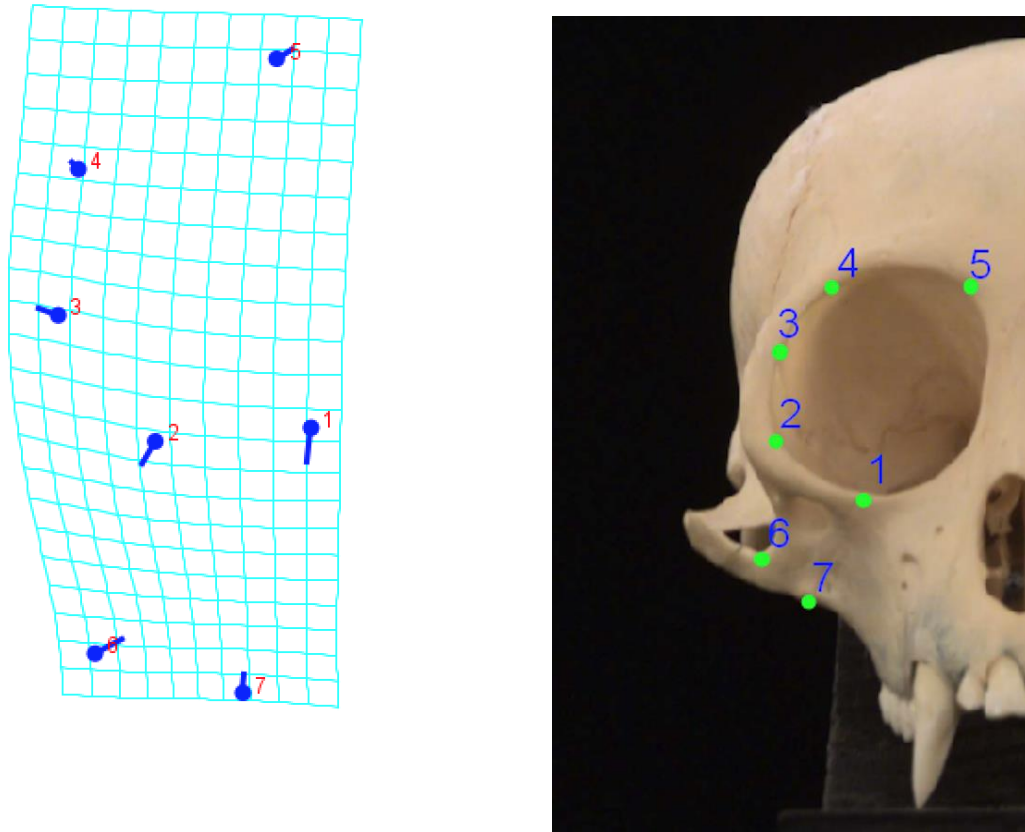


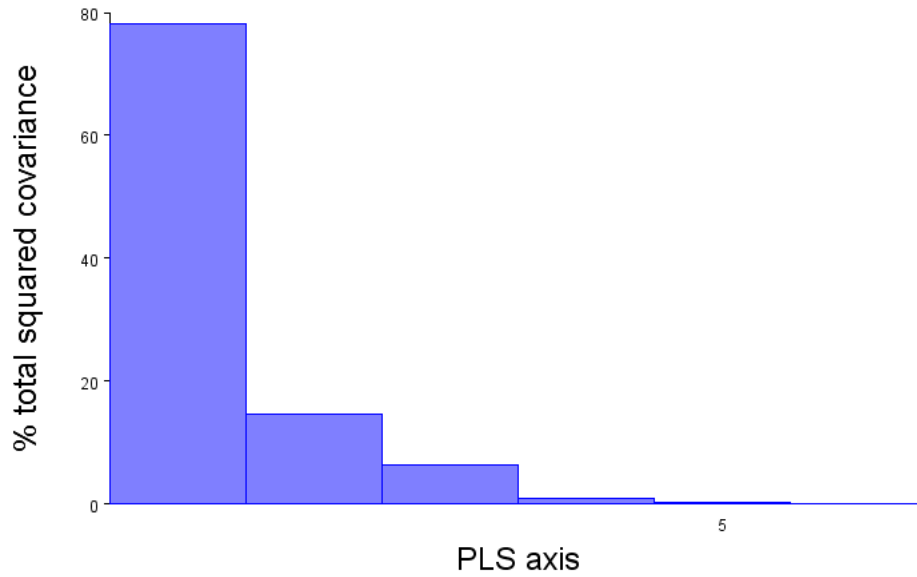
Figura 46. Covariación del primer bloque del PLS1: forma del módulo visual de la norma frontal de los 175 individuos analizados para el primer par de ejes singulares.

5.5.2 PLS del módulo nasal de la norma frontal

Una vez establecidos los bloques: un bloque de variables morfológicas (coordenadas Procrustes del módulo nasal) y un segundo bloque con las siguientes variables ecológicas-comportamentales; se calculó la covarianza en el interfaz de MorphoJ, ésta agrupó el 100% de la covarianza del módulo nasal en seis ejes singulares.

El análisis se realizó utilizando la categoría subfamilia y el primer par de ejes singulares explicó el 78.102% de la covarianza acumulada y evidencia una correlación significativa de 0.62153 entre los dos bloques de variables. La mayor

covariación entre el bloque de forma del módulo nasal y el bloque ecológico-comportamental, se encuentra en las covariables: *tipo hábitat* y *tipo de organización social*.



Histograma 8. Acumulación de de la covarianza acumulada del módulo nasal de la norma frontal.

Tabla 13. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primeros puntajes PLS entre la forma del módulo nasal de la norma frontal y las covariables ecológico-comportamentales. *Valores significativos (<.0001), tras 1000 rondas de permutación.

PLS	Valor singular	% de Covariación acumulativo	Correlación
1	* 0.07672878	78.102	0.62153
2	* 0.03307300	14.511	0.54050

Tabla 14. Coeficientes del segundo bloque PLS (Covariables ecológicas-comportamentales).

Covariable PLS1	
<i>Patrón de actividad</i>	0.01007011
<i>Tido de dieta</i>	-0.17925772
<i>Tipo de hábitat</i>	-0.78122522
<i>Tipo de locomoción</i>	0.28862247
<i>Tipo de visión</i>	0.22648446
<i>Tipo de organización social</i>	-0.47207444

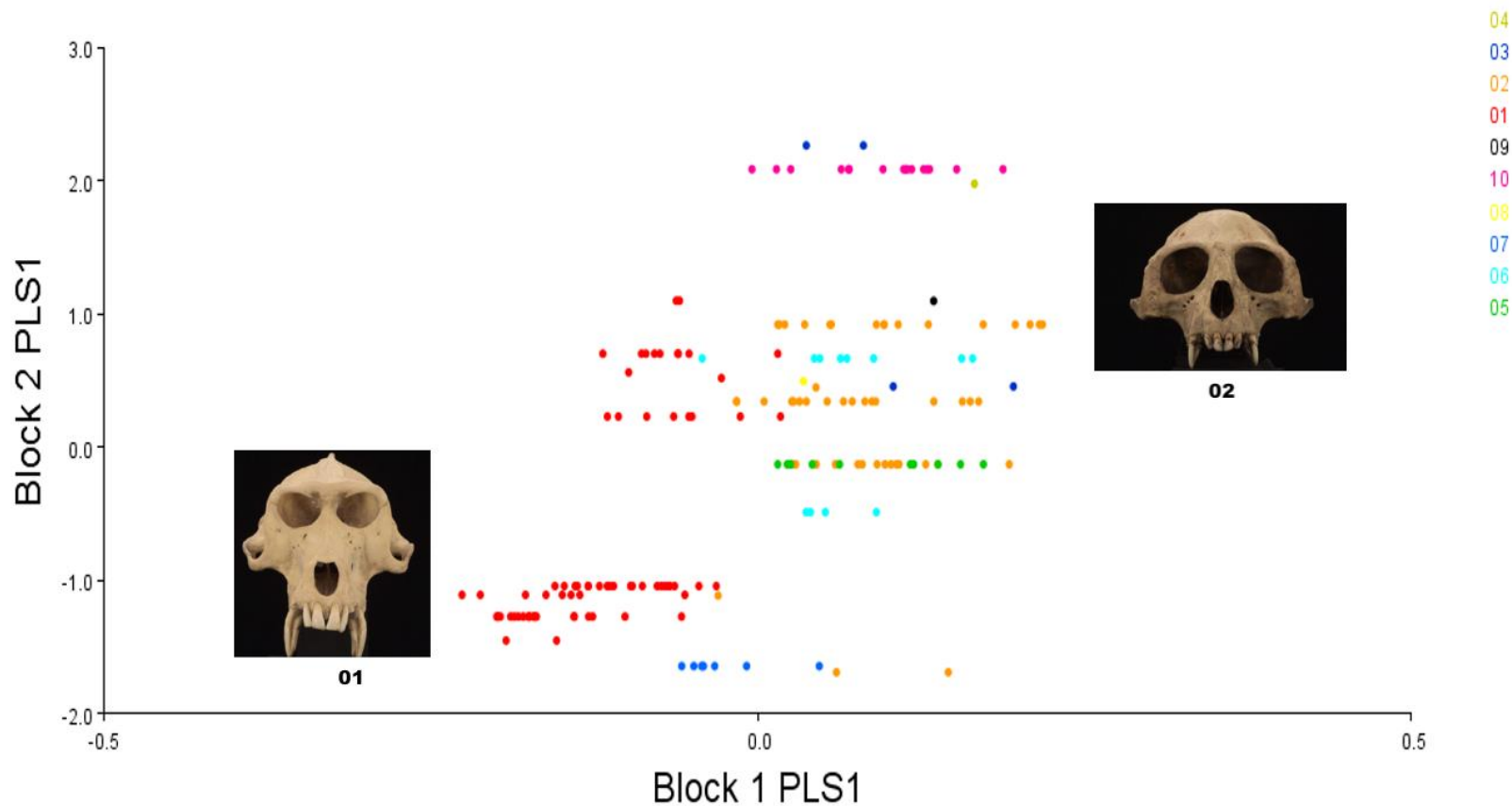


Gráfico 8. Puntajes PLS1 de los 175 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: forma del módulo nasal de la norma frontal y las covariables ecológico-comportamentales: patrón de actividad, tipo de dieta, tipo de hábitat, tipo de locomoción, tipo de visión y tipo de organización social.

El PLS1 muestra que las covariables ecológicas que más se correlacionan con la forma del módulo nasal son: *tipo de hábitat* y el *tipo de organización social*. Con un porcentaje de covariación acumulado de 78.102 % y una correlación significativa de 0.62153 unidades..

El gráfico 8 indica que los patrones de la covariación en el módulo nasal se distribuyen ampliamente en los miembros de la subfamilia *Cercopithecinae* (01) ya que los individuos pertenecientes a esta, se localizan al centro y en la región inferior del gráfico. *Cercopithecinae* (01) se localiza en los extremos negativos del gráfico, sobre el eje Y. Al releer la base de datos, los individuos que más varían, pertenecen a la tribu *Papionini*, que habita la sabana africana (incluyendo los acantilados etíopes). En la zona de los escarpes es donde prevalece la mayor diversidad de *Papionini*, quienes se mueven a través de pastizales, matorrales y otras zonas abiertas. La organización social de *Papionini* tiende a ser *multi-macho*, sin embargo, la mayoría de los géneros forman grupos uni-macho, como unidades sociales basales. Estas unidades están asociadas a un sistema jerárquico de bandas y tropas temporales, que funge como estrategia para mantener flexibilidad frente a condiciones ecológicas adversas; negociando de esta manera los recursos compartidos como abrevaderos y sitios de descanso (acantilados). Las asociaciones temporales entre estos grupos alcanzan a ser hasta de 1200 individuos. Un ejemplo particular, es el género *Mandrillus*, que exhibe un tipo de organización social único, denominado “hordas”, estas carecen de machos adultos fuera de la temporada de reproducción y tienen en promedio 620 individuos. En contraste, algunos géneros rara vez se fusionan en “supergrupos.” [Abernethy et al. 2002; Swedell, 2010].

Respecto a la mayor covariación de la forma y las variables ecológico-comportamentales, la encontramos en la región frontal media, en el espacio entre los landmarks 1 (*Dacryon derecho*) y 2 (*Dacryon izquierdo*), ambos vinculados a la región interorbitaria (ver figura 46). No obstante, el landmark número 5 (*Rhinion*)

también presenta un deslizamiento considerable. Por su parte *Rhinion* representa el extremo inferior de la sutura nasal interna, este punto se relaciona con la longitud de los nasales. Los primates con menor amplitud interorbitaria pero que exhiben una mayor longitud respecto a los huesos nasales, son *Papionini*, quienes están representados en el extremo inferior de la muestra, en la región negativa de ambos bloques. *Papionini* tiende a poseer las órbitas oculares más juntas debido a lo estrecho que son los nasales en su región superior; mientras que la posición del landmark 5, evidencia que son altamente prognáticos. El esplacnocráneo prognático de *Papionini* sugiere que los conductos nasales son alargadas antero-posteriormente y verticalmente cortos; no obstante, las fosas nasales son de menor tamaño en comparación con el resto de las subfamilias. Por tanto, sus cavidad nasal interna es similar a un tubo alargado y recto. Esta configuración prognática implica probablemente una mayor superficie de mucosa dentro de misma que se asocian con el flujo de aire y con las condiciones térmicas contrastantes en las sabanas africanas.

Por su parte la subfamilia *Colobinae* (02) es la que más ampliamente se distribuye, localizándose en las tres regiones (superior, media e inferior) del gráfico. Revisando la base de datos, los individuos ubicados en la línea inferior, pertenecen a la tribu *Colobini*. El tipo de hábitat de este grupo es el bosque tropical y el bosque de galería africano. En cuanto a su tipo de organización social, la tribu exhibe primordialmente una agrupación del tipo multimacho-multihembra. No obstante, otra tribu de esta subfamilia también exhibe una importante particularidad, *Presbytini*. Esta tribu está representada por la línea superior de la subfamilia. *Presbytini*, habita el bosque tropical asiático, mientras que su tipo de organización social es uni-macho. Sin embargo, la covariación en la forma se concentra en la amplitud de la región superior de la nariz. Por lo tenemos que *Prebystis*, posee una mayor amplitud interorbitaria, con los nasales más anchos en la región superior (*Dacryon* derecho e izquierdo), esto es importante ya que la amplitud del esplacnocráneo es mayor en esta tribu. Ahora bien, los nasales poseen una menor longitud, lo que indica que el

paladar superior es más corto (*Rhinion*), por lo tanto presentan menor grado de prognatismo. El esplacocráneo poco prognático de *Prebystis* sugiere que las vías respiratorias son cortas antero-posteriormente, pero amplias verticalmente; no obstante, las fosas nasales son de mayor tamaño en comparación con *Papionini*. Esta configuración poco prognática implica una menor superficie mucosa; que se asocia con el flujo de aire y con las condiciones térmicas poco cambiantes en el bosque tropical.

Cercopithecinae y *Colobinae*, forman parte de la superfamilia *Cercopithecidae* y representan dos subfamilias ideales para examinar los patrones de covariación craneal, ya que ambas tienen una gama significativa de morfologías faciales, tipos de organización social y hábitats.

Este trabajo proporciona pruebas de que los patrones de la covariación del módulo nasal del esplacocráneo, difieren considerablemente entre ambas subfamilias; a pesar de su cercanía filogenética. No obstante, es necesario realizar comparaciones a nivel de género en cuanto a la forma y covariación ecológico-comportamental.

Igualmente es en esta norma, donde el módulo nasal covaría conforme al comportamiento social, distinguiéndose porque los rasgos faciales de *Papionini* no están sólo sujetos a la ecología, como lo que ocurre en el resto de PLS de la presente tesis, sino que existe una correlación entre comportamiento y forma, reflejada exclusivamente en el módulo nasal del esplacocráneo.

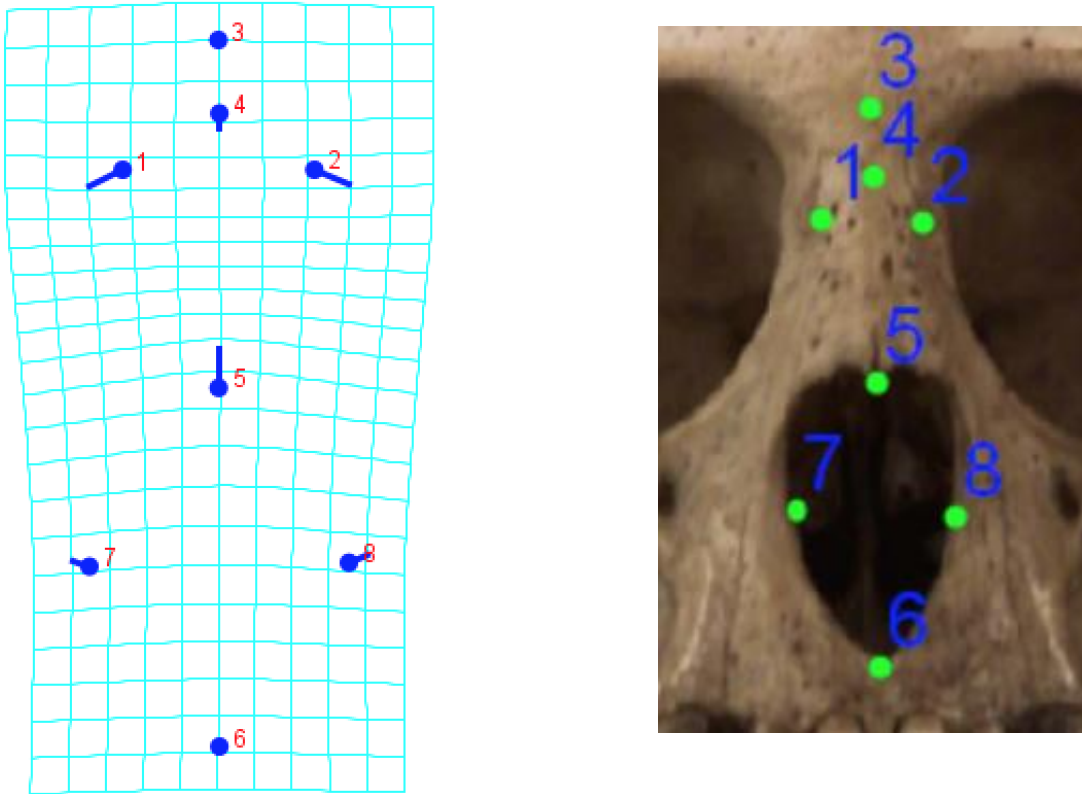
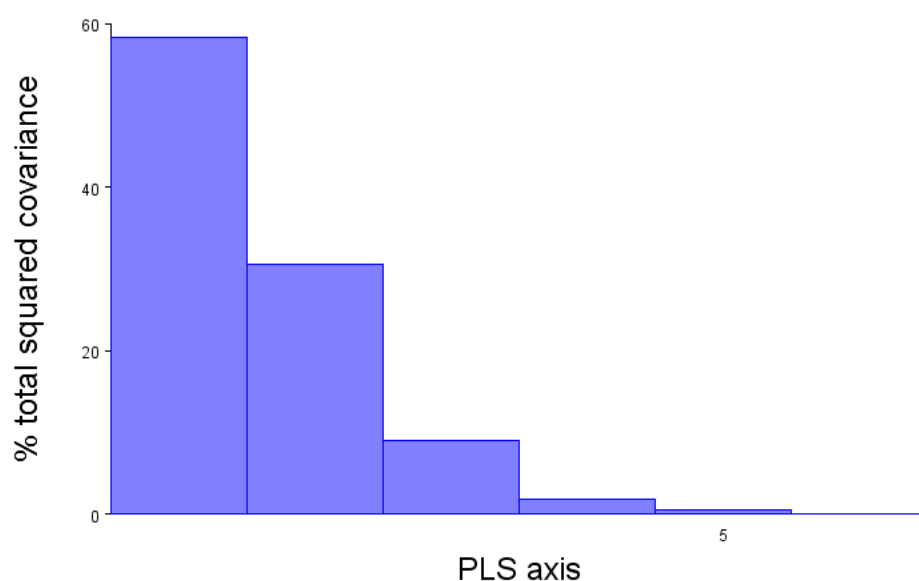


Figura 47. Covariación del primer bloque del PLS1: forma del módulo nasal de la norma frontal de los 175 individuos analizados para el primer par de ejes singulares.

5.5.3 PLS del módulo visual de la norma basal

Una vez establecidos los bloques: un bloque de variables morfológicas (coordenadas Procrustes del módulo visual) y un segundo bloque con las siguientes variables ecológicas-comportamentales; se calculó la covarianza en el interfaz de MorphoJ, ésta agrupó el 100% de la covarianza del módulo nasal en seis ejes singulares.

El análisis se realizó utilizando la categoría subfamilia y el primer par de ejes singulares explicó el 58.264% de la covarianza acumulada y evidencía una correlación significativa de 0.4764 unidades entre los dos bloques de variables. La mayor covariación entre el bloque de forma del módulo visual y el bloque ecológico-comportamental, se encuentra en las covariables: *tipo locomoción* y *tipo de hábitat*.



Histograma 9. Acumulación de de la covarianza acumulada del módulo visual de la norma basal.

Tabla 15. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primero puntajes PLS entre la forma del módulo visual de la norma basal y las covariables ecológico-comportamentales. *Valores significativos (<.0001), tras 1000 rondas de permutación.

PLS	Valor singular	% de Covariación acumulativo	Correlación
1	* 0.03217163	58.264	0.47645
2	*0.02327896	30.506	0.45825

Tabla 16. Coeficientes del segundo bloque PLS (Covariables ecológicas-comportamentales).

Covariable	PLS1
<i>Patrón de actividad</i>	0.00806492
<i>Tido de dieta</i>	-0.18048192
<i>Tipo de hábitat</i>	-0.59160853
<i>Tipo de locomoción</i>	0.63586574
<i>Tipo de visión</i>	0.38290579
<i>Tipo de organización social</i>	-0.25771786

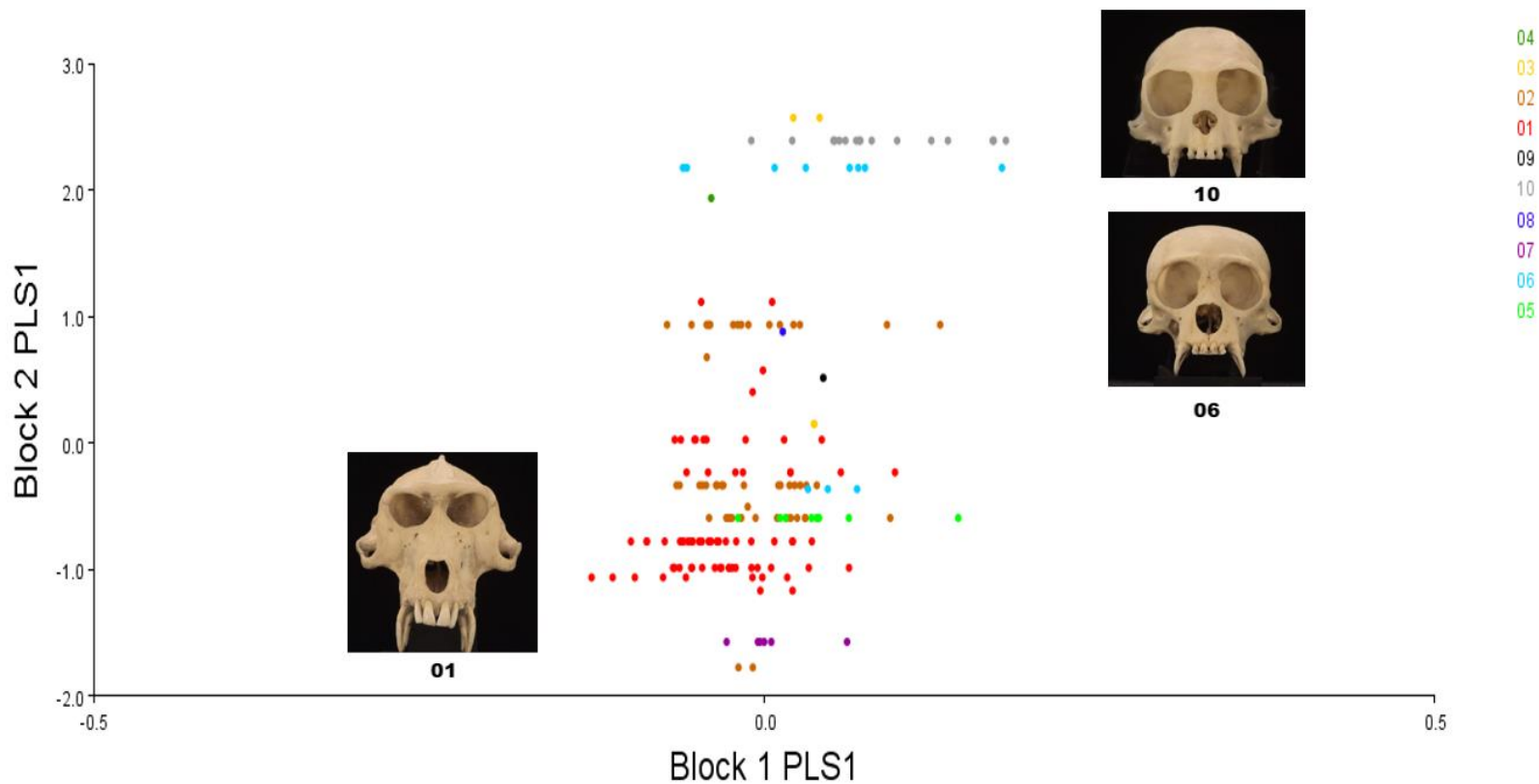


Gráfico 9. Puntajes PLS1 de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: forma del módulo visual de la norma basal y las covariables ecológico-comportamentales: patrón de actividad, tipo de dieta, tipo de hábitat, tipo de locomoción, tipo de visión y tipo de organización social.

