

## CAPÍTULO 5

### **Diversificación Morfológica de los Primates Platyrrinos: Una Aproximación Craneofuncional Comparativa**

---

S. Ivan Perez<sup>1\*</sup>, Jimena Barbeito-Andrés<sup>2</sup>, Joaquín del Río<sup>1</sup>, María Cristina Muñe<sup>2</sup>

Evolutionary history of platyrrhines resulted in an outstanding morphological variation of their craniofacial structures. The early divergence of lineages and the occupation of varied niches are potential causes for this diversity. Our work aims to explore the patterns of morphological variation in the skull of platyrrhines of South America and to test the hypothesis that explains shape diversity as a function of size change. Here, skull lateral radiographs of 12 species of platyrrhines -each species represented a different genus- were analyzed using an approach that combines the craniofunctional theory and methodological tools from geometric morphometric. Results showed that morphological differentiation between genera can be only partially explained by their phylogenetic structure and there may be other ecological factors involved. Additionally, major cranial components presented a relatively independent variation between them, being the facial shape more influenced by the size than the neurocranium. In sum, craniofunctional theory and geometric morphometric gave some clues to formulate hypothesis about development and functional processes related to the origin and maintenance of macroevolutionary patterns of morphological diversity.

Los platirrinos o Monos del Nuevo Mundo son miembros del orden Primate y constituyen un ejemplo de una radiación evolutiva que generó gran diversidad morfológica en el clado (Rosenberger, 1984; Perez et al., 2011; Arístide et al., 2015). La historia evolutiva de los plati-rrinos está caracterizada por su aislamiento en Centro-Sudamérica y por

---

<sup>1</sup>*División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Laboratorio 135. Edificio Anexo del Museo. Universidad Nacional de La Plata. CONICET. La Plata. Argentina*

<sup>2</sup>*Instituto de Genética Veterinaria "Ing. Fernando Noel Dulout". FCV. Universidad Nacional de La Plata. CONICET. La Plata. Argentina*

*\*Correspondencia: División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Laboratorio 135. Edificio Anexo del Museo. Universidad Nacional de La Plata. Calle 122 y 60. 1900 La Plata. Argentina. ivanperezmorea@gmail.com*

la divergencia temprana de sus linajes principales que ocuparon nichos ecológicos específicos sin reemplazo en el tiempo por parte de otros grupos de primates (Delson y Rosenberger, 1984; Rosenberger et al., 2009; Arístide et al., 2015). Como resultado de esa divergencia evolutiva, el clado presenta un gran número de especies (ca. 125) con notable diversidad en aspectos como la dieta, estructura social, locomoción y morfología (Rylands et al., 2012; Fleagle, 2013). Muchas de estas características transforman a los platirrininos en un excelente grupo para comprender los procesos responsables de la diversidad morfológica observada en el orden Primate.

Los trabajos previos se han centrado en el estudio de la diversidad ecológica y las relaciones filogenéticas entre las especies actuales de platirrininos (e.g. Schneider et al., 2001; Norconk et al., 2009; Wildman et al., 2009). Por su parte, los escasos trabajos morfométricos existentes sugieren principalmente que la variación morfológica entre los platirrininos está asociada con cambios en la dieta, relacionados con factores selectivos (e.g. Marroig y Cheverud, 2001, 2005). En particular, estos últimos señalaron que los cambios en tamaño corporal entre especies fueron dirigidos por selección y que la morfología craneofacial evolucionó como una respuesta alométrica. En esta misma línea, varios autores han coincidido en señalar que la diversificación en el tamaño corporal entre especies fue la principal característica de la evolución de los platirrininos (Hershkovitz, 1977; Rosenberger, 1992).

### **Una Alternativa Craneofuncional al Estudio de la Evolución de los Platirrininos**

Los planteos presentados previamente que sostienen una relación directa entre selección y cambio en tamaño asumen una respuesta más o menos homogénea del cráneo. Sin embargo, este esquema podría ser complejizado considerando las diferencias entre regiones craneofaciales cuyos patrones de crecimiento y desarrollo, sus mecanismos de osificación y sus funciones -entre otras características- difieren notablemente (Hallgrímsson y Lieberman, 2008; Lieberman, 2011). Como principal antecedente de un marco teórico metodológico que considera estos aspectos en el estudio de la diversificación craneofacial de los platirrininos se encuentran los aportes de Pucciarelli y colaboradores desarrollados a partir de la década de los 90s (Pucciarelli et al., 1990; Pucciarelli y Neves, 1992; Dressino y Pucciarelli, 1996). La perspectiva empleada por estos autores se basó en la teoría craneofuncional, según la cual el cráneo está formado por

