COLECCIÓN CONJUNTA ACFIMAN/USB

La primatología en Venezuela

Tomo II

Bernardo Urbani
Natalia Ceballos-Mago
(editores)

Editorial EQUINOCCIO
UNIVERSIDAD SIMÓN BOLÍVAR

ACFIMAN
Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales

LA PRIMATOLOGÍA EN VENEZUELA

Tomo II

Bernardo Urbani
Natalia Ceballos-Mago
(editores)

Editorial EQUINOCCIO
UNIVERSIDAD SIMÓN BOLÍVAR

COLECCIÓN CONJUNTA **ACFIMAN/USB**

La Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales y la Universidad Simón Bolívar unen sus proyectos editoriales con el fin de dar la mejor difusión a investigaciones científicas de especial relevancia.

Editorial EQUINOCCIO
UNIVERSIDAD SIMÓN BOLÍVAR

La primatología en Venezuela
Tomo II
Bernardo Urbani & Natalia Ceballos-Mago (editores)

© 2019 EDITORIAL EQUINOCCIO
Reservados todos los derechos. Queda rigurosamente prohibida, sin autorización escrita de los titulares del *Copyright*, bajo las sanciones establecidas en las leyes, la reproducción parcial o total de esta obra por cualquier medio o procedimiento, incluidos la reprografía, la digitalización y cualquier otro tratamiento informático, así como su difusión parcial o total por los distintos medios de comunicación incluyendo los electrónicos.
© 2019 Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales
© 2019 Bernardo Urbani y Natalia Ceballos-Mago (editores)
© 2019 Los autores
Reservados todos los derechos

Director
Cristian Álvarez

Editora Jefa
Evelyn Castro

Diseño gráfico
Cristin Medina
Luis Müller

Corrección
Daniela Díaz
Evelyn Castro
José Antonio Domínguez

Impresión
Tiraje 250 ejemplares
Hecho el depósito de ley
Depósito legal DC2020001226
ISBN Obra completa 978-980-237-475-5 (edición impresa); 978-980-237-481-6 (edición digital)
ISBN Tomo II 978-980-237-477-9 (edición impresa); 978-980-237-483-0 (edición digital)

Valle de Sartenejas, Baruta, estado Miranda.
Caracas 1080-A, Venezuela.
Teléfono (0212) 9063162
equinoccio@usb.ve
www.equinoccio.com.ve
RIF. G-20000063-5

Academia de Ciencias Físicas,
Matemáticas y Naturales
RIF. J-00248572-8
Caracas, Venezuela

Libro/Book
Urbani, B. & Ceballos-Mago, N., eds. (2019). *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB).

Contenido

Tomo I

Presentación

Antonio Machado-Allison 13

Introducción

Bernardo Urbani, Natalia Ceballos-Mago 15

Investigaciones primatológicas de laboratorio

Craneometría y dieta en tres especies de cébidos (*Alouatta arctoidea, Cebus brunneus, Saimiri cassiquiarensis*) (Primates: Cebidae)
Ricardo Ottocento, Roberta Bodini 27

Dermatoglifos de monos capuchinos de Venezuela: Género *Cebus*
Anna De Luca Falconi 49

Dermatoglifos de monos capuchinos de Venezuela: Género *Sapajus*
Anna De Luca Falconi 73

Citogenética de primates del territorio venezolano
Marisol Aguilera M., Tatiana Caldera-Andara 95

Protocolo de descontaminación en estudios genéticos de muestras no-invasivas de *Sapajus apella margaritae*
Emperatriz Gamero, Kathryn M. Rodríguez-Clark, Natalia Ceballos-Mago, Romari Martinez, Magaly Pernía 117

Virus emergentes y reemergentes en primates: Una visión global y para Venezuela
Flor Helene Pujol, Juan-Carlos Navarro 135

Los parásitos de primates en Venezuela
Ricardo Guerrero, Israel Cañizales 161

Investigaciones primatológicas en cautiverio

Manejo *ex situ* del mono araña (*Ateles hybridus hybridus*) y el capuchino carablanca (*Cebus leucocephalus*)
Leonel Ovalle-Moleiro 191

Mi experiencia observando a "Darwina", una araguato (*Alouatta seniculus*) en cautiverio: Una reflexión sobre el trabajo con primates no-humanos
Romari A. Martinez 221

Comportamiento del mono capuchino, *Cebus olivaceus*, en exhibiciones zoológicas con énfasis en la dinámica social
Zaida Tárano, Ruth Marina Flores, Marie Charlotte López 241

Conductas agonísticas en dos grupos de individuos de monos capuchinos pardos (*Cebus olivaceus*) en cautiverio
Claudio Corsi 263

Comportamiento agonístico de *Cebus olivaceus* en condiciones de cautiverio y semilibertad
Juan Rodríguez, Dayanna Da Costa Gómez 277

Investigaciones primatológicas de campo

Uso ilegal de primates en Venezuela
Marianne V. Asmüssen, Kathryn M. Rodríguez-Clark, Ada Sánchez-Mercado, Gonzalo Medina-Baliño, Jon Paul Rodríguez 299

Métodos de campo para la recolección de muestras genéticas no-invasivas de mono de Margarita, *Sapajus apella margaritae*
Natalia Ceballos-Mago, Emperatriz Gamero, Kathryn M. Rodríguez-Clark, Romari Martinez, Magaly Pernía 323

Interacción del mono capuchino de Margarita (*Sapajus apella margaritae*) con los cultivos en el Parque Nacional Cerro El Copey
Virginia Sanz, Rafael Moncada, Luis Gonzalo Morales 349

¿Es efectiva la educación ambiental? Percepciones sobre el mono (*Sapajus apella margaritae*) y el venado (*Odocoileus margaritae*) de Margarita
Sabina Caula, Virginia Sanz, Elysa Silva, Laura Quinteiro 371

Etnoprimatología Barí en la Sierra de Perijá del estado Zulia
Manuel Lizarralde 391

Análisis del impacto de las tendencias actuales en pérdida de hábitat sobre las especies de primates no-humanos en la cuenca del Lago de Maracaibo
Carlos Portillo-Quintero 417

Registros de primates en la Sierra de Portuguesa, extremo nororiental de los Andes venezolanos
Shaenandhoa García-Rangel, Cristina Sainz-Borgo, Gabriela Henríquez, Rebeca Meza 439

Tomo II

Investigaciones primatológicas de campo (Continuación)

Estatus poblacional y patrones de distribución de las familias Cebidae y Atelidae en la región de tierras bajas del estado Miranda, centro-norte de Venezuela
Elmara Suhail Rivas-Rojas, Yamil Salim Madi-Tojeiro, Ricardo Noite-Camacho, José Gonzalo Vázquez-Rodríguez, Yimber Johan Pacheco-Amas 13

Modelos de ocupación como herramienta para el estudio y conservación de *Ateles hybridus* y otros primates del Parque Nacional Guatopo, estado Miranda
Emiliana Isasi-Catalá, Isaac Goldstein, Guillermo Bianchi 33

El mono araña *(Ateles hybridus)* en la Reserva Forestal Caparo: Ecología y conservación
Diana Liz Duque, Alisa Aliaga, Hernán G. Castellanos A. 57

Supervivencia de *Ateles hybridus* en pequeños fragmentos boscosos, occidente del estado Apure, Venezuela
Gerardo Cordero, Salvador Boher, Valois González, Farid Ayaach 81

Factores que podrían marcar la diferencia de la ausencia/presencia de *Ateles belzebuth* en dos tipos de bosque húmedo de la Guayana venezolana: una reflexión
Hernán G. Castellanos A. 105

Cambios demográficos temporales de una población de araguatos *(Alouatta arctoidea)* en los llanos venezolanos
Alejandra Aponte-Fernandes, Carlos Bosque 127

El águila harpía (*Harpia harpyja*): Especie centinela de primates en la Reserva Forestal de Imataca
Pilar Alexánder Blanco Márquez, Blas Chacares 145

Utilización de hábitats por *Cebus olivaceus* (Primates: Cebidae) en un bosque adyacente al embalse Guri, estado Bolívar
Marjorie Machado, Carmen Ferreira 171

Comportamiento alimentario de un grupo de *Pithecia pithecia* en un fragmento de bosque seco sin depredadores
Mailén Riveros Caballero, Luis Felipe Gottopo 193

Acicalamiento en monos viudo (*Pithecia pithecia*) en Isla Redonda, embalse de Guri, estado Bolívar, Venezuela
Natalia Ceballos-Mago, Luis Levin, Carmen Ferreira 215

Geofagia e ingestión de ortópteros y avisperos por monos viudo (*Pithecia pithecia*) en Guri, sureste de Venezuela
Bernardo Urbani, Marilyn A. Norconk, Franco Urbani 241

Investigaciones primatológicas fuera de Venezuela

Origen y diversidad de los parásitos maláricos (género *Plasmodium*) en primates
M. Andreína Pacheco, Ananias A. Escalante 273

Cooperación en chimpancés (*Pan troglodytes verus*) silvestres de África Occidental
Cristina M. Gomes 299

Aporte sobre la dispersión de las hembras e interacciones extra grupales de *Colobus angolensis palliatus* en Diani Beach, Kenia
Alejandra Aponte-Fernandes 321

Presencia del "Sagüí-de-Wied", *Callithrix kuhlii* en comunidades rurales en Bahía, Brasil
Leandro Lessa Bezerra, Romari A. Martinez 339

Coordinación de progresión grupal en monos capuchinos cariblancos (*Cebus imitator*) de un bosque lluvioso de Costa Rica
Bernardo Urbani 359

Historia evolutiva de los catarrinos que llegaron a Suramérica
Damián Ruiz-Ramoni 375

Reimpresiones históricas para la primatología contemporánea en Venezuela

El Boletín Informativo de la *Sociedad Venezolana de Primatología*: Una sinopsis
Bernardo Urbani, Natalia Ceballos-Mago 399

Boletín Informativo de la Sociedad Venezolana de Primatología, Nº I. Junio de 1988 403

Boletín Informativo de la Sociedad Venezolana de Primatología, Nº II. Diciembre de 1988 414

Boletín Informativo de la Sociedad Venezolana de Primatología, Nº III. Año 1989 428

Reseñas de los autores 433

Investigaciones primatológicas de campo (Continuación)

Estatus poblacional y patrones de distribución de las familias Cebidae y Atelidae en la región de tierras bajas del estado Miranda, centro-norte de Venezuela

Elmara Suhail Rivas-Rojas
Yamil Salim Madi-Tojeiro
Ricardo Noite-Camacho
José Gonzalo Vázquez-Rodríguez
Yimber Johan Pacheco-Amas

Resumen

Se determinaron los patrones de distribución potencial de las familias Cebidae y Atelidae en la región centro norte costera del estado Miranda y se evaluaron los Grados de Intervención (GDI) de los hábitats. Mediante la unión de las capas en SIG de la distribución potencial de cada especie (DIVA 7.3.0), se generó el patrón de distribución de la riqueza. Se evaluó el estatus poblacional del mono araña (*Ateles hybridus*) y otros primates en Barlovento (estado Miranda) mediante doce transectos de avistamiento en campo, sin obtener registros del primero. La especie más generalista, *Cebus brunneus*, muestra la mayor área de distribución, mientras que *Alouatta arctoidea* presenta un área menor y distribución muy similar; la más especialista, *Ateles hybridus*, exhibe la menor extensión en su distribución. El estado de conservación de todos los hábitats en la zona es pobre (GDI 3) o muy pobre (GDI 4 y 5), con pocas áreas en buen estado (GDI 2) fragmentadas y algunas fuera de los parques nacionales, por lo que la presencia de estas especies depende mucho de su capacidad para adaptarse a zonas intervenidas. Dado lo degradado del hábitat de *Ateles hybridus* y la dificultad de obtener registros, se considera que su estatus de conservación en la zona puede ser crítico.

Palabras claves: Estatus poblacional, patrones de distribución, tierras bajas.

Population Status and Distribution Patterns of the Cebidae and Atelidae Families in the Lowland Region of Miranda State, North-Central Venezuela

Abstract

Potential distribution patterns of families Cebidae and Atelidae in the northcentral coastal region were determined, and the Intervention Levels (GDI) of the habitats were evaluated. By linking GIS layers of potential species distribution pattern (DIVA 7.3.0), the status of richness distribution was generated. The population status of variegated spider monkeys (*Ateles hybridus*) and other primates in Barlovento (state of Miranda) was studied using twelve transects in order to record sighting records; however, no records were obtained for the first. The generalist species *Cebus brunneus* shows the greatest range, while *Alouatta arctoidea* have a smaller range. The later, *Ateles hybridus,* showed less distribution. The conservation status of all habitats in the area is poor (GDI 3) or very poor (GDI 4 and 5), with few areas in good condition (GDI 2), or fragmented, either inside or some outside the national parks. Thus, the presence of these primate species depends on its ability to cope to threaten areas. So, given the degraded habitat, the difficulty to obtain records of *Ateles hybridus* in this lowland region might indicate that its local status may be critical.

Keywords: Populational status, distribution patterns, lowland region.

Introducción

En Venezuela el orden Primate se encuentra representado al menos por 16 especies aceptadas y registradas en Sánchez y Lew (2012), sin embargo esta cifra no puede considerarse definitiva, debido a que el hábitat de varias especies recolectadas en Colombia y Brasil se prolonga de forma continua en el país estableciendo una alta probabilidad de que estas también se encuentren en Venezuela; así como al hecho de que persisten dilemas taxonómicos cuya resolución podría incrementar su número hasta 21 (Madi *et al*., 2014a). Del total de primates reconocidos en el territorio nacional según la IUCN (International Union for Conservation of Nature) y el *Libro rojo de la fauna venezolana* (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008), el 25% de ellos se encuentra en las categorías de Vulnerable (VU) y En Peligro (EN).

En este trabajo se estudió el estatus poblacional y estado de conservación del mono araña (*Ateles hybridus*) en el estado Miranda y se estimaron los patrones de distribución potencial (Townsend *et al*., 2011) de las familias Cebidae y Atelidae para la región centro-norte de Venezuela, delimitada fisiográficamente por la Cordillera de la Costa-Occidental, que abarca los estados Aragua, Miranda, Carabobo, Vargas, Distrito Capital, y las zonas norte de Cojedes y Guárico. Adicionalmente se evaluaron los Grados de Intervención (GDI) (Madi *et al*., 2011b, 2011c) del hábitat de las especies de araguatos o monos aulladores *Alouatta arctoidea* (Cabrera, 1940); *Ateles hybridus* (I. Geoffroy, 1829) y del mono capuchino *Cebus brunneus* (Schomburgk, 1848) con la finalidad de determinar su estado de conservación (grado de pérdida, fragmentación y/o perturbación).

La zona de trabajo es la Cordillera de la Costa-Occidental junto con la Cordillera de la Costa-Oriental, son las dos biorregiones (Madi *et al*., 2011a)

que forman parte de la Cordillera de la Costa Central, una zona montañosa ubicada al norte de Venezuela y dividida por la cuenca del río Unare, en cuya sección occidental se encuentran dos serranías: la del Litoral y la del Interior, caracterizadas por la presencia de valles y depresiones tectónicas (Aguilera y Pérez-Hernández, 2007). Esta área se caracteriza por presentar históricamente una de las mayores densidades poblacionales del país desde la época colonial (IGVSB, 2014), concentrada principalmente en el estado Aragua, el Distrito Capital (Caracas), Guarenas-Guatire y Barlovento, por lo que los ecosistemas de estas zonas están entre los más alterados del país. Entre ellos, los ecosistemas de las zonas bajas e intermedias son los más susceptibles a verse afectados por las actividades antrópicas, tal como lo señalan Portillo-Quintero *et al.* (2010) tras un análisis con imágenes satelitales de los cambios en la cobertura de los bosques de la Cordillera de la Costa Central, donde se estableció que la mayoría de los bosques, presentes en estas áreas de la cordillera, han desaparecido como consecuencia de la tala, la quema y su conversión en áreas agrícolas tanto de cultivos comerciales como de subsistencia, un hecho especialmente grave para las poblaciones de primates, ya que su distribución está restringida a los bosques tropicales y subtropicales, por lo que la amenaza más importante para este grupo es la pérdida de estos hábitats, su fragmentación o degradación ambiental (Delfer, 2010).

Materiales y métodos

Para determinar el estatus de conservación del mono araña (*Ateles hybridus*) se realizaron investigaciones bibliográficas sobre la región en relación con sus características físico-naturales, el tipo de hábitats que sustenta y la evolución histórica de los usos de la tierra. Se efectuaron doce salidas de campo en la región de Barlovento en el estado Miranda, en el 2009, a partir de las cuales se evaluó el estatus poblacional del mono araña (*Ateles hybridus*) y de otros primates por medio de observaciones directas mediante doce recorridos a pie en caminos abiertos y áreas boscosas de las localidades de Caucagua, El Clavo, El Guapetón, El Guapo, Araira, Salmerón y Capayita, alcanzando sesenta y ocho horas de esfuerzo de muestreo. Se

aplicaron además noventa encuestas y un programa de sensibilización en las comunidades visitadas. Así mismo se entrevistó a varios investigadores que desarrollan sus proyectos en la zona sobre posibles avistamientos de esta especie.

La distribución espacial potencial a gran escala (mayor a 1:1.000.000) de cada especie en el área de estudio de la familia Atelidae (*Ateles hybridus*, *Alouatta arctoidea*) y de la familia Cebidae (*Cebus brunneus)* se estableció a partir de la recopilación de los registros de campo disponibles en la bibliografía y las bases de datos de las colecciones de museos, proyectos, fundaciones e instituciones, públicas o privadas del país, tales como: Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS), Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG), Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), Museo de Ciencias Naturales de Guanare (MCNG), Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Simón Bolívar (MCNUSB), Museo de la Universidad de Los Andes (ULA) y el Proyecto Sistemas Ecológicos de Venezuela (SEVe) del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, y bases de datos electrónicas como las del "*Museum of Vertebrate Zoology*".

Se descartaron del estudio, por criterios de confiabilidad, los registros con dudosa identificación taxonómica y escasa precisión espacial, pues esto hace que sea imposible ubicarlos en un hábitat particular; y de los análisis por modelos de nicho ecológico, aquellos que por obsolescencia temporal quedaron anacrónicos ya que los hábitats donde se recolectaron desaparecieron mucho antes de iniciarse la recolección de los datos ambientales satelitales utilizados por los programas de análisis. En el caso de *Ateles hybridus*, la escasez de colectas en campo obligó a utilizar información ecológica proveniente de colectas en otras regiones. Con los registros validados se desarrolló para cada especie una capa de puntos georeferenciados en SIG, el 80% de estos datos se utilizó para generar, mediante modelos de nicho ecológico, una primera distribución potencial de las especies, utilizando la aplicación de libre licencia DIVA 7.3.0 que permite manejar otras variables ecológicas además de las climatológicas. Los datos restantes se utilizaron para establecer la capacidad de predicción del modelo espacial obtenido. En este análisis también se recurrió a técnicas de muestreo y remuestreo de datos, y se generaron distribuciones promedio para cada

especie mediante la superposición de diversas salidas exploratorias. Finalmente se escogieron como los modelos de distribución potencial más robustos (los más explicativos) para cada especie aquellos que incluyeron en sus áreas de distribución la mayor cantidad de colecta (Madi *et al*., 2011d).

Estas áreas de distribución presentan poca resolución espacial, ya que se elaboran a pequeña escala 1:1.500.000 o mayores debido a las limitaciones impuestas por la escala espacial de los datos ambientales disponibles en la red, en relación con la información de hábitats y micro-hábitats disponible a nivel nacional, por lo que estas distribuciones, junto con otras propuestas bibliográficas digitalizadas en capas de SIG y las áreas de distribución desarrolladas por Madi *et al*. (2008), se utilizaron como guías para establecer mediante la técnica de topónimos conocidos los límites del perímetro de los modelos de distribución potencial de alta resolución espacial 1:250.000, los cuales se crearon generando capas de información SIG con base en que: 1) estas especies son arborícolas –*sensu stricto*– lo que limita su disponibilidad de hábitats, al mismo tiempo que hace a los mismos cartográficamente conspicuos, y 2) tienen un estrecho margen de tolerancia térmica y poca resistencia a la escasez del recurso hídrico; dos variables que imponen límites altitudinales y climatológicos bien definidos a la distribución de estas especies.

Estas particularidades permitieron utilizar: 1) la capa SIG del mapa de la "Vegetación Actual de Venezuela" 1:250.000 (Madi *et al*., 2009) como guía para identificar los hábitats boscosos adecuados para cada especie, previa actualización realizada en sus elementos florísticos y de coberturas históricas mediante revisiones bibliográficas; 2) la capa de "Altimetría de Venezuela en SIG" 1:250.000 (Madi *et al*., 2009) corregida, mejorada y ajustada, como guía para establecer los límites altitudinales a partir de los datos de cotas de altura máxima y mínima de los registros en campo y los valores reportados en la bibliografía para cada especie, y finalmente; 3) la capa SIG, con las características ecológicas de los "Ecosistemas de Venezuela" 1:250.000 (Madi *et al*., 2014b), se utilizó como guía para delimitar en SIG la zona de estudio y descartar áreas particularmente desérticas.

Finalmente, la distribución potencial de cada especie en el área de estudio se determinó a partir de la identificación de áreas apropiadas por la su-

perposición jerárquica de estas capas SIG en el siguiente orden: altimetría, formaciones vegetales y ecosistemas sobre una base del territorio nacional con los límites perimetrales previamente identificados y la perimetral de la zona de estudio digitalizada en SIG. Los análisis espaciales y capas de información en SIG se realizaron en ESRI® ArcMap 9.0 Lic. ArcView 43452845 (ArcGIS).

El estado de conservación de los hábitats de cada especie en la zona de estudio se elaboró utilizando la capa de "Grados de intervención de las Formaciones Vegetales en Venezuela" (Madi *et al*., 2011b) como insumo para la superposición y unión en SIG con las áreas de distribución potencial obtenidas para los primates estudiados. El patrón de distribución de la riqueza de estas especies en la zona de estudio se realizó mediante la unión de capas en SIG de las áreas de distribución potencial de cada una de ellas y sumando su presencia o ausencia por unidad de área con la aplicación de libre licencia DIVA 7.3.0. El índice de Riqueza de Especies resultante S cuantifica el número de especies presentes en un área y tiempo dados, proporcionando una medida numérica simple de la biodiversidad en ese momento y espacio geográfico; este índice permite acumular información proveniente de diferentes metodologías y tiempos, facilitando con un valor numérico la comparación entre zonas.

Resultados

Registros en campo

Durante los recorridos en las salidas de campo en Barlovento no se registró ningún avistamiento de *Ateles hybridus* y pese a que el 60% de los pobladores encuestados en las comunidades visitadas señala la presencia de monos en los bosques de las tierras más altas de los lotes boscosos cercanos a sus comunidades, un 90% de los mismos afirmó que no han visto ejemplares con las características de la imagen del *Ateles hybridus* mostrada en las encuestas. Cordero y Boher (1988) reportan la presencia de ejemplares de esta especie en Barlovento, sin embargo nuestro estudio no confirma la actual presencia de *Ateles hybridus* en esta región. Por su

parte, E. Isasi-Catalá confirmó varios avistamientos de esta especie en las zonas más remotas del Parque Nacional Guatopo (Isasi-Catalá, com. pers., este volumen).

Patrones de distribución

En relación con la distribución potencial (figura 3), la especie de la familia Cebidae (*Cebus brunneus*) muestra la mayor extensión, mientras que las especies de la familia Atelidae (*Alouatta arctoidea*) presentan una distribución desigual a lo largo de toda la región centro-norte. *Ateles hybridus* presenta la menor extensión en su distribución, que aún podría ser más restringida si se incrementara la escala espacial del estudio, debido a que buena parte de la planicie sedimentaria de Barlovento presenta hábitats inadecuados para esta especie, consistentes en matorrales, arbustales espinosos y herbazales (figura 3).

El patrón de distribución estimado de la riqueza de especies consideradas en el estudio (figura 1) muestra que la mayor parte de la zona está divida entre las áreas con una sola especie (*Cebus brunneus*) 42,07% y las que comparten dos especies (*Alouatta arctoidea* y *Cebus brunneus*) 33,50%. Solo en el extremo este se aprecia una amplia área 17,69% donde la posible presencia de *Ateles hybridus* elevaría a tres el número de especies en la zona; algunas de estas áreas se encuentran incluidas bajo la figura de Áreas Bajo Régimen de Administración Especial como los parques nacionales distribuidos en los estados Guárico, Vargas y Miranda (figura 1).

Estado de conservación del hábitat

La mayor parte de los hábitats boscosos en el área de estudio (figura 2) se encuentran muy afectados por las actividades humanas, predominando las áreas con un Grado de Intervención (GDI) 3, seguidas del GDI 4. El GDI 3 implica modificaciones muy variables con deforestación en un porcentaje que oscila entre un 26% a un 75% del área considerada, mientras que el GDI 4 implica fuertes modificaciones en grandes extensiones de estos bosques, incluyendo grandes deforestaciones en al menos un 75% y hasta un

99% del área considerada. En las encuestas los habitantes confirmaron el uso de los bosques de montaña para la realización de diferentes actividades antrópicas tales como el establecimiento de conucos, la extracción de madera y la caza: también son abundantes las áreas en GDI 5, que representan zonas urbanas, industriales y comerciales donde se han perdido completamente estos hábitats o quedan apenas los relictos. Solo una pequeña proporción de los hábitats se encuentran en GDI 2, reflejo de un buen estado de conservación (afectación baja) dentro de los parques nacionales y en algunos fragmentos dispersos (figura 2). El estado de conservación general de los hábitats en la zona es bajo, con pocas áreas en buen estado y muy fragmentadas fuera de los parques nacionales.

Discusión y conclusiones

Registros en campo

A pesar de que *Ateles hybridus* es el primate más amenazado del país (Urbani *et al*., 2008), los estudios sobre esta especie son escasos. En las últimas tres décadas son muy pocos los avistamientos de esta especie en la región centro norte de Venezuela (Cordero, 1987; Cordero y Biord, 2001). Duque (2009) exploró intensamente el Parque Nacional Waraira Repano y no observó individuos de la especie. Los avistamientos más recientes de *Ateles hybridus* ocurrieron en el occidente del país, en la localidad de Terakibú, Sierra de Perijá, edo. Zulia (Prieto-Torres *et al*., 2011).

Para los efectos del estudio de las especies *Cebus brunneus* y *Aloatta artoidea* se utilizaron los datos de distribución provenientes de las publicaciones de Madi *et al*. (2014a), Sánchez y Lew (2012) y Linares (1998), con la finalidad de establecer la distribución potencial, estimar la riqueza y asociarla con el grado de intervención de los hábitats. Las entrevistas realizadas en la región de Barlovento no evidenciaron la presencia en el área de ninguna de las especies de primates estudiadas (*Cebus brunneus*, *Alouatta arctoidea, Ateles hybridus).* Si esta información fuese un falso negativo podría deberse a que los pobladores no reconocen las especies en las láminas mostradas o a que los individuos no se acercan a los centros poblados.

La escasez de registros de la especie *Ateles hybridus* en la región de Barlovento se debe muy probablemente a la destrucción de su hábitat, ya que los primates frugívoros más grandes como *Ateles* usualmente requieren extensas áreas de bosque que provean suficientes recursos para mantener poblaciones viables (Roncancio *et al*., 2010), y por ser especialista de bosques maduros, se le considera un excelente bioindicador de bosques tropicales intactos (Vegas, 2007), siendo poco probable que se encuentre en hábitats tan intervenidos. Solo un mayor esfuerzo de muestreo, principalmente en los pocos fragmentos remanentes de su hábitat natural, podría determinar la posible presencia y densidades de poblaciones aisladas o confirmar la extinción local de esta especie en el área de estudio.

Patrones de distribución

Las áreas de distribución potencial obtenidas para cada especie (figura 3) cumplen con las expectativas asociadas a la escala espacial de trabajo. En los resultados se hace evidente que *Cebus brunneus* presenta la distribución más extensa, lo que cuadra con el hecho de ser el primate más común y ampliamente distribuido en el país, ya que este "generalista" habita en bosques de zonas bajas y altas ubicados entre los 10-1.540 m. Es insectívoro y frugívoro, pero puede llegar a ser omnívoro en cautiverio (Linares, 1998).

Mientras que *Alouatta arctoidea* tiene condiciones ecológicas similares en el área a la especie *Cebus brunneus*, sus distribuciones potenciales a la escala del estudio resultan análogas, puesto que ambos habitan en áreas boscosas de zonas bajas y altas ubicadas entre los 10 y 1.160 m (Linares, 1998), y pueden habitar en bosques degradados y fragmentados (Defler, 2010). Esta característica podría estar generando algunos artefactos en el estudio de la riqueza de especies, como la casi ausencia de un área con un valor de riqueza 2. Solo estudios ecológicos y de historias de vida entre ambas especies podrían mejorar esta aproximación.

La distribución resultante para *Ateles hybridus* es la de menor extensión, y se amplía tanto hacia la costa, en las zonas bajas de la planicie sedimentaria de Barlovento, que este resultado podría ser un artefacto en el análisis, debido al efecto magnificado de los bosques ribereños, dada la

resolución espacial del trabajo cartográfico, ya que en esta zona predomina una sucesión de bosques deciduos, matorrales, arbustales espinosos y herbazales, hábitats poco adecuados para esta especie. Además de esto, la escasez de registros en la zona dificultan la generación de un modelo más exacto, lo que apunta hacia la necesidad de realizar estudios a mayor escala espacial y más chequeos en campo, ya que la situación del mono araña (*Ateles hybridus*) es crítica en esta región.

Los hábitats de las cuatro especies coinciden únicamente en la región este costera del área de estudio (figura 1), zona en la cual *Ateles hybridus*, la especie con la distribución más restringida, coincide con el resto y donde se encuentran la planicie sedimentaria litoral de Barlovento con la serranía interior de la Cordillera de la Costa Occidental, por lo que en el área se encuentra un collage de relieves y bosques siempreverdes, semi deciduos, deciduos y ribereños. En la actualidad, la vegetación de las tierras bajas de Barlovento está fuertemente intervenida por actividades antrópicas asociadas al cultivo tradicional de cacao, lo que origina formaciones vegetales secundarias en áreas pantanosas, determinadas por un sistema de riego primitivo (http:www.miranda.gob.ve/). Dada la coexistencia de las cuatro especies en esta área, puede ser considerada como la más crítica para su conservación, por lo que se requiere un estudio espacial más detallado para delimitarla a una mayor escala y precisar mejor hasta dónde se presentan realmente en la zona baja costera.

Estado de conservación del hábitat

Como era esperable, en la zona norte costera del país, en el área con mayor concentración de población urbana y actividades industriales y comerciales del país (Portillo-Quintero *et al*., 2010), los patrones de intervención en la zona (figura 2) indican que esta es un área donde la cobertura vegetal está fuertemente intervenida y la vegetación natural primaria es prácticamente inexistente, ya que el bosque tropical húmedo ha sido sustituido por plantaciones de cacao y cultivos asociados, como conucos de subsistencia (http:www.miranda.gob.ve). La mayor parte del área se encuentra fuertemente intervenida, con un Grado de Intervención (GDI) de 4, lo que implica

una pérdida en área estimada de hábitats mínima de 75% y una máxima de 99%. En esta área los pocos hábitats remanentes son parte de un patrón de fragmentación, lo que dificulta la presencia de poblaciones viables en esta zona. Una menor proporción del área se encuentra en un GDI 3, lo que implica que las condiciones del estado de conservación de sus hábitats son variables, desde una afectación poco mayor al 25% hasta una que supera el 70%, pudiendo existir poblaciones viables en esas zonas.

Los hábitats menos afectados, con un GDI 2, donde solo un máximo del 25% del área de los hábitats han sido alterados, se concentran en tres zonas aisladas entre sí. La de mayor extensión se encuentra en el norte costero, entre la cueva Alfredo Jahn y el Cabo Codera, parcialmente incluida en el Parque Nacional Waraira Repano, donde cubre una amplia extensión en la vertiente litoral; la otra forma un continuo de bosque aislado y rodeado de áreas agropecuarias en el centro del Parque Nacional Guatopo, al sur; ambas, las únicas áreas con evidencia de poblaciones viables de las cuatro especies, lo que resalta la importancia de estas figuras de protección para la conservación de la fauna de primates en esta zona de Venezuela, como lo señala Defler (2010), quien afirma que fragmentos forestales pueden actuar como refugios para las especies cuando antiguos rangos de distribución se reducen por la destrucción del hábitat, lo que obliga a las poblaciones a concentrarse en espacios protegidos.

Alouatta arctoidea puede usar vegetación de crecimiento secundario o ecosistemas de origen antrópico como plantaciones a manera de corredores o lugares de refugio (Morales-Jiménez, 2003). La gran flexibilidad ecológica y conductual de este grupo les permite colonizar rápidamente nuevos ambientes como bosques jóvenes o en proceso de recuperación, cuando los árboles pueden resistir su peso (Delfer, 1981). El área donde coinciden dos especies (figura 1), *Alouatta arctoidea* y *Cebus brunneus*, es amplia, pero no escapa al patrón de alteración de hábitats presente en todo el norte costero (figura 2). A excepción de algunos fragmentos aislados, la mayor parte de esta zona se encuentra en los GDI 3 y 4, lo que implica que la mayor parte de los hábitats se encuentran fuertemente fragmentados o alterados. Aun así, pueden encontrarse poblaciones estables distribuidas entre los fragmentos, dada la flexibilidad ecológica y conductual de estas especies, pero no se dispone

de información al respecto. En este sentido, nuevamente las únicas áreas con evidencia de poblaciones estables son las que se encuentran en Áreas Bajo Régimen de Administración Especial, como los parques nacionales de San Esteban, Henri Pittier y Tigua General Manuel Manrique.

El área con una sola especie es apenas visible en la cartografía (figura 1) y se reduce a unos pocos bosques ribereños, ya que está asociada únicamente a la distribución de la especie *Alouatta arctoidea*, debido a lo similares que son sus hábitats, o al menos el conocimiento de los mismos, por lo que se deben tratar más como un posible artefacto del modelo utilizado. En el resto del área, donde solo se encuentra una especie, *Cebus brunneus*, la más generalista de las cuatro y con el más amplio rango de distribución (figura 1), no hay áreas de protección, salvo por el Parque Nacional Macarao que, a la escala de estudio, aparece muy afectado (figura 2), con GDI de 3 y 4 en la mayor parte de su superficie, y unos pocos fragmentos boscosos en GDI 2 que podrían estar marcando una diferencia importante para esta especie, la más tolerante a la pérdida de hábitats, dado su carácter omnívoro y su capacidad para utilizar bosques secundarios en estado de sucesión o intervenidos como fuente de recursos temporales o corredores entre fragmentos (Delfer, 2010).

En los mapas de riqueza de especies (figura 1), la escala de trabajo junto con la cantidad y calidad de los datos de campo y de historias de vida y ecología de las especies juega un importante papel en los patrones obtenidos y no se puede descartar que la red de bosques de galería o ribereños remanentes en el área de estudio favorezca que las poblaciones se mezclen más de lo que se aprecia en este estudio. Los resultados cartográficos indican que los modelos de distribución potencial a esta escala constituyen una herramienta útil para definir patrones de riqueza tanto a nivel de Orden como de familia en un área dada, lo cual es de suma importancia en la planificación de áreas prioritarias para la conservación.

Agradecimientos

Los datos de campo fueron tomados gracias al financiamiento del Fondo IEA (Provita)-Proyecto Nº 2009-11 titulado: *Estatus poblacional y conservación del mono araña (Ateles hybridus) en la región de Barlovento, Edo.*

Miranda, ejecutado durante el año 2009. Gracias infinitas a la Oficina de Análisis Estratégico del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente por facilitar las capas para la elaboración de los Mapas en SIG.

Referencias

AGUILERA, M. y Pérez-Hernández, R. (2007). "Distribución geográfica de la fauna venezolana". En: *Geo Venezuela*. Tomo 2: *Medio físico y recursos ambientales*. Capítulo 17. Fundación Empresas Polar. Caracas, Venezuela. 576 pp.

ALDANA, A.; Beltrán, M.; Torres-Neira, J. y Stevenson, P. (2008). "Habitat characterization and population density of brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in Magdalena Valley, Colombia". *Neotropical Primates*, 15(2): 46-50.

CHAPMAN, C. (1988). "Patterns of foranging and range use by three species of Neotropical primates". *Primates*, 29(2): 177-194.

———— (1990). "Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization". *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26: 409-414.

CORDERO-RODRÍGUEZ, G. (1987). "Composición y diversidad de la fauna de vertebrados terrestres de Barlovento, estado Miranda, Venezuela". *Acta Científica Venezolana*, 38: 234-258.

CORDERO-RODRÍGUEZ, G. y Biord, F. H. (2001). "Distribution and conservation of the spider monkey (*Ateles hybridus*) in the Coastal Range of Northern Venezuela". *Neotropical Primates*, 9(1): 8-11.

CORDERO-RODRÍGUEZ, G. y Boher, B. S. (1988). "Notes on the biology of *Cebus nigrivittatus* and *Alouatta seniculus* in northern Venezuela". *Primate Conservation*, 9: 61-66.

DEFLER, T. (1981). "The density of *Alouatta seniculus* in the Eastern Llanos of Colombia". *Primates*, 22: 564-569.

———— (2010). *Historia natural de los primates colombianos*. 2º ed. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá, Colombia. 612 pp.

DUQUE, D. (2009). "Abundancia y distribución del mono araña (*Ateles hybridus*) en una región del sureste del Parque Nacional El Ávila,

Distrito Capital". En: *Una mano a la naturaleza. Conservando las especies amenazadas venezolanas*. (Giraldo, D.; Rojas-Suárez, F. y Romero, V., eds.): 101. Provita y Shell Venezuela, S.A. Caracas, Venezuela. 220 pp.

Propuesta del Plan de Ordenación del Territorio del Estado Bolivariano de Miranda. Disponible en: http:www.miranda.gob.ve/images/descargables/plan_digital.doc. (Consulta: 27 de agosto 2014).

INSTITUTO GEOGRÁFICO DE VENEZUELA "SIMÓN BOLÍVAR". (2014). "Atlas de la República Bolivariana de Venezuela". 362 pp.

LINARES, O. (1998). "Mamíferos de Venezuela". BP Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas, Venezuela. 690 pp.

MADI, Y.; Henríquez, A.; Gil, D.; Rodríguez, L.; León, A.; Martínez, J.; Delgado, M.; Vázquez, J. y Santander, J. (2009). "Vegetación de Venezuela. Recopilación de Sistemas Ambientales de Venezuela 1979-1982. Proyecto Ven/79/001". Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela. pp. 1-4.

MADI, Y.; León, A.; Vera, M.; Bonvento, V.; Gil, D. y Vásquez, J. (2009). "Altimetría de Venezuela en SIG". Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela. pp. 1-7.

MADI, Y.; Noite, R.; Rivas, E.; Vásquez, J. G.; Valdez, L.; Rodrigues, J. J. y León, A. (2014b). "Ecosistemas de Venezuela". Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela.

MADI, Y.; Rodrigues, J. J.; Vásquez, J. G.; Noite, R.; Linares, O.; Rivas, E.; Valdez, L., Belisario, M.; Chacón, I. y León, A. (2014a). En: *Patrón de distribución de la riqueza de especies de los mamíferos de Venezuela*. 3º ed. Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela.

MADI, Y.; Vásquez, J. G.; León, A.; Rodrigues, J. J.; Rivas, Y.; Duarte, E.; Álvarez, W.; Martínez, J. y Uzcátegui, J. (2010). "Grados de Intervención (GDI) de las formaciones vegetales en Venezuela". Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela.

MADI, Y.; Vásquez, J. G.; León, A. y Rodrigues, J. J. (2011b). "Estado de Conservación de los bosques y otras formaciones vegetales en Venezuela". BioLlania (edición especial), 10: 303-324.

MADI, Y.; Vásquez, J. G.; Rodrigues, J. J. y León, A. (2011a). "Las bioregiones de Venezuela a 1:250.000 y tres nuevas propuestas para el sur del Orinoco". Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela.

MADI, Y.; Vásquez, J. G.; Rodrigues, J. J.; Noite, R.; Chacón, I. y Vallejo, D. (2011c). "Grados de Intervención (GDI) de las formaciones vegetales en Venezuela". 2º ed. Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela.

MADI, Y.; Vásquez, J. G.; Rodrigues, J. J.; Pacheco, Y.; Noite, R.; Valdes, L.; Belisario, M.; Chacón, I. y Vallejo, D. (2011d). "Distribución y estado de conservación del hábitat de los mamíferos en Venezuela". Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela.

MADI, Y.; Linares, O.; Rivas, E.; Rodríguez, L.; León, A.; Martínez, J.; Delgado, M.; Gil, D.; Santander, J.; Henríquez, A.; Vásquez, J. G.; Vera, M.; Rivas, Y.; Terán, L.; Céspedes, M. y Rodriguez, J. J. (2008). "Zoogeografía y diversidad de los mamíferos en Venezuela SIG". Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela.

MORALES-JIMÉNEZ, A. (2002). "Densidad de los monos aulladores (*Alouatta seniculus*) en un bosque subandino, Risaralda, Colombia". *Neotropical Primates*, 10(3): 141-144.

OCHOA, D.; Martínez, E. y De la Ossa, J. (2011). "Densidad poblacional y estructura de grupo de *Alouatta seniculus* (primates: Atelidae) en Colosó, Sucre, Colombia". *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 14 (2): 101-108.

PORTILLO-QUINTERO, C.; Lacabana, P. y Carrasquel, F. (2010). "Conversión de los bosques en la Cordillera de la Costa Central de Venezuela". En: *Libro rojo de los ecosistemas terrestres de Venezuela*. (Rodríguez, J. P.; Rojas-Suárez, F. y Giraldo Hernández, D., eds.): 234-243. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas, Venezuela. 325 pp.

PRIETO-TORRES, D.; Belandria-Abad, A.; Gómez, U. y Calchi, R. (2011). "Lista preliminar de mamíferos no voladores en tres localidades de la Vertiente Suroriental de la Sierra de Perijá, estado Zulia-Venezuela". *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*, 45(1): 21-34. Universidad Del Zulia. Maracaibo, Venezuela.

RODRÍGUEZ, J. P.; Rojas-Suárez, F. y Giraldo Hernández, D. (eds.). (2010). *Libro rojo de los ecosistemas terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas, Venezuela. 324 pp.

RONCANCIO, N.; García, L. y Acosta, A. (2010). "Densidad poblacional y estructura de grupo de *Ateles hybridus brunneus* (primates: Atelidae) en un fragmento de bosque aislado en el suroriente de Antioquia, Colombia". *Mastozoología Neotropical*, 17(2): 385-389.

RUSSO, S. E.; Campbell, C. J.; Dew, J.; Stevenson, P. R. y Suárez, S. A. (2005). "A multi-forest comparison of dietary preferences and seed dispersal by *Ateles* spp". *International Journal of Primatology*, 26(5): 1017-1037.

RYLANDS, A. B.; Mittermeier, R. A. y Rodríguez-Luna, E. (1997). "Conservation of neotropical primates: threatened species and an analysis of primate diversity by country and by region". *Folia Primatologica*, 8: 134-160.

SÁNCHEZ, J. y Lew, D. (2012). "Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela". *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 173-174: 173-238.

TOWNSEND, P.; Soberón, J.; Pearson, R.; Anderson, R.; Meyer, E.; Nakamura, M. y Bastos, M. (2011). "Ecological Niches and Geographic Distributions". *Monographs in population biology*, 49. Princeton IX. 316 pp.

URBANI, B.; Morales, A. L.; Link, A. y Stevenson, P. (2008). "*Ateles hybridus*". En: IUCN "Red list of threatened species". Versión 2014. 2. <www.iucnredlist.org>. (Consulta: 15 de agosto 2014).

VEGAS, I. (2007). "Mono araña negro: vivir en el trapecio". *Quercus*, 252: 52-59.

Figuras

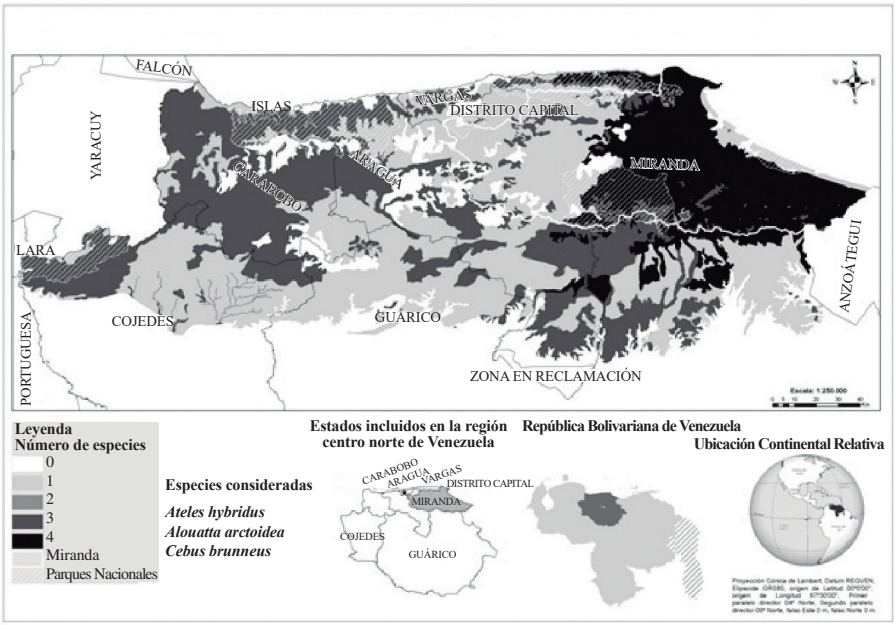


Figura 1. Patrón de distribución estimado de la riqueza de especies pertenecientes a las familias Cebidae y Atelidae, en la región centro-norte de Venezuela.

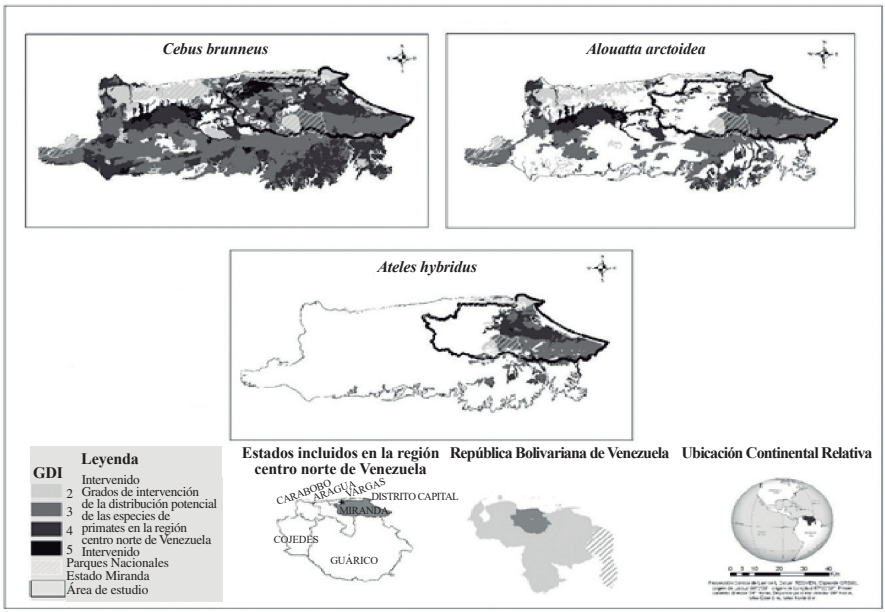


Figura 2. Grado de Intervención de los patrones de distribución potencial de las especies pertenecientes a las familias Cebidae y Atelidae, en la región centro-norte de Venezuela.

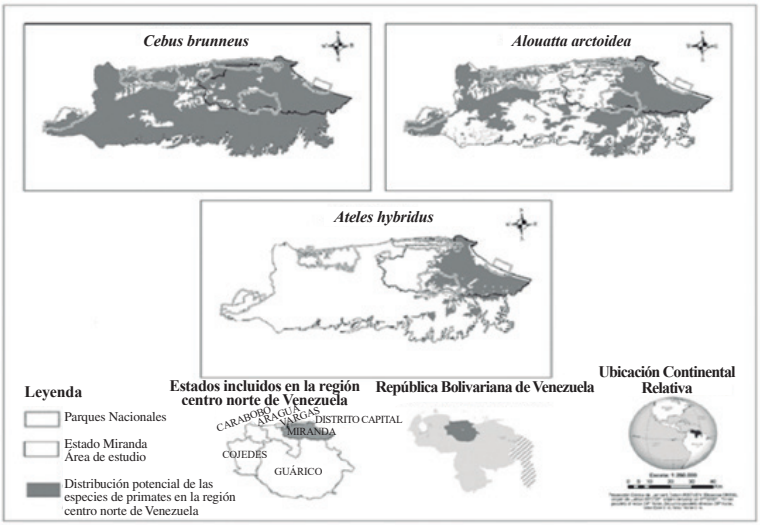


Figura 3. Patrones de distribución potencial de las especies pertenecientes a las familias Cebidae y Atelidae, en la región centro-norte de Venezuela

Elmara Suhail Rivas-Rojas
Universidad Simón Bolívar, Sartenejas. Caracas, Venezuela / elmarasuhail@gmail.com.

Yamil Salim Madi-Tojeiro
Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela / yamiluk2@yahoo.com.

Ricardo Noite-Camacho
Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela / ricardo_noite1@hotmail.com.

José Gonzalo Vázquez-Rodríguez
Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Lara, Barquisimeto, Venezuela / ecologialara@gmail.com.

Yimber Johan Pacheco-Amas
Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela / yimberpacheco@gmail.com.

Rivas-Rojas, E. S., Madi-Tojeiro, Y. S., Noite-Camacho, R., Vázquez-Rodríguez, J. G. & Pacheco-Amas, Y. J. (2019). Estatus poblacional y patrones de distribución de las familias Cebidae y Atelidae en la región de tierras bajas del estado Miranda, centro-norte de Venezuela. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II*. Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 13-32.

Modelos de ocupación como herramienta para el estudio y conservación de *Ateles hybridus* y otros primates del Parque Nacional Guatopo, estado Miranda

Emiliana Isasi-Catalá
Isaac Goldstein
Guillermo Bianchi

Resumen

El mono araña del norte (*Ateles hybridus*) es uno de los primates más amenazados de Venezuela. Su situación es poco conocida, incluso dentro de las áreas protegidas, por lo que resulta fundamental estudiar sus poblaciones con estimadores confiables. El objetivo del estudio fue estimar la ocupación de *A. hybridus* y otros primates presentes en el Parque Nacional Guatopo (PNG, 1.224,64 km^2) utilizando modelos de ocupación. Para *A. hybridus, Alouatta arctoidea* y *Cebus brunneus* se obtuvieron historiales de detección/no-detección (27 celdas, cuatro visitas) en el PNG. Se midieron y utilizaron 14 covariables (paisaje, físicas y amenazas) para ajustar modelos de ocupación para estos primates, generándose modelos espaciales para priorizar áreas para su estudio y conservación. Se estimó una probabilidad de ocupación de 0,31 (*DE* 0,20) para *A. hybridus*, 0,63 (*DE* 0,13) para *A. arctoidea* y 0,53 (*DE* 0,08) para *C. brunneus.* La ocupación de estos primates está vinculada a las áreas del PNG con grandes parches de bosque maduro inalterados. Una importante proporción del parque (58,8%) es un área de alta prioridad para el estudio y conservación de estas especies. Incrementar los esfuerzos de muestreo es necesario para poder obtener estimados poblacionales confiables en áreas de gran importancia para la conservación de *A. hybridus*, como el PNG.

Palabras claves: áreas protegidas, detectabilidad, *Alouatta arctoidea, Cebus brunneus,* mono araña del norte.

Occupancy Models as a Tool for the Study and Conservation of *Ateles hybridus* and Other Primates at Guatopo National Park, State of Miranda

Abstract

Brown spider monkey (*Ateles hybridus*) is one of most threatened primates in Venezuela. Its current status is poorly known, even in protected areas improving our knowledge of the species is still needed, and reliable estimates are of paramount relevance. The objective of this study was to estimate occupancy of *A. hybridus* and other primate species found in Guatopo National Park (GNP, 1224,64 km^2) by means of occupancy models. For *A. hybridus, Alouatta arctoidea* and *Cebus brunneus* detection/non-detection histories (27 cells, four visits) were obtained. Fourteen covariates (landscape, physical and threats) were measured and used to adjust occupancy models for these primates, generating spatial model to prioritize areas for its study and conservation. Occupancy probabilities of 0.31 (*SD* 0.20) for *A. hybridus*, 0.63 (*SD* 0.13) for *A. arctoidea* and 0.53 (*SD* 0.08) for C. *brunneu* were estimated. The occupation of these primates is related to areas with large patches of mature forest undisturbed of GNP. A significant proportion of the park (58.8%) is a high priority area for the study and conservation of these species. Increase efforts sampling is required to obtain reliable population estimates in areas of great importance for the conservation of *A. hybridus*, such as GNP.

Keywords: *Alouatta arctoidea,* detectability*, Cebus brunneus,* brown spider monkey, protected areas.

Introducción

El mono araña del norte (*Ateles hybridus*) es una especie endémica del norte de Venezuela y Colombia, fuertemente asociada a áreas de bosque maduro no intervenido (Linares, 1998; Palacios *et al.*, 2014). Su distribución se solapa con áreas de gran desarrollo de actividades humanas, por lo que está fuertemente amenazado debido a la pérdida y fragmentación de su hábitat, así como por su cacería y comercio como mascota (Cordero-Rodríguez y Biord, 2001; Aldana *et al*., 2008; Urbani *et al.*, 2008; Palacios *et al.*, 2014). Es considerada En Peligro Crítico (*CR*) de extinción por la Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza (UICN, en inglés), y ha sido incluida en la lista de las 25 especies de primates más amenazados del mundo desde el 2004 (Urbani *et al.*, 2008; Mittermeier *et al*., 2009; Schwitzer *et al*., 2014).

La situación de la especie en Venezuela es particularmente crítica, siendo uno de los primates con mayor riesgo de extinción, clasificado En Peligro (*EN*) en el *Libro rojo de la fauna venezolana* (Ojasti y Lacabana, 2008). Su distribución en el país es fragmentada. Abarca áreas boscosas del piedemonte de la sierra de Perijá y Cordillera de los Andes, así como algunos parches boscosos de la Cordillera de la Costa Central (Cordero-Rodríguez y Biord, 2001; Palacios *et al*., 2014). Todas estas áreas han experimentado en el pasado procesos de transformación por actividades humanas o se encuentran en la actualidad bajo sus efectos (Velásquez y Portillo-Quintero, 2009; Oliveira-Miranda *et al*., 2010), siendo particularmente crítica la situación de la especie en la Cordillera de la Costa, donde la pérdida de hábitat pudiera estar ocasionando el aislamiento y disminución de sus poblaciones (Cordero-Rodríguez y Biord, 2001; Duque, 2009). El Parque

Nacional Guatopo (PNG) y sus alrededores ha sido identificado como una de las áreas protegidas con mayor potencial para la conservación de *A. hybridus* en la Cordillera de la Costa (Cordero-Rodríguez y Biord, 2001; Ojasti y Lacabana, 2008). Aunque el parque es considerado vulnerable ante las crecientes perturbaciones humanas (Castillo y Aponte, 2004; Blanco y Yerena, 2006), el estado de la especie en el área es prácticamente desconocida (Urbani *et al*., 2008; Duque, 2009), por lo que resulta fundamental el estudio y conservación de las poblaciones presentes.

Una de las principales limitaciones para el desarrollo de estudios poblacionales de primates es su baja detectabilidad y la consecuente alta variabilidad en sus estimaciones poblacionales (Guillerra-Arroita *et al*., 2010; Baker *et al*., 2011; Keane *et al*., 2012; Gerber *et al*., 2014), lo que dificulta el seguimiento del estado de sus poblaciones. Los modelos de ocupación representan una alternativa para el estudio de especies con estas características, ya que permiten estimar su distribución, ocupación, uso de hábitat y hasta abundancia (en el caso de especies territoriales) con estimadores robustos basados solo en la detección de la especie (Royle y Nichols, 2003; MacKenzie *et al*., 2006; Gerber *et al*., 2014). Estos modelos permiten evaluar y hacer seguimiento de las poblaciones e identificar áreas prioritarias de estudio y conservación, por lo que pudieran servir para el estudio de primates como *A. hybridus.* A partir de los modelos de ocupación se puede estimar la probabilidad de que una especie se encuentre presente en un área o probabilidad de ocupación (Ψ), así como su probabilidad de detección (p), a partir de historiales de detección/no-detección (hi). Los hi representan las detecciones de la especie, obtenidas por el muestreo repetitivo (j visitas, donde $j = 1, 2,\ldots K$) de S unidades o sitios de muestreo i ($i = 1, 2,...S$) (MacKenzie *et al*., 2002, 2006; Royle y Nichols, 2003). La heterogeneidad en la detectabilidad de la especie entre sitios y/o visitas, que afectan a Ψ y p puede ser modelada a partir de covariables de sitios (asociadas a i) o de muestreo (asociadas a j) con funciones logísticas, siendo las características ambientales las más comúnmente utilizadas (Royle y Nichols, 2003; MacKenzie *et al*., 2006).

A pesar de su potencial para el estudio y manejo de poblaciones, los modelos de ocupación han sido poco implementados en el estudio de pri-

mates (Gerber *et al*., 2014). Actualmente se han utilizado para estudiar la distribución de especies (Karanth *et al.,* 2010), para el seguimiento de poblaciones (Guillerra-Arroita *et al*., 2010; Keane *et al*., 2012), y para evaluar uso de hábitat (Baker *et al*., 2011; Campbell y Daoudi, 2012), mostrando un importante alcance para la generación de información confiable para la conservación de primates. El objetivo de este estudio fue evaluar de manera preliminar la ocupación de *A. hybridus*, así como de otros primates (*Alouatta arctoidea* y *Cebus brunneus*), en el PNG, a partir de modelos de ocupación, utilizando variables ambientales y fuentes de amenazas a escala de paisaje. Se identificaron áreas prioritarias para su estudio y conservación, y se evaluó el esfuerzo de muestreo necesario para futuros estudios de *A. hybridus* en el PNG. El propósito es contribuir al conocimiento de una de las especies de primates más amenazadas del país, dando a conocer los modelos de ocupación como herramienta para solventar vacíos de información que limitan su conservación.

Materiales y métodos

Área de estudio

El Parque Nacional Guatopo (PNG, 1.224,64 km^2) se encuentra en la Región Central de Venezuela (10.03N, 66.41O, figura 1A), en el extremo este de la serranía del interior de la Cordillera de la Costa, entre los estados Miranda y Guárico (Venezuela, 1958). El área presenta un relieve accidentado de pendientes abruptas (18º y 26º) y alturas de 200 a 1.430 m. El clima predominante es lluvioso cálido, con altas precipitaciones anuales (1.400-2.800 mm) y temperaturas medias de 18-32ºC (Venezuela, 1985; Yerena, 1985; MARNR, 1992). Presenta una importante red hidrográfica y embalses que surten de agua a centros poblados de la región central (Yerena, 1985; Castillo y Aponte, 2004). En el interior del PNG predominan los bosques maduros, principalmente lluviosos y semisiempreverdes (Yerena, 1985).

Diseño del muestreo y levantamiento de información

Los modelos de ocupación de *A. hybridus*, así como de *A. arctoidea* y *C. brunneus*, se generaron a partir de detecciones obtenidas en el marco de un estudio de ocupación diseñado para grandes mamíferos terrestres en el PNG (Isasi-Catalá, 2012). En el marco de los modelos de ocupación, las detecciones fueron estimadas dentro de 27 sitios *i*, definidos como celdas de 6,5 km^2, (total 175,5 km^2, 15,6% del parque, figura 1A). Dentro de cada celda se estableció un transecto no lineal de 1 km de longitud, para el registro directo (observación o vocalización) e indirecto (señales y rastros) de la presencia de mamíferos grandes, incluyendo también eventos casuales de las tres especies de primates (mamíferos medianos). Cada transecto fue recorrido a pie cada 20 días (4 visitas *j* en total para cada celda), durante 60 días de muestreo (2009-2010), garantizándose así el cumplimiento del supuesto de población cerrada del modelo.

La heterogeneidad espacial de cada celda fue caracterizada con 14 covariables cuantitativas (Isasi-Catalá, 2012), agrupadas según: fisionomía del paisaje (densidad de parches: *DParches*, porcentaje de vegetación boscosa: *%BB*, área promedio de parches boscosos: *AParchesBB*, relación área perímetro de parches boscosos: *A/PBB*, porcentaje de áreas sin cambios en cobertura vegetal: *%ASC*, porcentaje de áreas con pérdida de bosques: *%AcN* y porcentaje de área con recuperación de bosques: *%AcP*), físicas (altura: *Altura*, distancia al cuerpo de agua más cercano: *DistAgua* y pendiente: *Pendiente*) y amenazas (riqueza de actividad humana: *RAH*, abundancia de actividad humana: *AbAH*, distancia al límite del parque: *DistLPNG* y distancia a la vía de acceso más cercana: *DistVía*). Las covariables de paisaje se obtuvieron a través del procesamiento y análisis de imágenes satelitales y de herramientas de Sistemas de Información Geográfica (SIG), utilizando Idrisi Kilimanjaro® y ArcView 3.2®, estimándose índices de fisionomía del paisaje con FRAGSTATS 4.0 (Isasi-Catalá, 2012). La altura y la pendiente fueron obtenidas a partir de puntos "track" georeferenciados durante los recorridos, y las distancias a partir de herramientas de SIG (ArcView 3.2®), tomando el centro de cada celda como punto de referencia (Isasi-Catalá, 2012). La riqueza y abundancia (*n* registros/km) de actividad hu-

mana fueron estimadas a partir de datos obtenidos durante los recorridos (Isasi-Catalá, 2012).

Análisis de datos

Se construyeron h_{ij} (i = 27 celdas, j = 4 visitas) para cada especie y para todos los primates en conjunto, asignándole valores de uno (1) o cero (0) a cada visita j, en caso de detectarse o no la especie, respectivamente, según MacKenzie *et al.* (2002, 2006). Utilizando el programa Presence 9.3 (Proteus Wildlife Research Consultants, http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html), se modeló Ψ para cada especie y para el grupo de primates del PNG, a partir de las 14 covariables normalizadas, considerando una única estación (*Single Season Occupation Model*), y dejando constante p para cada visita j (MacKenzie *et al*., 2006). Se evaluó el ajuste de cada modelo (*bootstrap*-1000 iteraciones: p_b y sobredispersión de los valores: $\hat{c}$), y se seleccionaron en función del delta del Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (ΔAICc). Se consideraron únicamente los modelos óptimos (ΔAICc ≤ 3) para la estimación de Ψ, p y la evaluación del efecto de las variables ambientales en su ocupación a partir de los coeficientes beta (B) (MacKenzie *et al.*, 2006; Linkie, 2008). Se calculó la potencia estadística obtenida a partir de este esfuerzo de muestreo y de las estimaciones de Ψ y p utilizando el método descrito por Guillera-Arroita y Lahoz-Monfort (2012). Se modeló el esfuerzo de muestreo necesario para el diseño de estudios que permitan evaluar cambios de al menos 30% en la probabilidad de ocupación (bajo una hipótesis temporal, como en el caso de un programa de seguimiento de poblaciones, o espacial, como por ejemplo: comparación de áreas) con un 70% de potencia estadística.

Con base en las probabilidades de ocupación estimadas y utilizando información espacial del PNG (Isasi-Catalá, 2012) y herramientas de SIG (ArcView 3.2®), se construyó un mapa de áreas prioritarias de estudio y conservación de las especies de primates, como estrategia para enfocar futuros esfuerzos de muestreo y manejo. Para ello, se utilizó un mapa en formato raster del PNG cuya mínima unidad de mapeo fue de 0,025 km^2 (máximo

error planimétrico registrado = 0,15 km). Cada unidad del mapa fue clasificada según su prioridad: *Alta, Media o Baja*, de estudio y conservación para los primates, utilizando un índice generado a partir de las covariables relacionadas con la heterogeneidad espacial en su ocupación, estimada en este trabajo: *AParchesBB, %AcN, %AcP, DistVía* y *DistLPNG*, principalmente. Para ello, la información espacial de cada covariable (capas de SIG en formato raster) fue transformada en tres categorías utilizando valores del uno al tres, cuya escala representa el aumento en la adecuación para la ocupación de la especie. Los parches de cobertura vegetal fueron clasificados por su tamaño (con base en los requerimientos espaciales de grandes mamíferos herbívoros del PNG): >10km^2 = 3, 10-1 km^2 = 2 y < 1km^2 = 1, y por el tipo de vegetación: bosque maduro = 3, bosque degradado = 2, matorral y sabana = 1. Las áreas con cambios en cobertura vegetal se clasificaron como sin cambios = 3, recuperación = 2 y pérdida = 1, mientras que el efecto de las vías de acceso y límite del parque al centro de cada unidad de mapeo (con base en los requerimientos espaciales de grandes mamíferos herbívoros del PNG) se clasificó como leve = 3 (más de 3,5 km), moderado = 2 (entre 1 y 3,5 km) y fuerte = 1 (menos de 1 km). Para cada unidad de mapeo se calculó el valor promedio de estas covariables, clasificándolas luego como *Alta* (≥2,5), *Media* (2,5 a 1,5) y *Baja* (≤1,5), obteniéndose así el modelo espacial de áreas prioritarias de estudio y conservación de primates en el PNG. A este modelo se le asociaron espacialmente los valores de Ψ obtenidos en cada sitio *i* de muestreo, para estimar su promedio en los tres niveles de ocupación definidos: Ψ Alta, Ψ Media y Ψ Baja, para cada especie y para el conjunto de primates.

Resultados

En el PNG se obtuvieron 44 registros de primates: 27 avistamientos, 13 vocalizaciones y 4 detecciones por excretas. *A. hybridus* fue detectado únicamente a partir de avistamientos, obteniéndose cuatro registros confirmados, en ocasiones independientes (tabla 1), con grupos desde cuatro individuos adultos, hasta 12 adultos con tres crías. Todas estas detecciones se obtuvieron en áreas de bosque lluvioso, entre las 10:00 y las 16:00 horas (tabla 1). Para *A. arctoidea*

se obtuvieron 17 detecciones, tanto vocalizaciones (52%), como avistamientos y detección por heces (24% respectivamente). Para *C. brunneus* se obtuvieron 22 detecciones, tanto avistamientos (82%) como vocalizaciones (18%).

A partir de los modelos de ocupación seleccionados (ΔAICci ≤ 3, es decir, modelos que mejor describen los datos evaluados), se obtuvo un Ψ promedio de 0,31 (*DE* 0,20) para *A. hybridus*. El tamaño de los parches de bosque maduro resultó ser la única covariable ajustada ($B_{AParchesBB}$ 2,87, *EE* 2,48, p_{valor} = 0,24), indicando que la Ψ de *A. hybridus* pudiera ser mayor en los sitios de muestreo donde los parches de bosque maduro son más grandes (tabla 2). Para *A. arctoidea* el promedio de Ψ fue de 0,63 (*DE* 0,13), siendo las covariables ajustadas la pérdida de cobertura vegetal ($B_{\%AcN}$ -1,22, *EE* 0,72, p_{valor} = 0,09) y el efecto del límite del parque ($B_{DistLPNG}$ -0,96, *EE* 0,63, p_{valor} = 0,13; tabla 2), lo que pudiera indicar que la especie ocupa principalmente los bosques cercanos al límite del parque (principalmente bosques semisiempreverdes), disminuyendo su ocupación en áreas donde han ocurrido procesos de pérdida de cobertura vegetal. Para *C. brunneus* los modelos ajustados permiten estimar una Ψ promedio de 0,53 (*DE* 0,08), indicando que las áreas con mayor ocupación se podrían caracterizar por ser de poca pendiente ($B_{Pendiente}$ -0,89, *EE* 0,57, p_{valor} = 0,12), alejadas de las vías de acceso ($B_{DistVía}$ 0,74, *EE* 0,54, p_{valor} = 0,17), sin pérdidas de cobertura vegetal ($B_{\%AcN}$ -0,85, *EE* 0,65, p_{valor} = 0,19), con baja densidad de parches de vegetación ($B_{DParches}$ -0,80, *EE* 0,66, p_{valor} = 0,23) y con poca riqueza de actividad humana (B_{RAH} -0,72, *EE* 0,57, p_{valor} = 0,21). Estos estimadores de Ψ están relacionados con la baja detectabilidad de las especies (tabla 2): *A. hybridus* 0,19 (*ES* 0,14), *A. arctoidea* 0,29 (*ES* 0,09) y *C. brunneus* 0,35 (*ES* 0,09). Los modelos de ocupación ajustados para las tres especies en conjunto mostraron estimados más precisos (tabla 2), con una Ψ promedio de 0,65 (*DE* 0,08) y *p* de 0,50 (*ES* 0,09). El modelo nulo resultó ser el más probable (Ψ(.), *p(.)*, tabla 2), seguido por el efecto de los cambios en la cobertura vegetal, con un efecto negativo sobre Ψ cuando han ocurrido pérdidas en la cobertura vegetal ($B_{\%AcN}$ -1,02, *EE* 0,56, p_{valor} = 0,09) y positivo cuando esta se ha recuperado ($B_{\%AcP}$ 0,58, *EE* 0,47, p_{valor} = 0,22).

A partir del esfuerzo de muestreo realizado en este estudio (27 celdas de 6,5 km^2, con 4 visitas), la potencia obtenida para detectar cambios de al menos 30% en Ψ no supera el 50% (*A. hybridus* 22%, *A. arctoidea* 29%, *C. brunneus* 31%, y para las tres especies de primates 46%), lo que indica que bajo el escenario de los estimados de Ψ y *p* obtenidos, el número de celdas (*i*) y visitas *j* realizadas es insuficiente si se quisiera evaluar variaciones espaciales o temporales en la ocupación de estas especies. Al modelar los esfuerzos de muestreo necesarios para poder detectar cambios de al menos 30% en Ψ con una potencia de 70%, se encontró que es necesario el muestreo de al menos 150 celdas con 20 visitas para *A. hybridus*. Para las otras especies el esfuerzo de muestreo para estudios robustos es bastante menor, requiriéndose el estudio de 70 celdas con 6 visitas para *A. arctoidea*, *y* de 75 sitios con 6 visitas para *C. brunneus.*

Según el mapa generado, un 58,8% del PNG podría tener una *Alta* prioridad para el estudio y conservación de primates (figura 1B), siendo las Ψ de 0,41 (*DE* 0,20) para *A. hybridus*, de 0,71 (*DE* 0,06) para *A. arctoidea*, de 0,57 (*DE* 0,06) para *C. brunneus* y de 0,69 (*DE* 0,03) para los primates en general (figura 1C). Este porcentaje de área está representado por un único parche grande y continuo, ubicado en el centro del Parque Nacional. El 36,8% del PNG se clasificó como de *Media* y *Baja* prioridad para el estudio y conservación de estas especies (25,9% y 10,9% respectivamente, figura 1B), estimándose Ψ de 0,27 (*DE* 0,19) y de 0,16 (*DE* 0,05) respectivamente para *A. hybridus* (figura 1C). Para el resto de los primates las áreas con *Media* prioridad parecieran mantener mayores valores de Ψ, siendo cercana al 50% en todos los casos (figura 1C).

Discusión y conclusiones

Conocer cuántos individuos ocupan un área, dónde se encuentran y cuáles son sus amenazas, es la base para la conservación de especies amenazadas (Gese, 2001). Los métodos clásicos, basados en densidad o índices de abundancia, resultan difíciles de implementar con especies raras, elusivas y con amplios requerimientos espaciales, como los primates, y son además costosos e imprecisos para especies con baja detectabilidad (MacKenzie

et al., 2002, 2005; Royle y Nichols, 2003; Gerber *et al.*, 2014). Considerando la baja detectabilidad de la especie y las limitaciones en la identificación de individuos o grupos familiares, implementar métodos de estimación poblacional basados en captura-recaptura o línea-transecto es poco factible. Estos métodos requieren de un mayor esfuerzo de muestreo (tanto espacial como temporalmente), y/o una identificación inequívoca de los individuos o grupos capturados, para poder cumplir con los supuestos, lo cual no fue posible en este estudio. Por otra parte, las estimaciones basadas en índices (n registros/km) son poco confiables y no son comparables, ya que no modelan las variaciones espacio-temporales de la detectabilidad de las especies y dependen del esfuerzo de muestreo. Por ello, los modelos de ocupación permiten evaluar con mayor confianza patrones poblacionales que pueden ser claves para el estudio y conservación de especies, aun cuando se trata de modelos preliminares como los obtenidos en este trabajo.

El muestreo que se desarrolló en el PNG fue diseñado para la detección de señales de presencia de especies de grandes carnívoros terrestres, siendo las detecciones de otras especies eventos casuales. Por tanto, no es de extrañar que la detectabilidad estimada para *A. hybridus*, así como para *A. arctoidea* y *C. brunneus* resultaran bajas, aún cuando estas especies, principalmente las dos últimas, son consideradas especies llamativas y fáciles de detectar (Cordero-Rodríguez y Boher, 1988; Linares, 1998). Al comparar estos estimados de detectabilidad con los obtenidos durante este muestreo para otros mamíferos, incluyendo especies que no eran blanco de estudio como *Tapirus terrestris* (0,99 *ES* 0,005) y *Cuniculus paca* (0,76 *ES* 0,01) (Isasi-Catalá, 2012), se observa que los primates se encuentran entre las especies menos detectadas. Esto puede atribuirse principalmente a sesgos en el muestreo, ya que el estudio no fue diseñado para especies de hábitos arbóreos, por lo que aun cuando estas especies de primates estuvieran presentes en el área, los métodos de detección no fueron los más adecuados, generándose muchas detecciones imperfectas (cuando la especie está presente pero no es detectada). Por tanto, mejorar los métodos de campo para maximizar la detección de estas especies, así como aumentar los esfuerzos de muestreo resulta fundamental para poder evaluar de manera confiable su ocupación. En los modelos de ocupación, la baja detectabilidad de una

especie puede generar imprecisión en la estimación de la Ψ, en especial cuando en los historiales de detección existe una alta incidencia de detecciones imperfectas, lo que ocurre para primates en el PNG. En los modelos de ocupación cada sitio puede estar ocupado (con probabilidad ψ) o puede no estarlo (1- ψ), modelándose dos procesos estocásticos simultáneamente: a) la especie no está presente en el sitio *i* (1 - ψ_i), siendo *p* en cada visita *j* igual a cero ($p_{ij} = 0$); y b) la especie está presente en el sitio *i* (ψ_i), pudiendo ser detectada (con probabilidad p_{ij}) o no (1 - p_{ij}, detección imperfecta) en cada visita *j* (Mackenzie *et al*., 2002, 2006; Royle y Nichols, 2003). Por tanto, estos modelos estiman la ocurrencia de cada especie, considerando $p<1$ en la mayoría de los casos, lo cual se ajusta a muchos de los estudios de especies amenazadas, como *A. hybridus* y las otras especies de primates del PNG.

A pesar de las pocas detecciones de *A. hybridus* en el PNG, los modelos de ocupación predicen que esta especie amenazada podría estar ocupando en mayor proporción los parches grandes de bosque maduro. Estos resultados eran de esperarse, ya que la especie se asocia fundamentalmente a bosques primarios con abundancia de frutos (Linares, 1998; Aldana *et al*., 2008; Urbani *et al*., 2008), como los bosques lluviosos del centro del PNG. El resto de las covariables estudiadas, incluyendo las amenazas, generaron modelos poco confiables (que no se ajustan apropiadamente) y poco probables (ΔAICci ≤ 3), por lo que no pueden ser evaluadas con los datos obtenidos en este muestreo. Los modelos espaciales obtenidos apuntan a que la ocurrencia de *A. hybridus*, así como la de todos los primates como grupos presentes en el área, se relaciona principalmente con el área central del PNG, dominada por un único parche de bosque maduro que no ha sufrido cambios en su cobertura en los últimos 22 años (Isasi-Catalá, 2012), por lo que esta área fue clasificada de *Alta* prioridad para su estudio y conservación de esta especie. Mientras que en el borde del parque, donde la vegetación está más degradada, los modelos predicen una disminución de Ψ, siendo estas áreas de *Baja* prioridad para la especie. A pesar de que el parque se considera efectivo para la protección de la cobertura vegetal de la región (Isasi-Catalá, 2012), este resultado pudiera indicar que en el borde del PNG los procesos de pérdida de hábitat han limitado el potencial del

área protegida para la conservación de *A. hybridus*, quedando solo cerca del 60% como área óptima para su ocupación. Sin embargo, a pesar de su baja potencialidad para la conservación de la especie, el borde del parque puede ser un área importante para estudiar el efecto de la pérdida de hábitat sobre la ocupación de la especie, siendo además un área clave para hacer seguimiento al posible avance de la amenaza o incluso a la efectividad de alguna estrategia de manejo que busque mitigar su efecto. Por otra parte, aun cuando los modelos ajustados no permiten evaluar el efecto de la actividad humana sobre Ψ *A. hybridus*, se estima que la situación de la especie pudiera ser aún peor, ya que en el área central del parque se han registrado frecuentemente eventos de cacería de otros mamíferos, como *C. paca*, y se desconoce el impacto directo o indirecto de esta actividad sobre este primate (Isasi-Catalá, 2012). Para poder evaluar cambios en la ocupación de *A. hybridus* debido a la actividad humana, o cualquier otra variable de interés para el manejo y conservación de la especie, es necesario diseñar y ajustar los esfuerzos de muestreo para obtener modelos más robustos y confiables.

Para *A. arctoidea* y *C. brunneus* el patrón espacial también señala el centro del parque como área de *Alta* prioridad para su estudio y conservación, ya que los modelos indicaron una mayor ocupación en las áreas donde predominan los parches grandes no degradados. El efecto de borde parece ser más leve para estas especies, ya que incluso en las áreas de prioridad *Media* los estimados de ocupación resultaron altos, por lo que prácticamente un 85% del PNG tiene altas probabilidades de estar ocupado por estos primates. Estas especies, a diferencia de *A. hybridus*, suelen utilizar los bosques semideciduos y semisiempreverdes (Cordero-Rodríguez y Boher, 1988; Linares, 1998), los cuales son predominantes en las áreas de prioridad *Media* (Isasi-Catalá, 2012), donde la ocupación de *A. arctoidea* resultó particularmente alta. También se ha reportado que estas especies son menos sensibles a las perturbaciones (Boubli *et al.,* 2008; Rylands *et al*., 2008), pudiendo utilizar áreas del parque donde la degradación de la cobertura no es tan marcada. Esto último debe ser evaluado con mayor detalle, debido al limitado número de registros utilizados para estos modelos. Al igual que para *A. hybridus*, evaluar la ocupación de estos primates en estas áreas

servirá como alarma para señalar cambios tempranos en su ocupación debido al incremento o disminución de las amenazas.

Estos resultados, así como los obtenidos en otros estudios (Baker *et al*., 2011; Campbell y Daoudi, 2012), indican que los modelos de ocupación pudieran servir como herramienta efectiva para el estudio poblacional de primates. Sin embargo, es necesario establecer un diseño experimental adecuado, a fin de ajustar modelos confiables y representativos para las especies estudiadas. En primer lugar, es necesario seleccionar una escala espacio-temporal adecuada para el estudio (Storch, 2003). La escala espacial del presente trabajo resulta muy amplia para *A. hybridus*, por lo que la interpretación de resultados está más vinculada con su distribución en el PNG (*primer-orden*), que con ocupación o uso de hábitat (*segundo-orden* dado por el establecimiento de las áreas de acción de los individuos o grupos sociales de la población), según Johnson (1980). Por ello, utilizar los modelos preliminares obtenidos en este trabajo para identificar áreas prioritarias de estudio y conservación es una aproximación adecuada. Para futuros estudios de estas especies de primates en el parque, se debe considerar el establecimiento de celdas de menor tamaño, relacionadas a sus áreas de acción reportadas, para que el valor de Ψ pueda interpretarse como ocupación (MacKenzie *et al*., 2002) o como uso de hábitat cuando las variaciones en la ocupación son aleatorias o puedan ser modeladas (MacKenzie *et al*., 2006; Royle *et al*., 2008). Establecer celdas de muestreo de entre 1 y 2 km^2 pudiera resultar adecuado para lograr estimados poblacionales basados en modelos de ocupación para esta especie, ya que resultan similares a las áreas de acción reportadas (Urbani *et al*., 2008).

En segundo lugar, la potencia estadística obtenida a partir de los modelos ajustados no permite hacer seguimiento de cambios en la ocupación de al menos 30%. Por tanto, es necesario aumentar el esfuerzo de muestreo (tanto en sitios muestreados como en visitas), para así poder generar estimados de Ψ más confiables (MacKenzie *et al*., 2002). En el caso de *A. hybridus* el aumento del esfuerzo de muestreo estimado (150 celdas con 20 visitas) pudiera ser poco factible de implementar en un área como el PNG. Este esfuerzo de muestreo podría disminuir a 115 celdas con 12 visitas si se considera únicamente los estimados Ψ para las áreas de *Alta* prioridad

de estudio y conservación (figura 1C). Por tanto, un diseño robusto sería el establecimiento de 115 celdas de muestreo de 2 km^2 (para un total de 230 km^2, equivalente a un 19% del área del PNG), en las que se establezcan cuatro transectos de 1 km de longitud (aunque esta distancia debe ser evaluada), los cuales deberán ser recorridos en tres oportunidades (para un total de 12 visitas a la celda). Este muestreo debe realizarse en no más de tres meses, para lograr el cumplimiento del supuesto de población cerrada, lo que implica un esfuerzo humano considerable. Para los otros primates, la evaluación de la potencia estadística también indicó que es necesario aumentar el esfuerzo de muestreo para poder ajustar modelos más confiables, aunque este aumento es considerablemente menor.

Una alternativa importante para el estudio de estos primates en el PNG es la implementación de técnicas de detección más adecuadas, lo que permitiría aumentar su detectabilidad y reducir de manera considerable el esfuerzo de muestreo. Algunos estudios de primates que se han estado desarrollando con modelos de ocupación utilizan métodos de *Callback* para maximizar la detectabilidad de las especies, mejorando la estimación de Ψ y el nivel de confianza al momento de hacer comparaciones espaciales o temporales de su ocupación (Kalan *et al*., 2015). Si se logra conseguir una probabilidad de detección de al menos un 0,25, y asumiendo la máxima Ψ estimada para *A. hybridus* en este trabajo, el esfuerzo requerido para evaluar un cambio de 30% en la ocupación, con una potencia de 70% y una significancia de 80%, sería de 100 celdas (2 km^2 cada una, abarcando cerca del 16% del PNG) con 12 visitas (4 transectos, realizados en 3 oportunidades), lo cual pudiera ser una propuesta de muestreo factible de realizar y adecuada para el estudio de esta y otras especies de primates en el PNG. Adicionalmente, una probabilidad de detección más alta aumentaría la precisión de los resultados obtenidos, lo que permitiría ajustar otras variables ambientales que puedan detallar mejor la ocupación e incluso el uso de hábitat de la especie en el área (MacKenzie *et al*., 2002), tomando en cuenta las escalas del muestreo.

Todas estas consideraciones en el diseño del muestreo, junto con la propuesta de áreas prioritarias de estudio y conservación, podrían servir de línea base para el diseño de estudios poblacionales y de programas de monitoreo

para *A. hybridus* y las otras dos especies de primates presentes en el PNG. Estos modelos preliminares de ocupación muestran el potencial de esta herramienta de análisis para el estudio de estas especies, generándose estimados poblacionales confiables que solventen vacíos de información que limitan su conservación, en áreas de gran importancia como el PNG.

Agradecimientos

Al Guardaparques H. Veroes por todo su apoyo y conocimiento del PNG. Los autores agradecen a los editores por invitarlos a publicar estos datos. Este trabajo fue posible gracias al apoyo de IEA-Provita, Fundena, IdeaWild, SatServis, USB, LPAIS-IDEA, Inparques y MPPA.

Referencias

ALDANA, A.; Beltrán, M.; Torres-Neira, J. y Stevenson, P. (2008). "Habitat characterization and population density of brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in Magdalena Valley, Colombia". *Neotropical*, 15(2): 46-50.

BAKER, L.; Arnold, T.; Olubode, O. y Garshelis, D. (2011). "Considerations for using occupancy surveys to monitor forest primates: a case study with Sclater's monkey (*Cercopithecus sclateri*)". *Population ecology*, 53(4): 549-561.

BLANCO, C. y Yerena, E. (2006). "Metodología de evaluación del estado de riesgo de un sistema de Áreas Protegidas". *1er Taller nacional para el fortalecimiento de la efectividad de manejo en áreas protegidas de Venezuela*. Caracas, Venezuela.

BOUBLI, J.; Di Fiore, A.; Rylands, A. y Mittermeier, R. (2008). "*Alouatta seniculus*". En: IUCN "Red list of threatened species". Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. (Consulta: 20 de julio 2014).

CAMPBELL, N. y Daoudi, S. (2012). "The yellow-tailed woolly monkey, *Oreonax flavicauda*, and the peruvian night monkey, Aotus miconax: a comparison of occupancy in Cabeza del Toro and Cordillera de Colán, Peru". *Journal of the Primate Conservation Canopy*, 12(2): 4-6.

CASTILLO, R. y Aponte, C. (2004). *Perfil de Área Protegida - Venezuela Parque Nacional Guatopo*. ParksWatch-Venezuela. Caracas, Venezuela.

CORDERO-RODRÍGUEZ, G. y Biord, F. (2001). "Distribution and conservation of the spider monkey (*Ateles hybridus*) in the coastal range of northern Venezuela". *Neotropical Primates*, 9: 8-11.

CORDERO-RODRÍGUEZ, G. y Boher, S. (1988). "Notes on the biology of *Cebus nigrivittatus* and *Alouatta seniculus* in northern Venezuela". *Primate Conservation*, 9: 61-65.

DUQUE, D. (2009). "Abundancia y distribución del mono araña (*Ateles hybridus*) en una región del sureste del Parque Nacional El Ávila, Distrito Capital". En: *Una mano a la naturaleza. Conservando las especies amenazadas venezolanas*. (Giraldo, D.; Rojas-Suárez, F. y Romero, V., eds.): 101. Provita y Shell Venezuela S.A. Caracas, Venezuela.

GERBER, B.; Williams, P. y Bailey, L. (2014). "Primates and cameras: noninvasive sampling to make population-level inferences while accounting for imperfect detection". *International Journal of Primatology*: 35(5): 841-858

GESE, E. (2001). "Monitoring of terrestrial carnivore populations". En: *Carnivore conservation*. (Gittleman, J.; Funk, S.; Macdonald, D. y Wayne, R., eds.): 372-396. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

GUILLERA-ARROITA, G.; Lahoz-Monfort, J.; Milner-Gulland, E.; Young, R. y Nicholson, E. (2010). "Using occupancy as a state variable for monitoring the critically endangered Alaotran gentle lemur *Hapalemur alaotrensis*". *Endangered Species Research*, 11: 157-166.

GUILLERA-ARROITA, G. y Lahoz-Monfort, J. (2012). "Designing studies to detect differences in species occupancy: power analysis under imperfect detection". *Methods in Ecology and Evolutio*n, 3: 860-869.

ISASI-CATALÁ, E. (2012). "Estudio del estado de conservación del yaguar (Panthera onca) en el Parque Nacional Guatopo". Tesis Doctoral. Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela.

JOHNSON, D. (1980). "The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference". *Ecology*, 61(1): 65-71.

KALAN, A.; Mundry, R.; Wagner, O.; Heinicke, S.; Boesch, C. y Kühl, H. (2015). "Towards the automated detection and occupancy estimation

of primates using passive acoustic monitoring". *Ecological Indicators*, 54: 217-226.

KARANTH, K.; Nichols, J. y Hines, J. (2010). "Occurrence and distribution of indian primates". *Biological Conservation*, 143(12): 2891-2899.

KEANE, A.; Hobinjatovo, T.; Razafimanahaka, H.; Jenkins, R. y Jones, J. (2012). "The potential of occupancy modelling as a tool for monitoring wild primate populations: monitoring wild primate populations using occupancy modelling". *Animal Conservation*, 15(5): 457-465.

LINARES, O. (1998). *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon. Caracas, Venezuela.

LINKIE, M. (2008). *Single-Species, Single-Season: Occupancy tutorials.* DICE, Universidad de Kent. Reino Unido. 25 pp.

MACKENZIE, D.; Nichols, J.; Lachman, G.; Droege, S.; Royle, J. y Langtimm, C. (2002). "Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one". *Ecology*, 83(8): 2248-2255.

MACKENZIE, D.; Nichols, J.; Sutton, N.; Kawanishik, K. y Bailey, L. (2005). "Improving inferences in population studies of rare species that are detected imperfectly". *Ecology*, 86(5): 1101-1113.

MACKENZIE, D.; Nichols, J.; Royle, A. J.; Pollock, K.; Bailey, L. y Hines, J. E. (2006). *Occupancy estimation and modeling. Inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier Academic Press. Oxford. Reino Unido.

MARNR. (1992). Área*s naturales protegidas de Venezuela*. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Caracas, Venezuela.

MITTERMEIER, R.; Wallis, J.; Rylands, A.; Ganzhorn, J.; Oates, J.; Williamson, E.; Palacios, E.; Heymann, E.; Kierulff, M.; Long, Y.; Supriatna, J.; Roos, C.; Walker, S.; Cortés-Ortiz, L. y Schwitzer, C. (2009). *Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2008-2010*. IUCN/SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), and Conservation International (CI). Arlington, VA.

MOSTACEDO, B. y Fredericksen, T. (2000). *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Editora El País. Santa Cruz, Bolivia.

OJASTI, J. y Lacabana, P. (2008). "Mono araña del norte, *Ateles hybridus*, Grey 1870". En: *Libro rojo de la fauna venezolana* (Rodríguez, J. y Rojas-Suárez, F., eds.): 77. Provita y Shell Venezuela, S. A. Caracas, Venezuela.

OLIVEIRA-MIRANDA, M.; Huber, O.; Rodríguez, J.; Rojas-Suárez, F.; De Oliveira-Miranda, R.; Zambrano-Martínez, S. y Giraldo, D. (2010). "Riesgo de eliminación de los ecosistemas terrestres de Venezuela". En: *Libro rojo de los ecosistemas terrestres de Venezuela* (Rodríguez, J.; Rojas-Suárez, F. y Giraldo, D., eds.): 107-239. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas, Venezuela.

PALACIOS, E.; Morales-Jiménez, A.; Link, A. y Urbani, B. (2014). "Variegated or brown spider monkey, *Ateles hybridus* (I. Geoffroy Saint Hilaire, 1829)". En: *Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2012-2014*. (Schwitzer, C.; Mittermeier, R.; Rylands, A.; Taylor, L.; Chiozza, F.; Williamson, E.; Wallis, J. y Clark, F., eds.): 73-74. IUCN SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), Conservation International (CI), and Bristol Zoological Society. Arlington, VA.

SCHWITZER, C.; Mittermeier, R.; Rylands, A.; Taylor, L.; Chiozza, F.; Williamson, E.; Wallis, J. y Clark, F. (2014). *Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2012-2014.* IUCN SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), Conservation International (CI), and Bristol Zoological Society. Arlington, VA.

STORCH, I. (2003). "Linking a multiscale habitat concept to species conservation". En: *Landscape ecology and resource management: linking theory with practice*. (Storch, I. y Bissonette, J. A., eds.): 303-320. Island Press, EE. UU.

ROYLE, J. y Nichols, J. (2003). "Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts". *Ecology*, 84(3): 777-790.

ROYLE, A. J.; Stanley, T. y Lucacs, P. (2008). "Statistical modeling and inference from carnivore survey data". En: *Noninvasive survey methods for carnivores* (Long, R.; MacKay, P.; Zielinski, W. y Ray, J., eds.): 293-312. Island Press, Washington D. C., EE. UU.

RYLANDS, A.; Boubli, J. y Mittermeier, R. (2008). "*Cebus olivaceus*". En: IUCN "Red list of threatened species". Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. (Consulta: 20 de julio 2014).

URBANI, B.; Morales, A.; Link, A. y Stevenson, P. (2008). "*Ateles hybridus*". En: IUCN "Red list of threatened species". Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. (Consulta: 20 de julio 2014).

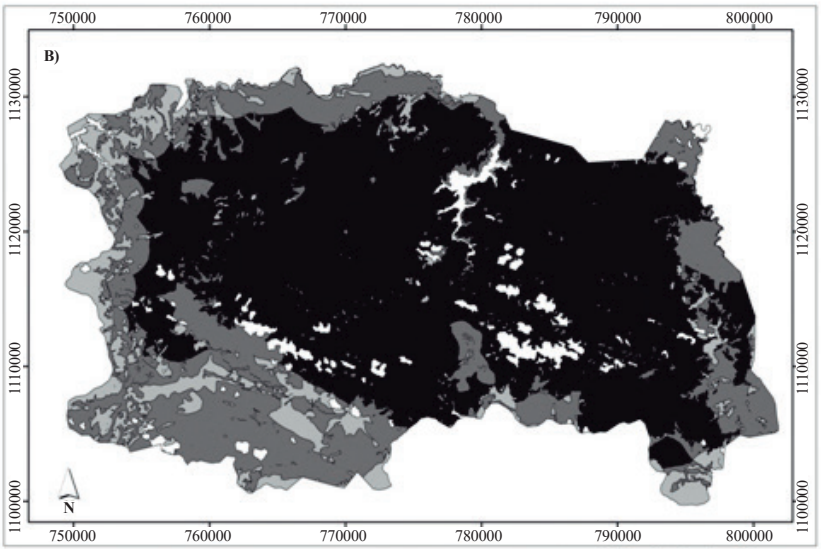
VELÁSQUEZ, Y. y Portillo-Quintero, C. (2009). "Disponibilidad y estado del hábitat de tres especies de primates *(Ateles hybridus, Cebus albifrons, Aotus trivirgatus*) amenazados de extinción en la sierra de Perijá, estado Zulia" En: *Una mano a la naturaleza. Conservando las especies amenazadas venezolanas*. (Giraldo, D.; Rojas-Suárez, F. y Romero, V., eds.): 100. Provita y Shell Venezuela S.A. Caracas, Venezuela.

VENEZUELA (1958). *Decreto de Creación, Parque Nacional Guatopo*. Gaceta Oficial Nº 25624. 31 de marzo de 1958.

VENEZUELA (1985). *Decreto de Ampliación, Parque Nacional Guatopo*. Gaceta Oficial Nº 33286. 15 de agosto de 1985.

YERENA, E. (1985). "Caracterización y análisis de los recursos naturales del Parque Nacional Guatopo: zonificación y bases para el Plan de Manejo Biológico". Trabajo Especial de Grado. Universidad Simón Bolívar. Sartenejas, Venezuela. 600 pp.

Figura y tablas



C)

Prioridad	Probabilidad de ocupación (DE)								Área PNG (m)	Porcentaje PNG (%)
	A. hybridus		*A. arctoidea*		*C. brunneus*		Primates			
Alta	0,41	0,20	0,71	0,06	0,57	0,06	0,69	0,03	720,4	58,8
Media	0,27	0,19	0,68	0,11	0,50	0,07	0,68	0,07	316,8	25,9
Baja	0,16	0,05	0,48	0,10	0,49	0,09	0,54	0,06	133,4	10,9

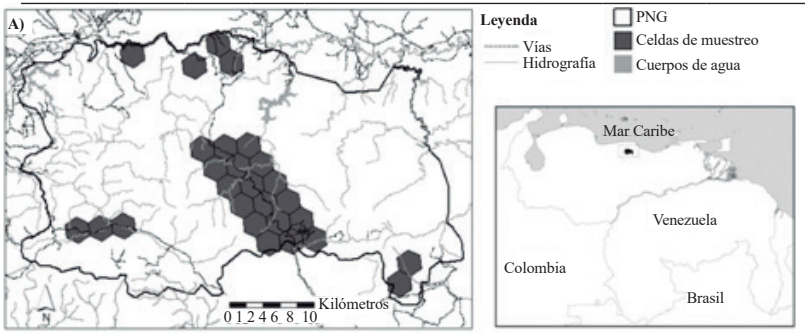


Figura 1. Áreas prioritarias de estudio y conservación de primates en el PNG: A) diseño de muestreo, B) modelo espacial de áreas prioritarias de estudio y conservación de *A. hybridus* y otros primates, y C) probabilidades de ocupación estimada para cada especie y el conjunto de primates, en función de las áreas definidas como de *Alta*, *Media* y *Baja* prioridad.

Tabla 1. Avistamientos de *Ateles hybridus* en el PNG, con detalles de las coordenadas de muestreo, altura y número de individuos observados. Algunos registros no fueron confirmados.

Sector	Fecha	Hora	UTM WGS84	Altura (m)	Avistamiento
Santa Crucita	05/12/09	14:52:43	1111990-780575	441	4 adultos
Agua Blanca	03/02/10	13:44:16	1114487-779835	307	4 adultos + 2 hembras adultas + 2 crías
Agua Blanca	18/02/10	13:50:48	1114389-779871	295	5 adultos
La Macanilla	17/03/10	10:17:08	1118301-774520	361	9 adultos + 3 hembras adultas + 3 crías
Río Grande Abajo	08/02/10	10:17:08	1115496-776414	282	Por confirmar
Macanilla	25/02/10	16:18:29	1117168-775102	438	Por confirmar
La Colonia[1]	21/08/13	11:41:21	1108797-782047	785	2 adultos

Los registros por confirmar no fueron incluidos en el análisis de ocupación.

[1] Este registro se realizó durante una nueva etapa de trabajo de campo en la SEB en el 2013, por lo que no fue incluido en el análisis de ocupación.

Tabla 2. Modelos ajustados de ocupación de *A. hybridus, A. arctoidea*, *C. brunneus* y la comunidad de primates del PNG (con ΔAICc ≤ 3). Las probabilidades de ocupación (Ψ) y de detección (*p*) se modelaron en función de covariables para evaluar uso de hábitat.

Modelo	***ΔAICc***	***δ***	***wi***	***pb***	***ĉ***	***B***	***ES***	***Efecto***	***Ψ***	***DE***	***p***	***EE***
Ateles hybridus									**0.31**	**0.20**	**0.19**	**0.14**
Ψ (AParchesBB),p(.)	0	3	0,57	0,37	1,02	2,87	2,48	+				
Ψ (.),p(.)	0,54	2	0,43	0,6733	0,71							
Alouatta arctoidea									**0,63**	**0,13**	**0,29**	**0,09**
Ψ (%AcN),p(.)	0	3	0,42	0,25	1,43	-1,22	0,72	-				
Ψ (.),p(.)	0,53	2	0,33	0,07	1,74							
Ψ (DistLPNG),p(.)	1,06	3	0,25	0,11	1,54	-0,96	0,63	-				
Cebus brunneus									**0,53**	**0,08**	**0,35**	**0,09**
Ψ (Pendiente),p(.)	0	3	0,25	0,06	1,68	-0,89	0,57	-				
Ψ (DistVía),p(.)	0,71	3	0,17	0,15	1,37	0,74	0,54	+				
Ψ (%AcN),p(.)	0,83	3	0,16	0,18	1,39	-0,85	0,65	-				
Ψ (DParches),p(.)	0,97	3	0,15	0,16	1,45	-0,8	0,66	-				
Ψ (RAH),p(.)	1,02	3	0,15	0,22	1,32	-0,72	0,57	-				
Ψ (.),p(.)	1,49	2	0,12	0,30	1,26							
Primates del PNG									**0,65**	**0,08**	**0,50**	**0,09**
Ψ (.),p(.)	0	2	0,58	0,62	0,77							
Ψ (%AcN),p(.)	1,16	3	0,32	0,22	1,29	-1,02	0,56	-				
Ψ (%AcP),p(.)	3,49	3	0,10	0,14	1,45	0,58	0,47	+				

Ψ: probabilidad de ocupación, *p*: probabilidad de detección, *ΔAICc*: diferencia de los Criterios de Información de Akaike corregidos en relación al menor AICc obtenido, ***δ:*** número de parámetros, *wi*: pesos del Criterio Información de Akaike ajustados, p_b: probabilidad *bootstrap* (100 iteraciones), ***ĉ***: ajuste del modelo (no hay sobredispersión si ĉ es cercano a uno), *B*: coeficiente beta, *DE*: desviación estándar, *EE*: error estándar.

Emiliana Isasi-Catalá
Laboratorio de Conservación y Manejo de Fauna Silvestre, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / zmiliana@gmail.com.

Isaac Goldstein
Wildlife Conservation Society Global Program. Bronx, Nueva York, EE. UU. / igoldstein@wcs.org.

Guillermo Bianchi
Departamento de Medición y Evaluación. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela / gbianchip@gmail.com / gbianchi@ula.ve.

Isasi-Catalá, E., Goldstein, I. & Bianchi, G. (2019). Modelos de ocupación como herramienta para el estudio y conservación de *Ateles hybridus* y otros primates del Parque Nacional Guatopo, estado Miranda. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II*. Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 33-56.

El mono araña (*Ateles hybridus*) en la Reserva Forestal Caparo: Ecología y conservación

Diana Liz Duque
Alisa Aliaga
Hernán G. Castellanos A.

Resumen

El mono araña marrón (*Ateles hybridus*) es de particular interés para la conservación por ser un importante dispersor de semillas en el bosque. Por su parte, fue designada como una de las 25 especies de primates más amenazadas del mundo y se encuentra En Peligro Crítico por la destrucción de su hábitat. Su área de distribución más crítica en Venezuela es en los Llanos Occidentales, donde se han deforestado más de un millón de hectáreas de bosques naturales donde habitaba esta especie. Actualmente quedan menos de 7.000 ha de bosque continuo y varios fragmentos de bosque aislados en la Reserva Forestal Caparo de Barinas, donde aún sobrevive *A. hybridus*. Se presentan los resultados preliminares de tres estudios sobre el mono araña (*A. hybridus*) en la Reserva Forestal Caparo. Siguiendo los lineamientos generales para el estudio de los primates en el campo, se determina una tasa de encuentros de 1,48 grupos/10 km recorridos en bosque continuo. Se exploraron siete fragmentos de bosque con presencia de *A. hybridus* y se identifican catorce especies de plantas consumidas por un grupo de monos en bosque fragmentado para el período de estudio. Se requiere ejercer acciones de conservación sostenidas y más investigaciones de campo a largo plazo.

Palabras claves: extinción, deforestación, fragmentación, Llanos Occidentales.

The Brown Spider Monkey (*Ateles hybridus*) at the Caparo Forest Reserve: Ecology and Conservation

Abstract

The brown spider monkey (*Ateles hybridus*) is of particular interest for conservation because of its role as seed disperser. This species was designated as one of the 25 most endangered primates in the World because is Critically Endangered due to habitat destruction. One of its area of critical distribution in Venezuela is in the western plains (*llanos*), where more than one million hectares of natural forest inhabited by this species, have been deforested. Currently there are less than 7,000 ha of continuous forest and several isolated forest fragments in the Caparo Forest Reserve in Barinas state, where *A. hybridus* still survives. Preliminary results of three studies on the spider monkey (*A. hybridus*) at the Caparo Forest Reserve are presented. Following the general guidelines for the study of primates in the field, encounters rate of 1.48 groups/10 km in continuous forest was determined, seven forest fragments were explored with presence of *A. hybridus* and 14 species of plants consumed by a group of monkeys in a fragmented forest, were identified for the study period. Urgent conservation actions must be implemented and a long-term research project conducted.

Keywords: extinction, deforestation, fragmentation, western plains (*llanos*).

Introducción

El mono araña del norte, *Ateles hybridus*, o mono araña marrón, habita solo en Colombia y Venezuela. Recientemente designada como especie plena (Collins y Dubach, 2000), *Ateles hybridus* requiere especial atención para su conservación porque fue designada por la IUCN/SSC como una de las 25 especies de primates más amenazadas del mundo (Palacios *et al*., 2014). Está considerada En Peligro Crítico según la Lista Roja de UICN (Urbani *et al*., 2008), y en el *Libro rojo de la fauna venezolana* como En Peligro (Ojasti y Lacabana, 2008). En Colombia, su situación es igualmente crítica, ya que solo el 9% del área de distribución actual permanece en bosques continuos (Morales-Jiménez *et al*., 2004).

En Venezuela, su área de distribución más crítica es en la región de los Llanos Occidentales, ya que sus bosques han sido severamente degradados por la perturbación antropogénica en los últimos 30 años (Centeno, 2001). En la década de los años cincuenta y sesenta, en los Llanos Occidentales, el Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables creó cuatro Reservas Forestales: Turén, Ticoporo, Caparo y San Camilo, las cuales originalmente totalizaban una superficie de 1.000.000.000 ha. De estas, la Reserva Forestal Caparo fue creada en 1961 y contaba con una extensión de 184.100 ha. En menos de 30 años, empresas madereras privadas aprovecharon alrededor del 90% de la superficie boscosa original, y sufrió un cambio de uso de tierra forestal a agropecuario, quedando apenas un relicto de bosque continuo de 7.000 ha y muchos fragmentos ampliamente dispersos en la Reserva (Pozzobon y Osorio, 2002; Lawrence *et al*., 2002). En 1983, la Universidad de Los Andes firmó un contrato de Comodato entre el Ministerio del Ambiente y la ULA para crear la Estación Experimental

de la Universidad de Los Andes, que permitía continuar con actividades académicas y de investigación forestal en dicha Estación Experimental.

En las Reservas Forestales arriba citadas habitaba el mono araña, *Ateles hybridus*, según reportes de los habitantes locales y registros de museo. Sin embargo, luego del aprovechamiento forestal, estas reservas estuvieron sometidas a procesos de colonización agraria. En consecuencia, la tasa anual de deforestación ha arrojado valores de alrededor de un 3% del total de la superficie boscosa de dichas Reservas. Para principios del siglo pasado, prácticamente el 95% de los bosques continuos había desaparecido y muchas áreas originalmente boscosas como por ejemplo, aquellas de la Reserva Forestal Caparo, están en la actualidad, severamente fragmentadas.

A medida que la fragmentación se ha ido incrementando, más áreas han pasado de ser accesibles a las actividades antropogénicas a más proclives a ser más vulnerables para las poblaciones silvestres (Michalski y Peres, 2005). Para el mono araña, debido a su gran tamaño corporal, su vulnerabilidad está asociada con la abundancia de recursos alimenticios. Cada individuo requiere de altas calorías obtenidas de los frutos; de ahí su alta dependencia de ellos (Collins y Dubach, 2000). Estos son un recurso disperso o agrupado en tiempo y espacio. Árboles y bejucos productores de frutos comestibles están distribuidos en pequeños parches o agrupaciones a lo largo de gradientes ecológicos (Collins y Dubach, 2000). En virtud de tal característica, un grupo de monos araña conformado por varios individuos requiere de una gran área de dominio vital para efectuar largos recorridos diarios en búsqueda de frutos (Collins y Dubach, 2000). Como consecuencia de la fragmentación del bosque continuo, como es el caso de la Reserva Forestal Caparo, los fragmentos no poseen en la actualidad la superficie necesaria para suplir las necesidades de hábitat que les permita asegurar su supervivencia a largo plazo.

En este capítulo, se presentan los resultados preliminares de algunos aspectos ecológicos sobre el mono araña, *Ateles hybridus*, obtenidos en la Reserva Forestal Caparo desde el año 2010. Aparte del estudio preliminar realizado por Congdon (1996), estos aspectos representan los primeros resultados de estudios ecológicos sistemáticos enfocados en esta especie en Venezuela. Tales resultados motivaron la creación de un proyecto a largo

plazo (Proyecto Mono Araña) como iniciativa para la conservación en la Reserva Forestal Caparo de los Llanos Occidentales. Adicionalmente, se presentan los resultados sobre la dieta de un grupo de individuos que han estado restringidos en un fragmento de bosque.

Materiales y métodos

Área de estudio

La Reserva Forestal Caparo está ubicada en los Llanos Occidentales de Venezuela, al este de la población de El Cantón, entre los ríos Caparo, Sioca, Caparo Viejo y Apure, en el municipio Andrés Eloy Blanco, al suroeste del estado Barinas, a unos 140 msnm (824,000 N - 280,000 E). Con una superficie original de 184.100 ha y luego de años de deforestación, restan menos de 7.000 ha de bosque continuo rodeadas de numerosos fragmentos boscosos. Esta superficie está bajo la figura de Comodato administrada por la Estación Experimental Caparo (EEC) de la Facultad de Ingeniería Forestal de la Universidad de Los Andes (figura 1). La Reserva Forestal Caparo está clasificada como Bosque Seco Tropical según el Sistema de Zonas de Vida de Clasificación de la Vegetación (Holdridge, 1967). De acuerdo con Janzen (1988), este tipo de bosque es el ecosistema tropical más amenazado del mundo. La precipitación media anual es de 1.750 mm, con una distribución de lluvias marcadamente estacional, que abarca un período de sequía de cuatro a cinco meses; siendo enero y febrero los meses más secos y julio el mes más húmedo. La temperatura media anual está por el orden de los 24,6ºC y la humedad relativa del aire oscila entre 59% en enero y 89% en el mes de junio (Franco, 1982).