El PLS1 muestra que las covariables ecológicas que más se correlacionan con la forma del módulo visual son: *tipo de locomoción* y el *tipo de hábitat*. Con un porcentaje de covariación acumulado de 58.264% y una correlación significativa del 0.4764 unidades.

La mayor covariación de la forma y las variables ecológico-comportamentales, la encontramos en el landmark número 9 que corresponde a la sincondrosis esfeno-occipital, este es el landmark que más desplazamiento experimenta. Igualmente los landmarks que corresponden a cada agujero yugular y carotideo, presentan un desplazamiento importante, estas son las figuras 3, 4, 5, 6, 7, 8. Los landmarks 3, 4 y 7 representan el foramen yugular anterior derecho, el foramen yugular posterior derecho y al canal carotideo derecho, respectivamente. Mientras que los landmarks 5, 6 y 8 representan el foramen yugular anterior izquierdo, foramen yugular posterior izquierdo y el canal carotideo izquierdo, respectivamente. Los landmarks que corresponden a la región posterior del cráneo muestran movimiento mínimo (ver figura 47).

La subfamilia *Callitrichinae* se dispersa en la región positiva del primer bloque, y presenta casos extremos. Esta subfamilia tiene como tipo de locomoción el alpinismo y habita el bosque tropical americano (Neotrópico). Por otro lado, el gráfico también indica que los patrones de covariación en el módulo visual se distribuyen limitadamente en los miembros de las subfamilia *Cercopithecinae*, principalmente en la región negativa e inferior del gráfico. Esta subfamilia también presenta casos extremos. Revisando la base de datos, los individuos localizados en la línea inferior del gráfico pertenecen a la tribu *Papionini*. El tipo de locomoción de este grupo es cuadrúpeda terrestre, mientras que su hábitat está conformado por la sabana africana (incluyendo los acantilados etíopes) y el bosque de galería. En la zona de los escarpes es donde prevalece la mayor diversidad de *Papionini*, quienes se mueven a través de pastizales, matorrales y otras zonas abiertas (ver gráfico 9). La variación de la base craneal puede influir en la forma general del cráneo, la posición de la sincondrosis esfeno-occipital en el plano medio sagital, varía considerablemente en los primates de la muestra. Investigaciones anteriores han

demostrado que la sindondrosis esfeno-occipital es la responsable del alargamiento de la porción posterior de la base craneal en el periodo de crecimiento postnatal. Al tiempo que permite la expansión posterior del maxilar [Sperber, 1989]. La sincondrosis esfeno-occipital en *Callitrichinae* está más próxima al tubérculo faríngeo, mientras que en *Papionini* se aleja.

Por su parte, los agujeros carotideos se alejan del plano sagital, en el caso de *Papionini*. Mientras que en *Callitrichinae* permanecen próximos a la línea media. Ambos representan el principal suministro de sangre en el cráneo primate que procede de la rama interna de la arteria carótida que irriga el cerebro y el ojo, y tiene un curso postero-anterior [Acosta-Izquierdo *et al.* 2016]. Lo que sugiere que, de acuerdo al tipo de locomoción en cada una de las subfamilias, el suministro sanguíneo variará de acuerdo a las necesidades de movimiento y del estrato en el que se desarrolle la vida primate (hábitat). Respecto los landmarks que corresponden al foramen yugular anterior (bilateral), permanecen próximos a la línea media en *Callitrichinae*, mientras que en *Papionini* se desplaza posteriormente. Por el agujero yugular pasan los nervios glossofaríngeos, vago, la vena yugular interna y las ramas meníngeas de la arteria ascendentes faríngea y occipital [Lalwani *et al.* 2011]. Estos últimos landmarks sufren un desplazamiento en dirección antero-posterior, por lo que el agujero en su totalidad varía en tamaño, teniendo en *Papionini* los agujeros más pequeños, en contraste con *Callitrichinae*, que poseen agujeros más grandes. Esto está correlacionado con el tipo de locomoción; terrestre en *Papionini* y alpinista en *Callitrichinae*; y el tipo de hábitat, terrestre en *Papionini* y arborícola en *Callitrichinae*.

Lieberman *et al.* (2002) observaron que los cráneos de algunas especies de primates no humanos poseen cierto grado de flexión exocraneal entre el borde posterior del paladar duro y el foramen magnum, y esta varía considerablemente entre las especies. De los muchos aspectos que pueden variar en la base del cráneo, el ángulo de la misma es fundamental para comprender la ubicación de las estructuras que componen cada uno de los huesos del área. Lo que sugiere que el

ángulo influye en la flexión o extensión de las estructuras óseas basales. Por lo que es necesario un estudio posterior que correlacione la angulación de las estructuras basales óseas y la posición de los forámenes de la región media del cráneo primate. Esto se sugiere debido a que *Callitrichinae* posee un tipo de locomoción en el que la orientación del cuerpo es ortógrada, mientras en *Papionini* se mueve de manera paralela al suelo. Si bien esta tesis no tomó en cuenta la angulación basal, esta cambia la posición de las estructuras, por consiguiente es necesario un análisis tridimensional de la región.

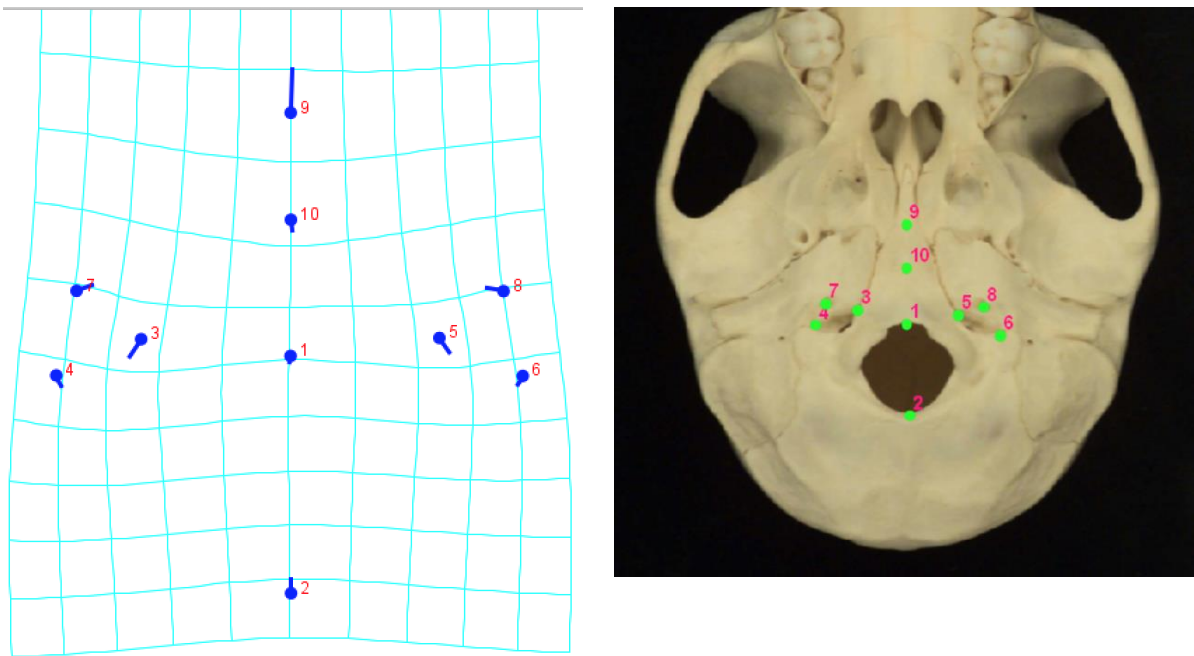
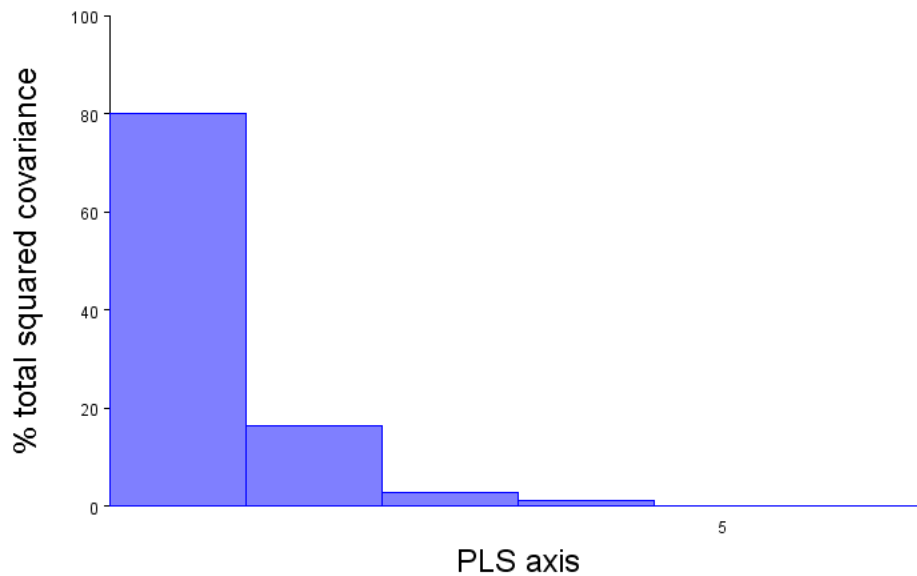


Figura 48. Covariación del primer bloque del PLS1: forma del módulo visual de la norma basal de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares.

5.5.4 Norma Basal-Módulo nasal-PLS

Una vez establecidos los bloques, se calculó la covarianza en el interfaz de MorphoJ, ésta agrupó el 100% de la covarianza del módulo nasal en seis ejes singulares.

El análisis se realizó utilizando la categoría subfamilia y el primer par de ejes singulares explicó el 80.079% de la covarianza acumulada y evidencía una correlación significativa de 0.55973 unidades, entre los dos bloques de variables. La mayor covariación entre el bloque de forma del módulo nasal y el bloque ecológico-comportamental, se encuentra en las covariables: *tipo locomoción* y *tipo de hábitat*.



Histograma 10. Acumulación de de la covarianza acumulada del módulo nasal de la norma basal.

Tabla 17. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primeros puntajes PLS entre la forma del módulo nasal de la norma basal y las covariables ecológico-comportamentales. *Valores significativos (<.0001), tras 1000 rondas de permutación.

PLS	Valor singular	% de Covariación acumulativo	Correlación
1	* 0.05348908	80.079	0.55973
2	* 0.02415505	16.331	0.47203

Tabla 18. Coeficientes del segundo bloque PLS (Covariables ecológicas-comportamentales).

Covariable PLS1	
<i>Patrón de actividad</i>	0.02377912
<i>Tido de dieta</i>	-0.36311415
<i>Tipo de hábitat</i>	-0.47042255
<i>Tipo de locomoción</i>	0.65656302
<i>Tipo de visión</i>	0.37778530
<i>Tipo de organización social</i>	-0.26923700

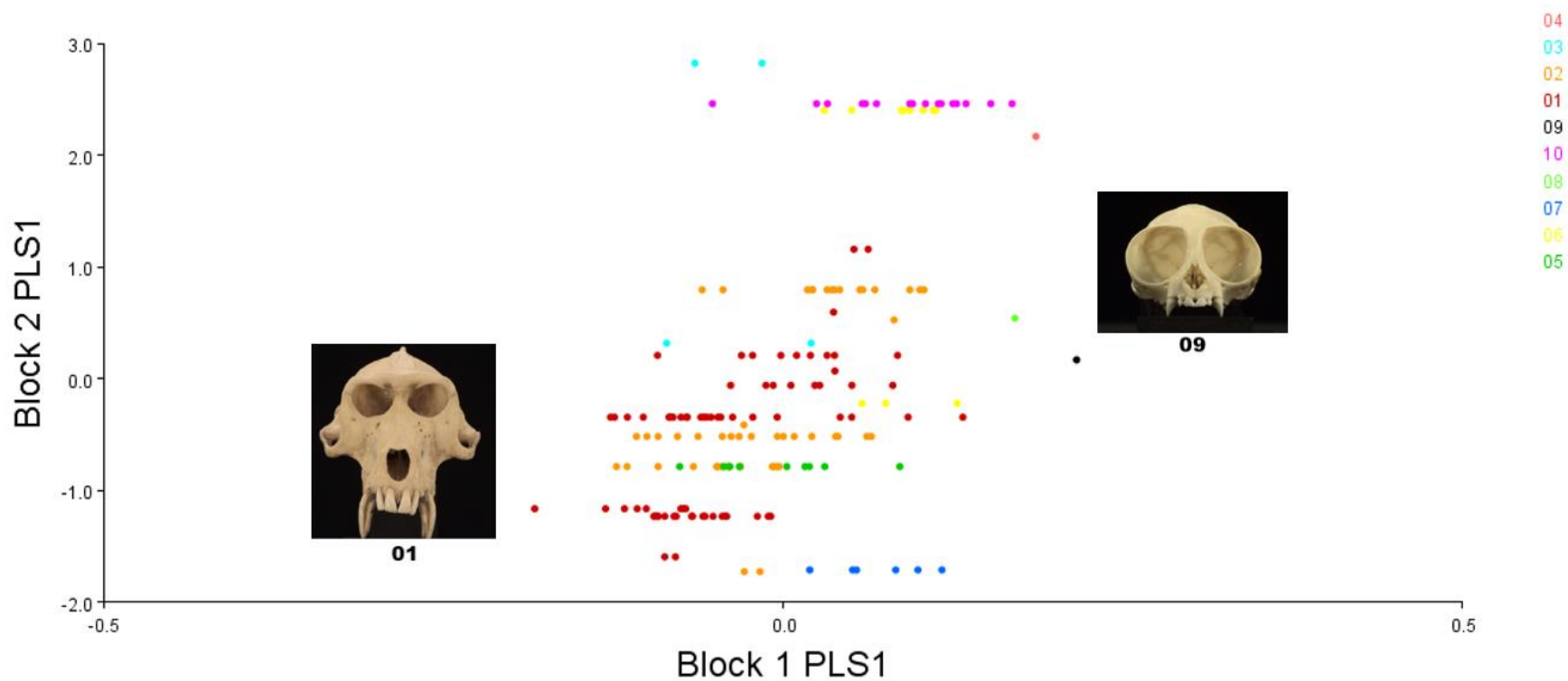


Gráfico 10. Puntajes PLS1 de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: forma del módulo nasal de la norma basal y las covariables ecológico-comportamentales: patrón de actividad, tipo de dieta, tipo de hábitat, tipo de locomoción, tipo de visión y tipo de organización social.

El PLS1 muestra que las covariables ecológicas que más se correlacionan con la forma del módulo nasal son: *tipo de locomoción* y el *tipo de hábitat*. Con un porcentaje de covariación acumulado de 80.079 % y una correlación significativa de 0.55973 unidades.

La mayor covariación de la forma la encontramos en los landmarks: Staphylion (2), esquina superior-lateral de la concha nasal derecha (4), esquina superior-lateral de la concha izquierda (5), esquina inferior-lateral de la concha nasal derecha (6), esquina inferior-lateral de la concha nasal izquierda (7), *Horminion* (8) y *Orale* (3) con un ligero desplazamiento (figura 48).

El sistema respiratorio tiene como principal función la entrada de oxígeno en nuestros cuerpos (inspiración o inhalación) y la expulsión del dióxido de carbono (expiración o exhalación); no obstante el ciclo se inicia en las vías respiratorias superiores, incluidas las aperturas nasales óseas, anterior e interior. El cambio de forma observado en el módulo nasal de la base craneal muestra que la mayor parte de la variabilidad se concentra en la apertura nasal interna que representa los conductos localizados a ambos lados del vómer, estos conductos conectan los espacios entre la apertura nasal anterior y la apertura nasal interna que desemboca en el tejido blando (nasofaringe). Todas las superficies internas de estos límites óseos están revestidas por una mucosa húmeda con un epitelio especializado. La importancia en ésta zona radica en que la región nasal interior funciona principalmente como humidificador y a la vez limpia el flujo de aire inhalado cuando entra la materia sólida en el sistema durante la respiración (pero carece de receptores olfativos) [Ankel-Simon, 2007; Smith *et al.*, 2007].

Las subfamilias que más covariación experimentan son *Aotinae* y *Cercopithecinae*. *Aotinae* se localiza en la región media del gráfico, sobre el área positiva del primer bloque. Mientras que la subfamilia *Cercopithecinae* está distribuida principalmente en la región negativa de ambos bloques. *Aotinae* habita el bosque tropical

americano (Neotrópico), y no hay indicios de preferencia por un nivel del bosque en particular (ver gráfico 10) [Fernandez-Duque, 2012]. En esta amplia gama de territorios, existen muchas especies aleopátricas, mientras que su tipo de locomoción es predominantemente cuadrúpedo arborícola. Por su parte, es la tribu *Papionini* (perteneciente a *Cercopithecinae*) en antepenúltima línea inferior del gráfico, quién también presenta casos extremos. El tipo de locomoción de este grupo es cuadrúpeda terrestre, mientras que su hábitat está conformado por la sabana africana (incluyendo los acantilados etíopes). En la zona de los escarpes es donde prevalece la mayor diversidad de *Papionini*, quienes se mueven a través de pastizales, matorrales y otras zonas abiertas.

En cuanto a la forma del módulo nasal, los cambios relacionados con él se concentran en el tamaño y forma los conductos nasales internos. Como ya se mencionó, la apertura nasal desemboca en la nasofaringe, zona vinculada con la humidificación del aire inhalado, lo que sugiere que la regulación de la temperatura varía de acuerdo al hábitat, ya que la capacidad de regulación de la temperatura está afectada directamente por la humedad ambiental. El bosque tropical permanece estable todo el año (con una temperatura media anual entre los 26 y 27° C) [Fleagle, 2013]. Mientras que en la sabana, la temperatura experimenta cambios extremos (las temperaturas extremadamente bajas se acercan a la marca de congelación y las diferencias entre las temperaturas medias de enero y julio pueden ser superiores a 10° C) [Sarmiento 1984; Solbrig 1993]. En *Papionini*, los cambios de forma observados en relación con el tipo de hábitat y el tipo de locomoción, indican un aumento en la amplitud de la apertura nasal interna, lo que sugiere que este aumento va acompañado del aumento de la superficie de los tejidos blandos y es necesario para el flujo y humidificación del aire, que los climas fríos o secos exigen. Igualmente el estrato terrestre exige un contacto directo con el suelo y con los diversos irritantes en él (polvo), por lo que la nariz está más expuesta a la materia sólida que entra al organismo y por ende la apertura nasal cambia en forma a diferencia de otros primates de la muestra. Por su parte, la apertura nasal interna

de *Aotinae*, experimenta una disminución en tamaño debido a que un hábitat cálido no presenta exigencias tan severas como el caso *Papionini*.

Cabe señalar que el diámetro de la nasofaringe en los primates no humanos, no es tan amplio como en otras especies y se orienta en un plano horizontal [Pagano, 2014]; lo que refleja diferencias interespecíficas relacionadas no sólo con la angulación basicraneal, como ya se mencionó con el módulo visual (la flexión y extensión de las estructuras basicraneales influye en la anatomía general del cráneo) sino también con el resto de las estructuras óseas que rodean el sistema respiratorio superior.

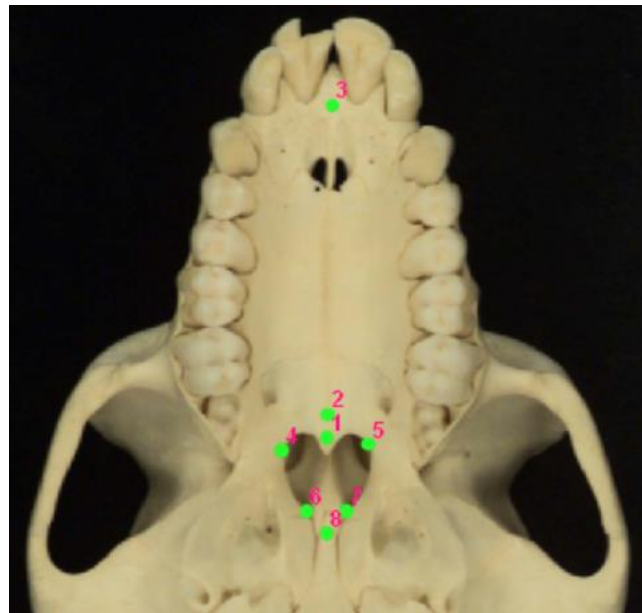
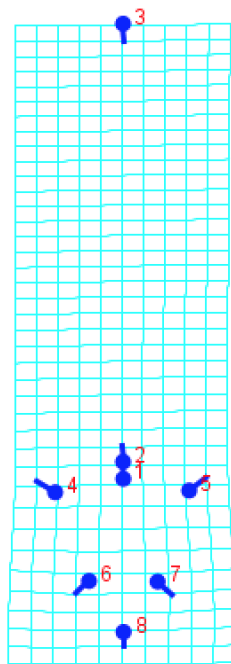
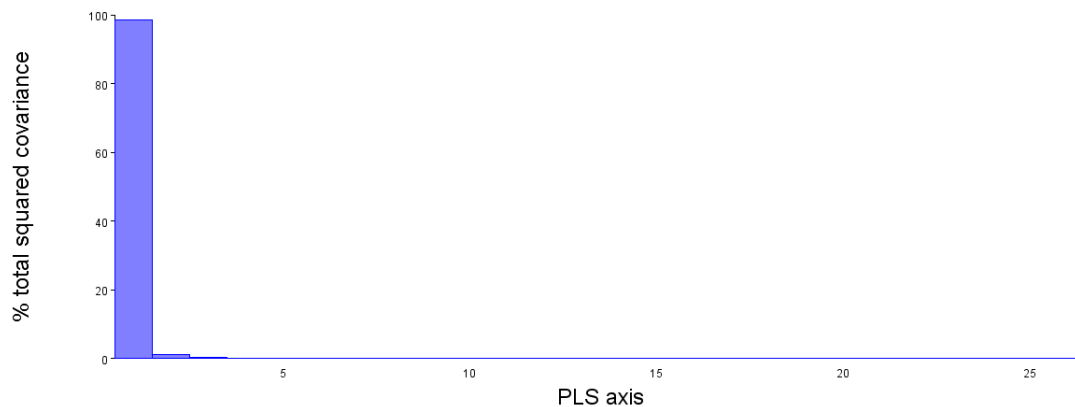


Figura 48. Covariación del primer bloque del PLS1: forma del módulo visual de la norma basal de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares.

5.6 Integración del Esplacnocráneo y la base craneal

Tras comprobar que la región nasal y visual de la base craneal y el esplacnocráneo se comportan modularmente, se estudió la covariación entre ambas normas, para calcular su nivel de integración morfológica. Para ello, sólo se tomaron los 171 cráneos completos, de la muestra. El coeficiente RV aquí, se utilizó como una medida general para la fuerza de la asociación entre los dos bloques. Este coeficiente puede ser interpretado como un análogo multivariado de un coeficiente de correlación entre dos variables [Püschel, 2014]. El primer bloque corresponde a la base del cráneo, mientras que el segundo corresponde al esplacnocráneo. Los resultados indican que existe una fuerte y significativa, integración morfológica entre la base del cráneo y el esplacnocráneo, donde el $RV = 0.6651$; con un valor ($<.0001$), tras 1000 rondas de permutación.