un conjunto de componentes cada uno de los cuales incluye una matriz funcional con sus respectivos tejidos y órganos blandos -involucrados en una o en un grupo de funciones particulares- y una unidad esquelética. En este sentido, la variación relativamente independiente de cada una de las unidades esqueléticas podría ser interpretada a partir de su función y desarrollo, en los cuales las interacciones locales con la matriz funcional juegan un rol importante (Moss e Young, 1960; Pucciarelli et al., 2006; Pucciarelli, 2008).

Las investigaciones de Pucciarelli mostraron que la teoría craneofuncional constituye una aproximación promisoriosa para relevar variables biológicamente significativas en el cráneo y para interpretar los cambios en tamaño y forma en platirrinos (Pucciarelli et al., 1990, 2000; Dressino y Pucciarelli, 1996). Dos aspectos de estos planteos tienen implicancias fundamentales en estudios evolutivos. Por un lado, que la variación craneofacial observada es interpretada teniendo en cuenta los patrones de crecimiento diferenciales de los componentes. Pero además, la discretización de estructuras óseas cuya funcionalidad es relativamente independiente permite un acercamiento indirecto a las respuestas de los tejidos blandos asociados aun cuando éstos no se encuentran presentes (Pucciarelli et al., 1990; Pucciarelli, 2008).

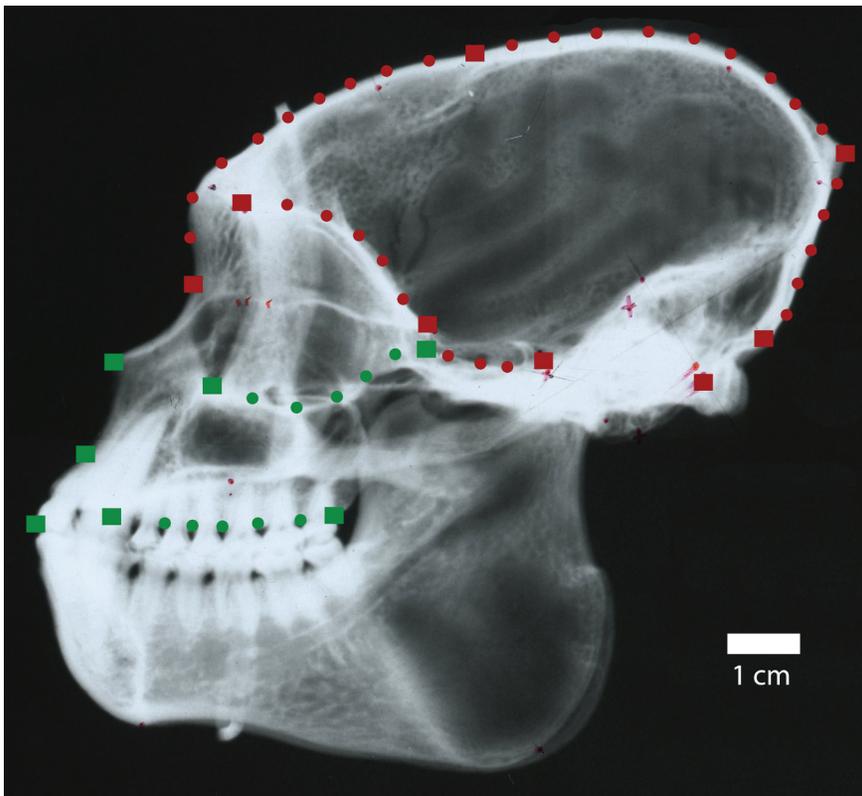
El objetivo de este capítulo es explorar la variación morfológica del cráneo de los platirrinos de Sudamérica y su relación con los cambios en tamaño. En particular se analiza la variación morfométrica en 12 géneros del parvorden Platyrrhini empleando una aproximación comparativa craneofuncional e imágenes radiográficas en norma lateral. El uso de imágenes radiográficas permite la descripción y análisis de rasgos tanto de la superficie externa como interna, los cuales no son accesibles en los casos en que el relevamiento de datos se hace directamente sobre el material óseo. Los análisis son efectuados empleando técnicas de la morfometría geométrica en dos dimensiones para describir la forma de dos componentes funcionales mayores del cráneo (el esqueleto facial y el neurocráneo) y métodos estadísticos multivariados para explorar las diferencias entre especies. A lo largo del capítulo, pondremos a prueba la hipótesis que indica que la variación en forma de estructuras externas e internas del cráneo de los platirrinos se asocia a la variación en tamaño entre los mismos.