Métodos de campo

Se siguieron los lineamientos generales para el estudio de primates en el campo según National Research Council (1981), Brockelman y Ali (1987), y Setchell y Curtis (2003).

Se realizaron recorridos mensuales de entre 6 y 10 días, entre los meses de marzo 2010 y agosto 2011. Se determinó la presencia de grupos de monos araña, el tamaño del grupo y la abundancia relativa en diferentes áreas del bosque de la Estación Experimental Caparo, usando el método de transectos lineales. Se establecieron 10 transectos en las picas previamente existentes en diferentes sectores del bosque. Ellos representan diferentes tipos de vegetación según el Mapa de Vegetación y Uso del Área Experimental de la Reserva Forestal Caparo (ULA-MARNR, 1993). La longitud de los transectos variaba de 2 a 8 km. Cada transecto, según el sector del bosque donde está, posee un nombre antiguamente conocido. Se usó un GPS para obtener los puntos geográficos en el sitio de estudio. Se contabilizó el número de encuentros por 10 km de recorrido para estimar la abundancia relativa.

Se recorrieron otros fragmentos de bosque de la reserva para determinar la presencia de la especie y tamaño de grupo por medio de registros directos e indirectos. Se empleó una imagen de Satélite Spot 5 del área de la Reserva Forestal Caparo, año 2007, para ubicar los fragmentos. En cada localidad explorada, se tomaron las coordenadas geográficas y se registró la perturbación.

Dieta de un grupo de monos araña en bosque fragmentado

Se seleccionó un fragmento de bosque de 20 ha en el sector Palma Pintada para registrar la dieta de los individuos. Finalizando la temporada de lluvia en enero de 2013, entre las 08:00 y las 17:00, se registró la dieta durante 60 horas de observación. Al visualizar un individuo, era seguido el mayor tiempo posible. Los métodos empleados durante las observaciones fueron animal focal (Altmann, 1974) y el protocolo de campo para el estudio de primates de la Fundación Proyecto Primates en Colombia (Link y Di Fiore, sin publicar). Cada vez que un individuo estaba en fase de alimentación, se registró el tipo de alimento consumido (hoja, fruto, flor), se marcó la planta con cinta, se tomaron las coordenadas con GPS y se tomó una muestra botánica para su posterior identificación. La identificación del nombre común de las plantas fue posible gracias al conocimiento de los baquianos. Se registró inicialmente por nombre común y posteriormente por nombre

científico a través de los especialistas de la Universidad de Los Andes, quienes han conducido estudios de vegetación en el área de estudio.

Resultados

Tasa de encuentros y tamaño de grupos en bosque continuo

Durante el período de estudio, se registró un total de 32 avistamientos o encuentros con el mono araña (*Ateles hybridus*), en el bosque de la Estación Experimental Caparo (EEC), en 99 días y 216 km de transectos recorridos, resultando una tasa de encuentros de 1,48 individuos por cada 10 km. Actualmente, se registran otros datos para estimar la densidad poblacional, por lo que solo se muestran estos resultados: el número de encuentros por transecto, esfuerzo de muestreo, abundancia relativa y el tamaño promedio de los grupos observados (tabla 1).

En la pica auxiliar 8 norte se pudo contabilizar totalmente al grupo que permanece en el bosque. El número de individuos entre los encuentros variaba de 2 a 27, siendo este último el número máximo de individuos registrado en este grupo, de los cuales 4 eran crías portadas por su madre.

Monos araña en fragmentos de bosque

Se exploraron ocho fragmentos de bosque en varias localidades de la Reserva Forestal Caparo, en siete de los cuales hubo presencia de monos araña *Ateles hybridus*.

Fragmento I, Sector Palma Pintada (20 ha): este sector forma parte del bosque de la EEC. Desde el año 2004, ha ocurrido un proceso de invasión por parte de 34 familias que han ocupado 900 ha, de las cuales deforestaron la mayor parte del sector. De este proceso fue quedando un fragmento cada vez más reducido y aislado que está cercano al Caño Anarú y separado del bosque continuo de la EEC. En él se observó un grupo de 12 individuos, incluyendo dos hembras con cría.

Fragmento II, Sector Cachicamo (10 ha): está localizado en la finca vecina del Campamento Cachicamo de la ULA, bordeando el Río Caparo. En él se observó una hembra solitaria. Este bosque es principalmente de tipo rastrojo y bosque de galería. Esta hembra fue observada el año anterior en las cercanías del campamento, en plantaciones de teca e interactuando con grupos de monos araguatos.

Fragmento III, Sector Río Viejo (3 ha): Está muy cerca del lindero norte de la EEC, aunque no forma parte de la EEC. Se observó una hembra solitaria en un fragmento aislado de 3 ha, la cual cruzaba por el suelo atravesando un terraplén hacia otro pequeño fragmento de 2 ha que quedaba a una distancia de 30 m.

Fragmento IV, Sector El Limoncito (60 ha): en entrevistas previas, el dueño del fragmento ha mencionado la presencia de un grupo de 10 individuos aproximadamente. Sin embargo, durante cinco recorridos realizados al bosque solo se observaron dos individuos que se alejaron rápidamente y un ejemplar muerto. Este fue el único fragmento donde se evidenció perturbación por cacería, ya que se encontró un ejemplar de mono araña muerto y cerca del cuerpo se encontró un cartucho de bala. Es necesario seguir realizando visitas y comprobar el número real de individuos.

Fragmento V, Sector Sabana de los Babos (250 ha): ubicado dentro de tres fincas de la RFC. Se evidenció deforestación en algunas zonas del fragmento y aclareo para el paso de ganado, por lo que ha ido tomando una forma con bordes indefinidos. En este fragmento, se observó un grupo de 25 individuos.

Fragmento VI, Sector la Ceibita II (150 ha): localizado en la Unidad III del lote A de la Reserva Forestal Caparo, se observó un grupo de 10 individuos, tres de los cuales eran hembras con cría. Su dueño ha mencionado su intención de protegerlo y ha luchado durante años contra amenazas de invasión.

Fragmento VII, Sector la Ceibita II (6 ha): cercano y separado por arbustos bajos y rastrojos del fragmento VI, durante dos días se observó un grupo conformado por seis individuos machos. Sin embargo, en recorridos posteriores no fue localizado. Al observar la ubicación del fragmento y según testimonios del dueño, se intuyó la posibilidad de que dicho grupo transite a otro fragmento aledaño, separado por la carretera, usando las copas de árboles cercanos. No ha sido posible visitar ese fragmento por razones logísticas. Su dueño también ha señalado la intención de proteger este pequeño fragmento, pues cuenta con una laguna natural, la cual es también el hábitat reproductivo de dos especies de garzas difíciles de observar en los Llanos, la garza agamia *Agamia agami* y la garza pato cuchara *Cochlearius cochlearius.*

Composición, densidad y dieta de un grupo de monos araña en un fragmento de bosque

Se determinó que el grupo de estudio en el fragmento de 20 ha en el sector Palma Pintada (fragmento I) está conformado por 21 individuos, incluidos dos machos adultos, un macho subadulto, cinco hembras con crías y ocho hembras entre adultas y juveniles, lo que representa una densidad de 105 ind/km^2. La tabla 2 muestra la lista de las 14 especies de plantas cuyos ítems alimenticios fueron consumidos por *A. hybridus* durante el período de estudio. El tiempo invertido en las especies consumidas se expresó en porcentaje. La frecuencia de consumo de frutos fue de 43%, hojas 64% y 14% otros (raíces, pecíolo, panal de comején arbóreo).

Discusión y conclusiones

La tasa de encuentro es una manera útil para estimar la abundancia de mamíferos, principalmente primates, en diversos tipos de hábitat para realizar comparaciones (Chiarello, 1999; Carrillo *et al*., 2000; Lopes y Ferrari, 2000) o para el control de las diferencias en el esfuerzo de muestreo (Peres, 1997). La pica auxiliar 8 norte, donde se obtuvo la mayor tasa de encuentros, representa un bosque medio denso, sin embargo, es una de las zonas

más vulnerables por el terraplén que atraviesa el área de vivienda del mono araña (*Ateles hybridus*). La tasa de encuentros más pequeña registrada (0,5 ind/10 km recorridos) fue en el transecto de la plantación 74. Tal sector representa un bosque secundario, en regeneración, recuperado luego de una intervención en el año 1974, en el cual la EEC aplicó el método Limba (método de plantación forestal), según información suministrada por uno de los obreros de la estación (José Paipa, com. pers.). Hubo transectos donde se realizaron menos recorridos debido a dificultades logísticas por su ubicación. La pica 6, donde no hubo encuentros, está localizada en una zona conocida como área 3, en cuyas áreas cercanas hay intervención producto de extracciones selectivas de plantaciones de madera.

El bosque de la EEC está rodeado por un área de gran influencia agropecuaria y actividades antropogénicas. Cerca del lindero norte hay un terraplén (de 30 km) que atraviesa el bosque y es usado para el paso de vehículos y personas, lo que implica una alta vulnerabilidad para el bosque. En consecuencia, la presencia del mono araña está constantemente amenazada.

El tamaño promedio de grupo en este estudio preliminar (10,43 ind/grupo, SD 6,13) es menor en relación con el reportado por el estudio preliminar de Congdon (1996) en la misma localidad (14 ind/grupo), sin embargo es mayor a los reportados para la misma especie en otras localidades. Bernstein *et al*. (1976) observaron un promedio de 4,5 ind/grupo durante un censo y Green (1978) observó un promedio de 3,3 ind/grupo. En *Ateles*, debido a la naturaleza flexible en los patrones de agrupación, el enfoque comparativo entre el tamaño de subgrupos es controversial por la variación en la definición de subgrupos y cuantificación de tamaño de subgrupos. Las dificultades para cuantificar el tamaño de los subgrupos surge de las siguientes razones: resulta difícil observar animales que están dispersos en hábitats de visibilidad limitada, las comparaciones en el tamaño de los subgrupos son con frecuencia hechas entre estudios que difieren en duración y los estudios son realizados bajo diferentes métodos para localizar a los animales (Chapman *et al*., 1993).

Monos araña en fragmentos de bosque

Diversos estudios han demostrado que las especies del género *Ateles* son unas de las primeras especies en desaparecer a medida que avanza la fragmentación y, en consecuencia, la perturbación del hábitat (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Gilbert, 2003; Peres y Lago, 2003; Michalski y Peres, 2005).

Todos los fragmentos con presencia de monos araña en la Reserva Forestal Caparo son altamente proclives a desaparecer o están aislados. Solo hay una finca donde dos de los fragmentos cuentan con las intenciones de protección a largo plazo por parte del dueño. En el fragmento de Palma Pintada, con 20 ha para el año 2011, se contaron hasta 12 individuos, incluyendo dos hembras con cría; y para enero de 2013, 21 individuos, incluyendo cinco hembras con cría. La densidad 105 ind/km^2 ha sido la segunda más alta registrada para *Ateles* en un fragmento de bosque: Cordero *et al*. (este volumen) reportan 125 ind/km^2, Roncancio *et al*. (2010) reportan 39 ind/km^2 y Link *et al*. (2010), 27,1-41,1 ind/km^2 en fragmento de bosque. Defler (1981) sugiere que, en áreas fragmentadas, las altas densidades de primates son producto del apiñamiento de la población al reducirse su área de ocupación original.

Los fragmentos estudiados y habitados por monos araña en Caparo varían en tamaño desde 5 ha hasta 250 ha, y varían también en forma, distancia y tiempo de aislamiento. Sin embargo, Estrada y Coates-Estrada (1996) y Michalski y Peres (2005) mencionan que el tamaño del fragmento está relacionado con la presencia de primates en el mismo y que especies del género *Ateles* están ausentes en la mayoría de los fragmentos de bosque pequeños. Según estima Estrada y Coates-Estrada (1996), 10 individuos de *Ateles* pueden sobrevivir en un tamaño entre 250 y 500 ha de bosque. Ramos-Fernández y Ayala-Orozco (2003) afirmaron que las especies de este género pueden persistir en fragmentos con tamaños entre 60 y 200 ha. Otros estudios han mostrado que los *Ateles* son capaces de sobrevivir y reproducirse en fragmentos menores a 100 ha con alta densidad de población (Link *et al*., 2010; Chaves *et al*., 2011, 2012).

Es probable que la existencia de hembras solitarias encontradas en dos localidades se deba a su sistema social. Hay evidencia de que las hembras

migran entre grupos, mientras los machos son residentes (van Roosmalen y Klein, 1987; Symington, 1987). Las hembras, por lo general, son más solitarias que los machos. Pueden viajar, durante días, solas o en compañía de una hija u otra hembra emparentada (van Roosmalen y Klein, 1987; Symington, 1987), por lo que posiblemente durante el proceso de pérdida de bosque pudieron haber ido quedando aisladas. No obstante, no hay evidencias en este estudio que confirmen esto y se hace necesario realizar otros estudios para comprender la existencia y dinámica de hembras solitarias en fragmentos de bosque.

En un fragmento de 6 ha, hubo un grupo de seis machos que permanecieron juntos durante dos días de recorridos. Posteriormente, no se observaron más y se intuyó la posibilidad de que se habrían trasladado hacia otro fragmento cercano por una ruta que les permitía transitar entre doseles de árboles cruzando un terraplén. Shimooka (2005) registró para *A. belzebuth* un promedio de tamaño de subgrupo de 5,4 hembras, y Chapman (1990) indicó que es menos probable encontrar machos de *A. geoffroyi* solos que hembras solas. Otros estudios además mencionan que los machos se desplazan a través de un área mayor, y con más frecuencia en los límites de su rango de vivienda, que las hembras (Chapman, 1990; Shimooka, 2005; Di Fiore y Champbell, 2007). Estos patrones posiblemente estén relacionados con la defensa de las hembras (Aureli *et al*., 2008).

Para primates bajo continuo aislamiento del fragmento, las interacciones intraespecíficas se alteran y ocurre sobreexplotación de los recursos. Otras amenazas, como la cacería y la disminución de la calidad de su hábitat, podrían generar la pérdida de diversidad genética y depresión endogámica, con la consecuente reducción en las tasas de crecimiento poblacional, lo que llevaría a esta especie a extinguirse localmente (Crockett, 1998; Laurance *et al*., 2002; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2009).

Para comprender mejor cómo afecta la fragmentación a la población de monos araña en la Reserva Forestal Caparo, estamos realizando un estudio más amplio con mayor número de fragmentos sobre la influencia de los atributos espaciales del fragmento, tales como tamaño, forma, aislamiento, tipo de matriz y corredores ecológicos.

Dieta de un grupo de monos araña en un fragmento de bosque

Varios estudios de dieta para el género *Ateles* han demostrado que estas especies emplean gran parte de su tiempo alimentándose, principalmente de frutos maduros. Este recurso representa entre el 70% y 90% de su dieta y lo complementan en menor proporción con otras partes de la planta como hojas y flores (Klein y Klein, 1979; Castellanos, 1997; Di Fiore *et al*., 2008). La dieta de los monos araña en el fragmento de bosque de Palma Pintada es muy diferente de la registrada en la mayoría de los estudios sobre *Ateles,* donde el porcentaje de consumo de frutos es mayor al 70% (Di Fiore *et al*., 2008; Link *et al*., 2012). Para otros estudios con *A. hybridus* en bosque fragmentado en Colombia, las hojas representan un porcentaje importante en la dieta (Abondano y Link, 2012). Resultados similares han sido documentados en pequeños fragmentos de bosque en México, donde monos araña (*Ateles geoffroyi*) presentaron un mayor consumo de las hojas (Chaves *et al*., 2012). En este estudio, las hojas representaron el 64% de su dieta con respecto a los frutos, 43%. Es posible que este grupo haya tenido que ajustar sus hábitos de alimentación a la estacionalidad de la zona, ya que el estudio se realizó al inicio de la temporada seca, a la perturbación y a las condiciones de hábitat fragmentado.

Las hojas pueden representar la mayor parte de la dieta consumida durante períodos secos de escasez de frutos maduros (Di Fiore *et al*., 2008). La pérdida de hábitat se asocia con frecuencia a una reducción de los recursos alimenticios disponibles para los primates (Arroyo-Rodríguez *et al*., 2007). El aumento acelerado de la transformación y alteración del hábitat por actividades antropogénicas y cambios drásticos puede afectar las condiciones ecológicas locales; por ejemplo, la disponibilidad de recursos de los hábitat de primates, así como las respuestas ecológicas y sociales (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007). Requiriendo un área mucho mayor, es muy probable que la perturbación, a la que están constantemente sometidos y al tamaño del fragmento habitado por este grupo, pueda estar determinada por el patrón dietético observado en este grupo.

A pesar de que la frecuencia de consumo de hojas fue mayor, se encontró que ellos emplean más tiempo alimentándose del fruto de Palma

de Agua (*Attalea butyracea*) sin que estuviera completamente maduro. Es común para los monos araña el consumo de frutos de la familia *Aracaceae* y su consiguiente dispersión de semillas (Link y Di Fiore, 2006; Di Fiore y Campbell, 2007). Otros frutos como el guácimo (*Guazuma ulmifolia*), los frutos y las hojas del higuerón (*Ficus* sp.) y las hojas de matapalo (*Ficus* sp.) representan los recursos alimenticios que más tiempo emplearon en su consumo. Durante el período de estudio no se observó consumo de flores. Para la mayoría de los estudios revisados, las flores representan solo una pequeña proporción de la dieta general de los monos araña (Di Fiore *et al*., 2008).

Estos resultados son preliminares, ya que el período de estudio fue llevado a cabo solo durante un mes y no hay datos fenológicos en el área de estudio. Es necesario proseguir con los estudios longitudinales que incluyan las temporadas seca y de lluvia, y realizarlos en bosque continuo para comprender mejor los efectos que puedan estar ocasionando el reducido tamaño del fragmento sobre la dieta y el comportamiento alimentario de este grupo de monos araña.

Proyecto Mono Araña como iniciativa de conservación

Los monos araña en la Reserva Forestal Caparo integran una población con un importante valor para la conservación en los Llanos Occidentales de Venezuela. Debido a la gran pérdida de hábitat que han sufrido en esta región geográfica del país y a la vulnerabilidad en la que actualmente se encuentran estos primates, a mediados de 2012 se crea un proyecto de conservación (http://spidermonkeyproject.org) cuyo principal objetivo es la preservación a largo plazo del mono araña *Ateles hybridus* y de su hábitat en la Reserva Forestal Caparo. En este proyecto se proponen varios objetivos, entre ellos, realizar investigaciones científicas que permitan conocer diversos aspectos sobre la ecología de la especie, amenazas, estado del hábitat, efectos de la fragmentación en la población, distribución espacial, tendencias demográficas y monitoreo periódico de la población, para detectar y evaluar los cambios y patrones. Igualmente, se busca ejercer acciones de conservación, de la mano de la divulgación de los resultados de estos estudios. Por su parte, se busca capacitar a jóvenes investigadores

nacionales e internacionales y jóvenes de la comunidad local en temas de ecología, educación ambiental y conservación así como incorporar a la comunidad aledaña en proyectos que involucren prácticas sostenibles para el mantenimiento de los bosques y la biodiversidad. Finalmente, este Proyecto busca implementar un programa de educación ambiental para sensibilizar a la comunidad de la región acerca de la importancia de preservar esta especie y su hábitat en la Reserva Forestal de Caparo.

La pérdida de hábitat y la fragmentación del bosque son las principales amenazas para la población de *Ateles hybridus* en la Reserva Forestal Caparo. Su conservación depende del mantenimiento del bosque continuo de la Estación Experimental y de la protección de los fragmentos de bosque donde sea viable la conectividad entre ellos y permitan la sobrevivencia de monos araña. Es importante un estudio más detallado para detectar y evaluar los cambios a nivel de población y patrones ecológicos. Igualmente, hay que ejercer acciones de conservación que se generen por los resultados de estos estudios y un programa de educación ambiental que pueda realizarse a través de proyectos a largo plazo, como el Proyecto Mono Araña. Actualmente, se realizan estudios que complementan estos resultados; por ejemplo, distribución espacial de monos araña en fragmentos de bosque, estimación de la densidad poblacional, efectos de la fragmentación, dieta y el comportamiento social en el bosque continuo y fragmentado.

Agradecimientos

Agradecemos el apoyo logístico de la Universidad de Los Andes, especialmente a los trabajadores del Campamento Cachicamo de la Estación Experimental Caparo por toda su colaboración en campo e identificación de plantas. Al fondo IEA de Provita y Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund por su apoyo financiero y Fundación Proyecto Primates por sus recomendaciones en la metodología.

Referencias

ABONDANO, L. A. y Link, A. (2012). "The social behavior of brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in a fragmented forest in Colombia". *International Journal of Primatology*, 33: 769-783.

ALTMANN, J. (1974). "Observational study of behavior: sampling methods". *Behaviour*, 49: 227-267.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; Mandujano, S.; Benítez-Malvido, J. y Cuende-Fantón, C. (2007). "The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rain forest fragments". *Biotropica,* 39: 760-766.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V. y Mandujano, S. (2009). "Conceptualization and measurement of habitat fragmentation from the primates perspective". *International Journal of Primatology*, 30: 497-514.

AURELI, F.; Schaffner, C. M.; Boesch, C.; Bearder, S. K.; Call, J.; Chapman, C. A.; Connor, R.; Di Fiore, A.; Dunbar, R. I. M.; Henzi, S. P. *et al*. (2008). "Fission-fusion dynamics: new research frameworks". *Current Anthropology*, 49: 627-654.

BERNSTEIN, I.; Balcaen, P.; Dresdale, L.; Gouzoules, H.; Kavanagh, M.; Patterson, T. y Newman-Warner, P. (1976). "Differential effects of forest degradation on primate population". *Primates*, 17: 401-411.

BROCKELMAN, W. Y. y Ali, R. (1987). "Methods of surveying and sampling forest primate populations". En: *Primate conservation in the tropical forest.* (Marsh, C. W. y Mittermeier, R. A., eds.): 23-62. Alan R. Liss. Nueva York, EE. UU.

CARRILLO, E.; Wong, G. y Cuarón, A. D. (2000). "Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions". *Conservation Biology*, 14(6): 1580-1591.

CASTELLANOS, H. G. (1997). "Ecología alimentaria del marimona (*Ateles belzebuth* E. Geoffroy 1806) en el Río Tawadu, Reserva Forestal El Caura". En: *Ecología de la Cuenca del Río Caura, Venezuela II.* (Huber, O. y Rosales, J., eds.): 309-341. Estudios especiales. Serie de Monografías N° 7. *Scientia guianae.* Editorial Tamanduá. Caracas, Venezuela.

CHAPMAN, C. A. (1990). "Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization". *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26: 409-414.

CENTENO, J. C. (2001). "Caen los bosques de Venezuela". *Agroservicios*, 2(3): 8-10.

CHAPMAN, C. A.; White, F.J. y Wrangham, R.W. (1993). "Defining subgroup size in fission-fusion societies". *Folia Primatologica*, 61: 31-34.

———— (2011). "Seasonal differences in activity patterns of Geoffroyi's spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) living in continuous and fragmented forests in southern Mexico". *International Journal of Primatology*, 32: 960-973.

CHAVES, O. M.; Stoner, K. E. y Arroyo-Rodríguez, V. (2012). "Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico". *Biotropica*, 44: 105-113.

CHIARELLO, A. G. (1999). "Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in southeastern Brazil". *Biological Conservation*, 89: 71-82.

COLLINS, A. C. y Dubach, J. M. (2000). "Biogeographic and ecological forces responsible for speciation in *Ateles*". *International Journal of Primatology*, 21(3): 421-444.

———— (2001). "Nuclear DNA variation in spider monkeys (*Ateles*)". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19(1): 67-75.

CONGDON, E. R. (1996). "A preliminary study of distribution, habitat use, and activity patterns of primates within Caparo Forestry Reserve, Venezuela". Cleveland Metro Park Zoo y Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Profauna, Marnr. Caracas, Venezuela.

CRISTÓBAL-AZKARATE, J. y Arroyo-Rodríguez, V. (2007). "Diet and activity pattern of howler monkeys in Los Tuxtlas, Mexico: effects of habitat fragmentation and implications for conservation". *American Journal of Primatology*, 69: 1013-1029.

CROCKETT, C. (1998). "Conservation biology of the genus *Alouatta*". *International Journal of Primatology*, 9(3): 549-578.

DEFLER, T. (1981). "The density of *Alouatta seniculus* in the eastern Llanos of Colombia". *Primates,* 22: 564-569.

DI FIORE, A. y Campbell, C. J. (2007). "The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization". En: *Primates in perspective* (Campbell, C. J.; Fuentes, A.; MacKinnon, K. C.; Panger, M. y Beader, S. K., eds.): 155-185. Oxford University Press. Nueva York.

DI FIORE, A.; Link, A. y Dew, J. L. (2008). "Diets of wild spider monkeys". En: *Spider monkeys: behavior, ecology and evolution of the genus* Ateles. (Campbell, C. J., ed.): 81-137. Cambridge University Press. Reino Unido.

ESTRADA, A. y Coates-Estrada, R. (1996). "Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas". *International Journal of Primatology*, 5: 759-783.

FRANCO, W. (1982). "Estudio y levantamiento de sitios con fines de manejo forestal en la Unidad I de la Reserva Forestal de Caparo, estado Barinas". Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales. Mérida, Venezuela.

GILBERT, K. A. (2003). "Primates and fragmentation of the Amazon forest". En: *Primates in fragments: ecology and conservation*. (Marsh, L. K., ed.): 145-157. Kluwer, Nueva York.

GREEN, K. M. (1978). "Primate censuring in northern Colombia: a comparison of two techniques". *Primates*, 19: 537-550.

HOLDRIDGE, L. R. (1967). "Life zone ecology". Tropical Science Center. San José, Costa Rica.

JANZEN, D. (1988). "Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem". En: *Biodiversity* (Wilson, E.O. ed.): 130-137. National Academy Press.

KLEIN, L. L. y Klein, D. J. (1975). "Social and ecological contrasts between four taxa of neotropical primates". En: *Socioecology and psychology of primates*. (Tuttle R.H ed.): 59-85. The Hague. Mouton.

LAWRENCE, W. V.; Guevara, J.; Carrero, O. A. y Rodríguez, L. E. (2002). "Propuesta de creación de un Área de Reserva Biológica en Caparo, Comodato ULA-MARN y en la Unidad III de la Reserva Forestal de Ticoporo y Unidad I de Caparo". Mérida, Venezuela. Comisión del Rector para los Convenios ULA-MARN.

LINK, A. y Di Fiore, A. (2006). "Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rainforest diversity". *Journal of Tropical Ecology*, 22: 335-346.

LINK, A. y Di Fiore, A. (Sin publicar). "Métodos para el estudio de primates de la Serranía de las Quinchas y San Juan, Colombia". Fundación Proyecto Primates. Colombia.

LINK, A.; De Luna, A. G.; Alfonso, F.; Giraldo-Beltrán, P. G. y Ramírez, F. (2010). "Initial effects of fragmentation on the density of three neotropical primate species in two lowland forests of Colombia". *Endangered Species Research*, 13: 41-50.

LINK, A.; Galvis, N.; Márquez, M.; Guerrero, J.; Solano, C. y Stevenson P. R. (2012). "Diet of the critically endangered brown spider monkey (*Ateles hybridus*) in an inter-andean lowland rainforest in Colombia". *American Journal of Primatology*, 74(12): 1097-1105.

LOPES, M. A. y Ferrari, S. F. (2000). "Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern brazilian Amazonia". *Conservation Biology*, 14(6): 1658-1665.

MICHALSKI, F. y Peres, C. A. (2005). "Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia". *Biological Conservation*, 124: 383-396.

MORALES-JIMÉNEZ, A. L. (2004). "Modelling distributions for Colombian spider monkeys (*Ateles* sp.*) using GARP and GIS to find priority areas for conservation*. Tesis de Maestría. Oxford Brookes University. Oxford. Reino Unido. 114 pp.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL (NRC). (1981). "Techniques for the study for primate population ecology". U.S. Committee on Nohuman Primate, Subcommittee on Conservation of Natural Poppulations.

OJASTI, J. y Lacabana, P. (2008). "Mono araña del norte, *Ateles hybridus*" En: *Libro rojo de la fauna venezolana*. 3º ed. (Rodríguez, J. P. y Rojas-Suárez, F., eds.): 77. Provita y Shell Venezuela, S.A. Caracas, Venezuela.

PALACIOS, E.; Morales-Jiménez, A. L.; Link, A. y Urbani, B. (2014). "Variegated or brown spider monkey *Ateles hybridus* (I. Geoffroy Saint Hilaire, 1829). Colombia. Venezuela. (2004, 2006, 2008, 2010, 2012)". En: *Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2012-2014*. (Schwitzer, C.; Mittermeier, R. A.; Rylands, A. B.; Taylor, L. A.; Chiozza, F.; Williamson, E. A.; Wallis, J. y Clark, F. E., eds.): 20-21. IUCN SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), Conservation International (CI) y Bristol Zoological Society. Arlington, VA.

PERES, C. A. (1997). "Primate community structure at twenty western amazonian floodedand unflooded forests". *Journal of Tropical Ecology*, 13: 381-405.

POZZOBON, E. N. y Osorio, R. A. (2002). "Evaluación de las deforestaciones en la Reserva Forestal de Ticoporo, estado Barinas-Venezuela, en base al análisis multitemporal de imágenes de percepción remota". *Revista Geográfica Venezolana*, 3(2): 215-235.

RAMOS-FERNÁNDEZ, G. y Ayala-Orozco, B. (2003). "Population size and habitat use of spider monkeys at Punta Laguna, Mexico". En: *Primates in fragments: ecology and conservation.* (Marsh, L. K., ed.): 191-209. Kluwer Academic/Plenum. Nueva York, EE. UU.

RODRÍGUEZ, J. P. y Rojas-Suárez, F. (1999). *El libro rojo de la fauna venezolana*. Provita-Fundación Polar. Caracas, Venezuela. 444 pp.

RONCANCIO, N. J.; García, L. M. y Acosta, A. (2010). "Densidad poblacional y estructura de grupo de *Ateles hybridus brunneus* (primates: Atelidae) en un fragmento de bosque aislado en el suroriente de Antioquia, Colombia". *Mastozoología Neotropical*, 17: 385-389.

SETCHELL, J. M. y Curtis, D. J. (2003). *Field and laboratory methods for primatologists: a practical guide*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

SHIMOOKA, Y. (2005). "Sexual differences in ranging of *Ateles belzebuth belzebuth* at La Macarena, Colombia". *International Journal of Primatology*, 26: 385-406.

SYMINGTON, M. M. (1987). "Ecological and ocial correlates of party size in the black spider monkey, *Ateles paniscus chamek*". Ph.D. Dissertation, Princeton University.

ULA-MARNR. (1993). "Mapa de vegetación y uso del Área Experimental de la Reserva Forestal Caparo". Barinas, Venezuela.

URBANI, B.; Morales, A. L.; Link, A. y Stevenson, P. (2008). "*Ateles hybridus*". En: IUCN "Red List of Threatened Species". Version 2015.2. <www.iucnredlist.org> (Consulta: 6 de julio 2015).

VAN ROOSMALEN, M. G. M. y Klein, L. L. (1987). "The spider monkeys, genus *Ateles*. En: *Ecology and behavior of neotropical primates*. (Mittermeier, R. A.; Rylands, A. B.; Coimbra-Filho, A. F. y Da Fonseca, G. A. B., eds.): 455-537. World Wildlife Fund. Washington D. C., EE. UU.

Figura y tablas

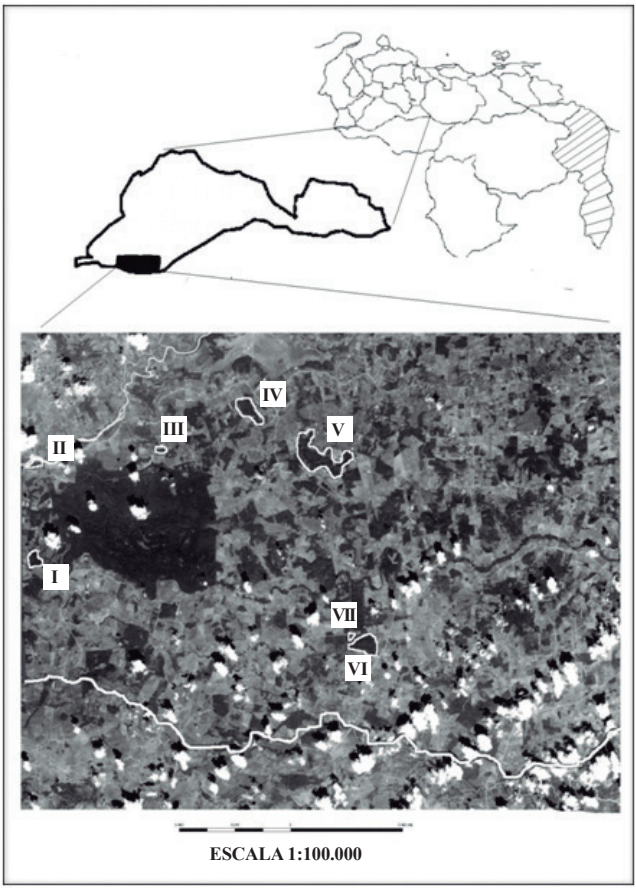


Figura 1. Ubicación de la Reserva Forestal Caparo en el estado Barinas e Imagen de Satélite Spot 2007, donde se observa el remanente de bosque de la Estación Experimental Caparo y la ubicación de los fragmentos de bosque estudiados.

Tabla 1. Número de encuentros, esfuerzo de muestreo, total de individuos contados, abundancia relativa y tamaño promedio del grupo por transectos del mono araña (*Ateles hybridus*) en bosque de la Estación Experimental Caparo.

Nombre del transecto	Total recorrido (km)	N° de encuentros	Total N° indiv. observados	Abundancia relativa N° encuentros/10Km	Tamaño promedio del grupo
Caño hondo	8	1	4	1.25	4
Plantación 74	40	2	24	0.5	12
Pica 5	28	4	30	1.42	7.5
Pica 6	12	0	0	0	-
Pica central-área3	9	1	26	1.11	26
Pica auxiliar 8 norte	20	8	88	4	11
Pica auxiliar 8 norte -8 central	24	4	50	1.66	12.5
Pica auxiliar 8 sur -abuelo	27	5	39	1.85	7.8
Pica caño corta	24	4	30	1.66	7.5
Pica caño larga	24	3	17	1.25	5.6
	216	32	308	1.48	10.43 SD 6.13

Tabla 2. Especies de plantas consumidas por el grupo de monos araña (*Ateles hybridus*) en el fragmento de bosque en el mes de enero del 2013 (del 5 de enero al 31 de enero)

Nombre común	Especie	Familia	Parte consumida	% tiempo consumo
Higuerón	*Ficus* sp.	Moraceae	Fruto/Hoja	20.08
Zapato cacho-jebe	*Lonchocarpus seriucus*	Fabaceae	Hoja	1.54
Casabito	*Guapira* sp.	Nyctaginaceae	Hoja	1.16
Gateado	*Astronium graveolens*	Anacardiaceae	Hoja	1.54
Guacimo blanco	*Guazuma ulmifolia*	Sterculiaceae	Fruto	12.74
Palma de agua	*Attalea butyracea*	Aracaceae	Fruto	24.71
Tripa de pollo (bejuco)	*Philodendron longirrhizum*	Araceae	Tallo	7.34
Guamo	*Inga sp.*	Fabaceae	Fruta/Hoja	1.54
Quesito	*Dendropanax arboreum*	Araliaceae	Hoja	0.39
Guamo negro - Guamo caramacate	*Inga* sp.	Fabaceae	Fruto	1.54
Guayabito	*Hirtella triandra*	Rosaceae	Hoja	0.39
Chupón	*Pouteria reticulata*	Sapotaceae	Fruto/Hoja	0.39
Mata palo	*Ficus* sp.	Moraceae	Hoja	21.62
Maromo	*Paragonia pyramidata*	Bignoniaceae	Pecíolo	5.02

Diana Liz Duque
Proyecto Mono Araña. Barinas, Venezuela / diana.duquesa@gmail.com.

Alisa Aliaga
Escuela de Biología, Universidad Nacional Federico Villarreal. Lima, Perú / alisa.aliaga@gmail.com.

Hernán G. Castellanos A.
Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG). Ciudad Guayana, Venezuela / hcastell@uneg.edu.ve.

Duque, D. L., Aliaga, A. & Castellanos A., H. G. (2019). El mono araña (*Ateles hybridus*) en la Reserva Forestal Caparo: ecología y conservación. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 57-79.

Supervivencia de *Ateles hybridus* en pequeños fragmentos boscosos, occidente del estado Apure, Venezuela

Gerardo Cordero
Salvador Boher
Valois González
Farid Ayaach

Resumen

El mono araña marrón (*Ateles hybridus*) está muy amenazado de extinción. Su distribución en Venezuela es discontinua por la fragmentación del hábitat y la cacería furtiva. Se reportan nuevas observaciones de su presencia en el occidente del estado Apure. En un fragmento de bosque siempreverde de 4 ha, con tres estratos arbóreos, se avistaron cinco individuos: un macho, tres hembras y un juvenil, conviviendo con *Cebus olivaceus* y *Alouatta seniculus*. En este fragmento, se registraron 25 especies de árboles y 4 de palmas, productores de frutos comestibles, agrupadas en 20 familias. Tres individuos de otro grupo se avistaron caminando bípedamente cruzando los pastizales. Estos monos también pueden encontrarse en otros fragmentos boscosos y es posible que estén desplazándose entre ellos. Esto es evidencia de que su distribución es más amplia de lo supuesto. El fragmento de bosque de 0,04 km², con una densidad de 125 ind/km², es el área más pequeña, donde haya sobrevivido esta especie de mono araña. Los tamaños de grupo registrados son similares a los reportados en otros estudios. La supervivencia y reproducción de esta especie en Apure occidental ha sido afectada principalmente por las actividades agropecuarias, construcción de carreteras y extracción de madera y petróleo.

Palabras claves: *Ateles hybridus*, supervivencia, fragmentos boscosos, estado Apure, Venezuela.

Survival of *Ateles hybridus* in Small Forest Fragments, Western Apure State, Venezuela

Abstract

The variegated spider monkey (*Ateles hybridus*) is highly endangered with extinction. In Venezuela, its distribution is discontinuous because of habitat fragmentation and illegal hunting. New records of its presence in western Apure state are reported. Five individuals, one male, three females, and one juvenile were sighted inhabiting a three arboreal strata evergreen forest fragment, together with one group each of *Cebus olivaceus* and *Alouatta seniculus*. In this fragment, we recorded 25 species of trees and four of palm trees (for a total of 20 plant families), producers of potential edible fruits. Three individuals of a second group were sighted walking bipedally across the grassland. Also, variegated spider monkeys can be found in other forest fragments and it is likely that they are moving among them. In this study we provide evidence that this primate distribution is wider than previously assumed. The 0,04 km^2 forest fragment size with a density of 125 indiv/km^2 is the smallest area where this monkey species has been reported to survive. However, group sizes are similar to those reported in other studies. The species survival and breeding capabilities in western Apure State have been affected mainly by timbering, oil extraction, construction of roads, and agricultural activities.

Keywords: *Ateles hybridus*, survival, forest fragments, Apure State, Venezuela.

Introducción

El mono araña marrón (*Ateles hybridus hybridus*) es endémico de Venezuela y Colombia y está categorizado internacionalmente como una de las 25 especies de primates con los mayores grados de amenaza (En Peligro Crítico) del planeta (Palacios *et al*., 2009) por enfrentar un riesgo muy alto de extinción en toda su área actual de distribución. En Venezuela se le considera "En Peligro" debido a la reducción y pérdida progresiva del hábitat en toda su área de distribución (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008).

La distribución geográfica del mono araña en Venezuela fue establecida por Handley (1976), Mondolfi y Eisenberg (1979) y Bodini y Pérez-Hernández (1987). *Ateles belzebuth belzebuth* (Bodini y Pérez-Hernández, 1987) se encuentra en el sur del país, mientras que *Ateles h. hybridus* (Collins y Dubach, 2000) tiene una distribución discontinua en el occidente y noroccidente del país. Esta subespecie ha sido reportada también para el sur, sureste y centro norte del estado Miranda (Mondolfi y Eisenberg, 1979; Ochoa *et al*., 1995; Cordero-Rodríguez y Biord, 2001; Duque, 2007); en la población de San Julián (Robinson y Lyon, 1902), estado Vargas; en el Parque Nacional Henri Pittier (Fernández-Badillo y Ulloa, 1990), estado Aragua; en la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas (Congdon, 1996; Duque, 2013); Sierra de Perijá, estado Zulia (Portillo-Quintero y Velázquez, 2006), y cerca de la población de Mene de Mauroa, municipio Mauroa, estado Falcón (Boher-Bentti, 1998).

Estos hallazgos han sugerido que su distribución es discontinua, aunque esto solo podría ser resultado de la destrucción y fragmentación de los hábitats por los cambios de uso de la tierra, el acoso por las actividades humanas y la cacería furtiva (Rudran y Eisenberg, 1982). En este trabajo

se reportan nuevas observaciones de la presencia del mono araña en el suroccidente de Venezuela.

Materiales y métodos

Área de estudio

El trabajo de campo fue realizado dentro de los predios de la Reserva Forestal San Camilo (RFSC), ubicada en el municipio Páez, occidente del estado Apure (97.000 ha, Gaceta Oficial Número 26.479, 10 de febrero 1961) (figura 1). Esta superficie de terreno estuvo ocupada por un bosque continuo desde 1950 hasta 1975 (Veillon, 1976) y luego manejada bajo un sistema de concesiones privadas, desde el año 1977, y además fue penetrada y degradada a un ritmo constante por cultivadores migratorios (Kammersheidt *et al*., 2001; González, 2010). En 1997, San Camilo todavía mantenía unidades de producción forestal, pero para el 2004 estas ya habían desaparecido (Lozada, 2007).

Actualmente, RFSC ha quedado reducida a un conjunto de 26 fragmentos de bosques, aislados por matorrales, arbustales, herbazales y pastizales (figura 2A). En la mayoría de estos relictos de bosque fueron cosechados los individuos arbóreos de diámetros superiores a los 50 cm a la altura del pecho y alturas cercanas a los 30 m de las especies de importancia comercial, tales como *Pachira quinata*, *Tabebuia rosea*, *Astronium graveolens*, *Cedrela odorata*, *Spondias mombin*, *Terminalia oblonga* y *Cordia thaisiana*. En el lado oriental de RFSC está el Parque Nacional Río Viejo (80.000 ha, Gaceta Oficial Número 4599, 01 de julio 1993).

Las altitudes del terreno en RFSC varían desde 140 a 214 msnm y su vegetación corresponde a un bosque tropófilo premontano semideciduo (Huber y Alarcón, 1988), pero este último término no se ajusta al tipo de vegetación original ni a los fragmentos de la actual. La temperatura media anual y la lluvia total anual registradas en el pueblo de La Victoria son 25,6ºC y 2.132 mm (variación de 1.524 a 2.498). Aproximadamente 93% de la pluviosidad ha sido registrada entre abril y noviembre y 7% entre diciembre y marzo.

Caracterización de la vegetación

La vegetación del área de estudio se caracterizó aplicando un enfoque mixto basado en la fisonomía y la florística de la comunidad boscosa, dependiendo el primero de la forma de crecimiento arbóreo dominante y el número de estratos arbóreos presentes que definen al bosque. Mientras que la denominación florística de la comunidad fue definida en función de la mayor abundancia o cobertura relativa de los individuos de las tres primeras especies arbóreas del estrato más alto y relativamente continuo de la comunidad, incluyendo a los presentes como emergentes (Beard, 1978; Whittaker, 1978; González, 2010).

La caracterización de la vegetación del fragmento del bosque alto denso siempreverde se realizó trazando con dos cintas métricas de 60 m de longitud dos ejes, el primero en el centro del fragmento boscoso, mientras que el segundo se dispuso perpendicular a la mitad del anterior. A ambos lados y en forma paralela al primero, definido por un mecatillo de 60 m de longitud y marcado cada 10 m, se establecieron dos transectos similares adicionales y ubicados a ambos lados de la maestra central dentro del bosque, separados entre sí por una distancia de 10 m. La metodología planteada permitió establecer 12 subparcelas de 100 m^2. En cada una de las unidades de muestreo, se asignó un valor de cobertura, en una escala del 1 al 5, a cada subconjunto de individuos de las distintas especies arbóreas presentes, separándolos por estratos de acuerdo a su altura, incluyendo las palmas y las especies del sotobosque (Kent, 2011). Con los valores promedio de cobertura obtenidos por especies y por estratos de las subparcelas muestreadas, en combinación con los datos de la estructura fisonómica de la comunidad forestal, se pudieron definir aquellas especies arbóreas que, por su mayor cobertura o abundancia relativa, definían florísticamente la comunidad, así como las especies dominantes de los otros dos distintos estratos arbóreos del bosque estudiado y del sotobosque (Whittaker, 1978; González, 2010).

Incursiones de reconocimiento en la Reserva Forestal San Camilo

Se realizaron incursiones de reconocimiento de la fauna silvestre del occidente del estado Apure, diurnas y nocturnas, de tres a cuatro días cada

una, en cinco localidades, durante marzo 2010, en varios tipos de hábitats. En el Fundo Agropecuario "La Chigüirera", ubicado cerca del pueblo La Victoria, municipio Páez, se hizo un inventario rápido de los vertebrados terrestres en un fragmento de bosque (E 237.698, N 786.434, 155 msnm) de cuatro hectáreas. Para capturar a los mamíferos pequeños no voladores se utilizaron trampas: Sherman (7,5 x 9 x 23 cm), Tomahawk (48 x 15 x 15 cm) y golpe o ratonera; y para los voladores, mallas de neblina de 12 m de largo y 2 m de alto por paño. La presencia de mamíferos grandes y medianos se estableció por observación directa de las especies y sus rastros. Las aves se identificaron mediante observaciones directas, utilizando binoculares marca Canon 10 x 30 y Carl Zeis 10 x 50, audición de sus cantos y uso de grabaciones de sus cantos mantenidas en un equipo MP3. Los reptiles y anfibios se capturaron utilizando redes tipo salabardo de diferentes tamaños, trampas Tomahawk y Sherman, y bastones y pinzas herpetológicas.

Este fragmento boscoso está parcialmente alterado solo en su periferia y constituye un relicto de un bosque originalmente alto denso siempreverde de tierras bajas, el cual está rodeado por pastizales cultivados de *Urochloa humidicola* (figura 2A), y localmente es llamado "Montaña Encantada". En este fragmento boscoso se avistaron grupos de tres especies de primates durante cortos períodos de tiempo, registrando solamente su presencia. Los avistamientos de las tropas de cada una de las tres especies fueron registrados entre puntos separados por distancias aproximadas de 20 a 25 m. A una distancia cercana a los bordes de otro fragmento de bosque alto medio siempreverde de *Terminalia oblonga* y *Pouteria trilocularis* de dos hectáreas (E 237.543, N 785.781, 156 msnm), se avistó un grupo de una de las especies.

Entrevista a pobladores rurales

Fueron entrevistados cinco pobladores rurales de la misma localidad, de manera individual, por una misma persona, a fin de indagar acerca de la presencia de los monos araña en el fragmento boscoso Montaña Alta y en otros fragmentos boscosos, y si son cazados para consumir su carne o para mantener a sus juveniles como mascotas. Además, se les preguntó si ellos

avistaban con frecuencia a los monos araña desplazándose entre los fragmentos del bosque antiguo del área. Durante las entrevistas realizadas a los campesinos, se les mostraban imágenes de las tres especies de primates avistadas e inmediatamente las identificaban.

Resultados

Características de la vegetación del fragmento de bosque

Este fragmento boscoso, desde el punto de vista fisionómico, corresponde a un bosque alto medio relativamente bien drenado, mientras que, siguiendo el criterio de la dominancia florística, sobre la base de los mayores valores obtenidos de la mayor abundancia o cobertura relativa de las tres primeras especies arbóreas de los estratos tanto superior como emergente, tales atributos correspondieron a los individuos de las especies de *Terminalia oblonga*, *Pouteria trilocularis* y *Luehea cymulosa*. Los individuos de estas especies regulan la luz, el agua y los nutrientes disponibles para los demás, de todas las especies de plantas, presentes en los estratos inferiores (Whittaker, 1965; Whittaker, 1978). A pesar de que en esta comunidad arbórea se aserraron diferencialmente algunos individuos de árboles de gran porte para el aprovechamiento local o comercial de su madera, resultó ser la más compleja estructuralmente y con una mayor riqueza específica (25 especies de árboles y 4 de palmas arborescentes), en comparación con los valores más bajos de los otros siete fragmentos de bosques caracterizados en San Camilo. Estos ocho fragmentos están separados entre sí por distancias aproximadas que oscilan entre 800 a 1.500 m.

El perfil vertical de esta comunidad incluye tres estratos arbóreos; emergente, superior y medio, y el sotobosque. Los tres primeros, constituidos por individuos de diferentes especies arbóreas, en distintos estadios de crecimiento. El emergente alcanza 30 o más metros de altura e incluye seis especies de árboles y cuatro de palmas. El estrato arbóreo superior alcanza una altura variable de 16 a 22 m e incluye 15 especies de árboles y tres de palmas. Las otras dos especies de árboles, relativamente más abundantes, además de las tres citadas, fueron *Calycophyllum candidissium* y *Spondias*

mombin. En los claros y bordes del bosque, adyacentes a los pastizales, están presentes especies sucesionales tempranas de rápido crecimiento como *Cecropia peltata* (Cecropiaceae), árbol de 15 m y *Schefflera morototoni* (Araliaceae), con individuos arbóreos de 5 a 25 m. La altura del estrato arbóreo medio oscila entre 3 y 6 m, y está constituido por juveniles y subadultos de las especies presentes en los estratos arbóreos superior y emergente, así como también algunas especies que solo crecen en este ambiente altamente sombreado y con una alta humedad relativa (González, 2010). Además, están presentes individuos de cuatro especies de árboles subadultos y cuatro especies de árboles juveniles y subadultos de dos especies de palmas. En el estrato inferior, por debajo de los 2 m de altura, se encontraron plántulas de cuatro especies de árboles y dos especies de palma, así como también de hierbas y arbustos típicos del sotobosque (tabla 1).

Tamaño y composición de grupo de mono araña

Durante la conducción de las incursiones de reconocimiento de la fauna silvestre, se detectó la presencia de un grupo del mono araña en el estrato superior del fragmento de bosque estudiado, conformada por cinco individuos: un macho adulto, una hembra adulta con un juvenil y dos hembras adultas, en una superficie de cuatro hectáreas (0,04 km^2). La tropa de monos (figura 2B) fue observada, durante tres días seguidos (19 al 21 de marzo 2010), en horas de la mañana, mediodía y finales de la tarde, durante sus actividades diarias. Las observaciones registradas fueron puntuales durante períodos de 5 a 10 minutos y solamente se registró la información señalada arriba. En las cercanías de los bordes del otro fragmento de bosque alto medio siempreverde de *Terminalia oblonga* y *Pouteria trilocularis*, ubicado a una distancia aproximada de 800 m al este del primero, se avistó otro grupo de tres adultos de monos araña caminando bípedamente a través de los pastizales, el día 20 de marzo 2010, a las 16:30 horas. Este primate es llamado localmente mono manga larga.

Presencia del mono araña en otros fragmentos de bosque

De acuerdo a los pobladores rurales entrevistados, los monos araña han sido avistados en varios otros fragmentos de bosque en San Camilo y también viajando a través de los pastizales entre estos. Actualmente, los monos no son cazados para consumir su carne o mantener a sus juveniles como mascotas.

Presencia de otros primates

También se detectó diariamente la presencia de una tropa del mono araguato (*Alouatta seniculus*) y una tropa del mono capuchino (*Cebus olivaceus*) en el mismo fragmento de bosque. Lamentablemente, no fue posible establecer los tamaños y composición de los grupos ya que estos, a diferencia de los monos araña, mostraban una conducta tímida y se dispersaban inmediatamente.

Discusión y conclusiones

Ampliación de la distribución de *Ateles hybridus*

Antes de la realización de esta investigación en el occidente del estado Apure, el escaso conocimiento acerca de la presencia *A. hybridus* en esta región se debía al reporte de un individuo capturado en la localidad Nulita, Selvas de San Camilo, 29 km sur-suroeste de Santo Domingo, 24 msnm (7º 19' N-71º 57' W), Apure (Handley, 1976). Mondolfi y Eisenberg (1979) hicieron referencia a otro individuo, una hembra (USNM 443221) colectada en El Milagro, 4 km al noroeste de El Nula, Apure. Después de examinar la base de datos de las especies de mamíferos venezolanos, depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de Estados Unidos de América, Instituto Smithsoniano, Washington, D. C., uno de nosotros (G. Cordero) determinó que se trata del mismo individuo. Este individuo, adulto viejo, fue colectado el 13 de febrero de 1968 y está representado por su piel y cráneo.

Las observaciones del mono araña realizadas durante este trabajo y la información provista por los pobladores rurales acerca de su presencia en

otros fragmentos de bosque y acerca de que caminan erguidos a través de los pastizales sugieren que su distribución en la región es más amplia de lo que se suponía. Lo indicado por los campesinos se confirmó al registrar tres individuos caminando erguidos por los pastizales. Lamentablemente, en esta área abierta, algunas veces estos monos son letalmente atacados por perros (*Canis familiaris*). El mono araña se alimenta de frutas y hojas jóvenes, en los estratos medio y superior del bosque, y raramente utiliza el sotobosque. Cuando viajan a través de la superficie del terreno caminan bípedamente (Youlatos, 2008).

Tamaño y composición de grupo del mono araña

En el estado Miranda, al norte de Venezuela, se ha reportado un tamaño de subgrupo promedio de 3,5 (n= 2) y una densidad de 5,6 ind/km² para el Parque Nacional Guatopo (Eisenberg *et al*., 1979), mientras que para el Parque Nacional El Ávila, un grupo de 20 individuos (Cordero-Rodríguez y Biord, 2001). En el suroeste de Venezuela ha sido reportado un tamaño de grupo promedio de 14 individuos (6 a 20, n= 4) (Congdon, 1996) y tamaños de grupos desde 6 a 26 (n= 7) (Duque, 2013) para la Reserva Forestal Caparo, estado Barinas. En este estudio se registró un grupo de cinco individuos en cuatro hectáreas, lo cual equivale a una densidad de 125 ind/km², y un segundo grupo de tres individuos viajando por los pastizales. Estos tamaños de grupo son similares a los tamaños de subgrupos promedio de 1 a 4 (Takahashi, 2008); 2,6 y 4 (Roncancio, 2010); 4,5 y 3,3 (Klein y Klein, 1975; Defler, 2010); 3,9 (Link *et al*., 2010) y 4 a 7 (Hines, 2005), reportados en otros estudios para el género *Ateles*.

El fragmento de bosque Montaña Encantada con 0,04 km² y la densidad de *A. hybridus* indicada arriba es el área más pequeña donde se encuentra superviviendo esta especie de mono. Duque (este volumen) reporta también una alta densidad de *A. hybridus* (105 ind/km^2) en un fragmento de bosque. En otros estudios se han reportado densidades para el género *Ateles*, oscilando entre 14 a 42,8 ind/km² (Klein y Klein, 1976; Defler, 2010; Link *et al*., 2010; Roncancio, 2010) para tamaños de áreas mucho más extensas.

Sobreviviendo en pequeños fragmentos

Las especies del género *Ateles* se alimentan mayormente de frutas maduras y hojas jóvenes y flores, pudiendo llegar a consumir desde 45 hasta más de 100 especies de plantas de 20 a 36 familias (Castellanos, 1997; Defler, 2010), y habitan generalmente en bosques altos, donde recorren tamaños de áreas de actividades diarias que oscilan entre 64,4 y 253 ha (Castellanos, 1997; Takahashi, 2008; Defler, 2010). Las 25 especies de árboles y cuatro de palmas del presente trabajo están agrupadas en 20 familias, y de las cinco especies de arbustos, tres pertenecen a la familia Rubiaceae, mientras que las otras dos restantes a las Melastomataceae y Urticaceae, respectivamente, y todas con frutos carnosos y un elevado contenido de agua; como es el caso de las Rubiaceae (*Faramea occidentalis*, *Psychotria horizontalis y P. carthagenensis)*, las Melastomataceae (*Clidemia capitellata*) y Urticaceae (*Urera baccifera*). Esta última se encuentra en los claros del bosque. Con relación a las lianas, se destacan la palma trepadora *Desmoncus orthacanthos,* así como también *Davilla kunthii*, *Bauhinia guianensis* y la liana semileñosa *Serjania atrolineata* (González, 2010). Todas se registraron en el fragmento boscoso estudiado con cuatro estratos: emergente, superior, arbóreo medio e inferior, y un sotobosque con un predominio de arbustos de la familia Rubiaceae y una Melastomataceae, con frutos, flores y hojas jóvenes que proporcionan alimentos y lugares de refugio. Aparentemente, este pequeño fragmento boscoso está satisfaciendo las necesidades energéticas del pequeño grupo del mono araña, y ha permitido su supervivencia, junto con un grupo de *Alouatta seniculus* y uno de *Cebus olivaceus*, con una baja superposición en el uso de los recursos disponibles en una superficie de 4 ha, puesto que la primera especie es folívora y la segunda omnívora. Previamente, se han registrado asociaciones de *A. hybridus* con *C. olivaceus* (Mondolfi y Eisenberg, 1979) y con *A. seniculus* (Defler, 2010).

Es importante destacar que este fragmento de bosque alto medio siempreverde estudiado presenta, en sus estratos superior y emergente, especies arbóreas del bosque primario original, tales como tres especies de la familia Sapotaceae: *Pouteria trilocularis*, *P. reticulata* y *Chrysophyllum argenteum*. Los frutos producidos por estas especies deben tener una alta

aceptación por las tropas de *A. hybridus* ya que se ha demostrado que más del 90% de su dieta está constituida por frutos (Defler, 2010), particularmente en bosques húmedos siempreverdes muy poco alterados por el hombre. En estos estratos arbóreos más altos también están presentes individuos de *Calycophyllum candidissum* (Rubiaceae), cuyos pétalos, cuando florean masivamente, así como el agua de sus tejidos y la miel producida, pueden ser utilizados como un recurso alternativo, si no están disponibles los frutos producidos por las distintas especies arbóreas presentes (tabla 1). Entre otras especies con la misma forma de crecimiento de las ya citadas, primarias presentes con frutos también consumidos por *A. hybridus*, están *Mouriri guianensis* (Melastomataceae), *Protium crenatum* (Burseraceae) y la Myrtaceae, del estrato arbóreo superior, *Plinia* sp., que probablemente sea una nueva especie para Venezuela. El individuo de esta especie, de 16 m de altura, produce frutos caulifloros redondeados con un color verde cuando están inmaduros o morados ya maduros, con un pericarpio carnoso con dos o más semillas en forma de una baya.

En estos tipos de fragmentos de bosques alterados por actividades antrópicas cohabitan con las primarias, en el mismo hábitat, especies arbóreas de naturaleza secundaria que también aportan frutos que consume *A. hybridus*, tales como *Spondias mombin* (Anacardiaceae) y dos especies de la familia Moraceae: *Brosimum alicastrum* y *Ficus dendrocida*. En fragmentos de bosques siempreverdes, como los caracterizados en este trabajo, durante los períodos de escasez de frutos, este primate puede utilizar otros recursos como hojas jóvenes de las especies arbóreas de rápido crecimiento, tempranas sucesionalmente y prácticamente libres de fenoles (Irvin, 2008), tales como *Cecropia peltata*, *Schefflera morototoni* y *Sapium glandulosum*, así como de las intermedias como *Spondias mombin*, *Ficus dendrocida* y *Brosimum alicastrum*, las cuales, además de los aportes de sus frutos, ofrecen hojas jóvenes mediante una mayor tasa de recambio foliar anual y con menores defensas químicas (fenoles y alcaloides) que las asociadas a las especies arbóreas primarias o tardías en la sucesión secundaria (Lewinshon, 2005). Recientemente, Rimbach *et al*. (2014) afirmaron que la adopción de una dieta más folívora pudiera permitir que el mono araña persistiera en pequeños fragmentos boscosos. Sin embargo, su supervivencia a largo

plazo en estos es más limitada, a menos que dicho hábitat se incluyera en las decisiones de manejo para aumentar la probabilidad de supervivencia de sus poblaciones. También la presencia de cuatro especies de palmas arborescentes (*Roystonea oleracea*, *Syagrus sancona*, *Socratea exorrhiza* y *Attalea butyracea*) del estrato emergente, con frutos ricos en aceites, complementan la dieta de *A. hybridus*.

En resumen la coexistencia dentro de este fragmento de bosque alto medio siempreverde de un conjunto de especies arbóreas primarias con otras de carácter secundario y con mayores tasas de crecimiento, junto con cuatro especies de palmas asociadas a sus estratos emergente y superior, con ritmos fenológicos distintos a lo largo del año, constituyen una fuente de recursos de frutos, flores y de las hojas jóvenes de especies arbóreas tempranas, cuyo material foliar está poco protegido de la herbivoría, que pudiera permitir a la tropa de *A. hybridus* contar con una fuente diversificada de recursos a lo largo de todo el año. En este fragmento de bosque de 4 ha, los principales ítems que *A. hybridus* consume son frutos, complementados por una oferta de hojas jóvenes de especies pioneras e intermedias y otros recursos eventuales al ocurrir la floración masiva y sincrónica de los individuos adultos de la especie arbórea *Calycophyllum candidissimum* (Rubiaceae).

Es muy probable que en los otros fragmentos boscosos de RFSC se encuentren grupos pequeños del mono araña aislados como resultado de la fragmentación del hábitat por las desforestaciones del bosque antiguo, que comenzaron a partir del año 1977. Lamentablemente, el registro del tiempo de aislamiento y la extensión de cada uno de los fragmentos remanentes no está disponible en la literatura consultada. Sin embargo, dado que las distancias de separación entre los fragmentos remanentes son relativamente de cortas a medianas, se esperaría que estos grupos tiendan a desplazarse a través de los pastizales en búsqueda de otros fragmentos debido a la escasez de alimento. Así que las pequeñas poblaciones de *A. hybridus* están amenazadas de extinción debido a las fluctuaciones demográficas aleatorias y a la estocasticidad ambiental. Robinson y Redford (1991) señalaron que las densidades de las poblaciones de los primates neotropicales dependen de sus hábitos alimentarios y pesos corporales, y además sugirieron que los frugívoros-herbívoros necesitan tamaños de áreas protegidas mayores para

mantener poblaciones viables que las que requieren otros grupos tróficos. Por otro lado, Robinson y Ramírez (1982) indicaron que en los bosques maduros las fuentes de frutos están ampliamente diseminadas y la abundancia de las poblaciones de primates probablemente estén restringidas por los cuellos de botella de la disponibilidad de frutos.

Conservación en Apure occidental

La destrucción y fragmentación del hábitat producida por extracción diferencial de especies de árboles con valor comercial, actividades agropecuarias (constante incremento de la frontera agrícola y el uso inadecuado del fuego), diversas actividades de la industria petrolera, además de la construcción y ampliación de la vialidad, han afectado significativamente la supervivencia y reproducción de las poblaciones de la fauna silvestre en Apure occidental. Al parecer, la cacería ilegal no es una amenaza para la supervivencia de este mono en el área de estudio. La información disponible acerca de la caza del mono araña por los pobladores rurales o indígenas en Venezuela es escasa. Los indígenas de las etnias Yékuana y Yanomamo cazan estos monos para consumir su carne en el sur de Venezuela (Ojasti, 1993). En el estado Miranda, los campesinos de la región Barlovento ocasionalmente los cazan para consumir su carne, mientras que los de la región Guarenas-Guatire algunas veces capturan monos juveniles para criarlos como mascotas. Actualmente, la caza ilegal del mono araña no es una amenaza severa para su supervivencia en el norte de Venezuela (Cordero-Rodríguez y Biord, 2001).

En Apure occidental, además de la Reserva Forestal San Camilo (RFSC), se encuentran otras tres áreas naturales protegidas: Parque Nacional Río Viejo (PNRV, 80.000 ha), Parque Nacional El Tamá (PNET, 139.000 ha) y la Reserva Nacional Hidráulica Distrito Páez (RNHDP, 66.000 ha). El PNRV bordea la frontera este de la RFSC, mientras que las otras dos áreas naturales se encuentran al oeste, a una distancia aproximada de 40 km. Por lo tanto, valdría la pena investigar si los monos araña todavía son moradores de los predios de estas áreas naturales protegidas. Es muy probable que los monos estén todavía presentes en PNRV, así como tam-

bién en PNET y RNHDP. Tal como se señaló arriba, un individuo de este mono fue colectado cerca de la población de El Nula, la cual está ubicada en las fronteras de las dos últimas áreas naturales.

Agradecimientos

El Instituto de Recursos Naturales financió esta investigación a través de la Fundación para la Investigación y Desarrollo, Universidad Simón Bolívar. El personal de Petróleos de Venezuela S.A. destacado en la población de Guasdualito nos proporcionó un valioso apoyo logístico. Los comandantes de los destacamentos del Ejército Bolivariano de Venezuela en las poblaciones de La Victoria y Guafita, municipio Páez, estado Apure, nos permitieron pernoctar en sus barracas y asignaron un grupo de seis efectivos militares como seguridad ciudadana durante el trabajo de campo diurno y nocturno. Carmen Ferreira (docente investigador, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela) sugirió correcciones al manuscrito. José Moncada y Daniel Ramírez nos ayudaron durante las actividades de campo. El geógrafo Carlos González elaboró el mapa del área de estudio.

Referencias

BEARD, J. S. (1978). "The physiognomic approach". En: *Classification of plant communities.* (Whittaker, R. H., ed.): 35-79. Junk. La Haya, Holanda.

BODINI, R. y Pérez-Hernández, R. (1987). "Distribution of cebid primates in Venezuela". En: *Studies in neotropical mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz* (Patterson, B. D. y Timm, R. M., eds.): 231-244. *Fieldiana zoology*, n.s. 39.

BOHER-BENTTI, S. (1998). "Nuevo registro histórico del mono araña (*Ateles belzebuth hybridus*) en el estado Falcón, Venezuela". (Informe no publicado). Profauna, Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales Renovables (Marnr). Caracas, Venezuela.

CASTELLANOS, H. G. (1997). "Ecología del comportamiento alimentario del marimona (*Ateles belzebuth belzebuth* Geoffroy, 1806) en el Río Tawadu, Reserva Forestal El Caura". *Scientia Guainae*, 7: 309-341.

COLLINS, A. C. y Dubach, J. M. (2000). "Biogeographic and ecological forces responsible for speciation in *Ateles*". *International Journal of Primatology*, 21(3): 421-444.

CONGDON, E. R. (1996). "A preliminary study of distribution, habitat use, and activity patterns of primates within Caparo Forestry Reserve, Venezuela". Cleveland Metro Park Zoo y Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Informe presentado a Profauna, Ministerio de los Recursos Naturales Renovables. Caracas, Venezuela.

CORDERO-RODRÍGUEZ, G. A. y Biord, H. J. (2001). "Distribution and conservation of the spider monkey (*Ateles hybridus*) in the coastal range of northern Venezuela". *Neotropical Primates*, 9: 8-11.

DEFLER, T. R. (2010). *Historia natural de los primates colombianos.* 2º ed. Editorial Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

DUQUE, D. (2007). "Abundancia y distribución del mono araña *Ateles hybridus* en una región del sureste del Parque Nacional El Ávila". Provita/Programa IEA. Caracas, Venezuela.

DUQUE, D. (2013). "Una carrera contra el tiempo para salvar a un mono araña". Conservación Internacional. *Quercus*, 329: 58-59.

EISENBERG, J. F.; O'Connell, M. A. y August, P. V. (1979). "Density, productivity, and distribution of mammals in two Venezuelan habitats". En: *Vertebrate ecology in the northern neotropics* (Eisenberg, J. F., ed.): 187-207. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., EE. UU.

FERNÁNDEZ-BADILLO, A. y Ulloa, G. (1990). "Fauna del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: composición y diversidad de la mastofauna". *Acta Científica Venezolana*, 41: 50-63.

GONZÁLEZ, V. (2010). La vegetación del área de influencia de la industria petrolera entre los ríos Sarare y Arauca de los llanos occidentales del estado Apure, con mapa de vegetación a escala 1:100.000. Informe Técnico. Instituto de Recursos Naturales y Fundación para la Investigación y Desarrollo, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela.

HANDLEY, C. O. Jr. (1976). "Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project". *Brigham Young University Science Bulletin*, *Biological Series*, 20(5): 1-89.

HINES, J. J. H. (2005). *Ecology and taxonomy of Ateles geoffroyi in Parque Nacional Pico Bonito, Atlántida, Honduras.* Tesis de Grado. Australian National University. Camberra, Australia. 254 pp.

HUBER, O. y Alarcón, C. (1988). Mapa de vegetación de Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Caracas, Venezuela.

IRVIN, M. T. (2008). "Diademed sifaka (*Propithecus diadema*) ranging and habitat use in continuous and fragmented forest: higher density but lower viability in fragments?". *Biotropica* 40: 231-240.

KAMMERSHEIDT, L.; Torres, A.; Franco, W. y Plonczak, M. (2001). "History of logging and silvicultural treatments in the western Venezuela plain forests and the prospect for sustainable forest management". *Forest ecology and management*, 148: 1-20.

KENT, M. (2011). *Vegetation description and data analysis: a practical approach.* 2º ed. Wiley-Blackwell, Oxford.

KLEIN, L. L. y Klein, D. J. (1975). "Social and ecological contrasts between four taxa of neotropical primates". En: *Socioecology and psychology of primates* (Tuttle, R.H., ed.): 59-85. World Anthropology. Mouton Publishers. The Hague.

KLEIN, L. L. y Klein, D. J. (1976). "Neotropical primates: Aspects of habitat usage, population density, and regional distribution in La Macarena, Colombia". En: *Neotropical primates: Field studies and conservation* (Thorington, Jr., R. W. y Heltne, P. G., eds.): 70-78. National Academy of Sciences. Washington, D. C., EE. UU.

LEWINSOHN, T. M.; Novotny, V. y Basset, Y. (2005). "Insects on plants: Diversity of herbivore assemblages revisited". *Annual review of ecology, evolution and systematics*, 36: 597-620.

LINK, A.; De Luna, A. G.; Alfonso, F.; Giraldo-Beltran, P. y Ramírez, F. (2010). "Initial effects of fragmentation on the density of three neotropical primate species in two lowland forests of Colombia". *Endangered Species Research*, 13: 41-50.

LOZADA, J. R. (2007). "Situación actual y perspectivas del manejo de recursos forestales en Venezuela". *Revista forestal venezolana*, 51: 195-218.

MONDOLFI, E. y Eisenberg, J. F. (1979). "New records for *Ateles belzebuth hybridus* in northern Venezuela". En: *Vertebrate ecology in the northern neotropics* (Eisenberg, J. F., ed.): 478-490. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C., EE. UU.

OCHOA, J.; Aguilera, M. y Soriano, P. (1995). "Los mamíferos del Parque Nacional Guatopo (Venezuela): Lista actualizada y estudio comunitario". *Acta Científica Venezolana*, 46: 174-187.

OJASTI, J. (1993). *Utilización de la fauna silvestre en América Latina: Situación y perspectivas para un manejo sostenible*. Guías-FAO. Conservación 25. FAO, Rome.

PALACIOS, E.; Morales-Jiménez, A. L. y Urbani, B. (2009). "Variegated or brown spider monkey *Ateles hybridus* I. Geoffroy, 1829, Colombia, Venezuela (2004, 2006, 2008)". En: *Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2008-2010* (Mittermeier, R. A.; Wallis, J.; Rylands, A. B.; Genzhorn, J. U. *et al.*, eds.): 72-73. IUCN/SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatology Society (IPS), and Conservation International (CI). Arlington, VA, EE. UU.

PORTILLO-QUINTERO, C. y Velázquez, Y. (2006). "Disponibilidad y estado del hábitat de primates amenazados de extinción en la Sierra de Perijá: Generación de información biogeográfica base para el diseño del proyecto de investigación para conservación (*Ateles hybridus*, *Cebus albifrons* y *Aotus trivirgatus*)". Provita/Programa IEA. Caracas, Venezuela.

RIMBACH, R.; Link, A.; Montes-Rojas, A.; Di Fiore, A.; Heistermann, M. y Heymann, E. W. (2014). "Behavioral and physiological responses to fruit availability of spider monkeys ranging in a small forest fragment". *American Journal of Primatology*, 78: 1049-1061.

ROBINSON, W. y Lyon Jr., M. W. (1902). "An annotated list of mammals collected in the vicinity of La Guaira, Venezuela". *Proceedings of the United States National Museum*, 24: 135-162.

ROBINSON, J. G. y Ramírez, C. J. (1982). "Conservation biology of Neotropical primates". En: *Mammalian biology in South America* (Mares,

M. A. y Genoways, H. H., eds.): 329-344. Special Publication Series. Pymatuning Laboratory in Ecology 6. University of Pittsburgh, PA., EE. UU.

ROBINSON, J. G. y Redford, K. H. (1991). "Determinants of local rarity in neotropical primates". En: *A primatología no Brasil - 3* (Rylands, A. B. y Bernardes, A. T., eds.): 331-346. Sociedade Brasileira de Primatologia, Fundação Biodiversites. Belo Horizonte, Brasil.

RONCANCIO, N. J.; García, L. M. y Acosta, A. (2010). "Densidad poblacional y estructura de grupo de *Ateles hybridus brunneus* (primates: Atelidae) en un fragmento de bosque aislado en el suroeste de Antioquia, Colombia". *Mastozoología neotropical*, 17: 385-389.

RODRÍGUEZ, J. P. y Rojas-Suárez, F. (2008). *Libro rojo de la fauna venezolana*. 3º ed. Provita y Shell de Venezuela, S. A. Caracas, Venezuela.

RUDRAN, R. y Eisenberg, J. F. (1982). "Conservation and status of wild primates in Venezuela". *International Zoo Yearbook*, 22: 52-59.

VEILLON, J. P. (1976). "Las deforestaciones en los llanos occidentales de Venezuela desde 1950 hasta 1975". En: *Conservación de los bosques húmedos de Venezuela* (Hamilton, L. S.; Steyermark, J.; Veillon, J. P. y Mondolfi, E., eds.): 97-110. Sierra Club y Consejo de Bienestar Rural. Caracas, Venezuela.

YOULATOS, D. (2008). "Locomotion and positional behavior of spider monkeys". En: *Behavior, ecology and evolution of the genus* Ateles (Campbell, C. J., ed.): 185-219. Cambridge University Press, Reino Unido.

WHITTAKER, R. H. (1965). "Dominance and diversity in land plant communities". *Science* 147: 250-260.

———— (1978). "Dominance - types". En: *Classification of plant communities* (Whittaker, R. H., ed.): 35-64. Junk. La Haya, Holanda.

Figuras y tabla

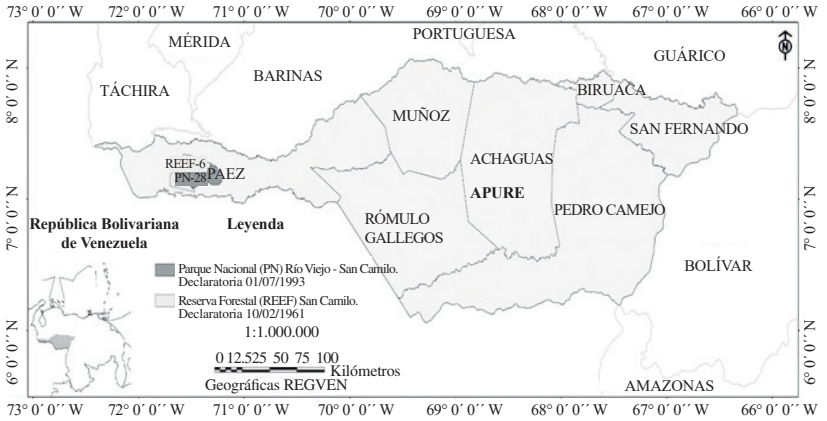


Figura 1. Ubicación del área de estudio del mono araña (*Ateles hybridus*), municipio Páez, estado Apure, Venezuela. Nótese la Reserva Forestal San Camilo y el Parque Nacional Río Viejo-San Camilo. Mapa elaborado por el Geógrafo Carlos González.

Figura 2. A) Vista de áreas abiertas con pastizales y ganado vacuno entre fragmentos boscosos, Reserva Forestal San Camilo. Foto: Salvador Boher, 19 de marzo 2010. B) Miembros de la tropa de mono araña atravesando el fragmento de bosque Montaña Encantada, Reserva Forestal San Camilo. El individuo que está de frente es una hembra adulta y el otro individuo de espalda, en el fondo, es el macho del grupo. Foto: Farid Ayaach, 20 de marzo 2010, 17:58 horas.

Tabla 1. Árboles y palmas presentes en los tres estratos arbóreos y en el sotobosque como plántulas o juveniles de un fragmento de un bosque húmedo tropical alto medio siempreverde relativamente bien drenado de *Terminalia oblonga, Pouteria trilocularis* y *Luehea cymulosa*. Reserva Forestal San Camilo.

Estrato emergente: mayor o igual a 30 m	Familia Combretaceae: *Terminalia oblonga* (guayabón)
	Familia Sapotaceae: *Pouteria trilocularis* (caimitón, chupón blanco), *Pouteria reticulata* (lechero), *Chrysophyllum argenteum* (caimito)
	Familia Tiliaceae: *Luehea cymulosa* (guácimo cimarrón)
	Familia Rubiaceae: *Calycophyllum candidissum* (araguato)
	Familia Arecaceae (Palmae): *Roystonea oleracea* (mapora, chaguaramo), *Syagrus sancona* (sarare), *Socratea exorrhiza* (palma real) y *Attalea butyracea* (palma de agua)
Estrato arbóreo superior: 16 a 22 m	Familia Moraceae: *Brosimum alicastrum* (charo), *Ficus dendrocida* (matapalo)
	Familia Burseraceae: *Protium crenatum* (castaño blanco)
	Familia Arecaceae (Palmae): *Attalea butyracea*, *Syagrus sancona*, *Socratea exorrhiza*
	Familia Sapotaceae: *Pouteria trilocularis* (caimitón, chupón blanco)
	Familia Tiliaceae: *Luehea cymulosa*
	Familia Rubiaceae: *Calycophyllum candidissum* (araguato)
	Familia Anacardiaceae: *Spondias mombin* (jobo)
	Familia Melastomataceae: *Mouriri guianensis* (cascarito)
	Familia Euphorbiaceae: *Sapium glandulosum* (caucho, lechero)
	Familia Fabaceae: *Ormosia coccinea* (gateado, peonío)
	Familia Combretaceae: *Terminalia oblonga*
	Familia Meliaceae: *Guarea guidonia* (arapillo, caobano)
	Familia Myrtaceae: *Plinia* sp. (nombre desconocido)
Estrato arbóreo medio: 3 a 6 m	Familia Myrtaceae: *Eugenia chrysophyllum* (nombre desconocido)
	Familia Caesalpiniaceae: *Brownea macrophylla* (rosa de montaña)
	Familia Lecythidaceae: *Gustavia poeppigiana* (carutillo, cola de pava)
	Familia Annonaceae: *Duguetia lucida* (anoncillo)
	Familia Arecaceae (Palmae): subadultos de *Attalea butyracea*, *Socratea exorrhiza*
	Familia Sapotaceae: juveniles de especies arbóreas *Chrysophyllum argenteum*, *Pouteria trilocularis*, *Pouteria reticulata*
	Familia Rubiaceae: juveniles de la especie arbórea *Calycophyllum candidissum*
Sotobosque: < 2 m	Plántulas de las especies arbóreas *Brownea macrophylla*, *Pouteria reticulata, Ormosia coccinea, Terminalia oblonga* y *Calycophyllum candidissum* y de las palmas *Attalea butyracea* y *Roystonea oleracea*, así como el arbusto urticante de la familia Urticaceae, *Urera baccifera*

Gerardo Cordero †
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

Salvador Boher
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / salvador.boher@gmail.com.

Valois González
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / valois.gonzalez@gmail.com.

Farid Ayaach
Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas, Venezuela / farid.ayaach@gmail.com.

Cordero, G., Boher, S., González, V. & Ayaach, F. (2019). Supervivencia de *Ateles hybridus* en pequeños fragmentos boscosos, occidente del estado Apure, Venezuela. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 81-103.

Factores que podrían marcar la diferencia de la ausencia/ presencia de *Ateles belzebuth* en dos tipos de bosque húmedo de la Guayana venezolana: Una reflexión

Hernán G. Castellanos A.

Resumen

Ateles spp., considerados consumidores de frutos y agentes dispersores de semillas por excelencia, contribuyen substancialmente con el mantenimiento de sus hábitats en los bosques donde habita, en Centro y Sur América. Ocupan bosques, caducifolios o siempreverdes, con alta diversidad de especies frutales. Por engullir frutos e ingerir sus semillas, supone alta dependencia de frutos carnosos, porque contienen componentes orgánicos apetecibles y permiten la deglución eficaz. Culminado el proceso digestivo, cuatro horas en promedio, deviene la propagación súbita y progresiva de lluvia de semillas en tiempo-espacio. A pesar de ello, no todo tipo de bosque cuenta con la presencia de un agente dispersor tan eficiente. ¿Por qué? ¿Por la estructura de la biodiversidad o tipos de frutos? Si esta pregunta es cierta, ¿qué factores bióticos y abióticos condujeron a la evolución de bosques tropicales para que estructuras y características de frutos permitiesen a Ateles evolucionar, lograr establecerse y dominar sus espacios? Hago una reflexión en un contexto eco-geológico-evolutivo, argumentada con datos de campo obtenidos del Bajo Río Caura y del norte de la Reserva Forestal Imataca, en relación con su presencia en una localidad dada en contraste con su ausencia en otras.

Palabras claves: *Ateles belzebuth*, El Buey, Dedemai, bosque húmedo tropical, palmas, frutos ricos en lípidos, Guayana.

Factors that Would Make a Difference in the Absence/ Presence of *Ateles belzebuth* in Two Types of Rainforests of the Venezuelan Guayana: A Reflection

Abstract

Ateles spp., considered consumers of fruit and seed dispersal agents for excellence, contribute substantially to the maintenance of their habitats in forests where they live in Central and South America. They occupy forests, deciduous or evergreen, with high diversity of fruit species. For swallowing fruits and ingesting their seeds, they are highly dependent for fleshy fruits because they contain desirable organic components and enable effective swallowing. After completion of the digestive process, four hours on average, becomes the sudden and gradual spread of seed rain in time-space. However, not all types of forests count on the presence of such an efficient dispersing agent. Why? Is it because of the structure of biodiversity or fruit types? If such a question is valid, what biotic and abiotic factors led to the evolution of tropical forests for fruit structures and characteristics that would enable Ateles evolve, gain a foothold and dominate their spaces? I make a reflection in an evolutionary and eco-geological context argued with field data, regarding their presence occurs in a given location in contrast to its absence in others.

Keywords: *Ateles belzebuth*, El Buey, Dedemai, tropical rain forest, palms, rich-lipid fruits, Guayana.

Introducción

Remontando el pasado

Los bosques húmedos tropicales son sistemas complejos. Para poder entender algunos patrones (i.e. abundancia y distribución, biodiversidad), es necesario revisar un poco lo que han sido los procesos ecológicos desde una visión holística: biogeológica-evolutiva-panbiogeográfica, y de la evolución geológica de las tectónicas de placas litosféricas que soportan y explican las teorías de tales patrones en espacio-tiempo actuales. La evolución de los organismos vivientes y la tectónica de placas litosféricas han sido probablemente determinantes en el desarrollo filogenético de las formas de vida. La distribución actual de los organismos es quizá una consecuencia de la dinámica de la tierra por análisis panbiogeográfico y los patrones de abundancia, la biodiversidad y su distribución están estrechamente relacionados con procesos que involucran dispersión (Croizat, 1976; Craw *et al*., 1999; Heads, 2009; Grehan, 2011).

Para entender los procesos ecoecológicos acaecidos durante la formación del Macizo Guayanés, es importante considerar que nuestra litología es una de las más antiguas y ha sido estimada en más de tres billones de años. La formación del Complejo Imataca, con rocas que datan 3,4 Ga (billones de años) y de supercontinentes con edades comprendidas entre 2,4 y 2,3 Ga (Guayanensis); 1,6-1,5 Ga (Atlántica-Caura), 0,8-0,7 Ga (Rodinia) y 0,2 Ga (Pangea), comenzó durante las Eras Meso y Neoarqueozoico (Orogénesis Guriensis) del Eón Arqueozoico. En esta Eón, fueron originados los primitivos cinturones de rocas verdes ácidas (CRV) originándose una asociación de tipo plataforma poco profunda o compuesta por rocas con

fragmentos de carbonatos con domos graníticos intrusivos (TTG) (Sidder y Mendoza, 1991; Mendoza, 2005; Ganiette, 2011).

Estos autores apuntan que durante el Paleoproterozoico (Orogénesis transamazónica, 2,3-1,8 Ga) el cratón Imataca-Kanukú se fracturó y separó en bloques en deriva. Esta separación hubo formado el océano Pastora-Barama-Mazzaruni bajo un régimen de tectónica de placa similar al actual, formando un arco de islas. Hace 1,8 Ga se consolidó el gran bloque continental Imataca-Botanamo-Cuchivero, formando el supercontinente Atlántica-Caura. Posteriormente, hacia la Era Mesoproterozoico, parte del supercontinente Atlántica-Caura, a través de la sutura Imataca-Pastora con Cuchivero, fue profundamente fracturado hasta el manto superior. Entre 1,1 y 1,0 Ga, ocurrieron nuevas colisiones, cierres de océanos por introversión de bloques continentales. Al final de la época Nickeriana (1,2-1,0 Ga), este gran bloque colisionó por introversión con el de Colombia-Brasil y pasó a formar parte del supercontinente Rodinia. Hace 540 Ma fueron aglutinándose fragmentos de Rodinia formando así el supercontinente Gondwana, que colisionó luego (275 Ma) con Laurentia, cerrándose su mar interno y formando la Pangea. Por último, hace menos de 200 Ma, comenzó la fractura de Pangea, dando origen al Océano Atlántico y la reactivación de la falla de Guri durante este movimiento. El Escudo Guayanés ha permanecido estable desde entonces.

Entre tanto, la evolución del bosque húmedo tropical (Burnham y Johnson, 2004; Pintaud *et al*., 2008; Hoorn *et al*., 2010; Gainette, 2011), particularmente de la taxa de las angiospermas, ha significado un gran paso, que coadyuvará a explicar la presente reflexión, aunque su evolución haya sido hasta ahora imprecisa. Wikström *et al*. (2001) apuntalaron que hay evidencias entre 179-158 Ma durante el Jurásico. Friis *et al*. (2003) y Soltis *et al*. (2008) puntualizaron que las primeras angiospermas fueron acuáticas y que a través del análisis filogenético (APG III, 2009) evolucionaron entre 140 y 180 Ma. A pesar de todo ello, afirmaron que sigue habiendo imprecisiones de una datación más allá por ellos presentada. A todo esto, más el análisis sobre el origen del bosque amazónico actual, Jaramillo *et al*. (2010) concluyeron que las angiospermas ya dominaban el paisaje amazónico durante el Paleoceno (i.e. entre 53 y 65 Ma), cuando aún el Sistema Pebas no

había sido formado (Hoorn *et al*., 2010). Durante el Cretáceo y el Mioceno, las placas tectónicas colisionaban para acrecionar la Cordillera de los Andes; fue cuando el Sistema de humedal de Pebas se formó.

Si suponemos, hipotéticamente hablando, que la dispersión (migración) de individuos de especies de plantas ocurrió durante la fragmentación de Pangea y que las angiospermas evolucionaron hace 180 Ma (Soltis *et al*., 2008; Hoorn *et al*., 2011; Wang *et al*., 2012) durante el carbonífero, entonces la migración tomó lugar cuando la fragmentación de Pangea. Pudiera pensarse entonces que tal fragmentación indujo a la migración por tectónica de placas y que por colisiones sucesivas con cratones (Mora *et al*., 2010) logró alcanzar las distribuciones geográficas (vicarianza), tal cual como son conocidas en la actualidad. Esta argumentación luce descabellada, pero al referirse a los trabajos realizados por León Croizat y sus seguidores, la argumentación pudiere pensarse válida (Croizat, 1976; Craw *et al*., 1999; Grehan, 2011).

Otro ejemplo que pudiera servir de argumento para explicar cómo ocurrió la dispersión de las especies de plantas y animales es el que las ubica posteriormente a lo largo del cinturón de las cordilleras de los Andes y de la Costa; esta tendría que ver con la formación y cierre del sistema del humedal Pebas. Este sistema consistió en el drenaje de las aguas procedentes del Cratón Amazónico y la Cordillera de los Andes en proceso de elevación por influencia de las placas tectónicas (Shephard *et al*., 2010). El Cratón Amazónico y la Cordillera Andina estuvieron separados por un gran humedal cuyas aguas desembocaban en el mar Caribe, al norte de Venezuela, durante la fase Pebas. El río Amazonas no estaba aún formado, ni el río Orinoco. Las descargas de sedimentos que procedían mayormente de los Andes fueron "taponando" el Amazonas colombiano hasta represar el Sistema Pebas, que luego orientó su salida hacia el Atlántico (formación del río Amazonas), por un lado, y hacia el mar Caribe (formación del río Orinoco), por el otro (Hoorn *et al*., 2010). Durante estos 6 millones de años que perduró este humedal, evitó la dispersión de las especies de plantas (Antonellia *et al*., 2009). Sin embargo, islas o masas continentales de origen Precámbrico del Macizo Guayanés lograron colisionar con los Andes, permitiendo la radiación de muchas especies de plantas, en teoría. Entre estas están las palmas que dominaban el paisaje amazónico.

Couveur y Baker (2013) apuntalaron que los puntos de calibración para la datación molecular de su filogenia global a nivel de género han sido extraídos del registro fósil de palmas. Los linajes de palmas existentes inicialmente estuvieron diversificándose durante el Cretáceo medio, alrededor de 100 Ma, en las latitudes del norte, en el supercontinente Laurasia. Estos autores afirmaron que las palmas migraron luego de Laurasia a su distribución actual en América del Sur, África y Asia Sur-Oriental, antes del final del Cretáceo. Esto añade peso a lo que pudiere ser un patrón general de los orígenes en la latitud norte, con posteriores migraciones (Cretáceo superior o Cenozoico) hacia latitudes ecuatoriales.

Es importante destacar que también demostraron que las palmas fueron sometidas a esta diversificación temprana en un ambiente de bosque húmedo tropical. La implicación de sus resultados es que el bosque tropical, o al menos un bosque de bioma húmedo tropical, existía en las latitudes del norte en Laurasia durante el Cretáceo medio. Esto ha sido un hallazgo polémico y controversial, porque las pruebas fósiles más aceptadas del bosque tropical más antiguo son del Cretáceo tardío, que data del Paleoceno (55 a 65 Ma) dentro de su actual extensión ecuatorial. Ahora, sus hallazgos, como ellos mismos afirman, representan un modelo, para el estudio del bosque húmedo tropical, que potencialmente sería aplicado a otros linajes de organismos. A esta misma afirmación llegaron Xijun *et al*. (2013) al reconstruir las fases más tempranas de la evolución de los primates mostrada con el descubrimiento de un esqueleto fósil de principios del Eoceno de China, hace unos 55 millones de años. Es el primate fósil más antiguo y completo hasta ahora registrado, seguido por el fósil de un lemur coleccionado en Alemania, antigua Laurasia, datado de hace 47 millones de años (Pariser, 2009). Tales hallazgos pudieran apuntar hacia una estrecha interrelación entre palmas y primates, aun cuando este fósil mostró evidencia de ser principalmente insectívoro.

Por otro lado, en este tipo de interrelación, individuos de las especies agrupadas en el género *Ateles* constituyen un ejemplo de alta especialización en el aprovechamiento y consumo de un recurso biótico clave para el mantenimiento de hábitats boscosos con predominancia de palmas. Es clave, porque ingiere frutos carnosos enteros deglutiéndolos con todo y sus

semillas, que pasan por su tracto y son luego expelidas en forma de lluvia de semillas sin ser escarificadas (Castellanos, 1997; Link y Di Fiore, 2006; Ratairison y Forget, 2013).

En los bosques del Complejo Imataca, en cambio, operan otras características. *A. belzebuth* es una especie abundante en la Cuenca del Caura y ausente en el Complejo Imataca. Hay rasgos geológicos y florísticos que aparentemente la separan en términos de ocupación de su espacio ecológico y geográfico.

En virtud de tal afirmación, surge la siguiente pregunta: ¿Es *A. belzebuth* (o simplemente *Ateles* spp.) una especie altamente dependiente de las palmas, las cuales le han permitido el haber ocupado un espacio geográfico en donde la abundancia de especies de palmas y la disponibilidad de frutos comestibles son altas? A continuación hago una reflexión en un contexto eco-geológico-evolutivo argumentada con datos de campo. Esta pudiere explicar el porqué de su presencia en una localidad dada, en contraste con su ausencia en otras. Pudiere afirmarse entonces que hay información enarbolando a *Ateles belzebuth* como consumidor de alta preferencia por frutos de palma, a diferencia de otros; aunque no es concluyente que sea determinante su ausencia en otras localidades.

La explicación anterior surge como una inquietud de querer profundizar, conocer y comprender la dinámica de la cuenca amazónica en un contexto ecogeológico. En virtud de ello, resulta imprescindible haber expuesto los eventos geológicos y evolutivos que tuvieron lugar en el continente Sudamericano antes y a partir de su separación de África para comprender los eventos que han acontecido y acontecen en el presente.

Materiales y métodos

El análisis reflexivo aquí considerado parte del supuesto de que *Ateles belzebuth* no ha estado presente en Imataca porque hay un conjunto de factores bióticos y abióticos que probablemente no lo han permitido. Para analizar esta afirmación, se revisaron dos estudios (figura 1) con datos de composición florística en dos localidades: Dedemai en Cuenca del Caura (6° 21’ 13,14” N-64° 59’ 55,92” O) (figura 1, izquierda) y Campamento

El Buey (8° 14’ 20,02” N-62° 10’ 44,21” O) (figura 1, derecha) en Imataca (Castellanos y Chanin, 1996; Castellanos, 1997; Castellanos, 2013), considerando la evolución de las placas tectónicas por un lado y la de los patrones de abundancia de especies por el otro, en particular de las palmas.

Resultados, discusión y conclusiones

La dieta de *Ateles* comprende principalmente frutos carnosos, cuyas pulpas están enriquecidas con hidratos de carbono o lípidos. *Ateles belzebuth* depende sustancialmente de frutos ricos en lípidos e hidratos de carbono, pero exhibe más alta preferencia por los primeros (Castellanos y Chanin, 1996). Las especies de árboles producen frutos bien sea ricos en hidratos de carbono o bien en lípidos. ¿Cuáles ventajas representan estas diferencias para la planta y su comensal?

Hay una producción diferencial de frutos a lo largo de un año, pero la calidad de sus pulpas al parecer muestra rasgos diferenciales marcados en tiempo y espacio (Castellanos y Chanin, 1996). Durante los períodos secos del año, los árboles producen frutos ricos en hidratos de carbono, a diferencia de en los lluviosos, en los cuales predominan los ricos en lípidos. Aunado a esta desigualdad, árboles de especies frutales en fase de fructificación exhiben patrones espaciales bien diferenciados, con densidades poblacionales espacialmente diferenciadas. Para ejemplificar mejor tal afirmación, la figura 2 (izquierda) ilustra la abundancia de especies de palmas en la Amazonia, incluyendo el Macizo Guayanés, registradas en 1.170 parcelas de 1 hectárea. Los círculos negros representan la densidad de especies de palmas: cuanto mayor es el tamaño de los círculos, mayor es la abundancia. Las Guyanas muestran una baja abundancia de especies (Granville, 1999; Couvreur y Baker, 2013). La fuente es de la Amazonian Tree Diversity Network (ATDN) (Ter Steege *et al*., 2013).

¿Pudiere ser este patrón registrado una característica a aceptarse como válida en la ausencia/presencia de *Ateles* en las dos regiones bajo discusión? Si las palmas son evolutivamente más antiguas que el resto de las especies arbóreas, esta condición habría conducido a la coevolución *Ateles*-palma o *Ateles*-frutos ricos en lípidos. Valga aclarar que no solo las palmas pro-

ducen frutos ricos en lípidos. Lauraceae, Myristicaceae, Ochnaceae son familias cuyos individuos de las especies producen frutos ricos en lípidos. El Caura se caracteriza por contar con más alta abundancia de especies agrupadas en esas familias que en Imataca; por ejemplo, en el El Buey hay tres especies de Lauraceae (Castellanos, 2013), en contraste con 13 en el río Tawadu (Castellanos, 1997). Para explicar mejor dicha afirmación, los resultados mostrados en la tabla pudieran hablar por sí solos (tabla 1).

Aunque entre las familias de especies de árboles frutales, caracterizadas en producir pulpas ricas en lípidos, destacan: Arecaceae, Lauraceae, Myristicaceae, Ochnaceae; pero algunas especies de otras familias guardan relación con este rasgo: Clusiae, Dellineaceae, Fabaceae, Malpighiaceae, Malvaceae, Opiliaceae. *Ateles belzebuth* ha mostrado exhibir una alta preferencia por sus frutos en términos de tiempo empleado en alimentarse de ellos, su disponibilidad y la densidad de sus poblaciones (Castellanos y Chanin, 1996). De ellas, la más abundante en la Cuenca del Caura es Arecaceae. En la localidad Dedemai del río Tawadu, la proporción de especies arbóreas cuyos frutos son ricos en lípidos, a especies cuyos frutos son ricos en hidratos de carbono (L:HC), es de 1 a 9 especies cuyos frutos son ricos en hidratos de carbono; 1 a 5 en los parches de Dedemai y 1:24 en El Buey. Los parches representan aquellos árboles que sirvieron de sustento de frutos a Ateles (Castellanos, 1997). La segunda columna representa la proporción de especies de palmas a especies de árboles (P:A): 1 a 9 en Dedemai; 1 a 5 en parches y 1 a 136 en El Buey. La tercera columna representa la proporción de árboles y palmas cuyos frutos son comestibles a no comestibles (C:NC): 1 a 2 en Dedemai y 1:49 en El Buey. Llama la atención la diferencia notable entre ambos rasgos y entre formas de vida, destacándose los frutos ricos en lípidos en Dedemai.

La especie más abundante en Dedemai, registrada en 13 hectáreas de parcela, cuyos frutos son ricos en lípidos, es *Euterpes precatoria* (4,2 ind. ha^{-1}); seguida de *Oenocarpus bacaba* (3,8 ind. ha^{-1}), *Iryanthera laevis* (3,3 ind. ha^{-1}), *Virola surinamensis* (2,4 ind. ha^{-1}), *O. bataua* (2,1 ind. ha^{-1}), *Socratea exorrhiza* (1,5 ind. ha^{-1}), *Attalea maripa* (0,3 ind. ha^{-1}). Con respecto a *A. maripa*, la fructificación de los individuos no es sincronizada, a diferencia de las otras, siendo muy baja su disponibilidad en dicha fase. Tras haberse producido la

maduración de los frutos, aumentó la preferencia por ellos más que por aquellos ricos en hidratos de carbono (Castellanos y Chanin, 1996).

Frutos de palmas y de otras especies oleaginosas representan para *Ateles* una fuente de lípidos muy importante dentro de su dieta en los bosques del río Caura (Castellanos y Chanin, 1996). La escogencia y preferencia de tales frutos está muy marcada por su disponibilidad en tiempo y espacio, a diferencia de aquellos ricos en hidratos de carbono. Estos rasgos pudieren explicar la coexistencia de *Ateles* con otros frugívoros (Di Fiore *et al*., 2008) y la ausencia fuera de su área de distribución geográfica probablemente marcada por las características biofísicas de los tipos de hábitats de los bosques húmedos. Tal afirmación invita a emprender estudios bajo ese alcance para ahondar más sobre la dinámica de los bosques húmedos.

Las condiciones atmosféricas dentro de un año marcan igualmente una notable diferencia en la producción de frutos. Durante la época seca hay menos producción de frutos ricos en lípidos que durante la lluviosa (Castellanos y Chanin, 1996). Esta característica pudiera estar relacionada con la mayor acumulación de grasa en los tejidos de los comensales (Castellanos, obs. pers.) durante la época lluviosa motivado por la necesidad de tolerar la escasez de dichos tipos de frutos en tiempo de sequía. Es probable que estos factores arriba señalados entren en juego en la preferencia de frutos por *Ateles* y podrían ser también una razón para explicar su ausencia en Imataca.

Felton (2008) y Felton *et al*. (2009) cuestionaron tal preferencia por frutos ricos en lípidos y, basándose en su investigación nutricional, afirmaron que esta energía densa no es el componente primario detrás de la escogencia de frutos, sino que hay otros elementos que entran en juego, tal como las proteínas. No hay duda de que la proteína juega un papel importante en la nutrición y de que *Ateles* consume hojas y flores como sus fuentes principales. Sin embargo, cabe señalar que los frutos de palma contienen igualmente proteínas (Guerra *et al*., 2011; FAO, 2011).

Lo que llama la atención de las proteínas es que su disponibilidad, en comparación con aquella de los frutos, estuvo presente a lo largo de los dos años de estudio en el río Tawadu y cabe afirmar que no hubo período de escasez ni siquiera de frutos. A diferencia de esta localidad, hay un período anual de escasez muy marcado en la disponibilidad de frutos en El Buey (Castellanos,

2013) y en gran parte de Imataca (V. González, 1992: com. pers.). En particular en El Buey, y a pesar de la baja densidad de palmas registradas, las especies allá presentes, en 17 hectáreas de parcelas, son: *A. maripa* (2,7 ind. ha^{-1}); *Euterpes oleraceae*, observada más no contabilizada; S. exorrhiza, 0,06 ind. ha^{-1}; *O. bacaba* (0,65 ind. ha^{-1}); *Sabal mauritiiformis* (0,24 ind. ha^{-1}). Esta última es más abundante fuera de las parcelas estudiadas, forma parches extensos y es una de las especies monodominantes en ese sector.

Ateles ha mostrado ocupar hábitats con alta abundancia de árboles y palmas (Castellanos y Chanin, 1996; Stevenson y Aldana, 2008; González-Zamora *et al*., 2009; Chaves *et al*., 2012), aun cuando en Mesoamérica exhibe menor abundancia de especies de palma usadas por *Ateles geoffroyi*, que en Sudamérica por el resto de las especies de *Ateles*. En la última referencia, concerniente a Mesoamérica, ellos puntualizaron que las palmas *Attalea butyracea* y *Sabal mexicana* son muy comunes y cuyos frutos fueron usados como fuente de alimento en fragmentos y bosques continuos. Sin embargo, *Brosimum alicastrum*, *Dialium guianense*, *Ficus tecolutensis*, *Ficus* sp. 1, *Licania platypus*, y *Spondias radlkoferi* fueron las especies frutales que exhibieron mayor porcentaje de tiempo de alimentación. Cabe reseñar que *Sabal mauritiiformis*, en El Buey, es muy común y forma grandes agrupaciones o parches (Castellanos, obs. pers.). Sus frutos son una fuente de alimento rica en lípidos.

La abundancia de especies y particularmente los patrones de abundancia han sido ampliamente documentados en la literatura sobre ecología. En tal sentido, Brown (1984) asumió teóricamente tres asunciones para explicar el porqué de los patrones de abundancia y distribución de las especies desde el centro de sus áreas de distribución hacia sus límites: 1) la abundancia y distribución de tales especies son determinadas por las características físicas del entorno; 2) el patrón de variación espacial en el ambiente tiene componentes estocásticos y determinísticos, por cuanto 3) la probabilidad de sitios que tengan combinaciones de variables ambientales es una función inversa de la distancia entre sitios. Es decir, Brown (1984) trató de explicar que la abundancia y distribución de las especies en su área de distribución están estrechamente vinculadas con factores abióticos y que la mayor abundancia aparece en donde estos factores ambientales están autocorrelacionados.

Por otra parte, las teorías neutral, de nicho y de limitación de dispersión surgieron como una manera de explicar el mantenimiento de la biodiversidad (Hubbell, 1997; Chave *et al*., 2003; Bánki, 2010), pero no explican cómo realmente la vida evolucionó en el planeta, aunque Bánki (2010) asomó esa posibilidad. Este autor enfatizó, así como otros que le antecedieron, por él citados, el papel que la geología ha realizado en el Macizo Guayanés, proponiendo que la composición de especies de árboles sigue patrones geológicos en dicho Macizo y concluyendo que la teoría neutral *per se* no explica su composición al menos para las Guianas.

Por otra parte, surgen otros procesos que están actualmente sobre el tapete que pudieran explicar el porqué de la presencia y abundancia de especies dominantes. Ter Steege *et al*. (2013) discutieron sobre la presencia de especies que exhiben patrones hiperdominantes por efecto del patrón oligárquico de comunidades de árboles (Pitman *et al*., 2013). Valga decir, una pequeña proporción de taxa está presente en alta frecuencia y en alta abundancia local a través del paisaje. Tres de las cuatro especies registradas como hiperdominantes son palmas. A diferencia del Alto Amazonas, dos especies de las tres de palma cumplirían con esta condición en el río Caura, mas no tan acentuada como en el Amazonas occidental y muchísimo menos en Imataca.

Para ilustrar lo arriba señalado, valga cotejar la figura 2 (izquierda) con la figura 2 (derecha); esta última muestra la distribución geográfica de los registros geoespaciales de *Ateles* en la Amazonía. Cuatro son las especies que están representadas en dicha región: *A. belzebuth*, *A. chamek*, *A. marginatus* y *A. paniscus*. La representación de la distribución aquí indicada muestra en apariencia que no hay superposición geográfica entre ellas. Al comparar la figura 2 derecha con la figura 2 izquierda, nótese que hay sobreposición con relación a la abundancia de especies de palmas, salvo por *A. paniscus*. A pesar de que hay baja abundancia de palmas en las Guyanas, esta especie de *Ateles* está presente.

De tal observación surgen entonces las siguientes preguntas: ¿Por qué esta especie no está presente en Imataca? ¿Será por las razones anteriormente esgrimidas? ¿Será entonces que *Ateles* evolucionó en aquellos hábitats con una alta abundancia de especies cuyos frutos poseen rasgos

significativos de altos contenidos de nutrientes y compuestos orgánicos que permiten el funcionamiento fisiológico adecuado para su supervivencia? Ojasti y Dallmeier (2000) afirmaron que la abundancia de una especie animal dada en una localidad dada es un indicador de la calidad de su hábitat. Valga decir que si es alta la abundancia de individuos de una especie en una localidad dada, alta será la calidad y cantidad de recursos alimenticios disponibles en tiempo y espacio dentro de sus hábitats.

Pudiera también pensarse que esta diferencia entre presencia-ausencia se debe a rasgos de frutos como, por ejemplo, el tamaño de las semillas, pues representa un factor clave para su dispersión (Ratiarison y Forget, 2013). Como ejemplo, hay dos tipos de frutos cuyos tamaños de semilla están alrededor de los 50 mm de largo: la semilla de *Catostema commune* y, en menor tamaño, las de *Attalea maripa*. Ambas semillas son dispersadas por Ateles, pero esta última especie registró más alta preferencia que la precedente (Castellanos y Chanin, 1996). Ateles tiene una anatomía que le permite engullir frutos enteros entre tales tamaños y pasarlos por el tracto digestivo sin afectar las semillas y sin que se vean afectados los individuos que las engullen (Castellanos, 1997). *C. commune* destaca por ser una especie muy abundante al sur de Imataca (C. Blanco, datos no publicados); pudiese entonces descartarse dicho rasgo, pues *Ateles* no está presente en tal región.

Por último, la litología del Complejo Imataca es una de las más antiguas del planeta (3,5 Ma) y ha contado desde su formación con grandes bondades, tales como formación dolomítica e instrucciones magmáticas de diabasa (Schubert *et al*., 1986), ambas ricas en Ca. Cuenta además con suelos ricos en calcio de estructura dolomítica al noreste y de diabasa al centro y sur (Castellanos, 2013) en varios sectores de la Reserva Forestal Imataca.

También cuenta con uno de los bosques húmedos más consolidados a través del tiempo geológico. Al centro este de la Reserva Forestal de Imataca y próximo a la frontera con Guyana (Zona en Reclamación), existió hasta hace más de tres lustros uno de los bosques altos y continuos no perturbados en Imataca. El aprovechamiento forestal cambió su paisaje natural por uno de uso forestal. En virtud de estas características biofísicas, la pregunta sigue en pie: ¿Por qué *Ateles* está ausente en el Complejo Imataca a pesar de su presencia en el Esequibo? Cawthon (2007) señaló que *A. paniscus*

pudiera estar presente al este de Imataca. No obstante, para corroborar esta información hace falta efectuar colecciones al noreste de Imataca o al sureste del Delta Amacuro, en donde domina el Complejo Imataca

En conclusión, factores como la litología, muy poco estudiada en este campo de la ecología de primates, calidad y rasgos de frutos, composición florística y patrones de abundancia de especies de plantas usadas para obtener alimento pudieren ser claves para explicar la ausencia de especies de primates, como *Ateles*, en regiones ecológicas dadas.