En el análisis se utilizó la categoría subfamilia y el primer par de ejes singulares explicó el 98.390% de la covarianza acumulada, y evidencía una correlación significativa de 0.83979 unidades entre los dos bloques de variable de forma.



Histograma 11. Acumulación de la covarianza de los dos bloques de forma: base craneal y esplacnocráneo.

Tabla 19. Valores singulares y correlaciones pareadas para los dos primeros puntajes PLS entre la forma de la base del cráneo y el esplanocráneo. *Valores significativos ($<.0001$), tras 1000 rondas de permutación. Cuando el nivel de covariación es alto, la integración entre rasgos es fuerte.

PLS	Valor singular	% de Covariación acumulativo	Correlación
1	0.01139403*	98.390	0.83979

El PLS1 muestra que ambos bloques de forma poseen un porcentaje de covariación acumulada de 98.390 % y una correlación significativa de 0.83979 unidades (cuando el nivel de covariación es alto, la integración entre rasgos es fuerte). [Neaux et al. 2018].

Los resultados del análisis de PLS muestran que existe integración entre la base del cráneo y el esplanocráneo, a pesar de tener diferentes orígenes embrionarios. Esta integración morfológica probablemente se debe a que los componentes del cráneo evolucionan, se desarrollan y funcionan de manera conjunta y coordinada [Lieberman, 2011].

El primer bloque corresponde a la base del cráneo y la mayor covariación de forma la encontramos en los landmarks: *Orale* (11) con un desplazamiento hacia la región anterior del cráneo y se relaciona con el grado de prognatismo de algunos ejemplares de la muestra; la esquina superior-lateral de la concha nasal derecha (12), esquina superior-lateral de la concha izquierda (13), esquina inferior-lateral de la concha nasal derecha (14), esquina inferior-lateral de la concha nasal izquierda (15) y *Horminion* (16); estos últimos landmarks están posicionados en la apertura nasal interna, vinculada con el sistema respiratorio (ver figura 49).

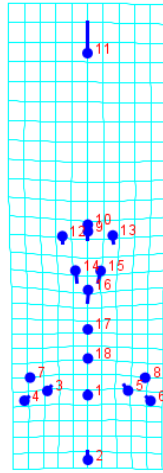
El segundo bloque de forma representa el esplanocráneo y tiene la mayor covariación en la región nasal en los landmarks: *Rhinion* (12), *Nasoespinal* (13), *Alare derecho* (14) y *Alare izquierdo* (15), que representan la apertura nasal anterior;

mientras que *Dacryon derecho* (6) y *Dacryon izquierdo* (7), corresponden a la amplitud de la región superior de la nariz. (ver figura 50).

Para fines de esta interpretación, cabe señalar que las figuras Glabela (10) y Nasion (11), que forman parte de la región superior de la nariz, serán considerados como la altura nasal. No obstante, en el margen de la órbita ocular, también hay distorsiones de forma en landmarks: *Orbital* (1), *Ectoconchion* (2), la sutura orbital (3) y el agujero supraorbital (5).

Existe mucha diversidad morfológica dentro de los infraórdenes *Catarrhini* y *Platyrrhini*, y mucha de esta variación ha sido reportada en el esplanocráneo y en la base del cráneo. Las subfamilias que representan los extremos de covariación de este estadístico son *Atelinae* y *Cercopithecinae*. *Atelinae* se distribuye en la región negativa del segundo bloque de forma. Mientras que la subfamilia *Cercopithecinae* está distribuida principalmente en la región positiva de ambos bloques, siendo la tribu *Papionini* el caso extremo (ver gráfico 11).

Los patrones de integración del esplanocráneo muestran que en *Papipioni*, la región superior del rostro es corta y medio-lateralmente estrecha; mientras que los nasales largos evidencian prognatismo, que en conjunto con una apertura nasal anterior estrecha y orientada verticalmente, se corresponden con una apertura nasal interna alargada y orientada hacia el occipital. Por lo que, a medida que incrementa el prognatismo, existe una reducción del espacio interorbital; mientras que la frontalización y convergencia orbital disminuyen. Por el contrario *Atelinae*, muestra que los nasales reducidos se corresponden a rostros menos prógnatas y se correlacionan con una apertura nasal interna menos amplia. Los patrones de integración del esplanocráneo muestran rostros anchos en la región superior, mayor frontalización y convergencia orbital; y órbitas amplias.



Block 1 PLS1

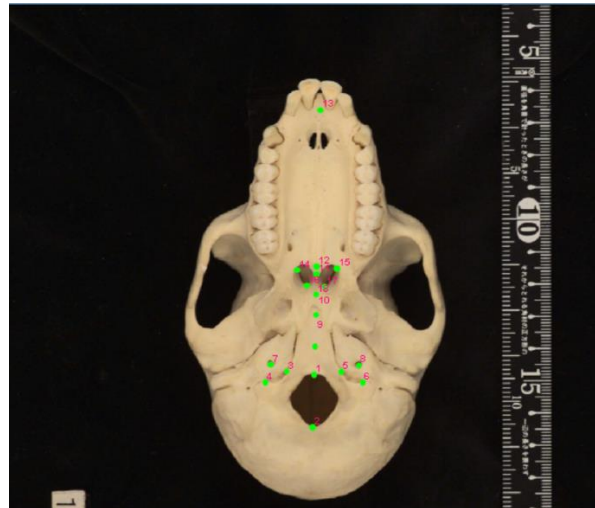


Figura 49. Covariación del primer bloque, PLS1: forma de la base craneal, de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares

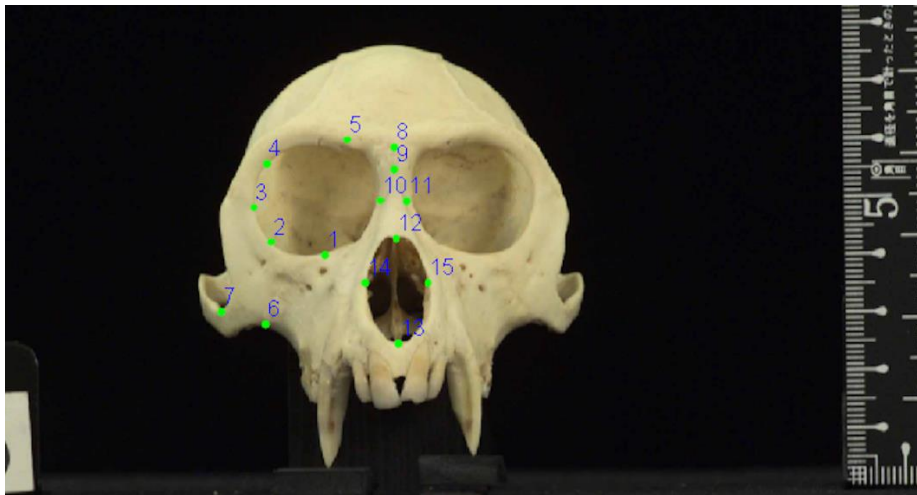
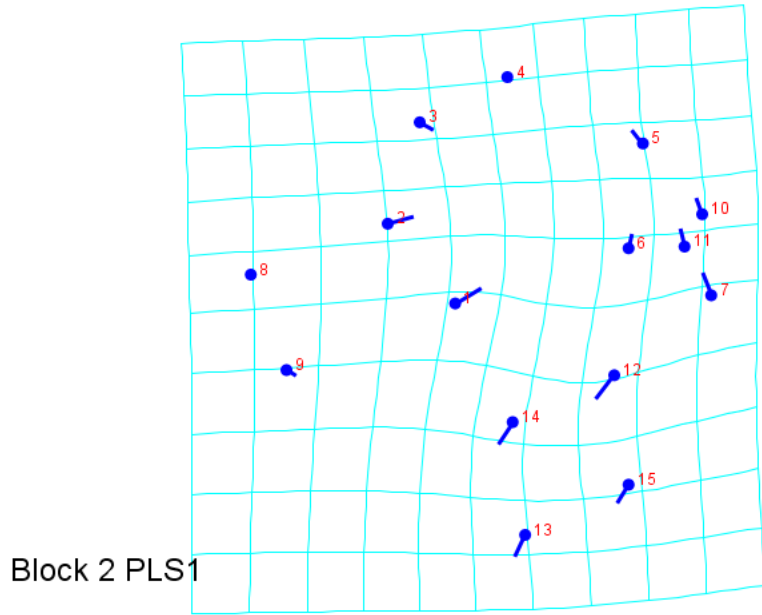


Figura 50. Covariación del segundo bloque, PLS1: forma del esplanocráneo de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares.

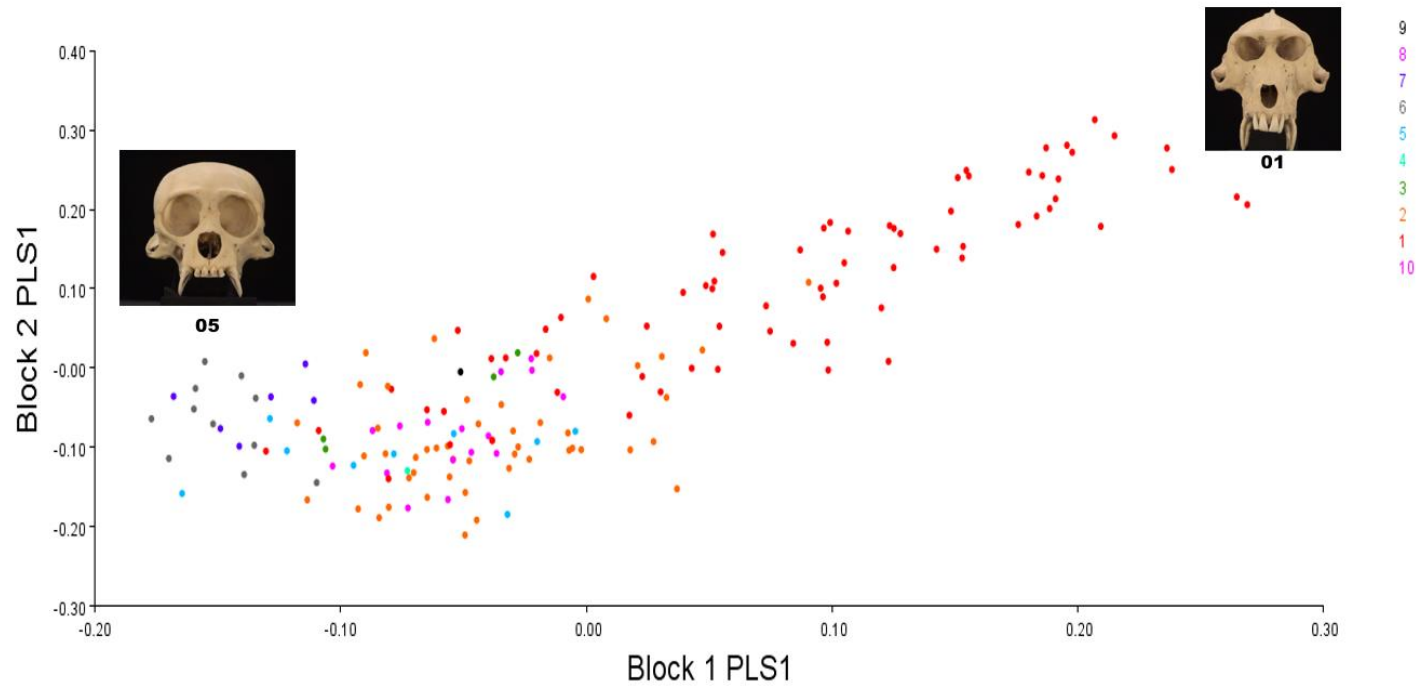


Gráfico 11. Puntajes PLS1 de los 171 individuos analizados para el primer par de ejes singulares: Integración craneal entre base craneal y esplanocráneo.

6 Capítulo VI. Discusión de resultados

6.1 Modularidad y correlación funcional

Esta tesis estudió la variación de forma del esplacnocráneo y la base craneal mediante técnicas de morfometría geométrica en diez subfamilias del orden primates: *Cercopithecinae* (*Papionini* y *Cercopithecini*), *Colobinae* (*Prebystis* y *Colobini*), *Pitheciinae*, *Callicebinae*, *Allouatinae*, *Atelinae*, *Cebinae*, *Saimirinae*, *Aotinae* y *Callithrichinae*). Tradicionalmente, se ha dividido el cráneo en tres módulos primarios: esplacnocráneo, neurocráneo y la base del cráneo; tomando esta división primaria, esta tesis subdividió el esplacnocráneo y la base craneal en dos módulos funcionales (cada uno): módulo respiratorio y módulo visual. Estos módulos son relativamente independientes tanto en su desarrollo ontogenético, como fenotípicamente. A partir de la confirmación estadística de ambos módulos para cada norma, se estudió la variación de la forma de las estructuras óseas relacionadas con la respiración y la visión. Posteriormente, se realizó una covariación de cada módulo con diferentes variables ecológico-comportamentales (dieta, tipo de organización social, tipo de locomoción, tipo de hábitat, patrón de actividad y tipo de visión); debido a que las variaciones en la forma del cráneo reflejan el tamaño y arreglo espacial de ciertas adaptaciones específicas dentro de la morfología craneal [Dressino y Pucciareli, 1996]. Finalmente, se evaluó la fuerza de integración entre ambas normas. La integración a nivel estructural en el cráneo, se refiere a que ciertas partes comparten paredes y espacios, lo que implica que una modificación de forma en uno, influirá en las estructuras óseas adyacentes. Se propone que el prognatismo exhibido en el módulo respiratorio, tanto en el esplacnocráneo, como en la base del cráneo, influye de manera importante en la forma del módulo visual. Esto responde a la Teoría de la Matriz funcional, ya que las variables biológicamente significativas de la región nasal ósea, permitieron realizar interpretaciones a partir de los cambios en tamaño, forma y función [Dressino y Pucciareli, 1996]. En cuanto a las fuerzas mecánicas, como la masticación, la cual influye en la forma de los dientes y el tamaño de sus raíces, en

los músculos masticatorios, en la forma del maxilar y se ha asociado con el prognatismo, no la tomamos en cuenta debido a la falta de mandíbulas para cada ejemplar. No obstante, el tipo de dieta se consideró como variable ecológica y en algunas correlaciones, obtuvo valores significativos pero siempre se posicionó detrás de la locomoción y el tipo de hábitat. Otro aspecto que no fue contemplado, fue la globalidad del neurocráneo y la estrecha relación que mantiene con el crecimiento del cerebro, aunque se ha reconocido que los ojos y el tamaño cerebral influyen directamente en la forma de la cara [Lieberman, 2011].

6.2 Base del cráneo

Las variables ecológico-comportamentales que más covariaron con la forma en la base del cráneo son el: *tipo de locomoción* y *tipo de hábitat*. Con lo que se propone que los cambios del módulo nasal de la base del cráneo se concentran en el tamaño y forma los conductos nasales internos (la apertura nasal interna). Esta la apertura desemboca en la nasofaringe, zona vinculada con la humidificación del aire inhalado, lo que sugiere que la regulación de la temperatura varía de acuerdo al hábitat, ya que la capacidad de regulación de la temperatura está afectada directamente por la humedad ambiental. La zona a la vez limpia el flujo de aire cuando entra la materia sólida en el sistema durante la respiración (carece de receptores olfativos) [Ankel-Simon, 2007; Smith *et al.*, 2007].

La forma de la apertura nasal interna también covaría con el tipo de locomoción, el tipo de locomoción ocurre en diferentes estratos (terrestres o arborícolas); por ende y de acuerdo al mismo, se requieren diferentes demandas de oxígeno y limpieza de aire. Cabe señalar que el diámetro de la nasofaringe en los primates no humanos, no es tan amplio como en otras especies y se orienta en plano horizontal [Pagano, 2014]; lo que refleja diferencias entre las subfamilias aquí estudiadas; y estas están relacionadas no sólo con la angulación basicraneal (la flexión y extensión de las estructuras basicraneales influye en la anatomía general del cráneo) sino también con el resto de las estructuras óseas que rodean el sistema respiratorio superior.

Partiendo desde este punto de vista funcional, las consecuencias de esta posición también se manifiestan en las diferencias específicas de cada subfamilia, en cuanto a la velocidad y la presión del flujo de aire. Investigar la relación de las diferencias de presión y velocidad en las vías respiratorias superiores es importante para comprender la función respiratoria general (biomecánica torácica, ventilación pulmonar, etc) y se propone para un futuro tema de investigación. Las subfamilias que más covariación experimentan en la forma del módulo nasal basal son *Aotinae* y *Cercopithecinae*. *Aotinae* habita el bosque tropical, y no hay indicios de preferencia por un nivel del bosque en particular (aunque evitan el suelo) mientras que su tipo de locomoción es predominantemente cuadrúpedo arborícola [Fernandez-Duque, 2012]. Por su parte, en la tribu *Papionini* el tipo de locomoción es cuadrúpeda terrestre, mientras que su hábitat está conformado por la sabana africana. En *Papionini*, la covariación de la forma indica un aumento en la amplitud de la apertura nasal interna, lo que sugiere que este aumento va acompañado del aumento de la superficie de los tejidos blandos y es necesario para el flujo y humidificación del aire, que los climas fríos o secos exigen. Igualmente el estrato terrestre exige un contacto directo con el suelo y con los diversos irritantes en él (como el polvo), por lo que la nariz está más expuesta a la materia sólida que entra al organismo y por ende la apertura nasal cambia en forma a diferencia de otros primates de la muestra. Por su parte, la apertura nasal interna de *Aotinae*, experimenta una disminución en tamaño, debido a que un hábitat cálido no presenta exigencias tan severas como en el caso *Papionini*. El hecho de que las diferencias en la forma general de la apertura nasal interna entre *Aotinae* y *Papionini* con sus respectivos tipos de locomoción, puede apoyar la idea de que la reconfiguración evolutiva de la apertura nasal, contribuyó a mantener las capacidades de aire acondicionado, fisiológicamente necesarias para cada hábitat. Estas modificaciones podrían haber sido la respuesta a los cambios evolutivos del tamaño y la forma en el contexto de la integración con el espláncocráneo.

Respecto al módulo visual de la base del cráneo, la mayor covariación de la forma está en la sincondrosis esfeno-occipital y en la posición del canal carotideo (derecho e izquierdo). La subfamilias *Callitrichinae* y la tribu *Papionini* tienen la mayor covariación de forma, la primera tiene como tipo de locomoción el alpinismo y habita el Neotrópico. La sincondrosis esfeno-occipital es el principal centro de crecimiento de la base craneal durante la ontogenia postnatal y permite la elongación de la línea media del piso craneal. La expansión de la fosa craneal media y su contenido neural produce también el desplazamiento secundario del piso craneal, anterior al complejo nasomaxilar subyacente (apertura nasal anterior) [Sardi *et al.* 2008]. La sincondrosis contrasta con el resto del cráneo, donde la variación de tamaño y forma es afectada por el crecimiento de las matrices funcionales directamente asociadas a los módulos propuestos. La sincondrosis esfeno-occipital en *Callitrichinae* está más próxima al tubérculo faríngeo, mientras que en *Papionini* se aleja, lo que corresponde con la elongación del cráneo. El análisis de la organización modular permite comprender los cambios en cuanto a la función y la forma de la base del cráneo, pero es pertinente señalar que se debe tomar en cuenta las diferentes trayectorias de crecimiento de cada subfamilia, para lograr una mejor comprensión de los cambios en las estructuras óseas, producto de las interacciones de los complejos funcionales y las ontogenias del orden [Klingenberg, 2008].

El cierre de la sincondrosis se ha asociado con la madurez sexual y a la adultez, no obstante los primates alcanzan dicho estadio dependiendo de su trayectoria de crecimiento. Por ejemplo, en los humanos, la actividad de crecimiento de la sincondrosis esfeno-occipital, termina entre los 12 a 15 años y su cierre se produce después de la pubertad [Sardi *et al.*,2008]. Lamentablemente, existen pocos trabajos acerca de las trayectorias de crecimiento de las subfamilias de la muestra; sin embargo y de acuerdo con Ross, *Callitrichinae* alcanza la madurez sexual en menos de un año después de su nacimiento, en comparación con los grandes simios que lo hacen a los diez años. Además, *Callitrichinae* al nacer tiene el 12% de su tamaño adulto, lo que indica que su tasa de crecimiento es proporcionalmente más alta que la del resto de los primates no humanos y alcanza su tamaño adulto

más rápido [Ross, 1998]. En contraste con *Papionini* que, en efecto, poseen un tamaño corporal más grande con una trayectoria de crecimiento más extensa.

Por lo que se refiere a los agujeros carotideos, en ellos comienza el triángulo carótido-oftálmico, que es un espacio a través del cual discurre la arteria oftálmica desde la arteria carótida interna hasta el puntal óptico. El techo del triángulo es el nervio óptico, la pared medial es el cuerpo del hueso esfenoides, la pared lateral es el proceso clinoide anterio-proximal, mientras que el piso es la arteria carótida interna junto con el anillo dural distal. De igual manera es el origen del nervio oculomotor, encargado de inervar a los músculos que mueven el ojo o sus componentes [Bugge, 1980; Fleagle, 2013]. Los agujeros carotideos se alejan del plano sagital, en el caso de *Papionini*. Mientras que en *Callitrichinae* permanecen próximos a la línea media. Ambos representan el principal suministro de sangre que procede de la rama interna de la arteria carótida que irriga el cerebro y el ojo, y tiene un curso postero-anterior que varía de acuerdo a las necesidades de movimiento y del estrato, para el caso de *Callitrichinae* el alpinismo ocurre en el estrato arborícola, con una orientación del cuerpo ortágrada, mientras que *Papionini* se mueve de manera paralela al suelo, mediante el cuadrupedalismo terrestre [Acosta-Izquierdo *et al.* 2016].

Es importante recordar que el grado de flexión exocraneal, entre el borde posterior del paladar duro y el foramen magnum, varía considerablemente entre las subfamilias de primates. Por lo que la angulación basal, cambia la posición de las estructuras, y por consiguiente es necesario un análisis tridimensional de la región.

6.3 Esplacnocráneo

Las variables ecológico-comportamentales que más covariaron con la forma del módulo nasal son: el *tipo de hábitat* y el *tipo de organización social*. El estudio arrojó que en el módulo nasal del esplacnocráneo, la mayor covariación de la forma y las variables ecológico-comportamentales, se encuentra en la región frontal media, en la zona interorbitaria y en el extremo inferior de la sutura nasal interna, este punto se relaciona con la longitud de los nasales y por ende, el prognatismo. Las

subfamilias que más covariación experimentaron en la forma del módulo son las tribus *Papionini*, *Colobini* y *Presbytini*.

Los primates con menor amplitud interorbitaria, pero con una mayor longitud respecto a los huesos nasales son *Papionini*, que tiende a poseer órbitas oculares próximas entre sí, debido a lo estrecho que son los nasales en su región superior; al tiempo que poseen nasales alargados, lo que evidencia que son altamente prognáticos. El esplanocráneo prognático de *Papionini* sugiere que los conductos nasales son alargados antero-posteriormente y verticalmente cortos; no obstante, las fosas nasales son de menor tamaño en comparación con el resto de la muestra. Por tanto, sus cavidad nasal interna es similar a un tubo alargado y recto. Esta configuración prognática implica probablemente una mayor superficie de mucosa dentro de la misma, que se asocia con el flujo de aire y con las condiciones térmicas contrastantes en las sabanas africanas. La organización social de *Papionini* tiende a ser *multi-macho*, sin embargo, la mayoría de los géneros forman grupos uni-macho, como unidades sociales basales. Estas unidades están asociadas a un sistema jerárquico de bandas o tropas temporales, que funge como estrategia para mantener flexibilidad frente a condiciones ecológicas adversas; negociando los recursos. Otro rasgo importante en *Papionini*, es la ausencia de senos maxilares (espacio paranasales que se encuentran en la mayoría de los mamíferos euterios); los senos maxilares se comunican con la cavidad nasal a través de pequeños orificios y su función es la de producir parte del moco que se drena en la nariz, para mantenerla húmeda y libre de polvo [Rae y Koppe, 2003]. Ante la ausencia de esta estructura en *Papionini* y ante el ambiente hostil, es posible que el prognatismo esté asociado con un cambio adaptativo para enfrentar las demandas que el hábitat y la organización masiva, les exige.