### **Análisis Morfométrico de las Estructuras Externas e Internas del Cráneo**

Se analizaron radiografías en norma lateral de 118 cráneos de especímenes de 12 especies de platirrinos: *Cacajao calvus*, *Callicebus moloch*, *Chi-*

*ropotes satanas* (Familia Pitheciidae), *Alouatta siniculus*, *Ateles paniscus*, *Lagothrix lagothricha* (Familia Atelidae), *Aotus infulatus* (Subfamilia Aotinae), *Cebus apella*, *Saimiri sciurus* (Subfamilia Cebinae), *Callithrix argentata*, *Cebuella pygmae* y *Saguinus midas* (Subfamilia Callitrichinae). Todos los especímenes analizados son adultos y de sexo masculino. Las muestras utilizadas provienen del Museu Paraense Emilio Goeldi (Belém, Pará, Brasil).

Sobre las radiografías de los cráneos en norma lateral se registraron coordenadas cartesianas de 15 *landmarks* y 41 *semilandmarks* (Figura 1). Los puntos fueron definidos con base en la teoría craneofuncional, con el fin de describir los componentes mayores neurocráneo y facial cuyas funciones y desarrollo se asumen relativamente independientes y que, por lo tanto, se considera que pueden medirse separadamente (Pucciarelli, 2008; Pucciarelli et al., 2010). Las coordenadas de los *landmarks* y *semiland-*



**Figura 1.** Localización de los *landmarks* (cuadrados) y *semilandmarks* (círculos) registrados sobre las radiografías. Neurocráneo (rojo), esqueleto facial (verde).

*marks* fueron registradas por uno de los autores de este estudio (JdR) empleando el programa tpsDig 2.22 (Rohlf, 2015).

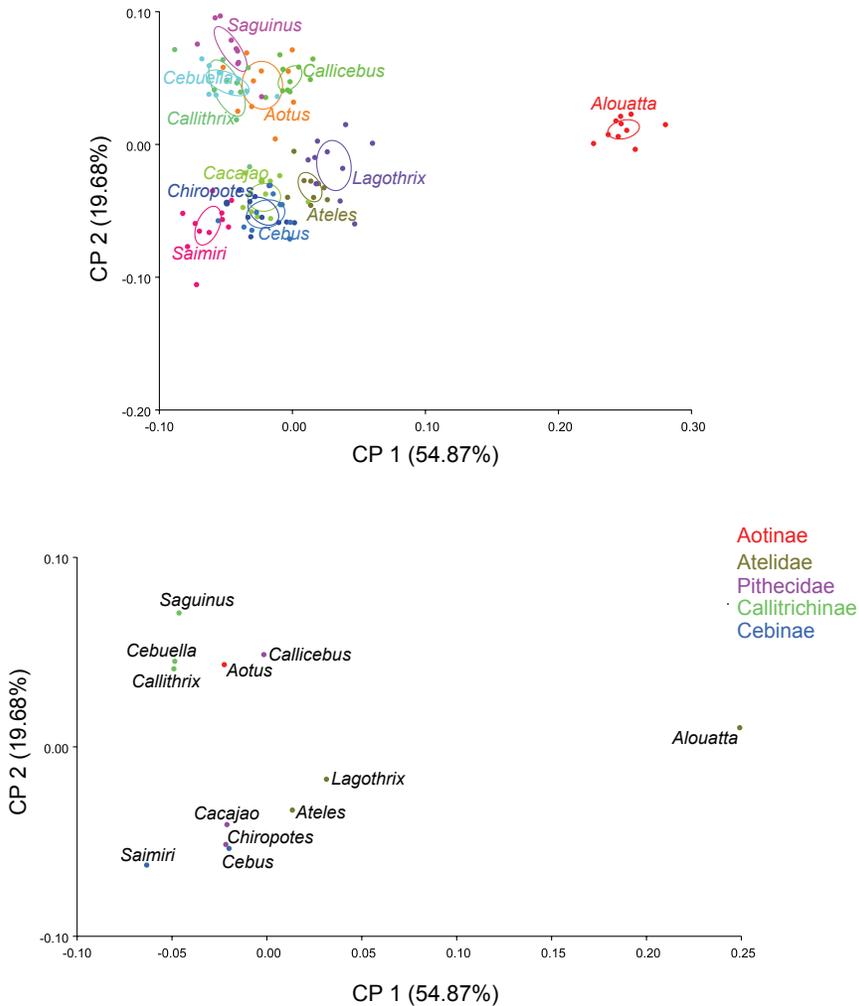
Las coordenadas cartesianas de los *landmarks* y *semilandmarks* fueron superpuestas empleando el método de Superposición Procrustes Generalizado (Rohlf, 1990; Mitteroecker y Gunz, 2009). Esto permite eliminar del conjunto de datos las diferencias originales en la posición, orientación y escala de las estructuras comparadas. Los *semilandmarks* fueron analizados directamente como puntos igualmente espaciados y deslizados a lo largo de los contornos por medio del criterio de *Bending Energy* (Gunz y Mitteroecker, 2013). Las coordenadas obtenidas después de la superposición Procrustes son llamadas coordenadas de forma. El tamaño de cada espécimen fue estimado a partir del logaritmo natural del tamaño centroide (Log TC; la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas desde cada coordenada de *landmarks* y *semilandmarks* al centroide de la configuración de puntos; Mitteroecker y Gunz, 2009).