El movimiento de las placas tectónicas litosféricas ha permitido la conformación de biomasa, la radiación adaptativa y la evolución de las especies en el planeta. Las características biofísicas generadas en el transitar de largos períodos, moldeados por eventos climáticos y geológicos, han consolidado las estructuras de las comunidades biológicas actuales.

La reflexión aquí expuesta procura profundizar en lo que han sido los procesos naturales de dispersión y radiación adaptativa, por medio de los cuales se ha impedido la ocupación de espacios ecológicamente, pero aparentemente, permisibles para que en una región geográfica como Imataca no haya sido "ocupada" por *Ateles* a pesar de su cercanía con Guyana.

Agradecimientos

Doy gracias ante nada a la Organización Kuyujani por todo el apoyo dado desde los inicios de los proyectos de investigación realizados, desde su creación, en la cuenca Alta y Media Del Río Caura. De igual manera, agradezco todo el apoyo económico otorgado por Econatura y por la Wildlife Conservation Society a los proyectos de investigación sobre los estudios de fauna silvestre en dicha región.

Referencias

ANTONELLIA, A.; Nylanderb, J. A. A.; Perssona, C. y Sanmartín, I. (2009). "Tracing the impact of the Andean uplift on neotropical plant evolution". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24): 9749-9754.

APGIII: The Angiosperm Phylogeny Group. (2009). "An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III". *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105-121.b

BÁNKI, O. S. (2010). "Does neutral theory explain community composition in the Guiana Shield Forests?" Tesis de Doctorado. Universiteit Utrecht.

BROWN, J. H. (1984). "On the relationship between abundance and distribution of species". *The American Naturalist*, 124(2): 255-279.

BURNHAM, R. J. y Johnson, K. R. (2004). "South America palaeontology and the origins of neotropical rainforest". *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 359: 1595-1610.

CASTELLANOS, H. G. (1997). "Ecología del comportamiento alimentario del marimona (*Ateles belzebuth belzebuth* Geoffroy, 1806) en el Río Tawadu, Reserva Forestal El Caura". *Scientia Guianae*, 7: 309-341.

———— (2013). "Abundancia de especies y reciclaje de calcio en el Complejo Imataca". Trabajo de Ascenso para optar a la Categoría de Profesor Asociado ante la Ilustre Universidad Nacional Experimental de Guayana. Ciudad Guayana.

CASTELLANOS, H. G. y Chanin, P. (1996). "Seasonal differences in food choice and patch preference of long-haired spider monkeys (*Ateles belzebuth*)". En: *Adaptive radiations of neotropical primate*. (Norconk, M. A.; Rosenberg, A. L. y Garber, P. A., eds.): 451-466. Plenum Press. Nueva York, EE. UU.

CAWTHON, L. K. A. (2007). "April 10. Primate Factsheets: Black spider monkey (*Ateles paniscus*) Taxonomy, Morphology, & Ecology". Disponible en: http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/black_spider_monkey. (Consulta: 12 de junio 2014).

CHAVE, J.; Condit, R.; Lao, S.; Caspersen, J. P.; Foster, R. B. y Hubbell, S. P. (2003). "Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama". *Journal of Ecology*, 91: 240-252.

CHAVES, O. M.; Stoner, K. E. y Arroyo-Rodríguez, V. (2012). "Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico". *Biotropica*, 44(1): 105-113.

COUVREUR, T. L. P. y Baker, W. J. (2013). "Tropical rain forest evolution: palms as a model group". *BMC Biology*, 11: 48.

CRAW, R. C.; Grehan, J. R. y Heads, M. J. (1999). *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford University Press. Nueva York, EE. UU.

CROIZAT, L. (1976). "Biogeografía analítica y sintética ('Panbiogeografía') de las Américas". *Biblioteca de la Academia Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales*, 15: 1-454.

DI FIORE, A.; Link, A. y Dew, J. L. (2008). "Diets of wild spider monkeys". En: *Spider monkeys, behavior, ecology and evolution of the genus Ateles*. (Cambell, C. J., ed.): 81-137. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

FAO, (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). (2011). *Frutales y plantas útiles en la vida amazónica: Palmeras*. Disponible en: http://www.fao.org/docrep/015/i2360s/i2360s04.pdf. (Consulta: 3 de febrero 2014).

FELTON, A. M. (2008). "The nutritional ecology of spider monkeys (*Ateles chamek*) in the context of reduced-impact logging". Tesis de Doctorado en Filosofía. Australian National University. Australia.

FELTON, A. M.; Felton, A.; Wood, J. T.; Foley, W. J.; Raubenheimer, D.; Wallis, I. R. y Lindenmayer, D. B. (2009). "Nutritional ecology of *Ateles chamek* in lowland Bolivia: how macronutrient balancing influences food choices". *International Journal of Primatology*, 30: 675-696.

FRIIS, E. M.; Doyle, J. A.; Endress, P. K. y Leng, Q. (2003). "Archaefructus - angiosperm precursor or specialized early angiosperm?". TRENDS in Plant Science, 8(8): 369-373.

GAINETTE, P. L. E. (2011). "Evolución del paisaje amazónico desde el Precámbrico". *Revista Brasileira de Geociências*, 41(4): 654-661.

GONZÁLEZ-ZAMORA, A.; Arroyo-Rodríguez, V.; Chaves, O. M.; Sánchez-López, S.; Stoner, K. E. y Ribas-Hernández, P. (2009). "Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: current knowledge and future directions". *American Journal of Primatology*, 71: 8-20.

GRANVILLE, J. J. (1999). "Palms of French Guiana: diversity, distribution, ecology and uses". *Acta Botanica Venezuelica*, 22(1): 109-125.

GREHAN, J. R. (2011). "Introduction to pangeography: method and synthesis". En: *Biogeographia da america do sul*. (De Carvalho, C. J.

B. y Almeida, E. A. B., eds.). Capítulo 5: 65-98. Padrõs y Processos. ROCA. São Paulo, Brasil.

GUERRA, M.; Díaz, X.; Madrigal, L. e Hidalgo, G. (2011). "Caracterización físico-química del fruto de la Palma de Moriche (*Mauritia flexuosa*) y de Harina del Tronco". *Agrollania*, 8(3). Disponible en: http://www.postgradovipi.50webs.com/archivos/agrollania/2011/agro2011_3.pdf. (Consulta: 20 de agosto 2014).

HEADS, M. (2009). "Evolution and biogeography of primates: a new model based on molecular phylogenetics, vicariance and plate tectonics". *Zoologica Scripta,* 39: 107-127.

HOORN, C.; Roddaz, M.; Dino, R.; Soares, E.; Uba, C.; Ochoa-Lozano, D. y Mapes, R. (2010). "The amazonian craton and its influence on past fluvial systems (Mesozoic-Cenozoic, Amazonia)". En: *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past*. 1º ed. (Hoorn, C. y Wesselingh, F. P., eds.). Capítulo 7: 101-122. Blackwell Publishing.

HOORN, C.; Wesselingh, F. P.; Ter Steege, H.; Bermúdez, M. A.; Mora, A.; Sevink, J.; Sanmartín, I.; Sánchez-Meseguer, A.; Anderson, C. L.; Figueiredo, J. P.; Jaramillo, C.; Riff, D.; Negri, F. R.; Hooghiemstra, H.; Lundberg, J.; Stadler, T.; Särkinen, T. y Antonelli, A. (2011). "Origins of Biodiversity". *Science*, 331: 398-400.

HUBBEL, S. P. (1997). "A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs". *Coral Reefs*, 16: S9-S21.

JARAMILLO, C.; Hoorn, C.; Silva, S. A. F.; Leite, F.; Herrera, F.; Quiroz, L.; Dino, R. y Antonioli, L. (2010). "The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record". En: *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past*. 1º ed. (Hoorn, C. y Wesselingh, F. P., eds.). Capítulo 19: 1-18. Blackwell Publishing.

LINK, A. y Di Fiore, A. (2006). "Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity". *Journal of Tropical Ecology*, 22: 235-246.

MENDOZA, V. (2005). *Geología de Venezuela*. Tomo I: *Escudo de Guayana, Andes venezolanos y sistema montañoso del Caribe*. UDO. Escuela de Ciencias de la Tierra. Ciudad Bolívar, Venezuela.

MORA, A.; Baby, P.; Roddaz, M.; Parra, M.; Brusset, S.; Hermoza, W. y Espurt, N. (2010). "Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin". En: *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past.* 1º ed. (Hoorn, C. y Wesselingh, F. P., eds.). Capítulo 4: 1-23. Blackwell Publishing.

OJASTI, J. y Dallmeier, F. (eds.). (2000). Manejo de fauna silvestre neotropical. SI/MAB Series # 5. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program. Washington D. C., EE. UU.

PARISER, K. (2009). "Pruebas paleontológicas de la evolución: un nuevo fósil ofrece nuevas pistas en torno a la evolución de los primates". Disponible en: http://katepariser.blogspot.com/2009_05_01_archive.html (Consulta: 12 de junio 2014).

PITMAN, N. C. A.; Silman, M. R. y Terborgh, J. W. (2013). "Oligarchies in amazonian tree communities: a ten-year review". *Ecography*, 36: 114-123.

PINTAUD, J. C.; Galeano, G.; Balslev, H.; Bernal, R.; Borchsenius, F.; Ferreira, E.; Granville, de J. J.; Mejía, K.; Millán, B.; Moraes, M.; Noblick, L.; Stauffer, F. W. y Kahn, F. (2008). "Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva". *Revista Peruana de Biología*, 15 (Suppl. 1): 7-30.

RATIARISON, S. y Forget, P. H. (2013). "The role of frugivores in determining seed removal and dispersal in the neotropical nutmeg". *Tropical Conservation Science* 6(5): 690-704.

SCHUBERT, C., Briceño, H. O. y Fritz, P. (1986) "Paleoenvironmental aspects of the Caroni-Paragua River basin (southeastern Venezuela)". *Interciencia*, 11: 278-289.

SIDDER, G. B. y Mendoza, S. V. (1991). "Geology of the Venezuelan Guayana Shield and its relation to the entire Guayana Shield". *Open-File Report*: 91-141. U. S. Geological Survey. Denver, Colorado.

SHEPHARD, G. E.; Müller, R. D.; Liu, L. y Gurnis, M. (2010). "Miocene drainage reversal of the Amazon River driven by plate-mantle interaction". *Nature Geoscience*, 3: 870-875.

SOLTIS, D. E.; Bell, C. D.; Kim, S. y Soltis, P. S. (2008). "The origin and early evolution of the angiosperms". *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133: 3-25.

STEVENSON, P. R. y Aldana, A. M. (2008). "Potential effects of ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the western Orinoco Basin, Colombia". *International Journal of Primatology,* 29(2): 365-377.

TER STEEGE, H. *et al*. (2013). "Hyperdominance in the amazonian tree flora". *Science*, 342: 1-9, 325. (doi: 10.1126/science.1243092).

WIKSTRÖM, N.; Savolainen, V. y Chase, M. W. (2001). "Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268: 2211-2220.

WANG, W.; Ortiz, R. del C.; Jacques, F. M. B.; Xiang, X.; Li, H.; Lin, L.; Li, R.; Liu, Y.; Soltis, P. S.; Soltis, D. E. y Chen, Z. (2012). "Menispermaceae and the diversification of tropical rainforest near the Cretaceos-Paleogene boundary". *New Phytologist*, 195: 470-478.

XIJUN, NI; Gebo, D. L.; Dagosto, M.; Meng, J.; Tafforeau, P.; Flynn, J. J. y Beard, K. C. (2013). "The oldest known primate skeleton and early haplorhine evolution". *Nature*, 498: 60-64.

Figuras y tabla

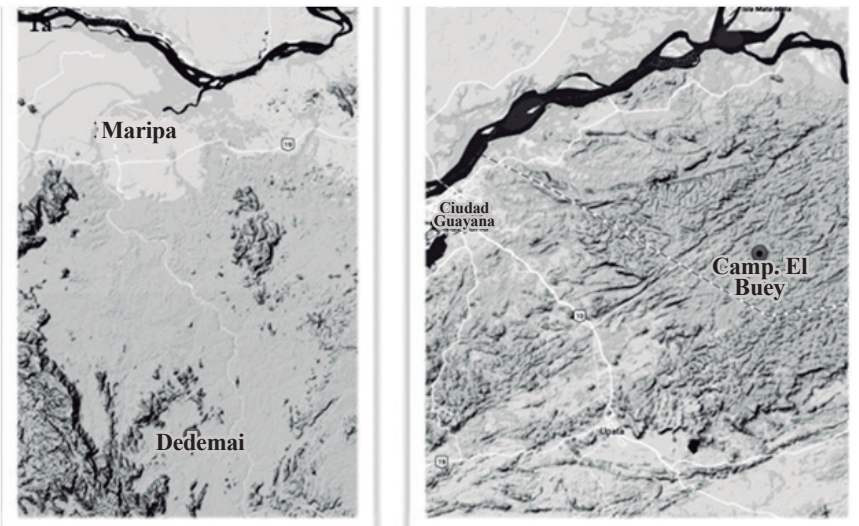


Figura 1. Izquierda: Ubicación relativa del área de estudio de "Dedemai" (6° 21' 13,14" N-64° 59' 55,92" O). Esta está localizada en el río Tawadu, afluente del río Nichare, el cual es el tributario más largo del bajo río Caura, estado Bolívar. Derecha: Ubicación relativa del área de estudio del "Campamento El Buey" (8° 14' 20,02" N–62° 10' 44,21" O). Esta está localizada a 37,5 km al noreste de Upata dentro de la Reserva Forestal Imataca, estado Delta Amacuro. Este campamento forma parte de la concesión forestal dada bajo contratación administrativa a la Corporación Venezolana de Guayana (CVG).

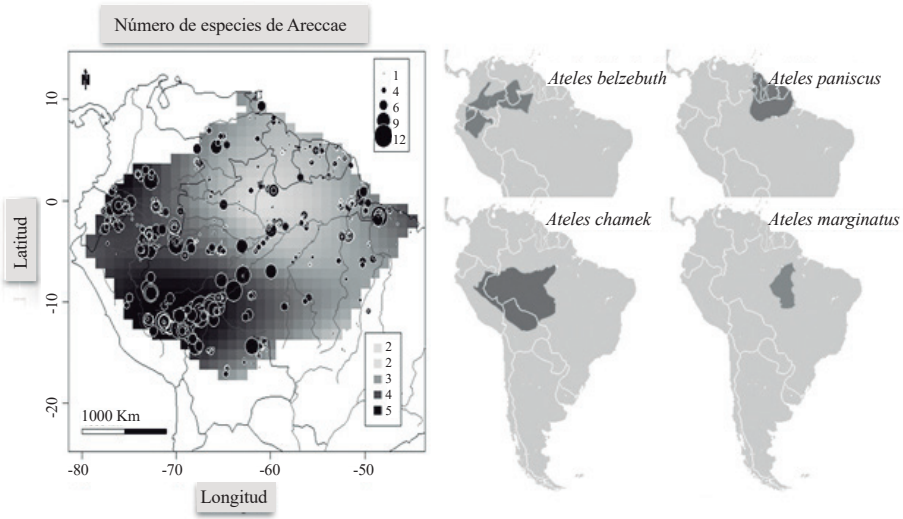


Figura 2. Izquierda: La imagen ilustra la densidad de especies de palmas, representada por círculos negros, en la cuenca Amazónica y Macizo Guayanés. Cuanto mayor es el tamaño de los círculos, mayor es la densidad. La imagen es cortesía de la *Amazonas Tree Diversity Network* (ATDN). Para más detalle del la ilustración, ver Ter Steege et al. (2013). Derecha: Distribución geográfica de *Ateles belzebuth*, *A. chamek*, *A. marginatus* y *A. paniscus* en Sudamérica.

Tabla 1. Proporción de especies arbóreas cuyos frutos son ricos en lípidos a especies cuyos frutos son ricos en hidratos de carbono (L:HC); de especies de palmas a especies de árboles (P:A), y proporción de individuos de palmas a de árboles cuyas pulpas de frutos son comestibles a no comestibles (C:NC), en dos localidades de la Guayana venezolana: 1. Dedemai, ubicada en río Tawadu, afluente del río Nichare del medio río Caura. 2. El Buey, ubicada en el noroeste de la Reserva Forestal Imataca, frontera entre los estados Bolívar y Delta Amacuro.

Localidad	L:HC	P:A	C:NC
Dedemai (Río Tawadu, medio Río Caura)	1:9	1:9	1:2
Parches Dedemai (Río Tawadu)	1:2	1:5	-
El Buey (Imataca)	1:24	1:136	1:49

Hernán G. Castellanos A.
Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG). Ciudad Guayana, Venezuela / hcastell@uneg.edu.ve.

Castellanos A., H. G. (2019). Factores que podrían marcar la diferencia de la ausencia/presencia de *Ateles belzebuth* en dos tipos de bosque húmedo de la Guayana venezolana: Una reflexión. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 105-126.

Cambios demográficos temporales de una población de araguatos *(Alouatta arctoidea)* en los llanos venezolanos

Alejandra Aponte-Fernandes
Carlos Bosque

Resumen

El objetivo de este estudio fue determinar el estatus actual de una población de monos aulladores rojos, o araguatos (*Alouatta arctoidea*), que fue monitoreada casi continuamente desde 1970 hasta 1999, en los Llanos Centrales de Venezuela. Una década después del último censo en 1999, realizamos conteos directos para determinar su densidad absoluta, la estructura social de sus tropas y su composición edad-sexo. Encontramos, por medio de nuestros censos en 2011-2012, que la población de aullador rojo se redujo en un 34% con respecto a 1999, y el número de tropas en el área de estudio disminuyó de 15 a 10. La densidad poblacional fue de 29 ind/km^2. La baja proporción de hembras inmaduras en la población y la ausencia de infantes en el 80% de las tropas sugieren que la población actualmente posee una capacidad reproductiva limitada. Sin embargo, la predominancia de tropas uni-macho (60% de 10 tropas) y el número de hembras adultas por macho adulto (1,3) son característicos de poblaciones de aulladores estables. Nuestros resultados indican que la población es aún vulnerable.

Palabras claves: Araguato, dinámica poblacional, estructura demográfica, densidad poblacional, Masaguaral, aullador rojo.

Temporal Changes in the Demographic Structure of a Red Howler Monkey (*Alouatta arctoidea*) Population in the Venezuelan *Llanos*

Abstract

The aim of this study was to determine the actual status of a red howler monkey population (*Alouatta arctoidea*) that has been monitored almost continuously from 1970 until 1999, in the central Llanos of Venezuela. One decade after the last census in 1999, we conducted direct counts to determine the absolute density, the social structure of the troops and their age-sex composition. We found through our census in 2011-2012 that since 1999, the red howler population suffered a reduction of 34%, and that the current number of troops within the study area, decreased from 15 to 10. The absolute density was 29 ind/km^2. The low proportion of immature females and the lack of infants in 80% of the troops suggest that the population has limited reproductive potential. Nonetheless, the predominance of uni-male associations (60% of 10 troops) and the number of adult females for every adult male (1.3) are characteristic of stable howler populations. Our results suggest that the population is still vulnerable.

Keywords: Red howler monkey, population dynamics, demographic structure, population density, Masaguaral.

Introducción

Las fluctuaciones poblacionales son el resultado de interacciones complejas entre el ambiente y las características demográficas intrínsecas de las poblaciones. El estudio de los cambios en las estructuras demográficas a largo plazo permite entender los procesos que conducen a la estabilidad, crecimiento o colapso de las poblaciones y por lo tanto a formular predicciones sobre su tendencia futura (Fedigan, 1986; Miranda *et al.*, 2006; Blomquist *et al.*, 2009; Chapman *et al.*, 2010; Urbani, 2008, en revisión). Estas dinámicas son especialmente interesantes en monos aulladores del género *Alouatta*, que a través de su historia evolutiva han sobrevivido en un amplio rango de hábitats y condiciones. La capacidad de responder favorablemente a situaciones de baja densidad poblacional ha permitido a los aulladores recuperarse rápidamente después de eventos que afectan su estabilidad (Rudran y Fernández-Duque, 2003).

El mono aullador rojo, o araguato (*Alouatta arctoidea*), es uno de los primates neotropicales más estudiados. Particularmente, la población del Hato Masaguaral en los Llanos Centrales de Venezuela, que fue monitoreada continuamente durante treinta años, desde 1969 hasta 1999. Varios aspectos de su biología fueron estudiados: la función de las vocalizaciones (Sekulic, 1982, 1983), reproducción (Crockett, 1982; Pope, 1990, 1992), movimientos entre grupos (Rudran, 1979; Crockett, 1984; Agoramoorthy, 1992; Pope, 1992; Crockett y Pope, 1993), técnicas de captura y marcaje de individuos (Rudran, 1979; Thorington *et al.*, 1979), demografía (Neville, 1972; Rudran, 1979; Crockett, 1985; Crockett y Rudran, 1987a, b; Crockett, 1996). El resultado de estos esfuerzos ha sido un extenso registro de la dinámica de esta población a lo largo de cinco o más generaciones.

Los resultados compilados muestran que la población sufrió períodos de expansión, durante los años setenta y principios de los ochenta, que luego permaneció estable por un corto período y que comenzó a declinar acentuadamente a principios de los años noventa (Rudran y Fernández-Duque, 2003). Estas fluctuaciones estuvieron acompañadas de cambios en la estructura de edad y sexo de la población.

Ha pasado más de una década desde que esta población de aulladores fue censada por última vez, por lo que existe un vacío de información, a partir de lo cual nos hemos planteado estudiar qué ha ocurrido con la población de aulladores de Masaguaral en años recientes: ¿cuál es la composición actual de la población? ¿Se ha recuperado o continúa decreciendo?

En este estudio intentamos encontrar la respuesta a esas preguntas. Ciertamente, no es posible determinar con precisión lo sucedido a estos aulladores durante los últimos diez años; sin embargo, examinar el estado actual de la población en relación a las fluctuaciones que ha sufrido anteriormente nos acerca a las respuestas.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio fue realizado entre septiembre 2011 y enero 2012 en el Fundo Pecuario Masaguaral, hato ganadero y reserva natural privada ubicada en el estado Guárico, en la región central de los Llanos venezolanos (8° 34' N-67° 35' W, figura 1). Masaguaral tiene una extensión aproximada de 5.000 ha distribuidas en dos ambientes principales: los bosques de galería que se extienden a lo largo de la cuenca del río Guárico y un mosaico de cuatro tipos distintos de sabana (Troth, 1979). El mono aullador rojo ocupa generalmente los "bajíos", parches de sabana moderadamente inundables que ocupan la mayor extensión del hato (Crockett, 1985). Tropas de aulladores también se encuentran en el bosque de galería localizado en el sector este del hato; sin embargo, esta área no se incluyó en el estudio.

La mayor densidad de aulladores ocurre en los bajíos (Crockett, 1985). Es aquí donde se encuentra la mayor diversidad de especies de plantas leño-

sas; es un ambiente heterogéneo con parches de vegetación en donde ciertas áreas son adecuadas para los aulladores. En estos parches la cobertura de arbustos es densa y mide de 2 a 10 m de altura, los árboles alcanzan hasta 15 m. La vegetación leñosa está dominada por la palma llanera (*Copernicia tectorum*, Arecaceae), moraceas (Moraceae) y leguminosas (Fabaceae) (Troth, 1979). Por lo general, en el bajío, los parches de vegetación se encuentran aislados entre sí por extensiones de sabana abierta y en algunos casos interconectados por corredores de vegetación que son utilizados por los aulladores para desplazarse (Crockett, 1985).

La región de los Llanos presenta un clima intertropical de sabana (Köppen, 1948), con dos estaciones fuertemente marcadas: una estación seca bien definida de diciembre a marzo y una estación de lluvias de mayo a noviembre. Entre el 2000 y el 2010, la temperatura promedio anual fue de 27ºC y la precipitación promedio anual de 1.469 mm según los registros del hato. Durante este estudio las temperaturas máxima y mínima registradas fueron 32ºC en septiembre y 21ºC en diciembre, y la precipitación total fue de 795 mm, distribuidos principalmente en septiembre y octubre, al final de la temporada de lluvias. Noviembre fue un mes de transición hacia la temporada de sequía.

Censos

Los censos se realizaron desde septiembre de 2011 hasta enero de 2012. El área total muestreada fue de 230 ha, cubiertas en su mayoría por bosque semideciduo y matorrales. El área se delimitó utilizando referencias cartográficas a partir de los censos realizados en años anteriores (Rudran, 1979) para permitir la comparación de estimados poblacionales. Por conveniencia, se dividió el área de estudio en dos zonas, este y oeste (figura 1). Ambas zonas eran parcialmente accesibles por medio de caminos rurales.

Realizamos una búsqueda intensiva de todas las tropas de aulladores que ocupaban el área de estudio, utilizando como referencia los mapas de los territorios ocupados por las tropas censadas por Crockett (1985), entre 1981 y 1983, y por Rudy Rudran en 1987 (com. pers.). Cada día se realizaban dos recorridos de búsqueda, uno en la mañana, a partir de las 05:30 h, y uno en la tarde a partir de las 15:00 h. Para cada recorrido se escogía

aleatoriamente una zona del área de estudio, este u oeste, y se caminaba lentamente (aprox. 1-2 km/h), haciendo pausas cada cinco minutos para realizar una inspección visual y auditiva del área. Los aulladores son fácilmente reconocibles por sus vocalizaciones, que pueden ser escuchadas hasta 5 km de distancia; esta fue una pista confiable para encontrar tropas en el área. También realizamos búsquedas sistemáticas en toda el área de estudio siguiendo un sistema de transectos.

Una vez localizada una tropa contábamos sus integrantes, determinando el sexo y la edad de cada individuo. Este conteo se realizaba repetidamente hasta obtener consistencia en los datos. Finalmente, se marcaba el punto donde se localizaba la tropa utilizando un GPS para referencias futuras sobre la disposición espacial de los grupos. El mismo procedimiento se realizaba con todas las tropas detectadas, incluso si ya habían sido encontradas y descritas previamente.

En estudios anteriores (Crockett, 1985), "tropa" fue definida como una asociación bisexual con sus crías; sin embargo, en nuestro estudio, ya que no determinamos la paternidad de los juveniles e infantes, consideramos una "tropa" como cualquier asociación bisexual, con o sin descendientes.

El tamaño corporal fue la principal característica para distinguir entre infantes, juveniles, subadultos y adultos. Sin embargo, se utilizaron otras características físicas como el color del pelaje, desarrollo de los senos y genitales en las hembras, el tamaño de la garganta y abundancia del pelaje de la barbilla en machos. Aspectos del comportamiento como el grado de afiliación con las hembras, habilidades locomotoras, participación en el juego y participación en los coros grupales, fueron también importantes para determinar la categoría etaria de los individuos (Rudran, 1979; Sekulic, 1982; Crockett *et al*., 1987). El sexo fue, por lo general, determinado sin dificultad en aulladores adultos. En juveniles fue más difícil ya que el escroto, no totalmente desarrollado, de los machos juveniles, puede confundirse fácilmente con el sobresaliente clítoris de las hembras. En la mayor parte de los casos pudimos reconocer la identidad de la tropa por su composición, edad y sexo de los miembros, el área donde fue localizada y, en algunos casos, gracias a marcas como cicatrices o manchas permanentes que poseían algunos individuos.

Análisis de los datos

Los datos de este estudio se discuten en conjunto con los compilados por Rudran y Fernández-Duque (2003), comprendiendo los de estudios realizados previamente con la misma población entre 1969 y 1999. Esta detallada y extensa información fue la guía principal de comparación de nuestra discusión. Enfocamos nuestro análisis en el tamaño poblacional, tamaño promedio grupal y composición edad-sexo, densidad absoluta, proporción de tropas uni-macho-multi-macho, proporción de hembras adultas por macho adulto y proporción de individuos inmaduros por hembra adulta. Utilizamos pruebas *t* para comparar el tamaño y composición de las tropas uni-macho y multi-macho, y la proporción de inmaduros por hembra adulta entre los períodos de crecimiento y decrecimiento de la población. Otras variables las examinamos de manera descriptiva y en comparación a los datos reportados en estudios anteriores.

Resultados

A finales de 2011 y principios de 2012, la población estimada en la zona de estudio fue de 67 aulladores, distribuidos en diez tropas con un promedio de 6,7 ± 3,9 individuos por tropa (rango: 2-13; tabla 1). En total registramos 39 adultos, 56% machos y 44% hembras, 28 inmaduros, 64% machos y 25% hembras, y 11% de infantes de sexo indeterminado. La proporción de individuos inmaduros (28), incluyendo juveniles e infantes, por hembra adulta (22), fue de 1,3 (rango: 0-2) y la proporción de hembras adultas por macho adulto (17) fue de 1,3 (rango: 1-2). La densidad absoluta de aulladores la estimamos en 29,1 ind/km^2.

En la población, seis de las tropas (60%) poseían solo un macho adulto (i.e. uni-macho) y cuatro (40%) fueron multi-macho, con 2 o 3 machos ($\bar{x}$ = 2,8 ± 0,5). Las tropas multi-macho estaban conformadas en promedio por 10,8 ± 2,6 individuos, y fueron significativamente mayores que las tropas uni-macho con un promedio de 4 ± 1,4 individuos por tropa (t: 5,93, g.l. = 8, $p < 0,001$).

La población total de individuos sexados consistió en 35 machos y 29 hembras; sin embargo, al considerar la categoría etaria, las hembras fueron

más abundantes entre los adultos (22 *vs.* 17) y los machos entre los subadultos y juveniles (18 *vs.* 7; tabla 1). Las tropas multi-macho poseían un mayor número de hembras adultas que las tropas uni-macho ($\bar{x}$= 3,25 ± 0,96 *vs.* $\bar{x}$ = 1,50 ± 0,55; t= 0,98, g.l.= 9, p 0,026); y un mayor número de machos subadultos ($\bar{x}$= 2,00 ± 1,15 *vs.* $\bar{x}$= 0,17 ± 0,41; t= 0,96, g.l.= 9, p 0,045).

Discusión y conclusiones

La población de aulladores de Masaguaral ha experimentado períodos de crecimiento, estabilidad y declive a lo largo de treinta años, entre 1969 y 1999. En el área de estudio, la población alcanzó un máximo de 349 individuos y una densidad de 223 ind/km^2 en 1989 (Rudran y Fernández-Duque, 2003). A partir de 1990 la población comenzó a disminuir a una tasa promedio que fluctuó entre 1 y 5% por año (Rudran y Fernández-Duque, 2003). En 1999, la población se había reducido a 90 aulladores, un cuarto de su tamaño máximo, en tan solo diez años. El escenario actual indica que el tamaño poblacional continúo disminuyendo. Estimamos que, desde el censo de 1999 hasta 2011, la población disminuyó a una tasa de 2,8% por año y actualmente posee 67 individuos, una reducción del 33,7% con respecto a 1999.

La reducción del tamaño total de la población vino acompañada de una disminución en el número de tropas, de 15 en 1999 a 10 en 2011-2012. La mayoría de las últimas estuvo conformada por solo un macho dominante (i.e. uni-macho), una o dos hembras adultas y un número variable de inmaduros (tabla 1). La preponderancia de tropas uni-macho, cuando la densidad de individuos es baja, ha sido característica de esta población y de otras especies de *Alouatta* (Ostro *et al*., 2001; Rudran y Fernández-Duque, 2003). En poblaciones pequeñas, en lugares donde existe disponibilidad de ambientes adecuados, las ventajas reproductivas que gana un macho al monopolizar una tropa superan los costos implicados en la dispersión fuera de su tropa natal, y por lo tanto se favorece la formación de estructuras sociales uni-macho (Pope, 1998). Por otro lado, se ha propuesto que la formación de tropas uni-macho en el mono aullador rojo favorece el crecimiento rápido de las poblaciones después de un período crítico (Rudran y Fernández-Duque, 2003).

En el 2011, el número total de hembras en la población, considerando todas las edades, fue menor al reportado en 1999 (29 *vs*. 55 ind), mientras que el número de machos fue igual, 35 individuos. La disminución en el número de hembras fue evidente entre los adultos y juveniles al comparar los datos presentes con los del año 1990. Entre los adultos, a pesar de que se mantuvo la dominancia de las hembras en el 2011 (22 hembras *vs*. 17 machos), su número ha decrecido progresivamente de 110 hembras adultas en 1991 a 22 en 2011. Esto implica una disminución promedio estimada de 4,0% por año. En el mono aullador rojo el número de hembras reproductivas limita el tamaño de las tropas, determina los procesos de fusión y fisión de grupos, y en consecuencia influye en la dinámica de crecimiento poblacional (Janson y Crockett, 2000; Mandujano y Escobedo-Morales, 2008; Blomquist *et al*., 2009).

Entre los juveniles también existieron diferencias importantes en la proporción de hembras (2) por macho (9), de 1,1 en 1999 a 0,2 en 2011. La baja proporción de hembras por macho entre los inmaduros podría resultar eventualmente en la disminución de la tasa de reclutamiento y en consecuencia de la tasa de nacimientos de la población (Rudran y Fernández-Duque, 2003), contribuyendo eventualmente a un colapso.

El número de inmaduros presentes en una población en un momento determinado es el resultado de las fluctuaciones históricas de sus parámetros poblacionales, natalidad, mortalidad, dispersión, supervivencia y fertilidad (Crockett, 1985). La proporción de individuos inmaduros por hembra adulta se ha utilizado como un indicador de estabilidad en poblaciones de *Alouatta* (Fedigan, 1986; Carrera-Sánchez *et al*., 2003; Van Belle *et al*., 2005). Una población de aulladores considerada estable debe tener una relación mínima de 1 individuo inmaduro por cada hembra adulta (Clarke *et al*., 2002). En Masaguaral registramos 1,3 inmaduros (subadultos + juveniles + infantes) por hembra adulta en el 2011 (tabla 1). A pesar de que esta cifra está por encima de la estimada para poblaciones estables, la ausencia de infantes en el 80% de las tropas podría indicar que el potencial reproductivo de la población es limitado (Estrada *et al*., 2002). Sin embargo, no podemos descartar que la ausencia de infantes se deba a un efecto estacional. En estudios anteriores la mayor proporción de nacimientos

de esta población (63%) ocurrió durante la temporada de sequía, principalmente entre febrero y abril (Crockett y Rudran, 1987a), meses que no fueron muestreados durante nuestro estudio. No obstante, la posible estacionalidad anual de los nacimientos no debería afectar la distribución de edades (inmaduros: adultos) de una población, si permanecen invariables la proporción de sexos al nacer y la tasa de nacimiento respecto a la edad (Lotka, 1922). Ya que no tenemos evidencia de lo contrario, no consideramos que nuestra estimación de inmaduros por hembra adulta se vea afectada por la posible estacionalidad de los partos.

El número actual de inmaduros por hembra adulta (1,3) se asemeja al reportado entre los años 1991 y 1999 ($\bar{x}$= 1,55 ± 0,31), cuando la población estaba en descenso (Rudran y Fernandez-Duque, 2003). Durante ese período el número de inmaduros por hembra adulta fue significativamente menor al reportado entre los años 1970 y 1990 ($\bar{x}$= 1,81 ± 0,14), cuando la población estaba en su etapa de crecimiento y estabilidad (prueba *t* de dos colas, *t*= 2.31, p-valor= 0.04).

Encontramos una correlación positiva, marginalmente significativa, entre el número de inmaduros por hembra adulta y la densidad poblacional entre 1970 y el presente estudio (figura 2; correlación de Pearson, g.l. = 21, *p*-valor= 0.07). Esta relación sugiere que el aumento proporcional de progenie por hembra adulta, cuando la densidad de individuos es alta, puede ser la manifestación de un efecto positivo relacionado a la densidad.

Es evidente que la población de monos aulladores rojos de Masaguaral no se ha recuperado en los diez años que han pasado desde 1999. La baja proporción de hembras inmaduras en la población y la ausencia de infantes en la mayoría de las tropas sugieren que la población es aún vulnerable y que su capacidad de crecimiento actual es limitada. Por lo tanto, nuestros resultados no apoyan las predicciones de Rudran y Fernández-Duque (2003) quienes, basados en el incremento del número de nacimientos observados en los censos anteriores a 1999, sugirieron que la población de Masaguaral podría estar recuperándose. No obstante, la preponderancia de tropas con un solo macho, la mayor proporción de hembras entre los adultos y un favorable número de inmaduros por hembra adulta sugiere que la población mantiene su capacidad de recuperación.

Las razones que subyacen a la disminución continua y prolongada que ha sufrido la población desde el año 1990 van más allá de los objetivos de este estudio. Sin embargo, podemos descartar que el deterioro o pérdida de su hábitat haya sido la causa de esta disminución. A través de fotografías aéreas de Masaguaral se conoce que, desde 1972 el hábitat disponible para los aulladores mejoró debido al control de incendios y los cambios en los patrones de drenaje local, lo que ha resultado en un aumento de la vegetación leñosa utilizada por ellos (Norconk *et al*., 1996). Este incremento en la vegetación boscosa del fundo ha continuado hasta el prestente (obs. pers.). De la misma manera, no consideramos que la disminución progresiva del tamaño poblacional ha sido el resultado de la cacería, ya que en Masaguaral, como reserva privada, existe un estricto control de esta actividad (obs. pers.).

Es posible que el efecto de procesos climáticos estocásticos como El Niño pudieran haber influenciado el crecimiento poblacional entre 1970 y 1990 (Urbani, 2008, en revisión); sin embargo, no tenemos evidencia de que esto esté relacionado con la disminución progresiva de la población estudiada después de 1990. La población del periquito mastrantero (*Forpus passerinus*) que ha sido estudiada en Masaguaral ininterrumpidamente desde 1988 no sufrió disminución alguna entre 1988 y 1999 (Sandercock y Beissinger, 2002). Igualmente, desconocemos la influencia de posibles procesos epidémicos que pudieran haber causado el descenso de la población desde los años noventa.

Para futuros estudios sugerimos incluir la población de mono aullador rojo que ocupa el bosque de galería ubicado en el sector este del hato Masaguaral, la cual ha sido estudiada en paralelo a la población del bajío entre 1972 y 1983 (Neville, 1972; Crockett, 1984; Crockett, 1985). Por su cercanía geográfica y las diferencias intrínsecas entre el bosque de bajío y bosque de galería, la comparación de las dinámicas poblacionales de mono aullador rojo entre ambos hábitats podría ayudar a entender los factores que influyen en el crecimiento poblacional a una escala local.

Los estudios a largo plazo de poblaciones de vertebrados terrestres han cobrado particular importancia en las últimas décadas debido a las consecuencias que, entendemos, el cambio climático puede ocasionarles. Por lo tanto, es valioso disponer de un registro continuo de la dinámica poblacional

de una especie de primate tropical a lo largo de treinta años. Esto nos permite entender el estado actual de la población a partir de una "imagen" en un momento determinado y hacer predicciones sobre su tendencia futura. Es de gran interés continuar el estudio de la población de araguatos en el hato Masaguaral ya que este tipo de estudios es necesario para la toma de decisiones informadas para dirigir los esfuerzos de conservación.

Agradecimientos

Agradecemos a la familia Blohm, pues gracias a su ávido interés por la conservación permitieron la realización de este estudio dentro de su increíble hato Masaguaral. Especialmente agradecemos a José Gregorio Acosta por su apoyo durante todo el trabajo de campo. Muchas gracias a Rudy Rudran, Carolyn Crockett y Bernardo Urbani por su valiosa contribución con fuentes bibliográficas y datos inéditos que fueron de gran ayuda para completar este estudio.

Referencias

AGORAMOORTHY, G. (1992). "Adoption in free-ranging red howler monkeys, *Alouatta seniculus* of Venezuela". *Primates*, 33: 551-555.

AGORAMOORTHY, G. y Rudran, R. (1995). "Infanticide by adult and subadult males in free-ranging red howler monkeys, *Alouatta seniculus*, in Venezuela". *Ethology*, 99: 75-88.

BLOMQUIST, G. E.; Kowalewski, M. M. y Leigh, S. R. (2009). "Demographic and morphological perspectives on life history evolution and conservation of New World monkeys". *South american primates*: 117-138. Springer. Nueva York, EE. UU.

CARRERA-SÁNCHEZ, E.; Medel-Palacios, G. y Rodríguez-Luna, E. (2003). "Estudio poblacional de monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana)* en la isla Agaltepec, Veracruz, México". *Neotropical Primates*, 11: 176-180.

CHAPMAN, C. A.; Struhsaker, T. T.; Skorupa, J. P.; Snaith, T. V. y Rothman, J. M. (2010). "Understanding long-term primate community dynamics: implications of forest change". *Ecological Applications*, 20: 179-191.

CLARKE, M. R.; Collins, D. A. y Zucker, E.L. (2002). "Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica". *International Journal of Primatology*, 23: 365-381.

CROCKETT, C. M. y Sekulic, R. (1982). "Gestation length in red howler monkeys". *American Journal of Primatology*, 3: 291-294.

CROCKETT, C. M. (1984). "Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition". En: *Female primates: studies by women primatologists*. (Small, M., ed.): 159-173. Alan, R. Liss. Nueva York, EE. UU.

———— (1985). "Population studies of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*)". *National Geographic Research*, 1(2): 264-273.

———— (1996). "The relation between red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop size and population growth in two habitats". En: *Adaptive radiations of neotropical primates.* (Norconk, M.; Rosenberger, A. y Garber, P., eds.): 489-510. Springer US.

CROCKETT, C. M.; Eisenberg, J. F.; Smuts, B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W. y Struhsaker, T. T. (1987). "Howlers: variations in group size and demography". *Primate societies*: 54-68.

CROCKETT, C. M. y Pope, T. R. (1993). "Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys". En*: Juvenile primates: life history, development and behavior.* (Pereira, M. E. y Fairbanks, L. A., eds.): 104-118. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.

CROCKETT, C. M. y Rudran, R. (1987a). "Red howler monkey birth data I: Seasonal variation". *American Journal of Primatology*, 13: 347-368.

———— (1987b). "Red howler monkey birth data II: Interannual, habitat, and sex comparisons". *American Journal of Primatology*, 13: 369-384.

ESTRADA, A.; Mendoza, A.; Castellanos, L.; Pacheco, R.; Van Belle, S.; García, Y. y Muñoz, D. (2002). "Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico". *American Journal of Primatology*, 58: 45-55.

FEDIGAN, L. (1986). "Demographic trends in the *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus* populations of Santa Rosa National Park, Costa Rica". *Primate Ecology and Conservation*, 2: 287-293.

CAROLYN, M. C. y Janson, C. H. (2000). "Infanticide in red howlers: female group size, male membership, and a possible link to folivory". En: *Infanticide by males and its implications.* (Van Schaik, C. P. y Janson, C. H., eds.): 75-98. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

KÖEPPEN, W. (1948). *Climatología. Con un estudio de los climas de la Tierra*. Fondo de Cultura Económica. México. 478 pp.

LOTKA, A. J. (1922). "The stability of the normal age distribution". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 8: 339-345.

MANDUJANO, S. y Escobedo-Morales, L. A. (2008). "Population viability analysis of howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, Mexico". *Tropical Conservation Science*, 1: 43-62.

MIRANDA, J.; Bernardi, I. P.; Moro-Rios, R. F. y Passos, F. C. (2006). "Three years on demography of a group of *Alouatta guariba clamitans* Cabrera (primates: Atelidae): Growth and fragmentation". *Revista brasileira de zoologia*, 23: 703-706.

NEVILLE, M. K. (1972). "The population structure of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Trinidad and Venezuela". *Folia Primatologica*, 17: 56-86.

NORCONK, M. A.; Rosenberger, A. L. y Garber, P. A. (eds.). (1996). *Adaptive radiations of neotropical primates*. Plenum Press. Nueva York. 491 pp.

OSTRO, L. E.; Silver, S. C.; Koontz, F. W.; Horwich, R. H. y Brockett, R. (2001). "Shifts in social structure of black howler (*Alouatta pigra*) groups associated with natural and experimental variation in population density". *International Journal of Primatology*, 22: 733-748.

POPE, T. R. (1990). "The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers". *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 439-446.

———— (1992). "The influence of dispersal patterns and mating systems on genetic differentiation within and between populations of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*)". *Evolution*, 46: 1112-1128.

———— (1998). "Effects of demographic change on group kin structure and gene dynamics of populations of red howling monkeys". *Journal of mammalogy*: 692-712.

RUDRAN, R. (1979). "The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela". En: *Vertebrate ecology in the northern neotropics.* (Eisenberg, J. F., ed.)*:* 107-126. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., EE. UU.

RUDRAN, R. y Fernández-Duque, E. (2003). "Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela". *International Journal of Primatology*, 24: 925-947.

SANDERCOCK, B. K. y Beissinger, S. R. (2002). "Estimating rates of population change for a neotropical parrot with ratio, mark-recapture and matrix methods". *Journal of Applied Statistics*, 29: 589-607.

SEKULIC, R. (1982). "Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four red howler *Alouatta seniculus* troops". *Folia primatologica*, 39: 22-48.

———— (1983). "The effect of female call on male howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*)". *International Journal of Primatology*, 4: 291-305.

THORINGTON, R. W. Jr.; Rudran, R. y Mack, D. (1979). "Sexual dimorphism of *Alouatta seniculus* and observations on capture techniques". En: *Vertebrate ecology in the northern neotropics.* (Eisenberg, J. F., ed.): 97-106. Washington, D. C., EE. UU.

TROTH, R. G. (1979). "Vegetational types on a ranch in the Central Llanos of Venezuela". En: *Vertebrate ecology in the northern neotropics.* (Eisenberg, J.F., ed.): 17-30. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C., EE. UU.

URBANI, B. (2008). "Red howler monkey demography: implications for understanding primate life history". En: *Primate eye.* (Book of abstracts of the XXII Congress of the International Primatological Society), 96 (edición especial): 89.

VAN BELLE, S.; Estrada, A.; Hall, N. y Street, N. M. (2005). "Cambios demográficos en poblaciones del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) como consecuencia de la fragmentación del hábitat". *Universidad y Ciencia*, 2: 1-9.

Figuras y tabla

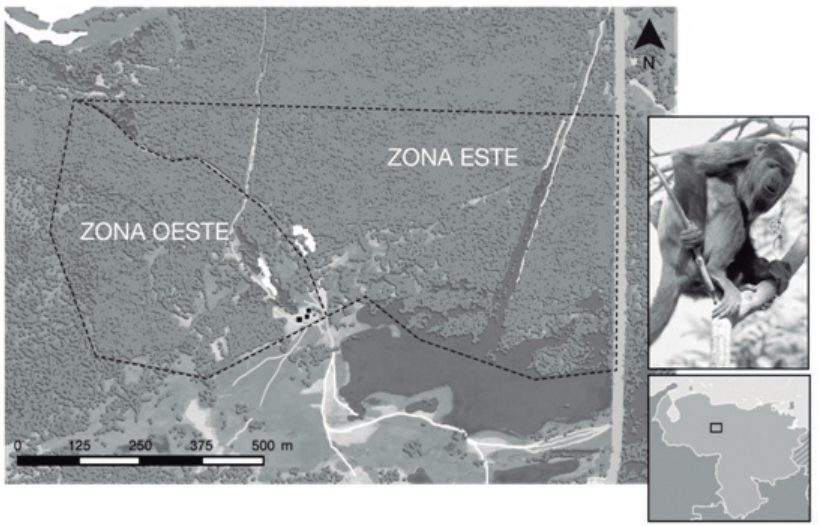


Figura 1. Vista aérea del área de estudio en el hato Masaguaral, ubicado en la región de los Llanos Centrales de Venezuela.

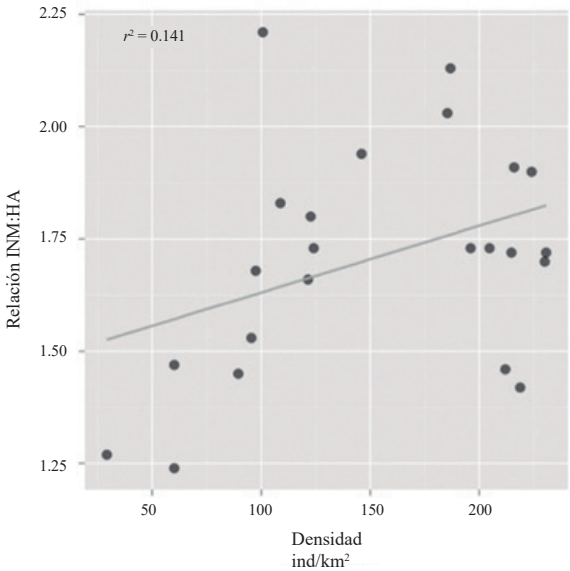


Figura 2. Relación de individuos inmaduros (subadultos + juveniles + infantes) por hembra adulta (INM:HA) a la densidad de aulladores rojos entre los años 1970 y 2011 en el hato Masaguaral (Correlación de Pearson, g.l. = 21, *p*-valor= 0.07). Datos tomados de Rudran y Fernández-Duque (2003) y de este estudio.

Tabla 1. Composición edad-sexo de las tropas censadas en el área de estudio en el hato Masaguaral (2011-2012). T.G: tamaño de grupo; HA:MA número de hembras adultas por macho adulto; INM : HA número de inmaduros por hembra adulta; N/I: sexo no identificado.

Tropa #	Adultos		Subadultos		Juveniles		Infantes		T.G	HA:MA	INM:HA
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	N/I	N/I			
TROPAS MULTI-MACHO											
1	3	4	3	0	2	1	0	0	13	1.33	1.50
2	2	2	1	0	0	1	0	1	7	1.00	1.50
3	3	4	3	1	1	0	0	0	12	1.33	1.25
4	3	3	1	0	3	0	0	1	11	1.00	1.67
Promedio multi-macho	2.8 ± 0.5	3.3 ± 0.1	2 ± 1.2	0.3 ± 0.5	1.5 ± 1.3	0.5 ± 0.6	0	0.5 ± 0.6	10.8 ± 2.6		
TROPAS UNI-MACHO											
5	1	2	0	1	2	0	0	0	6	2.00	1.50
6	1	1	0	0	0	0	1	0	3	1.00	1.00
7	1	2	0	1	0	0	0	0	4	2.00	0.50
8	1	1	0	1	1	0	0	0	4	1.00	2.00
9	1	2	1	1	0	0	0	0	5	2.00	1.00
10	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1.00	0.00
Promedio uni-macho	1 ± 0	1.5 ± 0.5	0.2 ± 0.4	0.7 ± 0.5	0.5 ± 0.8	0	0.2 ± 0.4	0 ± 0	4 ± 1.4	-	-
Total	17	22	9	5	9	2	1	2	67	1.3	1.3

Alejandra Aponte-Fernandes
Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / alejandra.aponte.fernandes@gmail.com.

Carlos Bosque
Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / carlosb@usb.ve.

Aponte-Fernandes, A. & Bosque, C. (2019). Cambios demográficos temporales de una población de araguatos (*Alouatta arctoidea*) en los llanos venezolanos. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 127-144.

El águila harpía (*Harpia harpyja*): Especie centinela de primates en la Reserva Forestal de Imataca

Pilar Alexánder Blanco Márquez
Blas Chacares

Resumen

El águila harpía (*Harpia harpyja*) es el ave rapaz de mayor tamaño que se localiza en los bosques húmedos neotropicales y que actualmente se encuentra en peligro crítico de extinción. El área de estudio se ubica en la Reserva Forestal de Imataca. Se recolectaron, analizaron e identificaron los restos de las presas consumidas y las egagrópilas ubicadas en los árboles nido. Se pudieron identificar 808 individuos, donde: *Alouatta macconnelli* representó el 74% de la dieta en términos de número de individuos; mientras que otras cinco especies de primates componen el 26%; dentro de ellas se identificaron: *Cebus olivaceus* 18%; *Pithecia pithecia* 7% y *Aotus trivirgatus* 1%. *Alouatta macconnelli* también representó 1.258 kg de carne consumida por las harpías, el 77% de la masa corporal de las presas de primates en la dieta de esta ave. Estas águilas son un depredador especialista en primates: Amplitud de Nicho Trófico BSTA= 0.347. En conclusión, se da a conocer el papel que juega el águila harpía en la dinámica de los bosques tropicales y el rol que desempeña como detective del paisaje y especie centinela para indicar la estabilidad de las poblaciones de primates dentro del rango hogareño en los ecosistemas donde habita; así como también el papel que juega, a través de su comportamiento de depredación, en relación con el comportamiento social y organización de los primates.

Palabras claves: Bosques, egagrópila, depredador, dieta, ecosistemas.

The Harpy Eagle (*Harpia harpyja*): Sentinel of Primates in the Imataca Forest Reserve

Abstract

Harpy Eagles (*Harpia harpyja*) are the largest raptors of the Neotropical rain forests, as well as critical endangered species. The study area is located in the southeaster part of Imataca Forest Reserve in the Venezuelan Guayana. We collected, analyzed, and identified remains of eaten preys, and pellets found on eagle's nested trees. We identified 808 individuals, where *Alouatta macconnelli* represented 74% of the eagle´s diet in terms on number of individuals; while other 5 primate species represent the remaining 26% (*Cebus olivaceus* 18%; *Pithecia pithecia* 7% and *Aotus trivirgatus* 1%). *Alouatta macconnelli* also represented 1.258 kg of the total consumed meat, and 77% of the body biomass of primate preys in the eagle's diet. These eagles are specialized predators of primates: Diet Niche Breadth BSTA= 0.347. In sum, the role that harpy eagles played on tropical forest dynamics, and its role as "landscape detectives" serve as "sentinel species" for indicating primate populations stability inside the home range in the ecosystems where they live. Harpy eagles, predation also seems to impact on the primate social behavior and organization.

Keywords: Forest, pellets, predators, diet, ecosystems.

Introducción

El águila harpía (*Harpia harpyja*, Linneo, 1878) está considerado como el más poderoso de los rapaces del mundo y el águila más grande de América. Se encuentra distribuida en todos aquellos ecosistemas selváticos del Neotrópico (Sick, 1997), desde el extremo sur de México hasta el norte de Argentina, en forma discontinua, pero ha desaparecido en algunas áreas de su distribución histórica (Rettig, 1977; Phels y Meyer de Schaltense, 1979; Hilty y Brown, 1986; Álvarez-Cordero, 1996). En Venezuela tiene dos áreas de distribución: al norte del río Orinoco (estados Aragua, Carabobo, Miranda, Distrito Federal, Zulia, Delta Amacuro y Monagas) y al sur del río Orinoco en las selvas poco intervenidas de la Cuenca Amazónica de los estados Bolívar y Amazonas (Álvarez-Cordero, 1996; Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008; Blanco, 2009; Urbani *et al.*, 2012). Tiene preferencia por grandes extensiones de selva densa, con altitudes comprendidas hasta los 800 msnm aproximadamente, con una pluviosidad mayor a 2.000 mm al año; en ocasiones puede anidar en selvas parcialmente taladas y puede cazar en bosques abiertos y zonas agrícolas (Álvarez-Cordero, 1996; Blanco, 2007). Se alimenta principalmente de mamíferos arbóreos como perezosos y primates, entre otros mamíferos, aves y reptiles, tanto arborícolas como terrestres (Fowler y Cope, 1964; Rettig, 1978; Eason, 1989; Álvarez-Cordero, 1996; Martínez *et al.*, 1996; Touchton *et al.*, 2002; Aguiar-Silva, 2007; Piana, 2007; Benchimol y Venticinque, 2010; Seymour *et al.*, 2010; Lenz y Reis, 2011; Rotenberg *et al.*, 2012; Aguiar *et al.*, 2014).

El avance de la frontera del desarrollo que cambia el uso de los bosques bajo protección (Álvarez y Ellis, 1994; Álvarez-Cordero, 1996; Blanco, 2007, 2009; Blanco y Álvarez, 2009) ha originado la pérdida de las águilas

y sus territorios. En términos generales, el uso actual de la tierra en la Reserva Forestal de Imataca está relacionado con la agricultura de conuco (principalmente la siembra de raíces y tubérculos, maíz y árboles frutales) y con la producción ganadera en forma extensiva; ambas constituyen las actividades productoras, de mayor importancia e impacto en el área, que han impulsado la fragmentación y pérdida de cobertura boscosa (Álvarez-Cordero, 1996; Berroterán, 2003; Figueroa, 2006; Graterol, 2006; Blanco, 2007, 2009; Blanco y Álvarez, 2009). Otra actividad que afecta a las águilas y sus territorios es la explotación maderera. Esta consiste fundamentalmente en el aprovechamiento del recurso maderable, o la implementación de plantaciones silvícolas. Los impactos de esta actividad dependen del sistema de explotación empleado, de la tasa de deforestación y de la fragmentación del bosque ocacionada (Ochoa, 1997; Berroterán, 2003; Figueroa, 2006, Graterol, 2006). La cacería representa una actividad importante que sustenta el consumo de proteína animal para las poblaciones de criollos e indígenas, aunque en los últimos años ha experimentado una creciente transformación hacia el comercio ilegal de productos y subproductos de la fauna silvestre con centros poblados y ciudades (Bisbal, 1994; Berroterán, 2003; Figueroa, 2006). En el caso de la minería, los costos ambientales son extremadamente altos y están asociados con deforestación, contaminación y alteración de ecosistemas, agotamiento de recursos naturales, pérdida de biodiversidad y modificación de los patrones socioculturales de los pobladores locales (Álvarez-Cordero, 1996; Berroterán, 2003; Figueroa, 2006; Graterol, 2006; Blanco, 2007, 2009; Blanco y Álvarez, 2009; Vilanova *et al*., 2010).

La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) cataloga al águila harpía como especie Casi Amenazada (IUCN, 2014). En Venezuela se declara como especie Vedada para la Caza y en Peligro de Extinción, según los Decretos (República de Venezuela 1996ª, 1996ᵇ); y el *Libro rojo de la fauna venezolana* la considera una especie Vulnerable (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008). En el presente trabajo se dan a conocer los datos recopilados durante diez años (2003-2013) sobre la caracterización de la dieta del águila harpía en la Reserva Forestal de Imataca, tomando en cuenta específicamente la recolección, identificación y clasificación

de restos de primates colectados en 25 nidos registrados. Igualmente se brindan datos sobre las actividades de depredación que permiten evaluar diferentes aspectos del comportamiento depredador del águila harpía, incluyendo la selección de presas y su impacto ecológico.

Materiales y métodos

Área de estudio

La Reserva Forestal de Imataca se encuentra ubicada al extremo nororiental de la Guayana venezolana (figura 1A) y ocupa una superficie total de 3.203.250 ha (estados Bolívar y Delta Amacuro), que representan 3,5% del territorio venezolano (MARNR, 1992). Las altitudes varían desde 120 msnm, en los sectores intermontanos, hasta 1.000 msnm, en la Altiplanicie de Nuria. Otras formaciones orográficas de importancia son la Serranía de Imataca y las estribaciones septentrionales de la Sierra de Lema. No obstante, la mayor superficie se ubica por debajo de los 600 msnm, donde predominan paisajes fisiográficos conformados por relieves en penillanuras asociados con bosques ombrófilos altos siempreverdes y semideciduos (Huber y Alarcón, 1988), con alturas de dosel que alcanzan los 35-40 m y coberturas que superan el 50% (Rodríguez, 1987); además de sabanas arbustivas y chaparrales (Ochoa, 1995, 1997). El clima es tropical húmedo, con una precipitación media anual de 1.631 mm, y la temperatura media anual es de 25ºC.

La Reserva Forestal de Imataca posee una gran riqueza natural y cultural. En ella se conjuga una gran diversidad de ecosistemas, recursos forestales y minerales, con la presencia de varios actores, entre ellos: mineros, forestales, ganaderos, agropecuarios e indígenas (Berroterán, 2003; Figueroa, 2006). De acuerdo al Centro de Investigación Antropológica de la Universidad de Guayana (CIAG, 2000), en las diferentes zonas de la Reserva Forestal de Imataca existen áreas mixtas de poblados indígenas, con presencia de mineros, pequeños productores agropecuarios y explotadores madereros. Estos actores se distinguen como: a) primarios: indígenas y pequeños productores agropecuarios (indígenas genéricos) con arraigo histórico y cultural con los

recursos de Imataca; b) secundarios y periféricos: relativamente recientes sin adscripción étnica y sin arraigo histórico-cultural, principalmente por la extracción de recursos forestales madereros y mineros, y por las concesiones forestales y mineras de mediana y gran escala.

Según (Berroterán, 2003; Figueroa, 2006; Ramírez, 2011), la población humana en la Reserva Forestal de Imataca se identifica de acuerdo al uso de la tierra: a) poblados indígenas (Warao, Kariña, Pemón, Akawaio, Arawaco, Sanema y otros) con identidad étnica y organización socioeconómica definida, con una ocupación ancestral y uso de los recursos en la reserva, de los cuales dependen para su reproducción sociocultural. Esto incluye la vivienda, sitios sagrados y los usos tradicionales como la caza, pesca, agricultura, explotación maderera y no maderera; b) pequeños productores agricultores, sin identificación étnica pero con matrices culturales y patrones de uso de la tierra parecidos a los grupos indígenas, que practican la agricultura de pequeña a mediana escala, así como la explotación de recursos madereros y no madereros, tanto para el autoconsumo como para el mercado; c) concesionarios forestales que explotan bosques naturales o plantaciones y cuyos impactos dependen del sistema de explotación, tasa de deforestación y fragmentación del bosque; d) mineros, desde el pequeño minero que trabaja a destajo (saquero), como el batero, hasta los industriales de compañías nacionales y transnacionales.

Recolección de datos

Basados en los datos obtenidos por Álvarez-Cordero (1996) sobre registros de presas e investigaciones previas en la principal área de estudio del águila harpía en Venezuela, como lo es la Reserva Forestal de Imataca, se combinaron datos no publicados, observaciones propias y de observadores locales entrenados para el monitoreo de las águilas.

Se colectaron e identificaron restos de animales depredados por el águila harpía en las prospecciones a cada nido registrado (2003-2013), seleccionando para este trabajo solamente los hallazgos de primates. El muestreo consistió en la búsqueda de osamentas completas y fragmentos (cráneos y mandíbulas), restos osteológicos completos y fragmentos (columna verte-

bral, húmero, radio, cúbito, fémur, tibia, peroné, costillas, clavículas) y las egagrópilas (que contienen restos no digeridos de las presas consumidas, principalmente pelos, dientes, uñas y plumas) eliminadas por las águilas adultas, juveniles y pichones luego de haber consumido sus presas (figura 1B). Todo este material fue recolectado en la plataforma del nido, en la base de los árboles-nido o en árboles que sirven de posaderos de alimentación temporal, tanto de individuos adultos como de juveniles. También gran parte del material fue recopilado al subir con técnicas de arboriescalada a la plataforma de los nidos o cuando esta se derrumbaba y caía al sustrato del bosque, lo que permitía muestrearlos en su totalidad. Se realizaron observaciones directas de comportamiento de cacería a grupos de primates que se encontraban dentro del territorio de varias parejas de harpías. Igualmente, fue posible visualizar águilas adultas suministrando presas frescas a los pichones en los nidos, y observar e identificar a la especie predada directamente en la plataforma del nido; en ocasiones, cuando estos restos caían al suelo, se colectaban.

Fue posible identificar muestras a nivel de especie con la ayuda de bibliografía de referencia (Husson, 1978; Emmons y Feer, 1997; Linares, 1998), manuales con contenido osteológico (Olsen, 1982; Soini y Soini, 1982; Peinado *et al.*, 2009; Defler, 2010), fotografías y material de referencia en el Museo de la Estación Biológica Rancho Grande (MPPA) y en el banco de huesos del Campamento Base del Programa de Conservación del Águila Harpía, en la población de El Palmar, municipio Padre Pedro Chein, estado Bolívar, Venezuela, que proporcionaron gran parte de la guía útil para la identificación de los elementos craneales y postcraneales, huesos largos y características dentarias. Los fragmentos de restos óseos se ensamblaron siguiendo un procedimiento de descarte para determinar el número mínimo de ejemplares de los diferentes grupos taxonómicos presentes en la muestra de cada nido. En muchos casos se utilizó el número de pelvis para identificar y cuantificar la presencia de primates y diferenciarlos de otros mamíferos arbóreos.

El número de presas de cada nido fue estimado a partir de los restos colectados. Los datos expresados en números de animales cazados se transformaron en unidades de biomasa y se multiplicaron por el peso

promedio de cada especie, obtenido a partir de la literatura disponible (Bisbal, 1994; Emmons y Feer, 1997; Ochoa, 1995; Álvarez-Cordero, 1996; Linares, 1998); es decir, se estimaron las masas corporales de las familias de primates identificadas y fueron representadas por el peso medio de un adulto y la ocurrencia (número de veces que las especies presa se encontró como un porcentaje de todas las especies incluidas en la muestra), y se utilizó para estimar la Amplitud del Nicho Trófico. Las presas fueron clasificadas por el hábito locomotor (arbóreas o terrestres), y por los hábitos alimenticios (carnívoro, frugívoro, folívoro, insectívoro, omnívoro) (Emmons y Feer, 1997; Linares, 1998). La distribución geográfica y la taxonomía de las especies presa se basaron en los registros reportados por Bisbal (1994), Ochoa (1995, 1997), Álvarez-Cordero (1996), Linares (1998), Rodríguez y Rojas-Suárez (2008) y Defler (2010). Se determinó la presencia y abundancia de presas entre los bosques primarios, secundarios y fragmentados dentro del rango hogareño de diferentes parejas, para determinar la similitud entre las comunidades de primates y las acciones de depredación. Se examinó el estado de conservación de cada especie de primate depredado en la Lista Roja de la UICN de Especies Amenazadas (UICN 2014). Se analizó la Amplitud de Nicho Trófico mediante el Índice Estandarizado Levins (Krebs, 1999): Bsta= (B-1) / (n-1). Los valores del Índice Estandarizado Levins (BSTA) oscilan entre 0 (mínima amplitud del nicho y, en consecuencia, la selectividad es máxima) y 1 (máxima amplitud del nicho, la selectividad es mínima).

Resultados

En total, durante 10 años de evaluación, se colectaron 955 restos de presa de primates en 25 nidos; los cuales fueron: huesos completos, fragmentos óseos y restos parcialmente consumidos (n= 925) 97%, y egagrópilas (n= 30) 3%. Del total de restos encontrados se pudieron identificar 808 individuos (85%). Los monos araguatos (*Alouatta macconnelli*) representaron el 74% de la dieta en términos de número de individuos (n= 599), mientras que otras cinco especies de primates componen el 26% de los individuos; dentro de ellas se identificaron: mono capuchino común (*Cebus olivaceus*)

(n= 148) 18%; mono viudo (*Pithecia pithecia*) (n= 52) 7%; mono de noche (*Aotus trivirgatus*) (n= 9) 1% (tabla 1).

Los monos araguatos también representaron 1.258 kg, el 77% de la masa corporal de las presas de primates en la dieta (tabla 1). Para todas las presas se estimó que pesaban entre 0,8 kg a 6 kg (media 2,4 ± 0,55 kg; n= 808).

Amplitud de Nicho Trófico

Los resultados permiten indicar una dieta dominada por pocas presas, por lo tanto se trata de un depredador especialista en relación a los primates: BSTA= 0,347. Todas las especies identificadas (100%) son de hábitos arbóreos, gregarios y frugívoros (tabla 1).

La condición fisiológica de la presa juega un papel importante en su comportamiento y por lo tanto aumenta la vulnerabilidad a la depredación por las águilas harpías. Se han observado intentos de captura (n= 30) de 12 águilas hembra a diferentes tropas de monos viudos, araguatos y capuchinos: capturas exitosas (n= 6) en las primeras horas de la mañana (6:00-12:00 h), capturados probablemente por estar descansando o empezando actividades de forrajeo; (n= 3) capturas en horas del mediodía (12:00-14:00 h), durante periodos de descanso; y (n= 3) capturas en horas de la tarde (14:00-17:00 h), durante actividades de forrajeo o ubicación de lugar para dormir; para un total de capturas exitosas (n= 12). Dentro de los primates depredados por las águilas harpías hembras se observó la captura de: (*Alouatta macconnelli*): machos adultos (n= 4), macho juvenil (n= 1) y hembras adultas (n= 2); (*Cebus olivaceus*): macho adulto (n= 3) y hembra juvenil (n= 1); y (*Pithecia pithecia*): macho juvenil (n= 1). Igualmente se visualizó la actividad de cacería de 6 individuos machos en diferentes territorios con (n= 16) ataques constatados, teniendo solo éxito en (n= 6) capturas: capturas efectivas (n= 2), durante las primeras horas de la mañana; (n= 2) capturas en horas de mediodía y (n= 2) capturas en horas de la tarde (tabla 2). Los primates capturados por los machos fueron: (*Cebus olivaceus*): macho adulto (n= 2), macho juvenil (n= 1); (*Alouatta macconnelli*): macho juvenil (n= 1) y hembra juvenil (n= 1); y (*Pithecia pithecia*): hembra adulta

(n= 1), respectivamente (tabla 2). Las capturas fueron realizadas en su mayoría durante Clima Frío (n= 10), Tiempo Nublado (n= 12) y posterior al Escampar la lluvia (n= 8) (tabla 2). Los esquemas de forrajeo de estas águilas se encontraban directamente afectados por los patrones del uso horario, factores climáticos y la abundancia de las especies presa.

Se observaron águilas harpías teniendo mayores intentos y presión de cacería en las poblaciones de primates que se encuentran en: bosques fragmentados (n= 15), bosques secundarios (n= 11), bosques intervenidos (n= 10), bosques primarios (n= 7) e islas de bosques rodeados por pastizales (n= 3). El mayor número de capturas exitosas visualizadas fue en bosques fragmentados (n= 6), seguido de bosque intervenido (n= 5), bosque secundario (n= 4) y bosque primario (n= 3) (tabla 2).

Discusión y conclusiones

Especies presa

Las presas de primates encontradas en los 25 nidos en la Reserva Forestal de Imataca pesaron un promedio de 2,4 kg (± 0,55 kg, n= 808). Analizando el rango estimado de la masa corporal de los primates para este estudio (0,8 kg a 6 kg) y comparándolo con los pesos reportados para adulto: (*Alouatta macconnelli*) 6-8,5 kg; (*Cebus olivaceus*) 1,9-3,1 kg; (*Pithecia pithecia*) 1,5-2,5 kg y (*Aotus trivirgatus*) 780 g-1,3 kg (Emmons y Feer, 1997; Linares, 1998), se asume que la mayor frecuencia de depredación era para individuos juveniles y subadultos. Esta hipótesis fue apoyada basado en el análisis de las suturas craneales, que no se encontraban completamente fusionadas; por los procesos biológicos de desarrollo epifisario de los huesos largos (Peinado *et al.*, 2009) y por la presencia de dientes en las egagrópilas, también se pudo determinar la edad y hábitos alimenticios de los primates depredados (Soini y Soini, 1982). En la mayoría de los casos, se encontró con mayor frecuencia las partes inferiores del cuerpo (tórax, columnas vertebrales, vértebras sacras y caudales, pelvis y huesos de los miembros posteriores) y en menor frecuencia cráneos y huesos de las extremidades anteriores de los primates. Esto es debido a que las águilas adultas y juveniles volantones se alimentan

de la presa antes de llevar el resto al nido. El mismo patrón se ha reportado en otros estudios de dietas del águila harpía (Fowler y Cope, 1964; Rettig, 1978; Álvarez-Cordero, 1996; Muñiz-López *et al.*, 2007; Seymour *et al.*, 2010; Aguiar-Silva *et al.*, 2014).

La biomasa de primates en el área de estudio es probablemente suficiente para sustentar como especies presa a la población de águilas harpías. Esto sugiere que existe una adecuada cubierta forestal que permite que estas rapaces y mamíferos arbóreos puedan coexistir. El mono araguato fue el primate más frecuente en la dieta, contribuyendo con 1.258 kg de biomasa de presas consumidas, lo que representa el 77% de la dieta en los 25 nidos estudiados.

Amplitud de Nicho Trófico

En términos generales, el águila harpía en la Reserva Forestal de Imataca consumió principalmente mamíferos con hábitos arbóreos, folívoros y frugívoros (100% de las especies consumidas en relación a los primates) (tabla 1). El mismo patrón se registró en otros estudios del águila harpía en Centro y Suramérica (Aguiar-Silva *et al.*, 2014).

Presas capturadas y tasa de forrajeo

Existen muy pocos datos de depredación de primates en la naturaleza, ya que es poco frecuente su observación directa. Esta se produce rápidamente y se lleva a cabo en momentos inesperados y en gran medida por el sigilo de las águilas (Isbell, 1994; Touchton *et al.*, 2002). Las mejores informaciones con respecto a la depredación de los primates están reflejadas en trabajos realizados sobre sus depredadores (Cheney y Wrangham, 1987; Isbell, 1994; Boinski y Chapman, 1995). Las tasas de éxito en los intentos de caza y captura observadas fueron mayores en estructuras sociales numerosas de primates ($n \geq 12$).

Dentro de las observaciones de campo no se evidenció diferencia en la selección de las especies presa; pero sí hubo diferencias en el tamaño, peso y género del primate cazado, entre machos y hembras de águila harpía, que

podrían resultar de las características individuales, niveles de desarrollo biológico o diferencias de género relacionadas a la morfología de la presa. La diversidad de presas en relación a los primates capturados por ambos sexos de águila harpía para alimentarse son similares a las observaciones del presente estudio (Rettig, 1978; Eason, 1989; Peres, 1990; Sherman, 1991; Álvarez-Cordero, 1996; Di Fiore, 2002; Martins *et al*., 2005; Urbani, 2005; Touchton *et al*., 2002; Piana, 2007; Muñiz-López *et al*., 2008; Ferrari, 2009; Blanco y Álvarez, 2009; Benchimol y Venticinque, 2010; Aguiar-Silva *et al*., 2014). Las aves rapaces en general suelen mostrar a menudo un comportamiento de forrajeo específico según el género y el nicho ecológico donde habitan (Snyder y Wiley, 1976). Machos de águilas harpías pueden capturar especies de primates más ágiles y rápidos como los monos capuchino común, mono de noche, mono viudita y otros primates, en lugares menos accesibles, ocultos entre lianas y vegetación tupida en el dosel. Las hembras pueden capturar animales más grandes y pesados como: monos araguatos, monos barbudos y monos viudos machos, entre otros primates de gran tamaño. Estas diferencias de género indirectamente pueden reducir la presión de caza en la especie presa dentro de un territorio y suministrar una mayor diversidad de alimentos al polluelo. Además, al tener una amplia gama de especies presa se reduce la vulnerabilidad de las poblaciones fluctuantes de la misma especie (Milton, 1982). Las observaciones del presente estudio, tanto de águilas machos como hembras, muestran variabilidad en las tasas de depredación en relación a los primates. Las estimaciones de consumo anual para este estudio son 162,5 kg de masa corporal en un año, en relación con los primates depredados.

Cambios en los patrones climáticos y estacionales pueden afectar la ubicación y comportamiento antidepredador de las potenciales presas de primates. La ubicación y el comportamiento antidepredador de una posible presa pueden influir positiva o negativamente en la capacidad de las águilas para capturarlas, como se observó con cinco águilas hembras adultas y en tres águilas machos adultos. Suponemos que la combinación de los dos factores descritos con anterioridad, además de la abundancia de presas, la capacidad de forrajeo de la especie presa y los patrones de forrajeo del águila harpía, influyeron sobre el éxito de cacería (tabla 2). Las águilas pueden

ubicar de forma visual, acústica o por encuentros casuales (Touchton *et al*., 2002) a diferentes especies de primates que se mueven a través del dosel en búsqueda de árboles con abundante follaje, árboles con frutos o lugares para descanso de los grupos sociales (Terborgh, 1983). Los primates son también ubicados cuando emiten sonidos de ubicación o de alarma. Los aullidos de los monos araguatos o el chillido de los monos capuchinos no actúan necesariamente como una estrategia antidepredador en algunos casos. Mientras que los aullidos de los monos araguatos pueden interrumpir las actividades de algunos depredadores potenciales o causar que se desplacen fuera del área de peligro, también este sonido puede tener el efecto contrario y atraer depredadores (Colquhoun, 2007). Se pudo observar, directamente en campo, que cuando grandes grupos sociales de primates, como es el caso de (*Cebus olivaceus*), se enfrentan a un depredador como el águila harpía pueden optar por el comportamiento críptico, en respuesta a la presencia de un águila; comportamiento que ha sido reportado para otras especies de monos capuchinos silvestres: *Cebus albifrons* y *Sapajus apella* (Peres, 1990; Colquhoun, 2007).

En las observaciones realizadas se pudo evidenciar que las águilas pueden utilizar el sigilo y el factor sorpresa para atacar y capturar a los primates, ya sea durante el tiempo de descanso, aseo, forrajeo, desplazándose en el dosel o descendiendo del mismo (Touchton *et al*., 2002). Durante los ataques, los monos araguatos realizaron llamados de alarma y se separaron, desplazándose por el follaje de los árboles, mientras que los grandes machos enfrentaron a las águilas, balanceando sus miembros anteriores, mirando fijamente y vocalizando con sonidos fuertes tipo ronquido con varias repeticiones; comportamiento similar ha sido reportado previamente (Baldwin y Baldwin, 1976; Eason, 1989; Peres, 1990; Urbani *et al*., 2012). En el caso de los monos capuchinos, cuando percibían la presencia de un águila, ya sea en descanso, iniciando desplazamiento o en actitud de cacería, lo hacían de forma ruidosa, rompiendo y dejando caer ramas secas, desplazándose de forma nerviosa entre el follaje, descendiendo rápidamente a la parte inferior del dosel, y se movían por el sotobosque hasta verificar que el peligro había pasado. Cuando se desplazan en las ramas altas de los árboles y como vocalización antidepredador producen chillidos agudos y

de forma repetitiva, adoptan comportamiento agresivo mostrando los dientes y los machos dominantes salen a la defensa de la tropa. Las variaciones en la abundancia y disponibilidad de las especies presa de primates, debido a los distintos factores demográficos, estaciones del año, patrones climáticos (Touchton *et al*., 2002), períodos reproductivos (Piana, 2007; Seymour *et al*., 2010), estructura de la vegetación (Álvarez-Cordero, 1996), comportamiento antidepredatorio de presas potenciales (Baldwin y Baldwin, 1976; Eason, 1989; Peres, 1990; Gil-da-Costa, 2007; Urbani *et al*., 2012), y la explotación de los recursos naturales por las comunidades humanas (Álvarez y Ellis, 1994; Blanco, 2007), también puede explicar las diferenciaciones en la dieta entre localidades (tabla 2). Este comportamiento de forrajeo permitiría al águila harpía utilizar una amplia gama de especies de primates como presa según la zona con diferentes tipos de uso de la tierra, lo que demuestra que puede diversificar su alimentación según las características del paisaje donde se encuentra, mostrando de esa manera una gran capacidad de adaptación a los cambios en el hábitat (Pyke *et al*., 1977).

Con respecto al uso de la tierra en la Reserva Forestal de Imataca, debemos tener en cuenta principalmente los sistemas intervenidos clasificados según la clase de uso en: agrícola vegetal (conucos), pecuario, explotaciones forestales y minería, fundamentalmente (Berroterán, 2003). El uso agrícola más frecuente dentro de la reserva se encuentra en pequeñas unidades productivas con diversos cultivos de subsistencia y se denomina el agrícola activo y el no activo (Berroterán, 2003). La actividad pecuaria se caracteriza por la sustitución de sabanas naturales para el cultivo de pastos destinados a la ganadería extensiva; además, la desforestación de grandes extensiones de bosque y la tala de árboles para introducción y uso de pastizales naturales o introducidos (Berroterán, 2003). La actividad minera se refiere elementalmente a explotaciones auríferas de aluvión o de veta de minería artesanal organizada, que operan de forma regular o ilegalmente, así como a grandes explotaciones de concesionarios. Sin duda, con la explotación de aluvión se produce un gran impacto al ecosistema, dado que se remueve el componente arbóreo del suelo y los estratos de alteritas de las rocas. Se describe como uso forestal tanto el aprovechamiento maderero como los productos forestales no maderables (PFNMs). El aprovechamiento forestal de mayor

impacto se realiza en los bosques naturales, utilizando árboles de grandes dimensiones (Berroterán, 2003). Reportes en Venezuela (Álvarez y Ellis, 1994; Álvarez-Cordero, 1996; Blanco y Álvarez, 2009) y en Perú (Piana, 2007), donde águilas harpías han tenido diferentes ciclos reproductivos y de crianza de polluelos durante años en zonas altamente intervenidas y dominadas por actividades humanas, tales como tala, sistemas agropecuarios, minería, extracción maderera y caza de subsistencia, en términos generales, demuestran que las águilas han modificado su conducta de cacería y especies presa.

La Teoría del forrajeo óptimo (Pyke *et al.*, 1977) sugiere que la especialización de la dieta puede ocurrir cuando una fuente de alimento confiable y abundante está disponible. Es probable que la abundancia y accesibilidad de los primates, principalmente de los monos araguatos, dentro del rango de distribución del águila harpía, haya facilitado este nivel de especialización de la dieta.

En conclusión, las águilas harpías, al igual que otros vertebrados tropicales mayores, pueden servir como indicador de la salud y estabilidad de los sistemas naturales, por ser biológica y ecológicamente importante como un depredador trapezoidal. Muchos estudios se han limitado a producir clasificaciones de los hábitats que solo reflejan la complejidad e interdependencia de los factores ambientales, más que proveer información acerca de cómo estos factores pueden impactar el manejo conservacionista de un organismo en particular o grupo de especies. Este trabajo permite proponer que la Reserva Forestal de Imataca es un hábitat viable para águilas harpías y comunidades de primates, como elementos importantes en la dieta de esta ave rapaz.

Los patrones de las especies presa registradas en la dieta del águila harpía son el resultado de varios factores importantes que actúan sobre el comportamiento de forrajeo y el éxito consecuente de depredación. Estudios dietéticos de un depredador superior pueden mostrar las interrelaciones entre las especies, lo que puede ayudar a los investigadores en un futuro cercano a evaluar la capacidad de carga de estas especies presa en los bosques existentes, principalmente en áreas no protegidas, donde existen los mayores problemas de subsistencia. En futuros estudios se debe profundizar

acerca de la presión de caza que ejercen las águilas harpías y otros superdepredadores sobre las comunidades de primates en diferentes ecosistemas, para determinar el papel ejercido por la depredación y sobre cómo afecta al comportamiento social y la organización de los primates. Igualmente, a través de este trabajo se da a conocer el papel que juega el águila harpía en la dinámica de los bosques tropicales y como detective del paisaje y especie centinela para indicar la estabilidad de las poblaciones de primates dentro del rango hogareño en los ecosistemas donde habita, con la intención de promover estrategias para la protección de la diversidad biológica existente en la Reserva Forestal de Imataca.

Los valores biológicos y ambientales de la Reserva Forestal de Imataca, unidos a la presencia de una amplia superficie sin intervención y a su diversidad étnica y potencial para el desarrollo sustentable, le confieren a esta área una alta relevancia para la conservación del patrimonio natural y cultural ubicado en ella. La planificación, desarrollo y manejo eficaz de las actividades asociadas con el uso de los recursos presentes constituyen prioridades y retos para la gestión ambiental nacional. En tal sentido, existen aspectos que constituyen oportunidades para instrumentar una gran iniciativa orientada a la conservación de esta reserva.

La planificación y gestión de manejo de la Reserva Forestal de Imataca es un desafío para las instituciones que dirigen la política ambiental en nuestro país. Se debe desarrollar la capacidad de planificar, coordinar y ejecutar innumerables tareas y acciones articuladas al plan de ordenamiento de la reserva, con la visión de conservación de la diversidad biológica en un entorno que también debe brindar bienes y servicios con criterios de sustentabilidad; entre ellos: a) inventariar y caracterizar la diversidad biológica, promoviendo el aprovechamiento sustentable de sus componentes; b) proteger y manejar los recursos naturales; c) restaurar ambientes degradados y hábitats críticos; d) impulsar la educación ambiental formal e informal; y e) crear incentivos políticos y fiscales, así como mecanismos financieros, para impulsar y promover el desarrollo sustentable de la región.

Agradecimientos

Estamos muy agradecidos por la ayuda desinteresada, el estímulo constante y el apoyo incondicional de Earthmatter.org, Fundación Esfera, de las familias Blanco-Márquez y Chacares-Bolívar, y de los voluntarios, por su paciencia, palabras de aliento y críticas siempre constructivas. A las comunidades rurales de la zona de estudio que prestaron toda la colaboración para poder realizar nuestras investigaciones. Agradecimientos personales a Víctor Blanco, Eduardo Álvarez, Adrian Seymour, y en especial a mi esposa Ingrid Rodríguez; por sus comentarios, que mejoraron sustancialmente este texto.

Referencias

AGUIAR-SILVA, F. H. (2007). "Dieta do gavião-real" Harpia harpyja (Aves: "Accipitridae") "em áreas de terra firme de Parintins, Amazonas, Brasil". Tesis de Maestría. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Manaus, Brasil.

AGUIAR-SILVA, F. H.; Sanaiotti, T. y Luz, B. (2014). "Food habits of the harpy eagle, a top predator from the amazonian rainforest canopy". *Journal of Raptor Research*, 48(1): 24-35.

ÁLVAREZ-CORDERO, E. (1996). *Biology and conservation of the harpy eagle in Venezuela and Panama*. Tesis de Doctorado. University of Florida. Gainesville, FL. EE. UU.

ÁLVAREZ, E. y Ellis, D. (1994). "Harpy eagle (*Harpia harpyja*) nesting in manipulated forests". *Journal of Raptor Research*, 28 (1): 51.

BALDWIN, J. D. y Baldwin, J. I. (1976). "Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panama". *Folia Primatologica*, 26: 81-108.

BENCHIMOL, M. y Venticinque, E. M. (2010). "Harpy eagle (*Harpia harpyja*) predation on an infant brown capuchin monkey (*Cebus apella*) in the brazilian Amazon". *Revista Brasileira de Ornitología*, 18(4): 352-354.

BERROTERÁN, J. L. (2003). *Reserva Forestal Imataca: ecología y bases técnicas para el ordenamiento territorial*. MARN. 208 pp.

BISBAL, F. J. (1994): "Consumo de fauna silvestre en la Zona de Imataca, estado Bolívar, Venezuela". *Interciencia*, 19: 1-6.

BLANCO, P. A. (2007). "Harpy eagle as detective of the landscape in the Forest Reserve of Imataca". *II Annual Metting of the Eagle Conservation Alliance*. Puebla, México.

———— (2009). "Vulnerable eagle species and conservation action in Venezuela". *Third Annual Conferences of the Eagle Conservation Alliance*. Ainsa. Aragón, España. 38 pp.

BLANCO, P. A. y Álvarez, E. (2009). "Estudio y conservación del águila harpía en Venezuela". *I Congreso venezolano de ornitología y IV Jornadas de ornitología y conservación de aves de Venezuela*. Barquisimeto, Venezuela. 40 pp.

BOINSKI, S. y Chapman, C. (1995). "Predation on primates: where are we and what's next?" *Evolutionary Anthropology*, 4: 1-3.

CHENEY, D. L. y Wragham, R. W. (1987). "Predation". En: *Primate societies.* (Smuts, B. B.; Cheney R. M.; Seyfarth, P. M.; Wrangham, R. W. y Struhsaker, T. T., eds.): 227-239. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

CIAG. (2000). *Informe final. Diagnóstico de los conflictos socio-ambientales en Imataca: líneas estratégicas de un programa para el resguardo y la consolidación de los asentamientos humanos ubicados en la Reserva Forestal de Imataca (RFI)*. Universidad Experimental de Guayana. Fundauneg. Ciudad Bolívar, Venezuela.

COLQUHOUN, I. C. (2007). "Anti-predator strategies of cathemeral primates: dealing with predators of the day and the night". *Anthropology publications.* Paper 2.

DEFLER, T. R. (2010). *Historia natural de los primates colombianos*. 2º ed. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá, Colombia. 612 pp.

DI FIORE, A. (2002). "Predator sensitive foraging in ateline primates". En: *Eat or be eaten. Predator sensitive foraging among primates.* (Miller, L. E., ed.): 242-268. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

EASON, P. (1989). "Harpy Eagle attempts predation on adult howler monkey". *The Condor*, 91: 469-470.

EMMONS, L. H. y Feer, F. (1997). *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

FERRARI, S. (2009). "Predation risk and antipredator strategies". En: *South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. (Garber, P.; Estrada, A.; Bicca-Marques, J.; Heymann, E. y Strier, K., eds.): 251-277. Springer. Nueva York, EE. UU.

FIGUEROA, J. (2006). *Valoración de los productos forestales no maderables (PFNMs) en la reserve forestall Imataca, bajo el enfoque de la economía ecológica: caso de estudio cuenca alta del río Botanamo, estado Bolívar. Venezuela*. Tesis Doctoral. Universidad de la Laguna. Tenerife, España.

FOWLER, J. y Cope, J. (1964). "Notes on the harpy eagle in British Guiana". *Auk*, 81: 257-273.

GIL-DA-COSTA, R. (2007). "Howler monkeys and harpy eagles: a communication arms race". En: *Primate anti-predator strategies.* (Gursky, S. y Nekaris. K., eds.): 289-307. Springer. Nueva York, EE. UU.

GRATEROL, B. (2006). "Procesos relevantes de degradación de ecosistemas en la guayana venezolana". *Revista digital CENIAP HOY*, Nº 12. Maracay, Aragua, Venezuela.

HILTY, S. y Brown, W. L. (1986). *A guide to the birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton. Nueva Jersey, EE. UU.

HUBER, O. y Alarcón, C. (1988). "Mapa de Vegetación de Venezuela". MARNR-DGIIA, Caracas. s/p.

HUSSON, A. (1978). *The mammals of Suriname*. *Zool.* Monog. Rijksmus. Naturlij. Hist., 2: 569.

IUCN. (2014). IUCN "Red List of threatened species". Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. (Consulta: 20 de agosto 2014).

ISBELL, L. A. (1994). "Predation on primates: Ecological patterns and evolutionary consequences". *Evolutionary Anthropology*, 3: 61-71.

KREBS, C. (1999). *Ecological methodology*. Harper & Row. Nueva York, EE. UU. 550 pp.

LENZ, B. B. y Reis, A. M. (2011). "Harpy eagle-primate interactions in the central Amazon". *Wilson Journal of Ornithology*, 123: 404-408.

LINARES, O. J. (1998). *Mamíferos de Venezuela*. Caracas: Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. 691 pp.

MARTÍNEZ, G.; Álvarez, E. y Álvarez, E. (1996). "Águila harpía, su ecología y conservación en la Guayana venezolana". *Revista Natura*, 105: 50-56.

MARTINS, S. S.; Lima, E. M. y Silva, J. S. (2005). "Predation of a bearded saki (*Chiropotes satanas*) by a harpy eagle (*Harpia harpyja*)". *Neotropical Primates*, 13(1):7-10.

MARNR. (1992). *Áreas naturales protegidas de Venezuela. Ser. Aspectos conceptuales y metodológicos*. DGSPOA/ACM/01. Caracas, Venezuela. 150 pp.

MILTON, K. (1982). "Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population". En: *Ecology of a tropical forest* (Leigh Jr., E. G.; Rand, A. S. y Windsor, D. M., eds.): 273-289. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., EE. UU.

MUÑIZ-LÓPEZ, R.; Criollo, O. y Mendúa, A. (2007). "Results of five years of the 'Harpy Eagle (*Harpia harpyja*) Research Program'" En: *The Ecuadorian tropical forest.* (Bildstein, K. L.; Barber, D. R. y Zimmerman, A., eds.): 23-32. Neotropical Raptors. Hawk Mountain Sanctuary. Orwigsburg, PA. EE. UU.

MUÑIZ-LÓPEZ, R. (2008). "Revisión de la situación del águila harpía (*Harpya harpyja)* en Ecuador". *Cotinga*, 29: 42-47.

OCHOA, J. (1995): "Los mamíferos de la Región de Imataca, Venezuela". *Acta Científica Venezolana*, 46: 274-287.

———— (1997). "Sensibilidades potenciales de una comunidad de mamíferos en un bosque productor de maderas de la Guayana venezolana". *Interciencia*, 22(3): 112-122.

OLSEN, S. J. (1982). *An osteology of some Maya mammals*. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University Press. Cambridge. EE. UU. 91 pp.

PEINADO, L. M.; Garzón, D. A. y Cárdenas, R. P. (2009). "Proceso biológico del desarrollo epifisario: aparición y formación del centro secundario de osificación". *Revista Cubana de Ortopedia y Traumatología*, 23(2): 2-25.

PERES, C. A. (1990). "A harpy eagle successfully captures an adult male red howler monkey". *Wilson Bull.*, 102(3): 560-561.

PHELPS, W. H. Jr. y De Schauensee, R. M. (1979). *Una guía de las aves de Venezuela*. Gráficas Armitano. Caracas, Venezuela. 484 pp.

PIANA, R. P. (2007). "Nesting and diet of *Harpia harpyja* Linnaeus in the native community of Infierno, Madre de Dios, Perú". *Revista Peruana de Biología*, 14(1): 135-138.

PYKE, G. H.; Pulliam, H. R. y Charnov, E. L. (1977). "Optimal foraging: a selective review of theory and tests". *Quarterly Review of Biology*, 52: 137-154.

RAMÍREZ, R. (2011). "La demarcación del hábitat y tierras de comunidades y pueblos indígenas del estado Bolívar, entre el desarrollo nacional y la identidad cultural". *Boletín Antropológico*, 29(82): 132-162.

REPÚBLICA DE VENEZUELA. (1996a). "Lista de animales vedados para la caza". Decreto 1485, Gaceta Oficial de la República de Venezuela Nº 36059, Caracas.

———— (1996b). "Lista de especies en peligro de extinción en Venezuela". Decreto 1486, Gaceta Oficial de la República de Venezuela N° 36062, Caracas.

RETTIG, N. (1977). "In quest of the snatcher". *Audubon*, 79(6): 26-49.

———— (1978). "Breeding behavior of the Harpy Eagle (*Harpia harpyja*)". *Auk*, 95: 629-643.

RODRÍGUEZ, D. A. (1987). *Síntesis metodológica para la elaboración del plan de manejo de la Reserva Forestal de Imataca.* Industria Técnica de Maderas. Caracas, Venezuela. 45 pp.

RODRÍGUEZ, J. P. y Rojas-Suárez, F. (2008). *Libro rojo de la fauna venezolana*. 3º ed. Provita y Shell Venezuela, S. A. Caracas, Venezuela. 364 pp.

ROTENBERG, J. A.; Marlín, J. A.; Pop, L. y García, W. (2012). "First record of a harpy eagle (*Harpia harpyja*) nest in Belize". *Wilson Journal of Ornithology*, 124: 292-297.

SEYMOUR, A.; Hatherley, G.; Contreras, F.; Aldred, J. y Beeley, F. (2010). "Hatching synchrony, green branch collecting, and prey use by nesting harpy eagles (*Harpia harpyja*)". *Wilson Journal of Ornithology*, 122(4): 792-795.

SHERMAN, P. T. (1991). "Harpy eagle predation on a red howler monkey". *Folia Primatologica*, 56: 53-56.

SICK, H. (1984). *Ornitología Brasileira. Uma introducao*. Vol. I-II. (3º ed. 1988). Editora Universidade de Brasilia. Brasilia, Brasil. 827 pp.

SNYDER, N. y Wiley, J. (1976). "Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America". *Ornithology Monogram*, 20: 1-96.

SOINI, P. y Soini, M. (1982). "Desarrollo dentario y estimación de la edad en *Cebuella pigmea*, *Saguinus fuscicollis* y *Saguinus mystax*". Ministerio de Agricultura. Región Agraria XXII - Loreto. Iquitos, Perú. 17 pp.

TERBORGH, J. (1983). *Five new world primates: a study in comparative ecology*. Princeton University Press. Nueva Jersey, EE. UU. 312 pp.

TOUCHTON, J. M.; Hsu, Y. C. y Palleroni, A. (2002). "Foraging ecology of reintroduced captive-bred subadult harpy eagles (*Harpia harpyja*) on Barro Colorado Island, Panama". *Ornitología Neotropical*, 13: 365-379.

URBANI, B. (2005). "The targeted monkey: a re-evaluation of predation on New World primates". *Journal of Anthropogical Science*, 83: 89-109.

URBANI, B.; Kvarnbäck, J. y González-Alentorn, M. (2012). "Harpy eagle *Harpia harpyja* preying on an ursine howler monkey *Alouatta arctoidea* in northeastern Venezuela". *Revista Catalana d'Ornitologia*, 28: 40-44.

VILANOVA-TORRE, E.; Ramírez-Angulo, H. y Torres-Lezama, A. (2010). "El almacenamiento de carbono en la biomasa aérea como indicador del impacto del aprovechamiento de maderas en la reserva forestal Imataca, Venezuela". *Interciencia*, 35(9): 659-665.

Figura y tablas

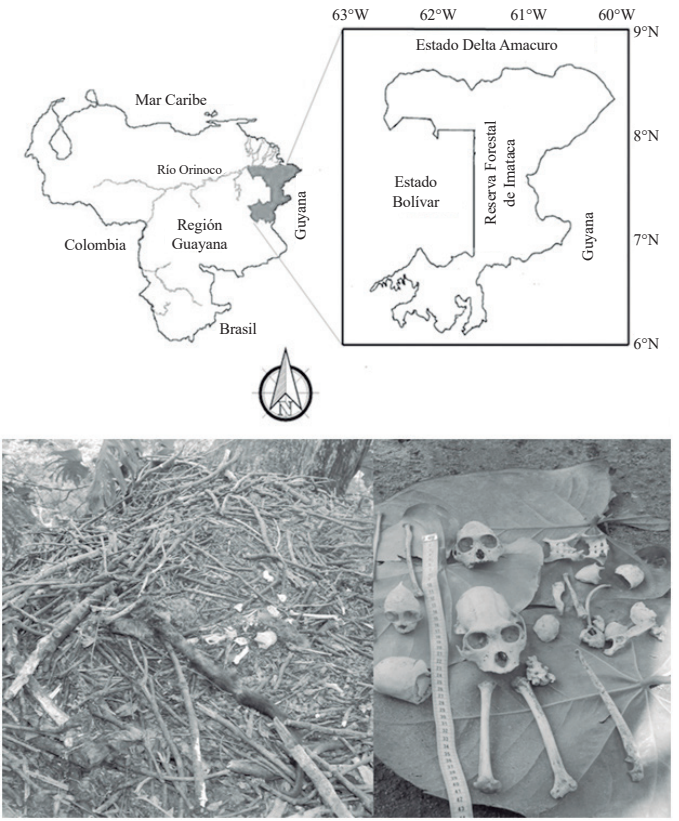


Figura 1. Arriba: Ubicación geográfica de la Reserva Forestal de Imataca. Abajo: Restos de primates hallados en nido de águilas harpías.

Tabla 1. Abundancia relativa y masa corporal estimada de especies presa de primates en 25 nidos de águila harpía registrados entre los años 2003-2013 en la Reserva Forestal de Imataca, Venezuela. Locomoción: Arbórea. Dieta: Fo = Folívoros; Fr = Frugívora; Ins = Insectívora.

Especie depredada	**Nº de individuos**	**Masa corporal estimada (kg)**	**Dieta [a,b]**	**IUCN[c]**	**CITES[d] I, II, III**
Alouatta macconnelli	599	1.258	Fo, Fr	LC	II
Cebus olivaceus	148	280	Ins, Fr	LC	II
Pithecia pithecia	52	78	Ins, Fr	LC	II
Aotus trivirgatus	9	9	Ins, Fr	LC	II
TOTAL	808	1.625			

[a] Emmons y Feer, 1997.
[b] Linares, 1998.
[c] LC: Preocupación Menor. IUCN, 2014.
[*]Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008.
[d] CITES, 2014.

Tabla 2. Caracterización de éxitos de cacería por el águila harpía, registrados entre 2003 y 2013.

Sexo	Nombre del nido	Especie atacada	Captura	Fecha y hora	Tipo de bosque	Característica del clima
Hembra	Río Lindo	*Pithecia pithecia*	Macho juvenil	25/03/03; 08:05 h	PRI	C, S, Se
Hembra	Rafael	*Alouatta macconnelli*	Macho adulto	04/07/03: 15:11 h	INT	F, N, E
Hembra	Cunaguaro	*Alouatta macconnelli*	Macho adulto	12/11/03; 07:18 h	FRAG	F, N, E
Hembra	Vizcaya	*Alouatta macconnelli*	Hembra adulta	16/08/04; 09:35 h	SEC	F, N, E
Hembra	Puchima	*Cebus olivaceus*	Macho adulto	29/03/05; 12:56 h	SEC	C, S, Se
Hembra	Nido 79	*Alouatta macconnelli*	Macho adulto	12/07/06; 16:19 h	FRAG	F, N, E
Hembra	Río Grande	*Cebus olivaceus*	Macho adulto	15/06/07; 07:47 h	PRI	F, Ll
Hembra	Curaima	*Cebus olivaceus*	Hembra juvenil	31/03/09; 10:48 h	INT	C, S, Se
Hembra	Venado 1	*Alouatta macconnelli*	Macho juvenil	24/04/10; 13:14 h	FRAG	C, N
Hembra	Chalo	*Alouatta macconnelli*	Hembra Adulta	31/10/11; 09:07 h	PRI	F, N, E
Hembra	El Portón	*Cebus olivaceus*	Macho adulto	20/09/12; 15:47 h	INT	F, N, E
Hembra	Venado 2	*Alouatta macconnelli*	Macho adulto	25/04/13; 14:38 h	FRAG	C, N
Macho	Planada 2	*Cebus olivaceus*	Macho adulto	19/11/04; 13:27 h	SEC	C, N
Macho	Cunaguaro	*Cebus olivaceus*	Macho adulto	07/05/05; 08:18 h	FRAG	S, Se
Macho	Maribel	*Alouatta macconnelli*	Macho juvenil	27/06/06; 16:25 h	FRAG	F, N, E
Macho	Comafor	*Alouatta macconnelli*	Hembra juvenil	30/06/08; 12:39 h	INT	F, N, E
Macho	Puchima	*Pithecia pithecia*	Hembra adulta	21/11/10; 08:43 h	SEC	F, Ll
Macho	Comején	*Cebus olivaceus*	Macho Juvenil	18/01/11; 15:52 h	INT	C, N

Tipo de bosque: PRI = Primario; SEC = Secundario; FRAG = Fragmentado; INT = Intervenido.
Características del clima: F = Frío; C = Calor; S = Soleado; N = Nublado; Se = Seco; Ll = Lluvioso; E = Escampar.

Pilar Alexánder Blanco Márquez
Fundación Esfera. Programa de Conservación del Águila Harpía en Venezuela. Puerto Ordaz, Venezuela / albla69@yahoo.com.mx.

Blas Chacares
Puerto Ordaz, Venezuela / blaschacare@hotmail.com.

Blanco Márquez, P. A. & Chacares, B. (2019). El águila harpía (*Harpia harpyja*): Especie centinela de primates en la Reserva Forestal de Imataca. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 145-170.

Utilización de hábitats por *Cebus olivaceus* (Primates: Cebidae) en un bosque adyacente al embalse Guri, estado Bolívar

Marjorie Machado
Carmen Ferreira

Resumen

Se estudió una tropa silvestre de *Cebus olivaceus,* compuesta por 17 individuos, ubicada al sur del río Orinoco. Se determinó la frecuencia de uso del área, así como las principales actividades realizadas en cada hábitat. También se consideró el promedio diario de área recorrida y el tamaño aproximado de la zona de uso. La tropa mostró preferencia por el bosque siempreverde, caracterizado por una compleja estructura vertical y gran riqueza de plantas. En estos ambientes el grupo invirtió más tiempo en el forraje de frutos y actividades sociales. Estas áreas constituyen en conjunto una importante porción de la zona ocupada por esta tropa, y albergan las fuentes más importantes de alimento. En los bosques deciduo y semideciduo resaltó el forraje de insectos, actividad asociada con los mayores desplazamientos. La tropa recorrió un promedio diario de 2,12 km, similar a lo registrado para los llanos venezolanos; sin embargo, el área aproximada de vivienda fue de 0,14 ha, bastante menor a lo encontrado previamente. Tal diferencia pudiera estar influenciada por la fuerte estacionalidad de la región llanera y la distribución de los recursos que esta especie de primate explota, lo que ratifica la plasticidad ecológica de la misma.

Palabras claves: Actividad diaria, área de vivienda, bosque siempreverde, monos capuchinos, río Orinoco.

Habitat Use by *Cebus olivaceus* (Primates: Cebidae) in an Adjacent Forest of the Guri Dam, Bolívar State

Abstract

In order to determine the main activities of a wild group of *Cebus olivaceus* of 17 individuals in different habitats as well as the frequency of habitat use, we carried out a field study at a site south of the Orinoco River. We measured the approximate size of the area and the daily average of home range. The group showed preferences for the evergreen forest, which contained the most important food sources, and was characterized by a complex vertical structure and high richness of plants. In this habitat, the group was mainly dedicated to fruit foraging and social activities. Those areas constitute a significant portion of the forest occupied by these monkeys. In deciduous forests and semi-deciduous, the monkeys' activity was associated with largest movements tracks, as well as foraging for insects. The group used a daily average of 2.12 km, similar to that reported for the Venezuelan *llanos*. Smaller to expected and reported previously, the approximate home range was 0.14 ha. The strong seasonality in the area and the distribution of the exploited resources could promote this difference in the species home range. Our results help to sustain the ecological plasticity of this primate species.

Keywords: Capuchin monkeys, daily activity, evergreen forest, home range, Orinoco River.

Introducción

Las especies del género *Cebus* presentan una gran adaptabilidad a diversos tipos de ambientes boscosos, desde bosques secos hasta lluviosos tropicales, incluyendo aquellos siempreverdes, deciduos y riparinos (Izawa y Muzino, 1977; Izawa, 1979; Terborgh, 1983; Brown *et al*., 1984). *Cebus olivaceus* en virtud de su amplia adaptabilidad y flexibilidad ecológica puede encontrarse en una gran variedad de hábitats, con distintas características tanto estructurales como fisionómicas. Los patrones de actividad que esta especie muestra son sin duda respuestas adaptativas que están determinadas por su fisiología y comportamiento, así como por la distribución y abundancia de los recursos en los espacios que ocupa (Fragaszy *et al*., 2004).

Cebus olivaceus, al igual que *C. albifrons*, ha sido descrito previamente como especie que generalmente posee amplias áreas de vivienda, lo que supone espacio potencial para albergar múltiples machos adultos dentro de un mismo grupo, tal como ocurre en los grupos que conforma (Robinson, 1986; O'Brien, 1991; Fragasky y Boinski, 1995).

El presente trabajo se enfoca en el estudio de una tropa silvestre de *Cebus olivaceus* en una zona al sur del Orinoco, contrario al resto de los estudios de esta especie en Venezuela, los cuales han sido realizados en la región de los llanos. El objetivo principal es determinar el área central de vivienda donde la tropa despliega sus principales actividades, así como caracterizar de forma general los hábitats más representativos de esta zona y determinar la importancia de cada uno de ellos para la tropa, en función de la frecuencia con que estos son explotados.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio se sitúa en el cerro "María Luisa" ubicado a 8 km al NO del Campamento Guri en el estado Bolívar (Venezuela), a 7º 48' 32'' N y 63º 5' 27'' O. Esta zona pertenece a la Corporación Venezolana de Guayana (CVG), Electrificación del Caroní C.A. (Edelca) y no ha sido objeto de ningún tipo de aprovechamiento previo (figura 1).

La zona presenta una temperatura media de 26,4ºC y una precipitación media anual de 1.300 mm. La formación vegetal dominante en el área de influencia del embalse Guri es la sabana de *Trachypogon plumosus* y *Axonopus canensens*; sin embargo, también pueden encontrarse parches boscosos (Rosales y Briceño, 1993). Particularmente, uno de dichos parches, conocido con el nombre de "María Luisa", presenta una notable variación en cuanto a la fisionomía de la vegetación.

Vegetación

Se determinó la altura de los árboles, continuidad del dosel, número de estratos y formas de vida predominantes, así como propiedades fisionómicas, tales como: forma de copa y tipo de bosque en función de la caducifolia de sus árboles (Huber, 1995).

Seguimiento del grupo

El seguimiento de la tropa se realizó durante el período febrero-mayo de 1997 (sequía-principio de lluvias), registrándose un total de 256 horas efectivas de observación directa. La tropa la constituyen 17 individuos: 3 machos adultos, 5 hembras adultas, 2 subadultos, 5 juveniles y 2 infantes. El núcleo de la tropa (pareja alfa) sobre el cual gira el resto de los miembros del grupo, fue seguido cada día desde que abandonaba el dormidero, aproximadamente entre las 05:30-06:00 horas, hasta el momento en que entraban nuevamente al mismo, entre las 18:00-18:30 horas. Los registros obtenidos diariamente reflejan: a) lugar de encuentro de la tropa; b) hora

de encuentro; c) número de individuos observados; d) dirección de desplazamiento y e) la actividad llevada a cabo por n+1 de los individuos. Para el registro de la actividad se siguió el protocolo descrito por Altmann (1974), junto con observaciones de barrido (Cohen, 1971). Este modelo de registro sirvió tanto para ubicar las diferentes posiciones de la tropa durante el día como para calcular el tamaño aproximado del área en la que se desenvuelven usualmente, tomando como medida adicional las distancias recorridas.