Ahora bien, los individuos *Colobini* habitan el bosque tropical y el bosque de galería africano. En cuanto a su tipo de organización social, la tribu exhibe primordialmente una agrupación del tipo multimacho-multihembra. Por su parte, *Presbytini* habita el

bosque tropical asiático, mientras que su tipo de organización social es uni-macho. Sin embargo, la covariación en la forma se concentra en la amplitud de la región superior de la nariz. Por lo que tenemos que *Prebystini* posee una mayor amplitud interorbitaria, con los nasales más anchos en la región superior, esto es importante ya que la amplitud de las órbitas es mayor en esta tribu. Mientras que, los nasales poseen una menor longitud, lo que indica que el maxilar superior es más corto, por lo tanto presentan menor grado de prognatismo. El esplanocráneo poco prognático de *Prebystini* sugiere que las vías respiratorias son cortas antero-posteriormente, pero amplias verticalmente; no obstante, las fosas nasales son de mayor tamaño en comparación con *Papionini*. Esta configuración poco prógnata implica una menor superficie mucosa; que se asocia con el flujo de aire y con las condiciones térmicas poco cambiantes en el bosque tropical. Esto concuerda con los estudios realizados por Cardini *et al.*, que sugieren que existe una fuerte influencia ambiental en la variación de la morfología craneal de *Presbytini* y *Colobini*. De acuerdo con sus observaciones la precipitación pluvial, la temperatura y la estacionalidad del bosque tropical africano y asiático, son los factores ambientales que más afectan la forma y el tamaño del rostro primate [Cardini *et al.*, 2007; Cardini y Elton, 2009]. Con lo anterior, podemos pensar que el módulo nasal está expuesto a los parámetros ambientales propuestos por Cardini, no obstante, es necesario para futuras investigaciones, estudiar estas covariables y a la vez, contemplar la variabilidad de forma nasal al interior de los diferentes géneros de ambas tribus.

En general la organización social de las tres tribus, tiende a la agrupación en masa; no obstante es *Papionini* quien más individuos agrupa en una única jerarquía. Los grupos altamente poblados se han correlacionado positivamente con el comportamiento agonístico. Por su parte, diversos autores señalan que *Colobini* y *Presbytini* comparten un patrón general de marcado dimorfismo sexual en los caninos, lo que implica una influencia en los nasales, si bien el prognatismo es limitado, se asocia con la competencia sexual; sin embargo, las agrupaciones de estos primates no son tan numerosas, ni ocurren en hábitats donde el ambiente cambia constratamente [Yeager y Kirkpatrick, 1998]. Por su parte, el tipo de

organización social en *Papionini* se ha vinculado con una intensa competencia entre machos para mantener las fuertes jerarquías [Harris, 2000 y 2002]. Esta hipótesis plantea que los sistemas sociales son un rasgo evolutivo derivado en todos los *Papionini*, y se mantiene a través de un dimorfismo sexual extremo (los machos tienden a tener el doble del tamaño de las hembras), resultado de una trayectoria de crecimiento más amplia en comparación con la de las hembras. Por lo que los machos adultos tienen rostros más prógnatas, con caninos largos y afilados [Rendall y Di Fiori 1995; Nunn y Barton, 2001; Collard y O'Higgins 2001].

Varios autores señalan que el prognatismo de *Papionini* escala con alometría positiva durante el desarrollo ontogenético postnatal (el prognatismo pronunciado se ajusta con un tamaño corporal grande) [Collard y O'Higgins 2001]. Así pues, es probable que esta tendencia alométrica esté relacionada con la evolución de estos sistemas sociales en masas, por lo que la selección sexual ha sido una fuerza evolutiva importante que explica parcialmente el alargamiento facial y generalizado en la tribu [Harris 2000]. Otra constante en la tribu, es el hábitat que varía de acuerdo al género, pero el hábitat siempre es abierto como pueden ser sabanas, semidesiertos, planicies rocosas y bosques de galería.

Respecto al módulo visual, las variables ecológico-comportamentales que más covariaron con la forma del esplacnocráneo son el: *tipo de locomoción* y *tipo de hábitat*. Siendo *Papionini* y *Aotinae*, los casos extremos en cuanto a la forma. En el caso de *Papionini*, los resultados arrojaron que las órbitas son más pequeñas, están más próximas entre sí, y si bien, se orientan verticalmente, no es tan evidente como *Aotinae*. Las órbitas de *Aotinae* tienen una orientación completamente vertical, mientras que su apertura es más amplia, esto debido a que tienen globos oculares extremadamente grandes y esféricos. Respecto al espacio inferior a la orbital, se trata de la región supero-lateral del maxilar y el punto con la mayor profundidad de la escotadura entre los procesos temporal y frontal, del cigomático. Funcionalmente esta zona sostiene el suelo orbital. Aunado a ello, el maxilar

superior es importante ya que sirve como unión con otras estructuras y forma parte de otras concavidades (oral, orbital y nasal). Por lo que se reacomoda de acuerdo a las necesidades de las matrices funcionales asociadas a dichos elementos. Cabe señalar que *Papionini* posee un maxilar cóncavo, debido a que la pared lateral del maxilar está desplazada hacia dentro, lo que da lugar a una depresión de la mejilla, reduciendo el piso orbital. La compactación del maxilar, por debajo de las órbitas de *Papionini*, restringe el espacio interorbital, que tiende a expandirse en *Aotinae*. Si bien el maxilar restringe la zona interorbital de *Papionini*, los nasales tienden a alargarse debido al prognatismo. Por lo que el piso de la órbita está en constante tensión dependiendo de los ejemplares de la muestra [Rae y Koppe, 2003].

Por otro lado, se ha descrito que los diámetros corneales de los primates están relativamente reducidos en comparación con el tamaño del globo ocular; la reducción del tamaño de la córnea refleja una reconfiguración del aparato de enfoque del ojo, esta morfología permite una mayor agudeza visual. Además, el tamaño de la córnea impone un límite superior a la cantidad de luz que puede entrar en el ojo [Cartmill, 1992; Ross, 2000; Ross y Kirk, 2007; Heesy, 2008]. Ahora bien, las córneas y el globo ocular de *Papionini* tienden a estar reducidos [Baker y Venditi, 2019]; por ende sus órbitas son relativamente pequeñas. Por su parte, y a pesar de ser nocturnos, *Aotinae* no posee *tapetum lucidum*. Anteriormente, se ha descrito que *Aotinae* presenta un globo ocular y córneas de gran tamaño, esto para mejorar la capacidad de captación de luz en ausencia de *tapetum lucidum*, por lo que el tamaño de las órbitas, corresponde a las necesidades propias de su globo ocular. Lo expuesto anteriormente coincide con la propuesta de Moss, quien indica que la distribución de los elementos óseos que comprenden al esplacnocráneo, puede ser explicado en función de la expansión de los espacios oro-naso faríngeos, como agentes morfogenéticos de la forma facial [Moss-Salentijn, 1997].

Combinando el conocimiento de las covariables ecológico-comportamentales y la forma de la cada módulo funcional aquí propuesto, es posible señalar que ambas normas son modulares y su forma varía de acuerdo a difentes presiones selectivas.

Siendo el tipo de locomoción y el tipo de hábitat, las dos fuerzas selectivas que más influyen sobre la forma del módulo visual del esplacnocráneo y de la base del cráneo, y en el módulo nasal de la base craneal. No obstante, el módulo nasal del esplacnocráneo mostró una covariación diferente, siendo el hábitat y el tipo de organización social, las fuerzas que más influyen sobre él.

6.4 Integración

El conjunto óseo del cráneo primate siempre está experimentando interacciones dinámicas, entre la modularidad y la integración. Por lo que, la integración del cráneo es inevitable debido a que sus diferentes componentes óseos se desarrollan, crecen y funcionan en estrecha proximidad. El esplacnocráneo y la base del cráneo evolucionaron de forma coordinada, lo que evidencia un papel clave de la integración morfológica en la configuración de la diversidad fenotípica observada en el cráneo de los primates adultos de la muestra. Aunque existe una considerable diversidad en la forma de cada módulo, tanto de la base craneal como del esplacnocráneo; los datos aquí presentados, sugieren que esta diversidad es el resultado de fuertes episodios de selección en los tejidos blandos del ojo, y sobre todo, de los tejidos que conforman las vías respiratorias superiores. Por lo que se propone que el cráneo primate es una estructura generalizada que canaliza la variación morfológica a lo largo de trayectorias específicas del espacio fenotípico.

La influencia del módulo respiratorio sobre el módulo visual, es particularmente marcada en ambas normas, siendo el prognatismo el rasgo anatómico más sobresaliente. Anteriormente, se había considerado que un aumento de la frontalización y convergencia orbital se asocia con una base craneal más flexionada y más corta [Fleagle, 2013]. En este estudio, también se correlaciona con una cara corta, como es el caso de *Atelinae*. Mientras que el aumento de la longitud del maxilar en la base craneal y de los nasales en el esplacnocráneo (prognatismo) se

asocia a una reducción del tamaño de las órbitas en relación con el tamaño del rostro, como en *Papionini*.

Es posible que los patrones de integración craneal que observamos en todas las subfamilias, no son el resultado de las adaptaciones al medio ambiente en el presente o en el pasado reciente, sino a los acontecimientos que tuvieron lugar durante el Oligoceno, el Mioceno y el Pleistoceno (entre 40-25 millones de años). Las fluctuaciones climáticas y los cambios en los hábitats americanos y africanos, pudieron haber sido un factor importante en la especiación y diferenciación de los primates [Hamilton y Vermeire, 1988].

La reducción de los bosques en África, durante las glaciaciones, confinó la fauna de los bosques tropicales a refugios. Así, los géneros se dividieron en poblaciones aisladas en un hábitat fragmentado de parches de bosque con altas densidades de población, tal es el caso de las tribus *Cercopithecini* y *Colobini*. El aislamiento, como el caso de la fauna endémica de algunas islas, derivó en una reducción del tamaño corporal, lo que redujo las relaciones agonísticas (menor competencia sexual o por el alimento). Igualmente, Cardini argumenta que la misma teoría puede explicar la especiación de *Prebystis* en Asia [Cardini y Elton, 2009].

El clima del Pleistoceno también experimentó una reducción de las precipitaciones, lo que modificó los paisajes de los bosques tropicales, convirtiendo algunas áreas de hábitat húmedo en zonas forestales separadas por corredores de mosaicos de bosques y sabanas. Estos periodos de aislamiento favorecieron la diversificación de la flora de ambos hábitats; y mientras las condiciones climáticas recurrentes expandían y reducían los bosques tropicales, *Papionini* se extendió a través de hábitats abiertos y secos. Se ha correlacionado la distribución de *Papionini* durante el Pleistoceno, con las condiciones climáticas más cálidas e interglaciares en las que la tribu migra del este de África hacia el norte del continente [Fleagle y Gilbert, 2006].

Ahora bien, se ha propuesto que el prognatismo, es un efecto heterocrónico limitado por el tamaño del cuerpo adulto [Cardini y Polly, 2013]. *Papionini* es sumamente prognático y tiene el tamaño corporal más grande entre los monos. Sin embargo, esta teoría no responde a la forma facial de otros primates como los grandes simios, que poseen rostros mucho más cortos [Monson, 2020]. No obstante, como se mencionó anteriormente, el prognatismo se correlaciona con las exigencias del ambiente desértico, el tipo locomoción cuadrúpeda terrestre, y las relaciones agonísticas al interior del grupo, pudieron contribuir al desarrollo de rostros alargados como un ajuste a las demandas que los espacios abiertos y el tipo de organización social representan.

Por su parte, la historia evolutiva de *Platyrrhini* se caracteriza por su aislamiento en Centro-Sudamérica y por la divergencia temprana y rápida de sus principales linajes. Durante el Pleistoceno ocurrieron diferentes glaciaciones, los drenajes de la cuenca amazónica cambiaron, al igual que la orogenia de la Cordillera de Los Andes; entre otros factores, ante esto, se crearon barreras geográficas que aislaron la dispersión de las poblaciones primates, lo que derivó en el aumento de la diversidad al interior de estos territorios [Tejedor y Saba-Muñoz, 2013].

7 Capítulo VII. Conclusiones

-Se confirma la hipótesis de modularidad debido a que, la morfología del cráneo de los primates no humanos puede ser estudiada desde la división del esplacnocráneo y de la base del cráneo en dos módulos funcionales relacionados con la respiración y la visión, que en conjunto con la teoría de la matriz cráneo funcional, permiten comprender la variabilidad de formas existentes.

-La forma y el tamaño tanto de la región visual y de la región nasal, son el subproducto de cambios en el globo ocular y estructuras adyacentes tales como venas y arterias, músculos y el aparato respiratorio superior, respectivamente.

-Las estructuras óseas de ambas regiones se superimponen, cada estructura actúa como una unidad morfo-funcional diferente y varían independientemente una de la otra; y el reordenamiento estructural de ambas, responde a las presiones propias de su función, sin embargo la región nasal influye sobre la región visual en ambas normas.

-Se confirma la hipótesis de correlación entre la forma de cada módulo y las variables ecológico-comportamentales.

-Existe una correlación entre la morfología de los dos módulos de la base del cráneo y el tipo de locomoción y hábitat en el módulo nasal y visual.

-Existe una correlación entre la morfología de los módulos del esplacnocráneo y el tipo de hábitat y el tipo de organización social.

-Hay diferencias morfológicas en los módulos respiratorios y visuales del esplacnocráneo y en la base del cráneo entre las subfamilias primates.

-La base craneal presenta una morfología generalizada; no obstante denota plasticidad ya que varía dependiendo del tipo de locomoción y del tipo hábitat de cada una de las subfamilias aquí estudiadas.

-Es necesario estudiar los patrones de covariación del esplanocráneo y de la base, al interior de las subfamilias primate, ya que estos están lejos de ser caracterizados a profundidad.

-El patrón de covariación entre los módulos de la base del cráneo muestra que, si bien la sincondrosis esfeno-occipital es un centro de crecimiento, pertenece a una estructura compleja rodeada por diferentes huesos que presentan variación en cuanto a su forma en relación a las matrices funcionales asociadas a ellos. Si bien estos resultados demuestran la aproximación funcional, en conjunto con la correlación con las variables ecológico-comportamentales, ayudan a comprender mejor los mecanismos responsables de la variación ósea observada; se debe hacer hincapié en que la variación presente la sincondrosis esfeno-occipital responde a la ontogenia particular de cada subfamilia y posiblemente de cada especie, por lo que conocer las trayectoria de crecimiento al interior de cada una enriquecería a la discusión de resultados.

-Los hallazgos aquí presentados reiteran la importancia de la selección de rasgos para interpretar la taxonomía de los fósiles, ya que la covariación entre estructuras anatómicas y las covariables ecológico-comportamentales, puede afectar a los fenotipos comúnmente utilizados para diferenciar las especies de primates fósiles.

-Se sugiere que el prognatismo exhibido en el módulo nasal del esplanocráneo, es consecuencia de la necesidad de los diferentes géneros *Papionini* de adaptarse a hábitats inhóspidos y tipos de organización masiva. A la vez que, una configuración poco prognática, implica una menor superficie mucosa; que se asocia con el flujo de aire y con las condiciones térmicas poco cambiantes en el bosque tropical, no obstante, también se asocia a un tipo de organización masiva.

-Los patrones de la covariación del módulo nasal del esplanocráneo, difieren considerablemente entre los monos del viejo mundo; a pesar de su cercanía filogenética. No obstante, es necesario realizar comparaciones a nivel de género en

cuanto a la forma del módulo nasal del esplanocráneo y las covariables ecológico-comportamentales.

-Respecto al esplanocráneo, el módulo nasal covaría conforme al comportamiento social, distinguiéndose porque los rasgos faciales no están sólo sujetos a la ecología, sino que existe una correlación entre comportamiento y forma.

-Este estudio propone que los cambios en el módulo visual del esplanocráneo, se encuentran en la superficie ósea que conforma al margen y el piso orbital (maxilar).

-Se ha planteado la hipótesis de que las restricciones genéticas, de desarrollo y funcionales en el cráneo pueden conducir a la evolución de morfologías más extremas a lo largo de caminos de menor resistencia, tal sería el caso de *Papionini* [Klingenberg, 2010]. Ya que existe una correlación entre la morfología del módulo visual del esplanocráneo y el tipo de locomoción y hábitat, e igualmente existen diferencias morfológicas en el módulo visual de las subfamilias aquí estudiadas, estas morfologías se deben a fuerte selección que imponen las variables ecológico-comportamentales.

-El prognatismo es el rasgo morfológico que más influye sobre la morfología de ambas normas. Esto coincide con lo propuesto por Moss, quien argumentó que la expansión volumétrica de los espacios oro-naso-faríngeos, son el agente morfológico de crecimiento primario que más afecta la configuración facial de los primates [Moss, 1973].

8 VIII Bibliografía

- Abernethy, K.A., White, L.J.T. y Wickings, E.J. (2002). Hordes of mandrills (*Mandrillus sphinx*): Extreme group size and seasonal male presence. *J. Zool.* 258, 131–137.
- Acosta-Izquierdo L., Parra-Fuentes F.A., Mora-Salazar J.A, Tramonyini-Jens C. (2016). Anatomía de la arteria carótida interna en agioTC y angioresonancia. *Rev.Medica.Sanitas* 19 (1): 50-55, 2016.
- Alfaro, J.W.L., Silva, J.D.E., Rylands, A.B., 2012. How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *Am. J. Primatol.* 74, 273–286.
- Allman, J. M. (1999). *Evolving brains* (No. 68). Scientific American Library.
- Anaya-Huertas, C. (2007). producen copias directas de su material genético. Dichas copias son colocadas en una envoltura compleja, que ella misma contribuye a construir y que solemos Ila. *Encuentro: humanos, naturaleza, primates*, 27.
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A. y Schaik, C. P. V. (2008). Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627-654.
- Aureli, F. (2011). Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, 120(11), 1608-1617.
- Baker, J., y Venditti, C. (2019). Rapid change in mammalian eye shape is explained by activity pattern. *Current Biology*, 29(6), 1082-1088.
- Barnetti A.A., Pinto L.P., Bicca-Marques J.C., Ferrari S.F., Gordo M., Guede G.P., Lopes M.A., Opazo J.C., Port-Carvalho M., Rodrigues dos Santos R., Soares R.F., Spironello W.R., Vaiga L.M., Viera M. T y Boyle S.A. (2012). A proposal for the common names for species of Chiropotes (Pitheciinae: Primates). *Zootaxa* 3507: 79–83
- Barrickman, N. L., Bastian, M. L., Isler, K., y van Schaik, C. P. (2008). Life history costs and benefits of encephalization: a comparative test using data from long-term studies of primates in the wild. *Journal of human evolution*, 54(5), 568-590.
- Benítez, H. A., y Püschel, T. A. (2014). Modelando la varianza de la forma: morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology*, 32(3), 998-1008.

Berkovitz B. y Shellis P. (2018) *Primates*. En: *The Teeth of Mammalian Vertebrates*.

Bookstein, F. L. (1991). Thin-plate splines and the atlas problem for biomedical images. In *Biennial international conference on information processing in medical imaging* (pp. 326-342). Springer, Berlin, Heidelberg.

Bugge, J. (1980). Comparative anatomical study of the carotid circulation in New and Old-World primates. In *Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift* (pp. 293-316). Springer, Boston, MA.

Buikstra, J. E. y Ubelaker D. H. (1994). Standards for Data Collection from Human Skeletal Remains. Arkansas Archaeological Survey Research Series N° 44, Arkansas.

Bustillos-García C. y Sánchez-Simón G. (2020). Tesis de Licenciatura: Ancestro común de la familia Atelidae.

Camargo-Acosta E. (2009). Tesis de licenciatura: Análisis filogenético de diferentes especies del género *Aotus*, utilizando en gen mitocondrial citocromo II oxidasa.

Cardini, A., Jansson, A. U., y Elton, S. (2007). A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *Journal of Biogeography*, 34(10), 1663-1678.

Cardini, A., y Elton, S. (2007). Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology*, 126(2), 121-134.

Cardini, A., y Polly, P. D. (2013). Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature communications*, 4(1), 1-7.

Cartmill M. (1974). Pads and claws in arboreal locomotion. New York: Academic Press. pp.45-83.

Cartmill M. (1980). Morphology, function, and evolution of the anthropoid postorbital septum. New York: Plenum Press.

Cartmill, M. (1992). New views on primate origins. *Evolutionary anthropology: Issues, news, and reviews*, 1(3), 105-111.

Cawthon-Lang K.A. (2006). Primate Factsheets: Muriqui (*Brachyteles*) Taxonomy, Morphology and Ecology [En línea]. Disponible en: <http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/muriqui>.

Cheverud J. (1996). Developmental Integration and the Evolution of Pleiotropy. *American Zoologist*. (36) 1:44–50.

Cheverud, J. (1982). Phenotypic, genetic and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 36 (3), 499-516.

Chivers, D.J., Hladik, C.M., 1980. Morphology of the gastrointestinal tract in primates: comparisons with other mammals in relation to diet. *J. Morphol.* 166, 337–386.

Cole M.M. (1986) *The savannas. Biogeography and geobotany.* Academic Press, London, 438

Collard, M., y O'Higgins, P. (2001). Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face. *Evolution y Development*, 3(5), 322-331.

Costello R.K., Dickinson C., Rosenberger A.L., Boinski S., Szalay F.S. (1993) Squirrel Monkey (Genus *Saimiri*) Taxonomy. En: Kimbel W.H., Martin L.B. (eds) *Species, Species Concepts and Primate Evolution.* Advances in Primatology. Springer, Boston, MA.

Curtis, D. J., y Rasmussen, M. A. (2006). The evolution of cathemerality in primates and other mammals: a comparative and chronoecological approach. *Folia Primatologica*, 77(1-2), 178-193.

Defler T.R. (1979). On the ecology and behavior of *Cebus albifrons* in eastern Colombia: II. Behavior. *Primates* 20:491–502.

Defler T. (1999). Locomotion and Posture in *Lagothrix lagothrica*. *Folia Primatologica*. 70:313-327.

Defler T. (2003). Familia Cebidae (Maicerros), Monos ardilla. Género *Saimiri*. *Primates de Colombia*. Leticia: Panamericana formas e impresos S.A. pp.241-253

Di Fiore A. y Campbell C. (2001). The atelines: variation in ecology, behaviour, and social organization. En: *Primates En perspective.* Campbell. CJ, Fuentes. A, et al., editors. Oxford: Oxford University Press.

Dressino, V., y Pucciarelli, H. M. (1996). Efecto nutricional sobre el crecimiento craneofacial de *Saimiri sciureus* (Cebidae). *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 1.

Dunn J.C., Halenar L., Davies T.G., Cristobal-Azkarate J., Reby D., Dengg S., Tecumseh-Fitch W. y Knapp A.L. (2015). Evolutionary trade-off between vocal tract and testes dimensions in howler monkeys. *Current Biology* 25, 2839-2844

Fernandez-Duque E. (2012). Owl monkeys *Aotus* spp in the wild and in captivity. *Int. Zoo Yb.* 46: 80–94

Fleagle J y Mittermeier R. (1980). Locomotor behavior, body size and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology.* 52:301-314.

Fleagle J, Christopher C., Gilbert A., Baden L. (2016). Comparing primate crania: The importance of fossils. *American Journal of Physical Anthropology* 1-17

Fleagle J. y Lieberman D. E. (2015) Major transformations in the Evolution of primates Locomotion. En: *Great Transformations in Vertebrate Evolution*. Editado por Kenneth P. Dial, Neil Shubin, Elizabeth L. Brainerd.

Fleagle, J. (2013), *Primate Adaptation and Evolution* (3ra. ed.), Nueva York, Academic Press.

Fleagle, J. (2010). Primate cranial diversity. *American Journal of Physical Anthropology* 142, 565-578

Fleagle, J. y Gilbert, C. (2006). The biogeography of primate evolution: the role of plate tectonics, climate, and chance. In *Primate biogeography* (pp. 375-418). Springer, Boston, MA.

Fleagle J.G. y Seiffert E.R. (2017). *The Nervous Systems of Non-Human Primates*

Fragaszy D.M., Visalberghi E., y Fedigan L.(2004). *The complete capuchin: the biology of the genus Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press.

Frost, S. R., Marcus, L. F., Bookstein, F. L., Reddy, D. P., y Delson, E. (2003). Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied papionins (primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 275(2), 1048-1072.

Garber P.A. (1992). Vertical Clinging, Small Body Size, and the Evolution of Feeding Adaptations in the Callitrichinae. *American Journal of Physical Anthropology.* 88:469-482.