La variación morfométrica fue explorada mediante Análisis de Componentes Principales entre Grupos (CP), basados en una matriz de covarianza de las coordenadas de forma de las formas medias por especies (Mitteroecker y Bookstein, 2011). Estos análisis permiten describir las tendencias principales de variación en la forma del cráneo entre las especies, donde los primeros componentes principales describen los ejes de mayor variación entre especies. La asociación entre la variación en la forma y tamaño del cráneo se exploró mediante una regresión multivariada, con las coordenadas de forma como variables dependientes y el Log TC como variable independiente. Para tomar en cuenta la falta de independencia entre las especies estudiadas debido a la historia evolutiva compartida (Rohlf, 2001), se ajustó un modelo de regresión filogenética empleando un árbol filogenético de los platirrinos (Perez et al., 2011, 2012). Los análisis morfométricos y estadísticos fueron efectuados utilizando el programa tpsRelw 1.63 (Rohlf, 2015) y MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011).

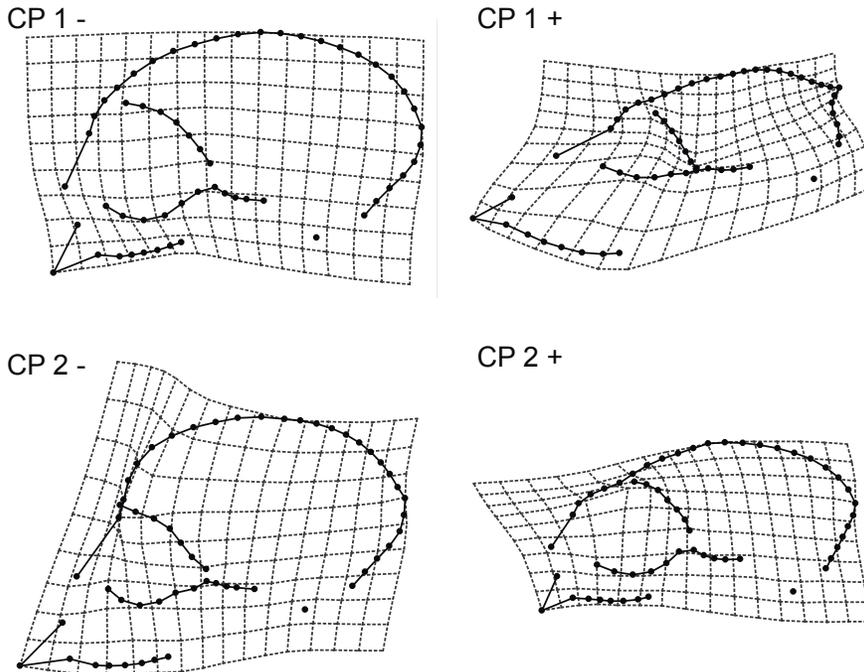
### **Origen de la Diversidad Craneofacial en los Platirrinos**