El patrón de actividad diaria se determinó tomando observaciones cada 30 minutos, a lo largo de cada jornada diaria, considerándose la actividad que estuviese realizando n+1 individuos de la tropa. Las actividades consideradas fueron: 1) desplazamiento: traslado de un sitio a otro con dirección definida; 2) consumo de insectos: búsqueda, obtención y consumo de insectos en hojas secas, pedazos de corteza y/o huecos de árboles; 3) consumo de frutos: búsqueda, obtención y consumo de frutos y/o semillas, generalmente sobre los árboles, aunque en ocasiones pudo ocurrir en el suelo; 4) aseo: autolimpieza o alolimpieza corporal; 5) descanso: reposo o cortos períodos de sueño y 6) juego: interacción entre adultos, entre juveniles o entre adultos y juveniles, donde se incluyen correteos, forcejeos, toques o mordisqueos suaves.

Procesamiento de los datos

Con los datos obtenidos a partir de la utilización de hábitat se realizaron sumatorias totales del tiempo invertido en cada hábitat, a fin de obtener el valor de utilización respectivo. De igual forma se hizo para determinar el porcentaje de actividades realizadas en cada ambiente. Para la determinación de la distancia recorrida por el grupo se hicieron sumatorias diarias y se obtuvo un promedio de distancia diaria recorrida en km y análisis de varianza no paramétrica de Kruskal-Wallis para detectar diferencias significativas entre días. En cuanto al área de vivienda efectiva, se realizaron superposiciones de los recorridos diarios, obteniéndose una región definida dentro del área de estudio a la que posteriormente se le determinó la extensión en km. A dichos resultados se les aplicó Chi-cuadrado (X^2) considerando los residuales estandarizados, con la finalidad de determinar

diferencias significativas tanto entre las intensidades de uso de cada hábitat como entre las actividades que se realizaron en los mismos.

Resultados

Caracterización de los hábitats

Bosque siempreverde: Se observaron árboles con las mayores alturas, las cuales oscilaron entre los 25 m y 30 m. El dosel en este tipo de ambientes fue generalmente continuo o semicontinuo con 3 o 4 estratos. Los géneros más representativos fueron *Brownea, Ceiba, Copaifera, Eschweilera, Ficus, Licania, Tetragastris* y *Virola*. Las características más resaltantes que permiten diferenciar esta zona del resto son: la dominancia de formas de vida arbóreas, la altura de los árboles y la estratificación del dosel.

Bosque semisiempreverde: Los árboles en esta zona alcanzan alturas entre los 18 m y 25 m, los doseles suelen ser continuos o discontinuos, generalmente formados por 3 estratos. Las formas de vida más representativas son los árboles y las lianas. Los géneros más comunes de la zona son: *Connarus, Cordia*, *Melicoccus* y *Tetragastris*.

Bosque semideciduo: Las áreas de bosque semideciduo se encontraron fragmentadas en 3 porciones a lo largo del área de estudio. La altura de los árboles osciló entre 18 m y 20 m, encontrándose estratos emergentes hasta los 30 m con dosel principalmente discontinuo. Los géneros más comunes de este hábitat fueron: *Abuta, Cecropia, Enterolobyum*, *Melicoccus* y *Tetragastris*. Las zonas de bosque semideciduo mostraron sotobosques bastante despejados, con pocos bejucos y abundantes bromelias terrestres; las formas de vida que dominan son los árboles y los arbustos.

Bosque deciduo: Estuvo caracterizado por componentes arbóreos entre 16 m y 22 m, observándose emergentes hasta 25 m. El dosel generalmente discontinuo estuvo constituido por 2 estratos. Con respecto a los géneros más representativos de este hábitat se encuentran: *Cassia, Acasia, Apeiba,*

Guazuma y *Pouteria*. Las principales formas de vida observadas fueron árboles y arbustos, con marcada abundancia de bromelias terrestres.

Pantano: El pantano, por la característica perenne de la mayoría de sus árboles, se considera un tipo de bosque siempreverde; no obstante, la condición de inundación permanente o estacional hace que esta región no solo albergue los árboles de mayor altura, sino que también posea géneros que no se encuentran en otros tipos de hábitat, como por ejemplo: *Euterpe* sp., *Astrocarium* e *Hyeronima* sp., así como la especie *Virola surinamensis*. La altura máxima de los árboles está entre 25 y 30 m; la estructura vertical del dosel varía entre 3 y 4 estratos bien definidos. La presencia de agua permanente o periódica, la estructura vertical del dosel, la altura de los árboles y el dominio de palmas en los diversos estratos, hacen de esta área un espacio clave para la tropa.

Utilización de los hábitats descritos

Se encontraron diferencias significativas en el uso de las áreas caracterizadas (X^2= 75,4; $p < 0{,}001$). Los residuales estandarizados ($Z_{crítico}$=1,96; 95% de confianza) muestran que el área más favorecida positivamente es el bosque siempreverde (5,88), seguido por la zona de pantano (2,72). Por su parte, el bosque semideciduo mostró el residual significativamente más negativo (-4,61), seguido por el bosque semisiempreverde (-3,45), lo que refleja la baja frecuencia con que son visitados y explotados estos ambientes por la tropa. El bosque deciduo no presentó resultados significativos (-0,53).

Actividades relacionadas con la utilización de cada hábitat

En el bosque siempreverde la única actividad significativamente positiva fue el forraje de frutas (8,30), mientras que el descanso (-3,62), el aseo (-3,56) y el juego (-2,99) mostraron estar asociados negativamente a este tipo de hábitat. Las actividades de desplazamiento (1,21) y consumo de insectos (0,67) no resultaron significativas (figura 2).

Dentro de la zona de pantano, las actividades positivamente significativas fueron tanto el consumo de insectos (3,52) como el de frutas (2,83). El aseo presentó resultados negativos (-2,31), lo que indica que la tropa no tiende a realizar esta actividad dentro de esta área. Por su parte, actividades como juego (-1,89), descanso (-1,79) y desplazamiento (-0,35) no mostraron ninguna tendencia en esta área.

En el bosque semisiempreverde la única actividad seleccionada positivamente fue el consumo de frutas (2,98), mientras que el descanso (-2,07) y aseo (-2,05) fueron claramente evitadas por la tropa. En lo que respecta al bosque semideciduo, la tropa realizó activamente la búsqueda y consumo de insectos (2,14), mientras que el resto de las actividades no tuvieron tendencias importantes.

Por último, en el bosque deciduo se observaron valores significativos para el consumo de insectos (3,31) y el desplazamiento (3,19). Las actividades de tipo social, como descanso (-2,39), juego (-2,17) y aseo (-2,01), fueron claramente evitadas en estos ambientes. Solo el consumo de frutas (0,04) resultó no significativo.

Dentro del bosque siempreverde la actividad más favorecida fue el consumo de frutos, mientras que en el pantano destacaron el consumo de insectos, el aseo, el descanso y el juego. En el bosque semisiempreverde predominaron las actividades de desplazamiento y juego. Mientras que en las áreas deciduas las actividades más relevantes fueron el forraje de insectos, el desplazamiento y el aseo.

Patrón de actividad diaria

Entre todas las actividades evaluadas solo el descanso mostró diferencias significativas a lo largo del día. Aumentaba en las horas del mediodía, entre las 11:35-12:00 horas y 12:05-12:30 horas (4,51 y 4,28, respectivamente, con un $Z_{crítico} = 3,59$), presentando una tendencia notablemente positiva a diferencia del resto de las actividades consideradas, lo que pareciera reflejar cierta homogeneidad en el resto de las actividades a lo largo del día. Sin embargo, de forma general, se pudo observar una leve preferencia, aunque no estadísticamente significativa, hacia el consumo intensivo y casi exclu-

sivo de frutos por parte de la tropa durante las primeras horas de la mañana (apenas abandonado el dormidero), que disminuía durante el resto del día hasta hacerse casi simultáneo con el consumo de insectos en horas de la tarde (figura 3).

Desplazamiento diario

En cuanto a las distancias diarias recorridas por esta tropa, no se obtuvieron patrones significativos en las medias de desplazamiento por mes. Se determinó que la media de desplazamiento diario de la tropa fue de 2,12 km; sin embargo, se registraron días con un máximo de desplazamiento de 4,7 km y días en los que el grupo permaneció dentro del dormidero sin realizar traslados a otros sectores.

Área de vivienda

Mediante la superposición de todos los recorridos diarios de la tropa se estimó el área central de vivienda aproximada de *C. olivaceus* en esta zona, la cual fue de 1.425 m^2. Esta área incluye en su núcleo el único dormidero que utilizó la tropa durante el período de muestreo, así como las principales áreas de forrajeo.

Discusión y conclusiones

El área de pantano, a pesar de ocupar una pequeña porción dentro del área de muestreo (450 m^2), reviste gran importancia en este estudio, puesto que fue el único sitio que la tropa utilizó como dormidero. La zona de pantano fue el área de donde salieron cada mañana y a la cual regresaron cada tarde todos los individuos, e incluso hubo días en los que el grupo permaneció la jornada completa dentro de este hábitat. Esta preferencia por los hábitats siempreverde (si además consideramos al pantano como tal) parece estar relacionada principalmente con la disponibilidad de frutos que estas áreas ofrecen, recurso este de gran importancia dentro de la dieta de *C. olivaceus*.

Los frutos principalmente con altos contenidos de carbohidratos suelen ser el renglón más consumido por *C. olivaceus* (Robinson, 1984) y suelen encontrarse casi en su totalidad en áreas de bosques siempreverde, donde los árboles no enfrentan problemas hídricos y donde el sustrato no se encuentra constituido por lajas férricas, como ocurre en otros ambientes más cercanos a "María Luisa". Por otra parte, estas zonas muestran una estructura vertical bastante compleja y cerrada, además de una mayor variedad de especies vegetales, lo que permite la obtención del recurso sin desplazamientos a grandes distancias.

La zona de pantano representa un ambiente clave ya que incluye una importante porción de los géneros consumidos por la tropa, como lo son: *Virola, Hyeronima*, *Ficus* y *Cecropia*, además de poseer diversos microhábitats donde se desarrollan colonias de invertebrados, de gran interés alimentario para *C. olivaceus*. Esta zona representa un refugio ideal contra depredadores, en vista del restringido acceso para grandes mamíferos terrestres; por otro lado, el peligro potencial que pueden representar algunos reptiles de hábitos acuáticos y semiacuáticos (*Eunectes murinus* y *Tupinambis teguixin*) podría verse disminuido por la gran altura a la que se encuentran los árboles de esta zona y en la cual se desplazan principalmente estos primates, para los cuales no existe un estrato específico de movimiento dentro del dosel. Esto hace de este hábitat un sitio idóneo para el refugio de la tropa, posiblemente durante todo el año.

En cuanto a la utilización de hábitats, Mittermeier y Van Roosmalen (1981) encontraron de igual forma que los tipos de hábitat con bosques complejos no marginales son los más explotados por *C. olivaceus* en Surinam, en un área protegida con diversidad de ambientes. Ha sido comúnmente referido por diversos autores la alta diversidad de tipos de hábitat explotados por esta especie, entre los que destacan bosques húmedos y secos, riparios, estacionalmente inundables y zonas de pantanos (Freese y Oppenheimer, 1981; Mendes-Pontes, 1997), resaltando esta última entre las más utilizadas, principalmente en Guyana (Terborgh, 1983; Youlatos, 1998; Lehman, 2004; Lehman *et al*., 2006), Perú y Brasil (Peres, 1999; De Oliveira *et al*., 2014), en gran parte por la riqueza y densidad de palmas, recurso que suele ser altamente utilizado en época seca (Terborgh, 1983; Youlatos, 1998).

Los cébidos en general y *C. olivaceus* en particular suelen mostrar cierta preferencia por los estratos medios y/o bajos del dosel (Terborgh y Janson, 1983; Janson, 1986; Yoneda, 1988; Youlatos, 1998; Pozo, 2004; De Oliveira *et al*., 2014); no obstante, también se han reportado empleando estratos superiores y emergentes (Janson, 1986; Mendes-Pontes, 1997), incluso en el sotobosque, con descensos ocasionales al suelo (De Oliveira *et al*., 2014). En este estudio no se observó predilección por un estrato en particular, posiblemente por la ausencia de otras especies, ya que eso puede influir en la distribución espacial de los grupos dentro del perfil vertical del bosque, lo que resalta la alta flexibilidad y adaptabilidad de esta especie.

Con respecto a aquellas áreas que mostraron menor porcentaje de utilización (deciduas y semideciduas), estas presentan un patrón de explotación diferente al de las áreas siempreverde, puesto que en ellas la tropa suele modificar el tiempo de realización de cada una de las actividades. Dicha modificación en el uso de las áreas deciduas y semideciduas puede atribuirse a la simplicidad estructural y fisionómica que mostraron dichos hábitats, de tal forma que es posible esperar que en estos ambientes las actividades de importancia prioritaria para el grupo varíen con respecto al resto de las áreas.

Uno de los resultados más resaltantes es la clara asociación entre el consumo de frutos y los hábitats siempreverde (bosque siempreverde, semisiempreverde y pantano), lo que posiblemente esté relacionado con una alta abundancia y disponibilidad de dicho recurso en estas áreas, las cuales, además de ser los principales comederos del grupo, incluyen su único dormidero. Se observó una tendencia no solo hacia el consumo de frutos e insectos sino también a realizar actividades sociales y de descanso, principalmente en el pantano, lo que hace que este hábitat cobre gran importancia dentro del patrón de utilización de la tropa en este sector, a pesar de ocupar un espacio bastante limitado.

En las zonas de bosques deciduos y semideciduos se evidenció de forma más clara la inclinación del grupo hacia la búsqueda y consumo de insectos (3,31 y 2,14 respectivamente), actividad fuertemente asociada con el incremento en el desplazamiento del grupo, en vista de la distribución aleatoria e impredecible del recurso, lo que hace que los individuos tengan que movilizarse más en la exploración de ciertos microhábitats.

Emmons (1990) también registra la preferencia de *C. olivaceus* por ambientes siempreverdes y de galería, y ubica al bosque deciduo como uno de los menos ocupados por esta. Es una especie generalista típica que responde ante condiciones de abundancia y disponibilidad de sus principales recursos alimentarios, siendo dichas condiciones las más fuertes moduladoras de los patrones de utilización de cada hábitat.

Lo resaltante del patrón de actividad diaria observado con respecto a las frecuencias de consumo de los principales recursos alimentarios es la ligera, aunque no estadísticamente significativa, inclinación hacia la búsqueda de frutos una vez abandonado el dormidero o inclusive dentro del mismo. Es posible que esta tendencia no se evidenciara estadísticamente porque el esfuerzo de muestreo fue menor del requerido o por la menor potencia de las pruebas estadísticas no paramétricas empleadas. En caso de confirmarse estadísticamente dicha tendencia, este comportamiento probablemente estaría directamente relacionado con la adquisición de energía por vía rápida para el inicio de las actividades y recorridos de cada día, dentro de lo que juega un papel importante la adyacencia entre estas áreas. Fleagle (1988) afirma que muchos primates inician el día comiendo, adquiriendo suficientes calorías para el desempeño diario, y de igual forma lo finalizan, consumiendo alimentos que les provean energía para las horas de la noche.

Robinson (1984) observó una tendencia fuertemente bimodal de las actividades de forraje de *C. olivaceus* en los llanos durante la estación de sequía, señalando que dicho patrón puede ser atribuido a factores climáticos, los cuales no parecen propiciar actividades de consumo de alimentos más uniformes en el tiempo. En el presente estudio no podemos ser concluyentes en este sentido, dado que solo se realizaron observaciones en la época de sequía y no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en cuanto a las actividades de búsqueda de alimentos.

No obstante, definitivamente pareciera existir una clara relación entre la posibilidad de alimentarse a lo largo del día y las características fisionómicas y estructurales del hábitat que estos primates explotan (abundancia y disponibilidad de recursos), así como del clima que impera en la zona. En este sentido, podríamos afirmar que la tropa de *C. olivaceus* presente en "María Luisa" no estaría encarando problemas de este tipo, puesto que gran

parte del área está constituida por bosques siempreverdes o semisiempreverdes, lo que representa una importante fuente de recursos alimentarios (principalmente frutos) para la tropa.

Con respecto a los recursos alimentarios consumidos, se refuerzan las tendencias de esta especie, inclinada hacia la frugivoría-insectivoría, lo que no significa que no muestren interés en otros recursos, como pequeños vertebrados (murciélagos y reptiles), los cuales pueden llegar a ocupar completamente su atención, pero las dificultades que presentan estos primates para obtenerlos hace que sean un recurso ocasional. Las frutos más consumidos por esta tropa en "María Luisa" pertenecen a las familias Burseraceae, Moraceae, Myristicaceae, Chrysobalanaceae y Acanthaceae, las cuales en su mayoría presentaron mesocarpos carnosos y se encuentran agrupadas en forma de racimos, propiedades aprovechadas por *C. olivaceus*, posiblemente en vista del alto contenido de carbohidratos y agua, y de la facilidad de observación y consumo del recurso. Con respecto a la categoría insectos, los más consumidos resultaron ser aquellos con hábitos coloniales, principalmente de los órdenes Hymenoptera e Isoptera.

Las actividades relacionadas con el descanso presentaron un claro incremento hacia las horas del mediodía, entre las 10:30 y las 13:30 horas, con valores significativos entre las 11:30 y las 12:30 horas, lo que sí es un factor casi invariable entre la mayoría de los primates, principalmente entre aquellos que habitan en ambientes típicos del Neotrópico, en los cuales las temperaturas del mediodía suelen ser notablemente más elevadas, propicias solo para el reposo y actividades de tipo social (en especial de aseo), en las que se requiere poca inversión energética. Las actividades de tipo social como el aseo y el juego mostraron estar relacionadas, ya que fueron realizadas casi de forma simultánea, a excepción de las horas del mediodía en las que las actividades predominantes fueron el descanso y el aseo. El juego tuvo una frecuencia importante dentro del repertorio de actividades de esta tropa, posiblemente en virtud del componente juvenil de la misma, aunque no siempre esta actividad se realizó entre individuos jóvenes.

De la misma forma que existe relación entre las actividades del grupo y el tipo de ambiente donde estas se llevan a cabo, se observó que *C. olivaceus* en esta región se desplaza a lo largo de un área claramente demarcada

dentro de los límites de las principales zonas explotadas, mostrando rutas estrechamente vinculadas con los patrones de actividad y las áreas de mayor explotación.

El promedio de desplazamiento que presentaron los individuos de esta tropa (2,12 km) resultó ser bastante similar al mostrado por la tropa estudiada por Robinson (1986) en los llanos (2,14 km), con la diferencia de que dicha tropa ocupó tres dormideros diferentes dentro de su área de vivienda, siendo este promedio de desplazamiento posiblemente una fracción del recorrido completo del grupo. Estas distancias son también similares a las que presenta en promedio *C. kaapori* en Brasil (2,17 ha) (De Oliveira *et al*., 2014). No obstante, es claro que el movimiento de los individuos depende directamente de la distribución y abundancia de los recursos; de tal manera que el desplazamiento debería ser mayor en áreas de pocos recursos, donde los individuos deben recorrer mayores distancias en busca de alimento, y menor en aquellas donde la tropa puede obtenerlos con mayor facilidad. Del mismo modo debe estar influenciado por las variaciones estacionales.

Las rutas a través de las cuales se moviliza *C. olivaceus* delimitan de cierta forma el área de vivienda efectiva, en donde los individuos realizan casi todas sus actividades, de tal forma que los parámetros ecológicos, tales como actividades diarias, desplazamiento y áreas explotadas se encuentran estrechamente relacionadas no solo entre sí sino también con las características fisiológicas y estructurales del hábitat aprovechado.

En tal sentido, el área de vivienda de una tropa de primates engloba toda aquella extensión de terreno que comprenden las rutas de movimiento comunes del grupo, incluyendo zonas tan prioritarias como los comederos y el dormidero. Los recorridos diarios del grupo están altamente vinculados con el establecimiento de un área central, alrededor de la cual giran todas las actividades de la tropa. Los 1.425 m^2 de área de vivienda efectiva incluyen un único dormidero y gran parte de la zona ocupada por bosque siempreverde no fragmentado, el cual representa una importante porción de las zonas utilizadas como comederos de *C. olivaceus* en "María Luisa".

El área de vivienda obtenida en el presente trabajo (1.425 m^2) es el aspecto que más difiere con lo obtenido por Robinson (1986) en los llanos venezolanos, donde la tropa de estudio mostró un área de utilización de

aproximadamente 256 ha, específicamente para la época de sequía, y con lo registrado por *C. albifrons* en Ecuador (240 ha) (Matthews, 2009) y Perú (≥150 ha) (Terborgh, 1983). La diferencia entre el tamaño de estas áreas puede estar relacionada con la existencia de varios dormideros, y con la respectiva distancia entre ellos y los comederos, como ocurre en los llanos venezolanos. Lo que permite pensar que las rutas de búsqueda de alimento pueden ser tan extensas que los animales necesitan establecer a lo largo de ese trayecto diversas estaciones de descanso (dormideros). La magnitud de las rutas es un reflejo de la poca disponibilidad de recursos y de una distribución bastante heterogénea de los mismos, principalmente durante las épocas de sequía.

La relativamente limitada área de vivienda de *C. olivaceus* en "María Luisa" podría indicar que los recursos más importantes en el repertorio alimentario de esta especie se encuentran distribuidos con cierta homogeneidad y efectivamente pueden ser ubicados y obtenidos con la explotación de un área de estas dimensiones. Las diferencias en los mecanismos de utilización que esta especie presenta en dos ambientes geográfica, climática y ecológicamente distintos demuestra la amplia capacidad de adaptación que pueden desarrollar estos primates. Esto les permite modificar sus patrones de explotación en función de las características del ambiente, lo que se ha evidenciado a partir de su presencia en relictos boscosos o islas (Terborgh *et al*., 1997; Norconk, 2006), donde han logrado optimizar los procesos de búsqueda y obtención de recursos.

Agradecimientos

Al Consejo de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico (Cdcht) por el financiamiento otorgado. Al Departamento de Estudios Básicos de Electrificación del Caroní C.A. (Edelca, Campamento Guri, estado Bolívar) por el apoyo logístico. A Linda Brown y Howard González por la colaboración en campo. A Jonathan Liria por la elaboración de los mapas.

Referencias

ALTMANN, J. (1974). "Observational study of behavior: sampling methods behavior". *An International Journal of Comparative Ethology*, 49: 227-267.

BROWN, A.; Chalukian, S. y Malmierca, L. (1984). "Hábitat y alimentación de *Cebus apella* en el NO argentino y la disponibilidad de frutos en el dosel arbóreo". *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino rivadavia"*, 13: 273-280.

COHEN, J. (1971). *Casual groups of monkeys and man: stochastic models of elemental social systems*. Harvard University Press. Cambridge, Reino Unido.

DE OLIVEIRA, S.; Lynch Alfaro, J. y Veiga, L. (2014). "Activity budget, diet, and habitat use in the critically endangered ka'apor capuchin monkey (*Cebus kaapori*) in Pará State, Brazil: A preliminary comparison to other capuchin monkeys". *American Journal of Primatology*, 76: 919-931.

EMMONS, L. (1990). *Neotropical rainforest mammals. A field guide.* 1º ed. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

HUBER, O. (1995). "Geographical and phisycal features". En: *Flora of the Guayana*. (Steyermark, J; Berry, P. y Holst, B., eds.): 1-5. Missouri Botanical Garden. St. Louis, EE. UU.

IZAWA, K. y Muzino, A. (1977). "Palm-fruit cracking behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*)". *Primates*, 18: 773-792.

———— (1979). "Foods and feeding behavior of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*)". *Primates*, 20: 57-76.

FRAGASKY, D. y Boinski, S. (1995). "Patterns of individual diet choice and efficiency of foraging in wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*)". *Journal of Comparative Psychology*, 109: 339-348.

FRAGASZY, D.; Visalberghi, E. y Fedigan, L. (2004). *The complete capuchin, the biology of the genus* Cebus. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

FREESE, C. H. y Oppenheimer, J. R. (1981). "The capuchin monkeys, genus *Cebus*". En: *Ecology and behavior of neotropical primates.* (Coimbra-Filho, A. F. y Mittermeier, R. A., eds.): 331-390. Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro, Brasil.

JANSON, C. H. (1986). "Capuchin counterpoint: divergent mating and feeding habits distinguish two closely related money species of the Peruvian forest". *Natural History*, 95: 45-52.

LEHMAN, S. (2004). "Biogeography of the primates of Guyana: effects of habitat use and diet on geographic distribution". *International Journal of Primatology*, 25(6): 1225-1242.

LEHMAN, S.; Sussman, R.; Phillips-Conroy, J. y Prince, W. (2006). "Ecological biogeography of primates in Guyana". En: *Primate biogeography*. (Lehman, S. y Fleagle, G., eds.): 105-130. Springer. Nueva York, EE. UU.

LYNCH-ALFARO, J.; Izar, P. y Ferreira. R. (2014). "Capuchin monkey research priorities and urgent issues". *American Journal of Primatology*, 76: 705-720.

MATTHEWS, L. (2009). "Activity patterns, home range size, and intergroup encounters in *Cebus albifrons* support existing models of capuchin socioecology". *International Journal of Primatology*, 30: 709-728.

MENDES-PONTES, A. (1997). "Habitat partitioning among primates in Maraca island, Roraima, northern brazilian Amazonia". *International Journal of Primatology*, 18(2): 131-156.

MILLER, L. E. (1998). "Dietary choices in *Cebus olivaceus*: a comparison of data from Hato Piñero and Hato Masaguaral, Venezuela". *Primate Conservation*, 18: 42-50.

MITTERMEIER, R. y Van Roosmalen, M. (1981). "Preliminary observation on habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys". *Folia Primatologica*, 36: 1-39.

NORCONK, M. (2006). "Long-term study of group dynamics and female reproduction in venezuelan *Pithecia pithecia*". *International Journal of Primatology*, 27(3): 653-674.

O'BRIEN, T. (1991). "Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and const of group living". *Animal Behavior*, 41: 555-567.

POZO, W. (2004). "Preferencia de hábitat de seis primates simpátricos del Yasuní, Ecuador". *Ecología Aplicada*, 3(1-2): 128-133.

ROBINSON, J. (1984). "Diurnal variation in foraging and diet in the wedge-capped capuchin *Cebus olivaceus*". *Folia primatologica*, 43: 216-228.

———— (1986). "Seasonal variation in the use of time and space by the wedge-capped capuchin monkey, *Cebus olivaceus*: implications for foraging theory". *Smithsonian Contributions to Zoology*, 431: 1-60.

ROSALES, J.; Briceño, E.; Ramos, B. y Picón, G. (1993). "Los bosques ribereños en el área de influencia del embalse Guri". *Pantepui*, 5: 3-23.

TERBORGH, J. (1983). *Five new world monkeys*. Princeton University Press. Princeton, EE. UU.

TERBORGH, J. y Janson, C. H. (1983). "Ecology of primates in southeastern Peru". *National Geographic society Research Reports*, 15: 665-662.

TERBORGH, J.; López, L. y Tello, J. (1997). "Bird communities in transition: the lago Guri island". *Ecology*, 78(5): 1494-1501.

YONEDA, M. (1988). "Habitat utilization of six species of monkeys in Rio Duda, Colombia". *Field Studies of the New World Monkeys*, 1: 39-45.

YOULATOS, D. (1998). "Positional behavior of two sympatric guianan capuchin monkeys, the brown capuchin (*Cebus apella*) and the wedge-capped (*Cebus olivaceus*)". *Mammalia*, 62(3): 351-365.

Figuras

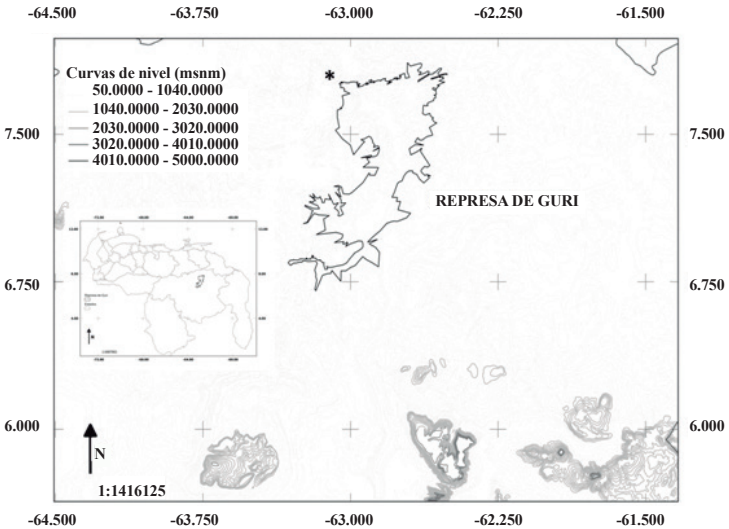


Figura 1. Mapa de las inmediaciones del embalse Guri (* Área de estudio, Cerro "María Luisa").

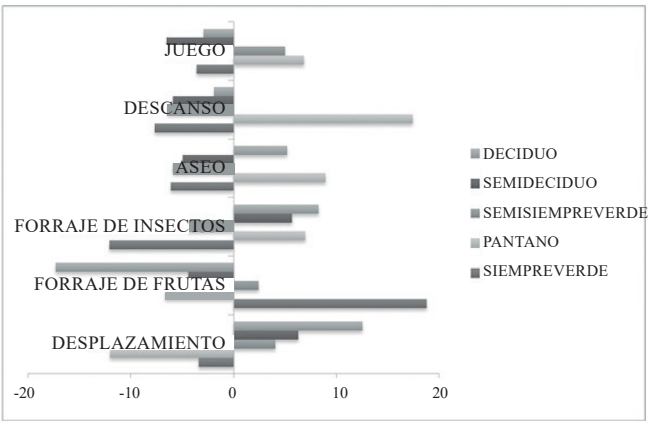


Figura 2. Residuales estandarizados de las actividades realizadas por la tropa en cada hábitat.

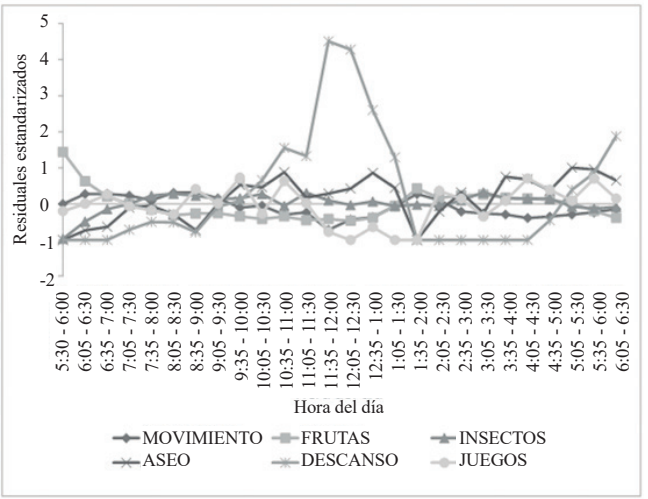


Figura 3. Residuales estandarizados correspondientes a las actividades diarias realizadas por la tropa.

Marjorie Machado
Laboratorio Museo de Zoología de la Universidad de Carabobo, Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología, Universidad de Carabobo. Valencia, Venezuela / mmachado3@uc.edu.ve.

Carmen Ferreira
Centro Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. carmen.ferreira@ciens.ucv.ve.

Machado, M. & Ferreira, C. (2019). Utilización de hábitats por *Cebus olivaceus* (Primates: Cebidae) en un bosque adyacente al embalse Guri, estado Bolívar. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II*. Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 171-191.

Comportamiento alimentario de un grupo de *Pithecia pithecia* en un fragmento de bosque seco sin depredadores

Mailén Riveros Caballero
Luis Felipe Gottopo

Resumen

Un grupo de *Pithecia pithecia* que habita en un fragmento de bosque seco al norte del Embalse de Guri, estado Bolívar, Venezuela, fue estudiado entre abril y julio de 1995. Se tomaron registros de su dieta, comportamientos e interacciones intra/interespecíficas mediante el método animal-focal. Los datos fueron recogidos durante la transición sequía-lluvia, lo que permitió confirmar diferencias estacionales de dieta, ya documentadas. Se registraron conductas de vigilancia individuales en diferentes estratos del bosque durante la alimentación, así como comportamientos vinculados a la interacción con depredadores potenciales. Las variaciones en el comportamiento alimentario y el uso del estrato del bosque en la obtención de alimentos, así como la aparición de estrategias de fisión-fusión para la búsqueda del alimento, sugieren una disminución en la percepción de riesgo de depredación de este grupo.

Palabras claves: antidepredación, riesgo, vigilancia, plasticidad, comportamiento.

Feeding Behavior of a Group of *Pithecia pithecia* in a Dry Forest Fragment without Predators

Abstract

A group of *Pithecia pithecia* inhabiting a dry forest fragment located at the north of the Guri Dam, Bolívar state, Venezuela was observed. This group was studied between April and July 1995. Records of their diet, behavior and intra/interspecific interactions were documented using the animal-focal method. The data was collected during the drought-rain season transition, which let to confirm seasonal differences in diet. Individual vigilance behavior was also recorded at different forest strata during feeding activity, as well as behaviors related to interaction with potential predators. Variations in foraging behavior and use of forest strata to obtain food as well as the appearance of fission-fusion strategies for foraging, seems to suggest a decrease in the perceived risk of predation in the group.

Keywords: anti-predation, risk, vigilance, plasticity, behavior.

Introducción

Cambios en el comportamiento de algunos animales han sido observados como respuesta a transformaciones en el ambiente, consecuencia de la acción humana (Barnett *et al.*, 2012). Entre los causantes de estas transformaciones, la fragmentación ocupa un lugar destacado, ya que provoca perturbaciones en las relaciones ecológicas que alteran mecanismos de regulación de poblaciones, alcanzando incluso extinciones locales. Entre las especies más susceptibles a desaparecer por acción de la fragmentación destacan los depredadores tope, ya que precisan extensas áreas continuas para asegurar acceso al alimento y por ende su supervivencia (Terborgh, 1992). Al mismo tiempo, la fragmentación puede conducir a cambios en conductas alimentarias en primates, como consecuencia de la desaparición de determinados recursos y la aparición de otros (Norconk *et al*., 2003; Barnett *et al.*, 2012). Sin embargo, este fenómeno no siempre es posible pensarlo desvinculado de la extinción de depredadores, en la medida que estos cumplen funciones reguladoras de poblaciones que al ser alteradas desencadenan procesos de reducción de la biodiversidad (Terborgh, 1992). A pesar de esto, los cambios en los hábitos alimentarios en el grupo de primates objeto de este estudio han sido explicados como resultado de alteraciones en la disponibilidad de alimentos (Cunningham y Janson, 2007; Riveros y Ferreira, 2001; Norconk, 1996) y poco se han vinculado con la ausencia de depredadores (Norconk *et al*., 2003).

Lima y Dill (1990) demuestran que hay una relación entre el riesgo de depredación y la disminución o expansión de prácticas alimentarias. Estos autores señalan que la percepción del riesgo de ser depredado determina en gran medida la decisión de qué, cuándo y dónde comer. Esta aseveración ha

sido verificada en primates, comprobándose que la presión de depredadores amplía o limita las áreas y parches de alimentación (Bryer *et al.*, 2010; Di Fiore, 2002).

En el contexto de las islas del lago Guri (edo. Bolívar), estudios de su ecología han evidenciado que los fragmentos pequeños carecen de depredadores de vertebrados, al tiempo que conservan herbívoros generalistas en densidades que alcanzan de uno a dos órdenes de magnitud superiores a las encontradas en tierras no fragmentadas contiguas (Terborgh *et al*., 1997; Asquith *et al*., 1999; Terborgh *et al*., 2001; Lambert *et al*., 2003). Este fenómeno de hiperabundancia, trae consigo el agotamiento del recurso y la subsiguiente extinción de ciertas especies de animales y plantas locales. Las poblaciones de primates que superviven en estas islas bajo dichas condiciones se espera que hayan desarrollado estrategias alimentarias que maximicen el uso del espacio y del recurso, influenciadas en cierta medida por la disminución del riesgo de ser depredadas. En este estudio se exploran los posibles cambios que las condiciones descritas hayan podido imprimir en el comportamiento alimentario y antidepredador de un grupo de monos *Pithecia pithecia* habitante de una de las islas del lago Guri.

Materiales y métodos

Área de estudio y vegetación

El grupo de monos objeto de estudio habita una isla ubicada en la zona norte de un archipiélago artificial originado por una gran inundación del río Caroní que tuvo lugar durante la construcción de la represa hidroeléctrica Simón Bolívar. En 1986 el lago resultante obtuvo una dimensión de 4.300 km^2 y alcanzó una cota de 270 msnm a partir de 120 msnm (Álvarez *et al*., 1986). Se deduce entonces que el grupo de primates, para el momento de este estudio (1995), tenía 9 años de aislamiento. No obstante, su tiempo de confinamiento fue mayor, ya que la primera inundación de 1968 alcanzó una cota de 217 msnm, cercana a la final. La isla, denominada "Isla Redonda", abarca un área de 12 ha y se ubica en la zona norte del embalse, en el bajo río Caroní, sector Las Carolinas, específicamente a 07° 45' N-62° 52' O.

Según una caracterización botánica emprendida por Parolin (1993), en la isla fueron identificados dos tipos de bosques secos, uno semideciduo de 12 a 18 m de altura, abundante en lianas, y otro arbustal, empinado y rocoso, con hasta 8 m de altura, ubicado en el centro de la isla. Un total de 57 especies de árboles fueron identificadas. Las más abundantes fueron: *Peltogyne floribunda*, *Maytenus guyanensis* y *Connarus venezuelanus* o "pico de loro".

Depredadores potenciales

Las grandes masas de tierra que también conforman el archipiélago del Guri, con tamaños mayores a las 75 ha de bosque seco, fueron inventariadas en 2001 y presentaron la mayoría de los vertebrados de la región, incluyendo grandes frugívoros y aves granívoras, el conjunto completo de especies de primates, la comadreja gigante (*Eira barbara*) y depredadores de vertebrados que incluyen grandes serpientes (*Boa constrictor)*, aves rapaces y cunaguaros (*Felis pardalis*) (Terborgh *et al*., 2001). Grandes depredadores como águilas harpía (*Harpia harpyja*), jaguares (*Panthera onca*) y pumas (*Felis concolor*) no se observaron en extensiones menores de 88 ha, aunque estuvieron presentes en el continente y se registraron en una isla de 190 ha. Estudios previos de comunidades de animales en varias de estas islas revelan que la mayoría de las especies de vertebrados típicos, presentes en los ecosistemas de bosque seco de la región, desaparecieron en las menores de 15 ha pocos años después del aislamiento (Terborgh *et al*., 1997). Las especies de vertebrados que persisten en las islas menores constituyeron un subconjunto no aleatorio de la comunidad original, mientras que los depredadores de vertebrados estuvieron completamente ausentes.

Descripción de la especie

La especie *Pithecia pithecia*, también conocida como mono viudita o saki cariblanco, posee un marcado dimorfismo sexual, según el cual el macho presenta un pelaje de contraste entre su cara blanca y cuerpo negro, distinguiéndose de la hembra de pelaje homogéneo color gris agouti.

Se caracteriza por ser de talla pequeña, con un peso que varía entre 1,65 y 2,35 kg (Emmons, 1990), por tener un comportamiento críptico y por ocupar el estrato medio del bosque, donde se traslada saltando desde superficies verticales, ya que su morfología está especializada en este tipo de locomoción, lo que le permite desplazarse en silencio y evitar depredadores, a un costo energéticamente bajo (Walker, 2005). Esta estrategia podría compensar la vulnerabilidad, consecuencia de su pequeña talla y reducido tamaño de grupo de hasta 4 individuos (Emmons, 1990), aunque algunos autores señalan que forman grupos familiares aparentemente monógamos de hasta 10 individuos (Buchanan *et al.*, 1981) o grupos multiparejas de hasta 20 individuos (Linares, 1998). Su dieta es frugívora, especializada en semillas inmaduras y duras (Norconk y Conklin-Brittain, 2004) y puede variar estacionalmente, así como ser complementada con el consumo de insectos (Norconk, 1996; Riveros y Ferreira, 2001) en casos de estrés alimentario. La distribución de esta especie es específica de la región guayanesa, desde el sur-este del Delta del Orinoco hasta el estado de Amapá en Brasil (Veiga y Marsh, 2008).

Recolección de datos

Estudios previos en Isla Redonda generaron, en toda su extensión, un sistema de senderos en forma de cuadrículas, de 50 x 50 m, que ha permitido el seguimiento, ubicación y observación del grupo. Durante tres meses y medio de observación realizados en 1995, el grupo de monos estuvo constituido por siete individuos: dos machos adultos, dos hembras adultas, dos jóvenes (macho y hembra) y una cría de meses. Para el registro de conductas y hábitos se usó el método de "animal-focal" (Altmann, 1974), que consiste en la visualización ininterrumpida de un solo individuo (en este caso, por períodos de 10 min), considerada como una muestra de observación. Entre cada muestra se tomó un descanso de 5 min, y se alcanzaron de 3 a 4 muestras focales por hora de seguimiento, procurando correspondieran a individuos diferentes cada vez. Se hizo seguimiento al grupo por nueve horas y media diarias, lo que coincide con su período de actividad (6:00 am a 3:30 pm), obteniendo 22-28 muestras focales diarias y un total

de 1.071 muestras efectivas, lo que correspondió a 178,5 horas de observación. Durante cada muestra focal se registró: nombre, sexo y edad (joven, subadulto, adulto) del individuo, y se contabilizó con cronómetro el tiempo de sus actividades diarias clasificadas en alimentación, desplazamiento, descanso e interacciones sociales como aseo y juego. Se consideró alimentación cuando el individuo buscaba, manipulaba y consumía alimento una vez ubicado en un parche alimentario, identificando el rubro de alimento ingerido (fruto, semilla, insecto, hoja u otro), la especie de planta y el estrato de bosque utilizado (bajo de 0-3 m, medio de 3-10 m, alto de 10 m en adelante), el cual podía alcanzar en ocasiones los 18 m de dosel. Fueron considerados desplazamientos cuando los individuos se trasladan de un parche de alimentación a otro, y se consideró situación de descanso cuando permanecían en reposo o aseándose. La actividad social fue registrada cuando interactuaban uno o más individuos estableciendo contacto físico para aseo o juego. Durante el inicio de los traslados del grupo de un parche de alimentación a otro, se identificó el individuo que iniciaba la marcha, en los casos posibles. También se registró el número de veces que exhibían una conducta de vigilancia antidepredador dentro de una muestra, entendida como la actitud individual de estado de alerta expresada por la observación activa del entorno al momento en que el resto de los individuos realiza otra actividad. Este comportamiento se registró cuando lo manifestaba el individuo foco o su vecino más próximo en un radio menor a 2 m.

Resultados

Comportamiento alimentario

Durante la actividad diaria, concluyendo la estación seca (finales de abril), el grupo dedicó 37% de su tiempo a la búsqueda, manipulación y consumo de alimentos, aumentando este porcentaje a 41% durante el inicio de la época lluviosa. En ambos períodos estacionales la alimentación superó en tiempo a las actividades sociales, de reposo y traslado (figura 1). Los rubros alimentarios utilizados por el grupo fueron en orden decreciente: semillas, frutos, hojas, insectos, otros y flores. En la categoría “otros” se

incluyen especies no identificadas, consumo de agua y miel. Los rubros semillas y frutos representaron el 28,5% del tiempo total dedicado a la alimentación (39%). El consumo de insectos representó el 4% (figura 1) y fue en buena parte obtenido en un parche de árboles de *Maprounea guianensis* que en sus hojas secas albergaba numerosas telarañas donde se almacenaban diferentes tipos de insectos.

Los traslados del grupo de un parche de alimentación a otro fueron liderados principalmente por el macho adulto alfa, denominado "Big Daddy" (BD), 60% de las veces contabilizadas (N= 239), quien destacaba del resto de los individuos por su mayor tamaño y vocalización grave. Él tomaba la delantera en cuanto a cuándo y dónde iniciar los traslados. En otras ocasiones el liderazgo era asumido por la hembra de más edad, 20% de las veces, identificada como "Mom" (Ma), mientras que el 20% restante no fue posible identificar quién comandaba la iniciativa de los traslados.

En veinte oportunidades –según datos recopilados por este estudio y el de Ceballos (2004), desarrollados simultáneamente– se observó al grupo dividirse en subgrupos de composición variable para la búsqueda y consumo de alimentos. Esta fisión-fusión estuvo compuesta con mayor frecuencia de machos separados de hembras, que se dirigían a diferentes parches de alimentación separados entre sí por una distancia de entre 50 y 150 m, y con tiempos promedio de separación de 36 min (rango 8-120 min).

De las 57 especies de plantas identificadas en la isla (Parolin, 1993), 21 fueron utilizadas por los saki cariblanca para su alimentación, lo que representa 37% del total. Estas se señalan en orden de importancia de acuerdo a la frecuencia de consumo en la tabla 1, con algunas estimaciones de abundancias reseñadas por Parolin (1993). Las dos especies más importantes en la dieta durante el período de estudio fueron *C. venezuelanus y L. discolor*, la primera con la mayor abundancia relativa de la isla (tabla 1). Las semillas de las dos especies fueron consumidas en ambos períodos estacionales (tabla 1), siendo mayor la proporción de consumo de *C. venezuelanus* cuando estaban madura al fin de la sequía, y de *L. discolor* cuando estaban secas y caídas al suelo al inicio de las lluvias. Las semillas de *C. venezuelanus* maduras presentan una coloración negra y una consistencia dura, con un característico arilo graso amarillo muy apetecido; mientras que las semillas

inmaduras, cuyos cotiledones eran abiertos por estos monos para raspar con los dientes su interior, fueron consumidas en menor proporción durante el inicio de las lluvias. En tercer orden de preferencia en el consumo de semillas, el grupo se alimentó del árbol de *Talisia retusa* o "mamónillo", cuyo consumo se observó en mayor proporción al inicio de las lluvias, y de manera sistemática, a primeras y últimas horas del día. Los frutos de esta especie se localizan en el estrato emergente del bosque (más de 18 m).

El traslado a orillas del lago para beber agua constituyó una actividad que potencialmente expuso al grupo a riesgo de depredación. Esta actividad fue observada en tres ocasiones en el fin de la época seca, sin embargo, se describe solo aquella que fue presenciada en condiciones óptimas (corta distancia y sin perturbación de la actividad). Ocurrió aproximadamente a las 2:30 pm. El macho alfa BD descendió del estrato medio del bosque rumbo al borde de la isla, el resto del grupo le siguió en fila, saltando sobre las rocas y troncos secos caídos que suelen rodear las islas del Guri, y cuya extensión se dilata en sequía debido al descenso del nivel del embalse. La ruta escogida no fue la más corta (aprox. 150-200 m), pero sí la más plana. El evento duró alrededor de 30-40 min y consistió en la toma de agua de todos los individuos excepto de la hembra joven (casi subadulta), que permaneció vigilante en un tronco seco vertical a aproximadamente 1 m de altura; el único individuo que bebió agua sin pausa fue BD.

Estrato del bosque utilizado y vigilancia antidepredador

Los monos de Isla Redonda utilizaron principalmente el estrato medio del bosque (78,6%), seguido del estrato bajo, incluido el suelo (12,6%), y del estrato alto (8,8%) (figura 2). Estos porcentajes se calcularon totalizando el tiempo de alimentación (N= 69 h) por estrato en cada muestra focal. Dentro del estrato bajo, el grupo permaneció en el suelo 5,8% del tiempo total, alimentándose de semillas secas caídas de *L. discolor*, a las que dedicaron hasta 1:15 h continuas para su recolección. Adicionalmente, y en puntuales ocasiones, fue consumido en el suelo el fruto caído de *Neocalyptrocalyx muco*, probablemente el de mayor tamaño de la zona (5 cm de diámetro y cerca de 350 gr de peso) y de difícil manipulación para un mono viudita de

poco más de 2 kg. Este, una vez maduro, cae al suelo desde una altura variable de 15-18 m, fracturándose y poniendo al descubierto una aromática y carnosa pulpa que rodea grandes semillas. En una ocasión se observó a los monos golpear y lanzar el fruto para provocar su rotura. Otro recurso eventualmente consumido en el suelo fue la miel, frecuentemente recolectada de panales abandonados, sin embargo, en algunas oportunidades los jóvenes lanzaron los nidos al suelo para espantar las avispas y obtener la miel de los fragmentos. La recolección de los frutos de *N. muco* y de miel fueron motivo de fuertes riñas, en las que el macho alfa resultaba casi siempre vencedor.

Los parches de alimentación donde la conducta vigilante fue más frecuente, se ubicaron en el estrato bajo del bosque [32 muestras de 52 (61,5%); figura 2] y principalmente en las ocasiones que los monos bajaban al suelo a consumir semillas de *L. discolor.* En las oportunidades que fue visto al grupo alimentarse de estas semillas, uno o dos individuos permanecieron vigilantes sobre una rama, aproximadamente a medio metro del suelo, alimentándose solo ocasionalmente. La hembra joven resultó ser la centinela más frecuente [12 muestras de 32 (37,5%); figura 2]. Nunca se observó al macho ni a la hembra líderes desempeñar tales roles. En el estrato alto la presencia de individuos vigilantes fue menos frecuente que en el bajo [8 muestras de 36 (22%); figura 2], pero superior a la registrada en el estrato medio, que fue muy baja (13 muestras de 325 (4%); figura 2]. Sin embargo, en ocasiones se escuchó al grupo vocalizar en el estrato alto ante el acercamiento de un ave de envergadura. Aun cuando se detectaron diferencias porcentuales en la aparición de comportamientos de vigilancia según el estrato del bosque, la vigilancia de un individuo cercano a otro que se alimentaba se registró en solo 12,3% de las muestras animal-focal tomadas (53 muestras de las 414 muestras de alimentación registradas, figura 2).

Conductas antidepredador

El hostigamiento del grupo a una serpiente tragavenado (*B. constrictor*) fue observado en uno de los sitios dormidero a una altura de 10-12 m, cuando el grupo se acercaba a este para dormir. Al ser detectada la serpiente, los

monos emitieron agudas vocalizaciones de alarma. El macho y la hembra alfa, seguidos por un macho joven, se le aproximaron de manera curiosa y cautelosa. El primero en acercarse vocalizando fue el macho alfa, se retiró y le siguió la hembra alfa, seguida del joven, quien además de vocalizar le dio tímidos golpes con el fin aparente de ahuyentarla o provocar alguna reacción. Sin embargo la serpiente, que dormía, permaneció inmóvil, enrollada. Vocalizaciones ininterrumpidas de varios individuos continuaron por cerca de 15 min, después de las cuales, lejos de lo esperado, los monos no migraron a otro dormidero sino que en este se dirigieron a las partes emergentes de los árboles para enrollarse y dormir de manera separada, como es lo habitual. Al amanecer del día siguiente, la serpiente no estaba y se constató la presencia de todos los miembros del grupo.

En lo que respecta a depredadores aéreos, no se observaron rapaces durante el tiempo de seguimiento, pero sí un caso de falsa alarma ante el vuelo rasante de un zamuro (*Sarcoranphus papa*). Al divisar al ave, el joven macho emitió vigorosas llamadas de alerta desde el estrato alto del bosque. A pesar de no estar frente a una amenaza real, el individuo huyó velozmente dejándose caer en picada al estrato medio del bosque; en contraste, el resto del grupo no emitió llamadas de alerta, ni manifestó cambios de comportamiento por la presencia del ave.

Discusión y conclusiones

Es frecuente que durante la época de sequía los frutos no sean un recurso abundante en el bosque seco semideciduo, por lo que los animales buscan otras alternativas alimentarias. Tal es el caso de este grupo de monos, cuya dieta en época seca alcanzó porcentajes considerables de consumo de insectos, particularidad no reportada en *P. pithecia* de bosques continuos, donde su alimentación ha sido reseñada como estrictamente frugívora (Frisoli *et al*., 2009; Anzelc, 2009; Robl, 2008). Las dos especies de semillas más consumidas por el grupo estudiado (tabla 1) presentan altos contenidos grasos [*C. venezuelanus* y *L. discolor*: 18,6% y 56,8% de lípidos (Norconk y Conklin-Brittain, 2004)], por lo que su preferencia de consumo puede estar asociada tanto a sus propiedades energéticas como a la disponibilidad y

accesibilidad en el suelo, potenciada por la ausencia de depredadores. Aun cuando *C. venezuelanus* fue consumida en distintos estadios de madurez, presentó mayor porcentaje de consumo cuando madura en época seca; a diferencia de *L. discolor*, que fue obtenida del suelo en ambas épocas climáticas, aumentando su proporción de consumo al inicio de las lluvias ante la ausencia de la disponibilidad de la primera.

La fisión del grupo, observada en época de escasez, también podría estar relacionada con la optimización de recursos y la ausencia de depredadores, máxime si se toma en cuenta que el tamaño del grupo puede constituir una estrategia antidepredador, en tanto que grupos grandes proporcionan ventajas en la vigilancia, persuasión y hostigamiento de depredadores (Isbell, 1994) y que la fisión en grupos de primates optimiza la obtención de alimentos en parches pequeños, reduciendo la competencia intergrupal (Strier, 1989).

La actividad terrestre es reportada como poco habitual en primates platirrinos en general y en monos viuditas en particular, sin embargo ha sido observada en sociedades de *Pithecia* spp. en ambientes alterados por acción humana, por esta y otras investigaciones, tanto en las islas del Lago Guri (Riveros y Ferreira, 2001; Norconk, 1996), como en Brasil y la Guyana Francesa (Barnett *et al*, 2012; Vié *et al*., 2001). Siguiendo a Terborgh *et al*. (1997, 2001), una característica de dichos hábitats es la desaparición de grandes depredadores, tal como ha sido confirmado por el presente y otros trabajos (Gleason y Norconk, 2002), en los cuales no fue verificada la presencia de amenazas reales de depredación para el grupo estudiado. Igualmente, otros comportamientos atípicos de estos monos, como marchas terrestres para obtener agua, descansar en árboles dormideros en presencia de una boa y el uso habitual de los niveles bajos y altos del bosque, así como el consumo del renglón insectos, observados por este y otros estudios (Cunningham y Janson, 2007; Norconk, 1996; Riveros y Ferreira, 2001), hacen sospechar que el grupo ha relajado sus conductas antidepredadores al tiempo que ha ampliado su espectro alimentario (o viceversa), mediante la explotación de parches potencialmente susceptibles al ataque de depredadores. La conducta relajada antidepredador se evidencia también al cuantificar la baja frecuencia en la que fue observado el comportamiento

de vigilancia en este grupo (12,3%), cuando esta ha sido detectada con una frecuencia promedio superior a la de otros primates (capuchinos, araguatos y monos araña) en un estudio en los bosques continuos de Surinam realizado por Neal (2009), área donde la densidad de depredadores se presume mayor a la de Isla Redonda. Por otra parte, un grupo de *P. pithecia* de bosque de sabana con aspecto secundario, también en Surinam (Norconk *et al*., 2003; Robl, 2008), hizo uso del estrato inferior del bosque para explotar parches más pequeños cuando los alimentos fueron menos abundantes en épocas secas. Esta hipótesis es confirmada por lo observado en este muestreo, donde los parches de semillas secas de *L. discolor* ubicados en el suelo, con contenido graso y proteico mayor al que tienen cuando están dentro del fruto antes de caer (Norconk y Conklin-Brittain, 2004), fueron utilizados de manera sistemática y por largos períodos de tiempo al fin de la estación seca.

Asimismo, los parches de alimentación de los frutos sin caer de *L. discolor* (Cunningham y Janson, 2007) y de *T. retusa,* se ubican en el estrato emergente del bosque. Esto implica que dichos alimentos, tanto los caídos como los que permanecen en los árboles, fundamentales en la dieta de estos primates, son recolectados en áreas teóricamente más expuestas a depredadores, en ciertas épocas del año. De lo anterior puede interpretarse que la escasez de alimento, resultado del aislamiento y de la estacionalidad, puede impulsar a los monos viudita a explotar niveles del bosque donde potencialmente son más vulnerables a la depredación, quizá motivados por la baja disponibilidad de recursos y por la ausencia sostenida de depredadores aéreos y terrestres en la zona (Gleason y Norconk, 2002). Comportamientos semejantes, es decir, explotación de parches alimenticios atípicos o hipotéticamente expuestos a riesgo de depredación, han sido observados en otros primates neotropicales como consecuencia de la disminución del riesgo de ser depredado (De Luna *et al*., 2010; Di Fiore, 2002).

Vasey (2000) sugiere que el uso de la altura de los bosques por primates responde a menudo a tácticas específicas de termorregulación y/o para evitar depredadores. En Surinam, en un hábitat de bosque no fragmentado, un grupo de *P. pithecia* evitó usar los estratos del bosque superior, lo que fue atribuido a una estrategia para evitar depredadores aéreos como el águila arpía y el águila morena (*Morphnus guianensis*), identificadas como

los principales depredadores de sakis cariblanco (Miller y Treves, 2007). Esto es coherente con la evidencia de que estos monos se especializan en la explotación de los estratos medios del bosque (Emmons, 1990), para lo cual han desarrollado adaptaciones morfológicas evolutivas específicas (Walker, 2005). Si comparamos esta evidencia con la relativa "confianza" con que el grupo enfrentó la amenaza de la serpiente arbórea (hostigándola, golpeándola y durmiendo cerca de ella) y con el aumento del porcentaje de tiempo, en comparación con estudios previos en esta isla, que los individuos dedicaron al consumo de alimentos en el suelo, aunado a la exposición del grupo en los recorridos de orilla para acceder al recurso agua, pareciera que la percepción del riesgo de depredación de este grupo ha cambiado durante su tiempo de aislamiento.

No obstante, esta flexibilización en su dieta y comportamiento hasta ahora ha sido descrita principalmente como respuesta a la disminución de recursos consecuencia de perturbaciones humanas (Barnett *et al*., 2012) y rara vez se han asociado a la ausencia de depredadores característica de ambientes perturbados. Si bien las actividades riesgosas se centraron en la búsqueda y consumo de alimentos en ambos períodos estacionales, quizás la disminución irreversible del recurso alimento, producto de la fragmentación, no pueda estar disociada de la subsecuente disminución de los depredadores (Terborgh, 1992; Terborgh *et al*., 2001), sino que tal vez exista una relación estrecha entre estos fenómenos que se expresa o traduce en la "normalización" de ciertos comportamientos en apariencia distintos a los observados en bosques continuos o ambientes poco alterados (Bryer *et al*., 2010).

Los fenómenos observados apoyan la idea de que los animales que están en ambientes confinados se ven forzados a adoptar otras estrategias alimentarias que les permitan la supervivencia, las cuales pueden ser potenciadas por la ausencia de depredadores propia de dichos ambientes. La exploración de nuevos rubros alimentarios como insectos, la flexibilidad estacional y espacial en el uso del recurso y la versatilidad en el consumo de alimentos en diferentes estadios, hace de *P. pithecia* una especie adaptable y plástica, con capacidad de generar estrategias ante la limitación del recurso, derivada de la ruptura de la estabilidad ecológica en estas islas a consecuencia de la fragmentación del bosque y de la disminución de depredadores que esta

conlleva. Las conductas alimentarias y los comportamientos frente a las amenazas de depredadores en este grupo aparentan estar modeladas por una plasticidad de comportamientos que parece diferir de las descritas por Anzel (2009) y Neal (2009) en zonas donde la perturbación humana no ha impreso cambios tan contundentes.

Agradecimientos

Se agradece a M. Norconk y J. Terborgh por la oportunidad brindada de participar en los respectivos Proyectos de Primatología Ecológica de Guayana y de Dinámica de Bosques Fragmentados, así como por el apoyo logístico y de infraestructura. A Edelca, actual Corpoelec, particularmente a L. Balbas, por el permiso institucional y apoyo incondicional. A M. Lubin, C. Rodríguez y A. Ferrero por las enseñanzas del arte de la navegación. A N. Ceballos, C. Ferreira y L. Levin por la confianza y la solidaridad. A G. Gottberg por el apoyo en la investigación documental y corrección del texto y a Z. Tarano por los valiosos aportes al manuscrito.

Referencias

ALTMANN, J. (1974). "Observational study of behavior: sampling methods". *Behavior*, 48: 227-267.

ÁLVAREZ, E.; Balbas, L.; Massa, I. y Pacheco, J. (1986). "Aspectos ecológicos del embalse de Guri". *Interciencia*, 11(6): 325-333.

ANZELC, A. (2009). *The foraging and travel patterns of white-faced sakis in Brownsberg Nature Park, Suriname: preliminary evidence for goal-directed foraging behavior*. Tesis de Grado. Kent State University. Kent, Ohio, EE. UU. 209 pp.

ASQUITH, N. M.; Terborgh, J.; Arnold, A. E. y Riveros, C. M. (1999). "The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent". *Journal of Tropical Ecology*, 15: 229-235.

BARNETT, A.; Boyle, S. A.; Norconk, M. A.; Palminteri, S.; Santos, R. R.; Veiga, L. M.; Alvim, T. H.; Bowler, M.; Chism, J.; Di Fiore, A.; Fernández-Duque, E.; Guimarães, A. C. P.; Harrison-Levine, A.;

Haugaasen, T.; Lehman, S.; MacKinnon, K. C.; De Melo, F. R.; Moreira, L. S.; Moura, V. S.; Philips, C. R.; Pinto, L. P.; Port-Carvalho, M.; Setz, E. Z. F.; Shaffer, C.; Da Silva, L. R.; Da Silva, S. S. B.; Soares, R. F.; Thompson, C. L.; Vieira, T. M.; Vreedzaam, A.; Walker-Pacheco, S. E.; Spironello, W. R.; MacLarnon, A. y Ferrari, S. F. (2012). "Terrestrial activity in pitheciins (Cacajao, Chiropotes, Pithecia)". *American Journal of Primatology*, 74: 1106-1127.

BUCHANAN, D.; Mittermeier, R. A. y Van Roosmalen, M. G. M. (1981). "The saki monkeys, genus *Pithecia*". En: *Ecology and behavior of neotropical primates* (Coimbra-Filho, A. F. y Mittermeier, R. A., eds.): 391-417. Academia Brasileira de Ciencias. Río de Janeiro, Brasil.

BRYER, M.; Chapman, C. y Rothman, J. (2010). "Diet and polyspecific associations affect spatial patterns among redtail monkeys (*Cercopithecus ascanius*)". *Behaviour*, 150: 277-293.

CEBALLOS-MAGO, N. (2004). *Activity patterns and social structure of white-face saki monkey* (Pithecia pithecia) *in a forest fragment in Venezuela*. Tesis de Maestría. University of Cambridge. Cambridge, Reino Unido. 76 pp.

CUNNINGHAM, E. y Janson, C. (2007). "Pithecia pithecia's response to decreasing fruit abundance". *American Journal of Primatology*, 68: 491-497.

DE LUNA, A. G.; Sanmiguel, R.; Di Fiore, A. y Fernández-Duque, E. (2010). "Predation and predation attempts on red titi monkeys (*Callicebus discolor*) and equatorial sakis (*Pitheciaaequatorialis*) in amazonian Ecuador". *Folia Primatologica*, 81: 86-95.

DI FIORE, A. (2002). "Predator sensitive foraging in ateline primates". En: *Eat or be eaten: predation-sensitive foraging in primates.* (Miller, L. E., ed.): 242-267. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

EMMONS, L. (1990). *Neotropical rainforest mammals. A field guide.* The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

FRISOLI, L.; Parrish, A. y Chism, J. (2009). "Habitat and resource use of saki monkeys (*Pithecia* spp.) in amazonian Peru". *American Journal of Primatology*, 71(1): 74.

GLEASON, T. y Norconk, M. (2002). "Predation risk and anti-predator adaptations in white-faced sakis, *Pithecia pithecia*". En: *Eat or*

be eaten: predation-sensitive foraging in primates. (Miller, L. E., ed.):169-184. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

ISBELL, L. A. (1994). "Predation on primates: Ecological patterns and evolutionary consequences". *Evolutionary Anthropology*, 3: 61-71.

LAMBERT, T. D.; Adler, G. H.; Riveros, C. M.; López, L.; Ascanio, R. y Terborgh, J. (2003). "Rodents on tropical land-bridge islands". *Journal of Zoology*, 260: 179-187.

LIMA, S. y Dill, L. (1990). "Behavioral decisions made under risk of predation: a review and prospectus". *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.

LINARES, O. (1998). *Mamíferos de Venezuela.* Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas, Venezuela.

MILLER, L. E. y Treves, A. (2007). "Predation on primates: past studies, current challenges, and directions for the future". En: *Primates in perspective.* (Campbell, C.; Fuentes, A.; MacKinnon, K.; Panger, M. y Bearder, S., eds.): 525-542. Oxford University Press. Nueva York, EE. UU.

NEAL, O. (2009). *Responses to the audio broadcasts of predator vocalizations by eight sympatric primates in Suriname, South America*. Tesis de Grado. Kent State University. Kent, Ohio. EE. UU. 128 pp.

NORCONK, M. A. y Conklin-Brittain, N. L. (2004). "Variation on frugivory: the diet of venezuelan white-faced sakis (*Pithecia pithecia*)". *International Journal of Primatology*, 25(1): 1-25.

NORCONK, M. A.; Raghanti, M.; Martin, S. K.; Grafton, B.; Gregory, T. y DeDijn, B. (2003). "Primates of Brownsberg Natuurpark, Suriname, with particular attention to the pitheciins". *Neotropical Primates*, 11: 94-100.

NORCONK, M. A. (1996). "Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela". En: *Adaptive radiations of neotropical primates.* (Norconk, M. A.; Rosenberger, A. L. y Garber, P. A., eds.): 403-423. Plenum. Nueva York, EE. UU.

PAROLIN, P. (1993). "Forest inventory in an island of Lake Guri, Venezuela". En: *Animal-plant interactions in tropical environments.* (Barthlott, W.; Schmidt-Loske, C. M. K. y Schuchmann, K. L., eds.): 139-147. Museo Alexander Koenig. Bonn, Alemania.

RIVEROS, C. M. y Ferreira, C. (2001). "Comportamiento alimentario de una tropa de *Pithecia pithecia* (mono viudo cara blanca), en una isla del embalse de Guri, edo. Bolívar". *Ecotrópicos*, 14(2): 57-64.

ROBL, N. (2008). *Ontogenetic resource partitioning in white faced sakis (Pithecia pithecia).* Tesis de Grado para Máster en Artes. Kent State University, EE. UU. 88 pp.

STRIER, K. (1989). "Effects on patch size on feeding associations in muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Folia Primatologica*, 52: 70-77.

TERBORGH, J. (1992). "Maintentance of diversity in tropical forests". *Biotropica*, 24: 283-292.

TERBORGH, J.; López, L. y Tello, S. J. (1997). "Bird communities in transition: the Lago Guri islands". *Ecology*, 78: 1494-1500.

TERBORGH, J.; López, L.; Núñez, V. P.; Rao, M.; Shahabuddin, G.; Orihuela, G.; Riveros, M.; Ascanio, R.; Adler, G. H.; Lambert, T. D. y Balbas, L. (2001). "Ecological meltdown in predator-free forest fragments". *Science*, 294: 1923-1926.

VASEY, N. (2000). "Niche separation in Varecia variegate rubra and *Eulemur fulvus albifrons*: I. interspecific patterns". *American Journal of Physical Anthropology*, 112: 411-431.

VEIGA, L. M. y Marsh, L. (2008). "*Pithecia pithecia*". En: IUCN "Red List of Threatened Species". Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>.

VIÉ, J. C.; Richard-Hansen, C. y Fournier-Chambrillon, C. (2001). "Abundance, use of space and activity patterns of white-faced sakis (*Pithecia pithecia*) in French Guiana". *American Journal of Primatology*, 55: 203-221.

WALKER, S. E. (2005). "Leaping behavior of *Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas* in eastern Venezuela". *American Journal of Primatology*, 66: 369-387.

Figuras y tabla

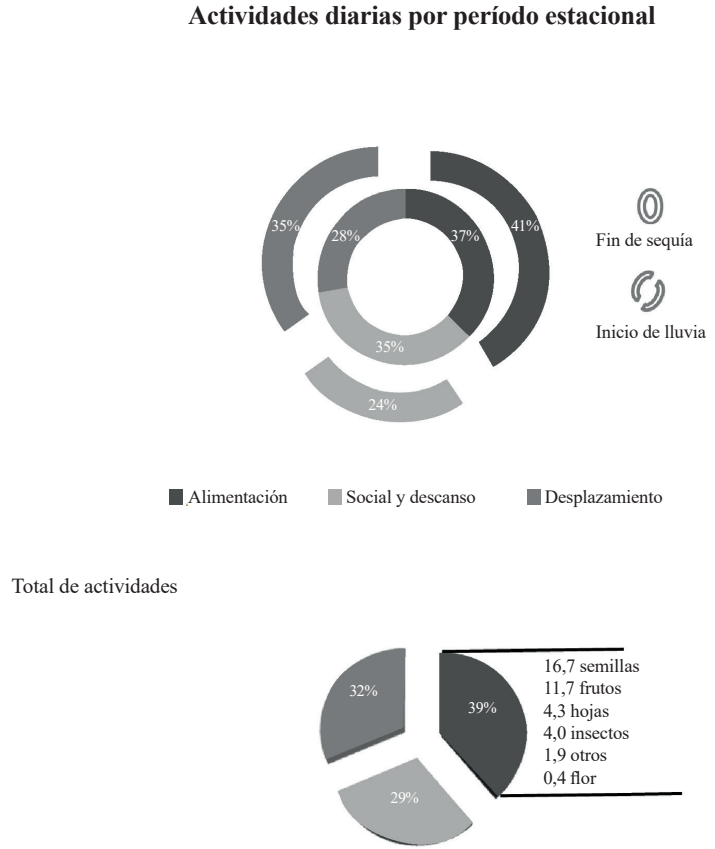


Figura 1. Actividades diarias del grupo representadas en función del porcentaje de tiempo total invertido correspondientes al fin de la época seca (abril-mayo) y principio de la lluviosa (junio-julio). Se especifica a su vez rubros alimentarios en porcentajes de tiempo de consumo.

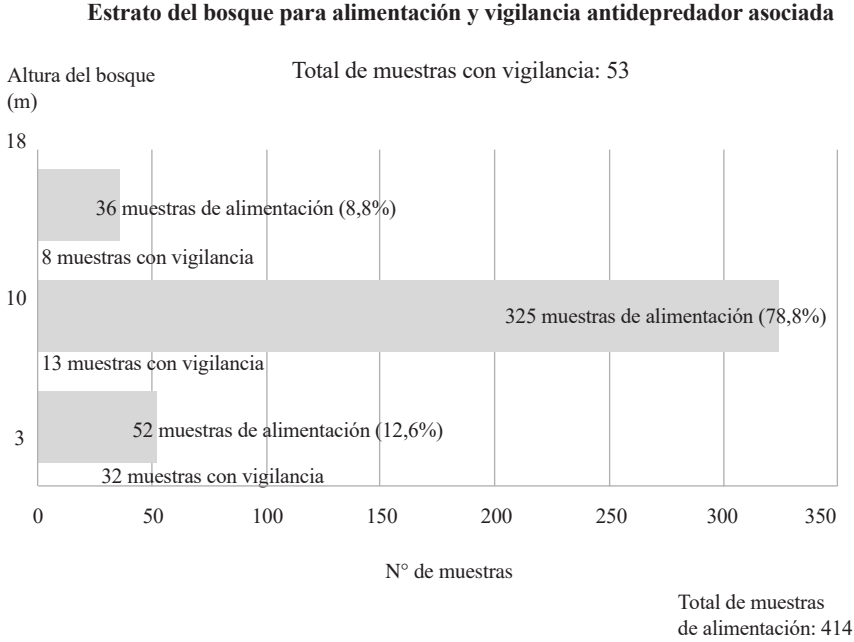


Figura 2. Estrato del bosque utilizado por el grupo durante las muestras de alimentación, indicando el número de muestras donde se observaron individuos vigilantes.

Tabla 1. Listado de especies ingeridas por el grupo *P. pithecia* en orden de frecuencia de consumo con tipo de reglón extraído y datos de densidad relativa de la especie de planta según Parolin (1993).

Nº	Especies	Renglón consumido	Tiempo de consumo (%)	Abundancia relativa en la isla (%)	
				árbol	arbustal u otro
1	*Licania discolor**#	semilla seca suelo	45,2	2,3	4,6
2	*Connarus venezuelanus**#	semilla madura e inmadura	33,8	14,1	17,7
3	*Alibertia latifolia**#	fruto inmaduro	28,2	0,1	0,6
4	*Actinostemon schomburgkii*#	fruto inmaduro	22,3		
5	*Talisia retusa**#	semilla madura	20,3	0,7	
6	*Morinda citrifolia**#	fruto maduro	20,0		
7	*Casearia sylvestris**#	fruto inmaduro	13,7	0,5	
8	*Neocalyptrocalyx muco**	fruto maduro	7,6	0,6	
9	*Chiococca alba**	fruto maduro	8,2		
10	*Coccoloba* sp.*	fruto inmaduro	5,8		
11	*Securidaca scandens*#	semilla	0,5		
12	*Tabebuia* sp.*#	hojas	<0,5	0,5	
13	*Leptolobium nitens**#	hojas	<0,5	0,8	
14	*Davilla kunthii**	flor	<0,5		
15	*Peltogyne* sp.*	flor	<0,5		
16	*Amaioua corymbosa*	fruto maduro	<0,5	0,6	0,6
17	*Campomanesia aromatica*	fruto inmaduro	<0,5	0,1	
18	*Ouraeta guriensis*	fruto	<0,5		
19	*Guapira* sp.	fruto maduro	<0,5		
20	*Eugenia* sp.	fruto	<0,5	0,8	
21	*Calliandra* sp.	fruto	<0,5		

*Especies consumidas al inicio de época lluviosa.
#Especies consumidas al fin de la época seca.
*#Especies consumidas en ambas épocas.

Mailén Riveros Caballero
Asistencia a la Producción Agrícola, Ministerio del Poder Popular para la Agricultura y Tierras. Caracas, Venezuela / rivermailen@gmail.com.

Luis Felipe Gottopo
Escuela de Antropología, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / lgottopo@gmail.com.

Riveros Caballero, M. & Gottopo, L. F. (2019). Comportamiento alimentario de un grupo de *Pithecia pithecia* en un fragmento de bosque seco sin depredadores. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 193-214.

Acicalamiento en monos viudo (*Pithecia pithecia*) en Isla Redonda, embalse de Guri, estado Bolívar, Venezuela

Natalia Ceballos-Mago
Luis Levin
Carmen Ferreira

Resumen

El acicalamiento involucra tanto el cuidado del propio cuerpo (autoacicalamiento) como del de otros individuos (aloacicalamiento). El aloacicalamiento evolucionó originalmente por su función higiénica, pero se piensa que en muchos primates ha evolucionado hacia una función principalmente social que puede ser más importante que la función higiénica por sí misma. La función múltiple del aloacicalamiento, como enfoque más reciente, considera el aloacicalamiento como un comportamiento complejo donde los componentes higiénico y social se complementan. Siguiendo este enfoque, el objetivo en este capítulo fue caracterizar los patrones de auto y aloacicalamiento en un grupo de *Pithecia pithecia* en un fragmento de bosque de su hábitat natural. Se tomaron 1.036 muestras de animal-focal de 10 min durante 259 horas de muestreo. Las partes del propio cuerpo de más difícil acceso para un mono fueron acicaladas por otro individuo. Se detectaron parejas de acicalamiento recíproco tanto a corto plazo (sesiones de acicalamiento) como a largo plazo (duración del estudio). Se observó un patrón de acicalamiento opuesto entre el individuo más dominante y el más subordinado. El individuo subordinado inició las sesiones de aloacicalamiento como acicalador, fue el que más tiempo dedicó a acicalar a otros, el que menos acicalamiento recibió y el que más se autoacicaló. En este estudio se evidenció tanto el componente higiénico como el social del acicalamiento. Sin embargo, para profundizar en las implicaciones de este comportamiento en primates, aún se requiere estandarizar los métodos de recolección y análisis de datos.

Palabras claves: autoacicalamiento, aloacicalamiento, comportamiento social, fragmentación de hábitat.

Grooming in White-Faced Saki Monkeys (*Pithecia pithecia*) on Isla Redonda, Guri Lake, Bolívar State, Venezuela

Abstract

Grooming involves the care of the individual's body (autogrooming) as well as of the body of other individuals in a group (allogrooming). Allogrooming originally evolved from a hygienic function, but it is thought, that for many primates, it has been evolved into a primarily social function that could be more important than the hygienic function by itself. The recent approach of multiple function of allogrooming, considers this as a complex behavior where the hygienic and social components are complemented. Following this multiple function approach, the goal in this chapter was to characterize the auto- and allogrooming patterns in a group of *Pithecia pithecia* in a forest fragment in its natural habitat. During 259 hours of sampling, 1,036 10-min focal samples were collected. Body parts of more difficult access for the same monkey, were groomed by another individual. Frequent dyads of reciprocal grooming were detected in the short term (grooming sessions) as well as the long term (study period). An opposite grooming pattern was observed between dominant and subordinate individuals. The most subordinate individual started allogrooming sessions as groomer, invested more time grooming others, received less grooming from others, and also conducted more autogrooming. According to present knowledge of grooming studies, the hygienic and social components of grooming were observed in this study. However, new standards for data collection and analysis are still needed to fully understand the implications of this behavior among primates.

Keywords: allogrooming, autogrooming, habitat fragmentation, social behaviour.

Introducción

El acicalamiento implica el cuidado y la atención dedicados a la superficie del cuerpo de un animal, que en el caso de los mamíferos está asociado a la exploración táctil y/o visual de una o más partes del cuerpo, la separación del pelaje, la extracción y algunas veces inserción en la boca de partículas y ectoparásitos (Pérez-Pérez y Veà-Baró, 1999). Esta exploración puede ser realizada por el mismo individuo sobre su cuerpo, lo que se define como autoacicalamiento, o de un individuo a otro, denominado aloacicalamiento (Iversen *et al*., 1984; Pérez-Pérez y Veà-Baró, 1999). El acicalamiento es una conducta común en el reino animal y en particular en primates (Goosen, 1987). El estudio del acicalamiento involucra por lo tanto la caracterización de una actividad individual (autoacicalamiento) y una social (aloacicalamiento), por ser una interacción entre individuos en muy cercana proximidad. Sin embargo, no debería asumirse, como ocurre en muchos estudios, que esta proximidad entre individuos durante el aloacicalamiento implica de manera implícita una connotación social compleja, sin evaluar previamente la importancia relativa de su papel higiénico (Aspen, 2007).

Aunque se acepta que el aloacicalamiento evolucionó originalmente por razones higiénicas (Dunbar, 1991), se ha planteado que este evolucionó hacia una función social en algunas especies de primates. En estas especies, ciertas características como la frecuencia y el tiempo de aloacicalamiento son mayores de lo esperado si su función fuese únicamente higiénica (Dunbar, 1991); y ciertas variables como la cantidad de ectoparásitos en el cuerpo, la estación del año, la temperatura y la humedad no son suficientes para explicar los patrones observados. En estos casos, se ha propuesto que los patrones de aloacicalamiento se explican mejor por su relación con

el intercambio de servicios sociales entre parejas de acicalamiento, como, por ejemplo, intercambio de acicalamiento por tolerancia en el acceso a recursos alimentarios y en el apoyo durante conflictos (Schino *et al*., 1988; Seyfarth, 1977; McKenna, 1978; Gomes, este volumen).

En los intentos por determinar el significado funcional de los patrones de acicalamiento, se suele enfatizar la importancia de su función higiénica o de su función social, a las que se hace referencia como hipótesis higiénica y social respectivamente. Sin embargo, en muchos casos, las evidencias que apoyan una u otra hipótesis no son claras. La complementariedad en las partes del cuerpo acicaladas, donde las partes inaccesibles por un mismo individuo son acicaladas por otro, se ha usado como evidencia de una exclusiva función higiénica, y la ausencia de dicha complementariedad como suficiente para rechazar la hipótesis higiénica (Barton, 1985; Pérez-Pérez y Veà-Baró, 1999). Dunbar (1991) propone que aunque las partes del cuerpo involucradas en aloacicalamiento se elijan para maximizar su valor higiénico, es posible que la cantidad de interacción social conseguida mediante el aloacicalamiento tenga un significado aun mayor para los individuos que la acción higiénica por sí misma.

Dunbar (1991) propuso que en los primates del Nuevo Mundo la función del aloacicalamiento era principalmente higiénica, mientras que en los del Viejo Mundo era social. Este autor se basó en resultados comparativos de 44 especies de primates, bajo la predicción según la cual, si el aloacicalamiento tenía una función principalmente higiénica, la frecuencia de este debía correlacionarse mejor con el peso del cuerpo (como una medida de la superficie que requiere ser acicalada), que con el tamaño de grupo (como una variable social independiente del área que requiere ser acicalada). Sin embargo, al aumentar el número de estudios en primates neotropicales posteriores a Dunbar (1991), se han encontrado evidencias de intercambio de otros servicios sociales por aloacicalamiento y de la necesidad de más estudios para hacer comparaciones válidas con primates del Viejo Mundo (Schino, 2001; Lázaro-Perea *et al*., 2004; Tiddi *et al*., 2012).

Existe una tendencia reciente a estudiar el aloacicalamiento como un comportamiento complejo que cumple funciones múltiples. En los estudios en los que se apoya esta tendencia se propone no considerar las funciones

higiénica y social como opuestas; se aceptan y discuten las dificultades metodológicas para evaluar la importancia relativa de cada función y se enfatiza la necesidad de unificar conceptos y criterios para su evaluación y de documentar ambas funciones en las especies estudiadas (Schino *et al*., 1998; Di Bitteti, 1997; Pérez-Pérez y Veà-Baró, 1999; Aspen, 2007).

Esta visión del aloacicalamiento como un comportamiento con múltiples funciones se espera que ayude a aclarar los mecanismos que explican la evolución y mantenimiento del acicalamiento. Existe aún debate con respecto a los costos y beneficios para el acicalador y para el receptor y a los criterios para elegir parejas de acicalamiento. Mientras algunos autores consideran al aloacicalamiento como un comportamiento altruista con costos para el acicalador y beneficios para el receptor, otros argumentan que los costos son inexistentes o muy bajos (Dunbar y Sharman, 1984; Schino y Aureli, 2009). Las teorías de selección vía pariente, el altruismo recíproco y la estrategia "Tit for Tat" (estrategia del "hoy por ti mañana por mí"), han sido ampliamente empleadas para explicar el aloacicalamiento, cuando este es considerado altruista. El mutualismo y los beneficios del acicalador deben también ser considerados para determinar los mecanismos evolutivos de este comportamiento (Aspen, 2007).

Pithecia pithecia es una de las especies menos estudiadas entre los primates neotropicales (Pinto *et al*., 2013) y la información del comportamiento de acicalamiento para el género *Pithecia* es muy limitada (Thompson y Norconk, 2011; Di Fiore *et al*., 2007). Como parte de un estudio de comportamiento social de un grupo de mono viudo (*Pithecia pithecia*), en el marco del Proyecto de Primatología Ecológica de Guayana (Ceballos-Mago, 1996), se caracterizó el acicalamiento en dicho grupo.

El objetivo para este capítulo es caracterizar y comparar los patrones de auto y aloacicalamiento en el grupo de monos viudo estudiado desde la perspectiva de función múltiple del acicalamiento. Se espera encontrar diferencias en las partes del cuerpo acicaladas durante auto y aloacicalamiento, y se predice que las partes del cuerpo de más difícil acceso durante autoacicalamiento sean acicaladas por otro individuo. Se evalúa si el aloacicalamiento es recíproco durante las sesiones de acicalamiento y durante el estudio. En caso de conformarse parejas preferidas de acicala-

miento, se espera que estas reflejen alguna relación con el parentesco o la jerarquía de cada individuo en el grupo.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en Isla Redonda (12,8 ha), ubicada en el embalse de Guri, (7° 45' N, 62° 2' O) a 270 msnm (Norconk y Conklin-Brittain, 2004). Esta isla fue producto de la inundación del embalse de Guri en su segunda etapa, que lo llevó a finales de 1986 a 4.300 km^2 de superficie (Álvarez *et al*., 1986). En el embalse existe una época de lluvia desde mayo hasta octubre y una época seca el resto del año. El año en que se llevó a cabo el muestreo, la sequía se prolongó hasta finales del mes de mayo. La isla tenía una red de senderos identificados en dirección norte-sur con letras y en dirección este-oeste con números, lo que facilitó el movimiento de los observadores durante su seguimiento de los monos.

Especie e individuos estudiados

Pithecia pithecia se conoce en Venezuela como mono viudo, mono viuda, viejito, mono negro cariblanco, viudito, mono barbudo cariblanco (Urbani y Portillo-Quintero, 2013); también es llamado saki cara blanca. Este es un primate neotropical, incluido en la familia Pitheciidae, junto con los géneros *Cacajao*, *Chiropotes y Callicebus*, y en la subfamilia pitheciinae, junto con los dos primeros (Silva *et al.,* 2013). Con los miembros de la subfamila, comparte una dentición especializada en una dieta de semillas (Kay *et al*., 2013; De Sousa e Silva Júnior *et al*., 2013). Es un primate mediano, pesa de 1,4 hasta 2,25 kg y mide 300-480 mm de longitud del cuerpo y 255-545 mm de largo de la cola. Es el más pequeño en su género. El macho excede ligeramente a la hembra en peso y longitud. Sin embargo, el dimorfismo sexual es muy evidente en la coloración: el pelaje del macho adulto es completamente negro y tiene la cara blanca (figura 1), mientras que la hembra es marrón a gris agouti en el dorso, con la cara del

mismo color y marcas blancas a los lados de la boca y sobre los ojos, y su vientre es de color naranja claro (figura 1) (Buchanan *et al*., 1981). Como la mayoría de los primates, esta especie está expuesta a los graves efectos de la disminución acelerada de hábitats boscosos y a quedar restringida a hábitats perturbados y fragmentados, como el área de estudio. En Venezuela el hábitat de *Pithecia pithecia* en su totalidad está desprotegido y la expansión de actividades humanas como deforestación, minería y cacería, entre otras, representan serias amenazas para la conservación de la especie (Urbani y Portillo-Quintero, 2013).

Para el momento del estudio, los monos de Isla Redonda ya habían sido habituados e identificados según sus rasgos faciales. Durante el tiempo total de muestreo de este estudio (365,5 horas de abril a julio de 1995), se presentaron cambios en la composición del grupo con nacimientos, muertes, salidas y entrada de individuos. En este capítulo se reportan los resultados del período más largo (259 horas de muestreo) en el que el grupo mantuvo una composición estable de seis individuos (dos machos adultos, dos hembras adultas, una hembra juvenil y un macho juvenil). Se hará referencia a ellos según su género, edad y siglas del nombre, como referencia con otros estudios del mismo grupo, MA1(Bd): macho adulto 1 Big Daddy, MA2(Bf): macho adulto 2 Black face, HA1(Ma): hembra adulta 1 Ma, HA2(Gf): hembra adulta 2 Ghost female, HJ(Kl): hembra juvenil Klingon, MJ(Tx): macho juvenil Txaber, el más joven del grupo. Este estudio se realizó en paralelo con un estudio de comportamiento alimentario del mismo grupo (Riveros, 1996; Riveros, este volumen).

Método de muestreo y análisis

Se practicó una rutina de seguimiento del grupo por períodos de cinco días, intercalados con períodos de dos días de descanso. Cada día el grupo se siguió continuamente de árbol dormidero a árbol dormidero durante su período de actividad (aprox. 06:00-15:30 h). Los individuos fueron observados con binoculares con zoom de aumento 7X-15X35. Las observaciones fueron registradas con un grabador de reportero, posteriormente fueron transcritas a planillas y luego a la computadora. Los datos sobre acicalamien-

to se tomaron durante un muestreo focal con muestras de animal-focal de 10 min de duración. Se tomaron muestras de todos los individuos, rotando entre estos para obtener, en lo posible diariamente, el mismo número de muestras para cada uno (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1993). Se realizó un total de 1.036 muestras focales con un número no diferente de muestras para cada individuo (χ^2= 3,80 p>0,05).

Se definió como sesión de acicalamiento el intervalo de tiempo entre el inicio y finalización del acicalamiento. En una misma muestra focal de 10 minutos, pudieron ocurrir una o más sesiones de alo y/o autoacicalamiento. Cuando la dirección del acicalamiento cambió de un individuo a otro en una misma sesión, se registró como acicalamiento recíproco. Se consideró como autoacicalamiento cuando revisaron su propio cuerpo con los dedos o dientes, incluyendo rascarse, siguiendo la propuesta de autores como Iversen *et al*., (1984) y Dugmore (1986). Sin embargo, también se separó el rascarse de revisarse para algunos análisis por interés comparativo con estudios que analizan rascarse en una categoría aparte (Ventura *et al*., 2005).

En cada muestra focal se registró la fecha y hora, el nombre del individuo observado y su ubicación. La regla de registro usada en cada muestra focal fue el registro continuo de las actividades realizadas (Martin y Bateson, 1993). Cuando ocurrió alo o autoacicalamiento, se describió con detalles y se registró la identidad del individuo que realiza autoacicalamiento o de los participantes durante aloacicalamiento, especificando el individuo acicalador y el receptor y el área del cuerpo acicalada. Se describió la forma de inicio y finalización de las sesiones de acicalamiento. Las áreas del cuerpo se clasificaron según su grado de accesibilidad por un mismo individuo durante aloacicalamiento, siguiendo lo propuesto por Pérez-Pérez y Veà-Baró (1999). Se clasificaron en tres grupos, (I) Inaccesible: cabeza, cuello y dorso; (D) Difícil acceso: pecho y área lateral; (F) Fácil acceso: barriga, piernas, cola, brazos y manos (tabla 1). Se realizaron análisis cuantitativos usando la prueba de Chi-cuadrado (χ^2) para comparar frecuencias observadas con las esperadas. El nivel de significación fue de 0,05.

Resultados

Autoacicalamiento

En este grupo de mono viudo, la forma más común de autoacicalamiento fue rascarse el cuerpo (80%, n= 85 de las 106 muestras en que se observó autoacicalamiento), y en menor porcentaje (20%, n= 21) se revisaron el cuerpo con los dedos. El autoacicalamiento ocurrió en sesiones de duración muy variables, desde 1 seg hasta 7 min, y en las muestras donde ocurrió, este podía ser continuo o intermitente, combinándose con otras actividades. El mayor porcentaje de autoacicalamiento ocurrió en la época de lluvia con un 89,52%. Se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de autoacicalamiento por hora del día ($\chi^2 = 20{,}72$, $p<0{,}01$), observándose un mayor porcentaje de este comportamiento en las horas de la mañana, entre 9:00 am y 12:00 m (39%) y entre 6:00 am y 9:00 am (33%). Existieron diferencias estadísticamente significativas en la frecuencia de autoacicalamiento entre individuos ($\chi^2 = 3615{,}84$, $p<0{,}01$). Se compararon estas diferencias con las posiciones jerárquicas de los individuos de acuerdo con un análisis de suplantaciones agresivas realizado durante el mismo período en el que se realizó este estudio de acicalamiento (Ceballos-Mago, 1996). La hembra juvenil HJ (Kl), que fue el individuo de menor jerarquía, fue la que realizó más autoacicalamiento (38 min), seguida por el otro juvenil MJ (Tx) (19 min) (tabla 2a). El macho adulto MA1 (Bd), que fue el individuo de mayor jerarquía, fue el que menos se autoacicaló durante el período de estudio (2min).

Partes del cuerpo autoacicaladas

Las frecuencias de autoacicalamiento en las diferentes partes del cuerpo fueron estadísticamente diferentes ($\chi^2= 43{,}82$ $p< 0{,}01$). En la tabla 1 se muestran los valores expresados en porcentajes. Como se esperaba, las partes del cuerpo que más se autoacicalaron (incluyendo rascar y revisar) fueron las piernas (23%) y la cola (18%), ambas clasificadas como de fácil acceso. La región lateral (16%), de difícil acceso, tuvo un porcentaje

similar a la cola. Sin embargo, si se consideran únicamente las partes del cuerpo revisadas con los dedos (sin incluir rascar), se observa un patrón más cercano a los resultados esperados. Las áreas inaccesibles (dorso, cabeza y cuello) no fueron autoacicaladas y las áreas de fácil acceso (piernas, cola, barriga, manos y brazos) fueron todas acicaladas. La región lateral, de difícil acceso, fue revisada pero con un porcentaje bajo (3,5%) (tabla 1).

Aloacicalamiento

El aloacicalamiento, al igual que el autoacicalamiento, ocurrió principalmente en la estación de lluvia (57,5%). No existieron diferencias estadísticamente significativas en la frecuencia de aloacicalamiento por hora del día y este se diferenció del autoacicalamiento en la técnica usada, la frecuencia total, el tiempo por individuo y las partes del cuerpo involucradas. Durante el aloacicalamiento los individuos nunca se rascaron entre ellos, únicamente se revisaron el cuerpo. En todos los casos se revisaron con los dedos lentamente, y solo en tres oportunidades usaron los dientes. El aloacicalamiento fue menos frecuente que el autoacicalamiento, siendo observado en 40 muestras focales. Se registraron 140 sesiones de aloacicalamiento y representó 3,86% del total de 1.036 muestras. El promedio de tiempo (± el error estándar) de una sesión de aloacicalamiento fue de 1,61±0,30 min y el tiempo efectivo de acicalamiento dentro de cada sesión fue 1,00±0,17 min. En 11 sesiones de aloacicalamiento (7,8%), realizaron también autoacicalamiento. El aloacicalamiento fue principalmente recíproco (79,6%) durante la misma sesión.

Partes del cuerpo aloacicaladas

La frecuencia de acicalamiento para las diferentes partes del cuerpo fueron estadísticamente diferentes (χ^2= 74 p< 0,01). En la tabla 1 se muestran los valores expresados en porcentajes. Como se esperaba, las partes del cuerpo más acicaladas por otro individuo fueron las clasificadas como inaccesibles para el mismo individuo: el dorso (39%), la cabeza (34%) y el cuello (13%). El pecho, clasificado como de difícil acceso, fue aloacicalado pero

nunca autoacicalado. Las piernas y manos (fácil acceso) fueron autoacicaladas pero nunca acicaladas por otro individuo. Otras áreas de fácil acceso como la cola y la barriga recibieron aloacicalamiento pero en muy bajo porcentaje (2%) (tabla 1).

Diferencias individuales entre alo y autoacicalamiento

Se detectó una relación inversa de auto y aloacicalamiento para los individuos de mayor y menor jerarquía. La HJ (Kl), de menor jerarquía en el grupo, es la que más se autoacicaló (tabla 2a) y también la que más acicaló a otros individuos (tabla 2a). Esta hembra juvenil HJ (Kl) a su vez está entre los individuos menos acicalados por otros. Interactuó principalmente con su madre HA1 (Ma) como pareja, y nunca fue pareja de MA1 (Bd), que es el individuo de mayor jerarquía. En contraste, este último fue el que menos se autoacicaló (tabla 2a), el que menos acicaló a otros y está entre los que más recibieron aloacicalamiento.

Etapas del aloacicalamiento

Cada sesión de aloacicalamiento estuvo compuesta de tres etapas (inicio, aloacicalamiento y finalización) que ocurren en secuencia. El inicio y finalización ocurrió de diversas maneras:

Inicio: una sesión de acicalamiento se inició de una de las cuatro maneras siguientes: a) sin contacto: un individuo se sienta al lado de otro, pero no en contacto directo y el otro lo acicala; b) contacto: un individuo se sienta o acuesta al lado de otro, haciendo contacto con alguna parte de su cuerpo (cabeza o dorso) y el otro lo acicala; c) acicalamiento: un individuo se acerca a otro y comienza a acicalarlo. En la mayoría de los casos lo acicalaba por un tiempo corto y permanecía a su lado y en otros casos se prolongaba el tiempo de acicalamiento completando una sesión; d) en secuencia: en algunos casos un individuo realiza las tres primeras formas de inicio en secuencia, es decir, comenzaba sentándose muy próximo a otro, sin contacto, si no era correspondido en unos segundos, se acercaba haciendo contacto con alguna parte de su cuerpo y si aún no era correspondido comenzaba a acicalar

al otro individuo; e) amamantamiento: madre acicala a infante o juvenil mientras estaba amamantando.

La frecuencia de cada comportamiento de inicio fue significativamente diferente (χ^2= 15,14 p< 0,01), siendo el más frecuente el descrito anteriormente como caso "c: acicalamiento" (15%), en el que el individuo que llega comienza el aloacicalamiento. Las formas de inicio descritas como "b: contacto" y "a: sin contacto" se observaron 8% y 7% de los casos, respectivamente.

Finalización: las sesiones de acicalamiento terminaron de una de las cuatro maneras siguientes: a) retirada: uno de los dos individuos involucrados o los dos se retiran del lugar; b) inactividad: los dos individuos permanecen quietos por un tiempo mayor a 20 seg. En este caso se consideraba que la sesión concluía cuando terminaba el último turno de acicalamiento; c) autoacicalamiento: uno de los dos individuos o los dos cambiaban de actividad de alo a autoacicalamiento; d) alimentación: uno de los dos individuos o los dos cambiaban de actividad de aloacicalamiento a alimentación; e) interrupción: otro individuo del grupo interrumpía la sesión al llegar súbitamente provocando que uno de los individuos se alejara.

Las frecuencias de cada comportamiento de finalización resultaron también significativamente diferentes (χ^2= 29,89 p< 0,01). El comportamiento más frecuente de finalización fue "a: retirada" (54%), seguido de "b: inactividad" (18%), "e: interrupción" (15%) y "c: autoacicalamiento" (8%).

Diferencias en la frecuencia y forma de iniciar las sesiones de aloacicalamiento

Tanto el macho adulto MA1 (Bd), como la hembra juvenil HJ (Kl), individuos de mayor y menor jerarquía respectivamente, iniciaron el mayor porcentaje de sesiones de aloacicalamiento en las que participaron (69% y 70%, respectivamente). Sin embargo, la forma de inicio fue diferente, el individuo subordinado HJ (Kl) inició las sesiones acicalando a otro (c), mientras que el dominante MA1(Bd) las inició haciendo contacto con alguna parte del cuerpo o sentándose al lado de otro sin hacer contacto (a y b). Los siguientes fueron los porcentajes detallados de forma de inicio de sesión para estos dos individuos: la HJ (Kl), de menor jerarquía, inició las

sesiones "acicalando al otro individuo (c)" en un 85,71% de las veces y en una oportunidad realizó la secuencia "(d) colocarse al lado, luego hacer contacto con el cuerpo y finalmente comenzó él a acicalar al otro, que no correspondió las solicitudes previas". El macho dominante MA1 (Bd) inició las sesiones solicitando acicalamiento "con contacto (b) de su cabeza o dorso" en un 41,7% de las veces, o colocándose al lado sin contacto (a) en un 25%.

Parejas de aloacicalamiento

El aloacicalamiento, como ya fue mencionado, fue principalmente recíproco durante la misma sesión de acicalamiento. Las sesiones de aloacicalamiento estuvieron conformadas por la misma pareja, solo en dos oportunidades se observaron parejas diferentes en una misma muestra focal. Cada sesión de aloacicalamiento involucró a dos individuos, solo en una ocasión se observó a cuatro individuos en un árbol acicalándose muy juntos. En cuanto a la conformación de parejas frecuentes de aloacicalamiento a largo plazo (duración del estudio), como se esperaba, algunos individuos se acicalaron en mayor porcentaje de tiempo entre ellos que con cualquier otro individuo durante el período de estudio. Este fue el caso de HA1 (Ma) y su hija HJ (Kl) y de los dos machos adultos MA1 (Bd) y MA2 (Bf) (tabla 2b). De acuerdo con los resultados de proximidad entre individuos analizados para el mismo período por Ceballos-Mago (1996), como el porcentaje de tiempo que cada individuo estuvo con otro a una distancia igual o menor a 1m, tanto Ma y Kl como Bd y Bf suelen mantenerse cercanos no solo para acicalarse, sino también durante todas sus actividades.

Discusión y conclusiones

La especie *Pithecia pithecia* fue considerada inicialmente como monógama (Buchanan *et al.*, 1981; Eisenberg, 1989; Robinson *et al*., 1987). Sin embargo, los reportes posteriores de grupos más grandes, tanto en hábitats fragmentados como en bosques continuos (Gleason y Norconk, 2002; Vie *et al*., 2001), han revelado que esta especie presenta variaciones en su orga-

nización social que responden a diversos factores revisados detalladamente por Thompson (2016). Veiga *et al*. (2013) editaron uno de los principales y más recientes aportes, que permite conocer el estado actual de esta especie en el contexto de la familia Pitheciidae. El presente trabajo contribuye a incrementar la información sobre esta especie en el campo del acicalamiento en individuos de *Pithecia pithecia* que conforman un grupo. Sin embargo, este es un caso de estudio en un hábitat perturbado, producto de un proceso de fragmentación de hábitat, por lo cual, las comparaciones con otros grupos deben hacerse con precaución.

Como ya se ha mencionado, el estudio del aloacicalamiento involucra la caracterización de una interacción social como el aloacicalamiento, por ocurrir entre individuos en muy cercana proximidad y de una actividad individual (autoacicalamiento). El grupo de mono viudo estudiado dedica aproximadamente 2% de su tiempo a interacciones sociales (Ceballos-Mago, 2004), lo cual es considerado poco tiempo, comparado con otras especies de primates. El aloacicalamiento y las suplantaciones agresivas por acceso a un recurso fueron las interacciones sociales más evidentes en este grupo (Ceballos-Mago, 1996).

La complementariedad encontrada en el acicalamiento por área del cuerpo, donde las áreas menos accesibles durante el autoacicalamiento fueron atendidas corresponde a lo esperado y puede considerarse una evidencia del mantenimiento de la función higiénica del acicalamiento en este grupo (Pérez-Pérez y Veà-Baró, 1999). Se recomienda, sin embargo, para explorar esta función con más precisión, estudiar directa o indirectamente la carga parasitaria y los cambios en tiempo dedicado al auto- y aloacicalamiento en función de esta y otras variables como temperatura y humedad (Ventura *et al*., 2005; Madden y Clutton-Brock, 2009).

El aloacicalamiento fue recíproco e iniciado en su mayoría con acicalamiento (el individuo que se acerca a otro fue el que inició el acicalamiento) y este fue luego correspondido por el otro individuo en la mayoría de las sesiones de aloacicalamiento. Esta característica observada en el grupo de *Pithecia pithecia* parece corresponder a una estrategia de "tit for tat", con reciprocidad en sesiones de corta duración, donde los individuos inician la interacción cooperando y posteriormente repiten la conducta mostrada

previamente por el individuo que inicia la interacción (Axelrod y Hamilton, 1981). Esta estrategia se ha empleado para explicar el acicalamiento en impalas (*Aepyceros melampus*). En estos mamíferos, la reciprocidad del acicalamiento ocurre sin parentesco genético, es independientemente de la edad, del sexo, de la posición jerárquica y en su mayoría presenta la misma cantidad de turnos de acicalamiento por cada individuo involucrado en la misma sesión (Hart y Hart, 1992). Jaeggi *et al*., 2013 discuten la estrategia "tit for tat" para primates y recomiendan estudiar parejas de acicalamiento recién formadas donde se espera observar esta estrategia más claramente.

Aunque en el grupo de *Pithecia pithecia* estudiado se encontró similaridad del patrón de acicalamiento con el de impalas, con reciprocidad a corto plazo, estos últimos no forman parejas a mediano o largo plazo (Hart y Hart, 1992), a diferencia de los monos viudo estudiados, donde se observó la conformación de parejas de acicalamiento durante el período de estudio. La reciprocidad de la pareja conformada por la hembra adulta HA1 (Ma) con su hija HJ (Kl) podría explicarse por selección vía pariente. En el caso de la pareja de los dos machos adultos MA1 (Bd) y MA2 (Bf), no se conoce su relación de parentesco, por lo que no puede decirse con precisión cual mecanismo se ajusta mejor en este caso. Estos machos también se observaron cercanos en otras actividades, incluyendo eventos de fisión-fusión y conflictos con solitarios (Ceballos-Mago, 1996, 2004). Thompson y Norconk (2011) también reportan parejas de acicalamiento conformadas por dos machos adultos para uno de los grupos de *Pithecia pithecia* estudiados en Surinam. Sin embargo, estas autoras observaron como un patrón más común la formación de parejas entre el macho y la hembra reproductivos del grupo. Encontraron también que el tiempo dedicado a acicalarse entre estas parejas estaba relacionado con la presencia de infantes dependientes y disminuyó con la independencia de estos. La ausencia de infantes durante el estudio en Guri no permite hacer comparaciones al respecto. Tanto en el estudio en Surinam como en Guri, las hembras invirtieron mayor tiempo que los machos en acicalar a otros individuos. Para *Pithecia aequatorialis*, Di Fiore *et al*. (2007) reportan cambios en la dinámica de acicalamiento y otras conductas sociales luego de la muerte del macho adulto y reemplazamiento de este por otro macho. De acuerdo con estos estudios el patrón

de aloacicalamiento en *Pithecia* parece verse afectado por la conformación del grupo.

Una de las dificultades para entender la formación de parejas con reciprocidad a mediano y largo plazo de individuos no emparentados es que, según las teorías planteadas hasta ahora, se requieren habilidades cognitivas complejas para que los individuos mantengan un balance mental de las interacciones con todos los miembros del grupo y evitar ser engañado (Schino y Aureli, 2009). Para un comportamiento de bajo costo como el aloacicalamiento, Schino y Aureli (2009) proponen una hipótesis según la cual no son necesarias las habilidades cognitivas complejas para que ocurra la reciprocidad. Según su hipótesis, los vínculos emocionales, similares a lo que en humanos nos referimos como amistad, promueven la formación de parejas recíprocas a largo plazo basadas en interacciones previas que generaron el vínculo y no en expectativas futuras, por lo que no requieren un balance mental detallado.

De acuerdo con los resultados del estudio de jerarquía por suplantaciones agresivas en este grupo (Ceballos-Mago, 1996), se obtuvo un orden jerárquico no completamente lineal, donde se diferenció un individuo dominante MA1 (Bd), que tiene prioridad por el recurso alimentario sobre todos los demás individuos, y un individuo subordinado HJ (Kl), que es suplantado por todos los demás miembros del grupo. El resto de los individuos parecen estar en una misma posición jerárquica. Harrison y Norconk (1999) reportan una estructura jerárquica similar con un individuo claramente dominante y uno subordinado en el mismo grupo durante otro período de estudio. Al explorar la relación potencial del acicalamiento con estas posiciones jerárquicas, se evidenciaron las siguientes diferencias: el individuo de menor jerarquía, HJ (Kl), inició la sesión de aloacicalamiento como acicalador, fue el que más tiempo dedicó a acicalar a otros, el que menos acicalamiento recibió y el que más se autoacicaló. Por el contrario, el individuo dominante, MA1 (Bd), inició las sesiones como solicitante, fue el que menos acicaló a otros, está entre los que más acicalamiento recibe y es el que menos se autoacicala. HJ (Kl) nunca acicaló a MA1 (Bd). En primates del Viejo Mundo y algunos neotropicales se ha observado un patrón similar, donde los individuos dominantes son los que menos acicalan a otros

individuos y el acicalamiento ocurre siempre de menor a mayor jerarquía y entre individuos de rango similar (Rosenblum *et al*., 1966; Seyfarth, 1977; Tiddi *et al*., 2012). Los resultados en primates neotropicales en general muestran mayor variabilidad en la relación entre jerarquías y dirección de acicalamiento, que puede ser explicada por el tipo de servicio intercambiado y diferencias en el sistema social y las condiciones ecológicas (Lázaro-Perea *et al*., 2004).

En conclusión, siguiendo el enfoque de función múltiple del acicalamiento, se caracterizaron los patrones de alo y autoacicalamiento en un grupo de *Pithecia pithecia* y se evidenció tanto una función higiénica por la complementariedad del alo y autoacicalamiento, según la accesibilidad de las partes del cuerpo, como también una relación con la dinámica social de los individuos, en particular con su posición jerárquica. En un futuro se podrá determinar si este es un patrón común para la especie. Para ello será también necesario seguir las recomendaciones de estandarizar los conceptos y métodos de recolección y análisis de datos de acicalamiento, para profundizar en las implicaciones de este comportamiento en primates (Schino *et al*., 1988; Di Bitetti, 1997; Pérez-Pérez y Veà-Baró, 1999; Aspen, 2007; Schino y Aureli, 2008; Schino y Aureli, 2009; Ceballos-Mago *et al*., este estudio).