Garber P.A, Rosenberger A.L., Norconk M.A. (1996). Marmoset misconceptions. En: Norconk M.A., Rosenberger A.L., Garber P.A., editores. Adaptive radiations of Neotropical primates. New York: Plenum Press. p 87–95.

Gilbert, C. C., Frost, S. R., Pugh, K. D., Anderson, M., y Delson, E. (2018). Evolution of the modern baboon (*Papio hamadryas*): A reassessment of the African Plio-Pleistocene record. *Journal of Human Evolution*, 122, 38-69.

Gregory T. y Bowler M. (2012). Male-Male Affiliation and Cooperation Characterize the Social Behavior of the Large-Bodied Pitheciids, Chiropotes and Cacajao: A Review. *American Journal of Primatology*. 1-11

Gron K.J. (2010). Primate Factsheets: Woolly monkey (*Lagothrix*) Taxonomy, Morphology, y Ecology [En Línea]. Disponible en: http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/woolly_monkey/taxon>.

Grooves C. (2017) *Primates (Taxonomy)*, The international Encyclopedia of Primatology. Editado por Agustin Fuentes John Wiley e Sons, Inc.

Hamilton, C. R., y Vermeire, B. A. (1988). Complementary hemispheric specialization in monkeys. *Science*, 242(4886), 1691-1694.

Harris, E. E. (2000). Molecular systematics of the Old-World monkey tribe Papionini: analysis of the total available genetic sequences. *Journal of human evolution*, 38(2), 235-256.

Harrison M. L. y Tardif S. D. (1994). Social implications of gummivory in marmosets. *American Journal of Physical Anthropology*. 95(4): 399–408

Hartwig W.C. (1995). Effect of life history on the squirrel monkey (*Platyrrhini Saimiri*) cranium. *Am. J. Phys. Anthropol.* 97, 435–449.

Heesy C.P. y Ross C.F. (2001) Evolution of activity patterns and chromatic vision in primates: morphometrics, genetics and cladistics. *J. Hum. Evol.* 40, pp.111–149

Heesy, C. P. (2008). Ecomorphology of orbit orientation and the adaptive significance of binocular vision in primates and other mammals. *Brain, Behavior and Evolution*, 71(1), 54-67.

Heesy, C.P., Ross, C.F., Demes, B. (2005). Oculomotor stability and the functions of the postorbital bar and septum. En: Ravosa., M., Dagosto, M. (Eds.) *Primate Origins: Adaptations and Evolution*. Kluwer Academic/ Plenum Publishers, New York.

Herbert-Mainero, A. (2018). Tesis de Licenciatura: Ecomorfología y comportamiento posicional de primates neotropicales: análisis comparativo de la prensilidad en las vértebras caudales

Hershkovitz P. (1977). *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*, vol. 1, Chicago, The University of Chicago Press.

Hershkovitz P. (1990). Titis, New World monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary taxonomic review. *Fieldiana, Zoology, New Series* (55): 1–109.

Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships, and social structure. *Man*, 1-17.

Hoffmann J.N.; Montag A.G.; Dominy N.J. (2004). Meissner corpuscles and somatosensory acuity: the prehensile appendages of primates and elephants. *The Anatomical Record* 281 A, pp.1138-47.

Jacobs, R. A. (1999). Optimal integration of texture and motion cues to depth. *Vision research*, 39(21), 3621-3629.

Holzman, B. A. (2008). *Tropical forest biomes*. Greenwood.

Isbell, L.A. (2009). *The Fruit, the Tree, and the Serpent: Why We See So Well*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Iurck M., Nowak M., Costa L., Mendes S. y Ford S. (2013). Feeding and resting postures of wild northern Muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*. 75(1):74-87.

Izawa K. (1979). Foods and feeding behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates* 20:57–76.

Johnson R.W. y Tothill J.C. (1985) Definition and broad geographical outline of savanna lands. En: Tothill JC, Mott // (eds) *Ecology and management of the world's savannas*. Australia Academy.Sci, Canberra, pp 1-13

Joosten, G. G., Gould, M. M., Anzelmo, M., Rozzi, F. R., ySardi, M. L. (2018). Ontogenia de las órbitas en *Pan troglodytes*: implicancias estructurales y funcionales. *Revista del Museo de La Plata*.

Kaas J.H. (2008). The evolution of the complex sensory and motor systems of the human brain. *Brain Research Bulletin*. 75:384-90.

Kawamura, S., Hiramatsu, C., Melin, A. D., Schaffner, C. M., Aureli, F., y Fedigan, L. M. (2012). Polymorphic color vision in primates: evolutionary considerations. In *Post-genome biology of primates* (pp. 93-120). Springer, Tokyo.

Kirk E. (2013). Characteristics of crown primates. *nature education knowledge* 4(8) [En línea]. Disponible en: <http://www.nature.com/scitable/knowledge/library/characteristics-of-crown-primates-105284416>. Acceso: [18 de octubre de 2020].

Kirk, E.C., (2006). Effects of activity pattern on eye size and orbital aperture size in primates. *J. Hum. Evol.* 51, 159–170.

Kirkpatrick, R.C. (2010). The Asian colobines: diversity among leaf-eating monkeys. In *Primates in Perspective*, 2nd edition. ed. Campbell, C. J., Fuentes, A. et al. New York: Oxford University Press.

Klingenberg C.P (2013). "Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes" *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 24(1):15–24

Klingenberg, C. P. (2008), "Morphological integration and developmental modularity", *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, (39) 115-132.

Klingenberg, C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: Tools for evaluating a-priori hypotheses. *Evol. Dev.*, 11(4):405-21.

Klingenberg, C. P. (2011), "Moprho J: An integrated software package for geometric morphometrics", *Molecular Ecology Resources* (11) 353-357.

Köppen W. (1900) Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. (Schluss). *Geographische Zeitschrift*. 6. Jahrg., 12. H. (1900), pp. 657-679.

Kronfeld-Schor N. y Dayan T (2003). Partitioning of Time as an Ecological Resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 34, pp. 153-181.

Kummer, H. 1971. *Primate Societies: Group Techniques of Ecological Adaptation*. Piscataway: Aldine.

Leakey, M., Grossman, A., Gutiérrez, M., y Fleagle, J. G. (2011). Faunal change in the Turkana Basin during the late Oligocene and Miocene. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 20(6), 238-253.

Lawrence J. M. y Cords M. (2012) Old World Monkeys. *Nature Education Knowledge* 3(7):13.

Lemelin P. (1995). Comparative and functional myology of the prehensile tail in new world monkeys. *Journal of Morphology*.224(3):351-368.

Lieberman D. (2011), "Integration of the head during fetal and postnatal growth", en Lieberman D. *The Evolution of the Human Head*, Estados Unidos, Harvard University Press.

Lieberman D. (2011), *The Evolution of the Human Head*, Londres, The Belknap press of Harvard University Press.

Lieberman, D. E.; C. F. Ross y M. J. Ravosa. (2000). Ontogeny, Function and Integration. *American Journal of Physical Anthropology*, (43) pp. 117-169.

Madden D, Madden E y Madden S. 2015. Rain forest and movement ecology of neotropical primates. *Peer J Pre-Prints*. pp. 0-26.

Lynch-Alfaro J.W., Boubli J.P., Olson L.E., Di Fiore A., Wilson B., Gutierrez-Espeleta G.A., Chiou K.L., Schulte M., Neitzel S., Ross V., Schwochow D., Nguyen M.T.T., Farias I., Janson C.H., Alfaro M.E. (2012). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *J Biogeography* 39:272– 288.

Madden D, Madden E y Madden S. 2015. Rain forest and movement ecology of neotropical primates. *Peer J Pre-Prints*. pp. 0-26.

Maier W. (1983). Morphology of the Interorbital Region of *Saimiri sciureus*. En: *Folia Primatologica*. 41(3-4), 277-303

Medina E, Huber O (1994) The role of biodiversity in the functioning of savanna ecosystems. En: Solbrig OT, van Emden HM, van Oordt PGWJ (eds) *Biodiversity and global change*. CAB Int, Wallingsford, pp 141-160

Michael G (2001) *Tropical Rainforest* [En línea]. Disponible en: www.blueplanetbiomes.org/rainforest.htm. Acceso: [octubre de 2020].

Milton, K. (1980) *The foraging strategy of howler monkeys: A study of primate economics*. New York: Columbia University Press.

Mittermeier R.A., Rylands A.B. y Wilson, D.E. (2013). *The Mammals of the World, Part 3: Primates*. Barcelona: Lynx Editions.

Mitteroecker, P., y Bookstein, F. (2008). The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(4), 943-958.

Mittermeier R. A. y van Roosmalen M. G. M. (1981). Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys. *Folia Primatol* 36: 1–39.

Monson, T. A. (2020). Patterns and magnitudes of craniofacial covariation in extant cercopithecids. *The Anatomical Record*, 303(12), 3068-3084.

Moss M. 1973. A functional cranial analysis of primate craniofacial growth. *Symposia of the IVth International Congress of Primatology* 3:191–208.

Moss M. y Young R. (1960). A functional approach to craniology. *Amer. J. Physical Anthropology*, 18:281-292.

Moss-Salentijn, L. (1997). Melvin L. Moss and the functional matrix. *Journal of dental research*, 76(12), 1814-1817.

Muñoz García, J. A., y Amón Uribe, I. (2013). Técnicas para detección de outliers multivariantes.

Otoni E.B. e Izar P.(2008). Capuchin monkey tool use: overview and implication. *Evol. Anthropol.* 17, 171–178.

Napier J.R. (1980). *Hands*. New York: Pantheon Books.

Nathans, J. (1987). Molecular biology of visual pigments. *Annual review of neuroscience*, 10(1), 163-194.

Neaux, D., Sansalone, G., Ledogar, J. A., Ledogar, S. H., Luk, T. H., yWroe, S. (2018). Basicranium and face: assessing the impact of morphological integration on primate evolution. *Journal of Human Evolution*, 118, 43-55.

Norconk M.A. (2011). Sakis, Uakaris, and Titi Monkeys. En: Campbell, C., Fuentes, A., MacKinnon, K., Bearder, S., Stumpf, R. (Eds.), *Primates in Perspective*, second ed. Oxford University Press, Oxford, pp. 122–139.

Nunn, C. L. 2011, *The comparative approach in evolutionary anthropology and biology*, Estados Unidos. The University of Chicago Press, pp. 1-20, 25-38, 52-74, 280.

Nunn, C. L., y Barton, R. A. (2001). Comparative methods for studying primate adaptation and allometry. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 10(3), 81-98.

Oates, J.F., Whitesides, G.H., y Davies, A.G (1990). Determinants of variation in tropical forest primate biomass: new evidence from West Africa. *Ecology* 71, 328–343.

Pagano, A. S. (2014). *The development and function of the nasopharynx and its role in the evolution of primate respiratory abilities*. City University of New York. Prentice-Hall.

Perelman, P.; W. E. Johnson; C. Roos; H. N. Seuánez; J. E. Horvath; M. A. Moreira, y M. P. C. Schneider (2011), "A molecular phylogeny of living primates" *PLoS genetics*, 7(3).

Porter L.M. (2001). Dietary Differences Among Sympatric Callitrichinae in Northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. *International Journal of Primatology* 22,961–992.

Porter L.M., Sterr S.M. y Garber P.A. (2007). Habitat Use and Ranging Behavior of *Callimico goeldii*. *Int J Primatol* 28,1035–1058.

Prost J. (1965). A definitional system for the classification of primate locomotion. *American Anthropologist*. 67(5):1198-1214.

Püschel, T. (2014). Modularidad e integración morfológica en cráneos humanos: un enfoque morfométrico geométrico. *International Journal of Morphology*, 32(1), 299-304.

Püschel, T. (2014). Modularidad e integración morfológica en cráneos humanos: un enfoque morfométrico geométrico. *International Journal of Morphology*, 32(1), 299-304.

Raum R.L., Sterner K.N., Noviello C.M., Stewart C.B., Disotell T.R., (2005) Catarrhine primate divergence dates estimated from complete mitochondrial genomes: concordance with fossil and nuclear DNA evidence. *Journal of Human Evolution* (48) 3, pp-237-257

Rae, T. C., y Koppe, T. (2003). The term "lateral recess" and craniofacial pneumatization in old world monkeys (Mammalia, Primates, Cercopithecoidea). *Journal of Morphology*, 258(2), 193-199.

Ravosa, M. J., Noble, V. E., Hylander, W. L., Johnson, K. R., yKowalski, E. M. (2000). Masticatory stress, orbital orientation, and the evolution of the primate postorbital bar. *Journal of Human Evolution*, 38(5), 667-693.

Regan, B. C., Julliot, C., Simmen, B., Viénot, F., Charles–Dominique, P., y Mollon, J. D. (2001). Fruits, foliage, and the evolution of primate colour vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1407), 229-283.

Rendall, D., y Di Fiore, A. (2007). Homoplasy, homology, and the perceived special status of behavior in evolution. *Journal of Human Evolution*, 52(5), 504-521.

Rhines C. (2000). *Saimiri sciureus*, Animal Diversity Web. [En Línea]. Disponible en : https://animaldiversity.org/accounts/Saimiri_sciureus/.

Rohlf, J. (1996) "Morphometrics spaces, shape components and the effects of linear transformations", en L. F. Marcus, *Advances in Morphometrics*, pp. 117-129.

Rohlf, J. (1999), "Shape statics. Procrustes superimpositions and tangent spaces", *J. classification*, 16:197-223

Rohlf, F. J., y Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic biology*, 49(4), 740-753.

Rohlf, J. (2017), *tpsDig2 Versión 2.30*. Ecology y Evolution and Anthropology, Stony Brook University, Nueva York.

Rosenberger A.L y Tejedor M.F. (2011) The misbegotten: long lineages, long branches, and the interrelationships of *Aotus*, *Callicebus*, and the saki-uakaris. En:

Rosenberger A.L. (1992) Evolution of feeding niches in New World monkeys. *Am J Phys Anthropol.*; 88:525–562.

Rosenberger A. L. y Strier K. B (1989). Adaptive radiation of the ateline primates, *Journal of Human Evolution*, 18 (7): 717-750

Ross, C. F. (1995). Allometric and functional influences on primate orbit orientation and the origins of the Anthropoidea. *Journal of Human Evolution*, 29(3), 201-227.

Ross, C. (1998). Primate life histories. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 6(2), 54-63.

Ross, C. F., y Kirk, E. C. (2007). Evolution of eye size and shape in primates. *Journal of human evolution*, 52(3), 294-313.

Rylands A.B. (1989) Sympatric callitrichids: The black tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhli*, and the golden-headed lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*. *J. Hum. Evol.* 18:679-695.

Rylands A.B., Coimbra-Filho A.F. y Mittermeier R.A. (2009) The Systematics and Distributions of the Marmosets (*Callithrix*, *Callibella*, *Cebuella*, and *Mico*) and *Callimico* (*Callimico*) (*Callitrichidae*, *Primates*). En: Ford S.M., Porter L.M., Davis

L.C. (eds) *The Smallest Anthropoids. Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer, Boston, MA.

Rylands A.B y Mittermeier. 2014. *Primate Taxonomy: Species and Conservation*. *Evolutionary Anthropology* 23:8–10 (2014)

Santini L., Rojas D., Donati G. (2015) Evolving through day and night: origin and diversification of activity pattern in modern primates. *Behavioral Ecology*, Volume 26 3, pp. 789-796

Sardi, M. L. (2017). El método craneofuncional. C. Paschetta; R. González- José, y J. L. Lanat. De como cruzar fronteras en la ciencia. Homenaje a Héctor M. Pucciarelli, Argentina, IPCSH e IIDyPCa, CONICET, pp. 125-153.

Sardi, M. L., Barbeito, J., Anzelmo, M., Rozzi, F. R., y Pucciarelli, H. M. (2008). El cierre de la sincondrosis eseno-basilar y su influencia en la morfología craneofacial. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 10(2), 7-19.

Sarmiento G (1984) *The ecology of neotropical savannas*. Harvard Univ Press, Cambridge. Medina E, Huber O (1994) The role of biodiversity in the functioning of savanna ecosystems. En: Solbrig OT, van Emden HM, van Oordt PGWJ (eds) *Biodiversity and global change*. CAB Int, Wallingsford, pp 141-160

Schmidt M. 2011. Locomotion and postural behavior. *Advances in Science and Research*. 5:23-39.

Setz F. y Gaspar D. de A. (1997). Scent-marking behaviour in free-ranging golden-faced saki monkeys, *Pithecia pithecia chrysocephala*: sex differences and context. *J. Zool., Lond.*, 241: 603–611.

Silk, J. B., y Kappeler, J. M. (2017). Sociality in primates. *Comparative social evolution*, 253.

Sineo L. (2012). The Still under Construction Cercopithecinae Phylogeny. *Journal of Primatology*. (1), pp 1-2

Silva J.S, Jr.(2001). *Especiãõ nos macacos-prego e caiararas, ge^nero Cebus Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae)*. Tesis de doctorado: Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

Singh I. 2009. *Human Osteology*, 3rd edition. Jaypee Brothers Medical Publishers: 350.

Singh I. (2009). *Human Osteology*, 3rd edition. Jaypee Brothers Medical Publishers: 350.

Slice, D. E. (2007). Geometric morphometrics. *Annu. Rev. Anthropol.*, 36, 261-281.

Smith, T. D., Rossie, J. B., y Bhatnagar, K. P. (2007). Evolution of the nose and nasal skeleton in primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 16(4), 132-146.

Smith, T. D., Rossie, J. B., y Bhatnagar, K. P. (2007). Evolution of the nose and nasal skeleton in primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 16(4), 132-146.

Solbrig O.T. (1993) Ecological constraints to savanna land use. En: Young MD, Solbrig OT (eds) *The world's savannas*. Parthenon, Paris, pp 21-48

Sperber G.H. (1989). *Craniofacial Embriology*. 4th edition. Wright. Great Britain.

Strahler A.N. y Strahler A.H. (1997). *Elements of Physical Geography*. John Wiley and Sons.

Strier, K. B. (2009). Seeing the forest through the seeds: mechanisms of primate behavioral diversity from individuals to populations and beyond. *Current Anthropology*, 50(2), 213-228.

Strier, K.B., (2011). *Primate Behavioral Ecology*, fourth ed. Pearson

Struhsaker, T.T., (2010). *The Red Colobus Monkeys*. Oxford University Press.
Sueur, C., King, A. J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., ... y

SurrIDGE, A. K., Osorio, D., y Mundy, N. I. (2003). Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology y Evolution*, 18(4), 198-205.

Sussman, R. W. (1978,). Foraging patterns of nonhuman primates and the nature of food preferences in man. In *Federation proceedings* (Vol. 37, No. 1, pp. 55-60)

Sussman R.W., and Kinzey W.G. (1984). The ecological role of the Callitrichidae: A review. *Am. J. Phys. Anthropol.* 64:419-449.

Sueur, C., King, A. J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C. y Aureli, F. (2011). Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, 120(11), 1608-1617.

Strier K.B. (2011) Conservation. En: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK, Stumpf RM (eds) *Primates in perspective*, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford p 664-675

Sussman R. (2003). *Primate Ecology and Social Structure*, Vol. 2: New World Monkeys, Revised First Edition. Pearson Prentice Hall. pp.142–145

Swedell, L., (2010). African papionins: Diversity of social organization and ecological flexibility. En: Campbell, C., Fuentes, A., MacKinnon, K., Bearder, S., Stumpf, R. (Eds.), *Primates in Perspective*, second ed. Oxford University Press, New York, pp. 241–277.

Swedell, L., Saunders, J., Schreier, A., *et al.* (2011) Female “dispersal” in hamadryas baboons: Transfer among social units in a multilevel society. *Am. J. Phys. Anthropol.* 145, 360–370.

Tattersall, I. (1987). “Cathemeral activity in primates: a definition” *Folia Primat* 49, Volume 24 (1): 15-24

Tejedor M. F. (2013), “Sistematica evolución y paleogeografía de los primates Platyrrhini”, *Revista del Museo de la Plata* 20(176), 20-39.

Tejedor, M. F. y Muñoz-Saba Y. (2013). La sistemática de los platirinos y el registro fósil. En: T. R. Defler, P. R. Stevenson, M. L. Bueno y D. C. Guzmán-Caro (Eds.), *Primates Colombianos en Peligro de Extinción*, (pp. 68-87). Asociación Primatológica Colombiana, Bogotá D. C.

Thorington R.W. (1985)-. *The Taxonomy and Distribution of Squirrel Monkeys (Saimiri)*. En: Rosenblum L.A., Coe C.L. (eds) *Handbook of Squirrel Monkey Research*. Springer, Boston, MA. Volume 24 (1): 15-24

Ting, N., Tosi, A.J., Li, Y., Zhang, Y.P., Disotell, T.R. (2008). Phylogenetic incongruence between nuclear and mitochondrial markers in the Asian colobines and the evolution of the langurs and leaf monkeys. *Mol. Phylogen. Evol.* 46, 466–474.

Toro-Ibacache, M. V., Manriquez Soto, G., y Suazo Galdames, I. (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28(4), 977-990.

Turner T.R. (2017) *The International Encyclopedia of Primatology*. Editado por Agustín Fuentes. JohnWiley and Sons.

van Roosmalen, M.G.M., van Roosmalen, T., Mittermeier, R.A., (2002). A taxonomic review of the titi monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashi*, from Brazilian Amazonia. *Neotropical Primates* 10 (Sppl.), 1–53.

Villalobos-Leiva, A. y Benítez, H. A. (2020). Morfometría geométrica y sus nuevas aplicaciones en ecología y biología evolutiva. Parte 2. *International Journal of Morphology*, 38(6), 1818-1836.

Vorobyev, M. (2004). Ecology and evolution of primate colour vision. *Clinical and Experimental Optometry*, 87(4-5), 230-238.

Wang, X.P., Yu, L., Roos, C. (2012). Phylogenetic relationships among colobine monkeys revisited: new insights from analyses of complete mt genomes and 44 nuclear non-coding markers. *PLoS One* 7, e36274.

West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.

Williams L. y Glasgow M. (2000). Squirrel Monkey behavior in research. *Journal*, Volume 41: 1, pp 26–36.

White, T., M. Black, y P. Folkens. (2012). *Human Osteology*, (3ra. ed.). Elsevier Academic Press.

Whitehead P., W. Sacco, y S. Hochgraf.(2005). *A photographic Atlas for Physical Anthropology*, Morton Publishing Company, Estados Unidos de América.

Wright P.C. (1989). The nocturnal primate niche in the New World. *J. Hum. Evol.* 18, 635–658.

Wright B.W., Wright K.A, Chalk J., Verderane M.P., Fragaszy D., Visalberghi E., Izar P., Ottoni E.B., Constantino P., Vinyard C. (2009). Fallback foraging as a way of life: using dietary toughness to compare the fallback signal among capuchins and implications for interpreting morphological variation. *Am J Phys Anthropol* 140:687–699.

Yamashita, N., Stoner, K. E., Riba-Hernández, P., Dominy, N. J., y Lucas, P. W. (2005). Light levels used during feeding by primate species with different color vision phenotypes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58(6), 618-629.

Yeager, C. P., y Kirkpatrick, R. C. (1998). Asian colobine social structure: ecological and evolutionary constraints. *Primates*, 39(2), 147-155.

Yokoyama, S. (2000). Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Progress in retinal and eye research*, 19(4), 385-419.

Youlatos D. (2008). Locomotion and positional behavior of spider monkeys. En: C.J. Campbell, ed. *Spider Monkeys: behavior, ecology, and evolution of the genus Ateles*. Cambridge University Press, pp.185-210.

Youlatos D, Kowalewski M, Garber P y Cortés-Ortiz L. (2015). New challenges in the study of Howler monkey anatomy, physiology, sensory ecology, and evolution: Where we are and where we need to go? En: Kowalewski M. editor. *Howler Monkeys: adaptive radiation, systematics, and morphology*, Springer. pp. 403-416.

Zelditch, M. (2004) *Geometric Morphometrics for Biologists: A primer* (2da. ed.), Estados Unidos, Elsevier Academic Press, pp. 23-50.

Zelditch, M.; D. Swiderski, y D. Sheets (2012). Landmarks and semilandmarks, en

Zinner D, Wertheimer J, Liedigk R, Goeneveld L.F., Roos C. (2013). Baboon phylogeny as inferred from complete mitochondrial genomes. *Am J Phys Anthropol* 150: 133-140.

Zinner, D., Grueter, C. C., Matsuda, I., Zhang, P. (2012). Multilevel societies in primates and other mammals: introduction to the special issue. *International Journal of Primatology*, 33(5), 993-1001.