En la Figura 2 se muestra el Análisis de Componentes Principales entre grupos de las variables de forma -con los *semilandmarks* igualmente espaciados- del cráneo en norma lateral, considerando todos los especímenes (panel superior) y los consensos de cada género (panel inferior). El primer CP explica una parte considerable de la variación entre las especies, ca. 55%, mientras que el CP 2 explica alrededor del 20% de la variación total en forma. Se puede observar

una clara separación entre los individuos del género *Alouatta* y el resto de los géneros a lo largo del CP 1, principalmente relacionada con un aumento relativo del esqueleto facial, una proyección del mismo hacia adelante y una disminución relativa en el tamaño neurocranial en *Alouatta*. Es de destacar también el cambio observado a lo largo



**Figura 2.** Ordenamiento de los especímenes (panel superior) y los consensos (panel inferior) a lo largo de los dos primeros componentes principales que explican variación en la forma craneofacial entre géneros.



**Figura 3.** Cambios en forma asociados a los dos primeros componentes principales. Se muestran las configuraciones correspondientes a los extremos de la distribución mediante grillas de deformación.

del primer CP en el tamaño relativo de las órbitas, que están menos desarrolladas en *Allouatta* que en el resto de los géneros (Figura 3). El CP 2 separa claramente los géneros de la subfamilia Callitrichinae más *Aotus* y *Callicebus* de aquellos de la subfamilia Cebinae y los géneros restantes de las familias Pitheciidae y Atelidae (Figura 2). La diferenciación morfométrica entre estos dos grupos de géneros se relaciona principalmente con cambios en la configuración y tamaño relativo del neurocráneo, siendo más desarrollado en Cebinae y los géneros *Ateles*, *Lagothrix*, *Cacajao* y *Chiropotes* y en menor medida con el desarrollo del maxilar (Figura 3). Cuando los análisis fueron repetidos corriendo los *semilandmarks* a lo largo de sus respectivos contornos con el criterio de *Bending Energy*, se obtuvieron resultados similares a los presentados en la Figura 2.

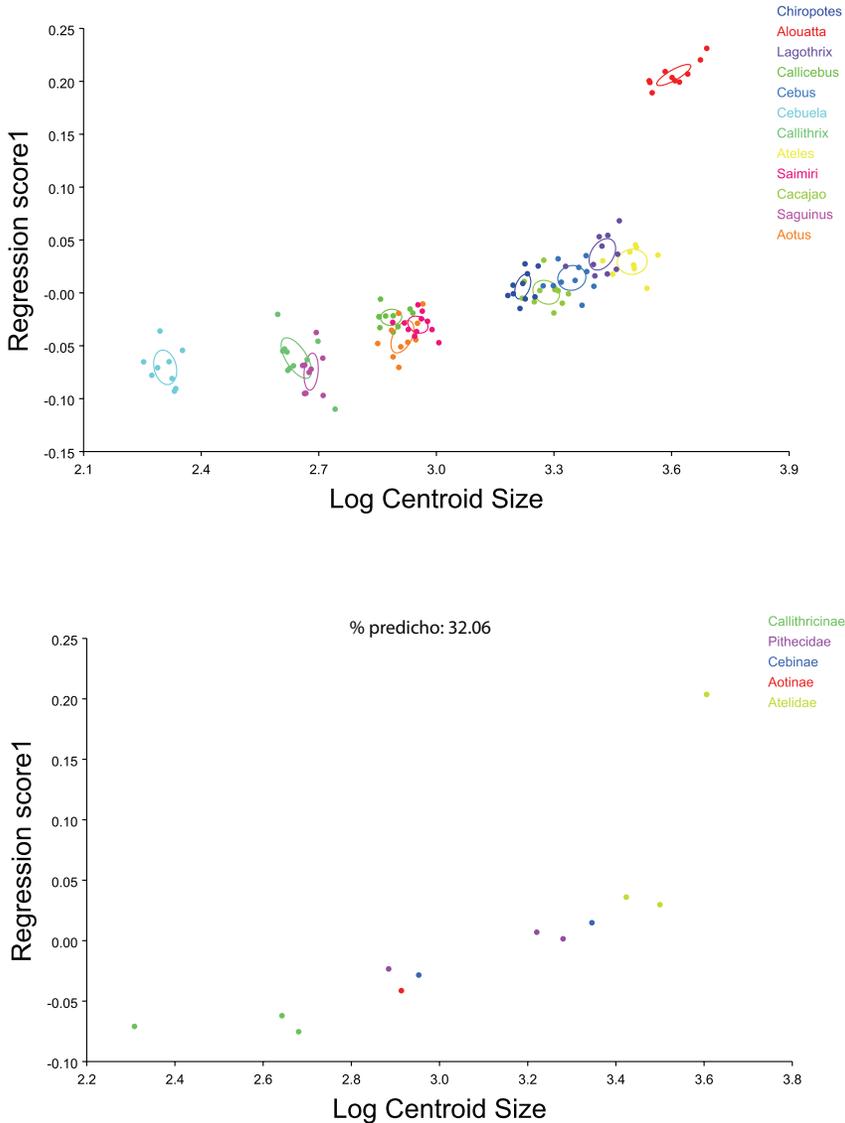
Es de destacar que en general la distribución de los géneros en el morfoespacio de los dos primeros CPs sigue una fuerte estructura filoge-