Agradecimientos

Agradecemos a Marilyn A. Norconk por su asesoría y apoyo logístico; a Mailén Riveros por su participación durante todas las fases del proyecto; a Milena Salerno y Daniela Dearden por su apoyo, su visita en Guri y por tomar las fotos en campo; a Luis Balbas, Asterio Farreiras, Martín Lubin, Cleofe Rodrígues, del Departamento de Estudios Básicos de Edelca en Guri, por su constante apoyo y a Joel Farreiras, Millán y Ríos también por su apoyo en Guri; al Proyecto de Primatología Ecológica de Guayana y EcoNatura por el apoyo financiero para este estudio.

Referencias

ALTMANN, J. (1974). "Observational study of behavior: sampling methods". *Behaviour*, 49: 227-267.

ÁLVAREZ, E.; Balbás, L.; Massa, L. y Pacheco, J. (1986). "Aspectos ecológicos del embalse Guri". *Interciencia*, 11: 325-333.

ASPEN, R. E. (2007). *An investigation into the hygienic function of allogrooming in capuchin monkeys* (Cebus apella)*: grooming of different body regions in relation to surface area*. Tesis de Maestría. Durham University. Durham, Reino Unido. 99 pp.

AXELROD, R. y Hamilton, W. D. (1981). "The evolution of cooperation". *Science*, 211: 1390-1396.

BARTON, R. (1985). "Grooming site preferences in primates and their functional implications". *International Journal of Primatology*, 6(5): 519-532.

BUCHANAN, D. B.; Mittermeier, R. A y Van Roosmalen, M. G. M. (1981). "The saki monkeys, genus *Pithecia*". En: *Ecology and behavior of neotropical primates.* (Coimbra-Filho, A. y Mittermeier, R. A., eds.): 391-417. Academia Brasilera de Ciencias. Río de Janeiro, Brasil.

CEBALLOS-MAGO, N. (1996). *Comportamiento social de una tropa de mono viudo* Pithecia pithecia (primates: Cebidae) *en una isla del embalse de Guri* (*estado Bolívar*). Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 90 pp.

———— (2004). *Activity patterns and social structure of white-face saki monkey* (Pithecia pithecia) *in a forest fragment in Venezuela*. Tesis de Maestría. University of Cambridge. Cambridge, Reino Unido. 76 pp.

DE SOUSA E SILVA JÚNIOR, J.; Figueiredo-Ready, W. M. B. y Ferrari, S. F. (2013). "Taxonomy and geographic distribution of the Pitheciidae" En: *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis and uacaris*. (Veiga, L. M.; Barnett, A. A.; Ferrari S. F. y Norconk, M. A., eds.): 31-42. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

DI BITETTI, M. (1997). "Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate". *Animal Behaviour*, 54: 199-211.

DI FIORE, A.; Fernández-Duque, E. y Hurst, D. (2007). "Adult male replacement in socially monogamous equatorial saki monkeys (*Pithecia aequatorialis*)". *Folia Primatologica*, 78: 88-98.

DUGMORE, S. J. (1986). "Behavioral observations on a pair of captive white-faced saki monkeys (*Pithecia pithecia*)". *Folia Primatologica*, 46: 83-90.

DUNBAR, R. I. (1991). "Functional significance of social grooming in primates". *Folia Primatologica*, 57: 121-131.

DUNBAR, R. I. y Sharman, M. (1984). "Is social grooming altruistic?". *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 64: 163-173.

EISENBERG, J. F. (1989). *Mammals of the neotropics. The northen neotropics*. Vol. 1. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

GLEASON, T. M. y Norconk, M. A. (2002). "Predation risk and anti-predator adaptations in white-faced sakis, *Pithecia pithecia*". En: *Eat or be eaten: predation-sensitive foraging in primates.* (Miller, L. E., ed.): 169-184. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

GOOSEN, C. (1987). "Social grooming in primates". En: *Comparative primate biology*. Vol. 2b: *Behavior, cognition, and motivation.* (Mitchell, G. y Erwin, J., eds.): 107-131. Alan R. Liss. Nueva York, EE. UU.

HARRISON, A. L. y Norconk, M. A. (1999). "Social dominance in a group of white-faced sakis (*Pithecia pithecia*) in the context of a rare and limited resource". *American Journal of Primatology*, 49: 60.

HART, B. L. y Hart, L. A. (1992). "Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*". *Animal Behaviour*, 44: 1073-1083.

IVERSEN, I. H.; Ragnarsdottir, G. A. y Randrup, K. I. (1984). "Operant conditioning of autogrooming in vervet monkeys *Cercopithecus aethiops*". *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 42: 171-189.

JAEGGI, A. V.; De Groot, E.; Stevens, J. M. y Van Schaik, C. P. (2013). "Mechanisms of reciprocity in primates: testing for short-term contingency of grooming and food sharing in bonobos and chimpanzees". *Evolution and human behavior*, 34: 69-77.

KAY, R. F.; Meldrum, D. J. y Takai, M. (2013) "Pitheciidae and other platyrrhine seed predators". En: *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis y uacaris.* (Veiga, L. M.; Barnett, A. A.; Ferrari, S. F. y Norconk, M. A., eds.): 3-12. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

LÁZARO-PEREA, C.; De Fátima Arruda, M. y Snowdon, C. T. (2004). "Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets". *Animal Behaviour*, 67: 627-636.

MADDEN, J. R. y Clutton-Brock, T. H. (2009). "Manipulating grooming by decreasing ectoparasite load causes unpredicted changes in antagonism". *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276: 1263-1268.

MARTIN, P. y Bateson, P. (1993). *Measuring behaviour. an introductory guide*. 2º ed. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

McKENNA, J. J. (1978). "Biosocial function of grooming behavior among the common langur monkey (*Presbytis entellus*)". *American Journal of Physical Anthropology*, 48: 503-510.

NORCONK, M. A. y Conklin-Brittain, N. L. (2004). "Variation on frugivory: the diet of Venezuelan white-faced sakis". *International Journal of Primatology*, 25: 1-26.

PÉREZ-PÉREZ, A. y Veà Baró, J. J. (1999). "Does allogrooming serve a hygienic function in *Cercocebus torquatus lunulatus*?". *American Journal of Primatology*, 49: 223-242.

PINTO, L. P.; Barnett, A. A.; Bezerra, B. M.; Boubli, J. P.; Bowler, M.; Cardoso, N.; Caselli, C. B.; Rodríguez, M. J. O.; Santos, R. R.; Setz, E. Z. F. y Veiga, L. M. (2013). "Why we know so little: the challenges of fieldwork on the Pitheciids". En: *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis y uacaris* (Veiga, L. M.; Barnett, A. A.; Ferrari, S. F. y Norconk, M. A., eds.): 145-150. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

RIVEROS, M. (1996). *Dieta y comportamiento alimentario de una tropa de* Pithecia pithecia (*mono saki cara blanca*)*, en una isla del embalse de Guri, edo. Bolívar*. Tesis de Grado. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 91 pp.

ROBINSON, J. G.; Wright, P. y Kinsey, W. (1987). "Monogamous Cebids and their relatives: intergroup calls and spacing". En: *Primate societies*. (Smuts, B.; Cheney, D.; Seyfarth, R.; Wrangham, R. y Struhsaker, T., eds.): 44-53. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

ROSENBLUM, L. A.; Kaufman, I. C. y Stynes, A. J. (1966). "Some characteristics of adult social and autogrooming patterns in two species of macaque". *Folia Primatologica*, 4: 438-451.

SCHINO, G. (2001). "Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis". *Animal Behaviour*, 62: 265-271.

SCHINO, G.; Scucchi, S.; Maestripieri, D. y Turillazzi, P. G. (1988). "Allogrooming as a tensión-reduction mechanism: a behavioral approach". *American Journal of Primatology*, 16: 43-50.

SCHINO, G. y Aureli, F. (2008). "Grooming reciprocation among female primates: a meta-analysis". *Biology letters*, 4: 9-11.

———— (2009). "Reciprocal altruism in primates: partner choice, cognition, and emotions". *Advances in the Study of Behavior*, 39: 45-69.

SEYFARTH, R. M. (1977). "A model of social grooming among adult female monkeys". *Journal of Theoretical Biology*, 65: 671-698.

THOMPSON, C. L y Norconk, M. A. (2011). "Within-group social bonds in white-faced saki monkeys (*Pithecia pithecia*) display male-female pair preference". *American Journal of Primatology*, 73: 1051-1061.

THOMPSON, C. L. (2016). "To pair or not to pair: sources of social variability with white-faced saki monkeys (*Pithecia pithecia*) as a case study". *American Journal of Primatology*, 78: 561-572.

TIDDI, B.; Aureli, F. y Schino, G. (2012). "Grooming up the hierarchy: the exchange of grooming and rank-related benefits in a New World primate". *PLoS ONE*, 7(5): e36641.

URBANI, B. y Portillo-Quintero, C. (2013). "Conservation Fact Sheet: Venezuela". En: *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis y uacaris*. (Veiga, L. M.; Barnett, A. A.; Ferrari, S. F. y Norconk, M. A., eds.): 386-390. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

VEIGA, L. M.; Barnett, A. A.; Ferrari, S. F. y Norconk, M. A. (eds.). (2013). *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis and uacaris*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

VENTURA, R.; Majolo, B.; Schino, G. y Hardie, S. (2005). "Differential effects of ambient temperature and humidity on allogrooming, self-grooming, and scratching in wild japanese macaques". *American Journal of Physical Anthropology*, 126: 453-457.

VIÉ, J. C.; Richard-Hansen, C. y Fournier-Chambrillon, C. (2001). "Abundance, use of space, and activity patterns of white-faced sakis (*Pithecia pithecia*) in French Guiana". *American Journal of Primatology*, 55: 203-221.

Figura y tablas

Figura 1. Monos viudo (*Pithecia pithecia*): macho adulto (izquierda), hembra adulta (derecha).

Tabla 1. Porcentaje de auto y aloacicalamiento para cada parte del cuerpo. El autoacicalamiento se presenta de dos formas, los porcentajes para revisar y rascar (rev+rascar) en una columna y exclusivamente revisar (rev) en otra. Las partes del cuerpo se clasificaron según su grado de accesibilidad durante el autoacicalamiento: inaccesible (I), difícil acceso (D) y fácil acceso (F). El dorso, cabeza y cuello (inaccesibles) tienen los mayores porcentajes de aloacicalamiento y los menores de autoacicalamiento, o ausencia de este para el caso de autoacicalamiento donde solo se considera revisar con los dedos (rev).

	ACICALAMIENTO (%)		
PARTE DEL CUERPO (grado de accesibilidad)	**AUTO (rev+rascar)**	**AUTO (rev)**	**ALO**
Dorso (I)	8	-	**39**
Cabeza (I)	7	-	**34**
Cuello (I)	4	-	**13**
Piernas (F)	**23**	**31**	-
Cola (F)	**18**	**31**	2
Lateral (D)	**16**	3,5	3
Barriga (F)	9	11,5	2
Manos (F)	8	11,5	-
Brazos (F)	7	11,5	2
Pecho (D)	-	-	5
Total	**100**	**100**	**100**

Tabla 2. Tiempo de auto- y aloacicalamiento: (a) totales comparados; (b) tiempos por pareja y número de individuos acicaladores y acicalados para cada miembro del grupo.

(a)	**ACICALAMIENTO (min)**		
INDIVIDUO	**AUTO**	**DADO**	**RECIBIDO**
HJ (Kl)	38	10,4	5,1
MJ (Tx)	19	4,9	2,7
HA1 (Ma)	12	6,1	10,6
HA2 (Gf)	11	8	5,4
MA2 (Bf)	3	6,9	10,6
MA1 (Bd)	2	5,1	7

(b)	**RECEPTOR**							
ACICALADOR	**HJ (Kl)**	**MJ (Tx)**	**HA1 (Ma)**	**HA2 (Gf)**	**MA2 (Bf)**	**MA1 (Bd)**	**Total (min)**	**No. Ind. Acicalados**
HJ (Kl)	-	0	**7,2**	0,1	3,1	0	10,4	3
MJ (Tx)	0	-	3,2	1,6	0	0,1	4,9	3
HA1 (Ma)	**5,1**	0	-	0,8	0,2	0	6,1	3
HA2 (Gf)	0	2,5	0,1	-	3,4	2	8	4
MA2 (Bf)	0	0,2	0,1	1,7	-	**4,9**	6,9	4
MA1 (Bd)	0	0	0	1,2	3,9	-	5,1	2
Total (min)	5,1	2,7	10,6	5,4	10,6	7	41,4	
No. Ind. acicaladores	1	2	4	5	4	3		

Natalia Ceballos-Mago
Proyecto Mono de Margarita & Fundación Vuelta Larga, Venezuela. University of Montana, Missoula, MT, EE. UU. / nataliaceballos@gmail.com.

Luis Levin
Departamento de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / luislevin@gmail.com.

Carmen Ferreira
Centro Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. carmen.ferreira@ciens.ucv.ve.

Ceballos-Mago, N., Levin, L. & Ferreira, C. (2019). Acicalamiento en monos viudo (*Pithecia pithecia*) en Isla Redonda, embalse de Guri, estado Bolívar, Venezuela. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 215-239.

Geofagia e ingestión de ortópteros y avisperos por monos viudo (*Pithecia pithecia*) en Guri, sureste de Venezuela

Bernardo Urbani
Marilyn A. Norconk
Franco Urbani

Resumen

El consumo de tierra (geofagia) y la ingestión de insectos y avisperos pueden proveer nutrientes fundamentales en algún momento durante el ciclo de vida de los primates o estacionalmente. Se presenta información del contenido nutricional de fuentes alimenticias inusuales ingeridas por monos viuda (*Pithecia pithecia*) en un bosque seco tropical en el Lago de Guri, estado Bolívar, Venezuela. Se proporcionan datos de geofagia, depredación de ortópteros y consumo de avisperos por monos viudo. Se realizaron análisis químicos y mineralógicos así como de propiedades físicas de termiteros y muestras control de suelo. El posible rol de la geofagia como suplemento mineral y ayuda para absorber tóxinas es factible para estos monos viudo. La implicación nutricional de la ingestión de ortópteros y avisperos puede estar relacionada con valores de lípidos y proteínas.

Palabras claves: Pitécidos, dieta, minerales, nutrientes, ecología alimenticia.

Geophagy and Ingestion of Orthopterans and Wasp Nests by White-Faced Sakis (*Pithecia pithecia*) in Guri, Southeastern Venezuela

Abstract

The consumption of earth (geophagy) and the ingestion of insects and waspnests may provide fundamental nutrients either in certain moments of the primate lives or in some periods. We present information on the nutritional content of unusual feeding sources ingested by Guianan white-faced sakis (*Pithecia pithecia*) inhabiting a tropical dry forest in Guri Lake, Bolívar state, Venezuela. Data on geophagy, orthoptera predation and wasp nest consumption in white-faced sakis are shown. Analysis of the chemical and mineralogical composition as well as physical properties of termitaria and control ground soil samples was conducted. The possible roles of geophagy in providing mineral supplementation to the white-faced saki diet or as an aid in toxin absorption are likely. The nutritional implications of orthoptera and wasp nest ingestion may be related to high lipid and protein values.

Keywords: Pitheciines, diet, minerals, nutrients, feeding ecology.

Introducción

Todos los organismos requieren de minerales con el fin de proveer componentes estructurales a sus órganos y tejidos, apoyar sus sistemas enzimáticos y hormonales, y regular la replicación celular (Schmidt-Nielsen, 1998). Dada la dominancia de frutas en la dieta de la mayoría de los platirrinos, la ingestión de tierra (geofagia) y depredación de insectos tienden a considerarse como fuentes alimenticias secundarias en primates mayores de 1 kg de peso corporal. A pesar de ello, ambos recursos pueden proveer nutrientes esenciales (minerales en tierra y lípidos y proteínas en insectos) de forma estacional o en algún momento durante el ciclo de vida de los primates, aunque no sea consumido diariamente. Las implicaciones y requerimientos de minerales en la dieta de primates silvestres aún son poco conocidos (Rode *et al*., 2003). El consumo de tierra ha sido reportado en varias especies de monos neotropicales, incluyendo varias especies de pitécidos (Heymann y Hartmann, 1991; Kinzey y Norconk, 1993; Setz *et al*., 1999; Bicca-Marques y Calegaro-Marques, 1994; Krishnamani y Mahaney, 2000; Ferrari *et al*., 2008; Blake *et al*., 2010; Adams *et al*., 2011; Link *et al*., 2011; Catenacci *et al*., 2016). Las explicaciones funcionales de la geofagia han sido revisadas por Krishnamani y Mahamey (2000). Estos autores resumen las hipótesis que pueden explicar la geofagia en primates, a saber: a) para la absorción de toxinas/compuestos secundarios; b) como antidiarreico; c) como suplemento de minerales; d) como antiácido; e) como contrarrestador de endoparásitos; y f) como estímulo por su sensación táctil en la boca (Hladik y Gueguen, 1974; Mahamey, 1993). Estas hipótesis son discutidas a la luz de la información de geofagia obtenida de monos viudo de Guayana.

Los insectos son conocidos por ser importantes ítems alimenticios en la dieta de monos de pequeño tamaño, especialmente los calitrícidos (Garber, 1987, 1993). Los insectos se componen principalmente de proteínas de alta calidad y lípidos (ejem. ortópteros [Orthoptera] o saltamontes gigantes). Como discute Moore (1985: 43), el consumo de artrópodos por parte de primates provee: a) micronutrientes que no son comúnmente obtenidos de plantas; b) proteínas de alta calidad, las cuales son "fuentes más digestibles y balanceadas de aminoácidos" que otros recursos alimenticios; y c) son eficientes energéticamente en la relación de costo-beneficio, es decir, entre el alto costo de obtención de este tipo de ítems alimenticios y los beneficios que recibe de ellos. Por su parte, algunos primates (ejem. prosimios y antropoides de <0,5 kg) muestran una estrategia alimenticia que incluye la ingestión diaria de insectos, que puede representar el 80% de su dieta (ejem. *Arctocebus calabarensis* y *Galago demidovii*: Bearder, 1987; algunos marmosetos y tamarinos: véase Sussman, 2000). Los antropoides mayores de 1 kg capturan insectos oportunísimamente (ejem. *Cebus* spp.: Robinson y Janson, 1987) o por temporadas (ejem. chimpancés "pescando" termitas: McGrew y Collins, 1985). Por otra parte, el consumo de avisperos es raro en primates neotropicales, y pudiera estar relacionado con la obtención de alimentos con altos contenidos de fibra o de lípidos asociados a restos de insectos dejados en los avisperos; sin embargo, su función aún se desconoce.

En este estudio se examinan las propiedades nutricionales de tierra de termiteros, avisperos y ortópteros o saltamontes gigantes (*Tropidacris* sp.), potencialmente importantes para la nutrición de monos viudo (*Pithecia pithecia*) que ocupan bosques tropicales secos del sureste de Venezuela, y se discuten sus posibles implicaciones ecológicas para la dieta de esta especie de pitécido.

Materiales y métodos

Sitio de estudio, sujetos de estudio y recolección de datos

El sitio de campo es una isla de 12,8 ha llamada "Isla Redonda", localizada en el Lago de Guri, ubicado en el río Caroní (7° 45' N-62° 52' W), Guayana

venezolana. La isla es el remanente del tope de una colina que resultó aislada luego de la inundación del río Caroní durante la construcción de la represa hidroeléctrica iniciada en 1968. De acuerdo a mapas de la región, la isla se ha encontrado aislada de la costa del lago desde aproximadamente 1981. Esta se encuentra cubierta por un bosque seco primario de tierras bajas (Aymard *et al*., 1997). La región tiene dos estaciones climáticas, una de sequía entre octubre y abril, y otra lluviosa entre mayo y septiembre. La media de temperatura anual es de 25,6°C, y presenta una precipitación anual de 1.340 mm (Peetz, 2001). La geología de la región es típica del Escudo Guayanés y consistente de una variedad de rocas ígneas y metamórficas, especialmente granito y gneis. Las formaciones rocosas superficiales son de granito y cuarcitas ricas en hierro, todas propias del Complejo Imataca de edad Arqueana (Chase, 1965). La isla es de suelos rojizos, ricos en hierro como oxisoles, acrisoles y arenosoles, pero ácidos y pobres en nutrientes (Guzmán, 1986).

El grupo de monos viudo (*Pithecia pithecia*) estudiado vive simpátricamente con monos aulladores o araguatos (*Alouatta macconnelli*). Este grupo de *Pithecia pithecia* fue habituado a la presencia humana para su observación, previo a este estudio. Los monos viudo de Guri son principalmente frugívoros, tienen a las semillas como su ítem alimenticio primario (Norconk, 1996) y un comportamiento alimenticio esclerocárpico, como describe Kinzey (1992). Los monos viudo de la isla se observaron entre 1989 y 2001, durante un estudio a largo plazo sobre su ecología y comportamiento (Kinzey y Norconk, 1993; Norconk and Conklin-Brittain, 2004). En este sitio de campo, la composición del grupo de monos viudo varió de 5 a 8 individuos durante los años de este prolongado estudio. Los monos viudo fueron seguidos durante el día, de 06:00 a 15:00-15:30, normalmente hasta las 15:20, cuando se ubicaban en sus sitios de dormida. La información sobre el consumo de un termitero, avisperos y ortópteros presentada en este capítulo se recolectó entre julio y agosto de 1999 usando la técnica de animal-focal con datos registrados cada cinco minutos.

Durante la recolección de datos se tomaron muestras de avisperos (Hymenoptera), ortópteros (*Tropidacris* sp.) y un termitero abandonado (*Nasutitermes* sp., Isoptera). Las muestras fueron guardadas en pequeñas bolsas

estériles. El tiempo de inicio y conclusión de cada evento de alimentación fue registrado. Se recolectaron siete muestras, además de la porción del termitero que fue consumido; otras muestras de seis termiteros no consumidos fueron recolectadas al azar dentro del ámbito hogareño utilizado por los monos en la isla y a una altura de ≥2,5 m del suelo/base del árbol donde se encontraba cada termitero. También se recolectaron muestras control de la tierra del suelo en la base de cada árbol con termitero. Las muestras de avisperos y ortópteros fueron obtenidos justo luego de ser consumidos por los monos viudo (figura 1).

Métodos de laboratorio y analíticos: muestras de termiteros y suelo

Las muestras de termiteros y de suelo fueron secadas a temperatura ambiente y molidas con un mortero manual de ágata. Todos los residuos orgánicos fueron previamente removidos. El polvo obtenido fue comprimido con ácido bórico a manera de pastilla y así fue analizado con espectrómetro de fluorescencia de rayos X (Philips™ Minipal). Esto permitió la determinación de silicio (Si), titanio (Ti), aluminio (Al), hierro (Fe), manganeso (Mn), calcio (Ca), potasio (K), zirconio (Zr), estroncio (Sr), rubidio (Rb), plomo (Pb), níquel (Ni) y vanadio (V). Este método proporciona la concentración de los elementos químicos de las muestras sin distingo si están asociados a componentes orgánicos o inorgánicos. Las fases mineralógicas presentes en el termitero consumido y su muestra control de suelo se identificaron utilizando un equipo de difracción de rayos X con tubo de cobre (Philips™ PW3020 con el software APD). Dichas muestras fueron analizadas dos veces, la primera con el polvo original obtenido y luego la fracción separada de <2 micrones (μm) por el método establecido por Warr y Rice (1994). El polvo a su vez fue usado para la caracterización cromática con la tabla de colores de suelo Munsell® (los nombres se reportan en inglés en la tabla 1 para seguir estándares internacionales relativos a esta herramienta de determinación cromática).

Se estableció la distribución del tamaño de los granos de la tierra de los termiteros y los suelos control. Para someter a prueba esa distribución, muestras compuestas fueron obtenidas en cantidades similares de cada tipo

de ellas. Debido a la dureza de las muestras de los termiteros, estas fueron colocadas en dos litros de agua destilada y mezcladas lentamente varias veces al día hasta que se disolvieron. El material fue secado a temperatura ambiente (hasta 25°C), revolviéndolo cuidadosamente cada 12 horas para prevenir la formación de aglomeraciones de tierra. Este proceso se realizó durante una semana hasta que desapareció cualquier tipo de aglomeración de tierra. Luego, las muestras fueron tamizadas con agua en tamices metálicos estándares ("US standard steel sieves") números 30, 50, 70, 80, 120, 170 y 230. Los datos químicos de los termiteros y la tierra del suelo fueron analizados estadísticamente utilizando las pruebas de Kolmogorov-Smirnov (para dos distribuciones) y Mann Whitney-Wilcoxon-W (para medianas), así como la prueba *t* (para medias) con un nivel de confidencia de 95%, utilizando el paquete estadístico StatGraphycs Plus. Además, las muestras fueron probadas con la boca, observadas y fotografiadas con un microscopio binocular (Zeiss Stemi SV11).

Métodos de laboratorio y analíticos: muestras de ortópteros y avisperos

Las muestras fueron secadas para análisis de lípidos, proteína cruda y fibra. La proteína cruda fue determinada usando el procedimiento de Kjeldahl para el total de nitrógeno, multiplicado por 6,25 (Pierce y Haenisch, 1947). El sistema detergente de análisis de fibras (Goering y Van Soest, 1970), tal como fue modificado por Robertson y Van Soest (1980), fue usado para determinar el detergente neutral; o el total de la fracción de la pared celular que incluye hemicelulosa (HC), celulosa (Cs) y lignina de ácido sulfúrico (Ls). El contenido de lípidos fue medido usando una extracción de éter de petróleo durante cuatro días a temperatura ambiente, siendo esto una modificación del método de la "Association of Official Analytical Chemists" (AOAC, 1984).

Resultados

Termiteros y suelo

Aparte de silicio (Si), que es el elemento más abundante en la mayoría de los suelos, las muestras mostraron altas concentraciones de hierro (Fe), seguido por aluminio (Al) (tabla 1). Este resultado es, lo más probable, el reflejo de la composición química de suelo laterítico de la región, que se origina por la meteorización de las cuarcitas ricas en hierro. La única diferencia significativa entre el contenido mineral de las muestras de suelo y el de las muestras de los termiteros, según lo detectado por tres pruebas estadísticas, fue relativa al calcio (Ca). Este fue mayor en el suelo que en los termiteros (prueba t, p= 0,012). La tabla 1 presenta los análisis químicos de muestras de termiteros y de las muestras de suelo. Las fases mineralógicas determinadas fueron cuarzo, feldespatos y goethitas, así como caolinita (silicato de potasio y aluminio) como la única arcilla presente, tal como se determina por la fracción de <2 μm.

Los análisis granulométricos muestran que 89,9% de las partículas de los termiteros y las muestras de suelo se encontraban en un rango de tamaño similar al de la arena (de muy fina a gruesa), y apenas 10,1% del tamaño de limo y arcilla (92,4% y 7,6% respectivamente para las muestras del suelo) (figura 2). Por lo tanto, estos elementos se encontraban en cantidades similares en las muestras de suelo así como en los termiteros. Los granos de cuarzo observados en ambas muestras presentaban formas subangulares. Ambos tipos de muestra de tierra eran insípidas.

Ortóptero y avisperos

El ortóptero (*Tropidacris* sp.) analizado, de su materia seca, presentó 8% de lípidos y 58,4% de proteína cruda. Muchas de las semillas ingeridas por los monos viudo de Guri son altas en lípidos (Kinzey y Norconk, 1993); sin embargo, el ortóptero fue más del doble en proteína cruda que la siguiente cifra más alta de los recursos consumidos por los monos viudo de Guri.

Las dos muestras de avisperos (Hymenoptera) estudiadas presentaron diferencias en la concentración de lípidos (1,3% y 16,5% de materia seca).

Por su parte, las muestras presentaron similitud en valores de proteína cruda (10,4% y 10,9% de materia seca) y diferencia en los valores de fibra (detergente neutral= 70,0% y 51,1% de materia cruda). La lignina representa 32,2% y 12,4% de la materia seca de la fracción de fibra, respectivamente; contiene además una proporción significativa de material indigerible. Pareciera que ambas muestras de avisperos eran de distinta edad, con una muestra más vieja que contenía relativamente mayor fibra y menos lípidos. Es posible que algunos huevos o residuos de larvas estuvieran aún presentes en la muestra de avispero más joven. Sin embargo, ninguno de los avisperos consumidos estaba activo al momento de ser consumido.

Discusión

Geofagia

El consumo de termiteros ocurre raramente (Kinzey y Norconk, 1993; Norconk y Conklin-Brittain, 2004). Kinzey y Norconk (1993) describen la ingestión de termiteros como "ocasional". Las hipótesis dadas para explicar la geofagia, planteadas por Krishnamani and Mahamey (2000), son consideradas a continuación para este grupo de *Pithecia pithecia*. La noción del consumo de tierras geofágicas para la absorción de toxinas y compuestos secundarios, como taninos, puede ser una posible explicación en este caso. Los monos viudo de Guri tienen la capacidad de "detoxificar frutas con moderadamente altos contenidos de taninos" (Kinzey y Norconk, 1993: 221), lo cual podría incrementarse con este tipo de consumo de tierra. Similar tipo de frutos han sido reportados como consumidos por otro pitécido de Guri, *Chiropotes chiropotes* (Norconk y Conklin-Brittain, 2016). Palminteri *et al*. (2013) indican que *Pithecia irrorata* y especies de psitácidos de la Amazonía peruana consumen algunos de los mismos rescursos vegetales. Previamente, Norconk *et al*. (1997) sugieren similar asociación, y que, de acuerdo a su dieta, *Chiropotes chiropotes* y guacamayas (Psittacidae) de Guri pudieran consumir tierra para aminorar los efectos de consumir frutas inmaduras y semillas con altos niveles de contenido de compuestos secundarios. En el caso de *Pithecia pithecia* de Guri, también

90,4% del total de lo ingerido está conformado por frutas inmaduras y semillas (Norconk, 1996), tal como acurre con el caso de *Chiropotes*. El efecto del consumo de arcillas como agente de detoxificación de toxinas se ha demostrado para guacamayas amazónicas (Psittacidae) (Giraldi *et al*., 1999), y presumiblemente pudiera tener un efecto similar en monos viudo. Considerando que la media del consumo estacional de taninos condensados es relativamente alto, con un rango de 2,2 a 5,7% (n = 4 estaciones = 1 año de muestreo) (Norconk y Conklin-Brittain, 2004), el consumo de tierra puede actuar para absorber toxinas (véase: Norconk *et al*., 1997). Por otra parte, en el único caso observado en 1999, la cantidad tomada del exterior del termitero fue totalmente consumido en menos de 30 segundos (*Pithecia irrorata*: ≤5 minutos [Adams *et al*., 2011]). El evento ocurrió luego de ingerir semillas de *Strychnos* sp. (Loganiaceae). Las especies de esta planta pueden ser tóxicas, ya que producen un alcaloide venenoso llamado estricnina (Bonjoch y Sole, 2000). Posiblemente, el consumo de tierra tiene un fin de detoxificación para este tipo de frutos.

El consumo de tierra se ha sugerido como agente antidiarreico (Krishnamani y Mahamey, 2000). Durante el período de observación de los monos en este estudio, las heces fueron observadas y no indicaban características de diarrea. Como referente, la concentración promedio de Al de las muestras de tierras de este estudio es de 4,8%, menor que el 10% contenido en antiácidos comerciales o antidiarreicos medicables para humanos, como el Kaopectate™ (o en tierra ingerida por *Gorilla gorilla*, que tiene una composición similar: Mahaney *et al*., [1995]), lo hace menos de lo requerido con algún potencial propósito de medicación como antiácido o antidiarreico, y proporciona poca evidencia para apoyar esta posibilidad. Por otra parte, el consumo de tierra puede aliviar el potencial efecto y la presencia de parásitos como los gusanos espinosos (Acanthocephala), los cuales se encuentran hospedados en ortópteros, como aquellos comúnmente ingeridos por tamarinos (Garber y Kriton, 1997), y que eventualmente pudieran estar presentes en los ortópteros consumidos por los monos viudo. En las heces de estos monos no se observaron endoparásitos con la lupa manual, lo cual quizás, en parte, pudiera ser por el consumo de tierra.

La suplementación mineral pudiera ser otra explicación para el consumo de tierra en estos monos viudo. Los análisis mineralógicos y químicos no presentan diferencias significativas entre las muestras de termiteros y las del suelo. Similares resultados son reportados por Müller *et al*. (1997) en un estudio de geofagia en *Callicebus melanochir.* Solo el calcio (Ca) presenta menores concentraciones en los termiteros que en las muestras de suelo. Coincidencialmente, el material vegetal consumido por estos monos viudo en Guri también presenta bajos niveles de calcio (Flaschka y Norconk, 2000). Este resultado es atípico, si se considera que los casos reportados de tierra con fines geofágicos están normalmente enriquecidos con Ca debido a la interacción con insectos (Hladik y Gueguen, 1974; Mahaney *et al*., 1999). Por ejemplo, Happel (1982) reporta que *Pithecia hirsuta* "bebe" en dos lamederos minerales de la Amazonía peruana, y al ser analizadas sus tierras, resultó que eran ricas en sodio y moderadamente altas en calcio. Por otra parte, el hierro (Fe) es un elemento químico abundante en los suelos guayaneses, y también en los termiteros. El hierro es consumido en humanos para regular imbalance de minerales y para tratar anemias (Abrahams, 1997). Por lo tanto, existe la posibilidad de que el consumo de termiteros, que contienen poca caolinita (arcilla rica en aluminio) pero considerable concentración de goethita (rico en hierro), pudiera tener un efecto como suplemento mineral, quizás de manera particular en hembras lactantes o embarazadas.

Igualmente, es interesante destacar que este grupo de monos viudo ingieren semillas con altos niveles de lípidos (Kinzey y Norconk, 1993), así como ortópteros ricos en lípidos (Urbani *et al*., este estudio). Las moléculas orgánicas de estos ácidos grasos son más fáciles de absorber si se ingiere tierra (Krishnamani y Mahamey, 2000). Esta explicación está abierta, y para ello son necesarios más estudios sobre los procesos digestivos en monos viudo. Algunos autores han propuesto que la geofagia proporciona una sensación táctil en la boca de los primates, como gorilas (Mahaney, 1993), chimpancés (Hladik y Gueguen, 1974) y *Pithecia chrysocephala* (Setz *et al*., 1999). Sin embargo, este no pareciera ser el caso de lo reportado en el presente estudio, considerando las formas angulares de las partículas de cuarzo y el tamaño relativamente grueso de los granos (tipo arena) que

pudieran dar una sensación áspera en la boca (a menos que esa haya sido la sensación procurada). En este sentido, es interesante mencionar que los termiteros reportados previamente como consumidos en este sitio de estudio estaban abandonados de termitas (Kinzey and Norconk 1993) y, al igual que en el caso reportado para *Pithecia chrysocephala*, pertenecía a termitas del género *Nasutitermes* sp. (Isoptera) (Setz *et al*., 1999). Para *Pithecia irrorata*, Adams (2011) reporta que algunos termiteros consumidos estaban abandonados. En el único caso observado entre julio y agosto de 1999, fue consumido un termitero parcialmente abandonado con muy tenue olor y sabor a terpenos secretados por termitas. Estos compuestos conforman un complejo grupo químico de componentes liposolubles con particular olor y sabor (J. V. Hernández, com. pers.). Los termiteros abandonados típicamente seleccionados por los monos viudo no presentan tales fuertes olores y sabores a terpenos. Los terpenos son deterrentes de hormigas (Prestwich, 1979), y como en tal caso, tal vez igual lo sea para *Pithecia pithecia*. Por otra parte, y vinculado a los sentidos, aquí se explora lo relativo al color de las muestras. A pesar de la diferencia de color entre los tipos de muestras, los termiteros de color marrón rojizo oscuro ("dark reddish brown") contra el color marrón oscuro ("dark brown") de la tierra del suelo, aún no puede utilizarse para establecer un criterio definitivo o parcial sobre la selección del tipo de tierra. Este criterio cromático, sin embargo, pudiera explorarse más ampliamente en un futuro.

De las hipótesis planteadas, la ingestión de tierra como suplemento mineral parece ser la más plausible. Altos niveles de goethita y el hecho de que el hierro es usado para el balance mineral de organismo, tal como se ha propuesto para la mayoría de los eventos geofágicos, nos permite inferir que para los monos viudo de Guri este pudiera ser el caso. Por su parte, el consumo de tierra para absorber toxinas es también una posible explicación, considerando la dieta de *P. pithecia* y el contexto particular del caso reportado en este capítulo. La geofagia es un comportamiento alimenticio infrecuente en el género *Pithecia*, que ha sido reportado para *Pithecia chrysocephala* (Setz *et al*., 1999), *Pithecia hirsuta* (Happel, 1982), *Pithecia irrorata* (Adams *et al*., 2011), y un registro de contenido estomacal en *Pithecia monachus* (Izawa, 1975). Otros pitécidos como *Callicebus*

melanochir (Müller *et al*., 1997), *Cheracebus lucifer* (Izawa, 1975), *Chiropotes albinasus* (Ferrari, 1995) y *Chiropotes satanas* (Veiga y Ferrari, 2007) han sido reportados en eventos de geofagia (véase revisión de geofagia en primates neotropicales: Ferrari *et al*., 2008).

La similitud en la composición química, granulometría, sabor, forma y tamaño de partículas de la tierra de los termiteros y la del suelo, tiende a apoyar la idea de que cual sea el último factor (o factores) por el que los monos viudo consumen tierra de termiteros, existe una ventaja relativa en obtener la tierra en termiteros ubicados en árboles que de la tierra compacta del suelo, evitándose riesgos de depredación (también en *Pithecia chrysocephala*: Setz *et al*., 1999; *Callicebus melanochir*: Müller *et al*., 1997).

Ingestión de ortópteros

Los insectos tienen nutrientes de alta calidad no disponible en ítems alimenticios vegetales. Las mayores presas de artrópodos consumidos por los monos viudo son los ortópteros o saltamontes gigantes (*Tropidacris* sp.: Orthoptera), los cuales son ítems alimenticios ricos en calorías que proporcionan energía a través de lípidos (J. V. Hernández, com. pers.). Esto implica que se consume energía condensada en la grasa. Los saltamontes suplen de lípidos y proteína animal de alta calidad, y micronutrientes normalmente no obtenibles de plantas (Moore, 1985). Mientras que la ingestión de hormigas (Hymenoptera), arácnidos (Araneae) y orugas (Lepidoptera) (que también fue observada) provee gran cantidad de proteínas pero significativamente menos lípidos. Aparte de la depredación activa de ortópteros, los casos de consumo de otros invertebrados, que son presas de movimientos lentos, se presentan durante el forrajeo habitual. La captura de ortópteros, por el contrario, es rápido y no toma más de 30 seg.

El consumo de ortópteros ha sido reportado en varias especies de pitécidos, como *Plecturocebus cupreus* (Nadjafzadeh y Heymann, 2008; Heymann y Nadjafzadeh, 2013; en semilibertad: Jones *et al*., 1970), *Plecturocebus brunneus* (Wright, 1985, 1989), *Plecturocebus ornatus* (Hernández-Camacho y Cooper, 1976; Moynihan, 1976), *Plecturocebus oenanthe* (DeLuycker, 2009), *Cheracebus lucifer* (Easley, 1982; Izawa, 1975) y *Cheracebus lugens*

(Palacios *et al*., 1997), así como *Chiropotes chiropotes* (Peetz, 2001), *Chiropotes sagulatus* (Mittermeier *et al*., 1983), *Chiropotes satanas* (en cautiverio: Hick, 1968), *Chiropotes albinasus* (Pinto *et al*., en prensa; en cautiverio: Hick, 1968), *Cacajao ouakary* (Ayres, 1986, 1989), *Cacajao calvus* (Ayres, 1986, 1989), *Cacajao melanocephalus* (Boubli, 1999) y *Cacajao rubicundus* (en cautiverio: Whitehead, 1984; posible ortóptero: Fontain y Dumond, 1977), *Pithecia hirsuta* (contexto experimental de campo: Bartecki y Heymann, 1985, 1988) y *Pithecia pithecia* (Kinzey y Norconk, 1993; Norconk, 1996; Homburg, 1998; Urbani *et al*., este estudio; en cautiverio: Hick, 1968) (véase también revisión de insectivoría en pitécidos: Heymann y Nadjafzadeh, 2013). Si bien el espectro de reportes del consumo de ortópteros es amplio para pitécidos, la crónica de detalles sobre el contexto de su consumo, composición nutricional, especies de ortópteros involucrados y porcentaje de antrópodos (incl. Orthoptera) en la dieta de este grupo de platirrinos es prácticamente nulo. En el caso de *Pithecia pithecia*, Homburg (1998) realizó un estudio de monos viudo en Guri y reporta que estos consumían una variedad de insectos (incluyendo avisperos de dos tipos de Hymenoptera, Orthoptera, larvas de Lepidoptera, Isoptera, Formicidae y otros antrópodos no identificados). Este autor calculó que 3,7% del presupuesto anual de alimentación estaba dedicado a la ingestión de insectos. En general, los monos viudo de Guri invierten 2,83% de su tiempo de alimentación explotando el recurso de invertebrados (Kinzey y Norconk, 1993). Este se ha distribuido como sigue: 0,19% en la estación seca, 2,5% al final de la estación seca, 2,99% al inicio de la estación lluviosa y 5,64% al final de la estación lluviosa (Norconk, 1996). Por su parte, Riveros (1996) encontró mayor consumo de insectos en la estación seca, sin encontrar variación entre individuos (independientemente de edad y sexo). Al inicio de la estación seca los insectos consumidos eran orugas en árboles de *Pradosia caracasana* (Sapotaceae) (Kinzey y Norconk, 1993). La alimentación sobre ortópteros observada en Guri (Kinzey y Norconk, 1993; Norconk, 1996; este estudio) no ha sido reportada en otros sitios con *Pithecia* (Fooden, 1964; Mittermeier y Van Roosmalen, 1981; Oliveira *et al*., 1985; E. Setz, com. pers.), mas sí en sitios en cautiverio (Hick, 1968) y en experimentación de campo (véase arriba: Bartecki y Heymann, 1985, 1988).

En la Amazonía, grandes ortópteros tienden a estar en lo bajo de los estratos de bosque y cerca del suelo (Penny y Arias, 1982) y son un grupo de relativa baja densidad del total de la biomasa de insectos amazónicos (Fittkau y Klinge, 1973). En los seis casos de depredación de ortópteros, todos los eventos ocurrieron al este de la isla, en donde el estrato inferior del bosque es bastante abierto, en comparación con el muy entramado sotobosque de la parte oeste de la isla. Todos los casos observados en julio-agosto de 1999 ocurrieron luego de comer semillas de *Strychnos* sp. (Loganiaceae) (5 casos) y *Connarus venezolanus* (Connaraceae) (1 caso). Los eventos ocurrieron ~14:00, cerca de una hora antes de tomar sus sitios de dormida (~15:20). No hay suficientes datos para explicar este patrón temporal de consumo de ortópteros, pero posiblemente puede deberse a: a) un posible comportamiento activo vespertino de los saltamontes gigantes –aún por estudiar–; o b) para una digestión más prolongada de lípidos y proteínas concentrados en los ortópteros y su retención en el tracto gastrointestinal de los monos viudo mientras duermen. En el caso de tamarinos (Heymann y Smith, 1999) y monos araña (Chapman y Chapman, 1991), estos tienden a consumir gomas y hojas, respectivamente, en la tarde y antes de descansar. En estos casos se ha hipotetizado que puede estar relacionado con la retención de ítems alimenticios en el tracto digestivo con el fin de prolongar la retención de carbohidratos complejos (tamarinos) y hojas jóvenes (mono araña) durante el período de descanso/dormida. El tiempo de tránsito de alimentos en *Pithecia pithecia* (Norconk *et al*., 1998) y el hecho de que consumen saltamontes antes de dormir parece estar vinculado con la hipótesis de la conveniencia en primates no humanos de consumir alimentos con altos contenidos calóricos que serán demandados durante la noche (Raemaekers, 1978). En Guri, los datos de temperatura tienden a tener una diferencia de 6,3°C entre la más alta temperatura del día y la más baja de la noche. Más datos fisiológicos son necesarios para evaluar una interpretación satisfactoria.

Durante el período de estudio, los seis casos de depredación de ortópteros observados fueron exitosos en cuanto a que los monos viudo siempre consiguieron sus presas. Estos saltamontes gigantes son de color marrón, lo que los hace crípticos en el bosque. Como en *Plecturocebus cupreus* y

Cheracebus torquatus, que han sido reportados bajando al piso para consumir insectos (Kinzey, 1977; Polanco-Ochoa y Cadena, 1993), y de *Plecturocebus cupreus* (Heymann y Nadjafzadeh, 2013), *Plecturocebus oenanthe* (DeLuycker, 2009) y *Cheracebus lucifer* (Easley, 1982), que consumen artrópodos a baja altura (2-6 m) sobre el árbol; de forma similar, los monos viudo de este estudio bajaron rápidamente al suelo luego de golpear y tumbar al ortóptero de las ramas bajas de los árboles al piso, allí tomaron al saltamonte gigante, mordieron la cabeza, y subieron al estrato bajo de un árbol cercano para comerlo. Los saltamontes enteros, excepto las alas, fueron consumidos (figura 1), incluyendo el exoesqueleto quitinoso, ingerido a pesar de ser rico en polisacáridos difíciles de digerir (Uvarov, 1966; Arms y Camp, 1982; Nickle y Heymann, 1996). Comparativamente, al igual que en el caso de los callimicos, los monos viuda prefieren atrapar sus presas en el piso y comerlos en un estrato bajo (Pook y Pook, 1981), pero difiere de esta especie porque los callimicos utilizan ramas verticales cuando comen, mientras que *Pithecia pithecia* utiliza las horizontales.

Al tumbar al ortóptero, hicieron que se movieran y por tanto pudieron seguirlo; de esta manera vencieron la ventaja de la cripticidad cromática de los ortópteros. Los eventos de depredación de ortópteros duraron en promedio cerca de dos minutos, desde su contacto con la presa hasta que fue ingerido totalmente. En todos los casos, dos monos estaban cercanos a una distancia de menos de 1 m, pero solo uno actuaba e ingería el saltamonte gigante. Cuatro de los seis casos observados involucraron asociaciones macho-macho, uno macho-hembra y uno hembra-hembra.

Los ortópteros consumidos por los monos viudo de Guri fueron ingeridos luego de matarlos con una mordida en la cabeza. Este patrón craneocervical para ultimar presas parece ser una constante en primates no humanos (Steklis y King, 1978; King y Steklis, 1984). En pitécidos, este patrón ha sido reportado para *Chiropotes albinasus* cautivos (Hick, 1968), y luego en un estudio experimental con invertebrados de gran tamaño, con *Pithecia hirsuta* (Bartecki y Heymman, 1988). Estos autores sugieren que este comportamiento, en donde se muerde primero la cabeza, puede deberse a una estrategia adaptativa más que a una estrategia "accidental".

Ingestión de avisperos

El consumo de avisperos (Hymenoptera), ricos en fibra –celulosa–, es extremadamente raro en primates. En pitécidos, tres eventos de consumo de avisperos han sido reportados para *Chiropotes satanas* en un estudio de 15 meses en Guri (Peetz, 2001). Izawa (1975) también notó el consumo de resina (otro ítem alimenticio "inerte" y atípico) en el contenido estomacal de *Pithecia monachus*. M. A. Norconk (datos inéd.) observa el consumo de avisperos, así como Riveros (1996). Riveros (1996) sugiere el posible consumo de miel de los avisperos; sin embargo, parece poco probable porque los avisperos allí reportados estaban abandonados. Dos casos de consumo de avisperos abandonados fueron observados en este estudio. En ambos casos, una hembra juvenil y una hembra adulta consumieron en menos de 20 segundos un poco menos de la mitad del pedazo de avispero que habían tomado (figura 1). Ambos eventos ocurrieron luego de comer semillas de *Connarus venezolanus* (Connaraceae) y a una distancia de más de 4 m del miembro de grupo más cercano.

Entre mamíferos especializados no-rumiantes se requiere, para la digestión y fermentación de celulosa, además de microorganismos, del cecum (Schmidt-Nielsen, 1998). En primates, los colobinos como los lagures tienen este tipo de estómago (Bauchop y Martucci, 1968) y ese sistema gastrointestinal es en parte convergente con el de los pitécidos (Chivers, 1994). *Pithecia pithecia* tiene un tránsito de paso de alimentos de al menos 41 horas, con picos secundarios de excreción a 88 y 125 horas luego del consumo de marcadores (Norconk *et al*., 1998). Estos autores sugieren que estos ítems alimenticios permanecen en el cecum por un extendido período de tiempo. Norconk *et al*. (1998: 197) sugieren que este experimento digestivo-fisiológico "proporciona apoyo [a la idea de que existe una] especialización del intestino en *Pithecia* y ese elaborado intestino puede ayudar en la digestión de fibras", no solo de frutas y semillas inmaduras sino también, como se desprende de este estudio, de aquellas obtenidas de avisperos. La función de este comportamiento alimenticio aún es poco clara, pero probablemente está vinculado con la extracción de lípidos de avisperos de diferentes edades, y a su vez, sus fibras.

En conclusión, la depredación de ortópteros y consumo de avisperos y termiteros por los monos viudo fue poco frecuente. Sin embargo, dado que estos ítems pueden cumplir diversos roles, se requieren más investigaciones para tener un mejor entendimiento de la ecología nutricional de esta especie de pitécidos y de la importancia de este infrecuente tipo de ítems alimenticios en su dieta. Los datos aquí descritos pueden ser también útiles en programas de enriquecimiento de primates en cautiverio, particularmente de pitécidos (véase Hick, 1968; Bartecki y Heymann, 1988).

Agradecimientos

Deseamos expresar nuestra gratitud al personal del Departamento de Estudios Básicos de Edelca, especialmente a Luis Balbás. A Gerardo Aymard, Jason Brush, Terrence Gleason y Brian Grafton por su apoyo en el campo. A José Vicente Hernández y Osvaldo Villarreal por la identificación de los invertebrados y a J. V. Hernández y Eleonore Setz por sus comunicaciones. A Iván Arias, Nancy L. Conklin-Brittain, Monika J. Flaschka, Paul A. Garber, Christina Grassi, Robert H. Poppenga, Tania Urquiza-Haas y Yoly Velandria, por proveer apoyo en el laboratorio, así como sus sugerencias. Este estudio recibió el apoyo de NSF SBR 98-07516 (M. A. Norconk) y Conicit 97-003547 (F. Urbani). Al Departamento de Fotografía Científica del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, y particularmente a Mardonio Díaz, por la reproducción de la fotografía de la figura 1.

Referencias

ABRAHAMS, P. W. (1997). "Geophagy (soil consumption) and iron supplementation in Uganda". *Tropical Medicine & International Health*, 2: 617-623.

ADAMS, D. B.; Rehg, J. y Watsa, M. (2011). "Observations of termitarium geophagy by bald-faced saki monkeys (*Pithecia irrorata*) in Madre de Dios, Peru". *American Journal of Primatology*, 73: 62.

AOAC (Association of Official Analytical Chemists). (1984). *Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists.* Association of Official Analytical Chemists. Arlington, EE. UU.

ARMS, K. y Camp, K. (1982). *Biology*. Saunders Publishing. Nueva York, EE. UU.

AYMARD, G.; Norconk, M. y Kinzey, W. G. (1997). "Composición florística de comunidades vegetales en islas en el embalse de Guri, río Caroní, estado Bolívar, Venezuela". *Biollania* (edición especial), 6: 195-233.

AYRES, J. M. (1986). *The white uakaris and the amazonian flooded forest.* Tesis Doctoral. University of Cambridge. Cambridge, Reino Unido. 337 pp.

AYRES, J. M. (1989). "Comparative feeding ecology of the uakari and beared saki, *Cacajao* and *Chiropotes*". *Journal of Human Evolution*, 18: 697-716.

BARTECKI, U. y Heymann, E. W. (1987). "Über Schweifaffen in Peru". *Zeitschrift Kölner Zoo*, 30(3): 79-92.

BARTECKI, U. y Heymann, E. W. (1988). "Observations on predatory behaviour of a young saki monkey, *Pithecia hirsuta* (Platyrrhini: Cebidae)". *Primate Report*, 20: 29-33.

BAUCHOP, T. y Martucci, R. W. (1968). "Rumiant-like digestion of langur monkey". *Science*, 161: (3842) 698-699.

BEARDER, S. K. (1987). "Lorises, bushbabies, and tarsiers: diverse societies in solitary foragers". En: *Primate societies* (Smuts, B. B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W. y Struhsaker, T. T., eds.): 11-24. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

BICCA-MARQUES, J. C. y Calegaro-Marques, C. (1994). "A case of geophagy in the black howling monkey *Alouatta caraya*". *Neotropical Primates*, 2: 7-9.

BLAKE, J. G.; Guerra, J.; Mosquera, D.; Torres, R.; Loiselle, B. A. y Romo, D. (2010). "Use of mineral licks by white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth*) and red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in eastern Ecuador". *International Journal of Primatology*, 31: 471-483.

BONJOCH, J. y Sole, D. (2000). "Synthesis of Strychnine". *Chemical Reviews*, 100: 3455-3482.

BOUBLI, J. P. (1999). "Feeding ecology of black-headed uacaris (*Cacajao melanocephalus melanocephalus*) in Pico da Neblina National Park, Brazil". *International Journal of Primatology*, 20(5): 719-749.

CATENACCI, L. S.; Pessoa, M. S.; Nogueira-Filho, S. L. G. y Vleeschouwer, K. M. (2016). "Diet and feeding behavior of *Leontopithecus chrysomelas* (Callitrichidae) in degraded areas of the Atlantic Forest of South-Bahía, Brazil". *International Journal of Primatology*, 37: 1-22.

CHAPMAN, C. A. y Chapman, L. J. (1991). "The foraging itinerary of spider monkeys: when to eat leaves?". *Folia Primatologica*, 56: 162-166.

CHASE, R. (1965). "El Complejo de Imataca, la anfibolita de Panamo y la tronjemita de Guri, rocas precámbricas del Cuadrilátero de Las Adjuntas-Panamo, estado Bolívar, Venezuela". *Boletín de Geología*, 7(13): 105-215.

CHIVERS, D. J. (1994). "Functional anatomy of the gastrointestinal digestive tract". En: *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution.* (Davies, A. G. y Oates, J. F., eds.): 205-228. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

DELUYCKER, A. (2012). "Insect prey foraging strategies in Callicebus oenanthe in northern Peru". *American Journal of Primatology*, 74: 450-461.

EASLEY, S. P. (1982). *Ecology and behavior of* Callicebus torquatus, Cebidae, *primates.* Dissertation. Washington University. Saint Louis, EE. UU.

FERRARI, S. F. (1995). "Observations on *Chiropotes albinasus* from the Rio Dos Marmelos, Amazonas, Brazil". *Primates*, 36: 289-293.

FERRARI, S. F.; Veiga, L. M. y Urbani, B. (2008). "Geophagy in platyrrhines: ecological and geographic patterns". *Folia Primatologica*, 79: 402-415.

FITTKAU, E. J. y Klinge, H. (1973). "On biomass and trophic structure of the central amazonian rain forest ecosystem". *Biotropica*, 5: 2-14.

FLASCHKA, M. J. y Norconk, M. A. (2000). "Analysis of dietary mineral levels for white-faced sakis and red howler monkeys from Guri". *American Journal of Primatology*, 50 (Suppl. 1): 58.

FONTAIN, R. y Dumond, F. V. (1977). "The red ouakari in a seminatural environment: potentials for propagation and study". En: *Primate conservation* (His Serene Highness Prince Rainer III of Monaco y Bourne, G. H., eds.): 168-236. Academic Press. Nueva York, EE. UU.

FOODEN, J. (1964). "Stomach contents and gastro-intestinal proportions in wild shot guianan monkeys". *American Journal of Physical Anthropology*, 22: 227-232.

GARBER, P. A. (1987). "Foraging strategies among living primates". *Annual Review of Anthropology*, 16: 339-364.

———— (1993). "Feeding ecology and behaviour of the genus *Saguinus*". En: *Marmosets and tamarins. Systematic, behaviour, and ecology.* (Rylands, A. B., ed.): 273-295. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.

GARBER, P. A. y Kitron, U. (1997). "Seed swallowing in tamarins: evidence of a curative function or enhanced foraging efficiency?". *International Journal of Primatology*, 18: 523-538.

GILARDI, J. D.; Duffey, S. S.; Jun, C. A. y Tell, L. A. (1999). "Biochemical functions of geophagy in parrots: detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects". *Journal of Chemical Ecology*, 25: 897-922.

GOERING, H. K. y Van Soest, P. J. (1970). "Forage fiber analysis". *Agricultural Handbook.* Nº 379. Agricultural Research Service, U. S. Department of Agriculture. Washington D. C., EE. UU.

GUZMÁN, F. J. (1986). "Aspectos fisiográficos y edáficos de la cuenca del Caroní". *Interciencia*, 11: 290-294.

HAPPEL, R. E. (1982). "Ecology of *Pithecia hirsuta* in Peru". *Journal of Human Evolution*, 11: 581-590.

HERNÁNDEZ-CAMACHO, J. y Cooper, R. W. (1976). "The nonhuman primates of Colombia". En: *Neotropical primates. Field studies and conservation.* (Thorington, R. W. y Heltne, P. G., eds.): 67-68. National Academy of Sciences. Washington D. C., EE. UU.

HEYMANN, E. W. y Nadjafzadeh, M. (2013). "Insectivory and prey foraging in titi monkeys: a case study of Callicebus cupreus and a comparison to other pitheciids". En: *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis and uacaris.* (Barnett, A. V. L.; Ferrari, S. F. y Norconk, M. A., eds.): 215-224. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

HEYMANN, E. W. y Smith, A. C. (1999). "When to feed on gums: temporal patterns of gummivory in wild tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* (Callitrichinae)". *Zoo Biology*, 18: 459-471.

HEYMANN, E. W. y Hartmann, G. (1991). "Geophagy in moustached tamarins, *Saguinus mystax* (Platyrrhini: Callitrichidae), at the Río Blanco, Peruvian Amazonia". *Primates*, 32: 533-537.

HICK, U. (1968). "The collection of saki monkeys at Cologne Zoo". *International Zoo Yearbook*, 8: 192-194.

HLADIK, M. C. y Gueguen, L. (1974). "Geóphagie et nutrition minérale chez les primates sauvages". *Comptes rendus de l'académie des sciences D*, 279: 1393-1396.

HOMBURG, I. (1998). "Ökologie und Sozialverhalten von Weißgesicht-Sakis. Eine Freilandstudie in Venezuela". Tesis Doctoral. University of Biefeld. Biefeld, Alemania. 214 pp.

IZAWA, K. (1975). "Food and feeding behavior of monkeys in the upper Amazon basin". *Primates*, 16: 295-316.

JONES, C.; Martin, T. W. y Mason, W. A. (1970). "Survival of an escaped *Callicebus moloch* in southern Louisiana". *Laboratory Primate Newsletter*, 9(1): 6-7.

KING, G. E. y Steklis, H. D. (1984). "New evidence for the craniocervical killing bite in primates". *Journal of Human Evolution*, 13: 469-481.

KINZEY, W. G. (1977). "Diet and feeding behavior of *Callicebus torquatus*". En: *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes.* (Clutton-Block, T. H., ed.). Academic Press. Londres, Reino Unido.

———— (1992). "Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae". *American Journal of Physical Anthropology*, 88: 499-514.

KINZEY, W. G. y Norconk, M. A. (1993). "Physical and chemical-properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela". *International Journal of Primatology*, 14: 207-227.

KRISHNAMANI, R. y Mahaney, W. C. (2000). "Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences". *Animal Behaviour*, 59: 899-915.

LINK, A.; De Luna, A. G.; Arango, R. y Díaz, M. C. (2011). "Geophagy in brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in a lowland tropical rainforest in Colombia". *Folia Primatologica*, 82: 25-32.

MAHANEY, W. C. (1993). "Scanning electron-microscopy of earth mined and eaten by mountain gorillas in the Virunga Mountains, Rwanda". *Primates*, 34: 311-319.

MAHANEY, W. C.; Aufreiter, S. y Hancock, R. G. V. (1995). "Mountain gorilla geophagy. A possible seasonal behavior for dealing with the effects of dietary-changes". *International Journal of Primatology*, 16: 475-488.

MAHANEY, W. C.; Zippin, J.; Milner, M. W.; Sanmugadas, K.; Hancock, R. G. V.; Aufreiter, S.; Campbell, S.; Huffman, M. A.; Wink, M.; Malloch, D. y Kalm, V. (1999). "Chemistry, mineralogy and microbiology of termite mound soil eaten by the chimpanzees of the Mahale Mountains, western Tanzania". *Journal of Tropical Ecology*, 15: 565-588.

MCGREW, W. C. y Collins, D. A. (1985). "Tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) to obtain termites (*Macrotermes herus*) in the Mahale Mountains, Tanzania". *American Journal of Primatology*, 9: 47-62.

MITTERMEIER, R. A. y Van Roosmalen, M. G. M. (1981). "Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys". *Folia Primatologica*, 36: 1-39.

MITTERMEIER, R. A.; Konstant, W. R.; Ginsberg, H.; Van Roosmalen, M. G. M. y Cordeiro da Silva, E. Jr. (1983). "Further evidence of insect consumption in the beared saki monkey, *Chiropotes satanas chiropotes*". *Primates*, 24: 602-604.

MOORE, J. (1985). "Insectivory by grey langurs". *Journal of Bombay Natural History Society*, 82(1): 38-43.

MOYNIHAN, M. (1976). *The New World primates. Adaptive radiation and the evolution of social behavior, languages, and intelligence*. Princeton University Press. Princeton, EE. UU.

MÜLLER, K. H.; Ahl, C. y Hartmann, G. (1997). "Geophagy in masked titi monkeys (*Callicebus personatus melanochir*) in Brazil". *Primates*, 38: 69-77.

NADJAFZADEH, M. y Heymann, E. (2008). "Prey foraging of red titi monkeys, *Callicebus cupreus*, in comparison to sympatric tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*". *American Journal of Physical Anthropology*, 135: 56-63.

NICKLE, D. A. y Heymann, E. W. (1996). "Predation on orthoptera and other orders of insects by tamarin monkeys, *Saguinus mystax mystax* and *Saguinus fuscicollis nigrifrons* (primates: Callitrichidae), in north-eastern Peru". *Journal of Zoology*, 239: 799-819.

NORCONK, M. A. (1996). "Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela". En: *Adaptive radiations of neotropical primates.* (Norconk, M. A.; Rosenberger, A. L. y Garber, P. A., eds.): 403-423. Plenum Press. Nueva York, EE. UU.

NORCONK, M. A. y Conklin-Brittain, N. L. (2004). "Variation on frugivory: the diet of Venezuelan white-faced sakis". *International Journal of Primatology*, 25: 1-27.

———— (2016). "Bearded saki feeding strategies on an island in Lago Guri, Venezuela". *American Journal of Primatology*, 78: 507-522.

NORCONK, M. A.; Wertis, C. y Kinzey, W. G. (1997). "Seed predation by monkeys and macaws in eastern I: preliminary findings". *Primates*, 38(2): 177-184.

NORCONK, M. A.; Oftendal, O. T.; Power, M. L.; Jakubasz, M. y Savage, A. (1998). "Digesta retention time in white-faced sakis, *Pithecia pithecia*". *American Journal of Primatology*, 45(2): 197.

OLIVEIRA, J. M. S.; Lima, M. G.; Bonvincio, C.; Ayres, J. M. y Fleage, J. G. (1985). "Preliminary notes on the ecology and behavior of the guianan saki (*Pithecia pithecia*, Linnaeus 1766; Cebidae, Primate)". *Acta Amazonica*, 15(1-2): 249-263.

PALACIOS, E.; Rodríguez, A. y Defler, T. R. (1997). "Diet of a group of Callicebus torquatus lugens (Humboldt, 1812) during the annual resource bottleneck in amazonian Colombia". *International Journal of Primatology*, 18: 503-522.

PALMINTERI, S.; Powell, G.; Adamek, K. y Tupayachi, R. (2013). "Competition between Pitheciines and large *Ara* macaws, two specialist seed-eaters". En: *Evolutionary biology and conservation of titis, sakis and uacaris* (Barnett, A. V. L.; Ferrari, S. F. y Norconk, M. A., eds.): 114-126. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

PEETZ, A. (2001). "Ecology and social organization of beared saki *Chiropotes satanas chiropotes* (primates: Pitheciinae) in Venezuela". *Ecological Monographs*, 1: 1-170.

PENNY, N. D. y Arias, J. R. (1982). *Insects of the Amazon forest*. Columbia University Press. Nueva York, EE. UU.

PIERCE, W. y Haenisch, E. L. (1948). *Quantitative analysis*. 3º ed. John Wiley and Sons. Nueva York, EE. UU.

PINTO, L. P.; Soares da Silva, R. F.; Mendes Oliveira, A. C.; Barnett, A. A.; Veiga, L. M. y Setz, E. Z. F. (en prensa). "Comparative feeding behavior and diet of *Chiropotes albinasus* (I. Geoffoy & Deville 1848) (Pitheciidae) at two sites in south-eastern brazilian Amazonia". En: *La primatología en Latinoamérica 2 / A primatologia na America Latina 2*. (Urbani, B.; Kowalewski, M. M.; Grasseto Texeira da Silva, R.; De la Torre, S.; Cortés-Ortiz, L., eds.). Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela.

POLANCO-OCHOA, R. y Cadena, A. (1993). "Use of space by *Callicebus cupreus ornatus* (primates: Cebidae) in Macarena, Colombia". *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 8: 19-31.

POOK, A. G. y Pook, G. (1981). "A field study of the socioecology of the Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*) in northern Bolivia". *Folia Primatologica*, 35: 288-321.

PRESTWICH, G. D. (1979). "Defense secretion of the black termite, *Grallatotermes africanus* (Termitidae, Nasutitermitinae)". *Insect Biochemistry*, 9(6): 563-568.

RAEMAEKERS, J. (1978). "Changes through the day in the food choice of wild gibbons". *Folia Primatologica*, 30: 194-205.

RIVEROS, M. (1996). *Dieta y comportamiento alimentario de una tropa de* Pithecia pithecia *(mono saki cara blanca) en una isla del embalse de Guri, edo. Bolívar*. Tesis de Grado. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 91 pp.

ROBERTSON, J. y Van Soest, P. J. (1980). "The detergent system of analysis and its application to human foods". En: *The analysis of dietary fiber in food.* (James, W. P. T. y Theander, O., eds.). Capítulo 8: 123-158. Marcel Dekker. Nueva York, EE. UU.

ROBINSON, J. G. y Janson, C. H. (1987). "Capuchins, squirrel monkeys, and

atelines: socioecological convergences with Old World primates". En: *Primate societies.* (Smuts, B. B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W. y Struhsaker, T. T., eds.): 69-82. University Press. Chicago, EE. UU.

RODE, K. D.; Chapman, C. A.; Chapman, L. J. y McDowell, L. R. (2003). "Mineral resource availability and consumption by *Colobus* in Kibale National Park, Uganda". *International Journal of Primatology*, 24: 541-573.

SCHMIDT-NIELSEN, K. (1998). *Animal physiology*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

SETZ, E. Z. F.; Enzweiler, J.; Solferini, V. N.; Amendola, M. P. y Berton, R. S. (1999). "Geophagy in the golden-faced saki monkeys (*Pithecia pithecia chrysocephala*) in Central Amazon". *Journal of Zoology*, 247: 91-103.

STEKLIS, H. D. y King, G. E. (1978). "The craneocervical killing bite: Toward an ethology of primate predatory behavior". *Journal of Human Evolution*, 7: 567-581.

SUSSMAN, R. W. (2000). *Primate ecology and social structure*. Vol. 2: *New World monkeys*. Pearson Custom Publishing. Needham Heights, EE. UU.

URAVOV, B. (1966). *Grasshoppers and locust: a handbook of general acridology.* Vol. 1. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

VEIGA L. M. y Ferrari, S. F. (2007). "Geophagy at termitaria by bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in southeastern brazilian Amazonia". *American Journal of Primatology*, 69: 816-820.

WARR, L. N. y Rice, H. N. (1994). "Interlaboratory standarization and calibration of clay mineral crystalinity and cristalite size data". *Journal of Metamorphic Geology*, 12: 141-152.

WHITEHEAD, M. (1984). "Howler monkeys and uakaris in captive and the field". En: *Management of prosimians and New World primates* (Barzdo, J., ed.): 5-21. The Association of British Wild Animal Keepers. Bristol, Reino Unido.

———— (1981). "The night monkeys, genus *Aotus*". En: *Ecology and behavior of neotropical primates*. (Coimbra-Filho, A. F. y Mittermeier, R. A., eds.). Vol. 1: 211-240. Academia Brasileira de Ciencias. Río de Janeiro, Brasil.

WRIGHT, P. C. (1989). "The nocturnal primate niche in the New World". *Journal of Human Evolution*, 18: 635-658.

Figuras y tabla

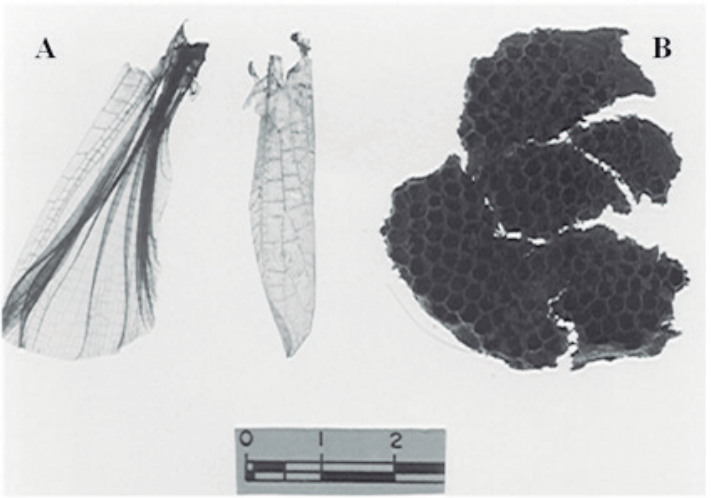


Figura 1. Alas de ortópteros (A) y avispero (B) tal como fueron dejados una vez ingeridos por monos viudo (*Pithecia pithecia*) durante este estudio.

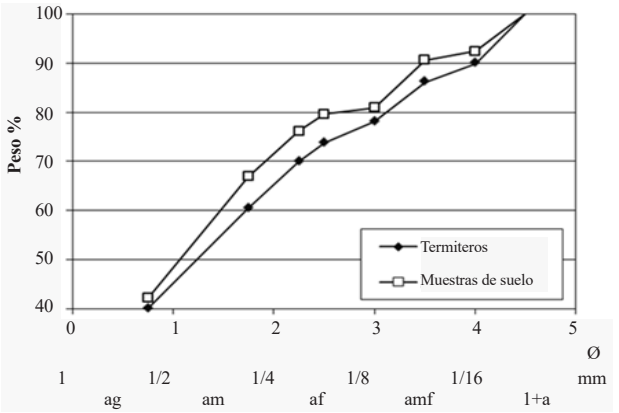


Figura 2. Curvas cumulativas de granulometría de muestras de termiteros y muestras control de suelo (ag: arena gruesa, am: arena media, af: arena fina, amf: arena muy fina, l+a: limo+arcilla. Tamaño del grano en milímetros [mm] y unidades phi [Ø]).

Tabla 1. Análisis químico y color Munsell® de muestras de termiteros y muestras control de suelo.

Muestra	*#*	*Si*	*Ti*	*Al*	*Fe*	*Mn*	*Ca*	*K*	*V*	*Zr*	*Sr*	*Rb*	*Pb*	*Ni*	*Color Munsell*
Termiteros	1A	17.11	0.39	3.40	3.76	0.03	0.31	0.02	61	355	24	16	25	176	5YR 3/2 (Dark reddish brown)
	2A	16.28	0.41	5.26	6.48	0.04	0.28	0.02	134	235	23	17	40	284	7.5YR 4/2 (Brown-dark brown)
	3A	11.18	0.36	4.22	5.25	0.06	0.29	0.10	134	212	26	29	64	117	5YR 3/3 (Dark reddish brown)
	4A	15.96	0.45	5.27	5.25	0.03	0.26	0.02	73	344	18	15	37	278	5YR 3/3.5 (Dark reddish brown)
	5A	14.43	0.42	4.64	6.69	0.03	0.41	0.01	140	294	28	17	39	249	5YR 3/3 (Dark reddish brown)
	6A	14.83	0.33	5.50	5.04	0.07	0.36	0.14	165	239	24	34	63	307	5YR 3/4 (Dark reddish brown)
	7A	*15.02*	*0.36*	*4.90*	*6.54*	*0.05*	*0.52*	*0.12*	*79*	*205*	*54*	*36*	*26*	*221*	*5YR 3/3 (Dark reddish brown)*
	Med.	14.97	0.39	4.74	5.57	0.04	0.35	0.06	112	269	28	23	42	233	
	Min.	11.18	0.33	3.40	3.76	0.03	0.26	0.00	61	205	18	15	25	117	
	Max.	17.11	0.45	5.50	6.69	0.07	0.52	0.14	165	355	54	36	64	307	
Suelo	1B	16.59	0.41	4.63	4.34	0.04	1.01	0.11	29	278	32	12	20	153	7.5YR 4/2 (Brown-dark brown)
	2B	15.24	0.38	5.09	6.51	0.09	0.48	0.01	89	200	34	17	35	258	5YR 3/1 (Very dark grey)
	3B	7.11	0.14	2.05	1.64	0.18	2.37	0.06	20	178	84	18	21	57	7.5YR 3/2 (Dark brown)
	4B	15.79	0.41	5.33	4.96	0.04	1.27	0.07	78	170	62	15	18	151	7.5YR 4/2 (Brown-dark brown)
	5B	12.59	0.40	4.21	6.59	0.08	1.19	0.05	57	153	51	17	30	141	5YR 3/1 (Very dark gray)
	6B	12.95	0.33	6.05	4.27	0.06	1.37	0.21	122	119	75	21	40	72	7.5YR 4/5 (Brown-dark brown)
	7B	15.00	0.40	4.88	6.12	0.09	0.72	0.02	82	208	43	17	32	60	7.5YR 3/2 (Dark brown)
	Med.	13.61	0.35	4.61	4.92	0.08	1.20	0.08	68	187	54	17	28	127	
	Min.	7.11	0.14	2.05	1.64	0.04	0.48	0.01	20	119	32	12	18	57	
	Max.	16.59	0.41	6.05	6.59	0.18	2.37	0.21	122	278	84	21	40	258	

1A a 6A y1B a 7B son muestras control. La muestra 7A (en itálica) fue consumida en este estudio. #: número de identificación. Compuestos químicos: silicio (Si), titanio (Ti), aluminio (Al), hierro (Fe), manganeso (Mn), calcio (Ca), potasio (K) en peso en %, y zirconio (Zr), estroncio (Sr), rubidio (Rb), plomo (Pb), níquel (Ni) y vanadio (V) en mg/kg (10,000 mg/kg = 1%). *Med*.: Media, *Min*.: Mínimo, *Max*.: Máximo..

Bernardo Urbani
Centro de Antropología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / bernardourbani@yahoo.com.

Marilyn A. Norconk
Department of Anthropology, Kent State University. Kent, EE. UU. / mnorconk@kent.edu.

Franco Urbani
Escuela de Geología, Minas y Geofísica, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / urbanifranco@yahoo.com.

Urbani, B., Norconk, M. A. & Urbani, F. (2019). Geofagia e ingestión de ortópteros y avisperos por monos viudo (*Pithecia pithecia*) en Guri, sureste de Venezuela. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II*. Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 241-270.

Investigaciones primatológicas fuera de Venezuela

Origen y diversidad de los parásitos maláricos (género *Plasmodium*) en primates

M. Andreína Pacheco
Ananias A. Escalante

Resumen

Conocer la historia evolutiva de las malarias humanas ha motivado estudios filogenéticos que incluyen especies de *Plasmodium* encontradas en primates no humanos. En este trabajo se estudian datos moleculares mediante el uso de métodos filogenéticos y análisis de reloj molecular, así como también se revisa el conocimiento actual sobre la historia evolutiva de este grupo. Encontramos tres grandes grupos monofiléticos de parásitos de primates: 1) un clado que incluye especies asociadas a Cercopithecidae (monos del Viejo Mundo), Hominoidea de Asia (orangutanes y gibones), y *Plasmodium vivax* que parasita humanos; 2) un clado con pocos linajes, pero muy divergentes, de parásitos de lémures, y 3) un clado que incluye a *Plasmodium falciparum* y otros linajes de Hominoidea africanos (chimpancés y gorilas). La evidencia indica que los dos principales parásitos humanos, *P. falciparum* y *P. vivax*, se originaron de linajes distintos que parasitan varias especies de primates no humanos. El origen de las otras dos especies encontradas comúnmente en humanos, *Plasmodium ovale* y *Plasmodium malariae,* así como su relación con parásitos no humanos, aún no se ha podido resolver. La evidencia indica que la especiación de *Plasmodium* en primates implicó cambios de hospedador y eventos biogeográficos que se entrelazaron en una compleja historia evolutiva.

Palabras claves: cambios de hospedador, especiación geográfica, filogenia, malaria, *Plasmodium.*

Origin and Diversity of Malarial Parasites (genus *Plasmodium*) in Primates

Abstract

The evolutionary history of primate malarial parasites, especially those species that are the causal agents of malaria in humans, has been an issue of great interest. Here, we analyze the molecular data available and review our current understanding about the evolutionary history of this group by using phylogenetic and molecular clock methods. We found tree major monophyletic groups of primate malarial parasites: (1 one that includes parasites associated to Cercopithecidae (Old World monkeys), Asian Hominoidea (orangutans and gibbons)**,** and the human parasite *Plasmodium vivax*; (2 a clade with few but highly divergent lineages of lemur malarias, and (3 a clade that includes *Plasmodium falciparum* and other lineages of African Hominoidea (chimpanzees and gorillas). The available evidence indicates that the two major human parasites, *P. falciparum* and *P. vivax*, originated as the result of different parasite lineages that exploit several species of nonhuman primates. The origin of the other two human species, *Plasmodium ovale* and *Plasmodium malariae*, and their relationship with nonhuman primate parasites remains largely unknown due to lack of suitable data. Overall, the evidence indicates that the speciation of *Plasmodium* in primates involves host switches as well as biogeographic processes that were intertwined in a complex evolutionary history.

Keywords: host switches, geographic speciation, malaria, *Plasmodium*, phylogeny.

Introducción

La taxonomía clásica de parásitos asume que la diversificación de las especies está determinada, al menos en buena medida, por su adaptación a las especies de hospederos. Esta premisa ha motivado la utilización de la especie de hospedero u hospederos, junto con características de la morfología, como criterio en la delimitación de especies (Poulin *et al*., 2011). En la práctica, algunas especies han sido descritas asumiendo que tienen asociaciones específicas con determinadas especies de hospedero y sin hacer comparaciones adecuadas con otras especies. Esta situación ha ido cambiando gracias a estudios de filogenética molecular y a la realización de trabajos de campo más exhaustivos. El uso de secuencias de ADN ha permitido la generación de información a niveles que nunca se alcanzaron en la taxonomía clásica. En el contexto de investigaciones sobre especiación de parásitos, por ejemplo, las filogenias moleculares han permitido explorar el impacto del aislamiento geográfico, así como el efecto de los cambios y/o diversidad de hospedadores en la especiación de organismos parasíticos (Huyse *et al*., 2005; Ricklefs, 2010). Un grupo que está siendo estudiado extensivamente con estas nuevas perspectivas es el género *Plasmodium* (Phylum Apicomplexa, familia Plasmodiidae).

El género *Plasmodium* incluye más de 200 especies de hemoparásitos protozoarios transmitidos por dípteros vectores. Algunas de ellas tienen importancia médica por ser causantes de la malaria humana. La mayoría de los *Plasmodium* que parasitan mamíferos se encuentran en África y el sudeste asiático, siendo los hospederos más comunes primates no humanos y roedores. Como ha sido el caso en otros grupos de parásitos, muchas especies fueron descritas en base a morfología y se le daba importancia a

diferentes aspectos del ciclo de vida, incluyendo la especie de hospedero donde fueron encontradas (Graham, 1966; Valkunias, 2004). Hoy en día, gracias al uso de filogenias moleculares, se reconoce que estos caracteres fenotípicos tienen limitaciones (Escalante *et al*., 1998; Martinsen *et al*., 2008). La gran ventaja de los datos moleculares, además de su utilidad en estudios filogenéticos, es que permiten el uso de muestras que no son adecuadas para estudios morfológicos (ejem. ADN extraído de muestras con baja parasitemia o a partir de heces). Su desventaja ha sido la proliferación de estudios con secuencias cortas con poco signo filogenético (≤600 pares de bases), algunas de ellas quimeras generadas al secuenciar directamente amplificados de PCR sin clonar infecciones mixtas.

Tradicionalmente, los taxónomos trabajando en malaria se limitaban a la identificación y descripción de especies (Garnham, 1966). Las inferencias evolutivas no estaban sustentadas por metodologías formales para la formulación de hipótesis filogenéticas. Por otro lado, investigadores con inclinación biomédica inspirados en la taxonomía clásica establecieron una clasificación fenética para las "malarias" de primates. En ese contexto, los parásitos humanos y no humanos se agrupaban según sus manifestaciones clínicas (en muchos casos en modelos animales) y otras características fenotípicas consideradas de interés (Coatney *et al*., 1971). El objetivo de esta clasificación fenética era el facilitar la investigación con modelos animales en el laboratorio. Esta dicotomía no se discutió formalmente hasta que se realizaron los primeros estudios filogenéticos con datos moleculares en los años noventa (Waters *et al*., 1991; Escalante y Ayala, 1994; Escalante *et al*., 1995). Un resultado importante de estas primeras filogenias moleculares fue el establecer que las cuatro especies de *Plasmodium* que infectan humanos se originaron independientemente como resultado de procesos distintos. El caracterizar y entender el origen múltiple de la asociación de las especies de *Plasmodium* con los humanos ha mantenido el interés en los parásitos de primates no humanos. Sin embargo, las primeras inferencias se realizaron con pocos especímenes.

En los últimos cinco años, el acceso a muestras de sangre y heces provenientes del campo han hecho posible estudios de ADN que han llevado al descubrimiento de nuevas especies de *Plasmodium* en hominidos de Asia

y África (Ollomo *et al*., 2009; Rich *et al*., 2009; Duval *et al*., 2009, 2010; Krief *et al*., 2010; Liu *et al*., 2010, 2014; Muehlenbein *et al*., 2015; Pacheco *et al*., 2012, 2013; Prugnolle *et al*., 2011). Existen esfuerzos pioneros en Suramérica (Araujo *et al*., 2013) donde hasta ahora se reconocen solo dos especies que parasitan primates no humanos, *P. simium* y *P. brasilianum,* que son similares a las especies humanas *P. vivax* y *P. malariae*, respectivamente (Escalante *et al*., 1995). Desafortunadamente, los estudios en primates del Neotrópico siguen siendo pocos y aislados (tabla 1). Este vacío de información no se limita al género *Plasmodium*. En general, existen pocos estudios sobre la distribución, diversidad y biogeografía de las especies de parásitos asociadas a primates del Neotrópico.

En este trabajo revisamos la evolución de los parásitos de primates y discutimos varias hipótesis sobre cómo se ha originado esta diversidad de especies. Para ello, se estimaron las relaciones filogenéticas y los tiempos de diversificación de las especies de *Plasmodium* que parasitan mamíferos, con énfasis en aquellos presentes en primates. En este estudio se utilizaron genomas mitocondriales completos que han sido publicadas y están disponibles en el "GenBank".

Materiales y métodos

Datos moleculares y análisis filogenéticos

Se realizó un alineamiento con 40 secuencias de genomas mitocondriales completos (5.370 pares de nucleótidos) de *Plasmodium* disponibles en el "GenBank" (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/). Las secuencias fueron alineadas con los programas ClustalX v2.0.12 y Muscle (implementado en SeaView v4.3.5). El alineamiento resultante fue editado manualmente cuando se consideró necesario. El genoma mitocondrial tiene tres ventajas en análisis filogenéticos: 1) no hay evidencias de selección positiva sobre dicho genoma que pudiera afectar las inferencias filogenéticas; 2) a diferencia del genoma nuclear en *Plasmodium*, el contenido de A+T es similar en todas las especies del género, lo que reduce problemas de estimación en el patrón de substituciones de nucleótidos; y 3) existe amplia información

preliminar que facilita los estudios filogenéticos (Escalante *et al*., 1998; Pacheco *et al*., 2013).

Las relaciones filogenéticas fueron estimadas mediante dos métodos: máxima verosimilitud (implementado en el programa PhyML v3.0, Guindon y Gascuel 2003) e inferencias bayesianas (implementada en MrBayes v3.1.2, Ronquist *et al*., 2003). La confiabilidad de los nodos de la filogenia obtenida por máxima verosimilitud fue estimada por el método de remuestreo ("bootstrap") con 200 pseudoréplicas. Para la inferencia filogenética bayesiana, la data se dividió en cuatro categorías: una para cada gen del mitocondrial (*cox1*, *cox3*, *cytb*) y una adicional para las regiones no codificantes del genoma (Pacheco *et al*., 2011). La filogenia y la probabilidad posterior de los nodos fue inferida con el método de Montecarlo sobre cadenas de Markov o MCMC ("Markov chain Monte Carlo"). Se muestrearon dos cadenas independientes de $8x10^6$ generaciones cada una; el muestreo ocurrió cada 100 generaciones para disminuir la autocorrelación. Una vez alcanzada la convergencia, el 50% de los árboles fue descartado como período de calentamiento ("burnin period"). Para ambos métodos filogenéticos, se usó un modelo general de tiempo reversible con una distribución gamma y una proporción de sitios invariantes (GTR+Γ+I). El modelo fue determinado usando el programa MEGA v5.2.2 (Tamura *et al*., 2011).

Estimación de los tiempos de divergencia

El análisis de reloj molecular se realizó con el programa BEAST v1.7.5 (Drummond *et al*., 2012) usando el mismo alineamiento de los genomas mitocondriales de *Plasmodium* spp. Al igual que en los análisis filogenéticos, el alineamiento fue dividido en las mismas cuatro categorías (*cox1*, *cox3*, *cytb* y regiones no codificantes). Se utilizó el método de reloj molecular relajado con un modelo general de tiempo reversible con distribución gamma para modelar la heterogeneidad entre los sitios y una proporción de sitios invariantes (GTR+Γ+I). Se estimaron diferentes distribuciones para las cuatro categorías utilizadas y se generaron dos cadenas independientes para el análisis (Pacheco *et al*., 2011). Se utilizaron tres puntos de calibración.

Uno de los puntos de calibración asume que los parásitos africanos encontrados en *Mandrillus* spp. y *Cercocebus* spp. (*Plasmodium gonderi* y una especie encontrada en mandriles) divergieron de aquellos *Plasmodium* de primates encontrados en el sudeste Asiático cuando *Macaca* se separó de *Papio* (Mu *et al*., 2005). Fósiles identificados como *Macaca* spp. indican que ese evento pudo haber ocurrido entre 6 a 8 millones de años como mínimo. Es por ello que se incluyó el promedio de varios estimados moleculares para el mismo evento como límite máximo: 14,2 millones de años. Este punto de calibración es modelado con una uniforme como distribución *a priori* con un mínimo de 6 y un máximo de 14,2 millones de años. El segundo punto de calibración corresponde a la separación entre los humanos y los macacos, evento que tiene un tiempo mínimo de 23,5 millones de años atrás (Pacheco *et al*., 2011). Este punto de calibración fue modelado con una exponencial como distribución *a priori* con el máximo en 23,5 y permitiendo que el 97,5% de la probabilidad coincidiera con 66 millones de años como fecha máxima de origen de los primates. El tercer punto de calibración está basado en la colonización de los mamíferos terrestres de Madagascar, incluyendo los lémures, el cual ha sido estimado durante el período del Cenozoico (~65-20 millones de años atrás, Pacheco *et al*., 2013). Este punto de calibración fue modelado con una exponencial como distribución *a priori* con el máximo en 20 y permitiendo que el 97,5% de la probabilidad coincidiera con 66 millones de años como fecha máxima de origen de los primates. En resumen, el análisis de reloj molecular consideró tres puntos de calibración: se asume que la separación de parásitos de Asia y África ocurrió en un período entre 6-14,2 millones de años, y dos tiempos mínimos, uno de 23,5 millones de años, correspondiente al ancestro común de los linajes de parásitos encontrados en humanos y macacos, y otro de 20 millones de años para el origen de los parásitos de lémures (Pacheco *et al*., 2011).

Resultados

La tabla 2 contiene la lista de 40 especies de *Plasmodium* con genomas mitocondriales completos conocidos hasta el momento. La tabla incluye

su respectivo código de acceso, así como su hospedador natural y rango geográfico. La información sobre la biología básica de la mayoría de estos parásitos ha sido publicada con anterioridad por Coatney *et al*. (1971). El árbol de tiempos de divergencia para el género *Plasmodium*, obtenido con las secuencias que aparecen en la tabla 2, se muestra en la figura 1. En dicho árbol se representan, además de los tiempos, las relaciones filogenéticas del género *Plasmodium* estimadas mediante métodos bayesianos y de máxima verosimilitud. Ambos métodos arrojaron resultados idénticos. Esta filogenia incluye cuatro especies de *Plasmodium*, dos de aves y dos de reptiles, que son utilizadas como grupo externo para estimar la raíz del árbol. Como se indica en la figura 1, las cuatro especies conocidas que parasitan a los humanos no conforman un grupo monofilético, patrón que indica orígenes independientes. Todas las especies pertenecientes al sudeste asiático (10) conforman un grupo monofilético, el cual incluye al parásito humano *P. vivax*. Estas especies parasitan cercopitecinos de las subfamilias Cercopithecinae y Colobinae, así como primates de la súper familia Hominoidea (orangutanes y gibones). Una de estas especies, *P. knwolesi,* es una zoonosis que puede parasitar humanos en algunas regiones del sudeste asiático (Singh *et al*., 2004). La especie hermana de *P. vivax* en esta filogenia es *P. cynomolgi*, especie que parasita cercopitecinos (especialmente macacos) y que ocasionalmente infecta humanos (Ta *et al*., 2014).

El parásito humano *P. falciparum* forma un grupo monofilético con especies que parasitan a los homíninos africanos, entre ellas el parásito de chimpancé y gorila *P. reichenowi*. Este clado se encuentra en la base del árbol filogenético y está separado del resto de las especies de *Plasmodium* presentes en mamíferos. Este grupo ha sido clasificado bajo el subgénero "Laverania", en el cual *P. falciparum* compartía su ancestro más reciente con *P. reichenowi*, parásito que había sido encontrado en chimpancés y gorilas. Recientemente se han propuesto nuevas especies cuyos genomas mitocondriales están disponibles: *P. gaboni*, *P. billbrayi* y *P. billcollinsi*. Existen otros linajes que no fueron incluidos en este estudio por no tener genomas mitocondriales completos (Liu *et al*., 2010, 2014). Como en el caso de *P. falciparum*, estos linajes se han encontrado en chimpancés y gorilas (Krief *et al*., 2010; Pacheco *et al*., 2013).

El otro grupo que muestra gran diversidad está conformado por cinco linajes divergentes encontrados en lémures. Este grupo monofilético comparte un ancestro común con el clado de parásitos de Catarrhini que incluye todas las especies de *Plasmodium* excepto aquellas que conforman el clado de "Laverania". Además, como ya era conocido, las especies de *Plasmodium* de roedores también conforman un grupo monofilético (Pacheco *et al*., 2011).

Los tiempos de divergencia estimados para los principales grupos de *Plasmodium* se muestran en la tabla 3. Se presentan los estimados de tiempos para: 1) la radiación de parásitos en el sudeste asiático, la cual ocurrió hace aproximadamente 6 millones de años atrás; 2) la radiación de parásitos de lémures (22,64 Ma); 3) la radiación de parásitos de roedores africanos (14,39 Ma), y 4) la radiación de parásitos de homíninos africanos (18,23 Ma).

Discusión y conclusiones

A pesar de que se han incrementado los estudios filogenéticos, persisten varios problemas en la clasificación de estos hemoparásitos. Por ejemplo, los parásitos de roedores tienen relación con especies del género *Hepatocystis* en murciélagos, de los cuales no tenemos representación en la filogenia presentada en este trabajo (Schaer *et al*., 2013). Si bien se conoce que el género *Plasmodium* es parafilético con respecto al género *Hepatocystis* (Graham, 1966; Escalante *et al*., 1998), las relaciones entre las especies de ambos géneros aún no han sido resueltas.

Al margen de las discusiones sobre la sistemática del grupo, el origen de los diferentes linajes relacionados con la malaria humana siempre generó gran interés. Mientras que existía un consenso sobre el origen de *P. falciparum* en África basado en su distribución geográfica y en el hecho de que su única especie cercana se encontraba en chimpancés (Escalante y Ayala, 1994), este no era el caso de las otras malarias humanas. Es así como estudios sobre los orígenes de *P. vivax*, *P. ovale* y *P. malariae* han sido controversiales. Para algunos, estas especies se originaron en el sudeste asiático. Esto basado en la gran diversidad de parásitos encontrados en la región y en que varios fueron identificados como cercanos a *P. vivax*, *P.*

ovale y a *P. malariae* por las características de su ciclo de vida (Coatneyi *et al*., 1971). Sin embargo, hoy en día se conoce que esas son características convergentes (Escalante *et al*., 1998, 2005). Un ejemplo de ello es el largo de la periodicidad. Parásitos que causan malaria "cuartana" (causantes de episodios febriles que ocurren cada tres días), tales como *P. inui* y *P. malariae*, no son monofiléticos (figura 1), así como *P. knowlesi*, el único parásito con ciclos eritrocíticos de 24 horas comparte dicha característica con varias especies que parasitan a las aves (Valkiunas, 2005).

A pesar de estas limitaciones, en el caso de *P. vivax*, su origen asiático recibió cierta aceptación dada su cercanía a *P. cynomolgi* y al hecho de que era un linaje parte de la radiación de varias especies de parásitos en la región (Garnham, 1966; Coatney *et al*., 1971; Escalante *et al*., 2005). Sin embargo, cualquier discusión sobre el "origen" de una especie requiere el definir la escala de tiempo en la cual se está aplicando el término. Por ejemplo, los análisis filogenéticos revelaron un origen en África (*P. gonderi*) para el clado conformado por las especies de *Plasmodium* encontradas en primates no humanos del sudeste asiático y *P. vivax* (figura 1) (Escalante *et al*., 1998). Este grupo de parásitos se diversificó en la región gracias a la extraordinaria riqueza de especies de hospederos. Estas especies de hospederos se encontraban, ellas mismas, en proceso de especiación (incluyendo gibones y orangutanes) como parte de complejos procesos biogeográficos (Pacheco *et al*., 2012). Este evento de radiación de *Plasmodium* en primates del sudeste asiático pudo ocurrir en un período que va desde los 5 hasta los 8 millones de años atrás (tabla 3). Evidencia de lo complejo de estos procesos es que la especie *P. inui*, que parasita múltiples especies de papioninos y colobinos en Asia, aparentemente se origina de parásitos de Hominoidea (orangután y gibones) que, hasta ahora, se cree parasitan a una sola especie de hospedero (Pacheco *et al*., 2012). Desde esta perspectiva, el linaje que da origen a *P. vivax* forma parte de una radiación de especies de parásitos en el sudeste asiático que pudo haber sido facilitada por cambios de hospedador y una serie de barreras geográficas que emergieron como parte de los diferentes eventos geológicos ocurridos en la región. Dicho proceso pudo haber ocurrido entre 3 a 6 millones de años atrás (figura 1).

Estudios genético-poblacionales utilizando genomas mitocondriales indican que las poblaciones de *P. vivax* son relativamente antiguas (Mu *et al*., 2005; Cornejo y Escalante, 2006; Taylor *et al*., 2014); incluyendo estimaciones de 400 mil años, mucho antes que el origen de *Homo sapiens*. Un elemento a considerar es que *P. vivax* ha sido encontrado en chimpancés (Krief *et al*., 2010; Kaiser *et al*., 2010; Prugnolle *et al*., 2013), lo que implica que puede infectar a más de una especie de hospedero en la región. Si bien estos hallazgos se pudieran explicar por cambios de hospedador reciente de humanos a chimpancés, también puede ser indicio de la existencia de *P. vivax* por un largo tiempo en África. De hecho, se han encontrado algunos linajes más antiguos en gorilas y chimpancés (Prugnolle *et al*., 2013). Otro elemento a considerar es el descubrimiento en África de *P. vivax* infectando humanos en una alta frecuencia (Menard *et al*., 2010). En particular se ha encontrado que individuos "Duffy" negativo pueden sostener infecciones del parásito (Menard *et al*., 2010). Las proteínas del grupo sanguíneo "Duffy" son expresadas en el eritrocito (fenotipo "Duffy" positivo) y son utilizadas por *P. vivax* en el proceso de invasión del glóbulo rojo. Los individuos "Duffy" negativo no expresan dicha proteína y es un fenotipo común en las etnias afrodescendientes (Menard *et al*., 2010). La "baja frecuencia" de *P. vivax* en África era atribuida a la preponderancia de este fenotipo ("Duffy" negativo) en la región.

Si se considera la evidencia en su conjunto, se pudiera especular que *P. vivax* se originó de un linaje que entró en homininos a partir de parásitos de Cercopithecidae en Asia. Ese linaje compartiría un ancestro común entre las especies hoy conocidas como *P. vivax* y *P. cynomolgi*. Se sabe que existían poblaciones ancestrales de homininos (por ejemplo *Homo erectus*) colonizando amplias áreas de África y Asia. La existencia de cierta conectividad pudo permitir la introducción del linaje que llevó a lo que hoy denominamos *P. vivax* a África desde Asia. Si ese evento de cambio de hospedero sucedió temprano en la historia de los homininos, se pudiera explicar que las poblaciones contemporáneas de *P. vivax* sean más antiguas que *Homo sapiens* (Cornejo y Escalante, 2006; Taylor *et al*., 2013), así como la presencia de linajes ancestrales en África.

En cuanto a *P. falciparum*, algunos autores postulaban un origen reciente como resultado de un cambio de hospedador de aves a primates (Waters *et al*., 1991). Dicho origen explicaría la alta virulencia de este parásito en comparación al resto de los parásitos humanos, así como las características de su morfología (Waters *et al*., 1991). Si bien esta hipótesis fue rechazada, su importancia radica en que motivó varios estudios filogenéticos moleculares en los que se evidenciaba que el parásito más cercano a *P. falciparum* era un parásito aislado de chimpancés, *P. reichenowi* (Escalante y Ayala, 1994; Escalante *et al*., 1995, 1998). Sin embargo, para aquel entonces no pudo ser resuelto el hecho de si la relación entre estas dos especies implicaba coespeciación con su hospedador o un cambio de hospedador (Escalante y Ayala, 1994; Escalante *et al*., 1998; Rich *et al*., 1998). La teoría de coalescencia de la genética de poblaciones sugiere que el parásito ancestral debió presentar niveles mayores de polimorfismo neutral que las del parásito derivado. Sin embargo, en aquel momento, se disponía de un solo aislado de *P. reichenowi*, por lo cual dicha comparación no fue posible. Desde entonces, la coespeciación de *P. falciparum* y *P. reichenowi* con sus respectivos hospedadores (humanos y chimpancés) ha sido una hipótesis de trabajo con cierta aceptación. Sin embargo, la hipótesis de que *P. falciparum* pudo haberse originado como resultado de un cambio de hospedador de homíninos no humanos a *Homo* nunca fue descartada (Escalante *et al*., 1998; Rich *et al*., 1998).

En efecto, se han descubierto linajes en chimpancés y gorilas que indican la existencia de un grupo diverso de especies que infecta homínidos africanos. Como se observa en la figura 1, *P. falciparum* se originó como parásito humano luego de un cambio de hospedador de homíninos no humanos a *Homo* (Rich *et al*., 2009; Krief *et al*., 2010; Liu *et al*., 2010; Prugnolle *et al*., 2011). Con el descubrimiento de los nuevos linajes se pueden documentar varios cambios de hospedador durante la historia evolutiva de este subgénero denominado "Laverania". Además, estas especies explotan varias especies de hospederos. Es así como *P. falciparum* y sus especies relacionadas han sido encontradas en bonobos, chimpancés y gorilas (Duval *et al*., 2010; Krief *et al*., 2010; Prugnolle *et al*., 2011; Pacheco *et al*., 2013). La existencia de múltiples especies de parásitos en chimpancé y gorila in-

dica que no solo los cambios de hospedero, sino que también complejos procesos biogeográficos han tenido lugar durante la radiación de este grupo de especies. Si bien existe cierta controversia sobre qué primate no humano pudo dar origen a *P. falciparum*, un aspecto de gran interés es la posibilidad de que primates no humanos sean reservorios de *P. falciparum*. Se han encontrado chimpancés con *P. falciparum* resistente a la cloroquina, lo que indica una infección reciente a partir de humanos (Pacheco *et al*., 2013). Sin embargo, encontrar primates no humanos infectados con *P. falciparum* no es evidencia suficiente para establecer que son reservorio. Estos pudieran ser hospederos accidentales donde el parásito no completa su ciclo de vida o no es transmisible a humanos. En estos casos se requiere de estudios longitudinales donde se demuestre que los primates pueden infectar vectores antes de considerarlos como reservorios.

En cuanto a *P. ovale* y *P. malariae*, hasta el momento ha sido difícil establecer su origen. *Plasmodium ovale* no ha sido hallado en las Américas. Sin embargo, se ha encontrado *P. ovale,* o al menos un parásito indistinguible a *P. ovale* a nivel de genes mitocondriales, en chimpancés (Duval *et al*., 2009; Kaiser *et al*., 2010). Al igual que *P. vivax* y *P. falciparum*, *P. ovale* puede ser un parásito compartido entre homíninos. Si el parásito tiene un origen antiguo, el hecho de que este parásito no se encuentre en las Américas pudiera deberse a barreras ecológicas, tal como vectores poco eficientes en su transmisión. En contraste a *P. ovale*, *P. malariae* tiene distribución global. Por otro lado, existe una especie indistinguible a *P. malariae*, *P. brasilianum*, que ha sido encontrada en varias especies de primates neotropicales. Esta es una de las dos especies encontradas en primates platirrinos. La otra especie, *P. simium*, no se puede diferenciar de *P. vivax* (Escalante *et al*., 1995; Tazi y Ayala, 2011). La explicación más sencilla es que estos dos linajes no son verdaderas especies y se originaron debido a un cambio de hospedador de humanos a primates platirrinos ocurrido en tiempos recientes, bien sea después de la colonización de América, alrededor de 15.000 años atrás, o después de la colonización por los europeos cinco siglos atrás. Desde esta perspectiva, no existió malaria en los primates americanos hasta que fuera introducida por el hombre. Sin embargo, es importante discutir *P. brasilianum* separadamente de *P. simium*. En el caso de *P. simium,* si

bien existe cierta controversia sobre la dirección del cambio de hospedero (Tazi y Ayala, 2011), la filogenia indica que la hipótesis más parsimoniosa es que la dirección del cambio de hospedador de *P. simium/P. vivax* fue de humanos a platirrinos (Escalante *et al*., 1998). En contraste, la relación entre *P. brasilianum/P. malariae* no puede ser explicada de forma sencilla.

La distribución de *P. brasilianum* es más amplia que la de *P. simium*, encontrándose desde Panamá hasta el norte de Brasil en varias especies de primates del Nuevo Mundo (Coatney *et al*., 1971). Cualquier explicación sobre el origen de *P. brasilianum* debe tomar en cuenta varios cambios de hospedador en una escala de tiempo relativamente rápida o como resultado de introducciones múltiples. Desafortunadamente, falta información para poder deducir la historia de *P. brasilianum* y *P. malariae*. La situación es aún más compleja si se considera que *P. malariae* se ha encontrado en chimpancés (Hayakawa *et al*., 2009; Kaiser *et al*., 2010; Krief *et al*., 2010). Estos hallazgos son compatibles con la descripción de *P. rodhaini*, una especie considerada cercana a *P. malariae* en primates africanos, pero de la cual no se tiene mayor información. Si bien prevalece la idea de que *P. malariae* tiene su origen en África, es prematuro concluir eso dada la ausencia de información sobre *P. brasilianum* en el Nuevo Mundo (Tazi y Ayala, 2011). Lo que se puede deducir es que *P. malariae* es un parásito capaz de infectar varias especies de hospedadores.

En conclusión, la evidencia molecular indica que los cambios de hospedador han sido eventos comunes en la historia de estos parásitos. A pesar de su alta frecuencia, este no es el único factor importante en la radiación de especies de *Plasmodium*. De hecho, existen varias especies de parásitos que exitosamente infectan varias especies de hospederos. Es por ello que proponemos que la especiación de los diferentes clados ha sido afectada a su vez por complejos eventos biogeográficos. Evidencia de ello ha sido la radiación de parásitos en primates no humanos del sudeste asiático, el origen y radiación de los parásitos de lémures, y la existencia de múltiples linajes/especies relacionados con *P. falciparum* en homininos africanos. Es así como las especies de *Plasmodium* en primates son un grupo que permite investigar simultáneamente las contribuciones de procesos geográficos y los cambios de hospedero en la especiación de parásitos. Hasta ahora

predomina la idea de que las dos especies de parásitos encontrados en platirrinos son el resultado de introducciones recientes. Sin embargo, existen múltiples hospederos infectados al menos por una especie, *P. brasilianum* (tabla 1). Entender su diversidad geográfica y entre hospederos, así como su relación con *P. malariae*, es clave para determinar si realmente los platirrinos no tenían malaria antes del contacto con los humanos.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a los múltiples colaboradores con los cuales han compartido la coautoría de los artículos citados en esta revisión. Estas investigaciones han sido apoyadas a través de los años por varias agencias e instituciones, incluyendo subvenciones del Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (Fonacit) de Venezuela y "The National Institutes of Health" en los Estados Unidos. Le damos las gracias a los editores de este volumen por la invitación y la oportunidad de compartir con colegas y estudiantes de la región.

Referencias

DE ALVARENGA, D. A.; De Pina-Costa, A.; De Sousa, T. N.; Pissinatti, A.; Zalis, M. G.; Suaréz-Mutis, M. C.; Lourenço-de-Oliveira, R.; Brasil, P.; Daniel-Ribeiro, C. T. y De Brito, C. F. (2015). "Simian malaria in the brazilian Atlantic forest: first description of natural infection of capuchin monkeys (*Cebinae subfamily*) by *Plasmodium simium*". *Malaria Journal*, 14: 81.

ARAÚJO, M. S.; Messias, M. R.; Figueiró, M. R.; Gil, L. H.; Probst, C. M.; Vidal, N. M.; Katsuragawa, T. H.; Krieger, M. A.; Silva, L. H. y Ozaki, L. S. (2013). "Natural *Plasmodium* infection in monkeys in the state of Rondônia (brazilian western Amazon)". *Malaria Journal,* 12: 180.

BUENO, M. G.; Rohe, F.; Kirchgatter, K.; Di Santi, S. M.; Guimarães, L. O.; Witte, C. L.; Costa-Nascimento, M. J.; Toniolo, C. R. y Catão-Dias, J. L. (2013). "Survey of *Plasmodium* spp. in free-ranging neotropical primates from the brazilian Amazon region impacted by anthropogenic actions". *Ecohealth*, 10: 48-53.

COATNEY, R. G.; Collins, W. E.; Warren, M. y Contacos, P. G. (1971). *The primate malarias*. US Government Printing Office. Washington D. C., EE. UU.

COLLINS, W. E.; Ruebush, T. K. 2nd, Skinner, J. C.; Filipski, V. K.; Broderson, J. R.; Stanfill, P.S. y Morris, C. L. (1990). "The Peruvian III strain of *Plasmodium brasilianum* in *Saimiri sciureus boliviensis* monkeys". *Journal of Parasitology*, 76: 676-680.

CORNEJO, O. E. y Escalante, A. A. (2006). "The origin and age of *Plasmodium vivax*". *Trends in Parasitology*, 22: 558-563.

COSTA, D. C.; Da Cunha, V. P.; De Assis, G. M.; De Souza, Junior J. C.; Hirano, Z. M.; De Arruda, M. E.; Kano, F. S.; Carvalho, L. H. y De Brito, C. F. (2014). "*Plasmodium simium/Plasmodium vivax* infections in southern brown howler monkeys from the Atlantic Forest". *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 109: 641-653.

DEANE, L. M. (1992). "Simian malaria in Brazil". *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 87 (Suppl. 3): 1-20.

DRUMMOND, A. J.; Suchard, M. A.; Xie, D. y Rambaut, A. (2012). "Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7". *Molecular Biology and Evolution*, 29: 1969-1973.

DUVAL, L.; Fourment, M.; Nerrienet, E.; Rousset, D.; Sadeuh, S. A.; Goodman, S. M.; Andriaholinirina, N. V.; Randrianarivelojosia, M.; Paul, R. E.; Robert, V.; Ayala, F. J. y Ariey, F. (2010). "African apes as reservoirs of *Plasmodium falciparum* and the origin and diversification of the Laverania subgenus". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107: 10561-10566.