Anexo I Clasificadores de etiqueta

CARÁCTER-NORMA	DÉCIMO CARÁCTER-HÁBITAT
<p>PRIMER CARÁCTER-INFRAORDEN</p> <p>P C</p>	<p>B: bosque trópic S:sabana G:galería</p>
<p>SEGUNDO Y TERCERO CARÁCTER-SUPERFAMILIA</p> <p>ce: Cercopithecidae pi: Pitheciidae cb: Cebidae at: Atelidae</p>	<p>UNDÉCIMO Y DUOCÉCIMO Y CARÁCTER-LOCOMOCIÓN</p> <p>ar: cuadrupedalismo arborícola tr: cuadrupedalismo terrestre sa: saltador al:alpinismo sb: semibraquiador</p>
<p>CUARTO Y QUINTO CARÁCTER EN NÚMERO-SUBFAMILIA</p> <p>01.cercopithecinae 02.colobinae 03.pitheciinae 04.callicebinae 05.allouatinae 06.atelinae 07.cebinae 08.saimirinae 09.aotinae 10.callithrichinae</p>	<p>DECIMOTERCERO CARACTER-TIPO DE VISIÓN</p> <p>1.Tricromía rutinaria 2.Tricromía alélica 3.Monocromática</p>
<p>SEXO CARÁCTER-TRIBU</p> <p>0.Ninguna 1.Papionini 2.Cercopithecini 3.Colobini 4.Presbytini</p>	<p>DECIMOCUARTO CARÁCTER-GUIÓN</p> <p>DECIMOSEXTO, DECIMOSÉPTIMO Y DECIMOCTAVO CARÁCTER - NÚMERO DE INDIVIDIO</p> <p>01 02 03 04</p>
<p>SÉPTIMO CARÁCTER-SEXO</p> <p>F: femenino M: masculino</p>	

<p>OCTAVO CARÁCTER-PATRÓN DE ACTIVIDAD</p> <p>d: diurno n: nocturno</p> <p>NOVENO CARÁCTER-DIETA</p> <p>1.Frugívoro 2.Insectívoro 3.Folívoro 4.Omnívoro 5.Herbívoro</p>	
---	--

No se agregó la etiqueta *tipo de organización social* como parte del ID de la etiqueta, pero sí como covariable ecológica.

Tipo de organización social

- 1) Parejas
- 2) Uni mach
- 3) Multimacho-multihembra
- 4) Hordas
- 5) Fusión-fisión

Anexo II Base de datos

Norma Frontal

No. Individuo	ID o etiqueta	No. de individuo en colección	Institución	Tipo de organización social
1.	Cce011Fd1Bar1-077	493	KUPRI	2
2.	Cce011Fd1Bar1-078	503882	USNM	2
3.	Cce011Fd1Gtr1-087	162	KUPRI	3
4.	Cce011Fd1Gtr1-053	49	KUPRI	3
5.	Cce011Fd1Gtr1-054	86	KUPRI	3
6.	Cce011Fd1Gtr1-055	1241	MCPA	3
7.	Cce011Fd1Gtr1-056	1725	MCPA	3
8.	Cce011Fd1Gtr1-079	47	KUPRI	3
9.	Cce011Fd1Gtr1-081	74	KUPRI	3
10.	Cce011Fd1Gtr1-082	76	KUPRI	3
11.	Cce011Fd1Gtr1-089	164	KUPRI	3
12.	Cce011Fd1Gtr1-093	180	KUPRI	3
13.	Cce011Fd4Gtr1-094	70	KUPRI	2
14.	Cce011Fd4Gtr1-097	477	KUPRI	2
15.	Cce011Fd4Str1-105	93	KUPRI	4
16.	Cce011Fd4Str1-107	397	KUPRI	4
17.	Cce011Fd4Str1-110	406	KUPRI	4
18.	Cce011Fd4Str1-111	415	KUPRI	4
19.	Cce011Fd4Str1-114	420	KUPRI	4
20.	Cce011Fd4Str1-116	424	KUPRI	4
21.	Cce011Fd4Str1-118	816	KUPRI	4
22.	Cce011Fd4Str1-120	3086	MCPA	4
23.	Cce011Md1Gtr1-080	73	KUPRI	3
24.	Cce011Md1Gtr1-083	156	KUPRI	3
25.	Cce011Md1Gtr1-084	157	KUPRI	3
26.	Cce011Md1Gtr1-085	160	KUPRI	3
27.	Cce011Md1Gtr1-086	161	KUPRI	3
28.	Cce011Md1Gtr1-088	163	KUPRI	3
29.	Cce011Md1Gtr1-090	168	KUPRI	3
30.	Cce011Md1Gtr1-091	169	KUPRI	3
31.	Cce011Md1Gtr1-092	170	KUPRI	3

32.	Cce011Md4Gtr1-095	70	KUPRI	2
33.	Cce011Md4Gtr1-096	476	KUPRI	2
34.	Cce011Md4Gtr1-098	479	KUPRI	2
35.	Cce011Md4Gtr1-099	511	KUPRI	2
36.	Cce011Md4Gtr1-100	1623	MCPA	2
37.	Cce011Md4Gtr1-101	83109	USNM	2
38.	Cce011Md4Str1-106	241	KUPRI	4
39.	Cce011Md4Str1-108	402	KUPRI	4
40.	Cce011Md4Str1-109	404	KUPRI	4
41.	Cce011Md4Str1-112	417	KUPRI	4
42.	Cce011Md4Str1-113	419	KUPRI	4
43.	Cce011Md4Str1-115	423	KUPRI	4
44.	Cce011Md4Str1-117	734	KUPRI	4
45.	Cce011Md4Str1-119	2365	MCPA	4
46.	Cce011Md4Str1-121	5799	MCPA	4
47.	Cce011Md4Str1-122	6441	MCPA	4
48.	Cce011Md5Str1-123	142	MCPA	4
49.	Cce011Md5Str1-124	446	KUPRI	4
50.	Cce012Fd1Bar1-057	51	KUPRI	2
51.	Cce012Fd1Bar1-059	86	KUPRI	2
52.	Cce012Fd1Bar1-060	969	KUPRI	2
53.	Cce012Fd1Bar1-061	1061	KUPRI	2
54.	Cce012Fd1Bar1-063	482	MCPA	2
55.	Cce012Fd1Bar1-066	2206	MCPA	2
56.	Cce012Fd1Bar1-071	45431	USNM	2
57.	Cce012Fd1Gtr1-072	58	KUPRI	3
58.	Cce012Fd1Gtr1-074	967	KUPRI	3
59.	Cce012Fd1Gtr1-076	270440	USNM	3
60.	Cce012Fd2Bsa1-102	137	MCPA	2
61.	Cce012Fd2Bsa1-104	98534	USNM	2
62.	Cce012Md1Bar1-058	53	KUPRI	3
63.	Cce012Md1Bar1-062	1073	KUPRI	3
64.	Cce012Md1Bar1-064	1018	MCPA	3
65.	Cce012Md1Bar1-065	1859	MCPA	3
66.	Cce012Md1Bar1-067	2366	MCPA	3
67.	Cce012Md1Bar1-068	2391	MCPA	3
68.	Cce012Md1Bar1-069	2578	MCPA	3
69.	Cce012Md1Bar1-070	4447	MCPA	3
70.	Cce012Md1Gtr1-073	924	KUPRI	3
71.	Cce012Md1Gtr1-075	4237	MCPA	3
72.	Cce012Md2Bsa1-103	98519	USNM	2
73.	Cce023Fd3Bar1-127	88	KUPRI	2
74.	Cce023Fd3Bar1-128	666	KUPRI	2

Integración morfológica de la región facial (visual y olfativa) en el Orden *Primates*: *Catarrhini* y *Platyrrhini*
 Salazar-Rodríguez A.

75.	Cce023Fd3Bar1-129	670	KUPRI	2
76.	Cce023Fd3Bar1-130	671	KUPRI	2
77.	Cce023Fd3Bar1-132	939	KUPRI	2
78.	Cce023Fd3Bar1-135	2317	MCPA	2
79.	Cce023Fd3Bar1-137	60	KUPRI	3
80.	Cce023Fd3Bar1-138	62	KUPRI	3
81.	Cce023Fd3Bar1-139	95	KUPRI	3
82.	Cce023Fd3Bar1-140	854	KUPRI	3
83.	Cce023Fd3Bar1-141	941	KUPRI	3
84.	Cce023Fd3Gar1-161	853	KUPRI	3
85.	Cce023Md3Bar1-125	33	KUPRI	3
86.	Cce023Md3Bar1-126	55	KUPRI	3
87.	Cce023Md3Bar1-131	938	KUPRI	3
88.	Cce023Md3Bar1-133	510	MCPA	3
89.	Cce023Md3Bar1-134	1042	MCPA	3
90.	Cce023Md3Bar1-136	2317	MCPA	3
91.	Cce023Md3Bar1-142	943	KUPRI	3
92.	Cce023Md3Bar1-143	946	KUPRI	3
93.	Cce023Md3Bar1-144	481795	USNM	3
94.	Cce023Md3Bsa1-162	777331	USNM	3
95.	Cce023Md3Gar1-163	395	MCPA	3
96.	Cce024Fd3Bar1-167	218443	USNM	2
97.	Cce024Fd3Bar1-170	934	KUPRI	2
98.	Cce024Fd3Bar1-171	936	KUPRI	2
99.	Cce024Fd3Bar1-172	1046	KUPRI	2
100.	Cce024Fd3Bar1-173	2136	USNM	2
101.	Cce024Fd3Bar1-174	113174	USNM	2
102.	Cce024Fd3Bsa1-145	97	KUPRI	2
103.	Cce024Fd3Bsa1-146	100	KUPRI	2
104.	Cce024Fd3Bsa1-148	928	KUPRI	2
105.	Cce024Fd3Bsa1-153	1052	KUPRI	2
106.	Cce024Fd3Bsa1-154	1055	KUPRI	2
107.	Cce024Fd3Bsa1-156	1545	MCPA	2
108.	Cce024Md3Bar1-165	268887	USNM	2
109.	Cce024Md3Bar1-166	26888	USNM	2
110.	Cce024Md3Bar1-168	290060	USNM	2
111.	Cce024Md3Bar1-169	2103	USNM	2
112.	Cce024Md3Bar1-175	252777	USNM	2
113.	Cce024Md3Bsa1-147	272	KUPRI	2
114.	Cce024Md3Bsa1-149	445	KUPRI	2
115.	Cce024Md3Bsa1-150	926	KUPRI	2
116.	Cce024Md3Bsa1-151	930	KUPRI	2
117.	Cce024Md3Bsa1-152	1050	KUPRI	2

118.	Cce024Md3Bsa1-155	1057	KUPRI	2
119.	Cce024Md3Bsa1-157	180	MCPA	2
120.	Cce024Md3Bsa1-158	20	MCPA	2
121.	Cce024Md3Bsa1-159	4532	MCPA	2
122.	Cce024Md3Bsa1-160	2790	MCPA	2
123.	Cce024Md3Bsa1-164	2440	MCPA	3
124.	Pat050Fd3Bar1-001	558	KUPRI	3
125.	Pat050Fd3Bar1-002	559	KUPRI	3
126.	Pat050Fd3Bar1-006	965	KUPRI	3
127.	Pat050Fd3Bar1-008	6243	USNM	3
128.	Pat050Fd3Bar1-009	690	MCPA	3
129.	Pat050Fd3Bar1-010	668	MCPA	3
130.	Pat050Md3Bar1-003	560	KUPRI	3
131.	Pat050Md3Bar1-004	561	KUPRI	3
132.	Pat050Md3Bar1-005	961	KUPRI	3
133.	Pat050Md3Bar1-007	169	USNM	3
134.	Pat060Fd1Bar2-037	542	KUPRI	5
135.	Pat060Fd1Bsb2-013	540	KUPRI	5
136.	Pat060Fd1Bsb2-014	546	KUPRI	5
137.	Pat060Fd1Bsb2-015	556	KUPRI	5
138.	Pat060Fd1Bsb2-017	A1175	USNM	5
139.	Pat060Md1Bar2-038	680	MCPA	5
140.	Pat060Md1Bar2-039	1716	USNM	5
141.	Pat060Md1Bar2-040	2442	MCPA	5
142.	Pat060Md1Bsb2-012	1242	KUPRI	5
143.	Pat060Md1Bsb2-016	1766	MCPA	5
144.	Pat060Md1Bsb2-018	1073	MCPA	5
145.	Pat060Md1Bsb2-019	B-4690	MCPA	5
146.	Pcb070Fd4Gar2-031	953	KUPRI	3
147.	Pcb070Fd4Gar2-032	955	KUPRI	3
148.	Pcb070Fd4Gar2-034	1067	KUPRI	3
149.	Pcb070Fd4Gar2-035	2325	MCPA	3
150.	Pcb070Md4Gar2-030	951	KUPRI	3
151.	Pcb070Md4Gar2-033	957	KUPRI	3
152.	Pcb070Md4Gar2-036	2326	MCPA	3
153.	Pcb080Md4Bsa2-045	2360	MCPA	3
154.	Pcb090Fn4Bar3-011	DK_2718	MCPA	1
155.	Pcb100Fd2Bal2-023	14	MCPA	1
156.	pcb100Fd2Bal2-026	2545	MCPA	1
157.	Pcb100Fd2Bal2-029	85	MCPA	1
158.	Pcb100Fd2Bal2-048	15	MCPA	1
159.	Pcb100Fd2Bal2-049	49	MCPA	1

160.	Pcb100Fd2Bal2-050	16	MCPA	1
161.	Pcb100Fd2Bal2-052	2556	MCPA	1
162.	Pcb100Md2Bal2-024	813	MCPA	1
163.	Pcb100Md2Bal2-025	142	MCPA	1
164.	Pcb100Md2Bal2-027	13	MCPA	1
165.	Pcb100Md2Bal2-028	44	KUPRI	1
166.	Pcb100Md2Bal2-041	167	MCPA	1
167.	Pcb100Md2Bal2-042	255	MCPA	1
168.	Pcb100Md2Bal2-046	5836	MCPA	1
169.	Pcb100Md2Bal2-047	141	MCPA	1
170.	Pcb100Md2Bal2-051	689	MCPA	1
171.	Ppi030Fd1Bar2-021	15323	USNM	3
172.	Ppi030Md1Bal2-043	43	KUPRI	1
173.	Ppi030Md1Bal2-044	1500	MCPA	1
174.	Ppi030Md1Bar2-020	0	USNM	3
175.	Ppi040Fd1Bsa2-022	649	MCPA	1

Norma basal

No. Individuo	ID o etiqueta	Institución	No. de individuo en colección	Tipo de organización social
1.	Cce011Fd1Bar1-077	KUPRI	493	2
2.	Cce011Fd1Bar1-078	USNM	503882	2
3.	Cce011Fd1Gtr1-087	KUPRI	162	3
4.	Cce011Fd1Gtr1-053	KUPRI	49	3
5.	Cce011Fd1Gtr1-054	KUPRI	86	3
6.	Cce011Fd1Gtr1-055	MCPA	1241	3
7.	Cce011Fd1Gtr1-056	MCPA	1725	3
8.	Cce011Fd1Gtr1-079	KUPRI	47	3
9.	Cce011Fd1Gtr1-081	KUPRI	74	3
10.	Cce011Fd1Gtr1-082	KUPRI	76	3
11.	Cce011Fd1Gtr1-089	KUPRI	164	3
12.	Cce011Fd1Gtr1-093	KUPRI	180	3
13.	Cce011Fd4Gtr1-094	KUPRI	70	2
14.	Cce011Fd4Gtr1-097	KUPRI	477	2
15.	Cce011Fd4Str1-105	KUPRI	93	4
16.	Cce011Fd4Str1-107	KUPRI	397	4
17.	Cce011Fd4Str1-110	KUPRI	406	4
18.	Cce011Fd4Str1-111	KUPRI	415	4
19.	Cce011Fd4Str1-114	KUPRI	420	4

20.	Cce011Fd4Str1-116	KUPRI	424	4
21.	Cce011Fd4Str1-118	KUPRI	816	4
22.	Cce011Fd4Str1-120	MCPA	3086	4
23.	Cce011Md1Gtr1-080	KUPRI	73	3
24.	Cce011Md1Gtr1-083	KUPRI	156	3
25.	Cce011Md1Gtr1-084	KUPRI	157	3
26.	Cce011Md1Gtr1-085	KUPRI	160	3
27.	Cce011Md1Gtr1-086	KUPRI	161	3
28.	Cce011Md1Gtr1-088	KUPRI	163	3
29.	Cce011Md1Gtr1-090	KUPRI	168	3
30.	Cce011Md1Gtr1-091	KUPRI	169	3
31.	Cce011Md1Gtr1-092	KUPRI	170	3
32.	Cce011Md4Gtr1-095	KUPRI	70	2
33.	Cce011Md4Gtr1-096	KUPRI	476	2
34.	Cce011Md4Gtr1-098	KUPRI	479	2
35.	Cce011Md4Gtr1-099	KUPRI	511	2
36.	Cce011Md4Gtr1-100	MCPA	1623	2
37.	Cce011Md4Gtr1-101	USNM	83109	2
38.	Cce011Md4Str1-106	KUPRI	241	4
39.	Cce011Md4Str1-108	KUPRI	402	4
40.	Cce011Md4Str1-109	KUPRI	404	4
41.	Cce011Md4Str1-112	KUPRI	417	4
42.	Cce011Md4Str1-113	KUPRI	419	4
43.	Cce011Md4Str1-115	KUPRI	423	4
44.	Cce011Md4Str1-117	KUPRI	734	4
45.	Cce011Md4Str1-119	MCPA	2365	4
46.	Cce011Md4Str1-121	MCPA	5799	4
47.	Cce011Md4Str1-122	MCPA	6441	4
48.	Cce011Md5Str1-123	MCPA	142	4
49.	Cce011Md5Str1-124	KUPRI	446	4
50.	Cce012Fd1Bar1-057	KUPRI	51	2
51.	Cce012Fd1Bar1-059	KUPRI	86	2
52.	Cce012Fd1Bar1-060	KUPRI	969	2
53.	Cce012Fd1Bar1-061	KUPRI	1061	2
54.	Cce012Fd1Bar1-063	MCPA	482	2
55.	Cce012Fd1Bar1-066	MCPA	2206	2
56.	Cce012Fd1Bar1-071	USNM	45431	2
57.	Cce012Fd1Gtr1-072	KUPRI	58	3
58.	Cce012Fd1Gtr1-074	KUPRI	967	3
59.	Cce012Fd1Gtr1-076	USNM	270440	3
60.	Cce012Fd2Bsa1-102	MCPA	137	2
61.	Cce012Fd2Bsa1-104	USNM	98534	2
62.	Cce012Md1Bar1-058	KUPRI	53	3

63.	Cce012Md1Bar1-062	KUPRI	1073	3
64.	Cce012Md1Bar1-064	MCPA	1018	3
65.	Cce012Md1Bar1-065	MCPA	1859	3
66.	Cce012Md1Bar1-067	MCPA	2366	3
67.	Cce012Md1Bar1-068	MCPA	2391	3
68.	Cce012Md1Bar1-069	MCPA	2578	3
69.	Cce012Md1Bar1-070	MCPA	4447	3
70.	Cce012Md1Gtr1-073	KUPRI	924	3
71.	Cce012Md1Gtr1-075	MCPA	4237	3
72.	Cce012Md2Bsa1-103	USNM	98519	2
73.	Cce023Fd3Bar1-127	KUPRI	88	2
74.	Cce023Fd3Bar1-128	KUPRI	666	2
75.	Cce023Fd3Bar1-129	KUPRI	670	2
76.	Cce023Fd3Bar1-130	KUPRI	671	2
77.	Cce023Fd3Bar1-132	KUPRI	939	2
78.	Cce023Fd3Bar1-135	MCPA	2317	2
79.	Cce023Fd3Bar1-137	KUPRI	60	3
80.	Cce023Fd3Bar1-138	KUPRI	62	3
81.	Cce023Fd3Bar1-139	KUPRI	95	3
82.	Cce023Fd3Bar1-140	KUPRI	854	3
83.	Cce023Fd3Bar1-141	KUPRI	941	3
84.	Cce023Fd3Gar1-161	KUPRI	853	3
85.	Cce023Md3Bar1-125	KUPRI	33	3
86.	Cce023Md3Bar1-126	KUPRI	55	3
87.	Cce023Md3Bar1-131	KUPRI	938	3
88.	Cce023Md3Bar1-133	MCPA	510	3
89.	Cce023Md3Bar1-134	MCPA	1042	3
90.	Cce023Md3Bar1-136	MCPA	2317	3
91.	Cce023Md3Bar1-142	KUPRI	943	3
92.	Cce023Md3Bar1-143	KUPRI	946	3
93.	Cce023Md3Bsa1-162	USNM	777331	3
94.	Cce023Md3Gar1-163	MCPA	395	3
95.	Cce024Fd3Bar1-167	USNM	218443	2
96.	Cce024Fd3Bar1-170	KUPRI	934	2
97.	Cce024Fd3Bar1-171	KUPRI	936	2
98.	Cce024Fd3Bar1-172	KUPRI	1046	2
99.	Cce024Fd3Bar1-173	USNM	2136	2
100.	Cce024Fd3Bar1-174	USNM	113174	2
101.	Cce024Fd3Bsa1-145	KUPRI	97	2
102.	Cce024Fd3Bsa1-146	KUPRI	100	2
103.	Cce024Fd3Bsa1-148	KUPRI	928	2
104.	Cce024Fd3Bsa1-153	KUPRI	1052	2
105.	Cce024Fd3Bsa1-154	KUPRI	1055	2

106.	Cce024Fd3Bsa1-156	MCPA	1545	2
107.	Cce024Md3Bar1-165	USNM	268887	2
108.	Cce024Md3Bar1-168	USNM	290060	2
109.	Cce024Md3Bar1-169	USNM	2103	2
110.	Cce024Md3Bar1-175	USNM	252777	2
111.	Cce024Md3Bsa1-147	KUPRI	272	2
112.	Cce024Md3Bsa1-149	KUPRI	445	2
113.	Cce024Md3Bsa1-150	KUPRI	926	2
114.	Cce024Md3Bsa1-151	KUPRI	930	2
115.	Cce024Md3Bsa1-152	KUPRI	1050	2
116.	Cce024Md3Bsa1-155	KUPRI	1057	2
117.	Cce024Md3Bsa1-157	MCPA	180	2
118.	Cce024Md3Bsa1-158	MCPA	20	2
119.	Cce024Md3Bsa1-159	MCPA	4532	2
120.	Cce024Md3Bsa1-160	MCPA	2790	2
121.	Cce024Md3Bsa1-164	MCPA	2440	3
122.	Pat050Fd3Bar1-001	KUPRI	558	3
123.	Pat050Fd3Bar1-002	KUPRI	559	3
124.	Pat050Fd3Bar1-006	KUPRI	965	3
125.	Pat050Fd3Bar1-008	USNM	6243	3
126.	Pat050Fd3Bar1-009	MCPA	690	3
127.	Pat050Fd3Bar1-010	MCPA	668	3
128.	Pat050Md3Bar1-003	KUPRI	560	3
129.	Pat050Md3Bar1-004	KUPRI	561	3
130.	Pat050Md3Bar1-005	KUPRI	961	3
131.	Pat050Md3Bar1-007	USNM	169	3
132.	Pat060Fd1Bar2-037	KUPRI	542	5
133.	Pat060Fd1Bsb2-013	KUPRI	540	5
134.	Pat060Fd1Bsb2-014	KUPRI	546	5
135.	Pat060Fd1Bsb2-015	KUPRI	556	5
136.	Pat060Fd1Bsb2-017	USNM	A1175	5
137.	Pat060Md1Bar2-038	MCPA	680	5
138.	Pat060Md1Bar2-039	USNM	1716	5
139.	Pat060Md1Bar2-040	MCPA	2442	5
140.	Pat060Md1Bsb2-012	KUPRI	1242	5
141.	Pat060Md1Bsb2-016	MCPA	1766	5
142.	Pat060Md1Bsb2-018	MCPA	1073	5
143.	Pat060Md1Bsb2-019	MCPA	B-4690	5
144.	Pcb070Fd4Gar2-031	KUPRI	953	3
145.	Pcb070Fd4Gar2-032	KUPRI	955	3
146.	Pcb070Fd4Gar2-034	KUPRI	1067	3
147.	Pcb070Fd4Gar2-035	MCPA	2325	3
148.	Pcb070Md4Gar2-030	KUPRI	951	3

149.	Pcb070Md4Gar2-033	KUPRI	957	3
150.	Pcb070Md4Gar2-036	MCPA	2326	3
151.	Pcb080Md4Bsa2-045	MCPA	2360	3
152.	Pcb090Fn4Bar3-011	MCPA	DK_2718	1
153.	Pcb100Fd2Bal2-023	MCPA	14	1
154.	pcb100Fd2Bal2-026	MCPA	2545	1
155.	Pcb100Fd2Bal2-029	MCPA	85	1
156.	Pcb100Fd2Bal2-048	MCPA	15	1
157.	Pcb100Fd2Bal2-049	MCPA	49	1
158.	Pcb100Fd2Bal2-050	MCPA	16	1
159.	Pcb100Fd2Bal2-052	MCPA	2556	1
160.	Pcb100Md2Bal2-024	MCPA	813	1
161.	Pcb100Md2Bal2-025	MCPA	142	1
162.	Pcb100Md2Bal2-027	MCPA	13	1
163.	Pcb100Md2Bal2-028	KUPRI	44	1
164.	Pcb100Md2Bal2-041	MCPA	167	1
165.	Pcb100Md2Bal2-042	MCPA	255	1
166.	Pcb100Md2Bal2-046	MCPA	5836	1
167.	Pcb100Md2Bal2-047	MCPA	141	1
168.	Pcb100Md2Bal2-051	MCPA	689	1
169.	Ppi030Fd1Bar2-021	USNM	15323	3
170.	Ppi030Md1Bal2-043	KUPRI	43	1
171.	Ppi030Md1Bal2-044	MCPA	1500	1
172.	Ppi030Md1Bar2-020	USNM	0	3
173.	Ppi040Fd1Bsa2-022	MCPA	649	1

ANEXO III Análisis preliminares

PCA por norma

Superimposición Procrustes

Para el análisis de los datos computacionales se utilizó el *software* MorphoJ (versión 1.07a), una vez importados los datos y con el propósito de obtener la máxima información de la forma, se realizó un análisis de superposición de Procrustes y un Análisis de componentes Principales para cada una de las normas de la muestra, previo a comprobar las hipótesis de modularidad previamente mencionadas.