nética, concordante con estudios moleculares recientes (Wildman et al., 2009; Perez et al., 2012). Sin embargo, algunas similitudes entre géneros observadas en el morfoespacio no coinciden con las establecidas en los estudios filogenéticos moleculares. La primera de ellas es la relativa superposición en el espacio de forma de los géneros *Aotus* y *Callicebus* (Figura 2) alejados de Cebidae y Pitheciidae, respectivamente. Trabajos previos han puntualizado la similitud morfológica global de estos dos géneros y la incongruencia de los resultados morfológicos con los obtenidos con datos moleculares (Rosenberger y Tejedor, 2013). Si aceptamos la veracidad de las estimaciones filogenéticas moleculares, las dos alternativas más plausibles para la similitud en la forma del cráneo de estos dos géneros son la existencia de convergencias ecológicas o la retención de caracteres ancestrales. Sin embargo, algunas investigaciones sugieren que las estimaciones moleculares de las relaciones filogenéticas de *Aotus* deberían ser revisadas (Rosenberger y Tejedor, 2013; Perez y Rosenberger, 2014).

A su vez puede remarcarse la cercanía en el espacio de forma de los géneros *Saimiri*, *Cebus*, *Cacajao*, *Chiropotes*, *Lagothrix* y *Ateles* (Figura 2). Estos géneros claramente convergen en el espacio de forma debido al tamaño relativo del neurocráneo. Varios estudios han sugerido que esta convergencia podría estar relacionada con cambios en la dieta durante la evolución de estos géneros, sin embargo esta hipótesis no ha sido apoyada por las publicaciones más recientes (Hartwig et al., 2011; Allen y Kay, 2012). En cambio, se ha señalado que la forma y el tamaño relativo del cerebro podrían estar relacionados con factores ecológicos asociados con el tamaño del grupo social (Aristide et al., 2016). Estos resultados sugieren que la función ecológica y la evolución del cerebro en los platirinos tuvo una influencia marcada sobre la diversificación en la forma del esqueleto craneofacial, como es predicho por la teoría craneofuncional (Moss e Young, 1960).

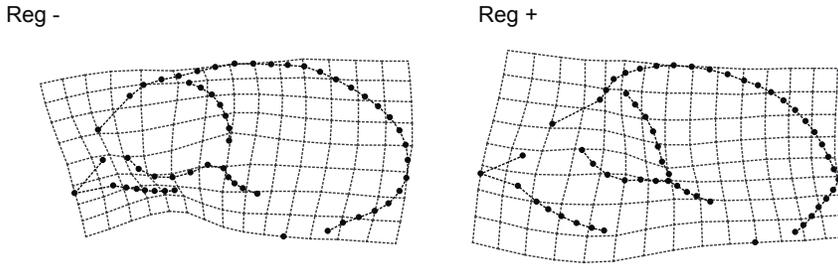
El análisis de regresión mostró un ajuste moderado de 32% entre la variación en forma y el tamaño, medido como el Log TC de cráneo (Figura 4).

Los cambios en forma asociados con el cambio en tamaño se observan principalmente en el esqueleto facial (Figura 5) y son similares a los descritos por el primer componente principal (Figura 3). Cuando se ajustó el modelo de regresión filogenética, la variación explicada por el tamaño bajó a valores cercanos a cero. Es importante destacar que el valor de ajuste del modelo de regresión es mayor cuando se prueba la asociación únicamente entre el tamaño y forma del esqueleto facial (48%) que cuando se la mide para el neu-



**Figura 4.** Análisis de regresión entre el tamaño (Log TC) y las variables de forma.

rocráneo (23.6%). Estos resultados sugieren que la hipótesis que relaciona la variación en el esqueleto craneofacial de los platirinos con los cambios en tamaño que sufrió el clado durante su evolución (Marroig y Cheverud, 2001, 2005) puede ser sustentada por los datos morfométricos solamente para el esqueleto facial.