DUVAL, L.; Nerrienet, E.; Rousset, D.; Sadeuh Mba, S. A.; Houze, S.; Fourment, M.; Le Bras, J.; Robert, V. y Ariey, F. (2009). "Chimpanzee malaria parasites related to *Plasmodium ovale* in Africa". *PLoS ONE*, 4: e5520.

ESCALANTE, A. A. y Ayala, F. J. (1994). "Phylogeny of the malarial genus *Plasmodium*, derived from rRNA gene sequences". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91: 11373-11377.

ESCALANTE, A. A.; Barrio, E. y Ayala, F. J. (1995). "Evolutionary origin of human and primate malarias: evidence from the circumsporozoite protein gene". *Molecular Biology and Evolution*, 12: 616-626.

ESCALANTE, A. A.; Cornejo, O. E.; Freeland, D. E.; Poe, A. C.; Durrego, E.; Collins, W. E. y Lal, A. A. (2005). "A monkey's tale: the origin of *Plasmodium vivax* as a human malaria parasite". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102: 1980-1985.

ESCALANTE, A. A.; Freeland, D. E.; Collins, W. E. y Lal. A. A. (1998). "The evolution of primate malaria parasites based on the gene encoding cytochrome b from the linear mitochondrial genome". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95: 8124-8129.

FANDEUR T.; Volney, B.; Peneau, C. y De Thoisy, B. (2000). "Monkeys of the rainforest in French Guiana are natural reservoirs for *P. brasilianum/P. malariae* malaria". *Parasitology*, 120: 11-21.

GARNHAM, P. C. C. (1966). *Malaria parasites and other haemosporidia*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.

GUIMARÃES, L. O.; Bajay, M. M.; Wunderlich, G.; Bueno, M. G.; Röhe, F.; Catão-Dias, J. L.; Neves, A.; Malafronte, R. S.; Curado, I. y Kirchgatter, K. (2012). "The genetic diversity of *Plasmodium malariae* and *Plasmodium brasilianum* from human, simian and mosquito hosts in Brazil". *Acta Tropical*, 124: 27-32.

GUINDON, S. y Gascuel, O. (2003). "A simple, fast and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood". *Systematic Biology*, 52: 696-704.

HAYAKAWA, T.; Culleton, R.; Otani, H.; Horii, T. y Tanabe. K. (2008). "Big bang in the evolution of extant malaria parasites". *Molecular Biology and Evolution*, 25: 2233-2239.

HUYSE, T.; Poulin, R. y Théron, A. (2005). "Speciation in parasites: a population genetics approach". *Trends in Parasitology*, 21: 469-475.

KAISER, M.; Löwa, A.; Ulrich, M.; Ellerbrok, H.; Goffe, A. S.; Blasse, A.; Zommers, Z.; Couacy-Hymann, E.; Babweteera, F. y Zuberbühler, K. *et al*. (2010). "Wild chimpanzees infected with 5 *Plasmodium* species". *Emerging Infectious Disesases*, 16: 1956-1959.

KRIEF, S.; Escalante, A. A.; Pacheco, M. A.; Mugisha, L.; André, C.; Halbwax, M.; Fischer, A.; Krief, J. M.; Kasenene, J. M. y Crandfield, M. *et al*. (2010). "On the diversity of malaria parasites in african apes and the origin of *Plasmodium falciparum* from Bonobos". *PLoS Pathogens*, 6: e1000765.

LIU, W.; Li, Y.; Learn, G. H.; Rudicell, R. S.; Robertson, J. D.; Keele, B. F.; Ndjango, J. B.; Sanz, C. M. y Morgan, D. B. *et al*. (2010). "Origin of the human malaria parasite *Plasmodium falciparum* in gorillas". *Nature*, 467: 420-425.

LIU, W.; Li, Y.; Shaw, K. S.; Learn, G. H.; Plenderleith, L. J.; Malenke, J. A.; Sundararaman, S. A.; Ramírez, M. A. y Crystal, P. A. *et al*. (2014). "African origin of the malaria parasite *Plasmodium vivax*". *Nature Communications*, 5: 3346.

MARTINSEN, E. S.; Perkins, S. L. y Schall, J. J. (2008). "A three-genome phylogeny of malaria parasites (*Plasmodium* and closely related genera): evolution of life-history traits and host switches". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47: 261-273.

MÉNARD, D.; Barnadas, C.; Bouchier, C.; Henry-Halldin, C.; Gray, L. R.; Ratsimbasoa, A.; Thonier, V.; Carod, J. F.; Domarle, O. y Colin, Y. *et al.* (2010). "*Plasmodium vivax* clinical malaria is commonly observed in Duffy-negative Malagasy people". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107: 5967-5971.

MU, J.; Joy, D. A.; Duan, J.; Huang, Y.; Carlton, J.; Walker, J.; Barnwell, J.; Beerli, P.; Charleston, M. A. y Pybus, O. G. *et al*. (2005). "Host switch leads to emergence of *Plasmodium vivax* malaria in humans". *Molecular Biology and Evolution*, 22: 1686-1693.

MUEHLENBEIN, M. P.; Pacheco, M. A.; Taylor, J. E.; Prall, S. P.; Ambu, L.; Nathan, S.; Alsisto, S.; Ramírez, D. y Escalante, A. A. (2015). "Accelerated diversification of nonhuman primate malarias in southeast Asia: adaptive radiation or geographic speciation?". *Molecular Biology and Evolution*, 32: 422-439.

OLLOMO, B.; Durand, P.; Prugnolle, F.; Douzery, E.; Arnathau, C.; Nkoghe, D.; Leroy, E. y Renaud, F. (2009). "A new malaria agent in african hominids". *PLoS Pathogens*, 5: e1000446.

PACHECO, M. A.; Battistuzzi, F. U.; Junge, R. E.; Cornejo, O. E.; Williams, C. V.; Landau, I.; Rabetafika, L.; Snounou, G.; Jones-Engel, L. y Escalante, A. A. (2011). "Timing the origin of human malarias: the lemur puzzle". *BMC Evolutionary Biology*, 11: 299.

PACHECO, M. A.; Cranfield, M.; Cameron, K. y Escalante, A. A. (2013). "Malarial parasite diversity in chimpanzees: the value of comparati-

ve approaches to ascertain the evolution of *Plasmodium falciparum* antigens". *Malaria Journal*, 12(1): 328.

PACHECO, M. A.; Reid, M. J. C.; Schillaci, M. A.; Lowenberger, C. A.; Galdikas, B. M. F.; Jones-Engel, L. y Escalante, A. A. (2012). "The origin of malarial parasites in orangutans". *PLoS ONE*, 7: e34990.

POULIN, R.; Krasnov, B. R.; Mouillot, D. y Thieltges, D. W. (2011). "The comparative ecology and biogeography of parasites". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366: 2379-2390.

PRUGNOLLE, F.; Durand, P.; Neel, C.; Ollomo, B.; Ayala, F. J.; Arnathau, C.; Etienne, L.; Mpoudi-Ngole, E.; Nkoghe, D.; Leroy, E.; Delaporte, E.; Peeters, M. y Renaud, F. (2010). "African great apes are natural hosts of multiple related malaria species, including *Plasmodium falciparum*". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107: 1458-1463.

PRUGNOLLE, F.; Rougeron, V.; Becquart, P.; Berry, A.; Makanga, B.; Rahola, N.; Arnathau, C.; Ngoubangoye, B.; Menard, S. y Willaume, E. *et al*. (2013). "Diversity, host switching and evolution of *Plasmodium vivax* infecting African great apes". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 11020: 8123-8128.

RICH, S. M.; Leendertz, F. H.; Xu, G.; LeBreton, M.; Djoko, C. F.; Aminake, M. N.; Takang, E. E.; Diffo, J. L.; Pike, B. L.; Rosenthal, B. M.; Formenty, P.; Boesch, C.; Ayala, F. J. y Wolfe, N. D. (2009). "The origin of malignant malaria". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 14902-14907.

RICKLEFS, R. E. (2010). "Host-pathogen coevolution, secondary sympatry and species diversification". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365: 1139-1147.

RONQUIST, F. y Huelsenbeck, J. P. (2003). "MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models". *Bioinformatics*, 19: 1572-1574.

SCHAER, J.; Perkins, S. L.; Decher, J.; Leendertz, F. H.; Fahr, J.; Weber, N. y Matuschewski, K. (2013). "High diversity of West African bat malaria parasites and a tight link with rodent *Plasmodium* taxa". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 110: 17415-17419.

SINGH, B.; Kim Sung, L.; Matusop, A.; Radhakrishnan, A.; Shamsul, S. S.; Cox-Singh, J.; Thomas, A. y Conway, D. J. (2004). "A large focus of naturally acquired *Plasmodium knowlesi* infections in human beings". *Lancet*, 363: 1017-1024.

TA, T. H.; Hisam, S.; Lanza, M.; Jiram, A. I.; Ismail, N. y Rubio, J. M. (2014). "First case of a naturally acquired human infection with *Plasmodium cynomolgi*". *Malaria Journal*, 13: 68.

TAMURA, K.; Peterson, D.; Peterson, N.; Stecher, G.; Nei, M. y Kumar, S. (2011). "MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods". *Molecular Biology and Evolution*, 28: 2731-2739.

TAYLOR, J. E.; Pacheco, M. A.; Bacon, D. J.; Beg, M. A.; Machado, R. L.; Fairhurst, R. M.; Herrera, S.; Kim, J. Y.; Menard, D. y Póvoa, M. M. *et al*. (2013). "The evolutionary history of *Plasmodium vivax* as inferred from mitochondrial genomes: parasite genetic diversity in the Americas". *Molecular Biology and Evolution*, 309: 2050-64.

TAZI, L. y Ayala, F. J. (2011). "Unresolved direction of host transfer of *Plasmodium vivax* v. *P. simium* and *P. malariae* v. *P. brasilianum*". *Infectious Genetics and Evolution*, 11: 209-221.

VALKIŪNAS, G. (2005). *Avian malaria parasites and other haemosporidia*. CRC. Boca Raton, EE. UU.

VOLNEY, B.; Pouliquen, J. F.; De Thoisy, B. y Fandeur, T. (2002). "A sero-epidemiological study of malaria in human and monkey populations in French Guiana". *Acta Tropical*, 82: 11-23.

WATERS, A. P.; Higgins, D. G. y McCutchan, T. F. (1991). "*Plasmodium falciparum* appears to have arisen as a result of lateral transfer between avian and human hosts". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 88: 3140-3144.

YAMASAKI T.; Duarte, A. M.; Curado, I.; Summa, M. E.; Neves, D. V.; Wunderlich, G. y Malafronte, R. S. (2011). "Detection of etiological agents of malaria in howler monkeys from Atlantic Forests, rescued in regions of São Paulo city, Brazil". *Journal of Medical Primatology*, 40: 392-400.

Figura y tablas

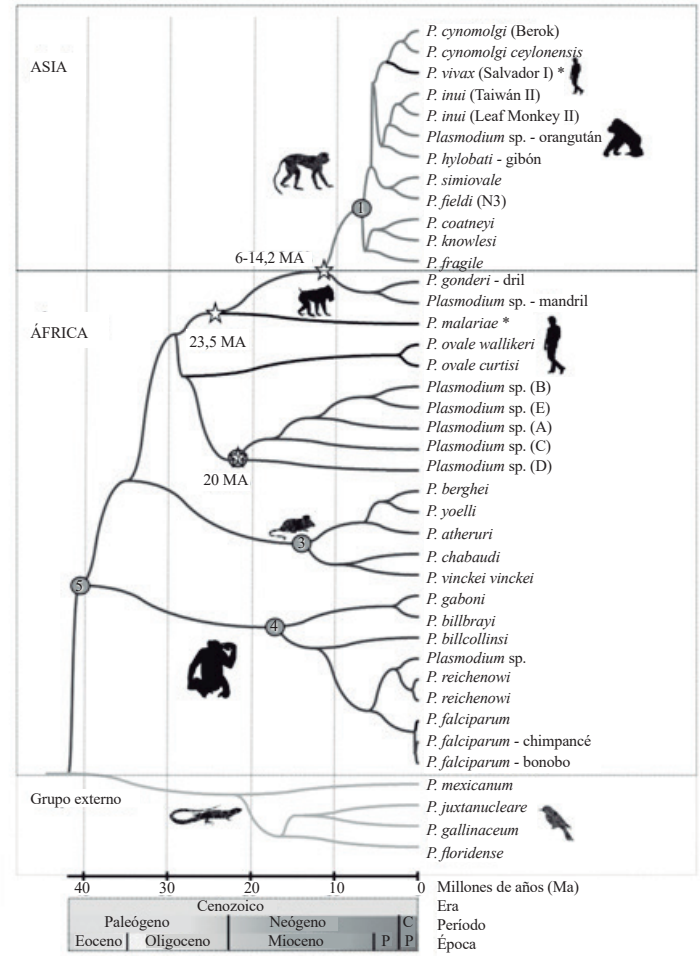


Figura 1. Árbol de tiempos de divergencia para el género *Plasmodium* estimado usando el programa Beast versión 1.7.5. La unidad de tiempo utilizada es millones de años (Ma). Los puntos de calibración utilizados se muestran con el símbolo de estrella y los nodos que representan los tiempos de divergencia para los eventos de mayor importancia en círculos (ver tabla 3). Las especies marcadas con * indican que una especie similar o idéntica genéticamente ha sido encontrada en primates del Nuevo Mundo: *P. vivax/P. simium* y *P. malariae/P. brasilianum*.

Tabla 1. Estudios relevantes en parásitos maláricos de primates no humanos realizados en el Neotrópico.

Especie	Estudio	País
Plasmodium simium	Simian malaria in the Brazilian Atlantic forest: first description of natural infection of capuchin monkeys (*Cebinae subfamily*) by *Plasmodium simium* (de Alvarenga *et al*. 2015).	Brasil
P. simium	*Plasmodium simium/Plasmodium vivax* infections in southern brown howler monkeys from the Atlantic Forest (Costa *et al*., 2014).	Brasil
P. simium/P. brasilianum	Simian malaria in Brazil (Deane, 1992).	Brasil
P. simium/P. brasilianum	A sero-epidemiological study of malaria in human and monkey populations in French Guiana (Volney *et al*., 2002).	Guayana Francesa
P. brasilianum	Natural *Plasmodium* infection in monkeys in the state of Rondônia (Brazilian Western Amazon) (Araújo *et al*., 2013).	Brasil
P. brasilianum	Survey of *Plasmodium* spp. in free-ranging neotropical primates from the Brazilian Amazon region impacted by anthropogenic actions (Bueno *et al*., 2013).	Brasil
P. brasilianum	The genetic diversity of *Plasmodium malariae* and *Plasmodium brasilianum* from human, simian and mosquito hosts in Brazil (Guimarães *et al*., 2012).	Brasil
P. brasilianum	Detection of etiological agents of malaria in howler monkeys from Atlantic Forests, rescued in regions of São Paulo city, Brazil (Yamasaki *et al*., 2011).	Brasil
P. brasilianum	Monkeys of the rainforest in French Guiana are natural reservoirs for *P. brasilianum/P. malariae* malaria (Fandeur *et al*., 2000).	Guayana Francesa
P. brasilianum	The Peruvian III strain of *Plasmodium brasilianum* in *Saimiri sciureus boliviensis* monkeys (Collins et al., 1990).	Perú

Tabla 2. Especies del género *Plasmodium* en primates con genomas mitocondriales completos, su hospedador natural y distribución geográfica.

Especie - cepa	NCBI	Hospedador	Rango geográfico
P. cynomolgi Berok	AB444129	*M. radiata, Presbytis entrellus*	Sudeste Asiático
P. c. ceylonensis	AB444125	*P. critatus, Semnopithecus* spp.	Sudeste Asiático
P. vivax Salvador I	AY598140	*Homo sapiens*	Trópicos, subtrópicos y regiones templadas
P. simian	AY800110	*Alouatta guariba, Brachyteles arachnoides*	Sudeste de Brasil
P. inui Taiwan II	GQ355483	*Macaca sinica, M. nemestrina, M. fascicularis, M. mulatta,*	Sudeste Asiático
P. inui Leaf Monkey II	GQ355482	*M. radiata, M. cyclopis*	
P. hylobati	AB354573	*Hylobati moloch*	Indonesia, Malasia (Borneo)
Plasmodium sp. VM82	JQ308531	*Pongo pygmaeus*	Kalimantan, Indonesia
P. simiovale	AB434920	*M. sinica*	Sri Lanka
P. fieldi N-3	AB354574	*M. nemestrina, M. fascicularis*	Malasia
P. coatneyi	AB354575	*M. fascicularis*	Malasia, Filipinas
P. knowlesi Malayan	NC_007232	*M. nemestrina, M. fascicularis, M. nigra*	Sudeste Asiático
P. fragile	AY722799	*M. radiata, M. mulatta, Prebytis* spp.	India, Sri Lanka
P. gonderi	AY800111	*Cercocebus atys, Cercopithecus* spp.	África Central
Plasmodium sp.	AY800112	*Mandrillus sphinx (Cercopithecidae)*	África Central
P. malariae	AB354570	*Homo sapiens*	Trópicos, subtrópicos y regiones templadas
P. brasilianum	GQ355484	*Saimiri* sp.	Centro y Sur América
P. ovale wallikeri	HQ712053	*Homo sapiens*	Trópicos, subtrópicos y regiones templadas
P. ovale curtisi	HQ712052	*Homo sapiens*	Trópicos, subtrópicos y regiones templadas
Plasmodium sp. (A)	HQ712054	*Hapalemur griseus griseus*	Madagascar
Plasmodium sp. (B)	HQ712055	*Varecia variegata*	Madagascar
Plasmodium sp. (C)	HQ712056	*Hapalemur griseus griseus*	Madagascar
Plasmodium sp. (D)	HQ712057	*Indri indri*	Madagascar
Plasmodium sp. (E)	JN131536	*Eulemur macaco macaco*	Madagascar
Plasmodium billbrayi	GQ355468	*Pan troglodytes*	República del Congo
Plasmodium billcollinsi	GQ355479	*Pan troglodytes*	República del Congo

(continuación)

P. reichenowi	NC-002235	*Pan troglodytes*	África
P. reichenowi - like	GQ355476	*Pan troglodytes*	República del Congo
Plasmodium sp.	KF040083	*Pan troglodytes*	República del Congo
P. gaboni	JX893151	*Pan troglodytes*	República del Congo
P. falciparum	AY282930	*Homo sapiens*	Trópico
P. falciparum	GQ355474	*Pan paniscus*	República del Congo

Tabla 3. Resultados de las estimaciones para los tiempos de divergencia entre especies del género *Plasmodium* para los principales grupos de primates. Los tiempos fueron estimados usando el programa Beast versión 1.7.5.

Puntos de calibración (Millones de años - Ma) 6-14,2/min= 23,5/min 20			
Tiempo de divergencia	**Nodo**	**Edad del nodo (MA)**	**95% ICr***
Radiación de parásitos en el Sudeste Asiático	1	6,76	5,24 - 8,40
Radiación de parásitos de lémures	2	22,64	20,0 - 26,78
Radiación de parásitos de roedores africanos	3	14,39	10,72 - 18,83
Radiación de parásitos de homíninos	4	18,23	13,73 - 23,72
Radiación de *Plasmodium* spp. en mamíferos	5	40,56	33,90 - 49,13

*ICr: Intervalos de credibilidad estimados en Beast v1.7.5.

M. Andreína Pacheco
Institute for Genomics and Evolutionary Medicine (iGEM), Temple University, Philadelphia, Pennsylvania 19122-1801, EE. UU. / tug00270@temple.edu.

Ananias A. Escalante
Institute for Genomics and Evolutionary Medicine (iGEM), Temple University. Philadelphia, Pennsylvania 19122-1801, EE. UU. Ananias.Escalante@temple.edu.

Pacheco, M. A. & Escalante, A. A. (2019). Origen y diversidad de los parásitos maláricos (género *Plasmodium*) en primates. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 273-297.

Cooperación en chimpancés (*Pan troglodytes verus)* silvestres de África Occidental

Cristina M. Gomes

Resumen

Un problema central en el estudio del comportamiento animal es comprender por qué algunos individuos ayudan a otros. Esto es particularmente importante en el caso de especies altamente sociales como el chimpancé. Este estudio busca investigar si algunos de los comportamientos de ayuda observados en chimpancés silvestres son intercambiados entre sí, resultando en un beneficio neto para ambos individuos. Se adoptó una perspectiva inclusiva al considerar que cualquier bien puede ser intercambiado (i.e. comportamientos sociales como acicalamiento y recursos protéicos importantes como la carne). Esto resultaría en relaciones sociales de "mercado", en donde deudas de un intercambio pueden ser saldadas al dar otro bien. Los chimpancés del bosque de Taï (Costa de Marfil, África Occidental) fueron observados por 3.000 hrs entre 2003 y 2007, siguiendo a un individuo focal y colectando datos sobre sus vocalizaciones, actividades e interacciones sociales. Se encontró que intercambiaron acicalamiento de manera recíproca. Este intercambio ocurrió a largo plazo, es decir, lo recibido por un individuo fue devuelto después de varios días o quizás meses. También intercambiaron carne por apoyo en interacciones agresivas y carne por sexo. Estos resultados muestran que los chimpancés forman relaciones sociales complejas de las cuales dependen para la obtención de recursos y servicios importantes.

Palabras claves: reciprocidad, acicalamiento, compartir, apoyo, carne por sexo.

Cooperation in Wild Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) from Western Africa

Abstract

A fundamental problem in the study of animal behavior is the understanding why individuals help each other. This is particularly important in the case of highly social species, such as chimpanzees. This study aims to determine if some of the helpful behaviors observed in wild chimpanzees are exchanged among individuals resulting in a net benefit for both participants. An inclusive view was adopted by considering that all commodities (i.e. social behaviors as grooming, as well as particular protein resources, such as meat) can be exchanged. This would result in "market" type social interactions in which debts of one commodity can be met by giving the same or other commodities. The Taï chimpanzees (Ivory Coast, West Africa) were observed for 3000 hrs between 2003 and 2007, following one focal individual and collecting data on vocalizations, activities and social interactions. Chimpanzees reciprocated the amount of grooming they received, and were more likely to give support in agonistic conflicts to those who also supported them. In addition, they traded support for meat, and meat for sex. These results suggest that wild chimpanzees, as humans, form close relationships which they rely on to obtain many of the important commodities they need.

Keywords: Reciprocity, Grooming, Sharing, Support, Meat-for-Sex.

Introducción

Los animales que viven en grupos altamente sociales con frecuencia dependen de la ayuda de otros para obtener recursos importantes, lograr objetivos específicos o defenderse de rivales. Los lobos, por ejemplo, ayudan a otros miembros del grupo a criar a sus cachorros, los vampiros comparten sangre con conspecíficos y los seres humanos comparten comida, aportan ayuda a sus vecinos y cuidan a los hijos de amigos y familiares (Dugatkin, 1997). Los beneficios adquiridos por los receptores de estos actos se traducen en comida, ayuda en cumplir con sus tareas, apoyo en interacciones agresivas, etc. Sin embargo, ¿qué beneficio recibe el que realiza estos actos cooperativos? Desde el punto de vista evolutivo, la razón que mueve a un individuo a adquirir costos de *fitness* al invertir en otro no es del todo aparente, aún más cuando el receptor no es un pariente. El modelo de altruismo recíproco propone que los organismos se alternan los papeles de dador y receptor, intercambiando recursos y servicios beneficiosos, lo cual resulta en un beneficio neto para ambas partes (Trivers, 1971). Estos intercambios pueden ser del mismo tipo de recurso o servicio (intercambios del mismo tipo) o de diferentes recursos o servicios (trueque).

La investigación de reciprocidad en primates es especialmente interesante porque estos animales tienden a ser muy sociables y a tener relaciones complejas. Estudios en primates no humanos muestran que estos realizan intercambios del mismo tipo con acicalamiento (Schino y Aureli, 2008), apoyo en interacciones agresivas y carne, mientras que realizan trueques entre acicalamiento y apoyo (Mitani, 2006). Estos estudios mostraron que la cantidad de cada recurso o servicio dado y recibido estaba correlacionada. Sin embargo, en cada caso había una gran cantidad de variabilidad que

no podía ser explicada por la correlación obtenida. Por ejemplo, un meta análisis de varias especies de primates mostró que había una correlación de 0,58 entre acicalamiento dado y recibido (Schino y Aureli, 2008). Este desequilibrio podría ser un artefacto del análisis estadístico, el resultado de interactuar con una pareja tramposa, o casos de trueques que no fueron tomados en cuenta en el análisis. Si parte del acicalamiento dado fue intercambiado por comida, por ejemplo, esto pudiera explicar el desbalance obtenido en el análisis de acicalamiento dado y recibido. Sin embargo, la mayoría de los estudios de reciprocidad se enfocan en uno o dos recursos o servicios a la vez, lo cual no permite entender cómo el intercambio de diferentes recursos puede servir para ajustar saldos pendientes. El no incluir todos los posibles recursos intercambiados probablemente resulta en la subestimación del impacto del altruismo recíproco sobre las interacciones sociales en primates. Determinar cuáles de estos recursos y servicios son intercambiados, cuánto de cada uno es intercambiado, cuáles individuos están involucrados en el intercambio (ejem. hembras *vs.* machos, individuos de alto rango *vs.* bajo rango), nos ayudará a entender hasta qué punto las diferentes especies de primates dependen de otros miembros de su grupo para la obtención de recursos importantes, y cómo estos intercambios afectan sus relaciones sociales.

Uno de los aspectos más importantes de la reciprocidad es el tiempo del que dispone un individuo para devolver un favor recibido antes de ser considerado un "tramposo". Elegir un margen de tiempo errado para estudiar la relación entre favores dados y recibidos puede llevar a errores en la estimación de la simetría de reciprocidad. Por ejemplo, si se escoge un margen de tiempo menor del que dispone el receptor para devolver un favor, se puede concluir que la relación es desbalanceada cuando en realidad el receptor no ha devuelto el favor todavía. Existe mucha controversia relacionada al margen de tiempo de reciprocidad en primates no humanos, ya que algunos autores piensan que están limitados cognitivamente a realizar intercambios en períodos de tiempo cortos (Barrett y Henzi, 2002). Hay evidencia que muestra que algunas especies de primates, como el mono samango y el papión chacma, devuelven favores a corto plazo (Barrett *et al*., 1999; Payne *et al*., 2003), mientras que otros, como el babuino oliva y el mono capuchino, devuelven favores a largo plazo (Frank, 2007; Schino *et al*., 2008). Sin

embargo, se desconoce si estas diferencias se deben a los métodos analíticos utilizados en cada caso o a reales diferencias interespecíficas.

El objetivo de este estudio es investigar si los chimpancés del Parque Nacional de Taï (Costa de Marfil) intercambian acicalamiento, apoyo en interacciones agresivas, carne y sexo, y determinar el máximo lapso de tiempo del que disponen estos individuos para devolver un favor recibido.

Es muy probable que estos cuatro bienes sean intercambiados ya que todos son beneficiosos para el receptor y en su mayoría cumplen con las características comunes de recursos intercambiables (i.e., recursos valiosos que son difíciles de obtener o son obtenidos de manera impredecible, servicios ofrecidos por un número limitado de individuos, servicios/actividades que requieren de varios individuos para ser completados). El acicalamiento consiste en remover ectoparásitos del cuerpo del animal, lo que permite que el receptor se mantenga limpio (Hawlena *et al*., 2007), disminuya su tensión al estimular la secreción de beta endorfinas (Keverne *et al*., 1989) y disminuya su ritmo cardíaco (Feh y de Mazieres, 1993). La ayuda en conflictos agresivos, entre otras cosas, permite que los individuos dominantes mantengan su posición y que individuos subordinados escalen en la jerarquía de dominancia (de Waal, 1996). La carne es muy valiosa por ser un alimento escaso, difícil de obtener y de alto contenido nutritivo (Boesch y Boesch, 1989; Tennie *et al*., 2008), y en los chimpancés es tan valioso que la mayoría de los conflictos relacionados con la comida tienen que ver con carne (Wittig y Boesch, 2003). Finalmente, los machos compiten entre sí por copular con las hembras, las cuales no copulan el mismo número de veces con cada macho y en ocasiones hasta rechazan a algunos machos que no son de su interés (Stumpf y Boesch, 2006). Por consiguiente, las hembras podrían utilizar este valioso recurso para intercambiarlo con los machos y así recibir otros bienes que ellas necesiten. Observaciones detalladas del comportamiento de los chimpancés del bosque de Taï permitirán estudiar las dinámicas de reciprocidad en esta población y determinar si algunos de estos cuatro recursos son intercambiados y utilizados para estrechar relaciones sociales en esta especie.

Materiales y métodos

Sujetos de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en el Parque Nacional de Taï, ubicado en Costa de Marfil, África Occidental, donde se encuentra el "Proyecto de Chimpancés de Taï" (Boesch y Boesch-Acherman, 2000). Se recolectaron datos comportamentales entre 2003 y 2007 en el grupo "Sur" del proyecto, el cual, al momento de la recolección de datos, estaba formado por 44 individuos: 8 machos (5 adultos, 3 adolescentes), 16 hembras (14 adultas, 2 adolescentes) y 20 juveniles e infantes, todos habituados a la presencia del hombre. Los sujetos de estudio consistieron en 9 de las 14 hembras adultas y los 5 machos adultos.

Observación y registro de conductas

Se realizaron observaciones focales de un individuo por día, siguiendo al sujeto focal de nido a nido y recolectando datos de acicalamiento (cantidad total de segundos en que A acicaló a B), apoyo en interacciones agresivas, frecuencia de copulación (número de veces que cada macho copuló con cada hembra, ajustado al número de veces que la díada fue vista junta durante el período estral de la hembra) y vocalizaciones sociales. También se realizaron observaciones *ad libitum* de las cacerías de mono, durante las cuales se recolectaron datos sobre la frecuencia de cacerías exitosas, la identidad del cada cazador (todos aquellos chimpancés que activamente persiguieron a la presa) y de cada chimpancé que consumió carne de mono, y los detalles de cada episodio en el que un chimpancé compartió carne con otro.

Análisis estadístico

Se presentaron los resultados generales utilizando la media truncada, la cual es sensible a datos sesgados, el primer cuartil (Q1) y el tercer cuartil (Q3). Se utilizaron Modelos Mixtos Lineales Generalizados (GLMM) para investigar el tiempo que transcurrió entre dar y recibir acicalamiento, y

también para investigar los bienes intercambiados por los chimpancés de Taï. Para determinar si un modelo era significativo, se comparó el "fit" del modelo completo con el "fit" del modelo nulo (i.e., uno que solo incluía la intersección y los efectos aleatorios) por medio de Pruebas de Razón Verosimilitud ("Likelihood ratio-test") que comparan los "log-likelihoods" de dos modelos. Debido a que se realizaron múltiples análisis con la misma base de datos, se constató que no había Errores de Tipo I al verificar que la prueba Fisher Omnibus era significativa ($p < 0.0001$). Los GLMM fueron realizados en *R* utilizando el paquete lme4 versión 0.9975-13.

Tiempo transcurrido entre dar y recibir acicalamiento

Para estudiar el tiempo del que dispone un chimpancé para devolver un bien recibido, se midió la simetría de acicalamiento (i.e., la relación entre dar y recibir) en diferentes márgenes de tiempo: en un episodio de acicalamiento, en un día y a largo plazo. La simetría de reciprocidad de acicalamiento es la pendiente (b) o estimación de la correlación entre acicalamiento dado y recibido. Para determinar si las diferencias entre la simetría de reciprocidad de acicalamiento obtenida en cada margen de tiempo son estadísticamente significativas, se calcularon los Intervalos de Confianza (IC) del valor de estimación de simetría (b) para cada uno de los tres márgenes de tiempo. Aquellos pares de IC que: 1) no se superponían y 2) no incluían el cero [0] en la diferencia entre los dos, fueron considerados significativamente diferentes (Brandstätter, 1999).

Modelo estadístico: Todos los modelos utilizados para estimar la simetría de reciprocidad, en los tres márgenes de tiempo estudiados, incluyeron la transformación logarítmica de la cantidad de acicalamiento (seg) que un individuo dio a otro como variable dependiente. Las identidades del dador y del receptor de acicalamiento se incluyeron como variables aleatorias. Las siguientes variables fueron utilizadas como variables independientes:

- Acicalamiento recibido: Transformación logarítmica de la cantidad de acicalamiento (seg) que un individuo recibió de otro.
- Rango del dador y del receptor: Utilizamos las vocalizaciones subordinantes ("pant-grunts") para construir la jerarquía del grupo y asignar

a cada individuo un rango (Wittig y Boesch, 2003). La jerarquía del grupo resultó ser lineal (prueba mejorada de linealidad: h' = 0.94, p = 0.0001; de Vries, 1995), con todos los machos dominantes sobre todas las hembras.

- Índice diádico de asociación (IDA): Medida de la frecuencia con la que dos individuos se asociaron (i.e., se encontraron juntos en el mismo grupo social). Se calculó dividiendo el tiempo (seg) total que se observó a los individuos A y B juntos, entre el tiempo total (seg) que se observó A más el tiempo que se observó B menos el tiempo que se observó A y B juntos.
- Combinación de sexo de la díada: Sexo de los dos individuos involucrados en la interacción (♂♂, ♀♀, ♂♀, ♀♂).
- Simetría de un episodio de acicalamiento: Definimos "episodio" como el período de tiempo durante el cual dos individuos se acicalaron continuamente y sin cambiar de comportamiento por más de 85 seg. Escogimos este límite basado en la frecuencia de distribución de las pausas entre eventos de acicalamiento, la cual mostró un mínimo a los 85 seg. Utilizamos cada episodio de acicalamiento como un punto en la base de datos.
- Simetría de un día de acicalamiento: Sumamos todo el acicalamiento que cada sujeto focal dio y recibió en un día de observación y utilizamos cada combinación de acicalamiento por día/por díada como un punto en la base de datos.
- Simetría a largo plazo: Sumamos todo el acicalamiento que cada sujeto focal dio y recibió a lo largo de 22 meses de observación y utilizamos cada combinación de dador y receptor (i.e., cada díada) como un punto en la base de datos.

Intercambio de bienes

Para investigar cuáles bienes intercambiaban los chimpancés del bosque de Taï, creamos tres modelos con tres variables que alternamos como variables dependientes (VD) e independientes (VI). En cada modelo las variables Acicalamiento (variable continua), Apoyo en interacciones agresivas (variable

binaria) y Transferencia de carne (compartir, variable binaria) fueron utilizadas una vez como VD, mientras que las dos variables restantes fueron utilizadas como VI en cada modelo (tabla 1). Para el subconjunto de díadas machos-hembras creamos dos modelos adicionales, con Transferencia de carne (compartir, variable binaria) y Copulación (variable continua) como VD en dos modelos separados, mientras que la variable restante fue utilizada como VI en cada uno. Mencionamos aquí solo los modelos que fueron significativos o que tenían suficientes datos para ser analizados. El resto de los modelos resultantes de VD con otra distribución (binaria o continua) o de otras combinaciones de VD y VI, no son presentados aquí debido a que los modelos no fueron estadísticamente significativos (i.e., el modelo no explicaba ninguna variabilidad en los datos: ver Gomes y Boesch, 2011). Además de las VI mencionadas arriba, cada uno de los modelos incluyó el Rango del dador, la Diferencia de Rangos, el IDA, Edad de los individuos y la Combinación de sexo.

Resultados

Tiempo transcurrido entre dar y recibir acicalamiento

Las 91 díadas estudiadas fueron observadas acicalándose un total de 87 horas. La mayoría de estas (70%) fueron observadas acicalándose simultáneamente (i.e., acicalamiento mutuo) en algún momento dado. De las 87 horas de acicalamiento, 22 (25%) fueron de acicalamiento mutuo, mientras que en las 65 horas (75%) restantes solo un individuo en el par acicaló a su pareja en un momento dado. Esto sugiere que si el acicalamiento es recíproco, los miembros de las díadas deben alternar roles de dador y receptor. Sin embargo, en los 1.236 episodios de acicalamiento observados, solo 400 (32%) fueron bidireccionales (i.e., los dos individuos alternaron roles de dador y receptor en el mismo episodio), mientras que los 836 (68%) episodios restantes fueron unidireccionales (i.e., solo un individuo en el par acicaló a su pareja durante el episodio). Esto indica que, para que el acicalamiento dado esté correlacionado con el acicalamiento recibido, este debe ser devuelto a lo largo de varios episodios unidireccionales.

Acicalamiento dado estuvo significativamente correlacionado con Acicalamiento recibido a largo plazo (b ± IC = 0.83 ± 0.08, t_{151} = 16.16, p < 0.0001, figura 1). Un modelo que no incluía Acicalamiento recibido tuvo un "fit" significativamente inferior a uno que sí lo incluía (Modelo con acicalamiento recibido: AIC = 435, df = 11; Modelo sin acicalamiento recibido: AIC = 546, df = 10; likelihood-ratio test: χ^2 = 113, p < 0.0001), indicando que Acicalamiento recibido explica una parte importante de la variabilidad de Acicalamiento dado. Adicionalmente, la simetría de reciprocidad en acicalamiento (i.e., la pendiente estimada de la relación entre acicalamiento dado y recibido) es cercana a 1 (b ± IC = 0.83 ± 0.08), indicando que más del 80% del acicalamiento dado fue devuelto por el receptor. Acicalamiento dado también estuvo significativamente correlacionado con Acicalamiento recibido en un episodio de acicalamiento (b ± IC = 0.63 ± 0.08, t_{400} = 18.26, p < 0.0001) y a lo largo de un día (b ± IC = 0.61 ± 0.08, t_{343} = 15.46, p < 0.0001). Sin embargo, ambos márgenes de tiempo tuvieron una simetría significativamente inferior a la simetría de reciprocidad de acicalamiento a largo plazo (figura 2). Esto se pudo constatar al ver que los IC de la simetría a largo plazo eran mayores y no se sobreponían con los IC de la simetría de los otros dos márgenes de tiempo (figura 2) y que la diferencia entre los IC no incluía el cero ($CI_{episodios,\ largo\ plazo}$ = 0.09 – 0.31, $CI_{días,\ largo\ plazo}$ = 0.11 – 0.34). La sobreposición de los IC entre el análisis de episodios y de días, y la inclusión del cero en la diferencia entre los IC de las dos estimaciones ($CI_{episodios,\ días}$ = -0.9 – 0.13), indica que la simetría de reciprocidad de acicalamiento medida en episodios y en días no difería significativamente.

Intercambio de bienes

Reciprocidad del acicalamiento: Acicalamiento recibido fue la única variable independiente que estuvo significativamente correlacionada con Acicalamiento dado (tabla 1).

Ayuda en interacciones agresivas: Observamos 70 episodios de apoyo en interacciones agresivas. La mayoría de las díadas nunca se dieron apoyo (63%), sin embargo, en algunas díadas solo uno de los individuos le dio apo-

yo a su pareja (25%), mientras que en otras (12%) ambos se dieron apoyo en algún momento durante las 3.000 hrs de observación. En la mayoría de las díadas donde hubo apoyo, este fue observado solo una vez ($\overline{X}$ = 1.44, Q1 = 1, Q3 = 1.25, 0.04 – 0.67 veces/días de observación). Las variables incluidas en el modelo logístico tuvieron un efecto significativo sobre Apoyo dado en interacciones agresivas (χ^2 = 63.91, df = 15, N = 182, p < 0.0001). La probabilidad de que un individuo apoyara a otro en una interacción agresiva estuvo correlacionada con Apoyo recibido (variable binaria) y en cierta medida por la cantidad de carne recibida (tabla 1).

Compartir carne: Observamos un total de 508 transferencias de carne. De las 91 díadas observadas, en 34 (37%) nunca se observaron transferencias de carne; en 36 (40%) díadas solo un individuo de la díada transfirió carne a su pareja; y en 21 (23%) díadas, ambos individuos compartieron carne con su pareja en por lo menos una ocasión durante el período de observación. Las variables independientes incluidas en el modelo tuvieron un efecto significativo sobre Transferencia de carne como variable binaria (χ^2 = 35.86, df = 9, N = 182, p < 0.0001). Sin embargo, la única variable que tuvo un efecto significativo fue Apoyo dado (tabla 1).

Carne por sexo: 39 díadas machos-hembras fueron observadas juntas durante el período estral de la hembra (las hembras estrales fueron observadas durante 1.814 hrs). Estas díadas fueron vistas copulando un total de 262 veces (Gomes y Boesch, 2009). El modelo que incluyó Transferencias de carne entre machos y hembras como variable binaria dependiente (Modelo logístico) fue significativo (χ^2 = 4.31, df = 3, N = 39, p < 0.03) y Copulación predijo significativamente si un macho compartió carne o no con una hembra. El modelo que incluyó Copular como una variable continua dependiente también fue significativo (χ^2 = 18.55, df = 6, N = 30, p < 0.005). Transferencia de carne (variable binaria independiente) fue la única variable correlacionada con Copulación y la relación entre estas dos variables fue positiva, indicando que los machos que transfirieron carne a una hembra copularon más frecuentemente con esa hembra que los machos que no transfirieron carne a la hembra (tabla 1).

Discusión y conclusiones

Los resultados permiten sugerir que los chimpancés del bosque de Taï realizan intercambios recíprocos tanto del mismo bien como de bienes distintos (figura 1, tabla 1). Se encontró una correlación entre Acicalamiento dado y recibido, a pesar de que solo una fracción del acicalamiento fue mutuo (i.e. que ambos individuos se acicalaron al mismo tiempo). Al eliminar los episodios de acicalamiento mutuo del análisis, se pudo constatar que la correlación entre dar y recibir no se debía únicamente a que la díada se estaba acicalando al mismo tiempo y que ambos individuos tendían a intercambiar roles de dador y receptor. La proporción de episodios unidireccionales (i.e. episodios no recíprocos) varía considerablemente de una población y especie a la otra (*Macaca radiata*: 93-95%, Manson *et al*., 2004; *Sapajus apella*: 80%, Schino y Aureli, 2008; *Cebus capucinus*: 73-88%, Manson *et al*., 2004; *Papio anubis*: 66%, Frank, 2007; *Papio ursinus*: 49-69%, Barrett *et al*., 1999). Como la mayoría de los episodios de acicalamiento en este grupo fueron unidireccionales, la única manera de que el análisis a largo plazo tuviese mayor simetría de acicalamiento que los otros dos análisis es que los desbalances de acicalamiento en una díada fuesen saldados por la pareja deudora en otro momento. La ausencia de una diferencia significativa entre la simetría de acicalamiento en un episodio y a lo largo de un día, sugiere que cuando una díada se acicalaba más de una vez en un día no tendían a ajustar saldos pendientes de acicalamiento entre ellos. El que las interacciones de acicalamiento hayan sido significativamente más simétricas a largo plazo que cuando fueron medidas en episodios o a lo largo de un día, sugiere que los chimpancés son capaces de mantener un registro de sus interacciones más allá de un día y de devolver bienes o servicios recibidos a lo largo de varias interacciones (Gomes *et al.*, 2009).

Acicalamiento dado no estuvo correlacionado con ninguna otra variable, lo cual indica que fue intercambiado exclusivamente por acicalamiento, explicando los altos niveles de simetría encontrados en la relación entre acicalamiento dado y recibido. Apoyo en interacciones agresivas también fue intercambiado de manera recíproca. La correlación entre la cantidad de apoyo dado y recibido sugiere que, si un individuo apoya a otro en una

pelea, este último también brindará apoyo al dador en una interacción futura. Sin embargo, este resultado debe ser interpretado con cuidado ya que el número de eventos de apoyo observados fue muy bajo.

Los resultados también muestran que los chimpancés de Taï intercambian diferentes bienes y servicios. Los modelos de Transferencia de carne y Apoyo en interacciones agresivas sugieren que los chimpancés de Taï intercambian carne por apoyo en interacciones agresivas. Es decir, un individuo que recibe apoyo de otro en una pelea le dará carne al dador en otra oportunidad y viceversa (tabla 1). Finalmente, los modelos de Copulación y Transferencia de carne sugieren que los machos y las hembras intercambian carne y sexo. Es decir, un macho que comparta carne con una hembra en particular copulará más frecuentemente con esa hembra que un macho que no comparta carne con ella. Análisis adicionales revelaron que esta relación no fue un subproducto de otros factores tales como frecuencia con que las hembras pidieron carne de los machos, edad de la hembra (estudios han mostrado que edad es un buen "proxy" para atractivo sexual: Muller *et al*., 2006), o sociabilidad de la hembra (como "proxy" de probabilidad de recibir carne), sugiriendo que la correlación entre Copulación y Transfencia de carne se debe realmente a un trueque entre los dos (Gomes y Boesch, 2009). A pesar de que estos modelos estadísticos parecieran indicar causalidad porque tienen una variable dependiente y una serie de variables independientes, el objetivo de este estudio es investigar correlaciones entre diferentes variables sin asumir que el dar un bien precede el recibir otro (e.g., la hipótesis de intercambio de carne y sexo no asume que se da carne para recibir sexo, simplemente propone un intercambio entre los dos).

Logramos excluir la posibilidad de que estas correlaciones fuesen el resultado de dar bienes y/o ayudas de manera aleatoria (i.e., dar más al individuo con el que pasas más tiempo), o de dar a individuos similares al dador (e.g., de la misma edad o rango) al incluir en los modelos una medida de asociación entre cada díada (IDA), rango, sexo y edad (Gomes y Boesch, 2011). Adicionalmente, es poco probable que la mayoría de estas correlaciones sean el subproducto de selección parental (i.e., seguir una estrategia de invertir en familiares resultaría en una correlación entre dar y recibir), ya que en esta comunidad de chimpancés solo el 5% de las díadas tienen

un parentesco cercano (Vigilant *et al*., 2001). Por otra parte, un estudio en otra comunidad de chimpancés mostró que selección parental solo tiene un efecto limitado sobre cooperación y que la mayoría de las díadas que cooperan no están emparentadas (Langergraber *et al*., 2009). Esto sugiere que entre los chimpancés del bosque de Taï los intercambios recíprocos son comunes y que estos adquieren muchos de los bienes y servicios importantes de otros individuos (Gomes y Boesch, 2011). Por ejemplo, el 34% de la carne consumida por un chimpancé en el bosque de Taï fue obtenida de otro individuo, posiblemente por medio de intercambios de carne por ayuda o carne por sexo.

Diferencias entre poblaciones de chimpancés

Los niveles altos de acicalamiento observados en este grupo de chimpancés son similares a los encontrados en otras poblaciones (Matriz de correlaciones, τKr promedio; Ngogo: τKr ~ 0.64 [Watts, 2000]; Sonso: τKr ~ 0.61 [Arnold y Whiten, 2003]; Mahale: τKr ~ 0.78 [Nishida y Hosaka, 1996]), lo que sugiere que la capacidad de registrar los beneficios dados y recibidos no es algo específico de la población de Taï. Sin embargo, datos y análisis similares serán necesarios para corroborar este resultado. Estudios en otros grupos de chimpancés también han encontrado que realizan intercambios iguales y trueques: los chimpancés de Mahale y Budongo intercambian acicalamiento de manera recíproca (Arnold y Whiten, 2003); los chimpancés de Ngogo realizan intercambios del mismo tipo con acicalamiento, apoyo en interacciones agresivas y carne, mientras que realizan trueques de acicalamiento y apoyo, acicalamiento y carne, y apoyo y carne (Mitani, 2006; Watts, 2002). No se ha encontrado evidencia que muestre que algún otro grupo de chimpancés intercambie carne por sexo (Gilby *et al*., 2010; Mitani y Watts, 2001). Es de esperarse que los beneficios intercambiados en diferentes poblaciones de chimpancés sean diferentes. Los intercambios entre animales son procesos dinámicos que cambian con las circunstancias sociales y ecológicas de la población. Diferentes especies, grupos o incluso el mismo grupo en diferentes períodos de tiempo tendrán diferentes patrones de intercambio basados en la forma en que varían los

recursos locales y en cuanta competencia hay en el grupo. Por ejemplo, grupos en los que la competencia es baja y las diferencias en rangos de jerarquía entre individuos no es tan grande, tenderán a intercambiar acicalamiento por acicalamiento, ya que todos los individuos son, en teoría, igualmente capaces de dar acicalamiento. En cambio, en grupos con mucha competencia y diferencias pronunciadas en los rangos de jerarquía, tenderán a intercambiar acicalamiento por otros beneficios (e.g., comida o acceso a hembras estrales) que solo ciertos individuos podrán controlar (Barrett *et al*., 1999; Noë y Hammerstein, 1995).

En conclusión, este estudio presenta resultados que muestran cómo los animales que viven en grupos sociales dependen los unos de los otros para la obtención de recursos y servicios importantes. Los chimpancés silvestres que habitan en el bosque de Taï obtienen estos beneficios al intercambiarlos con otros miembros de su grupo. A través de estos intercambios, se mantienen limpios y libres de parásitos, obtienen carne y apoyo en interacciones agresivas, y logran tener acceso a hembras estrales. Sin estas valiosas interacciones y en la ausencia de una pareja dispuesta a contribuir al bienestar de otro miembro del grupo, ciertos individuos no podrían obtener algunos beneficios necesarios para su supervivencia. Por ejemplo, a algunos individuos se les haría muy difícil mantener limpias ciertas partes inaccesibles de su cuerpo; las chimpancés hembras, quienes rara vez cazan monos (Gomes y Boesch, 2009), no podrían comer carne; los machos de bajo rango, quienes usualmente no logran monopolizar a las hembras estrales, no lograrían copular (Boesch y Boesch-Acherman, 2000). Otros servicios que ocurren con poca frecuencia pero que juegan un papel muy importante para la sobrevivencia de ciertos individuos, como la adopción de huérfanos y el cuidado de individuos heridos (Boesch, 2009), quizás sean dados únicamente a parejas de confianza con las que se coopere con frecuencia. El mantenimiento de relaciones recíprocas puede que sea esencial para el establecimiento de la confianza y la familiaridad necesaria para que se puedan dar este tipo de inversiones a largo plazo y para que se puedan desarrollar relaciones entre los chimpancés similares a lo que en humanos llamamos amistades.

Agradecimientos

Quisiera agradecer a Bernardo Urbani y Natalia Ceballos-Mago por invitarme a contribuir en este interesante libro. También a mis colaboradores Christophe Boesch y Roger Mundry, y al equipo de campo, quienes brindaron un apoyo indispensable para la realización de esta investigación. El capítulo se vio beneficiado por los comentarios de Sonia Parisca, a quien estoy muy agradecida. Este estudio fue financiado por Wenner Gren Foundation y Max Planck Society.

Referencias

ARNOLD, K. y Whiten, A. (2003). "Grooming interactions among the chimpanzees of the Budongo Forest, Uganda: Tests of five explanatory models". *Behaviour*, 140: 519-552.

BARRETT, L. y Henzi, S. P. (2002). "Constraints on relationship formation among female primates". *Behaviour*, 139: 263-289.

BARRETT, L.; Henzi, S. P.; Weingrill, T.; Lycett, J. E. y Hill, R. A. (1999). "Market forces predict grooming reciprocity in female baboons". *Proceedings of the Royal Society of Science B*, 266: 665-670.

BOESCH, C. (2009). *The real chimpanzee: Sex strategies in the Forest*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

BOESCH, C. y Boesch-Acherman, H. (2000). *The chimpanzees of the Taï Forest*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.

———— (1989). "Hunting behavior of wild chimpanzees in the Taï National Park". *American Journal of Physical Anthropology*, 78: 547-573.

BRANDSTÄTTER, E. (1999). "Confidence intervals as an alternative to significance testing". *Methods of Psychological Research*, *Online*, 4: 33-46.

DE VRIES, H. (1995). "An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships". *Animal Behaviour*, 50: 1375-1389.

DE WAAL, F. (1996). "Conflict as negotiation". En: *Great Ape Societies*. (McGrew, W.C.; Marchant, L. F. y Nishida, T., eds.): 159-172. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

DUGATKIN, L. A. (1997). *Cooperation among animals: an evolutionary perspective*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.

FEH, C. y De Mazieres, J. (1993). "Grooming at a preferred site reduces heart-rate in horses". *Animal Behaviour*, 46: 1191-1194.

FRANK, R. (2007). *The role of contingent reciprocity and market exchange in the lives of female oilve baboons.* Tesis de Doctorado. University of California. Los Angeles, EE. UU.

GILBY, I.; Emery Thompson, M.; Ruane, J. D. y Wrangham, R. (2010). "No evidence of short-term exchange of meat for sex among chimpanzees". *Journal of Human Evolution*, 59: 44-53.

GOMES, C. M. y Boesch, C. (2011). "Reciprocity and trades in wild West African chimpanzees". *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(11): 2183-2196.

———— (2009). "Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis". *PLoS ONE*, 4: e5116.

GOMES, C. M.; Boesch, C. y Mundry, R. (2009). "Long-term reciprocation of grooming in wild West African chimpanzees". *Proceedings of the Royal Society of Science B*, 276: 699-706.

HAWLENA, H.; Bashary, D.; Abramsky, Z. y Krasnov, B. R. (2007). "Benefits, costs and constraints of anti-parasitic grooming in adult and juvenile rodents". *Ethology*, 113: 394-402.

KEVERNE, E. B.; Martensz, N. y Tuite, B. (1989). "Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships". *Psychoneuroendocrinology*, 14: 155-161.

LANGERGRABER, K. E.; Mitani, J. C. y Vigilant, L. (2009). "Kinship and social bonds in female chimpanzees (*Pan troglodytes*)". *American Journal of Primatology*, 71: 840-851.

MANSON, J. H.; Navarrete, C. D.; Silk, J. B. y Perry, S. (2004). "Time-matched grooming in female primates? New analyses from two species". *Animal Behaviour*, 67: 493-500.

MITANI, J. C. y Watts, D. P. (2001). "Why do chimpanzees hunt and share meat?". *Animal Behaviour*, 61(5): 915-924.

MITANI, J. C. (2006). "Reciprocal exchange in chimpanzees and other primates". En: *Cooperation in primates and humans.* (Kappeler, P. M. y Van Schaik, C. P., eds.): 107-119. Springer. Nueva York, EE. UU.

MULLER, M.; Emery Thompson, M. y Wrangham, R. (2006). "Male chimpanzees prefer to copulate with old females". *Current Biology*, 16: 2234-2238.

NISHIDA, T. y Hosaka, K. (1996). "Coalition strategies among adult male chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania". En: *Great Ape Societies*. (McGrew, W. C.; Marchant, L. F. y Nishida, T., eds.): 114-134. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

NOË, R. y Hammerstein, P. (1995). "Biological markets". *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 336-339.

PAYNE, H.; Lawes, M. J. y Henzi, P. S. (2003). "Competition and the exchange of grooming among female samango monkeys (*Cercopithecus mitis erythrarchus*)". *Behaviour*, 160: 453-471.

SCHINO, G. y Aureli, F. (2008). "Grooming reciprocation among female primates: a meta-analysis". *Biology Letters*, 4: 9-11.

SCHINO, G.; Di Giuseppe, F. y Visalberghi, E. (2008). "The time frame of partner choice in the grooming reciprocation of *Cebus apella*". *Ethology*, 115(1): 70-76.

STUMPF, R. y Boesch, C. (2006). "The efficacy of female choice in chimpanzees of the Tai Forest, Cote d'Ivoire". *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 749-765.

TENNIE, C.; Gilby, I. y Mundry, R. (2008). "The meat-scrap hypothesis: small quantities of meat may promote cooperative hunting in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*)". *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 421-231.

TRIVERS, R. L. (1971). "Evolution of reciprocal altruism". *Quarterly Review of Biology*, 46: 35-57.

VIGILANT, L.; Hofreiter, M.; Siedel, H. y Boesch, C. (2001). "Paternity and relatedness in wild chimpanzee communities". *Proceedings of the National Academy of Sci*ence, 98: 12890-12895.

WATTS, D. P. (2000). "Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. I. Partner number and diversity and grooming reciprocity". *International Journal of Primatology*, 21: 189-210.

———— (2002). "Reciprocity and interchange in the social relationships of wild male chimpanzees". *Behaviour*, 139: 343-370.

WITTIG, R. M. y Boesch, C. (2003). "Food competition and linear dominance hierarchy among female chimpanzees of the Tai National Park". *International Journal of Primatology*, 24(4): 847-867.

Figuras y tabla

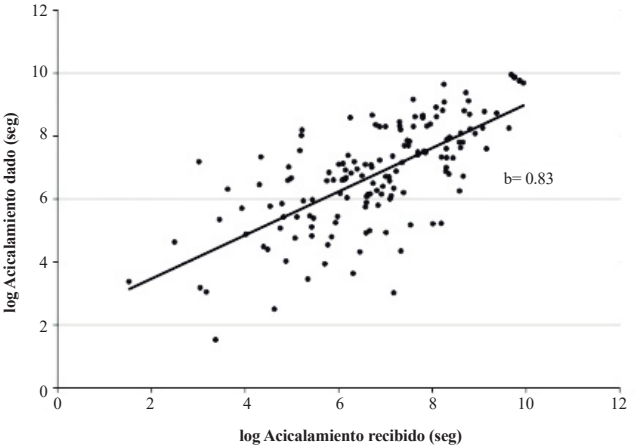


Figura 1. Correlación entre Acicalamiento dado (seg.) y Acicalamiento recibido (seg.) a largo plazo. La pendiente de la relación entre Acicalamiento dado y recibido (b = 0.83 ± 0.08) refleja la simetría de reciprocidad de acicalamiento, la cual es perfectamente simétrica cuando es igual a 1.

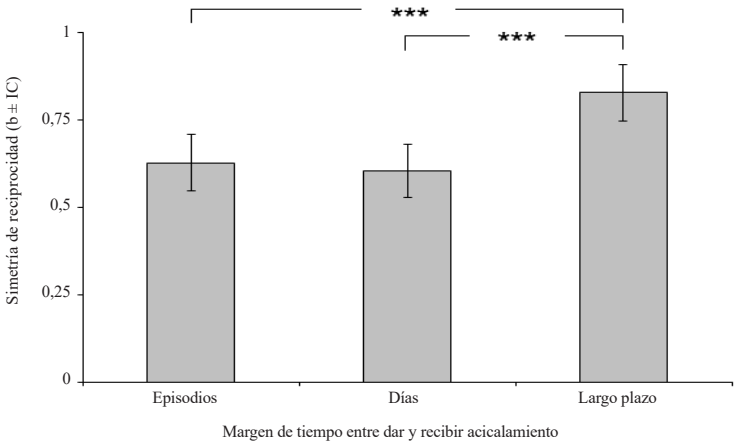


Figura 2. Efecto del margen de tiempo en el cual se analizó la relación entre Acicalamiento dado y recibido sobre la Simetría de reciprocidad.

Tabla 1. Relación entre cada uno de los beneficios investigados en los diferentes modelos.

Variable dependiente	Variables independientes	b ± se	p-value
Acicalamiento dado	Acicalamiento recibido	1.15 ± 0.09	< 0.0001
	Apoyo recibido	-0.09 ± 0.20	0.64
	Carne recibida	-0.04 ± 0.12	0.78
Apoyo dado en interacciones agresivas	Acicalamiento recibido	-0.06 ± 0.27	0.83
	Apoyo recibido	1.55 ± 0.55	0.005
	Carne recibida	-2.45 ± 1.35	0.08
Transferencia de carne	Acicalamiento recibido	-0.54 ± 0.23	0.25
	Apoyo recibido	2.76 ± 0.70	0.0001
	Carne recibida	-0.11 ± 0.25	0.63
	Copulación (subgrupo ♂♀)	28.46 ± 8.95	0.003
Copulación (subgrupo ♂♀)	Acicalamiento recibido	2.16 ± 1.55	0.18
	Apoyo recibido	3.33 ± 3.36	0.33
	Carne recibida	6.81 ± 3.49	0.02

Cristina M. Gomes
Departamento de Psicología, Universidad de Miami. Miami, EE. UU. / c.gomes@miami.edu.

Gomes, C. M. (2019). Cooperación en chimpancés (*Pan troglodytes verus*) silvestres de África Occidental. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II*. Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 299-320.

Aporte sobre la dispersión de las hembras e interacciones extra grupales de *Colobus angolensis palliatus* en Diani Beach, Kenia

Alejandra Aponte-Fernandes

Resumen

La predominancia de la dispersión del sexo masculino en mamíferos es un mito. En realidad, se conoce muy poco sobre la dispersión de las hembras en general y más específicamente en primates. Durante un estudio de dieta y comportamiento de *Colobus angolensis palliatus* en Kenia observamos *ad libitum* distintas interacciones intra e intergrupales. Esta nota describe la única interacción entre una hembra presumiblemente solitaria y un grupo establecido de colobos, observada durante nuestro estudio, y la única reportada para esta especie. La presencia de dicha hembra generó una respuesta afiliativa por parte del macho dominante y cierta tolerancia por parte del resto de los integrantes del grupo. Nuestra observación aporta un indicio sobre la movilidad social de las hembras en esta especie. Futuros estudios podrían aportar nuevas perspectivas para el entendimiento de las estrategias sociales y reproductivas de los primates en general.

Palabras claves: Colobinos, hembra solitaria, dispersión femenina, migración, interacción extragrupal.

Brief Report on Female Dispersal and Extra-Group Interactions of *Colobus angolensis palliatus* in Diani Beach, Kenya

Abstract

In mammals, the predominance of male dispersion is a myth. In reality, we know very little about female dispersion in general, and more specifically among primates. During our study of diet and behaviour of *Colobus angolensis palliatus* in Kenia, we observed *ad libitum* different interactions within and between troops. This note describes the only interaction between a solitary female and an established troop of colobus observed during our study, and the only event reported for this species. The presence of such female induced an affiliative response from the dominant male and a relative tolerance among the other members of the troop. Our observation provides a clue about the social mobility of females in this species. Future studies could reveal new perspectives for the understanding of social and reproductive strategies of primates in general.

Keywords: Colobines, solitary female, female dispersion, migration, extra-group interaction.

Introducción

Lo que actualmente conocemos de los mamíferos ha establecido la noción general de que en primates los machos son el sexo dispersor, mientras que las hembras son filopátricas (Lawson y Perry, 2007), particularmente cierto en las especies más estudiadas de primates que mantienen un sistema social matrilineal (Packer, 1975, 1979; Melnick *et al*., 1984; Isvell y Van Vuren, 1996). Sin embargo, Moore (1984), indagando entre las observaciones de múltiples estudios de comportamiento, encontró evidencia de migración y transferencias de hembras entre grupos en 31 especies de primates, entre ellos integrantes de los géneros *Colobus* sp., *Alouatta* sp. y *Prebystis* sp. Su análisis no solo retó la visión de que las hembras se mantienen en su grupo natal (Moore, 1993). También reveló que transferencias del sexo femenino ocurren de forma rutinaria en varias especies de primates folívoros, apoyando la existencia de una relación entre este sistema de dispersión y las estrategias de alimentación (Wrangham, 1980; Moore, 1984). Por ejemplo, en especies del género *Alouatta*, los primates predominantemente folívoros del Nuevo Mundo, ambos sexos emigran de su grupo natal desde muy temprano (*A. seniculus* en Crockett y Eisenberg, 1987; *A. palliata* en Glander, 1992).

En colobinos, la ocurrencia de machos solitarios y coaliciones de machos solteros ha sido reportada numerosas veces (*C. guereza* en Marler, 1969; *C. badius rufomitratus* en Decker, 1994; *Procolobus verus* en Korstjens y Schippers, 2003; *C. angolensis palliatus* en Aponte, 2010; *C. vellerosus* en Teichroeb *et al*., 2014). Por otro lado, la movilidad social de las hembras no ha sido objeto popular de estudio y existe poca evidencia clara de la ocurrencia de hembras solitarias y/o transferencia de hembras entre gru-

pos de colobinos. Por ejemplo, durante un estudio de *Procolobus verus*, Korstjens y Schippers (2003) analizaron los patrones de dispersión de doce hembras adultas fuera de su grupo natal y reportaron la ocurrencia de visitas de corta duración a grupos externos donde en un 100% de los casos las "visitantes" copulaban con el macho dominante del grupo residente y eventualmente retornaban a su grupo natal.

Este reporte es, hasta el momento, una de las pocas evidencias escritas de interacción entre una hembra de *C. angolensis palliatus*, presumiblemente solitaria, y un grupo residente. A pesar de tratarse de una sola observación, lo cual es insuficiente para hacer propuestas conclusivas, mi objetivo es dejar un registro detallado de la interacción, el contexto en el que ocurrió y la reacción de los individuos involucrados directa o indirectamente en el suceso. Espero que esta nota contribuya a estudios posteriores y/o motive el estudio de un aspecto poco estudiado del comportamiento de los colobos que podría aportar una perspectiva importante para el entendimiento de las estrategias sociales y reproductivas de los primates en general.

Materiales y métodos

Área de estudio

Las observaciones se realizaron en el área de Diani, localizada en el distrito de Kwale (3° 30' - 4° 45' Sur y 38° 31' - 39° 31' Este), en la costa sur-este de Kenia (figura 1). El área posee un patrón bimodal de precipitaciones, con un período fuerte de lluvias que se extiende desde abril hasta junio y un período de lluvia moderado desde octubre hasta noviembre (Moreno-Black y Maples, 1977). En el distrito de Kwale (8.322 km^2), solamente el 3% del área (255 km^2) está cubierta de bosque costero indígena, distribuido en parches altamente fragmentados, donde habita *C. a. palliatus* en la actualidad (Anderson *et al*., 2007).

Diani es un área de desarrollo turístico en crecimiento. Alrededor de 455 hectáreas de tierra han sido divididas en parcelas privadas (complejos turísticos, residencias, tierra de cultivo y edificios comerciales), con algunas áreas remanentes de bosque sagrado o "Kayas" que son protegidas por

la comunidad, y otras áreas de bosque no protegido. En las propiedades privadas ha habido un reemplazo extensivo de la vegetación indígena por especies exóticas ornamentales, lo que afecta la disponibilidad de fuentes de alimento de origen autóctono para los colobos. A pesar de esto, Diani mantiene una población relativamente importante de *C. a. palliatus* (273 individuos reportados en el 2006 en un reporte no publicado de WAKULU-ZU: Friends of The Colobus Trust).

Métodos de observación

Las observaciones relevantes de comportamiento se tomaron *ad libitum* como parte de un estudio de dieta y comportamiento de la población de *C. a. palliatus* de Diani, que se realizó entre febrero y abril de 2009 (Aponte, 2010). Al detectar el evento extraordinario, se asignó a un asistente de campo para hacer seguimiento y observaciones focalizadas durante el evento, a fin de registrar continuamente la secuencia de hechos, locación general y posición de cada integrante del grupo, actividad de todos los miembros del grupo involucrados o no en el evento, respuestas o cualquier signo de estrés físico entre los integrantes, y cualquier otra observación relevante al hecho. El observador se mantuvo siempre a una distancia prudente de los integrantes del grupo para evitar cualquier influencia de su presencia en el comportamiento observado. La observación continua del evento se inició el día 31 de marzo de 2009 a las 15:00, cuando se detectó la presencia de una hembra desconocida en el territorio del grupo residente, y finalizó a las 17:40, cuando el grupo residente se retiró a su sitio de pernocta. El tiempo total de observación continua fue de 160 minutos.

Características de la especie

Colobus angolensis palliatus (Peters, 1868) está restringido a los hábitats costeros del sur de Kenia y norte de Tanzania (Kingdon, 1997), en los remanentes del mosaico regional Zanzibar-Inhambane (White, 1983). Actualmente, esta subespecie de colobo se considera Bajo Preocupación Menor según la lista roja de especies amenzadas de la UICN (Kingdon *et al*.,

2008), sin embargo, se reconoce que localmente está amenazada por la fragmentación y pérdida de su hábitat debido al rápido desarrollo turístico de la zona de Diani Beach (Aponte, 2010; Anderson *et al*., 2007; Kahumbu, 1997). De las seis subespecies reconocidas de *Colobus angolensis*, esta subespecie de colobo ha sido la menos estudiada, especialmente en Kenia, donde su distribución está restringida a los fragmentos remanentes de bosque costero del distrito de Kwale (Anderson *et al*., 2007). La mayoría de los esfuerzos por estudiar a esta especie se han enfocado en su dieta y comportamiento alimenticio, censos de población y en los efectos de la fragmentación de su hábitat (por ejemplo, Anderson *et al*., 2007; Anderson, 2005; Kanga y Heidi, 1999).

Los individuos de *C. a. palliatus* (figura 2) se reconocen por tener una cola negra larga, con una punta blanca y frondosa. Su pelaje es largo, grueso y suave, de color negro, con una banda blanca en el rostro que bordea la frente y se conecta con las hombreras (Groves, 2007). Los colobos no presentan hinchazón perineal y no poseen una temporada de apareamiento claramente definida (Oates, 1977).

C. a. palliatus generalmente vive en grupos con menos de 16 individuos, sin embargo se han reportado grupos con más de 300 individuos (Moreno-Black y Maples, 1977). Las sociedades de colobinos muestran distintos tipos de organización, la más común es la matrilineal, donde el grupo está compuesto por un macho dominante y varias hembras con sus descendientes (Newton y Dunbar, 1994). Los datos existentes sugieren que los machos abandonan el grupo cuando llegan a la pubertad y se vuelven solitarios, o se unen a otros machos "solteros" mientras intentan establecer un grupo propio (Newton y Dunbar, 1994).

Durante nuestro estudio de dieta y comportamiento, observamos que los grupos de *C. a. palliatus* en Diani poseían territorios bien definidos con cierto solapamiento entre grupos vecinos. Dentro de estos territorios los grupos mantenían áreas para todos los propósitos (alimentación, apareamiento), y generalmente los machos eran los que defendían el territorio (Oates, 1977; Aponte, 2010). Los grupos se movilizaban en conjunto dentro de su territorio, la hembra adulta siempre se movilizaba primero que el resto de los miembros (Aponte, 2010).

Las interacciones entre individuos del mismo grupo ocurrieron frecuentemente, en especial entre hembra adulta-hembra adulta y entre hembra adulta-subadultos juveniles o infantes, por acicalamiento. Los juveniles y subadultos interactuaban con frecuencia entre sí, principalmente en actitud de juego. Los machos adultos por lo general no interactuaban con otros miembros del grupo, y cuando lo hacían era principalmente para recibir acicalamiento de otro miembro (Aponte, 2010).

Caracterización del grupo observado

El grupo de colobos observado se nombró "Beach Troop" para distinguirlo de otros grupos del área incluidos en el estudio de dieta y comportamiento. El grupo ya estaba habituado a la presencia humana en su territorio, sin embargo, preventivamente se llevó a cabo un estudio piloto, previo al comienzo del estudio de dieta y comportamiento, en el cual se rehabituó el grupo a la presencia constante de dos observadores: un observador principal que hacía el seguimiento focalizado en un solo individuo y un segundo observador que hacía escaneos grupales y, cuando era pertinente, observaciones *ad libitum*.

Entre febrero y abril de 2009, "Beach Troop" estaba conformada por nueve integrantes: 1 macho adulto, 3 hembras adultas con 3 infantes, 1 macho subadulto y 1 hembra juvenil. Todos los infantes tenían menos de un año de edad y permanecían adheridos a las hembras adultas 90% del tiempo (Aponte, 2010). Durante el período de estudio, el grupo se movilizaba en un territorio de aproximadamente 0,01 km^2, que incluía los jardines de distintas propiedades privadas (por ejemplo, chalets, residencias) y un lote de tierra baldía. Los locales reportan que los grupos de colobos también utilizan los parches de bosque nativo en el ala oeste de Diani. Presumiblemente, esta extensión del ámbito hogareño está conectada con la temporada de lluvia, cuando hay una mayor disponibilidad de agua y alimentos potenciales (por ejemplo, hojas, frutos, flores) en el bosque nativo de Diani (observación personal).

Además de "Beach Troop", existían dos grupos de colobos en el área que mantenían territorios adyacentes. Las zonas de uso frecuente de cada

grupo eran, por lo general, también de uso exclusivo, con la excepción de ciertas áreas limítrofes del territorio que ocasionalmente eran utilizadas por dos o más grupos vecinos de forma no simultánea. Por lo general, estas zonas compartidas poseían algún recurso valioso que estaba limitado en el área de estudio (por ejemplo, Baobab, alguna fuente artificial de agua).

Resultados

Mientras monitoreábamos "Beach Troop", durante el 31 de marzo de 2009 a las 15:00 de la tarde, detectamos la presencia de una hembra desconocida. Por su comportamiento, tamaño corporal y el desarrollo de sus órganos sexuales, presumimos que era una hembra adulta joven. Esta hembra desconocida no había sido nunca observada en el área de estudio, después de dos meses de conocer y estudiar al grupo "Beach Troop". Tampoco la reconocimos como un ex miembro de alguno de los grupos de colobos vecinos que fueron parte del estudio de dieta y comportamiento. Por estas razones, presumo que se trataba de una "hembra solitaria" y así me referiré a ella en esta nota. Sin embargo, como menciono en la discusión, hay otras hipótesis que podrían explicar la presencia de esta hembra desconocida en las cercanías del grupo de estudio.

Las observaciones comenzaron cuando la presencia de la hembra solitaria perturbó las actividades de los integrantes del grupo que estábamos monitoreando. La hembra no emitió ninguna vocalización y permaneció alejada del grupo, aproximadamente a 300 metros, posicionándose en el dosel arbóreo desde donde era visible para todos los miembros del mismo. La hembra estaba sola; no había otro mono ajeno al grupo residente en un radio de 500 metros desde su posición.

Durante un período de 45 minutos desde que detectamos la presencia de la hembra solitaria, el macho dominante del grupo residente y la hembra solitaria se acercaron progresivamente, con desplazamientos cortos y pausados, hasta ubicarse ambos en un mismo árbol, localizado aproximadamente a 100 metros del grupo residente.

Una vez ambos monos estaban ubicados en la misma rama, hubo intentos de contacto físico entre ambas partes sin ninguna señal aparente de

estrés. Mientras tanto, las hembras adultas del grupo residente interrumpieron sus actividades, se posicionaron en el tope del dosel arbóreo y mantuvieron contacto visual constante en dirección al macho adulto, sin emitir alguna vocalización. La posición y actitud de las hembras adultas se asemejaba al comportamiento de vigilancia previamente observado en machos y hembras de esta especie cuando el grupo detecta un intruso dentro de su territorio (e.g. un grupo de babuinos, un perro doméstico, otro grupo de colobos). Los infantes del grupo residente también reaccionaron emitiendo gritos y quejidos fuertes, similares a los que emiten cuando intentan adherirse a la madre y esta los rechaza momentáneamente.

El macho dominante se acercó aún más a la hembra solitaria y extendió sus extremidades hasta tocarla en el dorso, pero inmediatamente se volteó y comenzó a correr en dirección a su grupo vocalizando con ronquidos graves y repetitivos, hasta ubicarse nuevamente entre los miembros de su grupo. Mientras tanto, la hembra solitaria permaneció en la misma posición y el resto de los integrantes del grupo residente reanudaron sus actividades normales.

Pasados 20 minutos desde la última interacción macho dominante-hembra solitaria, una de las hembras adultas del grupo residente comienza a movilizarse rápidamente hacia la hembra solitaria, seguida del macho dominante que se mantuvo a cierta distancia por detrás. A medida que la hembra residente se acercaba a la posición de la hembra solitaria, la última se retiraba cada vez más, alejándose del grupo residente. Mientras esto ocurría los tres infantes vocalizaban fuerte y continuamente. Cuando la hembra solitaria estaba a una distancia considerable del grupo, aproximadamente a 300 metros, la hembra residente abandonó la persecución y volvió a su posición inicial con el resto del grupo.

El macho dominante permaneció en el tope de un árbol a 100 metros aproximadamente de la hembra solitaria que fue ahuyentada, mirando constatemente en dirección a la hembra intrusa y ocasionalmente hacia su grupo, donde al mismo tiempo los tres infantes continuaban vocalizando estruendosamente y las hembras adultas continuaban vigilando en dirección al macho adulto.

A pesar de que la hembra solitaria aún permanecía en el área, mantuvo una distancia aproximada de 300 metros, que pareció aliviar la tensión en el grupo residente hasta que sus miembros eventualmente reanudaron sus actividades con normalidad y comenzaron a alimentarse. En ese momento el macho dominante, que aún se encontraba cercano a la hembra solitaria (aprox. 100 metros de esta), comenzó a movilizarse progresivamente hacia ella, hasta ubicarse en el mismo árbol y luego en la misma rama. La hembra, que estaba sentada, adoptó la posición característica para solicitar la copulación, repitiendo varias veces el movimiento mientras miraba al macho tratando de captar su atención. Finalmente, el macho se acercó lo suficiente y procedió a acicalar la zona genital de la hembra.

Después de dos minutos de acicalamiento ininterrumpido, el macho adulto repentinamente interrumpió la interacción y comenzó a movilizarse rápidamente en dirección a su grupo, dejando a la hembra solitaria atrás. La hembra lo persiguió lentamente durante unos minutos y se detuvo cuando se acercaban al grupo residente, aproximadamente a 200 metros de ella. A pesar de su nuevo acercamiento, el grupo residente no reaccionó a la hembra solitaria.

Finalmente, el macho dominante se incorporó a su grupo que estaba alimentándose en el dosel arbóreo y permaneció junto a ella, por lo menos hasta el fin de la sesión de observación de ese día. La hembra solitaria eventualmente se alejó del territorio de "Beach Troop" y no fue observada nuevamente hasta la finalización del estudio el día 31 de abril (30 días después de esta observación). No se observó copulación a pesar de todos los indicios; tampoco se observó durante las siguientes 80 horas de observación del grupo "Beach Troop" para el estudio de dieta y comportamiento.

Discusión y conclusiones

Durante nuestro estudio de dieta y comportamiento reportamos en varias ocasiones interacciones entre grupos de colobos que ocupaban territorios vecinos. Dichas interacciones siempre ocurrieron en la zona limítrofe entre territorios donde se encontraba un recurso valioso, pero escaso (i.e. baobab), y fueron de carácter territorial (por ejemplo, peleas, persecuciones,

vocalizaciones), involucrando generalmente a los machos dominantes de los grupos (Aponte, 2010). Este tipo de interacciones agonísticas, con las mismas características, han sido reportadas en otros estudios de *C. angolensis palliatus* en Diani Beach (O'Dwyer, 2012). En cuanto a interacciones afiliativas, la cópula fue un evento poco frecuente durante nuestras observaciones. Solo en una ocasión observamos copulación entre un macho dominante y una hembra adulta, ambos miembros de uno de los grupos estudiados (Aponte, 2010). En este caso, la hembra claramente solicitó la copulación adoptando una posición particular de cuatro patas, el macho procedió a acicalar sus genitales repetidas veces y eventualmente la montó por aproximadamente 10 segundos, por lo que asumimos que fue un intento concluido (Aponte, 2010).

Esta nota de comportamiento describe la única interacción entre una hembra presumiblemente solitaria y un grupo establecido de colobos observada durante nuestro estudio (Aponte, 2010). Igualmente, conformaría el único registro de la existencia de hembras solitarias en esta especie. Como postula Korstjen y Schippers (2003), es posible que la incursión de la hembra solitaria dentro del núcleo de otro grupo haya sido una estrategia para incrementar su probabilidad de reproducción con machos de otros grupos. La respuesta afiliativa por parte del macho dominante del grupo residente podría apoyar esta idea, a pesar de que no se concluyó la copulación. Al igual que en el estudio de Korstjen y Schippers (2003), la "visita" de la hembra no concluyó con la inmigración definitiva al nuevo grupo; al contrario, la hembra no fue detectada de nuevo dentro del área de estudio durante observaciones posteriores. Alternativamente, es posible que la hembra, en un estado transitorio de la dispersión definitiva de su grupo natal, haya visitado el grupo residente en un preintento de inmigración; dichas visitas podrían reducir el riesgo implicado en inmigrar a un grupo subóptimo (Korstjen y Schippers, 2003).

Curiosamente, durante el evento el resto del grupo residente mostró cierta tolerancia hacia la hembra extraña mientras esta se mantuvo distanciada del grupo. Sin embargo, cuando la hembra solitaria realizó un primer intento de acercarse más al grupo, provocó una respuesta agonística por parte de la hembra adulta residente, que se movilizó en modo de persecución

pasiva hacia la solitaria hasta alejarla nuevamente del núcleo grupal. El nivel relativo de tolerancia que mostró el grupo residente corresponde con las predicciones hechas por Wrangham (1980) para especies donde la competencia intragrupal por recursos es reducida. Se sabe que los colobinos son, por lo general, menos competitivos que otras especies de primates y que el grado de parentesco no parece ser un factor determinante en las relaciones intraespecíficas de este grupo (McKenna, 1979). Por ejemplo, las hembras de colobino son únicas en permitir que otras hembras sin parentesco carguen a sus infantes desde los primeros meses de vida, incluso con mayor frecuencia que ellas mismas (i.e. alomaternidad: Oates y Davies, 1994). La naturaleza poco competitiva de los colobinos es uno de los factores que podría favorecer la dispersión del sexo femenino fuera del grupo natal en este grupo de primates. Este y otros factores ecológicos y sociales han sido analizados con mayor profundidad en Moore (1984) y en Sterck *et al*. (1997) en relación con el comportamiento social de las hembras en distintas especies de primate.

Nuestra observación sugiere que, por lo menos en *C. angolensis palliatus*, la dispersión de las hembras podría ocurrir con más frecuencia de lo que se conoce. La falta de datos concretos podría deberse a que las hembras de esta especie son por lo general menos conspicuas y más elusivas que los machos, lo cual dificulta su detección con métodos de observación directa (observación personal); o en parte a la visión sesgada de que los machos son el sexo dispersor (Moore, 1984). Adicionalmente, la falta de observaciones a largo plazo y/o estudios enfocados en la dispersión de esta especie de colobino contribuyen a la desinformación sobre los patrones de dispersión y movilidad social de esta especie. De cualquier manera, es necesario poner más atención a la dinámica poblacional de esta y otras especies de colobinos, ya que podría revelar datos importantes sobre la funcionalidad de la dispersión y las relaciones afiliativas inter e intragrupales.

Las conclusiones que pueden derivar de un único evento son naturalmente limitadas. Durante nuestro estudio, reportamos la presencia de una hembra solitaria, la primera de su tipo reportada en *Colobus angolensis palliatus*, dentro del territorio de un grupo establecido. Su presencia generó una respuesta afiliativa por parte del macho dominante y cierta tolerancia

por parte del resto de los integrantes del grupo, siempre y cuando esta mantuviera cierta distancia. Este comportamiento no ha sido reportado anteriormente para esta especie de colobino y, en contexto con lo que se sabe de otros primates folívoros, aporta un pequeño indicio sobre la dispersión del sexo femenino y su implicación en el comportamiento social y reproductivo de *Colobus angolensis palliatus.*

Agradecimientos

Gracias a Magnus Sandberg, gran amigo, quien me asistió en el campo, por haber compartido conmigo la ardua tarea de seguir colobos en Kenia. Un agradecimiento especial a Jessica Rivas por aplicar sus conocimientos como diseñadora gráfica para mejorar considerablemente mis mapas y figuras. Y por supuesto, mis más sinceros agradecimientos a los pacientes editores de este libro por el apoyo moral e intelectual que finalmente hizo posible la escritura de este manuscrito.

Referencias

APONTE, M. A. (2010). "La dieta del colobo negro y blanco de Angola (*Colobus angolensis palliatus*) en Diani (Kenia): selección de ítems en relación a la disponibilidad en el ambiente". Tesis de Grado. Universidad Simón Bolívar. Sartenejas, Venezuela. 65 pp.

ANDERSON, J. (2005). *Habitat fragmentation and metapopulation dynamics of the Angolan black and white colobus (Colobus angolensis palliatus) in coastal Kenya*. Tesis Doctoral. University of London. Londres, Reino Unido.

ANDERSON, J.; Rowcliffe, J .M. y Cowlishaw, G. (2007). "The Angola black and white colobus (*Colobus angolensis palliatus*) in Kenya: historical range contraction and current conservation status". *American Journal of Primatology*, 69: 664-680.

CROCKETT, C. M. y Eisenberg, J. F. (2007). "Howlers: variations in group size and demography". En: *Primate societies.* (Smuts, B. B. *et al*., eds.): 54-68. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

DECKER, B. S. (1994). "Effects of habitat disturbance on the behavioral ecology and demographics of the Tana River red colobus (*Colobus badius rufomitratus*)". *International Journal of Primatology*, 15(5): 703-737.

GLANDER, K. E. (1992). "Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys". *International Journal of Primatology*, 13(4): 415-436.

GROVES, C. P. (2007). "The taxonomic diversity of the Colobinae of Africa". *Journal of Anthropological Sciences*, 85: 7-34.

ISBELL, L. A. y Van Vuren, D. (1996). "Differential costs of locational and social dispersal and their consequences for female group-living primates". *Behaviour*, 133(1): 1-36.

KAHUMBU, P. (1997). "The decline of Angolan colobus monkeys, *Colobus angolensis palliatus*, in Diani". *Bulletin East Africa Natural History Society*, 27(1): 2-4.

KANGA, E. M. y Heidi, C. M. (1999). "Survey of the Angolan black-and-white colobus monkey, *Colobus angolensis palliatus*, in the Diani Forests, Kenya". *African Primatology*, 4: 50-54.

KINGDON, J. (1997). *The Kingdon field guide to African mammals*. Bloomsbury Publishing.

KINGDON, J.; Struhsaker, T.; Oates, J.; Hart, J. F.; Butynski, T. M.; De Jong, Y. y Groves, C. P. (2008). "*Colobus angolensis* ssp. *palliatus*". En: IUCN "Red List of Threatened Species 2008". <http://www.iucnredlist.org/details/5148/0>. (Consulta: 15 de febrero 2016).

KORSTJENS, A. H. y Schippers, E. P. (2003). "Dispersal patterns among olive colobus in Tai National Park". *International Journal of Primatology*, 24(3): 515-539.

LAWSON HANDLEY, L. J. y Perrin, N. (2007). "Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal". *Molecular Ecology*, 16(8): 1559-1578.

MARLER, P. (1969). "Colobus guereza: territoriality and group composition". *Science*, 163(3862): 93-95.

MCKENNA, J. J. (1979). "The evolution of allomothering behavior among colobine monkeys: function and opportunism in evolution". *American Anthropology*, 81: 818-840.

MELNICK, D. J.; Pearl, M. C. y Richard, A. F. (1984). "Male migration and inbreeding avoidance in wild rhesus monkeys". *American Journal of Primatology*, 7(3): 229-243.

MOORE, J. (1984). "Female transfer in primates". *International Journal of Primatology*, 5: 537-589.

———— (1993). "Inbreeding and outbreeding in primates: what's wrong with 'the dispersing sex'". En: *The natural history of inbreeding and outbreeding: theoretical and empirical perspectives* (Thornhill, N. W., ed.): 392-426. Chicago University Press. Chicago, EE. UU.

MORENO-BLACK, G. y Maples, W. R. (1977). "Differential habitat utilization of 4 Cercopithecidae in a Kenyan forest". *Folia Primatologica*, 27: 85-107.

NEWTON, P. N. y Dunbar, R. I. M. (1994). "Colobine monkey society". En: *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution.* (Davies, A. G. y Oates, J. F., eds.): 311-346. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

OATES, J. F. y Davies, A. G. (1994). "What are the colobines?". En: *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution* (Oates, J. F. y Davies, A. G., eds.): 1-10. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

O'DWYER, R. (2012). "The black-and-white colobus monkeys (*Colobus angolensis palliatus*) of Diani forest, Kenya". Tesis de Grado. Swedish University of Agricultural Science. Skara, Sweden. 47 pp.

PACKER, C. (1975). "Male transfer in olive baboons". *Nature*, 255: 219-220.

———— (1979). "Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in Papio anubis". *Animal behaviour*, 27: 1-36.

STERCK, E. H.; Watts, D. P. y Van Schaik, C. P. (1997). "The evolution of female social relationships in nonhuman primates". *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(5): 291-309.

TEICHROEB, J. A.; Wikberg, E. C.; Ting, N. y Sicotte, P. (2014). "Factors influencing male affiliation and coalitions in a species with male dispersal and intense male-male competition, *Colobus vellerosus*". *Behaviour*, 151(7): 1045-1066.

WHITE, F. (1983). "The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa (3

Plates, Northwestern Africa, Northeastern Africa, and Southern Africa, 1: 5.000.000)".

WRANGHAM, R. W. (1980). "An ecological model of female-bonded primate groups". *Behaviour*, 75: 262-299.

Figuras

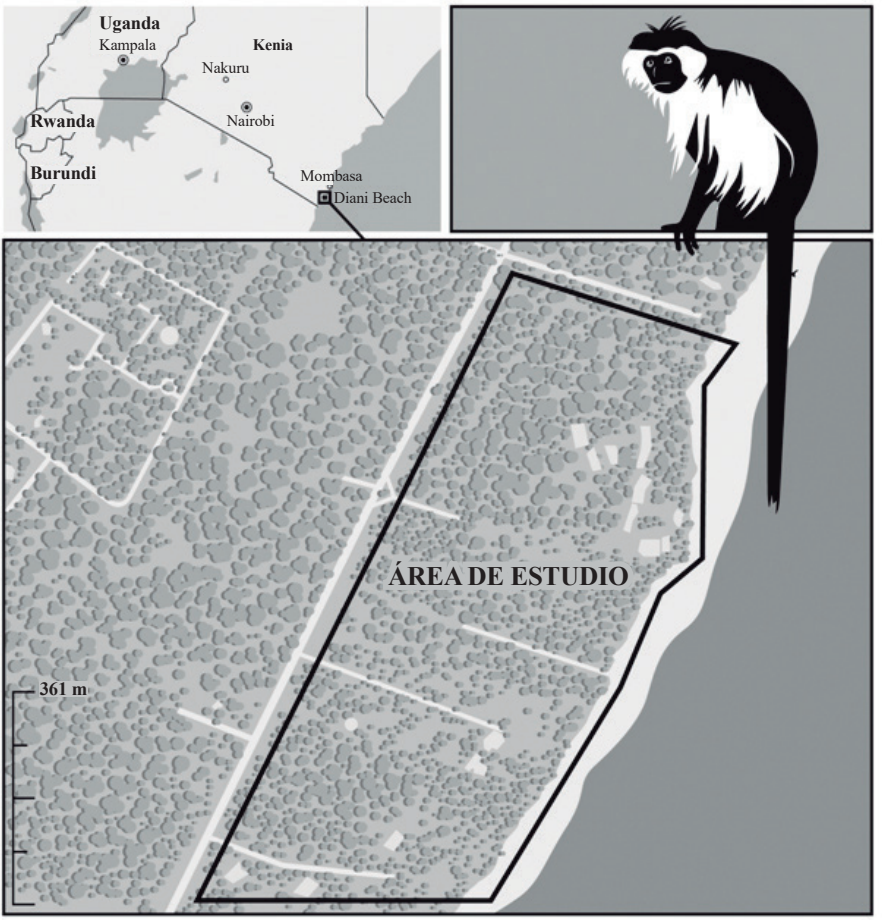


Figura 1. Área de estudio (vista aérea delineada en negro) en Diani Beach, Kenia.

Figura 2. Macho dominante del "Beach Troop" (izquierda) y hembra adulta del grupo residente con su infante (derecha).

Alejandra Aponte-Fernandes
Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / alejandra.aponte.fernandes@gmail.com.

Aponte-Fernandes, A. (2019). Aporte sobre la dispersión de las hembras e interacciones extra grupales de *Colobus angolensis palliatus* en Diani Beach, Kenia. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 321-338.

Presencia del "Sagüí-de-Wied", *Callithrix kuhlii*, en comunidades rurales en Bahía, Brasil

Leandro Lessa Bezerra
Romari A. Martinez

Resumen

En la región sur del estado de Bahía, entre los ríos Jequitinhonha y Contas, encontramos al endémico Sagüí-de-Wied, *Callithrix kuhlii*. Este pequeño primate no se considera tan amenazado como otros miembros del grupo y, por adaptarse bien a los ambientes antropizados, mantiene una estrecha relación con los centros urbanos. Nuestras investigaciones son las primeras en reportar hábitos y relación de estos primates con humanos y sus animales domésticos. Realizamos 38 entrevistas semiestructuradas a habitantes de seis comunidades localizadas a la orilla de la carretera BA-015, que une las ciudades de Ilhéus e Itacaré, en una de las regiones más turísticas del sur de Bahía, y al mismo tiempo detentora de una gran biodiversidad. Los *C. kuhlii* fueron reconocidos por 96% de los entrevistados. Hubo cierta dificultad para diferenciarlos de *C. penicillata* y de *C. jacchus*. El 65% de los entrevistados mantienen relaciones estrechas con los sagüís, que incluyen alimentarlos diariamente. Los entrevistados no saben del potencial riesgo de contraer zoonosis o de que los sagüís adquieran enfermedades humanas o de animales domésticos. Los principales accidentes reportados en las entrevistas fueron atropellamientos (28,13%) y animales electrocutados en las redes de alta tensión (18,75%).

Palabras claves: Convivencia, ecología urbana, conservación, sagüís.

Studying Wied´s Mamosets, *Callithrix kuhlii*, in Rural Communities of Bahia, Brazil

Abstract

In southern Bahia state, Brazil, between rivers Jequitinonha and Contas, we find the endemic Wied´s marmoset, *Callithrix kuhlii*. This small primate is not as endangered as other marmosets and adapts well to anthopized environments, keeping a close relationship with urban centers. Our research is the first reporting habits and interactions of Wied´s marmosets with humans and their domestic animals. We performed 38 semi-structured interviews to residents of six rural communities along the BA-015 road, which links cities of Ilhéus and Itacaré, approximately 40 miles away. This is one of the most biodiverse and yet most turistic regions of Bahia. *C. kuhlii* was recognized by 96% of the respondents. However, they couldn´t establish clear differences with *C. penicillata* or *C. jacchus*. 65% of the interviewed people maintain close interactions with the marmosets, which include daily feeding. They aren´t aware of the potential diseases marmosets can transmit to humans, or that they could adquire human or domestic animals´ illnesses. The main accidents to marmosets in the area are roadkills (28,13%) and electrocussion in the high voltage cables (18,75%).

Keywords: Coexistence, Urban Ecology, Conservation, Wied´s Marmosets.

Introducción

El ecosistema conocido como "Mata Atlántica" en la región costera de Brasil está entre los biomas con mayor biodiversidad del planeta, y representa uno de los siete "hotspots" (o puntos calientes) de biodiversidad del mundo, denominación dada a aquellos lugares con alta diversidad de especies unida a un alto grado de amenaza para su supervivencia (Landau, 2003).

Entre los Platyrrhini, el género *Callithrix* está representado por seis especies, todas endémicas de Brasil (Rylands *et al*., 2000; Bicca-Marques *et al*., 2006). Son primates de pequeño porte, con peso entre 300 y 450 gramos para los adultos, sin dimorfismo sexual aparente, cola no prénsil, uña en forma de garra (excepto el hálux), ausencia del tercer molar superior e inferior y gestaciones gemelares (Garber, 1992; Stevenson y Rylands, 1988). Viven en una gran variedad de ambientes forestales y poseen dentición especializada para gomivoría, aunque son animales de hábitos omnívoros y gran adaptabilidad a ambientes secundarios y antropizados (Coimbra-Filho y Mittermeier, 1976; Rylands, 1993; Rylands y Faria, 1993). Esta característica ayuda a los representantes de este género a invadir ambientes modificados antrópicamente (Ferrari, 1996), posibilitando su establecimiento en parques, plazas o fragmentos boscosos de cualquier tamaño, gracias en parte a la conectividad natural entre espacios verdes urbanos (Ruiz-Miranda *et al*., 2006).

Según Dubauskas (2007), los sagüís representan un problema potencial para poblaciones humanas y de otras especies, pues compiten por alimentos y refugios, generan accidentes por mordidas y rasguños y son potenciales transmisores de zoonosis. Existen interacciones positivas y negativas entre sagüís y humanos, porque son usados como íconos turísticos por su carisma

y simpatía, lo que contribuye indirectamente a mejorar la economía local, pero aumenta los riesgos de accidentes y transmisión de enfermedades tanto de sagüís a humanos como entre humanos y sagüís (antropozoonosis). El Sagüí-de-Wied, *Callithrix kuhlii*, utiliza ampliamente el mosaico forestal característico del sur del estado de Bahía, incluyendo "cabrucas" (plantaciones de cacao sombreadas con árboles nativos), hábitats de borde y campos abandonados (Raboy *et al*., 2008). Sin embargo, apenas un estudio ha sido realizado para entender sus relaciones con los habitantes de estos espacios urbanos, con la finalidad de incluir ese uso en los planes y proyectos de las Secretarías de Salud y Turismo del municipio (Rodrigues y Martinez, 2014). En este trabajo realizamos una descripción de esta relación en un trecho de la carretera BA-015 (entre Ilhéus y la ciudad de Itacaré, ícono turístico regional), para conocer la opinión de las personas respecto a estos primates, así como el conocimiento ecológico local acerca de su biología y ecología básicas. Por último, reportamos las amenazas a esta especie en estos ambientes.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio fue realizado en seis asentamientos humanos de diferente tamaño localizados en la carretera Ilhéus-Itacaré (BA-015), entre las localidades de Ilhéus y Serra Grande, dentro del municipio de Ilhéus (figura 1). En la comunidad Mar e Sol fueron realizadas cuatro entrevistas. Las comunidades de São Domingos y Sargi tuvieron cinco entrevistas cada una, y las comunidades de Barramares, Ponta da Tulha y Ponta do Ramo, seis entrevistas cada una.

Panorama geográfico

El municipio de Ilhéus es el mayor del sur del estado de Bahía, con una concentración demográfica de 66,1% (BAHIA, 2005). La actividad industrial es intensa, con foco en el procesamiento del cacao cultivado en el

sistema "cabruca", de mayor calidad y demanda en selectos mercados internacionales, por su delicado e intenso sabor, producto del sombreamiento con hasta 30% de árboles.

Por sus bellas playas, Ilhéus tiene gran actividad turística. Trechos de bosque se unen a playas de arenas blancas y finas. En 1998 fue construida la carretera que comunica esta ciudad con otro polo turístico regional, Itacaré, sede de campeonatos de surf durante todo el año. La urbanización de los márgenes de esta carretera no ha sido planificada, y las comunidades no poseen saneamiento básico u otras necesidades sanitarias fundamentales.

Definiendo a *Callithrix kuhlii* (Coimbra-Filho, 1985)

Callithrix kuhlii está considerado el primate más común del sur de Bahía, limitado al norte de su distribución por el Río de Contas y al sur por el Río Jequitinhonha, al este por el océano Atlántico y al oeste por cambios en la vegetación asociados al aumento altitudinal del Planalto de Vitória da Conquista (Neves, 2008).

Según Oliver y Santos (1991) y Chiarello (2003), *C. kuhlii es* frecuentemente comercializado como mascota en el sur bahiano, para lo cual capturan a los infantes, por ser de fácil domesticación. Neves (2008) también registra el tráfico de infantes en la carretera BR-101, Bahía, como un problema de conservación para la especie. Está clasificado como "Casi Amenazado" (criterio A2c) por la International Union for Conservation of Nature (IUCN) 2010.

Entrevistas

Se realizaron entrevistas semiestructuradas para investigar las relaciones entre los residentes en estas localidades y *Callithrix kuhlii*. Para seleccionar los entrevistados, los investigadores visitaron las localidades y utilizaron el criterio del informante con experiencia, seleccionando personas que manifestaron tener conocimiento y contacto con la especie. Este trabajo fue aprobado por el Comité de Ética en Investigación con Seres Humanos de la "Universidade Estadual de Santa Cruz", y los entrevistados firmaron una

Declaración de Consentimiento (TCLE por sus siglas en portugués) aprobando la utilización de sus conocimientos para un trabajo científico. Todos los entrevistados eran mayores de edad. Fueron registrados los datos sociodemográficos (sexo, edad, tiempo de residencia) e informaciones referentes a: tiempo de contacto con los sagüís, frecuencia, localidad y horario de avistamientos; tamaño de los grupos, nombres usados para la especie; formas de contacto y accidentes ocurridos. También fueron entrevistados dueños de posadas y hoteles, incorporando en tales casos preguntas sobre la utilización de los sagüís en propagandas de sus establecimientos, y sobre la percepción de sus huéspedes acerca de la presencia de los animales.

Resultados, discusión y conclusiones

Fueron realizadas 32 entrevistas, en personas de ambos sexos con edades entre 18 y 74 años (promedio: 44,28 años). El tiempo promedio de residencia en la localidad fue de 19 años, con un mínimo de 10 meses y un máximo de 59 años. El menor tiempo de contacto entre un entrevistado y la especie fue de dos meses, y el mayor, de 59 años. La mayoría de los entrevistados destacó que la visita de los sagüís a sus residencias comenzó después de la degradación ambiental de las áreas próximas a su comunidad, debido a emprendimientos turísticos o a la construcción de la carretera BA-015. Anterior a ello, los moradores relataban contactos distantes y apenas visuales. Fueron mostradas fotografías de dos especies de calitriquídos: *C. penicillata*, que se distribuye al norte de *C. kuhlii*, y *C. jacchus*, el sagüí de tufo blanco, la especie de primate invasor más común de Brasil (figura 2). 90% de los entrevistados mostró dificultad en diferenciar *C. kuhlii* de estas dos especies, lo que resulta preocupante, pues Rodrigues y Martinez (2014) reportan *C. jacchus* en cautiverio en Ilhéus, y es conocida la capacidad del género de hibridización interespecífica, lo que modifica el acervo genético de las especies. En el caso de una liberación, accidental o intencional, de una mascota de *C. jacchus* al medio natural, se corre el riesgo de generación de híbridos con *C. kuhlii*, como ocurre en otros estados de Brasil (Oliveira y Pereira, 2010).

Visualización, interacciones y alimentación

La mayoría de los entrevistados (90,36%) afirma recibir visitas de grupos de sagüís en sus casas, y han construido inclusive comederos para ellos. 68,75% de los entrevistados ven a los *C. kuhlii* todos los días; 21,88% tiene contacto con los animales entre dos y seis veces por semana y 9,38%, una vez por semana o menos. El nivel de familiaridad entre sagüís y humanos llega a ser tal que con gritar el "nombre" de los animales ya muchos se aproximan al comedero construido para ellos. Los sagüís, como todos los primates, tienen gran capacidad de aprendizaje, y seguramente asocian el tono de voz y el tipo de vocalización humana a la presencia de comida en el comedero, por lo que se aproximan con confianza.

En cuanto a los horarios, en 40,63% de los casos los grupos aparecen por la mañana (desde el amanecer hasta las 11:00 h). El 37,50% relata que los animales aparecen durante todo el día, inclusive mediodía, horario en el que se esperaba que los sagüís estuviesen reposando. La mayoría de los entrevistados respondió que el tamaño de grupo promedio es de entre 3 y 10 individuos, lo que estaría dentro de lo reportado para grupos de esta especie por Raboy *et al*. (2007). El 65,63% de los entrevistados mantiene un contacto estrecho con los sagüís, que incluye alimentarlos directamente con la mano.

De todos los entrevistados, 68,75% afirmó que los sagüís invadieron su domicilio al menos una vez, especialmente cuando no había alimentos en el comedero. A pesar de desconocer los riesgos de este contacto directo, y de demostrar afecto por los animales, los moradores no desean ser invadidos dentro de sus casas por los sagüís, pues manifiestan que desordenan sus residencias y comen toda la comida que encuentran, llegando a destapar ollas con alimentos en la cocina, ocasionando accidentes. Algunos residentes consideran a los animales una plaga, pues perdieron el control sobre los grupos, que invaden el interior de sus casas diariamente. Los sagüís, por no ser animales domésticos, poseen características comportamentales propias de animales silvestres, aunque puedan aprender la convivencia con el humano. No es fácil colocar límites a sus conductas, especialmente después de haberlos acostumbrado a consumir alimentos de origen humano.

Los alimentos ofrecidos también son motivo de preocupación. En diversas ocasiones, los entrevistados admiten no dar frutas u otros alimentos comunes a la dieta de un primate, sino comida para consumo humano. Raboy *et al*. (2008) describen 17 frutas distintas consumidas por *Callithrix* en su ambiente natural, provenientes de árboles nativos o exóticos. Para Rylands (1989) la frugivoría representó entre el 63 y el 70% de la dieta total de *Callithrix*. En las comunidades entrevistadas en nuestro estudio, el cambur y la lechosa tuvieron mayoría de utilización en los comederos artificiales, aunque también fueron mencionadas la guayaba, pomarrosa y patilla, todas provenientes de restos de alimentos humanos. Entre estas, apenas el cambur y la guayaba estaba entre las frutas descritas por Raboy *et al*. (2008) en la Reserva Biológica de Una. En la comunidad de Ponta do Ramo obtuvimos registros de oferta de alimentos cocinados, como restos de arroz con carne (figura 4a). En todas las comunidades, la mayoría de los entrevistados admitió ofrecer alimentos industrializados como pan, galletas o dulces en general. Entre las citaciones textuales de comentarios, destacamos las siguientes: "[los sagüís] bebían café en vasitos", "comían galletas, panes (...) inclusive, su preferido era el pan de maíz", "comen hasta heladitos". Fue registrado un relato en la comunidad de Ponta do Ramo sobre un sagüí que, después de acostumbrarse al consumo de dulces suministrados por humanos, comenzó a "robar" dulces en una quincalla. Vale la pena destacar que aunque las personas ofrecían estos alimentos industrializados, también sabían que los sagüís no debían consumirlos. Tenemos registros de visualizaciones por parte de los entrevistados de sagüís consumiendo néctar, insectos (adultos y larvas) y huevos de aves. Tenemos más de 70% de entrevistas donde sagüís fueron vistos alimentándose de huevos o pichones de aves, principalmente de paraulatas de barriga rufa (*Turdus rufiventris*), ave muy común en la región.

Accidentes sufridos por los sagüís, conectividad y enfermedades

En relación con los principales accidentes sufridos por *Callithrix kuhlii*, 28,13% de los entrevistados señalan haber presenciado al menos un atropellamiento en la carretera (figura 4b), 18,75% haber visto a los sagüís

electrocutados en las redes de alta tensión (figura 4c) y 21,88% de los entrevistados presenciaron ambos tipos de accidentes. El 31,25% afirmó no haber presenciado ningún tipo de accidente con los sagüís. Los cables de electricidad son el principal medio de locomoción de los sagüís en ambientes antropizados, donde no hay necesariamente conectividad entre los grupos de árboles. Según Rylands (1989), *C. kuhlii* pasa 78% de su tiempo de actividad diaria en estratos por debajo de 15 metros de altura. En diversos trechos de la carretera, los animales solo pueden pasar de un lado a otro de la misma usando el suelo, lo que genera bastantes accidentes viales. Existe una única red conectora entre ambos lados de la carretera que actúa como un puente para los sagüís a la altura del kilómetro 18 (cerca de la localidad de Ponta do Ramo), y registramos algunas veces su utilización por parte de un grupo de sagüís. En la localidad de São Domingos, donde el dosel ha sido cortado en más del 80%, hubo el menor número de avistamientos de los animales, aun colocando comida en los comederos construidos en casas. Suponemos así que hay un número mínimo de árboles necesarios para el establecimiento de grupos de sagüís, y esto debe estar relacionado no solo con comida, sino con locomoción y otras actividades que son realizadas preferencialmente en el dosel, como dormir.

En cuanto a accidentes entre sagüís y humanos, 6,25% de los entrevistados ya presenció niños y adolescentes agrediéndolos, y a sagüís agrediendo a personas (arañones e incluso mordidas). Algunas personas relataron cacería de los sagüís para comercio y por considerarlos transmisores de enfermedades, como epilepsia (no encontramos ninguna referencia bibliográfica que apoyase esta creencia, aunque en casos graves algunas enfermedades transmitidas por sagüís podrían producir ataques epilépticos entre sus síntomas, si la persona manifiesta fiebre elevada). Los sagüís realmente representan un problema de salud para los humanos, por ser portadores de muchas zoonosis (Dubauskas, 2007). La situación puede tornarse más grave por ser huéspedes involuntarios de enfermedades hospedadas naturalmente por otros animales dentro de ambientes domésticos: varicela, sífilis, sendai virus y leptospirosis (roedores), encefalomiocarditis (cucarachas), rabia (murciélagos, canes en general). Las comunidades en contacto con sagüís necesitan saber de estos problemas para no perjudicar su buena opinión de

estos animales (o promover matanzas indiscriminadas), pero manteniendo los límites domiciliares entre ambas especies. Consideramos que esta sería la medida más urgente a ser tomada con la comunidad, para lo cual podrían implementarse una serie de actividades, en la escuela rural, las iglesias o los puestos de salud, a fin de llamar la atención tanto de los niños como de sus padres y conversar con ellos sobre los sagüís. De esa manera, podría transmitirse información apropiada, con un lenguaje accesible, y ofrecerles alternativas, como considerar otros animales de estimación o colocar los comederos lejos de las casas, con frutas de la localidad, para evitar que simplemente les llegue el "no puede tenerlos cerca".