Análisis de Superimposición Procrustes

MorphoJ implementa un análisis de superimposición Procrustes completo, en conjunto con una proyección en el espacio tangente al espacio de forma lo que produce un nuevo conjunto de variables de forma que fueron utilizados en análisis posteriores. La información sobre el tamaño de la configuración de los landmarks de cada norma se conservó en el conjunto de datos [Klingenberg, 2019].

Valores atípicos

Después de extraer la información sobre la forma y con el fin de corregir los errores asociados a la digitalización y edición de landmarks (localización u omisión), se realizó un análisis para encontrar los valores atípicos de la muestra (aquellos individuos que se ubican fuera del rango de la distribución normal), para ello MorphoJ dispone de una interfaz específica que calcula la distancia de la forma a la media de cada uno de los individuos. Igualmente el programa calculó la Distancia al cuadrado Malahanobis, esta describe la distancia entre cada individuo y el centro de la muestra. Cuando un individuo se encuentra en el centro de la muestra, la distancia de Mahalanobis es cero y cuando un individuo se encuentra distante del centro muestral la distancia es mayor a cero. Por lo tanto, los datos que se encuentran lejos del centro muestral se consideran valores atípicos o outliers

[Muñoz-García y Amón-Urbe, 2103]. Los valores atípicos se calcularon para cada una de las tres normas. La distancia Malahanobis es un indicador que identifica que tan inusual es un individuo respecto al resto de la muestra [Klingenberg, 2019].

En la figura 1, se representa la distribución acumulativa de las distancias de los especímenes individuales respecto a la forma media de cada norma de la muestra. La curva azul representa la distribución normal multivariada ajustada a los datos muestrales, mientras que la curva roja muestra la distribución de las distancias respecto al conjunto de datos [Klingenberg, 2019]. Estos diagramas deben ser tomados como una guía aproximada de la calidad de los datos.

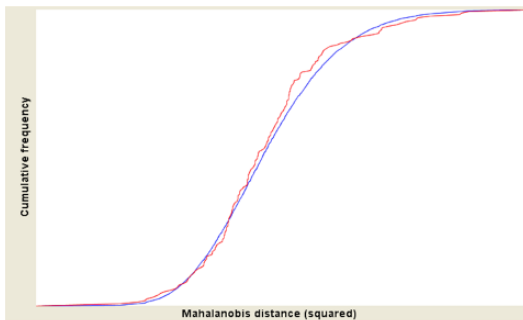


Gráfico 1. Norma frontal

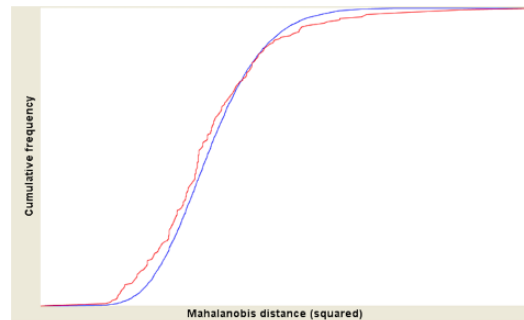


Gráfico 2. Norma lateral

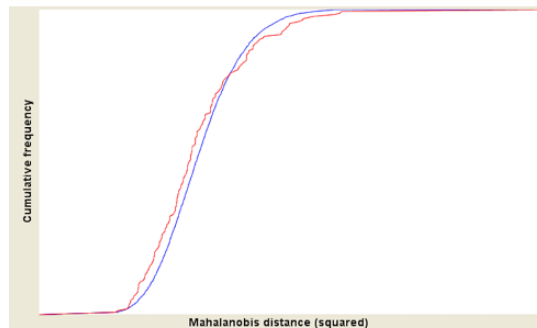


Gráfico 3. Norma basal

Figura 1. Distancias Mahalanobis. En cada norma, la curva roja se desplaza hacia la región superior derecha del diagrama indicando que hay pocos casos atípicos.

Norma frontal-Análisis de componentes principales (PCA)

Una vez identificados los valares atípicos para cada norma y tras haber extraído la información de la forma mediante un ajuste Procrustes, junto con una matriz de covarianza se realizó un análisis de componentes principales (PCA). El análisis indicó un total de 26 componentes principales. Los primeros dos PC de la norma frontal explican el 69.692 % de la varianza total acumulada.

Tabla 1. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, de la norma frontal.

Componente	Eigenvalue	% de Varianza	%Varianza acumulada
1	0.01633334	58.296	58.296
2	0.00319295	11.396	69.692

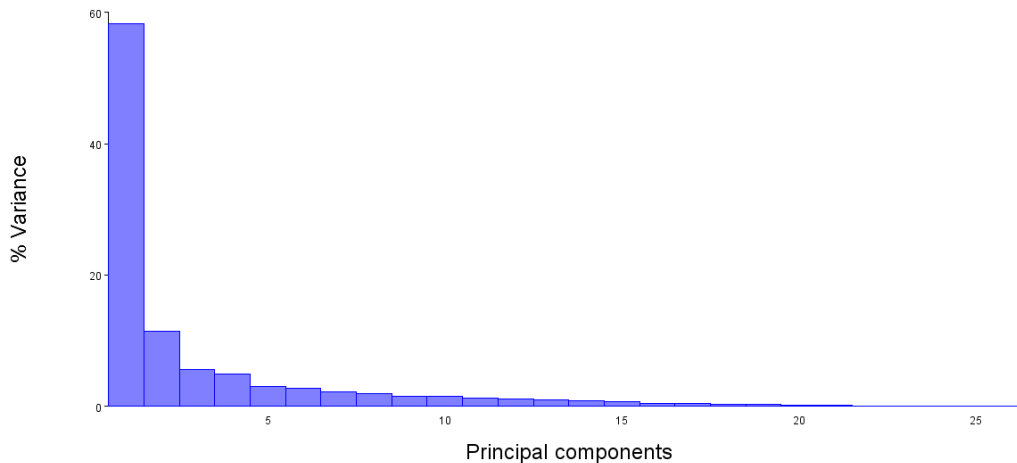


Gráfico 4. Acumulación de los 26 componentes principales.

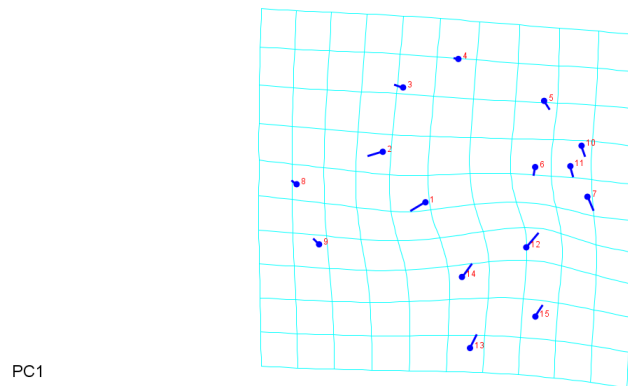


Figura 3. Rejilla de deformación de componente principal 1 para la norma frontal: "Posición y tamaño de la región frontal media"

El primer componente explica el 58.296% de la variación total de la norma frontal. Los puntos que presentan un desplazamiento significativo corresponden a *Dracryon* derecho ,12 (*Rhinion*), 13 (*Nasoespinal*), 14 (*Alare* derecho) y 15 (*Alare* izquierdo). El punto número 7 corresponde a un punto craneométrico par vinculado a la región interorbitaria del orden *Primates*. Por su parte el mayor desplazamiento en la gradilla se observa el conjunto de landmarks 12 , 13, 14 y 15, todos relacionados con la amplitud nasal anterior. De manera individual, el landmark número 12 que corresponde a *Rhinion*, es el punto donde se observa el mayor desplazamiento o variación en la rejilla. *Rhinion* representa la línea media en el extremo inferior de la estructura ósea de la nariz (los huesos nasales) por lo que el landmark se asocia a las diferentes longitudes de los mismos.

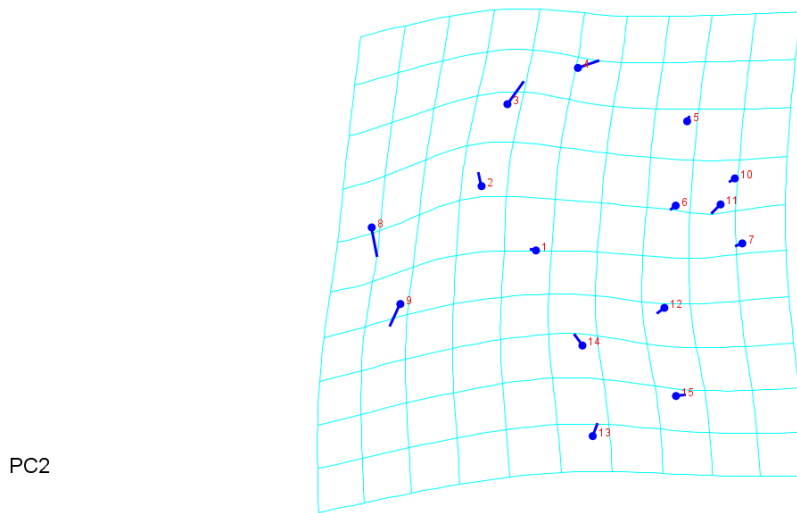


Figura 4. Rejilla de deformación de componente principal 2 para la norma frontal:
“Margen lateral del esplanocráneo”

El segundo el CP2 explica el 11.396% de la variación total de la muestra y en él se observan que los cambios de mayor magnitud de la forma se localizan en los márgenes externos del esplanocráneo. Los landmarks que más desplazamiento presentan son el landmark 3 (sutura orbital) y el landmark 8 (*Jugale*). El landmark 3 representa el margen lateral externo de la cavidad orbitaria y tiende a desplazarse hacia la región superior del cráneo; mientras que *Jugale*, al ser el punto de mayor profundidad de la escotadura entre las apófisis temporal y el proceso frontal del cigomático; tiende a desplazarse hacia la región inferior de la gradilla.

**Componente principal 1: “Posición y tamaño de la región frontal media”
contra componente principal dos : “Margen lateral del esplacnocráneo” CP1
vs CP2**

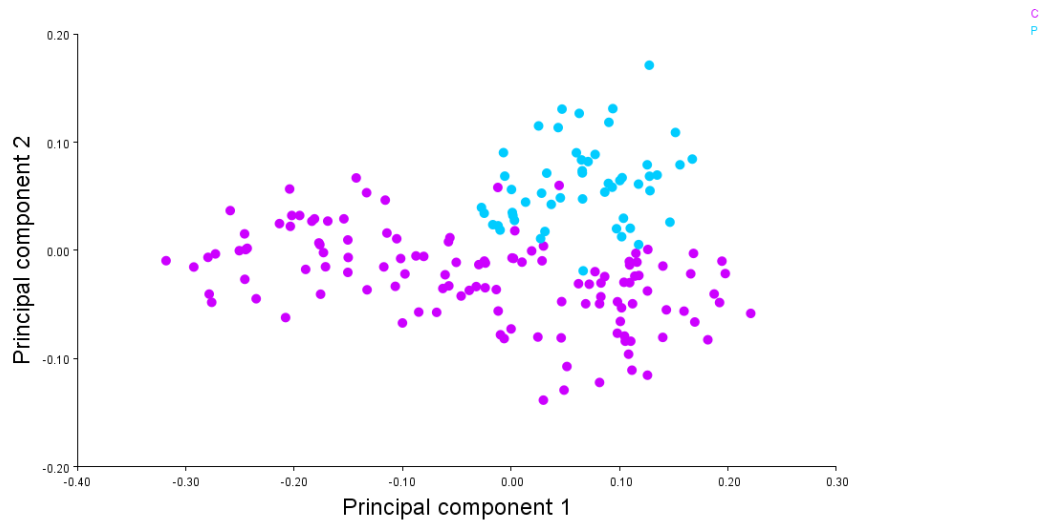


Gráfico 5. Morfoespacio por Infraorden de los CP1 “ Posición y tamaño de la región frontal media” vs. CP2 “Margen lateral del esplacnocráneo”, de la norma frontal. En éste gráfico se utilizó como clasificador el infraorden de los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: *Catarrhini* (C) y *Platyrrhini* (P).

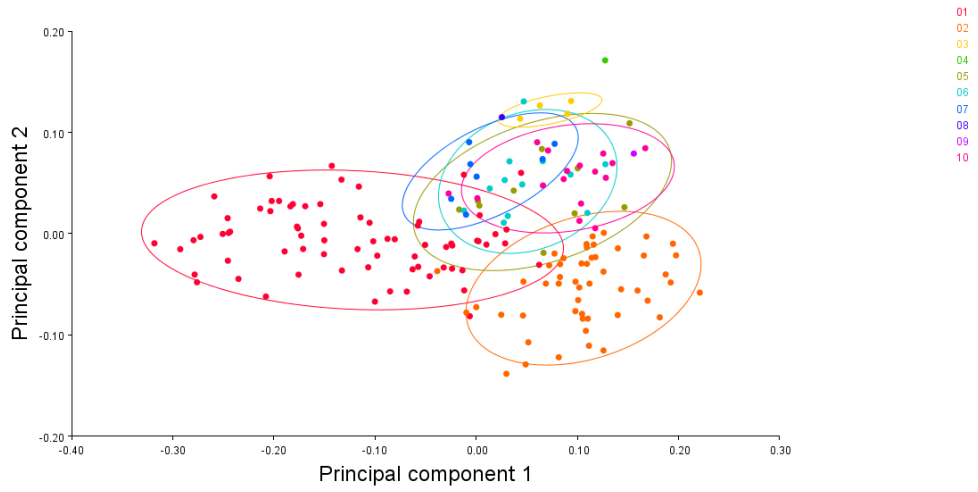


Gráfico 6. Morfoespacio por subfamilia de los CP1 “ Posición y tamaño de la región frontal media” vs. CP2 “Margen lateral del esplanocráneo”, de la norma frontal. Se utilizó como clasificador la subfamilia a la que pertenecen los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: 01. que corresponde a *Cercopithecinae*, 02. *Colobinae*, 03. *Pitheciinae*, 04. *Callicebinae*, 05. *Allouatinae*, 06. *Atelinae*, 07. *Cebinae*, 08. *Saimirinae*, 09. *Aotinae*, 10. *Callithrichinae*.

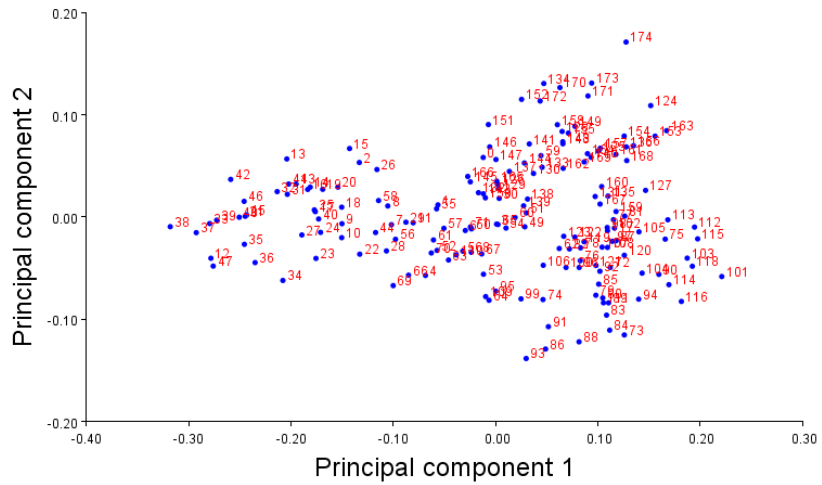


Gráfico 7. Morfoespacio por individuo de los CP1 “ Posición y tamaño de la región frontal media” vs. CP2 “Margen lateral del esplanocráneo”, de la norma frontal. En éste gráfico se utilizó como clasificador el número original de cada individuo en la base de datos para identificar los casos atípicos.

En el morfoespacio de los CP1 vs. CP2 de la norma frontal, la mayoría de los individuos pertenecientes al infraorden *Platyrrhini* se agrupan en la región positiva de ambos componentes, siendo el único caso atípico el individuo 174. Éste individuo pertenece a la subfamilia *Pitheciinae* (gráfico 6).

Mientras que la mayoría de los individuos pertenecientes a *Catarrhini* se localizan en en ambas regiones negativas del eje. Sin embargo, la subfamilia *Colobinae* (gráfico 6) se ubica en la región positiva del CP1, por lo que la distribución de la variación de éste infraorden es más amplia. Los casos atípicos de esta subfamilia, encontrados en la región positiva del CP1 son: el individuo 93 que pertenece a un miembro de la tribu *Colobini* y el punto 101 que miembro de la tribu *Presbytini*.

En contraste el individuo 38, que pertenece al infraorden *Catarrhini*, a la subfamilia *Cercopitheciinae* y a la tribu *Papionini*, es el único caso atípico de este grupo. Cabe señalar que la comprobación de la hipótesis modular que a continuación se presenta, permitirá comprender qué módulos varían y en qué medida se relacionan con factores ecológicos-comportamentales.

Norma lateral-Análisis de componentes principales (PCA)

Para la norma lateral, el análisis indicó un total de 26 componentes principales. Los primeros dos PC de la norma fnateral explican el 73.868 % de la varianza total acumulada.

Tabla 2. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, de la norma lateral.

Componente	Eigenvalue	% de Varianza	%Varianza
1	0.01183934	61.411	61.411
2	0.00240154	12.457	73.868

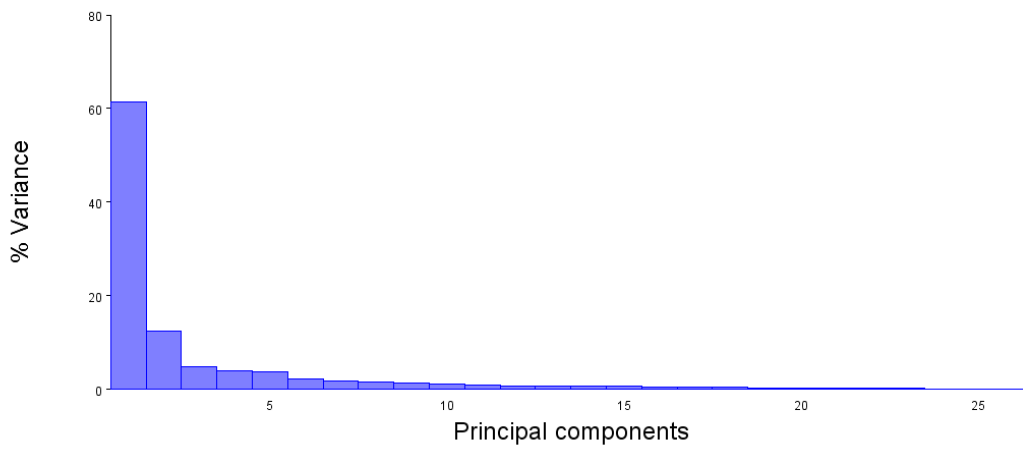


Gráfico 3. Acumulación de los 26 componentes principales.

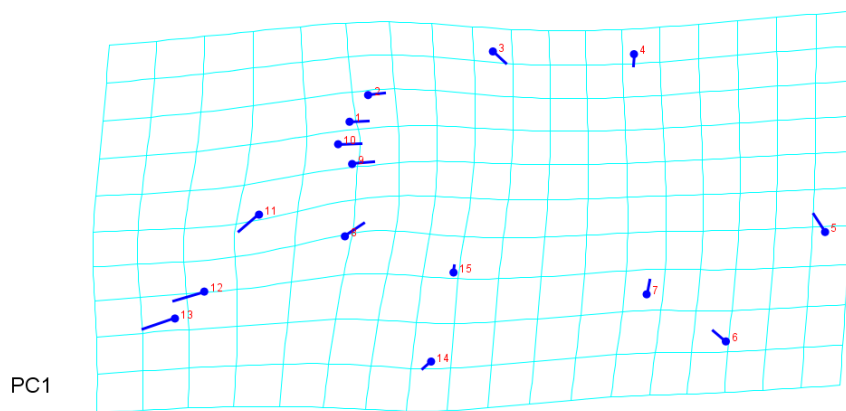


Figura 5. Gradilla de deformación de componente principal 1 para la norma lateral: "Posición y tamaño de la abertura nasal"

El primer componente explica el 61.411% de la variación total de la norma lateral del cráneo. Éste componente agrupa cambios relacionados con el tamaño y posición de la nariz anterior. Por otro lado, también se asocia con el grado de prognatismo de los especímenes pertenecientes a cada infraorden. Los landmarks con mayor variación son el 8 (*Orbital*), 11 (*Rhinion*), 12 (*Nasoespinal*) y 13 (*Porion*); los últimos tres landmarks se ubican en la línea media-inferior del esplanocráneo. El landmark número 8 también presenta variabilidad de forma; sin embargo es el único landmark ubicado en la región superior del rostro. Por su parte *Rhinion* vuelve a presentar una variabilidad significativa en ésta norma, asociándose con las diferentes longitudes de los nasales, desplazándose hacia la región inferior del rostro. En contraste con los puntos *Nasoespinal* y *Porion* que tienden a desplazarse sobre la línea media en la región inferior del esplanocráneo, pero en dirección anterior, lo que se asocia con los diferentes niveles de prognatismo representados en la muestra. Cabe señalar que el esplanocráneo de *Catarrhini* es más prógnata que el de *Platyrrhini*.

Dado que el tamaño y propiedades de la cavidad nasal afectan directamente tanto el flujo del aire durante la inspiración (entrada de aire) y la espiración (salida de aire), como las funciones de acondicionamiento del aire inspirado para evitar que se dañen los tejidos sensibles de la mucosa pulmonar (donde el aire debe estar a temperatura corporal y casi saturado para facilitar el intercambio de gases); y la retención de la humedad durante el proceso de espiración (especialmente en ambientes secos) [**Negus, 1958 y Franciscus y Trinkaus, 1988**]; ésta norma permite dimensionar los cambios en la forma de la región externa de la cavidad nasal; no obstante, observar los cambios al interior de la estructura mediante un corte sagital permitiría obtener una mejor comprensión de la estructura en su totalidad.