**Figura 5.** Cambios en forma resultantes del análisis de regresión. Se muestran las configuraciones correspondientes a los extremos de la distribución mediante grillas de deformación.

### Conclusiones

Aquí abordamos la primera exploración sistemática de los cambios en forma en estructuras internas y externas del cráneo de diferentes géneros de primates platirrinos empleando una aproximación craneofuncional y técnicas de la morfometría geométrica. La variación relativamente independiente entre el neurocráneo y las estructuras faciales observada en nuestros análisis sugieren que las diferencias de estos componentes craneanos respecto a su desarrollo y función tienen un correlato a escala macroevolutiva. En este sentido, los cambios en el neurocráneo probablemente deban interpretarse en términos de otros factores ecológicos que afectaron el cerebro (Allen y Kay, 2012; Aristide et al., 2016), el órgano con mayor poder de inducción sobre esta unidad esquelética.

La utilización de una aproximación craneofuncional para el registro y análisis de los patrones de variación en forma, como fue sugerido hace más de dos décadas por Pucciarelli (Pucciarelli y Neves, 1992), permite el desarrollo de hipótesis acerca de procesos del desarrollo y funciones asociados con el origen y mantenimiento de la variación observable a escala macroevolutiva entre las especies del clado platirrino. Sin embargo, los factores ecológicos responsables del surgimiento de esta variación no son totalmente comprendidos. Futuros estudios son necesarios para entender la interacción de los factores ecológicos con el desarrollo y función de los órganos y tejidos que los mismos afectaron durante la evolución de los platirrinos.

### Agradecimientos

Los autores desean agradecer a Héctor Mario Pucciarelli y a Walter Alves Neves por permitir el acceso a las radiografías estudiadas en este

trabajo. También queremos agradecer a los editores de este libro por la invitación a participar en el mismo. Este trabajo fue realizado en el marco de los proyectos PIP 112-200901-00132 (2014-2016), PICT-2014-1810 (2015-2018) y PI-UNLP N787 (2015-2018).

### **Literatura Citada**

- Allen KL, Kay RF. 2012. Dietary quality and encephalization in platyrrhine primates. *Proc Biol Sci* 279(1729):715-721.
- Arístide L, Rosenberger AL, Tejedor MF, Perez SI. 2015. Modeling lineage and phenotypic diversification in the New World monkey (Platyrrhini, Primates) radiation. *Mol Phylogenet Evol* 82:375-385.
- Arístide L, dos Reis SF, Machado AC, Lima I, Lopes RT, Perez SI. 2016. Brain shape convergence in the adaptive radiation of New World monkeys. *Proc Natl Acad Sci USA*. 113:2158-2163.
- Delson E, Rosenberger AL. 1984. Are there any anthropoid primate “living fossils”? En: Eldredge N, Stanley S, editores. *Casebook on living fossils*. New York: Fischer Publishers. p 50-61.
- Dressino V, Pucciarelli HM. 1996. Efecto nutricional sobre el crecimiento craneofacial de *Saimiri sciureus* (Cebidae). Un estudio experimental. *Rev Arg Antrop Biol* 1:98-112.
- Fleagle JG. 2013. *Primate adaptation and evolution*. New York: Academic Press.
- Gunz P, Mitteroecker P. 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix* 24(1):103-109.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE. 2008. Mouse models and the evolutionary developmental biology of the skull. *Integrative and Comparative Biology* 48(3):373-384.
- Hartwig W, Rosenberger AL, Norconk MA, Owl MY. 2011. Relative brain size, gut size, and evolution in New World monkeys. *Anat Rec* 294(2):2207-2221.
- Hershkovitz P. 1977. *Living new world monkeys (Platyrrhini)*. Vol. 1. Chicago: University of Chicago Press.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 11(2):353-357.
- Lieberman DE. 2011. Epigenetic integration, complexity, and evolvability of the head: rethinking the functional matrix hypothesis. En: Hallgrímsson B, Hall BK, editores. *Epigenetics: Linking genotype and phenotype in development and evolution*. California: University of California Press. p 271-289.
- Marroig G, Cheverud JM. 2001. A comparison of phenotypic variation and

- covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of new world monkeys. *Evolution* 55(12):2576-2600.
- Marroig G, Cheverud JM. 2005. Size as a line of least evolutionary resistance: Diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. *Evolution* 59(5):1128-1142.
- Mitteroecker P, Gunz P. 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evol Biol* 36(2):235-247.
- Mitteroecker P, Bookstein F. 2011. Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evol Biol* 38:100-114.
- Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. *Am J Phys Anthropol* 18(4):281-292.
- Norconk MA, Wright BW, Conklin-Brittain NL, Vinyard CJ. 2009. Mechanical and nutritional properties of food as factors in Platyrrhine dietary adaptations. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB, editores. *South American primates, developments in primatology: progress and prospects*. New York: Springer-Verlag. p 279-319.
- Perez SI, Klaczko J, Rocatti G, dos Reis SF. 2011. Patterns of cranial shape diversification during the phylogenetic branching process of New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *J Evol Biol* 24(8):1826-1835.
- Perez SI, Klaczko J, dos Reis SF. 2012. Species tree estimation for a deep phylogenetic divergence in the New World monkeys (Primates: Platyrrhini). *Mol Phylogenet Evol* 65(2):621-630.
- Perez SI, Rosenberger AL. 2014. The phylogeny of Platyrrhines: A quantitative appraisal of topological hypotheses. *J Hum Evol* 76:177-187.
- Pucciarelli HM. 2008. *Evolución y diversificación biológica humana desde la perspectiva craneofuncional*. México: Universidad Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Antropológicas, ENAH.
- Pucciarelli HM, Dressino V, Niveiro MH. 1990. Changes in skull components of the squirrel monkey evoked by growth and nutrition: An experimental study. *Am J Phys Anthropol* 81:535-543.
- Pucciarelli HM, Neves WA. 1992. Reliability of intrafunctional indices for correcting size in cranial comparisons of New World primates. *Ciência e Cultura* 41:29-34.
- Pucciarelli HM, Muñe MC, Oyhenart EE, Orden AB, Villanueva ME, Rodríguez RR, Pons ER. 2000. Growth of skeletal components in the young squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*). A longitudinal experiment. *Am J Phys Anthropol* 112:57-68.

- Pucciarelli HM, Ramirez Rozzi FV, Muñe MC, Sardi ML. 2006. Variation of functional cranial components in six Anthropeidea species. *Zoology* 109:231-243.
- Pucciarelli HM, Perez SI, Politis GG. 2010. Early Holocene human remains from the Argentinean Pampas: Additional evidence for distinctive cranial morphology of early South Americans. *Am J Phys Anthropol* 143:298-305.
- Rohlf FJ. 1990. Rotational fit (Procrustes) methods. En: Rohlf FJ, Bookstein FL, editores. *Proceedings Michigan morphometrics Workshop. Special publication n° 2. Museum of Zoology. Michigan: University of Michigan.* p 227-236.
- Rohlf FJ. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* 55:2143-2160.
- Rohlf FJ. 2015. The tps series of software. *Hystrix* 26:9-12.
- Rosenberger AL. 1984. Fossil New World Monkeys dispute the molecular clock. *J Hum Evol* 13:737-742.
- Rosenberger AL. 1992. Evolution of feeding niches in New World monkeys. *Am J Phys Anthropol* 88:525-562.
- Rosenberger AL, Tejedor MF, Cooke SB, Pekar S. 2009. Platyrrhine eco-phylogenetics in space and time. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB, editores. *South American primates.* New York: Springer. p 69-113.
- Rosenberger AL, Tejedor MF. 2013. The misbegotten: Long lineages, long branches, and the interrelationships of *Aotus*, *Callicebus*, and the saki-uakaris. En: Barnett AL, Veiga S, Ferrari S, Norconk MN, editores. *Evolutionary biology and conservation of Titis, Sakis and Uacaris.* Cambridge: Cambridge University Press. p 13-22.
- Rylands AB, Mittermeier RA, Silva JS. 2012. Neotropical primates: Taxonomy and recently described species and subspecies. *Int Zool Yrbk* 46:11-24.
- Schneider H, Canavez FC, Sampaio I, Moreira MAM, Tagliaro CH, Seuánez HN. 2001. Can molecular data place each neotropical monkey in its own branch? *Chromosoma* 109:515-523.
- Wildman DE, Jameson NM, Opazo JC, Yi SV. 2009. A fully resolved genus level phylogeny of neotropical primates (Platyrrhini). *Mol Phylogenet Evol* 53:695-702.