Al referirse a accidentes con animales domésticos y sagüís, 12,5% de los entrevistados relató ataque de perros, donde solo en un caso un *C. kuhlii* atacado logró sobrevivir, quedando ciego. El 3,13% de los entrevistados afirmó presenciar ataques de gatos o de gallinas a nuestra especie focal, sin fatalidades. El 81,25% nunca presenció un accidente con animales domésticos. Según los propios entrevistados, los perros domésticos serían el principal medio de evitar que los *C. kuhlii* invadan sus domicilios, aunque es posible que los sagüís se acostumbrasen a su presencia. Por esta razón, un programa de conscientización ambiental debe ser implementado de manera personalizada, a fin de definir claramente el tipo de contacto ideal entre cada comunidad y estos animales, de acuerdo a las peculiaridades de cada caso. Algunas de las comunidades visitadas tienen más acceso a las áreas de bosque preservado de la región, otras tienen más animales domésticos, otras poseen un río con un bosque de galería, así que no es posible pensar en una única estrategia para trabajar con todas las comunidades por igual, sino que será necesario tener aliados dentro de cada área y estudiar las situaciones particulares para diseñar talleres y programas continuos que sean efectivos para resolver los problemas puntuales con los que cada grupo humano pueda sentirse identificado.

Con respecto a la presencia de los sagüís en hoteles y posadas, todos los establecimientos donde realizamos entrevistas reciben la visita de estos animales, y los huéspedes muestran mucho afecto e interés por ellos. En algunos establecimientos les ofrecen alimento a los *C. kuhlii* para que estos interactúen con los huéspedes. Sin embargo, algunas posadas manifiestan

que sus huéspedes reclaman por el ruido que los animales realizan en las mañanas, lo que ha llevado a adoptar medidas (espantar a los sagüís con gritos o palazos en las ramas de los árboles, sin maltratar directamente a los animales) para ahuyentarlos en ese horario. Solo una posada admitió utilizar a la especie dentro de sus estrategias de marketing, colocando fotos de un grupo que frecuenta los árboles de la posada en sus folletos de propaganda.

En conclusión, la presencia de *Callithrix kuhlii* es constante en todas las localidades visitadas, y su interacción con los humanos, frecuente e íntima. Los entrevistados reconocen a este animal como un primate, hecho relevante si pensamos que otras especies son confundidas con primates, como los *Potos flavus* (Bezerra y Martinez, 2012). A pesar de este contacto tan cercano, no fueron observados (ni registrados en las entrevistas) animales en estado de cautiverio permanente, amarrados o encerrados en jaulas, como pasa en la ciudad de Ilhéus (Rodrigues y Martinez, 2014). Aun cuando no se preguntó específicamente sobre este asunto, es nuestra percepción que los entrevistados disfrutan ver a los sagüís ir y venir por sus casas, y que sienten una cierta satisfacción al "ayudarlos" dándoles comida y al tenerlos como huéspedes temporales, pero cuando invaden sus residencias (buscando comida, por ejemplo) manifiestan enojo y molestia, porque dicen que son desordenados y "sucios".

Los *C. kuhlii* mantienen sus parámetros comportamentales parecidos con lo relatado para otras localidades y en otros momentos históricos (Raboy *et al*., 2008; Rylands, 1989). La alteración más relevante parece ser en lo que se refiere a los ítems consumidos, pues hay inclusión constante de alimentos industrializados que se colocan en los comederos. También hay relatos de accidentes comunes a las áreas urbanas, como atropellamientos, ataque por animales domésticos y animales electrocutados. En las áreas más degradadas ambientalmente, los sagüís dependen a diario de los alimentos ofrecidos, pero esto está limitado por la cobertura boscosa, pues en ausencia de árboles que formen un continuo para locomoción o refugio los animales dejan de frecuentar los comederos y patios de casas, aun con oferta de alimento.

Se hace necesario entonces un programa de educación ambiental específico para estas comunidades, donde se informe de los riesgos de un contacto íntimo con esta especie, tanto para los humanos como para los sagüís y los animales domésticos, destacando que no es necesario un aislamiento absoluto, solo respetar los espacios de cada uno. Las interacciones entre humanos y sagüís son un asunto polémico. En nuestra opinión, es imposible pretender un aislamiento entre ambos, pues ocupan los mismos espacios físicos. Entonces, hay que establecer los parámetros para que esta relación no se convierta en dependencia de los sagüís de la comida ofrecida por los humanos ni en motivo de intercambio de enfermedades. Estos parámetros son individuales para cada comunidad, dependiendo de sus características. Por ejemplo, en la comunidad Mar e Sol hay un condominio privado con casas de playa, con abundantes árboles frutales justo al lado de la comunidad, la cual tiene bastantes gallineros en los patios de sus habitantes. En ambos lugares hay muchos perros de guardia. Los sagüís se desplazan libremente entre el condominio y la villa. En este lugar habría que prestar atención a posibles parasitosis típicas de perros de podrían estar siendo transmitidas por los sagüís al comer estos en un lugar y defecar en otro, ya que sabemos que los perros de la villa rara vez son llevados al veterinario. Es imposible realizar acciones de manejo de poblaciones de animales silvestres siguiendo un manual preestablecido. Hay que conocer las características de cada situación y actuar para optimizar las ventajas y minimizar los riesgos inherentes a cada lugar.

Callithrix kuhlii es una especie endémica de esta región. Esta información, desconocida para todos los entrevistados, puede servir para generar orgullo local y convertirlo en un símbolo, aumentando sus chances de sobrevivencia en ambientes poco perturbados. Hemos encontrado carteles a lo largo de la carretera BA-015 que contienen mensajes ecológicos que utilizan una foto de *Callithrix jacchus*, el sagüí de tufo blanco. Al contactar a la ONG responsable por la colocación de tales carteles, manifestaron desconocer que eran especies diferentes. Como medida paliativa para aliviar accidentes, se sugiere la instalación de más redes de locomoción por encima de la carretera BA-015. Asimismo, incluir en los planes de reforestación especies nativas como ingá (*Inga* sp), merey (*Anacardium ocidentale*) o

guayaba (*Psidium guajava*), reportadas dentro de la alimentación de sagüís en su ambiente natural. Una de las primeras medidas que recomendamos es la realización de un levantamiento sanitario para descartar enfermedades parasitarias que podrían perjudicar a humanos, sagüís o animales domésticos. Para ello podría realizarse un convenio entre la Municipalidad, el Centro de Zoonosis de Ilhéus (órgano de carácter federal) y la Universidade Estadual de Santa Cruz, que tiene el personal calificado para realizar este tipo de análisis.

Agradecimientos

Nos gustaría agradecer, primeramente, a los organizadores de este libro por la invitación para divulgar nuestros resultados a la comunidad científica venezolana. La Fundación para el Auxilio a la Investigación del Estado de Bahía (Fundação para o amparo da pesquisa do estado da Bahía, FAPESB) financió este trabajo, y la Universidad Estatal de Santa Cruz (UESC) proporcionó ayuda logística. Gracias a los entrevistados y a todas las personas que hicieron posible recolectar esta información.

Referencias

BAHIA/SEMARH - Secretaria Estadual de Meio Ambiente e Recursos Hídricos. (2005). *Plano de manejo da parque estadual da Serra do Conduru*. Publicaciones Oficiales del Estado de Bahía. Salvador, Brasil. 320 pp.

BEZERRA, L. L. y Martinez, R. A. (2012). "Eu conheco esse bicho! percepção de alguns mamíferos habitantes em fragmentos florestais da região sul da Bahía, com ênfase no Sagui-de-Wied". *Callithrix kuhlii*. *Revista Eletrônica do Mestrado em Educação Ambiental FURG-RS*, 28: 225-240.

BICCA-MARQUES, J. C.; Silva, V. M. y Gomes, D. F. (2006). "Ordem Primates". En: *Mamíferos do Brasil*. (Reis, N.; Peracchi, A.; Pedro, W. y Lima, I., eds.): 101-148. Sociedade Brasileira de Zoologia. Londrina, Brasil.

CHIARELLO, A. G. (2003). "Primates of the brazilian Atlantic Forest: the influence of forest fragmentation on survival". En: *Primates in fragments ecology and conservation*. (Marsh, L. K., ed.): 204-234. Kluwer Academic/Plenum Publishers. San Francisco, EE. UU.

COIMBRA-FILHO, A. y Mittermeier, R. (1976). "Exudate-eating and tree-gouging in Marmosets". *Nature*, 262: 630.

COIMBRA-FILHO, A. (1982). "Distribuição geográfica, ecologia, extinção e preservação dos platirrinos". En: *Genética comparada de primates brasileiros*. (Saldanha, P. H., ed.): 83-103. Sociedade Brasileira de Genética, São Paulo. SP, Brasil.

COIMBRA-FILHO, A.; Mittermeier, R. A.; Rylands, A. B.; Mendes, S. L.; Kierulff, M. C. M. y Pinto, L. P. (2005). "The taxonomy of Wied's Black-tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhlii* (primates: Callitrichidae). *Primate Conservation*, 21: 1-29.

DUBAUSKAS, E. (2008). Fauna Brazilis home Page. Disponible en: www.faunabrazilis.com.br (Consulta: 16 de septiembre 2008).

FERRARI, S. F. (1996). "A vida secreta dos sagüís. Modelos do comportamento humano?". *Ciência Hoje*, 20: 119-120.

GARBER, P. A. (1998). "Vertical clinging, small body size, and the evolution of feeding adaptations in the Callitrichinae". *American Journal of Physical Anthropology*, 88: 469-482.

LANDAU, E. C. (2003). "Padrões de ocupação espacial da paisagem da Mata Atlântica do sudeste da Bahía". En: *Corredor de biodiversidade da mata Atlântica do sul da Bahía*. Instituto de Estudos Sócioambientais do Sul da Bahía e Conservation International do Brasil.

NEVES, L. G. (2008). "Distribuição geográfica e conservação de *Callithrix kuhlii* (Coimbra-Filho, 1985) (primates: Callitrichidae) no sul da Bahía, Brasil". Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus, Bahía, Brasil.

OLIVEIRA, A. E. y Pereira, D. (2010). "Erradicacão de espécies exóticas invasoras: múltiplas visões da realidade brasileira". *Desenvolvimento e Meio Ambiente*, 21: 173-181.

OLIVER, W. L. R. y Santos, I. B. (1991). "Threatened endemic mammals of the Atlantic forest region of south-east Brazil". *Wildl. Preserv. Trust. Special Scientific Report*, 4: 126.

RABOY, B. E.; Canale, G. R. y Dietz, J. M. (2008). "Ecology of *Callithrix kuhlii* and a review of eastern brazilian marmosets". *International Journal of Primatology*, 29: 449-467.

RODRIGUES, N. N. y Martinez, R. A. (2014). "Wildlife in our backyard: interactions between Wied's marmosets, *Callithrix kuhlii*, and residents of Ilhéus. Bahía, Brasil". *Wildlife Biology*, 20(2): 91-96.

RUIZ-MIRANDA, C. R.; Afonso, A.; Morais, M.; Verona, C.; Martins, A. y Beck, B. (2006). "Behavior and ecological interactions between introduced Golden-Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*) and introduced marmosets (*Callithrix* sp.) in Brazil's atlantic coastal forest fragments". *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49 (1): 99-109.

RYLANDS, A. B. y Faria, D. S. (1993). "Habitat, feeding ecology, and home range sizes in the genus *Callithrix*". En: *Marmosets and tamarins: systematics, ecology and behavior*. (Rylands, A. B., ed.): 262-272. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.

RYLANDS, A. B. (1989). "Sympatric callitrichids: The black tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhlii,* and the goldenheaded lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*". *Journal of Human Evolution*, 18: 679-695.

———— (1993). "The ecology of the Lion tamarins, *Leotopithecus*". En: *Marmosets and tamarins: sytematics, ecology and behaviour*. (Rylands, A. B., ed.): 296-313. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.

RYLANDS, A. B.; Scheneider, H.; Langguth, A.; Mittermeier, R. A.; Groves, C. P. y Rodriguez-Luna, E. (2000). "An assessment of the diversity of New World Primates". *Neotropical Primates*, 8(2): 61-93.

STEVENSON, M. F. y Rylands, A. B. (1988). "The Marmosets, genus *Callithrix*". En: *Ecology and behavior of neotropical primates*. Vol. 2: 131-122. World Wildlife Fund. Washington D. C., EE. UU.

Figuras

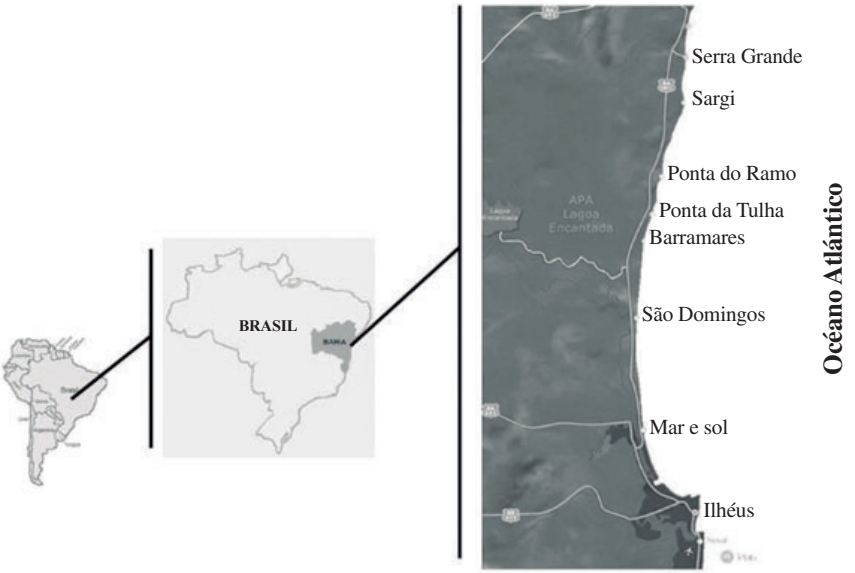


Figura 1. Mapa de las localidades donde fueron realizadas entrevistas, entre las localidades de Ilhéus y Serra Grande, en el municipio de Ilhéus, Bahía, Brasil.

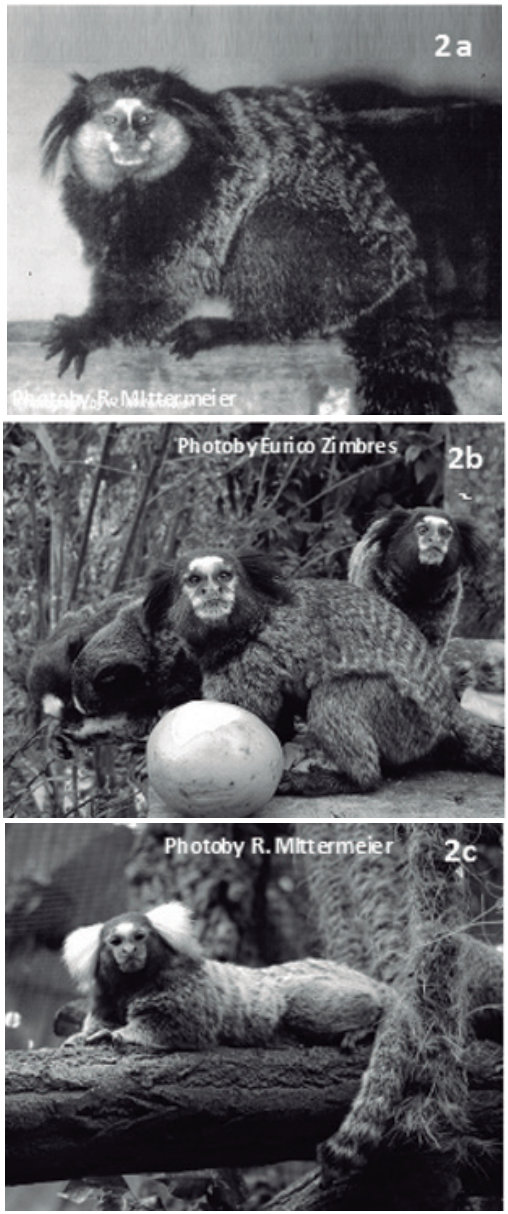


Figura 2. Imagen de *Callithrix kuhlii* (2a), *C. penicillata* (2b) *y C. jacchus* (2c).

Figura 3. *Callithrix kuhlii*, (A) visitando el comedero y siendo alimentado manualmente por una habitante de la localidad de Barramares (Fotografía de L. L. Bezerra); (B) Individuo atropellado cerca de la localidad de Mar e Sol, foto tomada el día 23 de febrero de 2008 (Fotografía de Assoc. Pro Vida Silvestre); (C) Individuo electrocutado cerca de Ponta do Ramo, registro en febrero de 2008 (Fotografía de Assoc. Pro Vida Silvestre).

Leandro Lessa Bezerra
Licenciatura en Biología, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus, Bahía, Brasil / leolessabezerra@hotmail.com.

Romari A. Martinez
Departamento de Filosofia e Ciências Humanas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Ilhéus-Itabuna Km. 16, Ilhéus, CEP 45562-000. Bahía, Brasil / cebus@yahoo.com.

Lessa Bezerra, L. & Martinez, R. A. (2019). Presencia del "Sagüí-de-Wied", *Callithrix kuhlii*, en comunidades rurales en Bahía, Brasil. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 339-357.

Coordinación de progresión grupal en monos capuchinos cariblancos (*Cebus imitator*) de un bosque lluvioso de Costa Rica

Bernardo Urbani

Resumen

Los estudios de movimiento y coordinación grupal brindan infomación fundamental para comprender el comportamiento de los primates. Los modelos de progresión sugieren que estos ocurren dirigidos por un miembro en particular o están distribuidos entre varios miembros del grupo, pudiendo ser por sexo o edad. Por ejemplo, el liderazgo de la progresión grupal por hembras puede estar vinculado a una particular procura de nutrientes. Este estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica La Suerte, al nororiente de Costa Rica. Se observó un grupo de monos capuchinos cariblancos (*Cebus imitator*) durante 161 días. Se registraron 41 casos en los cuales se observó con seguridad que el individuo reportado era el primero en avanzar del grupo. La coordinación fue dirigida por monos adultos o subadultos. Las hembras lideraron las progresiones grupales significativamente más que los machos. Los tres meses, durante los cuales las hembras lideraron al grupo, coinciden con el nacimiento de infantes. Esto pudiera apoyar la hipótesis de que las hembras en reproducción o en lactancia tienden a dirigir el movimiento grupal. Se sugiere que la potencial variabilidad en la expresión del liderazgo de progresión del grupo puede estar determinada por filogenia, aspectos socioecológicos o una combinación de ambas.

Palabras claves: cébidos, decisión, ecología comportamental, ecología del movimiento, liderazgo.

Group Progression in White-Faced Capuchin Monkeys (*Cebus imitator*) of a Rainforest of Costa Rica

Abstract

Studies on movement and group coordination provide fundamental information for understanding primate behavior. Progresion models suggest that these movements ocurred by single members or among diferent members of the group; distributed either by sex or age. For example, group progression leadership by females might be related to the particular procurement of nutrients. This study was carried out at La Suerte Biological Station in northeastern Costa Rica. A group of white-faced capuchin monkeys (*Cebus imitator*) were observed during 161 days. Forty one cases of group leadership were observed. Coordination was reported by adults and sub-adults. Females leaded group progression significantly more than males. In months in which females directed the group, those were coincidental with months in which infants born. This may support the hypothesis that argues that reproductive and lactant females tend to lead the group movement. It was suggested that the potential variability in the leadership of group progression may be determined by phylogeny, socioecological factors, or a combination of both.

Keywords: behavioral ecology, cebids, decision-making, movement ecology, leadership.

Introducción

La coordinación y liderazgo de la progresión grupal han sido reportados en múltiples especies de mamíferos; desde aquellos de gran tamaño como bisontes (*Bison bonasus*: Ramos *et al*., 2015) y caballos (*Equus ferus*: Krueger *et al*., 2014), pasando por varios de mediano tamaño como corderos (*Ovis aries*: Ramseyer *et al*., 2009) o hienas (*Crocuta crocuta*: Smith *et al*., 2015), hasta pequeños mamíferos como las mangostas (*Mungos mungo*: Furrer *et al*., 2012). Gautrais (2010: 667) indica que el "liderazgo [de la coordinación de la progresión grupal] es un sistema holítico relacional: para promover liderazgo [del movimiento grupal], uno tiene que reforzar su influencia, y al mismo tiempo inhibir el de otros".

El movimiento coordinado y la progresión grupal han sido de particular interés en estudios de comportamiento animal (Pyritz *et al*., 2010). Teniendo la noción de "liderazgo" en la coordinación del movimiento de animales como aquel donde un individuo toma la posición frontal del grupo, Pyritz *et al*. (2010) han indicado que estos estudios con primates silvestres, tanto sistemáticos y en diferentes ambientes, son fundamentales para poder comprender los patrones de movimiento de este grupo de vertebrados. Como indican Stueckle y Zinner (2008), los grupos de animales procuran mantener la cohesión, y para ellos es indispensable coordinar la dirección y el tiempo de movimiento. Como sugiere Petit y Bon (2010), el movimiento colectivo implica el cambio de una locación por parte de un conjunto de animales, donde los individuos se mueven más o menos sincronizadamente, manteniendo una cierta cohesión grupal y hacia una dirección sobre varias alternativas. Por su parte, otros factores también pueden influir sobre la progresión grupal en disitintos primates. Por ejemplo, para pequeños

lémures (*Microcebus ravelobensis*) señales olfativas pueden ser relevantes factores en la decisión de la progresión grupal (Braume *et al*., 2005), así como lo son las vocalizaciones en otro cébido, el mono ardilla centroamericano (*Saimiri oerstedii*: Boinski, 1991, 1993).

Se han sugerido dos formas de liderazgo de grupos (Conradt y Roper, 2005; Boinski, 2000; Stueckle y Zinner, 2008). Por un lado, el liderazgo distribuido (llamado "democrático") con el repartimiento de las coordinaciones entre miembros del grupo y eventualmente en cuanto algún grupo etario o de sexo particular. Por otro lado, se ha sugerido el liderazgo personal ("depotismo"), donde un individuo toma mayoritariamente las iniciativas de liderar y coordinar el movimiento grupal (Stueckle y Zinner, 2008). Más recientemente, se ha complementado esa perspectiva y sugieren que los estudios de liderazgo de coordinación de progresión grupal deben considerar particularidades de las especies en cuanto a la definición de parámetros, investigación del proceso completo de movimiento grupal, buscar elementos comparativos interespecíficos y discriminar entre el nivel grupal y el individual del movimiento de los primates en estudio (Pyritz *et al*., 2011a). Sin embargo, aún sigue siendo fundamental entender cuáles son los patrones básicos de la progresión grupal y su coordinación en primates silvestres en cuanto a sexo y edad de quien(es) la lidera(n).

King y Sueur (2011) indican que la coordinación de la progresión grupal puede tener relevantes implicaciones en cuanto a la reproducción y supervivencia individual. Fichtel *et al*. (2011) sugieren que en las investigaciones del movimiento, en el orden Primates, es de particular interés, por cuatro razones: 1) el tamaño del cerebro, en proporción con el tamaño corporal en primates, sugiere una vinculación con condiciones cognoscitivas potencialmente inusuales; 2) la dominación y patrones de comunicación es variable en varias especies de prosimios, monos y simios; 3) los primates ocupan tipos de ambientes muy distintos, y 4) presentan un amplio espectro en la variabilidad comportamental con respecto a la mayoría de los demás grupos de animales. En este estudio se explora y evalua la progresión grupal y su liderazgo por miembros de un grupo de monos capuchinos cariblancos (*Cebus imitator*) en un bosque lluvioso costarricense.

Materiales y métodos

El sitio de estudio

Este estudio primatológico se realizó en la Estación Biológica La Suerte (10º 26' N; 83º 47' W) ubicada en la región de Pococí, provincia de El Limón, nororiente de Costa Rica. Este sitio de campo presenta una selva lluviosa de tierras bajas caribeñas a 75 msnm. Este bosque se encuentra flanqueado por potreros y plantaciones, además de una matriz de árboles nativos y pioneros, palmas pejivaya y pinos. En la estación biológica se registró una precipitación anual promedio de 3.214 mm y una temperatura anual promedio es 28,3°C. Las estaciones climáticas son una lluviosa (abril-septiembre) y otra de sequía (octubre-marzo). Aparte del mono capuchino cariblanco (*Cebus imitator*), otros dos primates habitan esta reserva privada: el mono aullador de manto (*Alouatta palliata*) y el mono araña centroamericano (*Ateles geoffroyi*).

Sujetos de estudio

Los capuchinos presentan elementos sociales, conductuales y cognoscitivos particulares entre los primates neotropicales (Visalberghi y McGrew, 1997; Visalberghi, 1990; Fragaszy *et al.*, 2004). Por ejemplo, los monos capuchinos han sido particularmente considerados en estudios de memoria espacial (Urbani, 2009) (figura 1). Los capuchinos poseen la más completa expresión de las hendiduras cerebrales de todos los platirrinos (Hershkovitz, 1977). Además, para su tamaño de cuerpo, los capuchinos tienen cerebros proporcionalmente más grandes que cualquier primate del Neotrópico e incluso que los chimpancés (Gibson, 1986). El capuchino cariblanco (*Cebus imitator*) se distribuye a lo largo del territorio costarricense, ocupando bosques secundarios y primarios, así como bosques secos y lluviosos. En el sitio de campo se estudió un grupo de 11 a 15 individuos (media: 12±1,3 ind) en el llamado bosque pequeño ("small forest"). Todos los monos se encontraban habituados para su estudio y fueron identificados individualmente (Urbani, 2009).

Recolección de datos

El grupo se observó en 2006 a lo largo de 94 días durante un estudio naturalístico (ecológico-comportamental). Se registraron datos conductuales usando la técnica de muestreo focal instantáneo (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1993). Cada dos minutos se registraba la actividad individual del mono observado. Los capuchinos fueron observados desde el amanecer hasta el atardecer, para ello se identificó el sitio de dormida. Con el fin de obtener datos conductuales detallados, así como el balance de actividades, cada muestreo de observación comprendió el instante temporal de observación (cada dos minutos), edad-sexo del individuo observado, la actividad comportamental e información sobre la ubicación. Para localizar exactamente al sujeto de estudio en el sitio de campo se trazó un reticulado de 10 x 10 m en el bosque usado por los monos. Para ello se colocaron marcas forestales ("flagging marks") con un código único. Igualmente se completó un estudio experimental de campo en 67 días. Plataformas con bananas fueron colocadas dentro del ámbito hogareño de este grupo con el fin de someter a prueba hipótesis sobre decisiones de forrageo. Para efectos de este reporte, se considera información obtenida durante ambos estudios (naturalístico [ecológico-comportamental] y experimental) a lo largo de un total de 161 días, equivalentes a 1.558,5 horas de observación, anotados en 46.755 registros ("bouts") recolectados cada dos minutos. Solo se consideraron los datos sobre la identidad del mono que protagonizó liderazgo de progresión grupal cuando el autor (B. U.) y el asistente de campo estaban con total control visual de los miembros del grupo y con absoluta seguridad de que el individuo registrado era el primero en avanzar del grupo dentro de este bosque lluvioso. Más detalles del proceso de recolección de datos están en Urbani (2009).

Resultados

En este estudio se identificaron los casos en que se observó al líder de la progresión grupal. Se registraron 31 ocasiones durante la observación naturalística y otros 10 casos adicionales durante el tiempo en que se realizó

el estudio experimental de campo (tabla 1). Los eventos de liderazgo de progresión estaban asociados a comportamientos como "viajar" y progresión mientras se "forrageaba".

Durante el estudio naturalístico, las hembras adultas/subadultas dirigieron primariamente la progresión en 72,1% de los casos, mientras que los machos adultos/subadultos, en 27,9% (G_{adj}= 29,46, d.f.= 3, p<0,01; tabla 1). Durante los períodos de estudios experimentales de campo, las hembras dirigieron en 51,7% de los casos, y los machos, en 48,3% (G_{adj}= 93,04, d.f.= 2, p<0,01; tabla 1). Cuando se suma el total de casos, las hembras adultas/subadultas lideraron la progresión en 61,9 (~2/3) de los eventos, y el restante 38,2% fue liderado por machos adultos/subadultos. Esta diferencia es significativamente mayor a lo esperado, basado en el número de adultos/subadultos de hembras y machos residentes en este grupo de estudio (G_{adj}= 10,6, d.f.= 3, p<0,05; tabla 1). En la tabla 1 se resume la información cuantitativa discriminada por mes, sexo y grupo etario.

Discusión

En un escrito pionero, Scott (1964) define al "líder" como un individuo que precede a otro u otros miembros del grupo, y determina su dirección de progresión. El autor sugiere que la dinámica de dicho proceso de movimiento es un área fértil de investigaciones comportamentales. Como indican Fichtel *et al*. (2011), el liderazgo grupal depende de la especie, permanencia en el grupo, composición grupal y puede estar relacionado con rango, sexo y edad. Los autores reportan que los adultos son más propensos a liderar la progresión grupal que los juveniles. Igualmente, los autores notan que las hembras son reportadas en múltiples estudios como líderes en la coordinación de la progresión de grupos de primates; esto podría estar relacionado con la búsqueda de nutrientes en períodos de lactancia y gestación (Fichtel *et al*., 2011).

En el caso de mamíferos no-primates, las hembras de mangostas (*Mungos mungo*), estadísticamente, tienden a iniciar la progresión durante el período de nacimiento (Furrer *et al*., 2012). Esto podría indicar que la lactancia y los consecuentes requerimientos nutricionales pudieran originar el

inicio del movimiento grupal (Furrer *et al*., 2012). Igualmente, en el caso de las hienas (*Crocuta crocuta*), Smith *et al*. (2015) reportan que las hembras adultas, generalmente en lactancia, toman la iniciativa de movimiento en las 'reuniones' de los subgrupos fisionados de hienas.

Como revisa Jacobs *et al*. (2008) en lémures, la mayoría de las veces, las hembras dominantes son las que tienden a iniciar la progresión grupal. En un ambiente controlado, *Eulemur fulvus fulvus* no mostró tal patrón sino que se distribuyó entre miembros del grupo. Sin embargo, Erhart y Overdorff (1998) hallaron que en dos especies de lémures silvestres (*Propithecus diadema edwardsi* y *Eulemur fulvus rufus*) las hembras eran las principales iniciadoras de movimientos grupales. Las autoras sugieren que este patrón puede mejorar su eficiencia de forrageo, que a su vez puede influir en su éxito reproductivo. Luego de observar lémures anillados (*Varecia variegata*), Overdorff *et al*. (2002) sugieren que las hembras lideran grupos con el fin de mantener prioridad sobre los alimentos. Pero en un estudio con lémures vientre rojizo (*Eulemur rubriventer*), Tecot y Romine (2012) encuentran que las hembras predominantemente guían al grupo sin que necesariamente sea de forma estacional (por ejemplo, durante períodos reproductivos o en lactancia) y, por tanto, pudiera estar vinculado con el grado de dominancia. Pyritz *et al*. (2011b) reportan que las hembras estables de lémures de frentes rojizas (*Eulemur rufifrons*) son líderes de progresión, independientemente del período del año, estacionalidad y estado reproductivo.

Barelli *et al*. (2008, 2009) reportan que en gibones manos blancas (*Hylobates lar*) silvestres, las hembras tienden a liderar los grupos ocupando la posición frontal cuando viajan. Pero a su vez indican que las hembras con ciclos estrales tienden a liderar la progresión más que las hembras embarazadas o en lactancia. También en el Viejo Mundo, Byrne (2000) indica que, en babuinos de sabana, las hembras tienen más peso en la decisión de coordinar el movimiento grupal. De hecho, para este grupo de primates, Muruthi *et al*. (1991) indican que las hembras en lactancia o embarazadas pueden influir en las decisiones de movimiento. En el Nuevo Mundo, y en el caso particular de grupos mixtos de tamarinos (*Saguinus fuscicollis* y *S. mystax*), los primeros, *S. fuscicollis*, fueron mayomente guiados por machos; mientras que los segundos, por hembras (Smith *et al*., 2003). Sin

embargo, al formar grupos mixtos, *S. mystax* tiende a guiarlos, es decir, a través de sus hembras (Smith *et al*., 2003). En atélidos, Fernández *et al*. (2013) hallaron que, en grupos de monos carayá (*Alouatta caraya*), los adultos tienden a liderar más que individuos inmaduros.

En condiciones de semilibertad, Leca *et al*. (2003) sugieren que en monos capuchinos cariblancos (*Cebus capucinus* cf. *imitator*) ningún individuo específico lideró el movimiento; estando distribuido entre miembros del grupo en base al rango. Sin embargo, además indican que, si bien ambos sexos inician similarmente la progresión, las hembras tienden a ser más exitosas en lograrlo (Leca *et al*., 2003). En el caso de los monos capuchinos cariblancos (*Cebus imitator*) de la Estación Biológica La Suerte, las progresiones fueron guiadas bajo un liderazgo distribuido entre miembros adultos/subadultos. En este estudio de monos capuchinos cariblancos silvestres, las hembras fueron las que mayoritariamente lideraron las progresiones grupales en un ambiente caracterizado por poca visibilidad. Por otra parte, al constrastrar la tabla de composición grupal y demográfica de este grupo de monos capuchinos (Urbani, 2009: 48 [tabla 3.7]) con la de liderazgo de progresión grupal (Urbani, este estudio; tabla 1), se nota que los tres meses en los que las hembras lideraron la progresión grupal (abril: 100% de los casos de liderazgo de progresión grupal, mayo: 60% y julio: 66,6%) coinciden con los meses cuando se reportó el nacimiento de infantes en este grupo. Esta evidencia pudiera sugerir que en el caso de monos capuchinos cariblancos, en este bosque lluvioso tropical, las hembras también pudieran coordinar la progresión del grupo en función de períodos de embarazo o lactancia. La evidencia reportada en este estudio sugiere un apoyo a la hipótesis de que las hembras tienden a dirigir la progresión grupal en primates no humanos, y proporciona información sobre los factores que actúan en estas decisiones grupales.

Boinski y Garber (2000) sugieren que los estudios de coordinación de progresión grupal son fundamentales para comprender los mecanismos cognoscitivos que guían el comportamiento de las distintas especies de primates. Igualmente, Kappeler (2011) indica que el entender los patrones de coordinación grupal en primates no humanos permite entender comparativamente los procesos de movimientos grupales en humanos. Aun más, y

como sugieren King y Sueur (2011), las futuras investigaciones sobre liderazgo de progresión grupal deben continuar integrando información social, ambiental, de actividad colectiva, así como estandarizar la terminología utilizada para reportar los resultados. Por su parte, luego de este estudio, se sugiere que deben realizarse comparaciones intraespecíficas para determinar si la potencial variabilidad en la expresión del liderazgo de progresión grupal pueda estar fundada en aspectos socioecológicos, por filogenia o en una combinación de ambas.

Agradecimientos

A la familia Molina, particularmente a Renee y Álvaro, por su amplio apoyo en la estación de campo. Agradezco a la familia Mesen-Rubí, en especial a Jonathan Mesen-Rubí, por su cooperación durante el desarrollo del trabajo de campo. A Paul A. Garber (Universidad de Illinois) y Franco Urbani (Universidad Central de Venezuela) por su colaboración y sugerencias a lo largo de todas las fases de este estudio, y a Ricardo Vázquez (Museo Nacional de Costa Rica) por su apoyo. Los estudios del autor fueron subvencionados por el Fulbright-OAS Ecology Initiative Program (LASPAU), Graduate College-UIUC y el Departamento de Antropología-UIUC; y el trabajo de campo, por la National Science Foundation, Graduate College-UIUC, American Society of Primatologists, Idea Wild Foundation, Departamento de Antropología-UIUC y la American Philosophical Society.

Referencias

ALTMANN, J. (1974). "Observational study of behaviour: sampling methods". *Behaviour*, 45: 227-265.

BARELLI, C.; Boesch, C.; Heistermann, M. y Reichard, U. H. (2008). "Female white-handed gibbons (*Hylobates lar*) lead group movements and have priority of access to food resources". *Behaviour*, 145: 965-981.

———— (2009). "Female leadership in wild white-handed gibbons (*Hylobates lar*)". *Folia Primatologica*, 80: 365.

BOINSKI, S. (1991). "The coordination of spatial position: a field study of the vocal behaviour of adult female squirrel monkeys". *Animal Behaviour*, 41: 89-102.

———— (1993). "Vocal coordination of troop movement among white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*". *American Journal of Primatology*, 30: 85-100.

———— (2000). "Social manipulation within and between troops mediates primate group movement". En: *On the move: how and why animals travel in groups.* (Boinski, S. y Garber, P., eds.). University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

BOINSKI, S. y Garber, P. A. (2000). *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

BRAUNE, P.; Schmidt, S. y Zimmermann, E. (2005). "Spacing and group coordination in a nocturnal primate, the golden brown mouse lemur (*Microcebus ravelobensis*): the role of olfactory and acoustic signals". *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58: 587-596.

BYRNE, R. W. (2000). "How monkeys find their way: Leadership, coordination, and cognitive maps of African baboons". En: *On the move: how and why animals travel in groups.* (Boinski, S. y Garber, P. A., eds.): 491-518. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

CONRADT, L. y Roper, T. J. (2005). "Consensus decision-making in animals". *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 449-456.

ERHART, E. M. y Overdorff, D. J. (1998). "Group leadership and feeding priority in wild *Propithecus diadema edwardsi* and *Eulemur fulvus rufus*". *American Journal of Primatology*, 45: 178-179.

FERNÁNDEZ, V. A.; Kowalewski, M. y Zunino, G. E. (2013). "Who is coordinating collective movements in black and gold howler monkeys?". *Primates*, 54: 191-199.

FICHTEL, C.; Pyritz, L. y Kappeler, P. M. (2011). "Coordination of group movements in non-human primates". En: *Coordination in human and primate groups* (Boos, M.; Kolbe, M.; Kappeler, P. M. y Ellwart, T., eds.): 3-10. Springer-Verlag. Heidelberg, Alemania.

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

FURRER, R. D.; Kunc, H. P. y Manser, M. B. (2012). "Variable initiators of group departure in a cooperative breeder: the influence of sex, age, state and foraging success". *Animal Behaviour*, 84: 205-212.

GAUTRAIS, J. (2010). "The hidden variables of leadership". *Behavioural Processes*, 84: 664-667.

GIBSON, K. R. (1986). "Cognition, brain size and the extraction of embedded food resources". En: *Primate ontogeny, cognition and social behaviour.* (Else, J. G. y Lee, P. C., eds.): 93-103. Cambridge University Press. Reino Unido.

HERSHKOVITZ, P. (1977). *Living New World monkeys (Platyrrhini) with an introduction to primates*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.

JACOBS, A.; Maumy, M. y Petit, O. (2008). "The influence of social organisation on leadership in brown lemurs (*Eulemur fulvus fulvus*) in a controlled environment". *Behavioural Processes*, 79: 111-113.

KAPPELER, P. M. (2011). "Primatological approaches to the study of group coordination". En: *Coordination in human and primate groups* (Boos, M.; Kolbe, M.; Kappeler, P. M. y Ellwart, T., eds.): 223-228. Springer-Verlag. Heidelberg, Alemania.

KING, A. J. y Sueur, C. (2011). "Where next? Group coordination and collective decision making by primates". *International Journal of Primatology*, 32: 1245-1267.

KRUEGER, K.; Flauger, B.; Farmer, K. y Charlotte, H. (2014). "Movement initiation in groups of feral horses". *Behavioural Processes*, 103: 91-101.

LECA, J. B.; Gunst, N.; Thierry, B. y Petit, O. (2003). "Distributed leadership in semifree-ranging white-faced capuchin monkeys". *Animal Behaviour*, 66: 1045-1052.

MARTIN, P. y Bateson, P. (1993). *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

MURUTHI, P.; Altmann, J. y Altmann, S. (1991). "Resource base, parity, and reproductive condition affect females' feeding time and nutrient intake within and between groups of a baboon population". *Oecologia*, 87: 467-472.

OVERDORFF, D. J.; Mutschler, T. y Erhart, E. (2002). "Does female group leadership facilitate feeding priority in black and white ruffed lemurs at the Ranomafana National Park?". *American Journal of Primatology*, 57: 29-30.

PETIT, O. y Bon, R. (2010). "Decision-making processes: The case of collective movements". *Behavioural Processes*, 84: 635-647.

PYRITZ, L. W.; Fichtel, C. y Kappeler, P. M. (2010). "Conceptual and methodological issues in the comparative study of collective group movements". *Behavioural Processes*, 84: 681-684.

———— (2011b). "Coordination of group movements in wild red-fronted lemurs (*Eulemur rufifrons*): processes and influence of ecological and reproductive seasonality". *International Journal of Primatology*, 32: 1325-1347.

PYRITZ, L. W.; King, A. J.; Sueur, C. y Fichtel, C. (2011a). "Reaching a consensus: terminology and concepts used in coordination and decision-making research". *International Journal of Primatology*, 32: 1268-1278.

RAMOS, A.; Petit, O.; Longour, P.; Pasquaretta, C. y Sueur, C. (2015). "Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*". *Animal Behaviour*, 109: 149-160.

RAMSEYER, A.; Boissy, A.; Dumont, B. y Thierry, B. (2009). "Decision making in group departures of sheep is a continuous process". *Animal Behaviour*, 78(1): 71-78.

SCOTT, J. P. (1964). "Leadership in macaque societies". *Science*, 144: 1179.

SMITH, J. E.; Estrada, J. R.; Richards, H. R.; Dawes, S. E.; Mitsos, K. y Holekamp, K. E. (2015). "Collective movements, leadership and consensus costs at reunions in spotted hyaenas". *Animal Behaviour*, 105: 187-200.

STUECKLE, S. y Zinner, D. (2008). "To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons". *Animal Behaviour*, 75: 1995-2004.

TECOT, S. y Romine, N. (2012). "Female leadership of group movements in a pair-living, co-dominant, monomorphic primate species". *American Journal of Primatology*, 74: 591-601.

URBANI, B. (2009). *Spatial mapping in wild white-faced capuchin monkeys* (Cebus capucinus). Tesis de Doctorado. Urbana-Champaign, EE. UU. 402 pp.

VISALBERGHI, E. (1990). "Tool use in *Cebus*". *Folia Primatologica*, 54: 146-153.

VISALBERGHI, E. y McGrew, W. C. (1997). "*Cebus* meets *Pan*". *International Journal of Primatology*, 18: 677-681.

Figura y tabla

Figura 1. Mono capuchino cariblanco (*Cebus imitator*) en la Estación Biológica La Suerte, Costa Rica.

Tabla 1. Líderes de progresión del grupo (%) durante los meses de estudio.

	♂**A**	♂**SA**	♀**A**	♀**SA**
Marzo (naturalístico) (n= 6)	50	-	50	-
Abril (naturalístico) (n= 4)	-	-	100	-
Mayo (naturalístico) (n= 5)	40	-	60	-
Junio (naturalístico) (n= 5)	60	-	40	-
Julio (naturalístico) (n= 3)	33,3	-	33,3	33,3
Agosto (naturalístico) (n= 5)	20	20	40	20
Septiembre (experimento #1) (n= 5)	20	-	60	20
Octubre (naturalístico) (n= 1)	-	-	100	-
Octubre (experimento #2) (n= 4)	25	-	75	-
Noviembre (experimento #2) (n= 1)	100	-	-	-
Diciembre (naturalístico) (n= 2)	-	-	100	-
Total casos (días naturalístico) (n= 31)	25,4	2,5	65,4	6,7
SD (±) (días naturalístico)	15,4	-	29,7	9,4
Mín. (días naturalístico)	20	-	33,3	20
Máx. (días naturalístico)	60	20	100	33,3
Total casos (días experimentales) (n= 10)	48,3	-	45,0	6,7
Total casos	36,9	1,3	55,2	6,7

Abreviaciones:
♂A= Macho adulto
♂SA= Macho subadulto
♀A= Hembra adulta
♀SA= Hembra subadulta
Nota: Información presentada en porcentajes (%)

Bernardo Urbani
Centro de Antropología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / bernardourbani@yahoo.com.

Urbani, B. (2019). Coordinación de progresión grupal en monos capuchinos cariblancos (*Cebus imitator*) de un bosque lluvioso de Costa Rica. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II*. Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 359-374.

Historia evolutiva de los catarrinos que llegaron a Suramérica

Damián Ruiz-Ramoni

Resumen

Se ha considerado que los únicos primates suramericanos son los platirrinos; sin embargo, el humano (*Homo sapiens*), que es un catarrino, está ampliamente distribuido por este continente. No siempre se creyó que esta especie era de origen alóctono; para el siglo XVIII, Florentino Ameghino propuso que el humano había surgido de Argentina. Hoy día se conoce que el linaje del cual se desarrolló el *H. sapiens* tiene sus orígenes en África, y que las evidencias fósiles muestran a especies antecesoras incluso antes del género *Homo*. Estas especies han jugado un papel fundamental en el desarrollo de las adaptaciones que han definido al humano. En esta revisión bibliográfica se aborda: 1) la exposición de las características que se consideran prioritarias para definir al humano, priorizando cinco adaptaciones como las principales en su historia evolutiva: mayor capacidad cerebral, mano hábil, bipedismo, reducción de los caninos y reducción del vello corporal, y 2) una revisión del linaje que dio origen al humano moderno. No se aborda la radiación humana dentro de Suramérica, solo considera su llegada. Las adaptaciones aquí expuestas, probablemente surgieron en un ambiente africano, pero han sido tan eficientes que han permitido el éxito de los humanos en este continente.

Palabras claves: humano, Catarrhini, *Homo sapiens*, expansión humana.

Evolutionary History of the Catarrhines that Came to South America

Abstract

Platyrrhines have been considered the only South American primates; however, humans (*Homo sapiens*) that are catarrhines, are also widely distributed in this continent. It was not always thought that this species had an allochthonous origin; in the 18th century, Florentino Ameghino had the idea that humans had emerged from Argentina, and then they distributed to the ranges that they now occupy. Today it is known that the lineage from where *H. sapiens* developed has its origins in Africa, and that fossil evidence shows predecessor species even before the genus *Homo*. These species have played a key role in the development of the adaptations that defined humans. Although several authors have tried to define this primate, this chapter considers five major adaptations that defined its evolutionary history: 1) large brain capacity, 2) able hand, 3) bipedalism, 4) reduction of the canines, and 5) reduction of body hair. Even though these adaptations likely arose in an African environment they have been so efficient that have enabled the success of humans in South America.

Keywords: human, Catarrhini, *Homo sapiens*, human expansion.

Introducción

No siempre se pensó que el humano se había originado fuera de América. En el siglo XVIII, Florentino Ameghino elaboró una hipótesis sobre la aparición de esta especie en las Pampas Argentinas, en donde el autor secundaba las ideas de Gaudry (1878) y de De Mortillet (1885), quienes hipotetizaron que no había humanos de aspecto moderno en los estratos miocénicos europeos y que, por ende, los restos de herramientas líticas descubiertas para la época debían haber sido elaboradas por algún primate extinto del tipo *Dryopithecus* o *Anthropopithecus*.

Los procesos evolutivos que Ameghino describió se sintetizan en la idea de que el *Homo sapiens* habría sufrido un proceso de "humanización" y no de "bestialización" (como los gorilas, chimpancés y las "razas humanas de piel oscura"). Esta idea surge luego del descubrimiento de *Homunculus patagonicus* (un pitécido extinto, erróneamente ubicado en el linaje humano), el cual presenta un hocico poco proyectado y dientes menos prominentes, como se notan en el cráneo del humano moderno. Las ideas de Ameghino no fueron aceptadas, principalmente por los reajustes sistemáticos que precedieron a sus clasificaciones, y a la dudosa datación de sus yacimientos. La hipótesis ameghiniana sobre el origen americano del *H. sapiens* está descartada y al contrario se maneja la idea del surgimiento africano (Salgado y Azar, 1998; Gibbons, 2015). No obstante, Ameghino fue uno de los primeros en reconocer al humano moderno como un primate bajo una historia biogeográfica contextualizada en Suramérica. Sin embargo, este concepto también fue desplazado junto con su hipótesis, lo que dejó a este continente con la idea de la existencia de un solo grupo de primates: los platirrinos.

El orden Primates Linnaeus, 1758, está representado en la actualidad por cinco infraórdenes: Lorisiformes (lorisoides), Chiromyiformes (aye-aye), Tarsiiformes (tarseros), Lemuriformes (lémures) y Simiiformes (simios). Los Simiiformes Haeckel, 1866, o verdaderos simios, están divididos a su vez en dos parvórdenes: 1) Platyrrhini Geoffroy, 1812 (cébidos, pitécidos, atélidos, aótidos y callitrícidos), y 2) Catarrhini Geoffroy, 1812 (cercopitecos y homínidos) (Perelman *et al*., 2011). Los Platyrrhini (o platirrinos) son conocidos como "Primates del Nuevo Mundo", por tener una distribución y un registro fósil restringido a Suramérica y Centroamérica (Tejedor, 1998). Por otro lado, los Catarrhini (o catarrinos) son llamados "Primates del Viejo Mundo" debido a que su distribución actual, sin considerar a los humanos, abarca África, Asia y parte de Europa (aunque en el registro fósil esta distribución es más amplia). Considerando a los humanos modernos, la distribución de los catarrinos es prácticamente cosmopolita (figura 1). A pesar de esto, se ha dicho que los platirrinos son los únicos primates del Neotrópico (Fleagle, 1999; Lewin, 2005). Este argumento, que excluye a los humanos (tal vez por reparos sociales y religiosos), no considera que son catarrinos, que se originaron fuera de las Américas y que las ocuparon exitosamente. Por esta razón es que la siguiente revisión bibliográfica busca resumir y priorizar algunas características que han definido al humano a lo largo de su historia evolutiva, desde la divergencia de sus ancestros del clado de los grandes simios, hasta su llegada al continente suramericano, con la idea de responder la siguiente pregunta: ¿por qué había humanos modernos en Suramérica antes de las colonizaciones vikingas e hispánicas? Dos aspectos se pretenden abordar en este trabajo: 1) la exposición de las características que se consideran prioritarias para definir al humano. Aunque es un tema muy debatido, se expondrán, a juicio propio, las novedades evolutivas que le posibilitaron a esta especie ser eficiente en los procesos de colonización premodernos. 2) Por otro lado, se resume para la fecha, una revisión del linaje que dio origen al humano moderno. Este capítulo no aborda la radiación humana dentro de Suramérica, solo considera su llegada. Las consecuencias de este evento pueden ser revisadas en los trabajos de Dillehay (1999), Goebel *et al*. (2008) y Pérez (2011).

¿Qué es un humano?

Actualmente se tiene conocimiento de una única especie de humano sobre el planeta Tierra. El primero en tratar de definir y registrar a este humano en una única clasificación sistemática fue Carl Linnaeus en *Systema Naturae* (1758), dándole el nombre científico *Homo sapiens* (en latín *Homo*: hombre y *sapiens*: sabio). En este trabajo se hace referencia al "humano moderno" cuando se habla de esta especie.

Linnaeus fue el primero en reconocer al *Homo sapiens* como un primate, por tener: 1) un cerebro muy desarrollado con respecto a otros mamíferos; 2) las cavidades orbitales posteriormente delimitadas por un arco o tabique óseo que separa la fosa temporal de la cavidad ocular; 3) una visión más desarrollada que otros sentidos, permitiendo tener una visión estereoscópica y a color; 4) los dientes generalmente continuos y los molares braquiodontes; 5) pentadactilia tanto en las manos como en los pies (hay reducción de dígitos en algunas especies primates); 6) el primer dedo o pulgar de la mano oponible al resto de los dedos (en algunos primates esto no ocurre); 7) las falanges ungulares relativamente achatadas en su extremo distal y provistas de uñas en vez de garras (salvo algunas excepciones), y 8) en la cintura escapular, la clavícula está muy desarrollada (Paula Couto, 1979; Osorio y Vorobyev, 1996; Lewin, 2005).

Como se mencionó anteriormente, el humano pertenece al parvorden Catarrhini. Estos se caracterizan por tener: 1) la nariz estrecha, con las fosas nasales orientadas hacia la parte frontal y ligeramente desplazadas hacia el mentón (esta característica define a los catarrinos, aunque variaciones drásticas se pueden ver dentro de este grupo, ej. *Rinopithecus*); 2) dos premolares; 3) el hueso cigomático no tiene contacto con el hueso parietal, lo contrario ocurre con los huesos frontal y esfenoides, y 4) el hueso timpánico está expandido lateralmente formando un canal timpánico.

Homo

La creación de un género único para el humano obedecía a que Linnaeus ignoraba la existencia de otros animales que pudieron pertenecer al géne-

ro *Homo*, pero con los descubrimientos venideros de homínidos extintos, muy semejantes al humano moderno, cambió el concepto del mismo.

Donald Johanson y Maitland Edey (1981) hacen referencia a que los humanos son todos los integrantes del género *Homo*. El registro fósil indica que existieron humanos pertenecientes a otras especies (ej. *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. floresiensis*, *H. neanderthalensis*), por lo menos desde hace 2,6 Ma (Gibbons, 2015).

Desde Linnaeus hasta los estudios modernos, las características del *Homo* se han redefinido. En la actualidad tenemos que todos los *Homo* se distinguen por tener: 1) mayor talla corporal (en comparación con los australopitecinos); 2) mayor tamaño del cerebro y desarrollada cognición; 3) reducción de los premolares y molares; 4) rostro más pequeño y menos proyectado frontalmente, y 5) crecimiento y desarrollo de los individuos muy retardado en comparación con otros primates, con crías muy altriciales (Allen, 2009; Stanford *et al*., 2011).

La complejidad del humano hace que las sinapomorfías antes descritas no sean suficientes para poder definirlo. A pesar de la estrecha relación que vincula al *H. sapiens* con otros homínidos, como los chimpancés, gorilas y orangutanes (Wood y Richmond, 2000), el humano ha derivado tanto de sus parientes que es importante enumerar las principales apomorfías que lo han llevado a la forma actual.

Lovejoy (1981) considera que son cinco las características que separan al humano del resto de los homínidos: 1) expansión del neocórtex; 2) bipedismo; 3) dominancia de los molares con respecto a la dentición anterior o reducción de los caninos; 4) aumento de la cultura material, además de; 5) una sexualidad y reproducción muy característica y dominante sobre otras conductas. Todas las características antes nombradas están relacionadas en menor o mayor grado, pero la expansión del neocórtex puede englobar el aumento de la cultura material y la sexualidad característica, debido a que es el cerebro el que controla los hábitos y da las respuestas ante las necesidades. No se discute la importancia de estas adaptaciones, solo se enmarcan en una superior (mayor capacidad cerebral). Es por ello que es necesario reorganizar estas adaptaciones y sumar a ellas algunas otras. A continuación se describen las cinco adaptaciones que se priorizan en este trabajo:

1) Mayor capacidad cerebral: la encefalización, o grado de desarrollo del cerebro, podría ser considerada la más compleja de las adaptaciones que ha adquirido el humano. En los mamíferos, y más específicamente en los primates, la encefalización está relacionada con la expansión del neocórtex (Allen, 2009), y esta a su vez está relacionada con la capacidad de cognición y de resolver problemas o situaciones (Aiello y Dunbar, 1993).

De los fósiles craneales se puede rescatar el volumen que ocupó la masa cefálica; de esta manera, tenemos que la capacidad craneal de los primeros australopitecinos (*Australopithecus afarensis* -445,8 cc; *Au. garhi*, 450 cc; *Au. africanus*, 461,2 cc; *Au. robustus*, 503,3 cc; *Au. sediba*, 485 cc) no era muy diferente a la de los gorilas (♂536,4 cc; ♀441,4 cc), chimpancés (388,6 cc) y orangutanes (♂393,1 cc; ♀341,2 cc). Estos valores no son usados como medidas de inteligencia, a diferencia del EQ (en inglés "Encephalization Level", o Nivel de Encefalización), que es una relación de la masa del encéfalo real con respecto a la masa encefálica esperada para un animal de determinada talla corporal. En este caso, el EQ de los primeros australopitecinos (*Au. afarensis*, 4,87; *Au. africanus*, 5,21; *Au. robustus*, 5,33) es superior, considerablemente, al de los gorilas (♂0,85; ♀1,34), chimpancés (1,48) y orangutanes (♂1,08; ♀1,69). La capacidad craneal comienza a aumentar con el surgimiento del género *Homo*. *H. habilis* tenía una capacidad craneal de 610 cc y un EQ de 7,06; *H. heidelbergensis* tenía una capacidad craneal de 1262,8 cc y un EQ de 8,64, y finalmente *H. sapiens* tiene una capacidad craneal de 1496,5 cc y un EQ de 9,63, siendo considerada la especie con mayor capacidad para resolver problemas en la actualidad (Holloway *et al*., 2004; Carlson *et al*., 2011; Stanford *et al*., 2011).

2) Mano hábil: aunque se tenga un cerebro muy capaz de analizar y resolver situaciones, sin la capacidad de ejecutar las acciones pensadas, el destino final será el fracaso. La estructura capaz de ejecutar los pensamientos es la mano. La mano humana es una estructura compleja, que tiene dos tipos principales de movimientos: a) prensiles (son aquellos en los que un objeto es tomado entre dígitos o entre los dígitos y la palma de la mano), y b) no prensiles (son aquellos que incluyen el uso de la mano para empujar o levantar objetos, bien sea utilizando toda la mano o los dedos) (Aiello y

Dean, 1996). Según Marzke (1997), la mano hábil queda definida sobre ocho características: a) extremidad distal ungular amplia; y b) con apófisis espinales; c) pulgar largo en relación con la longitud de los otros dígitos; d) musculatura intrínseca del pulgar bien desarrollada; e) músculo flexor largo del pulgar de gran tamaño; f) orientación radial de la cabeza del metacarpiano medio; g) asimetría de la cabeza de los metacarpianos del índice y del meñique; y h) orientación de la articulación del metacarpiano del índice con el "trapecio" y el "grande" lejos del plano sagital.

La mano de los primates es usada en dos acciones principalmente: a) como órgano locomotor (excepto en los humanos adultos) y b) como herramienta de manipulación de objetos (Lewis, 1977). Se sabe que una gran diversidad de primates manipula objetos, pero en la actualidad solamente el humano lo hace con gran destreza (Marzke, 1997; Almécija *et al*., 2015). En el registro fósil se tienen evidencias de que antes de la existencia de los australopitecinos, las manos de *Orrorin tungenensis* tenían la capacidad de ser precisas, aunque no tanto como las de los humanos modernos, siendo este probablemente el inicio de la mano hábil (Almécija *et al*., 2010; Almécija *et al*., 2015).

3) Bipedismo: esta característica significa la cualidad de desplazar el centro de gravedad, provocando la pérdida del equilibrio y recuperándolo secuencialmente por acción de las patas traseras. En los humanos el bipedismo es obligado (i.e. la postura bípeda es el único modo de desplazarse sobre sus patas), aunque otros animales se han adaptado en este sistema de locomoción (ej. aves).

Un aspecto que se debe considerar es que, aunque existan fósiles de homínidos primitivos probablemente bípedos facultativos (i.e. la postura bípeda es usada solo en determinadas circunstancias), no se sabe con certeza cuál era el modo de locomoción previo al bipedismo. Para que el bipedismo ocurra en el humano, este presenta las siguientes adaptaciones: a) en el cráneo, el foramen magnum se sitúa en la parte inferior, cerca del esfenoides, el cual se encuentra comprimido antero-posteriormente, permitiendo que la columna vertebral esté alineada con el eje sagital del cuerpo; b) la columna vertebral tiene forma de "S", lo cual reubica el centro de gravedad cerca

de las caderas; c) la pelvis es, en su parte superior, corta y ancha, el ilion se encuentra medio-lateralmente expandido y la articulación sacro-ilíaca se encuentra atrás, en comparación con individuos cuadrúpedos. También posee una protuberancia en el borde interior del hueso de la cadera, donde se anclan los músculos del glúteo, y el acetábulo está más cercano del sacro y del ilion, dando mayor equilibrio y evitando el balanceo lateral del torso; d) los fémures se inclinan hacia el plano sagital del cuerpo, poniendo más cerca las rodillas, esto ocurre para compensar la separación provocada por la ampliación de la cadera, y e) el pie tiene todos los dígitos alineados y direccionados hacia el frente del cuerpo, en donde el dígito I proporciona el punto de apoyo principal para el impulso originado desde el calcáneo (Lovejoy, 1988; Thorpe *et al*., 2007).

Se ha considerado al bipedismo obligado como una característica del género *Homo* (Wood, 1996), pero algunas discusiones sobre el material fósil de australopitecinos mantienen la idea de que esta adaptación pudiera haber surgido en géneros más antiguos (Stern y Susman, 1983; Aiello y Dean, 1996; Ward, 2002). El bipedismo en los Hominina, que comúnmente se cree que se originó de ancestros cuadrúpedos terrestres, pudo haber surgido como una ventaja adaptativa que permitió un mejor desplazamiento entre las ramas flexibles de los árboles. El bipedismo de los humanos es una readaptación de un comportamiento en la locomoción, que se ha retenido de los ancestros que se tienen en común con los grandes simios.

O. tugenensis tiene características de un animal bípedo en su fémur, mientras que las falanges de las manos son parecidas a las de un animal arbóreo (Senut *et al*., 2001). El bipedismo, como se describió antes, probablemente tiene su inicio cerca de *Au. afarensis* (Johanson y Edey, 1981). Esto se evidencia en la dinámica de las huellas fosilizadas encontradas en Laetoli, Tanzania.

Se han propuesto algunas hipótesis para explicar por qué surgió el bipedismo en los homínidos: a) acarreamiento de herramientas, alimentos o crías; b) influencias ecológicas; c) cambio en la postura que le permite obtener recursos alimenticios; d) mayor eficiencia energética; e) exhibición de los órganos reproductivos o; f) por asociación a ambientes acuáticos (Hardy, 1960; Morris, 1967; Lovejoy, 1988, 2009; Stanford *et al*., 2011). De todas estas hipótesis, la menos aceptada es la última.

4) Reducción de los caninos: en los Hominina, los caninos superiores presentan una longitud similar a la del resto de la dentadura. Esto no ocurre en el resto de los simios. Esta condición es llamada "feminización de los caninos". Esta reducción es atribuida a la selección de una apariencia menos agresiva, en un entorno social que va creciendo en complejidad (Lovejoy, 2009).

5) Reducción del vello corporal: esta es una de las adaptaciones más evidentes pero a la vez menos mencionadas en evolución humana. Hasta el momento no hay evidencias que indiquen cuándo comenzó la reducción del vello corporal. De esta condición se han elaborado dos hipótesis principales: a) reducción del vello corporal que permite la exhibición de los órganos genitales y la piel (Morris, 1967); y b) por factores hidrodinámicos ante una probable dependencia a una vida acuática (Morgan, 2011).

Se debe considerar que las características antes expuestas no son las únicas existentes, pero sí pudieran ser las más determinantes. Estas deben ser consideras en conjunto para poder tomarlas en cuenta en la definición del humano moderno, ya que han surgido en puntos diferentes de la historia evolutiva del linaje que dio origen al *H. sapiens*. En la siguiente sección se narran brevemente los momentos del surgimiento de algunas de estas características.

Desarrollo y migración humana

La historia evolutiva de los humanos comienza con la divergencia de los Hominina, el linaje evolutivo que dio origen a los humanos modernos (Mann y Weiss, 1996) del resto del clado de los homínidos, entre 8,0 a 5,0 Ma atrás (Wood y Richmond, 2000). Hasta la fecha, el registro fósil más antiguo está en la República del Chad con *Sahelanthropus tchandensis* (Toumaï), de hace ~7,0 Ma. Este corresponde a un primate bípedo y con los caninos feminizados (Lebatard *et al*., 2008). Un segundo fósil enmarcado en este contexto aparece en Tugen Hills, Kenia, y está datado entre 6,0 y 5,7 Ma atrás. El fósil clasificado como *Orrorin tugenensis* da señales del bipedis-

mo y posee características que sugieren que su mano era hábil (Sawadaa *et al*., 2002). El linaje se vuelve confuso con el hallazgo en Afar, Etiopía, de *Ardipithecus ramidus*, un fósil datado en 4,4 Ma atrás, el cual tiene características de un animal bípedo facultativo, con dientes feminizados, pero en el pie, el pulgar es divergente, similar a los chimpancés y gorilas. La relación de este fósil en el linaje humano es discutida por White *et al*. (2009), principalmente porque podría ser parte de un linaje paralelo al género *Homo* y sus ancestros, ya que se han encontrado restos de un pie similar y contemporáneo con otros homínidos que presentan los dígitos del pie alineados (como en el humano actual) (ver Haile-Selassie *et al*., 2012).

El siguiente registro pudiera estar más involucrado con el surgimiento del género *Homo* que otros fósiles: *Australopithecus afarensis* fue llamado, en su momento, el eslabón perdido. Johanson *et al*. (1982) describen al fósil A.L. 288-1 (Lucy), en Hadar, Etiopía, como un animal bípedo obligado, con proporciones muy parecidas al *H. sapiens*, aunque con un cerebro más pequeño y un rostro más proyectado. La caja torácica tiene forma de campana, a diferencia de las del *H. sapiens* que es en forma de "barril" (Cameron, 2004). La mano es muy parecida a la humana actual, pero en menor talla (Alba *et al*., 2003). *Au. afarensis* no llega a ser un humano y lo mismo ocurre con *Au. africanus,* un homínido que habitó Suráfrica entre 3,5 y 2,0 Ma atrás, similar a los australopitecinos antecesores, pero con el cerebro ligeramente más grande (Dart, 1925; Carlson *et al*., 2011). El siguiente fósil pudiera ser una especie de transición entre los géneros *Australopithecus* y *Homo*; *Au. sediba*, encontrado en Malapa, Suráfrica, datado en 1,9 Ma, presenta todas las características propias de un australopitecino, pero el rostro es menos proyectado, las manos son proporcionalmente similares a las de *Homo*, lo que da lugar a la hipótesis de que esta especie fue una elaboradora temprana de herramientas (Kivell *et al*., 2011; Pickering *et al*., 2011).

El origen del género *Homo* no es claro, pero en Etiopía se han encontrado restos asociados a él en la Formación Hadar, de hace 2,3 Ma, al igual que antiguas herramientas en Gona, de hace 2,6 Ma (Gibbons, 2015). Es probable que el fabricante de estas herramientas haya sido *H. habilis*, un humano fósil con rasgos bípedos, cerebro más desarrollado y rostro menos proyectado que los australopitecinos. Otros restos de *H. habilis* también

han sido encontrados en Kenia y Tanzania (Kimbel *et al*., 1996). En Etiopía y Kenia también se han encontrado restos de *H. ergaster*, un fósil relacionado con *H. habilis* de hace 1,5 a 1,8 Ma, muy similar al *H. sapiens*, pero con un cerebro menor y un torus supraorbitario muy desarrollado (como sus antecesores) (Aiello y Dean, 1996).

H. sapiens es la última especie viviente de este género, pero el registro más antiguo reportado para la fecha es de hace ~195.000 años en Kibish, Etiopía (McDougall *et al*., 2005) (figura 2, África). Aunque, probablemente, esta especie se originó en África oriental, se dispersó por gran parte del continente hasta que cruzó a Asia por Egipto entre 50.000 a 60.000 años atrás. Posteriormente recorrió y ocupó Asia entre 35.000 y 40.000 años atrás (figura 2, Asia), donde se ha sugerido que sus procesos evolutivos están íntimamente relacionados con el contacto con otros *Homo* que ya se encontraban ocupando ese continente desde hacía más de 430.000 años; *H. neanderthalensis* (Currata y Excoddie, 2011; Arsuaga *et al*., 2014).

La llegada a Norteamérica de los humanos modernos es probable que haya ocurrido hace aproximadamente 15.000 años. La ruta con mayor soporte científico es por el estrecho de Bering (Henn *et al*., 2012), durante la última gran glaciación (figura 2, Norteamérica).

Debido a las diferencias anatómicas que hay entre los paleoamericanos (primeros *H. sapiens* en América) y los nativos americanos (aborígenes oriundos de América), se ha postulado que la colonización de este continente ocurrió por diversos pulsos migratorios de humanos. A pesar de esto, los restos casi completos de una adolescente que fueron encontrados en Yucatán, México, datados entre 13.000 a 12.000 años de antigüedad, siendo el registro más antiguo de *H. sapiens* para Norteamérica, indican (por medio de un análisis de ADNm) que las diferencias entre los paleoamericanos y los nativos americanos se deben a procesos evolutivos *in situ* y no por orígenes distintos (Chatters *et al*., 2014).

La llegada a Suramérica

No se han encontrado evidencias sólidas sobre la ruta migratoria que siguió el *Homo sapiens* para ingresar a Suramérica. Una hipótesis sugiere

que siguieron la misma ruta de la fauna emigrante norteamericana (carnívoros euterios, pecaríes, camélidos, ciervos, équidos, tapires, mastodontes, algunos roedores y conejos) durante el Gran Intercambio Biótico de las Américas (GABI por sus siglas en inglés) (Marshall, 1982) (figura 2). Otra hipótesis fue propuesta por el Rivet (1980), quien planteó la hipótesis de un poblamiento americano por el océano Pacífico desde las Melanesias y Polinesias. Sin embargo, esta hipótesis ha sido puesta en duda por la dirección de las corrientes oceánicas (América → Polinesia) (figura 2), y porque no hay una relación directa entre los haplogrupos mitocondriales humanos oceánicos y los suramericanos. Por el contrario, los haplogrupos mitocondriales asiáticos sí guardan relación con los haplogrupos norteamericanos y suramericanos (Pérez, 2011).

Debido a un registro fósil discontinuo, no es posible relacionar directamente la presencia de humanos modernos en Suramérica con la ruta migratoria de Norteamérica. Los registros más antiguos de humanos en este continente son siempre posteriores al inicio GABI. Pedra Furada, en Brasil, pudiera ser el yacimiento más antiguo, con una datación de 70.000 años atrás, sin embargo su registro es aún controversial (Guidon, 1989; Lahaye *et al*., 2013). Recientemente Fariña *et al*. (2013) dan la hipótesis de una interacción entre un perezoso gigante *Lestodon* y los humanos en un yacimiento datado para hace 30.000 años en Uruguay. Por ahora, los registros de suramericanos de fósiles humanos con evidencias sólidas están datados para 12.500 y 20.000 años atrás, para Monte Verde I y Monte Verde II, respectivamente, en Chile (Meltzer, 1997) (figura 2, Suramérica).

La presencia de un yacimiento considerado como el más antiguo no significa que la llegada al continente pudiera ser esa. Si fuera el caso, el yacimiento de Taima-Taima (entre 16.000 a 15.000 años atrás) en Venezuela y El Abra de Rockshelter (entre 12.860 a 12.190 años atrás) en Colombia está en la entrada de Suramérica en el contexto del GABI (Bryan, 1973). De validarse la ruta migratoria que cruza Panamá, estos yacimientos, las exploraciones en estos yacimientos pudieran dar los indicios de las rutas migratorias que siguió el *Homo sapiens* prehispánico dentro de Suramérica.

En conclusión, aunque se desconozca la ruta migratoria y la fecha exacta para la llegada del *Homo sapiens* a Suramérica, sí se conoce que, al momento de ingresar a este continente, el mismo estaba sufriendo un proceso climático y biogeográfico de enormes proporciones (i.e. GABI). La presencia de esta especie antes de la colonización hispánica es la consecuencia de una gran capacidad de adaptación a un entorno hostil y heterogéneo como lo era el Neotrópico en términos ecológicos (ver Barsnosky *et al*., 2010). Esta adaptabilidad queda definida por las características que lo definen, que es difícilmente evidenciada en los vertebrados modernos.

La llegada y supervivencia del primate humano al continente suramericano da evidencias de que, desde su primer registro en África hasta los restos encontrados en Monte Verde, Chile, la especie ha variado muy poco en términos de especiación. Las pocas variaciones que se evidencian pudieran ser atribuidas a ecotipos (razas) que han surgido por la adaptación rápida a un gradiente de presiones selectivas, debido a variaciones de los ambientes en la ruta migratoria seguida.

Agradecimientos

Mi especial agradecimiento al Dr. Bernardo Urbani, del Centro de Antropología del IVIC, por considerar mi trabajo e ideas sobre evolución humana para el enriquecimiento de esta obra. Mi más sincero agradecimiento a la M.Sc. Yudith Ramoni Perazzi, a la Lic. Joany Mariño, a la Lic. María Daniela Mendoza Benavides y a la M.Sc. Onil Ballestas por sus correcciones y sugerencias sobre el manuscrito final.

Referencias

AIELLO, L. y Dean, C. (1996). *An introduction to human evolutionary anatomy*. Academic Press. San Diego, EE. UU.

AIELLO, L. y Dunbar, R. I. M. (1993). "Neocortex size, group size, and the evolution of language". *Current Antropology*, 34: 184-193.

ALBA, D. M.; Moyà-Solà, S. y Köhler, M. (2003). "Morphological affinities of the *Australopithecus afarensis* hand on the basis of manual

proportions and relative thumb length". *Journal of Human Evolution*, 44: 225-254.

ALLEN, J. S. (2009). *The lives of the brain, human evolution and the organ of mind*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Reino Unido.

ALMÉCIJA, S.; Moyà-Solà, S. y Alba, D. M. (2010). "Early origin for human-like precision grasping: a comparative study of pollical distal phalanges in fossil hominins". *PLoS ONE*, 5: e11727.

ALMÉCIJA, S.; Wallace, I. J.; Judex, S.; Alba, D. M. y Moyà-Solà, S. (2015). "Comment on 'Human-like hand use in *Australopithecus africanus*'". *Science*, 348: 1101-a.

AMEGHINO, F. (1889). *Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina*. Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina. Imprenta de Pablo E. Coni e Hijos. Buenos Aires, Argentina.

ARSUAGA, J. L. *et al*. (2014). "Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos". *Science*, 344: 1358-1363.

BARNOSKY, A. D. y Lindsey, E. L. (2010). "Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change". *Quaternary International*, 217: 10-29.

BRYAN, A. L. (1973). "Paleoenvironments and cultural diversity in Late Pleistocene South America". *Quaternary Research*, 3: 237e256.

CAMERON, D. W. (2004). *Hominid: adaptations and extinctions*. University of New South Wales Press Ltd. Sydney, Australia.

CARLSON, K. J. *et al*. (2011). "The endocast of MH1 *Australopithecus sediba*". *Science*, 333: 1402-1407.

CHATTERS, J. C. *et al*. (2014). "Late Pleistocene human skeleton and mtDNA link paleoamericans and modern native americans". *Science*, 344: 750-754.

CURRATA, M. y Excoffierb, L. (2011). "Strong reproductive isolation between humans and neanderthals inferred from observed patterns of introgression". *PNAS*, 37: 15129-15134.

DART, R. A. (1926). "*Australopithecus africanus*: the man-ape of South Africa". *Nature*, 115: 195-199.

DE MORTILLET, G. (1885). "Le prehistorique"; p.104, a.

DILLEHAY, T. D. (1999). "The late Pleistocene cultures of South America". *Evolutionary Anthropology*, 7: 206-216.

FARIÑA, R. A.; Tambusso, P. S.; Varela, L.; Czerwonogora, A.; Di Giacomo, M.; Musso, M.; Bracco, R. y Gascue, A. (2014). Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: a fossil-rich 30-ka-old megafaunal locality with cut-marked bones. *Proceedings of The Royal Society B*, 281: 2013-2211.

FLEAGE, J. G. (1999). *Primate adaptation and evolution*. 2º ed. Academic Press. San Diego, EE. UU.

GAUDRY, A. (1878). "Les enchainements du monde animal". *Mammifères tertiaires*, p. 240, a.

GIBBONS, A. (2015). "Deep roots for the genus *Homo*". *Science*, 347: 1056-1057.

GOEBEL, T.; Waters, M. R. y O'Rourke, D. H. (2008). "The late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas". *Science*, 319: 1497-1502.

GUIDON, N. (1989). "On stratigraphy and chronology at Pedra Furada". *Current Anthropology*, 30: 641e642.

HAILE-SELASSIE, Y. *et al*. (2012). "New hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations". *Nature*, 483: 565-570.

HARDY, A. (1960). "Was man more aquatic in the past?". *The New Scientist*, 7: 642-645.

HENN, B. M.; Cavalli-Sforza, L. L. y Feldman, M. W. (2012). "The great human expansion". *PNAS*, 109: 17758-17764.

HOLLOWAY, R.; Broadfield, D. C. y Yuan, M. S. (2004). *The human fossil record, brain endocasts: the paleoneurological evidence*. John Wiley and Sons. Nueva Jersey, EE. UU.

WORLD POPULATION DATA SHEET (2013). A PRB interactive map. (2013). Disponible en: http://www.prb.org/. (Consulta: 16 de abril 2014).

JOHANSON, D. C. *et al*. (1982). "Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar formation, Ethiopia". *American Journal of Physical Anthropology*, 57: 403-451.

JOHANSON, D. C. y Edey, M. (1981). *Lucy, the beginnigs of humankind*. A Touchstone Book. Nueva York, EE. UU.

KIMBEL, W. H.; Walter, R. C.; Johanson, D. C. *et al*. (1996). "Late Pliocene *Homo* and oldowan tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia". *Journal of Human Evolution*, 31: 549-561.

KIVELL, T. L. *et al*. (2011). "*Australopithecus sediba* hand demonstrates mosaic evolution of locomotor and manipulative abilities". *Science*, 333: 1411-1417.

LAHAYE, C. *et al*. (2013). "Human occupation in South America by 20,000 BC: the Toca da Tira Peia site, Piaui, Brazil". *Journal of Archaeological Science*, 40: 2840-2847.

LEBATARD, A-E. *et al*. (2008). "Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominids from Chad". *PNAS*, 105: 3226-3231.

LEWIN, R. (2005). *Human evolution, an illustrated introduction*. 5º ed. Blackwell Publishing Ltd. Malden, EE. UU.

LEWIS, O. J. (1977). "Joint remodeling and the evolution of the human hand". *Journal of Anatomy*, 123: 157-201.

LOVEJOY, O. (1981). "The origin of man". *Science*, 211: 341-350.

———— (1988). "Evolution of human walking". *Scientific American*, 259: 82-89.

———— (2009). "Reexamining human origins in light of *Ardipithecus ramidus*". *Science*, 326: 74.

MARSHALL, L. G.; Webb, D.S.; Sepkoski, J. Jr. y Raup, M. D. (1982). "Mammalian evolution and the great american interchange". *Science*, 215: 1351-1357.

MARZKE, M. W. (1997). "Precision grips, hand morphology, and tools". *American Journal of Physical Anthropology*, 102: 91-110.

MCDOUGALL, I.; Brown, F. H. y Fleagle, G. (2005). "Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia". *Nature*, 433: 733-736.

MELTZER, D. J. (1997). "Monte Verde and the Pleistocene peopling of the americas". *Science*, 5313: 754-755.

MORGAN, E. (2011). *The aquatic ape hypothesis*. Souvenir Press. Londres, Reino Unido.

MORRIS, D. (1967). *The naked ape*. Dell Publishing. Nueva York, EE. UU.

OSORIO, D. y Vorobyev, M. (1996). "Colour vision as an adaptation to frugivory in primates". *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 593-599.

PAULA COUTO, J. C. (1979). *Tratado de paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias. Río de Janeiro, Brasil.

PERELMAN, P.; Johnson W. E. y Roos, C. *et al*. (2011). "A molecular phylogeny of living primates". *PloS Genet*, 7: e1001342. (doi:10.1371/journal.pgen.1001342). .

PÉREZ, S. I. (2011). "Poblamiento humano, diferenciación ecológica y diversificación fenotípica en América". *Runa*, 32: 83-104.

PICKERING, R.; Dirks, P. G. M. y Jinnah, Z. *et al*. (2011). "*Australopithecus sediba* at 1.977 Ma and implications for the origins of the genus *Homo*". *Science*, 333: 1421-1423.

RIVET, P. (1908). "La race de la Lagoa Santa chez les populations precolombiennes de I'equateur". *Bulletins et Memoires, Societe d'Anthropologie de Paris*, 9: 209-271.

SALGADO, L. y Azar, P. F. (1998). "Evolución y desarrollo en el pensamiento de Florentino Ameghino". *Saber y Tiempo*, 5: 33-48.

SAWADAA, Y. *et al*. (2002). "The age of *Orrorin tugenensis*, an early hominid from the Tugen Hills, Kenya". *Comptes Rendus Palevol*, 1: 293-303.

SENUT, B. *et al*. (2001). "First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya)". *Earth and Planetary Science*, 332: 137-144.

STANFORD, C.; Allen, J. y Antón, S. C. (2011). *Biological anthropology: the natural history of humankind*. 3º ed. Pearson Prentice Hall. Nueva Jersey, EE. UU.

STERN Jr., J. T. y Susman, R. L. (1983). "The locomotors anatomy of *Australopithecus afarensis*". *American Journal of Physical Anthropology*, 60: 279-317.

TEJEDOR, M. F. (1998). "Origen y evolución de los Platyrrhini (primates: Anthropoidea), con especial referencia a los registros de Argentina". *Estudios Geológicos*, 54: 249-271.

THORPE, S.; Holder, R. y Crompton, R. (2007). "Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches". *Science*, 316: 1328-1331.

WARD, C. V. (2002). "Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: where do we stand?". *Yearbook of Physical Anthropology*, 45: 185-215.

WHITE, T. D. *et al*. (2009). "*Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids". *Science*, 326: 64-86.

WOOD, B. (1996). "Origin and evolution of the genus *Homo*". En: *Contemporary issues in human evolution.* (Meikle, W. E.; Howell, F. C. y Jablonski, N. G., eds.). California Academy of Sciences. California, EE. UU.

WOOD, B. y Richmond, B. (2000). "Human evolution: taxonomy and paleobiology". *Journal of Anatomy*, 196: 19-60.

Figuras

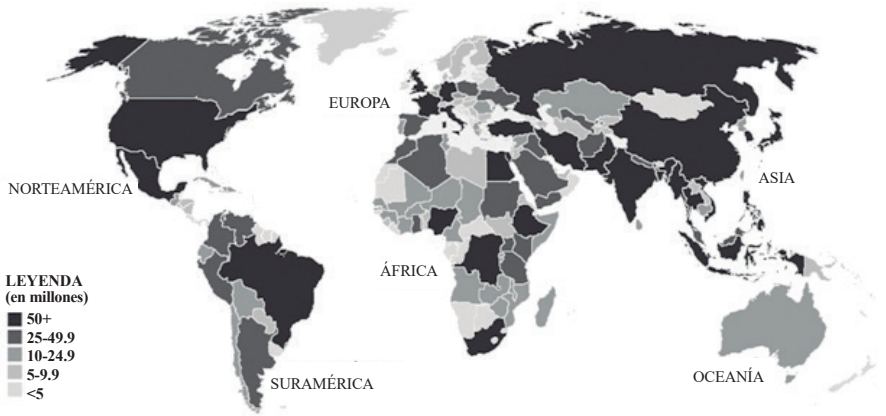


Figura 1. Distribución de la población humana total para el año 2013. En el mapa, el humano (*Homo sapiens*) tiene una distribución cosmopolita a excepción de las zonas polares. Aunque no se muestran, estas también están ocupadas. Tomado y modificado del Inform Empower Advance de Population Reference Bureau (2013).

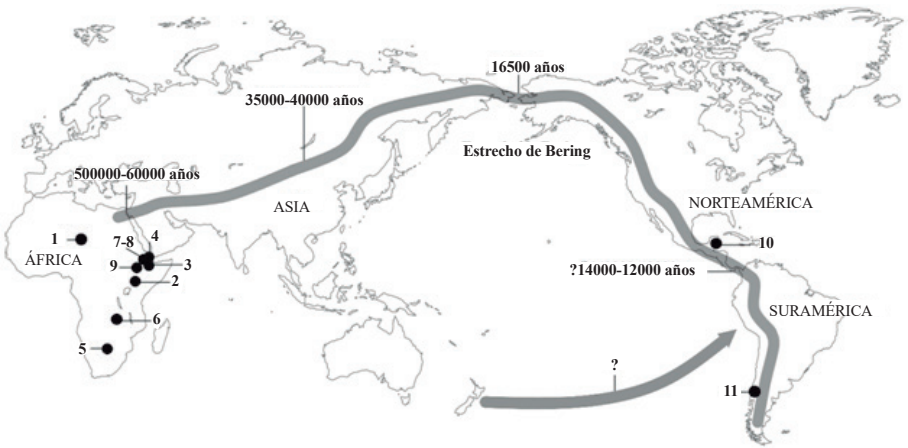


Figura 2. Registro de algunos fósiles implicados en el linaje humano (puntos negros), y posterior expansión humana (*Homo sapiens*) hacia Suramérica (línea continua gris). 1) *Sahelanthropus tchandensis*; 2) *Orrorin tugenensis*; 3) *Ardipithecus ramidus*; 4) *Australopithecus afarensis*; 5) *Au. africanus*; 6) *Au. sediba*; 7) *Hom*o sp. (probable *H. habilis*); 8) *H. ergaster*; 9) *H. sapiens* (africano); 10) *H. sapiens* (norteamericano); 11) *H. sapiens* (suramericano). Los signos de interrogación señalan las hipótesis de rutas más discutidas para la entrada del *H. sapiens* a Suramérica. No se incluye la totalidad de registros para cada especie, solo se muestran los primeros reportes o los más antiguos para cada especie.

Damián Ruiz-Ramoni
Laboratorio de Paleontología, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / drramoni@gmail.com.

Ruiz-Ramoni, D. (2019). Historia evolutiva de los catarrinos que llegaron a Suramérica. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 375-395.

Reimpresiones históricas para la primatología contemporánea en Venezuela

El *Boletín Informativo de la Sociedad Venezolana de Primatología*: Una sinopsis

Bernardo Urbani
Natalia Ceballos-Mago

Fundada la Sociedad Venezolana de Primatología (SVP), el 27 de octubre de 1987, se nombra su primera junta directiva presidida por la Dra. Roberta Bodini. Como se indica en el primer número del boletín informativo de la SVP de junio de 1988, los objetivos de esta sociedad eran aglutinar a los venezolanos interesados en el estudio de primates y apoyar iniciativas para la protección de los primates del país. A los efectos, como se desprende de esta primera publicación, la SVP anuncia su fundación a otras sociedades afines del mundo e instituciones del país. Igualmente, en este boletín se indican los proyectos primatológicos a realizarse en Venezuela. Además, se presentan noticias del Congreso Mundial de Primatología en Brasilia en 1988, la fundación de la Sociedad Francófona de Primatología, la descripción de una nueva especie de lémur y los recientes estudios de muriquis en Brasil. En este primer número se imprime lo que pudiera considerarse un hito de la primatología venezolana: los resúmenes del primer simposio venezolano de primatología llevado a cabo en el marco de la 37ava Convención Anual de la Asociación Venezolana para el Avance de la Ciencia (AsoVAC), que se realizó en 1987. En él se presentaron seis estudios, dos de ellos sobre morfología de primates del Amazonas venezolano; un reconocimiento de primates en la región del Yapacana, al sur del estado Amazonas; otro sobre sociabilidad de monos capuchinos en un zoológico de Caracas; uno que trata de la recolección de primates de la región de Barlovento, y un estudio preliminar del comportamiento de *Chiropotes*.

En diciembre de 1988, se publica el segundo número del boletín informativo de la SVP. Lo primero en anunciarse es el XII Congreso Internacional de Primatología y el I Congreso Latinoamericano de Primatología en Brasilia, este último llevado a cabo el 23 y 24 de julio de 1988. Indica que este congreso permitió vincular a primatólogos de la región y hace notar que casi la mitad de los simposios del mayor evento primatológico mundial (el Congreso Internacional de Primatología) fueron sobre monos neotropicales. En este boletín también se comunica el proyecto "Ecología de Guayana" que dirigió Warren Kinzey en Guri, en el estado Bolívar, noticias desde Brasil y la promoción del próximo XIII Congreso Internacional de Primatología en Japón. Al final, como motivo central de esta publicación, se presenta la nominación como miembro honorario de la SVP a Philip Hershkovitz. Luego de ello, reimprimen la biografía de este notable taxónomo de primates neotropicales, publicada por Bruce Patterson en *Fieldiana Zoology*.

En 1989, en el boletín informativo de la SVP, se sugiere la necesidad de formación de un Centro de Primatología en Venezuela. Allí la profesora Bodini conmina a formar a nuevas generaciones de primatólogos venezolanos, "ya que realmente de ellos dependerá la Primatología en el País". Este, el que será el último número del boletín, anuncia el aval de la SVP para la investigación y publicación de una bibliografía de primates de Venezuela y de la posible impresión de un primer afiche de la SVP con la primera fotografía de un mono de Margarita, además de noticias de la Sociedad Brasileña de Primatología y la adjudicación de financiamiento por parte de la WWF para un proyecto de campo con *Sapajus apella margaritae*. Concluye notificando un curso de biología de la conservación y la solicitud a la Junta Directiva de AsoVAC para la incorporación de una Sesión de Primates en la próxima 39ava Convención Anual de AsoVAC en la Universidad Central de Venezuela. La última línea del boletín llama a los socios a pagar sus cuotas.

En conclusión, es notable cómo el Boletín Informativo de la SVP proporciona información que auguraba una intensa y motivante actividad por parte de primatólogos venezolanos. Esta publicación, a su vez, se adelanta al tiempo al indicar prioridades y mostrar la necesidad de una relación entre primatológos de Latinoamérica. Los objetivos fundacionales de la SVP siguen vigentes y sirven como recordatorio de los retos de la primatología en la Venezuela contemporánea. Y es por ello que esperamos que este libro sea un nuevo primer paso para concretar la vinculación de todos aquellos interesados en el estudio de primates de Venezuela.

Agradecimientos

A Carmen Ferreira y Gerardo Cordero† por apoyarnos en la idea de reimprimir el boletín informativo de la SVP. Al Prof. Cordero le agradecemos el préstamo de su impecable colección del boletín para su reproducción.

Boletín Informativo de la Sociedad Venezolana de Primatología, N° I. Junio de 1988.

SOCIEDAD VENEZOLANA DE PRIMATOLOGIA
BOLETIN INFORMATIVO N°I
Junio de 1988

EDITORIAL

Es conocido por todos que en Venezuela existen Instituciones Gubernamentales que tienen el objetivo y hacen lo posible para cumplirlo, conservar y preservar los recursos naturales renovables a través de la creación de Parques Nacionales,Reservas y Refugios. Estos mismos organismos no pueden abarcar a cabalidad todos los objetivos planteados en su misma política ambiental y en particular la conservación de las especies en su habitat natural.

Aunado a lo anterior debemos considerar el desarrollo de diversas áreas del País ya sea con fines urbanístico, industrial o turístico que han provocado la reducción y en caso extremo la destrucción de habitat naturales con la subsecuente modificación de sus recursos faunísticos y florísticos.

Estos desarrollos superan las más altas finalidades de las políticas ambientales reflejándose en desmedro de las condiciones naturales apropiadas para la fauna.Surge así la necesidad de la aparición de organismosno gubernamentales que pueda dar señales de vigilancia y alarma evaluando las áreas y los recursos en ellas presentes antes de la intervención humana.

Para nosotros es sorprendente que si bien se hayan hecho varios estudios de impacto ambiental para diferentes regiones del país en ellos se ha tomado en cuenta muy escasamente las variaciones en las poblaciones de primates, cuando es bien conocido que estos animales son el primer y mejor indicador de la destrucción de los bosques.

Conscientes que el desconocimiento casi completo sobre los primates venezolanos, sobre su importancia como indicadores de impacto ambiental y el enorme potencial de estudio e investigación que representan, un grupo de investigadores preocupados por una serie de inquietudes que se sucedían alrededor de nuestras Universidades e Instituciones cientificas decidieron fundar la Sociedad Venezolana de Primatología por dos razones principales de:

- Aglutinar todo un conjunto,siempre más numeroso,de personas interesadas en los primates que se encontraban dispersas sin que ningún vínculo las uniera;
- el segundo, pero quizás el más importante, servir de apoyo crítico a una serie de eventos que están sucediendo en el país y para los cuales se deben tomar en cuenta las previsiones necesarias para no encontrarnos con un peligroso decremento de las poblaciones faunísticass y, para nosotros, especialmente las de primates, ya que como ya indicamos es conocida su fragilidad a los cambios del uso de la tierra bien sea por el gran desarrollo turístico al Norte del País, por la agricultura y ganadería en los llanos, y por el auge de las industrias básicas mineras y forestales al Sur.

Junta Directiva

En Asamblea Ordinaria del 27 de Octubre de 1987, se eligió la **primera Junta Directiva** de la **Sociedad Venezolana de Primatología** (S.V.P) para el bienio 1987-1989; quedando conformada por:

Presidente	Dr.Roberta Bodini
Vice-Presidente	Dr.Ernesto Candela
Secretario	Carmen Ferreira
Vice-Secretario	Ricardo Ottocento
Tesorero	Lourdes Levy
Primer Vocal	Alonso Toro
(Suplente)	Marisol Aguilera
Segundo Vocal	Julio Cerda
(Suplente)	Patricia Marcano
Tercer Vocal	Salvador Boher
(Suplente)	Anna De Luca

Dirección de la Sociedad

La SVP estará por éste bienio 1987-1989, adscrita al Instituto de Zoología Tropical (IZT) y su dirección será:
" Instituto de Zoología Tropical (IZT). Apto.47058-Los Chaguaramos. Caracas 1041-A, Venezuela."

Legalización de la Sociedad

El día 10 de Febrero de 1988 se procedió a registrar los Estatutos y el Acta Constitutiva de la SVP en el Registro Mercantil bajo el N°46 del Tomo 11 de 1988.

Proyectos de Investigación

La S.V.P. está interesada en asesorar y/o dirigir proyectos en primates. En la actualidad está avalando la solicitud de financiamiento solicitado a la W.W.F. para el proyecto "Evaluación de la presencia de **Cebus apella margaritae** en la isla de Margarita".

Este proyecto está a cargo de la Dr.Roberta Bodini y del Prof.Gerardo Cordero y cuenta con la participación de los Brs.Luis Màrquez y Ricardo Ottocento (todos miembros de la S.V.P.). Este proyecto nos permitirá también iniciar un plan de actividad conjunta con el I.Z.T.-U.C.V. y FUDENA.

La S.V.P. también está interesada en iniciar a la brevedad posible un proyecto en Amazonas (TFA) al Sur del río Ventuari y otro en la zona Occidental del país (Parque Nacional Yacambú y/o Reserva Forestal de Ticoporo). Los investigadores interesados podrán obtener mayor información de la Directiva de la S.V.P.

Presentación de la S.V.P.

Se han dirigido cartas presentando a la Sociedad y su Junta Directiva para los años 87-89.,así como invitando a la inscripción a las siguientes instituciones: Sociedad LatinoAmericana de Primatología (SLAP), American Society for Primatologists (ASP), International Society for Primatologists (ISP), Primate Group, W.W.F.,IVIC.,U.S.B.,FUDENA, ASOVEM, BIOMA, PRO VITA ANIMALIUM, Dirección de Fauna del MARNR, INPARQUES, U.L.A.,L.U.Z.,U.C.,Facultad de Veterinaria (UCV), Parques Zoológicos, Acuarios y afines, Centros de Primatología de : Río de Janeiro, Belem, Manaus, Iquitos.

Sociedad Brasilera de Primatología

La S.B.Pr.,ha invitado a afiliarse como miembro Institucional a la S.V.P.,invitación a la cúal la Junta Directiva ha accedido gustosamente. La S.B.Pr. nos envía información sobre estudios que se están realizando bajo su patrocinio:

-Estación Biológica de Caratinga: comportamiento y vocalización en **Brachyteles arachnoides** por Francisco Dioniso Mendez, trabajo de maestría a presentarse en la Universidad de Sao Paulo. Comportamiento alimentario de **Brachyteles arachnoides** por José Rimoli, U.S.P. Información sobre la estación se pueden solicitar a Eduardo Marcelino Veado, Diretor de Estacao Biologica de Caratinga, Av. Dr. Maninho 93, Santo Antonio do Manhuacu, Caratinga, M.G. Cep. 35325.

-Roberto da Rocha e Silva del Centro Primatológico de Río de Janeiro informó que la hembra de **Brachyteles** rescatada en Carangola, M.G.,el IX de 1987, se ha adoptado muy bien al cautiverio.
-Becas para estudios en Muriquí (**Brachyteles arachnoides**) han sido ofrecidas por el Beloit College, Beloit, Wisconsin. Cep. 53511, U.S.A. At. Dr. Karen B. Strier.
Hasta la fecha se cuenta con tres (3) proyectos presentados por José Rimoli; dos(2) en el Parque Estadual de Carlos Botelho por Sandra Pacagnella y dos (2) en la Reserva Biológica de Nova Lombardia, Espiritu Santo por Luis Paulo de Souza Pinto y Claudia María Rocha Acosta, de la Universidad Federal de Minas Gerais.

Nueva Cuota Anual
En la reunión del 19/1/88, la Junta Directiva analizó el costo de las cuotas de inscripción y la anual, resolviendo modificarlas,llevando a cada una de ellas a 150,00 Bs. ($5).

Información
Nueva especie de lemur (**Lemur aurens**) fué descubierta en la Isla de Madagascar por el Dr.Bernhard Meier de la Universidad de Ruhr, Alemania Occidental. Ref.**Folia Primatologica**48:211-215.(1987).

Nueva Sociedad de Primatología
Societe Francophone de Primatologie (SFDP), Presidente Jean-Jacques Petter. Información: B.L. Deputte, Secretario de la Station Biologic de Paimpont, Universite de Rennes. F-35380 Plelan-le-Grand, France.

XII th. Congreso Internacional de Primatología
Este se realizará en la Ciudad de Brasilia (Brasil) del 24-29/VII/88. LOs interesados podrán solicitar cualquier información adicional a los miembros de la Junta Directiva.

APORTE AL ANALISIS BIOMECANICO DE LA MUSCULATURA ESCAPULAR DEL MONO CAPUCHINO DEL ORINOCO (Chiropotes satanas)(PRIMATES:CEBIDAE). (CONTRIBUTION TO THE ANALYSIS OF THE SCAPULAR MUSCULATURE TO THE ORINOCO CAPUCHINE MONKEY (Chiropotes satanas) (PRIMATES: CEBIDAE). Ferreira,C y R. Bodini. Instituto de Zoología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela.

El objetivo de éste análisis es la aplicación de un método biomecánico en la determinación de las funciones musculares del sistema hueso-muscular del miembro anterior de dicho cébido. Para ello se implementó el método desarrollado por Bodini, (1979) basado en la consideración teórica que las variaciones de las longitudes de las resultantes musculares, cuando la fuerza de contracción es constante, son proporcionales a los Momentos de Rotación. Estas medidas se realizaron sobre un sistema de tres coordenadas (X/Y/Z) establecido tanto sobre el aparato de medición como sobre la articulación glenohumeral, de forma tal, que los ejes de cada sistema se correspondan. El exámen de las funciones permite registrar los acortamientos y alargamientos de las resultantes en relación a las diferentes posiciones de la articulación del hombro, sobre cada uno de los ejes de rotación.
Para comparar las funciones musculares, las variaciones de las longitudes de las resultantes son expresadas en porcentajes de las respectivas medidas en posición inicial (lo). Los resultados nos permiten definir la "función principal" de cada músculo involucrado en la articulación del hombro y agruparlos como sigue:

FLEXORES:Mm.Teres Mayor;Triceps Brachii(caput longum)

EXTENSORES:M. Deltoideus (Pars Acromialis/Spinalis)

ROTADORES EXTERNOS:Mm.Infraspinatus; Teres Minor; Supraspinatus.

ROTADORES INTERNOS:Mm.Coracobrachialis;Subscapularis; Biceps Brachi.

Resumenes de la 37a.Convención anual :268.1987

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DE LOS PRIMATES DEL PARQUE NACIONAL YAPACANA, TERRITORIO FEDERAL AMAZONAS, VENEZUELA (CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF PRIMATE FROM YAPACANA NATIONAL PARK, AMAZON FEDERAL TERRITORY, VENEZUELA).

Cerda,Julio C.V.G.-EDELCA-Instituto de Biomedicina. Apartado 80405. Caracas 1080-A.

El Parque Nacional Yapacana ocupa unas 300.000 Ha. del Territorio Federal Amazonas de Venezuela, siendo sus límites la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, el Caño Yagua y una línea imaginaria que une éste último con la localidad de Carmelitas.

En este trabajo se presentan los resultados preliminares del Inventario de Primates de dicho Parque realizado entre los años 1979-1983.

El objetivo es aportar información sobre la presencia, distribución y comportamiento de los primates observados y capturados en el área en estudio.

Los animales fueron detectados auditiva y visualmente; observados a simple vista y con binoculares. Se tomaron muestras de los mismos; éstas incluyeron pieles, cráneos. estómagos y genitales. Una descripción del habitat se realizó en cada sitio de muestreo.

Las 5 especies identificadas y el número de ejemplares depositados en museos nacionales son los siguientes:

Alouatta seniculus 3, Callicebus torquatus 5, Cebus nigrivittatus 6, Chiropotes satanas 5, Saimiri sciureus 4, Total 23.

Se señalan, además, como especies que posiblemente se encuentran en el Parque Nacional Yapacana las siguientes: Aotus trivirgatus, Ateles belzebuth, Pithecia pithecia.

Finalmente se hacen comentarios etno-zoológicos y conservacionistas.

Proyecto financiado por: Zona 10 y Servicio Nacional de Fauna Silvestre del M.A.R.N.R. y Gobernación Territorio Federal Amazaonas.

Resumenes de la 37a.Convención anual:269.1987

IMPORTANCIA SOCIAL DE LA PAREJA MADRE-INFANTE, EN UNA COLONIA DE MONOS CAPUCHINOS "Cebus nigrivittatus", EN CAUTIVERIO. (SOCIAL IMPORTANCE OF THE MOTHER-INFANT PAIR, IN THE COLONY OF THE CAPUCHIN MONKEYS "Cebus nigrivittatus", IN CAPTIVITY). Levy, L. y Bodini, R. Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.

En las organizaciones sociales de primates, la pareja conformada por la madre y su cría, representa un centro de atracción para los demás miembros de la sociedad, especialmente para los juveniles. El presente trabajo persigue establecer cuales individuos de una colonia de monos capuchinos "Cebus nigrivittatus mantenida en condiciones de cautiverio en el Parque Zoológico El Pinar de Caracas, son los que tienen mayor contacto con los integrantes de la pareja madre-cría, cuantificando y observando la variación en el tiempo, de los patrones conductuales asociados con la interacción. Para el desarrollo del mismo, se utilizaron registros de datos correspondientes a los primeros nueve meses de vida de dos infantes, los cuales fueron obtenidos por medio del muestreo denominado "Subgrupo Focal" en un trabajo previo realizado en dicha colonia durante los meses de Marzo de 1981 y Febrero de 1982. Las variables elegidas fueron el aloaseo (aseo social) y el juego social, que son patrones conductuales que describen parte del intercambio social en grupos de primates no humanos. El análisis fue basado en porcentajes de tiempo de actividad gastado por el individuo en cada patrón en función de la edad del infante, y en pruebas estadísticas. Los primeros resultados apoyan las observaciones cualitativas que se tenían, lo cual sugiere, que efectivamente la pareja madre-cría tiene importancia social.

Resumenes de la 37a.Convención anual:268.1987

NOTAS PRELIMINARES SOBRE EL COMPORTAMIENTO DEL MONO CAPUCHINO DEL ORINOCO Chiropotes satanas chiropotes EN LA REGIÓN DEL EMBALSE GURI, ESTADO BOLIVAR, VENEZUELA.(PRELIMINARY NOTES ON THE BEHAVIOR OF THE ORINOCO CAPUCHIN MONKEY Chiropotes satanas chiropotes IN THE GURI RESERVOIR REGION, BOLIVAR, VENEZUELA).

Alvarez-Cordero, E. Sección de Ecosistemas Acuáticos, Departamento de Estudios Ambientales, EDELCA-Guri.

El inventario Ecológico emprendido por EDELCA en 1982, durante la ampliación final de la Presa Raúl Leoni, produjo un listado de la fauna silvestre presente en unos 9.000 km cuadrados del Bajo Río Caroní. Resultó de singular importancia la presencia del Mono Capuchino del Orinoco en esta región del país, puesto que tiene una distribución predominantemente amazónica y está considerado como uno de los primates menos conocidos por la ciencia.

Inicialmente, durante las prospecciones intensivas del inventario de fauna, se encontró a estos monos en dos sectores de la margen izquierda del Embalse Guri. Al concluir la inundación hasta la Cota 270, se inició el estudio de grupos localizados en las islas y orillas del sector situado hacia el norte del embalse.

Se presentan observaciones sobre el tamaño y composición de los grupos, comportamiento social, relaciones con otros primates, a limitación y descripción de habitats. Los registros incluyen material de museo, fotografías, grabaciones de vocalización y muestras de items alimenticios (frutos).

Se aportan recomendaciones para la conservación de estos interesantes animales en el país.

Resumenes de la 37a.Convención anual:268.1987

NOTAS SOBRE LA BIOLOGIA DE LOS PRIMATES-CEBIDOS DE BARLOVENTO, ESTADO MIRANDA, VENEZUELA. (NOTES ON THE BIOLOGY OF CEBIDAE-PRIMATES OF BARLOVENTO, MIRANDA STATE, VENEZUELA).

Cordero R., Gerardo A. y Boher B., Salvador. Instituto de Zoología Tropical, Fac. Ciencias, U.C.V. Apartado 47058, Caracas 1041-A.

Este trabajo es parte de un estudio de distribución geográfica, composición y diversidad de los mamíferos de Barlovento. Los primates se estudiaron mediante colectas con armas de fuego y registros por observación visual y en colecciones de museo, desde julio 1981 a febrero 1987. Se colectaron 19 ejemplares de araguato (Alouatta seniculus arctoidea) y 17 de mono capuchino o macaco (Cebus nigrivittatus brunneus). Los ejemplares se clasificaron en 5 grupos de edad (orden de erupción, reemplazo y desgaste dental y por la osificación de las suturas craneanas): Infante (650 g), Juvenil, Sub-adulto (Macho: 5350 g), Adulto-Joven (Macho 5940, Hembra: 5600g),y Adulto-Viejo (Macho: 6373.3, Hembra: 5800g) para los araguatos e Infante, Juvenil, Sub-adulto, Adulto-Joven (Macho: 3057.5, Hembra: 1866.7 g) y Adulto-Viejo (Macho: 3600, Hembra: 2000 g) para los macacos. Ambas especies de cébidos son frecuentes y tienen distribució amplia en Barlovento.

Los datos sugieren que la actividad reproductiva del araguato abarca todo el año.

Resumenes de la 37a. Convención anual:268.1987

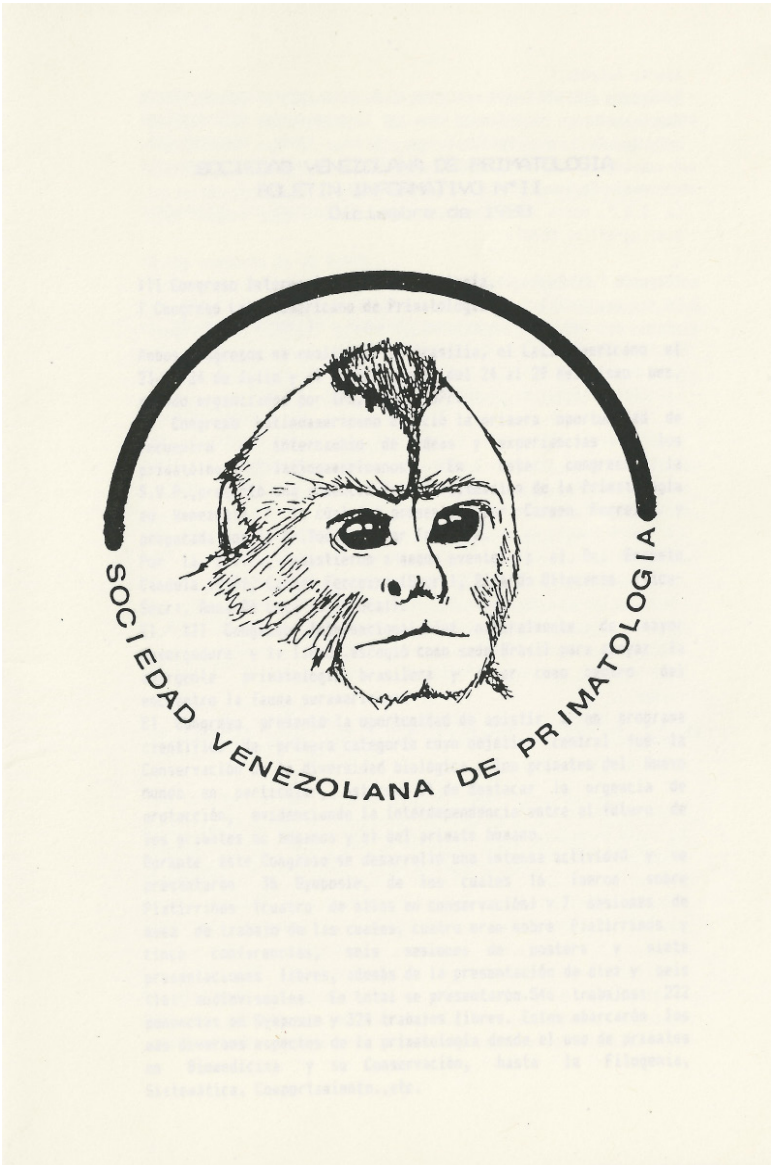
MORFOLOGIA DE LA CAPSULA GLENO-HUMERAL Y DE SU MUSCULATURA INTRINSICA EN CHIROPOTES SATANAS CHIROPOTES.(MORPHOLOGY OF THE GLENO-HUMERAL CAPSULE AND OF THE INTRINSEC MUSCULATURE IN CHIROPOTES SATANAS CHIROPOTES).