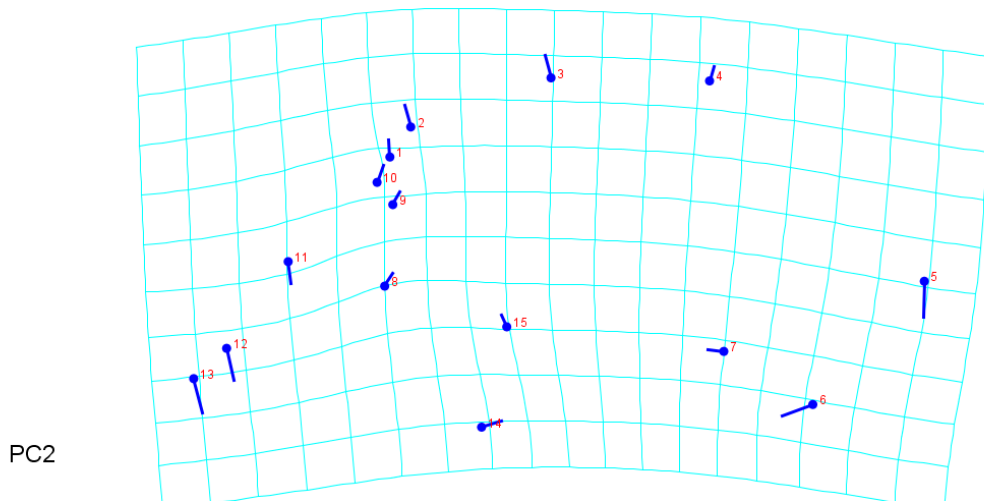
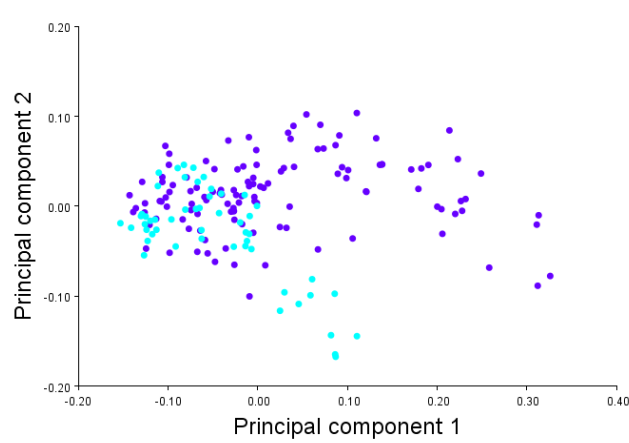


Figura 5. Gradilla de deformación de componente principal 2 para la norma lateral: "Enlargamiento del cráneo"

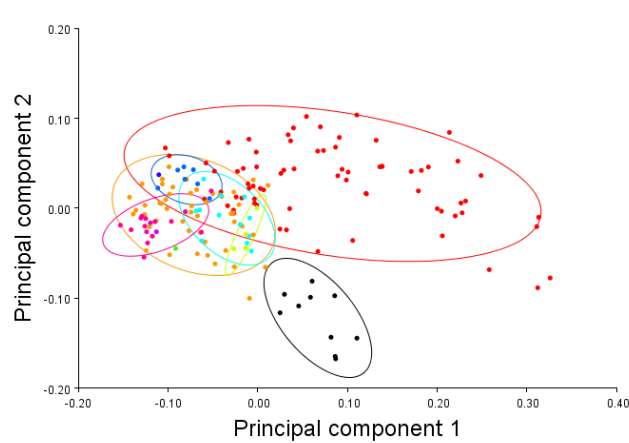
En el segundo componente principal de la norma lateral se observa que los cambios de mayor magnitud se encuentran en los landmarks 5 (*Inion*) y 6 (*Opisto*). Estos landmarks se relacionan con la elongación del neurocráneo, específicamente la elongación del hueso occipital. *Inion* se desplaza hacia la región inferior de la gradilla, mientras que *Opisto* se desplaza sobre la línea media en el margen posterior del foramen magnum.

Inion es un punto de la línea media ectocraneal en la base de la protuberancia occipital externa. La anatomía ósea en esta región es muy variable, con crestas, bultos o proyecciones de hueso.

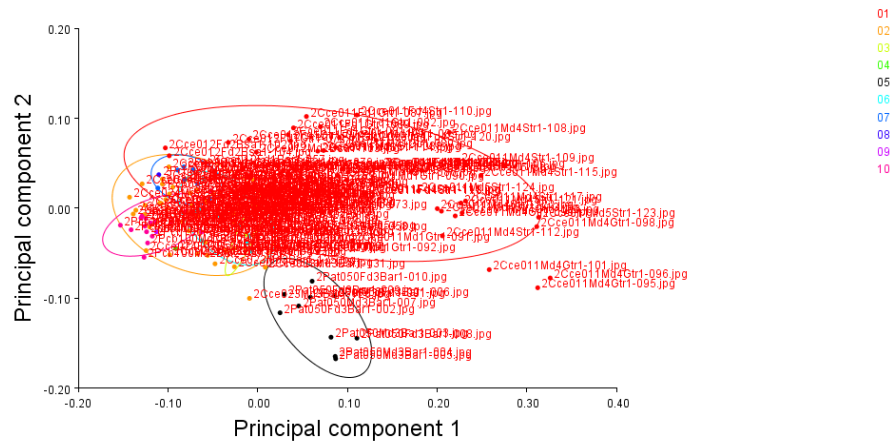
Componente principal 1: "Posición y tamaño de la abertura nasal" contra componente principal dos : "Enlargamiento del cráneo" CP1 vs CP2



Morfoespacio por Infraorden de los CP1 “Posición y tamaño de la abertura nasal” vs. CP2 “Enlongamiento del cráneo.” En éste gráfico se utilizó como clasificador el infraorden de los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: *Catarrhini* (C) y *Platyrrhini* (P).



Morfoespacio por Infraorden de los CP1 “Posición y tamaño de la abertura nasal” vs. CP2 “Enlongamiento del cráneo” de la norma lateral. En éste gráfico Se utilizó como clasificador la subfamilia a la que pertenecen los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: 01. que corresponde a *Cercopithecinae*, 02. *Colobinae*, 03. *Pitheciinae*, 04. *Callicebinae*, 05. *Allouatinae*, 06. *Atelinae*, 07. *Cebinae*, 08. *Saimirinae*, 09. *Aotinae*, 10. *Callithrichinae*.



Morfoespacio por Infraorden de los CP1 “Posición y tamaño de la abertura nasal” vs. CP2 “Enlongamiento del cráneo” de la norma lateral. En éste gráfico se utilizó como clasificador el número original de cada individuo en la base de datos para identificar los casos atípicos.

El morfoespacio por infraorden del CP1 “Posición y tamaño de la abertura nasal” vs. CP2 “Enlongamiento del cráneo” indica una separación clara entre ambos infraórdenes, posicionándose el infraorden *Catarrhini* en la región positiva de ambos componentes, lo que indica que el grupo presenta la variabilidad de forma más amplia. En contraste con *Platyrrhini* que se distribuye mayoritariamente en la región negativa del CP1 y en la región central del CP2. Respecto al morfoespacio analizado por subfamilias, existe una superimposición de las elipses pertenecientes a las subfamilias 02. *Colobinae*, 03. *Pitheciinae*, 04. *Callicebinae*, 06. *Atelinae*, 07. *Cebinae*, 08. *Saimirinae*, 09. *Aotinae*, 10. *Callithrichinae*, en la región negativa del CP1 y sobre el área central del CP2, lo que indica que el tamaño y posición de la abertura nasal es similar en éstos y que, si bien existe variedad de forma respecto a la elongación del neurocráneo, no es tan abrupta como la variabilidad observada en *Cercopithecinae*.

No obstante, la subfamilia *Cercopithecinae* y *Allouatinae*, son las que presentan mayor variación. Para la superfamilia *Alouattinae*, la concentración total de individuos se ubica en la zona central del CP1 (casi sobre el eje) y la región

negativa del CP2. Mientras que *Cercopithecinae* se concentra mayoritariamente en las regiones positivas de ambos componentes.

En cuanto a los casos atípicos, existen seis individuos *Cercopithecinae* que presentan una elongación craneal superior al resto, estos son : 123 que pertenece al género *Theropithecus* y el caso número 108 que pertenece a un *Papion*; y a los individuos 98, 101, 96, 05 son del *Mandrillus*.

Por su parte, también existen dos casos atípicos pertenecientes a los géneros *Colobus*, en las áreas negativas de ambos componentes. Mientras que los individuos 004 y 005, pertenecen al género *Alouatta* y se distribuyen sobre la región central del CP1, por lo que se asocia una mayor variabilidad en cuanto a la longitud del neurocráneo.

Norma basal-Análisis de componentes principales (PCA)

El análisis de componentes principales de la norma basal indicó un total de 32 componentes principales. Los primeros dos PC de la norma frontal explican el 77.602 % de la varianza total acumulada.

Tabla 2. Valor acumulado de la varianza de los dos primeros PC, de la norma basal.

Componente	Eigenvalue	% de Varianza	%Varianza
1	0.01126095	67.859	67.859
2	0.00161688	9.743	77.602

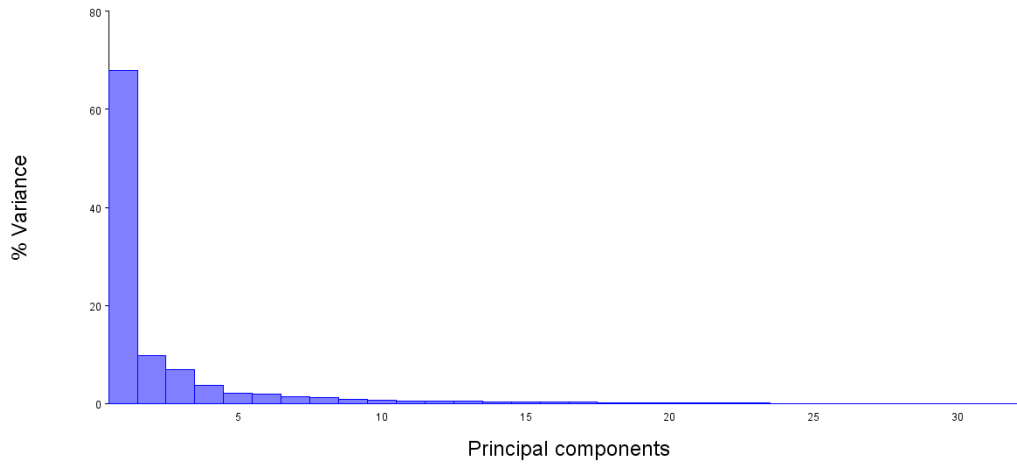
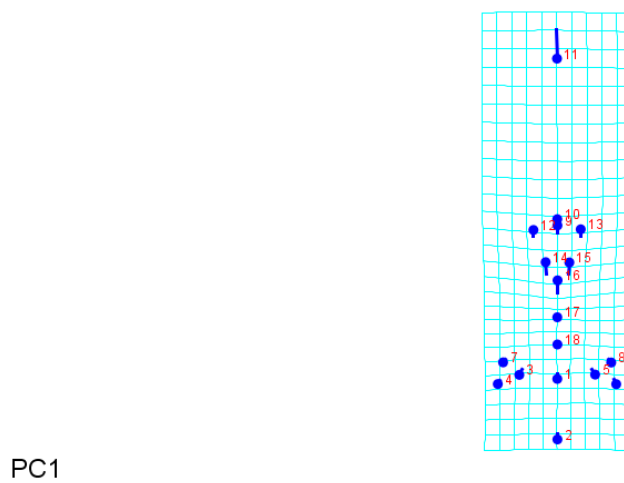


Gráfico 4. Acumulación de los 32 componentes principales.

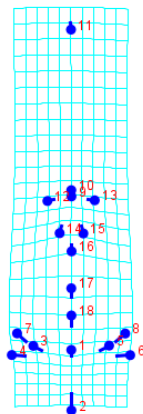


PC1

Figura 5. Gradilla de deformación de componente principal 1 para la norma basal: "Enlongamiento del paladar"

El primer componente principal explica el 67.859 de la varianza total presente en la norma basal. La gradilla, de manera general, presenta una mayor distorsión en la región anterio-medial de la base del cráneo; siendo el landmark número 11 (*Orale*) el que más desplazamiento presenta. Éste es un punto de intersección sobre la línea media del paladar duro, se trata del cruce de una línea perpendicular a los

márgenes posteriores de los alvéolos de los incisivos centrales, anterior al vómer y relacionado con la longitud del paladar y su variabilidad en ambos infraórdenes. Mientras que los landmark 14 (esquina inferior-lateral de la concha nasal derecha), 15 (esquina inferior-lateral de la concha nasal izquierda) y 16 (*Horminion*) presentan un ligero desplazamiento, éstos se asocian con la variabilidad de la región nasal inferior y experimentan una deformación hacia la región posterior del cráneo. Por su parte los landmark 1 (Basion) y 2 (Opistion) no presentan desviación, por lo que la señal filogenética es fuerte en esta área.



PC2

Figura 6. Gradilla de deformación de componente principal 2 para la norma basal: "Variación de la región medial basal"

El segundo componente principal explica el 9.743% de variación total de la base del cráneo. Éste componente agrupa cambios relacionados con los numerosos orificios que dan paso a nervios, arterias y venas. La gradilla, en general, presenta una distorsión en el extremo posterior de la base del cráneo. Los landmark con mayor variación corresponden al número 2 (*Opistion*) en el extremo posterior de la base del cráneo, 3 y 4 (foramen yugular anterior y posterior derecho), 5 y 6 (foramen

yugular anterior y posterior izquierdo), y a los landmarks 7 y 8 (canal carotídeo derecho e izquierdo). Cabe destacar que el landmark 1 presenta un desplazamiento mínimo.

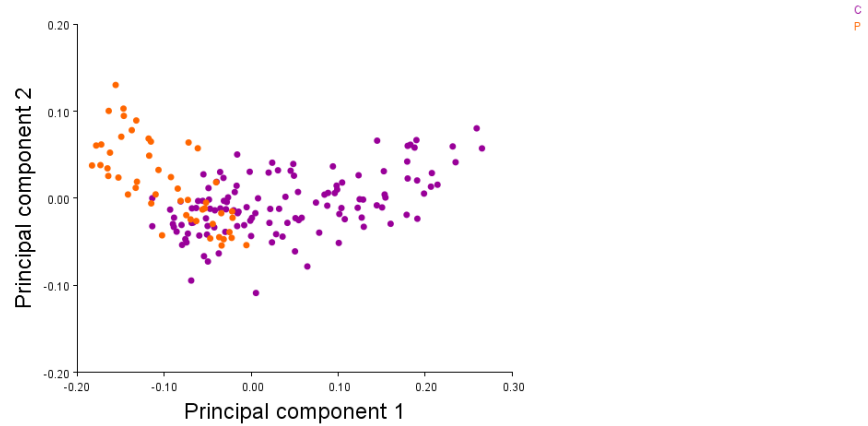
Opisthion es el punto medio en el margen posterior del foramen magnum. En *Anthropoidea* el foramen magnum se ubica en dirección antero-medial, con varias excepciones, entre ellas la subfamilia *Alouattinae*, donde se localiza en dirección postero-medial; se ha sugerido que se trata de un cambio secundario resultado del reposicionamiento de la cabeza debido al crecimiento del hueso hioides y la mandíbula que forman parte del inusual aparato vocal de estos primates. En contraste, en la subfamilia *Saimirinae* donde el foramen magnum se posiciona de manera medial en la base del cráneo [Ankel-Simon, 2007].

Respecto al canal carotídeo, los landmarks 7 y 8 se desplazan de manera lateral. Éste canal es el principal suministro de sangre en el cráneo primate y procede de dos ramas de la arteria carótida. La carótida externa encargada de irrigar sangre a las estructuras del cuello y la rostro, y la carótida interna que irriga el cerebro y el ojo. Es importante porque en éste agujero comienza el triángulo carotídeo-oftálmico, que es un espacio a través del cual discurre la arteria oftálmica desde la arteria carótida interna hasta el puntal óptico. El techo del triángulo es el nervio óptico, la pared medial es el cuerpo del hueso esfenoides, la pared lateral es el proceso clinoide antero-proximal, mientras que el piso es la arteria carótida interna junto con el anillo dural distal [Bugge, 1980; Fleagle, 2013].

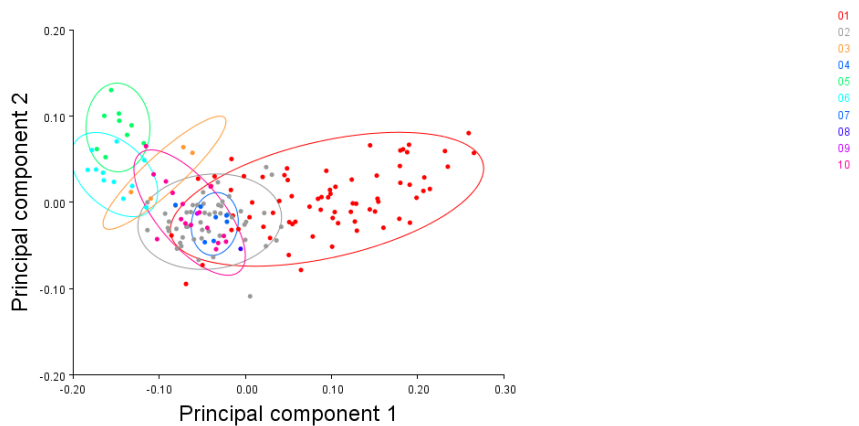
No obstante, el diámetro del agujero carotídeo aumenta con el incremento del tamaño relativo del cerebro en los primates, como lo indica la hipótesis de la matriz funcional [Cheverud, 1982; Pucciarelli, 2008; Lieberman, 2011].

Lo mismo ocurre con los landmarks 3, 4, 5 y 6; no obstante estos landmarks representan al foramen yugular, que es atravesado por los nervios glossofaríngeo, vago y accesorio.

Componente principal 1: “Enlongamiento del paladar” contra **componente principal dos : “Variación de la región medial basal.” CP1 vs CP2.**

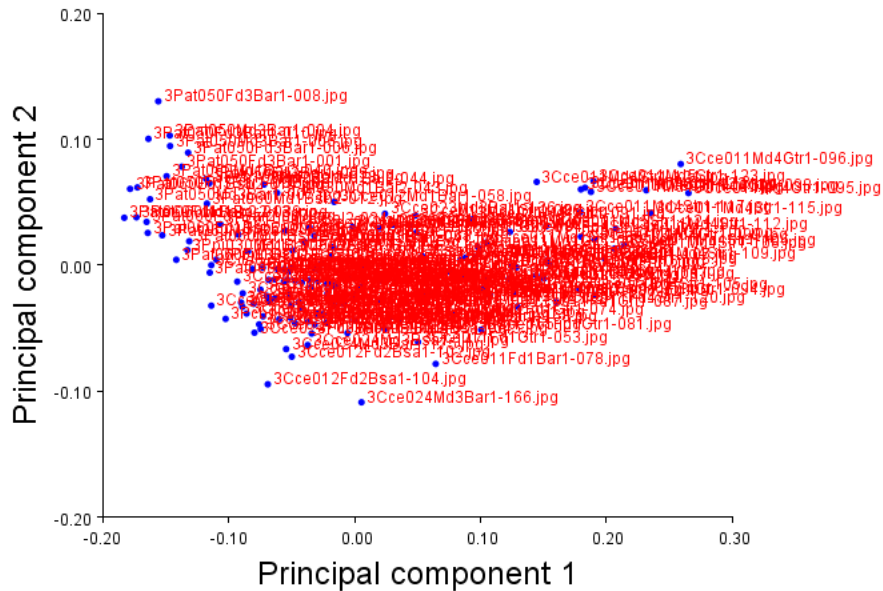


Morfoespacio por Infraorden de los CP1 “Enlongamiento del paladar” vs. CP2 “Variación de la región medial basal”, de la norma basal. En éste gráfico se utilizó como clasificador el infraorden de los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: *Catarrhini* (C) y *Platyrrhini* (P).



Morfoespacio por subfamilia de los CP1 “Enlongamiento del paladar” vs. CP2 “Variación de la región medial basal”, de la norma basal. En éste gráfico Se utilizó como clasificador la subfamilia a la que pertenecen los ejemplares de la muestra, las categorías utilizadas son: 01. que corresponde a *Cercopithecinae*, 02. *Colobinae*,

03. *Pitheciinae*, 04. *Callicebinae*, 05. *Allouatinae*, 06. *Atelinae*, 07. *Cebinae*, 08. *Saimirinae*, 09. *Aotinae*, 10. *Callithrichinae*.



Morfoespacio por subfamilia de los CP1 “Enlargamiento del paladar” vs. CP2 “Variación de la región medial basal”, de la norma basal. En éste gráfico se utilizó como clasificador el número original de cada individuo en la base de datos para identificar los casos atípicos.

El morfoespacio de CP1 vs. CP2 muestra que la subfamilia *Alouattinae* se encuentra en la en la región negativa del CP1 y en región positiva del CP2, lo que indica que son los primates con mayor variación respecto a la posición de los forámenes de la región medial del cráneo, principalmente el foramen magnum que se ubica en dirección postero-medial, mientras que en el resto de *Anthropoidea* lo hace en dirección antero-medial. No obstante, *Atelinae* y *Pitheciinae* también se encuentra en la región positiva del CP2, lo que indica que presentan una variación considerable respecto a las posición y tamaño de sus forámenes mediales. *Saimirinae*, e por su parte, se localiza en la región media del CP1, éste primate posee el foramen magnum con la posición inferior y medial más marcada del orden Primate.

Por otro lado, existe una superimposición de las elipses, la mayor concentración de individuos se localiza en la región negativa del CP1 y al centro del CP2. El único grupo que se localiza en la región positiva de ambos componentes es la subfamilia *Cercopithecinae* lo que sugiere que se diferencia considerablemente al resto de las subfamilias en cuanto a la forma del paladar y los forámenes mediales de la base craneal. Respecto a los casos atípicos tenemos al individuo 104 que corresponde al género *Miopithecus*, 008 del género *Allouata*, 096 *Mandrillus* y 166 *Rhinopithecus*, del último gráfico.

Hipótesis de modularidad y Coeficiente RV

Una vez realizado el análisis Procrustes, se obtuvo la matriz de covarianza y en conjunto, se evaluó la hipótesis de modularidad funcional, se especificó la partición de la configuración de los landmarks en los dos sub-conjuntos que correspondieron a los módulos hipotéticos para cada norma craneal.

Posteriormente, se calculó el coeficiente RV, éste comparó la fuerza de la covariación entre los módulos contra un número de posibles particiones alternativas con igual número de landmarks que los módulos hipotéticos [Klingenberg, 2009].

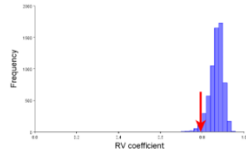
La figura 1 muestra los histogramas que describen la distribución de los coeficientes RV. La flecha indica el valor del coeficiente RV calculado para cada módulo propuesto. La hipótesis modular se encuentra en el extremo izquierdo de la distribución. Por lo que se acepta la hipótesis, encontrándose dos módulos funcionales en cada norma: el módulo de la visión y el módulo de la respiración o del olfato.

El primer histograma describe la distribución de los 6435 coeficientes RV calculados a partir de módulos generados aleatoriamente y con igual número de landmarks que los módulos hipotetizados para la norma frontal. La configuración modular

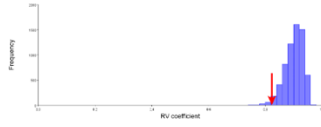
propuesta, al compararla con la configuración al azar presenta la menor covariación con un coeficiente $RV=0.793121$.

El segundo histograma también describe la distribución de 6435 coeficientes RV calculados a partir de módulos generados aleatoriamente, no obstante la configuración modular propia indica un coeficiente $RV= 0.901614$. Ésta fuerza de covariación es fuerte, por lo que estadísticamente se cumple con la hipótesis modular; no obstante se debe tomar en cuenta que la integración craneal en primates no humanos adultos es alta, al contrario de los primates humanos que guardamos el sentido de modularidad, la modularidad en nuestro estado adulto sigue guardándose en el cráneo, pero en otros animales la modularidad es mayor en etapas previas del desarrollo. Con lo anterior se acepta con cautela el coeficiente RV para la norma lateral.

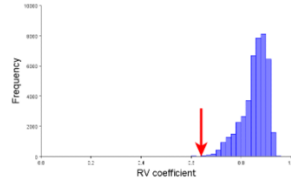
Por su parte, el coeficiente calculado para la norma basal es el que menor fuerza de covariación presenta, siendo un $RV=0.640324$; por lo que la base del cráneo guarda el sentido de modularidad más alto del presente trabajo.



Histograma 1. Coeficiente RV de la norma frontal



Histograma 2. Coeficiente RV de la norma lateral



Histograma 3. Coeficiente RV de la norma basal

Histogramas de los 3 coeficientes RV