Bodini,R. y C.Ferreira.Instituto de Zoología Tropical Facultad de Ciencias.Universidad Central de Venezuela

La cápsula gleno-humeral se describe por primera vez en Chiropotes satanas chiropotes.
La cápsula está reforzada por los tendones de origen o de inserción de los Mm. Biceps Brachii (caput longum), Subscapularis, Supraspinatus, Infraspinatus y Teres minor, los cuales la envuelven. Esta cubre sólo las porciones dorsales y laterales de la articulación, quedando libre en su porción ventral. Los ligamentos presentes son los tres propios de la cápsula(ligamentos superior,medio e inferior)más dos "auxiliares" (ligamentos coracohumeralis y coraco-acromial).
La musculatura intrinsica de la cápsula mantiene y estabiliza la articulación. Estos músculos son: Mm. Infraspinatus, Supraspinatus, Subscapularis, Teres Mayor, Teres Minor, Deltoideus, Coracobrachialis.
Se describe ésta musculatura y se compara con los reportes bibliográficos existente: Ashton y Oxnard (1963) para una descripción general en Primates; Schon (1968) para Alouatta; Bodini, (1981) para Callicebus.
Se analiza la posición morfológica de ésta musculatura en Chiropotes en relación a los otros géneros previamente descritos y en función de su evolución en los cébidos.

Resumenes de la 37a.Convención anual:269.1987

Boletín Informativo de la Sociedad Venezolana de Primatología, N° II. Diciembre de 1988.



SOCIEDAD VENEZOLANA DE PRIMATOLOGIA
BOLETIN INFORMATIVO N°II
Diciembre de 1988

XII Congreso Internacional de Primatología.
I Congreso Latinoamericano de Primatología

Ambos congresos se realizaron en Brasilia, el Latinoamericano el 23 y 24 de Julio y el Internacional del 24 al 29 del mismo mes, siendo organizados por IPS, SLAP, SBPr.

El Congreso Latinoamericano ofreció la primera oportunidad de encuentro e intercambio de ideas y experiencias a los primatólogos latinoamericanos. En este congreso la S.V.P.,presentó una ponencia sobre " Situación de la Primatología en Venezuela " la cúal fué presentada por Carmen Ferreira y preparada por la Dr.Bodini y por Ferreira.

Por la S.V.P., asistieron a ambos eventos : el Dr. Ernesto Candela (V.P), Carmen Ferreira (Secr.), Ricardo Ottocento (Vice-Secr), Anna De Luca (3er vocal).

El XII Congreso Internacional fué naturalmente de mayor envergadura y la I.P.S.,escogió como sede Brasil para apoyar la emergente primatología brasilera y poner como centro del encuentro la fauna suramericana.

El Congreso presentó la oportunidad de asistir a un programa científico de primera categoría cuyo objetivo central fué la Conservación de la diversidad biológica y los primates del Nuevo Mundo en particular, así como el de destacar la urgencia de protección, evidenciando la interdependencia entre el futuro de los primates no humanos y el del primate humano.

Durante éste Congreso se desarrolló una intensa actividad y se presentarón 36 Symposie, de los cuales 16 fueron sobre Platirrinos (cuatro de ellos en conservación) y 7 sesiones de mesa de trabajo de las cuales, cuatro eran sobre Platirrinos y cinco conferencias, seis sesiones de posters y siete presentaciones libres, además de la presentación de diez y seis (16) audiovisuales. En total se presentarón 546 trabajos: 222 ponencias en Symposie y 324 trabajos libres. Estos abarcarón los más diversos aspectos de la primatología desde el uso de primates en Biomedicina y su Conservación, hasta la Filogenia, Sistemática, Comportamiento.,etc.

Alerta Amazónica

En Agosto de 1988 hemos recibido el Boletín Informativo de **Alerta Amazónica** cuyo objetivo es divulgar la producción bibliográfica relacionada con Amazonia en áreas como: Antropología, Arqueología, Botánica, Ecología, Medicina Tropical, Planeamiento regional, Recursos Forestales y Zoología.

La S.V.P. podrá solicitar copias por el Programa de Intercambio Bibliográfico. COMUT.

Proyecto " Ecología en Guayana "

En el mes de Julio de 1988 se ha iniciado un proyecto a mediano plazo en las islas Chiropotes (365 ha) y Pithecia(70 ha)de la Represa del Guri, Edo. Bolívar.

Este proyecto " Ecología en Guayana " tiene el apoyo del Dpto.de Estudios Ambientales de EDELCA y el aval de la S.V.P.

Su objetivo es estudiar la ecología y el comportamiento, especialmente alimentario y locomotor, de los dos pithecinos que habitan las islas y son muy poco conocidos a nivel mundial:**Chiropotes satanas chiropotes** (capuchino del Orinoco) y **Pithecia pithecia** (viuda).

El coordinador del proyecto es el Dr. Warren Kinzey, Jefe del Dpto. de Antropología de la City University of New York, en éste participan la Dr. Marilyn Norconk de la City University, en vocalización y comunicación en **Pithecia**, Suzanne Walker, en estudio comparativo del comportamiento locomotor de **Pithecia** y **Chiropotes**, Wanda Knauss, comportamiento social de **Chiropotes** e Ingo Homburg y Angela Peetz en el comportamiento social en **Pithecia**.

El Dr. Kinzey ofrece financiamiento para tesis de pre- y postgrado que se realicen en las mismas islas en ecología, primatología y botánica.

Proposición de miembro Honorario

La Junta Directiva de la S.V.P. en su reunión del 06/02/88 aprobó proponer el Dr.Philip Hershkovitz, para que sea nombrado Miembro Honorario de la S.V.P. El Dr.P.Hershkovitz es actualmente Emeritus Curator of Mammals del Field Museum de Chicago. Desde más de cincuenta años se ha dedicado a la investigación sobre mamíferos tropicales: origen, evolución, dispersión, clasificación, nomenclatura y sistemática. Si bien su originalidad e independencia en el trabajo ha impactado el ambiente científico, es más conocido por su trabajo en tres tópicos sobre los mamíferos neotropicales, origen, metacromismo

(evolución de la coloración del pelaje por pérdida del pigmento) y monos del Nuevo Mundo. Es exactamente su trabajo sobre Platirrinos que verte básicamente en origen, distribución y sistemática lo que nos hace considerarlo un pilar de la investigación primatológica moderna y nos sugiere su proposición como Miembro Honorario de nuestra Sociedad.

A los miembros de la S.V.P.

Para informar más sobre la biografía y la producción científica de Philip Hershkovitz anexamos fotocopia de : Patterson,B.D.-**A Biographical Sketch of Philip Hershkovitz with a complete scientific bibliography** en Petterson,B.D.and Timm,R.M.(eds). Studies in Neotropical Mammalogy: Essays in Honor of Philip Hershkovitz. **Fieldiana:Zoology** New Series N°39.1987.

Sociedad Brasilera de Primatología

Hemos recibido la publicación de Julio 1988 titulada " Primate field studies in Brasil: a bibliography " elaborada por Aline T. Bernardes, Anthony B. Rylands, Célio M.C.Valle, Ricardo B. Machado, Aldemar F. Coimbra-Filho y Leibe R.B. Fischer.

En esta bibliografía se reportan todas las publicaciones relacionadas con primates de Brasil entre los años 1914 y 1988.

La bibliografía está a disposición de los miembros de la S.V.P. en la sección Fauna Terrestre del Instituto de Zoología Tropical de la U.C.V.

Recordatorio

Se recuerda a los miembros deudores de poner al día su cuenta: años 1987-1988 y 1988-1989.

XII Congress of the International Primatological Society

El XII Congreso Internacional de Primatología se realizará en Nagoya y Kyoto, Japón, del 18 al 24 de Julio de 1980. Se ha dado a cocnocer ya la primera circular informativa.

A Biographical Sketch of Philip Hershkovitz, with a Complete Scientific Bibliography

Bruce D. Patterson

Philip Hershkovitz was born October 12, 1909, in Pittsburgh, Pennsylvania, to Aba Hershkovitz and Bertha Halpern. He was the second of four children and their only son. He attended primary and secondary schools in Pittsburgh, graduating from Schenley High School in February 1927. In 1929 he enrolled at the University of Pittsburgh where he majored in zoology, serving as an Undergraduate Assistant in that department during 1930–1931. Having exhausted Pittsburgh's course offerings in zoology and seeking to pursue a career in mammalogy, he was advised to transfer to another school with an expanded curriculum (Harvard University, University of Michigan, or University of California, Berkeley). In his junior year (1931), he transferred to the University of Michigan at Ann Arbor because of its proximity to his home. There he became an Undergraduate Assistant in the Museum of Zoology, working under the supervision of Professor and Curator Lee R. Dice during 1931–1932. He supplemented the meager earnings of this position with taxidermy jobs, which supported him during the early years of the Great Depression.

His first fieldwork was undertaken during the summer of 1932. He went to the San Marcos region of Texas to collect blind cave salamanders (*Typhlomolge rathbuni*) for Professor Uhlenhuth of the University of Maryland Medical School. Having a principal interest in mammals, he wanted to collect small mammals in areas surrounding the caves, but Dice could spare no traps for him and told him to purchase some in Texas.

While hitchhiking from Ann Arbor to Texas, Hershkovitz stopped to visit friends in Chicago. There, a chance visit to Field Museum of Natural History secured him the traps and supplies he needed and seemingly set the course of his later career. Colin Sanborn, then Curator of Mammals during Wilfred Osgood's tenure as Chief Curator of Zoology (1921–1941), befriended Hershkovitz and loaned him the necessary supplies. As a consequence, the mammals that Hershkovitz collected in Texas that first of many field seasons were deposited in the Field Museum collections. He now maintains that his chance visit to Field Museum in 1932 indelibly fixed that institution as the place at which to pursue his career goals.

Hershkovitz's formal education was delayed by the worsening economic situation during 1933. No longer able to afford tuition, he sought advice on subsistence during the Depression, and was told that Ecuador and Paraguay were undoubtedly the least expensive countries in this hemisphere in which to live. Transportation costs decided the issue, and in 1933 he set sail via the Grace Line from New York to Guayaquil, Ecuador for the whopping sum of $600, one-way.

He stayed in Ecuador until 1937. During this period, he mastered Spanish and learned how to live off the land in the Neotropics. His boots disintegrated after six months' time and thereafter he went barefoot. He assembled a fine collection of Ecuadorean mammals for the Museum of Zoology, University of Michigan, supporting his activities in part by selling horses bought on the Peruvian frontier.

He then returned to the University of Michigan where he again enrolled as an undergraduate, graduating in 1938 with a Bachelor of Science degree. By this time, Dice had moved from the Museum of Zoology to the Laboratory of Vertebrate Genetics, and William H. Burt had assumed the curatorship in the Museum. Hershkovitz spent the years 1938–1941 as a graduate student enrolled at the University of Michigan, working on his Ecua-

dorean collection under Burt's direction. From 1939–1941, he was supported in this work by a Graduate Assistantship. In 1940 he received his Master of Science degree and immediately entered the doctoral program.

Two years before the expected completion of his doctoral program, the Curator of Reptiles and Amphibians at the Museum of Zoology, Helen Gage, told Hershkovitz about the Walter Rathbone Bacon Travelling Scholarship of the United States National Museum. This program was customarily reserved for postdoctoral support, but Mrs. Gage strongly urged him to apply immediately. Thus encouraged, Hershkovitz submitted a brief proposal for work in the Santa Marta region of northern Colombia; his compliance with Mrs. Gage's wishes in this matter was so perfunctory that he failed to include a map of the proposed itinerary. But Remington Kellogg at the National Museum had long wished to obtain a Bacon Scholar for the Mammal Division and asked Hershkovitz to send the omitted material. Much to his surprise, Hershkovitz was awarded the scholarship and left Ann Arbor immediately for Washington. He spent two months there studying the then very poor collection of Neotropical mammals. Afterward he spent two years in Colombia (1941–1943) collecting mammals, other vertebrates, and ectoparasites. The resulting collection was the National Museum's first large and representative Neotropical mammal accession.

In 1943 Hershkovitz's work was interrupted by World War II, and he returned to Ann Arbor to enlist in the Armed Services. He was assigned to the Office of Strategic Services (OSS) and served from 1943–1946 in the European Theater. While serving in France, he met Anne Marie Pierrette, whom he married in 1946. The two returned to the United States, where in 1946 and 1947 he continued his Bacon Scholarship studies of Colombian mammals in Washington. The first of three children (Francine, Michael, and Mark) was born in 1947.

About this time, he was contacted regarding the opening of a curatorial position at Field Museum in Chicago, an opportunity he eagerly hailed for several reasons: (1) The comprehensive collections of Neotropical mammals at Field Museum would be a tremendous resource for what he had already decided would be his life's work; (2) he had the highest regard for W. H. Osgood, who as a principal authority on South American mammals would be a great personal resource on which to draw; (3) the press of family responsibilities made continuation of his graduate studies untenable; and (4) aspirations to a curatorial position had been the *raison d'etre* of his graduate program; a curatorial position made the graduate degree superfluous. Thus he jumped at the offer of employment at Field Museum, knowing full well that it marked the end of his graduate program at Michigan. Like many similar institutions, Michigan had a final year-in-residence degree requirement. Unfortunately, Osgood died in June of 1947, and what might have been a remarkably productive apprenticeship under Osgood never came to pass.

Upon his arrival at Field Museum, Hershkovitz found an uncurated backlog of some four or five years of accessions. Nevertheless, he wasted little time in returning to the field, prompted in part by postwar housing shortages in Chicago. (One can almost hear him now, telling the Museum's Director Clifford Gregg that the nearest affordable housing was in Bogotá!) In 1948 he and his family moved to Colombia where he resumed his inventory of the mammals of that country. He remained in Colombia until the press of curatorial duties and a gently delivered ultimatum from Sanborn finally recalled him to Chicago in 1952.

The collections he made in Colombia, first for the National Museum, then for Field Museum, were to be the heart of all his subsequent research. But unlike others studying the mammal faunas of specific geographical regions, Hershkovitz found it unsatisfying to assess the systematics of Colombian mammals without following them across national boundaries. Studies of a species or species group in Colombia led him to evaluate its context within genera, families, and even orders; and the remarkable diversity of Colombia's mammal fauna led him into most major groups and most Neotropical subregions. In the course of his career, he has published dozens of generic, tribal, and familial revisions, covering all 12 orders of Neotropical mammals. Few spatial and temporal boundaries have withstood the onslaught of his studies of Neotropical mammals. As examples one can point to the cosmopolitan *Catalog of Living Whales* (1966)—after all, most cetaceans do occur in South American waters—and studies of Oligocene and later fossils (1974, 1982).

One senses that the Department of Zoology during Hershkovitz's early years was a stimulating, harmonious one. Chief Curator Karl P. Schmidt took an almost paternal interest in junior staff and served as a confidant on the most personal of matters. In addition to Colin Sanborn, who was most considerate of his junior curator's interests and

talents, Hershkovitz shared mammalogical problems and topics with Dwight Davis, Curator of Anatomy, and Bryan Patterson, Curator of Vertebrate Paleontology. During the early and mid-1950s, Hershkovitz established a vigorous and productive research program and participated in all aspects of departmental affairs.

However, upon Schmidt's retirement in 1957, Austin S. Rand became Chief Curator of Zoology, and neither Rand nor Hershkovitz did much to disguise their antipathy for one another. Over the ensuing years, Hershkovitz increasingly detached himself from museum operations, culminating with Joseph Moore's appointment as Curator of Mammals in 1961, and Hershkovitz's appointment that year to Research Curator. No one before or since has held this title at Field Museum. Hershkovitz formally retired in 1971, although his work has continued unabated as Curator Emeritus. During his career, he assisted countless students in mammal projects, but has served on only a single graduate committee, that of Jack Fooden, now himself a renowned biologist and primate specialist at Field Museum.

Few scientists can claim the independence in research that is indicated in Hershkovitz's bibliography. Of his approximately 300 scientific, popular, and encyclopedia articles, only three represent collaborative efforts. The first, with William P. Harris, an important benefactor of the Museum of Zoology of the University of Michigan, was suggested by Burt in recognition of Harris's interests in squirrels and in token repayment for his patronage of the museum. The second, with Paul Rode, came about one afternoon in the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris when Hershkovitz offhandedly suggested that designating a lectotype might solve a nomenclatural problem that Rode had encountered in his research. Rode insisted that Hershkovitz share authorship on the resulting paper. Later, after further study in the United States, Hershkovitz arrived at a contrary opinion and wrote a paper, with Rode as coauthor, correcting their earlier one.

Independent thought is also exemplified by the sometimes heated debates in which Hershkovitz has participated over the years. His published reviews and the discussion sections of many of his papers record his clearly enunciated views on such topics as the role of penial morphology in rodent taxonomy, the age and derivation of the South American fauna, panbiogeography, evolution of pelage coloration, and the systematic position of certain species (e.g., *Dolichocebus*). While such firmly held views brand him as something other than conciliatory or diplomatic, they accurately reflect his abiding passion and zest in science. Unfortunately, some acerbic exchanges had the effect of stifling the scientific dialogue to which they were offered (e.g., penial morphology).

Hershkovitz has focused his research on Neotropical mammals, their origin, evolution, dispersal, classification, nomenclature, and systematics. Specialists in these fields are well aware of his impact. However, he is perhaps most widely known for his work on three general topics of Neotropical mammalogy: faunal origins, metachromism, and New World monkeys. It would be folly to attempt to review all of his research, and more definitive appraisals on selected topics can be found scattered throughout this volume. However, some comments on these general issues seem in order.

As late as his revision of phyllotine rodents (1962), Hershkovitz adhered to traditional notions of the derivation of certain South American taxa, notably "cricetid" rodents, from North and Middle American stocks. This hypothesis of origins has been advocated most articulately by George G. Simpson, Bryan Patterson, and Rosendo Pascual, and more recently by Larry G. Marshall and S. David Webb. However, in the early 1960s, Hershkovitz was approached by Rupert Wenzel, Curator of Insects at Field Museum, who questioned him on the evidence for Plio-Pleistocene origins of the Neotropical cricetids. Wenzel's studies of the ectoparasites of Panamanian mammals suggested much earlier, South American origins. His interest piqued, Hershkovitz reviewed available evidence, synthesizing continental drift (which was then becoming established in geological circles) and neontological studies of mammals (especially those of Hooper and Musser, which showed a relatively sharp dichotomy between simple and complex penis-types of cricetids). He concluded that continental drift permitted a much greater role for paleotropical stocks in South American faunal origins than was allowed by the Simpsonian school, which in turn pointed to a much greater time period for independent evolution. Interestingly, and perhaps even characteristically, Hershkovitz concluded that South American rodents were not only not derived from North American stocks, but instead gave rise to them. These views were published in 1966, 1969, and 1972.

Hershkovitz's theory of metachromism, or deterministic evolution of pelage coloration through

the loss of one or the other or both classes of hair pigments (eumelanins and phaeomelanins), was first published in 1968. Since then he has used it repeatedly in describing geographic variation in platyrrhine monkeys (e.g., 1977). However, the origins of this concept stem from his earlier work on the *Sciurus granatensis* group in northern Colombia where populations of squirrels thoroughly isolated from one another show similar progressions of pelage patterns. Few workers other than Neotropical primatologists (and not all of these) have accepted his interpretations, although the theory is potentially applicable to a variety of other, mostly diurnal taxa showing pelage pattern variations. While Timothy Lawlor detailed some theoretical misgivings with the theory in a 1969 paper in *Evolution* (rebutted by Hershkovitz in 1970), to my knowledge it has not been substantially refuted. The theory is eminently testable: refutation would simply entail showing that pelage pattern variation of taxa arranged by metachromism is not congruent with well-established phyletic patterns.

Finally, some explanation seems warranted for Hershkovitz's current devotion to primates. Indeed, many recent workers unschooled in mammalian systematics think of him as a primatologist. Nothing could be further from the truth, as he hastens to point out. He had published several articles on primates in the course of working up his Colombian collections, but gave these taxa no special attention until the 1960s. Then government funding for primate studies soared, largely because of interest in biomedical applications, especially for the complex and taxonomically confused Callitrichidae. For almost 20 years, Hershkovitz has focused first on the Callitrichidae and Callimiconidae, now on the Cebidae. His slower progress through these groups is attributable to the vast body of current knowledge about them; his 1977 and subsequent works serve as model syntheses of skin and skull morphology with biochemistry, karyology, ethology, serology, and epidemiology. By his own estimation, monkeys do not culminate his studies of Neotropical mammals, but rather represent a large and complex group to be covered in his attempt to treat all South American mammals. After seven years of work on Volume II of his primate monograph, he has nearly completed generic revisions of cebids lacking prehensile tails and is beginning comparative studies of their organ systems. In 1984 he submitted another grant proposal for this work, totaling one-half million dollars in direct costs. His is not a modest work; it has been described by Pine (1982; Vol. 6, Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol.) as "the most heroically monumental revisionary monograph ever devoted to a Neotropical group."

In 1984, Hershkovitz turned 75 years old. The 14 years he spent in the field in South America have served him well, for he seems younger than many men 15 years his junior. His tireless energy is best indicated by his habitual use of stairs rather than elevators (even his two divisional offices are three floors apart), a continuing program of fieldwork (most recently in Brazil during 1986 and 1987), and a museum workday that extends from 9 a.m. to 6 p.m., uninterrupted by coffee breaks or even lunch. Visitors to his home, now within walking distance of the Museum, know of his office there which relieves the chronic insomnia of advancing years. He is an outstanding cook, a genial host, a trusted and valued friend, and an awesomely productive scientist.

Publications of Philip Hershkovitz

1938

1. A new caecilian from Ecuador. Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan, 370:1–3.
2. Two new squirrels from Ecuador. Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan, 391:1–6 (with W. P. Harris).
3. A review of the rabbits of the *andinus* group and their distribution in Ecuador. Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan, 393:1–15.

1940

4. Four new oryzomyine rodents from Ecuador. Journal of Mammalogy, 21:78–84.
5. Notes on the distribution of the akodont rodent, *Akodon mollis*, in Ecuador with a description of a new race. Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan, 418:1–3.
6. A new spiny mouse of the genus *Neacomys* from eastern Ecuador. Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan, 419:1–4.

1941

7. The South American harvest mice of the genus *Reithrodontomys*. Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan, 441:1–7.

1944

8. A systematic review of the Neotropical water rats of the genus *Nectomys* (Cricetinae). Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, 58:1–88.

1945

9. Désignation d'un lectotype de *Callithrix penicillatus* (E. Geoffroy). Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris 17(3):221–222 (with P. Rode).

1947

10. A correction. Journal of Mammalogy, 28(1): 68 (with P. Rode).
11. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no. 1: Squirrels (Sciuridae). Proceedings of the United States National Museum, 97:1–46.

1948

12. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no. 2: Spiny rats (Echimyidae). with supplemental notes on related forms. Proceedings of the United States National Museum, 97:125–140.
13. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no. 3: Water rats (genus *Nectomys*), with supplemental notes on related forms. Proceedings of the United States National Museum, 98:49–56.
14. The technical name of the Virginia deer with a list of the South American forms. Proceedings of the Biological Society of Washington, 61:41–48.
15. Names of mammals dated from Frisch, 1775, and Zimmermann, 1777. Journal of Mammalogy, 29(3):272–277.

1949

16. Technical names for the fallow deer and Virginia deer. Journal of Mammalogy, 30(1): 94.
17. Generic names of the four-eyed pouch opossum and the woolly opossum (Didelphidae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 62:11–12.
18. Technical names of the African muishond (genus *Zorilla*) and the Colombian hog-nosed skunk (genus *Conepatus*). Proceedings of the Biological Society of Washington, 62:13–16.
19. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no. 4: Monkeys (Primates), with taxonomic revisions of some forms. Proceedings of the United States National Museum, 98:323–427.
20. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no. 5: Bats (Chiroptera). Proceedings of the United States National Museum, 99:429–454.
21. Status of names credited to Oken, 1816. Journal of Mammalogy, 30(3):289–301.
22. Tapirs: Strange mammals native to Asia and tropical America from Mexico south. Chicago Natural History Museum Bulletin, 20(9):6–7.

1950

23. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no. 6: Rabbits (Leporidae), with notes on the classification and distribution of the South American forms. Proceedings of the United States National Museum, 100: 327–375.

1951

24. Mammals from British Honduras, Mexico, Jamaica and Haiti. Fieldiana: Zoology, 31(47):547–569.

1953

25. *Zorilla* I. Geoffroy and *Spilogale* Gray, generic names for African and American polecats, respectively. Journal of Mammalogy, 34(3):378–382.
26. Four years on a zoological expedition in Colombia. Chicago Natural History Museum Bulletin, 24(1):3–4.
27. The reindeer—Important to man in fact and fancy. Chicago Natural History Museum Bulletin, 24(12):3–4.

1954

28. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no. 7: Tapirs (genus *Tapirus*), with a systematic review of American species. Proceedings of the United States National Museum, 103:465–496.
29. What the groundhog undergoes to make a "holiday." Chicago Natural History Museum Bulletin, 25(2):3–4.
30. Who's a cow? Chicago Natural History Museum Bulletin, 25(7):5.

PATTERSON: BIOGRAPHY OF PHILIP HERSHKOVITZ 5

31. Some ecological aspects of natural versus artificial rehabilitation of a water basin area in Bogotá, Colombia. Boletin del Instituto de La Salle, Bogotá, 41(193/194):80–83.

1955

32. South American marsh rats genus *Holochilus* with a summary of sigmodont rodents. Fieldiana: Zoology, 37:639–673.
33. [Review] Mammals, a guide to familiar American species. Chicago Natural History Museum Bulletin, 26(7):7.
34. Notes on American monkeys of the genus *Cebus*. Journal of Mammalogy, 36:449–452.
35. Status of the generic name *Zorilla* (Mammalia): Nomenclature by rule or by caprice. Proceedings of the Biological Society of Washington, 68:185–192.
36. On the cheek pouches of the tropical American paca, *Agouti paca* (Linnaeus, 1766). Saügetierkundliche Mitteilungen, 3(2):67–70.
37. Know your rabbits. Sports Afield, 134(6): 36–41, 88.

1956

38. Comments on *Galerella* Gray, *Herpestes* Illiger, *Leucomitra* Howell, *Icticyon* Lund, *Lutreola* Wagner, *Oryctogale* Merriam, *Paracynictis* Pocock. Opinion 384 International Commission of Zoological Nomenclature, 12(5):71–190 (in text).
39. Critical remarks on the status of names in Oken's "Lehrbuch." Opinion 417, International Commission on Zoological Nomenclature, 14(1):33–35.

1957

40. Comments on *Canis dingo* Meyer. Opinion 451, International Commission on Zoological Nomenclature, 15(17):335–336.
41. Comments on the validation of *Muntiacus* Rafinesque. Opinion 460, International Commission on Zoological Nomenclature, 15(26):467–468.
42. Comments on the generic name *Mormoops* Leach. Opinion 462, International Commission on Zoological Nomenclature, 16(1): 8–9.
43. Comments on *Sciurus gambianus*. Opinion 464, International Commission on Zoological Nomenclature, 16(3):36–39.
44. Comments on the validation of *silvestris* Schreber, 1777 [*Felis* (*catus*) *silvestris*]. Opinion 465, International Commission on Zoological Nomenclature, 16(4):49.
45. Comments on the validation of the name *Phacochoerus* Cuvier. Opinion 466, International Commission on Zoological Nomenclature, 16(5):67–68.
46. Comments on the validation of the name *Odobenus* Brisson. Opinion 467, International Commission on Zoological Nomenclature, 16(6):84–85.
47. The systematic position of the marmoset, *Simia leonina* Humboldt (Primates). Proceedings of the Biological Society of Washington, 70:17–20.
48. The type locality of *Bison bison* Linnaeus. Proceedings of the Biological Society of Washington, 70:31–32.
49. A synopsis of the wild dogs of Colombia. Novedades Colombianas Museo de Historia Naturale Universidad del Cauca (Popayán), no. 3:157–161.
50. On the possible occurrence of the spectacled bear, *Tremarctos ornatus* (F. Cuvier, 1825), in Panama. Säugetierkundliche Mitteilungen, 5(3):122–123.

1958

51. [Review] Biological investigations in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. Quarterly Review of Biology, 33(1):67.
52. [Review] Mammals of the Anglo-Egyptian Sudan, by Henry Setzer. Quarterly Review of Biology, 33:82.
53. Technical names of the South American marsh deer and pampas deer. Proceedings of the Biological Society of Washington, 71: 13–16.
54. Type localities and nomenclature of some American Primates, with remarks on secondary homonyms. Proceedings of the Biological Society of Washington, 71:53–56.
55. Stabilization of zoological nomenclature by a "Law of prescription." Bulletin of Zoological Nomenclature, 15B(20/21):630–632.
56. A critique of Professor Chester Bradley's "Principle of conservation." Bulletin of Zoological Nomenclature, 15B(25/28):911–913.
57. The status of secondary homonyms and the concept of permanent rejection. Bulletin of Zoological Nomenclature, 15B(37/38):1242–1243.
58. A geographic classification of Neotropical mammals. Fieldiana: Zoology, 36(6):583–620.

59. The metatarsal glands in white-tailed deer and related forms of the Neotropical region. Mammalia, 22(4):537–546.

1959

60. The scientific names of the species of capuchin monkeys (*Cebus* Erxleben). Proceedings of the Biological Society of Washington, 72:1–4.
61. Two new genera of South American rodents (Cricetinae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 72:5–10.
62. A new species of South American brocket, genus *Mazama* (Cervidae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 72: 45–54.
63. A new race of red brocket deer (*Mazama americana*) from Colombia. Proceedings of the Biological Society of Washington, 72: 93–96.
64. The type locality of *Felix concolor concolor* Linnaeus. Proceedings of the Biological Society of Washington, 72:97–100.
65. Nomenclature and taxonomy of the Neotropical mammals described by Olfers, 1818. Journal of Mammalogy, 40(3):337–353.

1960

66. Supposed ape-man or "missing link" of South America. Chicago Natural History Museum Bulletin, 31(4):6–7.
67. [Review] The Mammals of North America. Chicago Natural History Museum Bulletin. 31(5):6–7.
68. Publication dates for names of the Anubis baboon. Journal of Mammalogy, 41(3):402–403.
69. Mammals of northern Colombia. Preliminary report no. 8: Arboreal rice rats, a systematic revision of the subgenus *Oecomys*, genus *Oryzomys*. Proceedings of the United States National Museum, 110:513–568.

1961

70. On the South American small-eared zorro *Atelocynus microtis* Sclater (Canidae). Fieldiana: Zoology, 39(44):505–523.
71. On the nomenclature of certain whales. Fieldiana: Zoology, 39(49):547–565.
72. "This is a mammal." Chicago Natural History Museum Bulletin, 32(6):3.

1962

73. Suriname zoological expedition. Chicago Natural History Museum Bulletin, 33(4):3. 7–8.
74. Bats and their menus. Chicago Natural History Museum Bulletin, 33(8):2–3, 5–8.
75. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. Fieldiana: Zoology, 46:1–524.

1963

76. A systematic and zoogeographic account of the monkeys of the genus *Callicebus* (Cebidae) of the Amazonas and Orinoco River basins. Mammalia, 27(1):3–79.
77. [Review] Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy. Vol. V, Cebidae, part B., A Monograph; Edinburgh University Press. American Journal of Physical Anthropology, 21(1):92–98.
78. [Review] Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy. Vol. V, Cebidae, part B., A Monograph; Edinburgh University Press. American Journal of Physical Anthropology, 21(3):391–398.
79. Notes on South American dolphins of the genera *Inia*, *Sotalia* and *Tursiops*. Journal of Mammalogy, 44(1):98–103.
80. The nomenclature of South American peccaries. Proceedings of the Biological Society of Washington, 76:85–88.
81. The Recent mammals of South America. Proceedings of the XVI International Congress of Zoology, Washington, D.C., Aug. 20–27, 1963.
82. Comments on the proposed suppression of *Zorilla* I. Geoffroy, 1826. Z.N.(S.) 758. Bulletin of Zoological Nomenclature, 20(4):242–244.

1965

83. Primate research and systematics. Science. 147(3662):1156–1157.
84. The importance of taxonomy in primate research and care. Illinois Society for Medical Research—Chicago Branch—Animal Care Panel Bulletin, 39:2 pp.

1966

85. Catalog of living whales. Bulletin of the United States National Museum, 246:1–259.

PATTERSON: BIOGRAPHY OF PHILIP HERSHKOVITZ 7

86. Taxonomic notes on tamarins, genus *Saguinus* (Callithricidae, Primates), with descriptions of four new forms. Folia Primatologica, 4:381–395.
87. On the identification of some marmosets, family Callithricidae (Primates). Mammalia, 30(2):327–332.
88. What ever happened to hairy man? Science, 153:362.
89. Comments on the proposal for conservation of *Pan* Oken, 1816, and *Panthera* Oken, 1816. Bulletin of Zoological Nomenclature, 23(2/3):67–69.
90. [Review] Evolutionary and Genetic Biology of Primates, vol. II; Academic Press. American Biology Teacher, 28(7):564–565.
91. Comments on the proposed suppression of *Meles montanus* Richardson, 1829, and *M. jeffersonii* Harlan, 1825. Z.N.(S.) 1639. Bulletin of Zoological Nomenclature, 22(5/6): 336–337.
92. On the status of *Procyon brachyurus* Wiegmann and *P. obscurus* Wiegmann. Z.N.(S.) 1640. Bulletin of Zoological Nomenclature, 22(5/6):338.
93. South American swamp and fossorial rats of the Scapteromyine group (Cricetinae, Muridae) with comments on the glans penis in murid taxonomy. Zeitschrift für Säugetierkunde, 31(2):81–149.
94. Status of the black-footed ferret in Wyoming. Journal of Mammalogy, 47(2):346–347.
95. Comments on the proposal on *Zorilla* by Dr. Van Gelder and the counter proposal by Dr. China. Z.N.(S.) 758. Bulletin of Zoological Nomenclature, 23(2/3):74–75.
96. Museum taxonomy serves medical research. Bulletin of the Field Museum of Natural History, 37(9):4–7.
97. Mice, land bridges and Latin American faunal interchange, pp. 725–751. *In* Wenzel, R. L., and V. J. Tipton, eds., Ectoparasites of Panama. Field Museum of Natural History. Chicago.

1967

98. [Review] Evolutionary and Genetic Biology of Primates, vol. I; Academic Press. American Biology Teacher, Nov. 1967:665.
99. Reply to Mayr's comment on the proposed preservation of *Pan* from Oken, 1816. Z.N.(S.) 482. Bulletin of Zoological Nomenclature 24(5):1 p.
100. Dynamics of rodent molar evolution: A study based on New World Cricetinae, family Muridae. Journal of Dental Research, Suppl. to 46(5):829–842.

1968

101. Metachromism or the principle of evolutionary change in mammalian tegumentary colors. Evolution, 22(3):556–575.
102. [Review] Dynamics of rodent molar evolution: A study based on New World Cricetinae, family Muridae. Oral Research Abstracts, May 1968.

1969

103. Comments on *Cynocephalus* Boddaert versus *Galeopithecus* Pallas. Z.N.(S.) 1792. Bulletin of Zoological Nomenclature, 25(6):202–203.
104. The evolution of mammals on southern continents. VI. The Recent mammals of the Neotropical Region: A zoogeographic and ecological review. Quarterly Review of Biology, 44(1):1–70.

1970

105. The decorative chin. Field Museum of Natural History Bulletin, 41(5):7–10.
106. Dental and periodontal diseases and abnormalities in wild-caught marmosets (Primates—Callithricidae). American Journal of Physical Anthropology, 32(3):377–392.
107. [Review] Taxonomy and Evolution of the Monkeys of Celebes (Primates: Cercopithecidae); Bibliotheca Primatologica, No. 10; Karger. Folia Primatologica, 13(1):75–76.
108. Metachromism like it is. Evolution, 24(3): 644–648.
109. Notes on Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus for the Late Miocene of Colombia. Folia Primatologica, 12: 1–37.
110. Errata: Notes on Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus for the Late Miocene of Colombia. Folia Primatologica, 12:1–37 (1970).
111. Cerebral fissural patterns in platyrrhine monkeys. Folia Primatologica, 13:213–240.
112. [Review] The Squirrel Monkey; Academic Press. Journal of Mammalogy, 51(4):836–839.
113. Supplementary notes on Neotropical *Oryzomys dimidiatus* and *Oryzomys hammondi* (Cricetinae). Journal of Mammalogy, 51(4): 789–794.

1971

114. Stapedial processes in tympanic cavities of capuchin monkeys (*Cebus*). Journal of Mammalogy, 52(3):607–609.
115. Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth, pp. 95–150. *In* Dahlberg, A. A., ed., Dental Morphology and Evolution. University of Chicago Press, Chicago.
116. A new rice rat of the *Oryzomys palustris* group (Cricetinae, Muridae) from northwestern Colombia, with remarks on distribution. Journal of Mammalogy, 52(4):700–709.

1972

117. Notes on New World monkeys. International Zoo Yearbook, 12:3–12.
118. The Recent mammals of the Neotropical Region: A zoogeographic and ecological review, pp. 311–431. *In* Keast, A., F. C. Erk, and B. Glass, eds., Evolution, Mammals and Southern Continents. State University of New York Press, Albany.

1974

119. The ectotympanic bone and origin of higher primates. Folia Primatologica, 22:237–242.
120. A new genus of Late Oligocene monkey (Cebidae, Platyrrhini) with notes on postorbital closure and platyrrhine evolution. Folia Primatologica, 21:1–35.

1975

121. [Review] Taxonomic Atlas of Living Primates; Academic Press. American Journal of Physical Anthropology, 41:155–156.
122. The scientific name of the lesser *Noctilio* (Chiroptera), with notes on the chauve-souris de la Vallee d'Ylo (Peru). Journal of Mammalogy, 56(1):242–247.
123. Comments on the taxonomy of Brazilian marmosets (*Callithrix*, Callitrichidae). Folia Primatologica, 24:137–172.

1976

124. The taxonomic status of "*Noctilio ruber* Rengger." Mammalia, 40(1):164–166.
125. Comments on generic names of four-eyed opossums (family Didelphidae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 89(23):295–304.

1977

126. Comment: *Pan* and *Panthera* or Oken's Lehrbuch? Z.N.(S.) 482. Bulletin of Zoological Nomenclature, 33(3/4):135–136.
127. [Review] Catalogue of Primates in the British Museum (Natural History). I. Families Callitrichidae and Cebidae; British Museum (Natural History). Folia Primatologica, 28: 315.
128. Living New World Monkeys (Platyrrhini). With an Introduction to Primates. Volume I. University of Chicago Press, Chicago, xiv + 1117 pp.

1979

129. Races of the emperor tamarin, *Saguinus imperator* Goeldi (Callitrichidae, Primates). Primates, 20(2):277–287.
130. The species of sakis, genus *Pithecia* (Cebidae, Primates), with notes on sexual dichromatism. Folia Primatologica, 31:1–22.

1981

131. Comparative anatomy of platyrrhine mandibular cheek teeth dpm4, pm4, m1 with particular reference to those of *Homunculus* (Cebidae), and comments on platyrrhine origins. Folia Primatologica, 35:179–217.
132. *Philander* and four-eyed opossums once again. Proceedings of the Biological Society of Washington, 93(4):943–946.

1982

133. Supposed squirrel monkey affinities of the late Oligocene *Dolichocebus gaimanensis*. Nature, 298(5870):201–202.
134. Subspecies and geographic distribution of black-mantle tamarins *Saguinus nigricollis* Spix (Primates: Callitrichidae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 95(4):647–656.
135. Neotropical deer (Cervidae). Part I. Pudus, genus *Pudu* Gray. Fieldiana: Zoology, n.s., 11:1–86.
136. The staggered marsupial lower third incisor (I_3), pp. 191–200. *In* Buffetaut, E., P. Janvier, J. C. Rage, and P. Tassy, eds., Phylogenie et Paleobiogeographie. Livre jubiliare en l'honneur de Robert Hoffstetter. Geobios, memoire spécial 6, Lyon.

1983

137. Two new species of night monkeys, genus *Aotus* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary report on *Aotus* taxonomy. American Journal of Primatology, 4:209–243.
138. On the validity of the family-group name Callitrichidae (Platyrrhini, Primates). Mammalia, 48:153.
139. Taxonomy of squirrel monkeys, genus *Saimiri* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary report with description of a hitherto unnamed form. American Journal of Primatology, 6:257–312.
140. [Review] Mammalian Biology in South America. M. A. Mares and H. H. Genoways, eds. Ecology, 65(6):1944–1945.

1985

141. A preliminary taxonomic review of the South American bearded saki monkeys, genus *Chiropotes* (Cebidae, Platyrrhini), with the description of a new subspecies. Fieldiana: Zoology, n.s., 27:1–46.

1986

142. [Review] Handbook of Squirrel Monkey Research. L. A. Rosenblum and C. L. Coe, eds. Quarterly Review of Biology, 61:286–287.
143. The piebald saki. Field Museum of Natural History Bulletin, 57(2):coverplate + 24–25.

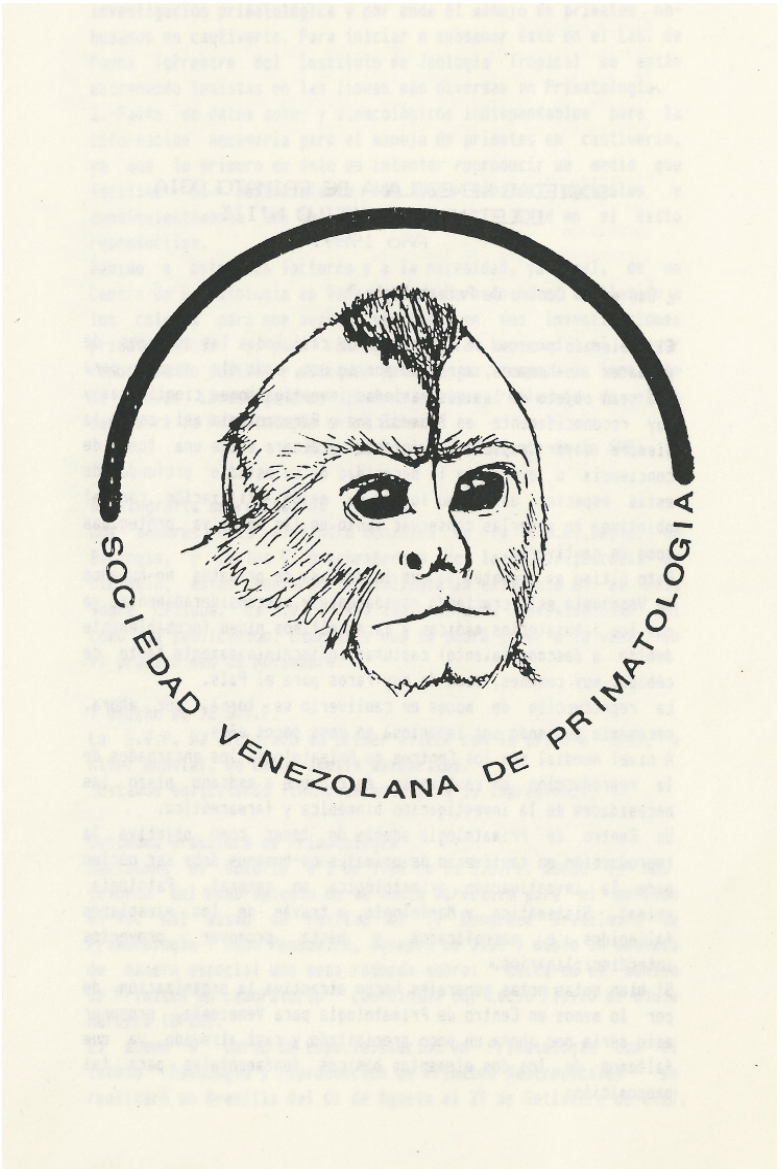
1987

144. Uacaries, New World monkeys of the genus *Cacajao* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary taxonomic review with the description of a new subspecies. American Journal of Primatology, 12:1–53.
145. First South American record of Coue's marsh rice rat, *Oryzomys couesi*. Journal of Mammalogy, 68(1):152–154.
146. The titi. Field Museum of Natural History Bulletin, 58(6):11–15.
147. The taxonomy of South American sakis, genus *Pithecia* (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary report and critical review with the description of a new species and a new subspecies. American Journal of Primatology, 12:387–468.

In Press

148. More on the *Homunculus* Dpm4 and m1 and comparisons with *Alouatta* and *Stirtonia* (Primates, Platyrrhini, Cebidae). American Journal of Primatology.

Boletín Informativo de la Sociedad Venezolana de Primatología, N° III. Año 1989.



SOCIEDAD VENEZOLANA DE PRIMATOLOGIA
BOLETIN INFORMATIVO N°III
Año 1989.

¿ Qué es un Centro de Primatología ?

El acelerado proceso de exterminio de casi todas las especies de primates no-humanos, agravado por su uso, cada día mayor, para que sean objeto de las más variadas investigaciones científicas y muy reconocidamente en Biomedicina y Farmacología así como la siempre mayor explotación forestal y minera exige una toma de conciencia u evidencia la necesidad de un estudio profundo de estas especies así como lograr su mejor utilización con el objetivo de poderlas conservar tanto en las áreas ya protegidas como en cautiverio.

Esto último es urgente, ya que la demanda de primates no-humanos de Venezuela está creciendo rápidamente y desconsideradamente, ya que los laboratorios médicos y farmaceúticos piden (probablemente debido a desconocimiento) capturar indiscriminadamente tanto de cébidos muy comunes, como de muy raros para el País.

La reproducción de monos en cautiverio se torna, por ahora, necesaria pudiendo ser imperiosa en unos pocos años.

A nivel mundial son los Centros de Primatología los encargados de la reproducción en cautiverio, éste cubre a mediano plazo las necesidades de la investigación biomédica y farmaceútica.

Un Centro de Primatología además de tener como objetivo la reproducción en cautiverio de primates no-humanos debe ser núcleo para la investigación primatológica en general, Patología animal, Sistemática y Morfología, a través de los ejemplares fallecidos o sacrificados y hasta promover proyectos interdisciplinarios.

Si bien estas notas generales hacen atractiva la organización de por lo menos un Centro de Primatología para Venezuela, proponer esto sería por ahora un poco precipitado y casi atrevido, ya que faltamos de los dos elementos básicos fundamentales para tal proposición:

1.-Jóvenes universitarios e investigadores preparados para la investigación primatológica y por ende el manejo de primates no-humanos en cautiverio. Para iniciar o subsanar ésto en el Lab. de Fauna Terrestre del Instituto de Zoología Tropical se están entrenando tesistas en las líneas más diversas en Primatología.
2.-Falta de datos auto- y sinecológicos indispensables para la información necesaria para el manejo de primates en cautiverio, ya que lo primero en ésto es intentar reproducir un medio que facilite el mantenimiento de sus hábitos naturales y consiguientemente una buena una buena factibilidad en el exito reproductivo.
Debido a éstos dos factores y a la necesidad, ya real, de un Centro de Primatología en Venezuela me permito hacer un llamado a los colegas para que avancen sin temor en sus investigaciones primatológicas y para conseguir a la brevedad el mayor conocimiento posible y dediquen parte de su tiempo a la formación de nuevos investigadores jóvenes ya que realmente de ellos dependerá la Primatología en el País.

Roberta Bodini (Presidente de la SVP)

Bibliografía sobre Cébidos

Los señores Luis Alejandro Gonzales de la U.D.O.,Depto. de Biología, y Carlos E. Drachemberg A.,de la U.C.V.,Escuela de Biología, están reuniendo la bibliografía existente en el País sobre Cébidos. La S.V.P. está avalando esta investigación así como su publicación. Esperamos que se podrá poner a la venta en el próximo mes de Noviembre.

I Afiche de la S.V.P.

La S.V.P. ha eleborado su primer afiche con la primera foto, a nivel mundial, de **Cebus apella margaritae.**
!Estamos solicitando financiamiento para su impresión!.

Sociedad Brasilera de Primatología

Recibimos el Boletín N°1 de 1989 de la S.B.Pr. donde se nos informa del nombramiento de la Junta Directiva para el período 89-90. Así mismo se realizó el IV Congreso Brasileiro de Primatología (Joao Pessoa.Pb, Janeiro de 1989) donde se destacó de manera especial una mesa redonda sobre: " Etica en el manejo de Primates en Laboratorio " coordinada por Lucio Flavio de Souza Moreira (UFRN).
El mismo 6° Curso de Especialización en Primatología con el titulo " Patología y reproducción de Primates Neotropicales " se realizará en Brasilia del 01 de Agosto al 29 de Setiembre de 1989.

Alerta Amazonia

Alerta Amazonia ha venido ofreciendo desde principios de este año la posibilidad de obtener copias de trabajos publicados en un listado de revistas por ellos propuestos (Anexo) que podría ser intercambio de publicaciones (Sistema COMUT) o mediante pago.

Financiamineto W.W.F.

Con información recibida el 23/05/89 la W.W.F. nos comunica la aprobación del proyecto " Conservación de **Cebus apella margaritae**, Isla de Margarita " al cúal ha asigando el Grant #6590 por un monto de $4500. La duración del proyecto es de nueve meses y está coordinado por la Dr. Roberta Bidini en colaboración con Gerardo Cordero y la participación de los Brs.Luis Márquez y Ricardo Ottocento.

Curso de Biología de la Conservación

Se dictarán en Caracas dos cursos de Conservación bajo el mismo título . El primero será a nivel internacional del 18/07 al 04/08/89 y el segundo a nivel nacional del 09 al 24/08/89. Para mayor información dirigirse al Dr.Stuart Strahl.ECONATURA.

XXXIX Convención Anual ASOVAC

Se realizará del 19 al 25 de Noviembre de 1989 en la Facultad de Ciencias de la UC.V.

Para ésta reunión hemos solicitado la I Sesión de Primates ya que contamos con la presentación de 8-10 trabajos libres. La Directiva de ASOVAC ha acogido favorablemente nuestra solicitud.

Recordatorio

Se recuerda a nuestros colegas ponerse al día con la cancelación de la cuota anual 1988-1989.

Bernardo Urbani
Centro de Antropología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / bernardourbani@yahoo.com.

Natalia Ceballos-Mago
Proyecto Mono de Margarita & Fundación Vuelta Larga, Venezuela. University of Montana, Missoula, MT, EE. UU. / nataliaceballos@gmail.com.

Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (2019). El *Boletín Informativo de la Sociedad Venezolana de Primatología*: una sinopsis. En: Urbani, B. & Ceballos-Mago, N. (eds.) *La primatología en Venezuela. Tomo II.* Caracas: Editorial Equinoccio (Colección Conjunta ACFIMAN/USB). pp. 399-432.

Reseñas de los autores

Marisol Aguilera Meneses

Licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela (1971) y doctora en Ecología Tropical de la Universidad de Los Andes (1995), donde fue profesora entre 1975 y 1977. Profesora de la Universidad Simón Bolívar desde 1977, y actualmente profesora titular jubilada. En la USB se desempeñó como jefa del Instituto de Recursos Naturales (IRN) y del Departamento de Estudios Ambientales, y como directora de la División de Ciencias Biológicas. También fue coordinadora del Rectorado de la USB (2003-2005). Ha recibido varias distinciones y premios: Premio Andrés Bello, Mención Ciencias Básicas (1988, 1992 y 1995), otorgado por la Asociación de Profesores de la USB; Orden Henri Pittier en su Tercera Clase, otorgada por el MAC y el MARNR (1991); Premio Anual del Conicit al Mejor Trabajo Científico, Área Biología, Mención Honorífica (1991); Profesor Meritorio Nivel II (Conaba 1998 y 2001); Programa Promoción del Investigador Investigadora Nivel IV (2003-2007). En su campo de especialidad, la biodiversidad y la biología evolutiva de mamíferos, ha publicado 66 artículos en revistas científicas nacionales e internacionales. Editora de varios libros, entre los cuales destacan: *El estudio de los mamíferos en Venezuela: evaluación y perspectivas* (1985) y *Biodiversidad en Venezuela* (2003). Actualmente es presidente de la Asociación Venezolana para el Avance de la Ciencia (AsoVAC) y de la Asociación Interciencia que reúne a las asociaciones para el avance de la ciencia de las Américas.

Laboratorio de Biodiversidad y Biología Evolutiva (BIOEVO), Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, estado Miranda, Venezuela. Apartado 89000, Caracas 1080-A. Venezuela / maguiler@usb.ve.

Alisa Aliaga Samanez

Es bachiller de Biología de la Universidad Nacional Federico Villarreal, Perú (2014). Encargada del Proyecto de investigación de Densidad de *Callicebus oenanthe* en la Cuenca Gera de la Asociación Proyecto Mono Tocón (San Martín, Perú), 2015. Responsable del Programa de Educación Ambiental del Proyecto Mono Araña (Venezuela), gracias al apoyo de Conservatoire pour protection des primates (Francia), 2014. Formó parte como pasante en el Departamento de Investigación de la Asociación Proyecto Mono Tocón, 2014. Becada para realizar pasantía en el Departamento de Educación Ambiental de la Asociación Proyecto Mono Tocón (San Martín, Perú), gracias al apoyo de Le Conservatoire pour la Protection des Primates (Francia). Ganadora de beca para realizar proyecto de tesis en la Reserva Forestal Caparo, organizado por Proyecto Mono Araña gracias al financiamiento de Mohamed Bin Zayed Species Conservation Fund (2013).

Escuela de Biología, Universidad Nacional Federico Villarreal. Lima, Perú / alisa.aliaga@gmail.com.

Alejandra Aponte-Fernandes

Bióloga egresada de la Universidad Simón Bolívar, Venezuela (2010). Realizó una maestría en Ecología Animal y una maestría en Sistemas de Información Geográfica (SIG) en la Universidad de Lund, Suecia (2013). Realizó su proyecto de grado estudiando al colobo blanco y negro de Angola (*Colobus angolensis palliatus*) en Kenia. Más adelante, en su tesis de maestría, estudió al mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*) en los llanos venezolanos. Recientemente trabajó en Guinea-Conakry con el Chimpancé del Oeste (*Pan troglodytes verus*) junto con el Instituto Max Planck de Antropología Evolutiva. Actualmente reside en Alemania donde ejerce como analista de proyectos de impacto ambiental.

Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / alejandra.aponte.fernandes@gmail.com.

Marianne V. Asmüssen

Bióloga ambiental de la Universidad de Chile (2006), magíster del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) (2010) y actualmente doctorante en la misma institución (2010-presente). Ha escrito cinco artículos en revistas internacionales y dos capítulos de libros. Sus especialidades son la biología de la conservación, tráfico de fauna silvestre, conservación de ecosistemas y ecología espacial.

Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / marianneasmussen@gmail.com.

Farid J. Ayaach

Es ornitólogo (Universidad Católica Andrés Bello) y tiene estudios de postgrado en el Instituto de Estudios Superiores de Administración (IESA). Es investigador activo de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, con 20 años de experiencia. Tiene 10 presentaciones en eventos científicos, 10 trabajos publicados y 6 informes técnicos. Consultor Ambiental Nacional. Tabulador del Colegio de Ingenieros P-10 (= 26-27 años en ejercicio profesional).

Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas, Venezuela / farid.ayaach@gmail.com.

Guillermo R. Bianchi Pérez

Licenciado en Biología (1997), con maestría en Estadística Aplicada (2006), de la Universidad de Los Andes (ULA). Es profesor agregado adscrito al Departamento de Medición y Evaluación de la ULA desde 2005. Colaborador de la Sociedad para la Conservación de la Naturaleza (WCS) en diversos programas de Monitoreo desde 2010. Ha escrito 23 artículos en revistas nacionales e internacionales. Áreas de interés: biometría, ecología y conservación.

Departamento de Medición y Evaluación. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela / gbianchip@gmail.com / gbianchi@ula.ve.

Pilar Alexánder Blanco Márquez

Es médico veterinario egresado de la Universidad Central de Venezuela (2001). Tiene curso de postgrado en Medicina Veterinaria en la UCV, Facultad de Ciencias Veterinarias (FCV), Maracay, Venezuela (2007) y curso de postgrado en Salud de Fauna Silvestre en el Colegio de La Frontera Sur, Conicyt, Campeche, México (2008). Investigador asociado a Earthma'tters.org desde 1996, presidente de la Fundación Esfera (2013) y director nacional del Programa de Conservación del Águila Harpía en Venezuela desde 1997. Desempeñó cargos como: jefe del Departamento de Veterinaria, Parque Zoológico Las Delicias (2001-2003); coordinador internacional del Comité Veterinario del Tapir Specialist Group-IUCN (2003-2005); director técnico de la Fundación Nacional de Parques Zoológicos y Acuarios (FUNPZA) (2005-2009); asesor veterinario para el Plan Nacional de Vigilancia, Prevención y Control de la Influenza Aviar (MPPA y MPPS) (2006-2009); director zoológico Las Delicias (2010-2012). Cumplió roles de profesor universitario en la UCV-FCV, en: Ecología, Zoología y Manejo de Fauna Silvestre. Maracay (2009-2013). Autor y coautor de 10 manuales técnicos y libros científicos y ha escrito 30 artículos en revistas nacionales e internacionales. Premios científicos en las áreas de ciencia, tecnología y ecología, entre otras condecoraciones.

Fundación Esfera. Programa de Conservación del Águila Harpía en Venezuela. Puerto Ordaz, Venezuela / albla69@yahoo.com.mx.

Roberta Bodini

Es profesora jubilada de la Universidad Central de Venezuela. Obtuvo su doctorado en morfología por la Universidad de Saarbrücken, Alemania. Es pionera en el estudio de la morfología de primates neotropicales. Ha publicado varios capítulos y artículos primatológicos. Es miembro fundador de la Sociedad Venezolana de Primatología y de la Sociedad Latinoamericana de Primatología.

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / dirizt@ciens.ucv.ve.

Salvador Boher

Es biólogo (Universidad Central de Venezuela) y tiene estudios de maestría en el Instituto Universitario Politécnico de las Fuerzas Armadas Nacionales (Caracas, Venezuela) y de doctorado en la Universidad de Siracusa (Nueva York, EE. UU.). Es profesor investigador activo de la Universidad Central de Venezuela, con 31 años de experiencia. Tiene 36 presentaciones en eventos científicos, 26 trabajos publicados y 10 informes técnicos. Consultor Ambiental Nacional. Tabulador del Colegio de Ingenieros P-10 (>30 años en ejercicio profesional).

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / salvador.boher@gmail.com.

Carlos Bosque

Biólogo egresado de la Universidad Central de Venezuela (1972). Ph.D. (Zoología, 1984) de la Universidad de Washington (Seattle, EE. UU.). Su actividad académica se ha desarrollado en el Departamento de Biología de Organismos de la Universidad Simón Bolívar en Caracas, en la cual se desempeña actualmente como profesor titular jubilado, llevando a cabo actividades de investigación y docencia. Sus principales temas de investigación han sido la ecología y la ecofisiología de aves y, en menor grado, de mamíferos.

Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / carlosb@usb.ve.

Tatiana Caldera-Andara

Licenciada en Biología (UDO, 2005) y magíster en Ciencias Biológicas (USB, 2015). Preparadora en la UDO (1998-2001), profesora de biología

en la Academia Politécnica La Trinidad (2007-2009), ayudante en docencia e investigación en la USB (2005-2010), profesora de la USB (2014). Ha realizado pasantías en BYU (Utah, EE. UU.) y CUNNY (Nueva York, EE. UU.). Ha participado en 8 proyectos de evaluación de impactos ambientales como asistente de edición y encuestadora de campo (IRNR-USB, 2003-2014). Documentalista proyecto CBE, Provita (2008-2009). Asistente a la coordinación del I Taller "Genética de la Conservación: Un reto posible" (Octubre-Noviembre, 2004). Ha sido reconocida con la Distinción al Mérito UDO-Sucre en 1996, 1998, 1999, 2000 y 2001, y como Investigadora A (PEI 2011-13). Ha realizado 15 presentaciones en congresos nacionales y tiene 2 publicaciones. Es miembro de Society of Conservation Biology y AsoVEM (Secretaria 2010-2011 y vocal 2012-2013 de la Junta Directiva). Ha recibido becas/financiamientos de Fonacit, de Iniciativa de Especies Amenazadas (IEA, Provita), Fundayacucho y Fonacit (Proyecto PEI).

Laboratorio de Biodiversidad y Biología Evolutiva (Bioevo), Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, estado Miranda. Apartado 89000, Caracas 1080-A. Venezuela / tca225@gmail.com.

Israel Cañizales

Médico veterinario egresado de la Universidad del Zulia en 1995. Residencia en Medicina Veterinaria en Animales Silvestres en el Zoológico Hellabrunn (Munich, Alemania, 1995). Especialista en Biología de la Conservación del Durrell Wildlife Conservation Trust (Reino Unido, 1997). Especialista en Gerencia de Zoológicos y Acuarios de la Asociación Americana de Zoológicos y Acuarios (West Virginia, EE. UU., 2001). Doctorado en Ciencias de la Universidad Central de Venezuela. Director del Museo de Historia Natural La Salle de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Director de Apoyo Técnico de la Fundación Nacional de Parques Zoológicos y Acuarios (FUNPZA 1995-2001). Director del Parque Zoológico El Pinar (2001-2006). Profesor instructor de Parasitología y Enfermedades Parasitarias en la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda (2008-2011). Investigador afiliado en Ecología y

Sistemática de Parásitos del Instituto de Zoología y Ecología Tropical de la Universidad Central de Venezuela. Profesor invitado del postgrado nacional de Parasitología de la Universidad Central de Venezuela. Investigador categoría A del Programa de Estímulo a la Investigación e Innovación. Ha publicado trabajos científicos y de divulgación en materia de parasitología, medicina veterinaria y fauna silvestre en revistas científicas, memorias de congresos y libros de carácter nacional e internacional.

Laboratorio de Biología de Vectores y Parásitos, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / israelvet@gmail.com.

Hernán Gerardo Castellanos Amoroso

Es licenciado en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela (1982) y tiene un doctorado (Ph.D.) en Ciencias Biológicas en The University of Exeter, Reino Unido (1996). Ha escrito 12 capítulos en libros y monografías, 15 artículos en revistas nacionales e internacionales. Sus proyectos han sido financiados por Paignton Zoo and Botanical Garden, Paignton, Reino Unido (1990-1993); British Council, Caracas (1990-1993); The Nature Conservancy, British Airways, Londres, Reino Unido (1990-1993); The Wildlife Conservation Society, Nueva York (1991-1992); EcoNatura, Caracas (1990-1991); Fundacite-Guayana, Ciudad Guayana (1998-2002). Recibió el III Premio Nacional del Libro de Venezuela 2005 en la categoría Libro sobre Desarrollo Sustentable: *Desarrollo Sustentable del Bosque Húmedo Tropical: Características, ecología y uso*. Sus especialidades son la ecología de fauna terrestre, análisis geoespacial y ecología de comunidades. Actualmente es profesor asociado (jubilado desde 2015).

Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG). Ciudad Guayana, Venezuela / hcastell@uneg.edu.ve.

Sabina A. Caula Q.

Es licenciada en Biología (1988) con una maestría en Ecología (2002) en la Universidad Central de Venezuela, y un doctorado en la Universitè de Montpellier II en Francia (2003-2007). Es profesora en la categoría Asociado en la Facultad de Ciencias y Tecnología de la Universidad de Carabobo, Valencia, Venezuela. Actualmente ejecuta su año sabático en la Universidad Técnica del Norte, Ibarra, Ecuador. Ha escrito 11 artículos en revistas internacionales, 6 capítulos de libros, 4 libros y 4 reportes técnicos. Ha asistido a más de 30 conferencias y congresos científicos. Fue distinguida con una Beca de Fundayacucho en 2003, con las menciones honoríficas a sus tesis de maestría y doctorado y, en Venezuela, pertenece al Programa de Estímulo al Investigador (PEI), luego Estímulo a la Investigación e Innovación (PEII-categoría B), desde el año 2004, de manera ininterrumpida. Sus especialidades son ecología de comunidades de aves, ecología urbana, valoración socioeconómica del ambiente y educación ambiental.

FICAYA. Universidad Técnica del Norte. Ibarra, Ecuador / scaula@uc.edu.ve / sabinacaula@gmail.com.

Natalia Ceballos-Mago

Es licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela (1996), tiene una maestría (2004) y un doctorado (2010) en la Universidad de Cambridge (Reino Unido). Desde 2005 coordina el Proyecto Mono de Margarita, donde se desarrollan actividades de investigación y conservación del mono de Margarita y de su hábitat con un enfoque multidisciplinario. Como investigadora asociada de la Fundación Vuelta Larga, participa en proyectos de desarrollo sustentable en Paria, Venezuela. Ha recibido apoyo para sus estudios y proyectos de entes como Cambridge Overseas Trust, Chevening Scholarship, Conservation International (Primate Action Fund), International Primatological Society (Captive Care Grant y Conservation Grant), Denver Zoological Foundation, Fondo IEA, Rufford Small Grant, Idea Wild, Avrith Grant, Cambridge Philosophical Society, Murray Edwards

College y EcoNatura. Sus especialidades son ecología y conservación de primates y otras especies y hábitats amenazados en Venezuela.

Proyecto Mono de Margarita & Fundación Vuelta Larga, Venezuela. University of Montana, Missoula, MT, EE. UU. / nataliaceballos@gmail.com.

Blas Chacares

Parabiólogo, miembro de la Comunidad Rural de la Sierra de Imataca. Investigador asociado a Earthmatters.org desde 2003, y de la Fundación Esfera (2013); coordinador de campo del Programa de Conservación del águila harpía en Venezuela desde 2005. Fundación Esfera. Programa de Conservación del Águila Harpía en Venezuela. Puerto Ordaz, Venezuela / blaschacare@hotmail.com.

Gerardo A. Cordero†

Es biólogo de la Universidad Central de Venezuela, y con estudios de doctorado en la Universidad de Maryland, College Park, EE. UU. Fue profesor investigador de la Universidad Central de Venezuela, donde acumuló 37 años de experiencia. Realizó 97 presentaciones en eventos científicos, 40 trabajos publicados y 45 informes técnicos. Consultor Ambiental Nacional. Tabulador del Colegio de Ingenieros P-10.

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

Claudio Corsi

Antropólogo graduado en la Universidad Central de Venezuela y magíster en Educación de la Nova Southeastern University del estado de la Florida en los Estados Unidos. Paralelamente desarrolló una carrera artística como cantautor y ha sido galardonado con importantes reconocimientos, como una nominación al Grammy Latino y un premio EMMY, entre otros.

Miami, EE. UU. / claudiocorsi@hotmail.com / www.claudiocorsi.com.

Dayanna M. Da Costa Gómez N.

Antropóloga graduada de la Universidad Central de Venezuela (2004); especialista en Análisis de Datos para las Ciencias Sociales de la Universidad Central de Venezuela (2008), cursante actual de la maestría en Criminalística en la Universidad Experimental de la Seguridad. Antropólogo forense adscrita a la Coordinación Nacional de Ciencias Forenses del CICPC desde 2006 y del Servicio Nacional de Medicina y Ciencias Forenses. Instructora de diversos talleres y cursos a nivel de pre y postgrado en la UCV, Universidad del Zulia y Universidad Rómulo Gallegos (2005, 2011-2014). Con reconocimientos al Mérito Estudiantil (2002-2004) por parte de la Universidad Central de Venezuela y por el CICPC ante la labor realizada en diversos sucesos acaecidos a nivel nacional (2006, 2007, 2011 y 2012). Ponencias y publicaciones en congresos científicos.

Coordinación Nacional de Ciencias Forenses, Cuerpo de Investigaciones Científicas Penales y Criminalísticas, Servicio Nacional de Medicina y Ciencias Forenses (SENAMECF). División Nacional de Antropología Forense, Universidad Central de Venezuela, Escuela de Antropología. Caracas, Venezuela. dayannadacosta@gmail.com.

Anna De Luca Falconi

Licenciada en Biología, mención Zoología, de la Universidad Central de Venezuela (1991), con una maestría en Gerencia Ambiental, IUPFAN (1997). En el Tecnológico de Monterrey, durante 2001-2002, una especialización en Diagnóstico de la Capacidad Institucional en ONGs, un Diplomado de Líderes Sociales: Programa de Gerenciamiento para Organizaciones No Lucrativas con énfasis en la Conservación de la Biodiversidad y una especialización en Planificación y Gestión de Áreas Protegidas. Cuenta con diversas publicaciones, resúmenes y presentaciones en eventos sobre dermatoglifos en primates, especies en peligro de extinción y áreas protegidas, tanto nacionales como internacionales. Merecedora de diversos reconocimientos. Miembro de varias ONGs ambientales y sociales desde

1988, forma parte de algunos grupos de trabajo o especialistas y es miembro de ASOVEM desde 1987. Desde 2012, directora ejecutiva de Relaciones Corporativas en la empresa de Integración Tecnológica, Corporación Sybven, C.A., y directora de RSEA de Cavedatos desde 2010, Cámara que agrupa las empresas TIC en Venezuela y reconocida como una de las 100 Gerentes exitosos en RSE en 2014.

Investigador Independiente. Caracas, Venezuela / anna.deluca@sybven.com.

Diana Liz Duque Sandoval

Es licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela (2003), estudiante del postgrado en Ecología de la Universidad Central de Venezuela (presente). Es investigador asociado a la Fundación ProBiodiversa (2012), investigador independiente y coordinadora del Proyecto Mono Araña (2012). Fue beneficiaria de dos becas de Iniciativa Especies Amenazadas-Provita (2006, 2010), del Plan de Desarrollo de Talento Humano de Alto Nivel del Fonacit (2005), Programa de Estímulo a la Investigación (2011) y becas del Mohamed Bin Zayed Species Conservation Fund (2012) y Le Conservatoire pour la Protection des Primates (2015). Ha publicado diversos artículos divulgativos sobre la conservación del mono araña (*Ateles hybridus*) en Venezuela y ha sido invitada a participar como ponente en jornadas sobre conservación de la biodiversidad en Venezuela. Sus especialidades son conservación, biodiversidad y primatología.

Proyecto Mono Araña. Barinas, Venezuela / diana.duquesa@gmail.com.

Ananias A. Escalante

Es licenciado en Biología de la Universidad Simón Bolívar (1985), Caracas, Venezuela. Obtuvo una maestría en esa misma casa de estudios (1989) para luego obtener un doctorado en Biología en la Universidad de California en Irvine, EE. UU. (1995). Recibió una beca de postoctorado de la Sociedad Americana de Microbiología para trabajar en el Centro de Con-

trol de Enfermedades en Atlanta (CDC). Ejerció el cargo de investigador en el Centro de Ecología del IVIC hasta 2004. Durante los años 2005 al 2014 trabajó en la Universidad Estadal de Arizona como profesor titular. Actualmente trabaja en el Instituto de Genómica y Medicina Evolutiva y es profesor del Departamento de Biología de la Universidad de Temple, Filadelfia, EE. UU. Ha publicado más de 110 artículos en revistas internacionales arbitradas y es miembro de los comités editoriales del *Malaria Journal* y *PLoS Neglected Diseases*. Sus intereses académicos incluyen la biología evolutiva de parásitos maláricos y sus hospederos, con especial interés en primates. Así mismo, estudia el uso de la genética de poblaciones en epidemiología con el fin de informar programas para el control de enfermedades infecciosas con énfasis en la malaria humana.

Institute for Genomics and Evolutionary Medicine (IGEM), Temple University. Philadelphia, Pennsylvania 19122-1801, EE. UU. Ananias. Escalante@temple.edu.

Carmen Ferreira

Es licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela, Caracas (1986). Es profesora-investigadora de la Universidad Central de Venezuela desde 1988. Actualmente es jefe del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV). Ha escrito 12 artículos en revistas nacionales e internacionales y cuenta con 30 presentaciones en congresos. Su línea de investigación es la taxonomía de mamíferos.

Centro Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. carmen.ferreira@ciens.ucv.ve.

Ruth Marina Flores

Es licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela (2010). Ha realizado cursos en Conservación de Mamíferos de Venezuela (2006)

y Rehabilitación de Fauna Marina (San Clemente del Tuyú, Argentina, 2008). Desde su graduación se ha dedicado a actividades relacionadas con la industria farmacéutica y actualmente realiza estudios para obtener un grado de técnico superior en Higiene Dental en Foothill College, California (EE. UU.). También está involucrada en actividades de conservación de mamíferos marinos, como voluntaria. Ha publicado una revisión en una revista nacional no arbitrada.

Foothill College, Los Altos Hills, California, EE. UU. aletamarina@gmail.com.

Emperatriz Gamero García

Es bióloga de la Universidad Central de Venezuela, con especialización en Biología Celular (2003). Tiene una licenciatura en Educación, mención Biología, en la misma institución (2009). Actualmente es personal asociado a la investigación en el Laboratorio de Ecología y Genética de Poblaciones, donde trabaja, desde 2009, en la conservación de especies de vertebrados venezolanos amenazados, haciendo uso de herramientas moleculares.

Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / egamero@ivic.gob.ve.

Shaenandhoa García-Rangel

Es licenciada en Biología de la Universidad Simón Bolívar (2002) y tiene un doctorado en Filosofía, mención Biología de la Conservación, de la University of Cambridge (2011). Entre 2011 y 2015 se desempeñó como profesora asociado en la Universidad Simón Bolívar y actualmente trabaja para el Climate Change and Biodiversity Programme de UNEP-WCMC. Ha publicado 5 artículos científicos en revistas arbitradas y 3 capítulos de libro. Sus líneas de investigación son ecología del paisaje y conservación de la biodiversidad.

Laboratorio de Ecología del Paisaje y Conservación. Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / bioshaena@gmail.com.

Isaac Goldstein

Es bachiller en Ciencias (1985) de la Universidad de California en Davies y magíster en Ciencias de la Universidad Simón Bolívar (1990). Ha trabajado como investigador asociado con Wildlife Conservation Society desde 1985, y en 2005 asume el cargo de coordinador del programa de WCS de investigación y conservación del Oso Andino. Ha publicado 16 artículos científicos en revistas arbitradas e indexadas, y 54 publicaciones de carácter científico, tales como capítulos en libros, guías y manuales de trabajo, artículos en revistas no arbitradas y reportes técnicos. Sus especialidades son el estudio de la distribución y uso del hábitat de grandes mamíferos, manejo de conflictos entre la fauna silvestre y la gente, y el desarrollo de marcos de monitoreo para la conservación.

Wildlife Conservation Society Global Program. Bronx, Nueva York, EE. UU. / igoldstein@wcs.org.

Cristina Gomes

Es licenciada en Biología por la Universidad Central de Venezuela. Concluyó su doctorado en la Universidad de Leipzig e Instituto Max Planck de Antropología Evolutiva de Alemania luego de realizar un estudio de campo con chimpancés en Costa de Marfil. Dirige el Proyecto Sanöma en El Caura, Venezuela, en torno a temas antropológicos y médicos. Actualmente es investigadora postdoctoral en el Departamento de Psicología de la Universidad de Miami en Miami, EE. UU.

Departamento de Psicología, Universidad de Miami. Miami, EE. UU. / c.gomes@miami.edu.

Valois C. González

Es biólogo de la Universidad Central de Venezuela (UCV) y tiene estudios de doctorado en la Universidad de Duke, Carolina del Norte, EE. UU. Es profesor investigador jubilado de la Universidad Central de Venezuela con 52 años de experiencia. Tiene 111 presentaciones en eventos científicos, 68 trabajos publicados y 64 informes técnicos. Consultor Ambiental Nacional. Tabulador del Colegio de Ingenieros P-10.

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / valois.gonzalez@gmail.com.

Luis Felipe Gottopo

Antropólogo S*umma cum laude* egresado de la Universidad Central de Venezuela en 1995, con estudios de postgrado en Antropología Social en la Universidad de Barcelona, España. Fue investigador en el Instituto de Estudios del Mediterráneo en España y Francia (1999-2003) sobre temas vinculados a migraciones humanas. Impartió seminarios en la Universidad de París 7 y en el Instituto de Educación Superior de Brasilia. Actualmente es profesor en la Escuela de Antropología de la Universidad Central de Venezuela e investigador en la Fundación Centro de Estudios sobre Crecimiento y Desarrollo de la Población Venezolana, de temas de epidemiología en poblaciones warao.

Escuela de Antropología, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / lgottopo@gmail.com.

Ricardo Guerrero

Licenciado en Biología en la Universidad Central de Venezuela en 1975, y doctor en Ciencias Naturales en la Academia de Ciencias de Polonia en 1979. Profesor titular jubilado de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela. Autor o coautor de 16 libros o capítulos de libros y

de 61 artículos en revistas especializadas. Ha descrito 61 especies y 7 géneros nuevos de parásitos de la fauna silvestre. Becario de Postgrado de la Fundación Gran Mariscal de Ayacucho, profesor o investigador invitado en numerosas Instituciones de 4 continentes, Orden José María Vargas en su Primera Clase. Evaluador de Proyectos en Europa, Argentina y Venezuela y árbitro de revistas especializadas. Especializado en Sistemática y Ecología de Parásitos de la fauna silvestre.

Laboratorio de Biología de Vectores y Parásitos, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / ricardo.guerrero.bio@gmail.com.

Gabriela Henríquez

Es licenciada en Biología de la Universidad Simón Bolívar (2015) y ha trabajado en la evaluación del impacto del cambio climático en la distribución de mamíferos neotropicales en el Laboratorio de Ecología del Paisaje y Conservación de la Universidad Simón Bolívar.

Laboratorio de Ecología del Paisaje y Conservación, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / gabhq.27@gmail.com.

Emiliana Isasi-Catalá

Es licenciada (2002) y doctora en Ciencias Biológicas (2013) de la Universidad Simón Bolívar. Se desempeña como investigadora asociada al Laboratorio de Conservación y Manejo de Fauna Silvestre de la Universidad Simón Bolívar desde 2013. Es coordinadora del proyecto Yaguar y Danta en la Serranía El Bachiller desde 2012 y colaboradora de la Sociedad para la Conservación de la Naturaleza (WCS) desde 2009. Ha publicado 10 trabajos científicos, tanto en revistas como en libros, a nivel nacional e internacional. Sus especialidades son la biología de poblaciones, ecología y conservación de grandes mamíferos, las áreas protegidas y el manejo de fauna silvestre.

Laboratorio de Conservación y Manejo de Fauna Silvestre, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / zmiliana@gmail.com.

Leandro Lessa Bezerra

Obtuvo su título de licenciado en Biología en la Universidade Estadual de Santa Cruz en 2011. Actualmente es profesor en una escuela pública del municipio de Itabuna, en el sur del estado de Bahía, Brasil. Entre sus metas está realizar su maestría con etnozoología.

Licenciatura en Biología, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus, Bahía, Brasil / leolessabezerra@hotmail.com.

Luis E. Levin

Licenciado en Biología en la Universidad Central de Venezuela (1970), donde también obtuvo una maestría en Psicología Experimental y un doctorado en Psicología. Es coordinador de Servicio Comunitario de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, codirector de la Estación Experimental *Arboretum* y director del Jardín Ecológico de la Concha Acústica. Ha publicado 38 artículos. En los últimos 4 años le fueron otorgados cuatro premios en el área de educación ambiental y conservación. Su especialidad es comportamiento animal y educación ambiental.

Departamento de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / luislevin@gmail.com.

Manuel Lizarralde

Licenciatura, maestría y doctorado en antropología en la Universidad de California, en Berkeley (1987, 1988 y 1997). Realizó un postdoctorado en la Universidad Estatal de Pensilvania, de 1997 a 1998, dedicado al análisis de datos genealógicos y demográficos sobre los Barí. Es profesor en la

Universidad Connecticut College desde 1998. Ha escrito 21 artículos y capítulos de libros, en revistas y libros nacionales e internacionales. Su especialidad es la etnobotánica, etnobiología, etnoecología, etnomedicina, cultura, etnohistoria y el levantamiento cartográfico del territorio de la etnia Barí, los Mashantucket Pequot y Mohegan de Connecticut.

Departamento de Antropología y Departamento de Botánica, Connecticut College. Mail Box 5407, 270 Mohegan Avenue, New London, CT 06320, EE. UU. / mliz@conncoll.edu.

Marie Charlotte López

Es licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela (2002). Desde su graduación fue docente en educación media en la asignatura Ciencia y Vida de la Tierra (Lycée Français de Caracas). Actualmente continúa dedicada a actividades docentes-administrativas en la misma institución educativa. Ha publicado un artículo en revista arbitrada internacional y una revisión en revista nacional no arbitrada.

Dirección actual: Lycée Français de Caracas. Caracas, Venezuela / charlieccs@yahoo.com.

Marjorie Machado

Es licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela, Caracas (1998). Ganó una beca Conicit con la que obtuvo una maestría en Ecología Tropical en la Universidad de Los Andes, Mérida (2002). Actualmente cursa el doctorado en Biodiversidad en la Universidad de Valencia, España. Es profesora-investigadora de la Universidad de Carabobo desde 2004. Ha escrito 15 artículos en revistas nacionales e internacionales y cuenta con 43 presentaciones en congresos. Acreditada en el Sistema de Promoción al Investigador (PPI) 2007-2010 y en el Programa de Estímulo al Investigador PEII 2011-2014. Su línea de investigación es la ecología y la taxonomía de mamíferos.

Laboratorio Museo de Zoología de la Universidad de Carabobo, Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología, Universidad de Carabobo. Valencia, Venezuela / mmachado3@uc.edu.ve.

Yamil Salim Madi-Tojeiro

Licenciado en Biología (Universidad Simón Bolívar, 1994), magíster en Ciencias Biológicas (Universidad Simón Bolívar, 2003). Actualmente está culminando el doctorado en Ciencias Biológicas en la Universidad Simón Bolívar. Profesional III en el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, donde se desempeña como investigador y coordinador de proyectos desde 2004. Ha publicado 12 artículos en revistas, 21 del ministerio y 2 capítulos de libro. Sus áreas de interés incluyen ecología, evolución, biodiversidad, SIG, indicadores y patrones de riqueza de los vertebrados, factores determinantes y estado de conservación.

Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela / yamiluk2@yahoo.com.

Romari Alejandra Martinez

Es bióloga (Universidad Simón Bolívar, 1995) y doctora en Ciencias (Universidad de Buenos Aires, Argentina, 2003). Trabaja con primates desde 1992, cuando comenzó en el laboratorio de Biología Evolutiva (Bioevo), bajo la orientación de la Dra. Marisol Aguilera. Trabajó con la profesora Carmen Ferreira (IZT-UCV). Desde 2005 trabaja en la Universidade Estadual de Santa Cruz (Bahía, Brasil). Actualmente es profesora titular. Su foco de investigación son las múltiples facetas de la relación entre fauna silvestre y seres humanos conviviendo en ambientes urbanos, y también colabora con proyectos en genética de la conservación de especies amenazadas.

Departamento de Filosofia e Ciências Humanas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Ilhéus-Itabuna Km. 16, Ilhéus, CEP 45562-000. Bahía, Brasil / cebus@yahoo.com.

Gonzalo Medina-Baliño

Instructor y guía de Alta Montaña egresado de la Escuela Nacional de Montaña de Chile (2006). Actualmente realiza diversas colaboraciones con investigadores del área de Ecología para ayudarlos a llegar a lugares remotos. Ha participado en 4 artículos en revistas internacionales y un capítulo de libro. Director de Meru Expeditions C.A., sus especialidades son escalada en alta montaña, roca y hielo, rescate, buceo.

Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / gonsalom@gmail.com.

Rebeca Meza

Estudia licenciatura en Biología en la Universidad Simón Bolívar y ha trabajado en el levantamiento de información sobre mastofauna en la Cordillera de la Costa, como parte de un estudio de investigación coordinado en el Laboratorio de Ecología del Paisaje y Conservación de la Universidad Simón Bolívar.

Laboratorio de Ecología del Paisaje y Conservación, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / rebk_165@gmail.com.

Rafael Moncada

Es licenciado en Biología, mención Ecología, por la Universidad Central de Venezuela (2007). Trabajó en ecología del paisaje e interacción fauna silvestre-cultivos en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (2008-2010). Es coordinador de proyectos BPO en Indra (Madrid, España) desde 2013. Es coautor de 2 artículos en revistas internacionales. Obtuvo mención especial en el Encuentro Juvenil Ambiental Bayer (2006).

Indra BPO, Energía & Utilities. Madrid, España / moncadaccs@gmail.com.

Luis Gonzalo Morales

Es licenciado en Biología de la Universidad Central de Venezuela (1978) y tiene un doctorado en Ecología de la misma universidad (1996). Es profesor de la Universidad Central de Venezuela desde 1978. Ha publicado 30 artículos o capítulos de libros en Venezuela, EE. UU. y Europa y ha sido investigador visitante en centros de investigación de Alemania (Ecología) y EE. UU. (museos de historia natural). Su campo de investigación actual incluye ecología (aves acuáticas), conservación de especies y ecosistemas, economía ambiental y ecosalud indígena.

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Centro Museo UCV, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / luis.morales@ciens.ucv.ve.

Juan-Carlos Navarro Castro

Es licenciado en Biología de la Universidad Central de Venezuela (1987) y tiene un doctorado en Entomología en la misma Universidad, en conjunto con la Universidad de Texas Medical Branch at Galveston (2000) en Sistemática molecular de vectores y eco-epidemiología de Arbovirus. Actualmente es docente investigador de la Universidad Internacional SEK en Quito, Ecuador, y miembro Senior del Consejo Nacional de Investigación en Enfermedades Infecciosas Tropicales (Conieitc) del Ecuador. También profesor investigador de la Universidad Central de Venezuela desde 1992, en el Instituto de Zoología y Ecología Tropical en Caracas, e Investigador Asociado del Centro Internacional de Zoonosis de la Universidad Central del Ecuador, Quito (2012). Ha publicado más de 70 artículos en revistas nacionales e internacionales y ha sido editor asociado en diferentes revistas internacionales. Sus especialidades son la bioecología y sistemática de insectos vectores, eco-epidemiología de arbovirus, filogenia y epidemiología molecular en vectores y patógenos.

Grupo de Investigación en Biodiversidad y Salud Ambiental, Facultad de Ciencias Naturales y Ambientales, Universidad Internacional SEK. Quito,

Ecuador. Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. juancarlos.navarro@uisek.edu.ec / jcnavac@gmail.com.

Ricardo Noite-Camacho

Técnico Superior Universitario en Evaluación Ambiental de la Universidad Bolivariana de Venezuela (UBV, 2010), y Licenciado en Gestión Ambiental (UBV, 2013). Profesor en Sistemas de Información Geográfico en la UBV en 2011. Desde el 2010 se desempeña en el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente como analista e investigador en al área Ambiental y SIG. Sus áreas de interés son la ecología, antropología y gestión ambiental. Es coautor en 10 artículos y trabaja en la creación de planes comunitarios en el área de planificación ambiental en el área metropolitana de Caracas, comunidad de Lídice.

Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela / ricardo_noite1@hotmail.com.

Marilyn A. Norconk

Licenciatura en Enfermería por la Universidad de San Diego (1975), maestría en antropología por la Universidad Estatal de San Diego (1978) y doctorado en antropología en la Universidad de California, Los Ángeles (1986). Fue profesora visitante en la Universidad de la Ciudad de Nueva York y en la Universidad de Washington. Es profesora de la Universidad Estatal de Kent desde 1992 en su Departamento de Antropología. Enseña cursos y dirige tesistas de pregrado y postgrado. Tiene interés en ecología y comportamiento alimentario de primates, dicromatismo sexual, relación planta-animal y estudios primatológicos a largo plazo, particularmente de pitécidos. Ha realizado estudios primatológicos de campo en Perú, Surinam y Venezuela. Ha recibido varias subvenciones y divulgado los resultados de sus investigaciones en múltiples publicaciones. Actualmente es presidente de la Sociedad Americana de Primatología.

Department of Anthropology, Kent State University. Kent, EE. UU. /
mnorconk@kent.edu.

Ricardo Ottocento

Licenciado en Biología de la Universidad Central de Venezuela (1991), especialización en Zoología. En el año 1987 trabajó como Asistente Zoólogo en el Parque Zoológico de Caracas, Caricuao. Hasta 1988 fue asistente curador del Museo de Zoología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV). Es miembro fundador de la Sociedad Venezolana de Primatología. Es también miembro de la Sociedad Latinoamericana de Primatología y de la Sociedad Venezolana para el Estudio de Mamíferos (ASOVEM). Actualmente vive en Verona, Italia, y trabaja en el sector turístico-hotelero.

Via Venezia 4, San Martino Buon Albergo (VR), Italia /
ottocento.ricardo@gmail.com.

Leonel O. Ovalle Moleiro

Médico veterinario egresado de la Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado (2005), diplomado en Manejo y Conservación de Fauna Silvestre en el mismo centro de estudios. En el ámbito de los zoológicos se ha desempeñado como cuidador de animales, médico veterinario, jefe del Departamento de Manejo de la Colección del Parque Zoológico y Botánico Bararida (PZBB), jefe de la División de Manejo y Salud Animal del PZBB, miembro activo y vocal de la junta directiva de la Asociación Venezolana de Parques Zoológicos y Acuarios. Investigador colaborador en proyectos conjuntos PZBB, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas e Instituto Smithsoniano. Participa como adjunto al Proyecto Internacional de Conservación Iniciativa Cardenalito (2014) y ha sido coautor de dos proyectos acreedores de becas del Smithsonian Grand Challenges Consortia. Ha participado como ponente y capacitador en congresos, jornadas y talleres sobre medicina y conservación de fauna silvestre abarcando temas de medicina y manejo de fauna en zoológicos, así como otros temas relacionados con el área.

Departamento de Manejo de Colección, Parque Zoológico y Botánico Bararida. Barquisimeto, Venezuela / leoxom@gmail.com.

M. Andreína Pacheco

Es licenciada en Biología de la Universidad Simón Bolívar (1993) y obtuvo su doctorado en Ciencias Biológicas con honores en la misma institución (2000). Fue postdoctorante del Centro de Biofísica y Bioquímica del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (2002-2004). Durante los años 2005 al 2014 ejerció el cargo de asistente de investigación en el laboratorio de Evolución y Epidemiología Molecular en la Universidad Estatal de Arizona, Arizona, EE. UU. Actualmente trabaja como profesora asistente en el Instituto de Genómica y Medicina Evolutiva del Departamento de Biología de la Universidad de Temple, Filadelfia, EE. UU. Ha publicado 31 artículos en revistas internacionales arbitradas. Sus intereses académicos incluyen fisiología animal, ornitología y biología evolutiva de parásitos maláricos en reptiles, aves y mamíferos, con especial interés en primates. Actualmente está investigando las adaptaciones a nivel molecular de los parásitos maláricos, mediante la aplicación de métodos filogenéticos y de reloj molecular, para entender la radiación de los principales grupos de parásitos y sus hospedadores, así como los respectivos cambios de hospedador.

Institute for Genomics and Evolutionary Medicine (iGEM), Temple University, Philadelphia, Pennsylvania 19122-1801, EE. UU. /
tug00270@temple.edu.

Yimber Johan Pacheco-Amas

Técnico Medio en Informática de la Escuela Técnica Robinsoniana Francisco Fajardo (2010). Estudia Ingeniería de Sistemas en la Universidad Nacional Experimental de las Fuerzas Armadas (UNEFA). Se desempeña en el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente como analista e investigador en al área de SIG desde 2010. Es coautor en 14 artículos. Desea especializarse en Redes y Base de Datos.

Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Caracas, Venezuela / yimberpacheco@gmail.com.

Magaly Pernía Díaz

Es médico veterinario, mención Sanidad-Salud pública, egresada de la Universidad Central de Venezuela (UCV), Facultad de Ciencias Veterinarias, en 1986, Sanidad Animal-Salud Pública. Actualmente es directora del Hospital Veterinario Salamanca en la Isla de Margarita.

Hospital Veterinario Salamanca. Isla de Margarita, Venezuela / hvetsalaman@gmail.com.

Carlos Portillo-Quintero

Es licenciado en Biología de la Universidad del Zulia (2004) y tiene un doctorado en la Universidad de Alberta, Canadá (2010). Es profesor asistente en Texas Tech University en Estados Unidos desde 2014. Ha sido autor en al menos 21 publicaciones científicas en revistas nacionales e internacionales arbitradas y en capítulos de libro. Se especializa en la aplicación de tecnologías en sensores remotos y sistemas de información geográfica para estudiar la dimensión espacial y temporal de procesos biológicos a escala del paisaje.

Laboratorio de Tecnologías Geoespaciales. Departamento de Manejo de Recursos Naturales. Texas Tech University. Box 42125, Lubbock, TX, EE. UU. / carlos.portillo@ttu.edu.

Flor Helene Pujol

Es licenciada en Biología, *Summa cum laude*, de la Universidad Simón Bolívar (1982) y tiene una maestría y un doctorado, *Magna cum laude*, del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, en Caracas, Venezuela (1989). Es investigador del IVIC desde 1992 e investigador titular del mismo instituto desde 2004. Es autor o coautor de más de 100 artículos en revistas nacionales e internacionales. Fue ganadora del Premio Lorenzo

Mendoza Fleury en 2009 y en Miembro Correspondiente de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela. Sus especialidades son la virología molecular, particularmente de virus de hepatitis y de inmunodeficiencia humana.

Laboratorio de Virología Molecular, Centro de Microbiología y Biología Celular, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / fhpujol@gmail.com.

Laura N. Quinteiro B.

Es licenciada en Educación, mención "Dificultades de Aprendizaje", de la Universidad Nacional Abierta. También realizó estudios en la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela (tesis pendiente). Se ha desempeñado profesionalmente como investigadora en el Centro de Investigaciones Culturales y Educativas, CICE (1993-2016), y como asesor en el desarrollo de actividades educativas en diversos proyectos: Cientiendo (2015); Cientiendito (2016); Educación Vial-Colegio San Agustín (2015); Ñeros y navegaos: biodiversidad de Margarita (2012-2013), entre otros. Ha tenido experiencia en docencia en los niveles educativos de inicial, básica y bachillerato y en la elaboración de materiales educativos para niños y docentes. Es autora de cuadernos de trabajo en Matemática, 1º, 2º y 3º grado. Y cuaderno de trabajo a través de proyectos de aula: Buenas Herramientas. 6º grado: Antiguos Naufragios.

Centro de Investigaciones Culturales y Educativas (CICE). Caracas, Venezuela / info@cice.org.ve.

Elmara Suhail Rivas-Rojas

Profesora de Ciencias Naturales, mención Biología, de la Universidad Pedagógica Experimental Libertador (1997); *Magister Scientiarum* en Zoología Agrícola de la Universidad Central de Venezuela (2006); becaria de la

Fundación Gran Mariscal de Ayacucho y del Fonacit. Cursa un doctorado en Ciencias Biológicas en la Universidad Simón Bolívar de Venezuela. Ha publicado 12 artículos en revistas nacionales e internacionales. Es investigador independiente (PEI) y se ha especializado en la taxonomía, ecología y distribución de los mamíferos de la Amazonia y la Guayana.

Universidad Simón Bolívar, Sartenejas. Caracas, Venezuela / elmarasuhail@gmail.com.

Mailén Riveros Caballero

Bióloga, egresada de la Universidad Central de Venezuela en 1996, con estudios de postgrado en Ecología y Medio Ambiente en la Universidad Complutense de Madrid. Coordinó Proyectos de Sistemas de Información Geográfica (SIG) sobre desertificación en el Caribe y sobre la Vegetación de Nueva Esparta en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (2006-2010). Fue asesora y directora encargada del Viceministerio de Desarrollo Rural en 2011 y Gerente de proyectos en el Consejo Federal de Gobierno en 2013. Posteriormente apoyó en la ejecución de proyectos con el manejo de SIG y que impulsen la agroecología como práctica sostenible en el Ministerio del Poder Popular para la Agricultura y Tierras.

Asistencia a la Producción Agrícola, Ministerio del Poder Popular para la Agricultura y Tierras. Caracas, Venezuela / rivermailen@gmail.com.

Juan Rodríguez S.

Antropólogo graduado de la Universidad Central de Venezuela (1998). Experto profesional en Antropología Forense, adscrito a la Coordinación Nacional de Ciencias Forenses (CICPC) desde 1999 y del Servicio Nacional de Medicina y Ciencias Forenses (Senamecf). Ha desarrollado diversos trabajos de investigación y ha presentado los resultados de sus investigaciones en varios congresos. Con reconocimientos académicos por parte de la Universidad Central de Venezuela (1997), Hospital Militar Dr. Carlos

Arvelo (2003) y por el CICPC (2004, 2006, 2010, 2012). Alcanzó los títulos de especialista en Criminalística en el Instituto Universitario de Policía Científica (2007) y Derecho Internacional Humanitario en el Instituto Henry Dunant, Sociedad Venezolana de la Cruz Roja (2001). Actualmente cursa estudios en la mención de Psicología Clínica en la Escuela de Psicología, Facultad de Humanidades y Educación, Universidad Central de Venezuela.

Coordinación Nacional de Ciencias Forenses, Cuerpo de Investigaciones Científicas Penales y Criminalísticas, Servicio Nacional de Medicina y Ciencias Forenses (Senamecf). División Nacional de Antropología Forense, Universidad Central de Venezuela, Escuela de Antropología. Caracas, Venezuela / rodriguez52_4@hotmail.com / rodriguez24.73@gmail.com.

Jon Paul Rodríguez

Biólogo de la Universidad Central de Venezuela (1991), con maestría, doctorado y certificado en el Departamento de Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Princeton (1996, 1999 y 2000). Investigador titular del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), y uno de los fundadores, directivos (1987-2001, 2009-2012) y actual presidente (2001-2008, 2013-presente) de Provita (Asociación Civil venezolana dedicada a la conservación de la biodiversidad desde 1987). Premio Nacional al Mejor Trabajo Científico, Tecnológico y de Innovación, mención Ciencias Naturales (2007) y Premio Fundación Empresas Polar "Lorenzo Mendoza Fleury" (2013). Vicepresidente de la Comisión para la Supervivencia de las Especies de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (2009) y líder temático del Grupo de Trabajo sobre la Lista Roja de Ecosistemas de la Comisión para Manejo Ecosistémico de UICN. Sus investigaciones están enfocadas en el estudio de los patrones de distribución espacial de especies y ecosistemas amenazados de extinción, al igual que el análisis de las causas de estos patrones, y el desarrollo de lineamientos para políticas públicas relativas a la conservación de la biodiversidad. Es autor o coautor de más de 160 publicaciones.

Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / jonpaul@ivic.gob.ve.

Kathryn M. Rodríguez-Clark

Bióloga de la Universidad de Stanford (EE. UU., 1992) con maestría en Geografía en la Universidad de Cambridge (Reino Unido, 1995) y doctorado de la Universidad de Princeton (EE. UU., 2002). Fue investigadora en el Laboratorio de Ecología y Genética de Poblaciones del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas entre 2002-2016, e investigadora asociada a la ONG venezolana Provita 2016-2018, donde su trabajo se enfocó en vertebrados venezolanos amenazados por sobreuso humano. Desde 2018 es ecóloga de poblaciones en el Departamento de Ciencias del Cuidado de Animales en el Zoológico Nacional del Smithsonian. Sus especialidades son la biología de la conservación y la ecología de poblaciones. Ha escrito más que 50 artículos en revistas nacionales e internacionales y 8 secciones de libros o memorias de congresos. Es miembro de varias sociedades científicas y profesionales, incluyendo el Grupo de Especialistas de la Planificación para la Conservación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (CPSG por sus siglas en inglés, de la UICN).

Animal Care Sciences, Smithsonian's National Zoo and Conservation Biology Institute, Washington D. C., EE. UU. Rodriguez-ClarkKM@si.edu.

Damián Ruiz-Ramoni

Licenciado en Biología de la Universidad de Los Andes (2010) y magíster en Paleontología de la Universidad Autónoma de Barcelona y Universitad de Barcelona, España (2012). Para la fecha es estudiante de doctorado en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela (desde el 2013). En su comienzo como científico trabajó con ecología poblacional de murciélagos. Luego, su interés por la evolución le permitió llevar investigaciones sobre el desarrollo de la mano humana, trabajando con material de homínidos primitivos. Esto despertó el interés por el reconocimiento de

la evolución humana en general. Su investigación no se limita a este grupo. Actualmente trabaja en paleobiología y paleoecología de fauna cenozoica suramericana, con especial énfasis en mamíferos terrestres.

Laboratorio de Paleontología, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / drramoni@gmail.com.

Cristina Sainz-Borgo

Es licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela (2001) y tiene un doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Simón Bolívar (2006). Es profesora asociada de la Universidad Simón Bolívar desde 2013. Ha escrito 24 artículos científicos publicados en revistas arbitradas. Sus líneas de investigación son ecología de comunidades de aves y ecología del comportamiento.

Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela / cristinasainzb@usb.ve.

Ada Sánchez-Mercado

Bióloga de la Universidad Central de Venezuela (1991), con doctorado en Ecología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC, 2008). Investigadora asociada en el Laboratorio de Ecología Espacial del IVIC desde 2011. Ha escrito 10 artículos en revistas nacionales e internacionales y tres capítulos de libro. Fue receptora de una beca postdoctoral del South African National Biodiversity Institute, Sudáfrica, en 2011 y del reconocimiento EOL Rubenstein Fellow Program de la Encyclopedia of Life (2013). Sus especialidades son la biología de la conservación, ecología espacial, ecología de poblaciones.

Centro de Estudios Botánicos y Agroforestales, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / asanchez@ivic.gob.ve.

Virginia Sanz D'Angelo

Bióloga graduada en la Universidad Central de Venezuela (1991), con doctorado en Ecología en la misma universidad (2004). Desde 2005 es investigadora del Centro de Ecología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Ha publicado 24 artículos en revistas nacionales e internacionales y ha participado con más de 70 presentaciones en congresos y simposios. Es miembro del Programa de Estímulo a la Investigación e Innovación (PEII) del Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología en la categoría Investigador B. Sus especialidades son la conservación y manejo de especies amenazadas, comunidades de aves e interacciones planta-animal.

Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Altos de Pipe, Venezuela / vsanz@ivic.gob.ve.

Elysa I. Silva M.

Es licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela (2007) y ha participado en diversos proyectos de ecología y conservación de fauna silvestre en la Isla de Margarita. Actualmente realiza sus estudios de maestría en el área de Restauración de Ecosistemas en la Universidad de Alicante, España.

Facultad de Ciencias, Universidad de Alicante. Alicante, España / eism3@alu.ua.es.

Zaida Tárano

Es licenciada en Biología de la Universidad Central de Venezuela (1990) y tiene un doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Simón Bolívar (1999). Ingresó a la Universidad Central de Venezuela en 1999, donde desarrolla actividades docentes en la Facultad de Ciencias, y de investigación en el Laboratorio de Comportamiento Animal del Instituto de Biología Experimental (adscrito a la Facultad de Ciencias). Es jefa

del laboratorio desde 2006. Ha obtenido los siguientes reconocimientos: graduada con honores en el postgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Simón Bolívar (1999), Mención Honorífica y Publicación al Trabajo de Ascenso a la Categoría de Agregado (2005), Mención Honorífica al Trabajo de Ascenso a la Categoría Asociado (2010) y Orden José María Vargas en Tercera Clase otorgada por el Consejo Universitario de la Universidad Central de Venezuela (2011). Es especialista en bioacústica, con énfasis en anuros, y también desarrolla investigación en conducta de aves, mamíferos e insectos. Ha escrito 23 publicaciones en revistas arbitradas y 10 revisiones para revistas nacionales no arbitradas.

Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / zaida.tarano@ciens.ucv.ve.

Bernardo Urbani

Antropólogo *Magna cum laude* (Universidad Central de Venezuela, 2000), con maestría y doctorado en antropología-primatología (Universidad de Illinois en Urbana-Champaign, 2004, 2009). Obtuvo diplomas de postgrado por la Universidad Politécnica de Cataluña, Universidad Autónoma de Barcelona y Universidad de León. Es investigador asociado en el Centro de Antropología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Ha sido postdoctorante en la Universidad Aristóteles de Grecia y profesor contratado en la Escuela de Antropología de la Universidad Central de Venezuela. Ha recibido diversas subvenciones para sus estudios de instituciones como la National Science Foundation, Fulbright, entre otras. Con decenas de publicaciones en ecología y comportamiento de primates neotropicales, historia de la primatología, etnoprimatología y estudios de conservación de primates. Obtuvo el "Martha Galante Award" de la Sociedad Internacional de Primatología y recientemente el "Early Career Achievement Award" de la Sociedad Americana de Primatología. Paralelamente, es panadero y maestro hojaldrero por el Instituto Europeo del Pan, mientras sigue coleccionando estampillas, libros raros, grabados y máscaras con motivos primatológicos.

Centro de Antropología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela / bernardourbani@yahoo.com.

Franco Urbani

Geólogo (Universidad Central de Venezuela, 1968). Maestría y doctorado en geología por la Universidad de Kentucky (1972, 1975). Es profesor titular jubilado activo de la Escuela de Geología, Minas y Geofísica de la Universidad Central de Venezuela, donde ha sido director y coordinador de laboratorio. Profesor guía de más de 160 tesistas de pre- y postgrado. Fue profesor visitante en la Universidad de Basilea, Laboratorio Nacional de Los Álamos de Nuevo México, Universidad de Georgia y Escuela de Verano de Volcanismo y Geotermia de la Universidad de la Isla de Reunión. Es Individuo de Número de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales y de la Academia Nacional de la Ingeniería y el Hábitat de Venezuela. Es asesor de la Fundación Venezolana de Investigaciones Sismológicas. Sus áreas de investigación son geología de las regiones ígneo-metamórficas del norte de Venezuela, recursos geotérmicos de Venezuela, geoquímica y petrología, geoespeleología e historia de las ciencias geológicas. Ha participado como autor o coautor de más de 900 publicaciones.

Escuela de Geología, Minas y Geofísica, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela / urbanifranco@yahoo.com.

José Gonzalo Vázquez-Rodríguez

Licenciado en Biología en la Universidad Simón Bolívar (1995), DEA en Ecología en la Universidad de Barcelona, España (2004). Profesional II desde el 2006 en el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, donde se desempeña desde 2009 como jefe de la Unidad de Diversidad Biológica en la Dirección Estadal del Poder Popular Ambiental (DEPPA) del estado Lara. Sus áreas de interés son la ecología y la gestión de recursos naturales. Cuenta

con 10 artículos en revistas indexadas y arbitradas, 3 coautorías en capítulos de libro, 17 publicaciones registradas y tutor de siete trabajos de grado.

Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. Lara, Barquisimeto, Venezuela / ecologialara@gmail.com.

Este libro se terminó de imprimir
en diciembre de 2019
en los talleres de Publigráfica
Caracas, Venezuela

La primatología en Venezuela, obra constituida de dos tomos con 36 capítulos, reúne estudios sobre primates realizados por investigadores venezolanos. Los estudios fueron separados según el lugar donde se llevaron a cabo, en el laboratorio, cautiverio, campo y fuera del país. En su interior se hallan capítulos que refieren a las más diversas especies de primates del territorio venezolano, con estudios tanto de una única especie, como de comunidades silvestres. En su mayoría, los capítulos de este libro siguen el formato de trabajos de investigación, pero contiene también varios capítulos de revisión. A su vez, se reimprimen los tres boletines de la *Sociedad Venezolana de Primatología*. Esta obra presenta un espectro de tópicos que abarca desde enfoques etnoprimatológicos hasta genética y morfología, desde comportamiento y ecología de monos neotropicales hasta evaluaciones de sus estados de conservación y distribución. Los aportes de los autores le dan a este libro un carácter multidisciplinario y sus páginas se despliegan como un punto de encuentro para discernir sobre el devenir de la primatología nacional.

Además, esta obra podrá servir como referente para la comprensión de un orden de mamíferos clave para la preservación de los bosques de Venezuela. En resumen, este volumen editado es un esfuerzo amplio –en lo cualitativo y cuantitativo–, que pretende estimular futuros estudios primatológicos en Venezuela, donde simultáneamente nuevos enfoques teóricos, noveles metodologías y más especies de monos encuentren el interés de las generaciones venideras de primatólogos venezolanos.

Con el auspicio de

Oficina Diplomática de Bélgica en Caracas

Con el apoyo de

FONDS LEOPOLD III POUR L'EXPLORATION ET LA CONSERVATION DE LA NATURE a.s.b.i.

LEOPOLD III-FONDS VOOR NATUURONDERZOEK EN NATUURBEHOUD v.z.w.